

Veranderingen in de ondergroei van het Nederlandse dennenbos over de periode 1985 - 1993

H.F. van Dobben, M.J.M.R. Vocks, E. Jansen & G.M. Dirkse

IBN - rapport 085

Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek
Wageningen

ISSN: 0928-6888

1994

INHOUD

SAMENVATTING	5
1. INLEIDING	7
2. MATERIAAL EN METHODEN	8
2.1. Locaties	8
2.2. Veldwerk	9
2.3. Verwerking van de gegevens	10
3. RESULTATEN	17
3.1. Afzonderlijke soorten	17
3.2. Soortenaantal	17
3.3. Indicatiewaarden	21
3.4. Multivariate analyse	21
4. DISCUSSIE	27
5. CONCLUSIES	31
LITERATUUR	33
BIJLAGE	35

SAMENVATTING

In 177 opstanden met hoofdboomsoort grove den werden vegetatie-opnamen, die in 1984 en 1985 gemaakt waren in het kader van de Vierde Bosstatistiek, in 1993 herhaald. In de tussenliggende periode is de gemiddelde bedekking van een groot aantal soorten significant veranderd. In het algemeen zijn pleurocarpe mossen, juveniele bomen en struiken, en ruderaal soorten toegenomen, terwijl acrocarpe mossen en oligotrafente hogere planten zijn afgenomen. De oorzaak van deze veranderingen is waarschijnlijk tweeledig. Enerzijds heeft luchtverontreiniging geleid tot een toename van soorten van voedselrijke bodem, anderzijds heeft de voortschrijdende successie geleid tot een toename van struiken en pleurocarpe mossen. Voor meer zekerheid omtrent de oorzaken van deze veranderingen zijn gedetailleerde metingen van abiotische factoren noodzakelijk.

Begraaf

1. INLEIDING

In Nederland zijn sinds de jaren '30 met tijdsintervallen van 10 à 20 jaar vier bosstatistieken uitgevoerd. In eerste opzet waren deze bosstatistieken landgebruiks-statistieken, die vlakdekkend werden uitgevoerd, en informatie gaven over o.a. oppervlakte, boomsoort en houtvoorraad (Bunschoten 1987). In de Vierde Bosstatistiek, die uitgevoerd werd in de jaren 1980-1985, werd ook een inventarisatie gemaakt van de 'natuurfunctie' van het Nederlandse bos (Dirkse 1987). Hiertoe werd een steekproef uit het Nederlandse bos getrokken, gestratificeerd naar het z.g. 'Gecombineerd Dorschkamptype' (GDT, een bosbouwkundige indeling; Van den Wijngaard 1980, Dirkse 1987). Deze steekproef omvatte ca. 2000 opstanden. In elk van deze opstanden werd in 1984 of '85 een vegetatie-opname gemaakt, en een zeer globale beschrijving van enkele bosbouwkundige kenmerken (aanwezigheid dood hout, hakhout e.d.) en bodemkenmerken (o.a. hoeveelheid humus, textuur; echter geen profielbeschrijvingen). De plots waarin deze opnamen gemaakt zijn, werden in het veld zodanig gemarkeerd dat zij voor herhalings-opnamen kunnen worden teruggevonden. Het ligt in de bedoeling in de loop van de jaren '90 een dergelijke herhaling uit te voeren in het kader van de vijfde bosstatistiek.

In recent buitenlands onderzoek werd in een aantal gevallen een sterke 'verruiging' van de ondergroei van bossen vastgesteld, die werd toegeschreven aan atmosferische depositie van ammoniak (zie Van Dobben 1993). Omdat ook in het Nederlandse bos zulke veranderingen te verwachten zijn, leek het zinvol tussentijds een indruk te krijgen van de ontwikkeling van de ondergroei. Verder leek het zinvol na te gaan in hoeverre de op veel plaatsenesignaleerde verzuring van bosbodems ten gevolge van luchtverontreiniging (Tamm & Hallbäcken 1986, Van Breemen & Van Dijk 1988) in de vegetatie tot uitdrukking komt.

De voorliggende studie concentreert zich op de veranderingen in de ondergroei van opstanden met grove den als hoofdboomsoort, over de periode 1984/85 - 1993. Zij beschrijft de veranderingen, en geeft een aantal mogelijke oorzaken hiervoor aan. De mogelijkheden hiertoe zijn overigens vrij beperkt omdat slechts een gering aantal abiotische factoren in de statistieken is vastgelegd. Met behulp van de thans verzamelde, en van elders verkregen gegevens werd nagegaan in hoeverre de waargenomen veranderingen zijn toe te schrijven aan de twee meest waarschijnlijke oorzaken, natuurlijke successie en luchtverontreiniging.

2. MATERIAAL EN METHODEN

2.1. Locaties

Uit de vegetatieopnamen van de Vierde Bosstatistiek (Dirkse 1987) werd een selectie gemaakt van opnamen in opstanden met grove den als 'hoofdboomsoort' en kiemjaar vóór 1963 (d.w.z. leeftijd van de opstand bij de eerste opname > 20 jaar, bij de tweede opname > 30 jaar). Men dient zich te realiseren dat de hoofdboomsoort een administratief gegeven is, behorend bij de opstand; meestal is het echter tevens de dominante boomsoort in de opname. Opstanden in een aantal voor dennenbos weinig representatieve terreintypen (o.a. jonge zeeklei, opgespoten terreinen, laanbeplanting, etc.) werden uitgesloten. Deze selectie leverde in totaal 213 opstanden. Van deze opstanden werden er 36 om verschillende redenen van praktische aard niet opgenomen (o.a. het niet of niet tijdig verkrijgen van toestemming van de eigenaar; of het niet kunnen localiseren van de opname). Dunning of andere beheersmaatregelen, uitgevoerd in de periode tussen de Vierde Bosstatistiek en de huidige studie waren geen reden om een opstand niet op te nemen. Figuur 1 geeft een overzicht van de 177 opnamelocaties.



Fig. 1. Ligging van de plots.

2.2. Veldwerk

Het veldwerk werd uitgevoerd in de periode mei - oktober 1993. De informatie omtrent de locatie van de opnameplots werd verkregen uit het bestand van de Vierde Bosstatistiek (onder beheer bij Informatie- en KennisCentrum Natuur, Bos, Landschap en Fauna (IKC-NBLF) van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij). Deze informatie betreft het 'startpunt', d.w.z. een in het terrein duidelijk herkenbaar referentiepunt, b.v. een kruispunt van wegen, en de looprichting en -afstand vanaf dit startpunt tot het centrum van het plot. De exacte locatie van het plot werd vervolgens vastgesteld m.b.v. een detector die reageert op een ingegraven spoel; soms ook aan de hand van een detailkaart (1:100) waarop de individuele bomen waren aangegeven. De meeste plots waren op deze wijze betrekkelijk eenvoudig te localiseren. Wel bleek het van belang bij het inmeten nauwkeurig te werk te gaan; het opsporen met de detector lukte alleen wanneer de ligging van het centrum met een onnauwkeurigheid van minder dan 1 à 2 meter bekend was. Het opnameplot was altijd een cirkel met een straal van 9.8 meter rond het vastgelegde middelpunt (oppervlakte 300 m²).

Voor het maken van de vegetatieopnamen werd een methode gevolgd die vrijwel identiek was aan die van de Vierde Bosstatistiek (Dirkse 1987). De vegetatie werd opgenomen in vier lagen:

- boomlaag: alles wat hoger is dan 6 meter
- struiklaag: alle houtige gewassen hoger dan 1.5 meter en lager dan 6 meter
- kruidlaag: alle hogere planten, voor zover niet in de boom- of struiklaag
- moslaag: alle mossen en lichenen op de grond en op dood hout; echte epifyten (op levende bomen) werden niet opgenomen.

De abundantie van de boomlaag werd geschat als kroonsluiting (procentuele bedekking van de projectie van de kroon-omtrek op de grond), de abundanties van de andere lagen als reële bedekking (projectie van alle levende delen op de grond). De abundanties werden geschat als totaal per laag, en voor alle afzonderlijke soorten per laag, en gecodeerd in een 10-delige schaal (Tabel 1). Wanneer een soort in verschillende lagen voorkwam (b.v. juveniele en volwassen bomen) werd deze voor elke laag apart geschat. Bij de verwerking van de gegevens is overigens alleen gebruik gemaakt van de abundanties van de afzonderlijke soorten in de mos- en kruidlaag. De bedekkingen van enkele soorten in de boomlaag zijn gebruikt als verklarende variabelen (zie 2.3).

Een belangrijk verschil met de in de Vierde Bosstatistiek gebruikte methode is de schatting van de abundanties van de mossen. Omdat niet alle opnemers van de Vierde Bosstatistiek goed met mossen bekend waren, werden de determinaties achteraf verricht. De abundantie werd geschat in drie categorieën: (a) mossen op hout, minder dan 10% bedekkend; (b) mossen op de grond, minder dan 10% bedekkend; (c) mossen die meer dan 10% bedekken. In de huidige studie werden de mossen in het veld (provisorisch) gedetermineerd en werd de abundantie per soort geschat volgens Tabel 1. Lichenen werden eveneens geschat volgens Tabel 1 (deze werden in de

Vierde Bosstatistiek in het geheel niet opgenomen). Alle cryptogamen werden in het veld verzameld, en de determinaties werden achteraf gecontroleerd.

Tabel 1. Schaal gebruikt voor het coderen van de geschatte bedekking.

bedekking	code
< 0.1%	1
0.1 - 1%	2
1 - 5%	3
5 - 10%	4
10 - 25%	5
25 - 50%	6
50 - 75%	7
75 - 90%	8
90 - 100%	9

Tabel 2 geeft een overzicht van alle aangetroffen soorten, en de codering voor de soortnamen die gebruikt is in de basisgegevens en in de tabellen. Deze coderingen komen overeen met die in het Botanisch Basisregister (Anonymus 1992). Een schatting van de 'extra' parameters als in de Vierde Bosstatistiek (bodemkenmerken, greppels, dood hout, etc.) werd thans achterwege gelaten. Een reden hiervoor was dat bij de bewerking van de gegevens uit de Vierde Bosstatistiek deze parameters weinig voorspellende waarde voor de vegetatie bleken te bezitten (Dirkse 1987).

2.3. Verwerking van de gegevens

Van elke opname werden de bedekkingen van de soorten uit de kruid- en moslaag in 1993 vergeleken met die in 1984/85. Dit werd op twee manieren gedaan: univariaat (voor elke soort afzonderlijk) en multivariaat (voor alle soorten tegelijk). De univariate analyse werd uitgevoerd met het programma GENSTAT 5 (Payne et al. 1987), de multivariate analyse met het programma CANOCO 3.11 (Ter Braak 1988). De geschatte abundanties voor de moslaag in beide bestanden zijn niet direct vergelijkbaar (zie 2.2). Om toch tot een vergelijking te komen werd de volgende procedure gevolgd:

- voor de data uit 1984/85:
 - * alleen op de grond of alleen op hout, < 10% : krijgt abundantie-code 1
 - * op de grond en op hout, < 10% : krijgt abundantie-code 3
 - * > 10% : krijgt abundantie-code 5
- voor de data uit 1993:
 - * abundantie-codes 6 of hoger : worden veranderd in 5
 - * abundantie-codes lager dan 6 : blijven gelijk

Doorgaans worden veranderingen in de ondergroei van het Nederlandse bos toegeschreven aan twee groepen van oorzaken: natuurlijke successie en effecten van luchtverontreiniging (De Vries 1982, Hommel et al. 1991). Om deze hypothesen te toetsen werden de thans gevonden veranderingen gerelateerd aan (a) de abundanties van de meest voorkomende soorten in de

Tabel 2. Lijst van gevonden soorten. Code = code gebruikt in de basisgegevens en in Tabellen 3 en 4; # vondsten = aantal vondsten in mos- en kruidlaag in beide jaren, groep = m: mos, l: lichenen, blanco: hogere plant. (G) = geslacht.

code	# vondsten in: 84/85 93	naam	groep	wetenschappelijke naam	
Abies alb	0	1		Gewone zilverspar	Abies alba Miller
Acer -sp	1	0		Esdoorn (G)	Acer L.
Acer cam	0	0		Spaanse aak	Acer campestre L.
Acer pla	0	1		Noorse esdoorn	Acer platanoides L.
Acer pse	11	17		Gewone esdoorn	Acer pseudoplatanus L.
Agros -sp	2	0		Struisgras (G)	Agrostis L.
Agros can	1	0		Moerasstruisgras	Agrostis canina L.
Agros cap	24	49		Gewoon struisgras	Agrostis capillaris L.
Agros gig	1	0		Hoog struisgras	Agrostis gigantea Roth
Agros sto	9	5		Fioringras	Agrostis stolonifera L.
Agros vin	1	4		Zandstruisgras	Agrostis vinealis Schreber
Ajuga rep	1	1		Kruipend zenegroen	Ajuga reptans L.
Alnus glu	0	0		Zwarte els	Alnus glutinosa (L.) Gärtner
Ambls ser	0	1		Gewoon pluïsdraadmos	m Amblystegium serpens (Hedw.) Schimp.
Amela lam	27	54		Amerikaans krenteboompje	Amelanchier lamarckii F.G.Schroeder
Antho odo	4	4		Gewoon reukgras	Anthoxanthum odoratum L.
Athyr fil	1	1		Wijfjesvaren	Athyrium filix-femina (L.) Roth
Atric -sp	0	1		Rimpelmos (G)	m Atrichum P. Beauv.
Atric ten	0	1		Klein rimpelmos	m Atrichum tenellum (Rohl.) Bruch et Schimp.
Atric und	15	26		Groot rimpelmos	m Atrichum undulatum (Hedw.) P. Beauv.
Atrip pro	0	1		Spiesmelde	Atriplex prostrata DC.
Aulac and	27	44		Gewoon knopjesmos	m Aulacomnium androgynum (Hedw.) Schwagr.
Aulac pal	2	1		Veen-knopjesmos	m Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwagr.
Barbi bar	0	1		Glanzend tandmos	m Barbilophozia barbata (Schmid.ex schreb.)Loeske
Berber -sp	1	0		Berberis (G)	Berberis L.
Betul pen	63	99		Ruwe berk	Betula pendula Roth
Betul pub	24	40		Zachte berk	Betula pubescens Ehrhart
Blech spi	0	1		Dubbelloof	Blechnum spicant L.
Bract rut	44	113		Gewoon dikkopmos	m Brachythecium rutabulum (Hedw.) Schimp.
Bract sal	1	5		Glad dikkopmos	m Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr) Schimp.
Bract vel	1	0		Fluweelmos	m Brachythecium velutinum (Hedw.) Schimp.
Bryum -sp	2	4		Knikmos (G)	m Bryum Hedw.
Bryum cap	0	1		Gedraaid knikmos	m Bryum capillare Hedw.
Calam can	2	1		Hennegras	Calamagrostis canescens (Weber) Roth
Calam epi	3	3		Duinriet	Calamagrostis epigejos (L.) Roth
Callu vul	52	51		Struikhei	Calluna vulgaris (L.) Hull
Calyp fis	2	0		Moeras-buidelmos	m Calypogeia fissa (L.) Raddi
Calyp mue	9	12		Gaaf buidelmos	m Calypogeia muelleriana (Schiffn.) K. Mull.
Camps fle	56	121		Bos-kronkelsteeltje	m Campylopus flexuosus (Hedw.) Brid.
Camps int	45	73		Cactusmos	m Campylopus introflexus (Hedw.) Brid.
Camps pyr	80	146		Breekblaadje	m Campylopus pyriformis (K.F. Schultz) Brid.
Cardm -sp	1	0		Veldkers (G)	Cardamine L.
Carex -sp	2	0		Zegge (G)	Carex L.
Carex act	1	1		Moeraszegge	Carex acutiformis Ehrhart
Carex are	11	15		Zandzegge	Carex arenaria L.
Carex hir	1	0		Ruige zegge	Carex hirta L.
Carex nig	2	3		Zwarte zegge	Carex nigra (L.) Reichard
Carex pil	25	35		Pilzegge	Carex pilulifera L.
Carex rem	0	2		IJle zegge	Carex remota L.
Carpi bet	0	1		Haagbeuk	Carpinus betulus L.
Casta sat	10	8		Tamme kastanje	Castanea sativa Miller
Ceph -sp	4	0		Draadmos (G)	m Cephaloziella (Spruce) Schiffn.
Ceph div	1	0		Gewoon draadmos	m Cephaloziella divaricata (Sm.) Schiffn.
Cepia -sp	0	3		Maarmos (G)	m Cephalozia (Dum.) Dum.
Cepia bic	1	0		Gewoon maarmos	m Cephalozia bicuspidata (L.) Dum.
Cepia -sp	0	1		Draadmos (G)	m Cephaloziella (Spruce) Schiffn.
Cerad pur	9	15		Purpersteeltje	m Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.
Ceras -sp	0	3		Hoorbloem (G)	Cerastium L.
Ceras arv	0	2		Akkerhoornbloem	Cerastium arvense L.
Ceras fon	1	0		Gewone hoornbloem	Cerastium fontanum Baumg.
Chame ang	27	33		Wilgeroosje	Chamerion angustifolium (L.) Holub
Cheno alb	0	1		Melganzevoet	Chenopodium album L.
Cirsi arv	0	1		Akkerdistel	Cirsium arvense (L.) Scopoli
Cladn por	0	1			l Cladonia portentosa (Duf.) Follm.
Clado -sp	0	22		Rendiermos	l Cladonia spec. Hill ex Wigg.
Clado chl	0	2			l Cladonia chlorophaea (Florke ex Sommerf.) Sprengel
Clado flo	0	3			l Cladonia floerkeana (Fr.) Florke
Clado hum	0	1			l Cladonia humilis (With.) Laundon
Conva maj	0	1		Lelietje-van-dalen	Convallaria majalis L.
Coryd cla	39	66		Rankende helmblom	Corydalis claviculata (L.) Liden
Coryl ave	2	1		Hazelaar	Corylus avellana L.

Coryn can	4	2	Buntgras	Corynephorus canescens (L.) Beauv.
Crata mon	1	2	Eenstijlige meidoorn	Crataegus monogyna Jacquin
Crata oxy	0	2	Tweestijlige meidoorn	Crataegus laevigata (Poir.) DC.
Crepi cap	0	3	Klein streepzaad	Crepis capillaris (L.) Wallroth
Cynog off	1	0	Veldhondstong	Cynoglossum officinale L.
Cytis sco	4	2	Brem	Cytisus scoparius (L.) Link
Dacty glo	1	1	Kropaar	Dactylis glomerata L.
Danth dec	1	2	Tandjesgras	Danthonia decumbens (L.) DC.
Desch cae	0	1	Ruwe smeie	Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.
Desch fle	132	138	Bochtige smeie	Deschampsia flexuosa (L.) Trinius
Dicra -sp	0	1	Gaffeltandmos (G)	m Dicranum Hedw.
Dicra mon	12	20	Bossig gaffeltandmos	m Dicranum montanum Hedw.
Dicra pol	2	2	Gerimpeld gaffeltandmos	m Dicranum polysetum Swartz
Dicra sco	112	146	Gewoon gaffeltandmos	m Dicranum scoparium Hedw.
Dicra tau	2	1	Bros gaffeltandmos	m Dicranum tauricum Sap.
Dicrn het	62	89	Gewoon pluusjesmos	m Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.
Dicrw cir	9	17	Gewoon sikkelsterretje	m Dicranoweisia cirrata (Hedw.) Lindb. ex Milde
Digir isc	0	1	Glad vingergras	Digitaria ischaemum (Schreber) Mühlenberg
Digit pur	4	8	Gewoon vingerhoedskruid	Digitalis purpurea L.
Dryop -sp	1	0	Niervaren (G)	Dryopteris Adanson
Dryop car	68	110	Smalle stekelvaren	Dryopteris carthusiana (Villars) H.P.Fuchs
Dryop dil	72	85	Brede stekelvaren	Dryopteris dilatata (Hoffmann) A.Gray
Eleoc mul	0	1	Veelstengelige waterbies	Eleocharis multicaulis (J.E.Smith) J.E.Smith
Elymu rep	0	1	Kweek	Elymus repens (L.) Gould
Empet nig	6	8	Kraaihei	Empetrum nigrum L.
Epilo -sp	2	0	Basterdwederik (G)	Epilobium L.
Epilo mon	1	0	Bergbasterdwederik	Epilobium montanum L.
Erica tet	16	14	Gewone dophei	Erica tetralix L.
Eriop ang	1	0	Veenpluis	Eriophorum angustifolium Honckeny
Erodi cic	0	1	Gewone reigersbek s.l.	Erodium cicutarium (L.) L'Hérit
Euony eur	1	3	Wilde kardinaalsmuts	Euonymus europaeus L.
Eurhy pra	36	103	Fijn laddermos	m Eurhynchium praelongum (Hedw.) Schimp.
Eurhy str	4	14	Geplooid snavelmos	m Eurhynchium striatum (Hedw.) Schimp.
Fagus syl	33	51	Beuk	Fagus sylvatica L.
Festu ovi	8	3	Schapegras	Festuca ovina L.
Festu rub	1	4	Rood zwenkgras s.l.	Festuca rubra L.
Frang aln	76	104	Sporkehout	Rhamnus frangula L.
Fraxi exc	1	0	Gewone es	Fraxinus excelsior L.
Funar hyg	0	1	Krulmos	m Funaria hygrometrica Hedw.
Galeo tet	34	18	Gewone hennepnetel	Galeopsis tetrahit L.
Galn par	0	1	Kaal knopkruid	Galinsoga parviflora Cavanilles
Galii mol	1	0	Glad walstro	Galium mollugo L.
Galii sax	21	28	Liggend walstro	Galium saxatile L.
Galii v-m	0	1	Duinwalstro	Galium verum subsp. maritimum (DC.) Adema
Galii ver	0	1	Geel walstro	Galium verum L.
Genis ang	0	1	Stekelbrem	Genista anglica L.
Geran mol	1	1	Zachte ooievaarsbek	Geranium molle L.
Geran rob	0	2	Robertskruid	Geranium robertianum L.
Geum urb	0	1	Geel nagelkruid	Geum urbanum L.
Glech hed	1	1	Hondsdrif	Glechoma hederacea L.
Gymnc inf	0	1	Broedkelkje	m Gymnocolea inflata (Huds.) Dum.
Heder hel	7	8	Klimop	Hedera helix L.
Herzo sel	1	9	Geklauwd pronkmos	m Herzogiella seligeri (Brid.) Iwats.
Hiera -sp	3	3	Havikskruid (G)	Hieracium L.
Hiera pil	1	1	Muizeoor	Hieracium pilosella L.
Holcu lan	14	17	Gestreeppte witbol	Holcus lanatus L.
Holcu mol	5	7	Gladde witbol	Holcus mollis L.
Humul lup	0	1	Hop	Humulus lupulus L.
Hydro vul	1	1	Waternavel	Hydrocotyle vulgaris L.
Hyper per	0	1	Sint-Janskruid	Hypericum perforatum L.
Hypnu cup	23	32	Gewoon klauwtjesmos	m Hypnum cupressiforme Hedw.
Hypnu jut	153	166	Heide-klauwtjesmos	m Hypnum jutlandicum Holmen et Warncke
Hypoc rad	1	6	Gewoon biggekruid	Hypochaeris radicata L.
Ilex aqu	14	26	Hulst	Ilex aquifolium L.
Illec ver	0	1	Grondster	Illecebrum verticillatum L.
Isotop ele	7	13	Gewoon pronkmos	m Isopterygium elegans (Brid.) Lindb.
Isoth myo	1	2	Knikkend palmpjesmos	m Isothecium myosuroides Brid.
Juncu eff	4	7	Pitrus	Juncus effusus L.
Juncu squ	2	2	Trekrus	Juncus squarrosus L.
Junip com	0	3	Jeneverbes	Juniperus communis L.
Lapsa com	0	2	Akkerkool	Lapsana communis L.
Larix kae	5	5	Goudlork	Larix kaempferi (Lambert) Carriere
Leont aut	3	0	Vertakte leeuwetand	Leontodon autumnalis L.
Lepid rep	8	13	Neptunusmos	m Lepidozia reptans (L.) Dum.
Leuco gla	32	34	Kussentjesmos	m Leucobryum glaucum (Hedw.) Aongstr.

Ligus vul	0	1	Wilde liguster	Ligustrum vulgare L.
Loliu per	0	10	Engels raaigras	Lolium perenne L.
Lonic per	33	38	Wilde kamperfoelie	Lonicera periclymenum L.
Lophc bid	24	53	Gewoon kantmos	m Lophocolea bidentata (L.) Dum.
Lophc het	83	105	Gedrongen kantmos	m Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dum.
Lopho ven	1	0	Gewoon trapmos	m Lophozia ventricosa (Dicks) Dum.
Luzul cam	3	0	Gewone veldbies	Luzula campestris (L.) DC.
Luzul mul	7	7	Veelbloemige veldbies s.l.	Luzula multiflora (Retzius) Lejeune
Lysim vul	3	1	Grote wederik	Lysimachia vulgaris L.
Mahon aqu	1	1	Mahonia	Mahonia aquifolium (Pursh) Nuttall
Maian bif	3	4	Dalkruid	Maianthemum bifolium (L.) F.W.Schmidt
Melam pra	2	4	Hengel	Melampyrum pratense L.
Mnium hor	29	44	Gewoon sterremos	m Mnium hornum Hedw.
Moehr tri	7	11	Drienermuur	Moehringia trinervia (L.) Clairville
Molin cae	81	86	Pijpestrootje	Molinia caerulea (L.) Moench
Nardu str	3	1	Borstelgras	Nardus stricta L.
Ortho lin	76	119	Geelsteeltje	m Orthodontium lineare Schwagr.
Oxali ace	5	5	Witte klaverzuring	Oxalis acetosella L.
Phala aru	1	2	Rietgras	Phalaris arundinacea L.
Picea abi	4	6	Fijnspar	Picea abies (L.) Karsten
Picea sit	1	2	Sitkaspar	Picea sitchensis (Bongard) Carriere
Pinus nig	0	3	Zwarte den	Pinus nigra Arnold
Pinus str	1	1	Weymouthden	Pinus strobus L.
Pinus syl	30	66	Grove den	Pinus sylvestris L.
Placn icm	0	3		l Placynthiella icmalea (Ach.) Coppins & James
Placn oli	0	2		l Placynthiella oligotropa (Laund.) Coppins & James
Plagm aff	3	2	Rondbladig boogsterremos	m Plagiommium affine (Bland.) T. Kop.
Plagm und	4	1	Gerimpeld boogsterremos	m Plagiommium undulatum (Hedw.) T. Kop.
Plagt den	13	43	Glanzend platmos	m Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Schimp.
Plagt lae	41	72	Klein platmos	m Plagiothecium laetum Schimp.
Plagt nem	1	0	Groot platmos	m Plagiothecium nemorale (Mitt.) Jaeg.
Plagt und	9	20	Gerimpeld platmos	m Plagiothecium undulatum (Hedw.) Schimp.
Plant lan	0	1	Smalle weegbree	Plantago lanceolata L.
Plroz sch	56	102	Bronsmos	m Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.
Poa -sp	1	0	Beemdgras (G)	Poa L.
Poa ann	3	4	Straatgras	Poa annua L.
Poa nem	1	0	Schaduwgras	Poa nemoralis L.
Poa pra	1	4	Veldbeemdgras	Poa pratensis L.
Poa tri	6	1	Ruw beemdgras	Poa trivialis L.
Pogon alo	0	1	Gewone viltmuts	m Pogonatum aloides (Hedw.) P. Beauv.
Pohli nut	64	83	Gewoon peermos	m Pohlia nutans (Hedw.) Lindb.
Polyd vul	1	2	Gewone eikvaren	Polypodium vulgare L.
Polym com	4	2	Gewoon haarmos	m Polytrichum commune Hedw.
Polym for	64	107	Fraai haarmos	m Polytrichum formosum Hedw.
Polym jun	2	2	Zand-haarmos	m Polytrichum juniperinum Hedw.
Polym ion	0	6	Gerand haarmos	m Polytrichum longisetum Swartz ex Brid.
Polym pil	7	7	Ruig haarmos	m Polytrichum piliferum Hedw.
Polyn amp	1	0	Veenwortel	Polygonum amphibium L.
Polyn cus	1	1	Japanse duizendknoop	Polygonum cuspidatum Siebold & Zuccarini
Polyn per	0	3	Perzikkruid	Polygonum persicaria L.
Polyt mul	3	6	Gewone salomonszegel	Polygonatum multiflorum (L.) Allioni
Poten ere	1	0	Tormentil	Potentilla erecta (L.) Raeuschel
Prunu -sp	1	0	Prunus (G)	Prunus L.
Prunu avi	0	1	Zoete kers	Prunus avium (L.) L.
Prunu pad	4	3	Vogelkers	Prunus padus L.
Prunu ser	75	92	Amerikaanse vogelkers	Prunus serotina Ehrhart
Pseuc pur	29	76	Groot laddermos	m Pseudoscleropodium purum (Hedw.) Fleisch. ex Broth.
Pseut men	6	32	Douglasspar	Pseudotsuga menziesii (Mirbel) Franco
Pteri aqu	5	5	Adelaarsvaren	Pteridium aquilinum (L.) Kuhn
Ptild cil	3	6	Gewoon franjemos	m Ptilidium ciliare (L.) Hampe
Querc pet	1	1	Wintereik	Quercus petraea (Mattuschka) Lieblein
Querc rob	100	150	Zomereik	Quercus robur L.
Querc rub	35	53	Amerikaanse eik	Quercus rubra L.
Ranun acr	0	1	Scherpe boterbloem	Ranunculus acris L.
Rhodo pon	0	3	Pontische rododendron	Rhododendron ponticum L.
Rhync con	0	1	Boom-snavelmos	m Rhynchostegium confertum (Dicks.) Schimp.
Rhytd squ	6	11	Gewoon haakmos	m Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst.
Ribes nig	1	2	Zwarte bes	Ribes nigrum L.
Ribes rub	0	1	Aalbes	Ribes rubrum L.
Ricca cha	1	0	Gewoon moerasvorkje	m Riccardia chamaedrifolia (With) Grolle
Robin pse	0	3	Robinia	Robinia pseudacacia L.
Rosa -sp	0	1	Roos (G)	Rosa L.
Rubus cae	1	0	Dauwbraam	Rubus caesius L.
Rubus foe	0	4	Japanse wijnbes	Rubus phoenicolasius Maximowicz
Rubus fru	85	106	Gewone braam	Rubus fruticosus L.

Rubus ida	7	8	Framboos	Rubus idaeus L.
Rumex ace	3	1	Veldzuring	Rumex acetosa L.
Rumex act	36	43	Schapezuring	Rumex acetosella L.
Salix -sp	0	1	Wilg (G)	Salix L.
Salix aur	1	2	Geoorde wilg	Salix aurita L.
Salix cap	1	0	Boswilg	Salix caprea L.
Salix rep	1	1	Kruipwilg	Salix repens L.
Sambu nig	9	12	Gewone vlier	Sambucus nigra L.
Sambu rac	3	5	Trosvlier	Sambucus racemosa L.
Scirp ces	1	0	Veenbies	Scirpus cespitosus L.
Senec -sp	2	0	Kruiskruid (G)	Senecio L.
Senec jac	1	3	Jakobskruid s.l.	Senecio jacobaea L.
Senec syl	8	14	Boskruid	Senecio sylvaticus L.
Senec vis	1	0	Kleeverig kruiskruid	Senecio viscosus L.
Senec vul	1	1	Klein kruiskruid	Senecio vulgaris L.
Solan dul	6	4	Bitterzoet	Solanum dulcamara L.
Solan nig	3	7	Zwarte nachtschade s.l.	Solanum nigrum L.
Sonch ole	1	2	Gewone melkdistel	Sonchus oleraceus L.
Sorbu auc	112	142	Wilde lijsterbes	Sorbus aucuparia L.
Sperg mor	7	3	Heidespurrie	Spergula morisonii Boreau
Sphag aur	1	0	Geoord veenmos	m Sphagnum denticulatum Brid.
Sphag den	0	1	Geoord veenmos	m Sphagnum denticulatum Brid.
Sphag fim	2	1	Gewimperd veenmos	m Sphagnum fimbriatum Wils.
Sphag pal	1	2	Gewoon veenmos	m Sphagnum palustre L.
Stell hol	1	0	Grote muur	Stellaria holostea L.
Stell med	27	15	Vogelmuur	Stellaria media L.
Stell nem	2	0	Bosmuur	Stellaria nemorum L.
Tarax off	7	9	Gewone paardebloem	Taraxacum officinale s.s. Wiggers
Taxus bac	2	3	Taxus	Taxus baccata L.
Tetra pel	26	38	Viertandmos	m Tetraxis pellucida Hedw.
Teucr scr	1	0	Valse salie	Teucrium scorodonia L.
Thuid tam	1	5	Gewoon thujamos	m Thuidium tamariscinum (Hedw.) Schimp.
Trifo pra	0	2	Rode klaver	Trifolium pratense L.
Tsuga can	0	1	Oostelijke hemlockspar	Tsuga canadensis (L.) Carriere
Tsuga het	0	2	Westelijke hemlockspar	Tsuga heterophylla (Rafin.) Sargent
Tussi far	0	1	Klein hoefblad	Tussilago farfara L.
Urtic dio	4	8	Grote brandnetel	Urtica dioica L.
Urtic ure	0	1	Kleine brandnetel	Urtica urens L.
Vacci myr	66	68	Blauwe bosbes	Vaccinium myrtillus L.
Vacci vit	10	10	Rode bosbes	Vaccinium vitis-idaea L.
Veron -sp	0	1	Ereprijs (G)	Veronica L.
Veron cha	0	1	Gewone ereprijs	Veronica chamaedrys L.
Veron off	1	1	Mannetjesereprijs	Veronica officinalis L.
Vibur opu	1	0	Gelderse roos	Viburnum opulus L.
Viola -sp	1	0	Violetje (G)	Viola L.
Viola can	0	2	Hondsvioletje	Viola canina L.
Viola odo	0	1	Maarts violetje	Viola odorata L.
Viola riv	1	0	Bleeksporig bosvioletje	Viola riviniana Reichenbach

boomlaag, en (b) de concentraties van atmosferisch SO₂ en NH₃. De volgende soorten uit de boomlaag werden gebruikt als verklarende variabelen (totaal aantal plots met de betreffende soort tussen haakjes): grove den (172), zomereik (83), en berk (*B. pendula* en *B. pubescens* samen: 74). Andere boomsoorten zijn te weinig gevonden om bruikbaar te zijn als verklarende variabele. De gemiddelde SO₂ concentratie over de periode 1987-1992 werd berekend voor 60 meetstations van het Landelijk Meetnet Luchtkwaliteit (zie Anonymus 1988 - 1990; data als bestand verstrekt door het Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieuhygiëne, Laboratorium voor Luchtonderzoek). Hieruit werd vervolgens de gemiddelde concentratie op de opname-locaties berekend door interpolatie (Van Egmond et al. 1978). De NH₃ concentraties werden geschat met het model TREND (Asman & Van Jaarsveld 1990) uit veedichtheid en emissiefactoren per vee-eenheid voor 1988.

In de univariate analyse werd voor de soorten met in totaal 10 of meer vondsten in 1993 de significantie berekend van de verandering (gepaarde Student's t-test). Dit werd gedaan voor het verschil (1993 - 1984/85) van de volgens Tabel 1 gecodeerde abundanties. De frequentieverdeling van deze verschillen was voor de meeste soorten bij benadering normaal. In het veel voorkomende abundantie-interval van 5 tot 25% is deze schaal bij benadering logaritmisch: één eenheid meer betekent een verdubbeling van de procentuele bedekking. Het effect van de verklarende variabelen (bedekking boomlaag en luchtverontreiniging) op de verandering per soort (berekend als boven) werd getoetst door middel van multiële regressie.

Behalve voor de afzonderlijke soorten werd de verandering, en het effect van de verklarende variabelen daarop, ook nagegaan voor enkele geaggregeerde maten: aantallen soorten hogere planten en mossen, indicatiewaarden volgens Ellenberg et al. (1991), en maten afgeleid met behulp van multivariate statistiek. Indicatiewaarden werden bepaald voor licht, temperatuur, continentaliteit, vocht, zuurgraad en stikstof-beschikbaarheid met behulp van de tabellen van Ellenberg et al. (1991), aangevuld met die van Wiertz (1992; hogere planten) en Siebel (1994; mossen). Van elke opname werd een indicatiewaarde berekend als ongewogen rekenkundig gemiddelde van de indicatiegetallen van alle in die opname voorkomende soorten. Soorten zonder indicatiegetal en indifferente soorten bleven hierbij buiten beschouwing. De significantie werd bepaald van de verandering in ongetransformeerde indicatiewaarden en aantallen soorten tussen 1985 en 1993 (gepaarde t-toets). Het effect van de verklarende variabelen werd bepaald met multiële regressie.

De multivariate analyse werd op twee manieren uitgevoerd: met behulp van Principale Componenten Analyse (PCA) en met Redundantie Analyse (RDA). De eerste techniek geeft inzicht in het gedrag van de soorten ten opzichte van elkaar, de tweede in het gedrag van de soorten ten opzichte van verklarende variabelen. Dezelfde verklarende variabelen werden gebruikt als bij de univariate analyse. Er werd gebruik gemaakt van voorwaartse selectie en een permutatie-toets om een indruk te krijgen van het relatieve belang van de verklarende variabelen (Ter Braak 1988).

Bij de multivariate analyse is rekening gehouden met verstrengeling van luchtverontreinigingsvariabelen met geografische variabelen (X en Y coördinaat). Zo heeft bijvoorbeeld de SO₂ concentratie een sterke Zuid-Noord gradiënt. Biogeografische effecten of bijvoorbeeld effecten van per district verschillend beheer zouden daarom ten onrechte als effecten van luchtverontreiniging geïnterpreteerd kunnen worden. Hierom werden bij deze analyse de X en Y coördinaten als covariabelen gebruikt.

De resultaten van de multivariate analyses zijn weergegeven in 'biplots', waarin de positie van de soorten, opnamen en verklarende variabelen hun onderlinge verband schematisch weergeeft. Een korte uitleg over de interpretatie van de biplots wordt in hun bijschrift gegeven; voor meer uitleg over multivariate statistiek en de toepassing hiervan op vegetatie-gegevens wordt verwezen naar Jongman et al. (1987) of Van Dobben (1993).

De multivariate analyses werden uitgevoerd op de ongetransformeerde abundantie-codes (Tabel 1); echter wel na transformatie van de abundanties van de mossen als boven beschreven. In deze analyses werden alle soorten betrokken, behalve de indeterminaten (in de basisgegevens aangeduid met -SP). De biplots geven echter alleen de soorten die in 1993 in meer dan 10 opnamen voorkomen, en waarvan de gemiddelde bedekking tussen 1985 en 1993 significant veranderde. Omdat een aantal zeer algemene soorten een sterk afwijkende variantie had, werd een weging van soorten toegepast om te voorkomen dat het eindresultaat uitsluitend door deze soorten wordt bepaald. De volgende weegfactoren werden gebruikt: 0.1 voor *Deschampsia flexuosa* en *Molinia caerulea*; 0.5 voor *Vaccinium myrtillus*, *Rubus fruticosus*, *Hypnum jutlandicum*, *Pleurozium schreberi* en *Dryopteris dilatata*; en 1 voor alle andere soorten.

De veranderingen over de periode 1985-1993 zijn in de RDA-biplots weergegeven als verplaatsing van de gemiddelde 'opname score' in beide jaren. De opname scores voor de oude opnamen (Vierde Bosstatistiek) werden hierbij berekend uit de abundanties van de soorten in deze opnamen, en de 'soort scores' die berekend waren met de data uit 1993 (in technische termen: de oude opnamen werden passief gemaakt). De positie van de gemiddelde opname score van de oude opnamen geeft een idee omtrent het effect van de verklarende variabelen in deze opnamen, er van uitgaande dat de soorten op beide tijdstippen op gelijke wijze op deze verklarende variabelen reageerden. De significantie van de verplaatsing van de opname scores werd bepaald met behulp van een gepaarde t-toets.

3. RESULTATEN

3.1. Afzonderlijke soorten

Tabel 2 geeft een overzicht van alle soorten, met hun aantal vondsten in beide jaren in de plots die in 1993 zijn opgenomen. In totaal werden 244 soorten gevonden (exclusief indeterminaten); 181 soorten in 1984/85 en 213 soorten in 1993. Tabel 3 geeft de soorten die in 1993 algemeen waren, gerangschikt naar toe- en afname tussen beide jaren. Van deze algemene soorten zijn er 26 significant ($p \leq 0.05$) toegenomen en 6 significant afgenomen. Toegenomen zijn vooral (a) ruderaal hogere planten (o.a. *Rubus fruticosus*, *Rumex acetosella*, *Lolium perenne*), (b) juvenile bomen en struiken (o.a. *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Prunus serotina*, *Betula pendula*), en (c) eutrafente pleurocarpe mossen (o.a. *Pseudoscleropodium purum*, *Eurhynchium praelongum*). Afgenomen zijn vooral oligotrafente soorten, zowel hogere planten als mossen (o.a. *Calluna vulgaris* en *Leucobryum glaucum*).

Tabel 4 geeft het effect van de vijf verklarende variabelen (concentraties van SO_2 en NH_3 en abundanties van grove den, zomereik en berk) op de verandering in abundantie van de algemene soorten. Hoewel significante effecten regelmatig voorkomen is het percentage verklaarde variantie steeds laag (max. 13%). De verandering is voor een aantal mossen (o.a. *Lophocolea heterophylla* en *Plagiothecium laetum*) en bomen (o.a. *Fagus sylvatica* en *Quercus robur*) significant negatief met SO_2 gecorreleerd. Voor enkele eutrafente hogere planten werd een positieve correlatie met SO_2 gevonden (o.a. *Lolium perenne*, *Sambucus nigra* en *Senecio sylvaticus*). Ook de soorten die positief met NH_3 gecorreleerd zijn, zijn meest eutrafente soorten, terwijl negatief gecorreleerde soorten meest oligotrafent zijn. Op deze regel zijn echter wel enkele uitzonderingen (o.a. *Lolium perenne* die negatief met NH_3 gecorreleerd is). Slechts een gering aantal soorten is significant met de bedekking van een van de boomsoorten gecorreleerd. Overigens dient opgemerkt te worden dat voor alle soorten hetzelfde regressiemodel is gefit. Het is in principe mogelijk dit model per soort te optimaliseren door het weglaten van termen met een niet-significant effect; hierbij kan voor meer termen dan aangegeven in Tabel 4 een significant effect worden gevonden. Gezien de grote hoeveelheid rekenwerk die dit vereist en de lage percentages verklaarde variantie is hier van afgezien.

3.2. Soortenaantal

Het gemiddeld aantal soorten per opname en de verandering daarin is weergegeven in Tabel 5. Het aantal soorten is zeer sterk toegenomen, met gemiddeld in totaal bijna acht soorten per opname (ruim vier mossen en ruim drie hogere planten). Tabel 6 geeft het verband tussen de verandering in aantallen soorten en de verklarende variabelen. De verandering in aantal hogere planten is met geen van de verklarende variabelen significant gecorreleerd. De verandering in aantal mossen is sterk negatief gecorreleerd

Tabel 3. Verandering in gemiddelde bedekking van de soorten die in 1993 10x of meer gevonden zijn. Verschil = gemiddelde van het (1993 - 1984/85) verschil per opname in abundantieklasse (zie Tabel 1). Een verschil van 0.5 betekent een toe- of afname van de gemiddelde abundantie met ongeveer 40%. t = Student's t-waarde (gepaarde toets op het verschil in abundantieklasse), sign = significantie: *** = $p \leq 0.001$, ** = $0.001 < p \leq 0.01$, * = $0.01 < p \leq 0.05$, blanco = $p > 0.05$. Verklaring van de soort-codes in Tabel 2.

soort	# vondsten 1993	verschil 93 - 85	t	sign
Hypnu jut	166	0.60	4.97	***
Eurhy pra	103	0.59	5.76	***
Plroz sch	102	0.56	4.94	***
Bract rut	113	0.50	5.01	***
Pseuc pur	76	0.48	4.83	***
Dryop car	110	0.37	4.79	***
Rubus fru	106	0.36	3.85	***
Querc rob	150	0.36	5.40	***
Betul pen	99	0.33	4.71	***
Pinus syl	66	0.30	5.46	***
Coryd cla	66	0.23	3.19	**
Dryop dil	85	0.23	2.89	**
Sorbu auc	142	0.23	3.73	***
Agros cap	49	0.21	3.94	***
Prunu ser	92	0.21	3.37	***
Frang aln	104	0.20	3.29	**
Vacci myr	68	0.18	2.55	*
Amela lam	54	0.18	4.14	***
Fagus syl	51	0.17	3.70	***
Pseut men	32	0.16	4.66	***
Ortho lin	119	0.16	2.39	*
Betul pub	40	0.12	1.90	
Querc rub	53	0.12	2.64	**
Rumex act	43	0.11	2.18	*
Plagt den	43	0.10	1.51	
Carex pil	35	0.08	2.21	*
Ilex aqu	26	0.08	2.91	**
Galio sax	28	0.07	1.79	
Acer pse	17	0.07	1.59	
Tetra pel	38	0.06	1.39	
Eurhy str	14	0.06	1.36	
Lolium per	10	0.06	3.24	**
Dicra cir	17	0.05	1.80	
Senec syl	14	0.05	1.51	
Dicra mon	20	0.05	1.89	
Camps fle	121	0.04	0.38	
Moehr tri	11	0.03	0.93	
Sambu nig	12	0.03	0.93	
Carex are	15	0.02	0.60	
Chame ang	33	0.02	0.61	
Aulac and	44	0.02	0.41	
Lophc bid	53	0.01	0.17	
Lepid rep	13	0.01	0.41	
Hypnu cup	32	0.01	0.11	
Lonic per	38	0.01	0.14	
Plagt und	20	0.01	0.28	
Polym for	107	0.01	0.06	
Molin cae	86	-0.01	-0.08	
Cerat pur	15	-0.01	-0.28	
Holcu lan	17	-0.01	-0.16	
Calyp mue	12	-0.02	-0.62	
Vacci vit	10	-0.02	-0.73	
Isopt ele	13	-0.03	-0.92	
Atric und	26	-0.06	-1.06	
Lophc het	105	-0.06	-0.81	
Desch fle	138	-0.07	-0.51	
Erica tet	14	-0.09	-2.28	*
Galeo tet	18	-0.09	-2.44	*
Stell med	15	-0.09	-1.92	
Plagt lae	72	-0.10	-1.20	
Mnium hor	44	-0.10	-1.66	
Camps int	73	-0.15	-1.57	
Callu vul	51	-0.16	-2.08	*
Camps pyr	146	-0.16	-1.48	
Dicra sco	146	-0.18	-1.70	
Dicra het	89	-0.24	-2.43	*
Leuco gla	34	-0.31	-4.17	***
Pohli nut	83	-0.45	-4.77	***

Tabel 4. Effect van luchtverontreiniging en de bedekking van drie boomsoorten op de verandering in abundantieklasse van de soorten die in 1993 10x of meer gevonden zijn. Int = intercept, SO₂ = geïnterpoleerde SO₂ concentratie, NH₃ = geschatte NH₃ concentratie, Be = bedekking berk (som van beide soorten), Pi = bedekking grove den, Qu = bedekking zomereik, %vv = percentage verklaarde variantie. Het teken van elk getal is het teken van de betreffende regressiecoëfficiënt, de absolute waarde geeft de significantie aan: 3 = $p \leq 0.001$, 2 = $0.001 < p \leq 0.01$, 1 = $0.01 < p \leq 0.05$, . = $p > 0.05$. Verklaring van de soort-codes in Tabel 2.

soort	int	SO ₂	NH ₃	Be	Pi	Qu	%vv
Acer pse	.	.	.	.	.	.	0
Agros cap	.	.	.	.	.	.	0
Amela lam	.	.	.	.	-1	.	1
Atric und	.	.	.	.	.	.	0
Aulac and	1	.	.	.	.	.	2
Betul pen	.	.	.	.	.	.	0
Betul pub	.	.	.	.	.	.	0
Bract rut	.	.	.	.	.	.	1
Callu vul	.	.	-1	.	.	.	2
Calyp mue	.	.	.	.	.	.	0
Camps fle	.	.	.	.	.	.	1
Camps int	.	.	.	.	.	.	0
Camps pyr	.	.	.	.	.	.	1
Carex are	.	.	.	.	.	-2	3
Carex pil	.	.	.	.	.	.	0
Cerat pur	.	.	-1	2	.	.	6
Chame ang	.	.	.	.	.	.	0
Clado -sp	3	.	.	.	-1	-2	6
Coryd cla	.	-1	2	.	.	.	6
Desch fle	.	.	.	.	.	.	0
Dicra mon	.	.	.	.	.	.	0
Dicra sco	.	.	.	2	.	.	3
Dicrn het	.	.	.	.	.	.	3
Dicrw cir	.	.	.	.	.	.	3
Dryop car	.	.	2	2	.	.	6
Dryop dil	.	.	.	.	.	.	0
Erica tet	.	.	.	.	.	.	0
Eurhy pra	.	.	.	.	.	.	0
Eurhy str	.	.	.	.	.	.	1
Fagus syl	.	-1	1	.	2	.	8
Frang aln	.	.	.	.	.	.	0
Galeo tet	.	.	.	-1	.	.	4
Galii sax	.	.	.	.	.	.	0
Holcu lan	.	.	.	.	.	.	0
Hypnu cup	1	.	-1	.	.	.	2
Hypnu jut	.	.	.	.	.	3	7
Ilex aqu	.	.	.	.	.	.	0
Isopt ele	.	-2	.	.	.	.	2
Lepid rep	.	.	.	.	.	.	0
Leuco gla	.	1	-2	.	.	.	4
Lolii per	.	2	-2	.	.	.	4
Lonic per	.	.	.	.	.	.	1
Lophc bid	.	.	.	.	.	.	0
Lophc het	2	-3	.	.	.	.	11
Mnium hor	.	.	.	.	.	.	3
Moehr tri	.	.	.	.	.	.	0
Molin cae	.	2	.	.	.	.	4
Ortho lin	.	.	.	.	.	.	1
Pinus syl	1	.	.	.	.	-2	4
Plagt den	.	.	.	1	.	.	2
Plagt lae	.	-1	.	.	.	.	2
Plagt und	.	.	.	.	.	.	0
Plroz sch	.	.	.	.	.	.	5
Pohli nut	.	.	.	.	.	.	0
Polym for	.	.	.	.	.	.	0
Prunu ser	.	.	.	.	.	.	0
Pseuc pur	3	.	-3	.	.	.	12
Pseut men	.	.	.	.	.	.	0
Querc rob	.	.	.	-1	.	.	3
Querc rub	.	-1	2	.	.	.	4
Rubus fru	.	.	.	.	.	.	0
Rumex act	.	.	.	.	.	.	0
Sambu nig	.	2	.	.	.	.	3
Senec syl	.	1	.	.	.	.	3
Sorbu auc	.	-3	3	.	.	.	13
Stell med	.	.	.	.	.	.	0
Tetra pel	.	-3	2	.	.	.	5
Vacci myr	.	-1	2	-2	-2	.	12
Vacci vit	.	.	.	.	.	.	0

Tabel 5. Aantal soorten per opname in 1984/85 en 1993. Min = minimum, gem = gemiddelde, max = maximum, t = Student's t-waarde (gepaarde toets op het verschil in aantal soorten; in alle gevallen significant met $p < 0.001$). Indeterminaten zijn buiten beschouwing gelaten.

	min	gem	max	t
alle soorten:				
1984/85	5	17.2	42	
1993	10	25.1	51	
verschil	-9	7.9	35	14.08
hogere planten:				
1984/85	1	9.8	22	
1993	1	12.9	29	
verschil	-14	3.2	24	7.73
mossen:				
1984/85	0	7.4	20	
1993	1	12.1	24	
verschil	-7	4.7	17	13.88

Tabel 6. Effect van luchtverontreiniging en bedekking van drie boomsoorten op het (1993 - 1984/85) verschil in aantal soorten per opname. Verklaring als Tabel 4.

	int	SO ₂	NH ₃	Be	Pi	Qu	%vv
alle soorten	1	.	.	.	.	.	2
hogere planten	.	.	.	.	.	.	0
mossen	1	-3	1	.	1	.	12

Tabel 7. Gemiddelde indicatiewaarden volgens Ellenberg in 1993, en gemiddelde verandering in indicatiewaarde sinds 1984/85. t = Student's t-waarde (gepaarde toets op het verschil in indicatiewaarde). Sign = significantie; *** = $p \leq 0.001$, ** = $0.001 < p \leq 0.01$, ns = $p > 0.05$.

factor	gem 1993	gem verandering	t	sign
licht	5.90	-0.03	-0.85	ns
temperatuur	4.19	0.04	1.14	ns
kontinentaliteit	3.96	0.12	4.18	***
vocht	4.84	0.00	0.09	ns
zuurgraad	2.74	0.09	2.83	**
stikstof	3.88	0.14	3.42	***

Tabel 8. Effect van luchtverontreiniging en bedekking van drie boomsoorten op het (1993 - 1984/85) verschil in gemiddelde indicatiewaarden per opname. Verklaring als Tabel 4.

	int	SO ₂	NH ₃	Be	Pi	Qu	%vv
licht	.	2	.	.	-2	.	6
temperatuur	.	1	.	.	.	.	0
kontinentaliteit	1	-2	.	.	.	.	6
vocht	.	.	-1	.	.	.	3
zuurgraad	.	.	.	.	.	.	0
stikstof	.	.	.	.	.	-2	2

met de SO₂ concentratie, en positief met de NH₃ concentratie en de abundantie van grove den.

3.3. Indicatiewaarden

Tabel 7 geeft de gemiddelde indicatiewaarden in 1993, en de gemiddelde verandering hierin sinds 1984/85. De waarden voor 1993 wijzen op een ondergroei behorend bij zure, stikstofarme, maar vrij lichte omstandigheden (de schaal loopt van 1 = zuur, arm, donker, tot 9 = basisch, rijk, licht; Ellenberg et al. 1991). Significante veranderingen werden gevonden bij de indicatiewaarden voor kontinentaliteit, zuurgraad en stikstof-beschikbaarheid (alle toegenomen). Dit wijst op een meer continentale situatie, en een minder zure en stikstofrijke bodem in vergelijking met 1984/85. Tabel 8 geeft de correlatie tussen de verklarende variabelen en de verandering in indicatiewaarde. Evenals bij de abundanties van de afzonderlijke soorten zijn de percentages verklaarde variantie laag (max. 6%). Opvallend is dat de luchtverontreinigingsvariabelen (SO₂ en NH₃) geen significante correlatie hebben met de verandering in indicatiewaarden voor zuur en stikstof. Wel is de verandering in indicatiewaarde voor licht (waarvan het gemiddelde niet significant veranderde) sterk negatief gecorreleerd met de SO₂ concentratie, en sterk positief met de abundantie van grove den.

3.4. Multivariate analyse

Figuur 2 geeft het resultaat van een PCA op de data uit 1993. De eerste as (eigenwaarde 0.13) scheidt eutrafente soorten (zowel mossen, b.v. *Pseudoscleropodium purum*, *Eurhynchium praelongum*, als hogere planten, b.v. *Rubus fruticosus*, *Lolium perenne*) van oligotrafente soorten (b.v. mossen: *Leucobryum glaucum*, hogere planten: *Calluna vulgaris*). De tweede as (eigenwaarde 0.10) scheidt vooral juveniele bomen en struiken (*Prunus serotina*, *Fagus sylvatica*, *Ilex aquifolium*) van oligotrafente mossen (*Hypnum cupressiforme*, *Pleurozium schreberi*). Het algemene beeld wijst er op dat de huidige ondergroei grofweg in drie typen is in te delen: met dominantie van 'ruigtesoorten' (rechts in Figuur 2), met dominantie van mossen (linksboven in het diagram) en met dominantie van juveniele bomen en struiken (linksonder in het diagram).

Tabel 9 geeft het resultaat van voorwaartse selectie en toetsing van het effect van de verklarende variabelen met RDA op de data uit 1993. Alle verklarende variabelen hebben een significant ($p \leq 0.01$) effect, behalve de abundantie van de berk. Evenals bij de univariate analyse is het percentage verklaarde variantie echter laag (8%). SO₂ is de belangrijkste verklarende variabele, gevolgd door de abundantie van de eik. Figuur 3 geeft het resultaat van een RDA met de vier variabelen die een significant effect hebben, in de vorm van een biplot. Omdat het percentage verklaarde variantie laag is, zijn ook de bij de assen behorende eigenwaarden laag ($\lambda_1=0.036$, $\lambda_2=0.020$, $\lambda_3=0.012$, $\lambda_4=0.08$). Omdat de eigenwaarden van de tweede en de derde as niet zeer sterk verschillen, zijn de eerste drie assen geplot. De canonische coëfficiënten (d.w.z. de regressiecoëfficiënten behorende bij een multiële regressie van

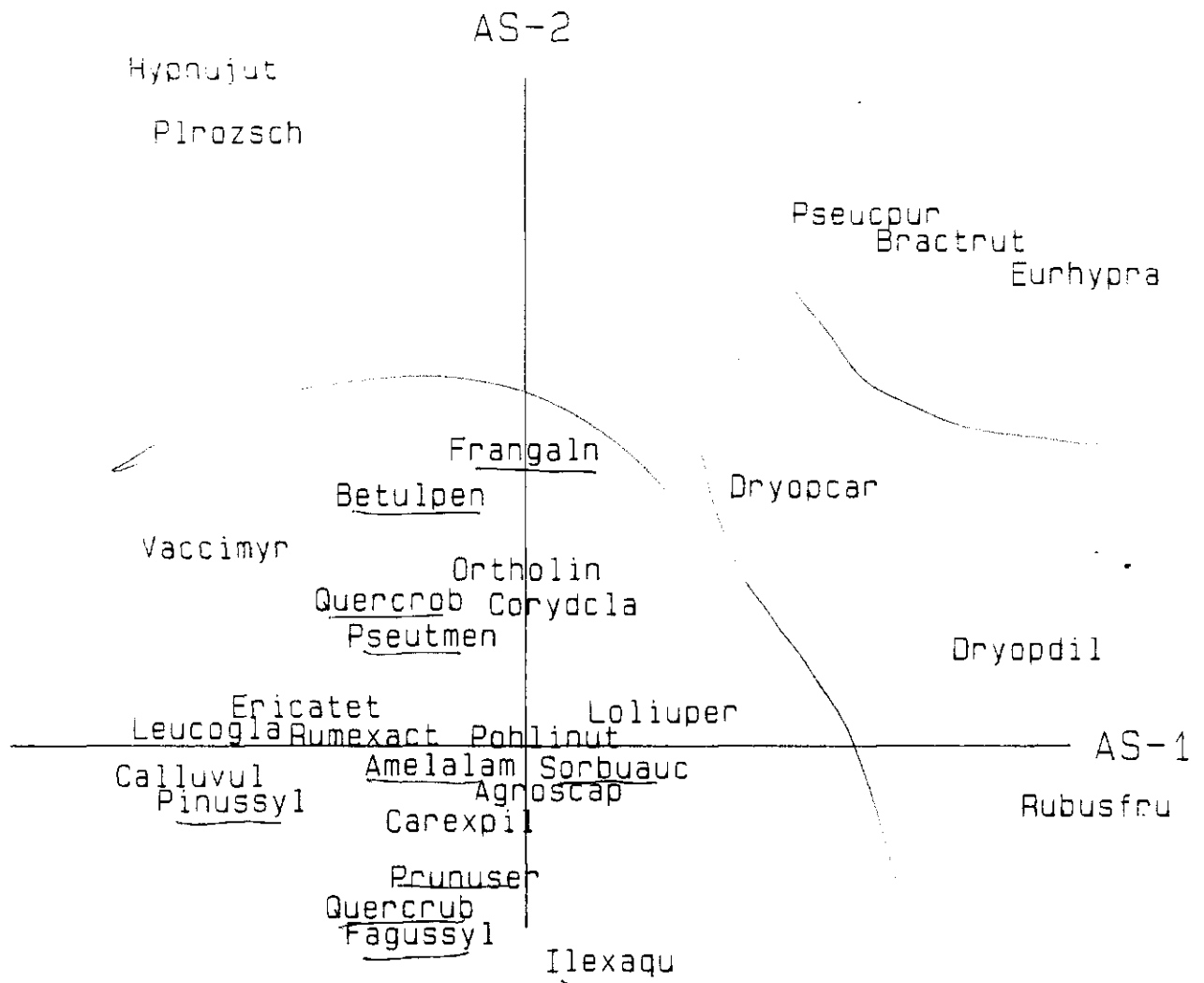


Fig. 2. PCA diagram met een selectie van de soorten. Horizontaal: eerste as, verticaal: tweede as. Eigenwaarden: $\lambda_1 = 0.13$, $\lambda_2 = 0.10$, $\lambda_3 = 0.06$ (CANOCO-schaling 1). Weegfactoren: 0.1 voor *Deschampsia flexuosa* en *Molinia caerulea*; 0.5 voor *Vaccinium myrtillus*, *Rubus fruticosus*, *Hypnum jutlandicum*, *Pleurozium schreberi* en *Dryopteris dilatata*; en 1 voor alle andere soorten. Geplot zijn de soorten die in 1993 in meer dan 10 opnamen voorkomen, en waarvan de gemiddelde bedekking tussen 1985 en 1993 significant veranderde (d.w.z. de soorten met sterretjes in Tabel 3).

Wanneer het midden van elke soortnaam met een lijn wordt verbonden met de oorsprong geeft de hoek tussen twee lijnen een indruk van de correlatie tussen de abundanties van de twee betreffende soorten: scherp hoek = positieve correlatie, rechte hoek = geen correlatie, stompe hoek = negatieve correlatie. Deze correlaties zijn sterker naarmate een soort zich verder van de oorsprong bevindt. Verklaring van de soort-codes in Tabel 2.

de verklarende variabelen op de scores van de opnamen op elke as) zijn af te lezen uit Figuur 3 (als projecties van de 'open' pijlen op elke as), de bijbehorende canonische t-waarden worden gegeven in Tabel 10.

De verschillen tussen Figuur 2 (PCA) en Figuur 3a (RDA) worden veroorzaakt door het feit dat Figuur 2 het gedrag van de soorten t.o.v. elkaar weergeeft, terwijl Figuur 3 het gedrag van de soorten t.o.v. de verklarende variabelen weergeeft. Hoewel de verklarende variabelen een vrij geringe voorspellende waarde hebben voor de vegetatie (het totale percentage verklaarde variantie is immers laag), zijn de verschillen tussen de PCA en RDA-biploten niet zeer groot. De bij Figuur 2 gegeven interpretatie van de eerste twee assen geldt daarom ook bij benadering voor Figuur 3a. De gevonden verschillen in vegetatie kunnen dan met behulp van de canonische coëfficiënten en bijbehorende t-waarden met enige voorzichtigheid aan de verklarende variabelen worden toegeschreven. De eerste as wordt vooral bepaald door SO_2 , de tweede as door de verhouding tussen de abundanties van grove den en eik, de derde as door de totale bedekking van den + eik, en de vierde as (die niet geplót is) door NH_3 . Deze interpretatie is echter slechts een benadering. Zo wordt de eerste as ook bepaald door de eik, en de tweede as ook door NH_3 (Tabel 10).

Wanneer bovenstaande interpretatie juist is, treedt bij hoge SO_2 concentratie vervuiling van de ondergroei op, hebben opstanden met een hoge bedekking van grove den een mosrijke ondergroei, en opstanden met een hoge bedekking van zomereik een ondergroei met veel juveniele bomen en struiken (vergelijk Figuur 3a). Verder treedt in opstanden met een lage bedekking van den + eik (d.w.z. lichte opstanden) een sterke verjonging van grove den op, terwijl Ericaceën en mossen van kale grond (*Pohlia nutans*) een hoge abundantie hebben. In donkere opstanden hebben struiken (*Prunus serotina*, *Amelanchier lamarckii*) en pleurocarpe mossen (*Hypnum jutlandicum*, *Pleurozium schreberi*, *Eurhynchium praelongum*) een hoge abundantie (vergelijk Figuur 3b).

De veranderingen tussen 1984/85 en 1993 zijn in Figuur 3 weergegeven door de gemiddelde opname scores voor beide jaren in het diagram te projecteren en met een gesloten pijl te verbinden. De grootte en de significantie (gepaarde t-toets) van het verschil in gemiddelde opname score tussen beide jaren is weergegeven in Tabel 11. De grootste verschillen werden gevonden langs de eerste en de derde as. Dit zou betekenen dat tussen 1984/85 en 1993 de ondergroei van de dennenopstanden 'ruiger' is geworden (eerste as). Tevens is een verschuiving opgetreden in de richting van een vegetatie behorende bij opstanden met een hogere bedekking van de boomlaag (derde as). De veranderingen over de beschouwde periode kunnen daarom samengevat worden als een combinatie van vervuiling en successie.

Tabel 9. Fit (percentage verklaarde variantie) van de verklarende variabelen bij voorwaartse selectie in RDA. Verklarende variabelen gecodeerd als in Tabel 4; extra fit = toename in percentage verklaarde variantie bij toevoegen van deze variabele aan een model met de er boven staande variabelen; cumul. fit = percentage verklaarde variantie van een model met deze en de er boven staande variabelen. De significantie is getest d.m.v. permutatie (Ter Braak 1988); ** = $p \leq 0.01$, ns = $p > 0.05$ bij 99 permutaties.

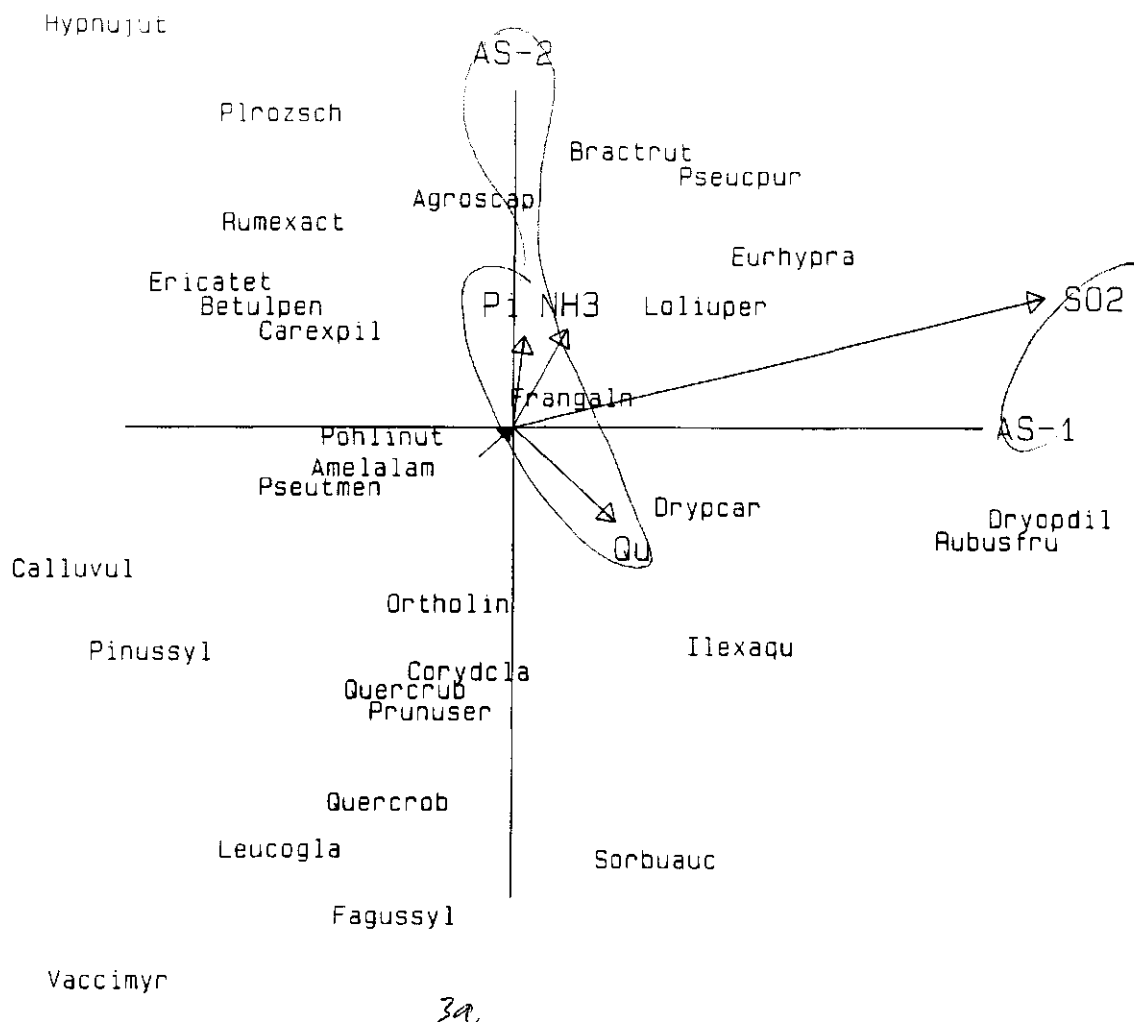
variabele	extra fit	cumul fit	sign
SO ₂	3	3	**
Qu	2	5	**
Pi	1	6	**
NH ₃	1	8	**
Be	1		ns

Tabel 10. Canonische t-waarden behorend bij de canonische coëfficiënten (regressiecoëfficiënten, weergegeven met open pijlen) in Figuur 3. De t-waarden geven een indruk van de significantie van het effect van de variabelen op de verschillende assen; de grenswaarde voor significantie is echter hoger dan 2 zoals bij univariate t-waarden. Een exacte grenswaarde is niet aan te geven; * = $|t| > 4.0$.

variabele	as 1	as 2	as 3	as 4
SO ₂	7.76 *	2.50	1.99	-3.40
NH ₃	2.11	5.02 *	0.19	6.51 *
Pi	0.47	5.33 *	-5.88 *	-1.14
Qu	4.49 *	-5.59 *	-4.32 *	2.07

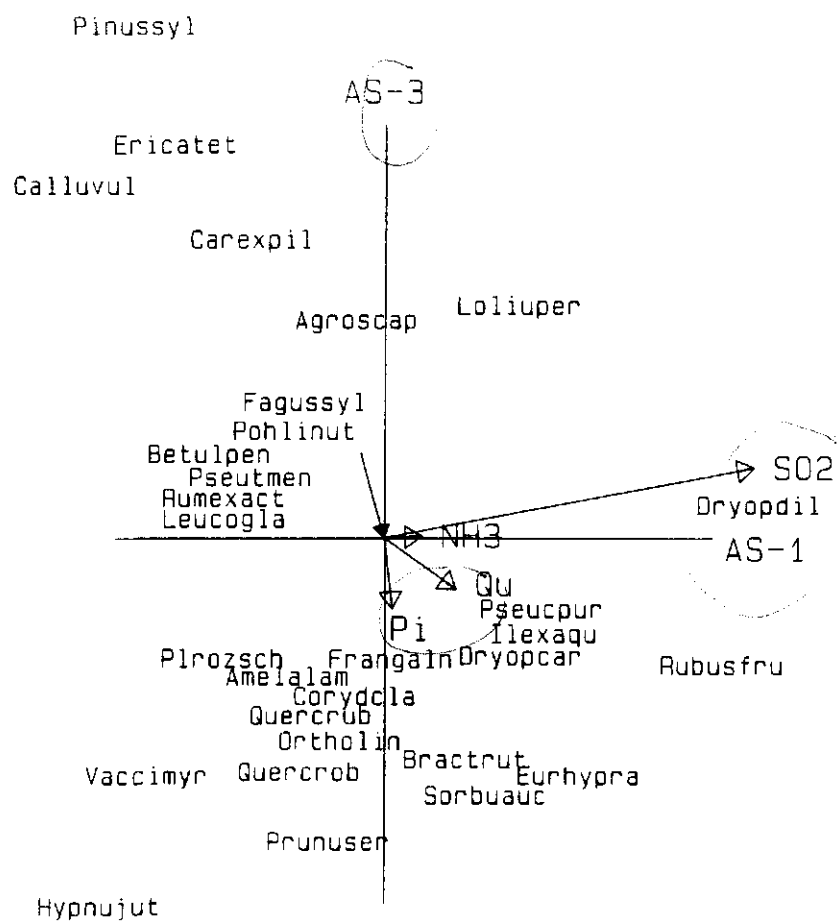
Tabel 11. Verschil (1993 - 1984/85) van de gemiddelde opname scores per as (in arbitraire eenheden). t = Student's t-waarde (gepaarde toets), sign = significantie: *** = $p \leq 0.001$, * = $p \leq 0.05$, ns = $p > 0.05$.

	verschuiving	t	sign
as 1	0.031	2.51	*
as 2	0.027	2.29	*
as 3	-0.113	-8.96	***
as 4	-0.027	-1.98	ns



Figuur 3. RDA diagram met verklarende variabelen en een selectie van de soorten. Horizontaal: eerste as, verticaal: tweede as (Figuur 3a) en derde as (Figuur 3b). Eigenwaarden: $\lambda_1 = 0.036$, $\lambda_2 = 0.021$, $\lambda_3 = 0.012$, $\lambda_4 = 0.008$ (CANOCO-schaling 1). Weegfactoren en selectie van soorten als in Figuur 2. De open pijlen die van de oorsprong af wijzen vertegenwoordigen de verklarende variabelen (SO_2 = geïnterpoleerde SO_2 concentratie, NH_3 = geschatte NH_3 concentratie, Pi = bedekking grove den, Qu = bedekking zomereik).

De correlaties tussen de soorten onderling, en tussen de soorten en de verklarende variabelen kunnen uit het diagram worden afgelezen op een wijze analoog aan die in Figuur 2. De dichte pijl die naar de oorsprong wijst, geeft de gemiddelde verschuiving van de opname scores tussen 1984/85 en 1993 weer: basis van de pijl = 1984/85, kop = 1993. De gemiddelde verandering van elke soort kan uit het diagram worden afgelezen door deze pijl te projecteren op de lijn van een soortnaam naar de oorsprong: pijl wijst van de soortnaam af = afname, pijl wijst naar de soortnaam toe = toename. De verklarende variabelen en de verschuiving in opname score zijn weergegeven op een schaal die 4x vergroot is t.o.v. de schaal waarop de soorten zijn weergegeven. Verklaring van de soort-codes in Tabel 2.



Figuur 3b

4. DISCUSSIE

De veranderingen in de ondergroei van het Nederlandse dennenbos over de periode 1984 - 1993 laten zich beschrijven als successie, gepaard gaande met verruiging. De in het verleden reeds gesignaleerde tendens tot verruiging van de bos-ondergroei (Dirkse 1987, 1993; Van Breemen & Van Dijk 1988, Klap & Schmidt 1992) wordt hiermee door het huidige onderzoek bevestigd. In enkele ons omringende landen (Frankrijk, Zwitserland, Duitsland, Zweden) wordt een vergelijkbare trend waargenomen (Thimonier et al. 1992, Kuhn et al. 1987, Ellenberg 1985, Rost-Siebert & Jahn 1988, Tyler 1987). De verruiging komt vooral tot uiting in een toename van eutrafente soorten (zowel hogere planten als mossen), en in mindere mate in een afname van oligotrafente soorten. De toename van *Deschampsia flexuosa* die in veel buitenlandse studies is gesignaleerd, werd echter niet in onze studie gevonden. Waarschijnlijk heeft deze toename ook in Nederland in het verleden wel plaatsgevonden (De Vries 1982), maar is zij nu tot staan gekomen. *Deschampsia flexuosa* is thans een van de algemeenste soorten in dennenbos (Tabel 2).

Er zijn enkele soorten waarvan de verandering niet in het beeld van verruiging past. Dit geldt o.a. voor de sterk toegenomen oligotrafente mossen *Hypnum jutlandicum* en *Pleurozium schreberi* (Tabel 3). Verder is een aantal ruderales hogere planten niet significant toegenomen, o.a. *Sambucus nigra* en *Chamerion angustifolium*. De oligotrafente bosbes (*Vaccinium myrtillus*) nam echter wel significant toe. De toename van *Hypnum*, *Pleurozium* en *Vaccinium* is waarschijnlijk een gevolg van successie. Uit Figuur 3b blijkt dat deze soorten een hoge abundantie hebben bij een hoge bedekking van den en eik. Ook de toename van struiken en juveniele bomen is een indicatie voor successie. De afname van het eenjarige onkruid *Galeopsis tetrahit* hangt mogelijk samen met de weersomstandigheden tijdens of voorafgaand aan de twee opname-perioden. Hetzelfde geldt mogelijk voor de (niet-significante) afname van *Stellaria media*. De afname van het mos *Dicranella heteromalla* is wellicht een schijneffect. Deze soort komt voornamelijk op dood hout voor, waardoor de abundantie in 1984/85 waarschijnlijk is overgewaardeerd (zie 2.3).

Alle soorten die significant zijn toe- of afgenomen (Tabel 3) zijn in Nederland algemene tot zeer algemene soorten. Onder de afgenomen soorten bevinden zich geen rode-lijst soorten (Weeda et al. 1990, Siebel et al. 1992). Een vergelijking met de verandering in uurhokfrequentie voor en na 1950 (Van der Meijden et al. 1989) voor de kruidachtige hogere planten (incl. dwergstruiken) toont aan dat de door ons waargenomen trend bijna altijd overeenkomt met de trend in uurhokfrequentie. Er is hier slechts één uitzondering: *Lolium perenne*, die significant is toegenomen maar een licht neergaande trend in uurhokfrequentie vertoont. Voor de mossen zijn geen exacte data over voor- of achteruitgang beschikbaar. Onze data geven echter geen sterke afwijkingen te zien van de voor deze groep bekende patronen (Touw & Rubers 1989, Siebel et al. 1992). Zo is de landelijk zeer sterk toegenomen soort *Campylopus introflexus* weliswaar in gemiddelde bedekking (niet-significant) afgenomen (Tabel 3), maar in aantal vondsten sterk toegenomen (Tabel 2). De significante

toename van de meeste boomsoorten in de kruidlaag wijst op een sterke natuurlijke verjonging, ook van loofhout (berk, zomereik, beuk; Tabel 3). Deze verjonging is echter niet op een eenduidige wijze aan de verklarende variabelen gerelateerd (vergelijk Tabel 4).

De zeer sterke toename van het aantal soorten per opname is moeilijk te verklaren. Het kan een opnemer-effect zijn (in 1993 beter gezocht of meer soorten herkend). Dit zou vooral voor de mossen het geval kunnen zijn, omdat in 1984/85 sommige opnemers niet goed met mossen bekend waren. Het feit dat het verschil in aantal mossen redelijk door de omgevings-variabelen wordt verklaard (11% verklaarde variantie: multiële $r = 0.33$), wijst echter op een reëel effect. Voor de hogere planten geldt het omgekeerde: alle opnemers in 1984/85 waren goed tot zeer goed met hogere planten bekend, terwijl het geringe percentage verklaarde variantie wijst op een artefact. Een seizoenseffect is niet waarschijnlijk omdat in beide perioden de opnamen in hetzelfde jaargetijde gemaakt zijn (april - oktober). De beste verklaring voor de toename in aantal soorten is waarschijnlijk een gecombineerd effect van natuurlijke successie en verruiging. Beide processen leiden immers vaak tot een toename van de soortenrijkdom, zeker in bossen (Grime 1979, Dirkse 1987). Het sterk negatieve effect van SO_2 op het aantal soorten mossen (Tabel 5) kan beschouwd worden als een aanwijzing voor de gevoeligheid voor SO_2 van deze groep (Greven 1992). Gevoeligheid van mossen voor NH_3 blijkt niet uit onze resultaten: de verandering in het aantal soorten mossen is zelfs significant positief gecorreleerd met de NH_3 concentratie.

Door atmosferische depositie is de bodem van het Nederlandse bos gedurende de afgelopen decennia mogelijk zuurder en stikstofrijker geworden (Van Breemen & Van Dijk 1988). Over dezelfde periode is door voortgaande successie de lichttoetreding op de bodem waarschijnlijk afgenomen. Deze verwachtingen worden echter slechts zeer ten dele door onze resultaten bevestigd. Alleen de verandering van de gemiddelde indicatiewaarde voor stikstof (zeer significante toename; Tabel 7) komt overeen met bovenstaande verwachting. De gemiddelde indicatiewaarde voor zuur is toegenomen, hetgeen duidt op een alkalisering van de bodem, terwijl de gemiddelde indicatiewaarde voor licht niet significant is veranderd. De toename van de gemiddelde indicatiewaarde voor kontinentaliteit is vrijwel zeker een artefact. Enkele soorten met een hoge indicatiewaarde voor kontinentaliteit zijn in aantal vondsten sterk toegenomen. Dit betreft vooral mossen, o.a. *Brachythecium rutabulum* en *Pseudoscleropodium purum*. De toename van deze soorten moet echter vooral aan eutrofiëring worden toegeschreven. Ook de toename van de gemiddelde indicatiewaarde voor zuurgraad moet mogelijk worden toegeschreven aan de toename (in aantal vondsten) van enkele eutrafente mossen met een hoge zuurgraad-indicatie, o.a. *Eurhynchium praelongum* en *Pseudoscleropodium purum*. Het is moeilijk aan te geven of dit een artefact is of dat er een reële stijging van de bodem-pH aan ten grondslag ligt. Bovenvverzuring is op grond van onze resultaten onwaarschijnlijk.

De relatie tussen de verandering in indicatiewaarden enerzijds, en luchtverontreiniging en bedekking van de boomlaag anderzijds (Tabel 8) levert weinig aanknopingspunten voor een verklaring. De verandering in de indicatiewaarde voor zuurgraad is met geen van de verklarende variabelen significant gecor-

releerd. De verandering in indicatiewaarde voor stikstof is uitsluitend significant (negatief) gecorreleerd met de bedekking van de eik. Blijkbaar is in opstanden met een groot aandeel van eik in de boomlaag de hoeveelheid ruderaal soorten minder sterk toegenomen dan in andere opstanden. Een mogelijke verklaring hiervoor zou kunnen zijn dat in deze opstanden ook in het verleden al meer ruderaal soorten aanwezig waren. Een aanwijzing in die richting vormt het RDA-diagram (Figuur 3a), waarin de eerste as (die sterk bepaald wordt door de ruderaal soorten) niet alleen met SO_2 , maar ook met de bedekking van de eik gecorreleerd is (Figuur 3, Tabel 10). Mogelijk hangt de aanwezigheid van de eik in de boomlaag samen met een iets rijkere bodem.

Merkwaardig is dat de verandering in indicatiewaarde voor licht gemiddeld niet significant van nul verschilt (Tabel 7), maar wel significant positief met de SO_2 concentratie, en significant negatief met de bedekking van grove den gecorreleerd is (Tabel 8). Dit suggereert dat de licht-interceptie van de grove den bij hoge SO_2 concentratie is afgenomen, hetgeen wijst op een verminderde naaldbezetting. Dit wordt overigens niet bevestigd door de resultaten van de vitaliteits-inventarisaties (Smits 1993).

Doordat slechts weinig abiotische gegevens verzameld zijn, is het moeilijk een exacte oorzaak voor de waargenomen veranderingen aan te geven. De multivariate analyse (Figuur 2, 3; Tabel 9 - 11) geeft waarschijnlijk de beste aanwijzingen. Hoewel de resultaten van deze techniek een minder exacte interpretatie toelaten dan die van univariate statistiek, is het feit dat alle soorten (ook de zeldzame) medebepalend zijn voor het eindresultaat hier van doorslaggevend betekenis (vgl. Van Dobben & Ter Braak 1993). De resultaten van de multivariate analyse wijzen er op dat zowel het ouder worden van het bos als luchtverontreiniging mogelijke oorzaken zijn.

In de voorwaartse selectie (Tabel 9) bleek SO_2 de meeste variantie te verklaren. SO_2 is tevens sterk gecorreleerd met de eerste as, die vooral bepaald wordt door de ruderaal soorten (Figuur 3a). Dit is een aanwijzing dat luchtverontreiniging een oorzaak is van de verzuuring. Het is niet aan te geven of de gevonden correlatie met de SO_2 concentratie wijst op een oorzakelijk verband, of als een schijnrelatie beschouwd moet worden. NH_3 ligt meer voor de hand als oorzaak van verzuuring omdat deze component immers direct tot een verhoogde beschikbaarheid van stikstof leidt. Bovendien heeft de SO_2 concentratie reeds lang een sterk dalende trend. Onze resultaten geven wel een verzuigend effect van NH_3 te zien, maar dit effect is zwakker dan dat van SO_2 (Tabel 4).

Een mogelijke verklaring voor een verzuigend effect van SO_2 zou het optreden van co-depositie van SO_2 en NH_3 kunnen zijn (Benner et al. 1992, Erisman & Wyers 1993, Pearson & Stewart 1993). Door deze co-depositie wordt bij hoge SO_2 concentratie ook de depositie van NH_3 verhoogd. Het optreden van co-depositie is in dennenbos in Nederland aangetoond (Van Dobben et al. 1992). Om gefundeerde uitspraken over het effect hiervan op de vegetatie te kunnen doen zijn echter meer gedetailleerde waarnemingen van abiotische parameters noodzakelijk, b.v. concentraties van nutriënten in het bodemvocht.

Een verdere interpretatie wordt bemoeilijkt door het ontbreken van informatie over de tijdsaspecten die bij de inwerking van luchtverontreiniging een rol spelen. De SO₂ concentratie heeft reeds lang een sterk dalende trend (Van Dobben 1993). Dit betekent dat, indien het gevonden effect van SO₂ reëel is, de vegetatie met een zeer grote tijdsvertraging op deze component reageert. De NH₃ concentratie is over de afgelopen 10 jaar vrijwel constant geweest (Van Dobben 1993). Wanneer het effect van NH₃ zonder tijdsvertraging optreedt, zou het geringe effect van deze component op de gevonden veranderingen goed verklaarbaar zijn.

Ook de bedekking van de grove den en de eik verklaren een deel van de veranderingen in de vegetatie (Tabel 9). Uit de ordinatiediagrammen blijkt dat de verandering in de vegetatie duidt op een hogere bedekking van zowel den als eik in de boomlaag (gerelateerd aan de derde as, Figuur 3b). Dit wijst er op dat naast luchtverontreiniging ook het ouder worden van het bos (en dus natuurlijke successie) een belangrijke oorzaak van de veranderingen is. Zo kunnen de afname van *Pohlia nutans* en de toename van struiken het best gezien worden als behorend bij een natuurlijke successie (vgl. Figuur 3b). Overigens moet opgemerkt worden dat het percentage verklaarde variantie van een regressiemodel met beide verklarende factoren (luchtverontreiniging en successie) nog steeds erg laag is (gemiddeld 2% in univariate regressie voor de algemene soorten, 8% in multivariate regressie). Een belangrijke deel van de veranderingen hangt dus niet met de genoemde factoren samen. Voor meer inzicht in de oorzaken van de veranderingen zijn directe waarnemingen in de opstand van abiotische factoren, vooral op het gebied van bodem en lichtklimaat, noodzakelijk.

5. CONCLUSIES

1. In het Nederlandse dennenbos vinden momenteel snelle veranderingen in de vegetatie plaats. Ruigtesoorten, struiken en pleurocarpe mossen nemen toe, terwijl Ericaceën en acrocarpe mossen die doorgaans op kale grond voorkomen, afnemen. Het aantal soorten per opname van 300 m² vertoont een sterk stijgende trend.
 2. Als meest waarschijnlijke oorzaken voor deze veranderingen moeten worden aangemerkt (a) luchtverontreiniging en (b) natuurlijke successie. Het relatieve belang van deze twee oorzaken is echter moeilijk af te wegen.
 3. Uit de toename van juveniele bomen (zowel naaldhout als loofhout) blijkt een sterke natuurlijke verjonging.
 4. De verandering in gemiddelde indicatiewaarde van de gevonden soorten wijst op een toegenomen beschikbaarheid van stikstof. Bodemverzuring is op grond van de verandering in indicatiewaarde onwaarschijnlijk.
 5. Andere oorzaken dan bovengenoemde voor de veranderingen zijn niet uit te sluiten. Om hierover aanwijzingen te verkrijgen is het echter noodzakelijk over meer metingen van abiotische factoren te beschikken.
-

LITERATUUR

- Anonymous. 1988 - 1990. Luchtkwaliteit - jaarverslagen 1987 - 1989. Rapporten Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieuhygiëne. Bilthoven.
- Anonymous. 1992. Botanisch basisregister. Rapport Centraalbureau voor de Statistiek, 79 p. Voorburg.
- Asman, W A H, van Jaarsveld, H A. 1990. A variable-resolution statistical transport model applied for ammonia and ammonium. Report National Institute of Public Health and Environmental Hygiene 228471007, 82 p. + ann. Bilthoven.
- Benner, W H, Ogorevc, B, Novakov, T. 1992. Oxidation of SO₂ in thin water films containing NH₃. *Atmospheric Environment Part A - General Topics* 26:1713-1723.
- Bunschoten, L. 1987. Overzicht van de geschiedenis van de Nederlandse bosstatistiek. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 59:76-78.
- De Vries, I M. 1982. De invloed van luchtverontreiniging / zure neerslag op hogere planten. Rapport RU Utrecht / RIN Leersum, 180 p + bijl.
- Dirkse, G M. 1987. De natuur van het Nederlandse bos. RIN Report 87/28:217 p. Leersum.
- Dirkse, G M. 1993. Bostypen in Nederland. *Wet Med KNNV* 208:166 p.
- Ellenberg, H Jr. 1985. Veränderungen der Flora Mitteleuropas unter dem Einfluss von Düngung und Immissionen. *Schweizerische Zeitschrift für das Forstwesen* 136:19-39.
- Ellenberg, H Sr. 1991. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen (ohne Rubus). *Scripta Geobotanica* 18:9-166.
- Erisman, J W, Wyers, G P. 1993. Continuous measurements of surface exchange of SO₂ and NH₃ - Implications for their possible interaction in the deposition process. *Atmospheric Environment Part A - General Topics* 27:1937-1949.
- Greven, H C. 1992. Changes in the Dutch bryophyte flora and air pollution. *Dissertationes Botanicae* 194:1-237.
- Grime, J P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. 222 p. Wiley, New York.
- Hommel, P W F M, Leeters, E E J M, Vrielink, J G. 1991. Veranderingen in bodem en vegetatie van het Speulderbos; kaartvergelijking 1958-1988. Rapport Staring Centrum 104.1, 78 p.
- Jongman, R H G, Ter Braak, C J F, Van Tongeren, O F R. 1987. Data analysis in community and landscape ecology. 299 p. Pudoc, Wageningen.
- Klap, J M, Schmidt, P. 1992. Maatregelen tegen gevolgen van eutrofiëring en verzuring in bossen. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 65:14-21.
- Kuhn, N, Amiet, R, Hufschmid, N. 1987. Veränderungen in der Waldvegetation der Schweiz infolge Nährstoffanreicherungen aus der Atmosphäre. *Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung* 158:77-158.
- Payne, R W et al. ('Genstat 5 Committee'). 1987. *GENSTAT 5 Reference Manual*. 749 p. Clarendon Press, Oxford.
- Pearson, J, Stewart, G R. 1993. The deposition of atmospheric ammonia and its effects on plants. *New Phytologist* 125:283-305.
- Rost-Siebert, K, Jahn, G. 1988. Veränderungen der Waldbodenvegetation während der letzten Jahrzehnte - Eignung zur Bioindikation von Immissions-

- wirkungen? Forst und Holz 43:75-81.
- Siebel, H N, Aptroot, A, Dirkse, G M, Van Dobben, H F, Van Melick, H M H, Touw A. 1992. Rode lijst van in Nederland verdwenen en bedreigde mossen en korstmossen. Gorteria 18:1-20.
- Siebel, H N. 1994. Indicatiegetallen van blad- en levermossen. IBN Rapport 047, 45 p.
- Smits, T F C, 1993. De vitaliteit van het Nederlandse bos. Rapport IKC-NBLF 2, 39 p. + kaart.
- Ter Braak, C J F. 1988. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis (version 2.1). Technical Report Agricultural Mathematics Group LWA-88-02, 95 p. (+ update notes version 3.10, 1990). Ministry of Agriculture and Fisheries, Wageningen.
- Thimonier, A, Dupouey, J L, Timbal, J. 1992. Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. Forest Ecology and Management 55:149-167.
- Touw, A, Rubers, W V. 1989. De Nederlandse bladmossen - Flora en verspreidingsatlas van de Nederlandse Musci (Sphagnum uitgezonderd). 532 p. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- Tamm, C O, Hallbäck, L. 1986. Changes in soil pH over a 50-year period under different forest canopies in SW Sweden. Water, Air and Soil Pollution 31:337-341.
- Tyler, G. 1987. Probable effects of soil acidification and nitrogen deposition on the floristic composition of oak (*Quercus robur* L.) forest. Flora (Jena) 179:165-170.
- Van Breemen, N, Van Dijk, H F G. 1988. Ecosystem effects of atmospheric deposition of nitrogen in The Netherlands. Environmental Pollution 54:249-274.
- Van Dobben, H F, Mulder, J, Van Dam, H, Houweling, H. 1992. Impact of acid atmospheric deposition on the biogeochemistry of moorland pools and surrounding terrestrial environment. Agricultural Research Reports 931:232 p. Pudoc, Wageningen.
- Van Dobben, H F, Ter Braak, C J F. 1993. On the use of factorial experiments to detect limiting factors in plant communities. In: H F van Dobben (ed.): Vegetation as a monitor for deposition of nitrogen and acidity, 139-166. Diss, Utrecht.
- Van Dobben, H F. 1993. Vegetation as a monitor for deposition of nitrogen and acidity. Diss Utrecht, 214 p.
- Van Egmond, N D, Tissing, O, Onderdelinden, D, Bartels, C. 1978. Quantitative evaluation of mesoscale air pollution transport. Atmospheric Environment 12:2279-2287.
- Van den Wijngaard, J K R. 1980. De bossen in Nederland. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 52:56-69.
- Van der Meijden, R, Plate, C L, Weeda, E J. 1989. Atlas van de Nederlandse Flora 3: minder zeldzame en algemene soorten. Rijksherbarium / CBS, 264 p.
- Weeda, E J, Van der Meijden, R, Bakker, P A. 1990. FLORON - rode lijst 1990. Gorteria 16:1-26.
- Wiertz, J. 1992. Schatting van ontbrekende vocht- en stikstofindicatiegetallen van Ellenberg (1979). Rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer 92/7, 31 p. Leersum.
-

BIJLAGEN

Verklaring van enkele termen

abundantie hoeveelheid waarin een soort in een opname voorkomt (hier: de het percentage van de ondergrond dat bij loodrechte projectie door de levende delen bedekt wordt).

acrocarp (bij mossen) met kapsels (vruchtlichamen) aan de top van de hoofdstengel; vaak zoden of kussentjes vormend ('topkapselmossen').

biplot (hier:) ordinatiediagram waarin het gedrag van soorten t.o.v. elkaar en/of t.o.v. milieufactoren bij benadering is weergegeven. Zie het bijschrift van Figuur 2 en Figuur 3 voor een uitleg over de interpretatie van biplots.

eigenwaarde (bij multivariate statistiek) getal dat het relatieve belang van een ordinatie-as weergeeft; symbool: λ (bij de hier gebruikte schaling op te vatten als fractie verklaarde variantie, dus minimaal 0 en maximaal 1).

eutrafant met voorkeur voor voedselrijke standplaats.

multivariaat (bij statistische analyse) analyse voor alle soorten tegelijk (hier: PCA of RDA, zie daar).

oligotrafant met voorkeur voor voedselarme standplaats.

PCA=principale componenten analyse statistische techniek die een globaal inzicht verschaft in het gedrag van de soorten ten opzichte van elkaar.

pleurocarp (bij mossen) met kapsels (vruchtlichamen) aan het uiteinde van bladloze zijtakjes; meestal met kruipende, geveerd vertakte hoofdstengel ('slaapmossen').

RDA=redundantie-analyse statistische techniek die een globaal inzicht verschaft in het gedrag van alle soorten ten opzichte van milieufactoren.

ruderaal met voorkeur voor gestoorde standplaats.

univariaat (bij statistische analyse) soort-voor-soort analyse

Het bestellen van IBN-rapporten

IBN-rapporten kunnen besteld worden door overschrijving van het verschuldigde bedrag op gironummer 94 85 40 of banknummer 53.91.05.988 van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) te Wageningen. Vermeld op de overschrijving het nummer van het gewenste IBN-rapport (en naam en afleveradres als die afwijken van de naam en adres op de overschrijving).

Gebruik geen verzamelgiro omdat het adres van de besteller niet op onze bijschrijving komt zodat het bestelde niet kan worden toegezonden.

- 001 M.S.S. Lavaleije & N. Dankers 1993. Voorstudie naar de effecten van de garnalenvisserij op de bodemfauna, met advies over te sluiten gebieden en uit te voeren onderzoek. 36 p. f 10,-
- 002 A.F.M. van Hees 1993. 'Tussen de Goren' bosreservaat Chaam; bossamenstelling en structuur in de steekproefcirkels. 93 p. f 25,-
- 003 G.J.D.M. Müskens & S. Broekhuizen 1993. Migratie bij Nederlandse dassen *Meles meles* (L., 1758). 33 p. f 10,-
- 004 P.F.M. Verdonchot, J.A. Schot & M.R. Scheffers 1993. Potentiële ecologische ontwikkelingen in het aquatisch deel van het Dinkelsysteem; onderdeel van het NBP-project Ecologisch onderzoek Dinkelsysteem. 128 p. f 35,-
- 005 M.A. Elbers & P.E.T. Douben 1993. Effecten van stoffen op de Nederlandse natuur; een inventarisatie. 92 p. f 25,-
- 006 J.J.W.M. Brouns, C. van der Kraan, E. Schurink, K.W. Smilde & H.J.P.A. Verkaar 1993. Saneringstechnieken in het landelijke gebied. 76 p. f 20,-
- 007 W. Schuring, A. Boekestein, K. Hulsteijn & F. Thiel 1993. De verdamping van stadsbomen; huidmondjesfrequenties en -afmetingen van enige voor het stedelijk groen interessante boomsoorten. 39 p. f 10,-
- 008 A.L.J. Wijnhoven 1993. Biologisch-ecologische studie 'De Warande' Oosterhout; de effecten van de bouw van 14 grote woonhuizen op de actuele en potentiële natuurwaarden van het zuidelijk deel van het recreatieoord 'De Warande'. 23 p. f 10,-
- 009 P.J.W. Hinssen 1993. Planning, gebruik en beheer van de stedelijke groene ruimte; een verkenning van de ontwikkelingen in de openbare groene ruimte, kwalitatief en kwantitatief, en een aanzet tot een systematiek voor de planning en evaluatie. 65 p. f 20,-
- 010 C.D. Léon 1993. Kwaliteit van en herstelparameters voor chemisch belaste ecosystemen. 185 p. f 45,-
- 011 F.J.J. Niewold 1993. Raamplan voor behoud en herstel van de leefgebieden van korhoenders (*Tetrao tetrix*) in Midden-Brabant. 158 p. f 35,-
- 012 H. Siepel et al. 1993. De internationale betekenis van Nederland voor de fauna; 1. de terrestrische fauna. 234 p. f 60,-
- 013 H.C. Greven (red.) 1993. Bermbeheer Zuid-Holland; de ontwikkeling van een beslismodel voor ontwikkeling van natuurlijke vegetaties in wegbermen. 75 p. f 20,-
- 014 F.J.J. Niewold 1993. Effectiviteit bij de muskusrattenbestrijding; muskusrattenvangsten tijdens een onderzoek naar onbedoeld gevangen dieren. 46 p. f 15,-

- 015 H.N. Siebel 1993. Bosontwikkeling in de Lauwersmeer; de te verwachten gevolgen van de veranderingen in de waterhuishouding voor de bosontwikkeling in het Ballastplaatbos, het Diepsterbos en het Zomerhuisbos. 27 p. f 10,-
- 016 L.M.J. van den Bergh, A.L. Spaans & J.E. Winkelman 1993. De mogelijke hinder van een 25 MW windpark voor vogels op twee potentiële locaties in Noord-Groningen. 95 p. f 25,-
- 017 S.W.L. Stevens 1993. 'La carte s'il vous plaît?'; kaarten van de compartimenten van het Nationaal Bosbegrazingsonderzoek. 76 p. f 20,-
- 018 L. Jans 1993. Inventarisatie van de natuurlijke verjonging van de dominante boomsoorten in het bosgebied van het nationale park 'De Hoge Veluwe' 61 p. f 20,-
- 019 N.H. Edelenbosch & P.W. Goedhart 1993. Een methode voor het bepalen van het aanwezige volume per rondhoutsortiment in een partij hout die op stam verkocht wordt; een studie voor de grove den. 46 p. f 15,-
- 020 N.C.M. Maes 1993. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken; deelproject: Randvoorwaarden en knelpunten bij behoud en toepassing van inheems genenmateriaal. 86 p. f 25,-
- 021 M.A.P. Horsthuis & J.H.J. Schaminée 1993. Verspreiding en ecologische spectra van 24 plantengemeenschappen in Nederland. 170 p. f 45,-
- 022 T.A. de Boer 1993. Het gebruik van binnen- en buitenstedelijk groen in Utrecht. 101 p. f 35,-
- 023 H. Siepel et al. 1993. De internationale betekenis van Nederland voor de fauna; 2. de aquatische fauna. 112 p. f 35,-
- 024 H.J. Hekhuis 1993. Het toezicht op de naleving van het natuur- en milieubeschermingsrecht in de knel? Knelpunten in een coördinatie van het toezicht op de Veluwe. 112 p. f 35,-
- 025 A. P. Oost & K.S. Dijkema 1993. Effecten van bodemdaling door gaswinning in de Waddenzee. 149 p. f 35,-
- 026 A.J. Beintema 1993. Broedprestaties van de zwarte stern in 1992; eerste resultaten van een onderzoek naar de factoren die het voorkomen van de zwarte stern in Nederland bepalen. 44 p. f 15,-
- 027 L.M.J. van den Bergh & A.L. Spaans 1993. De mogelijke hinder van een 10 MW windpark langs de Noordermeerdijk (NOP) voor vogels. 95 p. f 25,-
- 028 L.M.J. van den Bergh & A.L. Spaans 1993. De mogelijke hinder van een 8 MW windpark langs de Zuidermeerdijk (NOP) voor vogels. 82 p. f 25,-
- 029 J.L. Guldemon 1993. Adviesnota met aanvullende expertise inzake het integraal structuurplan buitenruimte Kralingse Bos in relatie tot de gewenste ruimtelijke uitbreiding van het C.H.I.O. 26 p. f 10,-
- 030 P.F.M. Verdonschot & B. van de Wetering 1993. Naar een ecologische indeling van sloten, wettingen en 'genormaliseerde' laaglandbeken in Gelderland. 119 p. f 35,-
- 031 A.L.J. Wijnhoven 1993. Biologisch-ecologische effectenstudie "Vrachelen" Oosterhout. 81 p. f 25,-
- 032 J.A. Schot & P.F.M. Verdonschot 1993. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijkerven 4; monitoring en signalering 1990-1992. 40 p. f 10,-
- 033 A.H.P. Stumpel & H. Siepel 1993. Naar meetnetten voor reptielen en amfibieën. 114 p. f 35,-
- 034 J.H. Spijker 1993. Evaluatie terreinbeheer Esso-Benelux. 35 p. f 10,-
- 035 G. van Wirdum 1993. Ecosysteemvisie Hoogvenen. 148 p. f 35,-

- 036 P.A.G. Schouwenberg 1993. Onderzoek naar de gevolgen van verplaatsing van het waterinlaatpunt voor de boezem van Noordwest-Overijssel naar het gemaal Stroink. 64 p. f 20,-
- 037 F.J.J. Niewold 1993. Inrichting en beheer van de Sallandse Heuvelrug en het Wierdense Veld ten behoeve van een duurzame korhoenpopulatie. 149 p. f 35,-
- 038 J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1993. De invloed van stikstof in de ontlasting van honden op de vegetatie in voedselarme bos- en natuurterreinen. 30 p. f 10,-
- 039 J.B. den Ouden 1993. Het aangestroomde oppervlak van geïnundeerde ooibossen in diverse ontwikkelingsstadia; een bijdrage ter berekening van de stromingsweerstand van ooibossen. 72 p. f 12,50
- 040 A.P.P.M. Clerkx & A.F.M. van Hees 1993. Het vochtgehalte in de strooisellaag onder verschillende vegetaties in twee grove-dennenopstanden. 34 p. f 10,-
- 041 N.C.M. Maes 1993. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken deelproject: Inventarisatie inheems genenmateriaal in Oost-Twente, Rivierengebied en Zuid-Limburg. 87 p. f 25,-
- 042 W.K.R.E. van Wingerden, A.H.P. Stumpel & J.W.G. van Osch 1993. Vegetatie en fauna van de Vallei van het Veen (Vlieland) voorafgaande aan begrazing. 82 p. f 25,-
- 043 M. Claringbould & S.P. Tjallingii 1993. Groene en blauwe structuren; een ecologische aanloop voor de 'Waalsprong'. 46 p. f 25,-
- 044 J.P. Peeters 1993. Beplantingsproef Broekpolder. 78 p. f 20,-
- 045 J. Kopinga & C. Das 1993. Onderzoek naar de oorzaken van de groeistagnatie van de essenbeplanting (*Fraxinus excelsior*) langs de 'Dorpenweg' (Lith-Ravenstein). 38 p. f 10,-
- 046 G.J. Maas, C.A. van den Berg & A. Oosterbaan 1993. Vervolgonderzoek naar oorzaken van de verminderde vitaliteit van zomereik in het duingebied van Nederland. 46 p. f 15,-
- 047 H.N. Siebel 1993. Indicatiegetallen van blad- en levermossen. 45 p. f 35,-
- 048 C.A. van den Berg & A. Oosterbaan 1993. Voorlopige resultaten van een onderzoek naar de invloed van insectenbestrijding en bemesting op de vitaliteit van verzwakte zomereiken. 37 p. f 10,-
- 049 J.H. Bossinade, J. van den Bergs & K.S. Dijkema 1993. De invloed van de wind op het jaargemiddelde hoogwater langs de Friese en Groninger waddenkust. 22 p. f 10,-
- 050 C.C. Vos 1993. Versnippering en landinrichting in Zeeuws-Vlaanderen. Deel 1. Boomkijkers. 80 p. f 25,-
- 051 B.A. Nolet 1993. Terugkeer van de bever: herintroductie van de bever in de Biesbos. 111 p. f 35,-
- 052 H. van Dam, A. Mertens & L.M. Janmaat 1993. De invloed van atmosferische depositie op diatomeeën en chemische samenstelling van het water in sprengen, beken en bronnen. 128 p. f 35,-
- 053 R.P.B. Foppen 1993. Versnippering en landinrichting in Zeeuws-Vlaanderen. Deel II. Moerasvogels. 65 p. f 20,-
- 054 R.H.M. Peltzer 1993. Het recreatief gebruik van het Stroomdallandschap Drentsche A. 157 p. f 35,-

- 055 S. Broekhuizen, G.J.D.M. Müskens & K. Sandifort 1994. Invloed van sterfte door verkeer op de voortplanting bij dassen. 39 p. f 15,-
- 056 H.J. Hekhuis & S.M.G. de Vries 1994. Duurzaam rijshout voor de kwelderwerken; onderzoek naar een goedkoper onderhoud van de rijshoutdammen in de Waddenzee. 49 p. f 15,-
- 057 H.J.J. Kroon 1994. Het recreatief gebruik van bossen en natuurgebieden in Brabant en Limburg; een regionale enquête in oostelijk Noord-Brabant en noordelijk Limburg. 56 p. f 15,-
- 058 J.J.L. Sluijsmans 1994. Planning, gebruik en beheer van de stedelijke groene ruimte; pilot-studie naar de kosten van de stedelijke groene ruimte. 41 p. f 15,-
- 059 L.G. Moraal 1994. Onderzoek naar de preventie van het wildafweermiddel Wöbra tegen de populiereglasvlinder, *Paranthrene tabaniformis*. 19 p. f 10,-
- 061 J.J.L. Sluijsmans, A. Koster, S.P. Tjallingii & W. Kerkhoven 1994. Eind-evaluatie van het project De Grote Pimpernel. 35 p. f 10,-
- 062 M. Claringbould & J. van de Vlugt 1994. De kwaliteit van de ruimte in cijfers. Deel 2 Waardering van de kwaliteit van de openbare ruimte, met accent op de rol van het groen daarin, in negen Utrechtse wijken. 70 p. f 20,-
- 063 J.J.L. Sluijsmans 1994. Praktijkervaringen met het terugdringen van het gebruik van chemische middelen op verhardingen; een inventarisatie in zeven stadsdelen in de gemeente Amsterdam. 49 p. f 15,-
- 064 L.J. van Os 1994. Tussentijdse evaluatie van de opnamemethode van het SILVI-STAR monitoringsysteem. 13 p. f 10,-
- 065 M.E.A. Broekmeyer & G.J. Maas 1994. Vergrassing van opstanden van grove den op droge, arme zandgronden op de Veluwe; een studie naar de ontwikkeling van het humusprofiel. 61 p. f 20,-
- 066 T.A. de Boer 1994. Verkeerstellingen in 1988, 1989 en 1990/1991 in een aantal beheersgebieden van het Staatsbosbeheer. 125 p. f 35,-
- 067 G.J. Tol, P.H. Oldeman & A.J. Griffioen 1994. Toelichting bij de vegetatiekaart van 1992 van het Nationaal Park 'De Hoge Veluwe'. 42 p. f 20,-
- 068 P. Opdam (red.) 1994. Monitoring van biotische elementen na maatregelen in de landbouwenclave "De Driesprong", gemeente Ede. 38 p. f 10,-
- 069 M.J.G. Talsma & P.F.M. Verdonschot 1994. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen 5. 73 p. f 20,-
- 070 P.F.M. Verdonschot, H.G. Mosterdijk, J.A. Schot & W. Cellarius 1994. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen 6. 43 p. f 20,-
- 071 J.A. Schot & P.F.M. Verdonschot 1994. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen 7; monitoring 1993. 36 p. f 10,-
- 072 W.F. van der Hoek & P.F.M. Verdonschot 1994. Functionele karakterisering van aquatische ecotooptypen. 136 p. f 35,-
- 073 H.M. Beijer, P. Moen & A.L.J. Wijnhoven (red.) 1994. Een nieuwe kijk op hei; verslag van de heideworkshop gehouden op 25 mei 1993 te Wageningen. 64 p. f 20,-
- 074 A. Oosterbaan 1994. Wortelontwikkeling van plugplanten in vergelijking met traditioneel geteelde planten van grove den enkele jaren na de aanleg. 21 p. f 10,-
- 075 A.H. Prins, Th. van der Sluis, G. van Wirdum 1994. Mogelijkheden voor de brakwatervegetaties in Polder Westzaan. 96 p. f 25,-

- 076 N.C.M. Maes 1994. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken; deelproject: Inheems genenmateriaal in de Achterhoek rond Winterswijk. 75 p. f 20,-
- 077 C.J. Smit 1994. Alternatieve voedselbronnen voor schelpdier-etende vogels in Nederlandse getijdewateren. 80 p. f 20,-
- 078 H.J. Hekhuis, J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1994. Het sturen van natuurwaarden door bosbedrijven; een evaluatiemethode voor multifunctionele bossen. 146 p. f 35,-
- 079 J.L. Guldmond 1994. Is de iepenziekte in Nederland nog beheersbaar? 37 p. f 10,-
- 080 A.T. Kuiters, G.W.T.A. Groot Bruinderink & S.E. van Wieren 1994. Het Nationaal Park i.o. Zuid-Kennemerland; een ideaal biotoop voor het edelhert? 31 p. f 10,-
- 081 J.J.L. Sluijsmans & J.H. Spijker 1994. Maatregelen om het gebruik van chemische middelen op verhardingen in de gemeente Utrecht uit te sluiten. 33 p. f 20,-
- 082 S. Roest (red.), B.C. van Dam, P.W. Evers, D.E.A. Florack & A.M.T. Snel 1994. Het inbrengen van genen coderend voor antibacteriële eiwitten bij wilg ter bescherming tegen de watermerkziekte. 60 p. f 50,-
- 083 E.P.A.G. Schouwenberg 1994. Basenverzadiging in trilvenen in De Weerribben. 48 p. f 20,-
- 084 E.P.A.G. Schouwenberg, T. Reijnders & G. van Wirdum 1994. Effectgerichte maatregelen tegen verzuring in De Weerribben. 76 p. f 30,-
- 085 H.F. van Dobben, M.J.M.R. Vocks, E. Jansen & G.M. Dirkse 1994. Veranderingen in de ondergroei van het Nederlandse dennenbos over de periode 1985-1993. 37 p. f 20,-
- 087 M. Claringbould 1994. Vlaardings Broekpolder: de groene optie. 55 p. f 45,-
- 089 W. Schuring, A. Boekestein, K. Hulsteijn & J.G. Kornet 1994. De verdamping van stadsbomen: verdamping in relatie tot bladeigenschappen; aanbeveling voor de praktijk. 48 p. f 20,-