De invloed van bosstruktuur en gesimuleerd lichtklimaat op de soortensamenstelling van de kruidlaag

P. Verbraak

doctoraalverslag
Katholieke Universiteit Nijmegen
vakgroep Experimentele Plantkunde
afdeling Experimentele Plantenoecologie
begeleider: L. Voesenek

Rijksinstituut voor Natuurbeheer
Leersum
afdeling Botanische Ecologie
begeleider: H. Koop

Intern rapport 91/8

Rijksinstituut voor Natuurbeheer

Leersum

1991

Overneming van gegevens alleen na toestemming van H. Koop.

537222

RIN repro

VOORWOORD

Het voor U liggend verslag is het resultaat van een onderzoek, uitgevoerd in het kader van het hoofdvak Experimentele Plantenoecologie dat deel uit maakt van mijn studie Biologie aan de Katholieke Universiteit Nijmegen. Het onderzoek is uitgevoerd aan het Rijksinstituut voor Natuurbeheer te Arnhem. De begeleiding op dit instituut was in handen van Dr.Ir. H.G.J.M. Koop. De begeleiding vanuit de universiteit werd verzorgd door Dr. L.A.C.J. Voesenek.

Middels dit voorwoord wil ik een aantal mensen bedanken. Op de eerste plaats wil ik Henk Koop bedanken voor de enthousiaste begeleiding en fijne samenwerking. Cajo ter Braak wil ik bedanken voor zijn deskundige adviezen en begeleiding bij het gebruik van het computerprogramma CANOCO. Tevens wil ik Rienk-Jan Bijlsma bedanken voor zijn begeleiding en adviezen bij het gebruik van computerprogramma's nodig bij de lichtsimulatie en Henk Siebel voor het aanreiken van Standaard Data Files, betreffende de bosstruktuur. Tot slot wil ik alle medewerkers van het R.I.N., in het bijzonder van de afdeling Botanische Ecologie, bedanken dat zij er mede voor gezorgd hebben dat mijn stage een leuke en leerzame tijd is geweest.

Pierre Verbraak,
Dr. A. van der Willigenlaan 13,
6882 BJ Velp,
November 1990.

INHOUDSOPGAVE

blz.

1 INLEIDING EN DOELSTELLING 1

1.1 INLEIDING 1

1.2 DOELSTELLING 1

2 MATERIAAL EN METHODE 3

2.1 OPZET 3

2.2 GEBRUIK VAN CANOCO 8

2.2.1 De printfile van CANOCO 8

2.2.1.1 De invoer 9

2.2.1.2 De resultaten 13

2.2.2 Voorbeeld van CANOPLOT-resultaten 19

2.3 UITGEVOERDE OPTIES 21

3 RESULTATEN 23

3.1 DE MILIEUVARIABELEN 23

3.1.1 De invloed van verschillende milieuvariabelen. 23

3.1.2 Het effect van de lichtvariabelen en keuze lichtvariabelen 26

3.1.3 De invloed van verschillende maanden 30

3.1.4 Totaal licht en Ratio (Sund/Df_tot), in nat.logaritmen, met als extra milieu-variabele het opnamenummer 31

3.1.5 De variatie in Totaal licht en Ratio (Sund/Df_tot) per boslocatie 32

3.2 RELATIES TUSSEN MILIEUVARIABELEN, ASSEN EN SOORTEN 33

3.2.1 Noordhout 33

3.2.2 Galgenberg 37

3.2.3 Speulderbos 40

3.2.4 Bialowieza, vak 256 42

3.2.5 Bialowieza, vak 342 47

3.2.6 Fago-Quercetum 51

3.2.7 Tilio- Carpinetum 54

4 DISCUSSIE EN AANBEVELINGEN 59

4.1 HET RELATIEVE BELANG VAN GESIMULEERDE LICHTWAARDEN BIJ DE VERKLARING VAN DE SOORTENSAMENSTELLING 59

4.1.1 Het relatieve belang van de gesimuleerde lichtwaarden ten opzichte van andere milieuvariabelen 59
4.1.2 Het relatieve belang van de gesimuleerde lichtwaarden Direkt, Diffuus, Totaal licht en Ratio 59
4.1.3 Het relatieve belang van de gesimuleerde lichtwaarden over de verschillende maanden 60
4.2 VERGELIJKING VAN DE VARIANTIEVERKLARING VAN DE SOORTEN, PER SOORT PER BOSLOCATIE OF BOSTYPE 60
4.3 DE RESULTATEN IN RELATIE TOT HET GEBRUIKTE MATERIAAL 67
4.4 FAKTOREN DIE DE DIREKTE RELATIE VAN DE BOSSTRUKTUUR MET DE SOORTENSAMENSTELLING BEÏNVLOED 68
4.4.1 Naijling 68
4.4.2 Wederzijdse beïnvloeding van soorten 69
4.4.3 Aanwezigheid struiklaag 69
4.4.4 Twee- of meerlagigheid van de kruidlaag 69
4.4.5 Vegetatieperiode 70
4.5 BRUIKBAARHEID VAN DE GEBRUIKTE METHODE EN ALTERNATIEVEN 70
5 CONCLUSIES 73
SAMENVATTING 75
SUMMARY 78
LITERATUUR 80
BIJLAGEN
1 VERKLARINGEN AFKORTINGEN SOORTNAMEN
2 VERKLARINGEN AFKORTINGEN MILIEUVARIABELEN
3 GEWOGEN CORRELATIE-COËFFICIENTEN
4 EIGENWAARDEN VAN DE ASSEN
5 DEFINIÉRING EERSTE TWEE ASSEN
6 REGRESSIE-COÉFFICIENTEN VOOR ONGESTANDARDISEERDE VARIABELEN
7 CORRELATIE-COÉFFICIENTEN TUSSEN VERSCHILLENDE MAANDEN

1 INLEIDING EN DOELSTELLING

1.1 INLEIDING

Het bos in Nederland is in de loop der eeuwen door de mens sterk beïnvloed. In het huidige bosareaal komt als gevolg hiervan geen oerbos meer voor. Door het ingrijpen van de mens bestaan de huidige bossen voor het merendeel uit gelijkjarige monocultures. Dit is enerzijds gebeurd uit het oogpunt van een economisch aantrekkelijkere bedrijfsvoering, anderzijds is dit het resultaat van de grootschalige beplantingen van heidevelden en stuifzanden rond de eeuwwisseling.

De laatste decennia wil men steeds meer van deze gelijkjarige monocultures af. Onder invloed van de stormen van 1972 en 1973 is steeds duidelijker geworden dat monocultures kwetsbaar zijn voor natuurinvloeden, zoals windworp, stormen, ziekten en insektenplagen. Bovendien is er vanuit de samenleving steeds meer vraag naar natuurlijker bossen doordat men meer aandacht krijgt voor de natuurwaarden van de bossen.

Om natuurlijker bos te verwezenlijken moeten bossen anders worden beheerd. Bij een omvormingsbeheer naar meer natuurlijk bos wordt direkt ingegrepen in de bosstruktuur door open plekken in het bos te creëren en de kroonbedekking te variëren (Koop, 1986). Door de veranderingen in de bosstruktuur en daarmee in het lichtklimaat wordt ook de ondergroei van struiken, kruiden en mossen beïnvloed.

De huidige kennis over het effect van de bosstruktuur op de kruidlaag is vooralsnog onvoldoende.

1.2 DOELSTELLING

Doelstelling van dit onderzoek is het analyseren van de mate waarin de bosstruktuur de soortensamenstelling in de kruidlaag beïnvloed. Daarbij zal getoetst worden of er een relatie bestaat tussen de uit de bosstruktuur gesimuleerde lichtwaarden (Koop, 1989; Bijlsma 1990) en het voorkomen van bepaalde soorten.

De volgende onderzoeksvragen zijn opgesteld:

- Is de gesimuleerde lichtwaarde een geschikte milieuvariabele ter verklaring van het voorkomen van soorten in de kruidlaag? Wat is het relatieve belang van de lichtvariabelen in vergelijking met andere milieuvariabelen? Hebben de lichtwaarden, berekend over verschillende maanden, invloed op de verklaring van verschillen in soortensamenstelling in de kruidlaag door licht?
- Is het voorkomen van soorten specifiek te verklaren uit direkt danwel diffuus licht, of uit de som van beide? Zijn er soorten die juist reageren op de verhouding tussen het ontvangen direkt en diffuus licht?
- Is de verklaring van verschillen in soortensamenstelling in de kruidlaag het gevolg van variatie in licht of is zij het gevolg van een onbekende milieuvariabele?
- Wordt, in verband met naijling, het voorkomen van soorten beter verklaard als de vegetatie-opnamen na, in plaats van voor, de struktuuropname, waaruit de lichtwaarden worden gesimuleerd, wordt gemaakt.
- Is ordinatie-techniek met direkte gradiëntanalyse geschikt voor het leggen van relaties tussen gesimuleerde lichtwaarden en het voorkomen van soorten? Is door het verminderen van de variantie, middels het gebruik van logaritmen van de lichtwaarden in de analyses, het voorkomen van soorten beter te verklaren?

2 MATERIAAL EN METHODEN

2.1 OPZET

De geschikste methode om de relatie tussen de bosstruktuur en de kruidlaag te onderzoeken is het volgen van één bos in de tijd. Op deze wijze kunnen de veranderingen in bosstruktuur en de veranderingen in de kruidlaag aan elkaar worden gerelateerd. Dit betekent echter dat, voordat enig resultaat beschikbaar komt, enkele decennia moet worden gewacht. Bovendien zullen niet alle componenten in een kruidlaag even snel reageren als gevolg van verschil in dissiminatie of het vermogen tot vegetatieve uitbreiding. Naar verwachting zal er een zekere naijling zijn van verandering in de kruidlaag als reactie op de verandering in de bosstruktuur. Pas na deze tijd is de kruidlaag voldoende veranderd en in evenwicht met de gewijzigde bosstruktuur om een relatie te kunnen ontdekken. Er zijn op dit moment geen vegetatie- en bosstruktuurgegevens beschikbaar die voor één bosobject op twee verschillende tijdstippen zijn opgenomen.

Om toch tot resultaten te komen is voor een andere opzet gekozen. Mits de externe factoren voor een groep opnamen gelijk is, is het wel mogelijk de ruimtelijke verschillen in bosstruktuur en de daarmee samenhangende verschillen in de bodemvegetatie met elkaar te vergelijken. Deze methode heeft als nadeel dat geen rekening wordt gehouden met de naijling van de vegetatie op de veranderingen in de bosstruktuur (Koop 1989).

Voor de bodemvegetatie- en bosstruktuurgegevens is gebruik gemaakt van het R.I.N. bosecologisch informatiesysteem (Koop 1987). In dit informatiesysteem zijn een aantal boslocaties opgenomen waarin of een beheer "niets doen", of een bepaalde vorm van natuurtechnisch bosbeheer wordt gevoerd. Deze laatste beheersmethode dient om de invloed van de sturende maatregelen te evalueren. Ten behoeve van dit onderzoek zijn alleen bosreservaten gekozen. Deze bosreservaten voldoen aan een aantal criteria:

- de bodem en waterhuishouding moeten zo mogelijk ongestoord zijn;
- de opstand moet bestaan uit inheemse soorten;

- er moet enige mate van spontane bosontwikkeling zijn;
- er moet een zekere variatie in bosstruktuur en vegetatie zijn;
- de oppervlakte moet groot genoeg zijn;
- de bosreservaten moeten centraal gelegen zijn in het bos om randinvloeden te minimaliseren.

Gekozen is om een soortenrijk en een soortenarm bostype te onderzoeken. De keuze van het soortarme bostype is gevallen op drie bosreservaten behorende tot het Wintereiken-Beukenbos, Fago-Quercetum (Van der Werf, in prep.). Dit zijn, het bosreservaat Noordhout bij Austerlitz, van het Utrechts Landschap (Fig. 1a), het S.B.B.-bosreservaat de Galgenberg in boswachterij Amerongen, het S.B.B.-bosreservaat het Pijpenbrandje in het Speulderbos.

Voor de twee bosreservaten van het rijkere type is gekozen voor het Linden-Haagbeukenbos, Tilio-Carpinetum (Falinski, 1986), beide gelegen in Bialowieza, Polen (Fig. 1b).

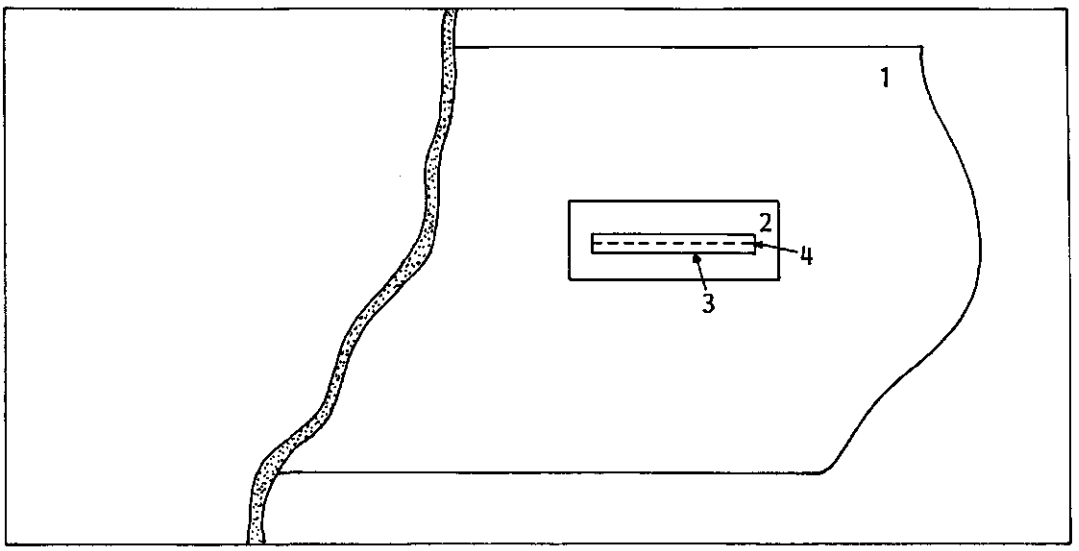
Fig. 1. Foto's van twee onderzochte bosreservaten.

1a. Bosreservaat Noordhout. (Bron: Foto-archief R.I.N.)

1b. Bosreservaat Bialowieza, vak256.

In het kader van het R.I.N.-bosecologisch informatiesysteem worden opnamen gemaakt op verschillende schaalniveau's (Fig. 2)(Koop, 1987).

Fig. 2. Overzicht van de verschillende schaalniveau's waarop de struktuur- en vegetatie-opnamen zijn gemaakt.



1. Bosreservaat, 10-40 Ha.
2. Kernvlakte, 70m x 140m. Hierin is de struktuur-opname gemaakt.
3. Transect, 10m x 100m.
4. Kruidenstrook, 2m x 100m. Hierin zijn vijftig vegtatie-opnamen gemaakt.

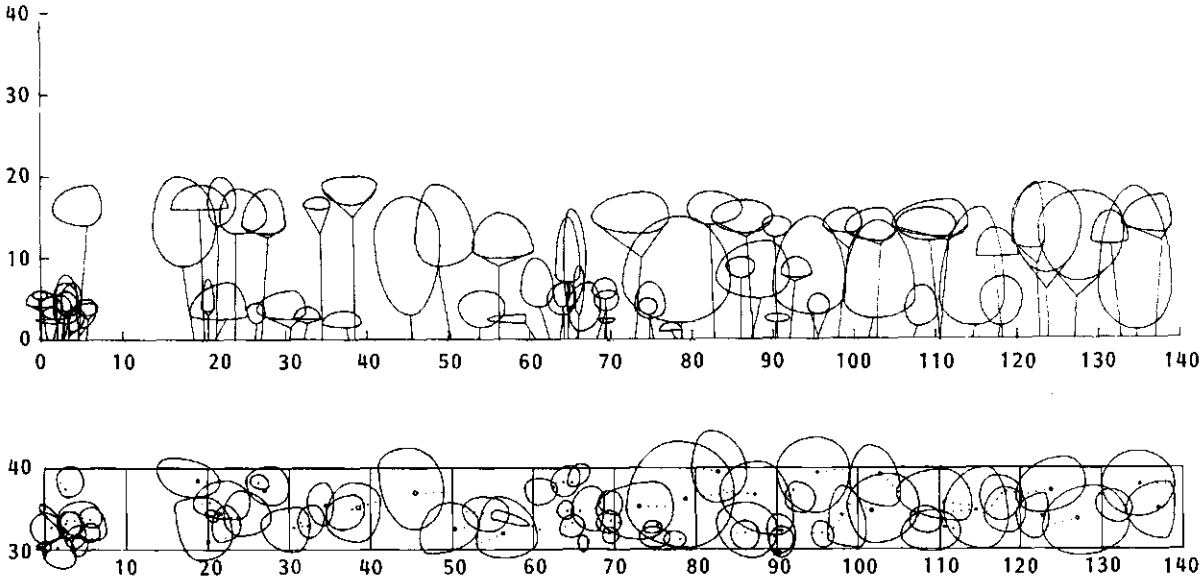
(Bron: Koop 1989)

In het huidige onderzoek is gebruik gemaakt van de struktuuropnamen in de kernvlakte van 70m x 140m, en van de vijftig vegetatie- opnamen in de kruidenstrook van 2m x 100m.

De vegetatie in de kruidenstrook is in vijftig P.Q.-opnamen van 2m x 2m opgenomen. De opnamen zijn gemaakt met behulp van de schaal van Londo. Deze vegetatiegegevens zijn in het huidige onderzoek direct bruikbaar voor de analyses.

De bosstruktuur in de kernvlakte is digitaal beschreven (Koop 1989). Iedere boom is ingemeten (Fig. 3). Bovendien is per boom de doorlatendheid voor licht opgenomen met behulp van de 10-delige schaal van Londo.

Fig. 3. De ingemeten bomen in het transect van bosreservaat Noordhout.



(Bron: Koop, 1989)

De invloed van de bosstruktuur op de kruidlaag verloopt voor een belangrijk deel via de lichtonderschepping door de bomen. De beschaduwing door bomen beïnvloed direct de groei van kiemplanten, kruiden en struiken. Op het Rijks Instituut voor Natuurbeheer is daarom een model ontwikkeld waarmee de lichtonderschepping kan woren gesimuleerd. Met behulp van het computerprogramma FOREYE (Bijlsma, 1990; Koop, 1989) kan, door het inlezen van de gedigitaliseerde bosstruktuurgegevens en stralingswaarden, afkomstig van weerstations, berekend worden hoeveel licht (MJ/m^2) per dag op een bepaalde plaats de bodem bereikt (Tab. 1). Naast deze waarden van Totaal licht worden ook waarden voor Direkt licht en Diffuus licht berekend.

In dit onderzoek zijn in de analyses gemiddelde lichtwaarden over een bepaalde periode gebruikt, die via het computerprogramma READFLUX (Bijlsma, 1990) worden berekend. In de analyses is tevens van de Ratio van Direkt licht en Diffuus licht gebruik gemaakt.

Per vegetatie-opname zijn voor één punt de lichtwaarden berekend. Verondersteld wordt dat deze waarden voor het gehele oppervlak van de P.Q.-opname gelden. De punten waarvoor de lichtwaarden zijn berekend liggen in het midden van de P.Q.-opnamen.

Tabel 1. Overzicht van de waarden ingevoerd in FOREYE.

	Galgen berg	Noord-hout	Bialo-wieza vak 256	Bialo-wieza vak 342	Speul-derbos
Locatienummer	2	3	5	16	58
Latitude locatie	52.0	52.0	52.6	52.6	52.2
Naam standaard datafile	Amerong. stf	Noord-hout.stf	Biare-new.stf	Bial342. stf	Speul-der.stf
Hoek noordpijl met basislijn kernvlakte	180	180	180	200	190
Lengte zoekstraal	30.0	30.0	35.0	30.0	30.0
File zonneschijn-duur gegevens	Debilt. dat	Debilt. dat	Bialsun. dur	Bialsun. dur	Debilt. dat

Per bos zijn per vegetatie-opname beschikbaar:

- Direkt licht (MJ/m^2d)
- Diffuus licht (MJ/m^2d)
- Totaal licht (MJ/m^2d)
- Ratio van Direkt en Diffuus licht.

De keuze van periode waarover licht is berekend is gebaseerd op de periode met de geringste variatie in inwendige kroonbedekking. Aangezien de vegetatie-periode voor elke soort verschilt is onderzocht of de vegetatie-periode per soort bekend is. Hierover blijkt onvoldoende literatuur te bestaan. Literatuur welke bekend is (Ellenberg, 1988, Eber, 1972) is vaak niet bruikbaar omdat of de soorten niet voorkomen in de vegetatie-opnamen of omdat de vegetatieperioden voor de soorten in Centraal-Europa verschillen met de vegetatieperioden voor dezelfde soorten aan de kust. Daarom is gekozen voor een periode waarin alle bomen in blad staan, namelijk van mei tot en met augustus. Dit heeft echter als nadeel dat een aantal soorten in de kruidlaag buiten deze periode ook vegetatief aanwezig zijn en kunnen assimileren. Met deze periode wordt echter geen rekening gehouden omdat het licht voor deze periode niet kan worden gesimuleerd. Dit betekent dat bij conclusies over deze soorten, rekening moet worden gehouden met het feit dat ze ook buiten de periode mei - augustus op het licht kunnen reageren. Dit geldt vooral voor mossen en soorten als vossebes en bosbes.

Er is niet alleen naar de periode mei - augustus als geheel gekeken in de analyses, maar ook naar de afzonderlijke maanden in deze

periode. Dit is gedaan om te kijken of dit andere resultaten oplevert.

Om de licht- en de vegetatiegegevens aan elkaar te relateren is gekozen voor een techniek die soorten met ongeveer dezelfde waarden voor verschillende milieuvariabelen bij elkaar plaatst in een multi-dimensionale ruimte, namelijk een ordinatie-techniek. Omdat expliciet milieuvariabelen zijn opgenomen waarin men is geïnteresseerd, is gekozen voor direct gradiënt analyse. Het computerprogramma CANOCO (Jongmans et al., 1987, Ter Braak, 1987) biedt de mogelijkheid voor direct gradiënt analyse.

Het resultaat van dit computerprogramma staat in twee files, te weten een printfile en een file welke met behulp van het computerprogramma CANOPLOT multi-dimensionale plots maakt.

2.2 GEBRUIK VAN CANOCO

In CANOCO kunnen verschillende keuzen worden gemaakt. Aan de hand van een voorbeeld-uitdraai, de printfile, worden de keuze-mogelijkheden beschreven. Vervolgens worden de resultaten van deze printfile en een CANOPLOT-file besproken. In het hoofstuk resultaten (hoodstuk 3) zijn de uitkomsten van CANOCO-runs die voor het onderzoek van belang zijn, in tabellen en figuren samengevat.

2.2.1 De printfile van CANOCO

Een voorbeeld-printfile van het computerprogramma CANOCO wordt in secties behandeld. Per behandelde sectie is de tekst, zoals deze door CANOCO wordt aangeleverd, toegevoegd. De secties zijn genummerd. Nummers tussen haakjes, in deze subparagraaf, verwijzen hierna. Hoofdletters tussen haakjes zijn verwijzingen naar secties behandeld bij de CANOPLOT (2.2.2).

2.2.1.1 De invoer.

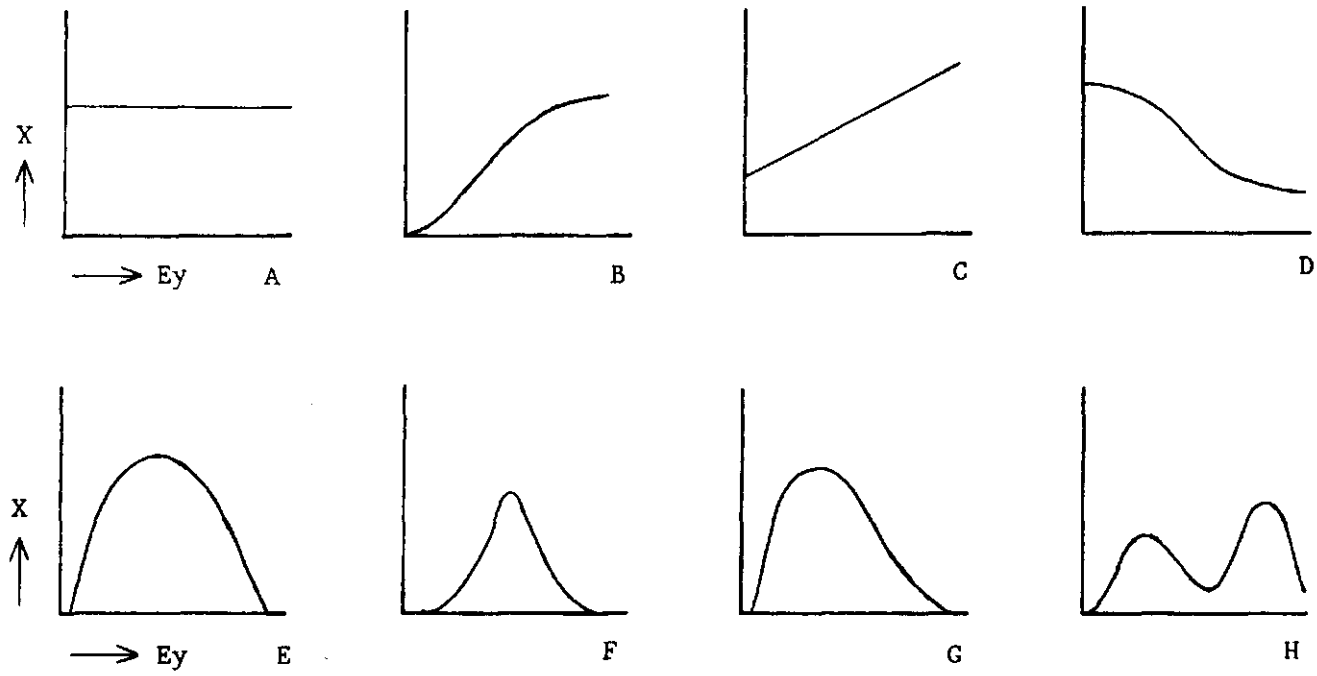
1.
```
TYPE NAME OF PRINT FILE
voorbeeld.pri
**** CANOCO **** VERSION 3.0 **** JANUARY 1989 ****

PROGRAM CANOCO - WRITTEN BY CAJO J.F. TER BRAAK
COPYRIGHT (C) 1988 MINISTRY OF AGRICULTURE AND FISHERIES
AGRICULTURAL MATHEMATICS GROUP DLO
BOX 100, 6700 AC WAGENINGEN, THE NETHERLANDS.
CANOCO PERFORMS (PARTIAL) (DETRENDED) (CANONICAL) CORRESPONDENCE ANALYSIS,
PRINCIPAL COMPONENTS ANALYSIS AND REDUNDANCY ANALYSIS.
THE PROGRAM IS AN EXTENSION OF CORNELL ECOLOGY PROGRAM DECORANA (M.O.
HILL,1979)

FOR EXPLANATION OF THE INPUT/OUTPUT SEE THE MANUAL OR
TER BRAAK, C.J.F. (1987) ORDINATION. CHAPTER 5 IN:
DATA ANALYSIS IN COMMUNITY AND LANDSCAPE ECOLOGY
(JONGMAN, R.H.G., TER BRAAK, C.J.F. AND VAN TONGEREN, O.F.R., EDS), PUDOC,
WAGENINGEN.
TYPE NAME OF FILE FOR CANOPLOT OR OTHER PROGRAM
voorbeeld.cpl
```

In het eerste deel van de printfile staan de files genoemd waarin de resultaten zijn opgeslagen.

2.
```
*** TYPE OF ANALYSIS ***
 MODEL              GRADIENT ANALYSIS
                INDIRECT     DIRECT     HYBRID
LINEAR           1=PCA       2= RDA       3
UNIMODAL         4= CA       5= CCA       6
   ,,            7=DCA       8=DCCA       9
                10=NON-STANDARD ANALYSIS
TYPE ANALYSIS NUMBER
ANSWER =  5
```

CANOCO kent negen analyse-mogelijkheden. Er moet een keuze gemaakt worden tussen indirect, direct en hybride gradiënt analyse, tussen lineair en unimodel en tussen wel of geen detrending.
Er is voor direct gradiënt analyse gekozen omdat expliciet milieu-variabelen zijn opgenomen waarin men geïnteresseerd is. De keuze voor unimodel is gemaakt omdat wordt verondersteld dat de reactie van een soort op de milieuvariabelen een optimumkromme vertoont (mond. med. Koop, 1990)(Fig. 4). Wel of geen detrending hangt af of de einden van de kromme dicht bij elkaar liggen en of de tweede as een systematische relatie vertoont met de eerste as. Dit is geen van beide het geval zodat detrending niet nodig is. Gekozen is voor Canonical Correspondance Analysis (CCA).

Fig. 4. Vormen van responscurven.



De respons (y-as) is uitgezet tegen de milieuvariabele (x-as).
a t/m d: respons zonder optimum, lineair,
e t/m g: respons met optimum, Unimodel,
h : respons met twee optima.
(Bron: Jongman et al., 1987)

3.
```
*** DATA FILES ***
SPECIES DATA       : user:[verbraak.noord.veg]noordh84.cnd
COVARIABLE DATA    :
ENVIRONMENTAL DATA : nmaal184.cnd
```

Canoco vraagt een invoer van file's waarin de vegetatie- en de lichtgegevens staan die in de analyse worden gebruikt.

4.
```
*** SCALING OF ORDINATION SCORES ***
1 = SAMPLE  SCORES ARE WEIGHTED MEAN SPECIES SCORES
2 = SPECIES   ,,    ,, WEIGHTED MEAN SAMPLE    ,,
3 = SYMMETRIC SCALING
TYPE CORRESPONDING NEGATIVE NUMBER FOR NORM-1 INSTEAD OF HILL'S SCALING
ANSWER = -2
```

Om in de resultatenplot (C) weer te geven hoe sterk de milieuvariabelen met elkaar zijn gecorreleerd is er voor gekozen de biplot scores (19) gelijk te maken met de intraset correlaties (13). Hierdoor geven de lengte van de vectoren de gewogen correlaties weer.

5.
```
*** SPECIES AND SAMPLE DIAGNOSTICS ***
0 = NO DIAGNOSTICS
1 = TOLERANCES
2 = CHI-SQUARE- FIT AND RESIDUAL DISTANCES
3 = BOTH 1 AND 2
ANSWER =  2
```

Omdat het interessant is te weten hoeveel van de variantie van een soort door een bepaalde as wordt verklaart is naar chi-square-fit gevraagd.

6.
```
ENTER NUMBERS (NOT NAMES) OF SAMPLES TO BE OMITTED
ONE AT A TIME, ENDING LIST WITH A ZERO
          0
NUMBER OF SAMPLES          50
NUMBER OF SPECIES          20
NUMBER OF OCCURRENCES     235
```

Bij deze vraag kunnen P.Q.-opnamen in de analyses worden weggelaten. Dit is nooit gebeurd.

7.
```
ENTER NUMBERS (NOT NAMES) OF ENVIRONMENTAL VARIABLES TO BE OMITTED
ONE AT A TIME, ENDING LIST WITH A ZERO
ENVIRONMENTAL VARIABLE     1  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE     2  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE     5  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE     6  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE     7  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE     8  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE     9  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE    10  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE    11  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE    12  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE    13  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE    14  TO BE OMITTED
ENVIRONMENTAL VARIABLE    15  TO BE OMITTED
                           0
```

Milieuvariabelen kunnen hier worden weggelaten in de analyses. Dit is regelmatig gebeurd.

8.
```
*** TRANSFORMATION OF SPECIES DATA ***
 TYPE -1 0 IF NO TRANSFORMATION IS REQUIRED
 TYPE -2 0 FOR THE SQUAREROOT-TRANSFORMATION
 TYPE -3 0 FOR LN(Y+C)-TRANSFORMATION
OR
 ENTER COUPLETS OF OLD AND NEW VALUES FOR
 PIECEWISE LINEAR TRANSFORMATION, ENDING WITH -1 0
(IF NO TRANSFORMATION DESIRED, MERELY PRESS RETURN)
   -3.00    0.00
TYPE VALUE OF C FOR USE IN LN(Y+C)-TRANSFORMATION
ANSWER C=      1.000
```

Bij deze transformatie kunnen de bedekkingswaarden, in percentages, van de soorten worden omgezet in een logaritmische schaal.

Hierdoor wordt de variantie in de vegetatie verminderd. Deze mogelijkheid is vaak gebruikt. Om het effect van deze mogelijkheid na te gaan is in een aantal gevallen van deze mogelijkheid geen gebruik van gemaakt.

9. TYPE NON-NEGATIVE WEIGHT TO BE GIVEN TO
* SAMPLES * THAT YOU WILL BE ASKED TO SPECIFY NEXT, OR
TYPE 0.01 TO GIVE ITEM NEGLIGIBLE WEIGHT
TYPE 0 TO DELETE ITEM
ANSWER - 1.00

Deze vraag geeft een mogelijkheid om gehele plots niet verminderd in de analyses mee te rekenen. Hiervan is geen gebruik gemaakt.

10. TYPE NON-NEGATIVE WEIGHT TO BE GIVEN TO
* SPECIES * THAT YOU WILL BE ASKED TO SPECIFY NEXT, OR
TYPE 0.01 TO GIVE ITEM NEGLIGIBLE WEIGHT
TYPE 0 TO DELETE ITEM
ANSWER - 1.00

In dit deel van Canoco wordt dezelfde vraag gesteld als bij (9), echter nu voor soorten. Alle soorten zijn bij de analyses even zwaar gewogen.

11. WEIGHTING OF SPECIES REQUIRED?
0 - NO
1 - DOWNWEIGHTING OF RARE SPECIES
ANSWER - 0

Er is geen gebruik gemaakt van de mogelijkheid om zeldzame soorten minder mee te wegen in de analyses. Zeldzame soorten, voorkomend in minder dan vijf P.Q.-opnamen, zijn bij uiteindelijke weergave in de resultaten weggelaten.

2.2.1.2 De resultaten.

12.
```
ITERATION REPORT AXIS   1
RESIDUAL  0.000565       AT ITERATION  0
RESIDUAL  0.000000       AT ITERATION  1
EIGENVALUE   0.25254

ITERATION REPORT AXIS   2
RESIDUAL  0.000003       AT ITERATION  0
EIGENVALUE   0.05652

ITERATION REPORT AXIS   3
RESIDUAL  0.076217       AT ITERATION  0
RESIDUAL  0.021276       AT ITERATION  1
RESIDUAL  0.003722       AT ITERATION  2
RESIDUAL  0.000407       AT ITERATION  3
RESIDUAL  0.000074       AT ITERATION  4
RESIDUAL  0.000008       AT ITERATION  5
EIGENVALUE   0.31442

ITERATION REPORT AXIS   4
RESIDUAL  0.062427       AT ITERATION  0
RESIDUAL  0.025696       AT ITERATION  1
RESIDUAL  0.003653       AT ITERATION  2
RESIDUAL  0.000269       AT ITERATION  3
RESIDUAL  0.000043       AT ITERATION  4
EIGENVALUE   0.26881
```

In dit overzicht zijn de eigenwaarden van assen weergegeven. Hoe hoger deze waarde hoe belangrijker de as is voor de verklaring van de variatie in de totale data.

13. **** WEIGHTED CORRELATION MATRIX (WEIGHT - SAMPLE TOTAL) ****

SPEC AX1	1.0000							
SPEC AX2	0.1438	1.0000						
SPEC AX3	0.3084	0.1781	1.0000					
SPEC AX4	0.0733	0.2748	0.0000	1.0000				
ENVI AX1	0.8484	0.0001	0.0000	0.0000	1.0000			
ENVI AX2	0.0000	0.4997	0.0000	0.0000	0.0000	1.0000		
ENVI AX3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
ENVI AX4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
total	-0.8155	0.1377	0.0000	0.0000	-0.9613	0.2756	0.0000	0.0000
sun/dft	-0.2109	0.4840	0.0000	0.0000	-0.2486	0.9686	0.0000	0.0000
	SPEC AX1	SPEC AX2	SPEC AX3	SPEC AX4	ENVI AX1	ENVI AX2	ENVI AX3	ENVI AX4

total	1.0000	
sun/dft	0.5060	1.0000
	total	sun/dft

In deze Weighted Correlation Matrix (W.C.M.) staan de gewogen correlatie's tussen twee assen, een milieuvariabele en een as en tussen twee milieuvariabelen. Deze laatste waarden zijn belangrijk om af te wegen in welke mate de milieuvariabelen samenhangen.

14.

N	VAR	(WEIGHTED) MEAN	STAND. DEV.	INFLATION FACTOR
1	SPEC AX1	0.0000	1.1787	
2	SPEC AX2	0.0000	2.0011	
3	SPEC AX3	0.0000	1.0000	
4	SPEC AX4	0.0000	1.0000	
5	ENVI AX1	0.0000	1.0000	
6	ENVI AX2	0.0000	1.0000	
7	ENVI AX3	0.0000	0.0000	
8	ENVI AX4	0.0000	0.0000	
3	total	0.9864	0.6243	1.3441
4	sun/dft	0.6587	0.3891	1.3441

Deze lijst geeft een overzicht van de gemiddelde waarden en hun standaard deviatie van de milieuvariabelen. Voor de assen is het gemiddelde altijd 0.
De inflation factor geeft hetzelfde weer als de gewogen correlatie van de milieuvariabelen (Jongman et al., 1987), namelijk een mate van correlatie tussen de milieuvariabelen.

15. PERCENTAGE VARIANCE ACCOUNTED FOR BY FIRST S AXES:

OF SPECIES ABUNDANCE DATA by species-sample plot		OF SPECIES-ENVIRONMENT TABLE by species-environment biplot	
S	PERC	S	PERC
1	11.2	1	81.7
2	13.7	2	100.0
3	27.6	3	0.0
4	39.5	4	0.0

SUM OF ALL EIGENVALUES: 2.25767
SUM OF ALL CANONICAL EIGENVALUES: 0.30906

Dit overzicht geeft aan hoeveel variatie in soorten en milieu-variabelen wordt verklaard door de verschillende assen. Bij de spieces-environmental table is de verklaring op de tweede as al 100 % omdat in dit voorbeeld maar twee milieuvariabelen worden gebruikt in de analyse. Deze twee milieuvariabelen worden op de eerste en tweede as gedwongen.

16. vegetatieopnamen noordhout augustus 1984
CANOCO -- ANALYSIS 5 CANONICAL AXES 2 COVARIABLES 0 SCALING -2 CENT./STAND.
BY SAMPLES: 0/0 BY SPECIES: 0/0MULTIPLIER 100.
DETRENDING 0 DOWNWEIGHTING 0 RESCALING 0 SEGMENTS 0 THRESHOLD 0.00 RANKIN
SAMPLES/SPECIES: 0/0
TRANSFORMATION -3.00 0.00

SPECIES SCORES

N	NAME	AX1	AX2	AX3	AX4
1	VACC IMYR	25	12	-9	9
2	VACC IVIT	-64	2	10	-4
3	SORB UAUC	42	-28	-41	-95
4	QUER CROB	-86	6	29	-55
5	DESC HFLE	-9	2	-4	-9
6	HYPN U-SP	-20	-18	-18	21
7	PLRO ZSCH	-96	15	36	-75
8	PSEU CPUR	-110	48	43	-109
9	DRYO PCAR	-38	-29	-28	15
10	LOPH CBID	-18	26	115	-4
11	MOLI NCAE	-48	39	-37	59
12	EURH YPRA	-54	-58	12	-9
13	FRAN GALN	-34	-3	-24	76
14	ORTH OLIN	-34	-75	-9	97
15	FAGU SSYL	148	23	230	43
16	DCNE LHET	18	-62	90	71
17	POHL INUT	-47	-15	-17	7
18	DCNU MSCO	60	-37	-34	30
19	PLAG T-SP	-5	-68	-20	83
20	LUCO BGLA	32	73	-176	243

Deze spieces scores geven aan op welke plaats een soort in het ordinatie-diagram uit CANOPLOT, de multi-dimensionale ruimte waarin alle variatie verklaart wordt, geplaatst wordt.

17. vegetatieopnamen noordhout augustus 1984
CANOCO -- ANALYSIS 5 CANONICAL AXES 2 COVARIABLES 0
SCALING -2 CENT./STAND. BY SAMPLES: 0/0 BY SPECIES: 0/0 MULTIPLIER 100.
DETRENDING 0 DOWNWEIGHTING 0 RESCALING 0 SEGMENTS 0 THRESHOLD 0.00
RANKING BY SAMPLES/SPECIES: 0/0
TRANSFORMATION -3.00 0.00

CUMULATIVE FIT PER SPECIES AS FRACTION OF VARIANCE OF SPECIES

N	NAME	AX1	AX2	AX3	AX4
1	VACC IMYR	25	31	34	37
2	VACC IVIT	45	45	46	46
3	SORB UAUC	17	25	41	128
4	QUER CROB	18	18	20	27
5	DESC HFLE	2	2	2	4
6	HYPN U-SP	3	7	9	13
7	PLRO ZSCH	23	24	27	41
8	PSEU CPUR	19	23	26	45
9	DRYO PCAR	3	4	5	6
10	LOPH CBID	0	1	14	14
11	MOLI NCAE	7	12	16	27
12	EURH YPRA	5	10	11	11
13	FRAN GALN	4	4	6	25
14	ORTH OLIN	1	9	9	21
15	FAGU SSYL	26	26	88	90
16	DCNE LHET	0	4	11	16
17	POHL INUT	1	1	1	2
18	DCNU MSCO	6	8	10	11
19	PLAG T-SP	0	3	3	7
20	LUCO BGLA	1	3	19	50

In dit overzicht staat voor alle soorten het percentage verklaring

van de gewogen variantie per as, de chi-square-fit. Het is cumulatief weergegeven.

18. vegetatieopnamen noordhout augustus 1984
CANOCO -- ANALYSIS 5 CANONICAL AXES 2 COVARIABLES 0 SCALING -2 CENT./STAND. BY SAM
0/0 BY SPECIES: 0/0 MULTIPLIER 100.
DETRENDING 0 DOWNWEIGHTING ORESCALING 0 SEGMENTS 0 THRESHOLD 0.00 RANKING
SAMPLES/SPECIES: 0/0
TRANSFORMATION -3.00 0.00

REGRESSION/CANONICAL COEFFICIENTS FOR STANDARDIZED VARIABLES

N	NAME	AX1	AX2	AX3	AX4
3	total	-112	-29	0	0
4	sun/dft	32	111	0	0

Deze getallen zijn de vectorwaarden die weergeven hoe de voorwaardelijke effecten van de verschillende milieuvariabelen in de multi-dimensionale ruimte zijn geplaatst. Het voorwaardelijke effect van de milieuvariabelen wil zeggen: het effect dat een milieuvariabele op een soort heeft als alle andere milieuvariabelen bekend zijn. Als de pijlen uit de biplot die het voorwaardelijke effect van de milieuvariabelen weergeven, samenvallen met de pijlen die het onvoorwaardelijke effect weergeven betekent dit dat de milieuvariabelen geheel onafhankelijk van elkaar zijn. Met behulp van deze waarden is uit te rekenen hoe de assen door de milieuvariabelen worden verklaard. In de voorbeeld-printfile staan de waarden zoals in Tabel 2.

Tabel 2. Voorbeeld regressie-coëfficienten voor gestandardiseerde variabelen,gemiddelden en standaard deviatie.

Regressie-coëfficienten voor gestandaardiseerde variabelen			mean	stand. dev.
	as 1	as 2		
total	-0.112	-0.029	0.9864	0.6243
sund/df_tot	0.032	0.111	0.6587	0.3891

Om regressie-coëfficienten voor gestandaardiseerde variabelen om te rekenen naar regressie-coëfficienten voor ongestandaardiseerde

variabelen moeten de regressie-coëfficienten voor gestandaardiseerde variabelen gedeeld worden door de standaard deviatie. Dit levert waarden zoals in Tabel 3.

Tabel 3. Voorbeeld regressie-coëfficienten voor ongestandaardiseerde variabelen.

Regressie coëfficienten voor ongestandaardiseerde variabelen		
	as 1	as 2
total	-0.179	-0.046
sund/df-tot	0.082	0.285

Met behulp van de waarden uit Tabel 3 is vast te stellen hoe de verschillende assen worden gedefinieerd:

as 1 = -0.179Log (total) + 0.082Log (sund/df_tot)

= 0.082Log ((sund/df-total)/total$^{2.183}$)

as 2 = -0.046Log (total) + 0.285Log (sund/df-tot)

= 0.285Log ((sund/df_tot)/total$^{0.161}$)

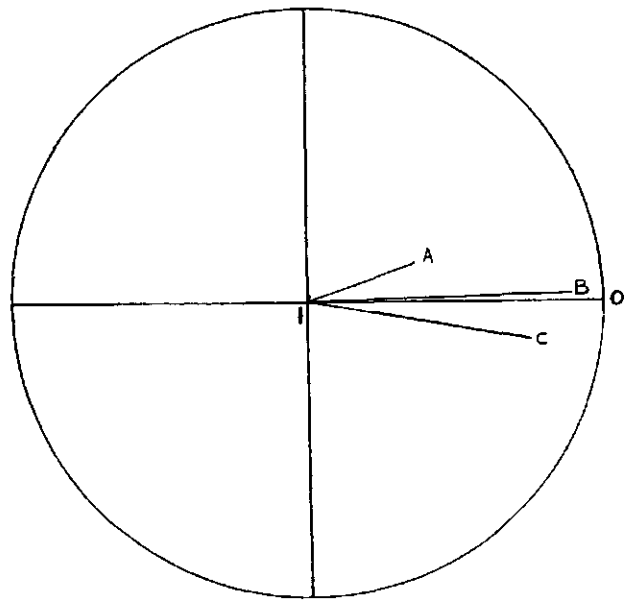
19.

```
vegetatieopnamen noordhout augustus 1984
CANOCO -- ANALYSIS  5 CANONICAL AXES 2 COVARIABLES  0 SCALING -2 CENT./STAND. BY SAM
0/0 BY SPECIES: 0/0 MULTIPLIER  1000.
          DETRENDING 0 DOWNWEIGHTING 0 RESCALING 0 SEGMENTS  0 THRESHOLD 0.00 RANKIN
SAMPLES/SPECIES: 0/0
TRANSFORMATION          -3.00    0.00

BIPLOT SCORES OF ENVIRONMENTAL VARIABLES

    N     NAME    AX1  AX2  AX3  AX4

    3  total     -961  275    0    0
    4  sun/dft   -249  969    0    0
```

De vectorwaarden geven de plaats weer van de onvoorwaardelijke effecten van de milieuvariabelen in de multi-dimensionale ruimte. Deze plaats geeft weer in welke richting de milieuvariabelen werken. Bovendien geeft de afstand tot de oorsprong weer hoe de milieuvariabele is gecorreleerd met de andere milieuvariabele. Hoe verder van de oorsprong, hoe minder gecorreleerd. Op de assen is een waarde van correlatie = 1 uitgezet. Deze waarde krijgen

milieuvariabelen die niet gecorreleerd zijn met andere milieuvariabelen. De andere waarden worden relatief aan de correlatiewaarde 1 uitgezet in de multidimensionale ruimte (Fig. 5).

Fig. 5. De weergave van de milieuvariabelen in C.C.A.-ordinatiediagram.

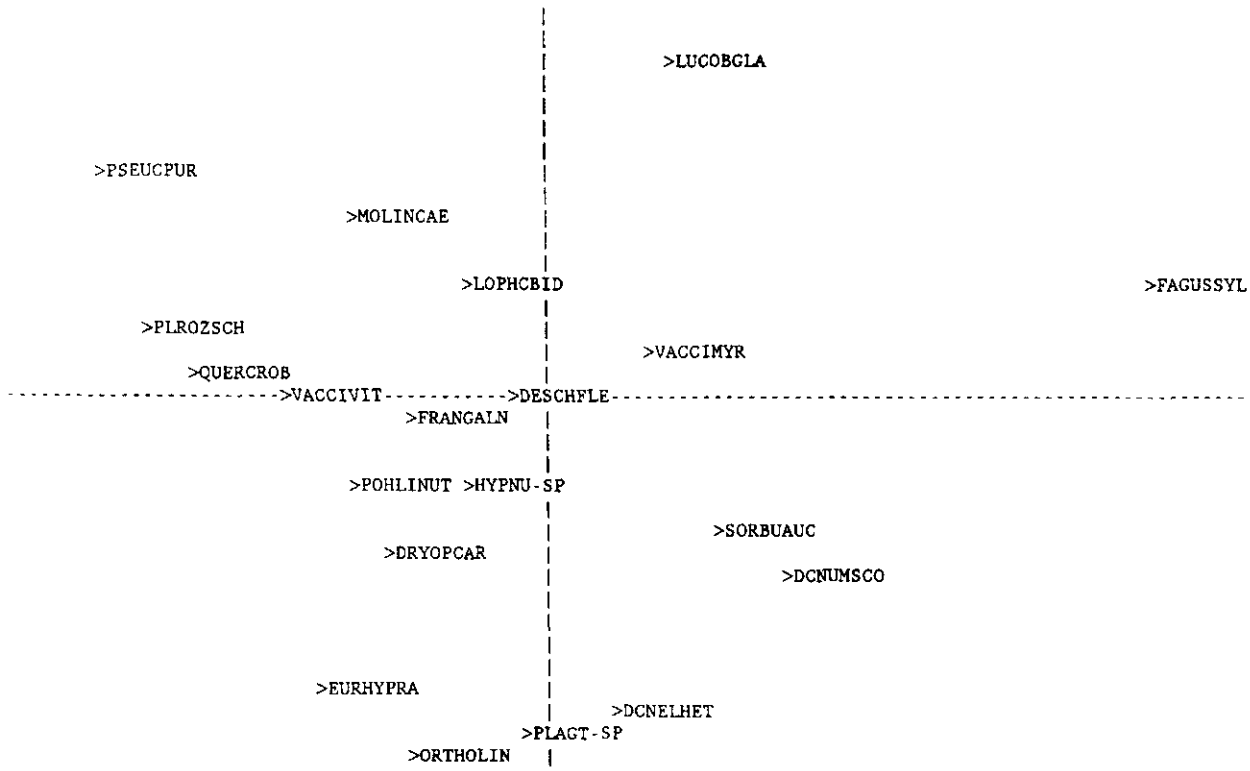


A,B,C: vectoren die de milieuvariabelen A,B,C, weergeven
0 : correlatie-coëfficient is gelijk aan nul
1 : correlatie-coëfficient is gelijk aan één
Milieuvariabele A is meer met de andere milieuvariabelen gecorreleerd dan milieuvariabele B en C. De cirkel geeft de maximale lengte aan die een vector kan hebben. Een milieuvariabele met een vectorlengte gelijk aan de straal van de cirkel heeft een correlatie-coëfficient van nul. Milieuvariabelen die niet door een vector worden weergegeven, maar in de oorsprong zijn gesitueerd, hebben een correlatie-coëfficient van één.
(Bron: Ter Braak,1989)

2.2.2 Voorbeeld van CANOPLOT-resultaten

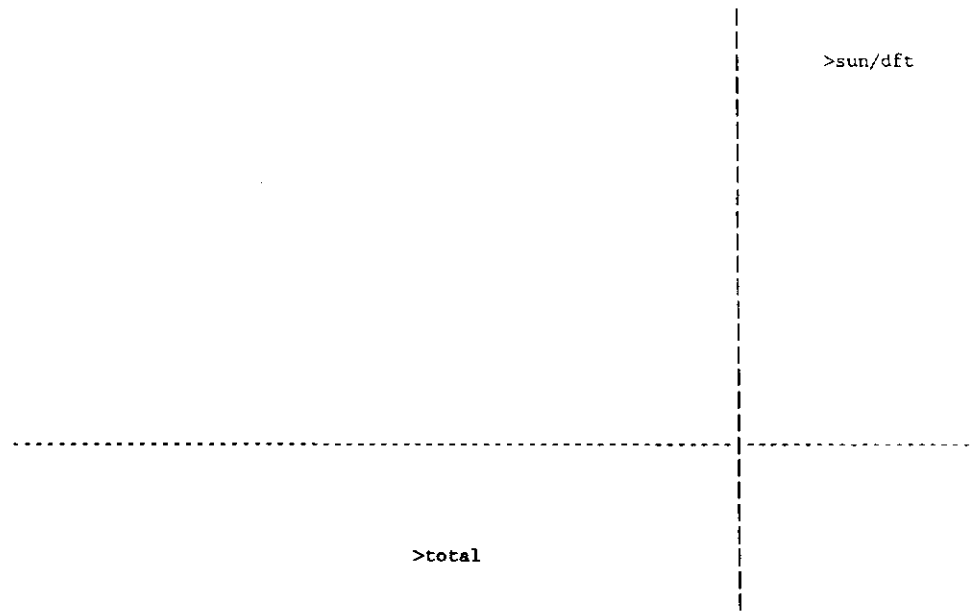
De waarden van 16, 18 en 19 zijn door middel van het computerprogramma CANOPLOT in een resultatenplot weer te geven.

```
A. vegetatieopnamen noordhout augustus 1984
   SPECIES SCORES
  Horizontal: Axis 1, vertical: Axis 2 Scale number 7
  Scale :  0.1121739     units/cm,  so 1 unit =   8.914728     cm.
  Coordinates lower left corner:   -1.1000 ,   -0.7500
       (located 2nd line from bottom, character 9)
  Coordinates upper right corner:    1.4800 ,    1.8300
       (located 2nd line from top, character 109)
  Axes (if drawn) go through the origin of the ordination
```



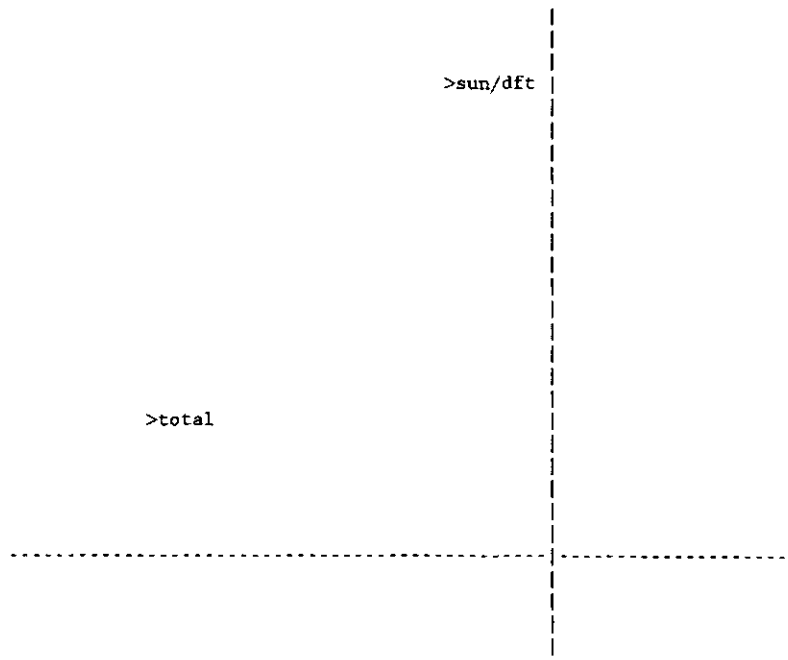
In deze plot zijn de soorten in een multi-dimensionale ruimte weergegeven.

B. vegetatieopnamen noordhout augustus 1984
REGRESSION/CANONICAL COEFFICIENTS FOR STANDARDIZED VARIABLES
Horizontal: Axis 1, vertical: Axis 2 Scale number 8
Scale : 0.1600000 units/cm, so 1 unit = 6.250000 cm.
Coordinates lower left corner: -2.2000 , -0.7500
(located 2nd line from bottom, character 9)
Coordinates upper right corner: 1.4800 , 2.9300
(located 2nd line from top, character 109)
Axes (if drawn) go through the origin of the ordination



Hier zijn in een plot de regressie-coëfficienten, weergegeven.

C. vegetatieopnamen noordhout augustus 1984
BIPLOT SCORES OF ENVIRONMENTAL VARIABLES
Horizontal: Axis 1, vertical: Axis 2 Scale number 8
Scale : 0.1121739 units/cm, so 1 unit = 8.914728 cm.
Coordinates lower left corner: -1.1000 , -0.7500
(located 2nd line from bottom, character 9)
Coordinates upper right corner: 1.4800 , 1.8300
(located 2nd line from top, character 109)
Axes (if drawn) go through the origin of the ordination



In deze plot zijn de biplot scores weergegeven.

2.3 UITGEVOERDE OPTIES

Om te onderzoeken welke lichtvariabelen het voorkomen van soorten het best verklaren, is in eerste plaats een optie uitgevoerd waarbij de lineaire waarden Diffuus en Direkt licht, van mei-augustus, is gebruikt. Op de tweede plaats is een optie uitgevoerd met de lineaire waarden Totaal licht en de Ratio van Direkt en Diffuus licht, van mei-augustus.

Om de invloed van het verminderen van de variantie van de lichtwaarden op de resultaten te onderzoeken, zijn beide opties ook uitgevoerd met de lichtwaarden in natuurlijke logaritmen.

Voor Noordhout is een analyse gemaakt waarbij meerdere milieuvariabelen zijn gebruikt om het belang van de lichtvariabelen te onderzoeken.

Om de invloed van de maanden als milieuvariabelen te onderzoeken is per boslocatie een optie uitgevoerd waarbij de logaritmen totale hoeveelheid licht van alle afzonderlijke maanden met de bedekkingswaarden van de soorten worden gebruikt. De logaritmen van het totale licht van mei-augustus worden als covariabelen ingevoerd.

Om de invloed van de gesimuleerde lichtwaarden op de kruidlaag te onderzoeken is per boslocatie is een analyse uitgevoerd waarbij de lichtvariabelen zijn gebruikt waarvan uit het eerste deel van het onderzoek bleek dat ze de hoogste variantieverklaring van soorten opleverden.

Naast de variantieverklaring van de soorten per boslocatie is ook de variantieverklaring van de soorten per bostype onderzocht. Deze bostypen bestaan uit de samenvoeging van de vegetatie-opnamen en lichtwaarden van de onderzochte boslocaties die behoren tot dit bostype. Hierdoor is naar verwachting de variatie van licht groter, zodat een uitspraak over een soort in relatie met licht een grotere geldigheid heeft.

Om te controleren of een eventuele milieugradiënt, evenwijdig aan het transect, van invloed is op de conclusies, is een optie uitgevoerd waarbij als soort de vier lichtvariabelen en als milieuvariabelen de P.Q-opnamenummers, verdeeld in enkele groepen opnamenummers, zijn ingevoerd. Als deze groepen opnamenummers de lichtvariabelen niet in belangrijke mate verklaren dan is er geen systematische lichtvariatie langs het transekt. Een eventuele onbekende milieugradiënt langs het transect, die daarmee in het P.Q.-nummer tot uitdrukking zou komen, beïnvloed niet systematisch de relatie van de soorten met het lichtklimaat. Dit heeft tot gevolg dat de ligging van de P.Q.-opname in het transekt geen effekt heeft op de conclusies.

Om de invloed van naijling te onderzoeken is elke optie voor twee verschillende momenten uitgevoerd. Eén waarbij de vegetatieopname na de struktuuropname, en één waarbij de vegetatieopname voor de struktuuropname, is gemaakt.

3 RESULTATEN

De resultaten zijn in twee delen gesplitst. In het eerste deel (3.1) wordt het relatieve belang van de lichtvariabelen ten opzichte van een aantal andere milieuvariabelen geanaliseerd. Tevens wordt afgewogen welke lichtvariabelen de soortensamenstelling het best verklaren om vervolgens deze lichtvariabelen voor de analyses van de verschillende boslocaties te gebruiken. In het tweede deel (3.2) wordt per boslocatie en per bostype de relatie tussen de gekozen milieuvariabelen met de assen en de relatie tussen de opgenomen soorten en de milieuvariabelen behandeld.

3.1 MILIEUVARIABELEN

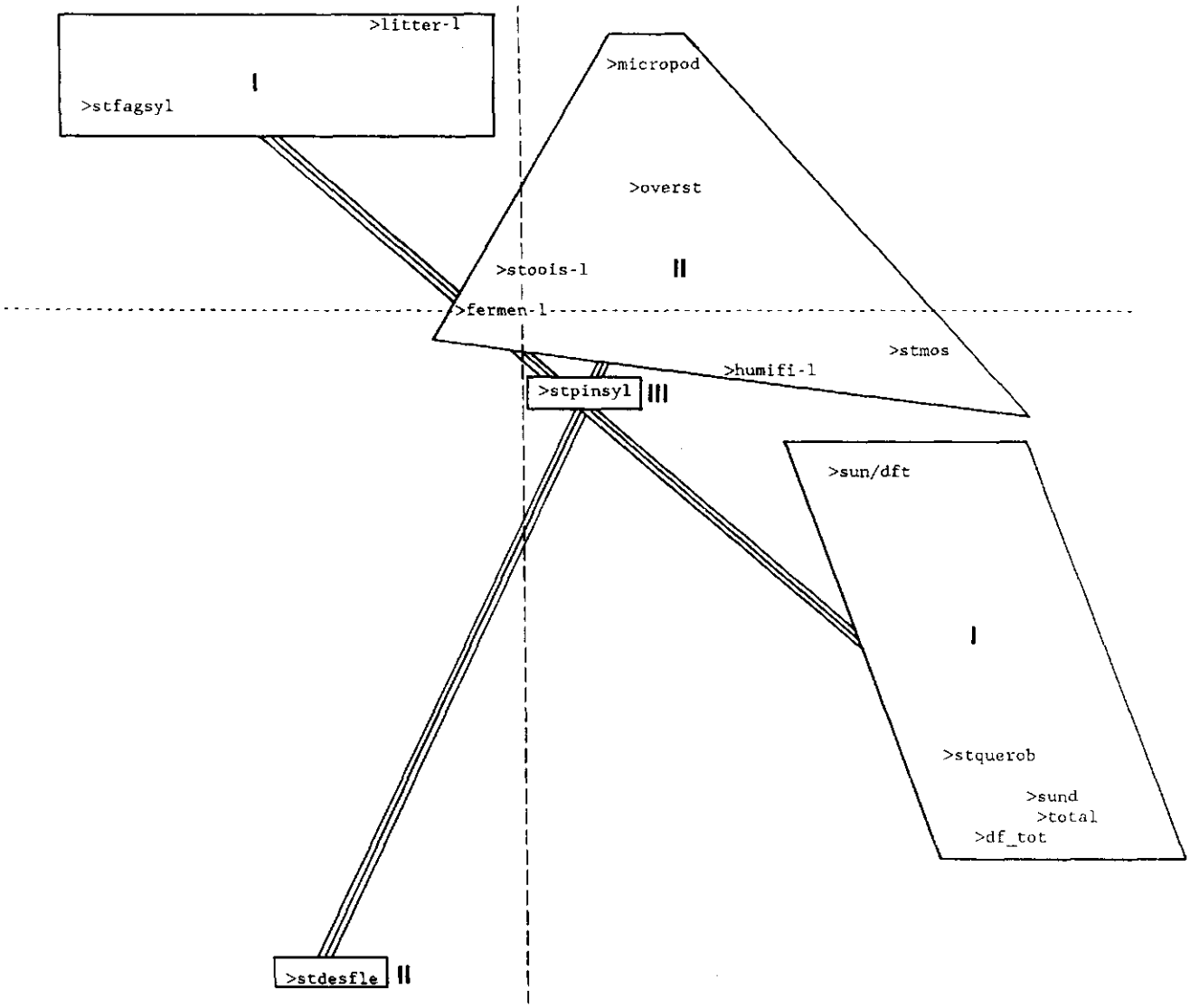
Om te analyseren hoeveel de lichtvariabelen verklaren in de totale variatie binnen de set gegevens zijn in een CANOCO-analyse van Noordhout meerdere milieuvariabelen meegenomen. De resultaten hiervan worden in 3.1.1 besproken. Vervolgens wordt besproken welk effekt de lichtvariabelen hebben (3.1.2). In 3.1.3 wordt gekeken of de invloed van het licht, berekend over de verschillende maanden, voor alle maanden gelijk is. In 3.1.4 worden de resultaten van de opties geanalyseerd, waarbij het opnamenummer, aan de hand van de ligging ingedeeld in drie groepen, als extra milieuvariabele is ingevoerd. Tot slot wordt in 3.1.5 per bostype onderzocht of de gevonden lichtwaarden van de boslocaties onderling verschillen.

3.1.1 De invloed van verschillende milieuvariabelen.

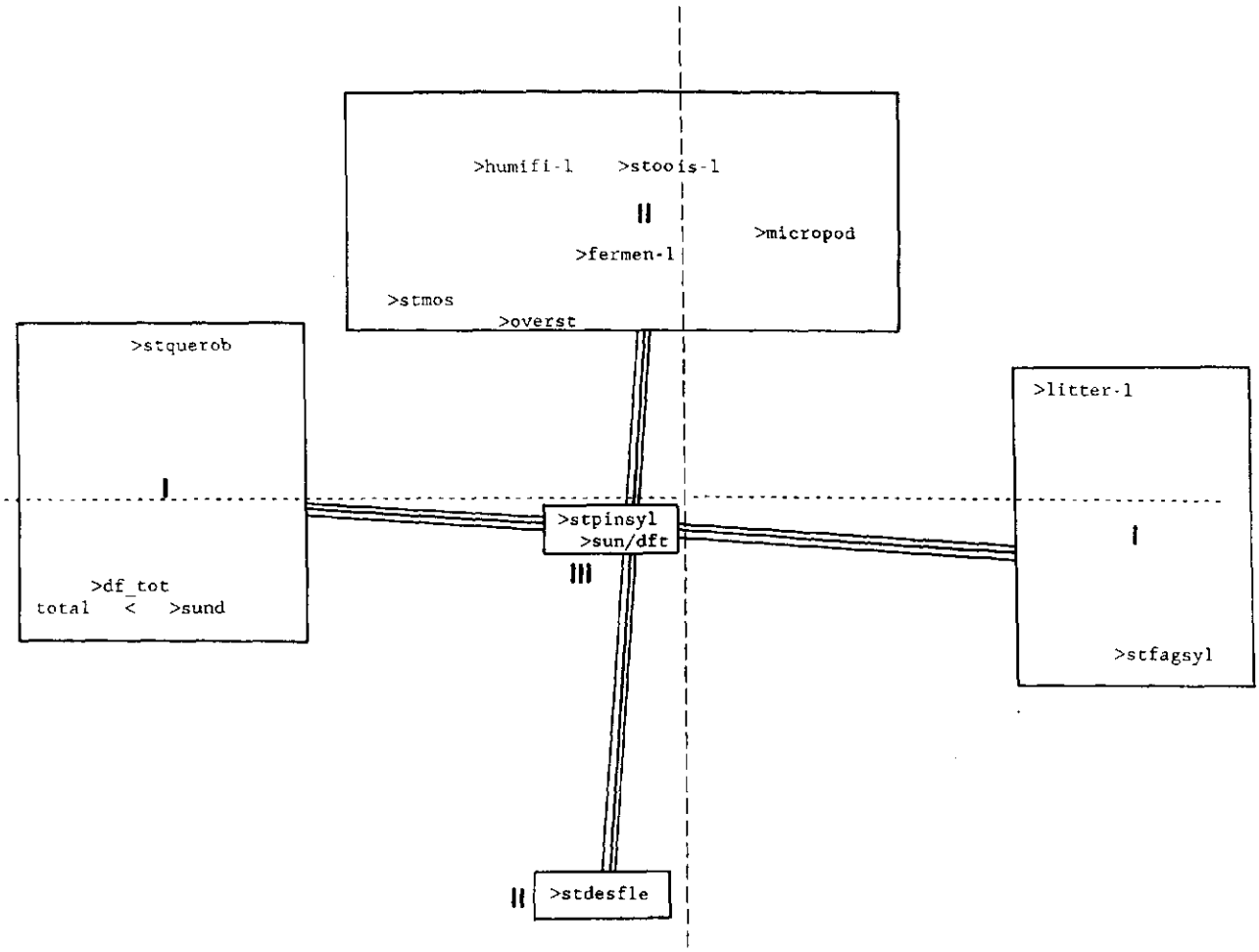
In het C.C.A.-ordinatie diagram van Noordhout 1980 en 1984, Figuur 6, blijkt dat de milieuvariabelen globaal in drie groepen zijn in te delen. Naast twee groepen met milieuvariabelen relatief ver van de oorsprong is er een derde groep milieuvariabelen die dicht bij de oorsprong liggen en nauwelijks verklarend werken. Deze laatste milieuvariabelen verschillen, met uitzondering van de strooisellaag van Pinus sylvestris-naalden (strpinsyl), per jaar. Uitgezonderd de

strooisellaag van Pinus sylvestris-naalden zijn de milieuvariabelen van deze derde groep toegevoegd aan één van de twee groepen die ver van de oorsprong af liggen. Er is bij de toevoeging gekeken naar de positie in de ordinatie van de milieuvariabelen in andere jaren.

Fig. 6. C.C.A.-ordinatie diagram van Noordhout 1980 en 1984, met als variabelen, naast de gesimuleerde lichtwaarden, extra opgenomen milieuvariabelen.



6a. Milieuvariabelen gerelateerd aan de vegetatie-opnamen van 1980



6b. Idem, echter voor 1984.

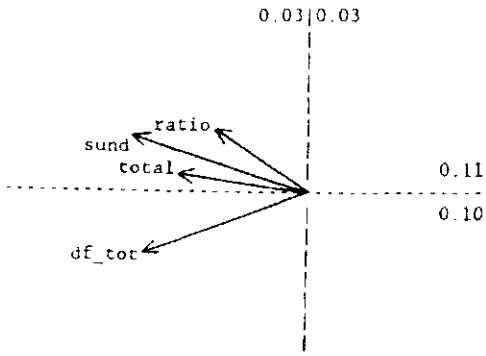
I, II, III	: klusters van milieuvariabelen op basis van de ligging
Df_tot	: Diffuus licht
Fermen-l	: Dikte van fermentation layer
Humifi-l	: Dikte van humification layer
Litter-l	: Dikte van litter layer
Micropod	: Dikte van de micropodzol
Overst	: Dikte van de overstuiving
Stdesfle	: % van de strooisellaag die bestaat uit Deschamsia flexuosa
Stfagsyl	: Idem voor Fagus sylvatica
Stmos	: Idem voor mos
Stoois-l	: Dikte van de strooisellaag
Stpinsyl	: % van de strooisellaag die bestaat uit Pinus sylvestris
Stquerob	: Idem voor Quercus robur
Sund	: Direkt licht
Sun/dft	: Ratio van Direkt en Diffuus licht
Total	: Totaal licht

De verschillende groepen in Fig. 6 hebben hun eigen verklarende werking. In Groep I valt op dat de lichtvariabelen allen bij elkaar gesitueerd zijn en dat hierbij ook de milieuvariabele aandeel Quercus robur-blad in de strooisellaag (stquerob) is geplaatst. Daartegenover staan de variabelen aandeel Fagus sylvatica-blad in de strooisellaag (stfagsyl) en dikte van de litterlaag (litter-l). De plaats van de strooisellaag van zomereikenblad is verklaarbaar omdat zomereik relatief veel licht doorlaat. Beuk daarentegen laat relatief weinig licht door en staat daarom recht tegenover de lichtvariabelen. De dikte van de litter-laag neemt toe met het voorkomen van beukenblad omdat dat moeilijk afbreekbaar is.

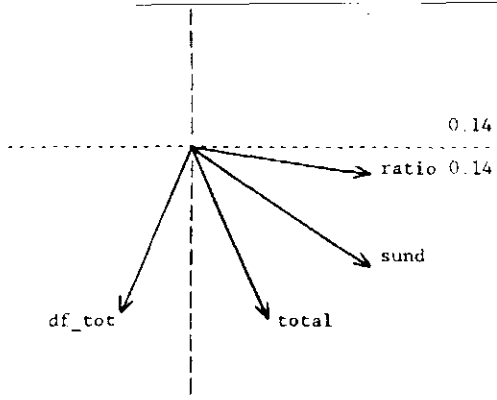
De soorten uit Groep II zijn weinig gecorreleerd met de soorten uit Groep I. De verbindingslijnen tussen de twee groepen milieuvariabelen staan nagenoeg loodrecht op elkaar. Hieruit blijkt dat de reactie van soorten op overstuiving los staat van de reactie van soorten op licht.

3.1.2 Het effekt van de lichtvariabelen en de keuze van de licht-variabelen.

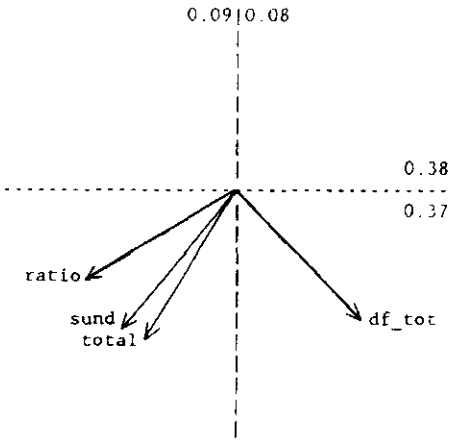
De correlatiestruktuur van de vectoren die de gesimuleerde licht-variabelen weergeven (Fig. 7a t/m 7e), is voor de vijf boslocaties globaal hetzelfde. Direkt licht is sterk gecorreleerd met Totaal licht. Diffuus licht is zwak tot matig gecorreleerd met Direkt licht en is niet of nauwelijks gecorreleerd met de Ratio (Sund/Df_tot) (zie ook Bijlage 3). Dit betekent dat als de hoeveelheid Diffuus licht verandert, de Ratio (Sund/Df_tot) niet noodzakelijk hoeft mee te veranderen omdat dan de hoeveelheid Direkt licht kan toenemen of afnemen.



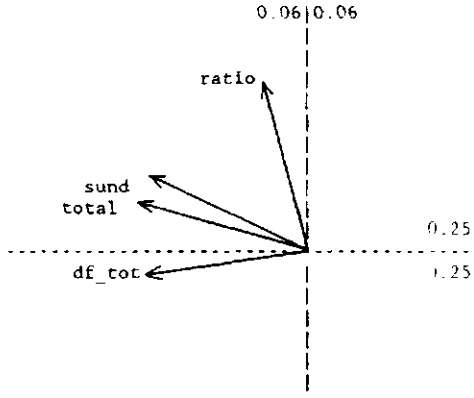
7a. Salgenberg, 1988



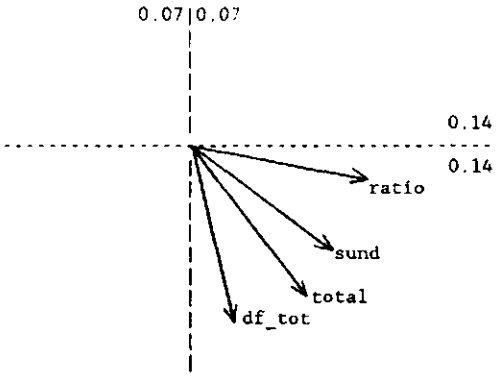
7b. Bialowieza vak 256, 1987



7c. Speulderbos, 1987



7d. Noordhout, 1984



7e. Bialowieza vak 342, 1987

Fig. 7. Onvoorwaardelijke effekten van de lichtvariabelen en eigenwaarden assen.

Eigen-

waarden:- rechts boven x-as, optie met sund en df_tot,

- rechts onder x_as, optie met total en ratio,
- boven links van y-as, optie met sund en df_tot,
- boven rechts van y-as, optie met total en ratio.

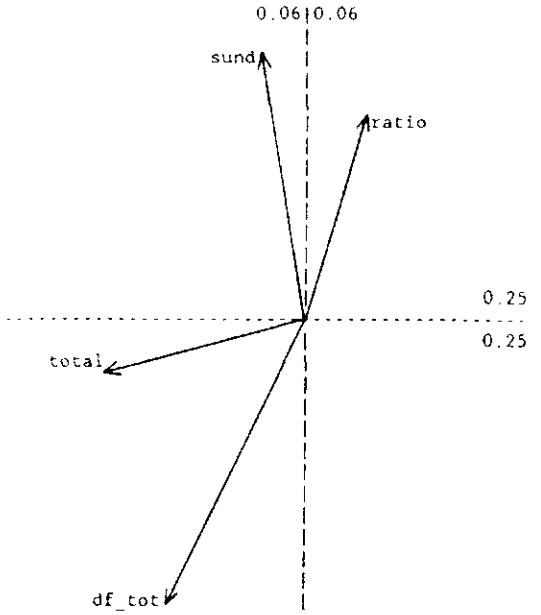
(Voor afkortingen, zie Bijlage 2)

Tabel 4. Overzicht van de gesommeerde %-variantieverklaring van de eerste twee assen, voor de vijf onderzochte boslocaties.

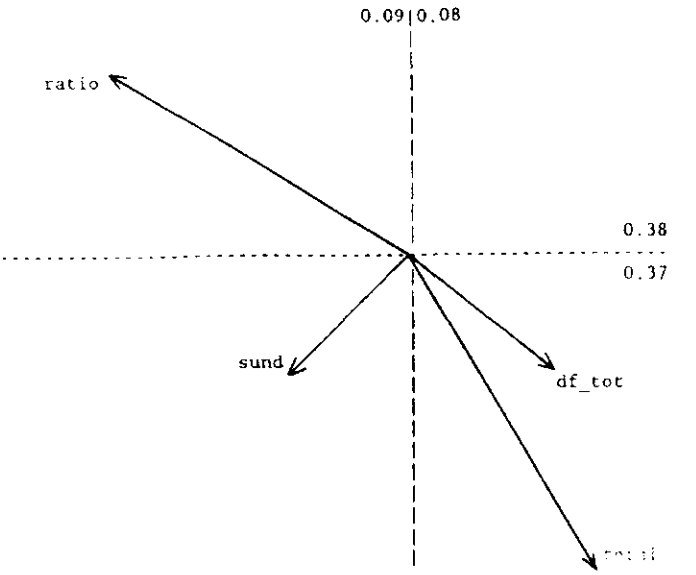
		Diffuus en Direkt		Totaal en Ratio	
		Lineair	Nat. log.	Lineair	Nat. log.
Noordhout	'80	11.3	10.9	11.3	11.0
	'84	11.8	13.5	12.8	13.7
Galgenberg	'86	5.1	5.3	5.0	5.3
	'88	6.5	7.1	7.0	7.0
Speulderbos	'87	10.6	10.5	10.5	10.3
Bialowieza,					
vak 256,	'84	6.9	6.5	6.7	6.6
	'87	12.3	12.3	13.6	12.1
Bialowieza,					
vak 342,	'84	13.8	13.7	13.6	13.6
	'87	14.4	14.1	14.0	14.0

De eigenwaarden van de eerste twee assen (zie ook Bijlage 4) en de ordening van soorten en monsterpunten zijn voor de ordinaties met Direkt en Diffuus licht en met Totaal licht en de Ratio (Sund/Df_tot), voor alle vijf de boslocaties ongeveer gelijk. Uit het overzicht van gesommeerde %-variantieverklaring voor de eerste twee assen, Tabel 4, blijkt dat het %-variantieverklaring ongeveer gelijk is bij deze ana--lyses. Dit betekent dat de analyses met Totaal licht en de Ratio (Sund/Df_tot) de soortensamenstelling even goed verklaren als de analyses met Direkt en Diffuus licht. Uit Tabel 4 blijkt ook dat omzetting van lineaire lichtwaarden naar lichtwaarden in natuurlijke logaritmen geen verlies aan informatie oplevert. Behalve in Bialowieza, vak 256 en vak 342 (Fig. 7b en 7e), zijn de eigenwaarden van de eerste as ten minste drie maal zo groot als de eigenwaarden van de tweede as. Dit betekent dat de lichtvariabelen in deze vier boslocaties een sterkere milieugradiënt op de eerste as weerspiegelen dan op de tweede as.

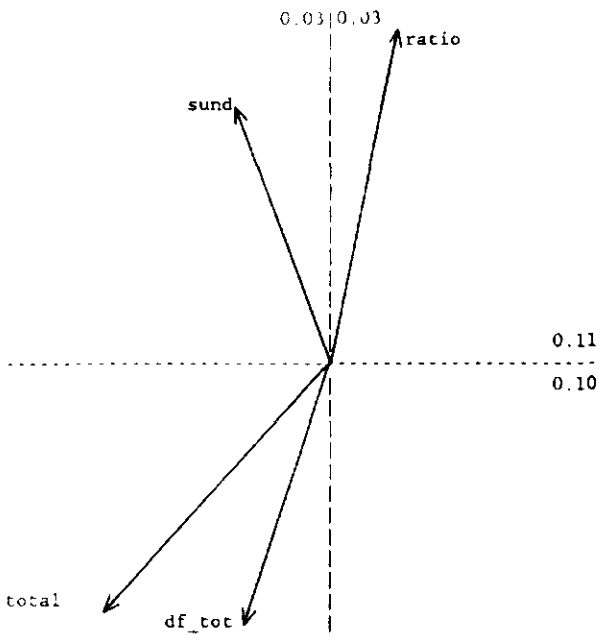
De correlaties tussen de assen en de milieuvariabelen verschillen nogal per boslocatie. As 1 is voor Noordhout (Fig. 7c) vooral aan Totaal



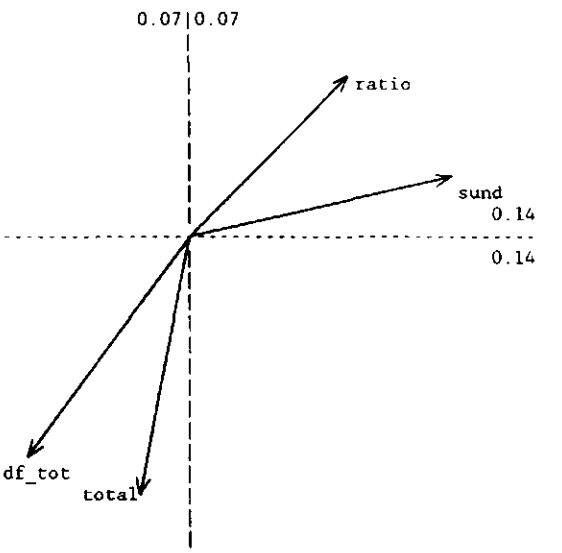
8a. Meerdhout, 1984



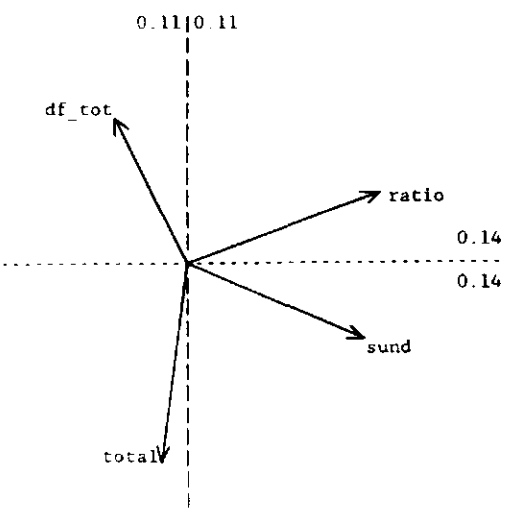
8b. Speulderbos, 1987



8c. Galgenberg, 1988



8d. Bialowieza vak 342, 1987



8e. Bialowieza vak 256, 1987

Fig. 8. Voorwaardelijke effekten van de lichtvariabelen en eigenwaarden assen.

Eigenwaarden:
- rechts boven x-as, optie met sund en df_tot,
- rechts onder x_as, optie met total en ratio,
- boven links van y-as, optie met sund en df_tot,
- boven rechts van y-as, optie met total en ratio.

(Voor afkortingen, zie Bijlage 2)

licht gecorreleerd. Voor Bialowieza, vak 256 en vak 342, fig. 7b en 7e, is dit vooral de Ratio (Sund/Df_tot). De eerste as van het Speulderbos en de Galgenberg zijn in ongeveer gelijke mate gecorreleerd aan de Ratio (Sund/Df_tot) en aan Totaal licht. As 2 is voor Noordhout vooral aan de Ratio (Sund/Df_tot) gecorreleerd. Voor Bialowieza, vak 256 en vak 342, is dit vooral Totaal licht. Voor beide andere boslocaties is deze correlatie aan Totaal licht en Ratio (Sund/Df_tot) ongeveer even groot.

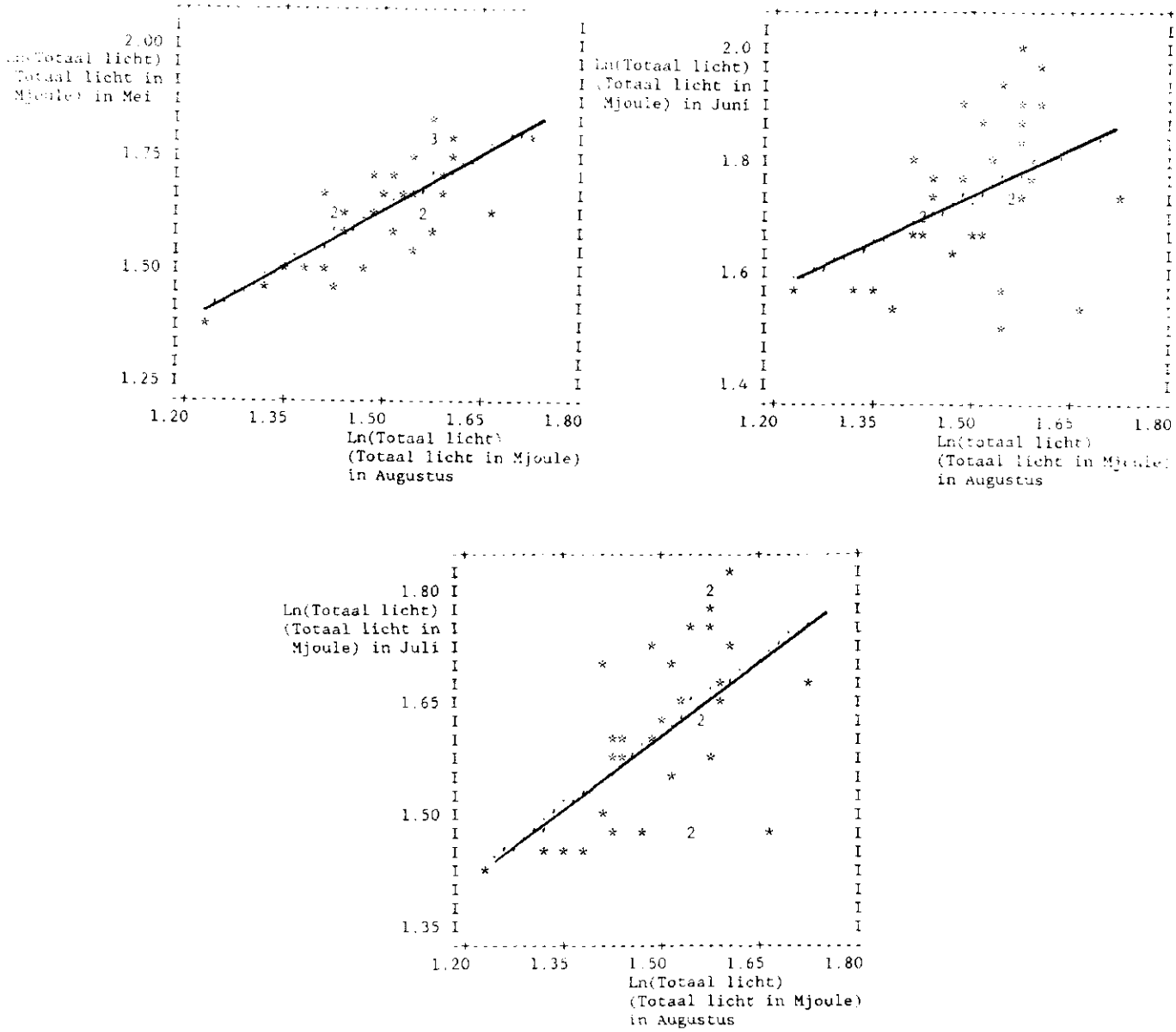
Het verschil in definiering van de assen in termen van lichtvariabelen verschilt per boslocatie behoorlijk (Fig. 8a t/m 8e, Bijlagen 5 en 6). As 1 blijkt voor Noordhout vooral te worden gedefinieerd door Totaal licht (of equivalent hieraan, een gewogen som van Direkt en Diffuus licht). Voor Bialowieza, vak 256 en vak 342, is dit vooral de Ratio (Sund/Df_tot) (of equivalent hieraan, een gewogen deling van Direkt en Diffuus licht). Deze as wordt voor Speulderbos en de Galgenberg door beide lichtvariabelen in ongeveer dezelfde mate gedefineerd.

Uit dit alles blijkt dat analyses met Diffuus en Direkt licht tot dezelfde conclusies leiden als analyses met Totaal licht en Ratio (Sund/Df_tot). Vandaar dat voor verdere analyse alleen Totaal licht en Ratio (Sund/Df_tot) zijn gebruikt als verklarende variabelen.

3.1.3 De invloed van de verschillende maanden

Bij een ordinatie met als milieuvariabele Totaal licht per maand blijken de afzonderlijke maanden met elkaar gecorreleerd te zijn. De gewogen correlatie-coëfficienten tussen de verschillende maanden varieren van 0.73 tot 1.00 (Bijlage 7). De correlatie van de verschillende maanden met augustus wijkt het meest af van 1.00. Voor het Speulderbos is dit verschil echter het grootst. De correlatie-coëfficienten zijn aanzienlijk kleiner dan 1.00 namelijk voor mei-augustus 0.6512, voor juni-augustus 0.2471 en voor juli-augustus 0.4137 (Bijlage 7). Uit Fig. 9 blijkt dat er wel een relatie is. Doordat echter nogal wat punten afwijken van de gefitte lijn worden de correlatie-coëfficienten die door het programma worden berekend vrij laag.

Fig. 9. De relatie tussen de lichtwaarden berekend over de verschillende maanden voor het Speulderbos.



*: correlatie van één P.Q.-opname
2: correlatie van twee P.Q.-opnamen
: regressielijn (berekend met Genstat 5)

3.1.4 Totaal licht en Ratio (Sund/Df_tot), in nat. logaritmen, met als extra milieuvariabele het opnamenummer.

Uit het overzicht waarin de %-variantieverklaringen voor Totaal licht en Ratio (sund/Df_tot) door de ligging van de P.Q.-opnamen staan, Tabel 5, blijkt dat in geen van de boslocaties de plaats van de

P.Q.-opnamen de lichtvariabelen Totaal licht en Ratio (Sund/Df_tot) verklaren. Dit betekent dat er geen systematische lichtvariatie langs het transekt is. Hiermee wordt uitgesloten dat conclusies verbonden aan de relatie tussen licht en het voorkomen van soorten een gevolg zijn van een onbekende milieugradiënt evenwijdig aan het transekt. De ligging van de P.Q.-opnamen heeft geen invloed op de conclusies. (zie pag. ***)

Tabel 5. %-Variantieverklaring voor de milieuvariabelen Totaal licht en Ratio (Sund/Df_tot) door de ligging van de P.Q.-opnamen.

	Totaal licht	Ratio (Sund/Df_tot)
Noordhout	50	0
Galgenberg	35	16
Speulderbos	23	14
Bialowieza, vak 256	3	5
Bialowieza, vak 342	10	28

Het %-variantieverklaring is het hoogst bij Noordhout (Tabel 3). Dit komt waarschijnlijk doordat dit transect langzaam afloopt door de aanwezigheid van enkele stuifduinen en er een gradiënt aanwezig is van donker beukenbos aan het ene eind van het transect naar een lichter grove dennen-eikenbos aan het andere eind.

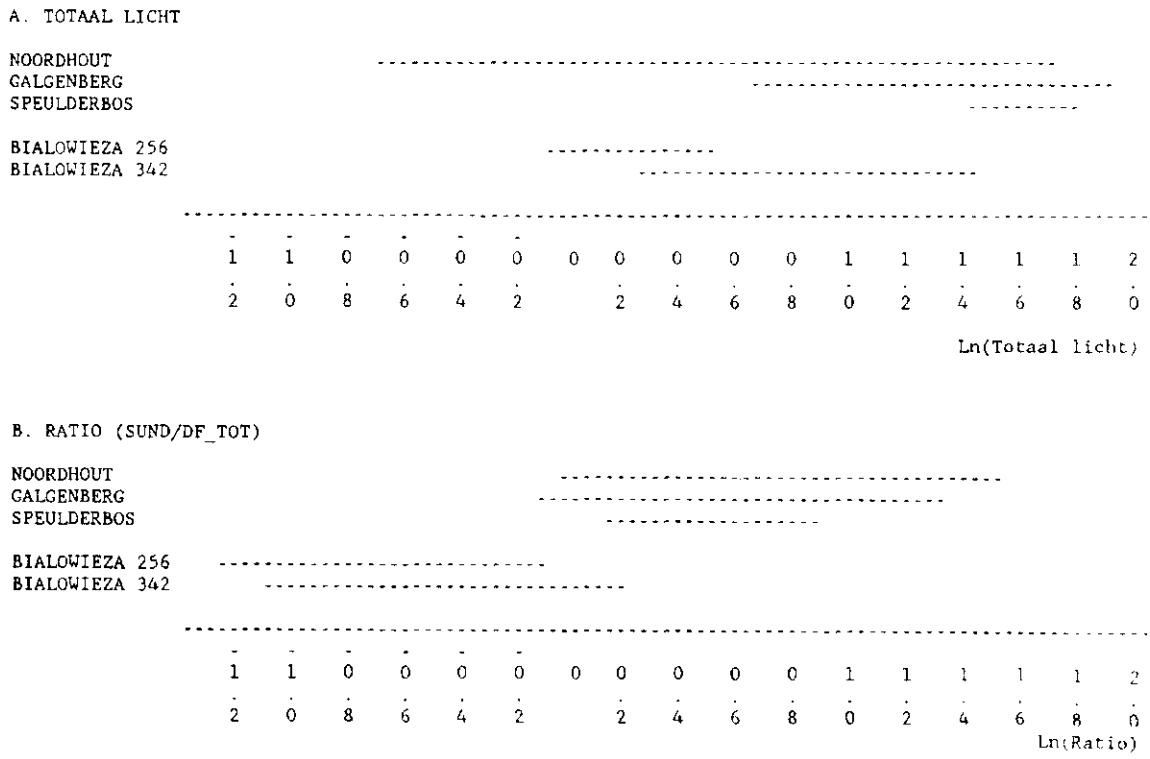
3.1.5 De variatie in Totaal licht en Ratio (Sund/Df_tot) per boslocatie.

Voor de boslocaties behorende tot het Fago-Quercetum is de grootste variatie in Totaal licht aanwezig in Noordhout (Fig. 10). De Totaal licht-waarden van Galgenberg en Speulderbos variëren in mindere mate. De Totaal licht-waarden van deze boslocaties zijn gelijk aan de hoogste Totaal licht-waarden van Noordhout. Voor de boslocaties behorende tot het Tilio-Carpinetum verschillen de Totaal licht-waarden zeer sterk. Bialowieza, vak 342, heeft veel hogere Totaal lichtwaarden dan Bialowieza, vak 256. Wat opvalt is dat volgens Fig. 10 de lichtwaarden van het Speulderbos, ondanks dat het een donker beukenbos is, even hoog zijn als de hoogste lichtwaarden van Galgenberg en Noordhout.

De verschillen tussen de verschillende boslocaties per bostype zijn voor Ratio (Sund/Df_tot) niet groot. Wel valt op dat de Ratio-waarden

in de boslocaties behorend tot het Tilio-Carpinetum (Bialowieza, vak 256 en vak 342.) duidelijk lager zijn dan die van de boslocaties behorend tot het Fago-Quercetum (Noordhout, Galgenberg, Speulderbos).

Fig. 10. De variatie in Totaal licht en Ratio per boslocatie.



a. Lichttraject Totaal licht voor de vijf boslocaties.
b. Lichttraject Ratio (Sund/Df-tot) voor de vijf boslocaties.
(m.b.v. Genstat 5; Lane 1987)

3.2 RELATIES TUSSEN MILIEUVARIABELEN EN SOORTEN.

3.2.1 Noordhout

Een aantal soorten vertonen een belangrijke correlatie met Totaal licht (Tabel 6). De meest opvallende soorten zijn in dit opzicht de beide Vaccinium-soorten. Vaccinium vitis-idaea reageert met een toename in bedekking als Totaal licht toeneemt. Vaccinium myrtillus reageert hierop met een afname. Een aantal soorten zijn nauwelijks aan Totaal licht gecorreleerd. Hier valt vooral Deschampsia flexuosa op. Dit betekent echter niet dat Deschampsia flexuosa geheel niet op licht

reageert. Dit is niet het geval in dit bostype met deze variatie in lichtwaarden.

Voor Quercus robur spreken de resultaten zich tegen. Dit komt waarschijnlijk doordat de manier van opnemen in deze twee jaren verschilt. In 1980 zijn ook iets groter planten tot de kiemplanten gerekend (mond. med. Koop).

Omdat de twee jaren door verschillende mensen zijn opgenomen is het waarschijnlijk dat Hypnum jutlandicum en Hypnum spec. dezelfde soorten zijn. Het aantal P.Q.-opnamen waarin deze soorten voorkomen komen ook goed overeen.

Tabel 6. De verklaring in variantie door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht voor Noordhout, 1980 en 1984.

+ : een toename van deze soort bij toename van Totaal licht.
- : een afname van deze soort bij toename van Totaal licht.
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn uit het overzicht weggelaten. Als in de Tabel voor een bepaalde soort geen waarde aanwezig is betekend dat die soort niet of in minder dan vijf P.Q.-opnamen voorkomt.

	%-variantie verklaring		aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt	
Jaar van vegetatie-opname	'80	'84	'80	'84
Vaccinium vitis-idaea	+ 32	+ 42	21	21
Vaccinium myrtillus	- 42	- 17	47	48
Pleurozium schreberi		+ 23		5
Sorbus aucuparia	- 20	- 22	27	34
Fagus sylvatica	- 11	- 22	5	13
Molinea caerulea	+ 11	+ 10	12	10
Quercus robur	+ 2	+ 17	15	6
Dicranum scoparium		- 8		6
Hypnum jutlandicum	+ 4		13	
Frangula alnus	+ 2	+ 3	6	13
Hypnum spec		+ 2		18
Deschampsia flexuosa		+ 2	32	33
Dryopteris carthusiana		+ 1		6

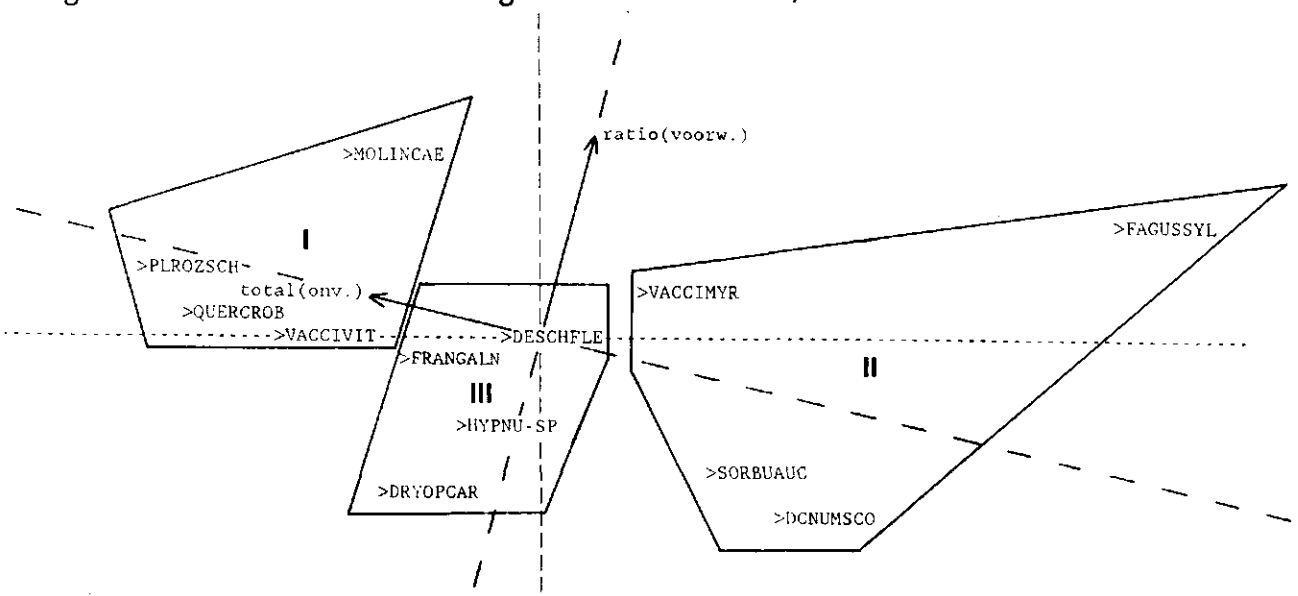
Alleen de variantie van Vaccinium myrtillus wordt in Noordhout in enige mate verklaard wordt door het voorwaardelijke effekt van de Ratio (Sund/Df_tot) (Tabel 7). Verwacht werd dat juist mossen op deze milieuvariabele zouden reageren. Aan de meeste mossoorten kunnen echter geen conclusies verbonden worden omdat ze in te weinig P.Q.-opnames voorkomen.

Tabel 7. De verklaring in variantie door het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot) voor Noordhout, 1980 en 1984.

+ : een toename van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
- : een afname van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn uit het overzicht weggelaten. Als in de Tabel voor een bepaalde soort geen waarde aanwezig is betekend dat die soort niet of in minder dan vijf P.Q.-opnamen voorkomt.

	%-variantie verklaring		aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt	
Jaar van vegetatie-opname	'80	'84	'80	'84
Vaccinium myrtillus	+ 6	+13	47	48
Hypnum spec.		- 5		18
Vaccinium vitis-idaea	- 3	- 3	21	21
Dryopteris carthusiana		- 3		6
Fagus sylvatica	0	+ 5	5	13
Molinea caerulea	+ 1	+ 2	12	10
Sorbus aucuparia	- 1	- 2	27	34
Quercus robur	+ 1	- 1	15	6
Dcranum scoparium		- 1		6
Hypnum jutlandicum	- 1		13	
Deschampsia flexuosa	- 1	0	32	33
Frangula alnus	0	- 1	6	13
Pleurozium schreberi		0		5

Fig. 11. C.C.A.-ordinatie diagram van Noordhout, 1984.



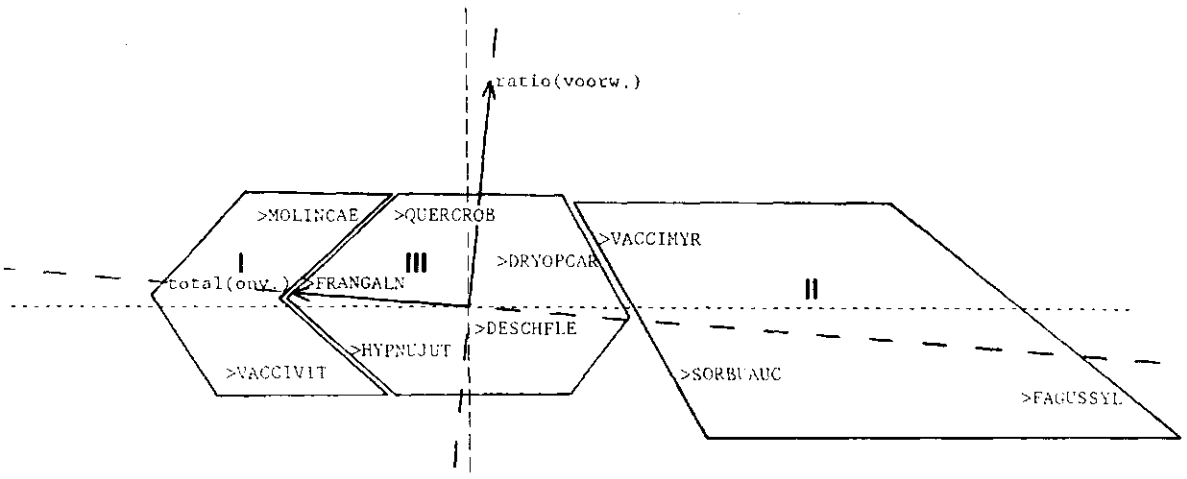
I,II,III : klusters van soorten op basis van ligging en variantie verklaring,
total(onv.) : onvoorwaardelijke effect van Totaal licht,
ratio(voorw.): voorwaardelijke effect van de Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnamen voorkomen zijn weggelaten in deze figuur.
Voor verklaring van de afkortingen zie Bijlage 2.

In het C.C.A.-ordinatie diagram van Noordhout, 1984, (Fig. 11) zijn de soorten ingedeeld in drie groepen. Dit is gebeurd aan de hand van de positie in het ordinatie diagram en de variantieverklaring van de soorten t.o.v. de milieuvariabelen.

Uit Fig. 11 blijkt dat de soorten in Groep I en III het meest op een toename van Totaal licht reageren. De soorten uit Groep I zullen toenemen. De soorten uit Groep III zullen daarentegen afnemen. De bedekking van soorten uit Groep II zal nauwelijks veranderen. Dit geldt zowel voor het voorwaardelijke als onvoorwaardelijke effekt van deze milieuvariabelen.

Alle soorten uit de verschillende groepen reageren nauwelijks op het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot).

Fig. 12. C.C.A.-ordinatie diagram van Noordhout, 1980.



I,II,III : klusters van soorten op basis van ligging en variantie verklaring,
total(onv.) : onvoorwaardelijke effect van Totaal licht,
ratio(voorw.): voorwaardelijke effect van de Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn weggelaten in deze figuur.
Voor verklaring van de afkortingen zie Bijlage 2.

Voor 1980 (Fig. 12) geldt voor de soorten ten opzichte van Totaal licht hetzelfde als in 1984 (Fig. 11). De soorten zijn echter dichter bij elkaar gelegen zodat het lijkt dat alle soorten nauwelijks op Totaal licht zullen reageren.

Op de Ratio (Sund/Df_tot) zullen de soorten niet of nauwelijks reageren bij veranderingen.

Quercus robur is op grond van het verschil in %-variantieverklaring tussen beide jaren in 1984 bij Groep I gevoegd en in 1980 bij Groep II.

3.2.2 Galgenberg

Tabel 8. De verklaring in variantie door onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht voor Galgenberg, 1986 en 1988.

+ : een toename van deze soort bij toename van Totaal licht.
- : een afname van deze soort bij toename van Totaal licht.
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn uit het overzicht weggelaten. Als in de Tabel voor een bepaalde soort geen waarde aanwezig is betekend dat die soort niet of in minder dan vijf P.Q.-opnamen voorkomt.

	%-variantie verklaring		aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt	
Jaar van vegetatie-opname	'86	'88	'86	'88
Pleurozium schreberi	+19	+28	36	24
Corydalis claviculata	- 6		26	
Hypnum jutlandicum	- 8	0	50	47
Vaccinium myrtillus	0	- 6	50	50
Quercus robur	- 3	+ 2	10	9
Dicranum scoparium	+ 2		6	
Orthodontium lineare		- 2		5
Descampsia flexuosa	0	- 1	45	36
Dryopteris carthusiana	0	0	16	11
Galium saxatile	0	0	5	7

Van de op de Galgenberg geïnventariseerde soorten soorten blijkt dat alleen de soort Pleurozium schreberi een redelijke correlatie met Totaal licht vertoont (Tabel 8). De andere soorten worden niet of nauwelijks verklaard door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht. De soorten vertonen weinig verschil in reactie op Totaal licht in de verschillende jaren.

Opvallend is dat Corydalis claviculata in 1986 in veel plots voorkomt en in 1988 in niet één. In geen van de plots komt deze soort echter met een hoge bedekking voor.

Maar één soort wordt voor een belangrijke deel bepaald door het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot) (Tabel 9). Dit is de

soort Dryopteris carthusiana. Het verschil in reactie op de Ratio (Sund/Df_tot) tussen kruiden en kiemplanten enerzijds en mossen anderzijds is echter zeer gering.

Tabel 9. De verklaring in variantie door voorwaardelijk effekt van Ratio (Sund/Df_tot) voor Galgenberg, 1986 en 1988.

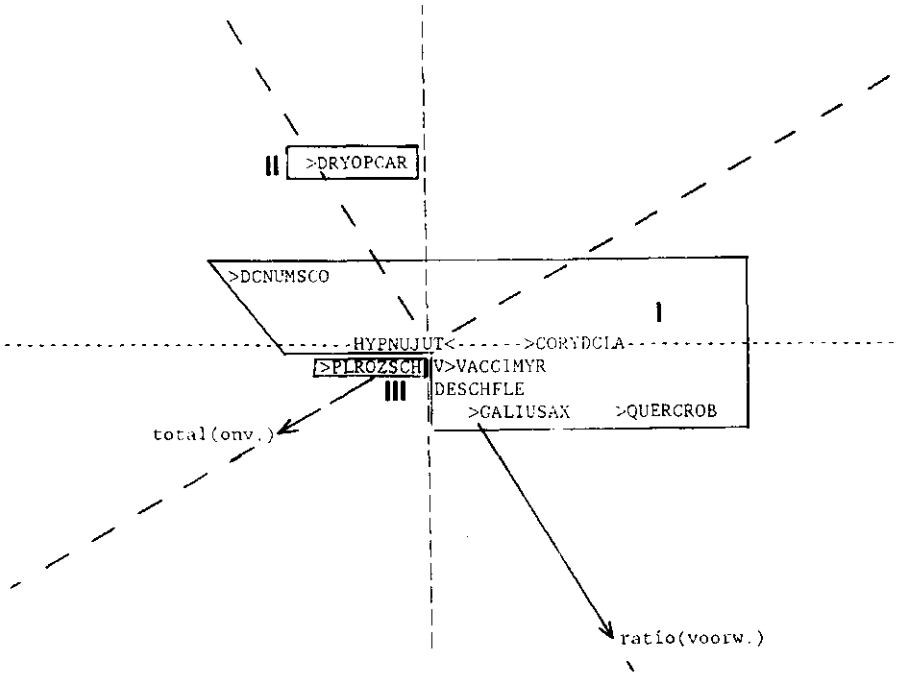
+ : een toename van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
- : een afname van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn uit het overzicht weggelaten. Als in de Tabel voor een bepaalde soort geen waarde aanwezig is betekend dat die soort niet of in minder dan vijf P.Q.-opnamen voorkomt.

	%-variantie verklaring		aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt	
Jaar van vegetatie-opname	'86	'88	'86	'88
Dryopteris carthusiana	-14	- 9	16	11
Orthodontium lineare		+ 6		5
Vaccinium myrtillus	+ 6	+ 2	50	50
Pleurozium schreberi	- 4	- 3	36	24
Dicranum scoparium	- 3		6	
Quercus robur	+ 3	+ 2	10	9
Descampsia flexuosa	+ 1	- 1	45	36
Corydalis claviculata	+ 1		26	
Hypnum jutlandicum	+ 1	0	50	47
Galium saxatile	0	+ 1	5	7

In het C.C.A.-ordinatie diagram van de Galgenberg, 1986, (Fig. 13) zien we een grote groep met indifferente soorten, Groep I. Deze reageren niet of nauwelijks op een verandering van Totaal licht of de Ratio (Sund/Df_tot). Eén soort is duidelijk gecorreleerd met het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot), namelijk Dryopteris carthusiana, Groep II. Deze reageert negatief op een toename van de Ratio (Sund/Df_tot).

Pleurozium schreberi, Groep III, is volgens Tabel 8 duidelijk gecorreleerd met het onvoorwaardelijke effekt van Totaal licht. Dit komt in Fig. 13 niet goed naar voren.

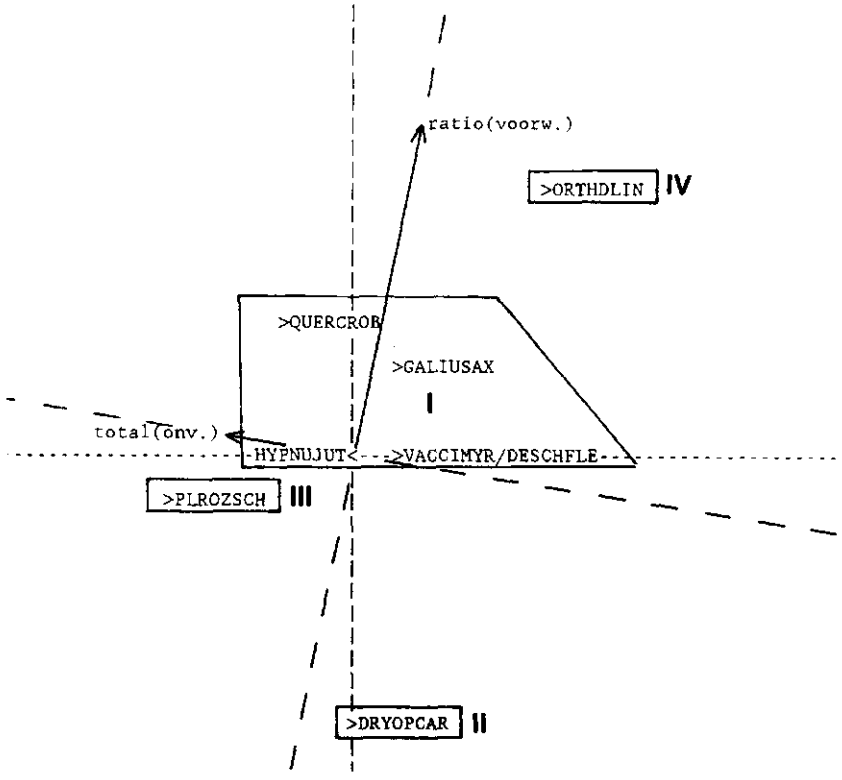
Fig. 13. C.C.A.-ordinatie diagram van de Galgenberg, 1986.



I,II,III : klusters van soorten op basis van ligging en variantie verklaring,
total(onv.) : onvoorwaardelijke effect van Totaal licht,
ratio(voorw.): voorwaardelijke effect van de Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn weggelaten in deze figuur.
Voor verklaring van de afkortingen zie Bijlage 2.

In 1988 (Fig. 14) komt evenals in 1986 (Fig. 13) een groep van soorten, Groep I, naar voren die niet of nauwelijks gecorreleerd zijn met één van de twee lichtvariabelen. Dryopteris carthusiana reageert, net als in 1986, duidelijk met het voorwaardelijke effekt ven de Ratio (Sund/Df_tot). Pleurozium schreberi reageert hier duidelijk, in tegenstelling tot 1986, op het het onvoorwaardelijk effekt ven Totaal licht. Een extra soort die t.o.v. 1986 opvalt is Orthodontium lineare. Deze is in 1988 volgens Fig. 14 duidelijk aan het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot) gecorreleerd. Volgens Tabel 7 wordt de variantie echter nauwelijks verklaard door de Ratio (Sund/Df_tot). De plaatsing in Fig. 14 is waarschijnlijk het gevolg van het gering aantal P.Q.-opnamen waarin deze soort voorkomt.

Fig. 14. C.C.A.-ordinatie diagram van de Galgenberg, 1988.



I,II,III,IV : **klusters van soorten op basis van ligging** en variantie verklaring,
total(onv.) : onvoorwaardelijke effect van Totaal licht,
ratio(voorw.): voorwaardelijke effect van de Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn weggelaten in deze figuur.
Voor verklaring van de afkortingen zie Bijlage 2.

3.2.3 Speulderbos

Het voorkomen van soorten in het Speulderbos wordt niet of nauwelijks bepaald door het onvoorwaardelijke effekt van Totaal licht (Tabel 10). Dit komt waarschijnlijk doordat er in deze boslocatie weinig variatie in licht is. Hierdoor wordt het traject in licht waarover een uitspraak gedaan kan worden klein is (Fig. 10).

Tabel 10. De verklaring in variantie door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht voor het Speulderbos, 1987.

+ : een toename van deze soort bij toename van Totaal licht.
- : een afname van deze soort bij toename van Totaal licht.
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn uit het overzicht weggelaten. Als in de Tabel voor een bepaalde soort geen waarde aanwezig is betekend dat die soort niet of in minder dan vijf P.Q.-opnamen voorkomt.

	%-variantie verklaring	aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt
Jaar van vegetatie-opname	'87	'87
Dicranum montanum	+7	16
Tetraphis pellucida	+2	5
Hypnum jutlandicum	0	7
Hypnum cupressiforme	0	14
Leucobryum glaucum	0	11
Mnium hornum	0	5

Tabel 11. De verklaring in variantie door het voorwaardelijk effekt van Ratio (Sund/Df_tot) voor het Speulderbos,1987.

+ : een toename van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
- : een afname van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn uit het overzicht weggelaten. Als in de Tabel voor een bepaalde soort geen waarde aanwezig is betekend dat die soort niet of in minder dan vijf P.Q.-opnamen voorkomt.

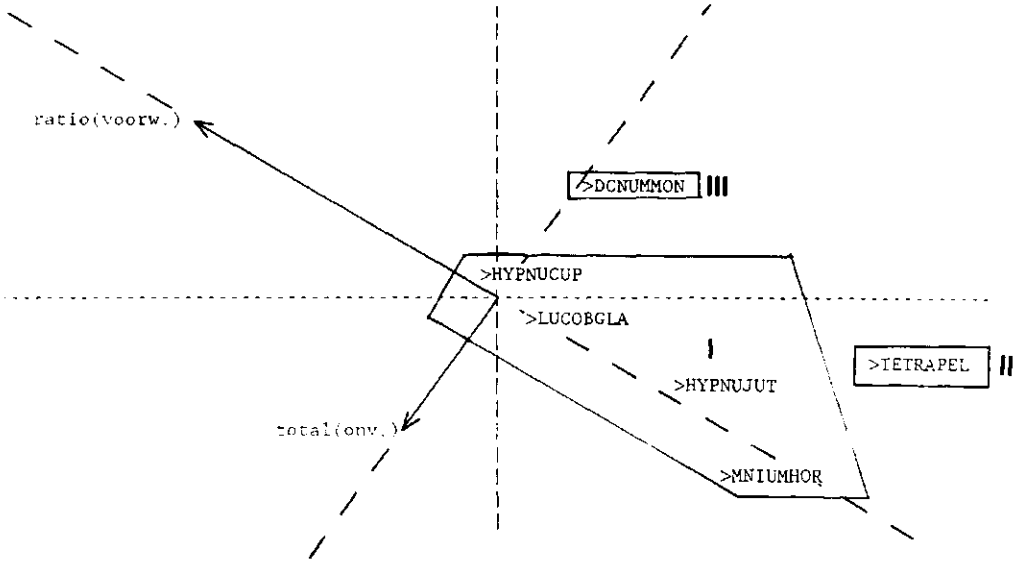
	%-variantie verklaring	aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt
Jaar van vegetatie-opname	'87	'87
Tetraphis pellucida	-11	5
Hypnum jutlandicum	- 8	7
Mnium hornum	- 5	5
Dicranum montanum	0	16
Leucobryum glaucum	0	5
Hypnum cupressiforme	0	14

Er is maar één soort die een variantieverklaring heeft van meer dan 10% op het voorwaardelijke effekt van de Ratio (Sund/Df_tot) (Tabel 11). Dit is de soort Tetraphis pellucida. Voor de overige soorten is dit percentage kleiner dan 10.

Twee van de zes soorten zijn in het C.C.A.-ordinatie diagram van het Speulderbos, 1987, (Fig. 15) buiten het centrum gesitueerd n.l. Tetraphis pellucida, Groep II, en Dicranum montanum, Groep III. De soorten in Groep I reageren op geen van beide lichtvariabelen duidelijk. Tetraphis pellucida reageert met een afname op een toename

van de Ratio (Sund/Df_tot). Dicranum montanum reageert volgens Fig. 15 met een afname op het voorwaardelijk effekt van Totaal licht. Volgens Tabel 10 is het percentage variantieverklaring echter gering.

Fig. 15. C.C.A.-ordinatie diagram van de Speulderbos, 1987.



I,II,III : klusters van soorten op basis van ligging en variantie verklaring,
total(onv.) : onvoorwaardelijke effect van Totaal licht,
ratio(voorw.): voorwaardelijke effect van de Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn weggelaten in deze figuur.
Voor verklaring van de afkortingen zie Bijlage 2.

3.2.4 Bialowieza, vak 256

In Bialowieza, vak 256, wordt alleen voor Populus tremula, deze soort bestaat geheel uit wortelopslag, de variantie voor een belangrijk deel verklaart door het onvoorwaardelijke effekt van Totaal licht (Tabel 12). Wat opvalt zijn echter de grote verschillen in variantie verklaring in de twee verschillende jaren voor Populus tremula, Dryopteris carthusiana en Carpinus betulus. Het merendeel van de soorten reageert niet of nauwelijks.

Omdat de twee jaren door verschillende mensen zijn opgenomen is het waarschijnlijk dat Calamagrostis spec. en Calamgrostis arundinacea dezelfde soorten zijn. Bovendien komen deze soorten in het zelfde aantal plots voor.

Twee soorten, Acer platanoides en Brachythecium rutabulum, komen in één van de twee jaren in veel plots voor. In het andere jaar komen deze geheel niet voor. Acer platanoides komt in 1987 in tegenstelling tot 1984 massaal voor. Waarschijnlijk is 1987 een goed kiemjaar geweest. Brachythecium rutabulum komt volgens Tabel 12 alleen in 1987 zeer vaak voor. Dit komt doordat in 1984 geen mossen zijn opgenomen.

Tabel 12. De verklaring in variantie door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht voor Bialowieza, vak 256, 1984 en 1987.

+ : een toename van deze soort bij toename van Totaal licht.
- : een afname van deze soort bij toename van Totaal licht.
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn uit het overzicht weggelaten. Als in de Tabel voor een bepaalde soort geen waarde aanwezig is betekend dat die soort niet of in minder dan vijf P.Q.-opnamen voorkomt.

	%-variantie verklaring		aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt	
Jaar van vegetatie-opname	'84	'87	'84	'87
Populus tremula	0	-44	11	17
Calamagrostis arundinacea	-7		23	
Dryopteris carthusiana	0	+14	18	17
Impatiens noli-tangere	+6	+ 5	20	14
Lamium galeobdolon	+5	+ 5	10	7
Carex remota	+4	+ 6	30	22
Maianthemum bifolium	-3	- 7	27	25
Festuca digantea		- 5		5
Carpinus betulus	0	+10	39	38
Stellaria holostea	-2	- 7	20	22
Equisetum pratense	-4		6	
Scutellaria galericulata		+ 4		5
Deschampsia cespitosa	+2	+ 5	10	14
Plagiomnium affine		+ 3		17
Calamagrostis spec.		- 3		23
Tilia cordata	+3	- 2	27	14
Oxalis acetosella	-3	- 1	36	36
Rubus idaeus		- 2		6
Acer platanoides	+1		19	
Acer pseudoplatanus		+ 1		9
Plagiothecium laetum		+ 1		12
Carex pallescens		+ 1		7
Rubus saxatilis	+2	0	8	8
Milium effusus	0	- 1	9	8
Anemone nemorosa	0	0	39	38
Picea abies	0	0	16	8
Fraxinus excelsior		0		7
Polytrichium formosa		0		9
Corylus avellana		0		5
Brachythecium rutabulum		0		20

Tabel 13. De verklaring in variantie door het voorwaardelijk effekt van Ratio (Sund/Df_tot) voor Bialowieza, vak 256, 1984 en 1987.

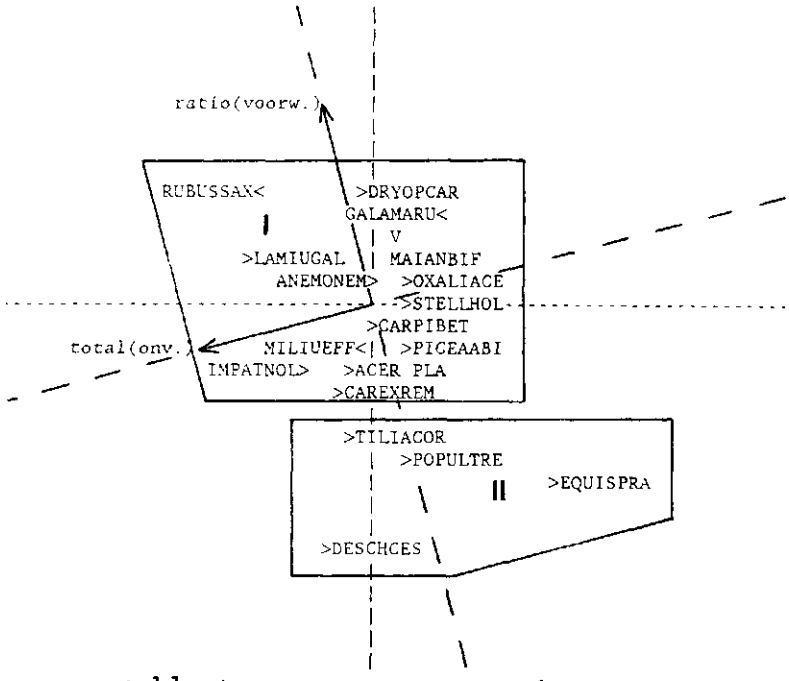
+ : een toename van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
- : een afname van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn uit het overzicht weggelaten. Als in de Tabel voor een bepaalde soort geen waarde aanwezig is betekend dat die soort niet of in minder dan vijf P.Q.-opnamen voorkomt.

	%-variantie verklaring		aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt	
Jaar van vegetatie-opname	'84	'87	'84	'87
Festuca gigantea		-14		5
Plagiomnium affine		-13		17
Tilia cordata	-16	- 6	27	14
Brachythecium rutabulum		-10		5
Equisetum pratense	- 7		6	
Stellaria holostea	0	+14	20	22
Populus tremula	-11	- 2	11	17
Dryopteris carthusiana	+ 9	+ 3	18	17
Carex remota	- 6	- 4	30	22
Calamagrostis arundinacea	+ 5		23	
Corylus avellana		+ 5		20
Maianthenum bifolium	+ 6	+ 3	27	25
Deschampsia cespitosa	- 7	- 2	10	14
Calamagrostis spec.		+ 4		23
Rubus saxatilis	+ 4	+ 3	8	8
Oxalis acetosella	+ 1	+ 4	36	36
Picea abies	- 5	0	16	8
Anemone nemorosa	+ 2	+ 2	39	38
Lamium galeobdolon	+ 2	+ 1	10	7
Acer platanoides	- 1		19	
Rubus idaeus		+ 1		6
Impatiens noli-tangere	- 2	0	20	14
Carpinus betulus	0	- 1	39	38
Milium effusum	0	0	9	8
Acer pseudoplatanus		0		9
Scutellaria galericulata		0		5
Plagiothecium leatum		0		12
Carex pallescens		0		7
Fraxinus excelsior		0		7
Polytrichium formosum		0		9

De verklaring in variantie wordt voor een aantal soorten in belangrijke mate verklaard door het voorwaardelijke effekt van de Ratio (Sund/Df_tot) (Tabel 13). Voor de overige soorten is dit niet of nauwelijks het geval. Ook hier valt het verschil in percentage variantieverklaring tussen de verschillende jaren voor een drietal soorten op, n.l. voor Tilia cordata, Stellaria holostea en Populus

tremula. Voor Tilia cordata komt dit waarschijnlijk doordat 1984 een beter kiemjaar is geweest dan 1987. Voor Polpulus tremula ligt deze verklaring niet voor de hand. Deze soort bestaat namelijk bijna geheel uit wortelopslag. Wortelopslag is niet afhankelijk van licht omdat toevoer van assimilaten via de moederplant loopt. Voor Stellaria holostea is geen verklaring voor handen.

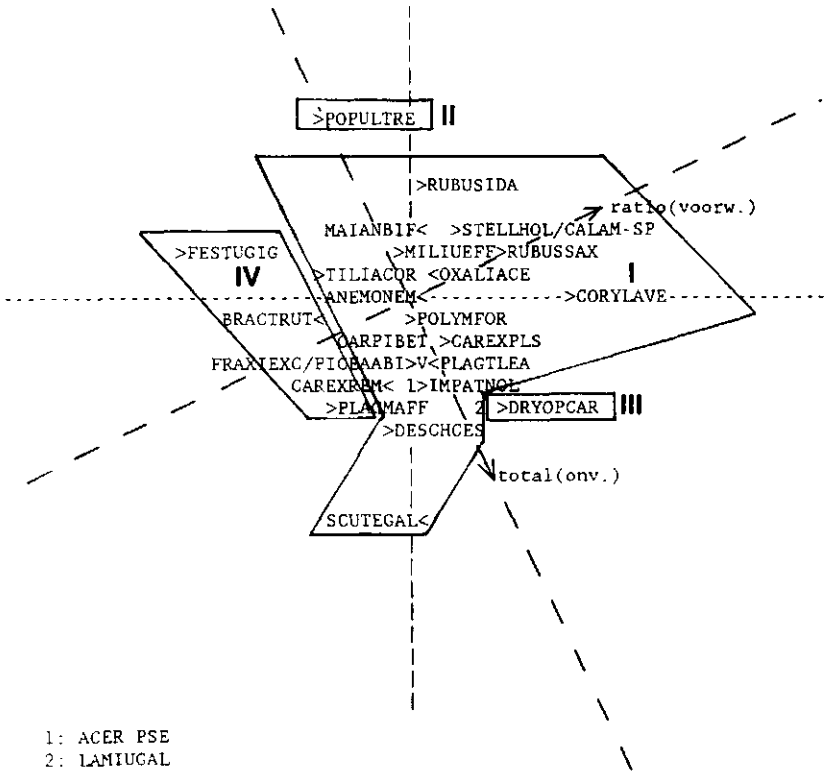
Fig. 16. C.C.A.-ordinatie diagram van de Bialowieza, vak 256, 1984.



I,II : klusters van soorten op basis van ligging en variantie verklaring,
total(onv.) : onvoorwaardelijke effect van Totaal licht,
ratio(voorw.): voorwaardelijke effect van de Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn weggelaten in deze figuur.
Voor verklaring van de afkortingen zie Bijlage 2.

In het C.C.A.-ordinatie diagram van Bialowieza, vak 256, 1984, (Fig. 16) zijn twee groepen te onderscheiden. Tot Groep I behoren de indifferente soorten. Groep II bevat de soorten die negatief reageren op een toename van de Ratio (Sund/Df_tot). De soorten Equisetum pratense en Deschampsia cespitosa behoren tot deze groep. Volgens Tabel 12 wordt echter weinig van de variantie verklaard door deze milieu-variabele. De plaatsing van deze soorten in deze C.C.A.-diagram wordt waarschijnlijk vooral bepaald door het gering aantal P.Q.-opnamen waarin ze voorkomen.

Fig. 17. C.C.A.-ordinatie diagram van de Bialowieza, vak 256, 1987.



I,II,III,IV : klusters van soorten op basis van ligging en variantie verklaring,
total(onv.) : onvoorwaardelijke effect van Totaal licht,
ratio(voorw.): voorwaardelijke effect van de Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn weggelaten in deze figuur.
Voor verklaring van de afkortingen zie Bijlage 2.

In 1987 zijn de soorten in het C.C.A.-ordinatie diagram van Bialowieza, vak 256, 1987, Fig 17, ingedeeld in vier groepen. Groep I bevat indifferente soorten. Hiertoe behoren ook twee soorten waarvan uit Tabel 12 en 13 blijkt dat de variantie voor een belangrijk deel door een lichtvariabele worden verklaard, n.l. Stellaria holostea en Carpinus betulus. Soorten uit Groep II en III zijn duidelijk gecorreleerd met het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht. Populus tremula reageert op een toename van Totaal licht met een afname, Dryopteris carthusiana reageert hierop juist met een toename. In Groep IV staan de soorten die duidelijk negatief reageren op een toename van de Ratio (Sund/Df_tot).

3.2.5 Bialowieza, vak 342

Tabel 14. De verklaring in variantie door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht voor Bialowieza, vak 342, 1984 en 1987.

+ : een toename van deze soort bij toename van Totaal licht.
- : een afname van deze soort bij toename van Totaal licht.
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn uit het overzicht weggelaten. Als in de Tabel voor een bepaalde soort geen waarde aanwezig is betekend dat die soort niet of in minder dan vijf P.Q.-opnamen voorkomt.

	%-variantie verklaring		aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt	
Jaar van vegetatie-opname	'84	'87	'84	'87
Impatiens noli-tangere	-13	-31	22	19
Milium effusum	+18	+20	22	18
Galium odoratum	-24	-13	15	11
Galeopsis tetrahit	-15	-15	18	25
Stellaria holostea	- 1	-27	24	23
Athyrium filix-femina		+13		5
Gymnocarpium dryopteris	+ 6	+17	15	16
Rubus idaeus	+ 6	+16	21	22
Aegopodium podagraria	-10	-11	14	14
Lamium galeobdolon	- 7	-12	30	27
Cardamine bulbifera	- 5	-12	29	26
Stellaria nemorum	+13	+ 3	14	16
Glechoma hederacea	+ 8	+ 4	12	12
Acer platanoides	+ 7	+ 4	17	19
Ranunculus lanunginosum		+ 4		6
Geranium robertianum	- 4	- 2	19	15
Hepatica nobilis	+ 1	+ 4	22	13
Equisetum pratense	0	+ 5	25	24
Maianthemum bifolium	+ 3	+ 1	25	15
Geum urbanum	- 4	0	8	5
Polygonatum multiflorum	- 2		5	
Tilia cordata	- 2		12	
Stachys sylvatica	+ 2	0	15	12
Urtica dioica	0	- 2	23	20
Viola reichenbachiana	0	- 2	6	8
Paris quadrifolia	0	+ 1	5	6
Anemone nemorosa	0	0	30	30
Oxalis acetosella	0	0	29	28
Carpinus betulus		0		26

De variantie van ongeveer een derde van de soorten die voorkomen in Bialowieza, vak 342, worden in belangrijke mate door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht verklaard (Tabel 14). Voor 6 van de 30 soorten is het verschil in variantieverklaring tussen de twee jaren meer dan 10%.

Wat ook opvalt is dat Carpinus betulus in 1987 in veel plots voorkomt en in 1984 in niet één plot. Carpinus betulus komt in enkele plots voor met een bedekking van 10 à 20 %. Waarschijnlijk was 1987 een goed kiemjaar.

Tabel 15. De verklaring in variantie door het voorwaardelijk effekt van Ratio (Sund/Df_tot) voor Bialowieza, vak 342, 1984 en 1987.

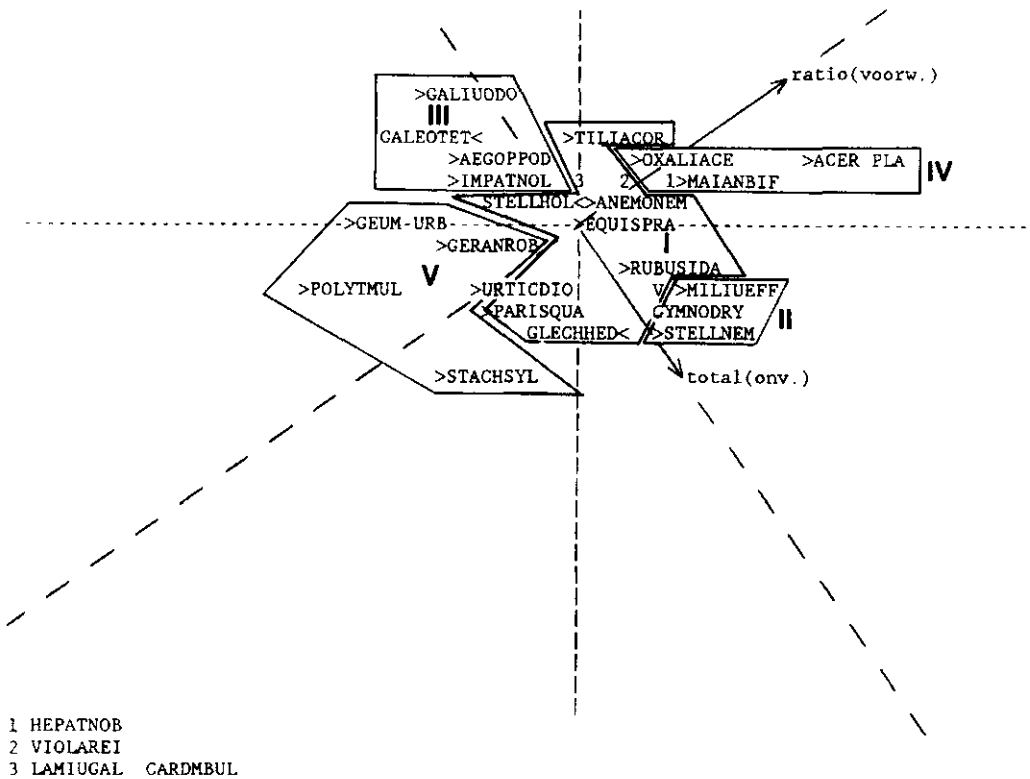
+ : een toename van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
- : een afname van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn uit het overzicht weggelaten. Als in de Tabel voor een bepaalde soort geen waarde aanwezig is betekend dat die soort niet of in minder dan vijf P.Q.-opnamen voorkomt.

	%-variantie verklaring		aantal P.Q-opnamen waarin soort voorkomt	
Jaar van vegetatie-opname	'84	'87	'84	'87
Oxalis acetosella	+33	+49	29	28
Stachys silvatica	-34	-44	15	12
Urtica dioica	-27	-34	23	20
Geranium robertianum	-19	-35	19	15
Acer platanoides	+50	+ 1	17	19
Carpinus betulus		+22		26
Maianthemum bifolium	+32	+ 3	25	15
Impatiens noli-tangere	-12	-22	22	19
Anemone nemorosa	+ 3	+24	30	30
Hepatica nobilis	+21	- 2	22	13
Polygonatum multiflorum	-11		5	
Geum urbanum	-10	- 9	8	5
Galium odoratum	- 3	-14	15	11
Stellaria holostea	+ 1	+14	24	23
Milium effusum	+ 5	+ 5	22	18
Cardamine bulbifera	+ 3	+ 7	29	26
Stellaria nemorum	0	+10	14	16
Aegopodium podagraria	- 4	- 5	14	14
Paris quadrifolia	- 3	- 6	5	6
Lamium galeobdolon	+ 4	+ 4	30	27
Athyrium filix-femina		- 4		5
Gymnocarpium dryopteris	+ 1	+ 6	15	16
Ranunculus lanunginosum		+ 2		6
Galeopsis tetrahit	- 2	+ 1	18	25
Tilia cordata	+ 1		12	
Viola reichenbachiana	+ 1	0	6	8
Equisetum pratense	0	+ 1	25	24
Glechoma hederacea	0	0	12	12
Rubus idaeus	0	0	21	22

De variantie van ongeveer een derde van het aantal soorten wordt in belangrijke mate door het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot) bepaald (Tabel 15). Dit zijn, met uitzondering van Impatiens noli-tangere, andere soorten dan waarvan een belangrijk deel van de variantie door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht wordt bepaald (Tabel 11).

Ook bij de Ratio (Sund/Df_tot) is er voor een aantal soorten een groot verschil in variantieverklaring tussen de verschillende jaren. Naast de soorten genoemd bij Tabel 14, 2 soorten uitgezonderd, zijn dit nog een zevental soorten.

Fig. 18. C.C.A.-ordinatie diagram van de Bialowieza, vak 342, 1984.

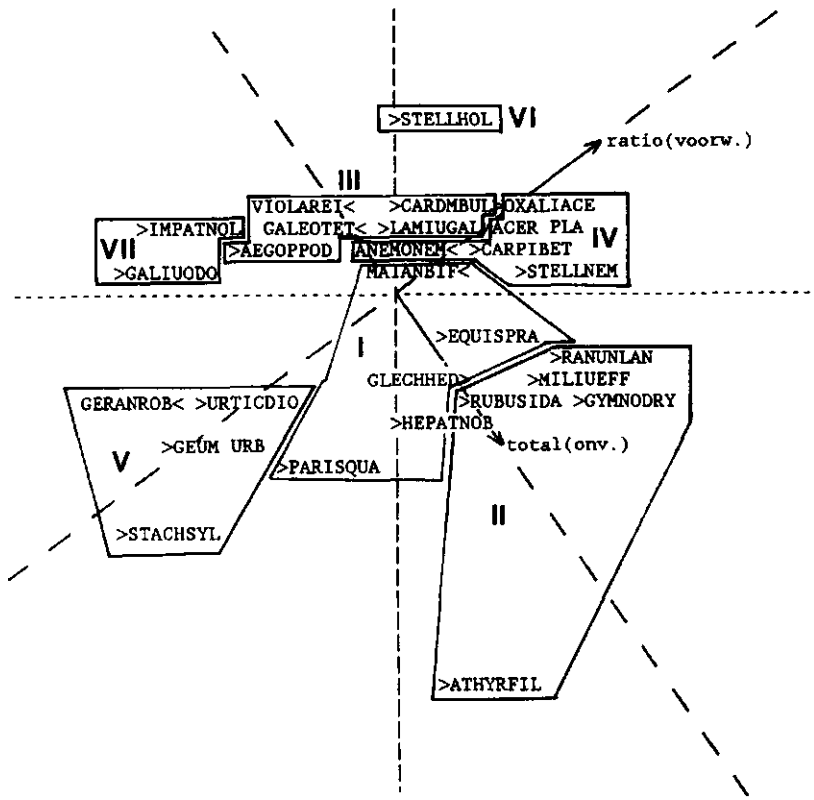


I,II,III,IV,V: klusters van soorten op basis van ligging en variantie verklaring,
total(onv.) : onvoorwaardelijke effect van Totaal licht,
ratio(voorw.): voorwaardelijke effect van de Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn weggelaten in deze figuur.
Voor verklaring van de afkortingen zie Bijlage 2.

In het C.C.A.-ordinatie diagram van Bialowieza, vak 342, 1984, (Fig. 18) zijn vijf groepen van soorten opgenomen. Tot Groep I behoren de indifferente soorten. De soorten behorend tot Groep II en III,

reageren in belangrijke mate op een verandering in het onvoor waardelijk effekt van Totaal licht. De soorten in Groep II reageren met een toename als de Totaal licht toeneemt. Soorten in Groep III reageren hierop juist met een afname. Soorten behorende tot de andere twee groepen, Groep IV en V, reageren vooral op het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot).
De soorten in Groep IV reageren met een toename, soorten uit Groep V reageren met een afname op een toename van de Ratio (Sund/Df_tot).

Fig. 19. C.C.A.-ordinatie diagram van de Bialowieza, vak 342, 1987.



I,II,III,IV : klusters van soorten op basis van ligging en variantie
V,VI,VII verklaring,
total(onv.) : onvoorwaardelijke effect van Totaal licht,
ratio(voorw.): voorwaardelijke effect van de Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn weggelaten in deze figuur.
Voor verklaring van de afkortingen zie Bijlage 2.

Het jaar 1987 (Fig. 19) vertoont een zelfde groepering als 1984 (Fig. 18). Soorten uit Groep I reageren op geen van beide lichtvariabelen. De soorten uit Groep II reageren met een toename als

Totaal licht toeneemt. Groep III reageert hierop juist met een afname. Soorten uit Groep III reageren met een toename als de Ratio (Sund/Df_tot) toeneemt, soorten uit Groep V juist met een afname. De Groepen VI en VII zijn groepen waarin de soorten zowel in belangrijke mate reageren op het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht als op het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot). De soorten in de Groepen VI en VII reageren allen op een afname als Totaal licht toeneemt. De soorten in Groep VI reageren echter met een toename als de Ratio (Sund/Df_tot) toeneemt. Soorten uit Groep VII reageren hierop juist met een afname.

De plaatsing van de soorten in de Figuren 18 in 19 ten opzichte van de milieuvariabelen verschilt voor twee soorten in belangrijke mate. Dit zijn Stellaria nemorum en Stellaria holostea. Stellaria nemorum reageert in 1984 in belangrijke mate op het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht, Groep II, en in 1987 in belangrijke mate op het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot), Groep IV. Stellaria holostea reageert in 1984 nauwelijks op beide milieuvariabelen. In 1987 reageerd deze soort juist in belangrijke mate op beide milieuvariabelen.

3.2.6 Fago-Quercetum

Om de variatie in licht groter te maken, zodat een uitspraak over een soort in relatie met licht een grotere geldigheid heeft, zijn alle drie de boslocaties behorende tot dit bostype samengevoegd en gebruikt in een analyse. Hieruit bleek dat de eigenwaarde van de derde as ongeveer drie maal zo groot was dan de eigenwaarden van de eerste en tweede as samen. Dit hangt waarschijnlijk samen met het grote verschil in soortensamenstelling tussen het Speulderbos en de andere twee boslocaties. De derde as geeft waarschijnlijk weer dat de boslocatie waar de vegetatieopname is gemaakt de belangrijkste milieuvariabele is. Om dit te ondervangen zijn in de analyses voor dit bostype alleen de gegevens van Noordhout en Galgenberg samengevoegd.

De variantie wordt voor een klein deel van de soorten door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht bepaald (Tabel 16). Drie soorten vertonen een grotere variantieverklaring dan 10% De meeste soorten zijn nagenoeg ongevoelig voor veranderingen in Totaal licht.

Tabel 16. De verklaring in variantie door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht voor het Fago-Quercetum.

Waarden zijn in procenten. De vegetatie-opnamen van de twee bos-locaties, gemaakt na de struktuuropnamen, zijn samengevoegd.
+: een toename van deze soort bij toename van Totaal licht.
-: een afname van deze soorte bij afname van Totaal licht.
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnamen voorkomen zijn uit overzicht weggelaten.

	%-variantie verklaring	aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt
Pleurozium schreberi	+28	29
Fagus sylvatica	-20	13
Sorbus aucuparia	-16	28
Hypnum jutlandicum	+ 9	47
Quercus robur	+ 7	15
Vaccinium vitis-idaea	+ 6	21
Dicranum scoparium	- 4	9
Hypnum spec	- 2	18
Vaccinium myrtillus	- 2	98
Galium saxatile	+ 1	7
Molinea caerulea	+ 1	10
Deschampsia flexuosa	0	69
Dryopteris carthusiana	0	17
Frangula alnus	0	12
Orthodontium lineare	0	5

Het voorwaardelijk effect van Ratio (Sund/Df_tot) blijkt voor de soorten die geïnventariseerde in het Fago-Quercetum nagenoeg niets van de variantie te verklaren (Tabel 17).

Tabel 17. De verklaring in variantie door het voorwaardelijk effekt van Ratio (Sund/Df_tot) voor het Fago-Quercetum.

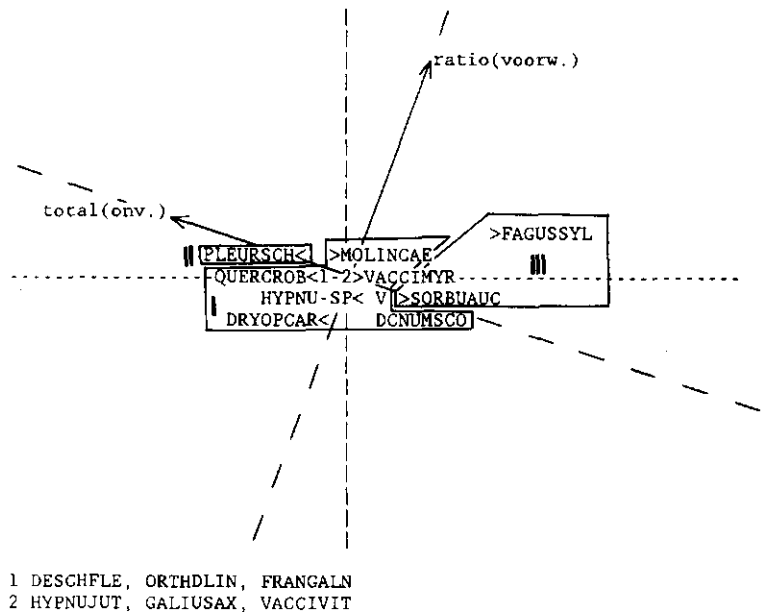
Waarden zijn in procenten. De vegetatie-opnamen van de twee bos-locaties, gemaakt na de struktuuropnamen, zijn samengevoegd.
+: een toename van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
-: een afname van deze soorte bij afname van Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnamen voorkomen zijn uit overzicht weggelaten.

	%-variantie verklaring	aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt
Fagus sylvatica	+ 8	13
Dryopteris carthusiana	- 5	17
Hypnum jutlandicum	+ 3	47
Vaccinium myrtillus	+ 3	98
Orthodontium lineare	- 3	5

Vervolg Tabel 17.

	%-variantie verklaring	aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt
Molinea caerulea	+ 2	10
Deschampsia flexuosa	0	69
Dicranum scoparium	0	9
Frangula alnus	0	12
Galium saxatile	0	7
Hypnum spec	0	18
Sorbus aucuparia	0	28
Quercus robur	0	15
Pleurozium schreberi	0	29
Vaccinium vitis-idaea	0	21

Fig. 20. C.C.A.-ordinatie diagram van het Fago-Quercetum.



I,II,III : klusters van soorten op basis van ligging en variantie verklaring,
total(onv.) : onvoorwaardelijke effect van Totaal licht,
ratio(voorw.): voorwaardelijke effect van de Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn weggelaten in deze figuur.
Voor verklaring van de afkortingen zie Bijlage 2.

Het C.C.A.-ordinatie diagram van het Fago-Quercetum (Fig. 20) geeft drie groepen van soorten weer. Deze drie groepen zijn grotendeels geformeerd rondom de pijl die het onvoorwaardelijk van Totaal licht weergeeft. Het voorwaardelijk effect van Ratio (Sund/Df-tot) heeft nauwelijks invloed op het formeren van de groepen.

De soorten uit Groep I zijn indifferent voor het onvoorwaardelijk effect van Totaal licht en het voorwaardelijk effect van de Ratio (Sund/df_tot). De soorten uit Groep II reageren met een toename als het onvoorwaardelijk effect van Totaal licht toeneemt. De soorten uit Groep III reageren met een afname als het onvoorwaardelijk effect van Totaal licht toeneemt. De Groepen II en III zijn indifferent voor het voorwaardelijk effect van Ratio (Sund/Df-tot).

3.2.7 Tilio-Carpinetum

Tabel 18. De verklaring in variantie door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht voor het Tilio-Carpinetum.

Waarden zijn in procenten. De vegetatie-opnamen van de twee bos-locaties, gemaakt na de struktuuropnamen, zijn samengevoegd.
+: een toename van deze soort bij toename van Totaal licht.
-: een afname van deze soorte bij afname van Totaal licht.
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnamen voorkomen zijn uit overzicht weggelaten.

	%-variantie verklaring	aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt
Gymnocarpium dryopteris	+34	18
Equisetum pratense	+33	28
Populus tremula	-31	17
Rubus idaeus	+27	28
Stellaria nemorum	+27	16
Milium effusum	+25	26
Dentaria bulbifera	+22	26
Hepatica nobilis	+22	14
Athyrium filix-femina	+19	5
Glechoma hederacea	+18	12
Brachythecium rutabulum	-18	20
Calamagrostis spec.	-18	23
Galeopsis tetrahit	+16	26
Lamium galeobdolon	+16	34
Tilia cordata	-15	17
Acer platanoides	+14	19
Plagiomnium affine	-14	17
Urtica dioica	+12	22
Carex remota	-12	24
Carpinus betulus	-12	64
Geranium robertianum	+11	15
Maianthemum bifolium	-11	40
Polytrichium formosa	-11	9
Stellaria holostea	-11	45
Stachys sylvatica	+10	12
Paris quadrifolia	+ 8	6
Dryopteris carthusiana	- 8	18
Plagiothecium laetum	- 8	12
Deschampsia cespitosa	- 7	14

Vervolg Tabel 18.

	%-variantie verklaring	aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt
Rubus saxatilis	- 7	8
Anemone nemorosa	- 5	68
Carex pallescens	- 5	7
Geum urbanum	+ 4	5
Acer pseudoplatanus	- 4	9
Aegopodium podagraria	- 4	15
Fraxinus excelsior	- 4	7
Festuca gigantea	- 3	7
Picea abies	- 3	9
Ranunculus lanunginosum	+ 2	10
Oxalis acetosella	- 2	64
Galium odoratum	+ 1	12
Corylus avellana	- 1	6
Scutellaria galericulata	- 1	5
Moehringia trinerva	0	6
Impatiens noli-tangere	0	33
Polygonatum multiflorum	0	5
Viola riechenbachiana	0	12

In het Tilo-Carpinetum komen veel soorten voor waarvan de variantie voor een belangrijk deel wordt verklaard door het onvoorwaardelijk effect van Totaal licht, n.l. vijfentwintig van de zevenendertig soorten (Tabel 18). De ander soorten worden nauwelijks verklaard door het onvoorwaardelijk effect van Totaal licht.

Tabel 19. De verklaring in variantie door het voorwaardelijk effekt van Ratio (Sund/Df_tot) voor het Tilio-Carpinetum.

Waarden zijn in procenten. De vegetatie-opnamen van de twee bos-locaties, gemaakt na de struktuuropnamen, zijn samengevoegd.
+: een toename van deze soort bij toename van Ratio (sund/Df-tot).
-: een afname van deze soorte bij afname van Ratio (Sund/Df-tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnamen voorkomen zijn uit overzicht weggelaten.

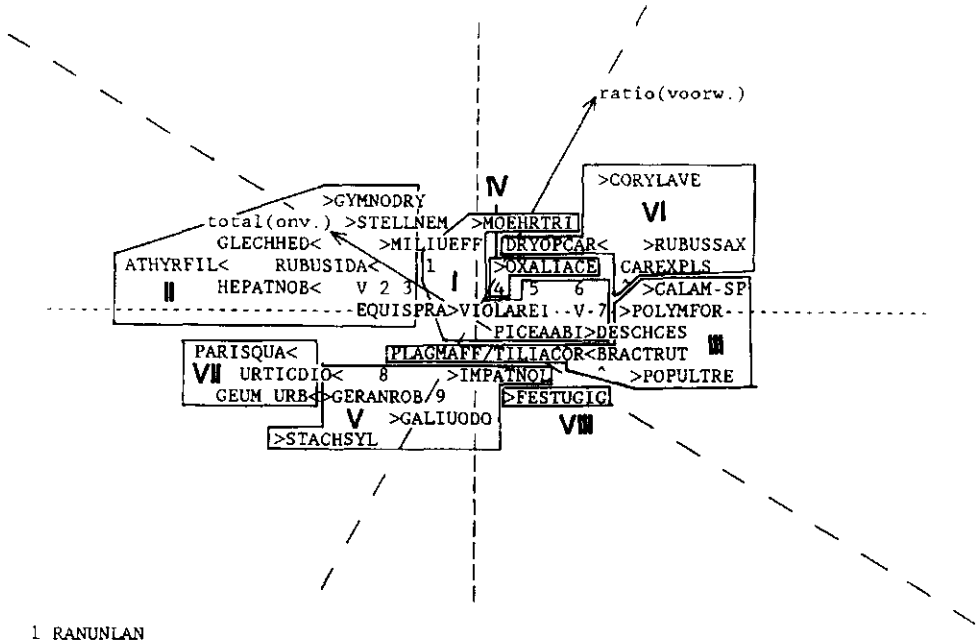
	%-variantie verklaring	aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt
Stachys sylvatica	-28	12
Geranium robertianum	-27	15
Urtica dioica	-21	22
Oxalis acetosella	+20	64
Impatiens noli-tangere	-20	33
Galium odoratum	-18	12
Aegopodium podagraria	-12	15
Anemone nemorosa	+11	68
Geum urbanum	- 8	5
Corylus avellana	+ 7	6
Dryopteris carthusiana	+ 7	18

Vervolg Tabel 19.

	%-variantie verklaring	aantal P.Q.-opnamen waarin soort voorkomt
Carpinus betulus	+ 6	64
Maianthemum bifolium	+ 6	40
Stellaria holostea	+ 6	45
Paris quadrifolia	- 6	6
Calamagrostis spec.	+ 5	23
Rubus saxatilis	+ 4	8
Polygonatum multiflorum	- 4	5
Equisetum pratense	- 3	28
Festuca gigantea	- 3	7
Galeopsis tetrahit	- 3	26
Hepatica nobilis	- 3	14
Moehringia trinerva	+ 2	6
Acer platanoides	- 2	19
Athyrium filix-femina	- 2	5
Carex pallescens	+ 1	7
Carex remota	+ 1	24
Gymnocarpium dryopteris	+ 1	18
Milium effusum	+ 1	26
Plagiothecium laetum	+ 1	12
Polytrichium formosa	+ 1	9
Lamium galeobdolon	- 1	34
Acer pseudoplatanus	0	9
Brachythecium rutabulum	0	20
Dentaria bulbifera	0	26
Deschampsia cespitosa	0	14
Fraxinus excelsior	0	7
Glechoma hederacea	0	12
Picea abies	0	9
Plagiomnium affine	0	17
Populus tremula	0	17
Ranunculus lanunginosum	0	10
Rubus idaeus	0	28
Scutellaria galericulata	0	5
Stellaria nemorum	0	16
Tilia cordata	0	17
Viola riechenbachiana	0	12

Een gering aantal soorten (acht soorten) vertonen een variantie-verklaring van meer dan 10% door het voorwaardelijk effect van Ratio (Sund/Df_tot) (Tabel 19). Voor de overige soorten wordt de variantie niet of nauwelijks verklaard door het voorwaardelijk effect van Ratio (Sund/Df_tot).

Fig. 21. C.C.A.-ordinatie diagram van het Tilo-Carpinetum.



1 RANUNLAN
2 DENTABUL, ACER PLA, GALEOTET
3 LAMIUGAL
4 ANEMONEM
5 STELLHOL, CARPIBET, MAIANBIF
6 SCUTEGAL
7 CAREXREM, ACER PSE, PLAGTLEA, FRAXIEXC
8 AEGOPPOD
9 POLYTMUL

I,II,III,IV : klusters van soorten op basis van ligging en variantie
V,VI,VII,VIII verklaring,
total(onv.) : onvoorwaardelijke effect van Totaal licht,
ratio(voorw.): voorwaardelijke effect van de Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnames voorkomen zijn weggelaten in deze figuur.
Voor verklaring van de afkortingen zie Bijlage 2.

In het C.C.A.-ordinatie diagram van het Tilo-Carpinetum (Fig. 21) zijn een achttal groepen van soorten te onderscheiden. De soorten behorende tot Groep I zijn indifferent voor veranderingen in Totaal licht of Ratio (Sund/Df_tot). De soorten uit de Groepen II en III reageren voornamelijk op een verandering van het onvoorwaardelijk effect van Totaal licht. De soorten uit Groep II reageren met een toename als het onvoorwaardelijk effect van Totaal licht toeneemt. De soorten uit Groep II reageren hierop juist met een afname. De soorten uit de Groepen IV en V reagen voornamelijk op het voorwaardelijk effect van Ratio (Sund/Df_tot). De soorten uit Groep IV reageren met

een toename als het voorwaardelijk effect van Ratio (Sund/Df_tot) toeneemt. De soorten uit Groep V reageren hierop met een afname. De soorten uit de Groepen VI, VII en VIII reageren zowel op het onvoorwaardelijk effect van Totaal licht als op het voorwaardelijk effect van Ratio (Sund/Df_tot). De soorten uit Groep VI reageren met een toename als het voorwaardelijk effect van Ratio (Sund/Df_tot) toeneemt en met een afname als het onvoorwaardelijk effect van Totaal licht. De soorten uit Groep VII reageren met een toename als het onvoorwaardelijk effect van Totaal licht toeneemt en met een afname als het voorwaardelijk effect van Ratio (Sund/Df_tot) toeneemt. De soort uit Groep VIII neemt toe als het onvoorwaardelijk effect van Totaal licht en/of het voorwaardelijk effect van Ratio (Sund/Df_tot) afneemt.

4 DISCUSSIE EN AANBEVELINGEN

4.1 HET RELATIEVE BELANG VAN GESIMULEERDE LICHTWAARDEN BIJ DE VERKLARING VAN DE SOORTENSAMENSTELLING

4.1.1 Het relatieve belang van de gesimuleerde lichtwaarden ten opzichte van andere milieuvariabelen

Voor het Fago-Quercetum Noordhout is het relatieve belang van de, met behulp van de bosstruktuur gesimuleerde, lichtvariabelen ten opzichte van enkele andere milieuvariabelen onderzocht. Hieruit blijkt dat Totaal licht, Diffuus licht totaal en Direkt licht eenzelfde verklarende werking ten opzichte van andere opgenomen milieuvariabelen hebben. De Ratio van Direkt en Diffuus licht heeft weinig verklarende werking. Ook blijkt dat deze lichtvariabelen sterk zijn gecorreleerd met het aandeel van Fagus sylvatica-blad in de strooisellaag, het aandeel van Quercus robur-blad in de strooisellaag en de dikte van de litterlaag. Dit komt waarschijnlijk doordat Fagus sylvatica een boomsoort is die minder licht doorlaat dan Quercus robur. Fagus sylvatica-blad is moeilijk afbreekbaar zodat op plaatsen met veel Fagus sylvatica-blad de litterlaag dik is. De lichtvariabelen zijn weinig gecorreleerd met de dikte van de strooisellaag van mos, de dikte van de strooisellaag van Deschampsia cespitosa, dikte van de overstuiving, dikte van de eventueel aanwezige micropodzol, dikte van de strooisellaag, dikte van de fermentatielaag en dikte van de humificatielaag.

4.1.2 Het relatieve belang van de gesimuleerde lichtwaarden Direkt, Diffuus, Totaal licht en Ratio

Als de variantieverklaring van de verschillende lichtvariabelen, ten opzichte van het voorkomen van soorten, wordt bekeken dan blijkt dat deze het hoogst is voor Totaal licht. De belangrijkheid van Totaal licht ten opzichte van de andere lichtvariabelen blijkt in mindere mate uit de definiëring van de assen in termen van lichtvariabelen. Deze definiëring verschilt sterk per boslocatie. Op de eerste as wordt

de milieuvariabele geplaatst die de variatie van de soorten het best verklaard. Dit blijkt niet altijd duidelijk Totaal licht te zijn.

De correlatiestruktuur van de vectoren die de gesimuleerde lichtvariabelen weergeven in de C.C.A.-diagrammen geeft weer hoe de verschillende milieuvariabelen met elkaar zijn gecorreleerd. De correlatiestruktuur is voor de vijf boslocaties globaal hetzelfde. Totaal licht is sterk gecorreleerd met Direkt licht. Diffuus licht is matig gecorreleerd met Direkt licht . Direkt licht en Totaal licht zijn niet of nauwelijks gecorreleerd met de Ratio.

4.1.3 Het relatieve belang van de gesimuleerde lichtwaarden over de verschillende maanden

Het correleren van de verschillende maanden (mei, juni, juli en augustus) met elkaar levert geen extra informatie op. Alleen bij het Speulderbos is de correlatie augustus met mei, juni en juli vrij laag. Hierdoor zou het mogelijk kunnen zijn dat een correlatie van de soorten met de gesimuleerde lichtwaarden van augustus voor het Speulderbos andere resultaten oplevert dan de correlatie uitgevoerd met lichtwaarden berekend over de periode mei-augustus. Omdat alleen de correlatie van augustus ten opzichte van de andere maanden afwijkt is de invloed van deze afwijkende maand nauwelijks van invloed op de resultaten (mond. med. Koop).

4.2 VERGELIJKING VAN DE VARIANTIEVERKLARING VAN DE SOORTEN, PER SOORT PER BOSLOCATIE OF BOSTYPE

Veel soorten reageren in de onderzochte boslocaties niet of nauwelijks op veranderingen in Totaal licht (Groep III) (Tabel 20). Een aantal soorten reageren in minimaal één onderzochte boslocatie in belangrijke mate met afname in bedekking als Totaal licht toeneemt (Groep I). Een gering aantal soorten reageert in minimaal één onderzochte boslocatie op een toename van Totaal licht met een toename in bedekking. De variantieverklaring voor de soorten uit Groep I en II is vrij hoog. Een aantal soorten uit Groep I en II komen in meerdere boslocaties, in meer dan 5 P.Q.-opnamen, voor.

Tabel 20. De verklaring in variantie door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht voor de vijf onderzochte boslocaties en de twee bostypen.

Waarden zijn in procenten. Als de soorten in beide jaren van vegetatieopnamen voorkomt zijn deze waarden gemiddeld. Per bostype zijn de vegetatie-opnamen, gemaak na de struktuuropnamen, samengevoegd. Hierdoor kunnen soorten die in één van de boslocaties wel voorkomt, bij het bostype waartoe deze boslocatie behoort geen waarden hebben. Bovendien kunnen soorten die in de afzonderlijke boslocaties in minder dan 5 P.Q.-opnamen voorkomen, bij de bostypen wel in meer dan 5 P.Q.-opnamen voorkomen.
+: een toename van deze soort bij toename van Totaal licht.
-: een afname van deze soort bij toename van Totaal licht.
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnamen voorkomen zijn uit overzicht weggelaten. Soorten die geen waarden bij een boslocatie of bostype hebben komen hier niet of in minder dan 5 P.Q.-opnamen voor.

	Noordhout	Galgenberg	Speuldersbos	Fago-Quercetum	Bialowieża, vak 2 5 6	Bialowieża, vak 3 4 2	Tilio-Carpinetum
Groep I							
Brachythecium rutabulum					0		-18
Calamagrostis spec.					- 3		-18
Carex remota					+ 5		-12
Carpinus betulus					+ 5	0	-12
Fagus sylvatica	-17			-20			
Maianthemum bifolium					- 5	+ 2	-11
Plagiomnium affine					+ 3		-14
Polytrichium formosum					0		-11
Populus tremula					-22		-31
Sorbus aucuparia	-21			-28			
Stellaria holostea					- 5	-14	-11
Tilia cordata					0	- 2	-15

Vervolg Tabel 20.

	Noordhout	Galgenberg	Speuldersbos	Fago-Quercetum	Bialowieża, vak 2 5 6	Bialowieża, vak 3 4 2	Tilio-Carpinetum
Groep II							
Acer platanoides					+ 1	+ 6	+14
Athyrium filix-femina						+13	+19
Dentaria bulbifera							+22
Equisetum pratense					- 4	+ 3	+33
Geranium robertianum						- 3	+11
Glechoma hederacea						+ 6	+18
Gymnocarpium dryopteris						+12	+34
Hepatica nobilis						+ 3	+22
Milium effusum					- 1	+19	+25
Pleurozium schreberi	+23	+24		+28			
Rubus idaeus					- 2	+11	+27
Stachys sylvatica						+ 1	+10
Stellaria nemorum						+ 8	+27
Urtica dioica						- 1	+12
Groep III							
Acer pseudoplatanus					+ 1		- 4
Anemone nemorosa					0	0	- 5
Calamagrostis arundinacea					- 7		
Cardamine bulbifera						- 9	
Carex pallescens					+ 1		- 5
Corydalis claviculata		- 6					
Corylus avellana					0		- 1
Deschampsia cespitosa					+ 4		- 7
Deschampsia flexuosa	+ 2	0		0			
Dicranum montanum			+ 7				
Dicranum scoparium	- 8	+ 2		- 4			
Dryopteris carthusiana	+ 1	0		0	+ 7		- 8
Festuca gigantea					- 5		- 3
Frangula alnus	+ 3			0			
Fraxinus excelsior					0		- 4
Galium saxatile		0		+ 1			
Geum urbanum						- 2	+ 4
Hypnum cupressiforme			0				
Hypnum jutlandicum	+ 4	- 4	0	+ 9			
Hypnum spec	+ 2			- 2			

Vervolg Tabel 20.

	Noordhout	Galgenberg	Speuldersbos	Fago-Quercetum	Bialowieza, vak 256	Bialowieza, vak 342	Tilio-Carpinetum
Leucobryum glaucum			0				
Mnium hornum			0				
Moehringia trinerva							0
Orthodontium lineare		- 2		0			
Oxalis acetosella					- 2	0	- 2
Paris quadrifolia						+ 1	+ 8
Picea abies					0		- 3
Plagiothecium laetum					+ 1		- 8
Polygonatum multiflorum						- 2	0
Ranunculus lanunginosus						+ 4	+ 2
Rubus saxatilis					+ 1		- 7
Scutellaria galericulata					+ 5		- 1
Tetraphis pellucida			+ 2				
Viola reichenbachiana						- 1	0
Groep IV							
Aegopodium podagraria						-11	- 4
Galium odoratum						-19	+ 1
Impatiens noli-tangere					+ 6	-22	0
Vaccinium myrtillus	-30	- 3		- 2			
Molinea caerulea	+11			+ 1			
Quercus robur	+10	- 1		+ 7			
Vaccinium vitis-idaea	+37			+ 6			
Groep V							
Galeopsis tetrahit						-15	+16
Lamium galeobdolon					+ 5	-10	+16

Het hoogste %-variantieverklaring hebben deze soorten meestal bij de boslocatie met de grootste variatie in Totaal licht (Fig. 18). Dit is voor de boslocaties welke tot het Fago-Quercetum Noordhout behoren. Voor de boslocaties behorende tot het Tilio-Carpinetum is dit Bialowieza, vak 342. De soorten uit Groep IV vertonen, bij het samenvoegen van de boslocaties tot bostypen, geen of een geringere variantieverklaring terwijl deze soorten bij de afzonderlijk

onderzochte boslocaties wel een belangrijke mate van variantie-verklaring vertonen. In Groep V zijn soorten opgenomen die bij Bialowieza, vak 342, negatief reageren op een toename van Totaal licht. Bij het bostype Tilio-Carpinetum reageren deze soorten met een toename als Totaal licht toeneemt.

Tabel 21. De verklaring in variantie door het voorwaardelijk effekt van Ratio (Sund/Df_tot) voor de vijf onderzochte boslocaties voor de twee bostypen.

Waarden zijn in procenten. Als de soorten in beide jaren van vegetatieopnamen voorkomt zijn deze waarden gemiddeld. Per bostype zijn de vegetatie-opnamen, gemaak na de struktuuropnamen, samengevoegd. Hierdoor kunnen soorten die in één van de boslocaties wel voorkomt, bij het bostype waartoe deze boslocatie behoort geen waarden hebben.
+: een toename van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
-: een afname van deze soort bij toename van Ratio (Sund/Df_tot).
Soorten die in een bepaald jaar in minder dan 5 P.Q.-opnamen voorkomen zijn uit overzicht weggelaten. Soorten die geen waarden bij een boslocatie of bostype hebben komen hier niet of in minder dan 5 P.Q.-opnamen voor.

	Noordhout	Galgenberg	Speuldersbos	Fago-Quercetum	Bialowieza, vak 256	Bialowieza, vak 342	Tilio-Carpinetum
Groep I							
Aegopodium podagraria						- 5	-12
Galium odoratum						- 9	-18
Geranium robertianum						-27	-27
Impatiens noli-tangere					- 1	-17	-20
Stachys sylvatica						-39	-28
Tetraphis pellucida			-11				
Urtica dioica						-31	-21

Vervolg Tabel 21.

	Noordhout	Galgenberg	Speuldersbos	Fago-Quercetum	Bialowieża, vak 2	Bialowieża, vak 3	Tilio-Carpinetum 4
Groep II							
Anemone nemorosa					+ 2	+14	+11 *
Oxalis acetosella					+ 3	+41	+20 *
Groep III							
Acer pseudoplatanus					0		0
Athyrium filix-femina						- 4	- 2
Calamagrostis arundinacea					+ 5		
Calamagrostis spec.					+ 4		+ 5
Cardamine bulbifera						+ 5	
Carex pallescens					0		+ 1
Carex remota					- 5		+ 1
Corydalis claviculata		+ 1					
Corylus avellana					+ 5		+ 7
Dentabria bulbifera							0
Deschampsia cespitosa					- 5		0
Deschampsia flexuosa	- 1	0		0			
Dicranum montanum			0				
Dicranum scoparium	- 1	- 3		0			
Equisetum pratense					- 7	+ 1	- 3
Fagus sylvatica	+ 3			+ 8			
Frangula alnus	- 1			0			
Fraxinus excelsior					0		0
Galeopsis tetrahit						- 1	- 3
Galium saxatile		+ 1		0			
Glechoma hederacea						0	0
Gymnocarpium dryopteris						+ 4	+ 1
Hypnum cupressiforme			0				
Hypnum jutlandicum	- 1	+ 1	- 8	+ 3			
Hypnum spec	- 5			0			
Lamium galeobdolon					+ 2	+ 4	- 1
Leucobryum glaucum			0				
Milium effusum					0	+ 5	+ 1
Mnium hornum			- 5				
Moehringia trinervia							+ 2
Molinea caerulea	+ 2			+ 2			

Vervolg Tabel 21.

	Noordhout	Galgenberg	Speuldersbos	Fagoo-Quercetum	Bialowieża, vak 256	Bialowieża, vak 342	Tilio-Carpinetum
Orthodontium lineare		+ 6		- 3			
Paris quadrifolia						- 5	- 6
Picea abies					- 3		
Plagiothecium laetum					0		+ 1
Pleurozium schreberi	0	- 4		0			
Polytrichium formosum					0		+ 1
Populus tremula					- 7		0
Quercus robur	0	+ 3		0			
Ranunculus lanunginosus						+ 2	0
Rubus idaeus					+ 1	0	0
Rubus saxatilis					+ 4		+ 4
Scutellaria galericulata					0		0
Sorbus aucuparia	- 2			0			
Stellaria holostea					+ 7	+ 8	+ 6
Stellaria nemorum						+ 5	0
Vaccinium vitis-idaea	- 3			0			
Viola reichenbachiana						+ 1	0
---------- Groep IV ----------							
Acer platanoides					- 1	+26	- 2
Brachythecium rutabulum					-10		0
Dryopteris carthusiana	- 3	-11		- 5	+ 6		+ 7
Festuca gigantea					-14		- 3
Geum urbanum						-10	- 8
Hepatica nobilis						+10	- 3
Maianthemum bifolium					+ 5	+18	+ 6
Plagiomnium affine					-13		0
Polygonatum multiflorum						-11	- 4
Tilia cordata					-11	+ 1	0
Vaccinium myrtillus	+10	+ 4		+ 3			

Een aantal soorten hebben een vrij hoge variantieverklaring door het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot), Groep I en II, Tabel 21. De soorten uit Groep I reageren met een afname in bedekking als

het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot) groter wordt (Groep I). Een aantal soorten reageren juist met een toename in bedekking (Groep II). Veel soorten zijn indifferent voor het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot) (Groep III). Uit het overzicht met de %-variantieverklaring door het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot) (Tabel 21) blijkt dat, met uitzondering van Dryopteris carthusiana, de %-variantieverklaring voor soorten die in meerdere boslocaties voorkomen, net als voor Totaal licht (Tabel 20) het hoogst is voor Noordhout en Bialowieza, vak 342. De soorten uit Groep IV vertonen bij de boslocaties een hoge mate van variantie-verklaring. Als de boslocaties worden samengevoegd tot bostype vertonen deze soorten een geringere of geen variantieverklaring.

Een aantal soorten blijken in een boslocatie in één bepaald jaar in veel plots voor te komen en in het ander jaar niet. De determinatie problemen verklaren dit niet. De soorten die dit vertonen zijn in Galgenberg Corydalis claviculata, in Bialowieza, vak 256, Acer platanoides en in Bialowieza, vak 342, Tilia cordata en Carpinus betulus. Het in één bepaald jaar voorkomen van houtige gewassen wordt waarschijnlijk veroorzaakt doordat de kiemomstandigheden van zaad in dat jaar zeer goed zijn.

De gevonden %-variantieverklaringen voor de soorten vragen om een soorts-ecologische interpretatie. In verband met de beperkte beschik-bare tijd is hieraan geen aandacht geschonken. In een vervolg onderzoek zou dit verder onderzocht moeten worden.

4.3 DE RESULTATEN IN RELATIE TOT HET GEBRUIKTE MATERIAAL

Vooraf is het uitgangsmateriaal op twee zaken onderzocht. Op de eerste plaats is onderzocht of er determinatieverschillen in de vegetatie-opnamen aanwezig zijn. Dit kan het geval zijn omdat de vegetatie-opnamen door verschillende mensen zijn uitgevoerd. In 1984 zijn in Bialowieza, vak 256, geen mossen opgenomen. In 1980 is in Noordhout van de mossen alleen de soort Hypnum jutlandicum onder-scheiden. Calamagrostis arundicea, opgenomen in Bialowieza, vak 256, 1984 is waarschijnlijk dezelfde soort als Calamagrostis spec. opge-

nomen in Bialowieza, vak 256, 1987. Hypnum jutlandicum, Hypnum spec. en Hypnum cupressiforme zijn waarschijnlijk eveneens één soort.

Op de tweede plaats is onderzocht of conclusies, verbonden aan de relatie lichtvariabele-voorkomen soorten, eigenlijk conclusies zijn welke verbonden zijn aan de relatie onbekende milieuvariabele-voorkomen soorten. Dit kan voorkomen als zowel een lichtgradiënt als een onbekende milieugradiënt evenwijdig aan de transecten loopt. Uit het onderzoek blijkt dat bij de vijf onderzochte boslocaties geen lichtgradiënt evenwijdig aan het transekt loopt. Dit betekend dat de conclusies niet kunnen worden toegeschreven aan een onbekende milieu-gradiënt.

4.4 FACTOREN DIE DE DIRECTE RELATIE VAN DE BOSSTRUKTUUR MET DE SOORTEN SAMENSTELLING BEÏNVLOEDEN

Een aantal faktoren beïnvloeden de direkte relatie van de bos-struktuur met de soorten. Enkele belangrijke faktoren worden hier kort besproken.

4.4.1 Naijling

Het tijdstip waarop, ten opzichte van de struktuuropname, de vegetatie-opname wordt gemaakt, is belangrijk in verband met naijling van de vegetatie op veranderingen in het lichtklimaat als gevolg van veranderingen in de bosstruktuur. Om te onderzoeken of soorten met een voor iedere soort specifieke vertraging op de toe- of afname van licht reageren, wordt voor het R.I.N. bosecologische informatiesysteem per boslocatie, om de vier à vijf jaar een vegetatie-opname gemaakt. Voor de in dit onderzoek onderzochte boslocaties is één vegetatie-opname vóór en één vegetatie-opname ná de struktuuropname beschikbaar. Deze zijn beide in de analyses gebruikt. Uit de resultaten blijkt dat de vegetatie-opname gemaakt na de struktuuropname meestal de hoogste %-variantieverklaring van soorten oplevert. Dit betekent dat soorten inderdaad naijling vertonen. Verder onderzoek zal moeten uitwijzen of bij een grotere tijdsperiode tussen de vegetatie-opname en de

struktuuropname de variantieverklaring hoger is. Dit levert dan in combinatie met het huidige onderzoek bovendien informatie op over de naijling per soort.

4.4.2 Wederzijdse beïnvloeding van soorten

Het wel/niet of in meerdere/mindere mate voorkomen van een soort kan samenhangen met het wel/niet of in meerdere/mindere mate voorkomen van een andere soort. Bij de correlaties van de soorten met de lichtvariabelen is er, inherent aan de gebruikte ordinatie-techniek, geen rekening gehouden met concurrentie tussen soorten en accessibiliteits problemen. Concurrentie kan de reden zijn dat de variantieverklaringen van de soorten uit de Groepen IV en V (Tabel 20 en 21) moeilijk verklaarbaar zijn met de lichtfactoren alleen.

4.4.3 Aanwezigheid struiklaag

De variatie in Totaal licht verschilt per boslocatie. De hoogste Totaal lichtwaarden zijn in alle boslocaties, behorende tot het zelfde bostype, even hoog. Dat voor boslocaties die donker lijken, zoals het Speulderbos, de hoogste lichtwaarden gelijk zijn aan de hoogste lichtwaarden van de boslocaties die licht lijken, zoals Noordhout en Galgenberg, komt waarschijnlijk doordat de lichtwaarden zijn berekend voor punten op de bodem. Dit betekent dat veel licht kan worden onderschept door struiken en jonge bomen. Dit is waarschijnlijk het geval in Noordhout en Galgenberg. In deze twee boslocaties is veel opslag van struiken en bomen aanwezig. In het Speulderbos daarentegen wordt het licht door de bomen onderschept maar ontbreekt de struiklaag. Om dit te kunnen bewijzen zouden vertikale profielen van de boslocatie moeten worden berekend.

4.4.4 Twee- of meerlagigheid van de kruidlaag

Een twee- of meerlagigheid van de kruidlaag, b.v. de aanwezigheid van ruigtekruiden en/of dwergstruiken met daaronder een tweede lagere kruidlaag en/of moslaag, zal de resultaten sterk beïnvloeden. Met de

berekeningen van het licht op de bodem wordt de lichtonderschepping door de overheersende kruiden niet meegenomen zodat soorten die voorkomen onder de overheersende kruiden, minder licht ontvangen dan berekend.

4.4.5 Vegetatieperiode

De vegetatieperiode verschilt per soort. Alleen over de periode mei-augustus is het licht berekend. Een aantal soorten komt echter ook in belangrijke mate buiten deze periode voor. Dit zijn wintergroene soorten en voorjaarssoorten. Veel voorjaarssoorten verdwijnen door het verschijnen van hogere ruigte soorten later in het jaar. Het voorkomen van deze soorten kan in belangrijke mate bepaald worden door de lichtontvangst buiten de periode mei-augustus. Dit zou in een vervolgstudie onderzocht moeten worden.

4.5 BRUIKBAARHEID VAN DE GEBRUIKTE METHODE EN ALTERNATIEVEN

De gevolgde methode is goed bruikbaar. De methode geeft aan of een soort positief, negatief of niet op licht reageert. Bovendien wordt met deze methode een indicatie gegeven in welke mate het voorkomen van de soorten door licht wordt bepaald. Er zijn echter enkele zaken die niet uit oog verloren mogen worden.

Om de hogere abundanties minder zwaar mee te wegen in de analyses is het gebruik van de natuurlijke logaritmen van Totaal licht en de Ratio mogelijk. Dit levert geen verlies aan informatie op.

De resultaten uit de correlatie soorten met de lichtvariabelen zijn specifiek voor de gebruikte gegevens. Of de hieraan verbonden conclusies een algemene geldigheid hebben voor andere boslocaties behorende tot dit bostype, is niet onderzocht. De conclusies kunnen niet worden geëxtrapoleerd buiten de minimum en maximum lichtwaarden van de onderzochte boslocaties, omdat dan geen rekening gehouden wordt met het verschijnen van andere soorten. Omdat maar vijf boslocaties, behorend tot verschillende bostypen, zijn onderzocht, moeten de resultaten en conclusies met de nodige voorzichtigheid worden gebruikt.

Voor een meer representatief beeld zouden meer boslocaties moeten worden onderzocht.

Boslocaties die gerekend worden tot het zelfde bostype, maar doordat ze tot verschillende successiestadia behoren in soortensamenstelling grote verschillen vertonen, mogen niet worden samengevoegd, omdat geen rekening gehouden wordt met het door successie verdwijnen en verschijnen van soorten.

De gebruikte methode geeft geen exacte gegevens over de mate van toename of afname van een soort. Het geeft aan of de verhouding waarin de soort voorkomt ten opzichte van de andere geïnventariseerde soorten groter of kleiner wordt. Om de reactie van soorten op licht in absolute waarden te kunnen weten, zou in een vervolgonderzoek, voor interessante soorten, een regressie-analyse, waarbij abundanties tegen Totaal licht en Ratio wordt uitgezet, kunnen worden uitgevoerd.

Boslocaties met een grote variatie in licht leveren het beste resultaat wat betreft het %-variantieverklaring van de soorten door licht. Dit blijkt duidelijk uit Tabel 20 en 21. Een aantal soorten uit de Groepen I en II in deze tabellen, vertonen een variantieverklaring die veel hoger is bij het bostype, waarbij de gegevens van de onderzochte boslocaties behorende tot dezelfde bostype zijn samengevoegd, dan bij de onderzochte boslocaties. Een soort kan in een boslocatie in de P.Q.-opnamen in gelijke abundanties voorkomen. In een ander boslocatie kan deze soort ook in gelijke abundanties voorkomen terwijl tussen beide boslocaties een relatief verschil in het voorkomen van deze soort bestaat. Als per boslocatie naar deze soort wordt gekeken dan vertoont deze soort niet of nauwelijks een reaktie op licht. Als beide boslocaties worden samengevoegd tot bostype dan vertoont deze soort wel een reactie op licht.

Het verschil in Totaal licht tussen hoger en rijker gestruktureerde boslocaties, zoals Bialowieza, vak 256 en 342, en lager en armer gestruktureerde boslocaties, zoals Noordhout, Galgenberg en Speulderbos, is gering. De Ratio is, door de meerdere boom- en struiklagen, beduidend hoger voor een hoger en rijker gestruktureerde boslocatie duidelijk lager dan voor lager en armer gestruktureerd boslocatie.

In een éénlagig hooggaand bos, zoals het Speulderbos, worden berekende lichtwaarden overschat omdat de procedure FOREYE alleen

bomen binnen een straal van één maal de boomhoogte meerekend. Het licht dat een lagere hoek van inval vertoond wordt door bomen verder van het berekeningspunt gelegen zijn gefilterd. In de procedure is dit echter niet het geval (Bijlsma 1990, mond. med. Koop).

5 CONCLUSIES

- De lichtvariabelen hebben, ten opzichte van andere onderzochte milieuvariabelen, voor Noordhout allen dezelfde werking. De lichtvariabelen zijn sterk gecorreleerd met de strooisellaag van Fagus sylvatica- en Quercus robur-blad en met de dikte van de litterlaag.
- Totaal licht is de belangrijkste lichtvariabele.
- De afzonderlijke maanden hebben geen invloed op de resultaten.
- Een aantal soorten vertoont een belangrijke mate van variantieverklaring door het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht en/of het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot). Het grootste deel van de soorten is echter indifferent voor veranderingen in Totaal licht of Ratio (Sund/Df_tot).
- Er is evenwijdig aan de transecten geen lichtgradiënt aanwezig zodat de berekende variantieverklaringen van soorten alleen door licht worden veroorzaakt.
- Door naijling wordt het voorkomen van soorten het beste verklaard door vegetatie-opnamen gemaakt na de struktuuropname.
- Het voorkomen van soorten kan samenhangen met het voorkomen van ander soorten. Hiermee wordt bij ordinatie geen rekening gehouden.
- Met accessibiliteits problemen wordt in de ordinatie geen rekening gehouden.
- Door de aanwezigheid van een struiklaag is het mogelijk dat voor punten op de bodem dezelfde lichtwaarden gelden, ook al lijkt het door menselijke waarneming op ooghoogte of de ene boslocatie lichter is dan het andere boslocatie.
- De resultaten kunnen worden vertroebeld door het voorkomen van twee- of meerlagigheid van de kruidenvegetatie.
- Soorten die in belangrijke mate kunnen assimileren buiten de periode meiaugustes kunnen in belangrijke mate door licht buiten de periode mei-augustus worden bepaald.
- Het gebruik van de natuurlijke logaritme van Totaal licht en de Ratio (Sund/Df_tot) levert geen verlies aan informatie op.

- De resultaten zijn specifiek voor de onderzochte boslocaties en bostypen. Conclusies kunnen niet worden geëxtrapoleerd buiten het minimum en maximum van de lichtwaarden.
- Boslocaties, behorend tot hetzelfde bostypen, mogen niet worden samengevoegd als de soortensamenstellingen te veel verschillen.
- De gebruikte methode geeft aan of de verhouding van het voorkomen van een soort ten opzicht van de andere geïnventariseerde soorten veranderd. Het geeft geen absolute waarden over het voorkomen van soorten.
- Boslocaties met de grootste variatie in licht geven de hoogste variantieverklaring voor soorten ten opzichte van de lichtvariabelen.

SAMENVATTING

Omdat enerzijds steeds duidelijker wordt dat bosmonocultures kwetsbaar zijn voor catastrofes en anderzijds men steeds meer aandacht voor de natuurwaarden van de bossen krijgt, komt vanuit de samenleving de vraag naar natuurlijker bos. Om natuurlijker bos te verwezenlijken moet veelal een omvormingsbeheer worden gevoerd. Dit gebeurd door open plekken in het bos te creëren en de kroonbedekking te variëren. Door de veranderingen in de bosstruktuur, en daarmee in het lichtklimaat, wordt ook de bosondergroei van struiken, kruiden en mossen beïnvloed. De huidige kennis over het effekt van de bosstruktuur op de kruidlaag is vooralsnog onvoldoende.

Dit onderzoek heeft tot doel het analyseren van de mate waarin de bosstruktuur de soortensamenstelling in de kruidlaag beïnvloed. Daarbij wordt getoetst of er een relatie bestaat tussen de uit de bosstruktuur gesimuleerde lichtwaarden en het voorkomen van bepaalde soorten. Bovendien wordt onderzocht of de gebruikte methode, om met behulp van CANOCO de relatie tussen de uit de bosstruktuur gesimuleerde lichtwaarden en de bosondergroei te onderzoeken, voldoet.

De geschiktste methode om de relatie bosstruktuur en kruidlaag te onderzoeken is het volgen van één bos in de tijd. Op deze wijze kunnen veranderingen in de bosstruktuur en veranderingen in de kruidlaag aan elkaar worden gerelateerd. Voordat enig resultaat beschikbaar komt duur echter enige decennia. Om op dit moment tot enig resultaat te komen is er voor gekozen een groep opnamen, wat betreft bosstruktuur en bodemvegetatie, met elkaar te vergelijken. Hiervoor moeten de groeiplaatsfaktoren voor de groep opnamen gelijk zijn.

Voor de bosvegetatie- en bosstruktuurgegevens is gebruik gemaakt van het R.I.N. bosecologisch informatie-systeem. In dit systeem zijn een aantal boslocaties opgenomen. Per boslocatie zijn, middels transekten bestaand uit 50 P.Q.-opnamen, de bodemvegetatiegegevens en digitale bosstruktuurgegevens beschikbaar. Gekozen is voor het onderzoeken van drie

boslocaties behorende tot het Fago-Quercetum en twee boslocaties behorende tot het Tilio-Carpinetum, alsmede beide bostypen.

Met behulp van het op het R.I.N. ontwikkelde computerprogramma FOREYE is, door middel van de digitale bosstruktuurgegevens, berekend hoeveel Direkt en Diffuus licht op de bodem valt. Middels dit Direkt en Diffuus licht is de Ratio van Direkt en Diffuus licht en Totaal licht dat op de bodem valt berekend. Voor het relateren van de lichtwaarden met de vegetatiegegevens is gebruik gemaakt van direkte gradiënt-analyse. Deze analyse is uitgevoerd met behulp van het computerprogramma CANOCO.

Aan de hand van een analyse met meerdere milieuvariabelen blijkt dat de lichtvariabelen ten opzichte van de andere milieuvariabelen belangrijk verklarende milieuvariabelen zijn. De lichtvariabelen zijn echter onderling sterk gecorreleerd. Uit de eigenwaarden en het %-variantieverklaring van de eerste twee assen blijkt dat van de lichtvariabelen Totaal licht ten opzichte van het voorkomen van soorten de grootste verklarende werking heeft. Het omrekenen van de lichtwaarden naar natuurlijke logaritmen levert geen verlies aan informatie op. De correlatiestruktuur van de vectoren die in de C.C.A.-diagrammen de gesimuleerde lichtwaarden weergeven is voor vijf boslocaties globaal hetzelfde. De definiering van de assen in termen van lichtvariabelen verschillen per boslocatie sterk.

Uit de resultaten blijkt dat een aantal soorten een belangrijke mate van variantieverklaring vertonen voor het onvoorwaardelijk effekt van Totaal licht en/of het voorwaardelijk effekt van de Ratio (Sund/Df_tot). Een deel van deze soorten reageert met een toename als één of beide lichtfactoren toenemen, een deel reageert met een afname als één of beide lichtfactoren toenemen. Het grootste deel van de soorten reageren echter niet of nauwelijks op veranderende lichtcondities. Als gevolg van naijling blijkt dat vegetatie-opnamen gemaakt enkele jaren na de struktuuropnamen beter door licht worden verklaard.

Geconcludeerd kan worden dat de gebruikte methode goed bruikbaar is. Nadeel is dat niet bepaald kan worden in welke mate een soort zal

toe- of afnemen. Er kan alleen een uitspraak gedaan worden over de toename of afname van een soort in verhouding tot de andere geïnventariseerde soorten. Met eventuele andere, bij veranderingen van de lichtcondities verschijnende soorten, wordt geen rekening gehouden. Bovendien zijn de uitspraken over de geïnventariseerde soorten alleen betrouwbaar binnen het minimum en maximum van de geïnventariseerde lichtwaarden.

SUMMARY

Because on the one hand it's obvious that mono-spieces forest stands are vulnerable for catostrophics and on the other hand people more and more pay attention to natural values of forests, there is an increasing demand for natural forests. To develop natural forests transformation management has to be carried out, in terms of making canopy gaps and inducing variation in the crown cover. By changing the forest structure, and therewith the light climate, the undergrowth of shrubs, herbs and mosses changes. The present-day knowledge of the relationship between forest structure and undergrowth is poor.

The objective of this study is to analyse the influence of the forest structure on the herb layer. Therefore the relationship between simulated lightvalues from forest structure and the appearence of some herbaceous species wil be examined. The used method will be examined on its suitability.

The best way to investigate the relationship between forest structure and species composition of the herb layer is to follow one forest stand in time. In this way changes in forest structure can directly be related to changes in the spieces composition in the herb layer. However, because such data lack and it would take to long to collect them, the choise is made to compare a group of vegetation samples with synchroneous measurements of forest structure. Environmental variables, others than light, have to be constant.

The used forest vegetation and forest structure data are part of the R.I.N. forest ecological information system. This system includes several forests. For each forest, data on ground vegetation, in transects of 50 adjacent plots, and digital data on forest structure in the same transect are available. Three forests belonging to the phytosociological association of the Fago-Quercetum and two forests belonging to the Tilio-Carpinetum have been selected for further study.

By using digital forest structure data, with the computerprogram FOREYE, the amounts of Direct and Diffuse light throughfall on the forest floor are simulated. Beside Direct and Diffuse light the Totals and Ratio are computed. To relate light values and vegetation data,

direct gradient analysis is used as part of the computerprogram CANOCO.

The analyses with several environmental variables show the relative importance of the light variables in regard to other environmental variables. The eigenvalues and percentage variance accounted for by the first two axes show that in regard to the other light variables Total light has the biggest explaining effect. The transformation of light values in natural logarithems gives no loss of information. The correlation-structure of the vectors in the C.C.A.diagram is about the same for all five forests. The defenition of the axes in terms of light variables differs by forest.

Several species show relatively high percentages of variance accounted for by the unconditional effect of Total light and/or the conditional effect of the Ratio. The abundances of part of these species react positively when one or both of these light variables increase. The other part of these species react negatively when one ore both of the light variables increase. The majority of species show no or hardly any reaction on changes in light variables. Light variables based on forest structure measurements a few years before vegetation assessments give a better explanation of vegetation composition as those based on forest measurements a few years after vegetation assessment.

Although the methode of direct gradient analysis is workable, its disadvantage is that it is impossible to determine how much a species will increase or decrease. Only statements about the increase or decrease of a species in regard to other species can be made. Possible appearing of new species due to changing light conditions are not taken into account. Another disadvantage is that the conclusions, in regard to increase or decrease of species, only hold within the range of the used light values used in the analysis.

LITERATUURLIJST

Bijlsma, R.J., 1990. Het R.I.N.-bosecologisch informatiesysteem SILVI-STAR; Documentatie FOREYE-programmatuur en subprogramma's. R.I.N.-rapport 90/1. Rijksinstituut voor Natuurbeheer. Arnhem, Leersum en Texel.

Botanisch basisregister, 1987. Centraal bureau voor statistiek. Voorburg, Heerlen.

Braak, C.J.F. ter, 1987. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondance analysis, principal components analysis and redundance analysis (version 2.1). T.N.O. Institute of Applied Computer Science, Statistics Department Wageningen. Wageningen.

Braak, C.J.F. ter, 1989.Interpreting Canonical correlation analysis through biplots of structure correlations and weights. Groep Landbouw Wiskunde. Wageningen.

Eber, W., 1972. Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluss auf die Bodenvegetation. Scripta Geobotanica. Göttingen.

Ellenberg, H., 1988. Vegetation ecology of central Europe. Cambridge University Press. Cambridge, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.

Falinski, J.B., 1986. Vegetation dynamics in temporate lowland primeval forest, Ecological studies in Bialowieza forest. Geobotany 8. Junk. Dordrecht, Boston, Lancaster.

Jongman, R.H.G., Braak, C.J.F., Tongeren, O.F.R., 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc. Wageningen.

Koop, H., 1986. Omvormingsbeheer naar natuurlijk bos: een paradox? Nederlands Bosbouwtijdschrift. Jaargang 58, nr. 1/2, blz. 2-11. Koninklijke Nederlandse Bosbouw Vereniging. Arnhem.

Koop, H., 1987. Het R.I.N.-bosecologisch informatiesysteem, achtergronden en methoden. R.I.N.-rapport 87/4. Rijksinstituut voor Natuurbeheer. Arnhem, Leersum en Texel.

Koop, H., 1989. Forest Dynamics SILVI-STAR: A Comprehensive Monitoring System. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong.

Lane, P., Galwey, N., Alvey, N.,1987. Genstat 5, An introduction, Oxford Science Publications. Clarendon press. Oxford.

Siebel, H., in prep..

Werf, S. van der, in prep.. De bostypen van Nederland. Pudoc. Wageningen.

BIJLAGE 1: VERKLARING AFKORTINGEN SOORTNAMEN

Acer pla	Acer platanoides	Noorse esdoorn
Acer spe	Acer pseudoplantanus	Gewone esdoorn
Aegoppod	Aegopodium podagraria	Zevenblad
Anemonem	Anemone nemorosa	Bosanemoon
Athyrfil	Athyrium filix-femina	Wijfjesvaren
Bractrut	Brachythecium rutabulum	
Calamaru	Calamagrostis arundinacea	
Calam-sp	Calamagrostis spec.	Struisriet spec.
Cardmbul	Cardamine bulbifera	
Carexpls	Carex pallescens	
Carexrem	Carex remota	IJle zegge
Carpibet	Carpinus betulus	Haagbeuk
Corydcla	Corydalis claviculata	Rankende helmbloem
Corylave	Corylus avellana	Hazelaar
Dsnumsco	Dicranum scoparium	
Dcnummon	Dicranum montanum	
Dentabul	Dentaria bulbifera	
Deschces	Deschampsia cespitosa	Ruwe smele
Deschfle	Deschampsia flexuosa	Bochtige smele
Dryopcar	Dryopteris carthusiana	
Equispra	Equisetum pratense	
Fagussyl	Fagus sylvatica	Beuk
Festugig	Festuca gigantea	Reuzen zwenkgras
Frangaln	Frangula alnus	Sporkehout
Fraxiexc	Fraxinus exselsior	Gewone es
Galeotet	Galeopsis tetrahit	Gewone hennepnetel
Galiuodo	Galium odoratum	Lievevrouwebedstro
Galiusax	Galium saxatile	Liggend walstro
Geranrob	Geranium robertianum	Robertskruid
Geum urb	Geum urbanum	Geel nagelkruid
Glechhed	Glechoma hederacea	Hondsdraf
Gymnodry	Gymnocarpium dryopteris	Gebogen driehoeksvaren
Hepatnob	Hepatica nobilis	Leverbloem
Hypnucup	Hypnum cupressiforme	
Hypnujut	Hypnum jutlandicum	
Hypnu_sp	Hypnum spec.	
Impatnol	Impatiens noli-tangere	Groot springzaad
Lamiugal	Lamium galeobdolon	Gele dovenetel
Lucobgla	Lucobryum glaucum	
Maianbif	Maianthemum bifolium	Dalkruid
Miliueff	Milium effusum	Bosgierstgras
Mniumhor	Mnium hornum	
Moehrtri	Moehringia trinervia	Drienerfmuur
Molincae	Molinia caerulea	Pijpestrootje
Orthdlin	Orthodontium lineare	
Oxaliace	Oxalis acetosella	Witte klaverzuring
Parisqua	Paris quadrifolia	Eenbes
Piceaabi	Picea abies	Fijnspar
Plagmaff	Plagiomnium affine	
Plagtlae	Plagiothecium laetum	

Plrozsch	Pleurozium schreberi	
Polymfor	Polytrichium formosum	
Polytmul	Polygonatum multiflorum	Gewone salomonszegel
Popultre	Populus tremula	Ratelpopulier
Quercrob	Quercus robur	Zomereik
Ranunlan	Ranunculus lanunginosum	
Rubusida	Rubus idaeus	Framboos
Rubussax	Rubus saxatilis	Steenbraam
Scutegal	Scutellaria galericulata	Blauw glidkruid
Sorbuauc	Sorbus aucuparia	Wilde lijsterbes
Stachsyl	Stachys sylvatica	Bosandoorn
Stellhol	Stellaria holostea	Groot muur
Stellnem	Stellaria nemorum	Bosmuur
Tetrapel	Tetraphis pellucida	
Tiliacor	Tilia cordata	Winterlinde
Urticdio	Urtica dioica	Grote brandnetel
Vaccimyr	Vaccinium myrtillus	Blauwe bosbes
Vaccivit	Vaccinium vitis - idaea	Rode bosbes
Violarei	Viola reichenbachiana	Donkersporig bosviool

(Bron: Botanisch basisregister, 1987. Siebel, H., in prep)

BIJLAGE 2: VERKLARING AFKORTINGEN MILIEU

Df_tot	Diffuus licht
Fermen-l	Dikte van fermentation layer
Humifi-l	Dikte van humification layer
Litter-l	Dikte van litter layer
Micropod	Dikte van de micropodzol
Overst	Dikte van de overstuiving
Ratio	Ratio van Direkt en Diffuus licht
Stdesfle	% van de strooisellaag die bestaat uit Deschamsia flexuosa
Stfagsyl	Idem voor Fagus sylvatica
Stmos	Idem voor mos
Stoois-l	Dikte van de strooisellaag
Stpinsyl	% van de strooisellaag die bestaat uit Pinus sylvestris
Stquerob	Idem voor Quercus robur
Sund	Direkt licht
Sun/dft	Ratio van Direkt en Diffuus licht
Total	Totaal licht

BIJLAGE 3: GEWOGEN CORRELATIE-COËFFICIENTEN

NOORDHOUT

		Direct licht		Ratio Direkt en Diffuus licht	
		lineair	nat. log	lineair	nat. log
Diffuus	'80	0.8337	0.8346		
	'84	0.8326	0.8392		
Totaal	'80			0.4637	0.5552
	'84			0.4332	0.5060

GALGENBERG

		Direct licht		Ratio Direkt en Diffuus licht	
		lineair	nat. log	lineair	nat. log
Diffuus	'86	0.7443	0.7549		
	'88	0.7535	0.7646		
Totaal	'86			0.8225	0.8557
	'88			0.8215	0.8518

SPEULDERBOS

		Direct licht		Ratio Direkt en Diffuus licht	
		lineair	nat. log	lineair	nat. log
Diffuus	'87	0.1151	0.1207		
Totaal	'87			0.8733	0.8717

BIALOWIEZA, VAK 256

		Direct licht		Ratio Direkt en Diffuus licht	
		lineair	nat. log	lineair	nat. log
Diffuus	'84	0.2239	0.2754		
	'87	0.2621	0.3067		
Totaal	'84			0.4253	0.5063
	'87			0.3799	0.4750

BIALOWIEZA, VAK 342

		Direct licht		Ratio Direkt en Diffuus licht	
		lineair	nat. log	lineair	nat. log
Diffuus	'84	0.6723	0.7250		
	'87	0.7099	0.7529		
Totaal	'84			0.7539	0.7062
	'87			0.7875	0.7418

BIJLAGE 4: EIGENWAARDEN VAN DE ASSEN

Overzicht van de eigenwaarden van de opties met als milieuvariabelen Diffuus, Direkt en Totaal licht en de Ratio van Direkt en Diffuus licht.

NOORDHOUT

	Diffuus en Direkt licht		Totaal licht en Ratio van Direkt en Diffuus licht	
	lineair	nat. logaritme	lineair	nat. logaritme
as 1 '80	0.18406	0.17593	0.18433	0.17698
'84	0.23656	0.24944	0.23364	0.25254
as 2 '80	0.05918	0.04081	0.04045	0.04073
'84	0.05334	0.05623	0.05483	0.05652

GALGENBERG

	Diffuus en Direkt licht		Totaal licht en Ratio van Direkt en Diffuus licht	
	lineair	nat. logaritme	lineair	nat. logaritme
as 1 '86	0.04596	0.04599	0.04647	0.04581
'88	0.10137	0.10569	0.10182	0.10362
as 2 '86	0.02076	0.02320	0.01897	0.02404
'88	0.02424	0.02969	0.03297	0.03036

SPEULDERBOS

	Diffuus en Direkt licht		Totaal licht en Ratio van Direkt en Diffuus licht	
	lineair	nat. logaritme	lineair	nat. logaritme
as 1 '87	0.38331	0.37501	0.38607	0.36830
as 2 '87	0.08220	0.09001	0.07841	0.08415

BIALOWIEZA, VAK 256

	Diffuus en Direkt licht		Totaal licht en Ratio van Direkt en Diffuus licht	
	lineair	nat. logaritme	lineair	nat. logaritme
as 1 '84	0.11393	0.10691	0.11445	0.10950
'87	0.13960	0.13617	0.15621	0.13539
as 2 '84	0.07195	0.06755	0.06510	0.06743
'87	0.10557	0.10982	0.11165	0.10965

BIALOWIEZA, VAK 342

	Diffuus en Direkt licht		Totaal licht en Ratio van Direkt en Diffuus licht	
	lineair	nat. logaritme	lineair	nat. logaritme
as 1 '84	0.10596	0.10647	0.09981	0.14323
'87	0.14464	0.14310	0.13665	0.10675
as 2 '84	0.05627	0.05435	0.06031	0.06760
'87	0.07244	0.06921	0.07540	0.05315

BIJLAGE 5: DEFINIËRING EERSTE TWEE ASSEN

De definiëring van de eerste twee assen is als volgt:

NOORDHOUT

as 1 '80 = -1.75 $\ln(\text{Totaal}*\text{Ratio}^{0.58})$

'84 = -1.54 $\ln(\text{Totaal}*\text{Ratio}^{0.42})$

as 2 '80 = 0.21 $\ln(\text{Totaal}*\text{Ratio}^{14.96})$

'84 = 0.44 $\ln(\text{Totaal}*\text{Ratio}^{5.66})$

GALGENBERG

as 1 '86 = 2.99 $\ln(\text{Ratio}/\text{Totaal}^{1.59})$

'88 = 1.10 $\ln(\text{Ratio}/\text{Totaal}^{0.31})$

as 2 '86 = 2.39 $\ln(\text{Totaal}/\text{Ratio}^{1.99})$

'88 = 5.56 $\ln(\text{Ratio}/\text{Totaal}^{0.69})$

SPEULDERBOS

as 1 '87 = 9.74 $\ln(\text{Totaal}/\text{Ratio}^{1.13})$

as 2 '87 = 6.50 $\ln(\text{Totaal}/\text{Ratio}^{2.60})$

BIALOWIEZA, VAK 256

as 1 '84 = -6.08 $\ln(\text{Totaal}*\text{Ratio}^{0.17})$

'87 = 4.02 $\ln(\text{Ratio}/\text{Totaal}^{0.28})$

as 2 '84 = 4.62 $\ln(\text{Ratio}/\text{Totaal}^{1.39})$

'87 = 1.47 $\ln(\text{Ratio}/\text{Totaal}^{5.37})$

BIALOWIEZA, VAK 342

as 1 '84 = 3.26 $\ln(\text{Ratio}/\text{Totaal}^{0.25})$

'87 = 3.34 $\ln(\text{Ratio}/\text{Totaal}^{0.26})$

as 2 '84 = 2.25 $\ln(\text{Ratio}/\text{Totaal}^{1.98})$

'87 = 2.52 $\ln(\text{Ratio}/\text{Totaal}^{1.85})$

BIJLAGE 6: REGRESSIE-COËFFICIENTEN VOOR ONGESTANDARDISEERDE VARIABELEN

NOORDHOUT

		Direkt en Diffuus licht		Totaal licht en Ratio	
		Direkt	Diffuus	Totaal	Ratio
nat. log	as 1 '80	-0.09	-0.08	-1.75	-1.01
	'84	-0.35	-1.42	-1.54	-0.64
	as 2 '80	2.48	-3.48	0.21	3.13
	'84	2.56	-3.03	0.44	2.49
lineair	as 1 '80	-0.58	-0.72	-0.63	0.29
	'84	-0.25	-1.62	-0.66	0.32
	as 2 '80	1.34	-4.06	-0.08	1.48
	'84	1.43	-3.67	-0.15	1.37

GALGENBERG

		Direkt en Diffuus licht		Totaal licht en Ratio	
		Direkt	Diffuus	Totaal	Ratio
nat. log	as 1 '86	-0.19	-4.41	-4.75	2.99
	'88	-1.17	-2.40	-3.55	1.10
	as 2 '86	3.20	-5.74	2.39	-4.76
	'88	-3.08	-6.90	-3.86	5.56
lineair	as 1 '86	-0.09	-3.44	-1.15	1.30
	'88	-0.41	-2.19	1.00	-0.77
	as 2 '86	1.27	-4.42	-0.54	2.24
	'88	1.23	-5.19	-0.78	2.53

SPEULDERBOS

		Direkt en Diffuus licht		Totaal licht en Ratio	
		Direkt	Diffuus	Totaal	Ratio
nat. log	as 1 '87	-4.63	14.85	9.72	-11.00
	as 2 '87	-4.41	-12.21	-16.87	6.50
lineair	as 1 '87	-1.39	8.14	-1.94	6.15
	as 2 '87	-1.33	-6.73	-3.24	3.56

BIALOWIEZA, VAK 256

		Direkt en Diffuus licht		Totaal licht en Ratio	
		Direkt	Diffuus	Totaal	Ratio
nat. log	as 1 '84	-3.20	-2.51	-6.08	-1.02
	'87	3.51	-5.21	-1.12	4.02
	as 2 '84	2.11	-7.99	-5.93	4.26
	'87	-1.51	5.96	-7.90	1.47
lineair	as 1 '84	-7.59	-2.88	-4.61	-2.52
	'87	8.86	-3.50	-0.66	7.57
	as 2 '84	4.38	-9.38	-4.38	7.56
	'87	-1.03	-8.63	5.92	-2.11

BIALOWIEZA, VAK 342

			Direkt en Diffuus licht		Totaal licht en Ratio	
			Direkt	Diffuus	Totaal	Ratio
nat. log	as 1	'84	2.94	-3.71	-0.80	3.26
		'87	2.98	-3.85	-0.88	3.34
	as 2	'84	0.51	-4.99	-4.45	2.25
		'87	0.68	-5.32	-4.65	2.52
lineair	as 1	'84	2.65	-1.94	-0.07	4.18
		'87	2.69	-2.15	-0.15	4.40
	as 2	'84	0.75	-3.91	-2.06	4.46
		'87	0.84	-4.11	-2.16	4.84

BIJLAGE 7: CORRELATIE-COËFFICIENTEN TUSSEN VERSCHILLENDE MAANDEN

NOORDHOUT, 1980

mei	1.0000			
juni	1.0000	1.0000		
juli	1.0000	1.0000	1.0000	
aug	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
	mei	juni	juli	aug

NOORDHOUT, 1984

mei	1.0000			
juni	1.0000	1.0000		
juli	1.0000	1.0000	1.0000	
aug	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
	mei	juni	juli	aug

GALGENBERG, 1986

mei	1.0000			
juni	0.9498	1.0000		
juli	0.9849	0.9852	1.0000	
aug	0.9355	0.8564	0.8881	1.0000
	mei	juni	juli	aug

GALGENBERG, 1988

mei	1.0000			
juni	0.9462	1.0000		
juli	0.9843	0.9841	1.0000	
aug	0.9335	0.8493	0.8841	1.0000
	mei	juni	juli	aug

SPEULDERBOS, 1987

mei	1.0000			
juni	0.7346	1.0000		
juli	0.9147	0.9326	1.0000	
aug	0.6512	0.2471	0.4137	1.0000
	mei	juni	juli	aug

BIALOWIEZA, VAK 256, 1984

mei	1.0000			
juni	0.9191	1.0000		
juli	0.9727	0.9741	1.0000	
aug	0.9085	0.7588	0.8132	1.0000
	mei	juni	juli	aug

BIALOWIEZA, VAK 256, 1987

mei	1.0000			
juni	0.9299	1.0000		
juli	0.9766	0.9775	1.0000	
aug	0.9180	0.7923	0.8383	1.0000
	mei	juni	juli	aug

BIALOWIEZA, VAK 342, 1984

mei	1.0000			
juni	0.9822	1.0000		
juli	0.9954	0.9950	1.0000	
aug	0.9652	0.9066	0.9397	1.0000
	mei	juni	juli	aug

BIALOWIEZA, VAK 342, 1987

mei	1.0000			
juni	0.9818	1.0000		
juli	0.9952	0.9950	1.0000	
aug	0.9667	0.9083	0.9412	1.0000
	mei	juni	juli	aug