

Fosfaattoevoeging Heide

Joost Vogels
Maaïke Weijters
Rienk-Jan Bijlsma
Rein de Waal
Roland Bobbink
Henk Siepel



Radboud Universiteit Nijmegen



ontwikkeling+beheer natuurkwaliteit

o+bn

© 2016 VBNE, Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren

Rapport nr. 2016/OBN207-DZ
Driebergen, 2016

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van BIJ12 en het Ministerie van Economische Zaken.

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij de VBNE onder vermelding van code 2016/OBN207-DZ en het aantal exemplaren.

Oplage	60 exemplaren
Foto voorkant	Veldkrekkel experiment. Fotograaf Joost Vogels
Samenstelling	Joost Vogels, Stichting Bargerveen Maaïke Weijters, Onderzoeksbureau B-Ware Rienk-Jan Bijlsma, Alterra Rein de Waal, Alterra Roland Bobbink, Onderzoeksbureau B-Ware Henk Siepel, Radboud Universiteit Nijmegen
Druk	KNNV Uitgeverij/KNNV Publishing
Productie	Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren (VBNE) Adres : Princenhof Park 9, 3972 NG Driebergen Telefoon : 0343-745256 E-mail : info@vbne.nl

Voorwoord

Het doel van het Kennisnetwerk Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit (OBN) is het ontwikkelen, verspreiden en benutten van kennis voor terreinbeheerders over natuurherstel, Natura 2000, PAS, leefgebiedenbenadering en ontwikkeling van nieuwe natuur.

In het kader van natura 2000 worden in Europees perspectief zeldzame soorten en vegetatietypen in Nederland beschermd. In dit rapport staat het habitatype "Droge Europese heide" (H4030) centraal.

Dit betreffende habitatype is gevoelig voor verzuring en vermesting als gevolg van atmosferische depositie van stikstof en zuur. Eerder onderzoek heeft aangetoond dat de vegetatie in dit type als gevolg van stikstofdepositie en verzuring naar verhouding veel stikstof in relatie tot fosfor bevat. De N:P ratio van de vegetatie heeft negatieve invloed op de abundantie en samenstelling van de faunagemeenschap. Een afname van de beschikbaarheid van P, als gevolg van verzuring in de laatste decennia heeft daarom ook tot een afname van de kwaliteit van dit habitatype voor de aanwezige fauna geleid.

Plaggen van heidebodems is veel toegepast als maatregel om de accumulatie van stikstof in de bodem tegen te gaan. Het nadeel van deze maatregel is dat door verwijdering van de organische laag eveneens een groot aandeel van de aanwezige P uit het systeem verwijderd wordt. Herstel van beschikbaar P duurt zeer lang. Een beheeroptie is om plaggen te combineren met een eenmalige bemesting met P, zodanig dat de beschikbare P netto weer hersteld wordt tot de oorspronkelijke waarden. In dit project is het effect van P-additie na plaggen op vegetatie en plant nutriënt status onderzocht door middel van een veldexperiment in een terrein van Nationaal Park de Hoge Veluwe.

In deze rapportage worden de resultaten van de eerste twee jaar na plaggen en toediening van P, in relatie tot verzuringsbestrijdende maatregelen (bekalking) uitgebreid beschreven. Belangrijkste voorlopige conclusies zijn dat P-additie in ieder geval voordelen oplevert voor de kieming en vestiging van gevoelige plantensoorten. In combinatie met bekalking is dit effect nog veel groter. P-additie leidde tot een lichte verbetering van de voedselkwaliteit voor de modelsoort Veldkrekkel, maar de effecten waren relatief klein in vergelijking met eerder uitgevoerde OBN studies. Een opvallend onverwacht effect was een sterk negatief effect van bekalking op de voedselkwaliteit van de vegetatie.

Op basis van dit tweejarig onderzoek is het nog te prematuur om nabehandeling van alle plagvlakken in droge heide op grootschalige wijze aan te bevelen. Aanbevolen wordt om deze maatregel enkel op kleinschalige wijze uit te voeren en de effecten goed te documenteren. Verder uitgeschreven aanbevelingen voor beheer leest u in hoofdstuk 6.

Ik wens u veel leesplezier

Drs. T.J. Wams

Voorzitter van de OBN Adviescommissie

Inhoudsopgave

Samenvatting

Management summary

1	Inleiding	1
1.1	Aanleiding	1
1.2	Hoofdlijn van onderzoek en onderzoeksvragen	3
2	Selectie onderzoekslocaties en voorstudie mate van P bemesting	4
2.1	Onderzoeksgebied	4
2.2	Vooronderzoek bodems en humusprofielen op het oud-reemsterveld	4
2.3	Bodembeschrijvingen en humusprofielen onderzoekslocatie	4
2.3.1	Globale terreinbeschrijving	5
2.3.2	Situering en homogeniteit van de plagplekken	6
2.3.3	Bodemboringen	7
2.3.4	Situering proeflocaties op basis van bodemonderzoek	8
2.3.5	Samenvatting belangrijkste bevindingen	8
2.4	Literatuurstudie voor inschatting P bemestingsgraad	9
2.4.1	Expert Judgement vaststelling	9
2.4.2	Gebaseerd op N-accumulatie in heide na plaggen	9
2.4.3	Gebaseerd op pleksgewijze bepaling van P in het droge heide-ecosysteem	9
2.4.4	Vaststelling graad van P bemesting	10
3	Methoden	11
3.1	Experimentele opzet veldexperiment	11
3.1.1	Ligging proefvlakken	11
3.1.2	Bekalking en bemesting met P	11
3.2	Effectmeting bodem- en plantchemie	12
3.2.1	Analysemethoden	13
3.3	Voedselexperimenten met krekels	14
3.3.1	Overzicht van de verschillende voedselexperimenten	14
3.3.2	Voedselbereiding experiment I en II	14
3.3.3	Interpretatie van de gegevens van experiment I en II	15
3.3.4	Klimaatkamer opstelling	17
3.3.5	Experimentele behandelingen experiment I en II	17
3.3.6	Experimentele behandelingen experiment III	18
4	Resultaten	21
4.1	Effectmeting bodemchemie	21
4.1.1	Organisch stof	21
4.1.2	Fosfaat	21
<i>OBN Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit</i>		4

4.1.3	Buffering	23
4.1.4	Anorganisch stikstof	26
4.1.5	Samenvatting van de belangrijkste resultaten	27
4.2	Effectmeting plantchemie	28
4.2.1	P gehalte in planten en effect op N:P ratio	28
4.2.2	Gehalte aan Ca en Mg in planten	30
4.2.3	Interactie bekalking en opname van metalen (K, Ca, Mg, Mn, Zn) door de vegetatie	31
4.2.4	Samenvatting van de belangrijkste resultaten	34
4.3	Vegetatie ontwikkeling	34
4.3.1	Vaatplanten	34
4.3.2	Mossen	38
4.3.3	Samenvatting belangrijkste resultaten	42
4.4	Kweek experiment I: compensatory feeding en vaststellen intake target	42
4.4.1	Mortaliteit	43
4.4.2	Geconsumeerd voedsel: arrays	43
4.5	Kweek experiment II: variatie in P-gehalte artificieel voedsel	46
4.5.1	Mortaliteit	46
4.5.2	Geconsumeerd voedsel: arrays	46
4.5.3	Geconsumeerd voedsel: absolute hoeveelheden als functie van kwaliteit	48
4.5.4	Samenvatting belangrijkste resultaten kweek experiment I en II	49
4.6	Kweek experiment III: effect van experimentele behandelingen op voedselkwaliteit planten voor <i>Gryllus campestris</i>	50
4.6.1	Voedselkwaliteit	50
4.6.2	Mortaliteit	55
4.6.3	Kannibalisme	55
4.6.4	Infertiliteit	56
4.6.5	Uitleg van de gemeten parameters	56
4.6.6	Effect van de behandeling op de levensloop parameters: gewichtsverandering	59
4.6.7	Effect van de behandeling op reproductie	62
4.6.8	Samenvatting belangrijkste resultaten kweek experiment III	64
5	Synthese en discussie	66
5.1	Bodemchemische interacties	66
5.1.1	P-beschikbaarheid in relatie tot bodembuffering	66
5.1.2	Aard van limitatie op het Oud Reemsterveld	66
5.2	Respons van vegetatie op de behandelingen	67
5.2.1	Goede basenverzadiging en voldoende beschikbaar P zijn beide van belang	67
5.2.2	Plagbeheer in relatie tot bodembuffering en nutriënt beschikbaarheid	67
5.3	Respons van de modelsoort Veldkrekel op de behandelingen	67

5.3.1	Aard van limitatie en effect op levensloop en eiproductie	67
5.3.2	Effect van P op reproductie	68
5.3.3	Effect van Dolokal toediening op groei en reproductie	69
5.3.4	Implicaties van negatieve effecten van Dolokal toediening op plantkwaliteit	70
5.4	Samenvatting resultaten met betrekking tot onderzoeksvragen	71
5.4.1	Plant beschikbaar P en plant N:P ratio	71
5.4.2	Effecten van behandeling op modelsoort <i>Gryllus bimaculatus</i> en <i>Gryllus campestris</i>	71
6	Implicaties voor het beheer	73
6.1	Plaggen en het tekort vervolgens aanvullen	73
6.2	P-additie en bufferherstel op bestaande plagbanen uit het recente verleden	73
6.2.1	Kleinschalige experimentele uitvoering	73
6.2.2	Vuistregels voor experimentele bekalking en fosfaatbemesting	74
6.3	Alternatieven	74
7	Literatuur	76
Bijlagen		
Bijlage 1:	Beschrijvingen van de verschillende plagplekken uit het vooronderzoek	79
Bijlage 2:	Detailbeschrijvingen van de bodemprofielen en humusbepalingen in de verschillende plagvlakken	82
Bijlage 3:	GPS Coördinaten en bodemchemie: organisch stof gehalte, Olsen extractie en destructie	85
Bijlage 4:	Bodemchemie: organisch stof gehalte, Olsen extractie en destructie	86
Bijlage 5:	Bodemchemie: zout- en waterextractie	88
Bijlage 6:	Resultaten plantchemie	92
Bijlage 7:	Vegetatieopnamen in de experimentele plots op het Oud Reemsterveld	95
Bijlage 8:	Mosopnamen in de experimentele plots op het Oud Reemsterveld	96
Bijlage 9:	Basis ingrediënten voor <i>Gryllus bimaculatus</i> experimenten	98
Bijlage 10:	Overzicht bereiding Eiwit Koolhydraat-arrays van Eiwit-koolhydraten experiment	99
Bijlage 11:	Overzicht bereiding zout stocks Eiwit+koolhydraten vs P experiment	100
Bijlage 12:	Ruwe gegevens <i>Gryllus campestris</i> experiment	101
Bijlage 13:	Model summaries: infertiel subject verwijderd uit de dataset	103
Bijlage 14:	Model summaries: Alle cannibalistische subjects verwijderd uit de dataset	110

Samenvatting

Aanleiding

Het habitatype "Droge Europese heide" (H4030) is gevoelig voor verzuring en vermisting als gevolg van atmosferische depositie van stikstof en zuur. Eerder onderzoek heeft aangetoond dat de vegetatie in dit type als gevolg van stikstofdepositie en verzuring naar verhouding veel stikstof in relatie tot fosfor bevat. De N:P ratio van de vegetatie heeft invloed op samenstelling van de faunagemeenschap. Deze is negatief gecorreleerd met de abundantie van heidekarakteristieke herbivore ongewervelden. Uit voedselproeven met Veldkrekels (*Gryllus campestris*) is gebleken dat een hoge N:P ratio van het voedsel leidt tot sterk verminderd reproductiesucces. Een afname van de beschikbaarheid van P in de laatste decennia heeft daarom ook tot een afname van de kwaliteit van dit habitatype voor de aanwezige fauna geleid.

Plaggen van heidebodems is veel toegepast als maatregel om de accumulatie van stikstof in de bodem tegen te gaan. Het nadeel van deze maatregel is dat door verwijdering van de organische laag eveneens een groot aandeel van de aanwezige P uit het systeem verwijderd wordt. Herstel van beschikbaar P duurt zeer lang. Een beheeroptie is om plaggen te combineren met een eenmalige bemesting met P, zodanig dat de beschikbare P netto weer hersteld wordt tot de oorspronkelijke waarden. Bekend is dat de combinatie van plaggen met herstel van de basenverzadiging effectiever is dan enkel plaggen. Bufferherstel van droge heide kan mogelijk ook leiden tot een verhoging dan van de fosfaatbeschikbaarheid. In dit project is het effect van P-additie na plaggen op vegetatie en plant nutriënt status onderzocht door middel van een veldexperiment, waarbij herstel van basenverzadiging als aanvullende factor is meegenomen. Om het effect van de behandelingen op voedselkwaliteit te bepalen zijn kweekexperimenten met twee verwante modelsoorten, (*Gryllus campestris* en *Gryllus bimaculatus*) uitgevoerd.

Resultaten

Plant beschikbaar P nam significant toe als gevolg van P additie. Er is geen significant effect van bekalking op plant beschikbaar P aangetoond, noch een interactie tussen P-additie en bekalking. P-additie leidde tot een significant lagere N:P ratio van de bovengrondse biomassa van zowel Struikheide als Pijpenstrootje. De vestiging van vaatplanten en mossen verschilde ook sterk tussen de verschillende behandelingen. Dolokal additie in combinatie met P-additie leidde tot een hogere soortenrijkdom dan controle of de som van de afzonderlijke behandelingen. Een hogere vestigingsgraad van typische heidesoorten en soorten van heischrale milieus maar ook ruderaal soorten was hiervoor verantwoordelijk. Deze bevindingen suggereren dat uitblijven van vestiging van deze soorten na plaggen niet alleen een gevolg is van verzuring, maar ook van een te sterke P-limitatie.

Sterke limitatie van P op de groei en overleving van *G. bimaculatus* lijkt op te treden bij P gehalten lager dan 0.4%. Bij een P-gift beneden deze waarden werd een reductie van de totale hoeveelheid geconsumeerd voedsel waargenomen, wat een indirecte indicatie is voor P-gelimiteerde groei. Voedsel met lage P-gehalten werd niet in grotere hoeveelheden geconsumeerd. Veldkrekels die voedsel ontvingen uit de met P behandelde proefvlakken vertoonden geen significant hogere totale reproductie, maar wel een hoger dagelijks reproductiesucces. Veldkrekels die voedsel ontvingen uit de dolokal behandelde proefvlakken kenden zowel een lager totaal reproductiesucces als dagelijks reproductiesucces. Een sterk verhoogde mate van kannibalisme bij krekels die voedsel uit dolokal behandelde proefvlakken ontvingen is eveneens een sterke indicatie dat nutriëntgebreken hiervoor verantwoordelijk zijn. Deze bevindingen geven aanleiding tot nadere studie naar de

achterliggende werkingsmechanismen. Hypothesen zijn: 1) een verhoging van gehalten anti-vraatstoffen in de planten die groeien op met dolokal behandelde proefvlakken, of 2) een verlaging van de opname efficiëntie van tweewaardige metaal ionen (sporenelementen) in zowel plant als krekel, als gevolg van verdringingseffecten door sterk hogere Ca^{2+} en Mg^{2+} concentraties in bodem en plant.

Beheeraanbevelingen

Op basis van dit tweejarig onderzoek is het nog prematuur om nabehandeling van alle plagvlakken in droge heide op grootschalige wijze uit te voeren. Te overwegen valt om bestaande plagstroken op humuspodzolen en gedegradeerde moderpodzolen door middel van een eenmalige fosfaatgift en/of bekalking te behandelen. Op basis van monitoring van zowel na-behandelde plagvlakken als onbehandelde plagvlakken kan geëvalueerd worden of deze beheermaatregel inderdaad leidt tot het beoogde resultaat. Bij de monitoring wordt sterk aangeraden om in ieder geval de respons van de fauna goed te volgen. Daarnaast is het zeer waardevol om ook de bodemchemische respons en de respons van de vegetatie goed te documenteren.

Summary

Introduction

Dutch "European dry heaths" (H4030) are subject to acidification and eutrophication resulting from increased annual deposition levels of nitrogen and acidifying compounds. Earlier studies found that as a result, the vegetation has increased nitrogen, and lower phosphorus content. As a result, the N:P ratio of the vegetation has increased considerably. Plant N:P ratio has been shown to be an important predictor for fauna communities. A strong negative correlation between plant N:P ratio and characteristic herbivorous species has been found in field studies. Rearing experiments with Field crickets (*Gryllus campestris*) have shown negative effects of high N:P ratios on reproductive success. A decrease of plant available P, and resulting increase in plant N:P ratio has therefore led to a decrease of the nutrient status of this habitat for herbivores.

Sod cutting is a management method that has often been performed as a measure to reduce accumulated nitrogen in the soil. One drawback of this management method is that it not only removes large quantities of nitrogen, but also most phosphorus from the system. Recovery of P- budgets is a very slow process, ultimately resulting in increased P-limitation. A possible solution is to combine sod cutting with addition of P to levels resembling the original P-budget of the soil. Restoration of the base saturation of the soil by means of liming after sod cutting is known to be more effective, and can in theory also lead to an increase in plant available P.

This research project investigated the effect of P-addition after sod cutting on plant available phosphorus, vegetation response and plant nutrient status, with restoration of base saturation as an additional treatment. Treatment effects on plant nutrient status were evaluated by means of laboratory rearing experiments with *Gryllus campestris* and *Gryllus bimaculatus*.

Results

Plant available P increased significant in P treated plots. No effect of liming on plant available P was found, nor an interaction between liming and P-addition. P-addition resulted in significantly reduced N:P ratios in both Common heather (*Calluna vulgaris*) and Purple moorgrass (*Molinia caerulea*). Vascular plant and bryophyte recolonization patterns differed remarkably between treatments. A positive interaction between liming and P-addition resulted in significantly higher species richness in the combined treatment plots. Single P and/or lime addition also resulted in higher species richness, but the absolute effects were much smaller. In the combined plots, characteristic heathland species, acid-sensitive heathland species and ruderal species all increased in species richness. This indicates that resettlement of these species is not only hampered by soil acidification, but also by increased P-limitation due to sod cutting.

Strong limitation of P on growth and survival of *G. bimaculatus* seems to occur at dietary P levels below 0.4%. A reduction, rather than increase, in consumption rates was found at levels below 0.4%, indicating P-limited assimilation rates. No evidence was found for compensatory feeding (increased consumption rates at low nutrient levels) for P. females of *G. campestris* that received food plants from P-treated plots did not differ in total reproductive success, but were able to reach their maximum reproductive output during a shorter period than females receiving food plants from control plots. Surprisingly, female crickets receiving food from lime-treated plots showed a significantly lower total reproductive success. Occurrence of cannibalism in the lime treatment group was also significantly higher,

indicating nutrient deficiency as the underlying causal mechanism. The exact working principle cannot be deduced from these experiments, and should be investigated further. Two working hypotheses are: 1) increased levels of secondary compounds in plant tissue in limed treatments, and 2) a reduction in intake efficiency of bivalent metal ions in both plant and crickets, due to competition between these ions and strongly increased Ca^{2+} and Mg^{2+} levels in both soil and plants.

Management recommendations

Because of the relatively short experimental period of two years after sod cutting, and the partly contrasting results with respect to liming, no strong conclusions can be drawn about the efficacy of P-addition and/or liming as a viable management practice. Managers could however, perform relatively small scaled P- and/or liming addition measures on existing heathland sites that underwent sod-cutting measures in the past. These sites should be monitored for several years after the management, and preferably only partially treated with P- and/or lime in order to evaluate the effect in contrast to the original situation. Fauna response should be the main target of monitoring schemes, but additional monitoring of soil as well as plant chemistry and vegetation response can provide valuable insight in the working mechanisms explaining the observed fauna response.

Dankwoord

Dit onderzoek heeft plaatsgevonden in het Nationale Park de Hoge Veluwe. Wij danken het Nationaal park, en de beheerder Jakob Leidekker voor de goede samenwerking en voor de bereidheid om dit onderzoek in het park uit te mogen voeren. We willen Wanda Floor-Zwart en Jan Kuper bedanken voor hun assistentie in het uitvoeren van de kweekexperimenten met krekels. Evi Verbaarschot heeft voor het bodemchemisch onderdeel van dit onderzoeksproject veel werk verzet en nam de werkzaamheden waar tijdens de verlofperiode van Maaïke Weijters. De leden van het OBN deskundigenteam Droog Zandlandschap en de OBN expertisegroep Fauna hebben vruchtbaar commentaar gegeven op de uitvoering, tussentijdse rapportages en de eindrapportage van dit project.

1 Inleiding

1.1 Aanleiding

Heidegebieden maken een belangrijk onderdeel uit van de Nederlandse natuur. Een groot deel van de Nederlandse natuurgebieden die onder Natura 2000 vallen bestaan uit habitattypen die behoren tot dit landschapstype. Het habitatype "Droge Europese heide" (H4030) is in dit landschapstype de belangrijkste vertegenwoordiger. De van nature lage bufferstatus van de bodem en lage voedselrijkdom maakt dit type zeer gevoelig voor verzuring en vermisting als gevolg van atmosferische depositie van stikstof (NO_x, NH_y) en verzurende stoffen (SO_x, NO_x, NH_y). Op vegetatieniveau leidt dit tot een sterke verschuiving in dominante soorten (vergrassing) en een algemene afname in soortenrijkdom. De huidige depositie van stikstof en zuur is door brongerichte maatregelen afgenomen ten opzichte van 1980. Het landelijk gemiddelde van stikstofdepositie in 2010 bedroeg 1731 mol/ha, van zure depositie 2476 mol/ha (Velders et al. 2010; website PBL 2012). Deze gemiddelde depositiewaarden overschrijden de kritische depositiewaarde (1100-1400 mol/ha/jaar: Bobbink et al. 2010; van Dobben & Van Hinsberg 2008) van dit habitatype nog steeds aanzienlijk. Bovendien is de overschrijding in gebieden waar het habitatype voorkomt vaak hoger dan het landelijk gemiddelde (Velders et al. 2010; website PBL 2012). De staat van instandhouding van dit habitatype is mede om deze reden dan ook ingeschaald onder "zeer ongunstig".

Eerder uitgevoerd OBN-onderzoek (Vogels et al. 2011) heeft aangetoond dat de vegetatie in dit habitatype tegenwoordig naar verhouding veel stikstof in relatie tot fosfor bevat. Deze N:P ratio's zijn in vergelijking met eerder gemeten waarden in heidegebieden in Duitsland (N:P ratio 10-18) en Schotland (13-17) opvallend hoog (N:P 15-30). Deze verschuiving lijkt het gevolg te zijn van een afname van P-beschikbaarheid in deze bodems. De stikstofbeschikbaarheid in Nederlandse heidebodems is door langdurige depositie overal al verhoogd en heeft weinig invloed meer op de hoeveelheid N in de plant. De N-concentratie die in Nederlandse heideplanten gemeten wordt, is wel hoger dan in gebieden met lage depositie: 0.9-1% in gebieden met lage depositie; 1.3-1.7% in Nederlandse gebieden (de Graaf & van den Berg, ongepubliceerde gegevens). Onbedoelde afvoer van P-voorraden als gevolg van N-verarmende maatregelen en bodemverzuring zijn waarschijnlijk de belangrijkste factoren voor de verlaagde P-beschikbaarheid en bijgevolg hoge N:P ratio's.

Een tweede belangrijke bevinding van dit rapport was dat de N:P ratio van de vegetatie een belangrijke verklarende factor lijkt te zijn voor de samenstelling van de faunagemeenschappen. De N:P ratio van de vegetatie is negatief gecorreleerd met de abundantie van heidekarakteristieke herbivore ongewervelden, en in mindere mate ook met de soortenrijkdom van predatore ongewervelden. Bovendien bleek uit voedselproeven met Veldkrekels (*Gryllus campestris*) dat vrouwtjes die planten met een lage N:P ratio te eten kregen significant meer eieren legden dan vrouwtjes die planten met hoge N:P ratio te eten kregen. Voor (herbivore) heidefauna lijkt dus te gelden dat de beschikbaarheid van P in de vegetatie het limiterende element is (Vogels et al. 2013). Een afname van de beschikbaarheid van P in de laatste decennia heeft daarom ook tot een afname van de kwaliteit van dit habitatype voor de aanwezige fauna geleid.

Ongewervelden kunnen hun totale voedselinname afstemmen op het limiterende element; voor koolhydraten (C) en eiwitten (N) is dit veelvuldig onderzocht en beschreven (Behmer 2009; Berner et al. 2005; Raubenheimer & Simpson 1993; Simpson & Abisgold 1985). Voor P zijn de studies veel schaarser. De weinige studies naar afstemming van P inname door aantoonbaar in groei door P gelimiteerde ongewervelden (Perkins et al. 2004; Visanuvimol & Bertram 2010) geven geen indicatie voor afstemming van voedselinname op basis van P. Het beperkte aantal studies die naar dit onderwerp gedaan zijn maken het echter wel noodzakelijk om dit onderwerp mee te nemen in

het onderzoek. Wanneer uit de studie blijkt dat P-compensatie inderdaad niet optreedt; en nutriënt inname wordt afgestemd op de hoeveelheid eiwitten die gegeten wordt, leidt een netto toename van N in de plant als gevolg van N-depositie in combinatie met gelijk blijven of lagere concentraties P in de plant, tot een versterking van de limitatie door P.

Plaggen van heidebodems is in de laatste decennia veel toegepast als maatregel om de accumulatie van stikstof in de bodem tegen te gaan. Door het verwijderen van de organische laag wordt een groot deel van de geaccumuleerde stikstof uit het systeem verwijderd en kunnen door grassen gedomineerde situaties weer door heidesoorten gekoloniseerd worden. Het nadeel van deze maatregel is dat door verwijdering van de organische laag eveneens een groot aandeel van de aanwezige P uit het systeem verwijderd wordt. Opbouw van P voorraden vanuit de lucht verloopt zeer traag, aangezien de depositie van P vanuit de lucht minimaal is. Het duurt daardoor vele tientallen jaren voordat de beschikbaarheid van P in deze laag weer terug op het niveau van voor uitvoering van plagmaatregelen zit (Fottner et al. 2007; Härdtle et al. 2006; Härdtle et al. 2009). Tegelijkertijd neemt door de nog steeds verhoogde atmosferische depositie van stikstof de concentratie van ammonium in deze bodems weer snel toe. Uit het onderzoek van Vogels et al. (2011) is gebleken dat herstel van beschikbaar P in een periode van 20 jaar nog nauwelijks op gang gekomen was. De ammoniumconcentratie in de oudste onderzochte plagbodems (20-25 jaar) benaderde echter al weer het niveau van oude, niet geplagde heidebodems. Gesteld kan worden dat plaggen alléén als herstelmaatregel niet duurzaam uitgevoerd kan worden. Om de N-accumulatie in heidebodems beperkt te houden is, ook onder de huidige depositieniveaus, plaggen met een cyclus van 30 jaar nodig. In deze periode is de opbouw van P-voorraden (en strooisellagen) nog nauwelijks op gang gekomen. Herhaald uitvoeren van deze maatregel zal daarom leiden tot een verdere daling van de P-voorraden in de bodem. De N:P ratio's van planten in geplagde plots lagen in het eerder genoemde onderzoek van Vogels et al. (2011) dan ook in het hoge spectrum (N:P 20-30). Dit was zowel het geval voor jonge (0-5 jaar oud) als oude plagvlakken (5-25 jaar oud).

Plaggen alléén is daarom als maatregel niet geschikt gebleken om de voedselkwaliteit van de heidevegetatie te herstellen. Het huidige stikstofbeleid biedt bovendien onvoldoende zicht op een snelle vermindering van de depositie van stikstof en zuur beneden de kritische depositiewaarden voor dit habitatype. In het kader van de programmatische aanpak stikstof is het daarom van groot belang om maatregelen te ontwikkelen die de negatieve effecten van te hoge stikstofbelasting in het habitatype "droge heide" op een duurzame manier kunnen verminderen. Eén van de mogelijkheden is om stikstofverwijdering door middel van plaggen te combineren met een eenmalige bemesting met P, zodanig dat de beschikbare P netto weer hersteld wordt tot de oorspronkelijke waarden.

Eerder OBN-onderzoek (zie o.a. Bobbink et al. 2004; De Graaf et al. 2004) heeft uitgewezen dat de combinatie van plaggen en bekalken veel effectiever is dan enkel plaggen. Dit onderzoek richtte zich enkel op de kwaliteit ten aanzien van bodem chemische randvoorwaarden en karakteristieke plantensoorten van droge heide, die positief reageerden op een eenmalige bekalking. Significant verklarende bodem chemische factoren voor de N:P ratio in heidevegetatie in Nederland zijn de concentraties uitwisselbaar aluminium (positief verband met N:P ratio), uitwisselbaar calcium (negatief verband) en plant beschikbaar (Olsen)-P (negatief verband). De concentratie ammonium en nitraat droegen niet bij aan het verklaren van variatie in de plant N:P ratio (Vogels et al. 2013). Uitwisselbaar aluminium en calcium zijn beiden sterk gerelateerd aan de bufferstatus van de bodem. Aangezien bekalking gericht is op het tegengaan van verzuring wordt verwacht dat bufferherstel van droge heide eveneens zal leiden tot een verhoging dan van de fosfaatbeschikbaarheid. Dit kan vervolgens leiden tot een verbetering van de plantkwaliteit in termen van N:P ratio's.

1.2 Hoofdlijn van onderzoek en onderzoeksvragen

In dit onderzoek is getracht om meer inzicht te krijgen in de precieze werkingsmechanismen die ten grondslag liggen aan het hierboven geschetste probleem. Uit balans studies (Härdtle et al. 2006; Härdtle et al. 2009) is gebleken dat de output-input ratio van P na plaggen beduidend hoger is dan voor N; en de nutriëntenbalans in de bodem op de middellange termijn hierdoor sterker door P gelimiteerd zal zijn dan in de oorspronkelijke situatie. Aangezien een lage hoeveelheid plant beschikbare P in Nederlandse heidegebieden leidt tot hogere N:P ratio's in *Calluna vulgaris* en *bulk vegetatie* (Vogels et al. 2011; Vogels et al. 2013), zal een verlaging van de absolute P-voorraad in de bodem eveneens leiden tot hogere plant N:P ratio's, resulterend in een lagere voedselkwaliteit van de vegetatie voor fauna. De meest logische maatregel om deze verstoring van de P-balans in de bodem tegen te gaan is door de P budgetten na plaggen op kunstmatige wijze te verhogen. De effecten van P-additie na plaggen op vegetatie en plant nutriënt status zijn tot op heden niet onderzocht en zijn daarom een belangrijk onderdeel van dit onderzoek geweest. Aangezien bodemverzuring een belangrijke sturende component is in de beschikbaarheid van P (vaak slechts een fractie van de totale hoeveelheid P in de bodem) is tevens het effect van bekalking op de bodemchemie en N:P ratio van de bodem meegenomen in dit onderzoek.

De in Vogels et al. (2011) gevonden relaties tussen plant N:P verhouding en faunagroepen zijn voor een groot deel gebaseerd op veldonderzoek en zijn derhalve correlatief van aard. De precieze werkingsmechanismen achter verschillen in plant N:P verhoudingen en voedselkwaliteit voor fauna zijn in dat onderzoek nog onderbelicht gebleven. Daarom is naast het uitvoeren van de veldexperimenten met P bemesting en bekalking ook kweekexperimenten met twee verwante modelsoorten, (*Gryllus campestris* en *Gryllus bimaculatus*) ingezet. In de eerste fase van het onderzoek zijn een aantal fundamentele vragen over de werkingsmechanismen achter voedselkwaliteit onderzocht. In het eindstadium van het experimentele onderzoek zijn de antwoorden op deze fundamentele vragen gebruikt om het effect van de veldproef in eenzelfde voedselexperiment te bepalen.

Onderzoeksvragen zijn:

1. (In welke mate) leidt P-additie na plaggen tot een verhoging van de plant beschikbare P?
2. (In welke mate) leidt bekalking na plaggen tot een verhoging van de plant beschikbare P?
3. (In welke mate) leidt bekalking in combinatie met P-additie na plaggen tot een verhoging van de plant beschikbare P?
4. Leidt P-additie na plaggen tot een verlaging van de N:P ratio in de bovengrondse biomassa van de vegetatie?
5. In welke mate is P, in relatie tot eiwit en koolhydraten, limiterend voor de groei en overleving van de modelsoort *Gryllus bimaculatus*?
6. Is de modelsoort *Gryllus bimaculatus* in staat om hun totale voedsel inname af te stemmen op het P-gehalte van hun voedsel; met andere woorden: kunnen ze compenseren voor lage P gehalten?
7. Treden er als gevolg van kwaliteitsverschillen in de vegetatie van het veldexperiment verschillen op in groei, overleving en reproductiecapaciteit van de modelsoort *Gryllus campestris* tussen de verschillende behandelingen?

2 Selectie onderzoekslocaties en voorstudie mate van P bemesting

2.1 Onderzoeksgebied

In het voorjaar van 2012 is samen met de beheerder van het Nationaal Park de Hoge Veluwe een veldbezoek gebracht aan verschillende potentieel geschikte onderzoekslocaties in het terrein. In het Oud Reemsterveld bleken verscheidene, zeer recent geplagde heidevlakken aanwezig, die nog nagenoeg vrij van vegetatie waren ten tijde van het veldbezoek. Een deel van de plagvlakken is door de beheerder bekalkt met schelpenkalk en daardoor niet meer geschikt voor de inzet van het experiment, maar er bleken nog voldoende onbekalkte plagvlakken over te blijven voor de inzet van een veldexperiment. De uiteindelijke selectie van de verschillende proefvlakken is gebaseerd op vooronderzoek naar de bodemopbouw en humusprofielen. Hierdoor is de uitgangssituatie goed vastgelegd. Daarnaast is hierdoor een selectie gemaakt van plagvlakken die op basis van bodemopbouw en (overgebleven) humusprofiel het best met elkaar te vergelijken waren.

2.2 Vooronderzoek bodems en humusprofielen op het oud-reemsterveld

In het terrein is voorafgaand aan de uitvoering gezocht naar locaties die zo veel mogelijk onderling vergelijkbaar zijn. Het onderzoeksgebied ligt in de flank van een stuwwal die deels is afgedekt met (verstoven) dekzand. Het is vanwege verschillen in beschikbaarheid van nutriënten belangrijk dat de vijf blokken zo homogeen mogelijk worden uitgelegd ten aanzien van het moedermateriaal en de bodemopbouw. Met name de dikte van het dekzand/stuifzand en de mate van podzolvorming zijn van belang. Hiertoe is zo nodig tot 1,5 m diepte geboord. Op basis van deze karakterisering van vegetatie en bodem zijn de onderzoeksblokken geselecteerd.

Per plagplek is een diepe boring (1,3 m) verricht en verspreid over de plek zijn meestal vijf humusprofielen (inclusief centrale boring) gestoken. Van iedere humusprofielsteek is een foto gemaakt. Vlak naast de plagplek is ter referentie een ongeplagd humusprofiel gestoken en beschreven. De bodem- en humusprofielen zijn beschreven en vastgelegd in Excel, op basis van deze gegevens is een inschatting gemaakt van de vergelijkbaarheid van de verschillende geplagde vlakken.

2.3 Bodembeschrijvingen en humusprofielen onderzoekslocatie

Het veldexperiment is opgezet in Nationaal park "De Hoge Veluwe" in het deelgebied "Oud Reemsterveld". Dit terrein is gelegen aan de flank van de stuwwal van oud Reemst, in de spoelzandwaaier van de stuwwal; deze is op deze locatie met een dunne laag dekzand overstoven geraakt. De vegetatie bestaat hoofdzakelijk uit droge heide en is plaatselijk matig tot sterk met Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) vergrast. Recent zijn op deze locatie plagwerkzaamheden verricht, waarbij in totaal een 40-tal plagvlakken zijn aangelegd. Uit deze plagvlakken is een selectie gemaakt voor het inzetten van veldexperimenten (zie Afb. 2.1). Voorafgaand aan het uitzetten van het veldexperiment is vooronderzoek uitgevoerd naar de bodemopbouw. De resultaten van dit vooronderzoek zijn in belangrijke mate bepalend geweest bij de selectie van de plagvlakken.



Afb. 2.2. Boring op plagplek. Duidelijk is de grijze bovengrond (linksboven) te onderscheiden van de laag daaronder (rechts van eerste "steek") die veel donkerder en humusrijker is. Dit kleurenpatroon wijkt af van normale moderpodzolen waarin het humusgehalte van boven naar beneden (op de foto van links naar rechts) afneemt. Er is hier sprake van een degraderende moderpodzol.

Afb. 2.2. Auger sample on a sod-cut site. The light grey topsoil is clearly distinguishable from the underlying, darker layer with a higher content of humus (right from the first spit). This color pattern deviates from that of a regular "moderpodzol" (Umbrisol or Braun podzolic soil), where the humus content decreases gradually from top to bottom (from left to right on the picture). Clearly this profile represents a degrading, podzolized Umbrisol.

De bodems in de beoogde onderzoeksplekken lijken in eerste instantie op goed en diep ontwikkelde moderpodzolen met een daarvoor karakteristiek kleurverloop. Bij nadere besturing lijkt zich in de humusrijke bovengrond (A en AB) wel degelijk een substantiële verplaatsing van amorfe humus naar onderen plaats te vinden. Aanwijzing daarvoor is het voorkomen in sommige profielen van een enigszins gebleekte horizont (AE) in de oorspronkelijke A en AB-horizont met daaronder een B-horizont ("Bwsh" met een aanzienlijk hoger organisch stofgehalte dan men bij moderpodzolen zou verwachten). Blijkbaar zijn hier in de sterk ontwikkelde moderpodzolen bodemprocessen op gang gekomen die karakteristiek zijn voor de veel armere humuspodzolen. Waarschijnlijk zijn de bodems verarmd onder invloed van de aanwezigheid van heidevegetaties over een lange periode. Heidevegetaties produceren een veel armer en zuurder strooisel als bomen en grassen. De oorspronkelijk Ahe-AB-Bws-BC-C profielen zijn veranderd of aan het veranderen in bodems met een Ahe-AE-Bwsh-BC-C-opeenvolging. *Molinia caerulea* is in staat de profielen tot diep in het profiel te doorwortelen waarbij de compacte structuur van de diepere lagen in de bodem enigszins lossen wordt.

2.3.2 Situering en homogeniteit van de plagplekken

Allereerst is gecontroleerd welke plagplekken door de beheerder vooraf al bekalkt zijn. De onbekalkte plagvlakken zijn met witte cijfers gemarkeerd in Afb. 2.1. Vervolgens zijn deze locaties beoordeeld op ligging en microreliëf. Vooral op grond van het microreliëf is plagplek 15 afgekeurd. Het is op een helling gelegen plagoppervlak, is zeer onregelmatig en stenig en bevat bovendien tal van kleine, door humus verspoelde depressies waarin na een regenbui nog vrij lang water blijft staan (zie Afb. 7.1 in Bijlage 1). De overige plots liggen vrij vlak. Plagplek 1 ligt gedeeltelijk op een helling. Alleen het relatief vlakke, lagere gedeelte lijkt geschikt, maar biedt slechts plaats aan twee proefvlakken.



Afb. 2.3. Humusprofielen met links tekenen van uitloging en accumulatie van humus in Bwsh; rechts een profiel zonder duidelijke verplaatsing van humus.

Afb. 2.3. Humus profile with left signs of leaching in the A-horizon an accumulation of humus in the Bws-horizon; on the right a profile without clear relocation of humus.



Afb. 2.4. Sterke doorworteling van de B-lagen door Molinia caerulea.

Afb. 2.4. Densely rooting of the B-layer by Molinia caerulea

2.3.3 Bodemboringen

De globale locatiebeschrijvingen en profielen zijn beschreven in bijlage 1 en 2. Over het algemeen wijken de leemgehalten op gelijke diepten niet sterk van elkaar af. Profielopbouw en humusgehalten in de bovengrond vertonen een grotere variatie. Deze variatie is voor bodemkundige begrippen echter vrij beperkt (Tab. 2.1).

Tab. 2.1. Afmetingen, interne homogeniteit en vergelijking van bodemfysische parameters in de plagplekken

Tab. 2.1. Dimensions, homogeneity and soil physical parameters of the sod-cut areas

plagplek	lengte	breedte	aantal proefpl.		homogeniteit				
	(m)		minimaal	met bijplaggen	reliëf	microreliëf	bodem opbouw	leem-gehalte	org. Stofgehalte
1	40	20	2	2	-	+	+	+	++
2	70	16	4	4	±	±	++	++	+/-
13	48	41	4	4	++	++	±	++	±
14	60	23	4	4	++	++	±	±	±
15	afgekeurd		4	4	-	--	nvt	nvt	nvt
16	35	35	4	4	±	±	±	±	±
17	49	32	4	4	±	+/-	+/-	±	+/-
18	41	23	4	4	±	+/-	++	++	+/-
19	35	17-11	1	2	±	±	±	++	+/-
20	48	32	4	4	±	+/-	++	++	+/-
21a	32	19	2	2	±	±	±	±	±
21b	21	16	1	2	±	±	±	±	±
22	28	20	1	2	±	±	±	±	±
totaal			37	40					

Wat betreft bodemtype zijn de plagplekken allen vergelijkbaar. Het zijn allen in enige mate gedegradeerde moderpodzolen die door het wat mineraalrijkere moedermateriaal iets minder arm aan fosfaat (en mogelijk andere bufferstoffen) zullen zijn als leemarme dekzanden, leemarme fluvioglaciale afzettingen en stuifzanden. De profielopbouw en het leemgehalte van de beoogde proeflocaties zijn redelijk vergelijkbaar. Het fosfaatgehalte in de wortelzone wordt vooral bepaald door de aanwezige organische stof. De verdeling van de organische stof in het bodemprofiel verschilt zowel binnen als tussen de plagplekken in detail (zie geschatte waarden in bijlage 2). Schatting van de organische stof is vrij onnauwkeurig. Bij alle monsternames is bepaling van het gloeiverlies aan te bevelen om een nauwkeurig overzicht te krijgen van de heterogeniteit. Wat betreft de vergelijkbaarheid van de textuur (leemgehalte) liggen de vlakken 2, 14, 17 en 20/22 het dichtst bij elkaar (leemgehalten in de bovengrond) met 15 tot 18%. Vlakken 1, 13, 18, 19 en 21 zijn iets minder lemig (13 tot 15%). Vlak 16 is duidelijk wat minder lemig in de bovengrond (12%). Wat betreft de gemiddelde verdeling van de organische stof in de bovengrond lijken 1 en 14 op elkaar; lijken 16 en 17 op elkaar en vormen 2, 13, 20, 21 en 22 een groep.

2.3.4 Situering proeflocaties op basis van bodemonderzoek

Uiteindelijk is op basis van het bodemonderzoek gekozen om plagvlak 2 (=PM5), 13 (=PM4), 14 (=PM3), 16 (=PM2) en 17 (=PM1) te gebruiken voor de inzet van de veldproeven. Daarnaast is in een ongeplagde, *Molinia* vergraste vegetatie ten oosten van plagvlak 13 is een controle behandeling uitgezet (=PM_C). De ligging van de proefvlakken en de verdeling van de behandelingen is weergegeven in Afb. 3.1.

2.3.5 Samenvatting belangrijkste bevindingen

- Uit het bodemkundig onderzoek is gebleken dat de locaties voor het veldexperiment gelegen zijn op stuwwal materiaal en fluvioglaciale afzettingen. De afzettingen zijn in veel gevallen zwak-lemig (leem gehalten van 13% tot 18%) in matig grof zand op een grindrijke leemarme ondergrond met grof zand. De geplagde locaties liggen op gedegradeerde moderpodzolen die door het wat mineraalrijkere moedermateriaal iets minder arm aan fosfaat (en mogelijk andere bufferstoffen) zullen zijn dan leemarme dekzanden, leemarme fluvioglaciale afzettingen en stuifzanden.

2.4 Literatuurstudie voor inschatting P bemestingsgraad

Om een inschatting van de P bemestingsgraad te maken, kan worden uitgegaan van drie verschillende gedachtenlijnen, die achtereenvolgens in deze paragraaf worden beschreven. De uiteindelijke keuze voor de bemestingsgraad is gebaseerd op basis van een afweging tussen met name de laatste twee gedachtenlijnen, maar deze komt in feite redelijk overeen met de eerste, "expert judgement" gedachtenlijn.

2.4.1 Expert Judgement vaststelling

Op basis van *expert judgement*, gebaseerd op ervaringen met en/of kennis van uitgevoerde bemestingsexperimenten in heiden en zure graslanden, zou Roland Bobbink een mestgift tussen 3-5 g P·m⁻²·jaar (50 kg P·ha⁻¹·jaar⁻¹) adviseren.

2.4.2 Gebaseerd op N-accumulatie in heide na plaggen

In dit onderzoek is het essentieel om te beseffen dat het heideherstel na plaggen gevolgd gaat worden, een typische situatie van secundaire successie. Aangezien plaggen vrijwel alle organische stof (en dus ook N en P) weghaalt, kan uit de nieuwe accumulatie van N of P in de tijd na plaggen een goed idee verkregen worden van de hoeveelheid nutriënten die nodig zijn om dit versneld te bereiken. Hiervoor is uitgegaan van Berendse (1990), een goed en veel geciteerd onderzoek. In dit onderzoek is de accumulatie van organisch materiaal en stikstof (N) in de heide na plaggen (0 – 30 jaar) in 3-4 terreinen gekwantificeerd. Helaas is dit niet voor P gekwantificeerd. Ook in andere relevante studies zijn geen gegevens over de P-accumulatie in jaren na plaggen in droge of natte heide gevonden. In het bovengenoemde onderzoek nam de hoeveelheid N in het heide-ecosysteem (d.w.z. de som van N in bovengrondse biomassa, ondergrondse biomassa, strooisel en humus) per jaar toe met 3,1 g N·m⁻²·jaar⁻¹ (fig. 6 in Berendse 1990). Dit verband was zeer significant over dertig jaar na plaggen, en vooral in de eerste 20 jaar heel eenduidig. Aangezien er na plaggen vrijwel geen organisch materiaal en N in het systeem aanwezig was, betekent dit dat er na 10 jaar zo'n 31 g N·m⁻² geaccumuleerd is, en na 20 jaar 62 g N·m⁻². Echter, als er N in het organisch materiaal van het ecosysteem accumuleert, moet ook P geleidelijk ophopen, en dus eerst beschikbaar zijn gekomen voor de vegetatie. Gebaseerd op een optimale N:P ratio in het organisch materiaal van 10, zou er in 10 jaar 3,1 g P·m⁻² moeten zijn geaccumuleerd, en in 20 jaar 6,2 g P·m⁻², terwijl dit bij een iets minder gunstige ratio van 15 respectievelijk 2,07 en 4,13 g P·m⁻² zou zijn. Om nu te zorgen dat na plaggen, bij relatief hoge N-depositie uit de atmosfeer en vrijwel geen P-depositie (Härdtle et al. 2009) ook voldoende P aanwezig blijft, zal die hoeveelheid dus moeten worden toegevoegd.

Wanneer uit gegaan wordt van een optimale N:P-ratio van 10, dan zou de mestgift het volgende moeten zijn: 3,1 g P·m⁻² als uit gegaan wordt van 1 maal een gift voor 10 jaar heideontwikkeling, of 6,2 g P·m⁻² als van 20 jaar uit gegaan wordt.

2.4.3 Gebaseerd op pleksgewijze bepaling van P in het droge heide-ecosysteem

In het onderzoek van van Rheenen et al. (1995) is de hoeveelheid nutriënten van een gesloten stuifzandheide die gedomineerd werd door *Calluna* gemeten. Deze heidevegetatie, die zeker 15 jaar stabiel was, bevatte 2,8 g P·m⁻² in de som van de boven- en ondergrondse biomassa en het strooisel. De hoeveelheid P in de humus kon niet apart gemeten worden, dus de totale hoeveelheid P in het organische gedeelte van het ecosysteem zal dus zeker wat hoger zijn en ligt dan meer in de range van de 3,1 en 6,2 g P·m⁻², zoals afgeleid uit (Berendse 1990)(zie paragraaf 2.4.2).

Kortom, deze waarde ligt goed in de eerder gemelde range. Het is van belang hierbij te vermelden dat ook hoeveelheid P in de ondergrondse biomassa is bepaald, iets wat heel vaak niet gebeurt, maar eveneens aanzienlijke hoeveelheden P bevat.

Ook in Zuid-Engeland werd door Chapman (1967) de hoeveelheid nutriënten in laagland droge heide bepaald, in een pre-N-depositie periode. Hij komt in dit onderzoek ook tot een inschatting van de hoeveelheid P die in jaren na beheeringreep accumuleert in het systeem, namelijk 1,6 – 1,8 g P·m⁻² (na 20-30 jaar; Fig. 7 in Chapman 1967) In dit onderzoek is helaas niet de hoeveelheid P in de ondergrondse biomassa bepaald, noch in de nieuw gevormde humus, maar wel in het strooisel. Dit betekent dat de P-accumulatie zeker hoger is dan deze waarde, en waarschijnlijk in de onderkant van de range van Berendse (1990) zal uitkomen.

Meer recent is op de Lüneburger Heide in Duitsland eveneens aandacht besteed aan de hoeveelheid nutriënten en nutriënt budgets in de vegetatie, in een droge heide situatie op en stuwwal complex, en daardoor goed vergelijkbaar is met Nederland en het Nationaal Park de Hoge Veluwe in het bijzonder (Härdtle et al. 2006). Zij maten in bovengrondse biomassa en de organische laag van de bodem samen 3,6 – 4,4 g P·m⁻². Het onderzoek werd uitgevoerd in gesloten door Struikheide gedomineerde vegetatie (onbekende leeftijd). Er werd geen P-hoeveelheid gemeten in de ondergrondse biomassa, maar ook deze waarde komt goed overeen met de gegevens uit paragraaf 2.4.2. Deze gegevens samenvattend, zou minimaal 2,8 (eigenlijk wat hoger) tot 4,4 (eigenlijk wat hoger) g P·m⁻² toegevoegd moeten worden; dus rond de 3 – 5,2 g P·m⁻².

2.4.4 Vaststelling graad van P bemesting

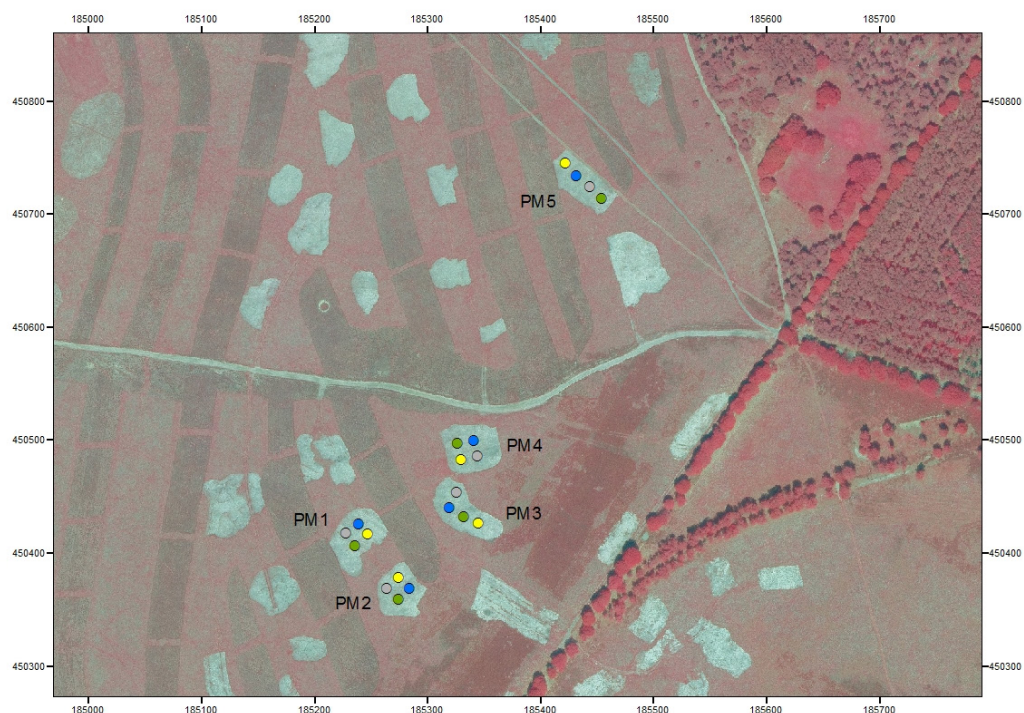
Na afweging van de verschillende hierboven samengevatte studies is besloten om voor de P-additie behandelingen in dit experiment een eenmalige P-gift van 5 g P·m⁻² toe te dienen.

3 Methoden

3.1 Experimentele opzet veldexperiment

3.1.1 Ligging proefvlakken

Op basis van het vooronderzoek met betrekking tot de humusprofielen en ligging, en de literatuurstudie ten behoeve van de P-bemestingsgraad zijn in totaal vijf blokken uitgezet. De ligging en de behandelcombinaties per blok zijn weergegeven in Afb. 3.1.



Afb. 3.1. Ligging van de proefvlakken op het Oud Reemsterveld. PM 1 t/m 5: geplagde vlakken waar verschillende behandelcombinaties zijn uitgevoerd. Behandelcombinaties zijn met kleuren aangegeven. Grijs: P - Dol -. Blauw: P + Dol -. Geel: P - Dol +. Groen: P + Dol +.

Afb. 3.1. Situation of the Block treatments at the "Oud Reemsterveld" area. PM 1-5: Blocks situated in recently sod cut soils. Treatment combinations are color coded. Grey: P - Dol -. Blue: P + Dol -. Yellow: P - Dol +. Green: P + Dol +.

3.1.2 Bekalking en bemesting met P

In het najaar van 2012 zijn de helft van de proefvlakken met 2 ton Dolokal (granulaat vorm) per ha bekalkt. P bemesting is niet tegelijkertijd met de bekalking behandeling toegepast, aangezien een tegelijkertijd toegediende bekalking kan leiden tot een verhoogde vastlegging van P door de vorming van tricalciumfosfaat (bij overmaat aan nog niet aan het bodembuffercomplex gebonden kalk). De P-beschikbaarheid kan eveneens sterk dalen doordat bij stijging van de pH de vrije Al^{3+} eerst wordt omgezet wordt in Al-hydroxiden. Deze kunnen een sterke binding aangaan met fosfaat, waardoor de beschikbaarheid van P in de eerste jaren sterk verlaagd kan worden (Haynes 1982).

Daardoor is eerst bekalkt waardoor de gevormde aluminiumhydroxiden (onder droge condities) kunnen neerslaan in kristallijne vorm.

Bemesting met P is op 24 april 2013 uitgevoerd. Uiteindelijk is als P-meststof gekozen voor Natrium-dihydroxy-fosfaat-dihydraat ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$). Deze fosfaatmestvorm heeft naar verwachting het minste invloed op de buffercapaciteit en dus bodem-pH, al kan er wel een extra bufferend effect als gevolg van de toediening van Na^+ optreden. Andere P-meststoffen zijn bijna altijd gekoppeld aan calcium ionen en kunnen in potentie dus fors bijdragen aan de concentraties uitwisselbaar calcium in de bodem. Een ander voordeel is dat deze stof goed water oplosbaar is en dus in opgeloste vorm gelijkmatig over de proefvlakken verdeeld kan worden. De hoogte van P gift is bepaald op basis van literatuuronderzoek beschreven in paragraaf 2.4. De helft van de proefvlakken hebben een P additie behandeling van 5 gram P per m^2 ontvangen. In totaal is dus per proefvlak ($15 \times 15 \times 5 \text{ g}$) 1.125 Kg P toegevoegd. Over alle met P additie te behandelen proefvlakken is dus in totaal $12 \times 1.125 = 12.5 \text{ Kg P}$ toegevoegd. Het massa percentage van P in de te gebruiken meststof is 19.85%; per proefvlak is daarom 5.67 Kg $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ toegevoegd (in totaal is dit 68 Kg).

De meststof is als concentraat in water opgelost en vervolgens met 5 liter drukspuiten gelijkmatig over de proefvlakken verdeeld (Afb. 3.2). In totaal is 20 liter per proefvlak toegepast, de concentratie van de oplossing is gekozen dat dit omgerekend een toediening van 5 gram P per m^2 als resultaat heeft gehad.



Afb. 3.2. P toediening op de proefvlakken in april 2013 door middel van drukspuiten. Op deze manier was het mogelijk om gelijkmatig over de proefvlakken de gewenste hoeveelheid P toe te dienen (Foto: Joost Vogels, Stichting Bargerveen).

3.2 Effectmeting bodem- en plantchemie

In juli 2012 is voor de nulmeting van de bodemchemie in alle proefvelden ($n=5$; elk met 4 deelproefvlakken) op de Hoge Veluwe een mengmonster verzameld van de bodem. Met een guts zijn op 3 plekken in ieder deelproefvlak bodemmonsters gestoken (0-10cm) waarna deze zijn gemengd tot één monster. In totaal zijn er 24 locaties (5x geplagde proefvelden, 1x ongeplagde

proefveld) bemonsterd. De locaties van de 6 proefvelden zijn ingemeten in GPS door middel van een Garmin GPSMAP 60 Cx (Afb. 3.1). De monsters zijn luchtdicht en gekoeld bewaard ($\pm 4^{\circ}\text{C}$). Vervolgens zijn op de bodemmonsters de volgende bewerkingen uitgevoerd:

- Bepaling drooggewicht en gloeiverlies (organisch stofgehalte)
- Olsen-extractie: Olsen-P bepaling (hoeveelheid plant beschikbaar fosfaat)
- Destructie: totaal-P, totaal-Ca, totaal-Mg, totaal-Fe, totaal-Mn, totaal-S, totaal-Si, totaal-Zn, totaal-Al (na ontsluiting met salpeterzuur)
- Zoutextractie met 0,2M NaCl voor de bepaling van de pH-NaCl en de hoeveelheid Ca, Al en NH_4^+
- Waterextractie met demiwater voor de bepaling van pH en de hoeveelheid NO_3^-

Vervolgens is de bodem op dezelfde manier bemonsterd op 24-9-2013 en 23-9-2014. Hierbij zijn geen bodemmonsters verzameld in het niet-geplagde controleproefvlak.

In september 2013 en september 2014 werden in alle proefvelden (behalve de controle) jonge scheuten van Pijpenstrootje en Struikheide verzameld. Uit de metingen in 2013 bleek dat een deel van de vegetatie werd opgegeten door (waarschijnlijk) konijnen. Daarom werden er anti-begrazingskooien geplaatst in de proefvlakken. Bij de bemonstering in september 2014 bleek echter dat er op dat tijdstip nagenoeg geen verschil zichtbaar was in begrazingsintensiteit tussen de vegetatie binnen- en buiten de kooien. Daarom is besloten de vegetatiemonsters samen te voegen en niet apart te analyseren. In mei 2014 is de vegetatie aanvullend bemonsterd en geanalyseerd met het oog op de voedselproeven voor de fauna.

Het verzamelde plantmateriaal is fijngemalen in een kogelmaler, vervolgens werd de totale hoeveelheid koolstof en stikstof bepaald. Hiertoe werd een klein deel (3 mg) van het gemalen bodemmateriaal in een tinnen container geplaatst waarna het in een CNS element analyser (EA NA 1500 en EA100 van Carlo Erba-Thermo Fisher Scientific) werd geanalyseerd. De totale hoeveelheid fosfor en andere elementen werd bepaald door middel van een destructie.

3.2.1 Analysemethoden

Drooggewicht en organisch stofgehalte

Om het vochtgehalte van het verse bodemmateriaal te bepalen werd het vochtverlies gemeten door bodemmateriaal per monster af te wegen in aluminium bakjes en gedurende minimaal 48 uur te drogen in een stoof bij 60°C . Vervolgens werd het bakje met bodemmateriaal terug gewogen en het vochtverlies berekend, dit alles werd in duplo uitgevoerd. De fractie organisch stof in de bodem werd berekend door het gloeiverlies te bepalen. Hiertoe werd het bodemmateriaal per monster, na drogen, gedurende 4 uur verast in een oven bij 550°C . Na het uitgloeien van de monsters werd het bakje met bodemmateriaal weer gewogen en het gloeiverlies berekend. Het gloeiverlies komt in dit type bodems goed overeen met het gehalte aan organisch materiaal in de bodem.

Bodemdestructie

Door de bodem te destrueren (ontsluiten) is het mogelijk de totale concentratie van bijna alle elementen in het bodemmateriaal te bepalen. Dit werd uitgevoerd door gedroogd bodemmateriaal te vermalen. Van het bodemmateriaal werd per monster nauwkeurig 200 mg afgewogen en in teflon destructievaatjes overgebracht. Aan het bodemmateriaal werd 5 ml geconcentreerd salpeterzuur (HNO_3 , 65%) en 2 ml waterstofperoxide (H_2O_2 30%) toegevoegd, waarna de vaatjes werden geplaatst in een destructie-magnetron (Milestone microwave type mls 1200 mega). De monsters werden gedestruerd in gesloten teflon vaatjes. Na destructie werden de monsters overgegoten in 100 ml maatcilinders en aangevuld tot 100 ml door toevoeging van milli-Q water. Vervolgens werden de destruatens geanalyseerd op de ICP.

Zoutextractie en Waterextractie

In de water- en zoutextracten werd de eerst pH van de bodem bepaald. Hiervoor werd 17,5 gram verse bodem met 50 ml zoutextract (0,2M NaCl) of 50 ml demiwater gedurende 2 uur geschud op

een schudmachine bij 105 rpm. De pH werd gemeten met een HQD pH electrode. De extracten werden gefilterd met behulp van rhizons en het filtraat dat gemeten werd op de ICP werd aangezuurd en opgeslagen voor analyse. Vervolgens werd de hoeveelheid NO_3^- , NH_4^+ , Al en Ca bepaald, alsmede de hoeveelheid P en kationen, gemeten in het extract op de ICP en Autoanalyser.

Olsenextractie

Het Olsen-extract werd uitgevoerd voor bepaling van de hoeveelheid plantbeschikbaar fosfaat. Hiervoor werd 3 gram droog bodemmateriaal met 60 ml Olsen-extract (0,5 M NaHCO_3 bij pH 8,4) gedurende 30 minuten uitgeschud op een schudmachine bij 105 rpm. Vervolgens werd het extract geanalyseerd op de ICP.

Elementenanalyse (ICP en Autoanalyzers)

De concentraties calcium (Ca), magnesium (Mg), aluminium (Al), ijzer (Fe), mangaan (Mn), fosfor (P), zwavel (S; als maat voor sulfaat), silicium (Si) en zink (Zn) in oppervlaktewater, bodemvocht en bodemextracten werden bepaald met behulp van een Inductively Coupled Plasma Spectrofotometer (ICP; Thermo Electron Corporation, IRIS Intrepid II XDL). De concentraties nitraat (NO_3^-) en ammonium (NH_4^+) werden colorimetrisch bepaald met een Bran+Luebbe auto-analyzer III met behulp van resp. salicylaatreagens en hydrazinesulfaat. Chloride (Cl^-) en fosfaat (PO_4^{3-}) werden colorimetrisch bepaald met een Technicon auto-analyzer III systeem met behulp van resp. mercuritiocyanide, en ammoniummolybdaat en ascorbinezuur. Natrium (Na^+) en kalium (K^+) werden vlamfotometrisch bepaald met een Technicon Flame Photometer IV Control.

3.3 Voedselexperimenten met krekels

3.3.1 Overzicht van de verschillende voedselexperimenten

In de zomer van 2012 en december 2012 tot januari 2013 zijn twee voedselexperimenten uitgevoerd met de commercieel verkrijgbare modelsoort *Gryllus bimaculatus*. Het eerste experiment (Experiment I) is uitgevoerd om na te gaan wat de "ideale" verhouding tussen eiwitten en koolhydraten was voor deze soort, en om na te gaan of voor deze soort de hoeveelheid voedselinname afgestemd wordt op de hoeveelheid eiwitten en koolhydraten die in het voedsel aanwezig zijn, en of er sterke bijsturing plaatsvindt wanneer de verhoudingen erg scheef liggen. Het tweede experiment (Experiment II) is ook met *Gryllus bimaculatus* uitgevoerd, maar nu variërend in absolute niveaus van de uit het eerste experiment bepaalde ideale verhouding tussen eiwitten en koolhydraten, en verschillende P gehalten in het voedsel. Dit experiment had als doel om na te gaan of er ook compenseergedrag plaatsvindt voor lage P gehalten in het voedsel. In experiment I en II is het effect van de verschillende artificiële voedselbehandelingen op het consumptiegedrag en de groei van nymfen tot aan het adulte stadium bepaald. Dit experiment is opgezet volgens de zgn. "intake array" methode, zoals beschreven in Raubenheimer & Simpson (1993).

Het derde experiment (Experiment III) is uitgevoerd met uit het veld verzamelde inheemse veldkrekels (*Gryllus campestris*). Deze zijn eveneens in een kweekopstelling overgebracht, maar in plaats van de groei en consumptie in het nymfenstadium, is de groei en eiproductie in het adulte stadium als effectparameter bepaald. Deze dieren kregen voedsel dat verzameld was uit de verschillende behandelingsblokken in het veld.

3.3.2 Voedselbereiding experiment I en II

Het aan de krekels toegediende voedsel is in het laboratorium artificieel bereid voedsel en samengesteld uit afzonderlijk verkregen hoofdingrediënten. De ingrediënten, onderlinge verhoudingen in het artificiële voedsel en wijze van bereiding zijn gebaseerd op eerder uitgevoerde

onderzoek naar het voedingsgedrag van de Europese treksprinkhaan (*Locusta migratoria*) (Dadd 1960a; Dadd 1960b; Dadd 1960c; Dadd 1961a; Dadd 1961b; Simpson & Abisgold 1985). De gebruikte hoofdingrediënten en relatieve hoeveelheden van het voedsel zijn beschreven in bijlage 9 en 10. De onderlinge verhoudingen van de zout-component (tanton's zout mix) is in experiment II anders dan in bijlage 9 vermeld staat. Deze zout mix is vervangen door een van de verhoudingen die in bijlage 11 beschreven is.

3.3.3 Interpretatie van de gegevens van experiment I en II

Bij de voedselexperimenten I en II is steeds een volledige matrix van verschillende ratio's en voedingswaarde (absolute gehalten) toegediend. Door de gegevens te analyseren op basis van de totale hoeveelheid geconsumeerde voedingsstof A en B en deze in een XY plot te plaatsen kan aan de hand van het patroon van de verschillende behandelingen worden nagegaan of, en op welke basis er compenseergedrag plaatsvindt. In Fig. 3.1 is de theoretische achtergrond zoals gepubliceerd in Raubenheimer & Simpson (1993) gegeven. De hier getoonde intake plots laten de uitkomst van een aantal theoretische scenario's zien, die in hetzelfde artikel als volgt beschreven zijn:

- a) Er vindt geen enkel compenseergedrag plaats voor de twee voedingsstoffen A en B. Een vierkant patroon ontstaat doordat bij gelijk blijven van hoeveelheid geconsumeerd voedsel er een toenemende hoeveelheid van voedingsstof A en B geconsumeerd wordt bij hogere voedingsniveau 's.
- b) Het organisme eet voedsel tot het gewenste niveau voor voedselcomponent A behaald is, ongeacht de hoeveelheid ingenomen hoeveelheid van component B.
- c) Het organisme eet voedsel tot het gewenste niveau voor voedselcomponent B behaald is, ongeacht de hoeveelheid ingenomen hoeveelheid van component A.
- d) Het organisme eet tot de intake target van zowel A als B gehaald is, ongeacht de hoeveelheid nutriënten die ze inneemt van de component die in overvloed aanwezig is. Patronen die op dit scenario lijken geven aan dat er geen extra kosten aan het innemen van een overmaat aan voedsel optreedt. In alle gevallen zal gegeten worden tot het innamedoel voor beide voedingsstoffen bereikt wordt.
- e) Het organisme eet tot de intake target van zowel A als B gehaald is, en stopt bij het behalen van de target van A of B. In dit geval wegen de kosten van het eten van overmatige hoeveelheden van voedingsstof A en B veel zwaarder dan de kosten van een te lage innamegraad van de limiterende voedingsstof. Alleen in het geval dat voedsel een ideale verhouding heeft, kan in dit geval een ideale voedselinname behaald worden.
- f) Compromis-situatie tussen de extremen d en e. Overmatige inname van de niet limiterende voedingsstof wordt tot op zekere hoogte getolereerd, tot een evenwicht tussen kosten van overeten en baten van toename in opname van de limiterende voedingsstof.

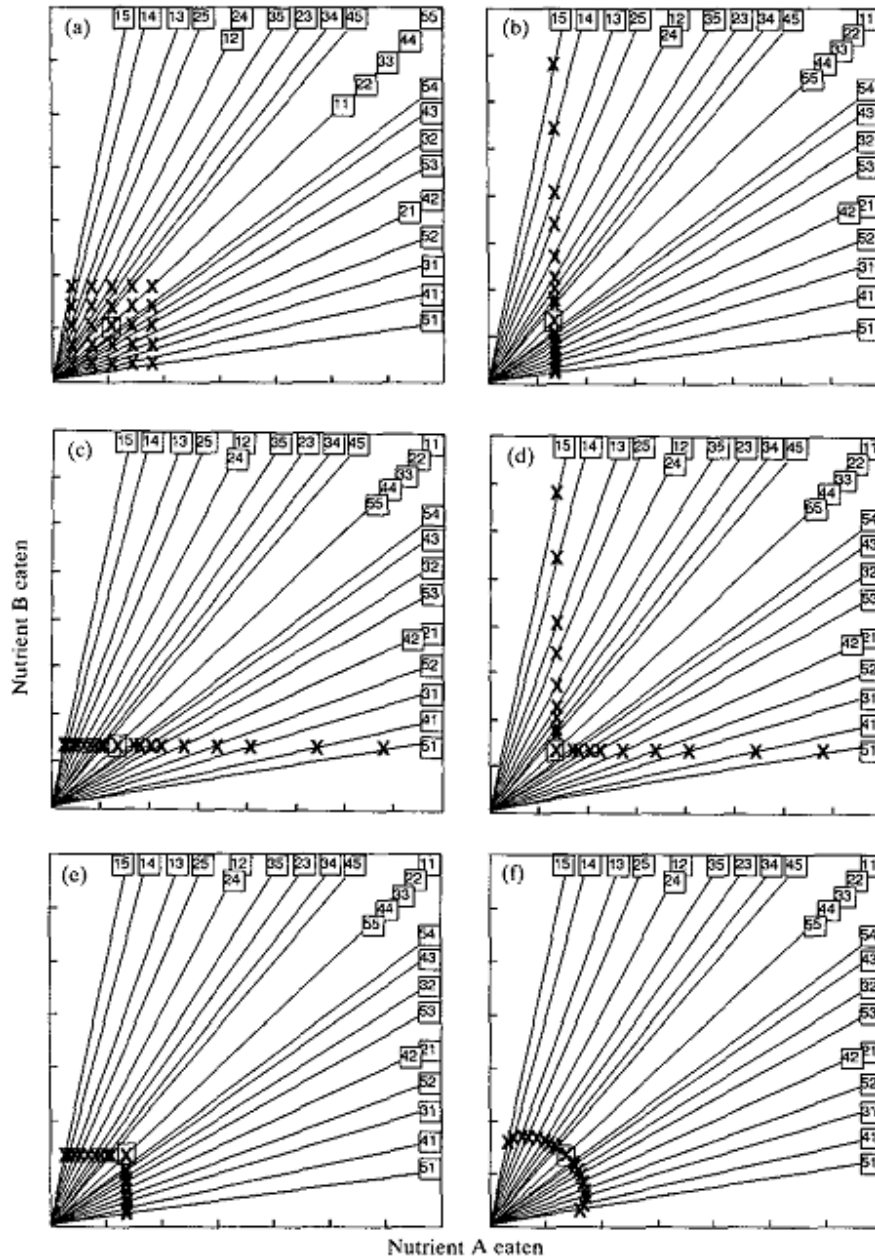


Figure 1. Nutrient intake plots from a hypothetical study in which animals were fed one of 25 foods, containing one of five levels each of two nutrients A and B. Amount eaten of nutrient B is plotted on the Y-axis against amount of A eaten on the X-axis, with the intake point for a given food being indicated by a cross. At the end of each rail is one or more two-figure numbers. The first digit of each number gives the level in arbitrary units (1–5) of nutrient A present in the food and the second digit represents the level of B. The lines radiating out from the origin are 'nutritional rails', corresponding to each of the foods. There are 19 rather than 25 rails because some foods share the same rail (e.g. 11, 22, 33, 44, 55). An animal restricted to eating only one food is confined to a particular rail, the slope of which is determined by the relative amounts of A and B present in the food. (a)–(f) each indicates the outcome for a particular functional feeding rule (see text for explanation of these). The 'intake target' is indicated by a square in each case.

Fig. 3.1. In Raubenheimer & Simpson (1993) gepubliceerde theoretische scenario's van de voedselinname respons van een soort op een voedsel-array met twee voedseltypen A en B in verschillende niveaus van aanbod. Voor verdere uitleg zie het oorspronkelijke bijschrift in de afbeelding; voor uitleg van de "feeding rules", zie paragraaf 3.3.3.

Fig. 3.1. Theoretical scenarios (published in Raubenheimer & Simpson, 1993) of the food intake response of a species in intake arrays with two nutrient types A and B in different levels and ratios. For further explanation, see the explanation in the original figure. For explanation of the feeding rules, see Raubenheimer & Simpson (1993), or paragraph 3.3.3 in this report.

Als er een uitgesproken compenseergedrag plaatsvindt, kan uit het gevonden voedingspatroon in de intake array's het "ideale" innameniveau van zowel component A als B worden bepaald, en derhalve ook de ideale verhouding van component A en B.

In het geval er zowel voor eiwit als koolhydraten (experiment I); en/of P en eiwit+koolhydraat (experiment II) door middel van compenseergedrag omgegaan wordt met te lage en te hoge voedselkwaliteit, is het resulterende array duidelijk afwijkend van scenario a, en zal scenario f, of een tussenvorm van scenario e / f of d / f waarneembaar zijn.

Wanneer slechts voor 1 voedingsstof compenseergedrag optreedt, zal het array meer richting scenario b dan wel c gaan. Voor eiwit en koolhydraten is het bekend dat ongewervelden door middel van compensatory feeding hun inname kunnen sturen; voor experiment I wordt dus een scenario lijkend op scenario f verwacht. Experimenten met P zijn voor deze groep nog niet aangetoond, voor experiment II wordt dus een scenario b/c verwacht.

3.3.4 Klimaatkamer opstelling

Krekels in halfwas nymf stadium zijn in plastic behuizingen van 17 bij 10 bij 7 (LxBxH) cm geplaatst. Om verzekerd te zijn van voldoende doorluchting waren openingen in de deksels gemaakt en met geperforeerd metaal afgesloten. In iedere behuizing was een afgesloten petrischaaltje met water en daarin een opgerold stuk filtreerpapier toegevoegd. Krekels konden *ad libitum* drinken door water uit het filtreerpapier op te zuigen. In een tweede petrischaaltje werden brokjes met voer aangeboden en regelmatig ververs. Krekels kregen de mogelijkheid om te schuilen in een verduisterd buisje. In het experiment is bij aanvang in elke behuizing 1 krekkel geplaatst. Temperatuur van de klimaatopstelling werd constant gehouden op 20 graden, relatieve luchtvochtigheid werd door middel van luchtbevochtigers kunstmatig hoog gehouden op 55 % (\pm 5%).

3.3.5 Experimentele behandelingen experiment I en II

Om na te gaan in hoeverre *Gryllus bimaculatus* compenseergedrag (Compensatory feeding) vertoont voor verschillen in de beschikbaarheid van eiwitten en koolhydraten is een experiment uitgevoerd met het aanbieden van een zogenaamd voedselarray van verschillende verhoudingen en niveaus van eiwit- en koolhydraatgehalten in het voedsel (experiment I). De opzet van het experiment volgt de methode zoals beschreven in Raubenheimer & Simpson (1993). Gehanteerde niveaus van voedingswaarde (eiwit en koolhydraat) waren 7, 14, 21, 28 en 35 gewichtspercentage voor beide nutriënten. Daarnaast zijn alle mogelijke combinaties in de opzet meegenomen, zodat er in totaal 25 verschillende voedselbehandelingen zijn en 19 verschillende voedsel verhoudingen (een aantal voedselcombinaties behoren tot de verhouding 1:1 en 1:2) zijn gebruikt. Elke voedselcombinatie is in vijfvoud uitgevoerd; in totaal zijn dus 125 krekels gebruikt voor het experiment. Sterfte gevallen zijn steeds vervangen door krekels die in een gezamenlijke ad-libitum voedsel situatie geplaatst waren (gevoerd met voedsel van relatief hoge kwaliteit).

Om na te gaan of *Gryllus bimaculatus* compenseergedrag in voedselinname van P kan vertonen is een experiment uitgevoerd met een array bestaande uit voedsel met verschillende niveaus van een vaste eiwit-koolhydraat verhouding (verhouding 1:1), in relatie tot verschillende niveaus van P (experiment II). De behandelingscombinaties met de laagste eiwit-koolhydraat gehalten uit experiment I (7+7=14%) zijn niet ingezet, omdat uit de resultaten van experiment I bleek dat de individuen die de voedselbehandeling "7% eiwit" kregen, sterk afwijkend reageerden op de voedselbehandeling, waarschijnlijk omdat de voedingswaarde met betrekking tot eiwitgehalten voor deze soort te laag was. Eiwit+Koolhydraat gehalten in het voedsel waren 28; 42; 56 en 70%; P gehalten waren 0.1, 0.2, 0.4, 0.6 en 0.8%. In totaal zijn 100 krekels verdeeld over 100 behandelingen ingezet voor het experiment. Er trad in het experiment nog steeds een niet te verwaarlozen mate van sterfte op. Daarom zijn de sterfte gevallen steeds vervangen door krekels die in een gezamenlijke ad-libitum voedsel situatie geplaatst waren (gevoerd met voedsel van relatief hoge kwaliteit). De hoeveelheid geconsumeerd voedsel is in dit experiment dus te

interpreteren als "de hoeveelheid geconsumeerd voedsel door een krekel over een bepaalde tijdsperiode".

Verschillen in gehalten aan P in het voedsel zijn door middel van aanpassingen aan de Tanton's zout mix (zie bijlage 11) verkregen. Hierbij zijn de componenten CaHPO_4 en K_2HPO_4 gedeeltelijk of volledig vervangen door het equivalent aan CaCO_3 en K_2CO_3 . Hierdoor is het gehalte aan Ca en K in de verschillende behandelingen exact gelijk tussen de behandelingen.

Brokjes voedsel werden voorafgaand aan toediening gedroogd voor 48 uur in een droogstoof op 35 °C, en vervolgens bij toediening per behandeling gewogen. Voedsel werd tweemaal per week ververst. Het voedsel dat niet geconsumeerd was werd bewaard, voor 48 uur in een droogstoof op 35 °C gedroogd en gewogen. Verschil in gewicht tussen eerste en tweede weging is genomen als hoeveelheid geconsumeerd voedsel.

3.3.6 Experimentele behandelingen experiment III

Voedsel vergaring en bereiding voedsel voor kweekproef

In de onderzoekplots is vegetatie verzameld dat als voedsel is aangeboden in de kweekproef. Zowel Struikhei als grassen en zegges (Pijpestrootje en Pilzegge waren de dominante soorten gras resp. zegge in de onderzoekplots) zijn verzameld. Vegetatiemonsters zijn in bulk verzameld in de 5 verschillende onderzoekplots en samen genomen per behandelingscombinatie (P+ ; Dol+ ; P-; Dol-), waarbij de heide- en grassen/zegges (hierna: grasachtigen) monsters apart zijn gehouden voor verwerking. Vegetatie is op twee momenten tijdens de proef verzameld. Bij een van de verzamelacties is abusievelijk van 1 van de 5 plots een verwisseling van de P -behandelingen opgetreden. P+ en P- behandelingen zijn hier omgewisseld (als gevolg van een verkeerde markering op de kaart); de Dol behandelingen zijn wel juist bemonsterd. Dit heeft potentieel tot een verdunning van het P-effect in de vegetatie van ongeveer 20% geleid.

De vegetatiemonsters zijn vervolgens 48 uur op 70 °C gedroogd en vervolgens vermalen. Tenslotte is het gemalen plantenmateriaal van struikhei en grasachtigen gemengd in een 50-50% massa verhouding. Bij het mengsel is per 15 gram voedsel 45 ml agar oplossing (5g agar/l) toegevoegd, vervolgens gedroogd in een droogstoof en tot handzame vegetatiebrokjes gesneden (Afb. 3.3). De verkregen voedselbrokjes werden tijdens de kweekproef meteen als voedsel herkend en gegeten. Het verkregen gemalen plantmateriaal (Struikhei en grasachtigen apart) is ter aanvulling eenmalig geanalyseerd op chemische samenstelling door middel van zure destructie en vergeleken met de uitgebreidere mei-bemonsteringen van de vegetatie (zie paragraaf 3.2 voor methoden).



Afb. 3.3. Gemalen plantenmateriaal is door middel van een 0.5% Agar oplossing aan elkaar "gelijmd", gedroogd en tot handzame brokjes verwerkt.

Afb. 3.3. dried and finely ground plant material has been "glued" together by means of adding a 0.5% Agar solution, dried and cut into smaller food pellets.

Inzet kweekproef veldkrekels

In eerste instantie was het de bedoeling om dit experiment in het veld uit te voeren, door krekels in kooien in de proefvlakken te zetten en de gewichtsverandering in de tijd te volgen. Er is tijdens de uitvoering van het project gekozen om van deze opzet af te stappen, aangezien op dit moment niet alle proefvlakken voldoende vegetatiebedekking hebben om deze proef in uit te voeren. De vegetatiebedekking in de P behandelde plots was na twee jaar net voldoende om een kooi experiment in uit te voeren. De niet P bemeste plots zijn echter nog onvoldoende bedekt met planten om deze proef in uit te voeren. Door de lage bedekking is het risico op uitdroging en bijgevolg sterfte van de Veldkrekels te hoog, bovendien zijn de verschillen in vegetatiebedekking op dit moment ook te beschouwen als een aanvullende ongewenste "behandeling" die ook invloed kan uitoefenen op de uitkomsten van een dergelijke proef. Om deze reden is gekozen voor een proef onder gecontroleerde omstandigheden. Een ander bijkomend voordeel is dat onder een gecontroleerde opstelling ook het reproductiesucces bepaald kan worden, door het tellen van het aantal uitgekomen eieren.

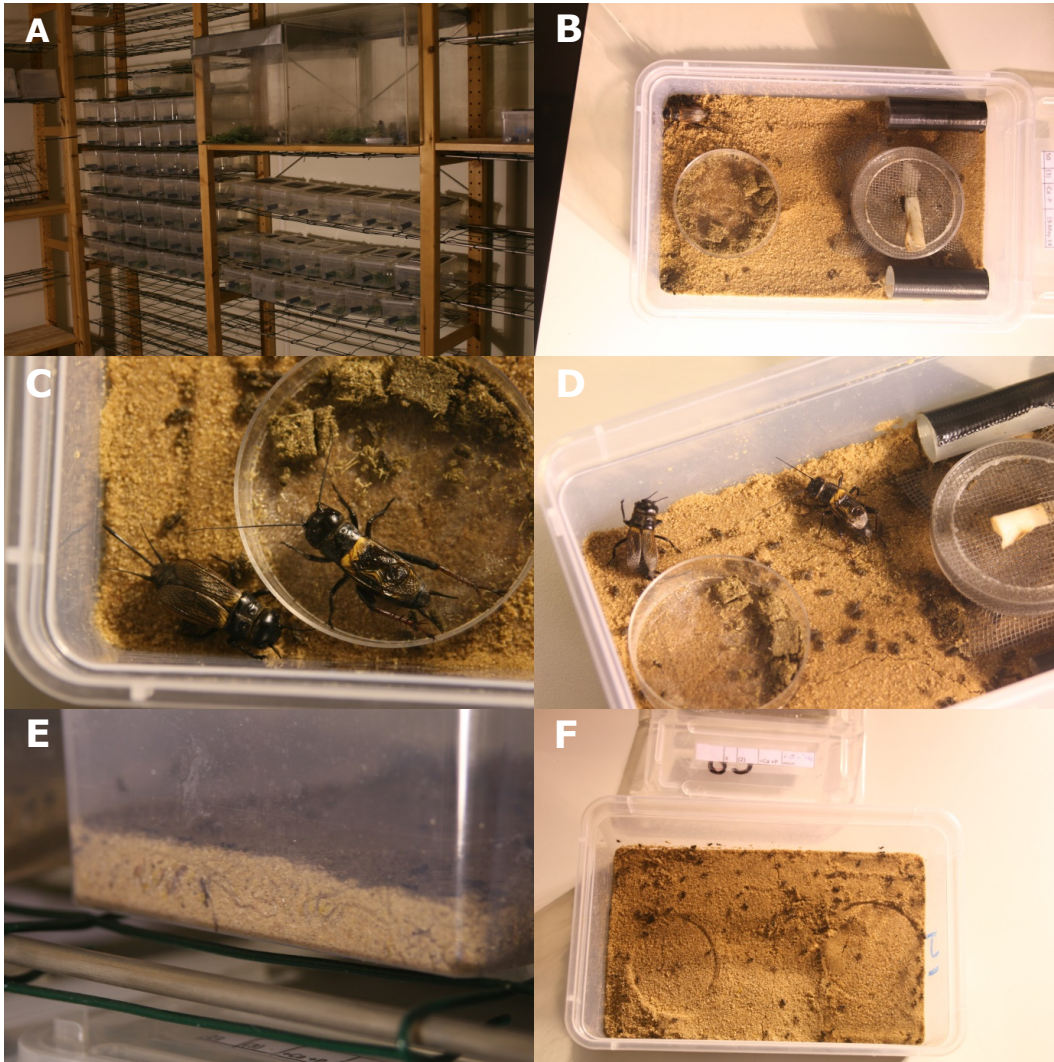
Veldkrekels werden als laatste of voorlaatste nimfstadium verzameld in het Nationaal park Hoge Veluwe, voornamelijk in en rondom het Braamsveldje en de voormalige rollerbanen rondom Eikenhoutbergen.

Verzamelde mannetjes en vrouwtjes zijn in het kweeklaboratorium apart gezet in afzonderlijke kweek-containers, en willekeurig verdeeld over de verschillende voedselbehandelingen. De kweekcontainer was hetzelfde als beschreven voor experiment I en II, de enige aanpassing betrof het vullen van de bodem van de kweekcontainer met 2-3 cm zandig substraat om ei-afzet mogelijk te maken.

Na vervelling tot adult zijn de vrouwtjes nog twee weken apart gehouden van de mannetjes, om de invloed van eventuele verschillende voorgeschiedenis in het veld te minimaliseren. Van veldkrekels is bekend dat zij na de vervelling in het adulte stadium de meeste reserves opbouwen voor het produceren van eieren. In deze twee weken post-vervelling namen de vrouwtjes nog fors in gewicht toe, tussen 40 en 50% van het gewicht meteen na vervelling tot adult (zie resultaten, paragraaf 0). In totaal zijn 14 vrouwtjes per behandeling ingezet, totaal dus 56 vrouwtjes voor het totale experiment. Voedsel en kweek-containers werden tweemaal per week vervangen, om overmatige vervuiling tegen te gaan, maar met name om de eieren die in het zandsubstraat waren afgezet ongestoord te laten ontwikkelen. Gedurende de ei-ontwikkelingsperiode werden de kweek-containers twee maal per week met en leidingwater besproeid om uitdroging van de eieren te voorkomen. Twee tot twee en een halve week na het overplaatsen van de vrouwtjes verschenen de jonge nymfen in de kweekbakken.

Na twee weken post-vervelling op de voerbehandelingen te hebben geleefd zijn de mannetjes bij de vrouwtjes gezet voor bevruchting van de vrouwtjes. In eerste instantie zijn de mannetjes gedurende een volle week in gezelschap van de vrouwtjes geweest. Nadat bleek dat er in deze eerste week veel mannetjes ten prooi vielen aan vraatzuchtige vrouwtjes, is dit aangepast. Mannetjes werden in de daaropvolgende periode voor slechts 1 dag bij een vrouwtje geplaatst. Dit had het gewenste effect, hierna trad geen kannibalisme meer op, en bevruchting vond ook in die kortere periode plaats; spermatofoeren waren zichtbaar aanwezig.

Gedurende de looptijd van het experiment zijn op de dagen dat individuen overgezet werden naar een schone kweekbak met vers voer, de individuen en het verse voedsel gewogen (tijdens de eileg periode werd 0.9 gram voedsel per keer aangeboden). Helaas bleek het niet mogelijk om de totale hoeveelheid geconsumeerd voedsel te bepalen, aangezien de restanten van het voedsel te gefragmenteerd (en verspreid over de bak) raakten om nog te kunnen verzamelen. In de meeste gevallen werd het meeste voedsel (>95%) geconsumeerd, wanneer dit niet het geval was, waren de restanten beschimmeld, wat vermoedelijk de reden is geweest voor het niet verder opeten van het voedsel. Er was geen verschil in beschimmeligheidspercentage van het voedsel tussen de behandelingen (32,6%; 34,4%; 31,0% en 35,5% voor resp P+ Dol+; P+ Dol-; P- Dol+ en P- Dol-), en ook bij beschimmeld voedsel was een substantieel deel van het voedsel geconsumeerd.



Afb. 3.4 A t/m F. Foto overzicht van het kweekexperiment met Velkrekels (*Gryllus campestris*). A: overzicht van de kweekopstelling. B: Kweekcontainer met schuilmogelijkheid, voedsel en watervoorziening. De container is gevuld met vochtig zand om als ei-afzet substraat te dienen. C: detail van man en vrouw velkrekel in kweekcontainer. D: Idem. E: Sporen van afgezette eitjes, zichtbaar als kleine gele staafjes, en sporen van de legboor in het zand. F: Kweekcontainer met 1^e stadium nymfen, net uit het ei gekropen.

Afb. 3.4. A-F. Photo overview of the feeding experiment with Field crickets (*Gryllus campestris*). A: overview of the rearing experiment. B: rearing container with shelter (black tube); food tray and drinking facility. C: detail with male and female in rearing container. D: idem. E: Traces of deposited eggs near the edge of a container (visible as small yellow rods) and tunnels made by of the ovipositor in the sandy substrate. F: freshly hatched first stage instars in a rearing container.

4 Resultaten

4.1 Effectmeting bodemchemie

In deze paragraaf worden de belangrijkste resultaten van het bodem- en plant chemisch onderzoek voor de effectmeting beschreven, de totale resultaten van bodem- en plantchemie zijn weergegeven in bijlage 3-6. Eerst wordt de algemene bodemsamenstelling (organisch stof gehalte) beschreven, vervolgens de hoeveelheid voor planten beschikbaar fosfaat (Olsen-P) en de totale hoeveelheid fosfaat, de buffering van de bodem en tenslotte de hoeveelheid anorganisch stikstof in de bodem. Ook worden de resultaten van de metingen aan plantchemie beschreven.

4.1.1 Organisch stof

Bij aanvang van de proef zijn er geen significante verschillen gevonden tussen de verschillende proefvelden. Het organisch stof gehalte in de bodem ligt rond de 7 % (Fig. 4.1); dit is voor recent geplagde bodems relatief hoog en mogelijk het gevolg van het aanwezige bodemtype (zie paragraaf 2.3). Er zijn geen significante verschillen tussen de behandelingen gevonden, bekalken en/of bemesten hebben geen effect op het organisch stof percentage in de bodem.

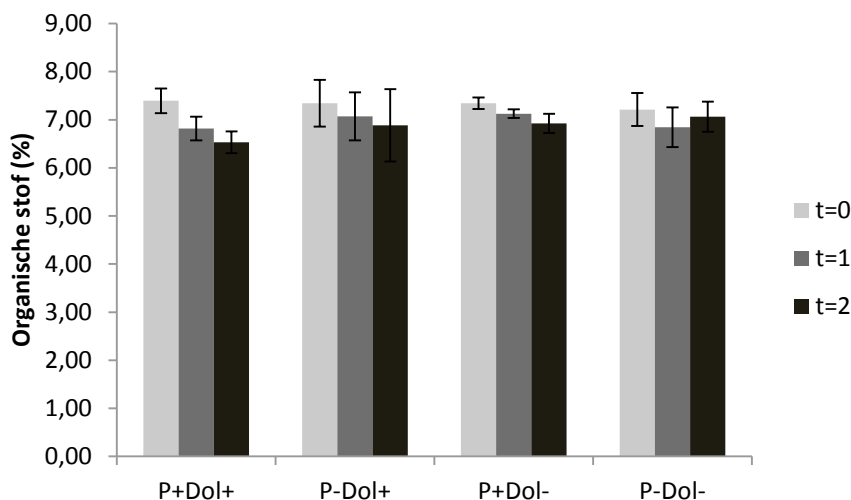


Fig. 4.1. Organisch stof percentage in de bodem (0-10 cm) per behandeling ($\bar{x} \pm$ standaardfout). Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+]= wel toegediend. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.1. Percentage of organic matter (LOI) measured in the soil (0-10 cm) in the treatments. Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added. [+]=added. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

4.1.2 Fosfaat

Bij aanvang van het experiment werd in alle proefvelden een voor planten beschikbare concentratie fosfaat (Olsen-P) gemeten variërend van gemiddeld 498 tot 596 $\mu\text{mol/l}$ bodem (Fig. 4.2). Er waren geen significante verschillen bij aanvang van de proef tussen de verschillende proefvlakken. Door het toedienen van fosfaat neemt de Olsen-P concentratie in het eerste jaar na toedienen in de bemeste proefvlakken significant toe ($p=0,000$), tot concentraties van gemiddeld 745 $\mu\text{mol/l}$

bodem in de P+ Dol+ behandeling en 816 μmol Olsen-P/l bodem in de proefvlakken waar alleen P is toegediend (Fig. 4.2). In de proefvlakken waar geen P is toegevoegd daalt de Olsen-P concentratie gemeten in 2013 significant met bijna 100 μmol /l bodem. Waarschijnlijk wordt het beschikbare fosfaat opgenomen door de opkomende vegetatie en het zich herstellende bodemleven. In 2014 is er nog steeds een significant bemestingseffect zichtbaar ($p=0,026$), maar de verschillen tussen de bemeste- en niet bemeste proefvlakken zijn kleiner (Fig. 4.2). In de niet-bemeste proefvlakken werd in 2014 gemiddeld 289 (bekalkt) en 400 (niet bekalkt) μmol Olsen-P/l bodem gemeten. In de bemeste proefvlakken was dit gemiddeld 560 (P+Dol+) en 572 (P+Dol-) μmol /l bodem. Ook in 2014 dalen de gemeten Olsen-P concentraties significant in alle proefvlakken t.o.v. 2013 met meer dan 80 μmol /l bodem. Gedurende de twee jaar dat de proef nu loopt zijn de Olsen-P concentraties in de niet bemeste proefvlakken met 210 μmol /l bodem afgenomen in de bekalkte behandeling en met 163 μmol /l bodem in de niet-bekalkte behandeling. In de bemeste behandeling is de concentratie voor planten beschikbaar fosfaat gedurende de looptijd van de proef met zo'n 30 μmol /l bodem afgenomen in de P+ Dol+ behandeling en slechts met zo'n 60 μmol /l bodem toegenomen in de P+Dol- behandeling. In droge heide in Nederland worden Olsen-P concentraties tussen de 300 en 800 μmol /l bodem gemeten (Database B-WARE). Het bemesten heeft er in 2013 voor gezorgd dat de waardes op de bovengrens van voor heide wenselijk zijn uitgekomen. Het bekalken blijkt geen significant effect te hebben op de voor planten beschikbare fosfaatconcentraties. Ook uit andere bekalkingsexperimenten komen geen meetbare effecten op de fosfaatbeschikbaarheid naar voren (Dorland 2004; van Mullekom et al., 2009).

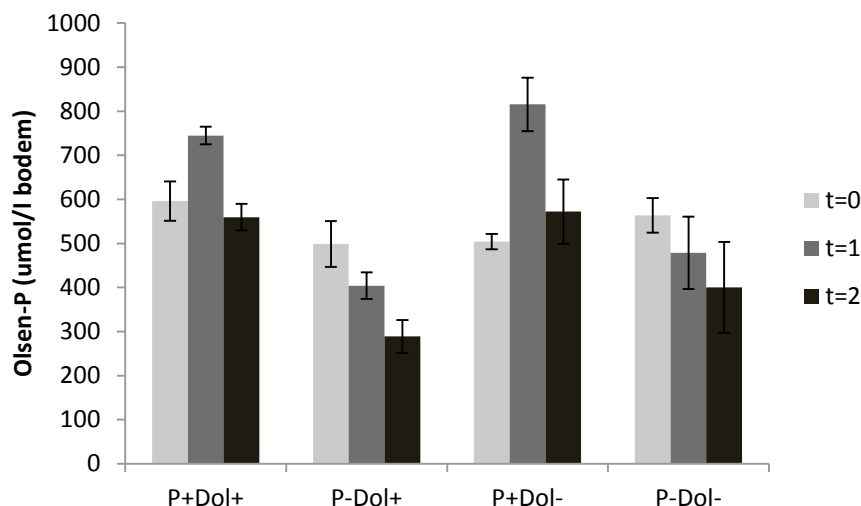


Fig. 4.2. Voor plantenbeschikbaar fosfaat (Olsen-P) in de bodem (0-10 cm) per behandeling ($\bar{x} \pm$ standaardfout). Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+]= wel toegediend. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.2. Concentration of plant available phosphorus measured in the soil (0-10 cm) in the treatments. Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added. [+]=added t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

De Totaal-P concentraties laten een vergelijkbaar beeld zien als de voor planten beschikbare concentraties (Fig. 4.3). Het P-bemestingseffect was alleen in 2013 significant ($p=0,022$) en leidde tot een stijging in de P-bemeste proefvlakken. In de P+Dol+ behandeling steeg de totaal-P concentratie van 3,14 bij aanvang van de proef naar 4,96 mmol/l bodem in 2013, in de P+Dol- behandeling van 2,82 naar 4,65 mmol/l bodem. Dit komt ongeveer overeen met de toegediende bemesting van 1,6 mmol/l bodem. In 2014 was er geen significant P-bemestingseffect zichtbaar, en net als de Olsen-P concentraties dalen de totaal-P concentraties in de tijd tot waardes vergelijkbaar of zelfs iets lager als bij aanvang van de proef.

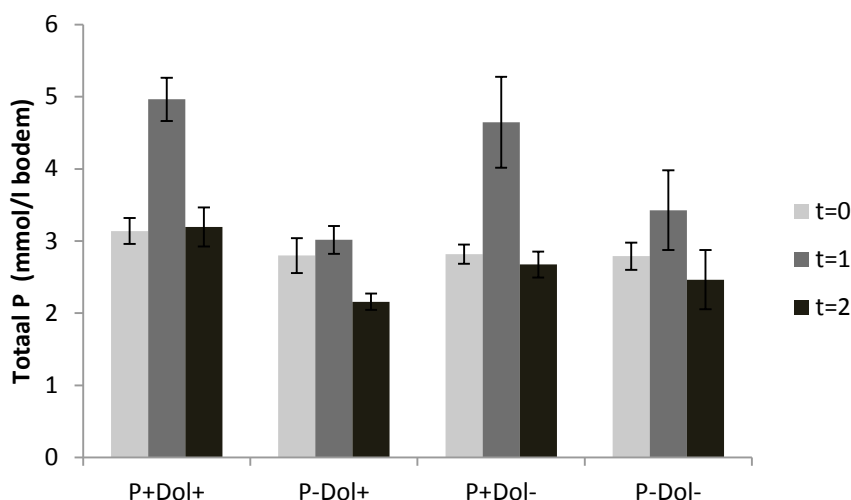


Fig. 4.3. Totaal fosfor in de bodem (0-10 cm) per behandeling ($\bar{x} \pm$ standaardfout). Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+]= wel toegediend. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.3. Concentration of total phosphorus measured in the soil (0-10 cm) in the treatments. Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added. [+]=added. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

4.1.3 Buffering

Het bekalken van de bodem heeft geleid tot een significante stijging van de bodem pH (Fig. 4.4). Bij aanvang van de proef was de pH-NaCl gemiddeld 3,5 (pH H₂O van 4,6). Deze waarden liggen in de range gemeten in droge heidegebieden in Nederland (De Graaf et al. 2009) en zijn niet extreem laag. Na het toedienen van Dolokal stijgen de pH-waarden gemeten in het zoutextract gemiddeld tot 4,1 (pH H₂O van 5,2) na het eerste groeiseizoen. Een toename van 0,6 eenheden, zoals verwacht wordt met de gekozen hoeveelheid Dolokal van 2 ton/ha. Deze waarden liggen in de range van goed ontwikkelde wat beter gebufferde heideterreinen in Nederland (De Graaf et al. 2009). Na het tweede groeiseizoen dalen de gemeten pH-waarden in de P+Dol+ behandeling naar pH-NaCl van 3,9. Deze behandeling is in dit jaar ook niet langer significant anders dan in de niet-bekalkte proefvelden. Bij de overige behandelingen blijft de pH in t=1 en t=2 nagenoeg gelijk.

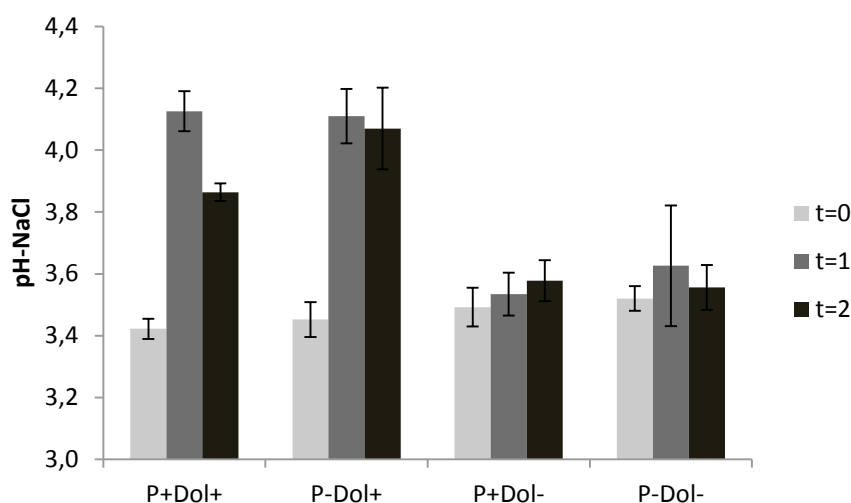


Fig. 4.4. Bodem-pH gemeten in het zoutextract. Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+]= wel toegediend. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.4. Soil pH measured in the NaCl extract. Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added. [+]=added. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Met het toedienen van Dolokal wordt calcium en magnesium opgebracht in een verhouding van 80 % calcium en 20 % magnesium. In de bodem stijgt de uitwisselbare magnesiumconcentratie (Fig. 4.5) significant van waarden rond de 250 $\mu\text{mol/l}$ naar waarden rond de 4600 $\mu\text{mol/l}$ bodem in de bekalkte proefvlakken op $t=1$. Een gemiddelde toename van zo'n 4350 $\mu\text{mol/l}$ bodem. De uitwisselbare calciumconcentraties (Fig. 4.6) gemeten in de bodem stijgen van gemiddeld 600 $\mu\text{mol/l}$ bodem bij aanvang van de proef tot gemiddeld 4200 $\mu\text{mol/l}$ bodem op $t=1$ in de bekalkte proefvelden. Een toename van gemiddeld 3800 $\mu\text{mol/l}$ bodem. Het toedienen van 5 keer meer calcium dan magnesium leidt dus niet tot een evenredige toename van calcium en magnesium in het adsorptiecomplex van de bodem. Dit zien we ook terug in bijvoorbeeld de Praktijkproef heideherstel op het Dwingelderveld (Weijters *et al.*, 2015) waar Dolokal na ontgronden is opgebracht. Het adsorptiecomplex in de bodem lijkt magnesium beter te binden dan calcium. Uit literatuur blijkt echter dat het adsorptiecomplex van de bodem een voorkeur heeft voor binding van Ca boven Mg (o.a. Larcher 2003). De gemeten uitwisselbare calcium- en magnesiumconcentraties in de bekalkte proefvlakken zijn hoog, hoger dan gemiddeld gemeten in droge heide en zelfs hoger dan gemiddeld gemeten in heischrale graslanden in Nederland. De concentraties gemeten in de niet-bekalkte proefvelden zijn waarden die vallen binnen de range gemeten in droge heide. Na het tweede groeiseizoen dalen zowel de calcium als magnesiumconcentraties t.o.v. $t=1$, maar deze daling is niet significant.

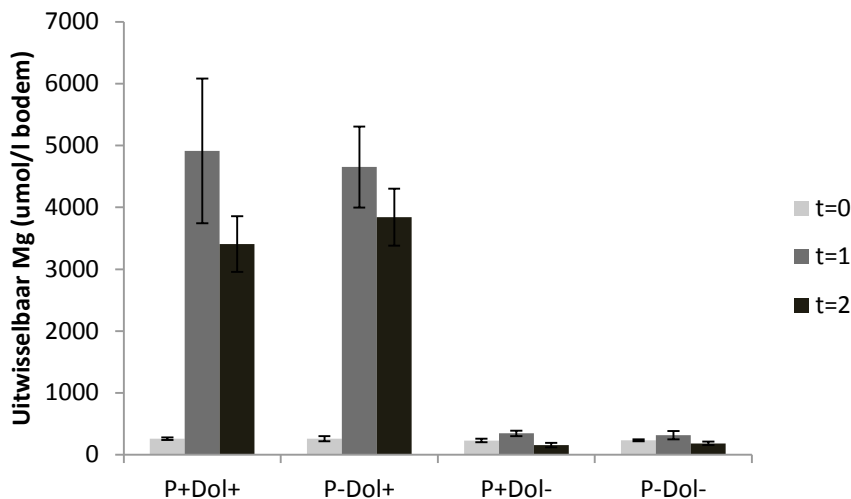


Fig. 4.5. Uitwisselbare magnesiumconcentratie gemeten in het zoutextract. Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+]= wel toegediend. $t=0$: 9-7-2012; $t=1$: 24-9-2013; $t=2$: 23-9-2014.

Fig. 4.5. Exchangeable magnesium concentrations measured in the NaCl extract. Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added. [+]=added. $t=0$: 9-7-2012; $t=1$: 24-9-2013; $t=2$: 23-9-2014.

Het opgebrachte Dolokal bevat geen kalium. In de uitwisselbare kaliumconcentraties (Fig. 4.7) zien we in de tijd een sterke afname. Bij aanvang van de proef bevatte de bodem gemiddeld zo'n 600 μmol uitwisselbaar kalium/l bodem, op $t=1$ was dit nog maar 200 $\mu\text{mol/l}$ bodem en op $t=2$ nog maar 100 $\mu\text{mol/l}$ bodem. De opkomende vegetatie lijkt dus een groot deel van het in de bodem aanwezige uitwisselbare kalium te hebben opgenomen. De gemeten concentraties op $t=2$ zijn erg laag, gemiddeld worden in Nederlandse droge heideterreinen concentraties rond de 140 $\mu\text{mol/l}$ bodem gemeten (range tussen 26-481 $\mu\text{mol/l}$ bodem).

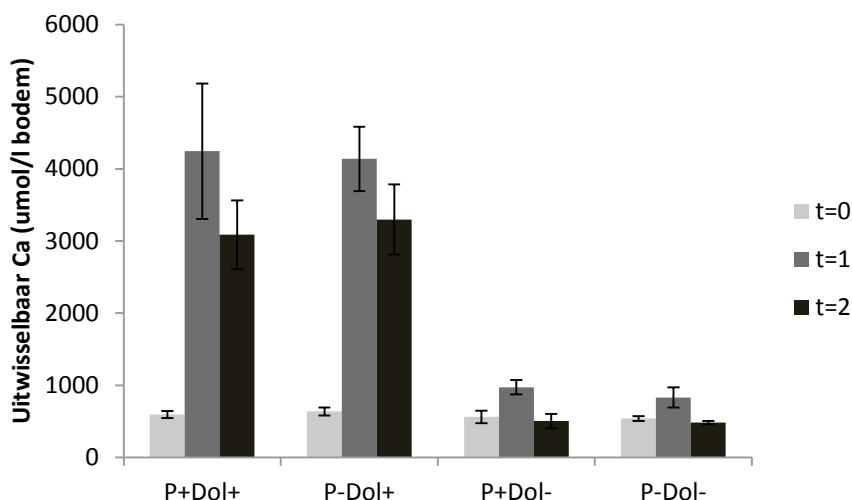


Fig. 4.6. Uitwisselbare calciumconcentratie gemeten in het zoutextract. Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+] = wel toegediend. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.
 Fig. 4.6. Exchangeable calcium concentrations measured in the NaCl extract. Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added [+] = added. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

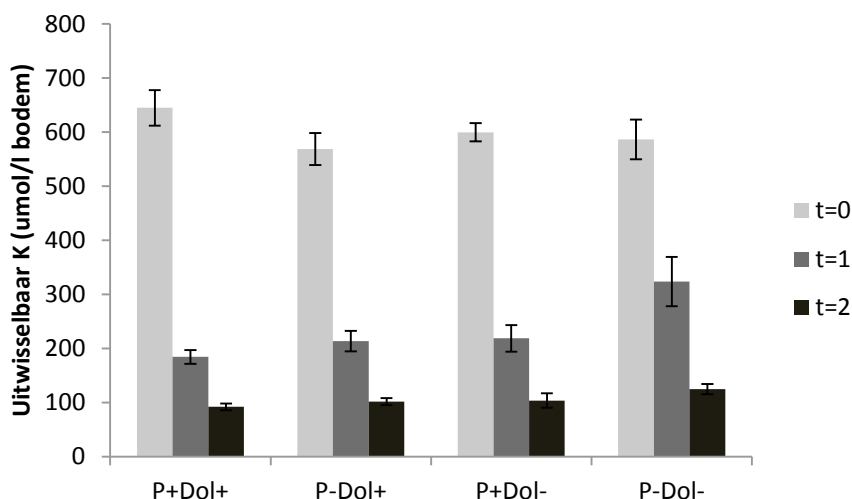


Fig. 4.7. Uitwisselbare kaliumconcentratie gemeten in het zoutextract. Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+] = wel toegediend. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.
 Fig. 4.7. Exchangeable potassium concentrations measured in the NaCl extract. Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added [+] = added. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

De sterke toename in de concentraties calcium en magnesium door bekalken is ook terug te zien in de concentratie uitwisselbare basische kationen (Fig. 4.8). Deze stijgt significant van gemiddeld 2300 $\mu\text{eq/l}$ bodem bij aanvang van de proef tot gemiddeld 18000 $\mu\text{eq/l}$ bodem in de proefvlakken waar Dolokal is opgebracht. De startconcentraties zijn normale waarden voor de huidige Nederlandse heideterreinen, de concentraties na bekalken op t=1 liggen in de range van goed gebufferde heischrale graslanden. In alle behandelingen daalt de concentratie uitwisselbare kationen op t=2. In de proefvlakken waar Dolokal is opgebracht naar gemiddeld zo'n 14000 $\mu\text{eq/l}$ bodem (nog steeds in de range van goed gebufferd heischraal grasland); in de niet bekalkte behandelingen tot 1400 $\mu\text{eq/l}$ bodem. Dit is nog steeds binnen de range van heidegebieden in Nederland (tussen de 485 en 7690 $\mu\text{eq/l}$ bodem), maar onder het gemiddelde van 1527 $\mu\text{eq/l}$ bodem (De Graaf *et al.*, 2009).

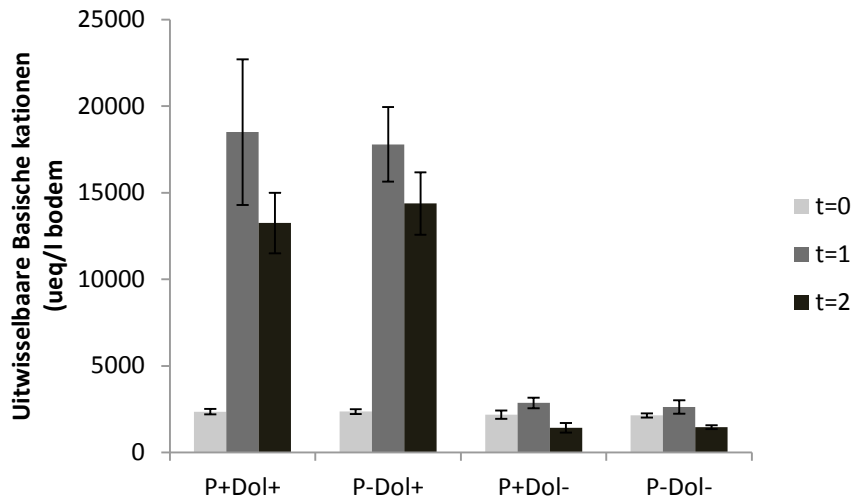


Fig. 4.8. Uitwisselbare concentratie basische kationen (Ca, K, Mg) gemeten in het zoutextract. Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+] = wel toegediend. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.8. Exchangeable concentration base cations (Ca, K, Mg) measured in the NaCl extract. Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added [+] = added. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

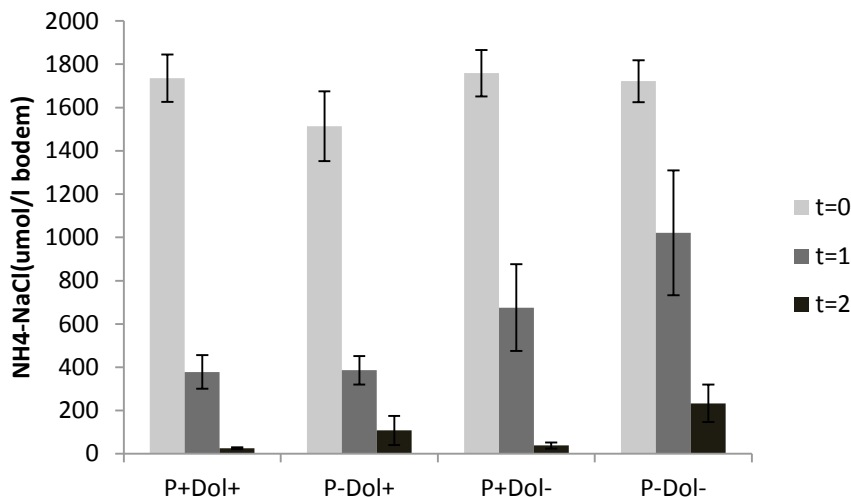


Fig. 4.9. Ammoniumconcentratie gemeten in het zoutextract. Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+] = wel toegediend. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.9 Ammonium concentrations measured in the NaCl extract. Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added [+] = added. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

4.1.4 Anorganisch stikstof

Bij aanvang van het experiment waren de gemeten ammoniumconcentraties (Fig. 4.9) in de bodem extreem hoog ($> 1600 \mu\text{mol/l}$ bodem). Dit is waarschijnlijk een effect van het pluggen, ammoniumpieken zijn kenmerkend in het eerste jaar na pluggen van zure droge of natte heide (o.a. De Graaf et al., 1998, Dorland et al., 2003). Het toedienen van Dolokal zorgt voor een iets snellere verlaging van de ammoniumconcentratie in de bekalkte proefvelden (hoewel niet significant met $p=0,073$). Op t=2 zijn de ammoniumconcentraties gemeten in de proefvlakken lager dan $100 \mu\text{mol/l}$ bodem in de behandelingen P+Dol+, P-Dol+ en P+Dol- en vallen daarmee binnen de range normaal gesproken gemeten in droge heide in Nederland (De Graaf et al. 2009).

In de behandeling P-Dol-, de controle, is op t=2 de ammoniumconcentratie nog wat aan de hoge kant met gemiddeld 233 $\mu\text{mol/l}$ bodem.

De nitraatconcentraties (Fig. 4.10) bij aanvang van de proef zijn laag, met gemiddelde concentraties rond de 50 $\mu\text{mol/l}$ bodem. Op t=2 lijkt de nitraatconcentratie gemeten in de bekalkte behandelingen hoger te zijn dan die in de niet-bekalkte behandelingen, maar dit verschil is niet significant. Op t=2 is de nitraatconcentratie gemeten in de controle-behandeling (P-Dol-) wel significant hoger dan die in de andere behandelingen ($p=0,000$). Waarschijnlijk komt dit doordat er in de bemeste en bekalkte proefvelden veel meer nitraat wordt opgenomen door de vegetatie dan in de minder dicht begroeide controle proefvlakken.

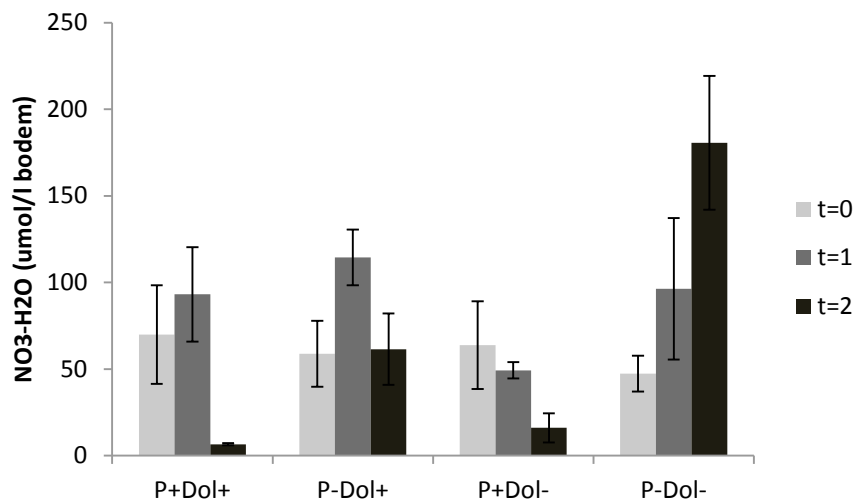


Fig. 4.10. Nitraatconcentratie gemeten in het demiwaterextract. Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+] = wel toegediend. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.10. Nitrate concentrations measured in the H₂O extract. Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added [+] = added. t=0: 9-7-2012; t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

4.1.5 Samenvatting van de belangrijkste resultaten

- Het organische stof gehalte van de bodem ligt in alle proefvlakken rond de 7%. Er is geen significant effect van de behandelingen zichtbaar.
- Bemesten zorgt in eerste jaar voor een toename in de voor planten beschikbare fosfaatconcentraties van waarden tussen de 500 en 600 μmol Olsen-P/l bodem bij aanvang van het experiment naar concentraties rond de 750 $\mu\text{mol/l}$ bodem in de bemeste proefvlakken. In het eerste jaar dalen de Olsen-P concentraties in de niet-bemeste proefvlakken significant, en in 2014 zijn de concentraties in alle proefvlakken gedaald. In 2014 is er nog steeds een significant bemestingseffect zichtbaar ($p=0,026$), maar de verschillen tussen de bemeste- en niet bemeste proefvlakken zijn kleiner. In de niet-bemeste proefvlakken werd in 2014 gemiddeld 289 (bekalkt) en 400 (niet bekalkt) μmol Olsen-P/l bodem gemeten. In de bemeste proefvlakken was dit gemiddeld 560 (P+Dol+) en 572 (P+Dol-) $\mu\text{mol/l}$ bodem. De totaal-P concentraties geven een zelfde beeld. Er is geen effect van bekalking op de fosfaatconcentraties in de bodem gemeten. De uiteindelijke P-concentraties gemeten in de bemeste proefvlakken vallen binnen de range gemeten in heideterreinen in Nederland.
- Het bekalken heeft tot een sterke toename in uitwisselbaar calcium en magnesium in de bodem geleid. De concentratie uitwisselbaar kalium wordt niet beïnvloed doordat Dolokal geen kalium bevat. De concentraties uitwisselbare kationen nemen af in de tijd, waarschijnlijk door opname door de opkomende vegetatie. Het adsorptiecomplex in de bodem lijkt een voorkeur te hebben voor magnesium, dat sterker aan de bodem wordt gebonden dan calcium. Volgens de gangbare literatuur zou dat het adsorptiecomplex van de bodem een grotere voorkeur voor calcium dan voor magnesium moeten hebben (o.a. Larcher 2003; Scheffer & Schachtschabel 1998). De gemeten uitwisselbare calcium- en magnesiumconcentraties in de bekalkte proefvlakken zijn

hoog, hoger dan momenteel gemiddeld gemeten in droge (verzuurde) heide in Nederland. De concentraties gemeten in de niet-bekalkte proefvelden zijn waardes die vallen binnen de range gemeten in droge heide. Na het tweede groeiseizoen dalen zowel de calcium als magnesiumconcentraties t.o.v. t=1, maar deze daling is niet significant.

- Bij aanvang van het experiment waren de gemeten ammoniumconcentraties in de bodem extreem hoog (> 1600 $\mu\text{mol/l}$ bodem). Dit is een effect van het plaggen, ammoniumpieken zijn kenmerkend in de eerste twee jaar na plaggen van zure droge of natte heide (o.a. De Graaf et al. 1998; Dorland et al. 2003). Het toedienen van Dolokal zorgt voor een iets snellere verlaging van de ammoniumconcentratie in de bekalkte proefvelden (hoewel niet significant met $p=0,073$). Op t=2 zijn de ammoniumconcentraties gemeten in de proefvlakken lager dan 100 $\mu\text{mol/l}$ bodem in de behandelingen P+Dol+, P-Dol+ en P+Dol- en vallen daarmee binnen de range normaal gesproken gemeten in droge heide in Nederland (De Graaf et al. 2009). In de behandeling P-Dol-, de controle, is op t=2 de ammoniumconcentratie nog wat aan de hoge kant met gemiddeld 233 $\mu\text{mol/l}$ bodem.
- De nitraatconcentraties zijn bij aanvang van de proef laag, met gemiddelde concentraties rond de 50 $\mu\text{mol/l}$ bodem. Op t=2 lijkt de nitraatconcentratie gemeten in de bekalkte behandelingen hoger te zijn dan die in de niet-bekalkte behandelingen, maar dit verschil is niet significant. Op t=2 is de nitraatconcentratie gemeten in de controle-behandeling (P-Dol-) wel significant hoger dan die in de andere behandelingen ($p=0,000$). Waarschijnlijk komt dit doordat er in de bemeste en bekalkte proefvelden meer nitraat wordt opgenomen door de vegetatie dan in de minder dicht begroeide controle proefvlakken.

4.2 Effectmeting plantchemie

4.2.1 P gehalte in planten en effect op N:P ratio

Het bemesten heeft een significant effect op de concentratie fosfor ($p<0,001$) in de vegetatie gemeten in Struikhei en Pijpenstrootje (Fig. 4.11) in zowel het eerste als het tweede onderzoeksjaar. In de met fosfaat bemeste proefvlakken is de concentratie fosfaat in de vegetatie hoger dan in de niet-bemeste proefvlakken. In Struikhei is de fosfor-concentratie in het eerste meetjaar in de P-bemeste proefvlakken bijna twee keer hoger dan in de niet-bemeste proefvlakken, waardes rond de 40000 $\mu\text{mol/kg}$ in de bemeste proefvlakken en rond de 20000 $\mu\text{mol/kg}$ in de niet-bemeste proefvlakken. In het tweede jaar zijn de concentraties gemeten in de P-bemeste proefvlakken lager en is het verschil met de niet-bemeste proefvlakken kleiner maar nog steeds significant. In Pijpenstrootje zijn de fosfor-concentraties lager dan in Struikhei. In het eerste jaar liggen de P-concentraties in de bemeste proefvlakken rond de 30000 $\mu\text{mol/kg}$ en in de niet-bemeste proefvlakken rond de 17000 $\mu\text{mol/kg}$. Ook hier zijn de concentraties in het tweede jaar lager dan in het eerste jaar, maar het verschil tussen bemest- en niet bemest blijft ongeveer een factor 2.

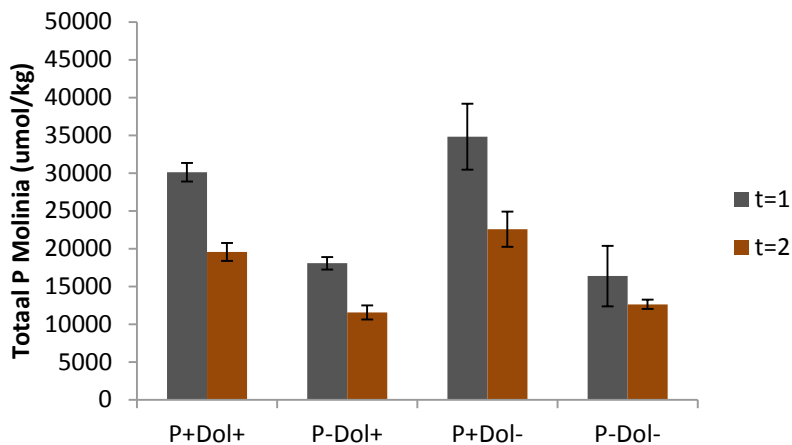
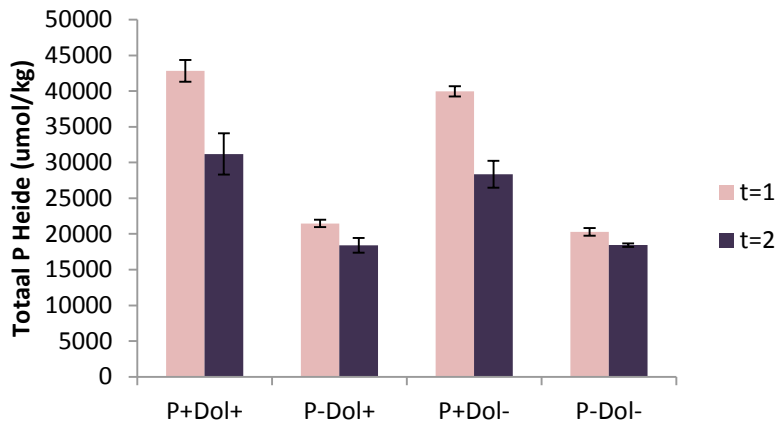


Fig. 4.11. Fosforconcentratie gemeten in Struikhei (bovenste grafiek) en Pijpenstrootje (onderste grafiek). Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+]= wel toegediend. t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.11. Phosphorus concentrations measured in *Calluna vulgaris* (top graph) and *Molinia caerulea* (bottom graph). Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added [+]=added. t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Hetzelfde effect is zichtbaar in de N/P-ratio's gemeten in de vegetatie (Fig. 4.12). In Struikhei is de N/P ratio gemeten in de bemeste proefvlakken significant lager dan in de niet-bemeste proefvlakken in het eerste en tweede jaar ($p=0,026$ in jaar 1 en $p=0,000$ in jaar 2), waarbij deze in de bemeste proefvlakken rond de 10 ligt en in de niet-bemeste proefvlakken rond de 20. In Pijpenstrootje zien we een zelfde effect, waarbij de N/P ratio in de bemeste proefvlakken rond de 15 ligt en in de niet-bemeste proefvlakken rond de 30. Ook hier zijn de verschillen in zowel het eerste als tweede jaar significant ($p=0,000$ in jaar 1 en $0,000$ in jaar 2). Er is in zowel Struikhei als Pijpenstrootje geen effect van bekalken zichtbaar. Het toedienen van P heeft er toe geleid dat de vegetatie zeer waarschijnlijk van P-gelimiteerd naar N-gelimiteerd is verschoven.

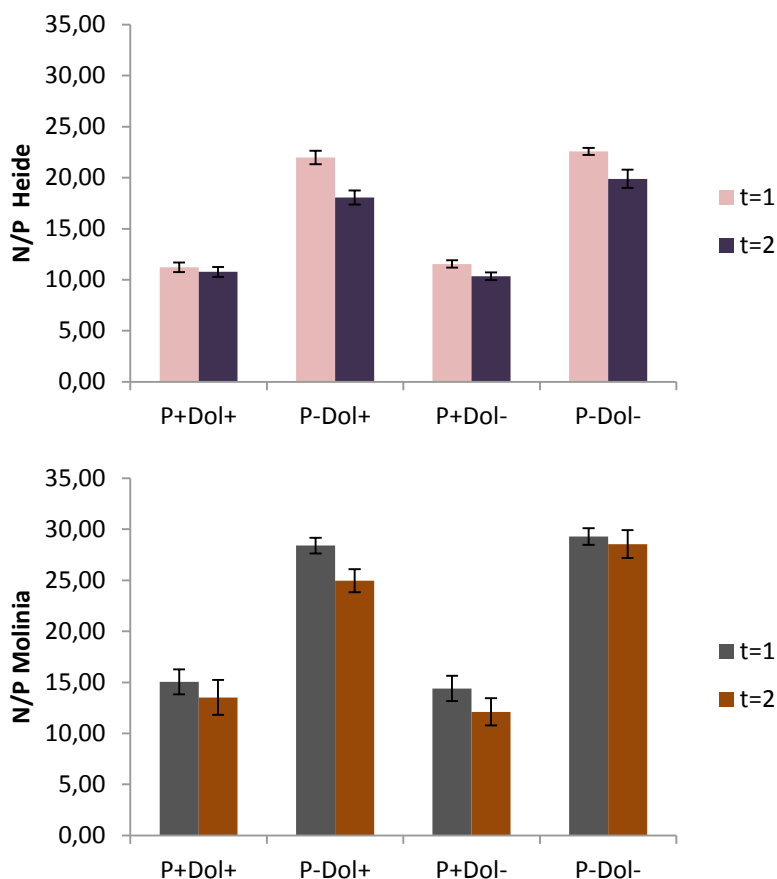


Fig. 4.12. N/P ratio (gram/gram) gemeten in Struikhei (bovenste grafiek) en Pijpenstrootje (onderste grafiek). Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+] = wel toegediend. t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.12 N/P ratio's (mass ratio) measured in *Calluna vulgaris* (top graph) and *Molinia caerulea* (bottom graph). Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added [+] = added. t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

4.2.2 Gehalte aan Ca en Mg in planten

Het toegediende Dolokal bevat calcium en magnesium. In de Struikhei heeft het toedienen van Dolokal in het eerste meetjaar een significant effect ($p=0,000$) op de concentratie calcium (Fig. 4.13). In de bekalkte proefvlakken is de Ca-concentratie in Struikhei gemiddeld $100000 \mu\text{mol/kg}$. In de niet-bekalkte planten is dit gemiddeld $72000 \mu\text{mol/kg}$. In het tweede jaar is het bekalkings-effect niet meer zichtbaar en liggen de concentraties gemeten in Struikhei in de wel- en niet-bemeste proefvlakken rond de $100000 \mu\text{mol/kg}$. In Pijpenstrootje is het effect van het toedienen van Dolokal op het Ca-gehalte niet significant. Gemiddeld ligt de gemeten calcium-concentratie rond de $30000 \mu\text{mol/kg}$ in alle behandelingen en in zowel het eerste als tweede meetjaar. Net als bij de bodemchemie heeft het toegediende magnesium een groter effect op de vegetatiechemie dan het toegediende calcium (Fig. 4.13). In Struikhei zijn drie groepen aan te wijzen die significant verschillen in respons ($p=0,000$). De groep P-Dol- en P+Dol- (niet bekalkt) geven uiteraard geen repons te zien, de groep waarin alleen P-Dol+ zit heeft een significant verhoogd Mg-gehalte en de groep P+Dol+ heeft dit in nog sterkere mate. In het tweede jaar is er geen interactie meer en resteert een significant verschil tussen bekalkte en niet-bekalkte proefvlakken. In de met Dolokal-behandelde proefvlakken is de magnesiumconcentratie in Struikhei in het eerste jaar $92000 \mu\text{mol/kg}$ (P+Dol+) en $73400 \mu\text{mol/kg}$ (P-Dol+), in de niet bekalkte proefvlakken rond de $40000 \mu\text{mol/kg}$. In het tweede jaar is deze concentratie in de bekalkte proefvlakken gemiddeld

80000 $\mu\text{mol/kg}$ en in de niet-bekalkte proefvlakken gemiddeld 40000 $\mu\text{mol/kg}$: het toedienen van Dolokal heeft tot een verdubbeling in de concentratie magnesium gezorgd.

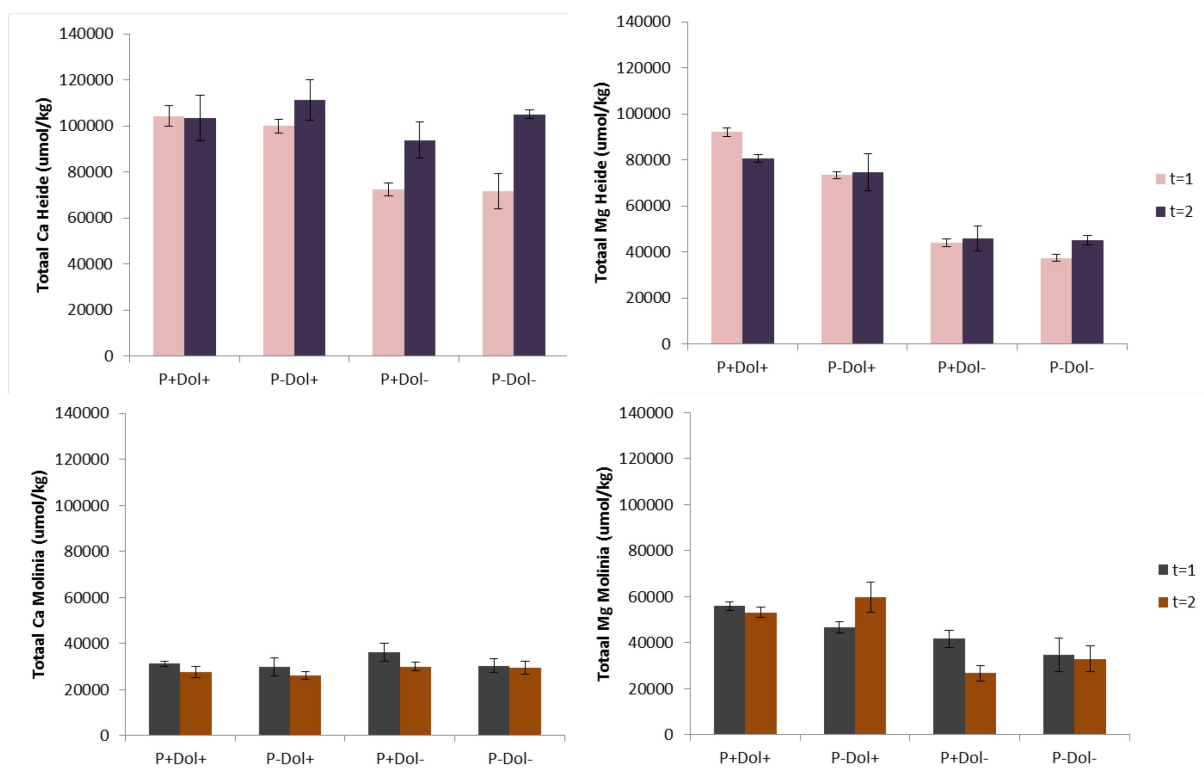


Fig. 4.13. Calcium- (links) en magnesiumconcentratie (rechts) gemeten in Struikheide (bovenste grafiek) en Pijpenstrootje (onderste grafiek). Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+] = wel toegediend. t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.13. Calcium -(left) and magnesium concentrations (right) measured in *Calluna vulgaris* (top graph) and *Molinia caerulea* (bottom graph). Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added [+] = added. t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

In Pijpenstrootje is het effect van het toedienen van Dolokal op de magnesiumconcentratie vergelijkbaar als in Struikheide. Het toedienen van magnesium geeft een significante toename van het Mg-gehalte in de vegetatie, waarbij ook in het tweede jaar een duidelijk onderscheid ontstaat tussen de niet- en wel bemeste proefvlakken ($p=0.000$). Dit in tegenstelling tot de vegetatierespons ten aanzien van Ca. In het eerste jaar varieert de magnesiumconcentratie gemeten in Pijpenstrootje van 55000 $\mu\text{mol/kg}$ en 47000 $\mu\text{mol/kg}$ in P+Dol+ en P-Dol+ en 42600 $\mu\text{mol/kg}$ en 34800 $\mu\text{mol/kg}$ in de behandelingen P+Dol- en P-Dol-. In het tweede jaar is dit 53144 $\mu\text{mol/kg}$ in P+Dol+ en 59752 $\mu\text{mol/kg}$ in P-Dol+ tegen 26660 $\mu\text{mol/kg}$ en 33000 $\mu\text{mol/kg}$ in de behandelingen P+Dol- en P-Dol-. Hierbij valt ook op dat de magnesiumconcentraties gemeten in Pijpenstrootje hoger of vergelijkbaar zijn met de calciumconcentraties, terwijl Struikheide in alle behandelingen en jaren meer calcium dan magnesium bevat.

4.2.3 Interactie bekalking en opname van metalen (K, Ca, Mg, Mn, Zn) door de vegetatie

Uit het Fauna-onderzoek komen signalen naar voren dat het toedienen van Dolokal de opname van essentiële macro- of micro elementen verstoort. Daarom is gekeken of dit er in de vegetatie een vergelijkbaar effect optreedt, of dat de gevonden limitatie in de fauna veroorzaakt kan zijn door de kwaliteit van de vegetatie die als voedsel heeft gediend. Uit de literatuur is bekend dat magnesium bijvoorbeeld makkelijk verdrongen kan worden door kalium, mangaan en calcium waardoor magnesium slechter wordt opgenomen door de vegetatie (Marschner 1995). Door toedienen van

Dolokal zijn grote hoeveelheden calcium en magnesium aan de bodem toegevoegd. Het is op basis van deze gegevens echter moeilijk om harde conclusies te trekken, aangezien de concentraties gemeten in de vegetatie ook sterk worden beïnvloed door de hoeveelheid vegetatie in de proefvlakken waardoor de beschikbare concentraties in de bodem "verdeeld" worden tussen meer of minder planten en mossen en daardoor in meer of mindere mate "verdund" worden. Het toedienen van Dolokal heeft geen negatief effect op de concentraties magnesium in de vegetatie (Fig. 4.13) maar wel een duidelijk effect op de Fe/Mg en Fe/Ca-ratio's gemeten in de Struikhei (Fig. 4.14). In het eerste jaar veranderden de ratio's na toedienen van Dolokal van waarden rond de 0,4 in de niet-bekalkte proefvlakken naar waarden rond de 0,2 in de bekalkte proefvlakken. Er is geen p-bemestingseffect. In het tweede jaar lijkt de Fe/Mg-ratio beïnvloed te worden door het toedienen van fosfaat. In de proefvlakken waar fosfaat is toegediend is de Fe/Mg ratio lager dan in de proefvlakken waar dit niet is gebeurd. Dit wordt veroorzaakt door een lagere ijzer-concentratie in de vegetatie en niet door een verschil in de magnesiumconcentraties (zie Fig. 4.13). Mogelijk wordt de concentratie ijzer in de vegetatie lager doordat er in de met P-bemeste proefvlakken meer vegetatie aanwezig is, waardoor een "verdundingseffect" ontstaat. Wanneer alleen de Fe-concentratie wordt bekeken, blijkt dat in het tweede jaar significant ($p < 0.000$) hogere Fe-concentraties in de Struikhei van de controle-behandeling zijn gemeten. Waarschijnlijk is ook hier sprake van een effect veroorzaakt door de hogere vegetatie-dichtheid in de behandelde proefvlakken t.o.v. de controle. Het zelfde beeld is zichtbaar in de Fe/Ca-ratio's in de Struikhei (Fig. 4.14).

In Pijpenstrootje is het bekalkings-effect minder sterk (Fig. 4.14). Dat is in lijn met de gemeten Ca en Mg concentraties in de vegetatie (Fig. 4.13). Wel lijkt bij Pijpenstrootje juist de P-behandelde ratio hoger te zijn dan de niet met P-bemeste behandelingen. Tegenovergesteld als in de Struikhei. De variatie is hier echter hoog, waardoor er geen harde uitspraken gedaan kunnen worden. De behandelingen hebben geen effect op de totale ijzerconcentratie in de vegetatie.

De concentratie Mn in de vegetatie laat zien dat het toedienen van Dolokal leidt tot een lagere Mn-concentratie in de Struikhei-planten (Fig. 4.15), maar alleen in het tweede groeiseizoen. Ook hier speelt de hogere bedekking in de bekalkte en bemeste proefvlakken waarschijnlijk een grote rol. In Pijpenstrootje is geen duidelijk verschil tussen de behandelingen zichtbaar. De concentraties Zink in zowel Pijpenstrootje als Struikhei laten geen verband zien tussen het wel- en niet opbrengen van kalk (zie bijlage 6).

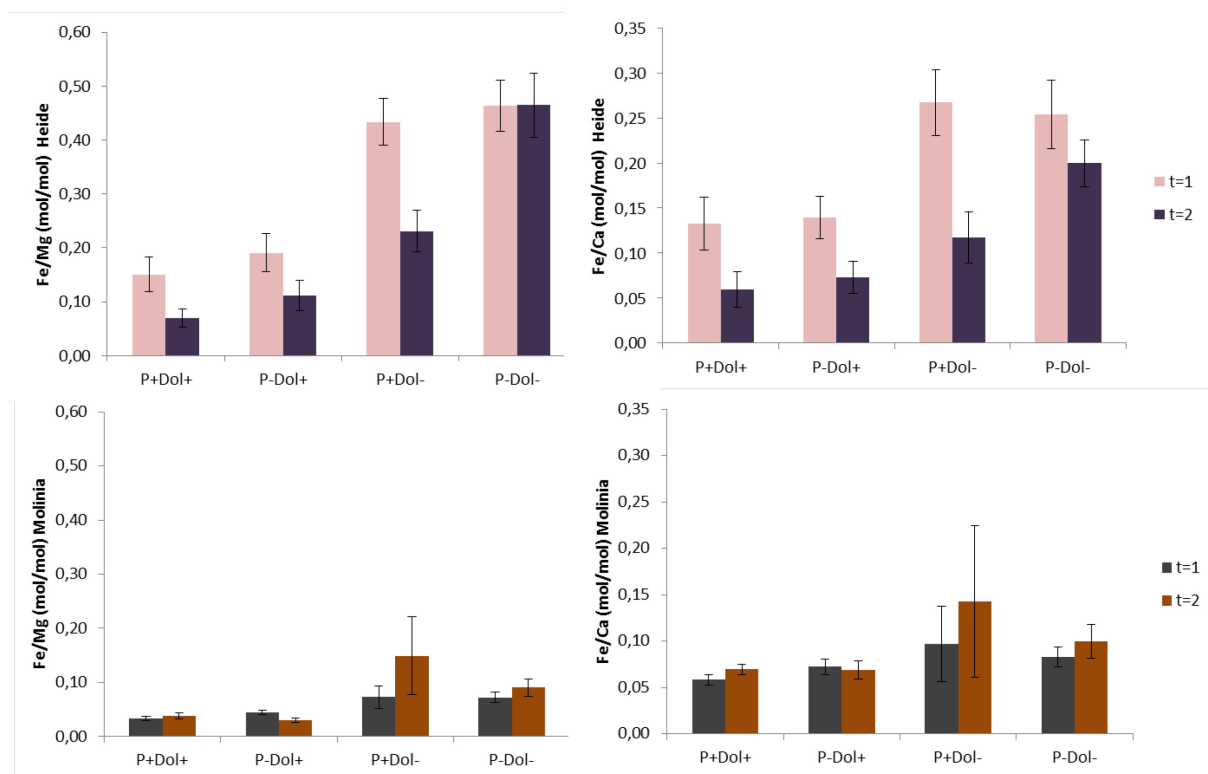


Fig. 4.14. Fe/Mg ratio- (molaire ratio; links) en Fe/Ca ratio (molaire ratio; rechts) gemeten in Struikhei (bovenste grafiek) en Pijpenstrootje (onderste grafiek). Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+]= wel toegediend. t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.14. Fe/Mg-ratio (molar ratio; left) and Fe/Ca ratio (molar ratio; right) measured in *Calluna vulgaris* (top graph) and *Molinia caerulea* (bottom graph). Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added [+]=added. t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

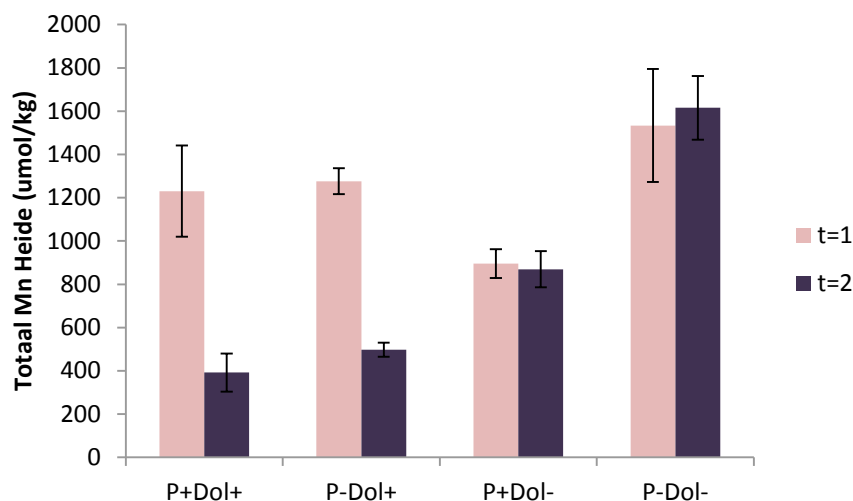


Fig. 4.15. De Mn-concentratie gemeten in Struikhei. Dol= Dolokal, P= fosfaat; [-]= niet toegediend en [+]= wel toegediend. t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

Fig. 4.15. Mn-concentration measured in *Calluna vulgaris*. Dol= Dolokal, P= Phosphorus, [-]= not added [+]=added. t=1: 24-9-2013; t=2: 23-9-2014.

4.2.4 Samenvatting van de belangrijkste resultaten

- Het bemesten heeft een significant effect op de concentratie fosfor ($p < 0,001$) gemeten in Struikhei en Pijpenstrootje in zowel het najaar van het eerste als het tweede onderzoeksjaar. In de met fosfaat-bemeste proefvlakken is de concentratie fosfor in de vegetatie hoger dan in de niet met P bemeste proefvlakken. In Struikhei is de fosforconcentratie in het eerste meetjaar in de P-bemeste proefvlakken bijna twee keer hoger dan in de nietmet P bemeste proefvlakken. In het tweede jaar zijn de betreffende concentraties gemeten in de P-bemeste proefvlakken lager en is het verschil met de niet-bemeste proefvlakken kleiner. In Pijpenstrootje zijn de fosfor-concentraties lager dan in Struikhei. Ook hier zijn de concentraties in het tweede jaar lager dan in het eerste jaar, maar het verschil tussen P-bemest en niet P-bemest blijft ongeveer een factor 2. In het voorjaar is dit verschil eveneens aanwezig, maar in het verzamelde voedsel was dit verschil wel kleiner tussen de behandelingen (een factor 1,05 tot 1,3 hoger).
- Hetzelfde effect is zichtbaar in de N/P-ratio's gemeten in de vegetatie. In Struikhei is de N/P ratio gemeten in de P-bemeste proefvlakken significant lager dan in de niet P-bemeste proefvlakken in het eerste en tweede jaar ($p = 0,026$ in jaar 1 en $p = 0,000$ in jaar 2), waarbij deze in de P-bemeste proefvlakken rond de 10 ligt en in de niet-P-bemeste proefvlakken rond de 20. In Pijpenstrootje zien we een zelfde effect, waarbij de N/P ratio in de P-bemeste proefvlakken rond de 15 ligt en in de niet-P-bemeste proefvlakken rond de 30. In het voorjaar is de N/P ratio van de vegetatie in P bemeste proefvlakken nog lager; ongeveer 10 (Struikhei en Pijpenstrootje samen), maar ook in de niet met P bemeste proefvlakken liggen de ratio's lager: rond 20 voor Pijpenstrootje en Struikhei samen.
- In Struikhei heeft het toedienen van Dolokal in het eerste meetjaar een significant effect ($p = 0,000$) op de concentratie calcium. In het tweede jaar is het bekalkings-effect niet meer zichtbaar. In Pijpenstrootje is het effect van het toedienen van Dolokal niet significant op de calciumconcentratie.
- Net als bij de bodemchemie heeft het toegediende magnesium een groter effect op de vegetatie-chemie dan het toegediende calcium. In Struikhei is in het tweede jaar het Mg-gehalte significant hoger ($p = 0,000$) in de bekalkte proefvlakken. Het toedienen van Dolokal heeft tot een verdubbeling in de concentratie magnesium in Struikhei en Pijpenstrootje gezorgd. In Pijpenstrootje is het bekalkingseffect op het Mg-gehalte net als bij Struikhei het duidelijkst in het tweede jaar, met een significant verschil tussen de wel- en niet bekalkte proefvlakken. Hierbij valt ook op dat de magnesiumconcentraties gemeten in Pijpenstrootje hoger of vergelijkbaar zijn met de calciumconcentraties, terwijl Struikhei in alle behandelingen en jaren meer calcium dan magnesium bevat.

4.3 Vegetatie ontwikkeling

4.3.1 Vaatplanten

In september 2014, aan het eind van het tweede groeiseizoen van het experiment, is de samenstelling van de vegetatie beschreven. De volledige soortenlijst met de bedekking van de aangetroffen soorten (vaatplanten) is gegeven in bijlage 7. In de onbehandelde proefvelden is de vegetatiebedekking laag en het percentage open zand is met ca. 75 % nog erg hoog, terwijl dit in de situatie met zowel P- en gecombineerde P en Dolokal-gift significant verschillend is: hier is de vegetatie (incl. moslaag) bijna helemaal gesloten, en is het percentage open zand nog maar 10 % (Fig. 4.16). In de proefvelden waar of alleen P of alleen Dolokal is toegediend, is de situatie intermediair, met tussen de 40 en 55 % open zand. Deze afname van open zand wordt vooral veroorzaakt door een toenemende bedekking van de moslaag, die significant hoger is in zowel Dolokal- als P-behandelingen, en het hoogst in de gecombineerde behandeling. Voor de bedekking van de moslaag wordt verder verwezen naar par. 3.4.2, omdat daar de opnames van de moslaag

in de natte herfstperiode zijn gemaakt, en dan een betere indicatie geven van de aanwezigheid van mossen, die in een droge periode veelal onderschat worden.

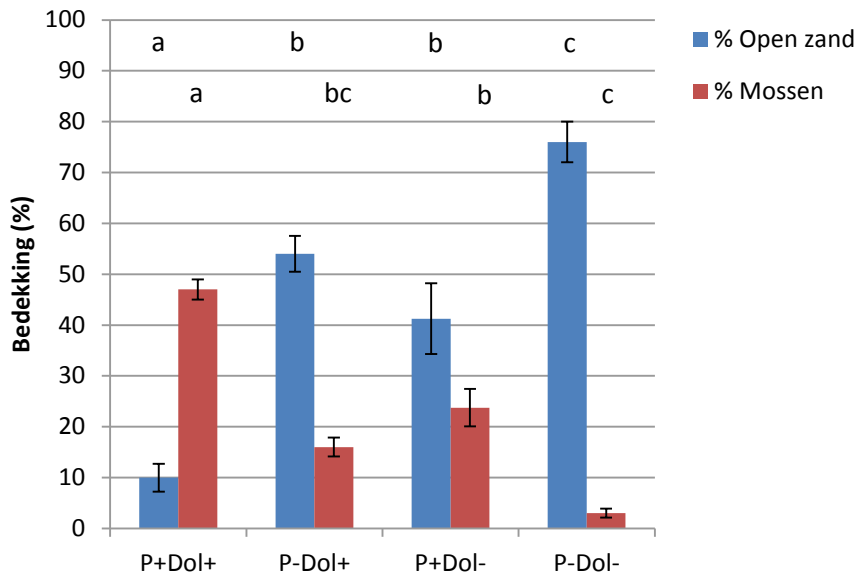


Fig. 4.16. Gemiddelde bedekking (\pm standaard fout) van open zand en de moslaag in de proefvelden met verschillende behandelingen (september 2014). Verschillende letters staan voor significante verschillen tussen de behandelingen (ANOVA, LSD post hoc test, $p < 0.05$).

Fig. 4.16. Mean cover (\pm standard error) of open soil and of the moss layer in the different treatments in September 2014. Different letters indicate significant differences between treatments (ANOVA, LSD post hoc test, $p < 0.05$).

De bedekkingen van de meest abundant plantensoorten worden verschillend beïnvloed door de behandelingen na pluggen (Fig. 4.17, Tab. 4.1 met samenvatting van de statistiek). De bedekking van Struikhei verschilt niet significant tussen behandelingen maar wordt mogelijk iets verhoogd door P+Dol+. Het verschil is echter niet significant. De bedekking van Pijpenstrootje verdubbelt echter door P-gift (LME model: P additie is significant $t=5,76$, $p < 0.001$; ANOVA, LSD post-hoc: $P < 0.05$), onafhankelijk van het feit of dit is uitgevoerd met of zonder Dolokal. Dophei verschilt in bedekking niet significant tussen behandelingen maar is gemiddeld het laagst voor P-Dol- en het hoogst voor P+Dol+; de LME test op behandelingseffecten geeft een net significant effect van P-additie (LME model: $t=2.18$; $p < 0.05$), maar het effect is klein (Tab. 4.1). Pilzegge geeft geen significante verschillen (noch in LME model op treatment effects als in ANOVA post hoc tests) te zien maar het patroon in bedekking lijkt overeen te komen met dat van Pijpenstrootje: gemiddeld het hoogst bij P-gift, ongeacht Dolokal-gift. Kortom, de ontwikkeling in bedekking van Pijpenstrootje wordt duidelijk gestimuleerd door P-additie, wat ook enigszins het geval is voor Dophei.

Tab. 4.1. Samenvatting van de uitkomsten van het LME ANOVA model met Blok (PM1 t/m 5) als random factor en behandelingen (P+, Dol+) als predictorvariabelen met verschillende sets van planten als toetsingsvariabele. Significante effecten zijn in vet gedrukt Intercept is hier de controle behandeling (P- Dol-), significantie ervan geeft enkel aan dat de controle significant afwijkt van 0. Verklaring significantie codes: *= $p < 0.05$, **= $P < 0.01$, ***= $P < 0.001$, N.S. geen significant effect en parameter uit definitief model verwijderd.

Tab. 4.1. Model summaries of a LME model with Block (PN1-5) as random factor and treatments (P+, Dol+ and P+ Dol + interaction) as predictor variables. Significant treatment effects are printed in bold. Intercept is here the control treatment (P-Dol-), significance only indicates a value significantly different from 0. Significance signs: *= $p < 0.05$, **= $P < 0.01$, ***= $P < 0.001$, N.S. = no significant effect, parameter was dropped from the final model.

Toetsparameter	Behandeling	Schatting	St. fout	t-waarde	p-waarde
Alle soorten vaatplanten	Intercept	6.2	1.118	5.545	4.43e-05 ***
	P+	2.4	1.581	1.518	0.1486
	Dol+	2.2	1.581	1.391	0.1831
	P+ : Dol+	6	2.236	2.683	0.0163 *
Algemene soorten van heidelandschap	Intercept	4.55	0.2529	17.99	1.68e-12 ***
	P+	2.1	0.2921	7.191	1.51e-06 ***
	Dol+	1.3	0.2921	4.451	0.00035 ***
	P+ : Dol+				N.S.
Heischrale soorten	Intercept	-0.1	0.4345	-0.23	0.8207
	P+	1.2	0.5018	2.392	0.0286 *
	Dol+	1.2	0.5018	2.392	0.0286 *
	P+ : Dol+				N.S.
Houtachtigen	Intercept	1	0.3087	3.239	0.00482 **
	P+				N.S.
	Dol+				N.S.
	P+ : Dol+				N.S.
Ruderaal soorten	Intercept	-8.689e-16	5.523e-01	0.000	1.0000
	P+	4.000e-01	7.810e-01	0.512	0.6155
	Dol+	1.000e+00	7.810e-01	1.280	0.2187
	P+ : Dol+	3.000e+00	1.105e+00	2.716	0.0153 *
<i>Molinia caerulea</i> bedekking	Intercept	9.2	1.131	8.137	1.92e-07 ***
	P+	9.3	1.599	5.816	1.65e-05 ***
	Dol+				N.S.
	P+ : Dol+				N.S.
<i>Calluna vulgaris</i> bedekking	Intercept	12.2	1.68	7.261	9.46e-07 ***
	P+				N.S.
	Dol+				N.S.
	P+ : Dol+				N.S.
<i>Erica tetralix</i> bedekking	Intercept	1.55	0.5098	3.04	0.00704 **
	P+				N.S.
	Dol+				N.S.
	P+ : Dol+				N.S.
<i>Carex pilulifera</i> bedekking	Intercept	1.35	0.4924	2.741	0.0134 *
	P+				N.S.
	Dol+				N.S.
	P+ : Dol+				N.S.

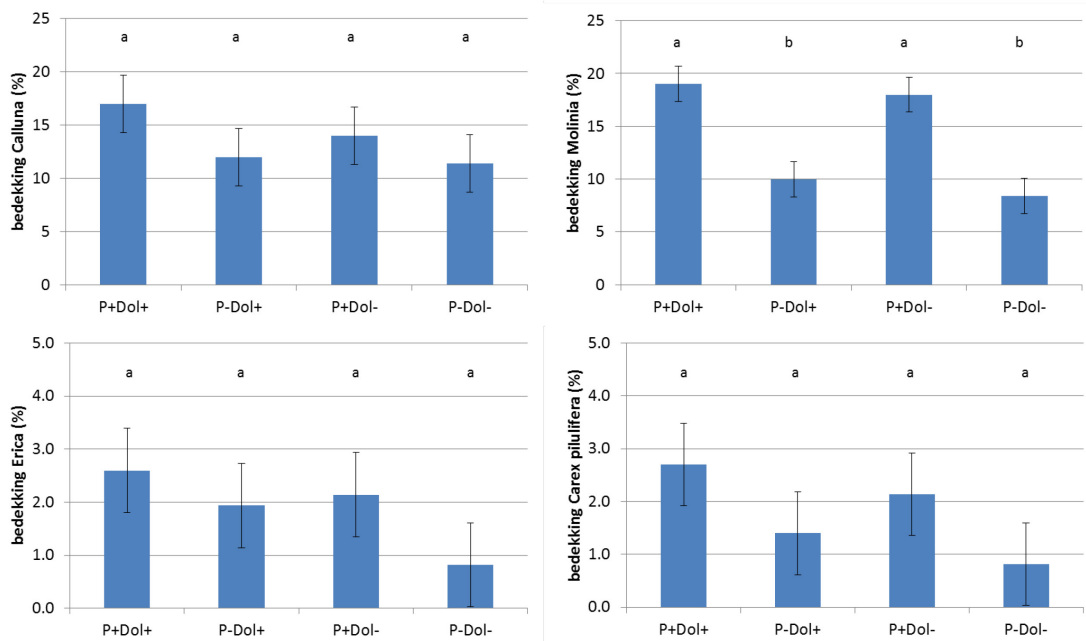


Fig. 4.17. Gemiddelde bedekking (% \pm standaard fout) van Struikhei (*Calluna*), Pijpenstrootje (*Molinia*), Dophei (*Erica*) en Pilzegge (*Carex pilulifera*) in de proefvelden met de verschillende behandelingen (september 2014). Verschillende letters staan voor significante verschillen tussen de behandelingen (ANOVA, Bonferroni post hoc test).

Fig. 4.17. Mean cover (% \pm standard error) of *Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea*, *Erica tetralix* and *Carex pilulifera* in the different treatments in September 2014. Different letters indicate significant differences between treatments (ANOVA, Bonferroni post hoc test).

Om beter inzicht te krijgen in de veranderingen in de vegetatiesamenstelling, zijn de aangetroffen soorten vaatplanten ingedeeld in 4 categorieën, namelijk algemene soorten uit het heidelandschap, soorten die meer gebufferde omstandigheden indiceren, juvenielen van bomen of struiken en ruderaal soorten. Een overzicht van deze categorieën is gegeven in figuur Fig. 4.18, en de uitkomsten van significantie testen in Tab. 4.1. Het gemiddeld aantal soorten (Fig. 4.18; Tab. 4.1) verschilt tussen de behandelingen waarbij in de P-Dol- behandeling significant minder soorten voorkomen (6.2) dan de gecombineerde behandeling (ANOVA: LSD post-hoc: $p < 0.001$). De enkelvoudige behandelingen P-Dol+ en P+Dol- hebben gemiddeld 8.4 resp 8.25 soorten. De combinatie P+Dol+ heeft duidelijk het meeste aantal soorten (17.2). Testen op treatment effects laat dan ook een significante interactie tussen P- en Dolokal behandeling zien (LME: $t = 3.32$, $p < 0.01$). Dit betekent dat de combinatie van P en Dol de soortensamenstelling van de vegetatie meer heeft veranderd dan de som van de effecten van de twee afzonderlijke behandelingen. Het hoge aantal soorten voor P+Dol+ wordt veroorzaakt doordat hier in drie (van de vier) categorieën meer soorten voorkomen. Dit zijn zowel algemene soorten uit het heidelandschap en ruderaal soorten maar ook gemiddeld drie extra soorten van wat meer gebufferde heide- of heischrale milieus, die in de andere drie behandelingen vrijwel niet zijn aangetroffen, met name Kruipbrem (*Genista pilosa*), Gewone veldbies (*Luzula campestris*), Mannetjesereprijs (*Veronica officinalis*) en Muizenoor (*Hieracium pilosella*) (Bijlage 7). Binnen al deze groepen is de soortenrijkdom significant hoger in de gecombineerde behandeling ten opzichte van de controle behandelingen ("algemene soorten van heide": ANOVA; LSD post-hoc: $p < 0.001$; "indicatoren gebufferde omstandigheden": ANOVA; LSD post-hoc: $p < 0.01$; "Ruderaal soorten": ANOVA; LSD post-hoc: $p < 0.001$). Bij de groep "algemene soorten van heide" is het aantal soorten in de P+Dol- behandeling eveneens significant hoger ten opzichte van de controle behandeling (ANOVA; LSD post-hoc: $p < 0.05$). Testen op behandelingseffecten laat voor de eerste twee groepen significante effecten van zowel P-additie als Dol-additie zien ten opzichte van controle, maar geen significante interactie (LME model: "algemene soorten van heide": P-effect: $t = 7.40$, $p < 0.001$; Dol effect: $t = 4.57$, $p < 0.001$; "indicatoren buffering": P-effect: $t = 2.623$, $p < 0.05$, Dol effect: $t = 2.623$,

$p < 0.05$). Voor deze soorten zijn de behandelingen P en Dol additief, wat in de ANOVA post-hoc testen gereflecteerd wordt in het significant hogere aantal soorten in de gecombineerde behandeling. Voor de ruderaal soorten was wel een significante interactie tussen P-additie en Dol-additie (LME model: P:Dol effect: $t = 2.76$, $p < 0.05$). Voor deze soorten is het gecombineerde effect dus hoger dan de additieve effecten. Voor de bomen en struiken is geen significant verschil tussen de behandelingcombinaties gevonden, noch in de paarsgewijze ANOVA post-hoc test als in de treatment effects test.

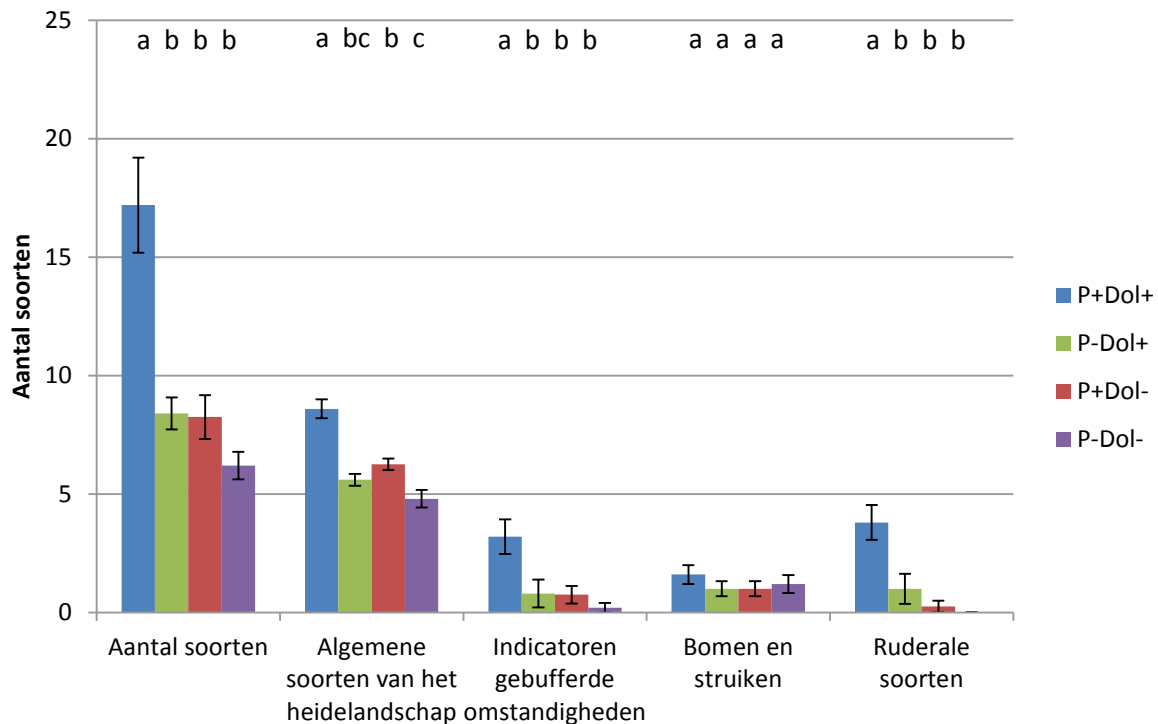


Fig. 4.18. Gemiddeld aantal soorten vaatplanten per plot (\pm standaard fout), aantal algemene soorten van het heidelandschap, indicatoren van gebufferde omstandigheden, zaailingen van bomen en struiken, en ruderaal soorten in de proefvelden met de verschillende behandelingen (september 2014). Verschillende letters staan voor significante verschillen tussen de behandelingen (ANOVA, LSD post hoc test, $p < 0.05$). Voor treatment effects en interactie tussen beide behandelingen, zie de beschrijving in de tekst en Tab. 4.1.

Fig. 4.18. Mean total species richness per plot (\pm standard error) and mean species number of common heathland species, species of more buffered conditions, seedlings of trees or shrub and ruderal species. Different letters indicate significant differences between treatments (ANOVA, LSD post hoc test, $p < 0.05$). For treatment effects and tests for significant interaction between both treatments, see the description in the text or Tab. 4.1.

4.3.2 Mossen

De moslaag in de plots is opgenomen op 13, 14 en 18 november 2014. De bedekkingen van de afzonderlijke soorten zijn tot 1% (=1.5x1.5 m) geschat in decimale percentages met 0.01% (=15x15 cm) als minimumwaarde, tussen de 1 en 10% op 0.5% nauwkeurig en boven de 10% op 5% nauwkeurig. Tenminste voor de behandelde plots is de soortensamenstelling gedocumenteerd met collecties, opgenomen in herbarium R.J. Bijlsma. De mosopnamen zijn opgenomen in Bijlage 8.

De overall analyse van de behandelingen (P, Dol) in vier plots in elk van de 5 blokken (PM1 - PM5) geeft voor de totale bedekking van de moslaag per plot geen blokeffect te zien, zeer significante hoofdeffecten en een significante interactie tussen P en Dol (Tab. 4.2). Deze uitkomsten gelden ook voor de analyse van het totaal aantal mossoorten per plot (geen tabel).

Voor een nadere analyse van de interacties zijn (in de afwezigheid van een blokeffect) de vier behandelingen als niveaus van één factor beschouwd en zijn in het geval van een significant effect (ANOVA) met post hoc tests significante paarsgewijze niveauverschillen bepaald.

De mosbedekking per plot verschilt significant tussen behandelingen (Fig. 4.19) waarbij de blanco (P-Dol-) in feite een moslaag ontbeert en de gecombineerde behandeling (P+Dol+) een hogere bedekking heeft dan de enkelvoudige behandelingen. Het gemiddeld aantal mossoorten is 8-9 voor de behandelde plots en slechts 2-3 in de blanco (Fig. 4.19). In totaal zijn 20 mossoorten aangetroffen (zie bijlage 8), alle (vrij) algemeen in Nederland waarvan veel karakteristiek voor het droge zandlandschap.

Tab. 4.2 ANOVA van de totale mosbedekking per plot met factoren blok (PM1 - PM5) en vier behandelingen (plots) per blok: P+Dol+, P-Dol+, P+Dol- en P-Dol-.

Tab. 4.2 ANOVA of total moss cover per plot with factors blok (PM1 - PM5) and four treatments (plots) per blok: P+Dol+, P-Dol+, P+Dol- en P-Dol-.

Dependent Variable: sumcov

Source	Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Corrected Model	7660,814 ^a	7	1094.402	21.191	.000
Intercept	22439.640	1	22439.640	434.492	.000
blok	281.945	4	70.486	1.365	.303
P	3430.104	1	3430.104	66.416	.000
Dol	3576.208	1	3576.208	69.245	.000
P * Dol	372.557	1	372.557	7.214	.020
Error	619.748	12	51.646		
Total	30720.202	20			
Corrected Total	8280.561	19			

a. R Squared = ,925 (Adjusted R Squared = ,881)

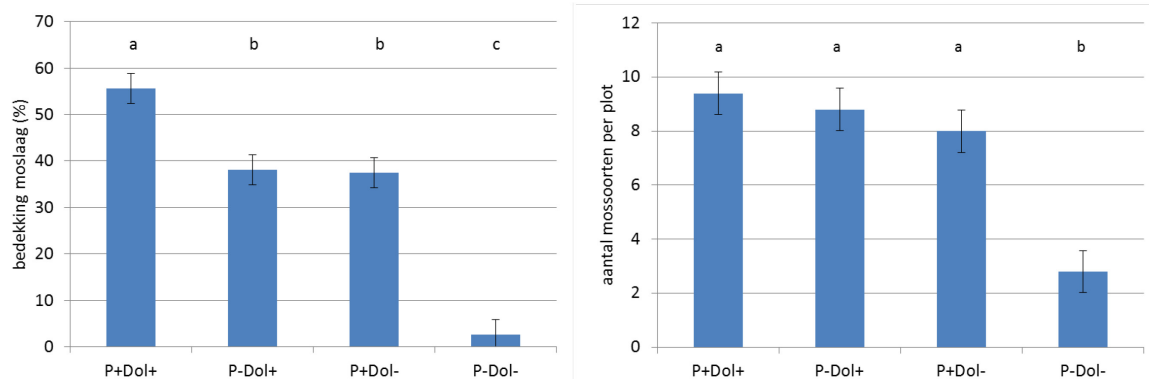
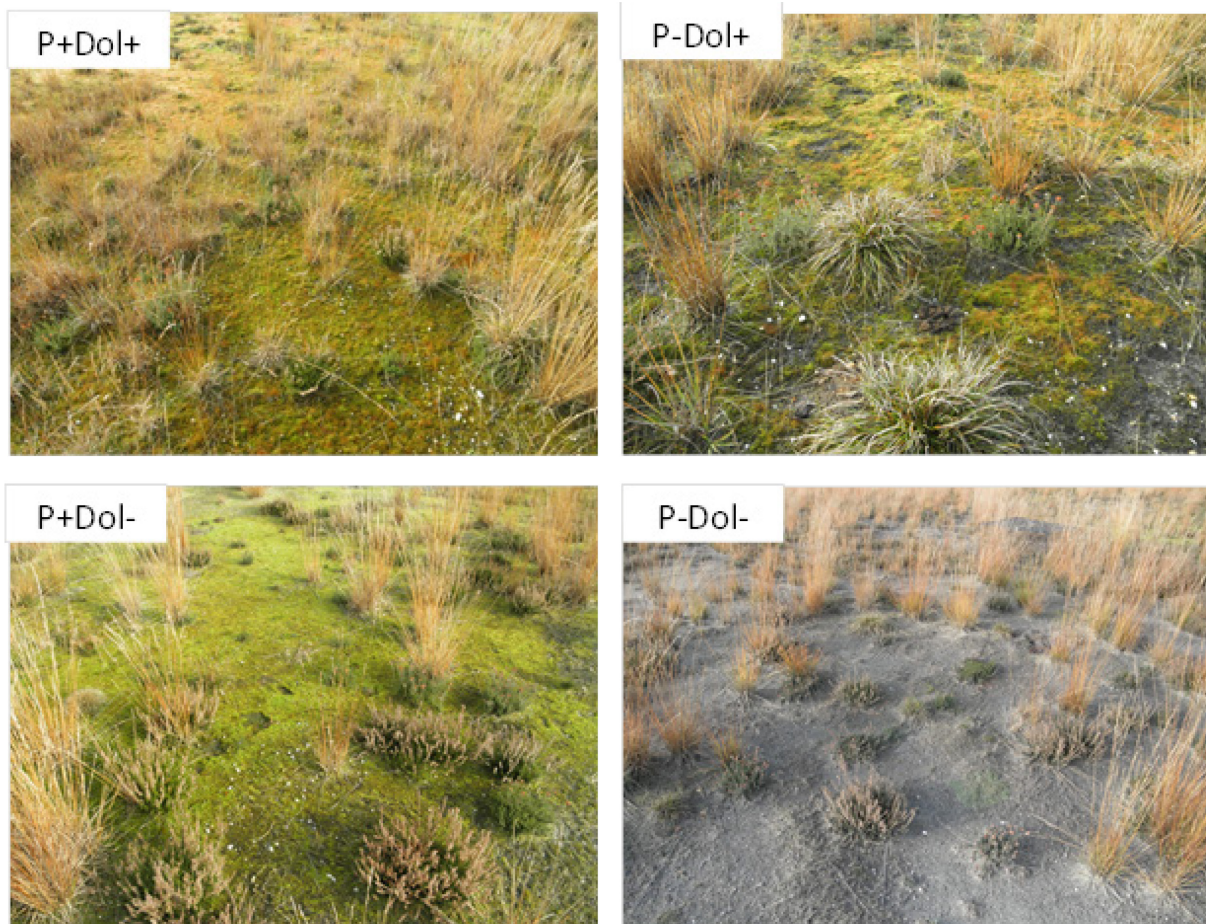


Fig. 4.19 Gemiddelde bedekking van de moslaag en aantal mossoorten per plot (met standaardfout) voor de behandelingen P+Dol+, P-Dol+, P+Dol- en P-Dol-. Verschillende letters boven de balken staan voor significante verschillen tussen behandelingen (Bonferroni post hoc test $p < 0.05$).

Fig. 4.19 Mean moss cover and number of bryophyte species per plot (with standard error) for the treatments P+Dol+, P-Dol+, P+Dol- en P-Dol-. Different letters above bars indicate significant differences between treatments (Bonferroni post hoc test $p < 0.05$).

In Afb. 4.1 zijn foto's opgenomen van de kruid- en moslaag van de vier behandelingen. Op het eerste gezicht lijken de moslagen van de behandelde plots niet erg verschillend. Ook het gemiddeld

aantal soorten is vergelijkbaar tussen behandelingen (Fig. 4.19). Echter, de soortensamenstelling van de moslaag is opvallend verschillend, met name tussen P+Dol- en Dol+ (Fig. 4.20). De P+Dol- plots worden gedomineerd door zuurminnende soorten uit de Dicranaceae, met name Breekblaadje (*Campylopus pyriformis*) en Gewoon pluisjesmos (*Dicranella heteromalla*). Ook enkele haarmossoorten zijn vrijwel beperkt tot deze behandeling: Heidehaarmos (*Polytrichum perigoniale*), Gerand haarmos (*Polytrichum longisetum*) en Ruig haarmos (*Polytrichum piliferum*). De met Dolokal behandelde plots (P+Dol+ en P-Dol+) worden allereerst gekenmerkt door de ruderaal soorten Krulmos (*Funaria hygrometrica*) en Purpersteeltje (*Ceratodon purpureus*). Voor Purpersteeltje versterkt P het effect van Dolokal (interactie). Ook het nitrofytische Parapluitjesmos (*Marchantia polymorpha ssp. ruderalis*) is alleen (zij het schaars) in de Dol+-plots gevonden. Verder zijn enkele basenminnende soorten karakteristiek zoals Gewoon smaragdsteeltje (*Barbula convoluta*), Geelkorrelknikmos (*Bryum barnesii*) en Grofkorrelknikmos (*Bryum dichotomum*), meest in lage bedekkingen. Voor het Grofkorrelknikmos leidt P-toevoeging tot een verminderd Dolokal-effect (interactie). Twee heischrale mossoorten komen zowel in de plots P+Dol- als Dol+ voor: Aardappelknikmos (*Bryum bornholmense*) en Echt zandhaarmos (*Polytrichum juniperinum var. juniperinum*), maar beide wel met een voorkeur voor P+Dol-.



Afb. 4.1. Blok PM4. Foto's van de behandelingen, november 2014. Opvallende vaatplanten zijn de grasachtige soorten Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) en Pilzegge (*Carex pilulifera*) en de dwergstruiken Struikhei (*Calluna vulgaris*) en Dophei (*Erica tetralix*). (foto's: R.J. Bijlsma, Alterra).
 Afb. 4.1. Block PM4. Photographs of the treatments, november 2014. Striking vascular plants are the grass-like species *Molinia caerulea* and *Carex pilulifera* and the dwarf shrubs *Calluna vulgaris* and *Erica tetralix*.

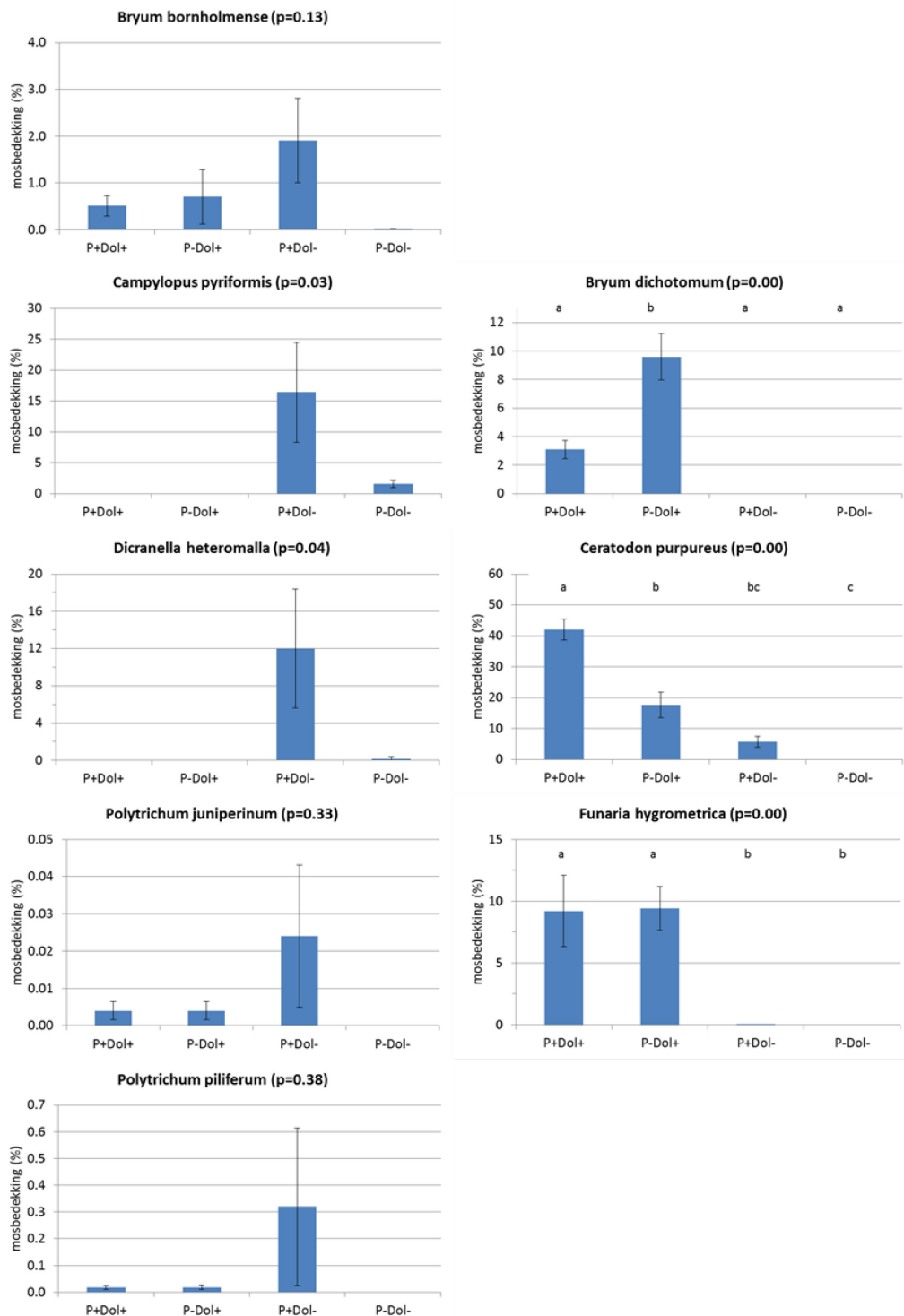


Fig. 4.20. Gemiddelde bedekking (met standaardfout) van een selectie van mossoorten per behandeling. Linkerzijde: soorten die reageren op fosfaat in de afwezigheid van Dolokal (P+Dol-); rechterzijde: soorten die reageren op Dolokal (Dol+) in interactie met de P-behandeling. Met verschillende letters boven de balken zijn significante verschillen tussen behandelingen aangegeven (Bonferroni post hoc test $p < 0.05$) voor soorten die een overall behandelingseffect laten zien (P-waarde in figuurtitel < 0.05).

Fig. 4.20. Mean moss cover (with standard error) for a selection of bryophyte species per treatment. Left hand side: species responding to P-addition in the absence of Dolokal (P+Dol-); right hand side: species showing a Dolokal effect interacting with the P-treatment. Different letters above bars indicate significant differences between treatments (Bonferroni post hoc test $p < 0.05$) for species with an overall treatment effect (P-value in chart title < 0.05).

4.3.3 Samenvatting belangrijkste resultaten

- Het bedekkingspercentage van vaatplanten is in de proefvelden met P-additie en Dolokal toediening beduidend hoger dan in de proefvelden zonder P-additie of Dolokal.
- De bedekking van Pijpenstrootje is in het tweede jaar verdubbeld door P-bemesting, onafhankelijk van de Dolokal-behandeling.
- De bedekking van Struikhei verschilt in het tweede jaar niet significant tussen behandelingen maar wordt mogelijk iets verhoogd door P+Dol+. Dophei neemt significant toe in bedekking als gevolg van P-additie, maar het effect is veel kleiner dan bij Pijpenstrootje het geval is. Pilzegge geeft evenmin significante verschillen te zien maar het patroon in bedekking lijkt overeen te komen met dat van Pijpenstrootje: gemiddeld het hoogst bij P-bemesting, ongeacht Dolokal-behandeling.
- Het aantal gevestigde soorten in het tweede jaar verschilt sterk tussen de behandelings combinaties. Voor het totaal aantal soorten was een duidelijke positieve interactie tussen P en Dol behandeling aanwezig. Dit werd eveneens voor ruderaal soorten gevonden. Voor soorten van droge heide en meer heischrale soorten waren er enkel significant positieve effecten van P en Dol additie gevonden (additief effect).
- Zowel weinig kritische soorten van heide en soorten die indicatief zijn voor meer gebufferde omstandigheden en/of soorten van heischrale milieus zijn dan ook het meest gevonden in de gecombineerde P+Dol+ behandelingen.
- Toevoeging van zowel P en Dolokal afzonderlijk als in combinatie leidt in het tweede seizoen na plaggen in droge heide tot een zeer significant sterker ontwikkelde moslaag (qua bedekking en aantal soorten) dan zonder bemesting. Zonder toevoeging van P of Dolokal is er in het tweede seizoen na plaggen nog nauwelijks sprake van een moslaag.
- De vestiging van nitrofytische en/of basenminnende soorten na bekalking is in lijn met resultaten (vooral aan vaatplanten) van eerdere bekalkingsproeven.
- De snelle ontwikkeling van een vrijwel gesloten moslaag met zuurminnende soorten na P-bemesting (zonder Dolokal) wijst op een sterke P-limitatie. Zonder bemesting is de snelheid van mosontwikkeling vooral afhankelijk van de mate waarin organisch materiaal is achtergebleven (waarnemingen R.J.Bijlsma). Dit zou verklaard kunnen worden door aan te nemen dat vochtbeschikbaarheid een sterk beperkende factor is die wordt opgeheven bij een toenemend humusgehalte van de minerale toplaag. Ons experiment laat zien dat P-beschikbaarheid tenminste een even belangrijke factor is als vochtbeschikbaarheid. Het gaat hierbij om algemene soorten van het droge zandlandschap, met name *Dicranaceae* (zoals Breekblaadje) en *Polytrichaceae* (zoals Ruig Haarmos) die zich overigens ook zonder bemesting vestigen, maar wel aanzienlijk trager.
- Het lijkt erop dat ook de vestiging van enkele heischrale mossoorten wordt gestimuleerd door P-bemesting, namelijk Aardappelknikmos en Zandhaarmos. Deze soorten geven, in tegenstelling tot Breekblaadje, ook een kleine respons te zien na bemesting met Dolokal.

4.4 Kweek experiment I: compensatory feeding en vaststellen intake target

In dit experiment is met commercieel verkrijgbare krekels gewerkt; de Zuidelijke Veldkrekkel (*Gryllus bimaculatus*). Doel van dit experiment was om na te gaan in hoeverre krekels compenseergedrag vertonen meer eten voor voedsel met lage voedingskwaliteit (hier uitgedrukt in eiwit en koolhydraat gehalte). Compenseergedrag betekent dat zij meer eten als de kwaliteit lager is. Daarnaast kan worden vastgesteld in hoeverre er bijstuurgedrag in consumptie plaatsvindt bij sterk scheve nutriëntverhoudingen: beperkt meer eten, of door blijven eten tot ook de ideale hoeveelheid van het limiterende nutriënt voldoende is gegeten. Voedsel specialistische soorten vertonen vaak het eerste type eetgedrag, voedsel generalistische soorten volgen meer het tweede type eetgedrag. Kennis over het type van voedingsgedrag is nodig om in het vervollexperiment de

“ideale” eiwit:koolhydraat te kunnen vaststellen, en levert informatie op over de mogelijkheid tot bijsturingsgedrag voor P-gehalte in het voedsel (experiment II).

4.4.1 Mortaliteit

De mortaliteit in het eerste kweek experiment was relatief hoog. In experiment I trad dit met name in de beginperiode op, en in verhoogde mate in de behandelingen met lage (7%) eiwitgift (Fig. 4.21). De in deze figuur weergegeven mortaliteit geeft de gemiddelde mortaliteit per meetmoment weer; dus over de verschillende meetmomenten (in totaal 7) is de cumulatieve mortaliteit veel hoger. Hierdoor is het niet mogelijk geweest om “tijdslijnen” van de hoeveelheid gegeten voedsel op individuele basis vast te stellen. Aangezien er een overmaat aan krekels voorhanden was, zijn de metingen wel voortgezet door bij sterfte van een individu deze te vervangen. De leeftijd van de ingezette krekels was derhalve voor alle dieren gelijk. De hoeveelheid geconsumeerd voedsel is, in het geval dat bijsturingsgedrag plaatsvindt, bovendien een gedrageseffect. Het grote nadeel van sterfte is wel dat vaststellen van het exacte *intake target* (de totale hoeveelheid van een voedingsstof geconsumeerd tot bereiken van volwassen stadium) niet kan plaatsvinden.

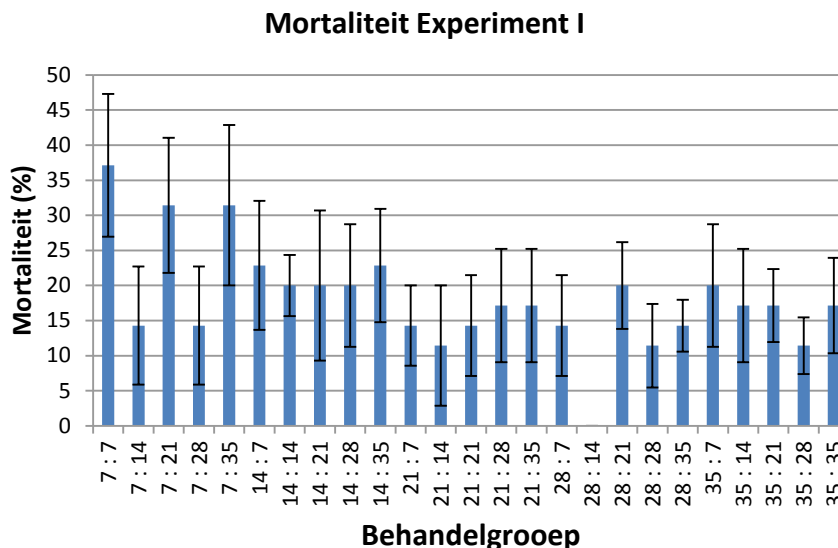


Fig. 4.21. Gemiddelde mortaliteit (± 1 S.E.) per meetmoment in experiment I, uitgesplitst over de behandelingsgroepen.

Fig. 4.21. Mean mortality (± 1 S.E.) per measuring moment during experiment I, for every treatment combination.

4.4.2 Geconsumeerd voedsel: arrays

De totale voedselinname over de verschillende voedselbehandelingen geeft aan dat de individuen van *Gryllus bimaculatus* compenseer gedrag vertonen met betrekking tot hun totale inname van voedsel bij hoge dan wel lage voedselkwaliteit (Fig. 4.22). De voedselbehandeling met 7% eiwit valt duidelijk buiten dit patroon, van deze behandeling is het eiwitgehalte kennelijk te laag om van te overleven; waardoor het mogelijk niet als voedsel herkend is, of door hoge sterfte nauwelijks gegeten is. De andere behandelingen liggen meer in lijn met elkaar, maar de spreiding is nog steeds vrij groot. Wanneer de werkelijke hoeveelheden vergeleken worden met het patroon dat op zou treden wanneer er geen compenseergedrag op zou treden (onderste grafiek in Fig. 4.22), is duidelijk te zien dat de punten met lagere voedingswaarde hoger op de lijnen zijn komen te liggen. Dit voedsel is dus in grotere absolute hoeveelheden geconsumeerd dan voedsel met hoge voedselkwaliteit.

Het intake array volgt geen duidelijk “hoefijzerpatroon” (scenario f in Fig. 3.1), maar is een tussenvorm tussen scenario f en scenario b in deze figuur. Er lijkt voor eiwit wel een intake target

te zijn (en compensatory feeding voor eiwit), maar voor koolhydraten lijkt dit veel minder het geval. Dit is een gangbaar patroon wat vooral bij voedselgeneralisten gevonden wordt. Een overmaat aan koolhydraten kan door middel van verbranding relatief gemakkelijk verwerkt worden (investeren in beweging), maar een overmaat aan aminozuren moet actief afgebroken en uitgescheiden worden (Behmer 2009). Het resultaat is dat de voedselinname vooral afgestemd wordt op de eiwitbehoefte, en minder strak afgestemd op de koolhydraat behoefte.

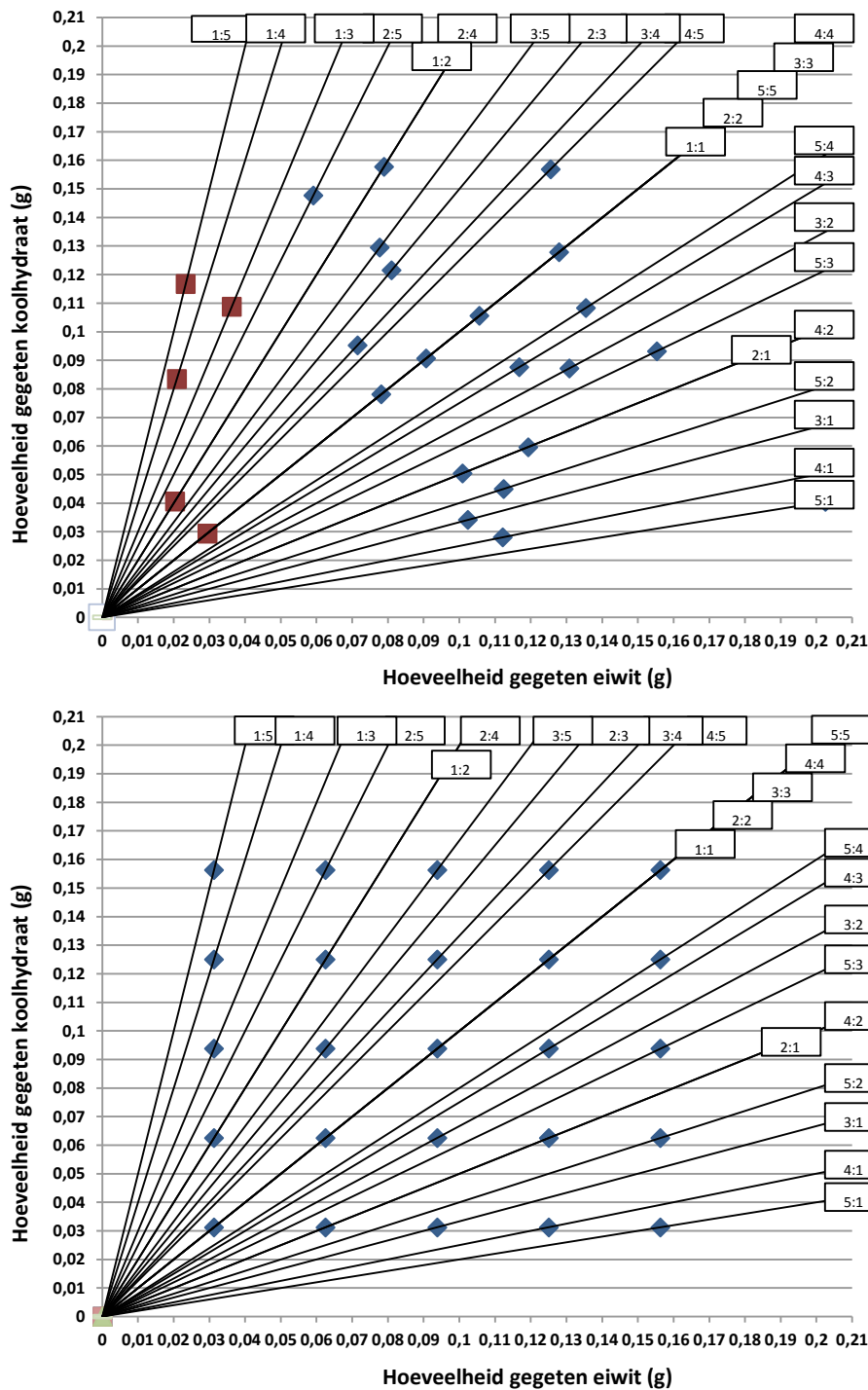


Fig. 4.22. Voedselinname arrays van het voedselexperiment I (boven) en theoretisch array (onder) wanneer geen compenseergedrag plaats zou vinden (voor de berekening is de gemiddelde totale voedselinname gebruikt). Lijnen in de figuren geven de verschillende niveaus en verhoudingen van voedsel weer. 1:1 correspondeert met 7:7%, 1:2 met 7:14%, etc. In de overlappende verhoudingen geeft de volgorde van de labels de corresponderende volgorde van de punten weer. Rode vierkanten in bovenste figuur: sterk achterblijvende intake waarden voor de laagste eiwit behandeling (7%).

Fig. 4.22. Food intake arrays of feeding experiment I (top graph) and theoretical array if no compensatory feeding would have taken place (bottom graph). Lines are isolines of food levels. 1:1 corresponds to 7%Protein, 7% carbohydrate, 1:2 with 7%;14%, etc. When ratio's overlap, the placement of the labels corresponds to the placement of the individual data points. Red Squares: strongly reduced intake values for the lowest protein treatments (7%).

4.5 Kweek experiment II: variatie in P-gehalte kunstmatig voedsel

4.5.1 Mortaliteit

De mortaliteit van krekels tijdens de experimenten was ook in experiment II aanzienlijk (Fig. 4.23). Deze was vergelijkbaar met de mortaliteit uit in Experiment I, uitgezonderd van de behandelingen met het laagste eiwit+koolhydraat gehalte (de 28 groep) en de voedselbehandelingen uit de 42 groep met lage P gehalten (42-0.1 en 42-0.2). Verschillen in hoeveelheid voedselinname tussen groepen kunnen dus deels verbloemd raken door een hogere mortaliteit binnen de groep met laag kwaliteit voedsel (met name de "28 groepen"). Aangezien dit effect dus met name bepaald lijkt te zijn door de lage hoeveelheid eiwit en koolhydraten en minder door P, zal dit vooral effect hebben op de ingenomen hoeveelheid voedsel bepaald door het eiwit - koolhydraat gehalte.

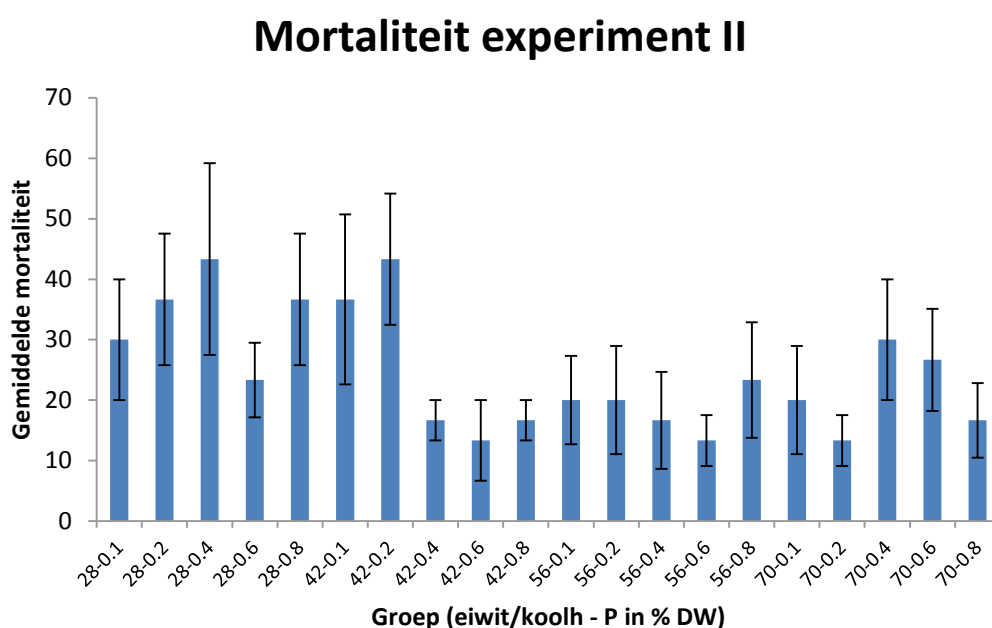


Fig. 4.23. Mortaliteit ($\bar{x} \pm$ standaardfout) van *Gryllus bimaculatus* tijdens het voedselexperiment met variatie in P gehalten. Groepen geven het niveau van eiwit+koolhydraat (28-42-56-70 %) en P (0.1, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8 %) in de voedselbehandelingen weer.

Fig. 4.23. Mortality ($\bar{x} \pm$ standard error) of *Gryllus bimaculatus* nymphs during the feeding experiment with varying P content. Groups depict the level of protein+carbohydrate (28-42-56-70 %) and P (0.1, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8 %) in the feeding treatments.

4.5.2 Geconsumeerd voedsel: arrays

Ondanks de relatief hogere overleving en hogere consumptieratio's in experiment II liet het voedselinname array van de verschillende voedselgroepen geen duidelijk patroon zien dat past bij een van de in paragraaf 3.3.3 beschreven arrays (Fig. 4.24, bovenste grafiek). In vergelijking tot het (theoretische) inname array "geen compenseergedrag" (Fig. 4.24, onderste grafiek), lijken de behandelingen met laag aandeel P (0.1 en 0.2 %) onder te presteren, en de behandelingen met hogere P gehalten relatief goed te presteren. Daarnaast is te zien dat de dieren met 28% eiwit+suiker relatief weinig gegeten hebben. Dit is waarschijnlijk een effect van de eerder beschreven hogere mortaliteit in deze behandelingen. Bij hogere P gehalten in het voedsel (>0.2) lijkt er enkel compenseergedrag voor eiwit en koolhydraten te zijn; deze waarden zijn het meest in lijn met scenario b in de arrays zoals beschreven in paragraaf 3.3.3.

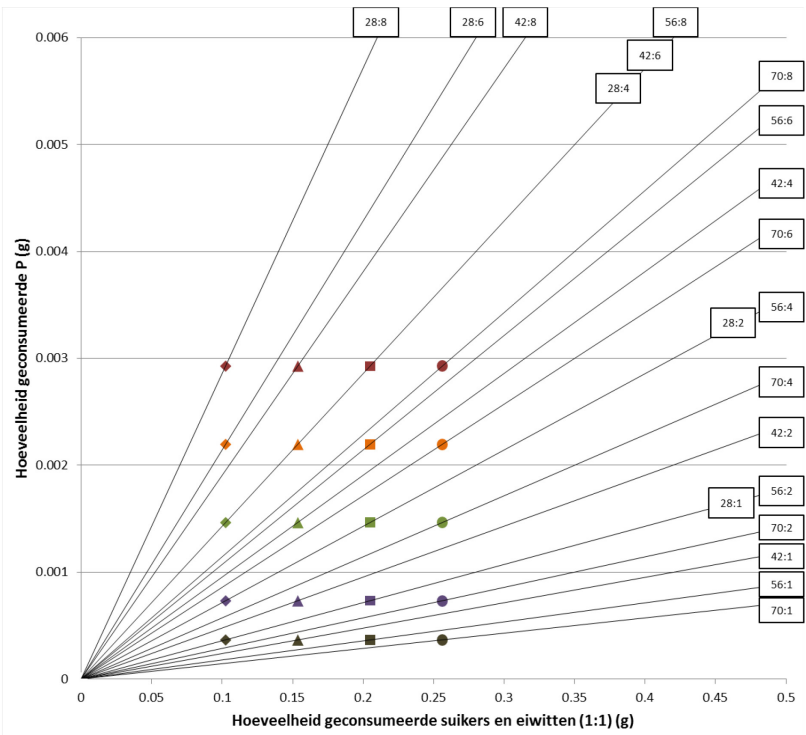
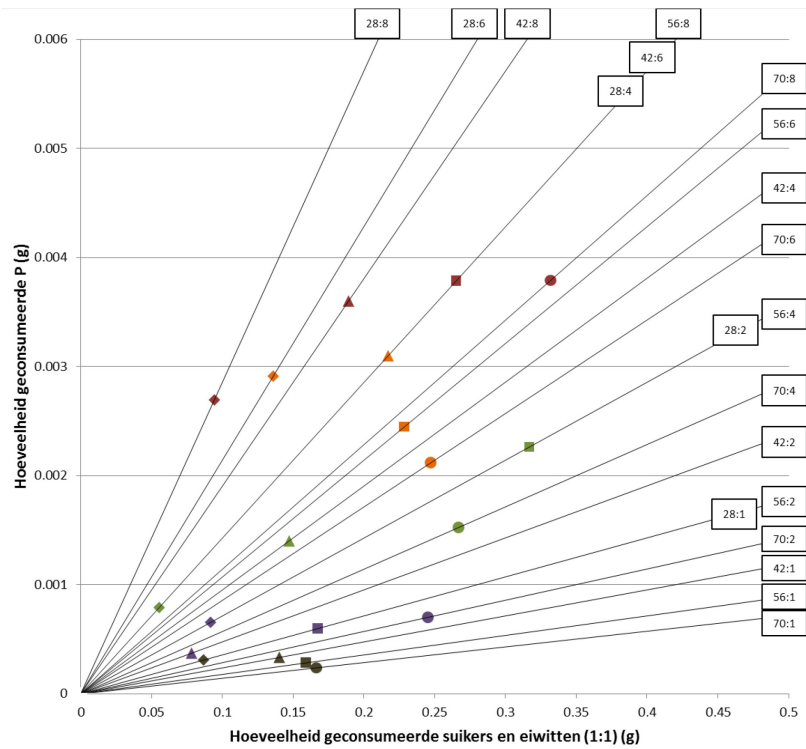


Fig. 4.24. Voedselinname arrays van het voedselexperiment II (boven) en theoretisch array (onder) wanneer geen enkele selectie plaats zou vinden (voor de berekening is de gemiddelde totale voedselinname gebruikt). Lijnen in de figuren geven de verschillende niveaus van voedsel weer ([%suiker+koolhydraat] : [%P *10]). In de overlappende verhoudingen geeft de volgorde van de labels de corresponderende volgorde van de punten weer. Verschillende kleuren geven verschillende groepen met gelijke P% weer, verschillende symbolen geven verschillende groepen met eiwit+koolhydraten weer.

Fig. 4.24. Intake arrays of feeding experiment II (top graph) and theoretical array if no compensatory feeding would have taken place (bottom graph). Lines are isolines of food levels ([%protein+carbohydrate] : [% P *10]). Different colors indicate different groups with equal P treatment, different symbols indicate groups with equal protein/carbohydrate treatment.

Dit patroon suggereert dus een tegenovergesteld proces: in plaats van compenseer gedrag (meer eten) bij lage gehalten van een voedingsstof (in dit geval P), lijkt er minder gegeten te worden bij lage gehalten van een voedingsstof (P). Om na te gaan of dit proces optreedt, en of er daarnaast nog compenseergedrag plaats vindt op basis van eiwit+suiker gehalten, zijn deze gegevens ook uitgezet op basis van totaal geconsumeerd voedsel uitgezet per groep. De resultaten hiervan worden in de volgende paragraaf behandeld.

4.5.3 Geconsumeerd voedsel: absolute hoeveelheden als functie van kwaliteit

In Fig. 4.25 is de relatie tussen hoeveelheid geconsumeerd voedsel en het gehalte aan P (bovenste grafiek) en eiwit en koolhydraat (onderste grafiek) weergegeven. Voor een beter overzicht van de spreiding, gemiddelde en mediaan van de data zijn in de figuur eveneens box-plots van dezelfde data weergegeven. In de grafieken zijn lineaire regressies weergegeven van zowel de verschillende eiwit+koolhydraat groepen (bovenste grafiek) als de verschillende P groepen (onderste grafiek). Daarnaast is de lineaire regressie van het totaal van de behandelingen weergegeven in beide grafieken (dit zijn de gestippelde lijnen). Significante effecten van P resp. eiwit+koolhydraat gehalten zijn getoetst door middel van lineaire regressie met de "tweede parameter" (eiwit+koolhydraat resp. P gehalte) als random factor (*Linear mixed effects model*).

De hoeveelheid geconsumeerd voedsel P heeft een significant positieve relatie met het P gehalte in het voedsel (*Linear Mixed Effects model* met eiwit+koolhydraat gehalte als random variabele: $t=3.04$, $p=0.0031$). Er was geen significant effect van eiwit+koolhydraat gehalte op de hoeveelheid geconsumeerd voedsel (*Linear Mixed- Effects model* met P gehalte als random variabele: $t=0.661$, $p=0.51$). Er was geen interactie tussen P gehalte en eiwit gehalte (modelsimplificatie op basis van AIC waarden van een meervoudige regressie: [voedsel \sim P + Eiwit-Koolh + P:Eiwit-Koolh] gaf [Voedselinname \sim P] als het beste model).

In de onderste grafiek is te zien waarom er geen effect van Eiwit+koolhydraat op de hoeveelheid geconsumeerd voedsel gevonden is. De slopes verschillen aanzienlijk tussen de verschillende P behandelingen. De spreiding tussen de verschillende slopes is beduidend groter dan in de grafiek met P als predictor variabele, wat een afspiegeling is van de unaniem stijgende slopes voedsel \sim P gehalte in de bovenste grafiek van Fig. 4.25 (en de toenemende gemiddelden in de bijbehorende box-plots).

De slope van de behandeling 28 % eiwit+koolhydraat in de bovenste grafiek wijkt het meest af van de andere behandelingen heeft ook de laagste richtingscoëfficiënt, wat waarschijnlijk een gevolg is van de hogere mortaliteit in deze voedselgroep. Alleen bij hoge P gehalten is een negatieve trend van het nutriënt gehalte op het totale hoeveelheid geconsumeerd voedsel te zien, indicatief voor compensatory feeding op basis van eiwitgehalte (zie paragraaf 4.4).

In dit voedselexperiment is er dus geen bewijs gevonden van *compensatory feeding* op P gehalte. Voor eiwit+koolhydraat gehalte is het alleen waarneembaar als er voldoende P in het voedsel aanwezig is (overigens niet significant). Het tegenovergestelde patroon lijkt op te treden: het P gehalte was bepalend voor de totale hoeveelheid geconsumeerd voedsel, wat suggereert dat lage P gehalten limiterend zijn geweest in de hoeveelheid voedsel die deze krekels (*Gryllus bimaculatus*) kunnen verwerken.

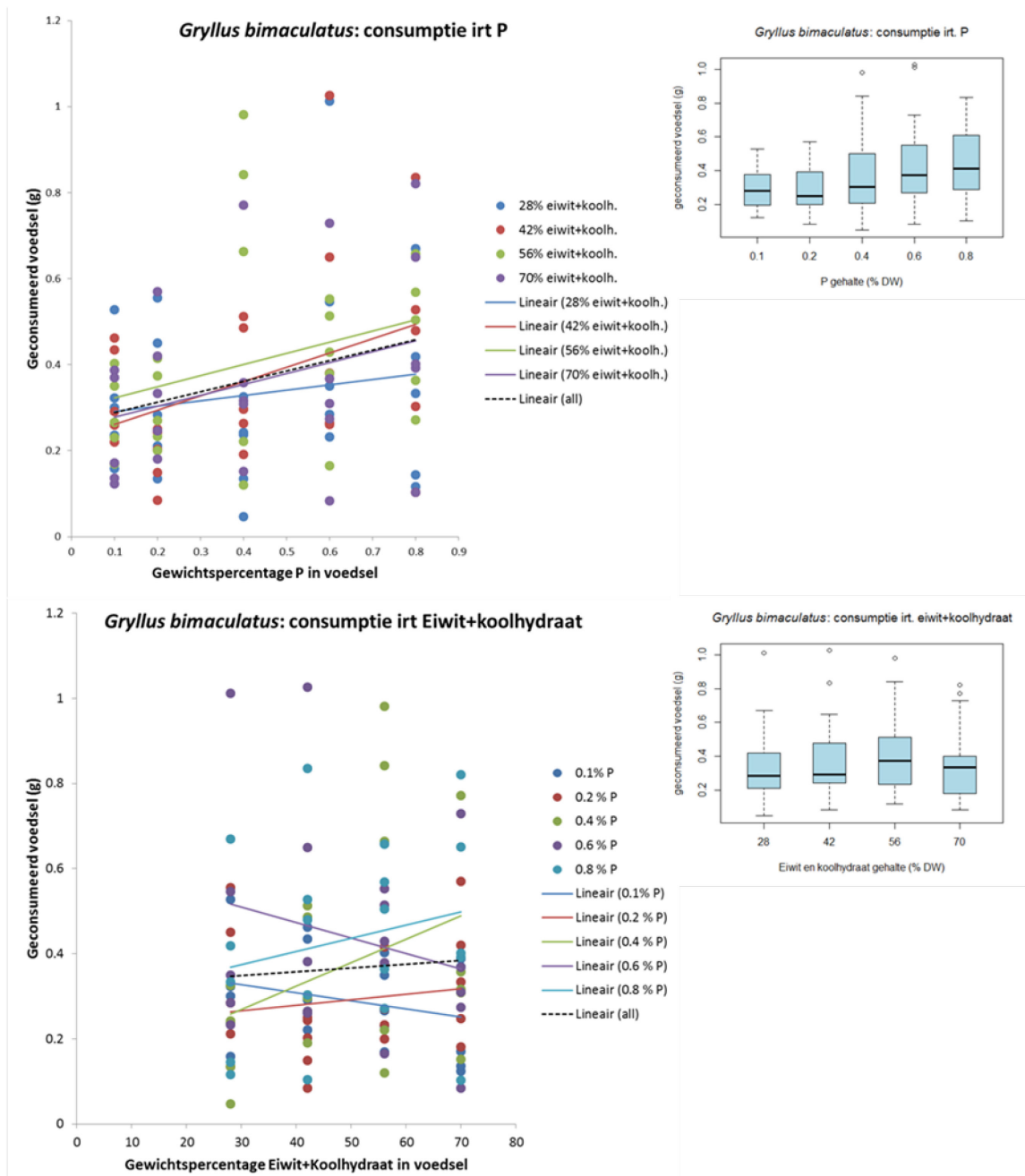


Fig. 4.25. Totale hoeveelheid geconsumeerd voedsel als functie van gehalte aan P (bovenste grafiek) en eiwit+koolhydraat (onderste grafiek). Verschillende lijnen geven de relatie per eiwit respectievelijk P groep weer over de verschillende P resp. eiwit+koolhydraat behandelingen. Gestippelde lijnen geven de relatie over alle groepen (eiwit+koolhydraat in bovenste grafiek, P in onderste grafiek) weer. Inzet rechtsboven beide grafieken: box-plots van dezelfde gegevens.

Fig. 4.25. Total amount of consumed food as a function of P content (top graph) and protein+carbohydrate (bottom graph). Different lines indicate the relation between P (top graph) or protein+carbohydrate (bottom graph) and the amount of consumed food. Dotted line: overall relation between amount of consumed food and weight % of P (top graph) and protein+carbohydrate (bottom graph). Insets: box-plots of the same data.

4.5.4 Samenvatting belangrijkste resultaten kweek experiment I en II

- Zuidelijke Veldkrekels blijken met name compensatiegedrag te vertonen voor het eiwitgehalte in het voedsel, en veel minder op het koolhydraatgehalte (Experiment I). Dit compensatiegedrag is niet zeer sterk ontwikkeld. Remming van voedselinname als gevolg

van hoge eiwitgehalten is minder sterk aanwezig dan stimulatie van voedselinname als gevolg van lage eiwitgehalten. Dit patroon is typisch voor voedsel generalisten.

- In het uitgevoerde experiment met variatie in P gehalten en eiwit+koolhydraat gehalten bleek alleen compensatory feeding op te treden voor eiwit+koolhydraten bij hoge P gehalten in het voedsel. Bij Lage P gehalten werd geen verschil in totale voedselinname gemeten tussen hoge of lage eiwit/koolhydraat gehalten.
- Lage P gehalten in het voedsel hadden een omgekeerd effect: er werd minder voedsel gegeten bij behandelingen met lage P gehalten in het voedsel. De totale eiwit, koolhydraat en P inname is voor deze voedselbehandelingen dus nog lager dan gemiddeld. Er zijn geen aanwijzingen voor compensatory feeding voor P gevonden. Eerder uitgevoerde studies vonden ook geen compensatory feeding voor P (Perkins et al. 2004), of vinden eveneens aanwijzingen voor een verlaagde voedselinname bij lagere P gehalten van het voedsel (Visanuvimol & Bertram 2011).
- Mogelijk is een laag P gehalte direct limiterend op de totale voedselconsumptie. Een lagere hoeveelheid P in het voedsel leidt tot meer energetische investering in het maximaliseren van P-opname (verhogen van de alkalische fosfatase activiteit: Elser et al. 2010) en minder resterende energie om voedsel om te zetten in bruikbare nutriënten. Een alternatieve verklaring is dat lage P gehalten in het voedsel leidt tot een verminderde aanmaak van ribosomen en bijgevolg verminderde snelheid van eiwitsynthese. Een lagere omzetting van aminozuren naar eiwitten leidt tot een tragere afname van aminozuren in de haemolymf en dus een latere aanzet tot voedselinname, resulterend in een lagere voedselinname.
- In vergelijking tot de in het vrije veld verzamelde Veldkrekels (*Gryllus campestris*) waren uit commerciële kweek afkomstige Zuidelijke Veldkrekels beduidend veeleisender met betrekking tot eiwit- en P gehalte van het voedsel. Sterke remming van voedselinname en groei trad op bij eiwitgehalten van 7%, en bij P gehalten onder 0.4%. Veldkrekels die voedsel uit de experimentele behandelingen kregen konden echter zonder problemen overleven en eieren produceren, terwijl het N en P gehalte ongeveer de helft was van deze waarden.

4.6 Kweek experiment III: effect van experimentele behandelingen op voedselkwaliteit planten voor *Gryllus campestris*

4.6.1 Voedselkwaliteit

In mei is de vegetatie in het veld bemonsterd en geanalyseerd op chemische samenstelling. De samenstelling van het in deze proef aangeboden voedsel (verzameld in mei) is daarnaast eenmaal op chemische samenstelling geanalyseerd door middel van destructie, ter aanvulling op de veel ruimer opgezette veldbemonstering. Voor deze metingen is geen variatie in elementaire samenstelling tussen behandelingen gegeven (vegetatie is in bulk van alle proefvlakken verzameld). Afwijkingen in gehalten van elementen tussen de ruimer opgezette veldbemonstering en de eenmalige kwaliteitsbepaling worden in deze resultaatbespreking behandeld.

Fosfor

Het fosfor gehalte in de vegetatie (Struikhei en Pijpenstrootje) was beduidend hoger in de met P bemeste behandelingen (Fig. 4.26). Het voedsel dat de krekels hebben gegeten kende eveneens hogere P gehalten in de met P bemeste proefvlakken. Het absolute gehalte was echter beduidend lager (P+Dol+: 49003 $\mu\text{mol/Kg}$; P-Dol+: 38356 $\mu\text{mol/Kg}$; P+Dol-: 45963 $\mu\text{mol/Kg}$; P-Dol-: 43400 $\mu\text{mol/Kg}$), en de onderlinge verschillen waren eveneens minder groot. Deels is dit te wijten aan verdunning van het voedsel (op 1 locatie zijn de P behandelingen verwisseld bij het verzamelen). Toch zijn de gehalten over het algemeen lager, wat niet het gevolg kan zijn van een bemonsteringsartefact. Mogelijk is het gehalte lager doordat planten in de P behandelde locaties harder groeien en er dus verdunning van het P gehalte optreedt naarmate het groeiseizoen

vordert. Wat verder opvalt is dat in het voedsel het P gehalte in de enkel met dolokal behandelde plots het laagst is. Mogelijk is de opname van P hier bemoeilijkt door immobilisatie van P door Ca (in de vorm van hydroxy-apatiet).

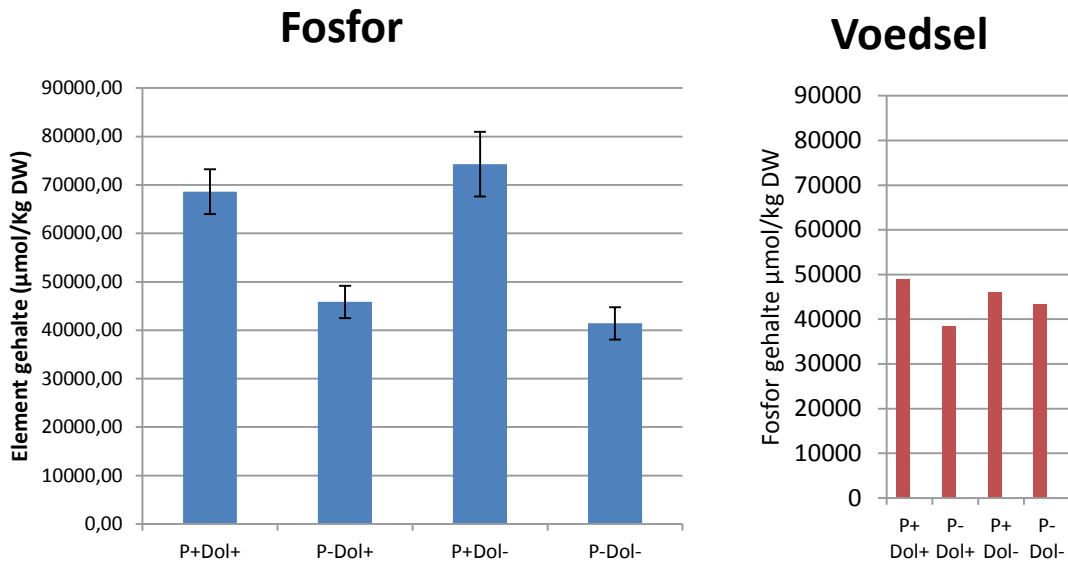


Fig. 4.26. Gehalte van fosfor in planten (linker grafiek: Struikhei en Pijpenstrootje in 50% verhouding; gemiddelde ± 1 S.E.) afkomstig van de verschillende behandelingen; en van het voedsel (rechter grafiek; mengmonster van Struikhei en grasachtigen).

Fig. 4.26. Phosphorus content in plants (left graph: *Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea* in 50% proportion; mean ± 1 S.E.) in the different treatments and of the food given to the subjects (right graph: mixture of *Calluna vulgaris* and graminoid species).

Stikstof

Het stikstof gehalte is enkel voor de monsters uit de uitgebreidere bemonstering bepaald. De N gehalten waren in de P-Dol+ behandelingen wat hoger dan in de andere behandelingen, maar het verschil is niet groot (Fig. 4.27). Opgemerkt moet worden dat Pijpenstrootje en Struikhei beduidend verschillende N-gehalten hebben; met voor Struikhei resp. voor P+Dol+; P-Dol+; P+Dol- en P-Dol-: 1.81; 1.94; 1.82 en 1.92 en voor Pijpenstrootje 3.64; 3.61; 3.60 en 3.64 massa % stikstof.

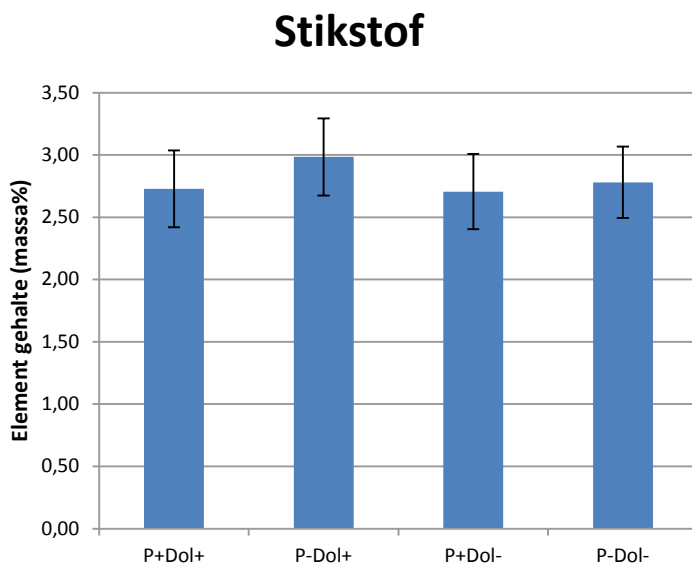


Fig. 4.27. Gehalte van stikstof in planten (Struikhei en Pijpenstrootje in 50% verhouding; gemiddelde \pm 1 S.E.) afkomstig van de verschillende behandelingen.

Fig. 4.27. Nitrogen content in plants (*Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea* in 50% proportion; mean \pm 1 S.E.) in the different treatments.

N/P ratio

De N/P ratio van de vegetatie was beduidend hoger in de P behandelde vlakken (Fig. 4.28). De N:P ratio van de vegetatie in de P behandelde vlakken bedroeg 12.5 en 11.7; voor de niet behandelde vlakken was dit 19.6 en 21.8. Het verschil bedraagt een factor 1.6 tot 1.8. In het voedsel zijn deze verschillen overigens kleiner. Aannemende dat de N gehalten tussen de behandelingen (zie Fig. 4.27) niet van elkaar verschillen, zal de N:P ratio in het voedsel een factor 1.05 tot 1.3 lager zijn in de P behandelde proefvlakken.

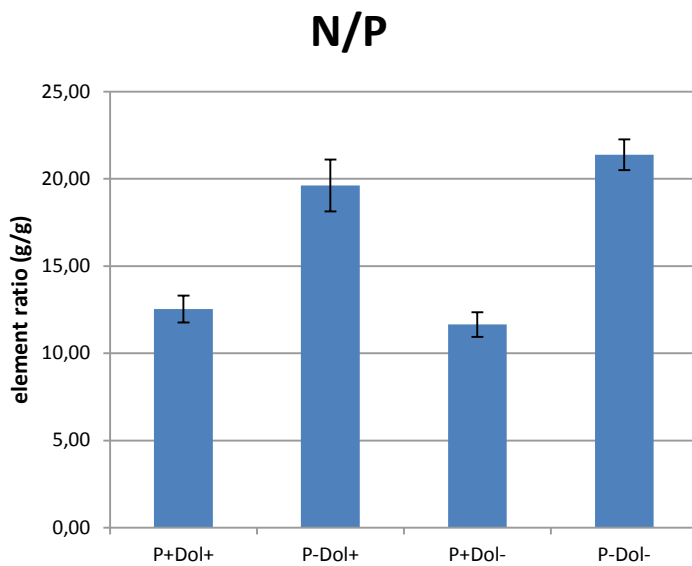


Fig. 4.28. N/P ratio stikstof in planten (Struikhei en Pijpenstrootje in 50% verhouding; gemiddelde \pm 1 S.E.) afkomstig van de verschillende behandelingen.

Fig. 4.28 N/P ratio in plants (*Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea* in 50% proportion; mean \pm 1 S.E.) in the different treatments.

Calcium

Het calcium gehalte verschilde niet tussen de verschillende behandelingen. De gehalten in het voedsel waren vergelijkbaar met die in de uitgebreide bemonstering (Fig. 4.29).

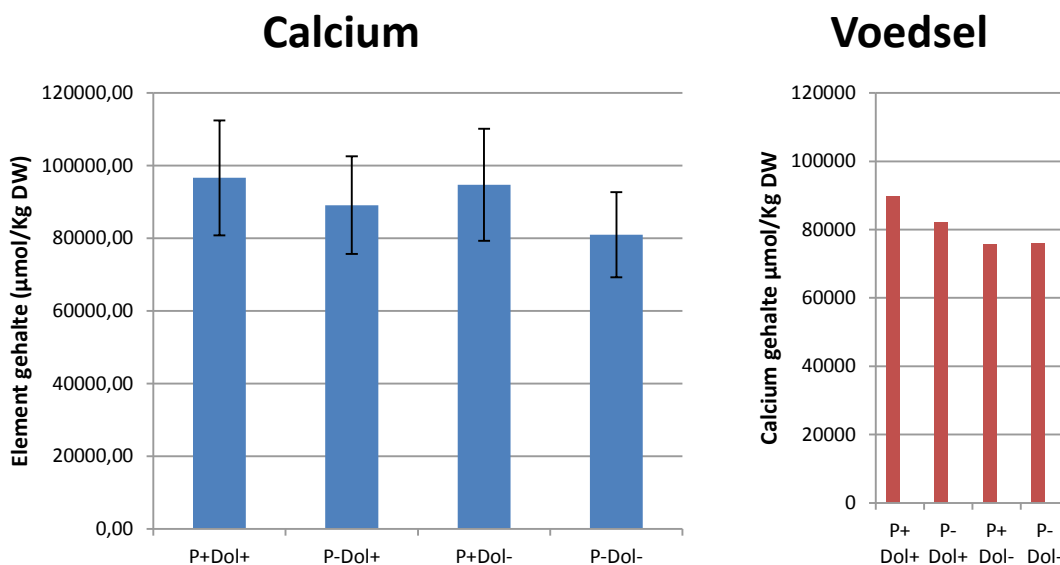


Fig. 4.29. Gehalte van calcium in planten (linker grafiek: Struikhei en Pijpenstrootje in 50% verhouding; gemiddelde \pm 1 S.E.) afkomstig van de verschillende behandelingen; en van het voedsel (rechter grafiek; mengmonster van Struikhei en grasachtigen).

Fig. 4.29. Calcium content in plants (left graph: *Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea* in 50% proportion; mean \pm 1 S.E.) in the different treatments and of the food given to the subjects (right graph: mixture of *Calluna vulgaris* and graminoid species).

Magnesium

Het magnesium gehalte was beduidend hoger in de met Dolokal behandelde plots. Dit was zowel in de uitgebreide bemonstering als in de metingen van het voedsel duidelijk terug te zien (Fig. 4.30).

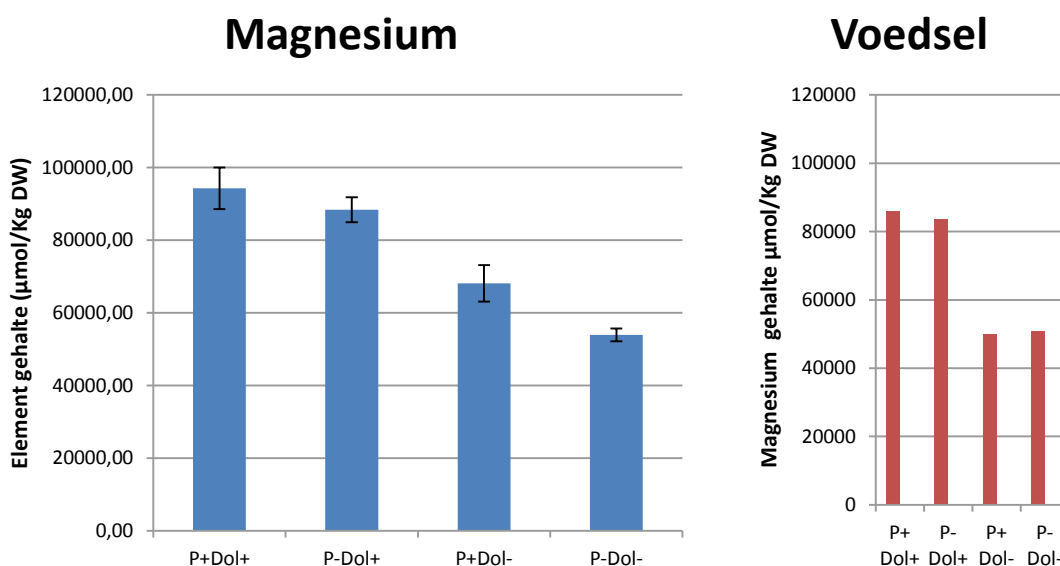


Fig. 4.30. Gehalte van magnesium in planten (linker grafiek: Struikhei en Pijpenstrootje in 50% verhouding; gemiddelde \pm 1 S.E.) afkomstig van de verschillende behandelingen; en van het voedsel (rechter grafiek; mengmonster van Struikhei en grasachtigen).

Fig. 4.30. Magnesium content in plants (left graph: *Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea* in 50% proportion; mean \pm 1 S.E.) in the different treatments and of the food given to the subjects (right graph: mixture of *Calluna vulgaris* and graminoid species).

Mangaan

Het mangaan gehalte van de vegetatie is in de met Dolokal behandelde plots beduidend lager dan in de niet met Dolokal behandelde plots (Fig. 4.31). In het voedsel is het mangaangehalte eveneens duidelijk lager in de met dolokal behandelde plots, maar de gehalten in de niet met Dolokal behandelde plots zijn gemiddeld lager.

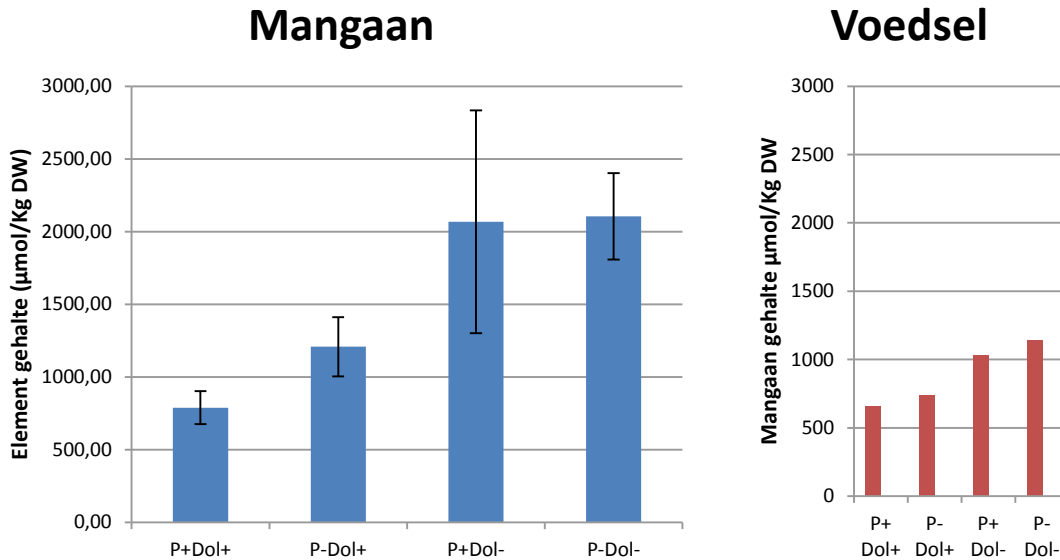


Fig. 4.31. Gehalte van mangaan in planten (linker grafiek: Struikhei en Pijpenstrootje in 50% verhouding; gemiddelde ± 1 S.E.) afkomstig van de verschillende behandelingen; en van het voedsel (rechter grafiek; mengmonster van Struikhei en grasachtigen).

Fig. 4.30. Manganese content in plants (left graph: *Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea* in 50% proportion; mean ± 1 S.E.) in the different treatments and of the food given to the subjects (right graph: mixture of *Calluna vulgaris* and graminoid species).

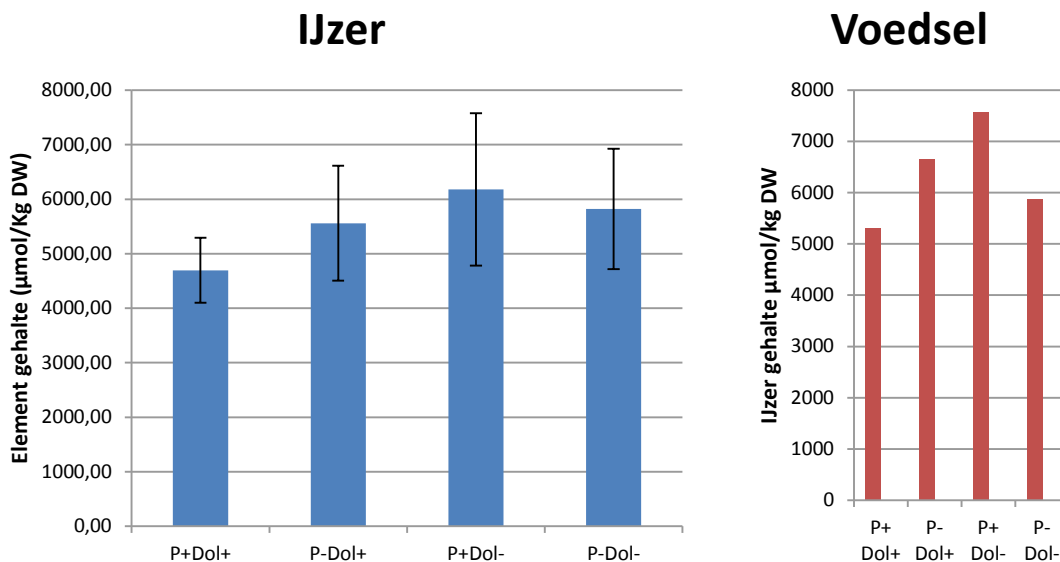


Fig. 4.32. Gehalte van ijzer in planten (linker grafiek: Struikhei en Pijpenstrootje in 50% verhouding; gemiddelde ± 1 S.E.) afkomstig van de verschillende behandelingen; en van het voedsel (rechter grafiek; mengmonster van Struikhei en grasachtigen).

Fig. 4.32. Iron content in plants (left graph: *Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea* in 50% proportion; mean ± 1 S.E.) in the different treatments and of the food given to the subjects (right graph: mixture of *Calluna vulgaris* and graminoid species).

IJzer

Er zijn geen duidelijke verschillen in ijzer gehalte (Fig. 4.32) tussen de verschillende behandelingen. Voor ijzer lijkt er een licht positief effect van P additie op te treden, en een licht negatief effect van Dolokal toediening, maar de variatie is groot.

4.6.2 Mortaliteit

De mortaliteit van de in het veld verzamelde inheemse veldkrekels (*Gryllus campestris*) was beduidend lager dan bij de kweekexperimenten met *Gryllus bimaculatus*. Van alle ingezette vrouwelijke krekels waren er slechts drie individuen die relatief vroeg stierven, maar ook deze vrouwtjes hebben gereproduceerd. De overlevingsduur van de vrouwtjes (vanaf vervelling tot volwassen stadium) varieerde van 25 dagen tot maximaal 88 dagen; gemiddeld 58 dagen. De hoge mortaliteit bij de modelsoort voor experiment I en II houdt waarschijnlijk dus verband met de modelsoort; kennelijk is de uit commerciële kweek afkomstige *Gryllus bimaculatus* veel gevoeliger dan de uit het wild verzamelde *Gryllus campestris*. Overigens is dit evident wat betreft de minimale eisen voor nutriënt gehalten in het voedsel; *G. bimaculatus* vertoont al negatieve effecten in consumptie en overleving bij eiwitgehalten onder 7% en P gehalten onder 0,4%. Het voedsel dat *G. campestris* aangeboden kreeg had een N-gehalte van gemiddeld 2,7% en een P gehalte van gemiddeld 0,18%.

4.6.3 Kannibalisme

In de eerste week van het experiment bleek een groot aandeel van de vrouwtjes er agressief te zijn naar de bijgeplaatste mannetjes. Bevruchting vond wel plaats, maar de vrouwtjes bleken tevens de mannetjes te doden om deze vervolgens op te eten. In de daaropvolgende weken is dit ondervangen door de mannetjes voor slechts 1 dag bij de vrouwtjes te plaatsen, waardoor deze ongewenste alternatieve voedselbron niet meer beschikbaar werd gesteld. Wel bleek er een groot verschil te bestaan in de frequentie van kannibalisme tussen de behandelingen (Fig. 4.33). vrouwtjes die voedsel kregen van de met dolokal behandelde plots bleken significant vaker kannibalistisch dan vrouwtjes die voedsel kregen van niet met dolokal behandelde plots ($\chi^2=5.41$; $p=0.02$). De frequentie van kannibalisme tussen de P-toediening behandelingen verschilde niet significant ($\chi^2=0.34$; $p=0.56$).

Aangezien het eten van een mannelijke krekkel een aanzienlijke bijdrage kan leveren aan de totale nutriënt inname, zijn de analyses met betrekking tot groei en reproductie van de krekels geanalyseerd met en zonder de kannibalistische individuen.

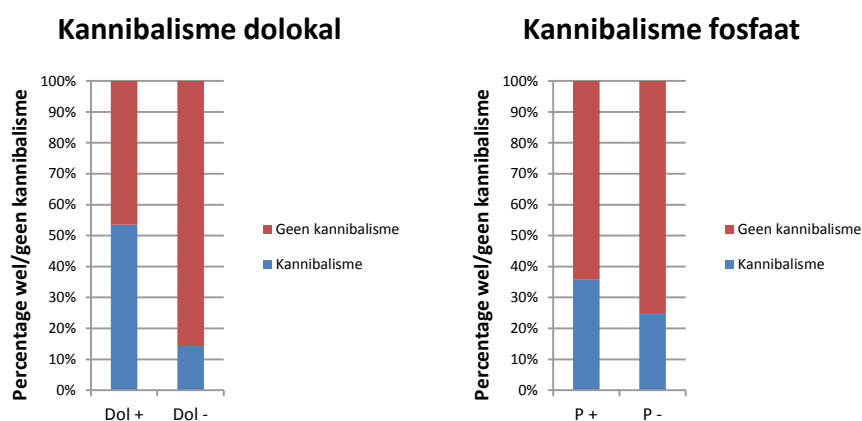


Fig. 4.33. Frequentie van kannibalisme in de eerste week. Links: verschil in frequentie tussen individuen die voedsel kregen van met dolokal behandelde plots of niet. Rechts: verschil in frequentie bij individuen die voedsel kregen van met fosfaat behandelde plots of niet.

Fig. 4.33 Frequency of cannibalistic behavior during the first week of the reproduction phase in the experiment. Left graph: frequency difference between subjects that were fed with food from Dol + versus Dol - plots. Right graph: frequency difference between subjects that were fed with food from P + versus P - plots.

4.6.4 Infertiliteit

Op 1 individu na (in de behandeling P – Dol +) hebben alle vrouwtjes eieren en nakomelingen geproduceerd. Dit vrouwtje heeft evenwel lang geleefd; (80 dagen) en heeft dus meerdere malen kunnen copuleren met een mannetje. Aangezien dit het enige vrouwtje was dat geen nakomelingen produceerde, is het meest aannemelijke scenario dat dit vrouwtje om een of andere reden niet vruchtbaar was. Aangezien dit vrouwtje als "outlier" te beschouwen is, zijn de toetsen in een eerste analyse zowel met en zonder dit individu uitgevoerd. Er zijn evenwel nergens verschillen in significantie van de modeluitkomsten gevonden tussen de gehele dataset en de dataset zonder dit ene infertiele individu. In deze rapportage is dit ene individu uiteindelijk niet meegenomen in de analyse. Dit individu had tevens in de eerste week een mannetje opgegeten, dus is in de analyses zonder kannibalistische individuen automatisch weg gevallen.

4.6.5 Uitleg van de gemeten parameters

Gedurende de loop van het experiment zijn meerdere parameters bepaald, die teruggrijpen op de levensloop van de individuen. Hier zal eerst een overzicht gegeven worden van de verschillende bepaalde parameters, met een uitleg van de betekenis van de verschillende parameters (zie ook Tab. 4.3). In de figuren wordt de naamgeving in de eerste kolom van Tab. 4.4 gehanteerd.

Tab. 4.3. Schematisch overzicht van de levensloop van vrouwtjes Veldkrekel in het experiment, met aangeduid de verschillende perioden waarop de levensloop parameters zijn gebaseerd.

Tab. 4.3. Schematic overview of the definitions of life history parameters of the female Field crickets in the experiment.

	Adult	→			Dood
Startgewicht					
Adulte levensduur					
Rijpsingsperiode		14 dagen			
Reproductieve periode			14 dagen		
Aantoonbaar reproductieve periode			14 dagen		Geen uitkomende eieren meer geteld
Resterende levensduur na laatste eileg					Geen uitkomende eieren meer geteld

- **Startgewicht**

Gewicht bij bereiken van het adulte stadium. Bij voorkeur gelijk over de behandelingen.

- **Gewichtsverandering na rijpsingsperiode**

Verandering van gewicht ten opzichte van het startgewicht na 14 dagen als adult op de voedselbehandelingen te hebben geleefd.

- **Gewichtsverandering in eerste twee weken van de reproductieve periode**

Verandering van gewicht ten opzichte van het gewicht na de rijpsingsperiode

- **Dagelijkse gewichtsverandering gedurende de gehele reproductieve periode**

Gewichtsverandering gecorrigeerd voor levensduur; in gram per dag uitgedrukt.

- **De duur van de reproductieve periode is op twee manieren gedefinieerd:**
 - **Reproductieve levensduur**
Een ruime benadering; de duur in dagen vanaf het moment dat bevruchting plaats kon vinden tot de dood van het vrouwtje
 - **Aantoonbaar reproductieve periode**
Een striktere benadering, waarbij de duur van reproductie beperkt is tot die periode dat er eieren zijn afgezet. Een vrouwtje leeft nog meerdere dagen zonder dat er eieren meer afgezet worden. Vrouwtjes met veel resterende energie reserves kunnen langer doorleven na de reproductieve periode dan vrouwtjes die hun reserves volledig hebben geïnvesteerd in reproductie.

- **Reproductiesucces**
Totaal reproductiesucces, gedefinieerd als het aantal uitgekomen eieren

- **Dagelijks reproductiesucces**
Reproductiesucces gecorrigeerd voor reproductieve levensduur, in aantal uitgekomen eieren per dag

- **Dagelijks reproductiesucces begrensd**
Reproductiesucces gecorrigeerd voor de periode dat aantoonbaar eieren zijn afgezet, in aantal uitgekomen eieren per dag. Hoge waarden indiceren ofwel een hoge totale reproductie, of een relatief korte periode waarin de eieren zijn afgezet.

Tab. 4.4. Overzicht van significante effecten (en significante trends) van de verschillende behandelingen (P + en Dol +) op levensloop parameters en reproductiesucces van Veldkreukels in het kweekexperiment. Testen zijn zowel uitgevoerd op alle subjects behalve 1 infertiel individu (n=55) als op enkel de niet-kannibalistische vrouwtjes (n=39). In geen van de gevallen is een significante interactie tussen P en Dol gevonden (model: [parameter]~P x Dol). Effect van P additie en Dolokal additie is vervolgens bepaald door middel van ANOVA's met model [parameter]~P + Dol. Significante effecten (vetgedrukt; p<0.05) zijn aangegeven, met de richting van het effect (toe- dan wel afname ten opzichte van de intercept). Significante trends (italic: p<0.10) zijn tevens gegeven, aangezien zij over het algemeen het significante effect op reproductie te lijken ondersteunen. Parameter verkort: naamgeving in de grafieken. Parameter uitleg: ruimere beschrijving van de levensloop parameter. Opmerkingen: interpretatie van de uitkomst.

Tab. 4.4. Overview of significant effects and trends of the different treatments (P + and Dol +) on life history parameters and reproduction of Field crickets in the feeding experiment. ANOVA tests were initially performed including the interaction between P + and Dol + (model: [response]~P x Dol). Since this interaction was not significant in any of the response variables, tests were then performed using only the single effects in the model ([response]~P + Dol). Significant effects (Bold: p<0.05) of the treatments P + and Dol + are given, as well as the direction of the effect (+ or -). Significant trends in the model outcome are also given (italic: p<0.10), as these trends tend to be in support of significant effects in other response variables. "Opmerkingen": summary interpretation of the model outcome.

Parameter verkort	Parameter uitleg	P +		Dol +		Opmerkingen
		Sign. effect	Richting	Sign. effect	Richting	
Startgewicht	Startgewicht adult	NS		NS		Geen initieel verschil in startgewicht
dW na rijpingsperiode	Gewichtsverandering in rijpingsperiode	NS		Trend: p=0.098	-	Dol +: minder sterke toename in gewicht
dW na 14 dagen reproductie	Gewichtsverandering in eerste twee weken reproductieve periode	NS		Trend: p=0.060	+	Dol +: minder sterke afname in gewicht
dW/dt reproductie	Dagelijkse gewichtsverandering gedurende totale reproductieve periode	NS		p=0.019	+	minder sterke afname
Reproductieve levensduur	reproductieve levensduur (adult minus rijpingsperiode)	p=0.007	-	NS		P+: kortere reproductieve levensduur
Reproductiesucces	Totaal reproductiesucces	NS		p=0.017	-	Dol +: significant lager reproductiesucces
Dagelijks reproductiesucces	reproductie succes per totale reproductieve periode	p=0.011	+	p=0.011	-	Dol +: lagere repr per lifespan, P +: Hogere repr per lifespan
Dagelijks reproductiesucces begrensd	Reproductie per dagen aantoonbaar reproducerend	NS		p=0.004	-	Dol+: lagere dagelijkse reproductie in reproducerende periode
Startgewicht	Startgewicht adult	NS		NS		Geen initieel verschil in startgewicht
dW na rijpingsperiode	Gewichtsverandering in rijpingsperiode	NS		NS		
dW na 14 dagen reproductie	Gewichtsverandering in eerste twee weken reproductieve periode	NS		NS		
dW/dt reproductie	Dagelijkse gewichtsverandering gedurende totale reproductieve periode	NS		p=0.039	+	Dol +: minder sterke afname
Reproductieve levensduur	reproductieve levensduur (adult minus rijpingsperiode)	Trend: p=0.070	-	NS		P+: kortere reproductieve levensduur
Reproductiesucces	Totaal reproductiesucces	NS		p=0.018	-	Dol +: significant lager reproductiesucces
Dagelijks reproductiesucces	reproductie succes per totale reproductieve periode	Trend: p=0.073	+	Trend: p=0.095	-	Dol +: lagere repr per lifespan, P +: Hogere repr per lifespan
Dagelijks reproductiesucces begrensd	Reproductie per dagen per dagen reproducerend	NS		p=0.005	-	Dol+: lagere dagelijkse reproductie in reproducerende periode

4.6.6 Effect van de behandeling op de levensloop parameters: gewichtsverandering

Startgewicht

Bij inzet van de proef was er geen significant verschil in startgewicht van de adulte vrouwtjes tussen de behandelingen (zie Tab. 4.4). Dit geldt zowel voor de dataset inclusief kannibalistische vrouwtjes (Fig. 4.34: linker figuur) als de dataset exclusief kannibalistische vrouwtjes (Fig. 4.34: rechter figuur).

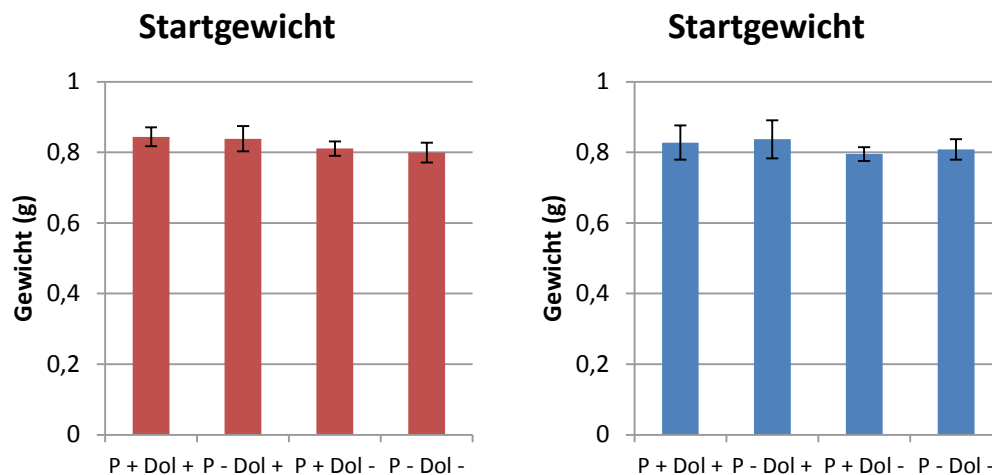


Fig. 4.34 Startgewicht (± 1 SE) van Veldkrekels bij bereiken van adulte stadium over de verschillende behandelingen. Figuur links (rode balken): alle subjects minus infertiel individu. Figuur rechts: dataset exclusief kannibalistische individuen.

Fig. 4.34. Initial weight (± 1 SE) of Field crickets after ecdysis to adulthood in all treatment combinations. Left figure (red bars): all subjects (infertile individual excluded: $n=55$); right figure (blue bars): dataset excluding cannibalistic females ($n=39$)

Gewichtsverandering na rijpingsperiode

Vrouwelijke veldkrekels namen in de eerste twee weken van het experiment nog fors in gewicht toe (Fig. 4.35); met minimaal 0,3 gram en maximaal 0,4 gram. Individuen die voedsel kregen van de met dolokal behandelde plots neigen minder sterk toe te nemen dan individuen die voedsel van plots zonder dolokal behandeling (Fig. 4.35; linker grafiek), maar dit verschil is niet significant (enkel een trend: $p < 0.10$; Tab. 4.4). Deze trend wordt niet meer gevonden in de dataset waar alle kannibalistische vrouwtjes zijn weggelaten (Fig. 4.35 rechter grafiek)

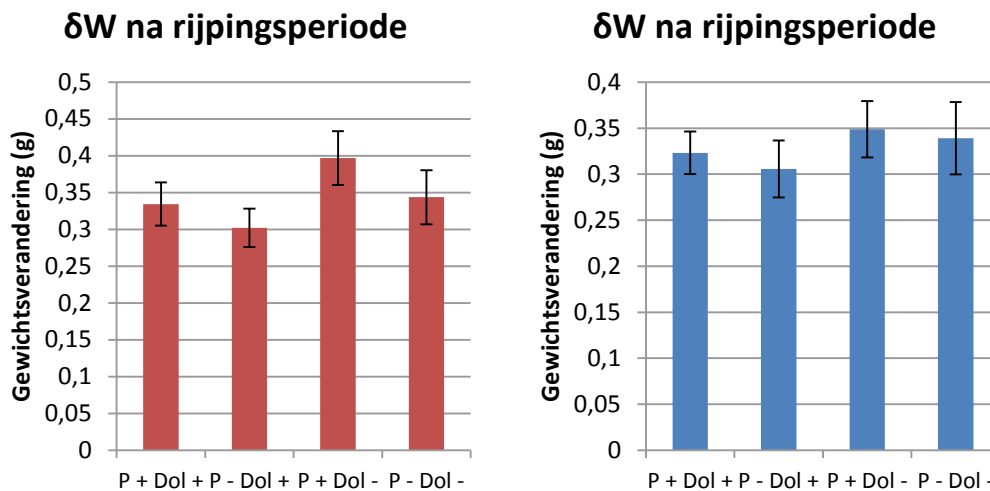


Fig. 4.35 Gewichtsverandering (± 1 SE) van vrouwelijke Veldkrekels ten opzichte van het startgewicht, na twee weken van de verschillende voedselbehandelingen te hebben geleefd. Figuur links (rode balken): alle vruchtbare subjects (=minus 1 infertiel individu: $n=55$). Figuur rechts: dataset exclusief kannibalistische individuen ($n=39$). Verschillen tussen Dol behandelingen en P behandelingen waren niet significant, binnen de gehele subject dataset was een negatieve trend in gewichtstoename ($p<0.10$), in de dataset met weglating van de kannibalistische individuen is geen significant verschil noch trend gevonden.

Fig. 4.35. Weight change (± 1 SE) of female Field crickets in comparison to the initial weight, after two weeks in the feeding experiment. Left figure (red bars): all subjects (infertile individual excluded: $n=55$); right figure (blue bars): dataset excluding cannibalistic females ($n=39$). No significant differences were found in either datasets, although a negative trend ($p<0.10$) was found for the Dol+ treatments in the "all fertile subjects" dataset.

Gewichtsverandering in eerste twee weken van de reproductieve periode

Tijdens de eileg fase namen alle vrouwtjes in gewicht af. Deze afname was het sterkst in de P + Dol - behandeling, maar veel minder sterk in de P+ Dol+ behandeling. Vrouwtjes die voedsel van de met dolokal behandelde plots te eten kregen namen minder sterk in gewicht af dan vrouwtjes die voedsel van niet met dolokal behandelde plots aangeboden kregen. Dit verschil was echter niet significant, maar kan wel als significante trend ($p<0.10$; Tab. 4.4) voor de dataset met alle (fertiele) individuen beschouwd worden.

Dagelijkse gewichtsverandering gedurende de gehele reproductieve periode

Gecorrigeerd voor de totale levensduur van vrouwtjes tijdens de reproductieve periode in het experiment blijken vrouwtjes die voedsel aangeboden kregen van met dolokal behandelde plots per dag significant minder snel in gewicht af te nemen dan subjects die voedsel uit plots zonder dolokal additie aangeboden kregen (Tab. 4.4 en Fig. 4.37: $p=0.019$ voor alle vruchtbare subjects; $p=0,039$ voor subjects exclusief kannibalen). De individuen uit de P+ Dol+ behandeling, die mannetjes hadden opgegeten in de eerste week namen sterker af in gewicht dan de individuen die dit niet hadden gedaan (vergelijk linker en rechter grafiek in Fig. 4.37).

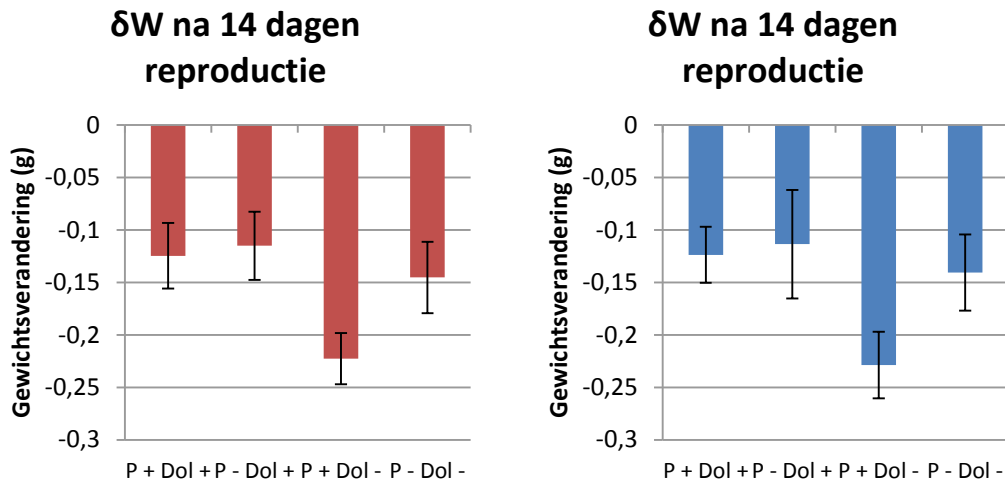


Fig. 4.36. Gewichtsverandering (± 1 SE) van vrouwelijke Veldkrekels ten opzichte van het gewicht na de rijpingsperiode, in de eerste twee weken van de eilegfase. Figuur links (rode balken): alle vruchtbare subjects (=minus 1 infertiel individu: $n=55$). Figuur rechts: dataset exclusief cannibalistische individuen ($n=39$). Binnen de gehele subject dataset was een positieve trend van Dol+ behandeling op de mate van gewichtsafname ($p < 0.10$), in de dataset met weglating van de cannibalistische individuen was geen significant effect, noch trend in gewichtsafname tussen de behandelingen gevonden.

Fig. 4.36. Weight change (± 1 SE) of female Field crickets in the first two weeks of reproduction, in comparison to the weight after the two week incubation period. Left figure (red bars): all subjects (infertile individual excluded: $n=55$); right figure (blue bars): dataset excluding cannibalistic females ($n=39$). No significant differences were found in either datasets, although a negative trend ($p < 0.10$) was found for the Dol+ treatments in the "all fertile subjects" dataset.

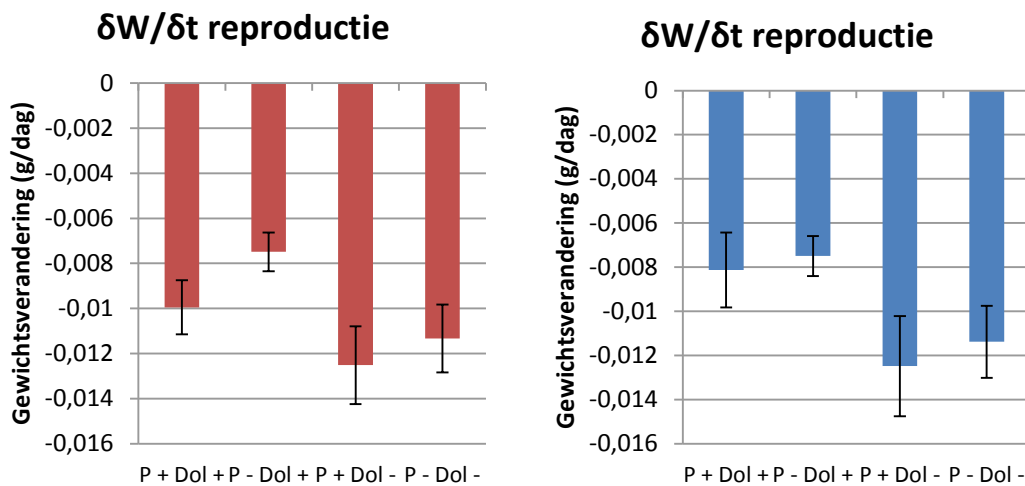


Fig. 4.37. Dagelijkse gewichtsverandering (± 1 SE) van vrouwelijke Veldkrekels gedurende de gehele reproductieve periode. Figuur links (rode balken): alle vruchtbare subjects (=minus 1 infertiel individu: $n=55$). Figuur rechts: dataset exclusief cannibalistische individuen ($n=39$). Zowel binnen de gehele subject dataset als de dataset met weglating van de kannibalistische individuen was de gewichtsafname significant lager in de Dol+ behandelingen ($p=0.019$ resp 0.039).

Fig. 4.37. Daily weight change (± 1 SE) of female Field crickets during the total reproduction period. Left figure (red bars): all subjects (infertile individual excluded: $n=55$); right figure (blue bars): dataset excluding cannibalistic females ($n=39$). Females feeding from vegetation from Dol+ treatments lost significantly less weight during the reproductive period than females feeding from vegetation from Dol- treatments ($p=0.019$ and 0.039 respectively).

4.6.7 Effect van de behandeling op reproductie

Reproductieve levensduur

Vrouwelijke veldkrekels die voedsel aangeboden kregen van met P behandelde plots leefden gemiddeld 10 dagen korter dan vrouwtjes die voedsel aangeboden kregen van plots zonder P-additie (Fig. 4.38). Dit effect was significant (Tab. 4.4) voor de dataset met alle vruchtbare individuen ($p=0.006$); in de dataset met alle kannibalistische vrouwtjes is alleen een significante trend gevonden (Tab. 4.4; $p<0.10$). Dit is waarschijnlijk het gevolg van een gebrek aan statistische power (door een lager aantal replica's per behandeling), aangezien de gemiddelden van elke behandelingscombinatie tussen beide datasets sterk met elkaar overeen komen.

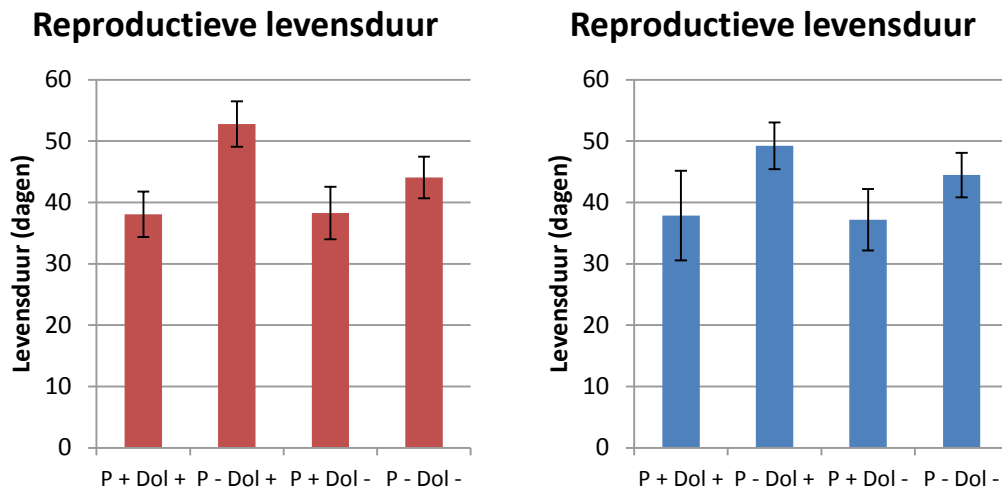


Fig. 4.38. Gemiddelde levensduur (± 1 SE) van vrouwelijke Veldkrekels gedurende de gehele reproductieve periode. Figuur links (rode balken): alle vruchtbare subjects (=minus 1 infertiel individu; $n=55$). Figuur rechts: dataset exclusief kannibalistische individuen ($n=39$). De levensduur van krekels die voedselaangeboden kregen van met P behandelde plots leefden gemiddeld 10 dagen korter dan de krekels die voedsel aangeboden van plots zonder P additie. Dit effect was significant ($p=0.006$) voor alle vruchtbare subjects, maar enkel een significante trend ($p<0.10$) voor de dataset exclusief kannibalistische vrouwtjes.

Fig. 4.38. Average lifespan (± 1 SE) of female Field crickets during the total reproduction period. Left figure (red bars): all subjects (infertile individual excluded; $n=55$); right figure (blue bars): dataset excluding cannibalistic females ($n=39$). Females feeding from vegetation from P + treatments dies on average 10 days earlier than females feeding from vegetation from P - treatments. This effect was significant for the dataset including cannibalistic females, only a significant trend ($p<0.10$) was found for the dataset excluding these individuals.

Reproductiesucces

Het aantal nakomelingen van veldkrekels die voedsel kregen van met dolokal behandelde plots was significant lager dan het aantal nakomelingen van veldkrekels die voedsel kregen van plots die geen dolokal behandeling hadden gekregen (Tab. 4.4 en Fig. 4.39; $p=0.016$ resp. 0.018 voor de gehele dataset en voor de dataset exclusief kannibalistische vrouwtjes). Er is geen significant effect op het aantal nakomelingen gevonden van voedsel met P-additie versus voedsel zonder P-additie.

Dagelijks reproductiesucces

Het gemiddeld aantal nakomelingen per dag verschilde significant tussen de behandelingen (Tab. 4.4 en Fig. 4.40; $p=0.011$ voor zowel P + als voor Dol +). Krekels die voedsel kregen van met dolokal behandelde plots (Dol +) legden gemiddeld minder eieren per dag gedurende de reproductieve periode dan krekels die voedsel kregen van plots zonder dolokal additie. Krekels die voedsel kregen van met P behandelde plots legden gemiddeld meer eieren per dag gedurende de reproductieve periode dan krekels die voedsel kregen van plots

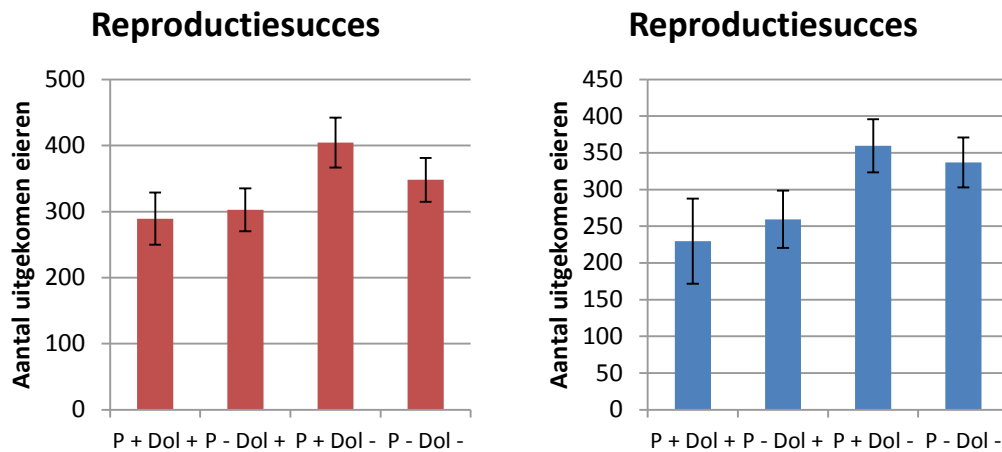


Fig. 4.39. Gemiddeld aantal uitgekomen eieren (± 1 SE) van vrouwelijke Veldkrekels in de verschillende voedselbehandelingen Figuur links (rode balken): alle vruchtbare subjects (=minus 1 infertiel individu: $n=55$). Figuur rechts: dataset exclusief cannibalistische individuen ($n=39$). Het aantal uitgekomen eieren in de Dol+ behandelingen was significant lager dan het aantal uitgekomen eieren in de Dol - behandelingen ($p=0.016$ resp 0.018 voor beide datasets)

Fig. 4.39. Average number of hatched eggs (± 1 SE) laid by the female crickets in the different treatments. Left figure (red bars): all subjects (infertile individual excluded: $n=55$); right figure (blue bars): dataset excluding cannibalistic females ($n=39$). Number of hatched eggs was significantly lower in the Dol+ treatments compared to the Dol - treatments ($p=0.016$ and 0.018 respectively for both datasets).

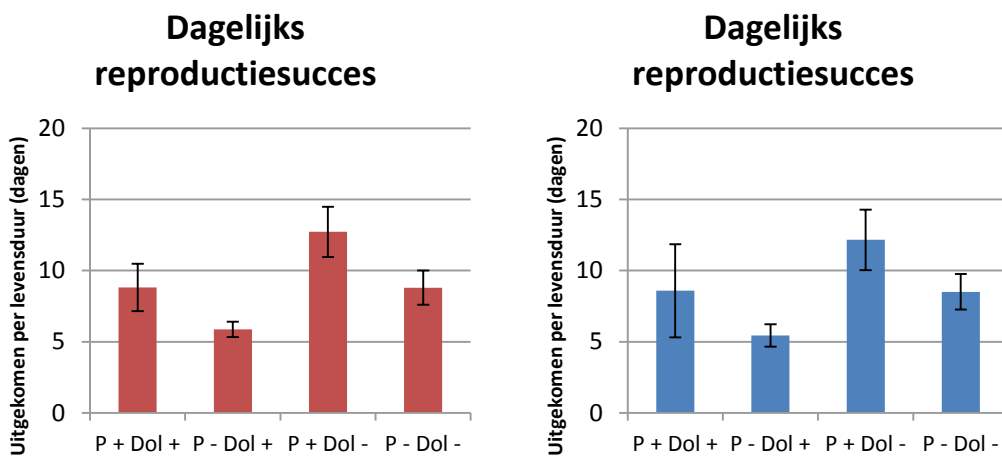


Fig. 4.40. Gemiddelde (± 1 SE) van het aantal uitgekomen eieren, gedeeld door het aantal dagen dat een vrouwtje geleefd heeft in de reproducerende periode. Figuur links (rode balken): alle vruchtbare subjects (=minus 1 infertiel individu: $n=55$). Figuur rechts: dataset exclusief cannibalistische individuen ($n=39$). Het aantal nakomelingen per dag verschilde significant als gevolg van de P + en Dol + behandelingen ($p=0.011$ voor zowel P + als voor Dol +) in de dataset met alle fertiele subjects. Voor de dataset exclusief kannibalistische vrouwtjes was enkel een significante trend gevonden ($p=0.073$ en 0.095 resp. voor P+ en Dol +).

Fig. 4.40. Average (± 1 SE) of the number of hatched eggs, divided by the number of days that a female lived during the reproductive period. Left figure (red bars): all subjects (infertile individual excluded: $n=55$); right figure (blue bars): dataset excluding cannibalistic females ($n=39$). The daily number of offspring during the reproductive period differed significantly over the P + and Dol + treatments for the whole fertile subjects dataset ($p=0.011$ for both P + and Dol +), a significant trend was found for the P+ and Dol+ treatments ($p=0.073$ and 0.095 respectively) in the dataset excluding cannibalistic subjects.

zonder P-additie. Dit verschil wordt hoofdzakelijk veroorzaakt door de gemiddeld langere (niet significante) levensduur van vrouwtjes uit de Dol+ behandelingen en een significant kortere levensduur van vrouwtjes in de P + behandelingen. Voor de dataset exclusief de kannibalistische vrouwtjes was een significante trend voor beide behandelingen gevonden ($p=0.073$ en 0.095 resp voor P + en Dol +).

Dagelijks reproductiesucces begrensd

Het gemiddelde aantal eieren afgezet over de periode dat aantoonbaar eieren zijn afgezet was significant lager bij vrouwtjes die voedsel kregen van met Dolokal behandelde plots (Tab. 4.4 en Fig. 4.41; $p=0.004$ resp. 0.005 voor de gehele dataset en de dataset exclusief kannibalistische vrouwtjes). Vrouwtjes die voedsel kregen van met Dolokal behandelde plots legden gemiddeld minder eieren per dag dan vrouwtjes die voedsel kregen van plots zonder Dolokal behandeling.

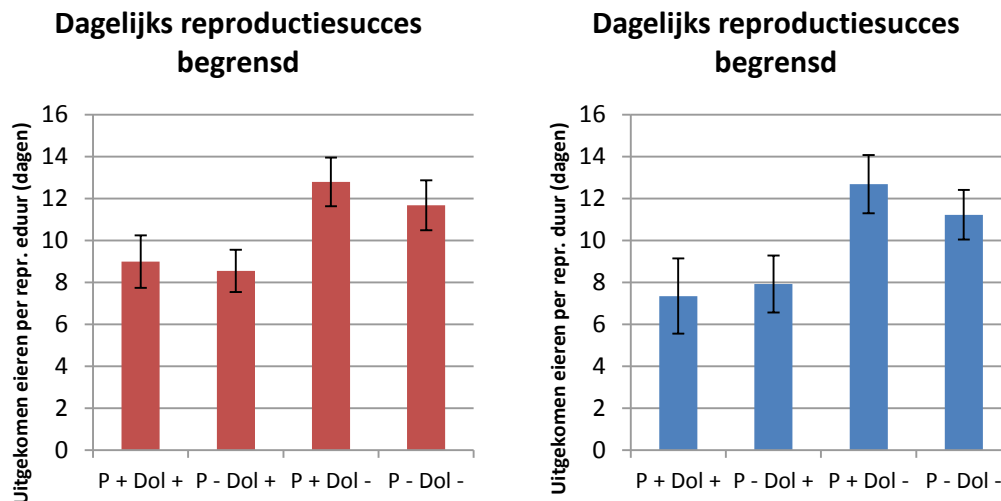


Fig. 4.41. Gemiddelde (± 1 SE) van het aantal uitgekomen eieren, gedeeld door het aantal dagen dat een vrouwtje aantoonbaar eieren heeft afgezet. Figuur links (rode balken): alle vruchtbare subjects (=minus 1 infertiel individu: $n=55$). Figuur rechts: dataset exclusief kannibalistische individuen ($n=39$). Het aantal eieren per dag gedurende de aantoonbare eilegperiode was significant lager in de Dol + behandelingen, voor zowel de gehele als de dataset exclusief kannibalistische vrouwtjes ($p=0.004$ en 0.005 respectievelijk).

Fig. 4.41. Average (± 1 SE) of the number of hatched eggs, divided by the total number of days that a female has laid eggs. Left figure (red bars): all subjects (infertile individual excluded: $n=55$); right figure (blue bars): dataset excluding cannibalistic females ($n=39$). The number of offspring per day during the period that eggs were laid was significantly lower in the Dol + treatments ($p=0.004$ en 0.005 respectievelijk).

4.6.8 Samenvatting belangrijkste resultaten kweek experiment III

- Het effect van P-additie op de voedselkwaliteit was minder sterk dan in eerder uitgevoerde experimenten. Er was geen significant effect van P-additie op de totale reproductie (al was deze wel het hoogst bij de behandelingen met enkel P-additie). Wel zijn er positieve effecten van P-additie gevonden op de snelheid van reproductie.
- In tegenstelling tot de commercieel gekweekte Zuidelijke Veldkrekkel, was de inheemse Veldkrekkel in staat om normaal te groeien en reproduceren bij relatief lage P-beschikbaarheid. De gehalten van P in het voedsel in dit experiment lagen in de range waarbij voor *G. bimaculatus* P-limitatie leidde tot een verminderde voedselinname. Dit duidt erop dat *G. campestris* sterker is aangepast aan lage P-beschikbaarheid dan de gekweekte krekels. Waarschijnlijk is dit verschil fysiologisch van aard (hogere fosfatase activiteit bij *G. campestris*).
- Vrouwtjes die voedsel kregen uit plots met P-additie leefden gemiddeld korter in de eilegperiode dan vrouwtjes die geen P-additie kregen. Vrouwtjes die voedsel kregen uit

plots met Dolokal behandeling leefden gemiddeld langer in de eilegperiode. In de laatste levens fase werden bij deze vrouwtjes geen eieren meer afgezet, wat er op wijst dat deze individuen nog reserves over hielden, die niet meer in eieren konden worden geïnvesteerd.

- Het effect van Dolokal additie op de voedselkwaliteit was tegen de verwachting in negatief. Dit effect uitte zich consistent over de verschillende gemeten parameters. Vrouwtjes vertoonden een sterker kannibalistisch gedrag, namen minder sterk in gewicht toe in de rijpingsfase en namen minder sterk af in de eilegfase. Er was een significant negatief effect van Dolokal additie op de totale reproductie. Het (licht) positief effect van P-additie op de totale reproductie zonder toevoeging van Dolokal was niet aanwezig in de Dolokal behandelingen, wat erop wijst dat de Dolokal behandeling een gebrek heeft geïnitieerd dat sterker limiterend is dan P-beschikbaarheid in het voedsel.
- Kannibalisme trad met name op bij de krekels die voedsel uit de Dolokal behandelingen kregen. Dit leidde tot een kleine verbetering van de groei en reproductie. Echter, ook wanneer deze groep in de analyses betrokken werden, bleven de effecten op groei en reproductie consistent met de dataset met weglating van de kannibalistische individuen. Geconcludeerd kan worden dat het eten van een mannetje voor deze individuen niet heeft geleid tot volledige opheffing van voedingslimitatie, geïnduceerd door Dolokal additie.

5 Synthese en discussie

5.1 Bodemchemische interacties

5.1.1 P-beschikbaarheid in relatie tot bodembuffering

Als gevolg van P-additie namen zowel de plantbeschikbare als totaal P concentratie in de bodem sterk toe. Deze effecten waren alleen meetbaar in het eerste jaar na toediening; in het tweede jaar waren beide weer terug op het niveau vóór toediening van P. Geconcludeerd mag worden dat het toegediende fosfaat voor een groot deel is opgenomen door de vegetatie. Opvallend was wel dat niet alleen OlsenP sterk daalde, maar ook het totaal P in de bodem wat afnam. .

Bekalking had geen effect op de plant N:P ratio in dit onderzoek. In een eerder uitgevoerd OBN-onderzoek in vochtige heide (Wallis de Vries et al. 2014) werd wel een significante verlaging van de N:P ratio gemeten in Gewone dophei bij bekalking in combinatie met chopperen of plaggen ten opzichte van chopperen of plaggen zonder bekalkingsbehandeling. In deze studie, uitgevoerd in de zuidelijke zandgronden (Kampina en Strabrechtse Heide) was P sterker limiterend dan op het Oud Reemsterveld; minima (als gevolg van bekalking) en maxima (plaggen, zonder bekalking) van plant N:P ratio's lagen in Brabant tussen 17 en 38; in deze studie waren de minima en maxima ruwweg 10 respectievelijk 20. Opvallend is het verschil in plant N:P ratio in de geplagde, onbehandelde proefvlakken: 20 in deze studie, 25 tot 40 in de eerder genoemde studie in Brabant. P-additie in het experiment uit deze studie leidde evenwel tot een sterke afname van plant N:P ratio, wat indiceert dat op het Oud Reemsterveld, onder geplagde omstandigheden P-gift in ieder geval de P-opname door planten sterk is toegenomen. De P-behandeling heeft in deze situatie na plaggen hoogstwaarschijnlijk tot gevolg dat de vegetatiegroei primair door N-beschikbaarheid bepaald gaat worden.

5.1.2 Aard van limitatie op het Oud Reemsterveld

Heidevegetaties in de (mineralogisch armere) Brabantse zandgronden zijn waarschijnlijk oorspronkelijk gelimiteerd door P, op het Oud Reemsterveld indiceren de gemeten N:P ratio's dat hier eerder sprake is van N/P co-limitatie (Falk et al. 2010; Güsewell 2004; Von Oheimb et al. 2010). N/P co-limitatie komt waarschijnlijk vooral voor in bodemtypen met een relatief hoge leemfractie. Hier ontwikkelt zich in eerste instantie geen haarpodzolprofiel, maar een moderpodzolprofiel. Moderpodzolen met een relatief lage leemfractie (<20%: Spek 2004: 118) kunnen door verzuring degraderen en laten dan een ontwikkeling naar haarpodzolen zien. De bodems waarop het experiment op het Oud Reemsterveld is ingezet blijken allen tot dit laatste type te behoren (leemfractie was 13-18%). Op dergelijke bodemtypen kan vergrassing door Pijpenstrootje, als gevolg van toegenomen stikstof en zure depositie, gemakkelijk optreden (Bijlsma et al. 2013: fig 12.12). Ongeplagde situaties op het Oud Reemsterveld bestaan nu nagenoeg volledig uit eenvormige Pijpenstrootje vegetaties. De bodems op het Oud Reemsterveld kenmerken zich dan ook door relatief hoge concentraties plantbeschikbaar P. Dit indiceert dat de groei van deze soort zowel door N als door P gelimiteerd wordt (Roem et al. 2002 stellen dat na plaggen *Molinia* door zowel N als P gelimiteerd wordt en *Calluna* primair door P).

5.2 Respons van vegetatie op de behandelingen

5.2.1 Goede basenverzadiging en voldoende beschikbaar P zijn beide van belang

De aard van de reactie van de vegetatie is in dit onderzoek, mede gelet op het belang voor het voedselweb, bepaald door naar de N:P- ratio van de dominante soorten te kijken (Struikhei en Pijpenstrootje). De respons van de vegetatie is echter breder. De vestiging van vaatplanten en mossen reageerden sterk differentiërend op de verschillende behandelingen. Dat herstel van de basenverzadiging een eerste randvoorwaarde is voor de kieming en vestiging van kritische (vaak kruidachtige) soorten van droge heide en/of heischrale milieu's is in eerdere studies al aangetoond (De Graaf et al. 2004; De Graaf et al. 2009; De Graaf et al. 1997; Kleijn et al. 2008). Van het in dit project uitgevoerde onderzoek is de respons van de vegetatie op Dolokal-additie op korte termijn vrij beperkt (gemiddeld 2 soorten meer tov de controle). Dolokal additie in combinatie met P-additie leidde tot een veel sterkere verhoging van de soortenrijkdom, en bestaat uit een toename van zowel "typische" heidesoorten inclusief soorten van heischrale milieus als ruderaal soorten (zie Fig. 4.18). Deze bevindingen suggereren dat deze soorten eerder last kunnen ondervinden van limitatie door P dan algemenere soorten van droge heide, zoals Struikhei, Dophei en Pijpenstrootje.

5.2.2 Plagbeheer in relatie tot bodembuffering en nutriënt beschikbaarheid

Uit de resultaten van het huidige experiment blijkt dat de negatieve invloed die bodemverzuring uitoefent op de vestiging van plantensoorten causaal verband houdt met de beschikbaarheid en opneembaarheid van P in de bodem. Als aan beide voorwaarden voldaan wordt (wat hogere beschikbaarheid van P in combinatie met herstel basenverzadiging betreft), vestigen zich meer soorten dan in situaties waarin aan één van deze voorwaarden is voldaan. In hoeverre deze ontwikkeling zich zal voortzetten, is gezien de relatief korte duur en aard van dit experiment (vegetatieontwikkeling van 2 jaar vanaf pioniersituatie) nog niet duidelijk. Aangezien Pijpenstrootje het meest positief reageert op P-bemesting (met een verdubbeling in bedekking in het tweede jaar), is onzeker of er op langere termijn een positief effect resteert bij P-bemesting. Het is ook denkbaar dat juist de alleen bekalkte plagplekken een beter perspectief hebben, door minder concurrentie met Pijpenstrootje. Ronduit spectaculair is de respons van mossen op P-bemesting. Hoewel al duidelijk was dat plagbeheer leidt tot een sterke aantasting van de vochtbeschikbaarheid en dus de vestiging van mossen beperkt (Bijlsma et al. 2009; Bijlsma et al. 2012), blijkt uit het experiment dat P-beschikbaarheid in de eerste jaren na plagen ook zeer bepalend is voor hun aanwezigheid. Het voor geruime tijd uitblijven van de ontwikkeling van een moslaag na plagbeheer blijkt eveneens het gevolg te zijn van een sterke mate van P-deficiëntie die optreedt als gevolg van deze beheermaatregel. Dit is een probleem dat eveneens in bovengenoemde publicaties (uit faunistisch oogpunt tevens in Vogels et al. 2011; Vogels et al. 2013) is benoemd. Het uit deze eerdere onderzoeken geschetste probleem dat plagbeheer leidt tot een versterking van nutriëntgebrek (anders dan N) voor de vegetatie, en tot een versterking van de negatieve effecten van verzuring, wordt dan ook breed ondersteund op basis van de resultaten uit dit experiment.

5.3 Respons van de modelsoort Veldkrekkel op de behandelingen

5.3.1 Aard van limitatie en effect op levensloop en eiproductie

Als men uitgaat van het model dat een Veldkrekkel eieren gaat produceren vanuit de voorraad bouwstoffen en de voorraad energie, dan kan beredeneerd worden dat wanneer één van deze voorraden limiterend is, dat gevolgen heeft voor reproductie dan wel overleving. Als de

hoeveelheid energie limiterend zou zijn, dan zie je een verkorte levensduur met tijdens de levensduur een zo hoog mogelijke reproductie. Dit lijkt het geval te zijn bij de krekels van de Dol – behandelingen. Hogere P gehalten in het voedsel (uit de P+ Dol- behandeling) leiden hier tot een maximale snelheid van ei-productie en gemiddeld kortste reproductieve levensduur.

Als de hoeveelheid bouwstoffen limiterend is verwacht je een lagere eiproductie (mogelijk ook tot uitdrukking komend in een lagere productie per dag, maar in elk geval voor het totaal), maar omdat de hoeveelheid energie niet is uitgeput kan het vrouwtje daarna nog doorleven. Ergo, is er hier dus sprake van een limiterende hoeveelheid bouwstoffen, en we zien dit effect optreden bij de vrouwtjes in de Dol + behandelingen.

5.3.2 Effect van P op reproductie

P-additie leidde niet tot een substantiële toename van de reproductie ten opzichte van voedsel afkomstig van plots zonder P-additie. Dit is ten dele te verklaren door onbedoelde “verdunding” van de P-gehalten tussen de voedselbehandelingen (door een verwisseling in 1 van de vijf behandelingsblokken: P+ en P- zijn hier omgewisseld in de verzameling). Dit heeft in theorie geleid tot een vermindering van de verschillen met ongeveer 20%. De verschillen in P-gehalte in het voedsel in vergelijking met de waarden bepaald in de mei-bemonsteringsronde van vegetatie en bodem waren echter nog kleiner dan dat. Dit heeft er toe geleid dat het verschil in P-gehalten beduidend minder groot was dan in eerdere experimenten op de Strabrechtse heide (Vogels et al. 2011; Vogels et al. 2013). In de eerdere studies was het verschil in N:P ratio tussen beide voedselbehandelingen groter: 13,9 versus 24,8. In dit gecombineerde veld- en kweek experiment waren de ratio's in de mei-bemonstering 12.5 (P+ Dol+) en 11.6 (P+ Dol-); resp 19.6 (P- Dol+) en 21.8 (P- Dol-). Dit verschil is waarschijnlijk het gevolg van verschillen in bodemgesteldheid tussen beide gebieden. De Strabrechtse heide is gelegen op een dik pakket dekzand dat gedeeltelijk verstoven is en relatief arm is aan P; het Oud Reemsterveld daarentegen is gelegen op de spoelzandwaaier van de Stuwwal van Oud Reemst en Deelen en kent een bodem die beduidend rijker is aan P; Olsen-P concentraties liggen hier dan ook aan de hoge range voor droge heide begroeiingen (zie paragraaf 4.1.2). Verschillen in P gehalten gemeten in het voedsel waren bovendien beduidend kleiner (1.05 tot 1.3 keer hoger ten opzichte van controle; tegenover ongeveer 2 keer hoger in de vegetatiemonsters). Voor het voedsel van veldkrekels betekent dit dat verschillen in N:P ratio's voor de verschillende behandelingen beduidend kleiner zullen zijn geweest in het eerder uitgevoerde experiment, óók in de plots zonder P-additie. Het uitblijven van een respons op de P-behandelingen kan dus ook een gevolg zijn van relatief hoge P-gehalten in het voedsel over alle behandelingen. Volgens deze redenering is in deze proef het P gehalte in het voedsel niet primair limiterend geweest voor de groei en productie van eieren. Limitatie door P treedt dan pas op boven een N:P ratio van 20 (tussen 20 en 25), bij N:P ratio's beneden 20 is P niet limiterend voor de groei. Toch zijn er wel subtiele effecten van P-additie op de groei en reproductie gevonden. Veldkrekels die voedsel kregen van met P behandelde proefvlakken hadden een kortere levensduur en legden meer eieren per dag in de ei-leg periode dan veldkrekels die voedsel kregen van plots zonder P-additie. Deze vrouwtjes stierven over het algemeen kort na het leggen van de laatste eieren; vrouwtjes die voedsel kregen van plots zonder P-additie leefden nog meerdere dagen zonder nog eieren af te zetten. De reproductieve levensduur van vrouwtjes die voedsel kregen van plots met P-additie was significant korter. Dit indiceert dat de vrouwtjes die voedsel kregen uit plots zonder P-additie meer energie reserves over hielden na eieren te hebben afgezet. Voedsel met hoge P-gehalten stelt deze vrouwtjes kennelijk in staat om relatief snel alle bouwstoffen en energie reserves in eiproductie te investeren; waarna deze vrouwtjes vervolgens snel stierven.

5.3.3 Effect van Dolokal toediening op groei en reproductie

Het effect van voedsel uit plots met Dolokal toediening op de groei en reproductie van Veldkrekels was beduidend anders dan vooraf verwacht. Dolokal toediening had het sterkste effect op reproductie (significant), dagelijks reproductiepotentieel (significant), groei in de rijpingsperiode (trend) en gewichtsafname in de reproductieve periode (trend). Het effect van Dolokal additie op al deze parameters wijzen dezelfde kant uit: een negatief effect op groei, snelheid van eiafzet en totale reproductie.

Het achterliggende mechanisme van dit effect kan op basis van de resultaten uit dit experiment alleen niet worden verklaard. Dolokal additie had met name een effect op het magnesium gehalte in de planten, deze was significant hoger in de plant chemische analyses (paragraaf 4.2.2 en 0) in de met Dolokal behandelde plots. Ook in de chemische analyse van het krekkel voedsel was dit effect duidelijk waarneembaar. Voor alle tweewaardige metaal ionen (en driewaardig Fe) geldt dat de ratio's in de planten in de Dol + behandelingen wat betreft metaal:Mg ratio beduidend lager liggen in de Dol+ behandelingen, met als sterkste verandering de Mn:Mg ratio.

Het is niet waarschijnlijk dat Mg gehalten in het voedsel zelf leiden tot acute toxiciteit van Mg voor Veldkrekels. Voor planten is een Mg gehalte tussen 0,15 en 0,35% optimaal voor groei (Shaul 2002); in deze proef was het Mg gehalte in Dol – behandelingen 0,11 en 0,13% voor grassen respectievelijk struikhei. In de Dol + behandelingen was dit 0,18 resp 0,23%. Op basis van deze waarden is het aannemelijk dat de hogere Mg waarden in de Dol+ behandelingen niet tot een overmaat van Mg in de plant heeft geleid; eerder tot een stimulans voor maximale groei. Mg zelf is bovendien een belangrijk sporenelement voor alle organismen. Het is het centrale atoom in chlorofyl en essentieel voor het vormen van ribosomen uit de RNA subunits waaruit het is opgebouwd (Shaul 2002). Voor dierlijke organismen is in de regel eerder sprake van een gebrek aan Mg in het voedsel. In een correlatieve studie naar het effect van plantkwaliteit van heidevegetatie op de totale biomassa van ongewervelde fauna op de Sallandse Heuvelrug was het plant Mg gehalte een significante positieve predictor van de totale biomassa van ongewervelden in de struiklaag (Vogels 2013).

Dat voedsel uit plots met Dolokal additie heeft geleid tot een verminderde inname-efficiëntie van voedsel wordt bovendien ondersteund door de waarneming dat juist deze vrouwtjes een sterke verhoogde agressiviteit en uiteindelijk kannibalisme op de bijgeplaatste mannetjes vertoonden ten opzichte van de andere behandelingen. Ook de groei (wat minder sterk) in de rijpingsfase en verlies van gewicht in de eileg-fase (minder sterke afname) wijzen op een gebrek aan voedselreserves bij deze groep. Van een verhoogde mortaliteit was echter geen sprake, wat eerder wijst op een geïnduceerd gebrek aan voedingsstoffen dan op directe toxiciteit.

Mogelijke hypothesen die het mechanisme achter het gevonden effect kunnen verklaren moeten waarschijnlijk dus buiten een directe toxiciteit van Mg op krekels gezocht worden. Aangezien de hogere Mg gehalten waarschijnlijk verband houden met hogere chlorofyl gehalten in de plantweefsels, is een eerste mogelijke verklaring dat een hoger chlorofyl gehalte heeft geleid tot een verhoogde vastlegging van C in de plant. Als dit heeft geleid tot een overmaat van C in de plant is het mogelijk dat een deel van dit overtollige C is geïnvesteerd in secundaire metabolieten, in plaats van groei. Op de geplagde bodems heeft het plaggen er toe geleid dat de vegetatie sterker door N gelimiteerd is geraakt, in de P-behandelde plots is waarschijnlijk sprake van enkel N-limitatie. Door een gebrek aan N kan niet alle C in groei geïnvesteerd worden, en is het overschot mogelijk in secundaire metabolieten geïnvesteerd. In struikhei zijn tannines en fenolen de belangrijkste vorm van anti-vraat stoffen (van Genderen et al. 1996). Onder verhoogde stikstof depositie neemt het gehalte aan tannines en fenolen in struikhei af (Hofland-Zijlstra & Berendse 2009); omgekeerd is het dus mogelijk dat onder invloed van verlaagde N-beschikbaarheid, in combinatie met verhoogde Mg beschikbaarheid (als dit heeft geleid tot verhoogde

vastlegging van C) het fenol en tannine gehalte in struikheide toenemen. Een mogelijke hypothese is dus een verhoogd tannine gehalte in het voedsel van plots met Dolokal additie. Een andere verklaring is dat de opname van tweewaardige metaal ionen (inclusief ijzer (III), dat in het darmwand epitheel eerst wordt gereduceerd tot ijzer (II)) in de darmwand van veldkrekels wordt geremd door hogere Mg gehalten in het voedsel. Opname van tweewaardige metaal ionen wordt in het darm epitheel gereguleerd door transporter eiwitten. In mensen is dit eiwit bekend als Divalent Metal Transporter -1 (DMT-1), in *Drosophila* is een homoloog eiwit gevonden voor DMT-1, genaamd Malvolio (Mandilaras et al. 2013), die niet alleen voor ijzer opname van belang blijkt, maar waarschijnlijk voor alle tweewaardige metaal ionen, waaronder koper (Southon et al. 2008). Beide eiwitten zijn verantwoordelijk voor de opname van ijzer (II) uit de darmen naar het darmepitheel, waarbij concurrentie tussen verschillende metaal ionen optreedt. Bij DMT-1 is aangetoond dat hoge Ca en Mg gehalten in de darm leiden tot een verminderde Fe opname (Shawki & Mackenzie 2010). Mogelijk heeft een verandering in metaal : Mg ratio's in het voedsel geleid tot een verminderde opname van een ander sporenelement. Of dit ijzer, mangaan, koper of een ander tweewaardig micro-nutriënt is, is uit deze resultaten echter niet op te maken. Volgens deze hypothese heeft de verandering in [metaal²⁺]:Mg ratio geleid tot een (versterking) van de deficiëntie van een ander sporenelement. Gezien de beperkte hoeveelheid Mn in struikheide (en daarmee in het voedsel) is het te verwachten dat een ander sporenelement dat mogelijk nog beperkter voorradig is in de bodem, al helemaal nauwelijks nog wordt opgenomen in de plant, bv. Co (zie data bodemsamenstelling Oud Reemst).

5.3.4 Implicaties van negatieve effecten van Dolokal toediening op plantkwaliteit

Anders dan vooraf verwacht had vegetatie afkomstig van plots met Dolokal additie een significant negatief effect op de reproductie van Veldkrekels. Kennelijk heeft een overmaat aan calcium en magnesium na plaggen in droge, zure heide in ieder geval op de korte termijn als gevolg dat de plantkwaliteit voor herbivoren achteruit gaat. Zoals eerder in de discussie beschreven kan dit ofwel een tijdelijk probleem zijn (hogere concentraties vraat remmende stoffen in de plant als gevolg van hogere fotosynthese activiteit), of versterkt de hogere plant Mg-gehalte een latent gebrek aan een ander sporenelement voor deze soort. Deze sporenelementen zijn als gevolg van verzuring versterkt uitgespoeld, maar zijn door het plagbeheer eveneens sterk in beschikbaarheid afgenomen. Het is niet onaannemelijk dat additie van grote hoeveelheden Ca en Mg kan leiden tot een verstoring van de opname van andere sporenelementen. In dat licht kan plaggen beschouwd worden als een maatregel die verschillende elementen in te hoge mate afvoert, en bekalking met enkel Ca en Mg (Dolokal) als een maatregel die vervolgens deze elementenbalansen verder verstoort. Of dit probleem ook op de middellange en lange termijn blijft spelen, kan op basis van dit onderzoek niet worden voorspeld. Bovendien is in dit onderzoek de veld respons van fauna niet onderzocht. Mogelijk heeft een hoger aandeel van kruidachtigen in de bekalkte (P- bemeste) plots een sterker positief effect op faunadiversiteit dan enkel de voedselkwaliteit van Struikheide en grasachtigen. Hopelijk levert vervolgonderzoek naar de veldrespons van fauna meer duidelijkheid op over de kant waarop de medaille zal vallen.

5.4 Samenvatting resultaten met betrekking tot onderzoeksvragen

5.4.1 Plant beschikbaar P en plant N:P ratio

1. *(In welke mate) leidt P-additie na plaggen tot een verhoging van de plant beschikbare P?*

Plant beschikbaar P nam significant toe als gevolg van toevoeging van P aan de bodem. In het eerste onderzoeksjaar was plant beschikbaar P sterk verhoogd ten opzichte van de controle behandelingen. In het tweede onderzoeksjaar was plant beschikbaar P gedaald tot de nulsituatie in de met P behandelde proefvlakken, maar was desondanks nog steeds significant hoger dan in de controle behandelingen. In het tweede jaar was het plant beschikbare P in de controle vlakken namelijk sterk gedaald ten opzichte van de nulsituatie.

2. *(In welke mate) leidt bekalking na plaggen tot een verhoging van de plant beschikbare P?*

In dit onderzoek is geen significant effect van bekalking op plant beschikbaar P aangetoond.

3. *(In welke mate) leidt bekalking in combinatie met P-additie na plaggen tot een verhoging van de plant beschikbare P?*

Er was geen positieve interactie tussen bekalking en P-additie op het plant beschikbare P gevonden.

4. *Leidt P-additie na plaggen tot een verlaging van de N:P ratio in de bovengrondse biomassa van de vegetatie?*

P-additie na plaggen leidde tot een significant lagere N:P ratio van de bovengrondse biomassa van zowel Struikhei als Pijpenstrootje. Deze lag tussen 18 en 23 (struikhei) en 25-29 (pijpenstrootje) in de niet behandelde proefvlakken en tussen 10 en 12 (struikhei) en 12 en 15 (Pijpenstrootje) in de met P behandelde proefvlakken.

5.4.2 Effecten van behandeling op modelsoort *Gryllus bimaculatus* en *Gryllus campestris*

5. *In welke mate is P, in relatie tot eiwit en koolhydraten, limiterend voor de groei en overleving van de modelsoort *Gryllus bimaculatus*?*

Hoge mortaliteit in de proeven met deze modelsoort heeft het niet mogelijk gemaakt om harde uitspraken te doen over de mate van limitatie op groei en overleving van *G. bimaculatus*.

Sterke limitatie van P op de groei en overleving van *G. bimaculatus* lijkt op te treden bij P gehalten lager dan 0.4%. Bij een P-gift beneden deze waarden werd een reductie van de totale hoeveelheid geconsumeerd voedsel waargenomen, wat een indirecte indicatie is voor P-gelimiteerde groei.

6. *Is de modelsoort *Gryllus bimaculatus* in staat om hun totale voedsel inname af te stemmen op het P-gehalte van hun voedsel; met andere woorden: kunnen ze compenseren voor lage P gehalten?*

Er is geen compenseergedrag gevonden voor voedsel met lage P-gehalten. Voedsel met lage P-gehalten werd niet in grotere hoeveelheden geconsumeerd.

Krekels die voedsel aangeboden kregen met lage gehalten aan P consumeerden minder voedsel dan krekels die voedsel aangeboden kregen met hoge gehalten aan P. Dit is in feite het omgekeerde van compensatory feeding: waarschijnlijk leidt een sterke P-limitatie in het voedsel tot een verminderde voedselbehoefte en bijgevolg lagere inname van voedsel, onafhankelijk van de eiwit en koolhydraatgehalte.

7. *Treden er als gevolg van kwaliteitsverschillen in de vegetatie van het veldexperiment verschillen op in groei, overleving en reproductiecapaciteit van de modelsoort Gryllus campestris tussen de verschillende behandelingen?*

Er was geen verschil in totale reproductie tussen krekels die voedsel ontvingen uit P behandelde proefvlakken en krekels die voedsel ontvingen uit proefvlakken zonder P-behandeling. Veldkrekels die voedsel ontvingen uit de met P behandelde proefvlakken kenden een kortere reproductieve levensduur en kenden bijgevolg wel een hoger dagelijks reproductiesucces dan krekels die voedsel ontvingen uit onbehandelde proefvlakken.

Bekalking met dolokal had een sterk negatief effect op totaal reproductiesucces en dagelijks reproductiesucces. Hieraan gerelateerd werden significante trends in groeisnelheid in de rijpingsperiode (lager) en gewichtsverlies tijdens de eilegfase (lager) gevonden. Deze trends zijn in lijn met de significant lagere totale reproductie. Een sterk verhoogde mate van kannibalisme bij krekels die voedsel uit dolokal behandelde proefvlakken ontvingen is eveneens een sterke indicatie dat nutriëntgebreken verantwoordelijk zijn voor het gevonden sterk negatieve effect van bekalking op groei en reproductie. De werkingsmechanismen hierachter zijn in deze studie geen onderwerp van onderzoek geweest. Hypothesen voor het achterliggende werkingsmechanisme zijn: 1) een verhoging van gehalten anti-vraatstoffen in de planten die groeien op met dolokal behandelde proefvlakken, of 2) een verlaging van de opname efficiëntie van tweewaardige metaal ionen (sporenelementen) in zowel plant als krekels, als gevolg van verdringingseffecten door sterk hogere Ca^{2+} en Mg^{2+} concentraties in bodem en plant.

6 Implicaties voor het beheer

6.1 Plaggen en het tekort vervolgens aanvullen

Uit dit onderzoek, maar ook uit eerdere onderzoeken (Bijlsma et al. 2009; De Graaf et al. 2004; Vogels et al. 2011; Wallis de Vries et al. 2014) blijkt dat het zeer moeilijk is om door middel van alleen plagbeheer te komen tot het herstel van soortenrijke droge heidevegetatie op lemige zandgronden. Door plaggen treedt een te sterke deficiëntie van fosfaat in de bodem op. Bovendien wordt door alleen plaggen de buffercapaciteit van de bodem niet hersteld. De beste met onderzoek onderbouwde herstelmaatregel tegen verzuring is bekalken met dolokal na plaggen met uitsparing van restpopulaties. Dit leidt tot herstel van het zuurbufferend vermogen van de bodem, wat in ieder geval voor de vegetatie positief effect heeft. Uit dit onderzoek blijkt echter dat dit op de korte termijn kan leiden tot het creëren van weer een nieuwe onbalans, dit keer in de beschikbaarheid van sporenelementen, met negatieve consequenties voor de voedselkwaliteit van de vegetatie voor de fauna. Alleen bekalken na plaggen kan dus voor de fauna verkeerd uitpakken, daarom zullen ook sporenelementen weer voldoende moeten worden aangevuld.

Mogelijk zijn andere bekalkingsvormen (slow release mineralen additie door middel van steenmeeltoediening) beter bruikbaar; de effectiviteit van verschillende alternatieve steenmeel soorten wordt momenteel in ander onderzoek op een drietal locaties experimenteel onderzocht. Om de nutriëntenbalans te herstellen zou na plagbeheer een nabehandeling met een eenmalige fosfaatgift vereist zijn, in combinatie met een bekalkingsvorm die niet leidt tot de eerder gevonden onbalansen in Ca en Mg ten opzichte van andere elementen, mogelijk door toediening van steenmeel.

Plaggen en vervolgens tekorten aanvullen is dus nog experimenteel en tegelijk dringt zich de vraag op of plagbeheer met al deze nabehandelingen niet nodeloos complex en inefficiënt is, en of er niet beter gekozen kan worden voor minder ingrijpende maatregelen, die weliswaar minder N afvoeren, maar het bodemprofiel en de aanwezigheid van sporenelementen grotendeels ongemoeid laten. Zie hiervoor de paragraaf verderop over alternatieven.

6.2 P-additie en bufferherstel op bestaande plagbanen uit het recente verleden

6.2.1 Kleinschalige experimentele uitvoering

Waar er in het recente verleden geplagd is, is de vraag wat er gedaan kan worden om alsnog buffering en onbalansen te herstellen. Op basis van dit tweejarig onderzoek is het nog prematuur om nabehandeling met Dolokal en fosfaat van alle plagvlakken in droge heide (op vergelijkbare bodems) op grootschalige wijze uit te voeren. Zeker gezien de onzekerheden met betrekking tot de resultaten van de plantkwaliteit voor fauna na Dolokal-bekalking is het raadzaam om een dergelijke maatregel in dit stadium nog niet breed toe te passen. Ook blijkt uit dit onderzoek dat Pijpenstrootje op de korte termijn het meest kan profiteren van de verhoogde beschikbaarheid van P, wat een risico op hernieuwde vergrassing door Pijpenstrootje met zich mee brengt.

Toch is het zeker zinvol om een deel van de in het verleden geplagde oppervlakken deze nabehandeling als proefmaatregel al te geven en hier verder van te leren. Met name op het Veluwe massief zijn in het verleden grote oppervlakken door *Molinia* vergraste droge heide op grote schaal geplagd. Op deze plagbanen ontwikkelen zich vegetaties die weliswaar weer

door Struikheide gedomineerd worden, maar verder zeer soortenarm van karakter blijven. Ontwikkeling van een moslaag op de bodem treedt eveneens zeer langzaam op. Te overwegen valt om plagstroken uit het recente verleden op humuspodzolen en gedegradeerde moderpodzolen in de toekomst alsnog door middel van een eenmalige fosfaatgift en bekalking te behandelen. Aanbevolen wordt om dit per terreineenheid op 1 plagbaan uit te voeren, en de behandeling goed te documenteren. Bij voorkeur wordt een plagbaan zo gekozen, dat deze in de directe nabijheid ligt van een plagbaan uit nagenoeg dezelfde periode, zodat een goede vergelijking mogelijk is. Ideaal is om 1 plagbaan uit een jaarserie van plagbanen te behandelen.

6.2.2 Vuistregels voor experimentele bekalking en fosfaatbemesting

Als vuistregel voor experimentele fosfaatbemesting na plaggen in een sterk vergraste situatie kan gesteld worden dat een eenmalige gift van 50 kg P per ha, voorafgegaan door een gift van 2 ton kalk per ha afdoende moet zijn om de N:P ratio te herstellen, en tevens voor langere tijd de basenverzading te herstellen. Gezien de in dit onderzoek gevonden negatieve effecten van Dolokal als bufferstof op de fauna, is het te overwegen om te kiezen voor een alternatieve vorm van bufferherstel, bijvoorbeeld het toedienen van een minerale vorm van een bufferstof (steenmeel). De effectiviteit van deze stoffen is echter nog onderwerp van onderzoek, waardoor er momenteel geen garantie kan worden gegeven op de effectiviteit van deze stoffen met betrekking tot herstel van de basenverzadiging. De in dit onderzoek gebruikte Natrium-dihydroxy-fosfaat-dihydraat ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) is eenvoudig in grote hoeveelheden verkrijgbaar en goed oplosbaar in water. Dit maakt het mogelijk om grote oppervlakken door middel van een sproeitank gelijkmatig over het te behandelen oppervlak toe te dienen. De prijs voor 25 Kg van deze fosfaatvorm is op moment van schrijven ongeveer 90 euro. Daarvan bestaat 26% van het gewicht uit P, dus voor 1 ha P-bemesting is in totaal 194 Kg van deze stof nodig. Totale kosten per ha bedragen dus 700 euro. Fosfaatmeststof uit de landbouwkundige hoek (tripelsuperfosfaat) is een stuk goedkoper: 32 euro per 25 Kg. Voor 1 ha P-bemesting is 260 kg nodig, wat de prijs per ha brengt op ongeveer 325 euro. Deze meststoffen bevatten naast fosfaat echter ook andere nutriënten en bufferstoffen. Zo bevat tripelsuperfosfaat naast 45% P_2O_5 ook 4.5% SO_3 (welke in contact met water omgezet wordt in het sterke zuur H_2SO_4) en 24% CaO (welke in oplossing het uit SO_3 gevormde zuur weer kan neutraliseren). Wat de effecten hiervan zijn op de vegetatieontwikkeling en faunarespons is in deze studie niet onderzocht, hiervan is de aanbeveling om deze maatregel op kleinschalige wijze toe te dienen en de effecten goed te documenteren zeker van toepassing. Voordeel van deze meststoffen is dat ze doorgaans in korrelvorm verkocht worden en dus eenvoudig met een strooier toegediend kunnen worden. Op basis van monitoring van zowel het na-behandelde plagvlak als een onbehandeld plagvlak kan geëvalueerd worden of deze beheermaatregel inderdaad leidt tot het beoogde resultaat. Bovendien kan op deze wijze meer ervaring worden opgedaan over de manier van uitvoeren en kan de effectiviteit van deze maatregel door de beheerders worden getoetst op bredere geldigheid. Bij de monitoring wordt sterk aangeraden om in ieder geval de respons van de fauna goed te volgen. Daarnaast is het zeer waardevol om ook de bodemchemische respons en de respons van de vegetatie goed te documenteren en te delen met andere beheerders en onderzoekers. Deze gegevens zijn van grote waarde om de resultaten met betrekking tot de fauna respons goed te kunnen interpreteren.

6.3 Alternatieven

Zoals eerder aangegeven is het de vraag of er minder ingrijpende alternatieven voorhanden zijn, gezien het ingrijpende effect van plaggen en de onzekerheden bij noodzakelijke nabehandelingen.

Een beheerplan voor het heidelandschap moet uitgaan van een (landschaps)ecologische systeemanalyse (Bijlsma et al. 2012; Nijssen & Vogels 2014; Siepel et al. 2009; van der

Molen et al. 2010) waarbij leemgehalte van de bodem, bodemtypen en historisch landgebruik belangrijk sturen in de keuze van maatregelen. Naast niets-doenbeheer en begrazing in struikheidevegetaties, zijn maaien, beakkeren, branden, (druk)begrazing, chopperen en kleinschalig plaggen in vergraste heidevegetaties, aangevuld met verzuringsbestrijdende maatregelen (bekalken, mogelijk steenmeeltoediening), veel beter geschikt voor het behoud en herstel van de biodiversiteit van droge heidelandschappen dan maatregelen die sterk de nadruk leggen op het maximaliseren van stikstofafvoer zoals plaggen. Omdat er nog veel onzekerheden zijn met de betrekking tot de effectiviteit op met name de fauna van te nemen alternatieve maatregelen, kunnen goed gekozen en gevolgde (vergelijkings)proeven op enkele procenten van de oppervlakte van een heideterrein waardevolle nieuwe kennis genereren terwijl de risico's op negatieve effecten door de kleinschaligheid beperkt blijven.

Gedacht kan worden aan maatregelen die in ieder geval de dominantie van Pijpenstrootje sterk terugdringen (bijvoorbeeld herhaalde inzet van drukbegrazing door schapen) in combinatie met een eenmalige verzuringsbestrijdende maatregel. Dolokaltoediening op sterk organische bodems brengen een risico van versnelde mineralisatie met zich mee, waardoor de hergroei van de vergrassers alleen maar wordt gestimuleerd. Maar trager werkend steenmeel is, wanneer uit onderzoek blijkt dat dit effectief is in het herstel van de basenverzadiging, in dergelijke gevallen mogelijk bruikbaar. Experimenten om dit te onderzoeken zijn gestart.

In situaties met over zeer grote oppervlakten dominantie van Pijpenstrootje zal men in de regel ook wat willen doen. Plaggen is een herstelmaatregel die dominantie van Pijpenstrootje effectief kan doorbreken. In zeer sterk vergraste situaties over grote oppervlakten is het vaak de enige werkbare maatregel, maar in veel situaties zijn ook alternatieve beheeropties mogelijk. Een iets minder ingrijpend alternatief is chopperen, hiermee wordt in ieder geval een deel van het organische stof in de bodem gespaard. Een minder ingrijpende maatregel is drukbegrazing met schapen. In de praktijk blijkt dat in ieder geval matig vergraste vegetaties door inzet van deze maatregel weer kunnen worden omgevormd naar droge heidevegetaties (Verbeek et al. 2006). Als stelregel op dit moment kan in ieder geval worden genomen dat wanneer de mogelijkheid bestaat om een beheervorm in te zetten die het bodemprofiel intact laat, dit de voorkeur heeft boven meer ingrijpende beheervormen (zoals chopperen of plaggen).

Daarnaast is in van nature zure, zeer zwak gebufferde droge habitattypen zoals droge heide, ook het bestrijden van verzuring bij de bron van groot belang. Aangezien de zure depositie in de vorm van zwaveldioxide sterk is teruggedrongen in de laatste decennia, is ammoniakdepositie tegenwoordig de belangrijkste verzurende factor en moet deze depositie met generiek te nemen maatregelen verder omlaag gebracht worden.

7 Literatuur

- Behmer ST (2009) Insect Herbivore Nutrient Regulation. In: Annual Review of Entomology, vol 54. Annual Review of Entomology. pp 165-187.
doi:10.1146/annurev.ento.54.110807.090537
- Berendse F (1990) Organic-matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. *Journal of Ecology* 78:413-427
- Berner D, Blanckenhorn WU, Korner C (2005) Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged *Oikos* 111:525-533
- Bijlsma RJ, de Waal RW, ten Hoedt A (2013) Ecological qualities emerging from non-intervention management of heathlands. In: Diemont WH, Heijman WJM, Siepel H, Webb NR (eds) *Economy and ecology of heathlands*. KNNV publishing, Zeist, pp 229-258
- Bijlsma RJ, de Waal RW, Verkaik E (2009) Natuurkwaliteit dankzij extensief beheer - nieuwe mogelijkheden voor beheer gericht op een veerkrachtig bos- en heidelandschap. Wageningen. 112 pag.
- Bijlsma RJ, de Waal RW, Vogels JJ, Van den Burg AB (2012) Van heidegebruik naar -beheer: nieuwe inzichten voor het herstel van droge heide. vol 6. Wageningen
- Bobbink R, Brouwer E, Ten Hoopen J, Dorland E (2004) Herstelbeheer in het heidelandschap: effectiviteit, knelpunten en duurzaamheid. In: Van Duinen GJ et al. (eds) *Duurzaam natuurherstel voor behoud biodiversiteit. 15 jaar herstelmaatregelen in het kader van het overlevingsplan bos en natuur*. Expertisecentrum LNV, Ede, pp 33-70
- Bobbink R, Tomassen H, Weijters M, Hettelingh J-P (2010) Revisie en update van kritische N-depositiewaarden voor Europese natuur *De Levende Natuur*:254-258
- Chapman SB (1967) Nutrient budgets for a dry heath ecosystem in south of England. *Journal of Ecology* 55:677-&
- Dadd RH (1960a) The nutritional requirements of locusts 1 development of synthetic diets and lipid requirements. *Journal of Insect Physiology* 4:319-347 doi:10.1016/0022-1910(60)90057-3
- Dadd RH (1960b) The nutritional requirements of locusts 2 utilization of sterols. *Journal of Insect Physiology* 5:161-168 doi:10.1016/0022-1910(60)90001-9
- Dadd RH (1960c) The nutritional requirements of locusts 3 carbohydrate requirements and utilization. *Journal of Insect Physiology* 5:301-316 doi:10.1016/0022-1910(60)90012-3
- Dadd RH (1961a) The nutritional requirements of locusts 4 requirements for vitamins of the b-complex. *Journal of Insect Physiology* 6:1-12 doi:10.1016/0022-1910(61)90086-5
- Dadd RH (1961b) The nutritional requirements of locusts 5 observations on essential fatty acids, chlorophyll, nutritional salt mixtures, and the protein or amino acid components of synthetic diets. *Journal of Insect Physiology* 6:126-145
doi:10.1016/0022-1910(61)90035-x
- De Graaf M, Verbeek P, Robat S, Bobbink R, Roelofs J, de Goeij S, Scherpenisse M (2004) Lange-termijn effecten van herstelbeheer in heide en heischrale graslanden. 2004/288-O Ede. 219 pag.
- De Graaf MCC, Bobbink R, Smits NAC, Van Diggelen R, Roelofs JGM (2009) Biodiversity, vegetation gradients and key biogeochemical processes in the heathland landscape. *Biological conservation* 142:2191-2201
- De Graaf MCC, Bobbink R, Verbeek PJM, Roelofs JGM (1997) Aluminium toxicity and tolerance in three heathland species. *Water Air and Soil Pollution* 98:229-239
- De Graaf MCC, Verbeek PJM, Bobbink R, Roelofs JGM Restoration of species-rich dry heaths: the importance of appropriate soil conditions. In, 1998. Blackwell Science Ltd, pp 89-111
- Dorland E (2004) Ecological restoration of wet heaths and matgrass swards. "Bottlenecks and solutions". PhD thesis, Universiteit Utrecht
- Dorland E, Bobbink R, Messelink JH, Verhoeven JTA (2003) Soil ammonium accumulation after sod cutting hampers the restoration of degraded wet heathlands. *Journal of Applied Ecology* 40:804-814 doi:10.1046/j.1365-2664.2003.00845.x

- Elser JJ, Peace AL, Kyle M, Wojewodziec M, McCrackin ML, Andersen T, Hessen DO (2010) Atmospheric nitrogen deposition is associated with elevated phosphorus limitation of lake zooplankton. *Ecology Letters* 13:1256-1261 doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01519.x
- Falk K, Friedrich U, von Oheimb G, Mischke K, Merkle K, Meyer H, Härdtle W (2010) *Molinia caerulea* responses to N and P fertilisation in a dry heathland ecosystem (NW-Germany). *Plant Ecology* 209:47-56 doi:10.1007/s11258-010-9720-2
- Fottner S, Härdtle W, Niemeyer M, Niemeyer T, von Oheimb G, Meyer H, Mockenhaupt M (2007) Impact of sheep grazing on nutrient budgets of dry heathlands. *Applied Vegetation Science* 10:391-398
- Güsewell S (2004) N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist* 164:243-266 doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x
- Härdtle W, Niemeyer M, Niemeyer T, Assmann T, Fottner S (2006) Can management compensate for atmospheric nutrient deposition in heathland ecosystems? *Journal of Applied Ecology* 43:759-769 doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01195.x
- Härdtle W et al. (2009) Shifts in N and P Budgets of Heathland Ecosystems: Effects of Management and Atmospheric Inputs. *Ecosystems* 12:298-310 doi:10.1007/s10021-008-9223-3
- Haynes R (1982) Effects of liming on phosphate availability in acid soils. *Plant and Soil* 68:289-308 doi:10.1007/bf02197935
- Hofland-Zijlstra JD, Berendse F (2009) The effect of nutrient supply and light intensity on tannins and mycorrhizal colonisation in Dutch heathland ecosystems. *Plant Ecology* 201:661-675 doi:10.1007/s11258-008-9554-3
- Kleijn D, Bekker RM, Bobbink R, De Graaf MCC, Roelofs JGM (2008) In search for key biogeochemical factors affecting plant species persistence in heathland and acidic grasslands: a comparison of common and rare species. *Journal of Applied Ecology* 45:680-687 doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01444.x
- Larcher W (2003) *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer,
- Mandilaras K, Pathmanathan T, Missirlis F (2013) Iron Absorption in *Drosophila melanogaster*. *Nutrients* 5:1622-1647 doi:10.3390/nu5051622
- Marschner H (1995) *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 2nd edn. Academic Press, San Diego
- Nijssen M, Vogels JJ (2014) *Heidelandschap in ontwikkeling*. KNNV publishing, Zeist
- Perkins MC, Woods HA, Harrison JF, Elser JJ (2004) Dietary phosphorus affects the growth of larval *Manduca sexta*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 55:153-168 doi:10.1002/arch.10133
- Raubenheimer D, Simpson SJ (1993) the geometry of compensatory feeding in the locust. *Animal Behaviour* 45:953-964 doi:10.1006/anbe.1993.1114
- Roem WJ, Klees H, Berendse F (2002) Effects of nutrient addition and acidification on plant species diversity and seed germination in heathland. *Journal of Applied Ecology* 39:937-948
- Scheffer F, Schachtschabel HCP (1998) *Lehrbuch der Bodenkunde*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart
- Shaul O (2002) Magnesium transport and function in plants: the tip of the iceberg. *Biometals* 15:307-321 doi:10.1023/a:1016091118585
- Shawki A, Mackenzie B (2010) Interaction of calcium with the human divalent metal-ion transporter-1. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 393:471-475 doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.bbrc.2010.02.025
- Siepel H, Siebel H, Verstrael T, Van den Burg A, Vogels J (2009) Herstel van lange termijn effecten van verzuring en vermesting in het droog zandlandschap. *De Levende Natuur* 110:124-129
- Simpson SJ, Abisgold JD (1985) Compensation by locusts for changes in dietary nutrients - behavioral mechanisms. *Physiological Entomology* 10:443-452 doi:10.1111/j.1365-3032.1985.tb00066.x
- Southon A, Farlow A, Norgate M, Burke R, Camakaris J (2008) Malvolio is a copper transporter in *Drosophila melanogaster*. *J Exp Biol* 211:709-716 doi:10.1242/jeb.014159
- Spek T (2004) *Het Drentse esdorpenlandschap. Een historisch-geografische studie*. Matrijs, Utrecht
- van der Molen PC, Baaijens GJ, Grootjans AP, Jansen AJM (2010) *Landschapsecologische Systeem Analyse*.

- van Dobben HF, Van Hinsberg A (2008) Overzicht van kritische depositiewaarden voor stikstof, toegepast op habitattypen en Natura 2000-gebieden. Alterra, Wageningen. 79 pag.
- van Genderen H, Schoonhoven LM, Fuchs A (1996) Chemisch-ecologische flora van Nederland en België. Een inleiding over aard en ecologische betekenis van secundaire plantestoffen. Natuurhistorische Bibliotheek 63. KNNV, Utrecht
- van Rheenen JW, Werger MJA, Bobbink R, Daniels FJA, Mulders WHM (1995) Short-term accumulation of organic matter and nutrient contents in two dry sand ecosystems. *Plant Ecology* 120:161-171 doi:10.1007/bf00034345
- Velders GJM, Aben JMM, van Jaarsveld JA, van Pul WAJ, de Vries WJ, van Zanten MC (2010) Grootchalige stikstofdepositie in Nederland. Herkomst en ontwikkeling in de tijd. 63 pag.
- Verbeek P, De Graaf M, Scherpenisse M (2006) Verkennende studie naar de effecten van drukkbe grazing met schapen in droge heide - Effectgerichte maatregel tegen vermessing in droge heide. 2006/dk038-O Ede. 51 pag.
- Visanuvimol L, Bertram SM (2010) Dietary phosphorus availability influences female cricket lifetime reproductive effort. *Ecological Entomology* 35:386-395 doi:10.1111/j.1365-2311.2010.01195.x
- Visanuvimol L, Bertram SM (2011) How dietary phosphorus availability during development influences condition and life history traits of the cricket, *Acheta domesticus*. *Journal of Insect Science* 11
- Vogels J, Van den Burg A, Remke E, Siepel H (2011) Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van faunagemeenschappen van heideterreinen - Evaluatie en ontwerp van bestaande en nieuwe herstelmaatregelen (2006-2010). Den Haag. 238 pag.
- Vogels JJ (2013) Voedsel van korhoenkuikens onder het vergrootglas - De relatie tussen plantkwaliteit en dichtheid van ongewervelde fauna op de Sallandse Heuvelrug. Nijmegen. 34 pag.
- Vogels JJ, Webb NR, Siepel HH (2013) Impact of changed plant stoichiometric quality on heathland fauna composition. In: Diemont WH, Heijman WJM, Siepel HH, Webb NR (eds) *Economy and ecology of heathlands*. KNNV publishing, Zeist,
- Von Oheimb G et al. (2010) N:P Ratio and the Nature of Nutrient Limitation in Calluna-Dominated Heathlands. *Ecosystems* 13:317-327 doi:10.1007/s10021-010-9320-y
- Wallis de Vries MF, Bobbink R, Brouwer E, Huskens K, Verbaarschot E, Versluijs R, Vogels JJ (2014) Drukkbe grazing en chopperen als alternatieven voor plaggen van natte heide - Effecten op korte termijn en evaluatie van praktijkervaringen. Rapport OBN191-NZ Den Haag. 178 pag.

Bijlage 1: Beschrijvingen van de verschillende plagplekken uit het vooronderzoek

Plagplek 1

Wat oppervlakte betreft zou deze plagplek 4 proefvlakken kunnen herbergen. Het geheel ligt op een helling waarvan het laagste deel (2 vlakken) het meest homogeen is. In het laagste deel lijken de moderpodzolprofielen iets meer uitgeloofd dan plagplekken 2, 13, 16, 20, 21 en 22. De verdeling van organische stof is intern vrij homogeen. En beweegt zich ten opzichte van de andere proefvlakken rond het gemiddelde. Er is geplagd tot in de AE en Ahe (10-20 cm inclusief strooisellaag). In het lage deel ligt plaatselijk een enkele cm dik laagje verspoeld uitgeloofd zand (Afb. 7.2).

Plagplek 2

In plagplek 2 kunnen vier proefvlakken naast elkaar gelegd worden. De plek is homogeen wat betreft leemgehalte en profielopbouw en ligt vrij vlak zonder kuilen en geulen. Het organisch stofgehalte in de bovengrond kan van plek tot plek verschillen. Gemiddeld is het organisch stofgehalte van de bovengrond hier wat lager dan elders (plek 21 en 22 uitgezonderd). Er is geplagd tot in de ABe (diepte 15 tot 20cm).

Plagplek 13

Deze plek is minder uitgeloofd dan 1, 14, 17, 18 en 19, homogeen qua leemgehalte en profielopbouw. Het terrein is vlak zonder noemenswaardige kuilen. Er kunnen vier proefvlakken uitgezet worden. Er is geplagd tot in de ABe, soms in de AE (plagdiepte rond 15 cm). Gemiddeld organisch stofgehalte. Ruimte voor 4 proefvlakken

Plagplek 14

Meer uitgeloofd dan 13, 20,21 en 22. Gemiddeld organisch stofgehalte. Plaatselijk is een compacte B aangetroffen, wat op veel inspoeling van amorfe humus wijst. Daarmee wat minder homogeen in profielopbouw. Plagdiepte tot in AE of ABe met een geschatte diepte van 15cm. Ruimte voor 4 proefvlakken naast elkaar.

Plagplek 16

In zijn geheel genomen redelijk homogeen en behoort tot de minder uitgeloofde plagplekken. Het gemiddelde organisch stofgehalte in de bovengrond is aan de hoge kant. Er lijkt hier wat dieper geplagd (tot 20cm) tot in de B. Net genoeg voor 4 proefvlakken (mogelijk met wat bijplaggen).

Plagplek 17

Een enigszins onregelmatige plagplek door 2 geulen in het midden van de plek. Net genoeg voor 4 proefvlakken aan weerszijden van de geulvormige depressies (mogelijk met wat bijplaggen). Vrij sterk uitgeloofd met een hoger organisch stofgehalte dan gemiddeld. Wisselend geplagd in AE, ABe of tot in de B (plagdiepte 15 tot 25cm).

Plagplek 18,19

Vrij sterk uitgeloofd met een iets hoger organisch stofgehalte dan gemiddeld. Er is tot in de Ae, AB en tot in de B geplagd (plagdiepte variërend van 10 tot 25cm). Wat onregelmatig wat betreft profielopbouw. Op plek 18 ligt er een laagte in het midden. Aan weerszijden van deze laagte kan een proefvlak gelegd worden (in totaal 2). Plek 19 is eigenlijk net te klein. In geval van nood kunnen door bijplaggen hier twee proefvlakken aangelegd worden.

Plagplek 20

Het plot is op zich vlak genoeg, zonder hinderlijke kuilen maar lijkt slordig geplagd. Het lijkt er op dat sterk met Pijpenstrootje doorwortelde plekken meer weerstand bij het plagen boden waardoor ze plaatselijk wat hoger liggen. De plagplek is weinig uitgeloozd en heeft een gemiddeld organisch stofgehalte. Er is geplagd tot in de AB of tot aan de Bwsh (plagdiepte 10 tot 15cm). De plagplek biedt ruimte met wat bijplagen aan 4 proefvlakken.

Plagplek 21

In deze plagplek kunnen twee proefvlakken aangelegd worden (21a). Aan de ander kant van het wielspoor 21b is ruimte voor hooguit een vlak (met wat bijplagen). In vlak 21 en 22 bevinden zich de minst sterk gedegradeerde moderpodzolen. Er is tot in de ABe geplagd; soms tot in de B. De plagdiepte varieert van 10 tot 20 cm. Het organisch stofgehalte is intern homogeen, maar ten opzichte van de andere plagplekken lager (met uitzondering van 22).

Plagplek 22

Is mooi homogeen met weinig gedegradeerde moderpodzolen en een relatief laag gemiddeld organisch stofgehalte. De plagdiepte is 10 tot 15cm (in Abe) . Er kunnen twee proefvlakken aangelegd worden mits de plek iets vergroot worden.



Afb. 7.1. Onregelmatig microreliëf met verslechte en daardoor water stagnerende kuilen (o.a. plagplek 15).



Afb. 7.2. Verspoeld uitgeloogd zand in het lage deel van plagplek 1.

Bijlage 2: Detailbeschrijvingen van de bodemprofielen en humusbepalingen in de verschillende plagvlakken

plagplek	begin	eind	hor.	kleur	05% leem% lozelegr. grind	wortels	overgang	opmerkingen	
1	bodem (a)	0	13 AE	licht bruin/grijs	180	13 medium+ fijn			
		13	25 Bwsh	grijszwart	180 zeer weinig fijn	medium	duidelijk		
		25	38 Bws1	donkerroodbruin	180 fijn + medium	medium	geleidelijk		
		38	45 Bws2	bruin	180 fijn + medium	medium	geleidelijk		
		45	55 BC5	licht bruin	210 fijn + medium	weinig medium	geleidelijk		
		55	75 C	licht bruingeel	240 veel medium+fijn		geleidelijk	niet verdere boren	
		75 >			zeer veel medium				
		0	1.8 Faz	geelbruin				duidelijk/scherp	
		1.8	4.1 Hr	bruin				duidelijk/scherp	
		4.1	6 Hh	zwart				geleidelijk	
		6	9 AH	grijszwart	180 zeer weinig fijn				
		18	27 AE	donkergrijs	180 zeer weinig fijn				
		27	Abe	licht bruin/grijs	180 zeer weinig fijn				
2	bodem (a)	0	6 Abe	bruin/grijs	170 weinig fijn	medium+ fijn			
		6	11 Bwsh	grijszwart	170 weinig fijn	medium			
		11	23 Bws1	donkerroodbruin	180 weinig fijn	medium			
		23	39 Bws2	bruin	180 fijn+weinig medium	medium			
		39	65 BC5.1	lbruin	180-210 fijn+weinig medium	weinig medium			
		65	100 BC2	licht bruingeel	210-320 medium+weinig fijn	weinig medium			
		100	>130 C	licht geel	210-320 medium+weinig fijn				
		0	3.2 Faz	geelbruin				duidelijk	
		3.2	3.4 Hr	bruin				scherp	
		3.4	5 Hh	zwart				geleidelijk	
		5	26 Abe	licht bruin/grijs	170			geleidelijk	
		26 >	B2	donkerroodbruin	170				
		13	bodem (a)	0	0.1 verspeeld loodzand				
0.1	16 Bwsh			grijszwart	170 weinig fijn	medium+ fijn			
16	24 Bws1			donkerroodbruin	170 weinig fijn	medium			
24	37 Bws2			bruin	170 weinig fijn	medium			
37	48 BC5.1			lbruin	170 weinig fijn	weinig medium			
48	73 BC2			licht geelbruin	190-240 fijn	weinig medium			
73	> C			licht bruingeel	190-240 medium+ fijn				
0	0.9 Fa								
0.9	1.2 Hr								
1.2	4.1 Hh								
4.1	7 Ahe				170				
7	14 AE				170				
14	22 Bwsh				170				
22	Bws1		170			kruinig door wortelactiviteit			

plagplek	begin	eind	hor.	kleur	OS% leem%	korrelgr. µm	wortels	overgang horizonten	opmerkingen	
14	bodem (a)	0	0.1	verspoeld loodzand						
		0.1	7	ABe bruin	3	16	160 weinig fijn	medium+ fijn		
		7	12.3	Bwsh grijszwart	7	16	160 weinig fijn	medium		
		12.3	32	Bws1 donkerroodbruin	5	16	160 weinig fijn	medium		
		32	40	Bws2 bruin	1	14	160 weinig fijn	weinig medium		
		40	52	BCs libruin	0.4	14	160 weinig fijn	weinig medium		
		52	70	C1 geel	0.2	14	160 weinig fijn			
		70	90	C2 geel	0.1	10	190-240 medium+ fijn			
		90	>	C3 licht geel	8	210-320 medium+ fijn				
		humus referentie	0	1.9	Fa					
			1.9	3.3	Hr					
			3.3	4.1	Hh					
			4.1	15	AE1	3.5	15	160		
			15	23	AB	3	15	160		
	23		Bwsh	7	15	160				
								structuur door wortelactiviteit		
								opmerkingen		
								leem:14% comp.B comp.B		
								leem:11		
15	bodem (a)	0	3	AE bruin	6	12	170 weinig fijn			
		3	7	Bwsh grijszwart	8	12	170 weinig fijn	medium+ fijn		
		7	22	Bws1 donkerroodbruin	7	12	170 weinig fijn	medium		
		22	35	Bws2 bruin	2	12	170 weinig fijn	medium		
		35	48	BCs lichtbruin	0.7	12	170 weinig fijn	weinig medium		
		48	80	C1 lichtgeel	0.2	12	150 weinig fijn	weinig medium		
		80	>	C2(g) vaal geel	0.1	9	210-240 veel medium grind			
		humus referentie	0	1.3	Fimos					
			1.3	2	Fa					
			2	2.5	Hr					
			2.5	4.5	Hh	3.5		160		
			4.5	10.6	AHe	3	10	160		
			10.6	>	AE	7	10	160		
										niet verder te boren: weinig fijne Fe-vlekking
								duidelijk		
								scherp		
								geleidelijk		
								geleidelijk		
								structuur door wortelactiviteit		
								opmerkingen		
								leem:10% leem:13%		
17	bodem (a)	0	0.2	verspoeld loodzand						
		0.2	13	Bwsh zwart grijs	7	16	150 weinig fijn	medium+ fijn		
		13	24	Bws1 donkerroodbruin	6	16	150 weinig fijn	medium		
		24	33	Bws2 bruin	6	14	150 weinig fijn	medium		
		33	48	BC1 lichtbruin	1	14	150 weinig fijn	weinig medium		
		48	70	C1 lichtbruin	0.2	12	160-210 weinig fijn + medium	weinig medium		
		70	97	C2 lichtgeel	0.1	9	180-210 medium+ fijn			
		97	>	C3(g) vaal geel	0.1	7	210-320 medium+ fijn			
		humus referentie	0	5.7	Fa					
			5.7	6	Hr					
			6	6.7	Hh					
			6.7	>25	Ahe	6		150		
										enkele kleine Fe vlekken
										duidelijk
								scherp		
								geleidelijk		
								leem:14 leem:15 leem:15%		
								leem:8 >9		
								>5		
								7 4 8 7.5 4		
								6.5 6.5 10 10 6		
								6.5 leem:14 leem:15 leem:15%		
								8		

Bijlage 3: GPS Coördinaten en bodemchemie: organisch stof gehalte, Olsen extractie en destructie

Nr	Proefveld	Behandeling		Coördinaten		Datum	Diepte cm	Org. stof (%)	Massa-volume Kg droog/l vers	Olsen-P umol/l FW
		Ca	P	x	y					
1	1	-	+	185234	450441	9-7-2012	0-10	7,1	1,09	566
2		+	-			9-7-2012	0-10	7,4	1,07	518
3		+	+			9-7-2012	0-10	7,4	1,03	500
4		-	-			9-7-2012	0-10	7,8	1,09	582
5	2	+	+	185276	450396	9-7-2012	0-10	6,8	1,08	493
6		-	-			9-7-2012	0-10	7,2	1,07	470
7		+	-			9-7-2012	0-10	6,8	1,09	724
8		-	+			9-7-2012	0-10	6,7	1,17	717
9	3	-	-	185319	450471	9-7-2012	0-10	7,3	1,07	561
10		-	+			9-7-2012	0-10	7,4	1,01	476
11		+	+			9-7-2012	0-10	7,6	1,08	641
12		+	-			9-7-2012	0-10	6,1	1,19	330
13	4	-	+	185355	450518	9-7-2012	0-10	7,2	1,11	516
14		-	-			9-7-2012	0-10	6,6	1,09	448
15		+	-			9-7-2012	0-10	9,1	1,01	655
16		+	+			9-7-2012	0-10	8,6	0,95	567
17	5	+	+	185469	450716	9-7-2012	0-10	6,6	1,14	549
18		-	-			9-7-2012	0-10	7,7	1,05	511
19		-	+			9-7-2012	0-10	7,8	0,99	493
20		+	-			9-7-2012	0-10	7,4	1,08	498
21	Niet geplagd	-	-	185309	450503	9-7-2012	0-10	18,6	0,76	620
22		+	-			9-7-2012	0-10	21,0	0,70	879
23		+	+			9-7-2012	0-10	19,9	0,68	1007
24		-	+			9-7-2012	0-10	21,4	0,77	786

Destructie

Nr	Al	Ca	Fe	K	Mg	Mn	P	S	Si	Zn
	mmol/l FW	mmol/l FW	mmol/l FW	mmol/l FW	mmol/l FW	mmol/l FW	mmol/l FW	mmol/l FW	mmol/l FW	mmol/l FW
1	72,48	14,77	55,35	4,86	5,46	0,14	3,12	7,60	11,33	0,11
2	80,24	9,11	61,67	4,72	5,65	0,16	2,93	8,78	6,59	0,10
3	80,02	5,92	59,13	4,13	4,92	0,15	2,51	5,80	8,96	0,12
4	52,14	6,34	41,25	3,91	4,62	0,10	2,35	6,84	12,45	0,10
5	98,77	5,51	74,19	3,63	5,58	0,17	2,61	5,73	9,49	0,08
6	47,28	6,71	30,34	3,40	4,33	0,11	2,81	6,78	11,88	0,11
7	57,16	6,81	41,63	4,07	4,78	0,15	3,21	5,87	9,38	0,08
8	78,30	7,08	75,22	4,62	5,73	0,23	3,25	7,05	10,74	0,11
9	64,76	4,98	57,28	3,81	4,50	0,13	2,69	4,78	10,10	0,06
10	70,03	6,17	71,47	4,24	4,81	0,16	2,36	6,82	11,27	0,08
11	57,25	5,77	42,68	4,76	4,83	0,12	3,19	6,36	11,19	0,08
12	27,53	6,23	12,26	2,20	3,29	0,03	1,98	5,76	12,33	0,07
13	83,75	6,04	75,99	4,58	5,40	0,18	3,05	6,80	11,63	0,09
14	74,81	7,27	54,53	4,13	5,51	0,16	2,48	5,49	10,68	0,08
15	79,46	6,51	68,76	4,62	5,65	0,15	3,06	7,09	9,78	0,09
16	82,37	7,55	68,41	5,44	6,04	0,16	3,69	9,48	9,37	0,10
17	79,37	7,99	61,82	5,15	5,75	0,17	3,09	6,48	11,03	0,09
18	91,17	7,88	64,99	5,90	7,16	0,21	3,17	7,39	9,36	0,11
19	92,69	7,55	83,08	4,65	5,88	0,20	2,75	6,75	10,68	0,09
20	94,42	9,19	75,15	5,52	7,03	0,23	3,41	7,96	10,32	0,13
21	63,80	6,78	42,32	6,12	5,64	0,18	4,63	16,53	7,08	0,18
22	55,47	7,83	36,42	5,22	5,30	0,18	6,35	20,92	6,97	0,20
23	59,20	6,01	34,07	5,58	5,12	0,20	5,73	18,93	5,87	0,21
24	80,05	7,86	45,56	6,23	6,31	0,24	6,11	20,97	8,21	0,24

Bijlage 4: Bodemchemie: organisch stof gehalte, Olsen extractie en destructie

Code	Datum	t=	Diepte cm	Behandeling		Code	Organisch stof (%)	Massa-volume Kg droog/l vers	Olsen-P umol/l FW	Al mmol/l FW
				Ca	P					
PM1	9-7-2012		0 0-10	-	-	0	7,82	1,09	582,38	52,14
PM2	9-7-2012		0 0-10	-	-	0	6,71	1,17	716,59	78,30
PM3	9-7-2012		0 0-10	-	-	0	7,28	1,07	561,48	64,76
PM4	9-7-2012		0 0-10	-	-	0	6,55	1,09	447,51	74,81
PM5	9-7-2012		0 0-10	-	-	0	7,72	1,05	511,40	91,17
PMC	9-7-2012		0 0-10	-	-	0	18,58	0,76	620,27	63,80
PM1	9-7-2012		0 0-10	+	-	Ca	7,36	1,07	517,61	80,24
PM2	9-7-2012		0 0-10	+	-	Ca	6,76	1,08	493,07	98,77
PM3	9-7-2012		0 0-10	+	-	Ca	6,14	1,19	329,58	27,53
PM4	9-7-2012		0 0-10	+	-	Ca	9,05	1,01	655,11	79,46
PM5	9-7-2012		0 0-10	+	-	Ca	7,41	1,08	498,26	94,42
PMC	9-7-2012		0 0-10	+	-	Ca	20,99	0,70	879,05	55,47
PM1	9-7-2012		0 0-10	-	+	P	7,13	1,09	565,54	72,48
PM2	9-7-2012		0 0-10	-	+	P	7,22	1,07	469,65	47,28
PM3	9-7-2012		0 0-10	-	+	P	7,38	1,01	475,86	70,03
PM4	9-7-2012		0 0-10	-	+	P	7,20	1,11	515,79	83,75
PM5	9-7-2012		0 0-10	-	+	P	7,80	0,99	493,26	92,69
PMC	9-7-2012		0 0-10	-	+	P	21,45	0,77	785,94	80,05
PM1	9-7-2012		0 0-10	+	+	P+Ca	7,42	1,03	500,00	80,02
PM2	9-7-2012		0 0-10	+	+	P+Ca	6,80	1,09	723,51	57,16
PM3	9-7-2012		0 0-10	+	+	P+Ca	7,58	1,08	641,44	57,25
PM4	9-7-2012		0 0-10	+	+	P+Ca	8,56	0,95	567,07	82,37
PM5	9-7-2012		0 0-10	+	+	P+Ca	6,62	1,14	548,79	79,37
PMC	9-7-2012		0 0-10	+	+	P+Ca	19,88	0,68	1007,01	59,20
<i>Destructie</i>										
Code	Datum	t=	Diepte cm	Behandeling		Code	Organisch stof (%)	Massa-volume Kg droog/l vers	Olsen-P umol/l FW	Al mmol/l FW
				Ca	P					
PM5	24-9-2013		1 0-10	-	-	0	6,95	1,06	549	155,3
PM1	24-9-2013		1 0-10	-	-	0	6,39	1,03	496	75,2
PM2	24-9-2013		1 0-10	-	-	0	6,54	0,97	441	103,1
PM3	24-9-2013		1 0-10	-	-	0	6,58	1,07	458	112,1
PM4	24-9-2013		1 0-10	-	-	0	7,77	0,88	451	86,7
PMC	24-9-2013		1 0-10	-	-	0	15,13	0,69	505	32,0
PM5	24-9-2013		1 0-10	+	-	Ca	7,15	1,03	447	101,4
PM1	24-9-2013		1 0-10	+	-	Ca	7,36	0,96	344	131,4
PM2	24-9-2013		1 0-10	+	-	Ca	6,61	1,06	398	93,6
PM3	24-9-2013		1 0-10	+	-	Ca	5,59	1,05	337	47,6
PM4	24-9-2013		1 0-10	+	-	Ca	8,65	1,01	494	101,2
PMC	24-9-2013		1 0-10	+	-	Ca	12,29	0,78	740	44,6
PM5	24-9-2013		1 0-10	-	+	P	7,12	1,09	683	150,9
PM1	24-9-2013		1 0-10	-	+	P	7,17	0,97	917	66,4
PM2	24-9-2013		1 0-10	-	+	P	7,15	1,00	706	62,0
PM3	24-9-2013		1 0-10	-	+	P	7,37	1,02	778	83,7
PM4	24-9-2013		1 0-10	-	+	P	6,82	1,01	994	143,5
PMC	24-9-2013		1 0-10	-	+	P	13,11	0,82	539	53,2
PM5	24-9-2013		1 0-10	+	+	P+Ca	6,01	1,18	657	95,9
PM1	24-9-2013		1 0-10	+	+	P+Ca	6,64	1,04	526	111,2
PM2	24-9-2013		1 0-10	+	+	P+Ca	6,98	1,01	831	84,1
PM3	24-9-2013		1 0-10	+	+	P+Ca	6,14	1,14	1008	99,7
PM4	24-9-2013		1 0-10	+	+	P+Ca	8,32	0,86	702	119,0
PMC	24-9-2013		1 0-10	+	+	P+Ca	13,75	0,79	886	54,0
<i>Destructie</i>										
Code	Datum	t=	Diepte cm	Behandeling		Code	Organisch stof (%)	Massa-volume Kg droog/l vers	Olsen-P umol/l FW	Al mmol/l FW
				Ca	P					
PM1	23-9-2014		2 0-10	-	-	0	6,60	0,94	396,67	61,61
PM2	23-9-2014		2 0-10	-	-	0	7,02	0,91	344,50	55,26
PM3	23-9-2014		2 0-10	-	-	0	6,83	0,91	336,37	78,33
PM4	23-9-2014		2 0-10	-	-	0	7,92	0,93	420,91	67,84
PM5	23-9-2014		2 0-10	-	-	0	6,95	1,03	502,52	84,14
PM1	23-9-2014		2 0-10	+	-	Ca	7,71	0,86	270,17	87,32
PM2	23-9-2014		2 0-10	+	-	Ca	6,68	0,97	267,79	66,91
PM3	23-9-2014		2 0-10	+	-	Ca	4,13	1,07	196,88	29,89
PM4	23-9-2014		2 0-10	+	-	Ca	8,53	0,96	424,39	57,66
PM5	23-9-2014		2 0-10	+	-	Ca	7,37	0,95	284,50	86,67
PM1	23-9-2014		2 0-10	-	+	P	7,68	0,90	822,31	49,82
PM2	23-9-2014		2 0-10	-	+	P	6,62	0,93	536,04	63,36
PM3	23-9-2014		2 0-10	-	+	P	6,61	0,90	412,38	84,49
PM4	23-9-2014		2 0-10	-	+	P	6,99	0,93	456,43	83,47
PM5	23-9-2014		2 0-10	-	+	P	6,74	0,90	633,22	89,57
PM1	23-9-2014		2 0-10	+	+	P+Ca	6,37	0,91	534,15	59,10
PM2	23-9-2014		2 0-10	+	+	P+Ca	6,90	0,95	963,97	68,83
PM3	23-9-2014		2 0-10	+	+	P+Ca	6,31	0,96	454,92	64,05
PM4	23-9-2014		2 0-10	+	+	P+Ca	7,47	0,83	424,01	68,66
PM5	23-9-2014		2 0-10	+	+	P+Ca	5,61	1,01	420,85	54,88

Bijlage 5: Bodemchemie: zout- en waterextractie

Code	Datum	t=	Diepte cm	Behandeling		Zoutextract 0,2M NaCl											NH4	Bas. Kat.
				Ca	P	pH NaCl	Al	Ca	Fe	K	Mg	Mn	P	S	Si	Zn		
				umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW		
PM1	9-7-2012	0	0-10	-	-	3,4	2872	586	11	589	276	4	1	98	51	22	1780	2314
PM2	9-7-2012	0	0-10	-	-	3,55	3381	604	5	631	255	3	1	130	39	19	1850	2350
PM3	9-7-2012	0	0-10	-	-	3,51	3176	470	18	683	213	3	1	94	36	20	1750	2048
PM4	9-7-2012	0	0-10	-	-	3,55	3149	451	11	462	187	2	1	104	40	20	1347	1738
PM5	9-7-2012	0	0-10	-	-	3,59	3020	588	14	568	243	5	1	111	42	20	1885	2229
PMC	9-7-2012	0	0-10	-	-	3,21	2626	1557	363	865	768	19	2	179	30	38	1007	5514
PM1	9-7-2012	0	0-10	+	-	3,45	3112	568	16	576	278	3	1	151	51	16	1903	2269
PM2	9-7-2012	0	0-10	+	-	3,61	3343	757	19	460	132	3	1	99	32	20	1076	2238
PM3	9-7-2012	0	0-10	+	-	3,26	1813	789	7	564	389	2	5	58	42	28	1193	2920
PM4	9-7-2012	0	0-10	+	-	3,44	3416	542	10	617	258	3	1	105	38	26	1634	2216
PM5	9-7-2012	0	0-10	+	-	3,5	3235	533	10	626	243	3	1	115	40	19	1759	2179
PMC	9-7-2012	0	0-10	+	-	3,19	2045	2169	719	913	1116	52	2	198	50	48	843	7483
PM1	9-7-2012	0	0-10	-	+	3,42	2964	623	29	610	247	4	0	104	46	16	2132	2349
PM2	9-7-2012	0	0-10	-	+	3,29	2594	871	8	659	325	4	1	61	45	39	1587	3050
PM3	9-7-2012	0	0-10	-	+	3,57	3171	421	4	590	165	5	1	140	34	19	1520	1762
PM4	9-7-2012	0	0-10	-	+	3,53	3588	497	23	564	233	3	1	192	38	17	1758	2025
PM5	9-7-2012	0	0-10	-	+	3,65	2967	396	12	576	182	2	0	124	30	16	1796	1731
PMC	9-7-2012	0	0-10	-	+	3,2	3095	2101	134	691	943	35	1	114	40	52	1164	6780
PM1	9-7-2012	0	0-10	+	+	3,48	2791	499	9	600	259	2	2	102	33	25	1779	2118
PM2	9-7-2012	0	0-10	+	+	3,31	3008	553	6	657	230	4	4	89	48	20	1752	2224
PM3	9-7-2012	0	0-10	+	+	3,34	2790	783	17	713	324	6	1	94	53	20	1890	2928
PM4	9-7-2012	0	0-10	+	+	3,48	3056	591	45	712	264	4	1	146	47	16	1935	2422
PM5	9-7-2012	0	0-10	+	+	3,5	3677	556	8	542	210	3	1	94	37	24	1319	2074
PMC	9-7-2012	0	0-10	+	+	3,23	2787	1372	340	652	690	19	2	125	27	35	741	4774
		t=		Behandeling		Zoutextract 0,2M NaCl											NH4	Bas. Kat.
				Ca	P	pH NaCl	Al	Ca	Fe	K	Mg	Mn	P	S	Si	Zn		
				umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW		
PM5	24-9-2013	1	0-10	-	-	3,66	2986	898	11	257	203	6	1	92	32	12	353	2459
PM1	24-9-2013	1	0-10	-	-	3,53	2467	548	7	343	208	4	1	75	35	9	1332	1855
PM2	24-9-2013	1	0-10	-	-	3,86	2614	1087	20	460	543	5	2	70	46	18	1746	3721
PM3	24-9-2013	1	0-10	-	-	3,59	2638	468	8	364	232	5	1	56	31	13	1348	1762
PM4	24-9-2013	1	0-10	-	-	3,49	2136	1158	14	196	402	4	1	50	27	20	327	3316
PMC	24-9-2013	1	0-10	-	-	3,27	1839	1726	31	605	825	32	2	76	31	21	405	5707
PM5	24-9-2013	1	0-10	+	-	3,88	784	3805	7	278	3844	6	1	141	47	10	172	15575
PM1	24-9-2013	1	0-10	+	-	4,01	798	3222	4	184	3242	4	1	149	34	7	451	13112
PM2	24-9-2013	1	0-10	+	-	4,41	95	5298	2	172	6956	3	1	83	39	4	397	24678
PM3	24-9-2013	1	0-10	+	-	4,09	66	3263	2	207	4034	4	1	26	32	7	569	14801
PM4	24-9-2013	1	0-10	+	-	4,16	183	5105	3	229	5188	3	1	79	38	7	341	20814
PMC	24-9-2013	1	0-10	+	-	3,45	992	3252	59	334	2697	9	7	96	61	20	289	12233
PM5	24-9-2013	1	0-10	-	+	3,69	2886	1278	12	255	452	6	1	108	42	15	869	3716
PM1	24-9-2013	1	0-10	-	+	3,41	2760	815	18	166	232	4	4	76	29	10	259	2261
PM2	24-9-2013	1	0-10	-	+	3,33	2186	1140	13	234	447	6	6	95	25	21	432	3407
PM3	24-9-2013	1	0-10	-	+	3,61	2233	879	8	282	315	5	2	57	32	14	1370	2670
PM4	24-9-2013	1	0-10	-	+	3,63	2312	755	10	159	286	3	2	62	21	8	447	2242
PMC	24-9-2013	1	0-10	-	+	3,2	2296	1742	101	492	589	19	2	92	37	25	476	5155
PM5	24-9-2013	1	0-10	+	+	4,69	15	7274	3	211	8681	4	1	117	45	2	188	32121
PM1	24-9-2013	1	0-10	+	+	3,96	598	3243	3	180	3363	4	1	86	32	10	561	13393
PM2	24-9-2013	1	0-10	+	+	3,54	1557	1942	5	184	2387	6	5	49	29	14	242	8842
PM3	24-9-2013	1	0-10	+	+	4,39	115	5392	2	208	6531	4	3	63	38	5	346	24054
PM4	24-9-2013	1	0-10	+	+	4,05	326	3373	4	141	3605	3	1	80	26	6	554	14096
PMC	24-9-2013	1	0-10	+	+	3,46	1074	2621	14	181	2096	7	1	78	44	10	76	9616

Zoutextract 0,2M NaCl																	
					pH NaCl	Al	Ca	Fe	K	Mg	Mn	P	S	Si	Zn	NH4	Bas. Kat.
		t=	Ca	P	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	ueq/l FW
PM1	23-9-2014	2 0-10	-	-	3,62	2056	544	5	137	281	2	1	61	25	7	256	1786
PM2	23-9-2014	2 0-10	-	-	3,55	2216	501	5	154	201	2	1	61	27	15	555	1559
PM3	23-9-2014	2 0-10	-	-	3,58	2391	510	6	103	179	2	1	68	25	13	171	1482
PM4	23-9-2014	2 0-10	-	-	3,45	2958	435	13	108	109	3	2	88	36	10	117	1195
PM5	23-9-2014	2 0-10	-	-	3,58	2868	430	8	122	145	2	2	91	33	13	67	1271
PM1	23-9-2014	2 0-10	+	-	4,29	75	3667	2	83	5088	1	1	114	22	5	38	17592
PM2	23-9-2014	2 0-10	+	-	3,89	557	2528	3	115	2854	2	1	75	28	13	377	10881
PM3	23-9-2014	2 0-10	+	-	3,85	183	1920	2	102	2890	1	2	47	34	8	59	9721
PM4	23-9-2014	2 0-10	+	-	3,84	652	3681	6	116	3650	2	1	108	30	14	33	14779
PM5	23-9-2014	2 0-10	+	-	4,48	66	4698	2	92	4718	2	2	144	25	4	35	18925
PM1	23-9-2014	2 0-10	-	+	3,41	2150	505	8	122	138	3	2	49	31	9	26	1408
PM2	23-9-2014	2 0-10	-	+	3,43	2460	881	7	144	297	5	3	44	35	25	11	2499
PM3	23-9-2014	2 0-10	-	+	3,68	2276	335	5	68	120	1	1	50	20	8	61	979
PM4	23-9-2014	2 0-10	-	+	3,64	2542	362	8	83	99	2	2	69	29	7	82	1005
PM5	23-9-2014	2 0-10	-	+	3,73	2303	437	5	103	126	2	1	55	24	11	13	1228
PM1	23-9-2014	2 0-10	+	+	3,82	456	3340	4		2884	2	2	70	28	9	21	12448
PM2	23-9-2014	2 0-10	+	+	3,76	549	3316	8	98	3100	2	2	84	32	11	17	12929
PM3	23-9-2014	2 0-10	+	+	3,7	884	1552	4	73	2249	1	3	52	34	9	32	7675
PM4	23-9-2014	2 0-10	+	+	4,11	238	4479	3	105	4838	1	1	96	27	4	38	18739
PM5	23-9-2014	2 0-10	+	+	3,93	434	2745	4	93	3963	2	2	82	38	8	21	13509

<i>Waterextract</i>											
pH	Al	Ca	Fe	Mg	Mn	Si	NO3	PO4	K	Na	Cl
	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW
4,63	61	34	15	3	0	58	24	2	74	82	121
4,64	59	35	17	4	0	38	77	2	103	112	125
4,66	78	71	24	7	1	27	27	1	113	80	145
4,53	30	13	6	2	0	13	45	1	35	41	47
4,77	65	36	11	4	0	37	63	2	69	60	86
4,13	41	81	6	10	0	24	29	4	79	109	135
4,57	53	45	14	6	0	53	131	2	109	207	288
4,62	80	26	15	4	0	38	34	2	97	90	93
4,59	40	776	9	45	1	42	22	3	62	51	73
4,61	41	33	13	3	0	37	55	3	64	83	94
4,6	195	47	22	5	0	42	52	0	82	100	122
4,1	87	47	4	6	1	8	4	3	57	80	92
4,69	54	40	14	5	0	48	33	9	67	99	175
4,62	58	78	19	7	0	49	40	4	81	80	160
4,66	58	36	15	4	0	36	52	2	102	112	115
4,45	50	86	18	11	0	45	164	3	143	303	328
4,79	73	30	16	3	0	32	30	1	77	76	93
4,16	43	154	9	17	0	43	88	1	86	129	142
4,62	77	29	17	3	0	36	27	3	78	82	125
4,52	65	31	10	4	0	52	42	3	71	56	89
4,52	31	85	13	12	0	64	61	1	86	89	145
4,64	39	29	11	3	0	46	38	2	78	81	114
4,44	66	107	17	16	0	36	182	3	110	130	134
4,15	31	77	7	9	0	32	28	3	71	90	99
<i>Waterextract</i>											
pH	Al	Ca	Fe	Mg	Mn	Si	NO3	PO4	Na	K	Cl
	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW
4,54	95	85	6	21	0	29	249	0	84	36	66
4,74	46	42	14	5	0	27	16	2	64	22	65
4,97	56	14	14	2	0	23	39	1	38	21	55
4,84	59	60	12	8	0	33	95	1	44	27	61
4,48	40	86	8	16	0	27	82	1	36	19	41
4,27	24	23	14	4	0	35	94	7	39	22	97
5,03	61	79	13	123	0	36	121	0	69	23	139
5,01	58	167	6	84	0	27	101	0	264	20	167
5,42	60	60	7	106	0	35	101	0	28	21	43
5,35	19	32	4	15	0	34	76	3	20	20	29
5,2	41	84	10	139	0	47	172	0	29	22	48
4,7	32	21	6	6	0	66	119	23	232	9	124
4,96	89	36	12	5	0	25	43	1	375	23	96
4,61	54	28	20	4	0	26	40	11	401	20	97
4,68	58	14	17	2	0	26	67	38	311	20	67
5,11	73	11	16	1	0	29	46	9	277	21	65
4,91	73	28	16	3	0	23	50	8	501	21	66
4,19	29	38	9	6	0	45	77	0	163	111	237
5,55	64	123	9	156	0	41	138	3	276	23	60
5,35	91	36	14	40	0	26	71	3	506	21	71
4,75	87	23	16	24	0	37	33	16	100	20	35
5,52	67	50	14	72	0	50	175	16	456	23	52
5,32	56	19	19	9	0	27	48	6	441	18	62
4,7	47	50	21	36	1	70	17	3	314	10	125

<i>Waterextract</i>											
pH	Al	Ca	Fe	Mg	Mn	Si	NO3	PO4	Na	K	Cl
	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW	umol/l FW
3,73	43	12	15	11	0	23	97	0	59	9	16
3,77	50	17	9	7	0	30	198	0	67	7	14
3,74	26	41	4	26	0	25	319	0	48	8	10
3,86	33	25	8	8	0	37	164	0	31	7	12
4,07	34	74	7	16	0	35	125	1	86	8	14
4,41	56	80	9	169	0	26	66	0	61	7	21
4,1	48	65	11	78	0	35	136	0	106	7	36
4,2	13	13	5	15	0	30	38	1	172	7	84
4,31	44	107	9	64	0	40	12	0	71	7	19
5,4	41	299	6	239	0	27	55	0	460	8	271
3,82	22	13	8	4	0	42	6	11	133	7	24
3,81	37	5	9	0	0	31	8	3	302	7	78
4,1	30	6	6	0	0	22	11	0	165	6	16
4,1	31	35	6	2	0	25	50	1	168	7	26
4,36	40	13	6	0	0	22	6	0	127	7	27
4,05	38	91	13	67	0	40	5	2	193	7	37
4,07	60	45	14	10	0	31	8	19	314	7	79
4,11	35	26	10	14	0	37	5	6	181	7	32
4,46	41	21	10	42	0	24	7	0	193	6	45
4,8	44	70	8	70	0	33	7	1	172	7	61

Bijlage 6: Resultaten plantchemie

Proefvlak	DATUM	Behandeling			Destructie											N (%)	C (%)	P (%)
		t=	Ca	P	SOORT	Al	Ca	Fe	K	Mg	Mn	P	S	Si	Zn			
PM5	24-9-2013	1	-	-	P-Dol-GRAS	10940	31483	3934	155693	35537	1368	17771	44590	18463	1123	1.51	46,09	0,06
PM1	24-9-2013	1	-	-	P-Dol-GRAS	9531	27773	1948	164264	29918	435	12659	38238	9633	901	1,34	47,13	0,04
PM2	24-9-2013	1	-	-	P-Dol-GRAS	10304	32072	2017	114864	33847	1127	14275	35160	11572	1024	1,26	46,40	0,04
PM3	24-9-2013	1	-	-	P-Dol-GRAS	12277	32766	2528	141709	40585	610	19044	43002	19489	1223	1,68	46,53	0,06
PM4	24-9-2013	1	-	-	P-Dol-GRAS	10757	27616	2197	191424	34146	740	18126	43839	17751	1071	1,57	46,11	0,06
PM5	24-9-2013	1	+	-	P-Dol+GRAS	4698	43872	2451	167731	42429	1540	20869	53051	16436	940	1,92	46,61	0,06
PM1	24-9-2013	1	+	-	P-Dol+GRAS	9141	29440	2245	158686	48495	555	18814	42671	15365	1018	1,61	45,24	0,06
PM2	24-9-2013	1	+	-	P-Dol+GRAS	11787	21474	2175	157042	47077	466	16588	36717	10186	877	1,36	46,43	0,05
PM3	24-9-2013	1	+	-	P-Dol+GRAS	6697	30568	1614	187134	40409	439	17715	38985	10935	1050	1,51	46,54	0,05
PM4	24-9-2013	1	+	-	P-Dol+GRAS	8747	23915	1793	145350	54252	938	16406	44863	13674	1055	1,56	46,56	0,05
PM5	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+GRAS	3836	36324	2005	144250	32591	417	26652	37987	13770	1141	1,52	47,19	0,08
PM1	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+GRAS	10120	43221	2589	94445	40486	412	32583	38914	10970	986	1,50	46,60	0,10
PM2	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+GRAS	7256	21135	5458	117732	35859	198	27703	24643	16483	880	0,98	46,49	0,09
PM3	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+GRAS	6714	40942	1611	124104	44087	288	36296	37488	13435	840	1,69	46,84	0,11
PM4	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+GRAS	10140	38834	2728	163359	55052	342	50884	44072	10345	1303	1,93	46,36	0,16
PM5	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+GRAS	5951	32671	2008	107150	53887	765	28273	33447	14112	931	1,39	47,00	0,09
PM1	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+GRAS	5752	41148	1921	112576	82948	282	44040	45735	11981	1532	1,89	46,78	0,14
PM2	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+GRAS	13562	29473	2224	98452	50424	645	26635	34247	14391	746	1,16	46,28	0,08
PM3	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+GRAS	8199	30294	1399	101298	52673	194	31861	32676	10462	853	1,33	46,79	0,10
PM4	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+GRAS	6059	22343	1388	136104	39098	208	19759	26496	7256	555	1,10	46,95	0,06
PM5	24-9-2013	1	-	-	P-Dol-HEIDE	55476	85016	19801	126735	38571	2417	22471	39740	19470	662	1,57	41,72	0,07
PM1	24-9-2013	1	-	-	P-Dol-HEIDE	48186	87914	13858	127687	42134	1402	19922	34636	13662	727	1,48	41,67	0,06
PM2	24-9-2013	1	-	-	P-Dol-HEIDE	60100	76641	14867	111199	36050	1781	19695	33671	11829	950	1,41	36,21	0,06
PM3	24-9-2013	1	-	-	P-Dol-HEIDE	64441	47042	16599	106621	36620	1079	19645	31014	12192	781	1,29	29,47	0,06
PM4	24-9-2013	1	-	-	P-Dol-HEIDE	67347	62267	20658	110862	33896	991	19662	33915	12913	733	1,34	34,98	0,06
PM5	24-9-2013	1	+	-	P-Dol+HEIDE	53593	109978	22406	117900	73932	1376	22754	37896	15747	650	1,63	37,25	0,07
PM1	24-9-2013	1	+	-	P-Dol+HEIDE	49338	100392	16531	108525	77755	1402	19674	35888	17451	832	1,41	38,72	0,06
PM2	24-9-2013	1	+	-	P-Dol+HEIDE	43019	90225	9259	113254	69404	1281	21190	36298	11200	774	1,49	38,40	0,07
PM3	24-9-2013	1	+	-	P-Dol+HEIDE	43059	100319	6887	112370	70052	1264	20669	35361	9819	833	1,36	34,73	0,07
PM4	24-9-2013	1	+	-	P-Dol+HEIDE	52742	98621	15566	106762	75861	1060	21668	35731	12113	685	1,40	38,44	0,07
PM5	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+HEIDE	55810	73401	17690	100611	37876	829	37221	33446	14953	783	1,47	36,65	0,12
PM1	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+HEIDE	68250	68656	18611	103007	43179	1066	40274	36527	16227	777	1,50	37,53	0,12
PM2	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+HEIDE	63411	82354	13034	114967	45900	768	40569	36319	14810	844	1,41	37,73	0,13
PM3	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+HEIDE	61818	72479	20375	100864	47208	1045	41496	34560	14526	738	1,41	35,98	0,13
PM4	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+HEIDE	56316	65730	25189	102960	45627	768	40236	34194	12037	673	1,35	39,83	0,12
PM5	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+HEIDE	54610	114490	15989	96652	90320	1111	37384	34488	15137	667	1,34	38,46	0,12
PM1	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+HEIDE	28593	98375	9810	105032	91071	714	42988	39012	13048	628	1,39	45,87	0,13
PM2	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+HEIDE	35298	114338	11504	106180	96891	1619	42621	41523	17155	505	1,48	43,30	0,13
PM3	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+HEIDE	24473	91263	7227	122604	86688	1817	46302	43045	10767	611	1,77	44,37	0,14
PM4	24-9-2013	1	+	+	P-Dol+HEIDE	59536	103237	25091	100802	95231	891	44879	38806	14534	588	1,47	39,12	0,14

Proefvlak	DATUM	Behandeling			Deestructie										N (%)	C (%)	P (%)	O	
		t=	Ca	P	SOORT	Al	Ca	Fe	K	Mg	Mn	P	S	Si					Zn
PM 5	13-5-2014	1,5	-	-	P-Dol-	GRAS	2112	53968	3509	375140	57752	1900	52306	93746	10228	1181	3,67	43,82	0,16
PM 2	13-5-2014	1,5	-	-	P-Dol-	GRAS	1354	40454	3215	313800	52552	1058	41858	83718	9281	874	3,53	44,21	0,13
PM 1	13-5-2014	1,5	-	-	P-Dol-	GRAS	1718	49708	2844	343801	49016	1212	50932	92523	5800	1186	3,71	43,87	0,16
PM 3	13-5-2014	1,5	-	-	P-Dol-	GRAS	1811	43022	4203	350806	47066	1026	51304	97069	7815	1156	3,67	43,66	0,16
PM 4	13-5-2014	1,5	-	-	P-Dol-	GRAS	1997	44636	4599	338449	56404	1290	57224	94322	6541	1070	3,60	43,60	0,18
PM 4	13-5-2014	1,5	+	-	P-Dol+	GRAS	1642	50555	3057	264902	86799	761	50952	82899	6203	879	3,38	43,98	0,16
PM 5	13-5-2014	1,5	+	-	P-Dol+	GRAS	2299	52462	4827	233957	95936	804	54212	86781	8206	764	3,55	44,25	0,17
PM 2	13-5-2014	1,5	+	-	P-Dol+	GRAS	1402	44422	2911	267892	86368	613	43078	84741	8511	875	3,58	44,46	0,13
PM 1	13-5-2014	1,5	+	-	P-Dol+	GRAS	4094	46114	4115	300856	72377	1684	53528	98081	6166	1030	3,72	44,15	0,17
PM 3	13-5-2014	1,5	+	-	P-Dol+	GRAS	1664	53675	4386	339199	71758	588	66743	95497	8178	1474	3,82	43,71	0,21
PM 5	13-5-2014	1,5	+	+	P-Dol+	GRAS	1544	45485	3094	265275	52358	702	73124	75927	8227	1055	3,78	43,93	0,23
PM 2	13-5-2014	1,5	+	+	P-Dol+	GRAS	1025	44531	2858	334487	48616	1330	114057	81745	9778	1274	3,57	43,55	0,35
PM 1	13-5-2014	1,5	+	+	P-Dol+	GRAS	1922	64140	5373	269209	59267	829	98342	85127	8784	1116	3,64	43,93	0,30
PM 3	13-5-2014	1,5	+	+	P-Dol+	GRAS	1502	47385	3650	326495	63876	671	89033	89991	5980	1243	3,72	43,85	0,28
PM 4	13-5-2014	1,5	+	+	P-Dol+	GRAS	1336	44805	3416	329614	48032	896	83794	78922	6954	1106	3,28	43,91	0,26
PM 5	13-5-2014	1,5	+	+	P-Dol+	GRAS	2396	65194	3685	214165	97940	826	81394	82298	9241	1604	3,63	44,43	0,25
PM 2	13-5-2014	1,5	+	+	P-Dol+	GRAS	825	43008	2787	288639	73603	633	85743	72543	10421	861	3,35	44,02	0,27
PM 1	13-5-2014	1,5	+	+	P-Dol+	GRAS	1796	47523	2931	262090	82814	430	91176	83592	6421	1159	3,67	43,99	0,28
PM 3	13-5-2014	1,5	+	+	P-Dol+	GRAS	1307	47331	3609	343489	61594	498	76758	92277	6297	1012	3,89	43,85	0,24
PM 4	13-5-2014	1,5	+	+	P-Dol+	GRAS	1626	48782	3457	277098	88153	665	73109	93991	5728	1010	3,68	43,89	0,23
PM 5	13-5-2014	1,5	-	-	0 HEIDE		12131	115772	8999	175025	55875	3446	35933	48632	11082	402	1,95	46,52	0,11
PM 2	13-5-2014	1,5	-	-	0 HEIDE		6688	126758	4621	169464	53392	2518	31754	49213	8878	390	1,90	47,44	0,10
PM 1	13-5-2014	1,5	-	-	0 HEIDE		8092	116570	5817	161185	47920	2565	29898	45833	8175	348	1,83	46,97	0,09
PM 3	13-5-2014	1,5	-	-	0 HEIDE		13828	113227	14387	161753	53140	2614	30017	50141	9591	503	1,88	42,01	0,09
PM 4	13-5-2014	1,5	-	-	0 HEIDE		9192	105735	6029	181759	66283	3425	32995	52479	7664	498	2,04	46,23	0,10
PM 5	13-5-2014	1,5	+	-	Ca	HEIDE	15007	132066	12803	150374	102309	1716	39996	58354	13771	428	1,93	46,33	0,12
PM 2	13-5-2014	1,5	+	-	Ca	HEIDE	10866	143328	8602	164640	99540	1556	44861	53754	13454	414	1,91	45,47	0,14
PM 1	13-5-2014	1,5	+	-	Ca	HEIDE	11010	133321	8246	149548	99373	1012	36365	50145	7700	293	0,08	0,75	0,11
PM 3	13-5-2014	1,5	+	-	Ca	HEIDE	2893	121038	1985	153953	83470	2555	36795	49807	7476	431	1,97	46,63	0,11
PM 4	13-5-2014	1,5	+	-	Ca	HEIDE	7017	114353	4672	126928	85751	790	31901	47211	6870	439	3,51	44,30	0,10
PM 5	13-5-2014	1,5	+	+	P	HEIDE	22515	124388	17524	117045	76807	1570	55389	47452	13435	400	1,57	44,80	0,17
PM 2	13-5-2014	1,5	+	+	P	HEIDE	7463	152737	4771	151553	86146	8798	62231	57234	10792	536	1,78	46,24	0,19
PM 1	13-5-2014	1,5	+	+	P	HEIDE	7583	141968	5360	131779	72679	2207	57167	53500	7825	429	1,95	46,50	0,18
PM 3	13-5-2014	1,5	+	+	P	HEIDE	12241	136902	9287	145899	89725	1927	56347	51991	10460	482	1,90	45,80	0,17
PM 4	13-5-2014	1,5	+	+	P	HEIDE	9306	145197	6468	157195	83629	1749	53348	53861	8030	541	1,88	45,98	0,17
PM 5	13-5-2014	1,5	+	+	P+Ca	HEIDE	12003	152030	8816	120663	96683	1094	54408	54074	11082	398	1,76	45,61	0,17
PM 2	13-5-2014	1,5	+	+	P+Ca	HEIDE	6981	150218	4307	134503	104160	1641	56582	56984	9730	368	1,74	46,36	0,18
PM 1	13-5-2014	1,5	+	+	P+Ca	HEIDE	6950	143244	5108	106118	114276	490	56830	49099	7461	425	1,69	46,80	0,18
PM 3	13-5-2014	1,5	+	+	P+Ca	HEIDE	7430	117748	6090	133105	104132	776	54132	50177	6772	380	1,92	45,53	0,17
PM 4	13-5-2014	1,5	+	+	P+Ca	HEIDE	8046	151281	6179	132442	119691	829	55731	52754	7084	471	1,96	45,57	0,17

Proefvlak	DATUM	t=	Behandeling		Destructie										N	C	P		
			Ca	P	Code	SOORT	Al	Ca	Fe	K	Mg	Mn	P	S				Si	Zn
PM1	23-9-2014	2	-	-	P-Dol-	GRAS	2212	37355	4440	134307	35279	563	13217	36044	30140	1086	1,13	44,06	0,04
PM2	23-9-2014	2	-	-	P-Dol-	GRAS	1034	30384	2245	164257	27657	289	11708	28944	25184	1100	1,18	45,00	0,04
PM3	23-9-2014	2	-	-	P-Dol-	GRAS	1490	28989	2465	154203	30078	323	12540	34778	21969	1734	1,19	45,71	0,04
PM4	23-9-2014	2	-	-	P-Dol-	GRAS	1268	25229	1539	121678	40462	397	11039	26064	17391	614			0,03
PM5	23-9-2014	2	-	-	P-Dol-	GRAS	2392	24640	3943	130632	31460	574	14630	33704	19240	1204	1,07	44,76	0,05
PM1	23-9-2014	2	+	+	P-Dol+	GRAS	1153	30016	1925	68132	59765	167	11300	25215	17977	571	0,99	43,26	0,03
PM2	23-9-2014	2	+	+	P-Dol+	GRAS	1090	29594	1867	62486	82474	171	12896	26036	23117	737	0,97	44,90	0,04
PM3	23-9-2014	2	+	+	P-Dol+	GRAS	571	23670	1014	72603	42923	189	8319	18606	19728	603	0,70	45,95	0,03
PM4	23-9-2014	2	+	+	P-Dol+	GRAS	1136	21516	1527	99464	57279	173	11529	21781	28469	547	0,81	45,31	0,04
PM5	23-9-2014	2	+	+	P-Dol+	GRAS	2205	24852	2592	70191	56318	233	13805	34474	22112	469	0,97	44,54	0,04
PM1	23-9-2014	2	-	+	P+Dol-	GRAS	1580	34791	2437	81401	22462	287	24246	25072	22351	684	0,80	45,12	0,08
PM2	23-9-2014	2	-	+	P+Dol-	GRAS	5018	24900	11683	104013	26955	268	23891	21328	21239	783	0,72	45,04	0,07
PM3	23-9-2014	2	-	+	P+Dol-	GRAS	1292	32459	1977	78434	33679	227	19272	23769	18475	757	0,76	45,76	0,06
PM4	23-9-2014	2	-	+	P+Dol-	GRAS	1435	26935	1842	84226	34437	418	29572	25998	16504	1249	0,97	45,16	0,09
PM5	23-9-2014	2	-	+	P+Dol-	GRAS	1380	30891	1441	122507	15754	129	15957	22139	25932	652	0,85	44,75	0,05
PM1	23-9-2014	2	+	+	P+Dol+	GRAS	996	22246	1949	75058	65614	102	21648	23887	16178	970	0,93	44,61	0,07
PM2	23-9-2014	2	+	+	P+Dol+	GRAS	1056	32226	2384	122211	43188	390	21992	25415	27493	678	0,92	45,33	0,07
PM3	23-9-2014	2	+	+	P+Dol+	GRAS	1214	23955	1623	81373	36006	154	20000	17456	16706	540	0,63	45,94	0,06
PM4	23-9-2014	2	+	+	P+Dol+	GRAS	1851	36186	2402	74840	61550	244	18682	28506	22795	922	1,06	45,30	0,06
PM5	23-9-2014	2	+	+	P+Dol+	GRAS	1144	23183	1206	67982	59362	195	15498	18408	18970	889	0,56	44,46	0,05
PM1	23-9-2014	2	-	-	0	HEIDE	17461	112043	23211	111857	49174	1584	18559	31599	17570	354	1,13	46,64	0,06
PM2	23-9-2014	2	-	-	0	HEIDE	9077	103226	17355	122217	39789	1060	17997	34011	15030	438	1,10	42,61	0,06
PM3	23-9-2014	2	-	-	0	HEIDE	12541	103624	22227	128735	50573	1825	17645	34960	20153	446	1,19	45,61	0,05
PM4	23-9-2014	2	-	-	0	HEIDE	25251	104403	28377	113410	43642	1741	18884	34617	20400	330	1,11	47,41	0,06
PM5	23-9-2014	2	-	-	0	HEIDE	14914	101657	12196	109294	42896	1866	19057	32761	15090	331	1,14	47,33	0,06
PM1	23-9-2014	2	+	-	Ca	HEIDE	8243	90499	11534	85226	56865	589	17008	30013	13381	237	1,01	47,48	0,05
PM2	23-9-2014	2	+	-	Ca	HEIDE	4756	133139	5436	75348	103008	474	21418	31836	11182	353	1,06	48,05	0,07
PM3	23-9-2014	2	+	-	Ca	HEIDE	3114	104702	4900	98273	65840	505	16812	32170	14177	387	1,02	48,25	0,05
PM4	23-9-2014	2	+	-	Ca	HEIDE	7415	130851	6023	96150	81298	529	20318	33531	16427	372	1,07	48,92	0,06
PM5	23-9-2014	2	+	-	Ca	HEIDE	12431	97721	10088	85238	66357	394	16508	27547	13324	299	0,95	47,96	0,05
PM1	23-9-2014	2	-	+	P	HEIDE	6407	85506	7505	55540	31905	811	20902	22845	11042	262	0,74	46,82	0,06
PM2	23-9-2014	2	-	+	P	HEIDE	6014	96913	5481	105261	45438	1098	29643	31016	12777	262	0,85	48,58	0,09
PM3	23-9-2014	2	-	+	P	HEIDE	14271	116599	13528	78744	65015	959	29539	32133	17645	340	0,97	48,71	0,09
PM4	23-9-2014	2	-	+	P	HEIDE	17861	69705	15581	96783	42953	885	30243	27857	19071	389	0,91	47,46	0,09
PM5	23-9-2014	2	-	+	P	HEIDE	13512	100244	10131	100937	44667	396	31436	31103	14108	222	1,03	46,82	0,10
PM1	23-9-2014	2	+	+	P+Ca	HEIDE	7886	78724	10495	71279	80068	306	30535	29729	15820	535	0,92	47,38	0,09
PM2	23-9-2014	2	+	+	P+Ca	HEIDE	5688	100571	4869	96618	79598	504	42328	34134	14659	275	1,02	49,90	0,13
PM3	23-9-2014	2	+	+	P+Ca	HEIDE	4196	95128	3768	99907	75442	683	30042	35070	16500	342	1,09	49,73	0,09
PM4	23-9-2014	2	+	+	P+Ca	HEIDE	3543	138504	2697	88676	86022	209	26910	31848	11769	257	1,03	48,76	0,08
PM5	23-9-2014	2	+	+	P+Ca	HEIDE	5857	104074	5857	67990	81856	260	26167	29746	11977	270	1,00	47,10	0,08

Bijlage 7: Vegetatieopnamen in de experimentele plots op het Oud Reemsterveld

blok	PM1 +P-Ca	PM2 +P-Ca	PM3 +P-Ca	PM4 +P-Ca	PM5 +P-Ca	PM1 +P-Ca	PM2 +P-Ca	PM3 +P-Ca	PM4 +P-Ca	PM5 +P-Ca	PM1 -P-Ca	PM2 -P-Ca	PM3 -P-Ca	PM4 -P-Ca	PM5 -P-Ca
Aantal soorten	15	14	17	15	25	7	6	11	9	10	7	5	10	4	7
Algemene soorten van het	8	8	9	8	10	5	6	7	6	7	5	3	6	4	5
Indicatoren gebufferde ont	2	3	2	3	6	1	0	2	1	1	1	1	0	0	0
Bomen en struiken	2	1	1	1	3	1	0	2	1	1	1	1	2	1	2
Ruderale soorten	3	2	5	3	6	0	0	0	1	1	0	0	2	3	0
%Open zand	5	5	20	10	10	45	30	50	40	35	65	75	50	40	40
%Mossen	50	50	50	45	40	20	30	20	25	25	10	5	20	25	20
<i>Malva caerulea</i>	15	20	15	25	20	25	20	15	15	15	10	10	10	15	5
<i>Calluna vulgaris</i>	20	20	10	15	20	10	15	10	15	20	15	15	10	10	25
<i>Erica tetralix</i>	5	c	c	2	5	5	c	u	2	3	3	u	c	3	3
<i>Carex pilulifera</i>	3	3	c	2	5	5	c	u	2	3	c	c	c	5	a
<i>Carex arenaria</i>	r	r	r	r	u	u	u	u	u	u	c	c	c	5	a
<i>Rumex acetosella</i>	c	a	a	a	a	r	u	c	u	u	r	a	a	c	u
<i>Agrastis sp.</i>	u	r	r	r	c	u	u	r	r	u	r	r	r	r	u
<i>Corynephorus canescens</i>	r	r	u	u	r	r	u	r	r	u	r	r	r	r	r
<i>Festuca ovina</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Deschampsia flexuosa</i>	com	com	r	r	u	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Festuca rubra</i>	com	com	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Galium saxatile</i>	buf	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Luzula campestris</i>	buf	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Leontodon autumnalis</i>	buf	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Hypochaeris radicata</i>	buf	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Veronica officinalis</i>	buf	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Genista pilosa</i>	buf	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Hieracium pilosella</i>	buf	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Carex panicea</i>	buf	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Betula pendula</i>	bos	r	u	u	u	r	u	u	u	u	r	u	r	r	r
<i>Pinus sylvestris</i>	bos	u	u	u	u	r	u	u	u	u	r	u	r	r	r
<i>Salix sp.</i>	bos	u	r	u	u	u	u	r	u	u	r	u	r	r	r
<i>Salix repens</i>	bos	r	r	u	u	u	u	u	u	u	r	u	r	r	r
<i>Carduus crispus</i>	rud	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Conyza canadensis</i>	rud	u	u	r	c	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Jacobaea vulgaris</i>	rud	u	u	u	u	u	u	u	r	r	u	u	r	r	r
<i>Senecio inaequedens</i>	rud	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Epilobium sp.</i>	rud	r	r	r	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u	u
<i>Gnaphalium luteo-album</i>	rud	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
<i>Holcus lanatus</i>	rud	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r

Bijlage 8: Mosopnamen in de experimentele plots op het Oud Reemsterveld

blok	PM1		PM2		PM3		PM4		PM5		PM5		PM5	
	P+	P-	P+	P-	P+	P-	P+	P-	P+	P-	P+	P-	P+	P-
behandeling	Dol+	Dol-	Dol+	Dol-	Dol+	Dol-	Dol+	Dol-	Dol+	Dol-	Dol+	Dol-	Dol+	Dol-
bed kruidlaag %	50	20	30	10	30	15	30	10	45	50	35	20		
bed moslaag %	40	5	60	40	60	40	60	40	50	30	25	2		
aantal mossoorten	10	3	10	3	7	9	9	10	11	9	10	3		
<i>Atrichum undulatum</i>														
<i>Barbula convoluta</i>	0.02					0.01	0.01							
<i>Bryum argenteum</i>	0.5		0.5	1	0.5	1	0.01	0.01	0.7		0.02			
<i>Bryum barnesii</i>				0.01		0.01			0.01			0.01		
<i>Bryum bornholmense</i>	0.01		0.5	4	0.5	0.04	1	0.01	1	4	0.02	0.01	1.5	3
<i>Bryum caespiticium</i>														
<i>Bryum creberrimum</i>														
<i>Bryum dichotomum</i>	5		2	15	3	10	4	8	1.5		10			
<i>Campylopus introflexus</i>	0.01		1	0.1	0.01	2	0.05	0.5	2	0.1	0.5	0.5		
<i>Campylopus pyriformis</i>			45	0.5	15	1	2	2	0.1	0.1		1.5		
<i>Ceratodon purpureus</i>	30		45	3	40	10	50	4	45	2	3			
<i>Dicranella heteromalla</i>														
<i>Dicranum scoparium</i>			0.01	0.05		0.01								
<i>Funaria hygrometrica</i>	5		10	0.01	20	15	4	8	7		10			
<i>Hypnum jutlandicum</i>	0.01		0.1	0.5	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01		0.01			
<i>Marchantia polymorpha</i>							0.03							
<i>Polytrichum perigoniale</i>								0.02			0.5			

Bijlage 9: Basis ingrediënten voor *Gryllus bimaculatus* experimenten

Alle percentages zijn gewichtspercentages van ingrediënten

Proteïne (verhouding variabel; 7-14-21-28-35%, in een onderlinge verhouding van 3:1:1)

- Caseïne (vitaminenenvrij en laag vetgehalte)
- Bacteriologisch peptone
- Ei albumine

Verteerbare koolhydraten (variabel; 7-14-21-28-35%, in verhouding 1:1)

- Sucrose
- Witte dextrines

Cellulose (Light's chromatographic): aanvullen tot 100 %

Zout mix 5.5% (Tantons mix) hoeveelheden in delen per gewicht.

- Na₂CO₃ (60)
- CaCl₂ (100)
- CaHPO₄ (125)
- KH₂PO₄ (105)
- K₂HPO₄ (125)
- K₂SO₄ (175)
- K₂CO₃ (165)
- MgSO₄.7H₂O (100)
- FeSO₄.7H₂O (20)
- MnSO₄.H₂O (25)

Linolzuur 0,5 %

Cholesterol 0,5 %

Ascorbinezuur 0,3%

Vitamine cocktail 0,2 % (twee stock oplossingen in 20% Ethanol op pH- 3.5 en 7.0)

- | | |
|------------------------------|-----------|
| - Thiamine (pH 3.5) | 25 µg/g |
| - Riboflavine (pH 3.5) | 25 µg/g |
| - Nicotinezuur (pH 3.5) | 100 µg/g |
| - Pyridoxine (pH 3.5) | 25 µg/g |
| - Foliumzuur (pH 3.5) | 25 µg/g |
| - Meso inositol (pH 3.5) | 250 µg/g |
| - Pantotheen zuur (pH 7.0) | 50 µg/g |
| - p-Aminobenzoëzuur (pH 7.0) | 50 µg/g |
| - Cholinechloride (pH 3.5) | 1250 µg/g |
| - Biotine (pH 3.5) | 1 µg/g |

Bijlage 11: Overzicht bereiding zout stocks Eiwit+koolhydraten vs P experiment

	P%				
Zouten	0.1	0.2	0.4	0.6	0.8
NaCO ₃	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2
CaCl ₂	2	2	2	2	2
KH ₂ PO ₄	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2
K ₂ SO ₄	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5
K ₂ CO ₃	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3
MgSO ₄	2	2	2	2	2
FeSO ₄	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4
MnSO ₄	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
CaHPO₄	0	1.1	3.3	5.5	7.7
K₂HPO₄	0	1.4	4.2	7	9.8
CaCO₃	7.7	6.6	4.4	2.2	0
K₂CO₃	9.8	8.4	5.6	2.8	0
Som (gram)	32.6	32.6	32.6	32.6	32.6

Bijlage 12: Ruwe gegevens Gryllus campestris experiment

femnum	treat	Lime	P	initW	dW14dfeeding	Cannibal	Earlydeath	dW_14d_eggperiod	dW14eggp_tildeath
1	-Ca -P	NO	NO	0.7976	0.2056	NO	NO	-0.0779	-0.3798
2	-Ca +P	NO	YES	0.8214	0.5384	YES	NO	-0.1878	-0.4379
3	+Ca -P	YES	NO	1.0398	0.2425	NO	NO	-0.2362	-0.5779
4	+Ca +P	YES	YES	0.9241	0.5063	YES	NO	-0.3097	NA
5	-Ca -P	NO	NO	0.9270	0.1706	NO	NO	-0.1184	-0.4974
6	-Ca +P	NO	YES	0.8615	0.1630	NO	NO	-0.1116	-0.2887
7	+Ca -P	YES	NO	0.9643	0.1763	NO	NO	-0.2577	NA
8	+Ca +P	YES	YES	1.0385	0.2225	NO	NO	-0.2177	NA
9	-Ca -P	NO	NO	0.8150	0.1499	NO	NO	-0.0822	-0.2908
10	+Ca +P	YES	YES	0.8011	0.3781	NO	YES	NA	NA
11	-Ca +P	NO	YES	0.8201	0.2124	NO	NO	-0.1896	-0.509
12	+Ca -P	YES	NO	0.7182	0.3410	NO	NO	-0.157769231	-0.3759
13	-Ca +P	NO	YES	0.8017	0.2793	NO	NO	-0.312523077	-0.4824
14	+Ca -P	YES	NO	0.9505	0.2168	NO	NO	-0.125353846	-0.3346
15	+Ca +P	YES	YES	0.8771	0.2756	YES	NO	-0.0454	-0.4201
16	+Ca +P	YES	YES	0.8423	0.2119	YES	NO	0.0113	-0.1735
17	+Ca +P	YES	YES	0.9178	0.2240	YES	NO	-0.0557	-0.4328
18	+Ca +P	YES	YES	0.7511	0.3684	NO	NO	-0.1107	-0.3203
19	+Ca +P	YES	YES	0.9203	0.2957	YES	NO	-0.0587	-0.5203
20	+Ca +P	YES	YES	0.7002	0.3293	NO	NO	-0.1071	-0.2621
21	+Ca +P	YES	YES	0.6979	0.2639	NO	NO	-0.1735	-0.3637
22	+Ca -P	YES	NO	0.9872	0.2279	YES	NO	-0.0705	-0.2931
23	+Ca -P	YES	NO	0.7688	0.1877	YES	NO	-0.0532	-0.3665
24	+Ca -P	YES	NO	0.8548	0.4797	YES	NO	-0.1518	-0.5073
25	+Ca -P	YES	NO	0.7361	0.3232	NO	NO	0.205613333	-0.3491
26	+Ca -P	YES	NO	0.7799	0.3399	NO	NO	-0.0908	-0.5442
27	+Ca -P	YES	NO	0.8943	0.2495	YES	NO	-0.2151	-0.4941
28	-Ca +P	NO	YES	0.7586	0.3852	NO	NO	-0.3658	NA
29	-Ca +P	NO	YES	0.7925	0.4855	YES	NO	-0.193293333	-0.5424
30	-Ca +P	NO	YES	0.9890	0.6944	YES	NO	-0.2262	-0.5254
31	-Ca +P	NO	YES	0.7147	0.4333	NO	NO	-0.1643	-0.6744
32	-Ca +P	NO	YES	0.8847	0.3015	NO	YES	-0.399381818	-0.3138
33	-Ca +P	NO	YES	0.8117	0.3601	NO	YES	NA	NA
34	-Ca -P	NO	NO	0.9117	0.2292	NO	NO	-0.0872	-0.4469
35	-Ca -P	NO	NO	0.7639	0.4471	NO	NO	-0.4096	-0.6521
36	-Ca -P	NO	NO	0.8116	0.2317	NO	NO	0.0047	-0.4229
37	-Ca -P	NO	NO	0.7089	0.4673	NO	NO	-0.1309	-0.5815
38	-Ca -P	NO	NO	0.5830	0.2706	NO	NO	-0.142046154	-0.4066
39	-Ca -P	NO	NO	0.8912	0.4623	NO	NO	-0.0072	NA
40	-Ca -P	NO	NO	0.6828	0.4023	YES	NO	-0.2064	-0.4196
41	-Ca -P	NO	NO	0.9009	0.5088	NO	NO	-0.3221	-0.534
42	-Ca +P	NO	YES	0.8593	0.4915	NO	NO	-0.1937	-0.5674
43	+Ca +P	YES	NO	0.5966	0.4428	NO	NO	-0.055	-0.1714
44	+Ca +P	YES	YES	0.8655	0.3830	NO	NO	-0.0279	-0.3257
45	-Ca -P	NO	NO	0.7287	0.5257	NO	NO	-0.2374	-0.6858
46	-Ca +P	NO	YES	0.7076	0.4060	NO	NO	-0.1156	-0.3745
47	+Ca -P	YES	NO	0.9107	0.3624	NO	NO	-0.1901	-0.3943
48	+Ca +P	YES	YES	0.9408	0.3172	NO	NO	-0.1053	-0.4994
49	-Ca -P	NO	NO	0.9366	0.2664	NO	NO	0.0325	-0.2574
50	-Ca -P	NO	NO	0.7304	0.4745	NO	NO	-0.248	-0.4705
51	+Ca +P	YES	YES	0.7482	0.6036	YES	NO	-0.3651	-0.706
52	-Ca +P	NO	YES	0.6990	0.3545	NO	NO	-0.1847	-0.3904
53	+Ca +P	YES	YES	0.7933	0.3032	YES	NO	-0.0548	-0.4457
54	+Ca -P	YES	NO	0.8500	0.3264	YES	NO	-0.2006	-0.4579
55	+Ca -P	YES	NO	0.7472	0.2620	YES	NO	-0.1122	-0.3292
56	-Ca +P	NO	YES	0.8292	0.4515	NO	NO	-0.2496	-0.3971

femnum	treat	Lime	P	dW1eggp_tildeath	dWinit_tildeath	adultlifespan	Reprd_lifespar	total_repr	total_repr	rep_per_re
1	-Ca -P	NO	NO	-0.006028571	-0.1742	77	63	177	2.809524	6.5555556
2	-Ca +P	NO	YES	-0.014596667	0.1005	44	30	545	18.16667	15.571429
3	+Ca -P	YES	NO	-0.011793878	-0.3354	63	49	154	3.142857	8.5555556
4	+Ca +P	YES	YES	NA	NA	49	35	429	12.25714	15.888889
5	-Ca -P	NO	NO	-0.021626087	-0.3268	37	23	306	13.30435	11.333333
6	-Ca +P	NO	YES	-0.007041463	-0.1257	55	41	255	6.219512	9.4444444
7	+Ca -P	YES	NO	NA	NA	44	30	210	7	6
8	+Ca +P	YES	YES	NA	NA	30	16	422	26.375	15.62963
9	-Ca -P	NO	NO	-0.007092683	-0.1409	55	41	372	9.073171	10.628571
10	+Ca +P	YES	YES	NA	NA	27	13	80	6.153846	4
11	-Ca +P	NO	YES	-0.014542857	-0.2966	49	35	385	11	11
12	+Ca -P	YES	NO	-0.006961111	-0.0349	68	54	316	5.851852	9.0285714
13	-Ca +P	NO	YES	-0.01206	-0.2031	54	40	352	8.8	8.5853659
14	+Ca -P	YES	NO	-0.007781395	-0.1178	57	43	330	7.674419	8.0487805
15	+Ca +P	YES	YES	-0.009547727	-0.1445	58	44	455	10.34091	10.833333
16	+Ca +P	YES	YES	-0.005421875	0.0384	46	32	245	7.65625	6.2820513
17	+Ca +P	YES	YES	-0.010304762	-0.2088	56	42	384	9.142857	10.971429
18	+Ca +P	YES	YES	-0.005004688	0.0481	78	64	88	1.375	3.0344828
19	+Ca +P	YES	YES	-0.014865714	-0.2246	49	35	432	12.34286	15.428571
20	+Ca +P	YES	YES	-0.007708824	0.0672	48	34	307	9.029412	8.7714286
21	+Ca +P	YES	YES	-0.006612727	-0.0998	69	55	293	5.327273	6.9761905
22	+Ca -P	YES	NO	-0.004509231	-0.0652	79	65	512	7.876923	12.190476
23	+Ca -P	YES	NO	-0.006787037	-0.1788	68	54	289	5.351852	13.136364
24	+Ca -P	YES	NO	-0.006855405	-0.0276	88	74	381	5.148649	5.08
25	+Ca -P	YES	NO	-0.005818333	-0.0259	74	60	102	1.7	3.6428571
26	+Ca -P	YES	NO	-0.008777419	-0.2043	76	62	299	4.822581	8.5428571
27	+Ca -P	YES	NO	-0.007486364	-0.2446	80	66	0	0	0
28	-Ca +P	NO	YES	NA	NA	34	20	440	22	20
29	-Ca +P	NO	YES	-0.00904	-0.0569	74	60	509	8.483333	15.424242
30	-Ca +P	NO	YES	-0.0142	0.169	51	37	653	17.64865	15.547619
31	-Ca +P	NO	YES	-0.013223529	-0.2411	65	51	315	6.176471	11.25
32	-Ca +P	NO	YES	-0.028527273	-0.0123	25	11	281	25.54545	20.071429
33	-Ca +P	NO	YES	NA	NA	27	13	227	17.46154	16.214286
34	-Ca -P	NO	NO	-0.009715217	-0.2177	60	46	232	5.043478	16.571429
35	-Ca -P	NO	NO	-0.019179412	-0.205	48	34	268	7.882353	9.5714286
36	-Ca -P	NO	NO	-0.007979245	-0.1912	67	53	268	5.056604	19.142857
37	-Ca -P	NO	NO	-0.009379032	-0.1142	76	62	370	5.967742	7.5510204
38	-Ca -P	NO	NO	-0.006891525	-0.136	73	59	537	9.101695	9.5892857
39	-Ca -P	NO	NO	NA	NA	41	27	495	18.33333	15
40	-Ca -P	NO	NO	-0.010758974	-0.0173	53	39	492	12.61538	17.571429
41	-Ca -P	NO	NO	-0.0178	-0.0252	44	30	390	13	13.928571
42	-Ca +P	NO	YES	-0.013839024	-0.0759	55	41	672	16.39024	16
43	+Ca -P	YES	NO	-0.004180488	0.2714	55	41	217	5.292683	15.5
44	+Ca +P	YES	YES	-0.006646939	0.0573	63	49	48	0.979592	3.4285714
45	-Ca -P	NO	NO	-0.015948837	-0.1601	57	43	469	10.90698	11.166667
46	-Ca +P	NO	YES	-0.006347458	0.0315	73	59	337	5.711864	8.0238095
47	+Ca -P	YES	NO	-0.007169091	-0.0319	69	55	448	8.145455	10.666667
48	+Ca +P	YES	YES	-0.014688235	-0.1822	48	34	370	10.88235	10.571429
49	-Ca -P	NO	NO	-0.0053625	0.009	62	48	127	2.645833	18.142857
50	-Ca -P	NO	NO	-0.009602041	0.004	63	49	370	7.55102	8.8095238
51	+Ca +P	YES	YES	-0.014708333	-0.1024	62	48	380	7.916667	10.857143
52	-Ca +P	NO	YES	-0.006616949	-0.0359	73	59	370	6.271186	8.8095238
53	+Ca +P	YES	YES	-0.013928125	-0.1425	46	32	115	3.59375	4.1071429
54	+Ca -P	YES	NO	-0.014309375	-0.1315	46	32	256	8	9.4814815
55	+Ca -P	YES	NO	-0.004913433	-0.0672	81	67	421	6.283582	10.02381
56	-Ca +P	NO	YES	-0.010182051	0.0544	53	39	320	8.205128	11.428571

Bijlage 13: Model summaries: infertiel subject verwijderd uit de dataset

Model summaries ANOVA calls single factorial model:
 respons~Lime+P

i is: gryllus_03\$InitW

Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]

W = 0.986, p-value = 0.7674

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime

Fligner-Killeen:med chi-squared = 1.8764, df = 1, p-value = 0.1707

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P

Fligner-Killeen:med chi-squared = 2.5465, df = 1, p-value = 0.1105

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat

Fligner-Killeen:med chi-squared = 4.3685, df = 3, p-value = 0.2243

Call:

aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.243609	-0.078020	0.009811	0.074319	0.199591

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.801770	0.023692	33.842	<2e-16

gryllus\$LimeYES	0.038439	0.027357	1.405	0.166
gryllus\$PYES	0.006482	0.027357	0.237	0.814

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1024 on 53 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.0369, Adjusted R-squared: 0.0005541

F-statistic: 1.015 on 2 and 53 DF, p-value: 0.3693

i is: gryllus_03\$Delta_W_init14

Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]

W = 0.964, p-value = 0.09884

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime

Fligner-Killeen:med chi-squared = 3.6093, df = 1, p-value = 0.05746

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P

Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.1623, df = 1, p-value = 0.6871

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat

Fligner-Killeen:med chi-squared = 5.3483, df = 3, p-value = 0.148

Call:

aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.22961	-0.08398	-0.01551	0.07441	0.30179

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.34800	0.02766	12.581	<2e-16

gryllus\$LimeYES	-0.05385	0.03194	-1.686	0.0977
.				
gryllus\$PYES	0.04461	0.03194	1.397	0.1683

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1195 on 53 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.08294, Adjusted R-squared: 0.04833

F-statistic: 2.397 on 2 and 53 DF, p-value: 0.1008

i is: gryllus_03\$DeltaW_14d_repr_lifespan
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]

W = 0.9754, p-value = 0.3417

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime

Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.1354, df = 1, p-value = 0.7129

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P

Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.0495, df = 1, p-value = 0.824

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat

Fligner-Killeen:med chi-squared = 1.7742, df = 3, p-value = 0.6206

Call:

aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.24638	-0.07404	0.01447	0.07977	0.30974

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-0.16321	0.02624	-6.220	9.27e-08 ***
gryllus\$LimeYES	0.05908	0.03067	1.927	0.0596
gryllus\$PYES	-0.03996	0.03069	-1.302	0.1988

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1127 on 51 degrees of freedom

(2 observations deleted due to missingness)

Multiple R-squared: 0.09585, Adjusted R-squared: 0.0604

F-statistic: 2.703 on 2 and 51 DF, p-value: 0.07657

i is: gryllus_03\$DeltaW_repr_period

Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]

Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit

W = 0.9852, p-value = 0.8007

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime

Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.0087, df = 1, p-value = 0.9257

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P

Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.0133, df = 1, p-value = 0.9083

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat

Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.8367, df = 3, p-value = 0.8407

Call:

aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.30330	-0.08046	0.01506	0.07352	0.23132

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-0.4619564	0.0296953	-15.557	<2e-16 ***
gryllus\$LimeYES	0.0592359	0.0349783	1.694	0.0971 .
gryllus\$PYES	0.0000175	0.0350368	0.000	0.9996

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1224 on 46 degrees of freedom

(7 observations deleted due to missingness)

Multiple R-squared: 0.05871, Adjusted R-squared: 0.01779

F-statistic: 1.435 on 2 and 46 DF, p-value: 0.2487

i is: gryllus_03\$DeltaW_daily_repr_lifespan

Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]

W = 0.8821, p-value = 0.0001749

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime

Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.5481, df = 1, p-value = 0.1104

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 1.5825, df = 1, p-value = 0.2084

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 3.1417, df = 3, p-value = 0.3703

Call:
aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.0156844	-0.0017000	0.0008266	0.0030567	0.0064954

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-0.011036	0.001133	-9.738	9.41e-13

gryllus\$LimeYES	0.003248	0.001335	2.433	0.0189
*				
gryllus\$PYES	-0.001807	0.001337	-1.351	0.1832

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1				

Residual standard error: 0.00467 on 46 degrees of freedom
(7 observations deleted due to missingness)
Multiple R-squared: 0.1465, Adjusted R-squared: 0.1094
F-statistic: 3.947 on 2 and 46 DF, p-value: 0.02619

i is: gryllus_03\$DeltaW_adult_lifespan
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]
W = 0.9823, p-value = 0.6748

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.2213, df = 1, p-value = 0.6381

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 1.9529, df = 1, p-value = 0.1623

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 1.2908, df = 3, p-value = 0.7313

Call:
aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.22900	-0.08048	-0.01140	0.09065	0.37780

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	-0.115850	0.030562	-3.791	0.000436

gryllus\$LimeYES	0.009447	0.035999	0.262	0.794164
gryllus\$PYES	0.042380	0.036059	1.175	0.245924

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1				

Residual standard error: 0.1259 on 46 degrees of freedom
(7 observations deleted due to missingness)
Multiple R-squared: 0.0303, Adjusted R-squared: -0.01186
F-statistic: 0.7187 on 2 and 46 DF, p-value: 0.4928

i is: gryllus_03\$DeltaW_daily_adult_lifespan
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]
W = 0.9794, p-value = 0.5543

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.0366, df = 1, p-value = 0.8483

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 1.5649, df = 1, p-value = 0.211

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat
Fligner-Killeen:med chi-squared = 1.0499, df = 3, p-value = 0.7892

Call:
aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-0.0068153 -0.0013625 0.0000314 0.0014444
0.0066296

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) -0.0020171 0.0005888 -3.426
0.0013 **
gryllus\$LimeYES 0.0003221 0.0006935 0.464
0.6445
gryllus\$PYES 0.0006057 0.0006947 0.872
0.3878

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.002426 on 46 degrees of freedom
(7 observations deleted due to missingness)
Multiple R-squared: 0.02042, Adjusted R-squared: -0.02217
F-statistic: 0.4794 on 2 and 46 DF, p-value: 0.6222

i is: gryllus_03\$Adult_lifespan
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]
W = 0.9793, p-value = 0.4594

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime
Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.3208, df = 1, p-value = 0.5711

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P
Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.0337, df = 1, p-value = 0.8543

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat

Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit

Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.472, df = 3, p-value = 0.925

Call:
aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-27.536 -8.321 1.464 9.250 24.179

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 60.536 3.261 18.561 <2e-16

gryllus\$LimeYES 4.714 3.766 1.252 0.2161
gryllus\$PYES -10.714 3.766 -2.845 0.0063 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 14.09 on 53 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.1542, Adjusted R-squared: 0.1223
F-statistic: 4.831 on 2 and 53 DF, p-value: 0.01183

i is: gryllus_03\$Reprd_lifespan
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]
W = 0.9793, p-value = 0.4594

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime
Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.3208, df = 1, p-value = 0.5711

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P
Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.0337, df = 1, p-value = 0.8543

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat
Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.472, df = 3, p-value = 0.925

Call:
aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max

-27.536 -8.321 1.464 9.250 24.179

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	46.536	3.261	14.268	<2e-16

gryllus\$LimeYES	4.714	3.766	1.252	0.2161
gryllus\$PYES	-10.714	3.766	-2.845	0.0063 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 14.09 on 53 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.1542, Adjusted R-squared: 0.1223

F-statistic: 4.831 on 2 and 53 DF, p-value: 0.01183

i is: gryllus_03\$Total_repr_suc
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]
W = 0.9867, p-value = 0.8003

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.0254, df = 1, p-value = 0.8733

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.3127, df = 1, p-value = 0.576

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.9093, df = 3, p-value = 0.8232

Call:
aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-269.018	-92.125	7.839	113.161	279.696

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	360.13	31.86	11.303	9.77e-16

gryllus\$LimeYES	-91.11	36.79	-2.476	0.0165 *

gryllus\$PYES 32.18 36.79 0.875 0.3857

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 137.7 on 53 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.1152, Adjusted R-squared: 0.08177

F-statistic: 3.449 on 2 and 53 DF, p-value: 0.03907

i is: gryllus_03\$T_repr_per_repr_lifespan
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]
W = 0.888, p-value = 9.765e-05

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.8701, df = 1, p-value = 0.09024

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 3.2986, df = 1, p-value = 0.06934

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 10.6287, df = 3, p-value = 0.01391

Call:
aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-7.9704	-3.8087	0.0105	2.7246	17.4250

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	8.944	1.197	7.475	7.77e-10 ***
gryllus\$LimeYES	-3.632	1.382	-2.629	0.0112 *
gryllus\$PYES	3.638	1.382	2.633	0.0111 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 5.17 on 53 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.2071, Adjusted R-squared:
0.1772
F-statistic: 6.922 on 2 and 53 DF, p-value: 0.002133

i is: gryllus_03\$Repr_days

Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]

W = 0.9651, p-value = 0.1104

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime

Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.8004, df = 1, p-value = 0.371

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P

Fligner-Killeen: med chi-squared = 1.4449, df = 1, p-value = 0.2293

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat

Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.4344, df = 3, p-value = 0.4873

Call:

aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-28.253	-7.253	0.889	7.889	37.811

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	35.253	3.038	11.603	4.79e-16

gryllus\$LimeYES	1.935	3.530	0.548	0.586
gryllus\$PYES	-3.078	3.530	-0.872	0.387

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 13.09 on 52 degrees of freedom

(1 observation deleted due to missingness)

Multiple R-squared: 0.01967, Adjusted R-squared: -0.01803

F-statistic: 0.5218 on 2 and 52 DF, p-value: 0.5965

i is: gryllus_03\$Repr_weeks

Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]

W = 0.952, p-value = 0.0283

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime

Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.8933, df = 1, p-value = 0.3446

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P

Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.1815, df = 1, p-value = 0.1397

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat

Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.702, df = 3, p-value = 0.4399

Call:

aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-4.0054	-1.0054	0.1375	1.1375	5.6981

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	5.0054	0.4295	11.655	4.05e-16

gryllus\$LimeYES	0.2965	0.4990	0.594	0.555
gryllus\$PYES	-0.4394	0.4990	-0.880	0.383

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 1.85 on 52 degrees of freedom

(1 observation deleted due to missingness)

Multiple R-squared: 0.02089, Adjusted R-squared: -0.01677

F-statistic: 0.5546 on 2 and 52 DF, p-value: 0.5776

i is: gryllus_03\$Relative_reprod_period

Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]

W = 0.8176, p-value = 9.155e-07

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime

Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.321, df = 1, p-value = 0.571

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.0722, df = 1, p-value = 0.15

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 4.0718, df = 3, p-value = 0.2538

Call:
aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-0.62962 -0.09474 0.11461 0.15877 0.26875

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 0.77545 0.05176 14.980 <2e-16 ***
gryllus\$LimeYES -0.04420 0.06014 -0.735 0.4657
gryllus\$PYES 0.10868 0.06014 1.807 0.0765 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.2229 on 52 degrees of freedom
(1 observation deleted due to missingness)
Multiple R-squared: 0.06739, Adjusted R-squared: 0.03152
F-statistic: 1.879 on 2 and 52 DF, p-value: 0.163

i is: gryllus_03\$T_rep_per_rep_period
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_03[, i]
W = 0.9718, p-value = 0.2213

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.1814, df = 1, p-value = 0.6702

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$P

Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.4137, df = 1, p-value = 0.5201

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_03[, i] and gryllus_03\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 1.6469, df = 3, p-value = 0.6488

Call:
aov(formula = gryllus[, i] ~ gryllus\$Lime + gryllus\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-7.0599 -3.1138 -0.6739 3.0449 7.4400

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 11.8502 0.9908 11.960 < 2e-16 ***
gryllus\$LimeYES -3.4763 1.1513 -3.020 0.00392 **
gryllus\$PYES 0.7813 1.1513 0.679 0.50038 ---
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 4.268 on 52 degrees of freedom
(1 observation deleted due to missingness)
Multiple R-squared: 0.1545, Adjusted R-squared: 0.122
F-statistic: 4.753 on 2 and 52 DF, p-value: 0.01272

Bijlage 14: Model summaries: Alle cannibalistische subjects verwijderd uit de dataset

Model summaries ANOVA calls op single factorial model: respons~Lime+P

i is: gryllus_01\$InitW
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_01[, i]
W = 0.9776, p-value = 0.6173

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 5.0487, df = 1, p-value = 0.02464

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 1.4244, df = 1, p-value = 0.2327

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 8.5646, df = 3, p-value = 0.03568

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01\$Lime + gryllus_01\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-0.241494 -0.080098 0.005632 0.086152 0.211865

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 0.80753 0.02765 29.203 <2e-16 ***
gryllus_01\$LimeYES 0.03057 0.03616 0.845 0.404
gryllus_01\$PYES -0.01146 0.03529 -0.325 0.747

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1099 on 36 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.02215, Adjusted R-squared: -0.03218
F-statistic: 0.4077 on 2 and 36 DF, p-value: 0.6682

i is: gryllus_01\$Delta_W_init14
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_01[, i]
W = 0.9644, p-value = 0.249

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 5.9454, df = 1, p-value = 0.01476

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 3.702, df = 1, p-value = 0.05435

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 5.9489, df = 3, p-value = 0.1141

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01\$Lime + gryllus_01\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-0.187920 -0.081244 0.009524 0.072550 0.187880

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 0.33782 0.02718 12.431 1.37e-14 ***
gryllus_01\$LimeYES -0.02995 0.03554 -0.843 0.405
gryllus_01\$PYES 0.01276 0.03468 0.368 0.715

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.108 on 36 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.02282, Adjusted R-squared: -0.03147
F-statistic: 0.4203 on 2 and 36 DF, p-value: 0.66

i is: gryllus_01\$DeltaW_14d_repr_lifespan
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_01[, i]
W = 0.9693, p-value = 0.3904

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.9624, df = 1, p-value = 0.3266

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.3465, df = 1, p-value = 0.5561

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.7034, df = 3, p-value = 0.4396

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01\$Lime + gryllus_01\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-0.25636 -0.08416 0.02234 0.06604 0.29823

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)

```
(Intercept) -0.15324 0.03014 -5.084 1.34e-05
***
gryllus_01$LimeYES 0.06062 0.04030 1.504
0.142
gryllus_01$PYES -0.05881 0.03945 -1.491
0.145
---
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' '
1
```

```
Residual standard error: 0.1189 on 34 degrees of
freedom
(2 observations deleted due to missingness)
Multiple R-squared: 0.1172, Adjusted R-squared:
0.06525
F-statistic: 2.256 on 2 and 34 DF, p-value: 0.1202
```

```
i is: gryllus_01$DeltaW_repr_period
Shapiro-Wilk normality test
```

```
data: gryllus_01[, i]
W = 0.975, p-value = 0.6281
```

```
Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances
```

```
data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 1.0074, df = 1, p-
value = 0.3155
```

```
Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances
```

```
data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.3114, df = 1, p-
value = 0.5768
```

```
Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances
```

```
data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 1.3428, df = 3, p-
value = 0.719
```

```
Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01$Lime +
gryllus_01$P)
```

```
Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-0.23303 -0.06763 0.02402 0.06432 0.21746
```

```
Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) -0.47092 0.03278 -14.364 5.51e-15
***
```

```
gryllus_01$LimeYES 0.08206 0.04471 1.835
0.0764 .
gryllus_01$PYES 0.02955 0.04352 0.679
0.5023
---
```

```
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' '
1
```

```
Residual standard error: 0.1236 on 30 degrees of
freedom
(6 observations deleted due to missingness)
Multiple R-squared: 0.1124, Adjusted R-squared:
0.05328
F-statistic: 1.9 on 2 and 30 DF, p-value: 0.1671
```

```
i is: gryllus_01$DeltaW_daily_repr_lifespan
Shapiro-Wilk normality test
```

```
data: gryllus_01[, i]
W = 0.8414, p-value = 0.0002209
```

```
Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances
```

```
data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 4.1568, df = 1, p-
value = 0.04147
```

```
Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances
```

```
data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 1.6621, df = 1, p-
value = 0.1973
```

```
Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances
```

```
data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 4.1052, df = 3, p-
value = 0.2503
```

```
Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01$Lime +
gryllus_01$P)
```

```
Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-0.016137 -0.001449 0.001555 0.003302 0.006094
```

```
Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) -0.0114564 0.0013841 -8.277
3.07e-09 ***
```

```
gryllus_01$LimeYES 0.0040834 0.0018877 2.163
0.0386 *
gryllus_01$PYES -0.0009336 0.0018373 -0.508
0.6151
---
```

```
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' '
1
```

```
Residual standard error: 0.005216 on 30 degrees of
freedom
(6 observations deleted due to missingness)
Multiple R-squared: 0.142, Adjusted R-squared:
0.08476
F-statistic: 2.482 on 2 and 30 DF, p-value: 0.1006
```

```
i is: gryllus_01$DeltaW_adult_lifespan
Shapiro-Wilk normality test
```

```
data: gryllus_01[, i]
W = 0.9691, p-value = 0.4563
```

```
Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances
```

```
data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.4064, df = 1, p-
value = 0.5238
```

```
Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances
```

```
data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.223, df = 1, p-
value = 0.6368
```

```
Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances
```

```
data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 1.0934, df = 3, p-
value = 0.7787
```

```
Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01$Lime +
gryllus_01$P)
```

```
Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-0.26891 -0.07525 0.00497 0.08185 0.33789
```

```
Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) -0.14097 0.03399 -4.147 0.000255
***
```

```
gryllus_01$LimeYES 0.07448 0.04636 1.606
0.118651
```

gryllus_01\$PYES 0.04194 0.04513 0.929
0.360169

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1281 on 30 degrees of freedom
(6 observations deleted due to missingness)
Multiple R-squared: 0.1021, Adjusted R-squared: 0.04221
F-statistic: 1.705 on 2 and 30 DF, p-value: 0.1989

i is: gryllus_01\$DeltaW_daily_adult_lifespan
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_01[, i]
W = 0.9665, p-value = 0.3908

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.0604, df = 1, p-value = 0.8058

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.0566, df = 1, p-value = 0.812

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.4026, df = 3, p-value = 0.9397

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01\$Lime + gryllus_01\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-0.0062939 -0.0010898 0.0004803 0.0014191 0.0059281

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) -0.0025386 0.0006559 -3.871 0.000544 ***
gryllus_01\$LimeYES 0.0015450 0.0008945 1.727 0.094419 .
gryllus_01\$PYES 0.0006274 0.0008707 0.721 0.476704

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.002472 on 30 degrees of freedom
(6 observations deleted due to missingness)
Multiple R-squared: 0.1038, Adjusted R-squared: 0.04404
F-statistic: 1.737 on 2 and 30 DF, p-value: 0.1933

i is: gryllus_01\$Adult_lifespan
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_01[, i]
W = 0.9463, p-value = 0.0618

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.0397, df = 1, p-value = 0.8421

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.1917, df = 1, p-value = 0.1388

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.056, df = 3, p-value = 0.5609

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01\$Lime + gryllus_01\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-26.206 -9.129 2.676 10.862 24.794

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 59.188 3.728 15.875 <2e-16 ***
gryllus_01\$LimeYES 2.882 4.876 0.591 0.5581
gryllus_01\$PYES -8.864 4.758 -1.863 0.0707

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 14.81 on 36 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.09552, Adjusted R-squared: 0.04527
F-statistic: 1.901 on 2 and 36 DF, p-value: 0.1641

i is: gryllus_01\$Reprd_lifespan
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_01[, i]
W = 0.9463, p-value = 0.0618

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.0397, df = 1, p-value = 0.8421

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.1917, df = 1, p-value = 0.1388

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.056, df = 3, p-value = 0.5609

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01\$Lime + gryllus_01\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-26.206 -9.129 2.676 10.862 24.794

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 45.188 3.728 12.120 2.88e-14 ***
gryllus_01\$LimeYES 2.882 4.876 0.591 0.5581
gryllus_01\$PYES -8.864 4.758 -1.863 0.0707

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 14.81 on 36 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.09552, Adjusted R-squared: 0.04527
F-statistic: 1.901 on 2 and 36 DF, p-value: 0.1641

i is: gryllus_01\$Total_repr_suc
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_01[, i]
W = 0.979, p-value = 0.6688

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.3719, df = 1, p-value = 0.542

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.0051, df = 1, p-value = 0.9432

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 2.0316, df = 3, p-value = 0.5659

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01\$Lime + gryllus_01\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-219.22 -84.37 3.45 65.82 323.45

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 346.223 31.314 11.056 3.97e-13 ***
gryllus_01\$LimeYES -101.711 40.954 -2.484 0.0178 *
gryllus_01\$PYES 2.331 39.967 0.058 0.9538

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 124.4 on 36 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.1463, Adjusted R-squared: 0.09888
F-statistic: 3.085 on 2 and 36 DF, p-value: 0.058

i is: gryllus_01\$T_repr_per_repr_lifespan
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_01[, i]
W = 0.8634, p-value = 0.0002311

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.7711, df = 1, p-value = 0.3799

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 3.7388, df = 1, p-value = 0.05316

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Treat

Fligner-Killeen: med chi-squared = 4.5171, df = 3, p-value = 0.2108

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01\$Lime + gryllus_01\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-7.7776 -3.5836 -0.7218 2.3354 17.6178

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 8.604 1.469 5.859 1.07e-06 ***
gryllus_01\$LimeYES -3.298 1.921 -1.717 0.0946 .
gryllus_01\$PYES 3.451 1.874 1.841 0.0739 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 5.835 on 36 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.1487, Adjusted R-squared: 0.1014
F-statistic: 3.143 on 2 and 36 DF, p-value: 0.05519

i is: gryllus_01\$Repr_days
Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_01[, i]
W = 0.9619, p-value = 0.2062

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Lime
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.1412, df = 1, p-value = 0.707

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$P
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.9142, df = 1, p-value = 0.339

Fligner-Killeen test of homogeneity of variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01\$Treat
Fligner-Killeen: med chi-squared = 0.9173, df = 3, p-value = 0.8212

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01\$Lime + gryllus_01\$P)

Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-27.2794 -7.2794 -0.9209 10.0525 21.7206

Coefficients:
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 34.279 3.236 10.593 1.3e-12 ***
gryllus_01\$LimeYES 1.641 4.232 0.388 0.700
gryllus_01\$PYES -3.973 4.130 -0.962 0.342

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 12.86 on 36 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.02886, Adjusted R-squared: -0.02509
F-statistic: 0.5349 on 2 and 36 DF, p-value: 0.5903

i is: gryllus_01\$Repr_weeks
Shapiro-Wilk normality test

```

data: gryllus_01[, i]
W = 0.9542, p-value = 0.1136

    Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Lime
Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.1738, df = 1, p-
value = 0.6767

    Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$P
Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.858, df = 1, p-
value = 0.3543

    Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Treat
Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.7383, df = 3, p-
value = 0.8642

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01$Lime +
gryllus_01$P)

Residuals:
    Min     1Q   Median     3Q      Max
-3.8587 -0.8587 -0.1046  1.4053  3.1413

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)   4.8587    0.4573  10.625 1.2e-12
***
gryllus_01$LimeYES  0.2459    0.5980   0.411
0.683
gryllus_01$PYES   -0.5099    0.5836  -0.874
0.388
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' '
1

Residual standard error: 1.817 on 36 degrees of
freedom
Multiple R-squared:  0.02509, Adjusted R-squared:  -
0.02907
F-statistic: 0.4633 on 2 and 36 DF,  p-value: 0.6329

i is: gryllus_01$Relative_reprod_period
      Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_01[, i]
W = 0.8052, p-value = 1.079e-05

    Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Lime
Fligner-Killeen:med chi-squared = 1.2399, df = 1, p-
value = 0.2655

    Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$P
Fligner-Killeen:med chi-squared = 1.5119, df = 1, p-
value = 0.2188

    Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Treat
Fligner-Killeen:med chi-squared = 1.6011, df = 3, p-
value = 0.6591

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01$Lime +
gryllus_01$P)

Residuals:
    Min     1Q   Median     3Q      Max
-0.6293 -0.1433  0.1379  0.1661  0.2640

```

```

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)   0.77510    0.06228  12.446 1.33e-14
***
gryllus_01$LimeYES -0.03911    0.08145  -0.480
0.634
gryllus_01$PYES   0.08308    0.07949   1.045
0.303
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' '
1

Residual standard error: 0.2475 on 36 degrees of
freedom
Multiple R-squared:  0.03524, Adjusted R-squared:  -
0.01836
F-statistic: 0.6575 on 2 and 36 DF,  p-value: 0.5243

i is: gryllus_01$T_rep_per_rep_period
      Shapiro-Wilk normality test

data: gryllus_01[, i]
W = 0.9564, p-value = 0.1349

    Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Lime
Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.2032, df = 1, p-
value = 0.6522

    Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$P
Fligner-Killeen:med chi-squared = 0.585, df = 1, p-
value = 0.4444

    Fligner-Killeen test of homogeneity of
variances

data: gryllus_01[, i] and gryllus_01$Treat
Fligner-Killeen:med chi-squared = 1.0289, df = 3, p-
value = 0.7943

Call:
aov(formula = gryllus_01[, i] ~ gryllus_01$Lime +
gryllus_01$P)

Residuals:
    Min     1Q   Median     3Q      Max
-6.0662 -3.2486 -0.9615  2.4448  8.1530

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  11.5900    1.0944  10.590 1.31e-12
***
gryllus_01$LimeYES -4.2430    1.4313  -2.964
0.00535 **
gryllus_01$PYES   0.6734    1.3968   0.482
0.63263
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' '
1

Residual standard error: 4.348 on 36 degrees of
freedom
Multiple R-squared:  0.2,  Adjusted R-squared:
0.1555
F-statistic: 4.499 on 2 and 36 DF,  p-value: 0.01803

```

ontwikkeling+beheer natuurkwaliteit

o+bn

Het Kennisnetwerk Ontwikkeling Beheer Natuurkwaliteit:

- is een onafhankelijk en innovatief platform waarin beheer, beleid en wetenschap op het gebied van natuurherstel en -beheer samenwerken;
- ontwikkelt en verspreidt kennis met als doel het structureel herstel en beheer van natuurkwaliteit.