

2 Stikstofdepositie, eutrofiëring en nutriëntenkringloop

Juul Limpens & Hilde Tomassen

2.1 Inleiding

Venen, bestaan bij de gratie van een positieve balans tussen productie en afbraak van organisch materiaal. In hoogveen spelen veenmossen een cruciale rol in de instandhouding van deze positieve balans. Veenmossen groeien en leggen daarmee voedingsstoffen vast in hun weefsel. Bovendien breekt dit weefsel moeilijk af zodat deze voedingsstoffen voor (zeer) lange tijd aan de nutriëntenkringloop worden onttrokken. Verder creëren veenmossen een vochtig en zuur milieu waarin afbraakprocessen, en daarmee nutriëntenkringloop, traag verlopen. Zo 'verschrallen' veenmossen als het ware hun leefmilieu, waardoor het voor slechts enkele typische soorten mogelijk blijft zich te handhaven (Malmer *et al.* 1994; Van Breemen 1995a). Hogere planten leggen tijdens hun groei ook voedingsstoffen vast in weefsel, maar dit weefsel wordt makkelijker afgebroken dan veenmos. Opgeslagen voedingsstoffen komen weer sneller ter beschikking in het systeem (Scheffer 1998; Hobbie 1996). Zolang de hoeveelheid afgestorven plantenresten verwaarloosbaar is ten opzichte van het afgestorven veenmos, blijft de trage nutriëntenkringloop van hoogvenen in stand en blijft het systeem extreem voedselarm.

Aanvoer van voedingsstoffen in hoogvenen vindt plaats uit de atmosfeer (depositie), door fixatie van N_2 door cyanobacteriën die met veenmos zijn geassocieerd en door mineralisatie van afgestorven organisch materiaal (Malmer *et al.* 1994). Veenmossen zijn voor hun nutriëntenvoorziening voornamelijk afhankelijk van depositie en hergebruik van voedingsstoffen uit afstervend weefsel. Hogere planten zijn met name afhankelijk van mineralisatie van oud plantenmateriaal. Ook kunnen zij met behulp van hun bladeren stikstof uit de atmosfeer invangen en opnemen, een proces dat canopy uptake wordt genoemd (Heil *et al.* 1988; Bobbink *et al.* 1992). In gebieden met een lage stikstofdepositie (beneden $5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$) is deze hoeveelheid echter te verwaarlozen. Wanneer stikstofdepositie uit de atmosfeer toeneemt, betekent dit een toename van de nutriënteninput in hoogvenen. Dit kan de balans tussen productie- en afbraakprocessen in negatieve richting doen verschuiven. Tot op zekere hoogte kan het veenmos extra depositie van nutriënten (met name stikstof) opvangen en verwerken in extra groei (Woodin & Lee 1987). Dit kan zolang groei van veenmos door stikstof wordt beperkt. Wanneer dit niet meer het geval is, en een andere voedingsstof (bijvoorbeeld fosfor) beperkend wordt voor de groei, kan een situatie ontstaan waarin het veenmos met stikstof is verzadigd en niet meer alle depositie wegfilt. Zo kan het stikstof ter beschikking komen van de hogere planten die tussen het mos wortelen. Deze kunnen vervolgens van de extra voedingsstoffen profiteren en harder gaan groeien (Lamers *et al.* 2000; Berendse *et al.* 2001). Het valt te verwachten dat ondiep wortelende soorten zoals Kleine veenbes (*Oxycoccus palustris*) sneller een groeirespons zullen vertonen dan dieper wortelende soorten zoals Veenpluis (*Eriophorum angustifolium*), zoals ook blijkt uit onderzoek dat werd uitgevoerd door Heijmans *et al.* (2000a). Wanneer het wortelmilieu minder nutriëntenarm wordt, kunnen ook soorten die zich minder goed hebben aangepast

aan voedselarme omstandigheden een kans krijgen zich te vestigen of uit te breiden. Men kan hierbij denken aan een soort als Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*, Figuur 2.1), een bekende vergrasser van droge en vochtige heiden (Heil & Diemont 1983; Aerts & Berendse 1988). Bij een hogere bedekking van kruidachtige planten, neemt de beschaduwing op het veenmos toe. Dit kan belemmerend werken op de veenmosgroei, waardoor weer minder voedingsstoffen door het mos weggevangen en vastgelegd kunnen worden (Hayward & Clymo 1983).

Op deze manier kan ook de verhouding tussen afgestorven veenmos- en plantenmateriaal worden beïnvloed. Meer materiaal van hogere planten betekent snellere afbraak. Dit kan leiden tot een kortere nutriëntenkringloop en daarmee tot hogere concentraties voedingsstoffen in de wortelzone van hogere planten. Meer voedingsstoffen leiden weer tot snellere plantengroei. Meer hogere planten betekent relatief minder veenmos, minder watervasthoudend vermogen en daarmee minder vochtig en zuur milieu. Hoge stikstofdepositie kan als het ware leiden tot een negatieve spiraal waarin hogere planten worden gestimuleerd en veenmossen (en daarmee andere typische hoogveensoorten) het loodje moeten leggen.



Figuur 2.1: Dominantie van *Betula* en *Molinia*, Bargerveen.

Om inzicht te krijgen in hoeverre deze theorie ook in de praktijk wordt weerspiegeld werd een reeks experimenten uitgevoerd waarin effecten van stikstof op verschillende niveaus werden onderzocht. Er was aandacht voor de effecten van stikstof op productie en afbraak van zowel veenmossen als hogere planten, veranderingen in soortensamenstelling van de vegetatie en waterkwaliteit in de wortelzone. Tenslotte werd onderzocht of de dominantie van Pijpenstrootje (*Molinia*) en Berk (*Betula*) teruggedrongen kan worden middels beheersmaatregelen.

2.2 Materiaal en methoden

2.2.1 Depositie metingen

Per onderzoeksgebied (Rundeveen, Reigerplas, Harkeveen, Bargerveen & Clara bog; Figuur 2.2 & Figuur 2.3) werden 5 bulkvangers geplaatst. Een bulkvanger bestond uit een 2 liter fles waarop een trechter, met daarin een zeefje, was bevestigd. Twee wekelijks (in Clara bog iedere 6 weken) werd het opgevangen regenwater verzameld en geanalyseerd (meetreeks I). In Clara bog werden tevens 3 bulkvangers in een gradiënt van west naar oost over het veen geplaatst (meetreeks II). De metingen in Nederland werden uitgevoerd van april 1999 t/m april 2001 en in Ierland van april 2000 t/m april 2001.

Op 2 locaties, in de Reigerplas en het Harkeveen, werd tussen april 2000 en april 2001 ook de doorvaldepositie gemeten onder een door Gewone dophei gedomineerde vegetatie met een bedekking van ongeveer 30%. Doorvaldepositie is de hoeveelheid depositie die op de bodem (hier veenmos) terecht komt nadat de kruidlaag is gepasseerd. De gevolgde methode kwam overeen met die van Heil & Diemont (1983), die een opstelling van halfopen buizen afgedekt met kunststof gaas gebruikten. Directe opname van gasvormig ammoniak of stikstofoxiden door de veenmossen zelf werd in de meetsituatie verwaarloosbaar geacht.

Omdat met een bulkvanger voornamelijk natte depositie wordt gemeten, en natte depositie maar hooguit de helft van de totale depositie bedraagt, hebben we gebruik moeten maken van een omrekenmethode. Bobbink *et al.* (1992) hebben voor heide berekend dat de bulkdepositie ongeveer 35-40% van de totale depositie bedroeg. Aangezien kruidenrijke hoogvenen en heiden wat structuur betreft redelijk overeenkomen, hebben we deze verhouding gebruikt om de totale depositie te schatten.



Figuur 2.2: Ligging van de belangrijkste Nederlandse onderzoekslocaties betrokken bij het onderzoek naar de effecten van stikstofdepositie. De Reigerplas, het Rundeveen en het Harkeveen zijn gelegen in het Dwingelerveld.

2.2.2 Bemestingsexperimenten in het veld

Bepaling nutriëntenlimitatie (N of P?) van hoogveenvegetatie en effecten van bemesting op soortensamenstelling

In 1998 werden in juni op 6 locaties in Nederland en Ierland 20 proefvlakken van 1,0 x 1,0 m uitgezet. De locaties verschilden onderling in vegetatiesamenstelling (Tabel 2.1). Vanaf juli datzelfde jaar werd begonnen met de bemestingsbehandelingen. Met behulp van een gieter werden zes keer per zomer halfjaar, gedurende een natte periode, gedemineraliseerd water, stikstof, fosfaat of een combinatie van beide over de proefvlakken gegoten. N en P werden toegediend in de vorm van NH_4NO_3 en $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ en opgelost in 2 liter gedemineraliseerd water voor de Nederlandse locaties en gezeefd veenwater voor Clara bog. De bemestingsbehandelingen betekenden een extra jaarlijkse depositie van respectievelijk 40 kg N ha⁻¹ en 3 kg P ha⁻¹. Uit metingen aan het N, P en K gehalte in het Ierse veenwater bleek dat de hoeveelheid nutriënten die via het toegediende veenwater op de proefvlakken terecht kwam was te verwaarlozen (Tabel 2.3). Fosfaat werd toegevoegd omdat het vermoeden bestond dat stikstof in Nederland tenminste voor een aantal typische (hoogveen)soorten niet meer beperkend was voor de groei (Aerts *et al.* 1992; Heijmans *et al.* 2001a). Bedekking van hogere planten en veenmos werd bepaald met behulp van de 'point quadrat methode', een objectieve methode waarmee nauwkeurig de uitbreiding van vaatplanten of mossen kan worden gevolgd (Jonasson 1988). Een frame van 25 bij 37,5 cm werd op een vast punt boven de vegetatie geplaatst. Het frame had op 150 punten een mogelijkheid om een metalen pen verticaal boven de vegetatie te bewegen. Per punt werden die soorten genoteerd die tijdens elk verticaal traject door de top van de metalen pen werden geraakt. De metingen werden eenmaal per jaar aan het einde van het groeiseizoen in augustus - september uitgevoerd.

Tabel 2.1: Vegetatiesamenstelling per onderzoekslocatie. Alleen de dominante soorten zijn weergegeven.

Onderzoeks-gebied	Dominant in Moslaag	Dominant in Kruidlaag	Totale bedekking Kruidlaag
Clara Bog	<i>Sphagnum papillosum</i> & <i>Sphagnum magellanicum</i>	Struikhei * <i>Calluna vulgaris</i> Witte snavelbies * <i>Rhynchospora alba</i>	5 -10%
Reigerplas	<i>Sphagnum papillosum</i> & <i>Sphagnum magellanicum</i>	Witte snavelbies * <i>Rhynchospora alba</i>	10-30%
Bargerveen-Sp	<i>Sphagnum papillosum</i>	Dophei * <i>Erica tetralix</i>	20-70%
Rundeveen	<i>Sphagnum recurvum</i>	Kleine veenbes * <i>Oxycoccus palustris</i> Veenpluis * <i>Eriophorum angustifolium</i>	10-70%
Harkeveen	<i>Sphagnum recurvum</i>	Eenarig wollegras * <i>Eriophorum vaginatum</i>	10-40%
Bargerveen-Sc	<i>Sphagnum cuspidatum</i>	Veenpluis * <i>Eriophorum angustifolium</i>	10-60%

Hoogtegroei van veenmos werd 2 maal per jaar (maart - april en september - november) gemeten met behulp van cranked-wires. Dit zijn stokjes die in de veenmoslaag kunnen worden verankerd. Groei van veenmos werd bepaald door dat deel van het stokje te meten dat boven het veenmos uitstak. Er waren 4 cranked-wires

per proefvlak. Op vier locaties (Bargerveen-Sc, Reigerplas, Rundeven en Clara Bog), werd veenwater gemonsterd op 10 cm diepte met behulp van 2 bodemvochtmonsternemers (Rhizon SMS) per proefvlak. In het lab werden de concentraties van Na^+ , Fe^{2+} , Mg^{2+} , Ca^{2+} , K^+ , NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} bepaald. In 1998 en 1999 werd ongeveer om de drie maanden gemonsterd, terwijl in 2000 en 2001 de metingfrequentie werd opgevoerd tot 1 keer per 2 maanden. Bemesting met N en P had geen effect op de concentraties Na^+ , Fe^{2+} , Mg^{2+} , Ca^{2+} in het bodemwater; per locatie vertoonden alle proefvlakken een gelijk seizoensverloop. In dit rapport worden daarom alleen K^+ , NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} besproken.

Begin augustus 2001 werden alle kruiden in de point-quadrat plots vlak boven het veenmos geoogst en in het lab op soort gesplitst. Na drogen werd per soort de biomassa bepaald. Veenmos werd geoogst in 1 tot 4 kolommen (10 cm doorsnede, 10 cm diep) per proefvlak. Het aantal kolommen dat werd geoogst hing af van de variatie in veenmossoort of morfologie in het proefvlak. Bij een grote variatie werden meerdere kolommen gestoken. Het aantal kopjes (capitula) per kolom werd geteld en vervolgens werden de veenmossen gescheiden in een capitulumdeel (bovenste 1 cm) en een stengeldeel (1-3 cm). Van beide delen werd na drogen de biomassa bepaald. Van zowel plant- als veenmosmateriaal werden na destructie de gehalten N, P en K gemeten. Omdat de gegevens van deze analyses nog niet waren uitgewerkt ten tijde van dit rapport, zal bij de resultaten hier nu niet verder op worden ingegaan.

Stikstofdepositie en concurrentie vermogen van *Sphagnum recurvum*

In Clara bog werden 10 proefvlakken van 1 x 1 m uitgezet in een uniforme vegetatie van *Sphagnum magellanicum*. Hierin werden plaggen van *S. recurvum* geplaatst met een diameter van ongeveer 20 cm. De helft van de proefvlakken ontving extra stikstof ($40 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$) in de vorm van NH_4NO_3 dat werd opgelost in 2 liter gezeefd veenwater. Zowel veenmosgroei als waterchemie werden op dezelfde manier gemeten als het voorgaande experiment. Omdat gaandeweg het vermoeden bestond dat *S. recurvum* door zowel N als P werd gelimiteerd, werden de proefvlakken eind 2000 in tweeën gedeeld met behulp van kunststof gazon randen. In de ene helft werden de oude behandelingen voortgezet, terwijl de andere helft extra P ($3 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$) kreeg toegediend in de vorm van $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$. Veenmos werd geoogst in 1 tot 3 kolommen (10 cm doorsnede, 10 cm diep) per proefvlak. Het aantal kolommen dat werd geoogst hing af van de variatie in veenmossoort of morfologie in het proefvlak. Bij een grote variatie werden meerdere kolommen gestoken. Het aantal kopjes (capitula) per kolom werd geteld en vervolgens werden de veenmossen gescheiden in een capitulumdeel (bovenste 1 cm) en een stengeldeel (1-3 cm). Van beide delen werd na drogen de biomassa bepaald. Na destructie werden de gehalten N, P en K gemeten. Omdat de gegevens van deze analyses nog niet waren uitgewerkt ten tijde van dit rapport, zal bij de resultaten hier niet verder op worden ingegaan.

Stikstofdepositie en de groei van Berk en Pijpenstrootje in verdroogde hoogvenen

In juli 1998 werd in een verdroogd deel van Clara bog (oostelijke deel) in 16 proefvlakken van 1,5 x 1,5 meter de bestaande vegetatie (Struikhei en *Cladonia*) verwijderd. Hierna werden 3 kiemplanten van Berk, 1 Pijpenstrootje en 1 Eenarig wollegras (*Eriophorum vaginatum*) plant in de proefvlakken geplaatst. De proefvlakken werden blootgesteld aan verschillende stikstofniveaus (0, 20, 40 en $80 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$) door stikstofadditie met een gieter iedere 6 weken. Van elke behandeling waren vier replica's aanwezig die random over de proefvlakken werden verdeeld. Stikstof werd toegediend als ammoniumnitraat en ammoniumsulfaat, waarbij de verhouding ammonium:nitraat gelijk was aan 70% : 30% (gebaseerd op Nederlandse situatie in 1994). Stikstof werd opgelost in 5 liter gezeefd veenwater, dit kwam neer op een extra neerslag van 13,3 mm per jaar. De uiteindelijke concentraties in het veenwater waren voor de 20, 40 en $80 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ behandeling respectievelijk: $3,2 \text{ mmol l}^{-1} \text{ NH}_4\text{NO}_3 + 2,1 \text{ mmol l}^{-1} (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, $6,5 \text{ mmol l}^{-1} \text{ NH}_4\text{NO}_3 + 4,3 \text{ mmol l}^{-1} (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ en $12,9 \text{ mmol l}^{-1} \text{ NH}_4\text{NO}_3 + 8,6 \text{ mmol l}^{-1} (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. In droge perioden werd stikstof opgelost in 4 liter veenwater waarna beregend werd met 1 liter veenwater. In ieder proefvlak werden drie bodemvochtmonsternemers (Rhizon SMS) geplaatst om de chemische samenstelling van het bodemvocht te kunnen volgen. In het lab werden de pH en de NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} , Na^+ , K^+ , Cl^- , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Fe^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Al^{3+} , Si, totaal S en

totaal P concentraties bepaald. Stikstofadditie had geen effect op de Na^+ , K^+ , Cl^- , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Fe^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Al^{3+} , Si en totaal P concentraties en worden daarom in dit rapport niet besproken. Tijdens de duur van het experiment werd aan het begin en eind van ieder groeiseizoen de groei van de vegetatie bepaald met behulp van niet destructieve groeimetingen (hoogte, aantal bladeren etc.). Aan het einde van het experiment (september 2001) werd tevens de bedekking van de andere aanwezige soorten (Struikhei, *Cladonia* & Veenpluis) in de proefvlakken bepaald. De additie van stikstof en sulfaat veroorzaakte schade (bruinkleuring van het blad) aan Struikhei en de mate van beschadiging werd bepaald met behulp van een 4 klassensysteem: 0 = geen schade; 1 = klein deel beschadigd; 2 = ongeveer de helft beschadigd en 3 = vrijwel al het Struikhei beschadigd. De bovengrondse biomassa van de verschillende soorten werd na drogen bepaald. De P, K en S concentraties van het plantmateriaal werden bepaald na destructie met HNO_3 en H_2O_2 en de N en C concentraties met behulp van een CNS-analysator. In iedere plot werden 5 veenmonsters (0 – 5 cm diep) gestoken voor bepaling van water- en zoutextraheerbare nutriënten en de totale concentratie nutriënten (destructie). Extraheerbare nutriënten werden bepaald na uitschudden van 40 g vers veen met 200 ml dubbel gedestilleerd water of 0,2 mol l^{-1} NaCl-oplossing gedurende 1 uur.

2.2.3 Decompositie & mineralisatie

Relatie tussen de (chemische) samenstelling van veenmosmateriaal en de afbraaksnelheid

Zakjes (litterbags, maaswijdte 74 μm) met veenmosmateriaal van verschillende samenstelling en herkomst werden op 10 cm diepte in het veen ingegraven. Gewichtsafname en chemische samenstelling van dit materiaal werden gedurende een periode van 2 tot 3 jaar gevolgd door tussentijds ‘oogsten’ van zakjes en het analyseren van de inhoud.

Er zijn drie deelexperimenten te onderscheiden. In het eerste deelexperiment werd het effect van verschillende C:N verhoudingen op de afbraaksnelheid van *S. magellanicum* onderzocht. Met stengeldelen gevulde litterbags werden op 10 cm diepte in lage bulten met *S. magellanicum* in de Reigerplas ingegraven. Het materiaal was afkomstig uit een experiment dat in het kader van het BERI project door Monique Heijmans werd uitgevoerd en waarvan de resultaten tot een proefschrift zijn verwerkt (Heijmans 2000). In het tweede experiment werden stengeldelen van Ierse *S. magellanicum*, *S. papillosum*, *S. cuspidatum* en *S. recurvum* in een door *S. cuspidatum* en een door *S. papillosum* gedomineerde vegetatie ingegraven op 10 – 15 cm diepte. Het derde experiment vergeleek de afbraak van dood bladmateriaal van *Eriophorum angustifolium* en stengeldelen van *S. papillosum* en *S. recurvum* uit zowel Ierland als Nederland. Het plantenmateriaal werd ingegraven in het Bargerveen in lage bulten van *S. papillosum* op 10 – 15 cm diepte.

Het massaverlies van het plantenmateriaal uit de litterbags werd elk jaar bepaald. Na het eerste jaar echter, nam in een groot deel van de litterbags het gewicht toe. Waarschijnlijk werd dit veroorzaakt door ingroei van schimmeldraden en inspoeling van fijn organisch materiaal (Johnson & Damman 1993). In de resultaten zullen daarom enkel gegevens over massaverlies na 1 jaar incubatie worden besproken.

In 2001 werden in het Harkeveen en de Reigerplas metingen gedaan aan de stikstof en fosfor mineralisatie in de proefvlakken van het bemestingsexperiment. In mei werden hiertoe per proefvlak 3 kolommen veen (diameter 10 cm, diepte 20 cm) gesneden met een scherp mes. Deze kolommen werden vervolgens in pvc buizen geplaatst die aan 2 zijden waren afgesloten met een pvc dop of doorzichtig plastic en vlak onder de top waren voorzien van 8 kleine gaten. Twee buizen werden terug in het veen geplaatst (1 met een doorzichtige en 1 met een ondoorzichtige dop). De derde buis werd meegenomen naar het lab waar vervolgens de grove wortels uit het veen werden verwijderd, een mengmonster werd gemaakt en de bodem werd uitgeschud met 1M KCl. Na drie maanden werden de andere buizen uit het veen opgehaald en op bovenstaande manier behandeld. Naast een uitschudmonster met KCl werd ook een uitschudmonster met melkzuur gemaakt. De uitschudmonsters werden gefilterd en vervolgens geanalyseerd op N en P.

2.2.4 Bemestingsexperimenten in de kas

Effecten van een verhoogde stikstofdepositie op de groei van Berk en Pijpenstrootje in *Sphagnum recurvum*

In de periode januari 1997 tot en met mei 2000 werd een laboratoriumexperiment uitgevoerd waarbij *Sphagnum recurvum* plaggen (3 cm dik veenpakket met levend *Sphagnum*) afkomstig uit Nationaal Park de Hamert (Pikmeeuwenwater), werden blootgesteld aan verschillende stikstofniveaus (0-2,5-5-10-20-40 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹). De plaggen werden in glazen aquaria geplaatst in een groot waterbad waarvan de temperatuur gereguleerd kon worden. De daglengte en temperatuur werden tijdens het experiment kunstmatig respectievelijk verlengd en verhoogd tijdens het voorjaar (naar 16 uur licht en 15°C) en respectievelijk verkort en verlaagd gedurende het najaar (naar 8 uur licht en 3°C). De temperatuur aan de bovenzijde van de plag was enkele graden hoger. Per plag werden drie plaatsen bodemvochtmonsternemers (Rhizon SMS) geïnstalleerd (op een diepte van 0 – 3 cm) voor het monsternen van bodemwater. Voordat de bemestingsbehandelingen werden gestart, waren de plaggen zodanig doorgespoeld met stikstofarm regenwater (voor samenstelling zie), dat vrijwel geen vrij ammonium in het veenwater meer aanwezig was. Na vier maanden was de concentratie stikstof (voornamelijk ammonium) in het bodemwater gedaald van gemiddeld 50 µmol l⁻¹ naar 5-10 µmol l⁻¹ (Figuur 2.26). Op dat moment werden per plag 6 kiemplanten van Berk en 5 jonge scheuten van Pijpenstrootje in de plaggen geplaatst. Vanaf mei 1997 werd gestart met het toedienen van regenwater met een oplopende stikstofconcentratie. Stikstof werd toegediend als ammoniumnitraat en ammoniumchloride met een uiteindelijk ammonium:nitraat verhouding van 65%:35% (gebaseerd op depositiemetingen in het Pikmeeuwenwater 1994). Op jaarbasis werd, in viervoud, 0 - 2,5 - 5 - 10 - 20 - 40 kg N ha⁻¹ toegevoegd aan de plaggen. De wekelijkse hoeveelheid regenwater werd in twee tot drie doses toegediend, met een uiteindelijke jaarlijkse neerslag van 750 mm. in staat de basissamenstelling van het kunstmatige regenwater weergeven. Na beregenen werd het waterpeil in de aquaria handmatig op het juiste peil (3 cm onder het veenmosoppervlak) gebracht, waarbij de hoeveelheid afgevoerd water werd gemeten (voor bepaling verdamping).

Tabel 2.2: Basissamenstelling van het kunstmatige regenwater. Concentraties zijn weergegeven in µmol l⁻¹ tenzij anders vermeld.

Element	Concentratie (µmol l ⁻¹)
Zeezout (Wiegandt, voor chemische samenstelling zie Van Dijk et al. 1989)	5 mg l ⁻¹
KCl	29,5
CaCl ₂ ·2H ₂ O	10,2
Fe-EDTA	10,1
KH ₂ PO ₄	10,0
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	0,7
MnCl ₂ ·4H ₂ O	0,8
CuSO ₄ ·5H ₂ O	0,2
H ₃ BO ₃	0,8
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ ·4H ₂ O	0,008

De chemische samenstelling van het bodemwater werd maandelijks bepaald en tweemaal per jaar werd de groei van de vegetatie gemeten. Mei 2000 werd het experiment geoogst waarbij de boven- en ondergrondsebiomassa en de chemische samenstelling van de vegetatie werd bepaald. Hiervoor werd *Sphagnum recurvum* gescheiden in een capitulum deel (bovenste 2 cm) en een stengeldeel (2-4 cm). De chemische samenstelling van het materiaal werd bepaald na destructie met HNO₃ en H₂O₂ en met behulp van een CNS-analysator. In de bodemwater- en destructiemonsters werden de concentraties NH₄⁺, NO₃⁻, PO₄³⁻ Na⁺, K⁺, Cl⁻, Mg²⁺, Ca²⁺, Fe²⁺, Zn²⁺, Mn²⁺, Al³⁺, Si, totaal S en totaal P concentraties bepaald. Stikstofadditie had geen duidelijk effect op de concentraties van Na⁺, Cl⁻, Mg²⁺, Ca²⁺, Fe²⁺, Zn²⁺, Mn²⁺, Al³⁺, Si en totaal S en deze worden daarom in dit rapport niet besproken.

Effect van lage en hoge N-depositieniveaus op de groei van Berk en Pijpenstrootje in *Sphagnum magellanicum*

In mei 1999 werd een kasexperiment gestart met 45 emmers (diameter 34 cm, diepte 40 cm) intacte hoogveenvegetatie. Om seizoensfluctuaties in de bodemtemperatuur te minimaliseren, werden de emmers in met water gevulde bassins geplaatst. In 30 emmers werden jonge scheuten van Pijpenstrootje of kiemplanten van Berk geïntroduceerd. In 15 emmers werden geen kiemplanten geplaatst. De emmers met en zonder geïntroduceerde kiemplanten werden vervolgens blootgesteld aan drie stikstof behandelingen (0, 40 en 80 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹). Stikstof werd twee wekelijks in de vorm van NH₄NO₃ toegediend en per gift opgelost in 1 liter gedemineraliseerd water. Het waterniveau in de emmers werd op 5 cm onder het veenmosoppervlak gehouden met behulp van een kunstmatige regenwateroplossing (Garrels & Christ 1965).

Per emmer werd op 2 diepten een bodemvochtmonsteremer, (Rhizon SMS, lengte poreus deel 5 cm) gestoken, de een tot op 5 cm diepte, de ander tot 10 cm.

Tweemaandelijks werd bodemwater gemonsterd en geanalyseerd op Na⁺, Fe²⁺, Mg²⁺, Ca²⁺, K⁺, NH₄⁺, NO₃⁻ en PO₄³⁻.

De groei van *Molinia* werd gevolgd door 2 keer per jaar het aantal bladeren en de lengte van het langste blad te meten. Omdat de kiemplanten van *Betula* al snel bleken te worden overgroeid door het veenmos, werd volstaan met per week de overgebleven kiemplanten te tellen. De hoogtegroeï van het veenmos werd gevolgd door twee keer per jaar de afstand op te meten tussen een vast punt boven de emmer en de top van het veenmos.

In oktober 2000 werd het experiment geoogst. Alle hogere planten werden tot op veenmosniveau afgeknipt, gesorteerd en gewogen. Het aantal veenmoskopjes per oppervlakte eenheid werd geteld en de veenmossen werden vervolgens gescheiden in een capitulum deel (bovenste 1 cm) en 2 stengeldelen (1-2 cm en 2-3 cm). Na destructie werden de gehalten N, P en K gemeten.

2.2.5 Beheersexperiment Pikmeeuwenwater

De in Nationaal Park de Hamert gelegen ombrotrofe drijftil in *het Pikmeeuwenwater* vertoont in soortensamenstelling grote overeenkomsten met hoogveenvegetaties. Evenals in vele andere hoogvenen is er sprake van een sterke toename van Berken en Pijpenstrootje. Om te kunnen bepalen of de ongewenste dominantie van Berk en Pijpenstrootje tegengegaan kan worden werd een beheersexperiment opgezet.

Tussen juni en september 1994 werden 16 proefvlakken van 4x4 m uitgezet in een vegetatie die gedomineerd werd door Pijpenstrootje, Gewone dophei (*Erica tetralix*), Struikhei (*Calluna vulgaris*) en Berk. De volgende beheersmaatregelen werden eenmalig uitgevoerd in drievoud: maaien & afvoeren maaisel, plaggen (verwijderen bovenste 30 cm van het veen), compleet uitvenen (dikte veenpakket was 70 cm) en een controlebehandeling. Door de druk van de totale drijftil was na plaggen het niveauverschil met de omgeving hooguit 10 cm en ontstond geen ondiepe waterlaag zoals oorspronkelijk de bedoeling was (zie ook Lamers 1995). Eenmaal per jaar werd de vegetatie beschreven volgens Braun-Blanquet. Jaarlijks werd de bodemwater-chemie in de wortelzone gevolgd met behulp van keramische cups op 10 cm diepte.



Figuur 2.3: Overzicht van de ligging van de belangrijkste Ierse onderzoekslocaties betrokken bij het hoogveenonderzoek.

2.2.6 Invloed van guano-eutrofiëring op de vegetatiesamenstelling van hoogvenen

Het eutrofiërende effect van vogeluitwerpselen blijkt duidelijk uit de afwijkende vegetatie rond houten paaltjes op Clara bog in Ierland (Figuur 2.3). De depositie van nutriënten rond 5 paaltjes werd van september 2000 tot en met september 2001 bepaald door het opvangen van uitwerpselen (en neerslag) via een trechter (diameter 22 cm) in een 10 liter container. Twee paaltjes stonden aan de rand van het veen in een lager gelegen afgraving en drie paaltjes stonden hoger op het onvergraven veen. Tijdens natte perioden werd als gevolg van praktische problemen een deel van de neerslag gemist in de lager gelegen afgraving. De inhoud van de containers werd iedere 6 weken verzameld en geanalyseerd. Tevens werd in het najaar van 2000 veen en vegetatie geanalyseerd dat verzameld was direct rond de paaltjes en op enige afstand van de paaltjes. Hiervoor werd tevens materiaal verzameld in andere Ierse venen: Sharavogue en Raheenmore bog (Figuur 2.3).

2.2.7 Nutriëntenrijkdom Nederlandse hoogvenen

In de periode 1998-2001 werd in een aantal Nederlandse en buitenlandse hoogveengebieden in dieptegradiënten de samenstelling van het veenwater regelmatig bemonsterd (zie ook hoofdstuk 3). In Nederland werden dieptegradiënten uitgezet in het Fochteloërveen (n=3), het Bargerveen (n=5), het Dwingelerveld (n=3), het Haaksbergerveen (n=4), het Korenburgerveen (n=2), de Tuspeel (n=2) en de Mariapeel (n=4). Bovendien werden gradiënten uitgezet in de Ierse hoogvenen Clara bog (n=3), Raheenmore bog (n=2) en Sharavogue (n=2). Deze gradiënten werden tenminste 4 maal bemonsterd in de vier verschillende seizoenen. Tevens werden in zuidwest Noorwegen op 5 jonge drijftillen met hoogveenvegetaties gradiënten uitgezet die tweemaal werden bemonsterd in de zomer. In Estland werden in drie verschillende hoogvenen gradiënten uitgezet die eenmalig bemonsterd zijn. De concentraties van de belangrijkste nutriënten in het veenvocht op 0-10 cm en 25 cm werden bepaald. De vegetatie zal vooral beïnvloed worden door de nutriëntenrijkdom van dit ondiepere veenwater.

2.3 Resultaten en discussie

2.3.1 Depositietingen

Regenwaterkwaliteit kan de vegetatiesamenstelling van de van nature voedselarme (hoog)veensystemen beïnvloeden. Bij een hoog stikstofgehalte in de neerslag neemt de totale beschikbaarheid van voedingsstoffen in het veen toe (Lamers *et al.* 2000; Berendse *et al.* 2001). Hierdoor kunnen planten die meer stikstof nodig hebben voor hun groei zich sneller uitbreiden dan soorten die zich juist aangepast hebben aan voedselarme omstandigheden. De onderzoeksgebieden werden zo gekozen dat een verschil in stikstofdepositie werd verwacht. Het Runderveen bijvoorbeeld, werd direct omgeven door landbouwgebied terwijl het nabijgelegen Reigerplas door bos werd omringd. In Clara bog werden de bulkvangers geplaatst in een transect van het westelijke deel naar het oostelijke deel van het veen. Aan de westzijde is enige invloed van landbouwactiviteiten. De vraag was of deze verschillen in beschutting en ligging invloed hadden op het stikstofgehalte in de neerslag.

De samenstelling van de bulkdepositie in Nederland bleek niet te verschillen tussen de onderzoekslocaties (Tabel 2.3). Voor alle Nederlandse onderzoeksgebieden kwam de totale jaarlijkse bulkdepositie neer op 21 kg N, 0.2 kg P en 0.4 kg K per hectare. Wanneer we dit voor stikstof omrekenen naar totale depositie (Bobbink *et al.* 1992), dan blijkt dit op 32-39 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹ neer te komen. Deze waarden komen overeen met modelberekeningen van het RIVM voor meetpunt Witteveen, die wijzen op een totale depositie van 37 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹ voor gemiddelde vegetatie (RIVM 1999). Voor Ierland zou de jaarlijkse totale N depositie uitkomen op 9 tot 13 kg N ha⁻¹. Dit is iets lager dan modelberekeningen voor dit deel van Ierland aangeven (15-19 kg, EMEP 2002). Wanneer we ervan uitgaan dat onze metingen kloppen, dan zou het depositieniveau op de Ierse locatie net overeenkomen met de critical load van 10 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹ die voor hoogvenen zijn voorgesteld (Bobbink & Roelofs 1995; Bobbink & Lamers 1999; Risager 1998).

Tabel 2.3: Overzicht van de hoeveelheid neerslag per onderzoeksgebied en de depositie van nutriënten in kg ha⁻¹ jaar⁻¹ voor een vergelijking tussen de onderzoekslocaties, * $P = 0.05$.

	mm	N(NH ₄ ⁺)	N(NO ₃ ⁻)	P(PO ₄ ³⁻)	K ⁺
Clara bog					
West	979	4.12	1.40	0.18	2.07
Midden	955	2.76	1.37	0.10	1.65
Oost	1074	2.78	1.26	0.06	3.64
veenwater	12	0.02 (0)	0.01 (0)	0.00 (0)	0.04 (0)
Bulkdepositie	1035 (7)*	4.57 (0.62)*	1.61 (0.03)*	0.19 (0.10)	0.20 (0.03)
Reigerplas					
Bulkdepositie	988 (4)	13.23 (0.87)	5.03 (0.09)	0.18 (0.02)	0.33 (0.08)
Doorval	677 (15)	6.57 (0.30)	2.67 (0.11)	0.02 (0)	0.32 (0.12)
Bargerveen					
Bulkdepositie	863 (3)	15.61 (1.55)	5.73 (0.11)	0.55 (0.31)	0.51 (0.10)
Harkeveen					
Bulkdepositie	1001 (3)	12.58 (0.28)	4.97 (0.09)	0.17 (0.02)	0.62 (0.21)
Doorval	679 (13)	7.00 (0.30)	2.78 (0.12)	0.01 (0)	0.35 (0.08)
Runderveen					
Bulkdepositie	1003 (4)	14.28 (1.87)	5.08 (0.11)	0.12 (0.01)	0.53 (0.13)

De doorvaldepositie bleek net als de bulkdepositie niet tussen de meetlocaties te verschillen. In het door bos omzoomde Reigerplas lag het depositieniveau net zo hoog als in het Harkeveen dat slechts door een haag van het omringende landbouwgebied werd gescheiden. (Tabel 2.3). Opvallend was dat de hoeveelheid N die op het veenmos terecht kwam veel lager was dan de bulkdepositie. Omgerekend, moet de kruidlaag op de meetpunten ongeveer 70% van de totale stikstofdepositie

hebben opgevangen. Deels kan dit stikstof door het blad zijn opgenomen, deels kan het ook met regen langs de stengels door het veenmos zijn gesijpeld (respectievelijk canopy uptake en stemflow genoemd). Dit zou voor de praktijk betekenen dat de N belasting voor het veenmos lager en voor de kruiden hoger ligt dan op basis van de bulkdepositie verwacht zou worden.

Het is mogelijk dat de afgeleide waarden voor de totale depositie een overschatting zijn van de werkelijke depositie. Aangezien de SO_2 concentratie in de atmosfeer sterk is afgenomen sinds het eind van de 80-er jaren (RIVM 1999), en co-depositie van NH_3 en SO_2 (Van Breemen *et al.* 1982) niet werd waargenomen (gegevens niet weergegeven), is het goed mogelijk dat de omrekeningsfactor voor bulkdepositie naar totale depositie (Bobbink *et al.* 1992) naar beneden moet worden bijgesteld (persoonlijke mededeling R. Bobbink). Dit komt overeen met depositiemetingen in een Grove dennen opstand nabij Ysselsteyn, waarbij het verschil tussen totale stikstofdepositie in bulkneerslag in vergelijking tot doorvalneerslag in de periode van 1984 tot en met 2001, kleiner is geworden (Boxman 2002). Uit dit onderzoek komt tevens naar voren dat de zwavel- en ammoniumdepositie gedurende het laatste decennium met circa 60% zijn afgenomen en hierbij werd co-depositie van ammonium en sulfaat verminderd waargenomen (Boxman 2002).

De bulkdepositie op Clara bog (meetreeks II, Ierland) kwam op ongeveer 4,0 tot 5,5 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹ (Tabel 2.3). De totale depositie was waarschijnlijk 2 à 3 keer zo hoog (Bobbink *et al.* 1992) en zou dan uitkomen op 6 tot 11 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹. De totale stikstofdepositie nam af van west naar oost, voornamelijk door een afname in gereduceerde stikstofverbindingen (NH_4^+) afkomstig van landbouwactiviteiten aan de westelijke rand van het veen.

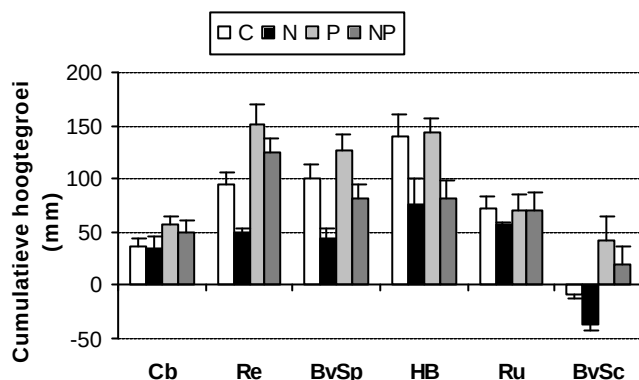
2.3.2 Bemestingsexperimenten in het veld

Een verhoogde aanvoer van voedingsstoffen (b.v. stikstof) via neerslag kan de groeisnelheid van hogere planten of veenmossen beïnvloeden (Lamers *et al.* 2000; Berendse *et al.* 2001). Stikstof kan de groei van een soort bevorderen, geen effect hebben of de groei juist remmen. Doordat verschillende soorten anders kunnen reageren op een verhoogde beschikbaarheid van voedingsstoffen kunnen verschuivingen binnen de vegetatie optreden (o.a. Grime 1979, Berendse & Aerts 1984). In Nederlandse hoogvenen zie je bijvoorbeeld een sterke uitbreiding van Berk en Pijpenstrootje. Deze uitbreiding vindt zowel plaats in verdroogde als niet verdroogde venen. Waarschijnlijk wordt deze verschuiving in soortensamenstelling sterk beïnvloed door de hoge depositie van stikstofverbindingen in Nederland (Heil *et al.* 1988; Houdijk 1990). In zowel niet verdroogde als verdroogde hoogvenen werd gekeken naar het effect van bemesting op de soortensamenstelling en groei.

Bepaling nutriëntenlimitatie (N of P?) van hoogveenvegetatie

Veenmos

Veenmosgroei bleek zoals verwacht niet meer gelimiteerd te worden door N, zelfs niet in Ierland (Figuur 2.4 & Tabel 2.4). Bemesting met stikstof leidde op 3 locaties tot een reductie in lengtegroei (Figuur 2.4) en een lagere productie in 2000 (Tabel 2.4). Voor de locatie in het Bargerveen die gedomineerd werd door *Sphagnum cuspidatum* (Bargerveen-Sc), had bemesting met N een dramatisch effect op de veenmosgroei (Figuur 2.4).



Figuur 2.4: Cumulatieve hoogtegroei van veenmos na 3,5 jaar bemesting met N en P per onderzoekslocatie ($\pm$ standaardfout). Cb = Clara bog, geen bemestingseffect; Re = Reigerplas, N effect $P = 0.011$, P effect $P = 0.000$; BvSp = Bargerveen-Sphagnum papillosum, N effect $P = 0.003$, P effect $P = 0.045$; HB = Harkeveen, N effect $P = 0.012$; Ru = Rundeveen, geen bemestingseffect; BvSc = Bargerveen-Sphagnum cuspidatum, P effect $P = 0.035$ (ANOVAR).

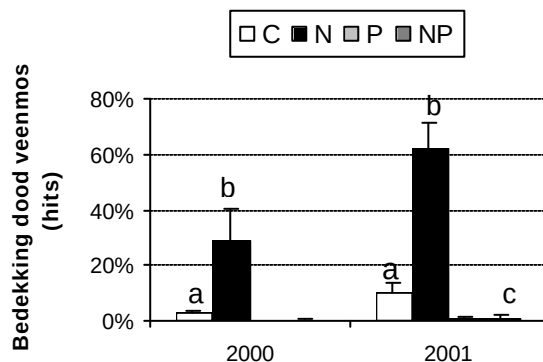
Tabel 2.4: Veenmosproductie in 2001 na 3,5 jaar bemesting met N en P met tussen haakjes de standaardfout. Berekend als $P = (Bs * h) - (?Bc/3.5)$, met Bs = bulkdensity stengel, ?Bc = verandering in bulkdensity capitulum gedurende experiment en h = hoogtegroei. n = 5, n.s. = $P > 0.05$, * $P = 0.05$, ** $P = 0.01$, *** $P = 0.001$. Voor gebruikte afkortingen voor de veenmossoorten zie Tabel 2.1. Verschillende letters geven significante verschillen tussen de behandelingen weer. Effect staat voor behandelingseffect (ANOVA).

	Soort	Controle	N	P	NP	Effect
Clara bog (lr)						
Capitulum dichtheid (x1000 m ⁻²)	Sm, Sp	14 (1)	13 (1)	16 (3)	18 (2)	n.s.
Capitulum gewicht (mg)		11.88 (0.93)	14.25 (1.95)	10.38 (1.71)	11.94 (1.29)	n.s.
Stengel gewicht (mg cm ⁻¹)		7.27 (0.74)	6.77 (1.71)	3.53 (0.62)	4.88 (1.47)	n.s.
Productie (g m ⁻² jaar ⁻¹)		105 (45)	100 (46)	68 (47)	109 (58)	n.s.
Reigerplas						
Capitulum dichtheid	Sm, Sp	10 (2)ab	12 (1)a	13 (1)b	16 (2)b	**
Capitulum gewicht		12.16 (0.77)ab	12.30 (1.42)a	11.61 (1.21)ab	7.52 (0.70)b	*
Stengel gewicht		8.01 (0.88)ab	8.43 (1.16)b	6.18 (1.01)a	4.38 (0.38)b	***
Productie		-11 (20)ab	-36 (17)a	156 (57)b	80 (20)ab	*
Bargerveen-Sp						
Capitulum dichtheid	Sp	16 (2)ab	9 (1) a	17 (1)b	16 (1)ab	*
Capitulum gewicht		9.96 (0.82)	12.63 (1.27)	9.02 (1.50)	10.00 (1.64)	n.s.
Stengel gewicht		6.51 (0.84)	9.07 (0.93)	4.74 (0.66)	6.68 (0.99)	n.s.
Productie		180 (21)a	22 (25)b	135 (35)a	84 (20)ab	**
Bargerveen-Sc						
Capitulum dichtheid	Sc	15 (1)a	10 (1)b	19 (2)a	16 (1)a	***
Capitulum gewicht		14.60 (1.40)	11.91 (0.78)	14.00 (2.48)	19.04 (3.55)	n.s.
Stengel gewicht		6.11 (0.56)a	6.97 (0.45)a	3.54 (0.49)b	6.50 (1.13)a	*
Productie		17 (18)ab	-86 (8)a	144 (99)bc	206 (64)c	***
Harkeveen						
Capitulum dichtheid	Sr	14 (1)	10 (1)	14 (1)	12 (2)	n.s.
Capitulum gewicht		9.80 (1.80)	7.19 (0.62)	8.54 (1.73)	8.76 (0.81)	n.s.
Stengel gewicht		2.66 (0.46)	2.91 (0.30)	3.20 (0.34)	2.63 (0.20)	n.s.
Productie		73 (28)	-7 (13)	127 (113)	119 (40)	n.s.
Rundeveen						
Capitulum dichtheid	Sr	14 (1)ab	11 (2)a	19 (2)b	18 (1)b	**
Capitulum gewicht		10.14 (1.28)ab	6.44 (0.75)a	11.04 (1.30)b	6.61 (1.06)a	*
Stengel gewicht		3.04 (0.36)	2.64 (0.29)	3.27 (0.38)	2.30 (0.35)	n.s.
Productie		108 (56)	-19 (18)	92 (50)	64 (54)	n.s.

Dit sterk negatieve effect werd veroorzaakt door het verschijnen van de Veenmosgrauwkop (*Tephrocye palustris*, Figuur 2.5), een schimmel die bijna 50% van al het veenmos in de met stikstof behandelde proefvlakken aantastte (Figuur 2.6). Bemesting met P had een tegenovergesteld effect. Er werden nauwelijks witte plekken waargenomen. Aantasting van veenmos door de Veenmosgrauwkop vormt overigens geen grootschalige bedreiging voor het Nederlandse hoogveen, al kan het plaatselijk voor problemen zorgen. Deze paddestoel is kenmerkend voor natte en zure omstandigheden en is een gewone soort voor hoogvenen. In de meeste gevallen is infectie van veenmos met deze soort enkel waar te nemen als een gedeeltelijke ontbladering van de zijtakken. Dit verschijnsel werd bijvoorbeeld ook in het veenmos uit Ierland waargenomen, ook buiten de met N bemeste proefvlakken. Echter de hevigheid van de infectie, het ontstaan van de dode, witte plekken, lijkt duidelijk in verband te staan met een hoge stikstofbelasting (Figuur 2.6). In Ierland werd bijvoorbeeld slechts op 1 plek een witte vlek waargenomen, en dit was in een met N bemest proefvlak. In veen in Canada, werden ook witte vlekken waargenomen, maar die waren geassocieerd met urineplekken van Eland (persoonlijke mededeling S.A. Redhead). De aanwezigheid van (veel) witte plekken kan als indicator voor stikstofoverlast worden meegenomen.



Figuur 2.5: De Veenmosgrauwkop (*Tephrocye palustris*), een paddestoel die dode plekken in veenmos kan veroorzaken.

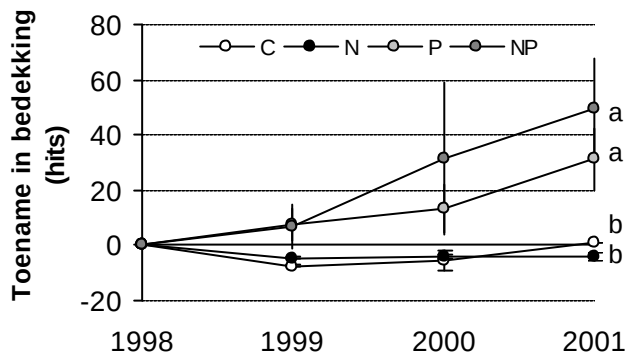


Figuur 2.6: Oppervlakte dood veenmos per bemestingsbehandeling per jaar ($\pm$ standaardfout). Verschillende letters geven per jaar significante verschillen tussen de behandelingen weer (ANOVA).

Fosfor bleek voor 3 van de 6 locaties (Reigerplas, Bargerveen-Sp, Bargerveen-Sc) de beperkende factor voor veenmosgroei. In Clara Bog leek het veenmos ook positief op bemesting met P te reageren, maar dit effect was niet significant. Voor het Harkeveen en Rundeveen, beiden gedomineerd door *S. recurvum*, bleek bemesting met P geen

enkel effect op de hoogtegroeï van veenmos te hebben. Het relatief hoge P gehalte in het bodemwater van het Rundeveen (Tabel 2.6) doet vermoeden dat er enige verrijking plaats vond via uitspoeling van fosfaten van het omringende landbouwgebied. Dit kan wellicht een verklaring zijn voor de afwezigheid van een P effect in het Rundeveen, het veenmos had reeds voldoende P ter beschikking voor haar groei. Aangezien het Harkerveen op een soortgelijke wijze in landbouwgebied ligt ingebed, is eenzelfde verklaring aannemelijk.

In Reigerplas en Bargerveen-Sp, zorgde bemesting met P weliswaar voor een stimulatie van de veenmosgroei, maar veroorzaakte ook een verschuiving in de veenmossamenstelling. De hoogveenvormers *S. papillosum* en *S. magellanicum* die bij aanvang van het experiment 98% of meer van de proefvlakken bedekten, maakten in de loop van het experiment plaats voor *S. recurvum* die bovenstaande soorten overgroeide in de proefvlakken die met P werden bemest (Figuur 2.7 & Figuur 2.8).



Figuur 2.7: De toename in bedekking van *S. recurvum* per behandeling in de Reigerplas ($\pm$ standaardfout). Verschillende letters geven significante verschillen tussen de behandelingen weer (ANOVAR).



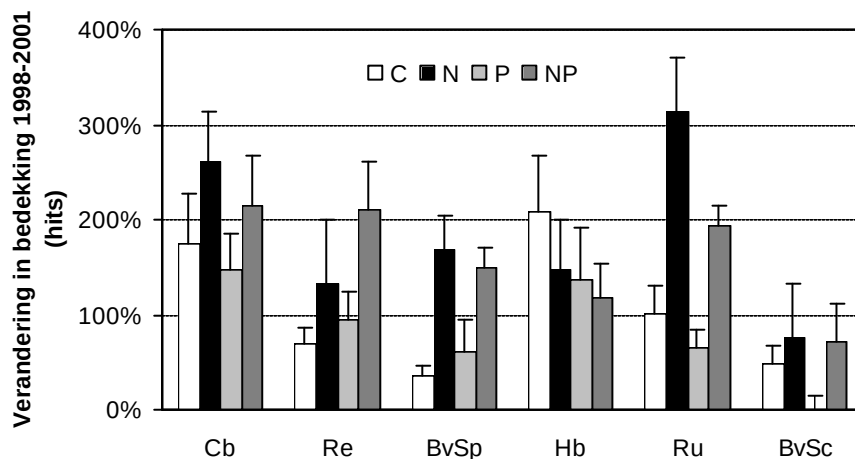
Figuur 2.8: *S. recurvum* vertoonde meer hoogtegroeï dan *S. magellanicum* en wist de laatste soort in de proefvlakken die met P werden bemest te overgroeien, Reigerplas.

In het veld viel op dat de met P bemeste proefvlakken een bol uiterlijk kregen. De veenmossen in het midden groeiden harder dan die aan de rand. Dit had met name in het Bargerveen-Sp, de Reigerplas en het Rundeveen tot gevolg dat bij zomers weer, juist die proefvlakken het gevoeligst bleken voor verdroging. De veenmoskopjes kleurden tijdelijk groenwit. Proefvlakken die licht werden beschaduwde door Berken hadden minder last van dit verschijnsel. Het is waarschijnlijk dat deze extra gevoeligheid voor verdroging heeft bijgedragen aan de grote spreiding in de metingen aan *Sphagnum* groei. Een opvallend neveneffect van bemesting was verder de kleurverandering van de veenmossen. Een jaar na het starten van de behandelingen, bleken *S. magellanicum* en *S. rubellum* niet meer rood te kleuren in de proefvlakken die enkel met P werden bemest. Groene veenmossen, zoals *S.*

papillosum, *S. cuspidatum* en *S. recurvum*, kregen een lichtere, gelige teint. Deze verschijnselen werden in mindere mate ook waargenomen in de proefvlakken die een combinatie van N en P kregen toegediend. *S. magellanicum* en *S. rubellum* werden minder groen en *S. papillosum*, *S. cuspidatum* en *S. recurvum* werden niet gelig groen maar juist diep donkergroen. Bemesting met N, had enkel effect op de kleur van *S. papillosum*, die in de herfst niet meer vaak gelig groenbruin kleurde.

Kruidenbedekking

Bemesting met stikstof leidde tot een toename in de bedekking met kruiden en dood materiaal (Figuur 2.9) op vier locaties, waaronder die in Ierland. Soorten als *Erica*, Kleine veenbes (*Oxycoccus palustris*), Witte snavelbies (*Rhynchospora alba*) en Snavelzegge (*Carex rostrata*) wisten van de N gift te profiteren. De effecten van de behandelingen op de bedekking werden grotendeels weerspiegeld in bovengrondse biomassa (Tabel 2.5). Uit deze tabel blijkt dat in elk geval een aantal hogere planten ook door P gelimiteerd moet zijn geweest (zie ook verder in de tekst, waar de effecten van P worden besproken). De biomassa in de met N en P behandelde plots leek in veel gevallen hoger dan die in de plots die enkel met N werden bemest. Het lijkt op het eerste gezicht vreemd dat biomassa gegevens niet een precieze weerspiegeling zijn van de bedekking. Echter wanneer men zich realiseert dat de biomassa per hit (per keer dat een soort geraakt wordt) sterk afhangt van de groeivorm van de plant (Chiarucci *et al.* 1999; Heijmans 2000) wordt deze kleine discrepantie duidelijk. Bij een gelijke biomassa per oppervlakte eenheid, zal een soort als *Molinia*, met bladeren die verticaal zijn gericht immers minder vaak geraakt worden dan *Oxycoccus* die horizontaal gerichte bladeren heeft.

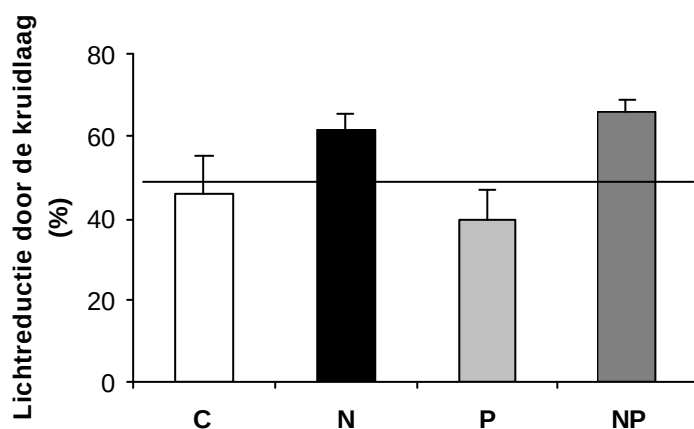


Figuur 2.9: Verandering in kruidenbedekking ($\pm$ standaardfout) ten opzichte van 1998 na 3,5 jaar bemesting met N en P per onderzoekslocatie. Cb = Clara bog, N effect $P = 0.002$; Re = Reigerplas; N effect $P = 0.009$, P effect $P = 0.071$; BvSp = Bargerveen-Sphagnum papillosum, N effect $P = 0.003$; HB = Harkeveen, geen bemestingseffect; Ru = Runderveen, N effect $P = 0.016$, P effect $P = 0.056$; BvSc = Bargerveen-Sphagnum cuspidatum, P effect $P = 0.073$ (ANOVA).

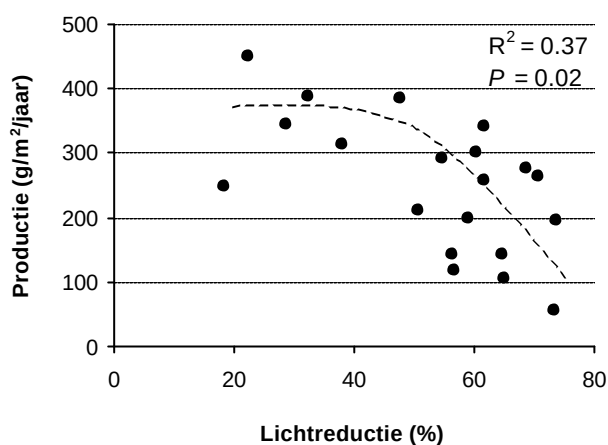
Tabel 2.5: Biomassa en strooisel van hogere planten na 3,5 jaar bemesting met N en P, met tussen haakjes de standaardfout. n=5, n.s.= $P > 0.05$, * $P = 0.05$, ** $P = 0.01$, *** $P = 0.001$.

	C	N	P	NP	N effect	P effect
Clara bog						
Biomassa (g m ⁻²)	89 (13)	161 (32)	115 (10)	175 (63)	n.s.	n.s.
Strooisel (g m ⁻²)	21 (5)	37 (9)	20 (7)	17 (6)	n.s.	n.s.
Reigerplas						
Biomassa	59 (14)	77 (12)	78 (14)	158 (23)	**	**
Strooisel	29 (8)	51 (8)	19 (9)	30 (11)	(*)	*
Bargerveen-Sp						
Biomassa	276 (61)	366 (39)	261 (42)	474 (87)	*	n.s.
Strooisel	49 (15)	66 (14)	36 (7)	52 (8)	n.s.	n.s.
Harkeveen						
Biomassa	118 (20)	273 (89)	149 (39)	110 (13)	n.s.	n.s.
Strooisel	30 (3)	51 (11)	32 (11)	26 (6)	n.s.	n.s.
Runderveen						
Biomassa	111 (12)	235 (32)	94 (15)	175 (7)	***	(*)
Strooisel	7 (2)	23 (7)	4 (2)	38 (4)	***	n.s.
Bargerveen-Sc						
Biomassa	22 (7)	27 (9)	46 (25)	65 (18)	n.s.	(*)
Strooisel	45 (12)	81 (22)	29 (13)	29 (8)	n.s.	*

Dat de toename in vaatplanten bedekking consequenties had voor de hoeveelheid licht die tot het veenmos doordrong was het best waarneembaar in het Bargerveen waar de bedekking van met name *Erica* het hoogst was (Figuur 2.10). Hoe hoger de bedekking met kruiden, hoe minder licht tot het veenmos doordrong. Bij dichte schaduw, werd het veenmos iel van structuur (Figuur 2.12), de productie daalde drastisch (Figuur 2.11) en op den duur verdween het veenmos en maakte plaats voor Bronsmos (*Pleurozium schreberi*) of Heideklauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme*). Wanneer er naast beschaduwing ook nog een toename plaats vond in de hoeveelheid beschikbaar stikstof, breidden algen zich uit en werd het veenmos verstikt (Figuur 2.13). De uitbreiding van algen in met stikstof bemeste proefvlakken, werd op alle locaties in meer of mindere mate waargenomen. De koppeling met beschaduwing kon echter alleen duidelijk worden gemaakt op 1 locatie (Bargerveen-Sp) omdat de vegetatiestructuur zich alleen daar leende voor lichtmetingen. Een lichtmeter onder *Erica* vegetatie schuiven was goed mogelijk, echter een meter onder een dichte kluwe *Oxycoccus* steken, bleek niet haalbaar.



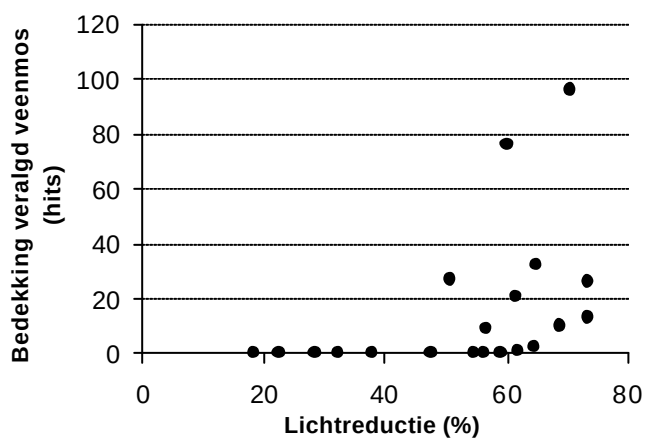
Figuur 2.10: Gemiddelde lichtreductie door de kruidlaag ($\pm$ standaardfout) in Bargerveen-Sp. N effect $P = 0.004$ (ANOVA). Er werden 2 metingen per proefvlak uitgevoerd net boven de veenmoslaag met behulp van een lichtmeter (lichtgevoelig oppervlak van 1 m x 2 cm, DeltaT).



Figuur 2.11: Kwadratische relatie tussen de lichtreductie door de kruidlaag en de productie van *S. papillosum* in het Bargerveen.



Figuur 2.12: *Sphagnum papillosum* uit een kasexperiment dat 3 maanden lang werd gekweekt onder verschillende beschaduwingsniveau's. 0, 1, 2, 3, 4 = respectievelijk geen schaduw, 70 %, 85 %, 90 % en 95 % beschaduwing. Overgenomen uit Van Eekelen (2001).

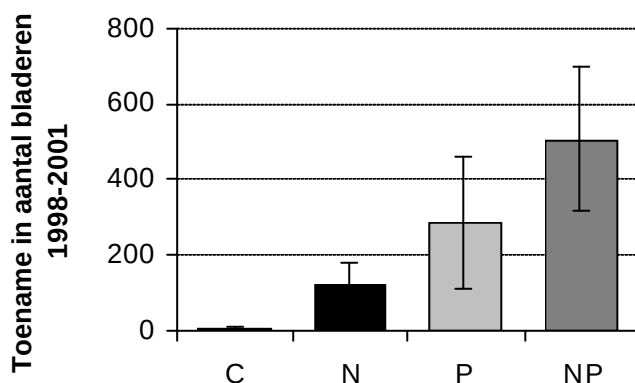


Figuur 2.13: Relatie tussen de lichtreductie door de kruidlaag en de bedekking van door algen bedekt veenmos in Bargerveen-Sp.

Bemesting met P had geen duidelijk effect op de bedekking met hogere planten (Figuur 2.9). De hoeveelheid dood materiaal leek wel af te nemen op 2 locaties, maar dit was waarschijnlijk een neveneffect van de verhoogde veenmosgroei; het dode materiaal werd eenvoudig overgroeid (Tabel 2.5). Op enkele locaties was wel een duidelijk effect op specifieke soorten waar te nemen. *Molinia* bijvoorbeeld, profiteerde sterk van fosfor bemesting in Bargerveen-Sc (Figuur 2.14 & Figuur 2.15). Deze resultaten worden ondersteund door de waarnemingen in de Mariapeel, waar een snelle vestiging van *Molinia* op pas gevormde drijftillen werd waargenomen bij een hoog P gehalte in het bodemwater (Figuur 2.45 & Figuur 2.46).



Figuur 2.14: *Molinia* profiteerde van bemesting met een combinatie van N en P in Bargerveen-Sc.



Figuur 2.15: Toename in aantal bladeren ($\pm$ standaardfout) van *Molinia* tussen Juli 1998 en 2001 in Bargerveen-Sc. P effect $P = 0.044$, N effect n.s. (ANOVA).

Waterchemie

Wanneer het gehalte aan voedingsstoffen in het bodemwater van de verschillende locaties met elkaar wordt vergeleken, vallen de veel lagere waarden voor N in het Ierse bodemwater op. De hoge depositie in Nederland heeft kennelijk een verrijking van het bodemwater veroorzaakt zoals ook al door Lamers *et al.* (2000) werd opgemerkt. Verder vielen de hoge concentraties K en P in het Rundeveen op. Wellicht is inspoeling van deze voedingsstoffen vanuit het omringende bemeste grasland een verklaring voor deze hoge waarden. Een andere mogelijkheid is dat we hier deels te maken hebben met een erfenis uit het verleden; enkele tientallen jaren geleden was het grasland nog landbouwgrond. Bovendien was de afschermende haag bomen rond

het veentje nog niet aanwezig, zodat meststoffen direct het veentje in konden waaien (persoonlijke mededeling GJ Baaijens).

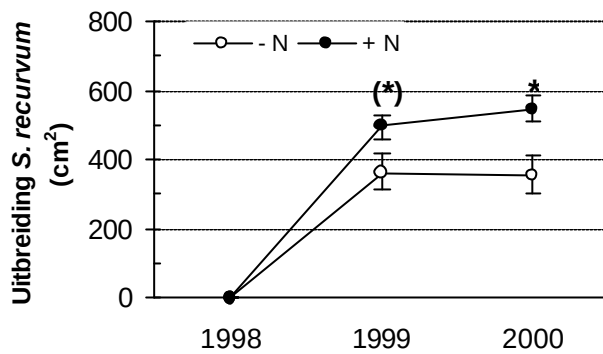
Bemesting met N en P bleek de samenstelling van het bodemwater op alle 4 bemonsterde locaties te beïnvloeden. Voor 3 locaties werd een toename in ammonium of nitraat gevonden in de proefvlakken die met N werden bemest. Op 2 locaties werd een verhoging van het fosfaat in het bodemwater gevonden wanneer met P werd bemest. Bemesting met P zorgde voor een verlaging van de concentraties ammonium of nitraat. Dit effect was het duidelijkste voor Bargerveen-Sc waar de concentratie stikstof in het bodemwater in de met P behandelde proefvlakken lager lag dan in de controle proefvlakken. Het blijft echter onduidelijk of de verlaging van het N gehalte in het bodemwater op deze locatie door een hogere opname van N door veenmos of door de zich uitbreidende *Molinia* werd veroorzaakt. Nadere uitwerking van chemische analyses moet uitkomst brengen.

Tabel 2.6: Gemiddelde concentraties N, P en K in het bodemwater (mg l^{-1}) op 10 cm diepte per onderzoekslocatie met de standaardfout tussen haakjes. $n=15$, n.s. = $P > 0.05$, * $P = 0.05$, ** $P = 0.01$, *** $P = 0.001$.

	C	N	P	NP	N effect	P effect
Clara Bog						
N-NH ₄ ⁺	0.08 (0.02)	0.09 (0.02)	0.06 (0.01)	0.08 (0.02)	n.s.	n.s.
N-NO ₃ ⁻	0.01 (0.01)	0.06 (0.02)	0.02 (0.01)	0.02 (0.01)	**	n.s.
P-PO ₄ ³⁻	0.01 (0.00)	0.00 (0.00)	0.02 (0.01)	0.01 (0.00)	*	n.s.
K ⁺	0.22 (0.04)	0.36 (0.08)	0.29 (0.07)	0.24 (0.06)	n.s.	n.s.
Reigerplas						
N-NH ₄ ⁺	0.27 (0.03)	0.45 (0.05)	0.39 (0.04)	0.44 (0.05)	**	n.s.
N-NO ₃ ⁻	0.01 (0.00)	0.09 (0.02)	0.02 (0.00)	0.03 (0.01)	***	n.s.
P-PO ₄ ³⁻	0.02 (0.01)	0.03 (0.01)	0.02 (0.01)	0.02 (0.01)	n.s.	n.s.
K ⁺	0.48 (0.10)	0.50 (0.13)	0.66 (0.12)	0.58 (0.11)	n.s.	n.s.
Rundeveen						
N-NH ₄ ⁺	0.24 (0.03)	0.29 (0.05)	0.36 (0.10)	0.32 (0.06)	n.s.	n.s.
N-NO ₃ ⁻	0.02 (0.01)	0.02 (0.01)	0.02 (0.00)	0.01 (0.00)	n.s.	n.s.
P-PO ₄ ³⁻	0.08 (0.02)	0.07 (0.02)	0.19 (0.02)	0.10 (0.02)	(*)	***
K ⁺	0.87 (0.14)	1.01 (0.14)	0.71 (0.12)	1.04 (0.14)	(*)	n.s.
Bargerveen-Sc						
N-NH ₄ ⁺	0.37 (0.08)	2.41 (0.24)	0.18 (0.04)	0.85 (0.14)	n.s.	***
N-NO ₃ ⁻	0.01 (0.00)	0.03 (0.01)	0.01 (0.00)	0.01 (0.01)	***	**
P-PO ₄ ³⁻	0.01 (0.01)	0.00 (0.00)	0.03 (0.01)	0.02 (0.01)	n.s.	***
K ⁺	0.57 (0.10)	0.63 (0.10)	0.34 (0.07)	0.39 (0.09)	n.s.	***

Stikstofdepositie en concurrentie vermogen van *Sphagnum recurvum*

Sphagnum recurvum heeft zich in Noordwest Europa de laatste decennia met name op de overgang van bult naar slenk sterk uitgebreid (Ferguson & Lee 1983; Tüxen 1983; Voigt & Johnson 1987; Risager 1998). Juist op deze overgang vindt men in het buitenland (Ierland, Noorwegen) nog vaak *S. magellanicum*. In Nederland vindt men deze soort hier nauwelijks meer. Het vermoeden bestaat dat hoge stikstofdepositie (mede) de oorzaak zou kunnen zijn van deze soortverschuiving (Twenhöven 1992).



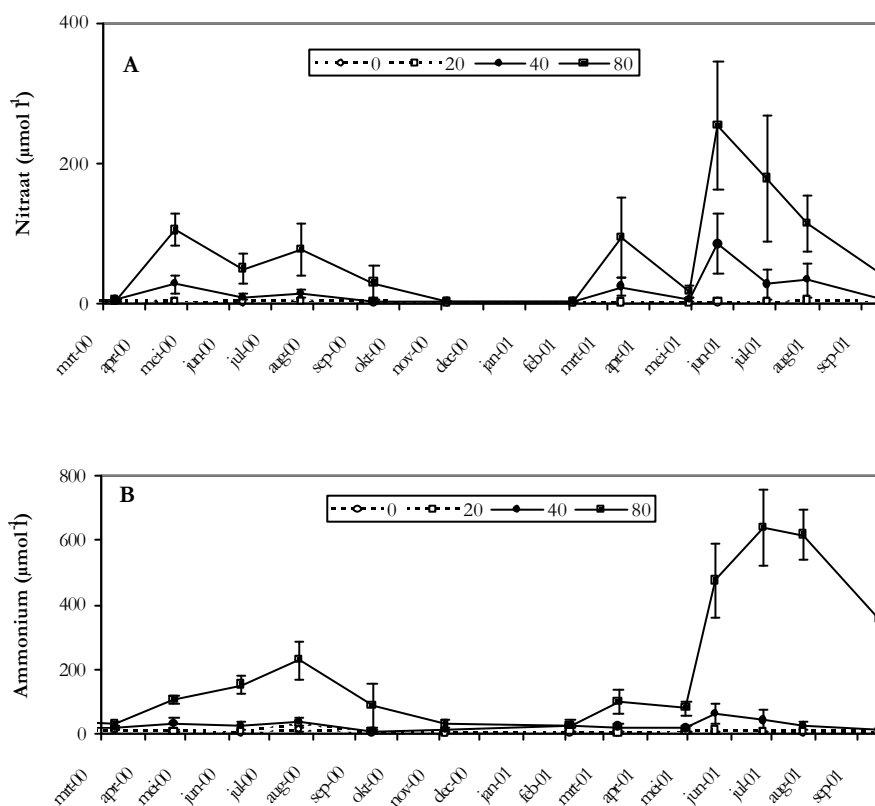
Figuur 2.16: Effect van N bemesting op de uitbreiding van *S. recurvum* ($\pm$ standaardfout) in een *S. magellanicum* vegetatie tussen 1998 en 2000. Verschillen tussen de behandelingen werden getoetst met een t-Test. (*) $P = 0.07$, * $P = 0.02$.

S. recurvum dat extra stikstof kreeg toegediend, wist zich meer uit te breiden dan het *S. recurvum* dat geen extra stikstof kreeg toegediend (Figuur 2.16). Bij verhoogde stikstofdepositie is *S. recurvum* kennelijk in staat *S. magellanicum* op den duur te verdringen. Wat echter opvalt is de verzwakking van de groei in de loop van 2000. Dit duidt mogelijk op limitatie van de groei door een ander element dan stikstof. Voor fosfor werd dit in 2001 uitgezocht. Het zag er ernaar uit dat *S. recurvum* positief reageerde op het toegevoegde P. Echter de uitbreiding per proefvlak verschilde aanzienlijk en leek sterk af te hangen van de vochtvoorziening. In nattere proefvlakken deed het *S. recurvum* het doorgaans beter dan in de drogere, een interactie die ook werd gemeld door Aerts *et al.* (2001) en Twenhöven (1992). Of het P effect significant is, zal moeten blijken uit nadere uitwerking van de gegevens. Echter, wanneer men de uitbreiding van *S. recurvum* in de Nederlandse proefvlakken in aanmerking neemt (Figuur 2.7 & Figuur 2.8), is het waarschijnlijk dat *S. recurvum* het beste groeit op locaties die rijk zijn aan zowel N als P. Aangezien voor het huidige depositieniveau in Nederland geldt, dat alle locaties relatief rijk aan N zijn, zal (explosieve) groei van *S. recurvum* voornamelijk afhangen van de P rijkdom. Deze veronderstelling wordt ondersteund door het relatief hoge gehalte aan P in het bodemwater van het Rundeveen (Tabel 2.6), dat volledig door deze soort werd gedomineerd.

Stikstofdepositie en de groei van Berk en Pijpenstrootje in verdroogde hoogvenen

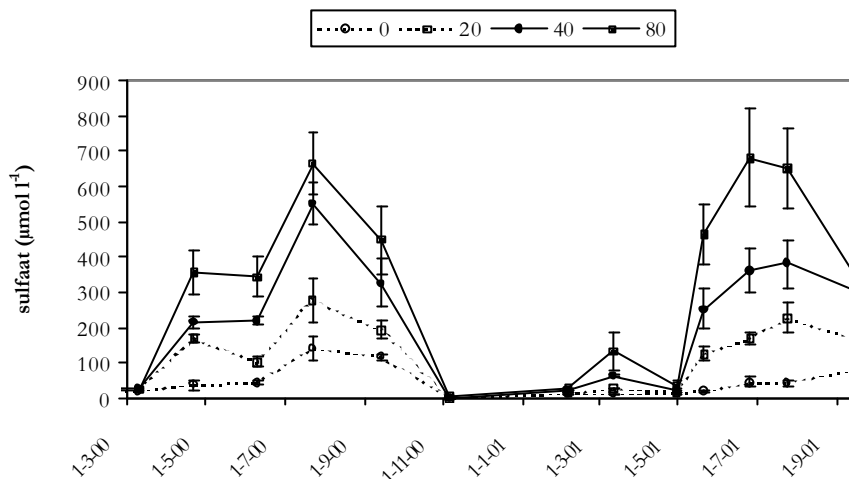
In een verdroogd en onvergraven deel van Clara bog werd de invloed van een verhoogde N-depositie op de groei van Berk, Pijpenstrootje en Eenarig wollegras onderzocht. De nitraat- en ammoniumconcentratie in het veenvocht namen vanaf de start van het experiment sterk toe bij een verhoging van de N-depositie (zie tussenrapportage 2000: Tomassen *et al.* 2001). Deze hoge concentraties werden gemeten omdat vrijwel direct na N-additie monsters werden genomen. Na aanpassing van de monstermethode (vanaf maart 2000) bleek gedurende het groeiseizoen 2000 de concentratie nitraat en ammonium alleen bij een stikstofadditie van $80 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ sterk verhoogd te zijn (respectievelijk maximaal 100 en $230 \mu\text{mol l}^{-1}$; Figuur 2.17a&b). Bij lagere toevoegingen van stikstof waren de nitraat en ammoniumconcentraties in het veenvocht lager dan respectievelijk 30 en $35 \mu\text{mol l}^{-1}$. In een natuurlijke situatie is de concentratie nitraat in bodemvocht zeer laag (rond $5 \mu\text{mol l}^{-1}$). De hoge nitraatconcentraties in dit experiment werden veroorzaakt door de afwezigheid van een levende veenmoslaag die zeer snel nitraat kan opnemen en door de zure omstandigheden (zie Figuur 2.19) waarbij geen denitrificatie (omzetting naar N_2) kon plaatsvinden. Nitraat moet dus door de vegetatie opgenomen zijn of uitgespoeld in perioden met een neerslagoverschot. In het laatste groeiseizoen (2001) waren de nitraatconcentraties bij een stikstofdepositie van zowel 40 als $80 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ sterk verhoogd (Figuur 2.17a). De concentratie ammonium in het bodemvocht bij een behandeling van $80 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ nam in het laatste groeiseizoen toe tot zeer extreme waarden ($640 \mu\text{mol l}^{-1}$; Figuur 2.17b).

De hoeveelheden ammonium die bij de 80 kg ha⁻¹ jaar⁻¹ behandeling werden toegediend waren na 3 jaar te hoog om nog gebonden te kunnen worden aan het bodemadsorptiecomplex (verzadigd met ammonium) of te worden opgenomen door de vegetatie. Een belangrijk feit is dat de toegevoegde hoeveelheid N bovenop de achtergronddepositie van ongeveer 10 kg ha⁻¹ jaar⁻¹ kwam. De ammoniumconcentratie bij de andere behandelingen was relatief laag door opname en binding aan het bodemadsorptiecomplex (Tabel 2.8). In vergelijking tot de situatie waarbij een levende veenmoslaag aanwezig is (zie eerste veldexperiment) waren de ammonium en nitraatconcentraties bij een extra depositie van 40 kg ha⁻¹ jaar⁻¹ hoog. Bij aanwezigheid van veenmossen nam de concentratie bij de N behandeling (40 kg) toe tot 6,4 µmol l⁻¹ NH₄ (= 0,09 mg l⁻¹ N-NH₄) en 4,3 µmol l⁻¹ NO₃ (= 0,06 mg l⁻¹ N-NO₃). In dit experiment waren de concentraties ammonium en nitraat respectievelijk 60 en 85 µmol l⁻¹ bij een extra depositie van 40 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹. De hoge opnamecapaciteit van voornamelijk *Sphagnum* was hiervoor verantwoordelijk.



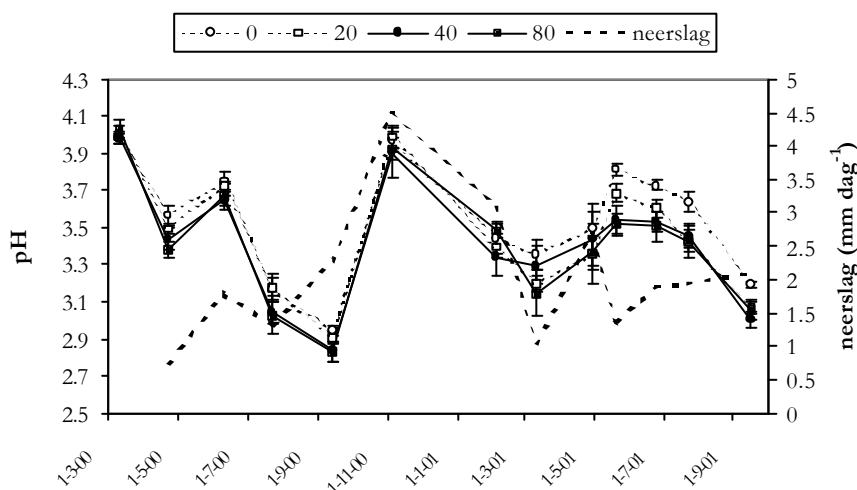
Figuur 2.17a&b: Effect van N-depositie op de concentratie van a) NO₃⁻ en b) NH₄⁺ (± standaardfout) in het veenvocht van Clara bog op 5 cm diepte.

Ammonium werd gedeeltelijk toegevoegd in de vorm van ammoniumsulfaat (bij hoge NH₃ en SO₂ concentraties in de lucht is er co-depositie van uiteindelijk ammonium en sulfaat), hierdoor waren de sulfaatconcentraties in het bodemwater sterk verhoogd (Figuur 2.18). Aan het begin van het groeiseizoen (start N addities) nam de sulfaatconcentratie geleidelijk toe en bereikte maximale concentraties rond juli – augustus. Hierna nam de concentratie af door afname van de verdamping (lagere temperaturen) en een toename van de neerslag (uitspoeling). Andere ionen, zoals bijvoorbeeld natrium, gaven vergelijkbare seizoensfluctuaties als gevolg van indamping in de zomermaanden en verdunning in de wintermaanden.



Figuur 2.18: Effect van verhoogde N-depositie (gedeeltelijk toegevoegd als ammoniumsulfaat) op de sulfaatconcentratie ($\pm$ standaardfout) in het bodemvocht op 5 cm diepte.

De pH van het bodemvocht tijdens het experiment was zeer laag en fluctueerde tussen 4.0 en 2.8. Stikstofadditie had weinig effect op de pH (Figuur 2.19) en de grootste variaties werden veroorzaakt door het tijdstip in het jaar. Gedurende het groeiseizoen 2000 nam de pH bij alle behandelingen sterk af. In het laatste groeiseizoen (2001) was de pH pas aan het einde sterk verlaagd. Deze veranderingen in pH werden veroorzaakt door uitdroging van het veen. In natte perioden nam de pH van het bodemvocht namelijk weer toe (Figuur 2.19). Tijdens droge perioden kan zuurstof dieper in het veen doordringen en vinden oxidatieprocessen plaats. Bij deze oxidatie komen waterstofionen (zuurionen) vrij die zorgen voor een verlaging van de pH. Bij gelijke neerslag zal de zuurproductie in de zomermaanden hoger zijn dan in de wintermaanden omdat in de zomer de oxidatieprocessen sneller verlopen en omdat de verdamping hoger is.



Figuur 2.19: Effect van verhoogde N-depositie op de pH van het bodemvocht ($\pm$ standaardfout) op 5 cm diepte van maart 2000 tot en met september 2001. Tevens staat de neerslag (mm dag^{-1}) weergegeven (rechter y-as).

De concentratie fosfaat in het bodemwater was bij alle N behandelingen lager dan $1 \mu\text{mol l}^{-1}$ (de totale concentratie opgeloste P verbindingen was lager dan $2,5 \mu\text{mol l}^{-1}$). Bij een lage fosfaat beschikbaarheid kan een groeirespons van de vegetatie uitblijven

doordat de groei wordt gelimiteerd door fosfaat. De concentratie kalium, een ander belangrijk nutriënt voor planten, fluctueerde tussen 10 en 20 $\mu\text{mol l}^{-1}$.

Tabel 2.7: C/N, C/P en N/P ratio en de mineralisatiesnelheid van het veen ($\pm$ standaardfout) na 3 jaar additie van verschillende hoeveelheden stikstof. Verschillende letters geven significante verschillen tussen behandelingen weer.

<i>N-depositie</i> <i>kg ha⁻¹ jaar⁻¹</i>	<i>C/N ratio</i> <i>g g⁻¹</i>	<i>C/P ratio</i> <i>g g⁻¹</i>	<i>N/P ratio</i> <i>g g⁻¹</i>	<i>Mineralisatie</i> <i>$\mu\text{mol g}^{-1} \text{dag}^{-1}$</i>
0	37.3 $\pm$ 0.5 ^a	1409 $\pm$ 56 ^a	37.8 $\pm$ 1.2 ^a	11.81 $\pm$ 1.17
20	37.8 $\pm$ 1.0 ^a	1561 $\pm$ 24 ^{ab}	41.3 $\pm$ 0.5 ^{ab}	9.30 $\pm$ 0.55
40	35.5 $\pm$ 0.4 ^{ab}	1552 $\pm$ 23 ^{ab}	43.8 $\pm$ 0.8 ^{bc}	10.43 $\pm$ 0.77
80	34.4 $\pm$ 0.3 ^b	1617 $\pm$ 40 ^b	47.1 $\pm$ 1.1 ^c	10.94 $\pm$ 0.55

Veen dat blootgesteld gestaan heeft aan hoge deposities van stikstof had een lagere C/N ratio door een toename van de stikstofconcentratie bij gelijk blijvende koolstofconcentratie (Tabel 2.7). De C/P ratio nam toe door een afname van de fosforconcentratie (verhoogde opname van P door de vegetatie). Veen met een lagere C/N ratio is mogelijk eenvoudiger afbreekbaar door de extra beschikbaarheid van stikstofvoeding voor de bacteriën betrokken bij de mineralisatie. Incubatieproeven gaven aan dat de mineralisatie niet gestimuleerd werd bij een lagere C/N ratio (Tabel 2.7). Dit werd mogelijk veroorzaakt door de ongunstigere C/P ratio (Tabel 2.7), maar ook door de zeer zure omstandigheden in het veen (Figuur 2.19). In dit verdroogde deel van het veen in Ierland had een verhoging van de stikstofdepositie geen effect op de afbraaksnelheid van het veen.

Tabel 2.8: Water- en/of zoutextraheerbaar nitraat, ammonium, kalium, calcium, magnesium & sulfaat (in $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{DW} \pm$ standaardfout) in het veen na 3 jaar additie van verschillende hoeveelheden stikstof. Verschillende letters geven significante verschillen tussen behandelingen weer.

	N depositie (kg ha⁻¹ jaar⁻¹)			
	0	20	40	80
NO ₃ ⁻ (H ₂ O)	45 $\pm$ 9	74 $\pm$ 11	74 $\pm$ 25	143 $\pm$ 19
NH ₄ ⁺ (H ₂ O)	140 $\pm$ 21 ^a	129 $\pm$ 16 ^a	423 $\pm$ 42 ^b	2261 $\pm$ 264 ^c
Ca ²⁺ (H ₂ O)	245 $\pm$ 42	192 $\pm$ 22	259 $\pm$ 66	189 $\pm$ 9
Mg ²⁺ (H ₂ O)	210 $\pm$ 53	159 $\pm$ 11	170 $\pm$ 20	125 $\pm$ 11
SO ₄ ²⁻ (H ₂ O)	791 $\pm$ 96 ^a	758 $\pm$ 56 ^a	997 $\pm$ 115 ^{ab}	1360 $\pm$ 165 ^b
NH ₄ ⁺ (NaCl)	257 $\pm$ 41 ^a	459 $\pm$ 216 ^a	1706 $\pm$ 482 ^b	13189 $\pm$ 1832 ^c
Ca ²⁺ (NaCl)	39396 $\pm$ 3072	40210 $\pm$ 3871	41065 $\pm$ 3298	41351 $\pm$ 2811
Mg ²⁺ (NaCl)	31628 $\pm$ 3699	28444 $\pm$ 2215	26581 $\pm$ 1746	27356 $\pm$ 3284

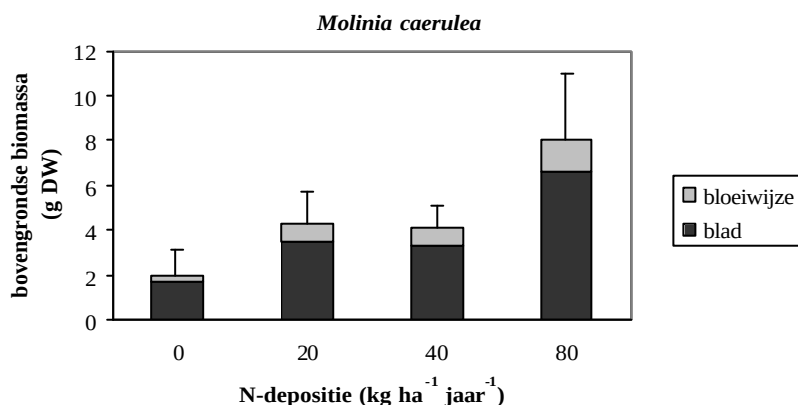
De concentratie ammonium, nitraat en sulfaat geabsorbeerd aan het veen nam zoals verwacht toe bij een toename van de experimentele stikstofadditie (Tabel 2.8). De concentratie calcium en magnesium in waterextracten was iets lager bij een extra stikstofdepositie van 80 kg ha⁻¹ jaar⁻¹. Om de totale potentiële verdringing van kationen (positieve ionen) te bepalen werd het veen uitgeschud met NaCl (0,2 M). De hoeveelheid gebonden ammonium nam zeer sterk toe bij een toename van de depositie. Een verdubbeling van de depositie van 20 naar 40 kg N en van 40 naar 80 kg N zorgde voor een verhoging van respectievelijk een factor vier en zeven. Relatief werd er meer ammonium aan het veen gebonden doordat de fractie ammonium dat opgenomen is steeds beperkter werd. Opvallend waren de grote hoeveelheden calcium en magnesium die vrij gemaakt werden door uitschudden met zout (Tabel 2.8). Bij calcium werd ongeveer 43% van het totaal aanwezige calcium vrijgemaakt en voor magnesium ongeveer 64%. Het veen is onder gebufferde omstandigheden ontstaan en bevat waarschijnlijk als gevolg van 'recycling' nog steeds grote hoeveelheden calcium en magnesium. Ook de aanwezigheid van soorten van meer

gebufferde omstandigheden (zoals Waterdrieblad) op nattere delen van het veen indiceren de relatief gebufferde omstandigheden op Clara bog.

Tabel 2.9: Enkele morfologische kenmerken (gemiddelde $\pm$ standaardfout) van Pijpenstrootje bij verschillende N-depositie in een onvergraven, verdroogd deel van Clara bog na 3 jaar verhoogde stikstofdepositie.

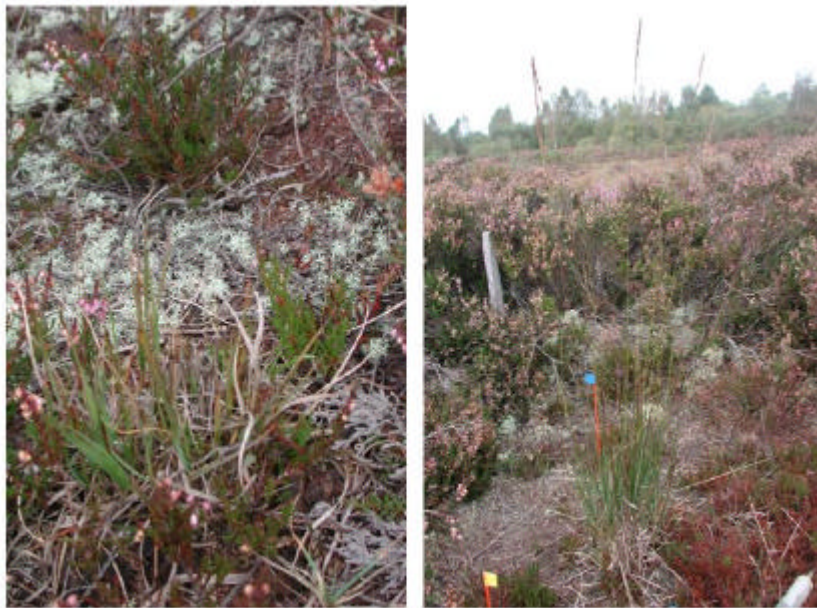
N-depositie kg ha ⁻¹ jaar ⁻¹	Aantal groene scheuten	Maximale hoogte blad (mm)	Aantal bloeiwijzen
0	23 $\pm$ 5	190 $\pm$ 41	3 $\pm$ 3
20	40 $\pm$ 5	200 $\pm$ 19	6 $\pm$ 4
40	35 $\pm$ 10	246 $\pm$ 14	5 $\pm$ 3
80	43 $\pm$ 11	296 $\pm$ 25	9 $\pm$ 3

Verhoging van de stikstofdepositie had geen effect op de groei van Berk en Eenarig wollegras. De geïntroduceerde Berkjes groeiden vrijwel niet en een gedeelte stierf zelfs (ongeacht de behandeling). De stikstofconcentratie in het blad van Berk nam significant toe bij een hogere stikstofdepositie (Tabel 2.10). Het uitblijven van gestimuleerde groei en de sterke toename van de stikstofconcentratie in het blad geven aan dat een ander nutriënt de groei limiteerde. Op grond van de N/P ratio blijkt dat de groei in ieder geval (mede) gelimiteerd werd door fosfor. N/P ratio's varieerden tussen 20 en 76 en ratio's boven 16 wijzen op P-limitatie (Koerselman & Meuleman 1996). De zeer zure omstandigheden hadden waarschijnlijk ook ongunstige effecten op de groei van Berk. De groei van Eenarig wollegras werd eveneens niet beïnvloed door de extra beschikbaarheid van stikstof. De chemische samenstelling van het blad verschilde niet tussen de verschillende stikstofdeposities. Op basis van de N/P ratio blijkt dat ook de groei van Eenarig wollegras gelimiteerd werd door fosfor in plaats van stikstof (Tabel 2.10).



Figuur 2.20: Biomassa van blad en bloeiwijzen (g drooggewicht; gemiddelde $\pm$ standaardfout; n=4) van Pijpenstrootje bij een verschillende stikstofdepositie gedurende 3 jaar.

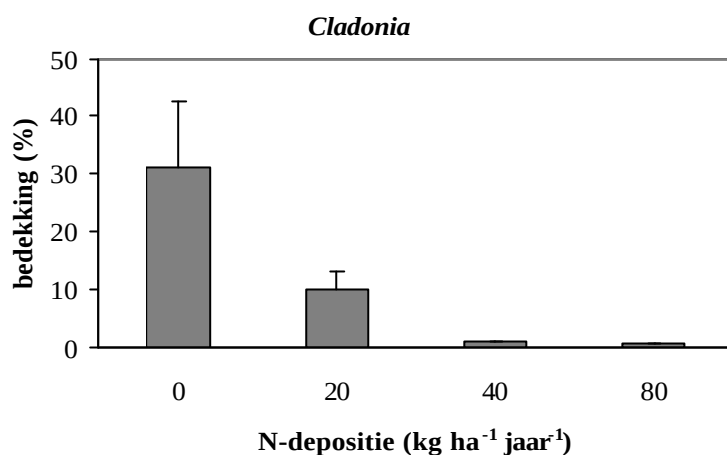
Verhoging van de N-depositie lijkt wel effect op de groei van Pijpenstrootje te hebben gehad (Tabel 2.9, Figuur 2.20 & Figuur 2.21). Het aantal groene scheuten en bloeiwijzen en de hoogte van het blad namen toe bij een toename van de stikstofdepositie, maar de verschillen waren niet significant. De bovengrondse biomassa van Pijpenstrootje lijkt toegenomen te zijn bij een toename van de depositie, maar de verschillen waren niet significant ($p = 0.18$) vanwege de grote spreiding. Analyse van het blad leverde geen verschillen in nutriëntenconcentratie op (Tabel 2.10). De hoge N/P ratio van 41 tot 52 geeft aan dat de groei door fosfor gelimiteerd werd, maar Pijpenstrootje kan blijkbaar zeer effectief met het beschikbare P omgaan, zodat toch extra biomassa gevormd kon worden.



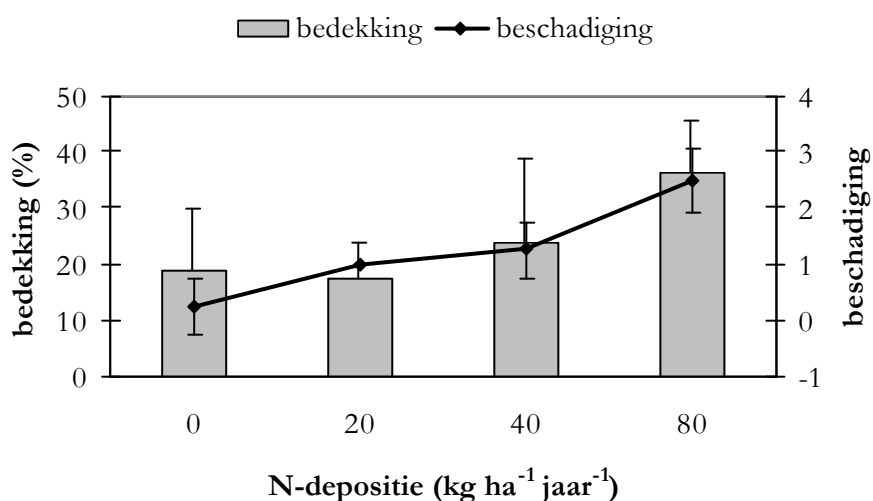
Figuur 2.21: Illustratie van een controlebehandeling (links) en een 80 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹ behandeling (rechts) na 3 jaar. Een verdubbeling van de Nederlandse depositie had in Ierland een gestimuleerde groei van Pijpenstrootje tot gevolg en afsterven van Cladonia en Struikhei.

Naast de geïntroduceerde soorten werden de proefvlakken bedekt door Struikhei en de bodembedekkende korstmos *Cladonia* sp. Deze soorten werden bij de inrichting van het experiment grotendeels verwijderd (Struikhei alleen bovengronds) en tijdens de duur van het experiment vond hergroei plaats. De bedekking van *Cladonia* in de proefvlakken was significant afgenomen als gevolg van verminderde hergroei bij verhoogde stikstofdepositie (Figuur 2.21 & Figuur 2.22; $p = 0.01$). Ten opzichte van de controlebehandeling was de bedekking significant lager bij een experimentele stikstofdepositie van 40 en 80 kg ha⁻¹ jaar⁻¹. Chemische analyse gaf aan dat de concentratie stikstof en zwavel toegenomen waren bij een hogere ammonium(sulfaat) additie (Tabel 2.10). *Cladonia* blijkt zeer gevoelig te zijn voor hoge N en S concentraties en de hergroei in de proefvlakken was sterk afgenomen. Het verdwijnen van bodembedekkende korstmossen in de Nederlandse hoogvenen lijkt hoogst waarschijnlijk veroorzaakt te zijn door de hoge stikstof- en zwaveldepositie in Nederland de laatste decennia. Andere onderzoeken geven ook de gevoeligheid van korstmossen voor zwavel- en stikstofverbindingen aan (bijvoorbeeld Van Dobben *et al.* 1983; Van der Eerden *et al.* 1991; Press *et al.* 1998; Hyvärinen & Crittenden 1998; Carroll *et al.* 1999).

De totale bedekking van Struikhei (vitaal & minder vitaal) in de verschillende proefvlakken was niet significant verschillend. Bij de hoogste stikstofadditie lijkt de bedekking wel toegenomen te zijn (Figuur 2.23). De vitaliteit van Struikhei bij 40 en 80 kg ha⁻¹ jaar⁻¹ was significant lager dan bij de controlebehandeling ($p < 0.001$). De zeer hoge ammonium en sulfaatconcentratie veroorzaakte grote schade aan Struikhei (Figuur 2.21 & Figuur 2.23). Initieel stimuleerde stikstofdepositie waarschijnlijk de groei van Struikhei, maar na langere tijd werden toxische concentraties bereikt die voor afsterven van Struikhei hebben gezorgd.



Figuur 2.22: Bedekking van het proefvlak (gemiddelde $\pm$ standaardfout) door de korstmoss Cladonia bij verschillende stikstofdepositie gedurende 3 jaar.



Figuur 2.23: Bedekking van de proefvlakken door Struikheide (gemiddelde $\pm$ standaardfout) bij verschillende stikstofdepositieniveaus gedurende 3 jaar. Tevens is beschadiging als gevolg van de behandelingen weergegeven als 'beschadigingfactor', waarbij 4 verschillende klassen werden onderscheiden: 0 (geen beschadiging), 1 (lichte beschadiging), 2 (middelmatige beschadiging) & 3 (zwaar beschadigd).

Tabel 2.10: Chemische samenstelling (gemiddelde $\pm$ standaardfout) van Pijpenstrootje, Berk, Eenarig wollegras, Struikhei en *Cladonia* na 3 jaar extra experimentele stikstofdepositie van 0, 20, 40 en 80 kg ha⁻¹ jaar⁻¹. Verschillende letters geven, binnen één soort, significante verschillen aan ($p < 0.05$).

	N-depositie kg ha ⁻¹ jaar ⁻¹	N $\mu\text{mol g}^{-1}$ DW	P $\mu\text{mol g}^{-1}$ DW	K $\mu\text{mol g}^{-1}$ DW	S $\mu\text{mol g}^{-1}$ DW	N/P g g ⁻¹
<i>Pijpenstrootje</i>	0	1227 $\pm$ 92	12.3 $\pm$ 0.9	204 $\pm$ 12.7	49 $\pm$ 4	45.9 $\pm$ 4.7
	20	1340 $\pm$ 63	14.7 $\pm$ 0.6	205 $\pm$ 14.4	57 $\pm$ 4	41.4 $\pm$ 1.8
	40	1285 $\pm$ 124	13.1 $\pm$ 1.8	220 $\pm$ 14.4	64 $\pm$ 8	46.0 $\pm$ 5.3
	80	1452 $\pm$ 66	12.8 $\pm$ 0.8	179 $\pm$ 12.5	65 $\pm$ 2	52.1 $\pm$ 3.7
<i>Berk</i>	0	948 $\pm$ 123 ^a	19.9 $\pm$ 4.7	98 $\pm$ 9	32 $\pm$ 3	24.4 $\pm$ 4.7 ^{ab}
	20	1325 $\pm$ 182 ^{ab}	32.4 $\pm$ 8.0	202 $\pm$ 48	67 $\pm$ 44	20.1 $\pm$ 2.4 ^a
	40	1488 $\pm$ 172 ^{ab}	18.4 $\pm$ 2.2	123 $\pm$ 27	42 $\pm$ 3	37.4 $\pm$ 3.5 ^b
	80	1958 $\pm$ 235 ^b	12.9 $\pm$ 2.6	125 $\pm$ 6	39 $\pm$ 13	76.1 $\pm$ 13.9 ^c
<i>Eenarig Wollegras</i>	0	671 $\pm$ 65	17.0 $\pm$ 2.1	132 $\pm$ 4	31 $\pm$ 1	18.0 $\pm$ 0.6
	20	681 $\pm$ 32	16.5 $\pm$ 2.5	140 $\pm$ 11	28 $\pm$ 1	19.8 $\pm$ 0.6
	40	660 $\pm$ 46	15.0 $\pm$ 1.6	133 $\pm$ 14	30 $\pm$ 1	20.2 $\pm$ 1.1
	80	740 $\pm$ 47	13.9 $\pm$ 3.1	111 $\pm$ 19	31 $\pm$ 1	26.7 $\pm$ 4.0
<i>Struikhei</i>	0	761 $\pm$ 28 ^a	11.9 $\pm$ 0.3	82 $\pm$ 8	39 $\pm$ 1 ^a	28.9 $\pm$ 1.1 ^a
	20	808 $\pm$ 20 ^a	11.5 $\pm$ 0.3	89 $\pm$ 9	40 $\pm$ 1 ^a	31.9 $\pm$ 1.1 ^a
	40	1009 $\pm$ 86 ^b	11.3 $\pm$ 0.8	76 $\pm$ 8	45 $\pm$ 3 ^{ab}	40.5 $\pm$ 1.3 ^b
	80	1404 $\pm$ 31 ^c	11.9 $\pm$ 0.7	77 $\pm$ 7	52 $\pm$ 1 ^b	54.1 $\pm$ 4.8 ^c
<i>Cladonia</i>	0	431 $\pm$ 27 ^a	8.5 $\pm$ 1.1	24 $\pm$ 1	21 $\pm$ 2 ^a	23.7 $\pm$ 2.4 ^a
	20	627 $\pm$ 14 ^b	7.8 $\pm$ 0.1	23 $\pm$ 1	30 $\pm$ 1 ^b	36.2 $\pm$ 0.7 ^b
	40	692 $\pm$ 40 ^b	8.3 $\pm$ 0.8	28 $\pm$ 3	34 $\pm$ 2 ^b	38.2 $\pm$ 2.4 ^b
	80	983 $\pm$ 3 ^c	7.6 $\pm$ 0.2	27 $\pm$ 1	46 $\pm$ 1 ^c	58.4 $\pm$ 1.9 ^c

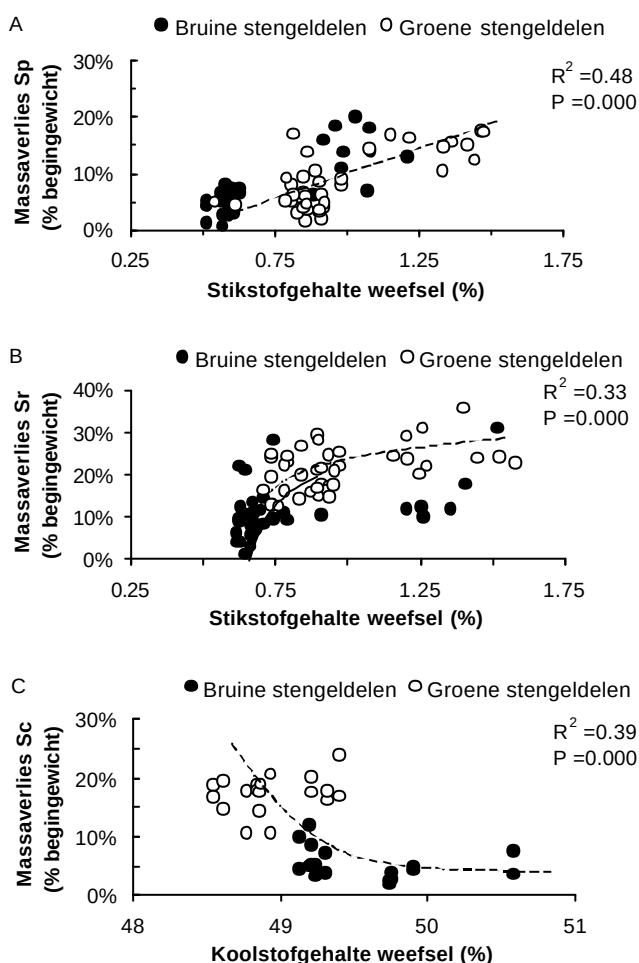
2.3.3 Decompositie

De diktegroei van een veenpakket wordt bepaald door de verhouding tussen groei en afbraak (decompositie) van met name veenmos. Een verhoogd stikstofgehalte in afgestorven planten en mossen, veroorzaakt door een verhoogde stikstofdepositie, kan de afbraak van dit organisch materiaal stimuleren. Hierdoor kan een situatie ontstaan waarin jaarlijks meer veen afbreekt dan dat er aangroeit. Er vindt dan een degradatie van het veenpakket en de bijbehorende hoogveenvegetatie plaats. In een decompositie experiment werd deze relatie onderzocht.

Het Nederlandse veenmos had een veel hoger stikstofgehalte dan het Ierse veenmos (zie Tomassen *et al.* 2001) en brak sneller af. *S. papillosum* uit Nederland bijvoorbeeld, verloor ongeveer twee maal zoveel massa als het Ierse *S. papillosum* (15% en 8% respectievelijk). Voor *S. recurvum* was dit verschil iets kleiner (26% en 17% respectievelijk). Het massaverlies van *Eriophorum* was ongeveer gelijk en bedroeg ongeveer 25% in het eerste jaar. Wanneer het massaverlies uit litterbags van Ierse *S. magellanicum*, *S. papillosum*, *S. recurvum* en *S. cuspidatum* met elkaar werd vergeleken, bleken de bultvormers *S. magellanicum* en *S. papillosum* langzamer af te breken dan de slenksoorten *S. recurvum* en *S. cuspidatum*. Verder bleek *S. recurvum* weer sneller af te breken dan *S. cuspidatum* (gegevens niet weergegeven). De plek waar het veenmos was ingegraven (*S. cuspidatum* of *S. papillosum* vegetatie) had geen invloed op het massaverlies. Het verschil in afbreekbaarheid tussen bult- en slenkbewonende *Sphagna* wordt ook gemeld in andere studies die deels zijn uitgevoerd met dezelfde soorten, hoewel de gevonden massaverliezen en gebruikte methoden sterk verschilden tussen de studies (Clymo 1965; Reader & Steward 1972; Rosswall *et al.* 1975; Coulson & Butterfield 1978; Rochefort *et al.* 1990; Johnson & Damman 1991). In de laatste studie werd wel een effect van ingraaf milieu gevonden, wanneer de milieus verschilden in zuurstof rijkdom. Wanneer dit niet het geval was, verdween het effect. Het is goed mogelijk dat de plekken waar onze litterbags werden

ingegraven niet verschilden in zuurstof rijkdom, immers in beide gevallen werden de zakjes net boven het hoogste bodemwater niveau geplaatst.

De relatie tussen het stikstofgehalte van het weefsel en massaverlies bleef onduidelijk. Voor *S. papillosum* en *S. recurvum* leek dit verband te bestaan wanneer veenmos met een voldoende verschillend stikstofgehalte werd vergeleken (Figuur 2.24A & Figuur 2.24B). Veenmos met een hoog stikstofgehalte vertoonde meer massaverlies dan veenmos met een laag stikstofgehalte. Voor *S. cuspidatum* werd een negatief verband gevonden tussen het koolstofgehalte en het massaverlies (Figuur 2.24C). Het massaverlies van *S. magellanicum* vertoonde een zeer zwak positief verband met het stikstofgehalte en een zwak negatief verband met het koolstofgehalte (gegevens niet weergegeven). Het stikstofgehalte van veenmos blijkt kennelijk wel een rol te spelen in de afbraak, maar is geen afdoende verklaring voor het verschil in afbraak tussen Nederlands en Iers materiaal. Verschillen in chemische samenstelling (Verhoeven & Liefveld 1997), mogelijk veroorzaakt door het verschil in depositie, zouden een verklaring kunnen bieden.



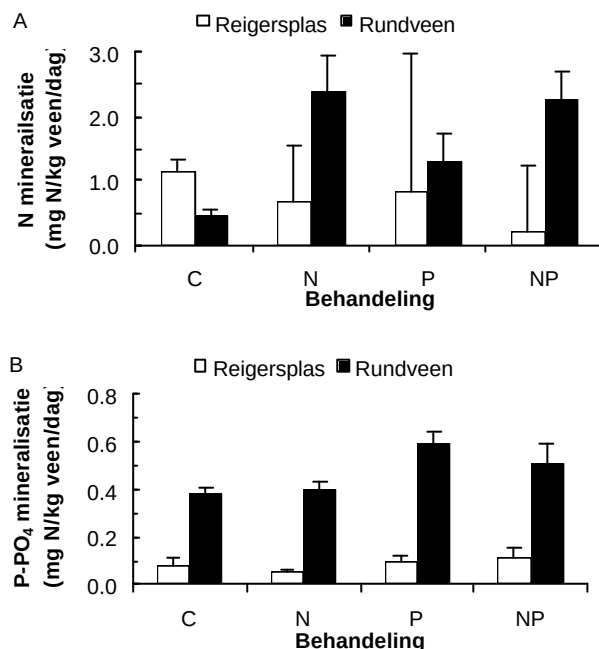
Figuur 2.24: De relatie tussen A) het stikstofgehalte van *S. papillosum* en het massaverlies uit ingegraven litterbags, B) het stikstofgehalte van *S. recurvum* en het massaverlies en C) het koolstofgehalte van *S. cuspidatum* en het massaverlies. De gegevens komen uit 3 deelexperimenten. De weergegeven lijnen geven de beste regressielijn weer.

2.3.4 Mineralisatie

De mineralisatie van stikstof (Figuur 2.25A) werd niet beïnvloed door de behandelingen, al leek dat voor het Rundeveen wel het geval te zijn ($P = 0.09$,

ANOVA). Bij de Reigerplas viel de aanzienlijke spreiding in mineralisatie in de bemeste proefvlakken op. Over alle behandelingen gezien, verschilde de mineralisatie niet tussen beide locaties. Maar wanneer enkel naar de niet bemeste proefvlakken wordt gekeken, was de N mineralisatie in de Reigerplas hoger dan die in het Rundveen ($P = 0.03$, t-Test). De gevonden waarden zijn relatief laag vergeleken bij de door Verhoeven *et al.* (1990) gemeten waarden voor veen, al komen ze dicht bij die voor het Meerstalbok.

De fosformineralisatie (Figuur 2.25B) in het Rundveen was hoger dan in de Reigerplas ($P = 0.001$, ANOVA). Bemesting met P bevorderde de mineralisatie van fosfor. Echter dit effect kan ook veroorzaakt zijn door een methodische fout. Voor de beginmeting, werd enkel uitgeschud met KCl hetgeen een oplossing opleverde waarin geen P werd aangetroffen. Voor de eindmeting werd de bodem ook met lactaatbuffer uitgeschud, wat de weergegeven resultaten opleverde. Het is daarom mogelijk dat het extra gemeten fosfor reeds in het begin aan de bodem gebonden heeft gezeten en niet gemeten is. De gevonden waarden vallen binnen de range van de metingen van Verhoeven *et al.* (1990), al zijn ze nog aan de lage kant.



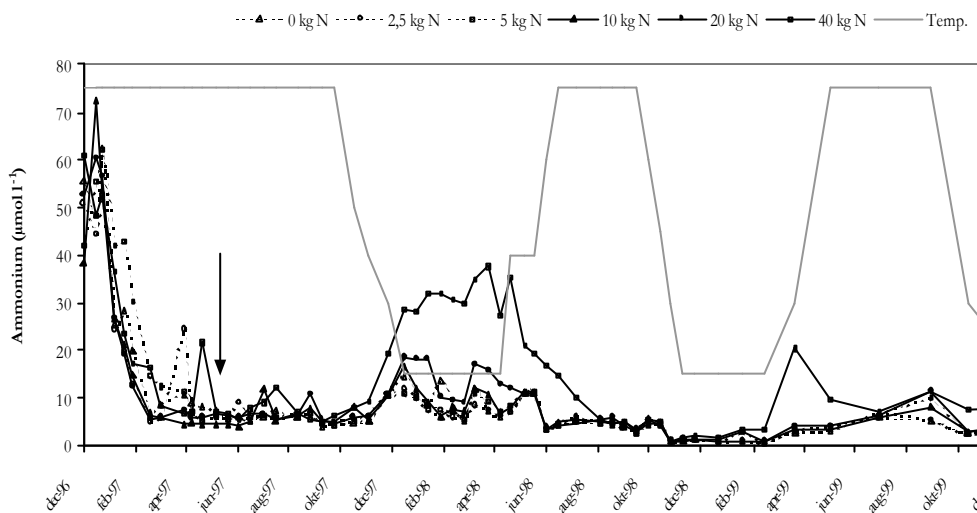
Figuur 2.25: Het effect van bemesting op de mineralisatie ($\pm$ standaardfout) van A) stikstof en B) fosfor. Er was een significant P effect op fosformineralisatie ($P = 0.05$, ANOVA).

2.3.5 Bemestingsexperimenten in de kas

Effecten van een verhoogde stikstofdepositie op de groei van Berk en Pijpenstrootje in *Sphagnum recurvum*

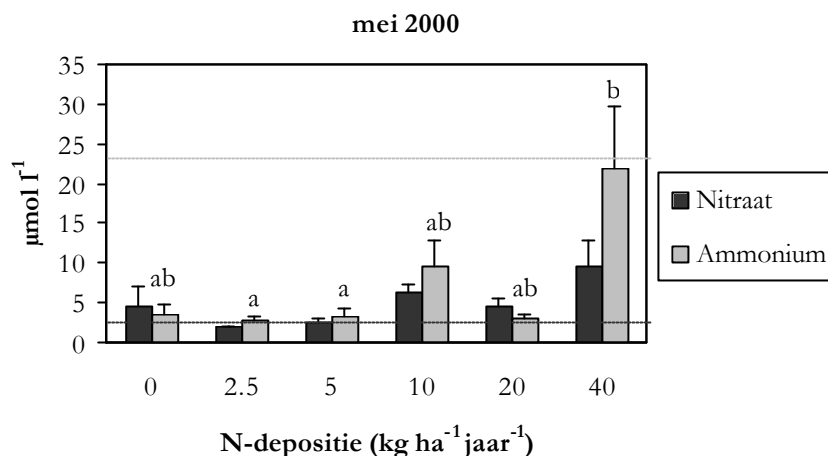
In hoogveenrestanten in Nederland vindt een sterke uitbreiding plaats van Berk en Pijpenstrootje. Het vermoeden bestaat dat het hoge gehalte aan stikstof in de neerslag de oorzaak hiervan kan zijn. Om hierin een beter inzicht te krijgen werd een laboratoriumexperiment ingezet waarbij de hoeveelheid stikstof in het regenwater werd gevarieerd. De plaggen waren afkomstig uit Nederland (totale depositie $40 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$) en om uitspraken te kunnen doen over effecten van lagere stikstofdeposities ($0 - 20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$) werden de plaggen gedurende 5 maanden doorgespoeld met stikstofvrij regenwater. Tijdens deze voorbehandeling daalde de ammoniumconcentratie in het veenvocht van $40 - 60 \mu\text{mol l}^{-1}$ naar concentraties lager dan $10 \mu\text{mol l}^{-1}$ (Figuur 2.26). Op dat moment werd gestart met de verschillende

stikstofaddities. Tijdens het eerste groeiseizoen bleef de ammoniumconcentratie bij alle behandelingen zeer laag (5-10 $\mu\text{mol l}^{-1}$). Na start van de eerste winterperiode nam alleen bij een stikstofdepositie van 40 kg ha^{-1} jaar $^{-1}$ de concentratie vrij ammonium in het veenwater toe tot ongeveer 35 $\mu\text{mol l}^{-1}$ (Figuur 2.26). Na de eerste winterperiode nam de concentratie ammonium weer af tengevolge van verhoogde opname door de vegetatie. Tijdens de tweede en derde winterperiode werd deze stijging niet waargenomen. Doordat de vegetatie zich verder heeft kunnen ontwikkelen, was de opnamecapaciteit van de vegetatie voldoende hoog om accumulatie van vrij ammonium te voorkomen. In het laatste half jaar van het experiment was de ammoniumconcentratie in het bodemvocht bij een depositie van 40 kg N ha^{-1} jaar $^{-1}$ licht gestegen (Figuur 2.26 & Figuur 2.27). De concentratie nitraat in het veenvocht is gedurende het experiment zeer laag gebleven, alhoewel aan het einde van het experiment de concentratie bij hogere stikstofadditie toegenomen was (Figuur 2.27).

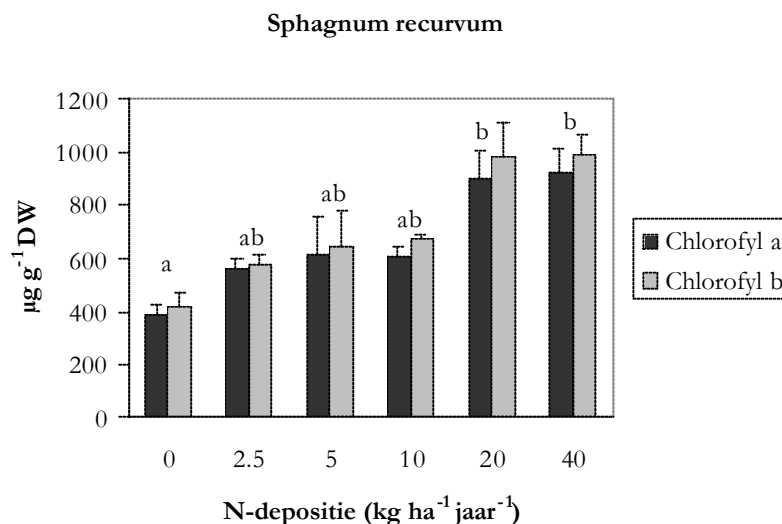


Figuur 2.26: Verloop van de ammoniumconcentratie in het veenwater op 0 – 10 cm diepte bij verschillende stikstofdeposities van december 1996 tot en met mei 2000. De pijl geeft de start van de stikstofaddities weer. Tevens staat de temperatuur van het waterbad aangeven indicatief voor winter- en zomerperiode.

De opnamecapaciteit van de vegetatie, voornamelijk *Sphagnum recurvum*, was blijkaar te hoog om hoge concentraties vrij stikstof (zoals gemeten in Nederlandse hoogveenrestanten) te bereiken. Vergelijking van de ammonium- en nitraatconcentraties aan het eind van dit experiment met de gemiddelde veldconcentraties geeft aan dat de nitraatconcentratie schommelde rond de concentratie die in het veld gemeten werd. De ammoniumconcentratie in het veenvocht bij de 40 kg N ha^{-1} jaar $^{-1}$ behandeling was ongeveer gelijk aan de concentratie ammonium gemeten in Nederlandse hoogveenrestanten. De totale stikstofdepositie in Nederland ligt rond 35 – 40 kg ha^{-1} jaar $^{-1}$ en verklaard de overeenkomst in ammoniumconcentratie bij de 40 kg N behandeling. Bij de andere behandelingen was de concentratie ammonium beduidend lager (Figuur 2.27).

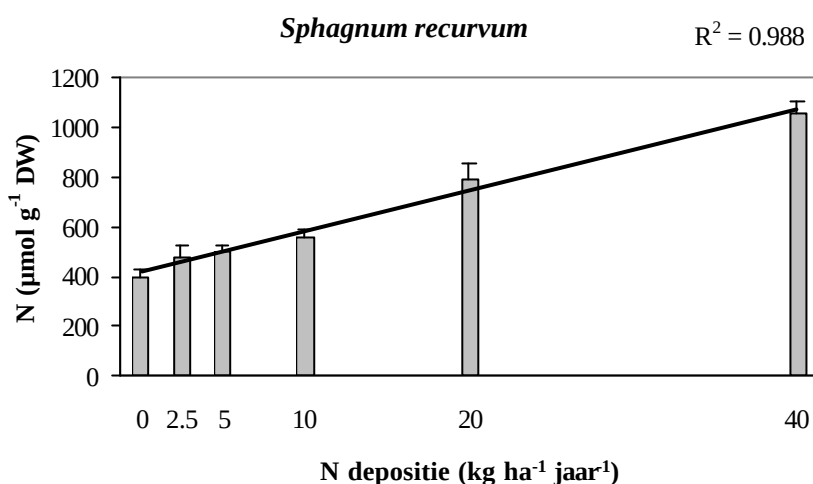


Figuur 2.27: Concentratie nitraat en ammonium ($\mu\text{mol l}^{-1}$) in het bodemwater bij verschillende stikstofdeposities aan het einde van het experiment (mei 2000). Weergegeven zijn gemiddelden en standaardfout ($n=4$). De gemiddelde concentratie nitraat en ammonium in het bodemvocht van Nederlandse hoogvenen (uitgezonderd de Mariapeel) staat weergegeven met de horizontale lijn.



*Figuur 2.28: Chlorofyl a & b concentratie (in $\mu\text{g g}^{-1}$ DW + standaardfout) in het capitulum van *Sphagnum recurvum* na 3 jaar additie van verschillende hoeveelheden N.*

Veenmossen hebben een zeer hoge opnamecapaciteit voor stikstof. Veenmossen bij de hogere stikstofbehandelingen waren groener van kleur. Analyse van chlorofyl a en b (bladgroen) gaf een duidelijk verband tussen behandeling en chlorofylconcentratie ($p < 0.001$; Figuur 2.28). Voor de vorming van chlorofylmoleculen is stikstof nodig. De totale stikstofconcentratie in het veenmos bleek ook een zeer duidelijke relatie te hebben met de hoeveelheid toegevoegd stikstof (Figuur 2.29). De concentratie stikstof in veenmos nam lineair toe met de stikstofdepositie. Dit betekent dat de beschikbaarheid van stikstof meer dan voldoende was voor de groei en dat stikstof in het weefsel werd opgeslagen. Zeer waarschijnlijk was een ander nutriënt limiterend voor de groei van het veenmos en kon het beschikbare stikstof niet omgezet worden in biomassa. Op grond van de N/P ratio werd de groei van *Sphagnum* gelimiteerd door fosfor bij een depositie van $20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ of hoger (Tabel 2.11).

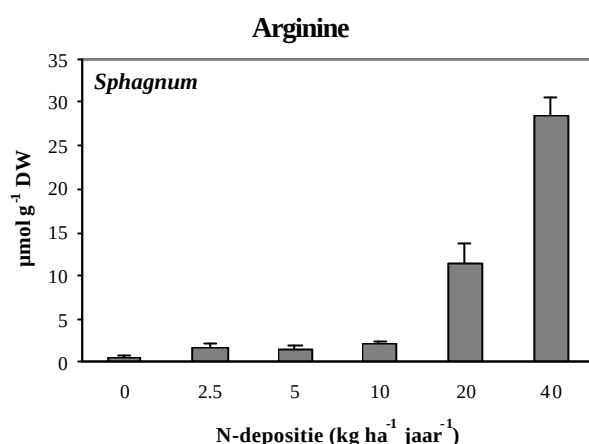


Figuur 2.29: Stikstofconcentratie ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW + standaardfout) in het capitulum van *Sphagnum recurvum* na 3 jaar additie van verschillende hoeveelheden N.

Tabel 2.11: Stikstof, fosfor en kaliumconcentratie ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW) en N/P ratio (g g^{-1}) in *Sphagnum recurvum*, Berk en Pijpenstrootje na 3 jaar experimentele N addities tussen 0 en 40 kg ha⁻¹ jaar⁻¹. Gemiddelde $\pm$ standaardfout (n=4). Verschillende letters geven significante verschillen ($p < 0.05$) op basis van een eenweg ANOVA.

	N additie (kg ha ⁻¹ jaar ⁻¹)	N $\mu\text{mol g}^{-1}$	P $\mu\text{mol g}^{-1}$	K $\mu\text{mol g}^{-1}$	N/P g g^{-1}
<i>Sphagnum</i>	0	402 $\pm$ 29 ^a	25.9 $\pm$ 1.1 ^a	179 $\pm$ 10 ^a	7.0 $\pm$ 0.3 ^a
	2.5	480 $\pm$ 42 ^{ab}	22.2 $\pm$ 0.7 ^{ab}	151 $\pm$ 5 ^{ab}	9.8 $\pm$ 0.8 ^b
	5	499 $\pm$ 31 ^{ab}	21.8 $\pm$ 0.9 ^{ab}	144 $\pm$ 6 ^{ab}	10.3 $\pm$ 0.4 ^b
	10	557 $\pm$ 25 ^b	21.9 $\pm$ 0.9 ^{ab}	168 $\pm$ 6 ^a	11.6 $\pm$ 0.6 ^b
	20	792 $\pm$ 63 ^c	20.2 $\pm$ 1.0 ^b	133 $\pm$ 13 ^{ab}	17.7 $\pm$ 0.7 ^c
	40	1058 $\pm$ 51 ^c	22.6 $\pm$ 2.2 ^{ab}	115 $\pm$ 18 ^b	21.5 $\pm$ 1.1 ^c
<i>Berk</i>	0	608 $\pm$ 48 ^a	25.3 $\pm$ 5.9	228 $\pm$ 16	13.8 $\pm$ 4.5 ^a
	2.5	594 $\pm$ 59 ^a	16.1 $\pm$ 3.0	193 $\pm$ 30	17.5 $\pm$ 1.8 ^{ab}
	5	676 $\pm$ 96 ^a	19.0 $\pm$ 4.7	209 $\pm$ 27	18.0 $\pm$ 3.3 ^{ab}
	10	561 $\pm$ 62 ^a	16.8 $\pm$ 4.0	205 $\pm$ 30	16.4 $\pm$ 1.9 ^{ab}
	20	733 $\pm$ 101 ^a	13.4 $\pm$ 1.1	232 $\pm$ 14	24.7 $\pm$ 2.5 ^{ab}
	40	1403 $\pm$ 80 ^b	23.0 $\pm$ 5.9	241 $\pm$ 24	31.7 $\pm$ 6.1 ^b
<i>Pijpenstrootje</i>	0	904 $\pm$ 99	11.4 $\pm$ 1.5	391 $\pm$ 38	37.5 $\pm$ 5.5
	2.5	928 $\pm$ 59	11.2 $\pm$ 0.3	325 $\pm$ 33	37.8 $\pm$ 2.9
	5	1059 $\pm$ 79	14.9 $\pm$ 3.8	372 $\pm$ 12	38.0 $\pm$ 8.5
	10	930 $\pm$ 31	12.4 $\pm$ 2.2	400 $\pm$ 28	37.5 $\pm$ 6.8
	20	1094 $\pm$ 30	11.6 $\pm$ 1.0	394 $\pm$ 19	43.9 $\pm$ 4.9
	40	1233 $\pm$ 108	26.4 $\pm$ 12.3	297 $\pm$ 74	33.0 $\pm$ 9.9

Vrij ammonium is giftig voor planten en het extra opgenomen stikstof dat niet gebruikt wordt voor de groei, moet omgezet worden in niet giftige verbindingen. Veel planten zetten het ammonium om in stikstofrijke vrije aminozuren (Marschner 1986). De gevormde aminozuren worden dus niet ingebouwd in eiwitten maar blijven vrij aanwezig in het veenmos. *Sphagnum recurvum* blijkt de overmaat aan stikstof vooral in de aminozuren arginine, asparagine en glutamine te hebben opgeslagen (Figuur 2.30 & Tabel 2.12).



Figuur 2.30: Arginineconcentratie (gemiddelde + standaardfout) in het capitulum van *Sphagnum recurvum* na 3 jaar additie van verschillende hoeveelheden N.

Tabel 2.12: Arginine (ARG), asparagine (ASN), glutamine (GLN), asparaginezuur (ASP), glutaminezuur (GLU) en serine (SER) concentratie (μmol g⁻¹ DW) in *Sphagnum recurvum*, Berk en Pijpenstrootje bij verschillende stikstof addities tussen 0 and 40 kg ha⁻¹ jaar⁻¹. Gemiddelde ± standaardfout (n=4). Verschillende letters geven significante verschillen (p < 0.05) aan volgens een eenweg ANOVA.

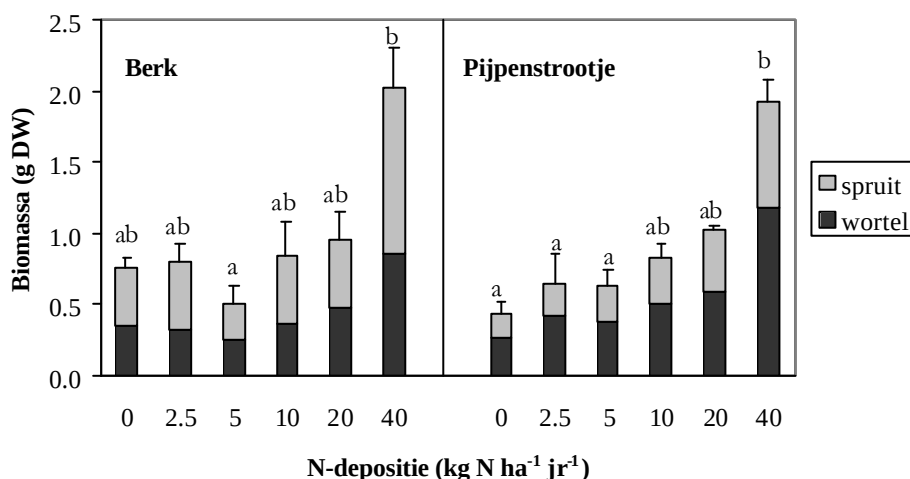
		N additie (kg N ha ⁻¹ jaar ⁻¹)					
		0	2.5	5	10	20	40
ARG	<i>Sphagnum</i>	0.37 ± 0.14 ^a	1.69 ± 0.42 ^b	1.40 ± 0.40 ^b	2.02 ± 0.25 ^b	11.53 ± 2.21 ^c	28.43 ± 2.10 ^c
	<i>Berk</i>	1.81 ± 1.12 ^{ab}	0.52 ± 0.19 ^{ab}	0.12 ± 0.02 ^a	0.51 ± 0.32 ^{ab}	4.51 ± 1.92 ^b	93.30 ± 24.29 ^c
	<i>Pijpenstrootje</i>	3.68 ± 3.35	0.13 ± 0.07	0.12 ± 0.02	0.21 ± 0.08	0.14 ± 0.02	0.23 ± 0.04
ASN	<i>Sphagnum</i>	1.25 ± 0.36 ^a	3.63 ± 0.43 ^b	3.77 ± 0.51 ^b	7.37 ± 2.35 ^b	22.55 ± 4.74 ^c	28.29 ± 4.94 ^c
	<i>Berk</i>	0.21 ± 0.13	0.07 ± 0.05	0.11 ± 0.11	0.08 ± 0.04	0.01 ± 0.01	0.70 ± 0.29
	<i>Pijpenstrootje</i>	2.85 ± 2.20	0.29 ± 0.20	0.57 ± 0.43	0.46 ± 0.36	0.17 ± 0.14	3.42 ± 1.74
GLN	<i>Sphagnum</i>	0.78 ± 0.10 ^a	1.13 ± 0.29 ^{ab}	0.64 ± 0.56 ^{abc}	0.86 ± 0.37 ^{ab}	1.66 ± 0.59 ^{bc}	1.67 ± 0.97 ^c
	<i>Berk</i>	0.21 ± 0.12	0.21 ± 0.13	0.57 ± 0.24	0.18 ± 0.02	0.27 ± 0.12	0.59 ± 0.11
	<i>Pijpenstrootje</i>	0.40 ± 0.15 ^a	1.05 ± 0.13 ^{ab}	1.10 ± 0.31 ^{ab}	1.68 ± 0.26 ^b	1.55 ± 0.20 ^b	0.80 ± 0.07 ^{ab}
ASP	<i>Sphagnum</i>	1.52 ± 0.53	2.12 ± 0.37	2.37 ± 1.45	4.94 ± 0.89	2.93 ± 0.60	3.56 ± 1.59
	<i>Berk</i>	0.34 ± 0.07 ^a	1.03 ± 0.19 ^{ab}	2.54 ± 1.51 ^b	0.49 ± 0.16 ^a	0.63 ± 0.28 ^{ab}	0.52 ± 0.14 ^a
	<i>Pijpenstrootje</i>	2.38 ± 0.64 ^{ab}	3.19 ± 0.48 ^{ab}	3.04 ± 0.59 ^{ab}	4.11 ± 0.94 ^b	3.68 ± 0.13 ^b	1.24 ± 0.08 ^a
GLU	<i>Sphagnum</i>	2.81 ± 0.40 ^a	3.44 ± 0.08 ^{ab}	4.69 ± 0.61 ^{ab}	5.31 ± 0.19 ^b	5.60 ± 0.94 ^b	6.11 ± 0.75 ^b
	<i>Berk</i>	1.12 ± 0.13	1.95 ± 0.27	2.87 ± 0.07	1.35 ± 0.09	1.69 ± 0.23	1.60 ± 0.40
	<i>Pijpenstrootje</i>	4.10 ± 0.88	3.24 ± 0.36	3.40 ± 0.21	3.00 ± 0.37	4.13 ± 0.36	3.59 ± 0.51
SER	<i>Sphagnum</i>	1.50 ± 0.14	1.56 ± 0.39	1.09 ± 0.59	0.61 ± 0.36	1.34 ± 0.46	0.57 ± 0.33
	<i>Berk</i>	0.27 ± 0.05	0.50 ± 0.07	0.10 ± 0.10	0.40 ± 0.09	0.50 ± 0.09	0.38 ± 0.14
	<i>Pijpenstrootje</i>	1.51 ± 0.65 ^{ab}	0.44 ± 0.16 ^a	0.65 ± 0.06 ^{ab}	1.15 ± 0.14 ^{ab}	0.96 ± 0.07 ^{ab}	1.32 ± 0.13 ^b

Ten opzichte van de controlebehandeling is de concentratie stikstof aanwezig in vrije aminozuren significant toegenomen bij een depositie van 10 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹ of hoger. Bij een stikstofdepositie van 20 en 40 kg ha⁻¹ jaar⁻¹ nam de concentratie aminozuurstikstof zeer sterk toe (Tabel 2.13). Het aandeel aminozuurstikstof was respectievelijk 14 en 18% van het totaal aanwezige stikstof. Accumulatie van vrije aminozuren is een duidelijke indicatie voor stikstofverzadiging en bij verzadiging van de veenmoslaag met stikstof zal de concentratie vrij stikstof in het veenvocht gaan toenemen. Naar verwachting kunnen wortelende planten als Berk en Pijpenstrootje

pas van een verhoogde stikstofdepositie profiteren wanneer stikstof vrij in de rhizosfeer aanwezig is. Het is echter wel bekend dat planten via de bladeren nutriënten kunnen opnemen, vooral wanneer de concentraties in het regenwater hoog zijn (Sutton *et al.* 1993). Hierdoor zal waarschijnlijk, ondanks de lage stikstofconcentraties in de rhizosfeer, stikstof beschikbaar zijn geweest voor de groei van Berk en Pijpenstrootje.

Tabel 2.13: Stikstofconcentratie, concentratie stikstof in vrije aminozuren en de fractie van aminozuurstikstof van het totale stikstof in *Sphagnum recurvum*, Berk en Pijpenstrootje na 3 jaar experimentele stikstofadditie tussen 0 en 40 kg ha⁻¹ jaar⁻¹. Gemiddelde ± standaardfout (n=4).

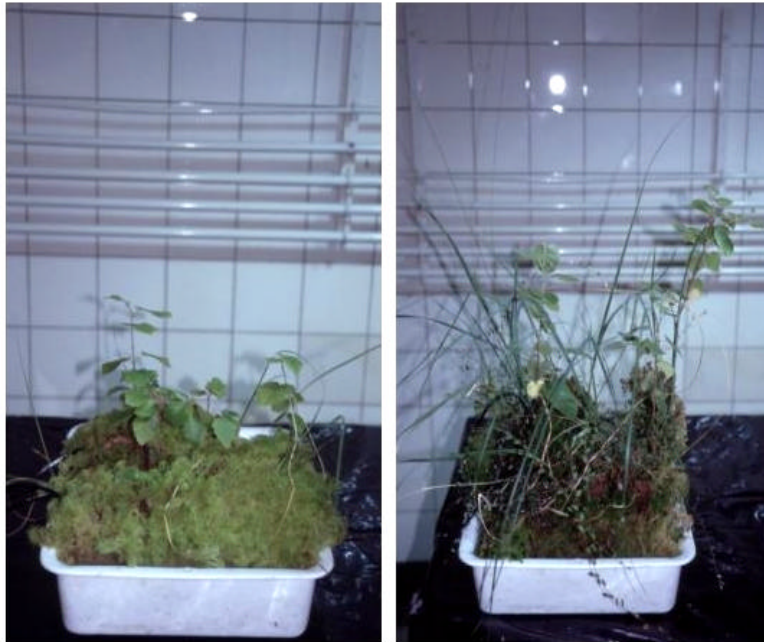
	N-additie kg ha ⁻¹ jaar ⁻¹	N μmol g ⁻¹ DW	Aminozuur N μmol g ⁻¹ DW	Fractie aminozuur N %
<i>Sphagnum</i>	0	402 ± 29 ^a	11 ± 2 ^a	2.8 ± 0.5 ^a
	2.5	480 ± 42 ^{ab}	23 ± 3 ^b	4.9 ± 0.1 ^{ab}
	5	499 ± 31 ^{ab}	23 ± 1 ^b	4.6 ± 0.3 ^{ab}
	10	557 ± 25 ^b	35 ± 6 ^b	6.3 ± 0.7 ^b
	20	792 ± 63 ^c	104 ± 18 ^c	13.6 ± 2.6 ^c
	40	1058 ± 51 ^c	184 ± 5 ^d	17.5 ± 1.1 ^c
<i>Berk</i>	0	608 ± 48 ^a	10 ± 5 ^a	1.5 ± 0.6 ^a
	2.5	594 ± 59 ^a	6 ± 1 ^a	1.0 ± 0.2 ^a
	5	677 ± 136 ^a	4 ± 3 ^a	1.0 ± 0.0 ^a
	10	561 ± 62 ^a	4 ± 2 ^a	0.9 ± 0.3 ^a
	20	733 ± 101 ^a	21 ± 8 ^a	2.7 ± 0.7 ^a
	40	1404 ± 80 ^b	378 ± 97 ^b	26.9 ± 6.5 ^b
<i>Pijpenstrootje</i>	0	904 ± 99	29 ± 19	3.7 ± 2.6
	2.5	928 ± 59	10 ± 1	1.1 ± 0.1
	5	1059 ± 111	11 ± 1	1.0 ± 0.2
	10	930 ± 31	13 ± 2	1.4 ± 0.2
	20	1094 ± 30	13 ± 1	1.2 ± 0.1
	40	1233 ± 108	16 ± 4	1.3 ± 0.4



Figuur 2.31: Boven- en ondergrondse biomassa (g drooggewicht; gemiddelde + standaardfout; n=4) van Berk en Pijpenstrootje bij een verschillende stikstofdepositie gedurende 3 jaar.

De oppervlakkig wortelende Kleine veenbes (*Oxycoccus palustris*) had al snel stikstof beschikbaar, gezien de snelle uitbreiding in de bakken met een hoge N-depositie (Figuur 2.32). De totale biomassa van de dieper wortelende Berk en Pijpenstrootje was na een N-depositie van 40 kg ha⁻¹ jaar⁻¹ gedurende drie jaar sterk toegenomen ten opzichte van de controlebehandeling (Figuur 2.31 & Figuur 2.32). In vergelijking met de controlebehandeling lijkt de biomassa van Pijpenstrootje geleidelijk toegenomen

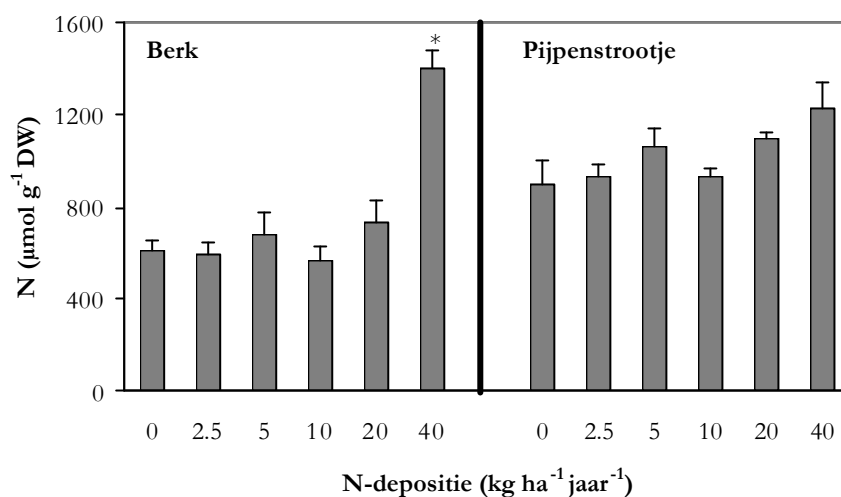
te zijn met een stijging van de depositie. De biomassa van Berk nam alleen bij een depositie van 40 kg N duidelijk toe, deze biomassa bevond zich voornamelijk bovengronds (Figuur 2.31).



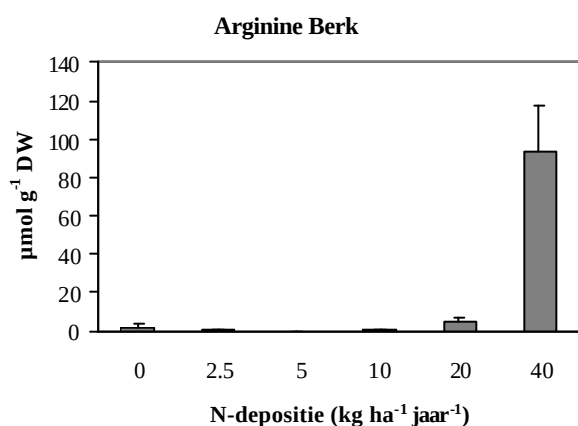
Figuur 2.32: Illustratie van een controlebehandeling (links) en een 40 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹ behandeling (rechts) in mei 2000, na drie jaar behandelen (voor de foto werden de plaggen aan het einde van het experiment uit de aquaria gehaald). Ten opzichte van de controlebehandeling zijn Berk en Pijpenstrootje harder gegroeid bij een jaarlijkse depositie van 40 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹. Verder heeft Kleine veenbes van het extra beschikbare N geprofiteerd en heeft Sphagnum recurvum een groenere kleur (bevat meer N).

De concentratie stikstof in het blad van Berk was bij een additie van 40 kg N significant hoger dan bij de andere stikstofbehandelingen (Figuur 2.33). Bij lagere N depositie werd al het extra stikstof gebruikt voor groei waardoor de concentratie ongeveer gelijk bleef. Bij 40 kg N was N niet meer limiterend voor de groei en accumuleerde stikstof in het bladweefsel. Evenals bij *Sphagnum* werd het stikstof opgeslagen in vrije aminozuren. Bij Berk accumuleerde echter alleen arginine (Figuur 2.34 & Tabel 2.12). De fractie stikstof opgeslagen in vrije aminozuren (arginine) was 27% van de totale stikstofconcentratie bij een depositie van 40 kg N. De andere belangrijke nutriënten (P & K) werden niet beïnvloed door de stikstofbehandeling (Tabel 2.11). Op grond van de N/P ratio werd de groei bij een stikstofdepositie van 2,5 kg N en hoger gelimiteerd door fosfor, dit kwam niet overeen met de gevonden biomassa productie.

De nutriëntenconcentraties in het blad van Pijpenstrootje waren bij alle behandelingen ongeveer gelijk (Tabel 2.11 & Figuur 2.33). Dit wijst erop dat stikstof nog steeds de groei van Pijpenstrootje kon stimuleren, zelfs bij een additie van 40 kg N. Evenals Berk geeft de N/P ratio aan dat de groei van Pijpenstrootje gelimiteerd werd door fosfor maar dit bleek niet uit de groeirespons van deze soorten op stikstof. Pijpenstrootje kan blijkbaar zeer effectief omgaan met fosfor zodat relatief weinig fosfor in het blad aanwezig is ten opzichte van stikstof. Een andere indicatie voor stikstoflimitatie is het feit dat in het blad van Pijpenstrootje geen vrije aminozuren zijn geaccumuleerd (Tabel 2.12), dus al het stikstof werd omgezet in bouwstoffen.



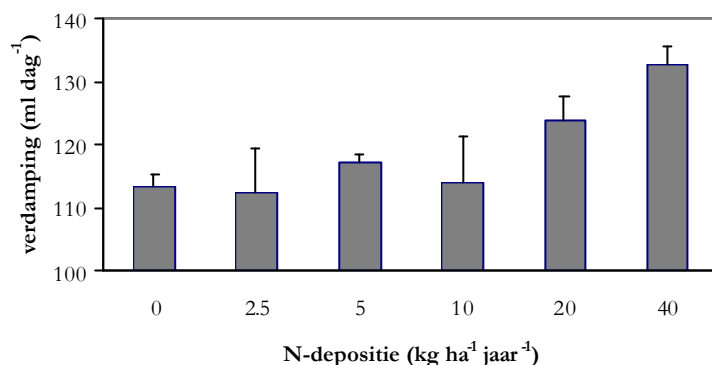
Figuur 2.33: Stikstofconcentratie (in $\mu\text{mol g}^{-1} \text{DW}$ + standaardfout) in het blad van Berk en Pijpenstrootje bij een verschillende stikstofdepositie gedurende 3 jaar.



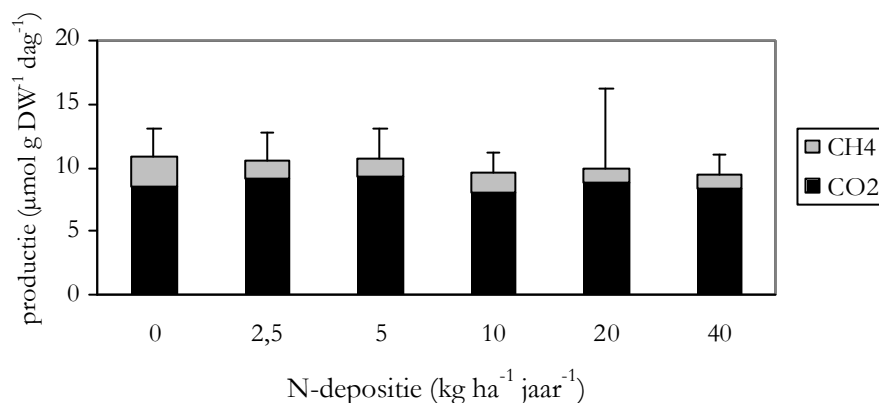
Figuur 2.34: Arginineconcentratie (in $\mu\text{mol g}^{-1} \text{DW}$ + standaardfout) in het blad van Berk bij een verschillende stikstofdepositie gedurende 3 jaar.

De toegenomen biomassa van Berk en Pijpenstrootje had tevens een effect op de waterhuishouding. De verdamping en interceptie van neerslag (evapotranspiratie) nam toe bij een toename van de stikstofdepositie (Figuur 2.35). De sterke uitbreiding van Berk en Pijpenstrootje bij een hoge stikstofdepositie heeft mogelijk een negatief effect op de waterhuishouding van hoogvenen. De resultaten uit het labexperiment zijn echter wel moeilijk te vertalen naar de veldsituatie (afwezigheid windwerking & instraling).

13/03/2000 - 24/05/2000



Figuur 2.35: Evapotranspiratie (ml dag⁻¹) van de vegetatie bij verschillende stikstofdepositie in de periode maart tot en met mei 2000. Weergegeven zijn gemiddelde en standaardfout (n=4).

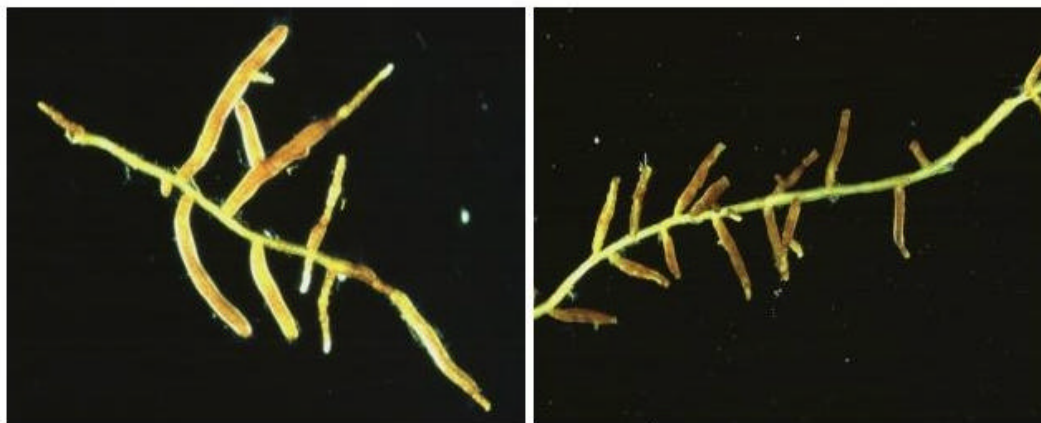


Figuur 2.36: Methaan- en koolstofdioxideproductie (in μmol g DW⁻¹ dag⁻¹ + standaardfout) in witveen na 3 jaar additie van verschillende hoeveelheden N. De productie van CH₄ en CO₂ is bepaald door middel van anaërobe incubatie gedurende 24 dagen.

Over het algemeen wordt aangenomen dat bij een afname van de C/N ratio van het veen, de afbraak sneller gaat verlopen. Onder invloed van een hoge depositie van N neemt de afbraaksnelheid toe en hierdoor de netto veenvorming af. De anaërobe decompositiesnelheid van het veen uit het experiment, dat drie jaar verschillende hoeveelheden N heeft ontvangen, was bij alle behandelingen ongeveer gelijk (Figuur 2.36). Gezien de duidelijke verschillen in C/N ratio van het veenmos werd een verschil verwacht in de C/N ratio van het veen maar dit is niet uit analyse gebleken. Stikstof werd blijkbaar zeer goed terug opgenomen vanuit het afstervende materiaal (reallocatie), hierdoor is de concentratie stikstof in het veen ongeveer gelijk gebleven.

De wortels van de Berkjes uit het experiment waren sterk geïnfecteerd met ectomycorrhiza's (Figuur 2.37). Over de aanwezigheid van ectomycorrhiza's in natte systemen is nog vrij weinig bekend. Ectomycorrhiza's spelen een zeer grote rol bij de opname van nutriënten (voornamelijk fosfor, maar ook stikstof) en hierdoor ook op de groei van Berk in dit experiment. Na moleculaire analyse van mycorrhiza's afkomstig uit de controle- en 40 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹ behandeling bleek dat er veel verschillende typen aanwezig waren en dat de typen verschilden tussen de twee behandelingen. Mycorrhiza soorten kunnen verschillen in opname en transport van N en hebben hierdoor mogelijk effect gehad op de groei van Berk. De relatief grote

spreading in the formed biomass by Birch was possibly caused by the fact that the roots were infected with ectomycorrhizas.

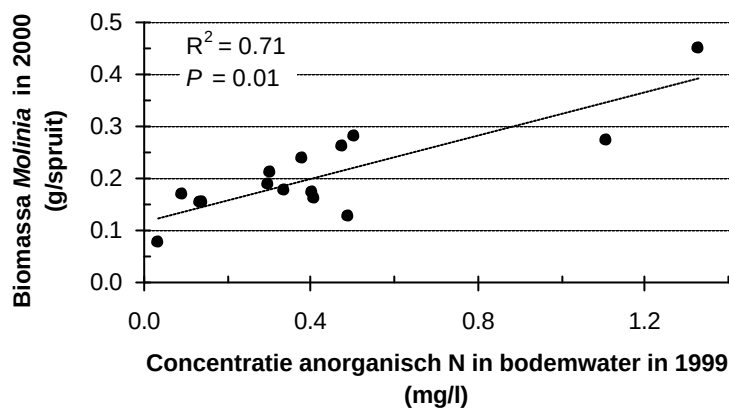


Figuur 2.37: Voorbeeld van aanwezige ectomycorrhiza's op de wortels van Berk bij een controle (links) en een 40 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹ behandeling (rechts). De aanwezige ectomycorrhiza's bij de controlebehandeling lijken vitaler dan bij een hoge N-depositie (met dank aan Jacqueline Baar).

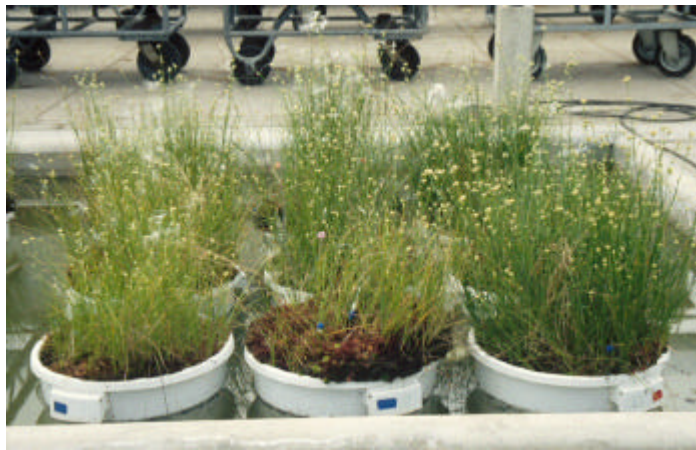
Effect van lage en hoge N-depositieniveaus op de groei van Berk en Pijpenstrootje in *Sphagnum magellanicum*

Berk (*Betula*) en Pijpenstrootje (*Molinia*) in een intacte hoogveenvegetatie, met een ondergrond van 30 cm veen bleken iets anders te reageren als in de veenplaggen van het voorgaande experiment. De groei van *Molinia* in dit experiment werd duidelijk beïnvloed door het stikstofgehalte in het bodemwater (Figuur). Echter de op basis van het voorgaande experiment verwachte sterke uitbreiding van *Molinia* werd niet waargenomen. Witte snavelbies (*Rhynchospora alba*) daarentegen, wist zich zowel bovengronds als ondergronds sterk uit te breiden bij een verdubbeling van de atmosferische stikstofdepositie (Figuur). Waarschijnlijk had *Rhynchospora* een betere concurrentie positie ten opzichte van *Molinia* bij de voor het experiment gebruikte stabiele hoge waterstand (5 cm onder het veenmosniveau).

De hoge N/P ratio's (50 en hoger, data niet weergegeven) van het bladmateriaal van *Molinia* suggereren dat deze soort in het tweede groeiseizoen niet meer door N werd gelimiteerd maar door P (volgens Koerselman & Meuleman 1996). *Rhynchospora* had een veel lagere N/P ratio, die bij de 0 kg N en 40 kg N beneden de 16 lag, wat een aanwijzing zou zijn voor co-limitatie van beide nutriënten. Kennelijk had *Molinia* meer moeite met het opnemen van P dan *Rhynchospora* onder de gegeven omstandigheden. Dit zou kunnen wijzen op een effect van hoge waterstand op de aanwezigheid of de werking van de met *Molinia* geassocieerde Vesiculaire Arbusculaire Mycorrhiza's (VAM). Aangezien de wortels vol zaten met deze schimmelstructuren (gegevens niet weergegeven), blijft de laatste mogelijkheid open. Het gebruik van de N/P ratio voor het bepalen van N of P limitatie voor individuele planten, moet echter met een zekere terughoudendheid gebeuren. Hoewel de methode voor een vegetatie als geheel vrij goed schijnt op te gaan (Koerselman & Meuleman 1996), kunnen individuele soorten afwijken (Güsewell *et al.* 1998).



Figuur 2.38: Relatie tussen het anorganisch stikstofgehalte in het bodemwater gedurende het groeiseizoen in 1999 en de bovengrondse biomassa van *Molinia* in 2000. De relatie werd getoetst met een non-parametrische Spearman test.



Figuur 2.39: *Rhynchospora alba* in het kasexperiment. In de N behandelingen had *R. alba* een donkergroene kleur.

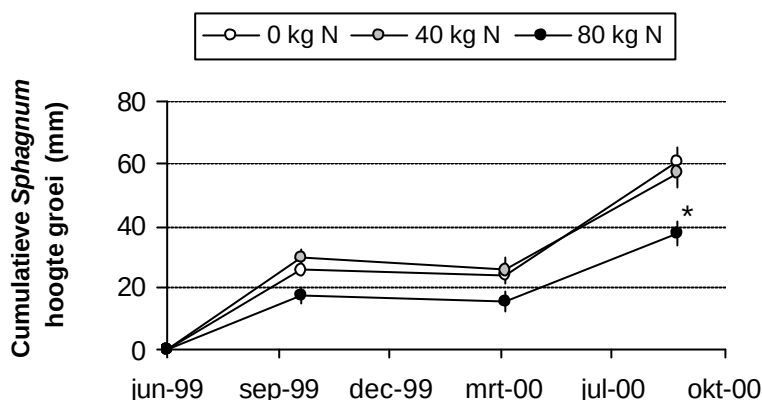
Tabel 2.14: Overleving van *Betula* kiemplanten in een *S. magellanicum* vegetatie. n = 5, * P = 0.05.

	0 kg N	40 kg N	80 kg N	N effect
Aantal keer dat een <i>Betula</i> kiemplant werd overgroeid en vervangen, voor 26 juni	1.20 (0.14)a	0.48 (0.13)b	0.68 (0.14)ab	*
Aantal dagen dat verstreek voordat alle <i>Betula</i> kiemplanten in een container overgroeid waren, na 26 juni	59 (5)a	98 (5)b	85 (5)ab	*

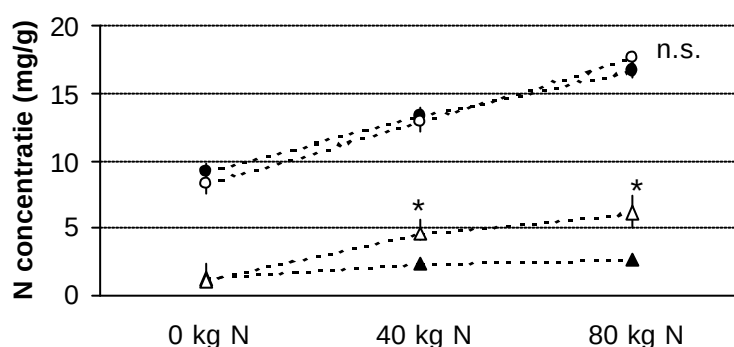
Het effect van stikstof op de groei van *Betula* in dit experiment, is eveneens minder duidelijk dan werd verwacht. De kleine kiemplanten werden in enkele maanden allemaal overgroeid door *S. magellanicum*. De tijd die het kostte om de kiemplanten te overgroeien verschilde echter wel tussen de behandelingen (Tabel 2.14). Bij 40 en 80 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹, duurde het 3 maanden voordat alle kiemplanten waren overgroeid terwijl bij 0 kg dit binnen 2 maanden gebeurde.

Wanneer naar het effect van stikstofdepositie op het waterverlies door interceptie & verdamping (evapotranspiratie) wordt gekeken, werd wel eenzelfde verband gevonden als bij het hiervoor besproken experiment. Bij extra stikstof nam de

bedekking van de hogere planten toe, wat gepaard ging met een stijging van de evapotranspiratie (Tomassen *et al.* 2001).



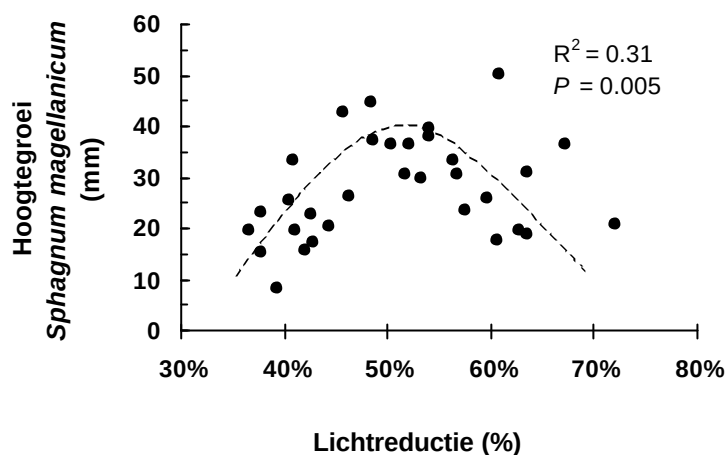
Figuur 2.40: Effect van stikstof op de cumulatieve hoogte groei van *S. magellanicum*. $n = 15$, * significant N effect $P = 0.001$ (ANOVAR).



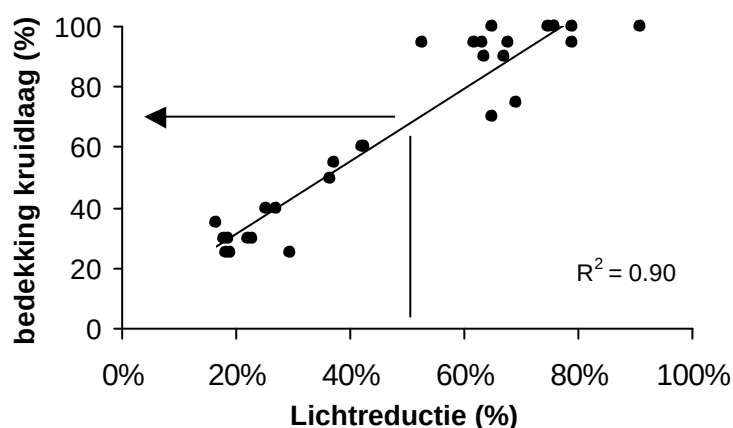
Figuur 2.41: Het effect van stikstof op het totale N gehalte van het veenmosweefsel (cirkels $\pm$ standaardfout) en de concentratie van N opgeslagen in vrije aminozuren (driehoeken $\pm$ standaardfout). Zwarte symbolen hebben betrekking op het capitulum (0-1cm), witte symbolen op de stengel (1-3 cm). n.s. $P > 0.05$, * $P = 0.01$

Hogere planten leken niet te reageren op een verlaging van de stikstofdepositie van 40 naar 0 kg N. Voor een tijdsspanne van 2 groeiseizoenen is dit ook niet direct te verwachten. Men zou de eerste reactie bij het veenmos verwachten. Toch bleek ook hier dat veenmosgroei over het hele experiment genomen pas negatief wordt beïnvloed bij een depositieniveau van 80 kg per hectare per jaar (Figuur 2.40, $P = 0.001$). Echter, anderhalf jaar zonder depositie (0 kg N behandeling) verminderde zowel de totale concentratie N in het weefsel als de hoeveelheid stikstof, opgeslagen in vrije aminozuren (Figuur 2.41, $P = 0.001$). Het veenmos in deze behandeling leek 'schoon' gespoeld te zijn, iets dat ook bij *S. recurvum* in het vorige experiment werd waargenomen.

Het negatieve effect van N op veenmosgroei bleek ook in dit experiment voor een belangrijk deel verklaard te kunnen worden met overschaduwing door hogere planten (Figuur 2.42). Bij een afname in lichtintensiteit van 50 % of hoger bleek de lengtegroei van *S. magellanicum* af te nemen. De toename in lengtegroei bij een beschaduwingslager dan 50 % werd waarschijnlijk veroorzaakt door strekkingsgroei. Lichtmetingen in het veld onder de veenvegetatie door Renske van Eekelen wezen uit dat 50% beschaduwings ongeveer overeenkomt met 70% bedekking van een door *Erica* gedomineerde vegetatie (Figuur 2.43).



Figuur 2.38: De relatie tussen de lichtreductie door de kruidlaag en de hoogtegroei van *S. magellanicum*.

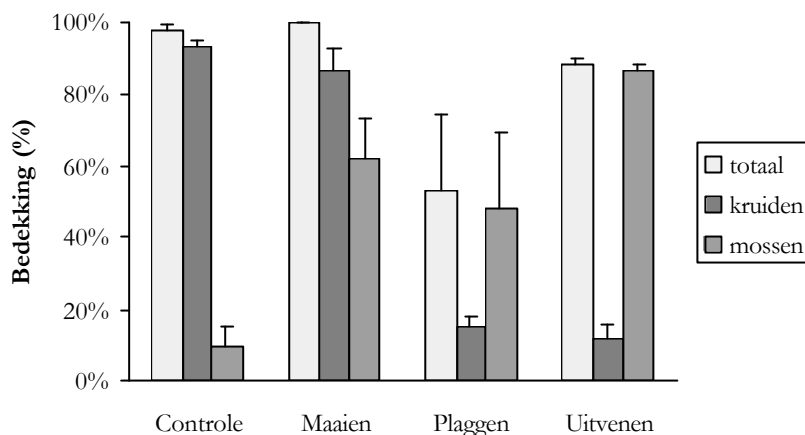


Figuur 2.39: De relatie tussen de lichtreductie door de kruidlaag en de geschatte bedekking van een *Erica* vegetatie. De punten zijn gemiddelden van 2 metingen net boven de veenmoslaag met behulp van een lichtmeter (lichtgevoelig oppervlak van 1m x 2 cm, DeltaT). Overgenomen uit Van Eekelen (2001).

2.3.6 Beheersexperiment Pikmeeuwenwater

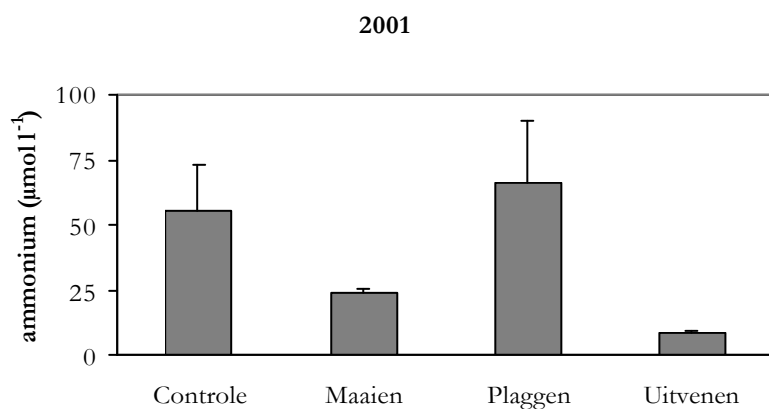
De ongewenste dominantie van Berk en Pijpenstrootje in de Nederlandse hoogveenrestanten kan mogelijk beperkt worden middels beheersmaatregelen. In 1994 werd een beheersexperiment in het Pikmeeuwenwater gestart naar de invloed van maaien, plaggen en uitvenen op de vegetatie. Opvallend resultaat is de sterke uitbreiding van *Sphagnum* (moslaag) in de gemaaide proefvlakken (Figuur 2.40). De lagere bedekking van Struikhei heeft waarschijnlijk een gunstig effect op de groei van veenmossen gehad (minder beschaduwung; zie ook resultaten voorgaand experiment). Veenpluis dat zich de afgelopen jaren sterk uitbreidde in de geplagde proefvlakken is in 2000 massaal afgestorven. Mogelijk heeft de natte zomer geleid tot de vorming van het toxische sulfide in de anaërobe rhizosfeer. Na afsterven van Veenpluis heeft *Sphagnum cuspidatum* zich in de geplagde proefvlakken zeer sterk uitgebreid (Figuur 2.42). De submerse *Sphagnum cuspidatum* vegetatie in de uitgeveende gaten heeft zich ten opzichte van 2000 niet verder uitgebreid. De bedekking van Pijpenstrootje is tijdens de periode 1994 tot en met 2001 sterk toegenomen in de controleproefvlakken (van gemiddeld 10% naar 25%). Vlak na

maaien werd de groei van Pijpenstrootje eerst gestimuleerd maar 7 jaar na uitvoering van de beheersmaatregel was de bedekking in de gemaaide proefvlakken weer gelijk aan de controleproefvlakken. Over het effect van de verschillende maatregelen op terugdringen van Berk kunnen geen uitspraken gedaan worden omdat door de beheerder regelmatig de opgeslagen Berken werden verwijderd (ook in de proefvlakken).



Figuur 2.40: Totale bedekking, bedekking kruidlaag en moslaag (oktober 2001) van de permanente proefvlakken na uitvoering van verschillende beheersexperimenten (in 1994) in het Pikmeeuwenwater. Weergegeven zijn gemiddelden en standaardfout ($n=3$).

De concentratie ammonium in het bodemvocht (bovenste 10 cm) was 7 jaar na eenmalig maaien duidelijk afgenomen ten opzichte van de controle (Figuur 2.41). Zeer waarschijnlijk was door de sterke toename in bedekking van *Sphagnum* de opname van ammonium sterk verhoogd. In de geplagde proefvlakken was de ammoniumconcentratie iets toegenomen ten opzichte van de controle. De recente massale sterfte van Veenpluis was hiervoor waarschijnlijk verantwoordelijk (afbraak van dood Veenpluis). De concentratie ammonium in het oppervlaktewater van de uitgeveende proefvlakken was relatief laag vergeleken met de concentraties in het bodemvocht. In het oppervlaktewater is minder ammonium vrijgekomen bij afbraakprocessen en ammonium werd opgenomen door het submers groeiende *S. cuspidatum*.



Figuur 2.41: Concentratie ammonium in het bodemvocht na uitvoering van verschillende beheersexperimenten (in 1994), situatie 2001. Weergegeven zijn gemiddelde $\pm$ standaardfout ($n = 3$).



Figuur 2.42: Illustratie van de vegetatie in een controle (linksboven), gemaaid (rechtsboven), geplagd (linksonder) en uitgeveend (rechtsonder) proefvlak van het beheersexperiment in het Pikmeeuwenwater in 2001, zeven jaar na uitvoering van de beheersmaatregelen. Opvallend is de hoge veenmosbedekking in de gemaaide en geplagde proefvlakken.

2.3.7 Invloed van guano-eutrofiëring op de vegetatiesamenstelling van hoogvenen

Het effect van vogeluitwerpselen op de vegetatie is duidelijk waar te nemen bij houten paaltjes die ongeveer 10 jaar geleden zijn geplaatst op Clara bog. De vegetatie direct rond deze paaltjes is vaak sterk verruimd met bijvoorbeeld Braam, Pitrus en Harig Wilgenroosje maar ook Berk en Pijpenstrootje (Figuur 2.43). De extreem snelle groei van Beenbreek is ook een aanwijzing voor een hoge beschikbaarheid aan nutriënten (Figuur 2.43). Om een schatting te krijgen van de hoeveelheid nutriënten die beschikbaar komen uit vogeluitwerpselen werden in het najaar van 2000 een aantal regenvangers bij de paaltjes geplaatst. De resultaten geven aan dat de concentratie nutriënten in de regenvangers sterk verhoogd waren ten opzichte van de concentratie in de neerslag (Tabel 2.14). De concentratie fosfaat, ammonium en kalium waren vele malen hoger in het water uit de regenvangers. Een aantal regenvangers stonden op een laag niveau aan de rand van het veen in een afgraving en een aantal vangers waren in de kern van het veen op een hoger niveau geplaatst. Als gevolg van praktische problemen werd een deel van de neerslag in de vangers aan de rand van het veen gemist. Dit verklaart mogelijk een deel van de lagere depositie in de afgraving ten opzichte van de veenkern. Echter, vogels hebben een duidelijke voorkeur voor de paaltjes die in de kern van het veen staan, waarschijnlijk vanwege een beter overzicht over het veen. De paaltjes lijken voornamelijk gebruikt te zijn door Torenvalken (sporen van insectenvleugels gevonden) en Kraaien (zwarte veren gevonden). Ten opzichte van de bulkdepositie was de stikstofdepositie rond de paaltjes op het veen een factor 40 hoger ($185 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$). De nitraatdepositie in de vangers rond de paaltjes was lager dan in de bulkdepositie doordat in de vangers waarschijnlijk anaërobe omstandigheden zijn ontstaan waarbij nitraat gedenitrificeerd werd. De fosfaat- en kaliumdepositie waren respectievelijk een factor 310 en 24 hoger rond de paaltjes (Tabel 2.14). De gemeten depositie van nutriënten

betrof alleen het direct oplosbare deel van de vogeluitwerpselen, een deel hiervan was nog niet opgelost en kon hierdoor niet gemeten worden. De werkelijke depositie via vogeluitwerpselen was nog hoger.



Figuur 2.43: Voorbeelden van veranderingen in de vegetatie rond paaltjes in Clara bog als gevolg van vogeluitwerpselen zoals de groei van Berk (links), Pijpenstrootje (midden) en van extreem grote Beenbreek (rechts).

Tabel 2.14: Depositie van verschillende nutriënten ($\text{kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$) in controle regenwater en water uit de regenvangers bij paaltjes op Clara bog tussen september 2000 en september 2001.

	PO_4^{3-} kg ha^{-1} jaar^{-1}	NO_3^- kg ha^{-1} jaar^{-1}	NH_4^+ kg ha^{-1} jaar^{-1}	N (totaal) kg ha^{-1} jaar^{-1}	K^+ kg ha^{-1} jaar^{-1}	S (totaal) kg ha^{-1} jaar^{-1}
Controle regenwater (n=3)	0,1	1,3	3,2	4,6	2,5	3,8
Regenvangers afgraving (n=2)	10	0,2	27	27	23	21
Regenvangers kern van het veen (n=3)	31	0,4	184	185	60	33

Rond paaltjes (en op enkele meters afstand: referentie) in drie verschillende Ierse venen (Clara bog, Sharavogue en Raheenmore bog) werd veen verzameld en geanalyseerd. De nutriëntenconcentraties in het veen (bovenste 10 cm) waren in de directe omgeving van de paaltjes duidelijk verhoogd ten opzichte van de concentraties in het veen op enkele meters afstand van een paaltje (Tabel 2.15). De concentraties in het veen van zowel N, P als K namen met een factor 2 tot 5 toe ten opzichte van de referentie. De beschikbaarheid aan nutriënten voor 'verruigers' als Berk en Pijpenstrootje was zeer waarschijnlijk toegenomen. De verhoogde beschikbaarheid van nutriënten kon ook waargenomen worden in de groei van Beenbreek. De lengte van de planten rond de paaltjes was ongeveer 2,5 maal zo groot ten opzichte van de referentie (Tabel 2.16). De concentratie stikstof in het weefsel was vrijwel gelijk gebleven en de kaliumconcentratie was afgenomen door groeiverdunning. De fosforconcentratie was verdubbeld en met een N/P ratio van 24 werd de groei van Beenbreek gelimiteerd door fosfor (N/P ratio > 16 indiceert P-limitatie; Koerselman & Meuleman 1996).

Tabel 2.15: Concentratie nutriënten in het veen (0-10 cm diepte) verzameld in de directe omgeving van paaltjes (n= 11) en op enige afstand hiervan (n = 6) in Clara west, Sharavogue en Raheenmore. Gegeven zijn gemiddelde en SD.

	N ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)	P ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)	N/P (g/g)	K ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)
Referentie	412 $\pm$ 68	9 $\pm$ 3	22 $\pm$ 6	78 $\pm$ 10
Paaltjes	1086 $\pm$ 192	49 $\pm$ 14	11 $\pm$ 3	128 $\pm$ 24

Tabel 2.16: Lengte en nutriëntenconcentratie in Beenbreek bij controle planten (n=2) en planten verzameld direct rond paaltjes (n=3) in Clara bog. Gegeven zijn gemiddelde en SD.

	Lengte (mm)	N ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)	P ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)	N/P (g/g)	K ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)
Referentie	87 $\pm$ 8	1089 $\pm$ 62	12 $\pm$ 1	41 $\pm$ 5	327 $\pm$ 36
Paaltjes	206 $\pm$ 11	1291 $\pm$ 99	24 $\pm$ 2	24 $\pm$ 2	194 $\pm$ 31

Tabel 2.17: Concentratie nutriënten ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW) in *Sphagnum* verzameld onder een oud vogelnest, een nieuw vogelnest en op een referentie locatie in Sharavogue.

	N ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)	P ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)	K ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)	N/P (g/g)
Referentie	428	6,5	77,9	29,8
Oud nest	782	18,5	124,6	19,1
Nieuw nest	1292	34,8	169,0	16,8

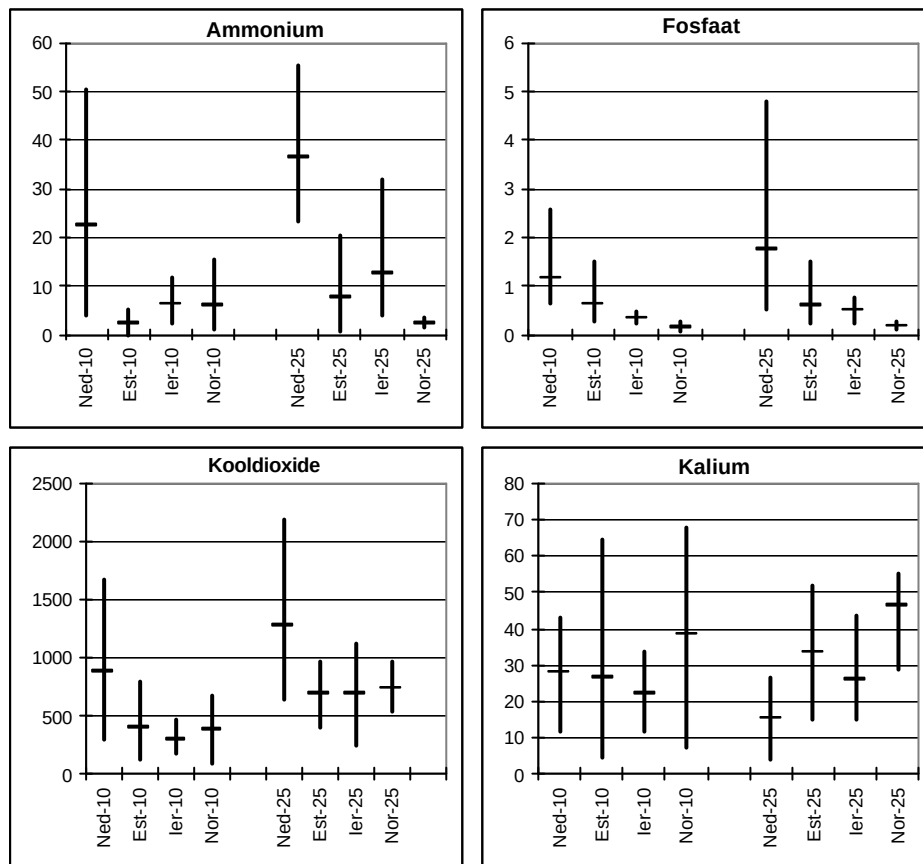
De nutriëntenconcentratie in *Sphagnum* onder vogelnesten was sterk verhoogd ten opzichte van referentiemateriaal (Tabel 2.17). Onder oude vogelnesten waren de concentraties lager dan onder nieuwe nesten, maar het effect van de vogeluitwerpselen was nog aanwezig. De groei van het *Sphagnum* werd nog gelimiteerd door fosfor (N/P > 16).

2.3.8 Nutriëntenrijkdom Nederlandse hoogvenen

De concentraties van de belangrijkste nutriënten (ammonium, fosfaat, kalium en kooldioxide) in het veenvocht op twee verschillende diepten (0-10 cm en 25 cm) in Nederland bleek te verschillen van de concentraties gemeten in de 'referentie'landen. Figuur 2.44 laat duidelijk zien dat de Nederlandse hoogveenrestanten in vergelijking met de buitenlandse hoogvenen relatief rijk waren aan ammonium, fosfaat en kooldioxide. De verhoogde kooldioxideconcentratie kan wellicht verklaard worden door de versterkte decompositie als gevolg van de verhoogde nutriëntenrijkdom van het veen.

Op zich hoeft de verhoogde nutriëntenbeschikbaarheid de groei van het *Sphagnum* niet negatief te beïnvloeden. Als alle nutriënten in voldoende mate beschikbaar zijn kan de groei van *Sphagnum* zelfs gestimuleerd worden. De verhoogde beschikbaarheid van nutriënten zal wel de groei van vaatplanten stimuleren hetgeen onder relatief droge omstandigheden kan leiden tot verberking en vergrassing door *Molinia*. Onder natte omstandigheden lijkt de verhoogde beschikbaarheid aan nutriënten te leiden tot een sterke groei van *Eriophorum* spec. Hogere bedekking van vaatplanten zal de groei van veenmossen zeer waarschijnlijk negatief beïnvloeden door schaduwvorming (zie eerder dit hoofdstuk). Wanneer het acrotelm zich nog niet goed heeft ontwikkeld en de hydrologie nog niet optimaal is kan de groei van met name *Eriophorum* spec. gunstig zijn omdat de vegetatie de veenmossen beschermt tegen uitdroging in extreem droge perioden. Al met al hoeft de verhoogde nutriëntenrijkdom in Nederlandse hoogvenen de ontwikkeling van

hoogveenvegetaties, zeker op de wat langere termijn, niet te frustreren. Bij een verdergaande verlaging van de stikstof en fosfor input in deze systemen zal, wanneer de veenvorming weer opgang komt, het systeem geleidelijk verschrallen.

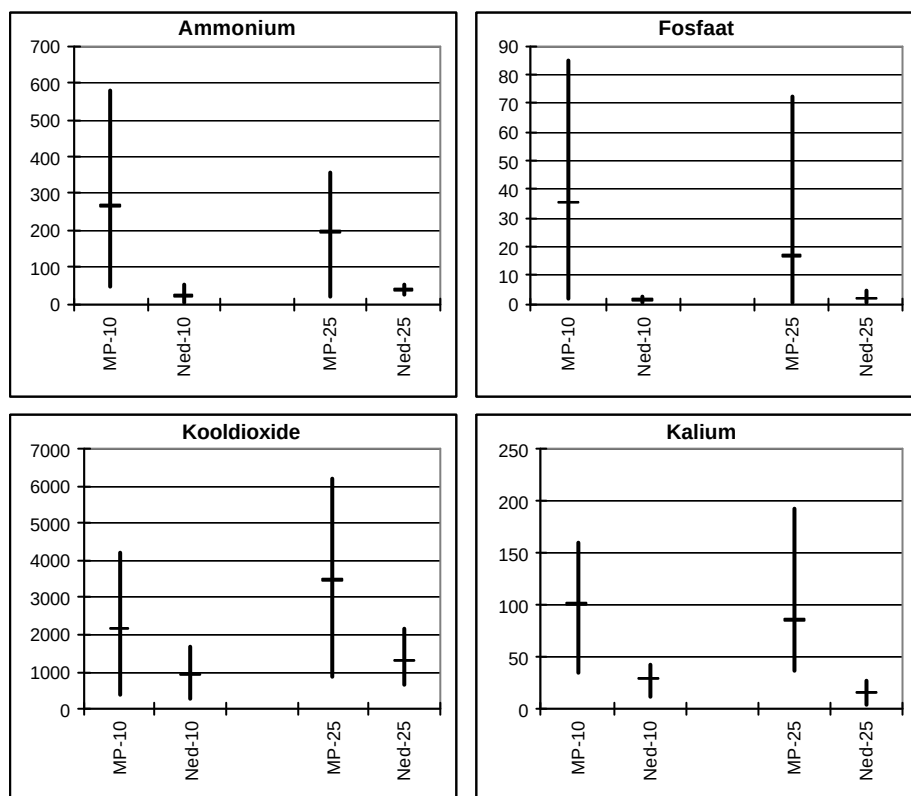


Figuur 2.44: Concentratie ammonium, fosfaat, koolstofdioxide en kalium ($\mu\text{mol l}^{-1}$) in het bodemvocht van verschillende venen in Nederland ($n=19$), Estland ($n=3$), Ierland ($n=7$) en Noorwegen ($n=5$) op 10 en 25 cm diepte. Weergegeven zijn gemiddelden en de minimale en maximale gemeten concentratie.



Figuur 2.45: In de Mariageel zijn na vernattingsmaatregelen (winter 1998-1999) stukken restveen met Sphagnum cuspidatum komen opdrijven (links, zomer 1999). Vanwege de hoge beschikbaarheid van nutriënten is het Sphagnum binnen een jaar vrijwel geheel overgroeid met Pijpenstrootje en Pitrus (rechts, najaar 2000).

In Figuur 2.44 hebben we de Mariapeel buiten beschouwing gelaten. De nutriëntenconcentraties in de Mariapeel waren namelijk sterk afwijkend van de gemiddelde concentraties gemeten in de andere Nederlandse hoogveenrestanten. De Mariapeel bleek nutriëntenrijker te zijn en Figuur 2.46 laat duidelijk de verhoogde concentraties aan ammonium, fosfaat, kooldioxide en kalium zien. De vegetatieontwikkeling op drijftillen die ontstaan waren na vernatting van de Mariapeel in 1998 laten duidelijk het extreem eutrofe karakter van de Mariapeel zien (Figuur 2.45). Na inundatie waren plaatselijk witveensubstraten komen opdrijven met aanvankelijk een homogene bedekking met *Sphagnum cuspidatum*. Na slechts twee jaar werden de drijftillen volledig gedomineerd door Pijpenstrootje en Pitrus (*Juncus effusus*) en was de bedekking door *Sphagnum* sterk gereduceerd. Vanwege het zeer eutrofe karakter, lijkt in grote delen van de Mariapeel de ontwikkeling van een oligotroof vegetatietype (bijvoorbeeld een hoogveenvegetatie) op korte termijn niet mogelijk. Op de lange termijn, echter, zou een geleidelijke oligotrofiëring wel degelijk kunnen leiden tot geschikte condities.



Figuur 2.46: Concentratie ammonium, fosfaat, koolstofdioxide en kalium ($\mu\text{mol l}^{-1}$) in het bodemvocht op 10 en 25 cm diepte in de Mariapeel ($n=4$) en de andere Nederlandse venen ($n=19$). Weergegeven zijn gemiddelden en de minimale en maximale gemeten concentratie.

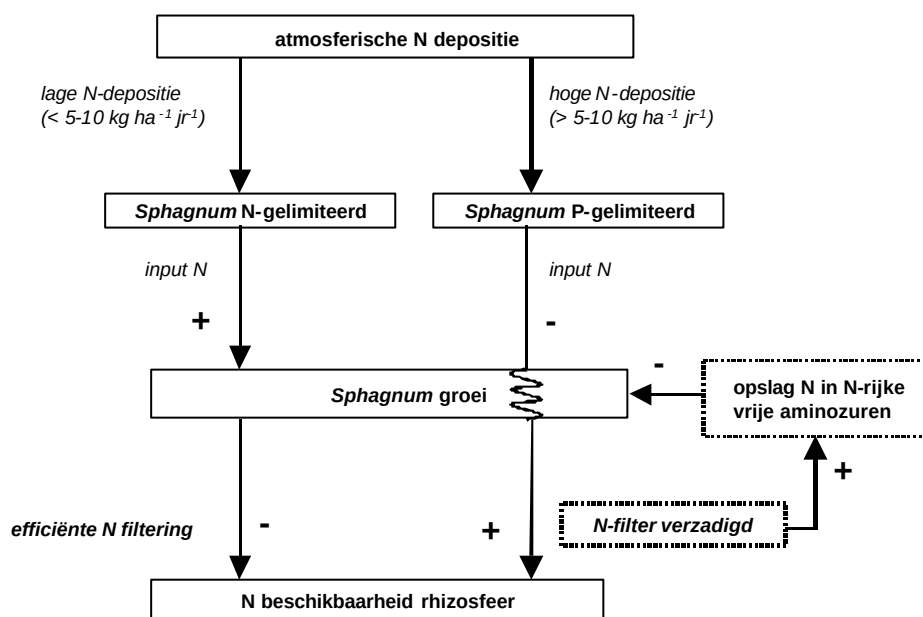
2.4 Conclusies & consequenties voor beheer

2.4.1 Effecten van stikstofdepositie op veenmos

De in de inleiding besproken theorie (Figuur 2.47 & Figuur 2.48), leek op grond van de behaalde resultaten grotendeels te worden bevestigd. De veenmosgroei werd niet meer door stikstof gelimiteerd. Toch scheen het veenmos niet helemaal verzadigd te zijn met stikstof. Immers de concentratie stikstof in het mos nam nog bijna lineair toe bij een verdubbeling van de huidige stikstofdepositie (Figuur). Echter, doordat de

veenmosgroei tegelijkertijd afnam (Figuur), bleek de totale hoeveelheid in veenmos vastgelegd stikstof te verminderen (gegevens niet weergegeven). Dit leidde in een veldexperiment tot een verhoging van de concentratie anorganisch stikstof in het bodemwater in de proefvlakken die met stikstof werden bemest (Tabel 2.6). Dit effect werd ook in beide kasexperimenten gevonden (Figuur 2.26, Figuur 2.27 & Tomassen *et al.* 2001). Het veenmos was kennelijk niet meer in staat al het toegediende N op te nemen. Het veel lagere N gehalte van lers bodemwater bevestigt het falen van de stikstof 'filter' (Lamers *et al.* 2000). De stikstof verzadiging van het veenmos uitte zich in de toename van (stikstofrijke) vrije aminozuren (Tabel 2.12, Tabel 2.13 Figuur 2.30 & Figuur).

Sphagnum-laag



Figuur 2.47: Schema waarin de effecten van een hoge en lage atmosferische stikstofdepositie op een levende Sphagnum-laag worden weergegeven.

Fosfor was op meer dan de helft van de locaties limiterend voor de veenmosgroei (Figuur 2.4, Tabel 2.4). In de overige situaties, zou beschikbaarheid van water gedurende de zomer de limiterende factor geweest kunnen zijn, aangezien bij zomerse veldbezoeken regelmatig droogteverschijnselen werden waargenomen.

2.4.2 Interacties tussen veenmos en overige soorten

Doordat het veenmos niet meer in staat bleek alle toegediende stikstof op te nemen en vast te leggen, konden hogere planten zich uitbreiden (Figuur 2.9, Figuur 2.31, Figuur 2.32, Figuur & Tabel 2.5), hetgeen tot gevolg had dat de beschaduwing van het veenmos sterk toenam en groei en productie daalden (Figuur 2.10, Figuur 2.11 & Figuur 2.42). Naast beschaduwing kunnen ook andere negatieve effecten van hogere planten op veenmos een rol gespeeld hebben. Een hoge bedekking van hogere planten, betekent een groter bladoppervlak en een hogere dichtheid wortels tussen het veenmos. Het groter bladoppervlak betekent een hogere interceptie van neerslag (vergelijk hoeveelheid mm in doorvaldepositie en bulkdepositie, Tabel 2.3). Een sterke doorworteling van het veenmos kan interfereren met de capillaire opstijging van water in het veenmos. In drogere perioden kunnen deze negatieve effecten de positieve effecten van beschutting (Heijmans *et al.* 2001b) teniet doen bij een lage kruidenbedekkingen en ver overstijgen bij hogere bedekkingen. De gevonden

positieve relatie tussen evapotranspiratie en kruidenbedekking (Figuur 2.35 Tomassen *et al.* 2001), ondersteunt deze bewering.

Naast directe effecten van een hoge kruidenbedekking, kunnen we ook meer indirecte effecten onderscheiden. De concurrentieverhouding tussen algen en veenmos werd bijvoorbeeld beïnvloed door de aanwezigheid van kruiden, aangezien uitbreiding van algen alleen werd waargenomen bij beschaduwde veenmos (Figuur 2.13) dat bovendien extra stikstof kreeg toegediend. Het lijkt erop dat de veenmosgroei eerst moet afnemen (beschaduwde, minder water) en het microklimaat geschikt moet zijn (hoge luchtvochtigheid, extra stikstof) willen algen zich kunnen uitbreiden.

Het negatieve effect van stikstof op veenmos leek voornamelijk verklaard te kunnen worden uit de stimulerende werking van stikstof op de groei van hogere planten en de verandering in het microklimaat die dat tot gevolg had. In enkele gevallen was het negatieve stikstof effect niet te wijten aan (in)directe effecten van groei van hogere planten. In de literatuur wordt bijvoorbeeld een remming van de vestiging van *S. magellanicum* genoemd bij een hoge stikstofconcentratie in het milieu (Li & Vitt 1994). De door N depositie gestimuleerde aantasting van veenmos door de Veenmosgrauwkap (*Tephrocye*; Figuur 2.6) is hier ook een voorbeeld van. Bemesting met P bleek de gevoeligheid van het veenmos voor infectie sterk te doen afnemen.

Kennelijk was de onbalans tussen stikstof en fosfor aanleiding voor de hogere infectiegevoeligheid. Voor Zwarte den (*Pinus nigra*) werd een dergelijke toename in gevoeligheid voor een schimmelinfectie bij hoge stikstofbelasting beschreven door De Kam *et al.* (1991) en Van Dijk *et al.* (1992). Besmette bomen bleken een hoger gehalte aan stikstofrijke aminozuren te hebben dan gezonde bomen. Een dergelijk verband zou ook voor veenmos en *Tephrocye palustris* kunnen gelden. Bemesting met fosfor zou dan een vermindering van het gehalte aan vrije aminozuren in de plant tot gevolg moeten hebben, immers de groei-limitatie wordt opgeheven en N kan weer gebruikt worden voor groei en hoeft niet allemaal opgeslagen te worden. De aanwezigheid van (veel) dode plekken met *Tephrocye* zou gebruikt kunnen worden als indicatie van een milieu dat disproportioneel veel stikstof bevat.

2.4.3 Verdroogde (hoog)venen

Verhoogde stikstofdepositie in verdroogde hoogvenen had een grotere invloed op de concentratie stikstof in het bodemwater van het veen (Figuur 2.17a&b). In deze specifieke situatie had de afwezigheid van een levende veenmoslaag grote gevolgen voor de opnamecapaciteit van stikstof en hiermee effect op de beschikbaarheid van stikstof voor vaatplanten (Woodin & Lee 1987). Maar ook in een verdroogde situatie met een levende veenmoslaag zal de opname van stikstof door *Sphagnum* lager zijn dan onder optimale hydrologische omstandigheden. Bij lagere waterstanden wordt de groei van *Sphagnum* namelijk sterk verlaagd (zie ook hoofdstuk 3). Wanneer *Sphagnum* uitdroogt stopt de gasuitwisseling (opname van koolstofdioxide) en hiermee de fotosynthese en de groei (Schipperges & Rydin 1998). Kiemplanten van bijvoorbeeld Berk worden minder snel overgroeid door *Sphagnum* in een verdroogde situatie (Tabel). Tijdens de zeer droge zomer van 1976 zijn in veel Nederlandse hoogvenen massaal Berken gekiemd en gevestigd door de gunstiger concurrentiepositie van Berk ten opzichte van *Sphagnum* onder droge omstandigheden (Lamers 1995). Verdroging van het veen zal de effecten van een hoge stikstofdepositie versterken door het relatief sterker remmende effect op de veenmosgroei dan op de groei van vaatplanten (wortels hebben langer contact met de wegzakkende waterspiegel).

2.4.4 Nutriënten en soortensamenstelling en consequenties voor nutriëntenkringloop

Bemesting met stikstof en fosfor in het veld had een verschuiving in dominantie verhouding binnen zowel veenmos als hogere planten tot gevolg. Welke soort tot dominantie kwam lag waarschijnlijk voor een groot deel aan de reeds aanwezige soorten. Verder wisten ondiep wortelende soorten als Kleine veenbes (*Oxycoccus palustris*), *Erica tetralix*, *Rhynchospora alba* en *Calluna vulgaris* meer van de bemestingsbehandelingen te profiteren dan een diep wortelende soort als Veenpluis (*Eriophorum angustifolium*). *Molinia* en Snavelzegge (*Carex rostrata*), die wat bewortelingsdiepte betreft hier tussenin zitten, vertoonden de grootste respons in

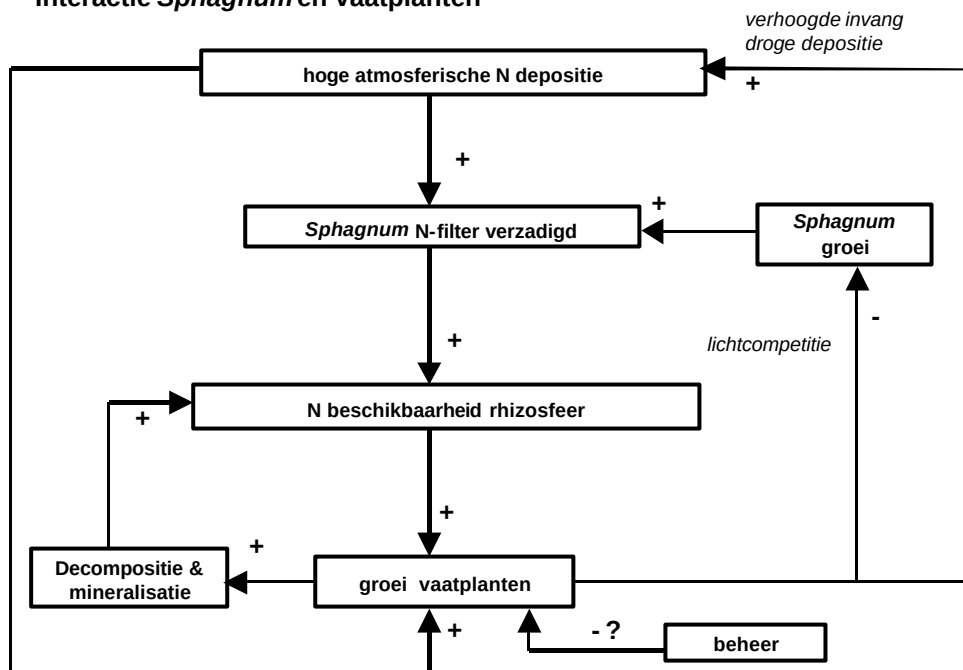
proefvlakken waar voor de rest weinig ondiep wortelende soorten aanwezig waren. Soortgelijke resultaten werden ook gevonden in andere bemestingsexperimenten (Twenhöven 1992; Heijmans *et al.* 2000; Berendse *et al.* 2001).

Het gevoerde peilbeheer leek ook mee te kunnen bepalen welke soort tot dominantie kwam, zoals duidelijk naar voren kwam in een kasexperiment (Figuur). *Rhynchospora* bleek zich uit te kunnen breiden ten koste van *Molinia*, bij een stabiele hoge waterstand (5 cm onder het veenmos). Verschil in nutriënten limitatie tussen beide soorten leek hier van invloed te zijn. Van een stabiele hogere waterstand zullen waarschijnlijk soorten als *Rhynchospora* en *Oxycoccus* profiteren, terwijl bij een minder stabiele waterstand *Molinia* en *Betula* meer de overhand krijgen. Wat voor effect bemesting met zowel N, P als K kan hebben bleek duidelijk uit de gerapporteerde effecten van guanotrofiëring (Figuur 2.43 & Tabel 2.14 tot en met Tabel 2.17), waarbij het aspect van de vegetatie in een lers veen volledig veranderde van veen(heide) naar voedselrijk grasland. Een vergelijkbare verschuiving werd ook beschreven door Maksimova & Yudina (1999), die een veen in Rusland bemestten met een combinatie van N, P en K.

De soortensamenstelling van de moslaag, bleek ook aan veranderingen onderhevig te zijn. Effecten van N bemesting verliepen voornamelijk indirect via de uitbreiding van hogere planten en de vestiging van algen. Soorten van drogere milieus als *Hypnum cupressiforme* en *Pleurozium schreberi* wisten zich op enkele plekken uit te breiden. Bemesting met P bleek een sterker effect te hebben. *S. recurvum* wist meer van de bemesting te profiteren dan de overige *Sphagnum* soorten, wat tot gevolg had dat deze soort ging domineren (Figuur 2.7 & Figuur 2.8).

De verschuivingen in dominantie van soorten, kunnen op langere termijn grote gevolgen hebben op de vegetatiestructuur en de nutriëntenkringloop. Verschillen in interceptie van licht, regen en depositie, verdamping, strooiselproductie en de afbreekbaarheid ervan, zijn enkele mogelijkheden. Gedurende droge perioden bijvoorbeeld, heeft door *Molinia* vergrast veen een veel hogere verdamping dan veen met een hoge bedekking *Sphagnum* (Schouwenaars 1993). Structuur van de kruidlaag en hoeveelheid strooisel bepalen het lichtmilieu op de bodem (Tappeiner & Cernusca 1996) en voor een deel de (interceptie)verdamping (Rosset *et al.* 2001). Strooisel van grassen als *Molinia* breekt veel beter af dan dat van *Erica* of *Calluna* (Van Vuuren 1992; Hobbie 1996), terwijl materiaal van hogere planten weer sneller afbreekt dan veenmos (Van Breemen 1995b; Scheffer 1998). Binnen de veenmossen zelf breken slenksoorten weer sneller af dan bultsoorten (Johnson & Damman 1991). Met een verschuiving in vegetatiesamenstelling, vindt ook een verschuiving in microklimaat plaats, wat vervolgens weer het succes van de ene soort ten opzichte van de ander kan beïnvloeden. Dat een verandering in microklimaat op lange termijn desastreus kan zijn voor het voortbestaan van veen, blijkt uit een studie van Ohlson *et al.* (2001) in Noorwegen. De auteurs beschrijven de overgang van een door veenmos gedomineerd veen, via het stadium van een rustende veenheide naar dennenbos, veroorzaakt door de vestiging van Grove den (*Pinus sylvestris*) en de door deze soort veroorzaakte veranderingen in licht- en vocht-klimaat. Een andere studie (Frankl & Schmeidl 2000) schetst een vergelijkbare successie voor een deels vergraven veen in Zuid Duitsland (Rottauer Filz) na vestiging van *Pinus sylvestris* en *Betula*. Tussen 1959 en 1994 vond naast een uitbreiding van deze bomen, ook een daling van de gemiddelde grondwaterstand in het centrum van het veen plaats. De daling bedroeg 10 tot 15 cm. Het meest opvallend echter, waren het optreden van extreem lage zomer waterstanden na 1980 (tot -80 cm in 1994). Of de daling van de grondwaterstand de vestiging van *Betula* en *Pinus* vooraf ging, of dat de bomen juist de grondwaterstand beïnvloedden, werd echter niet duidelijk uit de studie.

Interactie *Sphagnum* en vaatplanten



Figuur 2.48: Schema waarin de interactie tussen *Sphagnum* en vaatplanten onder hoge stikstofdepositie wordt weergegeven.

2.4.5 Consequenties voor beheer

Het negatieve effect van stikstof op veenmos leek voornamelijk verklaard te kunnen worden uit de stimulerende werking van stikstof op de groei van hogere planten en de verandering in het microklimaat die dat tot gevolg had. Inperking van de groei van hogere planten, lijkt daarom een geschikte strategie om de negatieve effecten van stikstof op hoogveen binnen de perken te houden. Veenmosgroei werd belemmerd boven een beschaduwingsniveau van 50 % (Figuur 2.11, Figuur 2.38 & Hayward & Clymo 1983). Dit bleek overeen te komen met een totale bedekking van 70 % voor een door *Erica* gedomineerde vegetatie (Figuur 2.39). Deze waarde zou als richtlijn voor ingrepen gehanteerd kunnen worden.

Een verschuiving van N limitatie naar P limitatie van hogere planten, zoals beschreven voor laag productief laagveen zou het elegantste en goedkoopst zijn (Verhoeven *et al.* 1988). Voor een aantal soorten werden reeds aanwijzingen voor een dergelijke verschuiving gevonden. Wachten tot deze verschuiving van nature optreedt, zou echter waarschijnlijk het einde van het veenmos betekenen. Immers soorten die makkelijker aan P kunnen komen, b.v. soorten met mycorrhiza's, zouden zich inmiddels dusdanig hebben uitgebreid (zoals *Erica* in de Bargerveen locatie gedomineerd door *Sphagnum papillosum*) dat het microklimaat voor veenmosgroei niet meer geschikt zou zijn. Beheer dat gericht is op het laag houden van de fosfor beschikbaarheid voor hogere planten (b.v. mineralisatie op een minimum houden) zou misschien een mogelijkheid zijn. Een hoge grondwaterstand die een kleine peil fluctuatie (zie hoofdstuk 4) vertoont zou hiervoor in aanmerking komen (Wassen 1990). Echter zelfs in dit laatste geval, kunnen sommige soorten alsnog tot dominantie komen en veenmos beschaduwen (Figuur). Een goed voorbeeld van de interactie tussen waterstand en beschikbaarheid van voedingsstoffen zijn de resultaten van het project "Irish-Dutch project on raised bogs" (Van der Schaaf & Streefkerk in druk). In goed ontwikkelde veenmosvegetaties met een gemiddelde veenwaterstand van + 20 tot - 60 cm t.o.v. maaiveld, was de concentratie aan voedingsstoffen (N, P & K) in het veenwater significant lager dan in drogere omstandigheden met een gemiddelde veenwaterstand van - 30 tot - 60 cm onder maaiveld.

Wanneer de bedekking van kruiden dusdanig hoog is (> 70%) dat veenmosgroei wordt belemmerd, is actief ingrijpen aan te bevelen. Maaïen bleek de bedekking met veenmos te stimuleren (Figuur 2.40), maar na 7 jaar was de bedekking van kruiden weer dusdanig toegenomen, dat opnieuw maaïen waarschijnlijk nodig is om optimale condities voor veenmosgroei te houden. Plaggen en uitvenen bleken op een drijfzand veenmosgroei te stimuleren. De bultvormende soorten *S. magellanicum* en *S. papillosum* hadden zich echter nog niet gevestigd. De abiotische omstandigheden waren waarschijnlijk wel geschikt maar de uitbreiding van deze soorten verloopt vaak zeer langzaam (zie hoofdstuk 3). Hervestiging van *Molinia* op de geplagde plekken, zoals in natte heiden (Sansen & Koedam 1996) kan echter een probleem gaan vormen, wanneer de plagplekken niet snel worden gekoloniseerd door *Sphagnum*. Heeft veenmos zich eenmaal gevestigd, dan worden zowel vestiging als groei van hogere planten bemoeilijkt, doordat veenmos een bewegend substraat is dat (kiem)planten kan overgroeien (Tabel) en de hoeveelheid beschikbare voedingsstoffen in het wortelmilieu kan verlagen (Figuur 2.41). Uitvenen is een kostbare en ingrijpende maatregel, en heeft waarschijnlijk alleen zin wanneer de hoeveelheid licht en de CO₂ concentratie in het ontstane open water hoog genoeg zijn voor herkolonisatie met *Sphagnum cuspidatum* (zie hoofdstuk 3).

Gezien de door P bevorderde groei van *S. recurvum* en *Molinia* (Figuur 2.7, Figuur 2.8, Figuur 2.14 & Figuur 2.15) lijkt bemesting met P geen optie om (gestagneerde) veenmosgroei te stimuleren. Nadere uitwerking van de chemische analyses van het plantenmateriaal zal echter moeten uitwijzen of een zeer kleine aanrijking met P toch niet tot de mogelijkheden behoort. Hierbij zou gestreefd moeten worden naar een dosis die hoog genoeg is om de P limitatie van het veenmos op te heffen, maar te laag om beschikbaar te komen voor de hogere planten.

In veenheide blijkt een combinatie van branden, opgevolgd door begrazing succesvol in het terugdringen van *Molinia* (Todd *et al.* 2000). Een vergelijkbaar effect werd ook gemeld voor het door SBB beheerde terrein 'de Witte' in Drenthe (persoonlijke mededeling B. Takman). In deze veenheide vond een sterke uitbreiding van veenmossen plaats nadat het terrein voor korte tijd intensief met koeien was begraaasd, tegelijkertijd met een verhoging van de waterstand (dichten greppels). Het openen van de (vergraste) kruidlaag door kortdurende begrazing met schapen gedurende de beginstadia van vermorsing in een hoogveen, wordt ook genoemd door Eigner (1995). In hetzelfde artikel, werd verwijdering van Berken noodzakelijk geacht om de systeem verdamping te verminderen. Verstoring van de bestaande veenvegetatie werd als groot nadeel genoemd. Op kale veenbodem trad bijvoorbeeld versnelde verjonging van Berk op. Een 'ijle' bedekking met Berk werd niet als negatief ervaren. Hoe 'ijl' ijl is werd echter niet genoemd.

2.4.6 Kritieke stikstofdepositie

Een algemeen geldende uitspraak doen over de intensiteit van beheer en de kritische depositiewaarde voor alle hoogveenrestanten en heidehoogveentjes is onmogelijk. OBN maatregelen en daarbij horende randvoorwaarden blijven maatwerk, zoals uit tal van voorbeelden, onder andere bij het herstel van zwak gebufferde vennen, blijkt. Hieronder zal wel geprobeerd worden zoveel mogelijk een overzicht te geven van wat de auteurs mogelijk, dan wel onmogelijk achten.

Het blijkt mogelijk om in Nederland hoogveen te ontwikkelen en te behouden, ondanks de hoge stikstofbelasting uit de atmosfeer. Het feit dat vorming van nieuw veen nog steeds plaats vindt (met name in verlandende heideveentjes en laagvenen), is hiervoor voldoende bewijs. Uit de resultaten van het uitgevoerde onderzoek blijkt echter wel dat stikstofdepositie een negatief effect heeft, en voor een belangrijk deel verantwoordelijk kan worden gehouden voor vergrassing en verberking van de Nederlandse hoogveen(restanten). Nieuw gevormd veen zal bij een hoge depositie sneller dichtgroeien met hogere planten dan onder een laag depositieniveau. Additioneel beheer van hoogvenen lijkt in veel gevallen noodzakelijk te zijn, om ongewenste ontwikkelingen tegen te gaan. De frequentie van het beheer zal afhangen van het depositieniveau en van de (a)biotische omstandigheden die in het

gebied heersen. Een groot deel van de negatieve effecten van stikstofdepositie kan zeker worden bestreden in combinatie met een goed peil- en vegetatiebeheer. Echter niet alle effecten kunnen met beheer tegen worden gehouden, zoals een lagere vestigingskans van *S. magellanicum* (Li & Vitt 1994), verminderde groei van korstmossen (Figuur 2.22), aantasting van veenmos door *Tephroclype palustris* (Figuur 2.6) of beter afbreekbaar organisch materiaal (Figuur 2.24). Een verlaging van het huidige depositieniveau tot onder het kritische depositieniveau (critical load) is na het creëren van een goede hydrologische uitgangssituatie ongetwijfeld de beste manier om hoogveen in Nederland te ontwikkelen.

Een probleem bij het formuleren van kritische depositie grenzen is dat de effecten van stikstofdepositie, waterstandstand en fluctuatie, waterkwaliteit (zie hoofdstuk 3) en P gehalte in het systeem met elkaar lijken te interacteren. Systemen met een hoge, constante waterstand en veel CO₂ in het bodemwater zullen minder gevoelig zijn voor stikstofdepositie, lees een hoger kritisch depositie niveau hebben, dan systemen met een wisselende waterstand en een lage CO₂ beschikbaarheid. Een ander probleem is waar je de grens legt. Leg je de grens op een dusdanig lage waarde dat ingrijpen op termijn in het geheel niet meer nodig zal zijn, of accepteer je een ingrijpfrequentie van eenmaal in de 10 of 50 jaar? Het beste is wanneer als grens voor kritische depositie het punt wordt genomen waarop veenmos nog door stikstof wordt gelimiteerd. In een dergelijk geval kan vrijwel worden gegarandeerd dat ingrepen in de vegetatie, op een overgangsperiode na, niet meer nodig zullen zijn. De empirisch geschatte kritieke stikstofdepositie waarde voor hoogvenen (5-10 kg ha⁻¹ jaar⁻¹; Bobbink & Roelofs 1995) komt in de buurt van een dergelijke situatie, al lijkt het kritische niveau eerder rond de 5 dan de 10 kg N te liggen. De overgang van stikstof naar fosforlimitatie van veenmos, leek plaats te vinden bij stikstofdepositie niveau's lager dan die in Ierland (9-13 kg ha⁻¹ jaar⁻¹). Veenmosgroei in Clara Bog werd immers niet meer door stikstof gelimiteerd (Figuur 2.4 & Tabel 2.4). Zelfs de groei van *Calluna* en *Eriophorum vaginatum* in een vegetatie zonder veenmos leek niet meer door N te worden gelimiteerd, al leek *Molinia* nog wel van een hogere stikstofgift te profiteren (Figuur 2.20). In een kasexperiment bleek de groei van *Betula* en *Molinia* vanaf een bemestingsniveau van 10 kg ha⁻¹ jaar⁻¹ licht toe te nemen (Figuur 2.31), al nam de groei pas sterk toe na 20 kg ha⁻¹ jaar⁻¹.

Wanneer een sterke toename van kruiden als grens voor het kritisch depositieniveau wordt genomen, en een ingreep frequentie van 1 maal in de 25 jaar acceptabel wordt geacht, kan een grenswaarde worden aangehouden die tussen 15 en 20 kg N kg ha⁻¹ jaar⁻¹ ligt, afhankelijk van de hydrologische uitgangssituatie van het gebied. Bij een ideale hydrologische situatie zou bijvoorbeeld volstaan kunnen worden met een grenswaarde van 20 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹. Een ideale hydrologische situatie wordt hier gedefinieerd als: de daling van de waterstand in de zomer is beperkt tot 20 cm onder het veenmosniveau, de waterstandfluctuatie is laag en de koolstofdioxideconcentratie van het bodemwater rond 1 mmol l⁻¹ ligt. Een grenswaarde van 15 kg N kg ha⁻¹ jaar⁻¹ zou bijvoorbeeld gelden voor een gebied waar de grondwaterstand 's zomers wegzakt tot 50 cm onder het veenmosniveau.

In alle gevallen zal rekening gehouden moeten worden met een soort overgangssituatie waarin beheersmaatregelen noodzakelijk zijn om een goede uitgangssituatie te scheppen voor veenmosgroei en voor het wegwerken van de erfenis uit het rijke stikstofverleden. Veenmos is in principe in staat zijn eigen milieu weer te verarmen wanneer de bron van voedingsstoffen (depositie) wordt weggenomen. Immers in het beschreven kasexperiment met *S. magellanicum* daalde het N gehalte in Nederlands veenmos en in het bodemwater tot Iers niveau binnen twee jaar na uitsluiting van de atmosferische depositie. De snelheid waarmee een dergelijke erfenis wordt weggewerkt is echter sterk afhankelijk van de snelheid van veenmosgroei en daarmee van de abiotische omstandigheden ter plekke.

2.4.7 Toekomstig onderzoek

Helaas zijn niet alle vragen beantwoord die in het preadvies als geprioriteerd stonden vermeld. Een belangrijke vraag over het effect van Berkenopslag op hoogveen is blijven liggen. In het vervolgonderzoek zal hier aandacht aan worden besteed.