

Schatting van de beschikbaarheid van nutriënten uit de productie en soortensamenstelling van de vegetatie

Een verkennende studie

H.F. van Dobben
G.W.W. Wamelink
R.M.A. Wegman

r a p p o r t e n

wot
Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu

Schatting van de beschikbaarheid van nutriënten uit de productie en soorten-samenstelling van de vegetatie

De inhoudelijke kwaliteit van dit rapport is beoordeeld door André Schaffers (Departement Omgevingswetenschappen, Wageningen Universiteit) en Mark van Veen (Milieu- en Natuurplanbureau)

Het rapport is geaccepteerd door Jaap Wiertz, opdrachtgever namens de unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu.

De reeks 'WOT-rapporten' bevat onderzoeksresultaten van uitvoerende organisaties die voor de unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu opdrachten hebben uitgevoerd.

WOT-rapport 16 is het resultaat van een onderzoeksopdracht van het Milieu- en Natuurplanbureau (MNP) en de WOT Natuur & Milieu aan Alterra. Dit onderzoeksrapport draagt bij aan de kennis die verwerkt wordt in meer beleidsgerichte publicaties zoals de Natuurbalans, (thematische) verkenningen en quick scans. Het rapport is geen MNP-product.

Schatting van de beschikbaarheid van nutriënten uit de productie en soorten- samenstelling van de vegetatie

Een verkennende studie

H.F. van Dobben

G.W.W. Wamelink

R.M.A. Wegman

Rapport 16

Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu

Wageningen, december 2005

Referaat

H. F. van Dobben, G.W. W. Wamelink & R.M.A. Wegman, 2005. *Schatting van de beschikbaarheid van nutriënten uit de productie en soortensamenstelling van de vegetatie; een verkennende studie*. Wageningen, Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, WOt-rapport 16. 64 blz. 10 fig.; 14 tab.; 20 ref.; 6 bijl.

Deze studie is een verkenning van de bruikbaarheid van productiviteit van de vegetatie als indicator voor beschikbaarheid van nutriënten. De productiviteit is vergeleken met de 'Ellenberg' indicator voor voedselrijkdom (e_N). Gegevens uit verschillende bronnen zijn bijeengebracht. Er blijkt een statistisch significante relatie te bestaan tussen productiviteit, beschikbaarheid van nutriënten in de bodem en e_N, maar deze relatie is niet zeer sterk. De oorzaak van de betrekkelijk zwakke relatie komt waarschijnlijk doordat de productiviteit meestal wordt bepaald door meer dan één factor. Dit kunnen meerdere nutriënten zijn, maar ook factoren als vocht en beheer.

Trefwoorden: vegetatie, productiviteit, nutriënten, Ellenberg, stikstof, fosfaat, beheer

Abstract

H.F. van Dobben, G.W.W. Wamelink & R.M.A. Wegman, 2005. *Estimating nutrient availability from the production and species composition of a vegetation; An exploratory study*. Wageningen, Statutory Research Tasks Unit for Nature and the Environment. WOT-report no. 16 64 blz. 10 fig.; 14 tab.; 20 ref.; 6 annexes

The study explored the feasibility of using the productivity of vegetation as an indicator of nutrient availability. The productivity was compared with the 'Ellenberg' indicator for nutrients (e_N), using a range of data sources. Although a statistically significant relation was found between productivity, nutrient availability in the soil and e_N, the relation was not very strong. This is probably caused by the fact that productivity is usually determined by more than one factor, including several nutrients as well as moisture availability and management.

Key words: vegetation, productivity, nutrients, Ellenberg indicator, nitrogen, phosphate, management

ISSN 1871-028X

©2005 **Alterra**

Postbus 47, 6700 AA Wageningen.

Tel: (0317) 47 47 00; fax: (0317) 41 90 00; e-mail: info.alterra@wur.nl

De reeks 'Rapporten' is een uitgave van de unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, onderdeel van Wageningen UR. Dit rapport is verkrijgbaar bij het secretariaat. Het rapport is ook te downloaden via www.wotnatuurenmilieu.wur.nl.

Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu Postbus 47, 6700 AA Wageningen

Tel: (0317) 47 78 44; Fax: (0317) 42 49 88; e-mail: info.wnm@wur.nl; Internet: www.wotnatuurenmilieu.wur.nl

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever. De uitgever aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Samenvatting	7
Summary	9
1 Inleiding	11
2 Materiaal en methoden	15
2.1 Gebruikte gegevens	15
2.2 Statistische methoden	17
3 Resultaten	19
3.1 Ossekampen	19
3.2 Maaitijdenproef kalkgraslanden Bobbink	24
3.3 Bemestingsproef kalkgraslanden Bobbink	27
3.4 Gegevens wegbermen Schaffers (2000)	30
3.5 Millingerwaard-gegevens	36
3.6 Alle gegevens samen	36
4 Discussie	39
5 Conclusies en aanbevelingen	43
Literatuur	45
Appendix 1 Layout en nutriëntengiften van de Ossekampen	47
Appendix 2 Beschrijving vegetatietypen	49
Appendix 3 Verklaring soortcodes	51
Appendix 4 Volledige ANOVA van de maaitijdenproef	57
Appendix 5 Volledige ANOVA van de bemestingsproef	59
Appendix 6 Review	61

Samenvatting

Doel van deze studie was het vaststellen van de relatie tussen de beschikbaarheid van nutriënten in de bodem, de productiviteit van de vegetatie, en het Ellenberg-indicatiegetal voor nutriënten (e_N). Achtergrond hierbij was de hypothese dat er een sterkere relatie bestaat tussen e_N en productiviteit dan tussen e_N en beschikbaarheid, en de veronderstelling dat productiviteit in het veld gemakkelijker te meten is dan beschikbaarheid. Voor dit doel zijn gegevens bijeengebracht van vegetatieopnamen met bekende productie, en een bekende beschikbaarheid van nutriënten in de bodem. Dit zijn deels gegevens uit bemestings- en verschrallingsexperimenten, deels observationele gegevens. Er blijkt inderdaad een statistisch significante relatie te bestaan tussen beschikbaarheid van nutriënten en productie, tussen productie en e_N , en tussen beschikbaarheid en e_N , maar deze relatie is niet zeer sterk ($r = \text{ca. } 0.5$). De oorzaak van de betrekkelijk zwakke relatie is deels gelegen in het feit dat de productie meestal door meer dan één nutriënt bepaald wordt, en in deze studie steeds is gekeken naar slechts één nutriënt. Dit is gedaan omdat gezocht is naar een methode om de beschikbaarheid van het meest beperkende nutriënt te schatten op grond van productie of soortensamenstelling. Conclusie is dat dit waarschijnlijk wel mogelijk is, maar dat dan bij voorbaat bekend moet zijn welk nutriënt het meest beperkend is. En dat is een gegeven dat niet uit eenvoudige kenmerken (bij voorbeeld de soortensamenstelling van de vegetatie) is af te leiden. Ook blijken andere factoren, met name beheer en vocht, sterk bepalend voor de productie te zijn.

Hoewel e_N een zekere (en in de meeste gevallen statistisch significante) relatie heeft met de productie, zijn er aanwijzingen dat speciaal voor dit doel afgeleide indicatoren beter zullen presteren dan e_N als voorspeller van de productie en de beschikbaarheid van nutriënten. Overigens komt uit deze studie naar voren dat het relateren van de soortensamenstelling van de vegetatie (via e_N of een andere indicator) aan de productie op zich mogelijk is, maar dat de praktische voordelen boven het relateren aan de beschikbaarheid van nutriënten in de bodem, in veel vegetatietypen klein of afwezig zijn.

Summary

The aim of this study was to establish a relation between nutrient availability in the soil, productivity of the vegetation, and Ellenberg's indicator for nutrients (e_N). This was done to test the hypothesis that there is a stronger relation between e_N and productivity than between e_N and nutrient availability. Data were collected from fertilisation experiments and an observational study, consisting of vegetation relevés with known values for biomass and nutrient availability in the soil. Statistically significant relationships were found between nutrient availability and production, between production and e_N, and between nutrient availability and e_N, but these relations were not very strong ($r = \text{approx. } 0.5$). The fairly weak relations were probably caused by growth being limited by more than a single nutrient. In this study, all correlations were calculated on a one-to-one basis, because in practice e_N or productivity has to be linked to a single nutrient, which should be the most limiting nutrient. However, there is no simple way to determine the limiting nutrient (e.g. from the species composition of the vegetation). This limits the practical applicability of both e_N and productivity as estimators of nutrient availability. Moreover, productivity was also found to be strongly determined by other ecological factors, such as humidity and light.

Although statistically significant relations were found between e_N and productivity, and between e_N and nutrient availability, the results suggested that other indicators may be better predictors of both productivity and nutrient availability than e_N. It can be concluded that predicting the species composition of the vegetation (by means of e_N or other indicators) on the basis of production is feasible, but the practical advantages of measuring production instead of measuring nutrient availability are probably small or non-existent for many vegetation types.

1 Inleiding

Beschikbaarheid van nutriënten is een van de belangrijkste abiotische factoren die de soortensamenstelling van vegetaties bepaalt. Ook de biodiversiteit, afgemeten aan het aantal soorten en de natuurbehoudwaarde van die soorten, hangt sterk samen met de beschikbare nutriënten. Vele studies hebben een asymmetrisch optimum verband ('humpback') aangetoond tussen beschikbaarheid van nutriënten en soortenrijkdom (Al-Mufi et al. 1977, Grime 1979, Schaffers 2000). In het algemeen gaat men er van uit dat stikstof hierbij het belangrijkste nutriënt is, dat wil zeggen de soortensamenstelling hangt het sterkst af van de beschikbaarheid van N. De oorzaak hiervan is dat N in veel gevallen de meest groeibeperkende nutriënt is. Er zijn echter ook gevallen waarin andere nutriënten zoals P en K het meest groeibeperkend zijn. Het is slechts in grote lijnen bekend in welke gevallen welke nutriënt het meest groeibeperkend is, en het is bij de huidige stand van kennis niet mogelijk uit de soortensamenstelling van de vegetatie af te leiden welke nutriënt het meest groeibeperkend is.

De afgelopen decennia heeft de beschikbaarheid van N een sterk stijgende trend gehad in vrijwel alle vegetatietypen in heel Nederland. Dit is vooral een gevolg van de toegenomen depositie van N uit de atmosfeer. Dit heeft op veel plaatsen geleid tot een afname van de biodiversiteit. Zowel het beleid als de terreinbeheerders trachten dit verlies aan biodiversiteit een halt toe te roepen. Hierdoor is het van toenemend belang de relatie tussen beschikbaarheid van N en samenstelling van de vegetatie te kennen. Enerzijds kan de vegetatie gebruikt worden om de lokale toename van de N beschikbaarheid te schatten wanneer dit verband goed is beschreven. En anderzijds kunnen modelmatige uitspraken gedaan worden over de ontwikkelingen in de vegetatie bij een veranderende belasting met N. Om die reden zijn in het verleden reeds verschillende pogingen gedaan om dit verband te kwantificeren (Wamelink & Van Dobben 1996, Ertsen 1998, Schaffers 2000a, Wamelink et al. 2002).

Een veel gebruikte benadering is om het Ellenberg-getal voor nutriëntenrijkdom (voortaan aangeduid als e_N) te beschouwen als een maat voor de beschikbaarheid van nutriënten in het algemeen, of van N in het bijzonder. Probleem is echter dat het Ellenberg-getal een expert schatting is op een arbitraire schaal, en dat voor het koppelen aan modellen of metingen deze schaal vertaald moet worden naar fysische grootheden. Dergelijke vertalingen ('calibraties') zijn succesvol gedaan voor de Ellenberg-getallen voor vochttoestand en zuurgraad (Wamelink & Van Dobben 1996, Ertsen 1998). Voor nutriënten beschikbaarheid waren deze calibraties echter vaak minder succesvol (Wamelink & Van Dobben 1996). De oorzaak hiervan is vooral dat een meting van de werkelijke beschikbaarheid van nutriënten in het veld lastig is.

De beschikbaarheid van een nutriënt wordt gedefinieerd als de hoeveelheid die per tijdseenheid in voor de plant opneembare vorm beschikbaar komt (eenheid: Mol of kg per ha per jaar). In de loop van het groeiseizoen komen nutriënten vrij door mineralisatie van de in de bodem aanwezig organische stof (die weer voor een groot deel afkomstig is uit strooisel dat door de vegetatie zelf is geproduceerd). De totale beschikbaarheid wordt vaak gedefinieerd als de som van mineralisatie en atmosferische depositie (in experimenten nog te vermeerderen met de toegediende hoeveelheid nutriënten). Omdat de groei van de vegetatie sterk door nutriënten beperkt wordt, worden deze vrijwel direct opgenomen. De hoeveelheid 'vrije' (extraheerbare) nutriënten in de bodem is daarom meestal klein, en geeft weinig informatie over de werkelijke beschikbaarheid (Schaffers 2000). Er zijn wel methoden om de

mineralisatie in de loop van het jaar te meten, maar deze zijn erg bewerkelijk. Daarom wordt gezocht naar indirecte methoden om de beschikbaarheid te schatten. Een van deze methoden maakt gebruik van de biomassaproductie als schatter. Hierbij gaat men er vanuit dat biomassaproductie gemakkelijker op grote schaal is te meten dan de mineralisatie. Doel van deze studie is te verkennen in hoeverre een dergelijke benadering levensvatbaar kan zijn.

Theorie

Indien beschikbaarheid van een nutriënt de enige groeibeperkende factor voor de vegetatie is, zal er een rechtlijnig verband bestaan tussen de beschikbaarheid van dat nutriënt en de productie (in kg biomassa per ha per jaar) van de vegetatie. Deze hypothese wordt gestaafd door de uitkomst van een groot aantal bemestingsexperimenten. Er kunnen weliswaar complicaties optreden zoals bij voorbeeld co-limitatie (meerdere nutriënten zijn tegelijk beperkend), interactie (het effect van de één hangt af van de beschikbaarheid van de ander), of beperking door andere factoren dan nutriënten. Met name wanneer de beschikbaarheid van nutriënten zeer hoog is, zullen andere factoren beperkend worden en vlakkt het verband tussen beschikbaarheid en productie af. Maar uit vrijwel alle bemestingsexperimenten blijkt een zeer sterk verband tussen productie en beschikbaarheid van nutriënten.

Voor het kwantificeren van de relatie tussen beschikbaarheid van nutriënten en productiviteit van de vegetatie zijn veel minder gegevens nodig dan voor de calibratie van Ellenberggetallen, omdat deze relatie niet per soort gelegd hoeft te worden. Gegevens over de relatie tussen beschikbaarheid en productiviteit zijn op ruime schaal beschikbaar uit bemestingsexperimenten, en deze zijn bij voorbeeld gebruikt bij de calibratie van SUMO. Een directere manier om de nutriëntenbeschikbaarheid uit de vegetatie af te leiden is via de 'nutriëntenproductiviteit', dat is de biomassaproductie maal het gehalte aan nutriënten in de vegetatie. Wanneer een nutriënt beperkend is zal de beschikbare hoeveelheid van dit nutriënt vrijwel volledig worden opgenomen, en zal deze hoeveelheid dus geheel in de vegetatie worden teruggevonden. Hoewel de nutriëntenproductiviteit alleen bovengronds wordt bepaald en dus een deel van de opgenomen nutriënten worden gemist, geeft dit waarschijnlijk toch wel een goede indicatie van de werkelijke beschikbaarheid. Nadeel van deze methode is dat het een extra analyse stap vergt. In deze studie zijn twee datasets geanalyseerd waarin de nutriëntenproductiviteit bekend was.

Om bij een bekende productiviteit de stap naar biodiversiteit te maken zal er een relatie gelegd moeten worden met de soortensamenstelling van de vegetatie. Evenals voor de Ellenberggetallen zou daarvoor aan elke soort een indicatiegetal ('productiviteitsgetal') toegekend moeten worden dat informatie geeft over de productie. Soorten met een hoog productiviteitsgetal hebben dan een voorkeur voor hoogproductieve vegetaties, en die met een laag productiviteitsgetal hebben een voorkeur voor weinig productieve vegetaties. Wellicht is het productiviteitsgetal op te vatten als een soort 'concurrentiegetal', dat aangeeft hoe concurrentiekrachtig een soort is (soorten met een hoog productiviteitsgetal zijn zeer concurrentiekrachtig). Het Ellenberggetal voor nutriënten (e_N) kan worden opgevat als een eerste schatting van het productiviteitsgetal (Schaffers & Sýkora 2000; Hill & Carey 1997) Bij deze benadering is de werkhypothese dat de abiotische condities bepalend zijn voor de productiviteit; welke condities het meest bepalend zijn kan van plek tot plek verschillen. Bij een gegeven productiviteit kan dan uit de productiviteitsgetallen worden afgeleid welke soorten verwacht kunnen worden.

In deze studie zal op grond van een aantal onafhankelijke datasets worden verkend in hoeverre het afleiden van een productiviteitsgetal in de praktijk uitvoerbaar is. Dit zal worden gedaan door een relatie te leggen tussen productiviteit van de vegetatie en e_N , en door het afleiden van de relatie tussen soortensamenstelling en productiviteit van de vegetatie. Deze laatste

relatie is verkend via multivariate methoden. Wanneer er gegevens over nutriëntengehaltes in de vegetatie beschikbaar waren, is niet alleen gekeken naar de relaties van soortensamenstelling en biomassa productiviteit, maar ook naar de relatie met nutriëntenproductiviteit. Ter vergelijking is ook gekeken naar de relatie tussen de beschikbaarheid van nutriënten en de soortensamenstelling (op dezelfde wijze als boven, dus via e_N en via maten afgeleid met multivariate methoden). Deze beschikbaarheid kan op twee manieren geschat zijn: in observationele data uit incubatie experimenten, en in bemestingsexperimenten als de hoeveelheid toegediende nutriënten. In deze studie is uitsluitend gekeken naar N en P, hoewel er soms ook gegevens over andere nutriënten waren.

2 Materiaal en methoden

2.1 Gebruikte gegevens

Deze paragraaf bevat een korte beschrijving van de gebruikte datasets.

Ossekampen

De Ossekampen (Elberse et al. 1983) is een bemestingsproef op zware kleigrond gelegen in het Wageningse Binnenveld. Er zijn 22 veldjes van verschillende grootte, waarvan er zes als weiland en 16 als hooiland worden beheerd. De weiland veldjes hebben de volgende behandelingen: PK (1 veldje), NPK (2 veldjes), Ca (1 veldje), blanco (2 veldjes). De hooiland veldjes hebben de volgende behandelingen: N, P, K, PK, NPK, Ca, blanco, PK+N (elk 2 veldjes, de laatste behandeling vanaf 1966). Verdere details over de layout van de proef en de nutriëntengiften worden gegeven in Appendix 1. De proef loopt van 1957 tot 1999, en er zijn jaarlijks vegetatieopnamen gemaakt en productiemetingen gedaan. In de opnamen zijn de abundanties geschat als frequentie (aantal spruiten) per soort. In sommige jaren zijn ook gewasanalyses gedaan. Van de tijdreeks is hier slechts één waarneming per 10 jaar gebruikt, en deze waarnemingen zijn als onafhankelijk beschouwd. Voor de relatie met biomassa productiviteit zijn de waarnemingen gebruikt uit 1966, 1976, 1986 en 1996, voor de nutriënten productiviteit die uit 1989 en 1999. De PK+N veldjes zijn in de huidige analyse niet gebruikt.

Maaiproef kalkgrasland Bobbink

Deze maaitijden proef bestaat uit 32 veldjes in twee kalkgraslanden: de Wrakelberg en het Gerendal. Er zijn vier behandelingen: maaien in juni, augustus, en november, en tweemaal maaien (juni en november). Elke behandeling is op de twee locaties in vier blokken uitgevoerd (klassiek blok/plot proefschema). De plots zijn 70 X 70 cm, en biomassa is geknipt in subplots van 50 X 50 cm op 3 cm boven de grond, gedroogd en gewogen. De proef is aangelegd in 1984, en er zijn waarnemingen uit 1984, 1985 en 1986. Er zijn in deze jaren vegetatieopnamen gemaakt (abundantieschatting volgens Braun-Blanquet), en het geoogste materiaal is gescheiden op *Brachypodium pinnatum*, andere graminoiden, en kruiden, en per groep geanalyseerd op N en P. In 1986, na afloop van de proef, is dit ook gebeurd voor de ondergrondse biomassa. Opzet en analyse van deze proef worden uitvoerig beschreven door Bobbink & Willems (1991). In de huidige analyse zijn alleen de opnamen uit 1986 gebruikt. De chemische gehalten zijn niet gebruikt (en ook niet beschikbaar).

Bemestingsproef kalkgrasland Bobbink

Deze proef bestaat uit vijf blokken op twee locaties: Wrakelberg (2 blokken) en het Gerendal (2 blokken Laamhei en 1 blok Gerendal II). Elk blok van 6.5 X 1 m was onderverdeeld in vijf plots van 1 X 1 m, waarop de volgende behandelingen plaatsvonden: blanco, N, P, K, NPK. N werd toegediend als NH_4NO_3 ($10 \text{ g N m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$), P werd toegediend als NaH_2PO_4 ($3 \text{ g P m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$), en K werd toegediend als KCl ($10 \text{ g K m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$). De nutriënten werden opgelost in water en in twee porties toegediend in het late voorjaar van 1984, 1985 en 1986. De biomassa werd jaarlijks geknipt op subplots van 50 X 50 cm en uitgesplitst op soort. In 1985 werden bodemonsters genomen en opnamen gemaakt (abundantieschatting direct als bedekkingspercentage). Opzet en analyse van deze proef worden uitvoerig beschreven door Bobbink (1991). In de huidige analyse zijn alleen de blokken van Wrakelberg en Laamhei geanalyseerd. De blokken zijn per locatie samengenomen omdat verdere informatie ontbrak. Van de biomassa is hier alleen het

totaal (over alle phanerogame soorten) gebruikt. Van de beschikbare bodemgegevens (NO_3 , NH_4 , PO_4 , K en pH) zijn hier alleen de eerste drie gebruikt.

Gegevens wegbermen Schaffers (2000)

In tegenstelling tot de voorgaande datasets betreft het hier geen aangelegde experimenten, maar observationele data. In een selectie van wegbermen, die de variatie in Nederlandse bermvegetaties zo goed mogelijk representeren, zijn 74 plots van 25 m² uitgezet. Van deze plots is in 1992 de vegetatie opgenomen (gemodificeerde Braun-Blanquet schaal volgens van der Maarel 1979). De vegetatie werd onderscheiden in 15 typen, en Appendix 2 geeft een korte beschrijving van deze typen. In 1993 en 1994 is de vegetatie geoogst (vlak voor het reguliere maaibeheer) op vijf subplots van 50 X 50 cm. De geoogste biomassa is gewogen, en geanalyseerd op nutriënten. Wanneer het reguliere beheer bestond uit meerdere maaibeurten, werden de subplots even zoveel keer geoogst; en wanneer er nog hergroei plaatsvond na de laatste maaibeurt, werd deze in november geoogst. De getallen die in deze analyse zijn gebruikt betreffen de gesommeerde en per jaar gemiddelde biomassa productie en nutriëntenproductie. Wanneer er geen beheer plaatsvond is de peak standing crop gebruikt in plaats van de productie.

Uit alle door Schaffers verzamelde abiotische gegevens zijn voor de huidige analyse diegenen geselecteerd die in de bewerkingen van Schaffers (2000) de beste predictoren voor vegetatie-eigenschappen bleken te zijn. Alle gegevens zijn op dezelfde wijze getransformeerd als door Schaffers (2000); de abundanties zijn ongetransformeerd in de Van der Maarel schaal gelaten. De factor 'schaduw' is een schatting in drie klassen (0 = geen schaduw, 1 = licht beschaduwd, 2 = sterk beschaduwd). De factor GVG is een klasse indeling van de voorjaarsgrondwaterstand in acht klassen (0 = onder water, -7 = grondwaterstand lager dan 1.5 m onder maaiveld), waarbij de negatieve waarden zijn omgezet in positieve (om een betere aansluiting te krijgen met wat onder hydrologen gebruikelijk is). Twee plots waarop geen biomassa is bepaald zijn buiten beschouwing gelaten, en twee paren van elk twee plots waarvan de productie is geschat op grond van gemeenschappelijke subplots zijn samengevoegd (abiotische variabelen tot het gemiddelde, abundanties tot het maximum per soort). Dit levert een totaal van 70 plots.

Millingerwaard gegevens

Voor het testen van remote-sensingmethoden zijn in 2004 in de Millingerwaard 21 opnamen van 2 X 2 m gemaakt (abundantieschatting volgens Braun-Blanquet) waarvan de biomassa is bepaald door knippen op drie subplots van 0.5 X 0.5 m. Details worden gegeven door Kooistra et al. (2005). Het gaat hier om observationele data. Van deze opnamen zijn er zes niet gebruikt omdat ze begraasd zijn, waardoor de eenmalig bepaalde standing crop een sterke onderschatting van de productie zou opleveren.

Gegevens uit de vierde bosstatistiek

Voor de vierde bosstatistiek (Dirkse 1987) zijn in de periode 1984 - 1985 ca. 2000 vegetatieopnamen gemaakt van ondergroei in bos. Tegelijk is het staande houtvolume geschat. In het kader van de 'Houtoogststatistiek en prognose oogstbaar hout' (HOSP 1988-1999; Stolp 1995) zijn deze volumeschattingen herhaald rond 1990 en 1995. De volumeschatting heeft plaatsgevonden door het meten van DBH en hoogte per boom; de sequentiële metingen zijn beschikbaar per individuele boom. Per plot zijn er ca. 20 - 30 bomen bemeten. Van de gemeten bomen is de soort vastgesteld en de 'klasse' (als beheerst, hangend, heersend of overheersend, ingroeier / ondergroei, medeheersend, onderstandig, over- of bovenstaander, of dood). Uit de beschikbare metingen is een selectie gemaakt van vegetatieopnamen waarin tenminste één boom in meer dan één periode is bemeten (1984 / 1985 plus nog een van de andere jaren), en die in beide perioden tot de klasse 'heersend of

overheersend' of 'medeheersend' behoorde, en die tot een van de volgende soorten behoorde: inlandse eik, grove den, berk, beuk, fijnspar, douglas, zwarte els, japanse lariks, populier, corsicaanse den, es, gewone esdoorn, spaanse aak, Amerikaanse eik, wilg (dit zijn de boomsoorten waarvan tenminste 2500 metingen aanwezig zijn). Dit leverde 1212 bruikbare opnamen op.

Bovenstaande dataset is een rijke bron van gegevens: het aantal bruikbare opnamen is een veelvoud van alle andere datasets tezamen. De analyse is echter gecompliceerd omdat deze moet plaatsvinden per individuele boom, die vervolgens moeten worden geaggregeerd tot boomsoorten (met voor elke boomsoort een aparte calibratielijn om de productie te schatten uit de toename in DBH en hoogte), die vervolgens weer tot opnamen moeten worden geaggregeerd. Bovendien moet de gemiddelde jaarlijkse productie worden berekend uit de toename in houtvolume en het interval tussen de metingen, en dit interval is per plot verschillend. Een dergelijke gecompliceerde analyse valt buiten het bestek van dit oriënterende onderzoek. Wel zijn de gegevens toegankelijk gemaakt via een Access database.

2.2 Statistische methoden

Omdat het hier gaat om een verkennende studie is nog niet getracht een productiviteitsgetal per soort af te leiden. Wel is gekeken in hoeverre e_N kan dienen als een eerste schatting van zo'n productiviteitsgetal, of dat wellicht andere maten beter voldoen. Omdat het niet nodig was maten per soort af te leiden is vooral gewerkt met correlatiecoëfficiënten. Deze geven op een eenvoudige manier de sterkte van een relatie weer, en hebben als voordeel dat het niet nodig is van te voren te definiëren welke variabele als dosis en welke als respons moet worden opgevat. Dit is een voordeel omdat Ellenberggetallen doorgaans in beide richtingen worden gebruikt: enerzijds om uitspraken te doen over de verwachte biodiversiteit bij een gegeven beschikbaarheid van nutriënten, anderzijds om de beschikbaarheid van nutriënten te schatten uit de soortensamenstelling van de vegetatie. Bij een regressie benadering vergt dit twee afzonderlijke regressievergelijkingen die verschillend zijn geparametriseerd.

Bij de aangelegde experimenten is, om enig inzicht te krijgen in de oorzakelijke factoren achter de productieverschillen, ook gekeken naar de effecten van de afzonderlijke behandelingen op de productie. Deze proeven zijn daarom eerst op een 'klassieke' wijze geanalyseerd, volgens het schema $\text{productie} = f(\text{behandelingen})$. Dit is gedaan met ANOVA indien de proefopzet dit toeliet, anders met lineaire regressie. Hierbij is rekening gehouden met de blokstructuur, indien aanwezig en bekend. Verder zijn de experimenten geanalyseerd met CCA, eveneens rekening houdend met de blokstructuur. Dit geeft enig inzicht in het effect van de behandelingen op de soortensamenstelling.

Bij de observationele data van Schaffers is eerst een verkennende analyse gedaan met DCA, en is de correlatie tussen de DCA-assen en de abiotische variabelen vastgesteld. Dit is gedaan omdat hier -in tegenstelling tot de aangelegde experimenten- sprake is van een groot aantal, onderling gecorreleerde verklarende variabelen. De DCA plot geeft een globaal inzicht in het effect van elke afzonderlijke variabele op de vegetatie. Door vergelijking van verschillende modellen in CCA is vastgesteld hoe de vegetatie zo goed mogelijk verklaard kan worden uit een zo klein mogelijk aantal abiotische variabelen. Tevens is hierbij gekeken in hoeverre de soortensamenstelling kan worden verklaard uit de biomassa.

Er zijn in de huidige studie twee maten gebruikt die beschouwd kunnen worden als een eerste schatting van de productiviteitsgetallen: het (over de opname) gemiddelde Ellenberggetal voor nutriënten (e_N), en de 'sample score' uit CCA met biomassa als enige verklarende variabele.

De e_N is bepaald als het ongewogen gemiddelde Ellenberg N getal van de aanwezige soorten. De sample score is te beschouwen als een gewogen gemiddelde van de abundanties per soort, waarbij in CCA de weegfactoren zodanig zijn dat de biomassa (binnen de gegeven dataset) zo goed mogelijk wordt voorspeld. Hierbij zijn de weegfactoren ('species scores') op te vatten als indicatiegetallen die een schatting geven van het optimum van elke soort. Om deze reden zijn alle datasets geanalyseerd met CCA, hoewel RDA wellicht voor sommige een geschiktere techniek zou zijn gezien de geringe variatie in de vegetatiegegevens. Echter, in RDA zijn de species scores feitelijk regressiecoëfficiënten, en daarom niet te vergelijken met indicatiegetallen zoals Ellenberg.

De resultaten van de multivariate analyses worden voor een aantal datasets gegeven in de vorm van biplots. Voor hun interpretatie wordt verwezen naar Jongman et al. (1995) of Ter Braak & Smilauer (2002). Voor de hier gebruikte unimodale methoden is de interpretatie globaal als volgt: de projectie van de soortnamen op elke as geeft de volgorde van de optima ten opzichte van een denkbeeldige (DCA) of werkelijke (CCA) gradiënt. Verder hebben de biplots een afstand interpretatie: hoe dichter twee soorten bij elkaar staan hoe meer ze in hun gedrag op elkaar lijken, hoe dichter twee opnamen bij elkaar staan hoe meer ze in floristisch opzicht op elkaar lijken, en hoe dichter een soort bij een opname staat, hoe groter de kans om die soort in die opname aan te treffen. Voor dat laatste is het nodig het opnamen-plot en het soorten-plot in gelijke schaling over elkaar te projecteren. Om de relatie bodem => productie => soortensamenstelling te verkennen zijn correlatiematrices gemaakt; deze zijn grafisch weergegeven om de interpretatie te vereenvoudigen.

Alle univariate statistische bewerkingen zijn uitgevoerd met het programma GENSTAT v7.2.0 (Payne et al. 2003), de multivariate met CANOCO v4.5 (Ter Braak & Smilauer 2002). Van alle experimenten zijn de vegetatiegegevens voorbewerkt. Indeterminaten en onwaarschijnlijk geachte vondsten zijn verwijderd. In de enige dataset die ook (korst)mossen bevat (die van Schaffers), zijn deze herkenbaar gemaakt door hun code met een kleine letter te beginnen. Voor de analyse van het totaal zijn de (korst)mossen uit de data van Schaffers verwijderd om de vergelijkbaarheid met de andere gegevens te vergroten. In de datasets van Bobbink en van de Millingerwaard zijn de abundanties omgerekend naar procentuele bedekking en vervolgens $\log(X+1)$ getransformeerd. De abundanties van de Ossekampen zijn frequenties, deze zijn eveneens $\log(X+1)$ getransformeerd, en er is vanuit gegaan dat deze vergelijkbaar zijn met procentuele bedekking. De gegevens van Schaffers zijn abundantieschattingen in de schaal van Van der Maarel (1979). Deze zijn eerst ongetransformeerd geanalyseerd, maar voor de totaal-analyse ter wille van de vergelijkbaarheid getransformeerd naar $\log(\text{procentuele bedekking}+1)$. Alle analyses zijn ongewogen uitgevoerd, behalve in de (zeer heterogene) datasets van Schaffers en van het totaal, hier is in de multivariate analyse aan de weinig voorkomende soorten (met een frequentie van minder dan 0.2 X de frequentie van de algemeenste soort) een lager gewicht toegekend (omgekeerd evenredig met de frequentie van elke soort). Dit is vooral gedaan omdat het 'reciprocal averaging' algoritme zich niet goed leent voor zeer heterogene data. De productiegegevens zijn in alle datasets omgerekend naar t/ha; zij zijn bij benadering normaal verdeeld en zijn daarom ongetransformeerd geanalyseerd, behalve in de data van Schaffers, waar de oorspronkelijk toegepaste $\log(X+0.6)$ transformatie is gebruikt. In de data van Bobbink zijn de chemische gehalten in de bodem $\ln(X)$ getransformeerd, in de data van Schaffers is de oorspronkelijke transformatie gebruikt (zie Schaffers 2000).

3 Resultaten

3.1 Ossekampen

Effect van de behandelingen op de productie

Doordat in deze proef de behandelingen 'beheer' (hooiland of weiland) en 'bemesting' niet orthogonaal zijn, is een analyse van de volledige proef met ANOVA niet mogelijk. Daarom is een analyse met regressie gedaan, hetgeen de mogelijkheid geeft de interactie tussen beheer en bemesting te bepalen. Tabel 1 geeft het resultaat van een regressie van de productie op de behandelingen. De productie wordt beperkt door de combinatie van N en P (en misschien ook wel K, maar de behandeling NK komt niet voor). Alleen N en alleen P hebben geen enkel effect. De behandeling NPK leidt tot ruim een verdubbeling van de productie, van ca. 3 t/ha tot ca. 7 t/ha. De behandeling PK leidt tot een bijna significante verhoging van de opbrengst, wat er op wijst dat er ook een zekere beperking van de productie door K plaatsvindt. Verder heeft weiland een significant hogere opbrengst dan hooiland, en leidt bekalken ook tot een significant hogere opbrengst. Het hele model verklaart ca. 57% van de variantie in productie. Er was geen significante interactie tussen beheer en bemesting (niet in de tabel weergegeven).

*Tabel 1: Analyse van het effect van de behandelingen in de Ossekampen. Waarden zijn productie in ton/ha, als verschil met de referentie (=blanco, hooiland). Significantie bepaald met t-test, n=74. Verklaarde variantie van het hele model: 57%. Betekenis van de symbolen: ***, $p < 0.001$; **: $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$.*

Parameter	Schatting	t-waarde	Significantie
referentie	3.51	7.82	
weiland	1.50	3.31	**
Ca	1.35	2.19	*
K	-0.62	-0.88	ns
N	-0.67	-0.96	ns
NPK	3.82	6.66	***
P	0.42	0.6	ns
PK	1.15	1.87	ns

Effect van de behandelingen op de soortensamenstelling

Het effect van de behandelingen op de soortensamenstelling is gekwantificeerd met behulp van een voorwaartse selectie in CCA. Hoewel voor dit type experimenten waarbij de variatie in de vegetatie tamelijk klein is, RDA een meer geëigende techniek is voor de analyse, is hier gekozen voor CCA omdat in dat geval de 'species scores' gezien kunnen worden als indicatiegetallen, analoog aan de Ellenberggetallen. Het resultaat wordt gegeven in Tabel 2. Het effect van de behandelingen op de vegetatie is zeer significant, en het percentage verklaarde variantie (bijna 30%) is hoog voor multivariate begrippen. Slechts het verschil tussen de behandelingen 'blanco' en 'P' is niet significant. Het percentage verklaarde variantie van een model met productie als enige verklarende variabele is aanzienlijk lager dan dat van een model met alle behandelingen (ruim 7%), hoewel nog altijd zeer significant. Dit duidt er op dat de verschillen in vegetatie tussen de behandelingen niet uitsluitend via productie tot stand komen; 93% van de variantie in de abundanties van de soorten wordt door iets anders verklaard!

Tabel 2: Resultaat van CCA analyse op de Ossekampen. De percentages verklaarde variantie en de F-waarden hebben bij de behandelingen betrekking op het contrast tussen een model met de betreffende term en alle termen er boven, en een model met alleen de termen er boven (voorwaartse selectie). De weggelaten termen (P en weiland) zijn dus de referenties; dit betekent dat het verschil tussen P en blanco niet significant is. De regel 'productie' heeft betrekking op een model met productie als enige verklarende variabele. De significantie is bepaald door middel van 999 random permutaties. Aantal plots: 74, aantal soorten: 102. Zie Tabel 1 voor de betekenis van de symbolen.

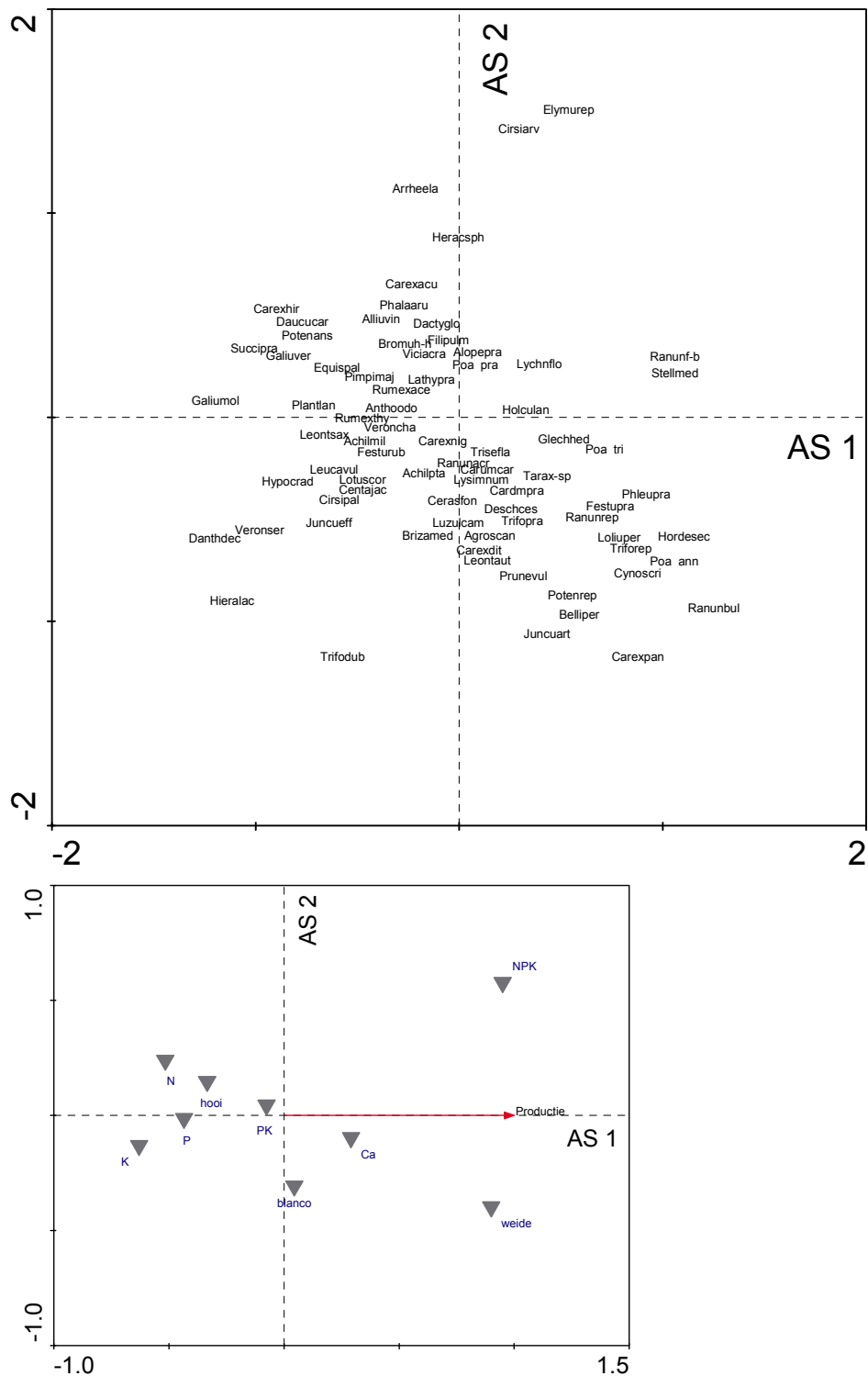
Behandeling	% VV	F	Significantie
hooi	11.04%	8.86	***
NPK	5.52%	4.97	***
Ca	4.29%	3.8	***
N	2.45%	2.18	***
K	2.45%	1.89	**
PK	1.84%	1.67	*
blanco	1.23%	1.15	ns
som	28.82%		
productie	7.36%	5.65	***

Relatie soortensamenstelling - productie

Om een globaal beeld te krijgen hoe de verschillen in productie samenhangen met verschillen in soortensamenstelling, en de behandelingen die deze veroorzaakt hebben, is een diagram gemaakt van de hierboven uitgevoerde CCA (met productie als enige verklarende variabele; Figuur 1). In dit diagram zijn de behandelingen geprojecteerd als 'passieve' variabelen. Omdat productie de enige 'actieve' verklarende variabele is, worden alle verschillen die met productie samenhangen weergegeven langs de eerste (horizontale) as. Wanneer de soortnamen op deze as worden geprojecteerd, geeft hun volgorde de volgorde van het 'productiegetal' voor deze proef. Alle verschillen die niet met productie samenhangen worden weergegeven langs de tweede (verticale) en hogere (onzichtbare) assen.

Schatting van beschikbaarheid en productie uit soortensamenstelling

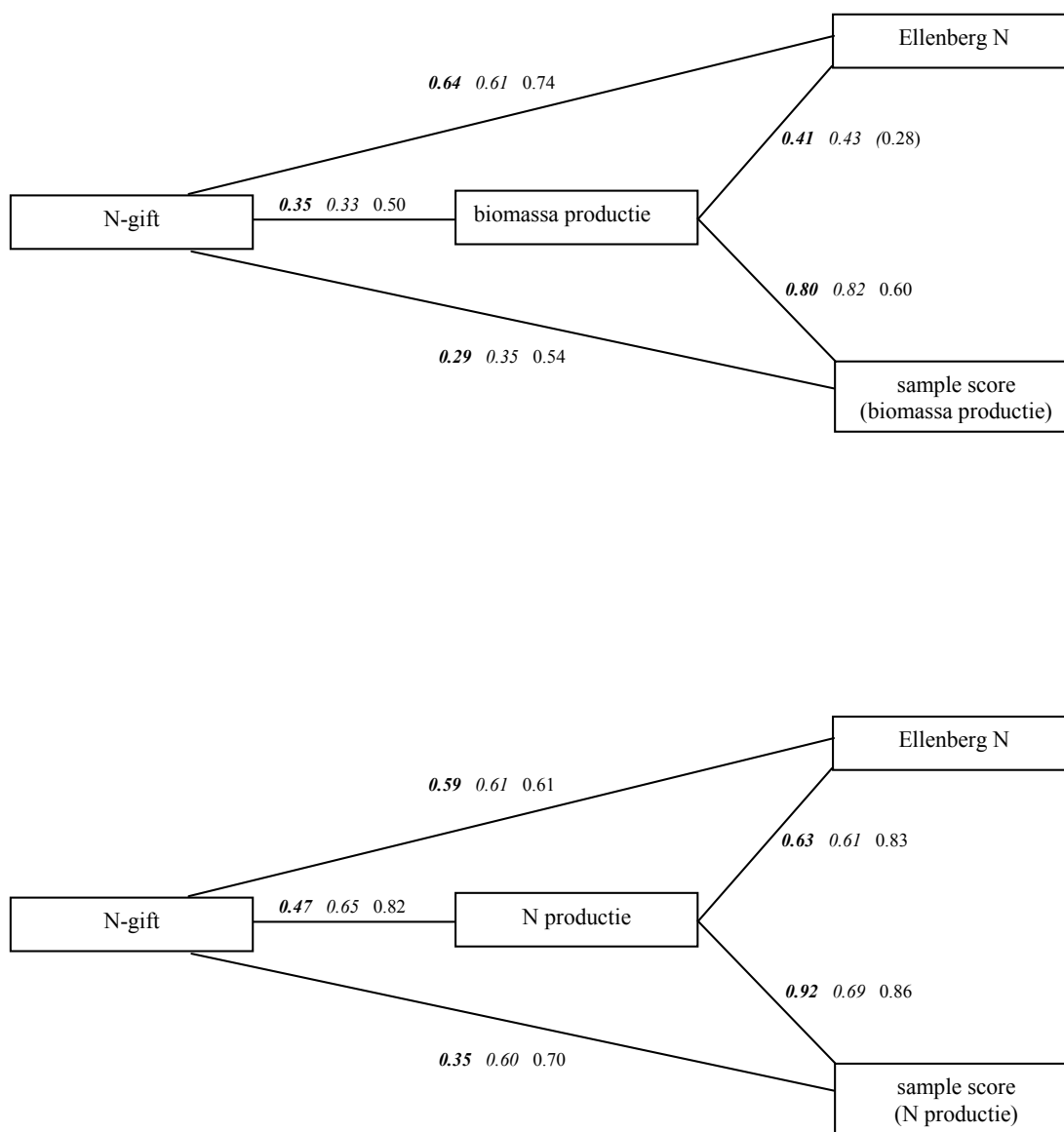
Omdat in een situatie waarin de beschikbaarheid geschat moet worden uit de productiviteit of uit de soortensamenstelling van de vegetatie niet bekend is welke nutriënt beperkend is, is bij de verdere analyse de informatie die hierop betrekking heeft niet gebruikt, en is alleen gekeken naar de relatie met de N-gift en de P-gift (K is ter wille van de eenvoud buiten beschouwing gelaten). De beschikbaarheid van N en P is gekwantificeerd op de eenvoudigste wijze, namelijk als 1 wanneer dit nutriënt werd toegediend, en anders 0. Er is dus geen rekening gehouden met de verschillen in toegediende hoeveelheid nutriënten (die overigens per nutriënt gestrengeld zijn met de toediening van andere nutriënten, zie Appendix 1), en ook niet met eventuele verschillen in mineralisatie tussen de veldjes (bij voorbeeld tussen hooiland en weiland). Als maat voor het effect op de soortensamenstelling van de vegetatie zijn gebruikt (1) het ongewogen gemiddelde Ellenberg N getal (e_N), en (2) de 'sample score' van de eerste as van een CCA met productie (resp. biomassa, N of P productie) als enige verklarende variabele. Deze 'sample score' kan gezien worden als een gewogen gemiddelde van abundanties per soort, waarbij de weegfactoren zodanig gekozen zijn dat de respons van de soorten op de verklarende variabele (in dit geval dus productie) optimaal wordt weergegeven. De analyse is uitsluitend uitgevoerd op correlatiecoëfficiënten, het resultaat wordt gegeven in Figuur 2.



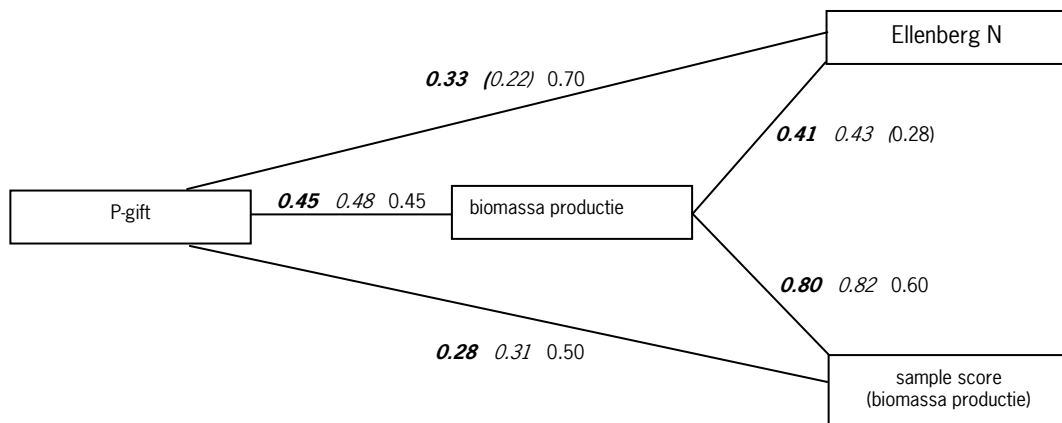
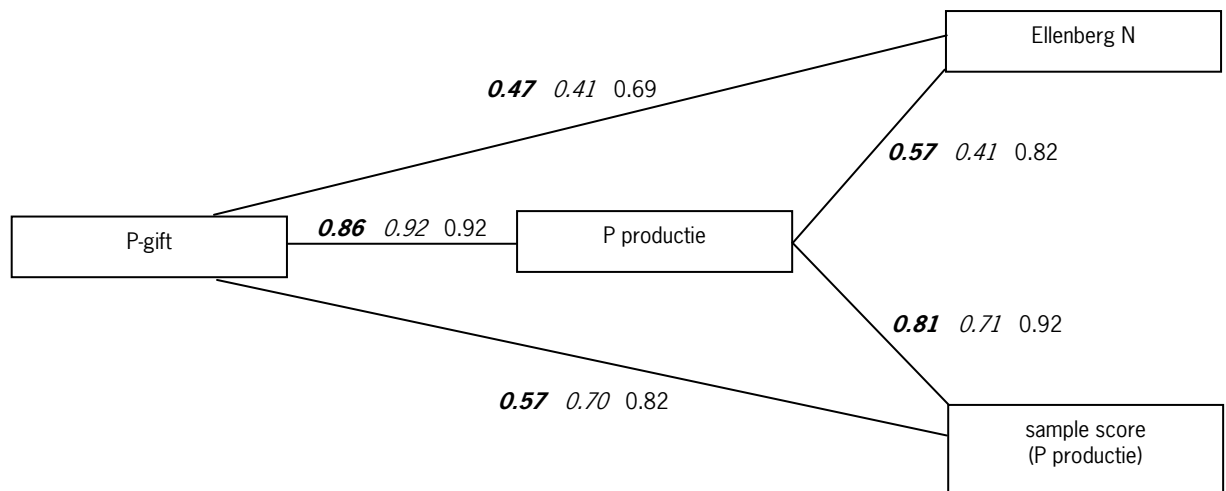
Figuur 1: CCA diagram van de Ossekampen. Boven: selectie van de algemeenste soorten, onder: verklarende variabelen (biomassa actief, behandelingen passief, als centroiden van de sample scores per behandeling). Eigenwaarden: $\lambda_1 = 0.119$, $\lambda_2 = 0.21$, $\lambda_3 = 0.117$, $\Sigma\lambda = 1.631$, dus de biomassa verklaart 7.3% variantie en het hele plot verklaart 20.2% van de variantie in de abundanties van de soorten * Aantal plots: 74, aantal soorten: 102. Verklaring van de soortcodes in Appendix 3.

*met de notatie λ_x wordt bedoeld: de x-de eigenwaarde, met als $\Sigma\lambda$ de som van alle eigenwaarden. Het percentage verklaarde variantie per as kan berekend worden als $\lambda_x / \Sigma\lambda$.

* met de notatie λ_x wordt bedoeld: de x-de eigenwaarde, met als $\Sigma\lambda$ de som van alle eigenwaarden. Het percentage verklaarde variantie per as kan berekend worden als $\lambda_x / \Sigma\lambda$.



Figuur 2 (voor toelichting zie onderschrift op pag. 23)



Figuur 2: Pearson correlatiecoëfficiënten in de Ossekampen, grafisch weergegeven. Elke groep van drie coëfficiënten heeft betrekking op de verschillende beheersvormen: **weiland + hooiland samen**, **hooiland**, **weiland**. Aantal gebruikte waarnemingen: voor de biomassa productiviteit hooiland n=56, weiland n=18, voor de nutriëntenproductiviteit hooiland n=28, weiland n=12. Niet-significante coëfficiënten ($P > 0.05$) tussen haakjes.

Uit Figuur 2 blijkt dat er een zwakke correlatie is tussen de beschikbaarheid van N en P enerzijds, en de biomassa productie anderzijds ($r \approx 0.4$, dit komt overeen met ca. 15% verklaarde variantie). De correlatie met de nutriëntenproductiviteit is sterker ($r \approx 0.5$ voor N en 0.9 voor P). Verder blijkt e_N een redelijke schatter te zijn voor zowel de productie als de beschikbaarheid van N en P, met correlatiecoëfficiënten in de orde van 0.4 - 0.6. De 'sample scores' uit CCA geven een iets betere correlatie met de productiviteit dan e_N ($r \approx 0.8$), maar de correlatie met de beschikbaarheid is meestal zwak ($r \approx 0.3$ - 0.7). Bij de interpretatie van deze gegevens moet er wel rekening mee gehouden worden dat door de opzet van de proef de behandelingen met N en P niet geheel onafhankelijk zijn ($r = 0.28$). Een deel van de correlaties met N beschikbaarheid kan dus veroorzaakt zijn door een effect van P beschikbaarheid, of andersom.

3.2 Maaitijdenproef kalkgraslanden Bobbink

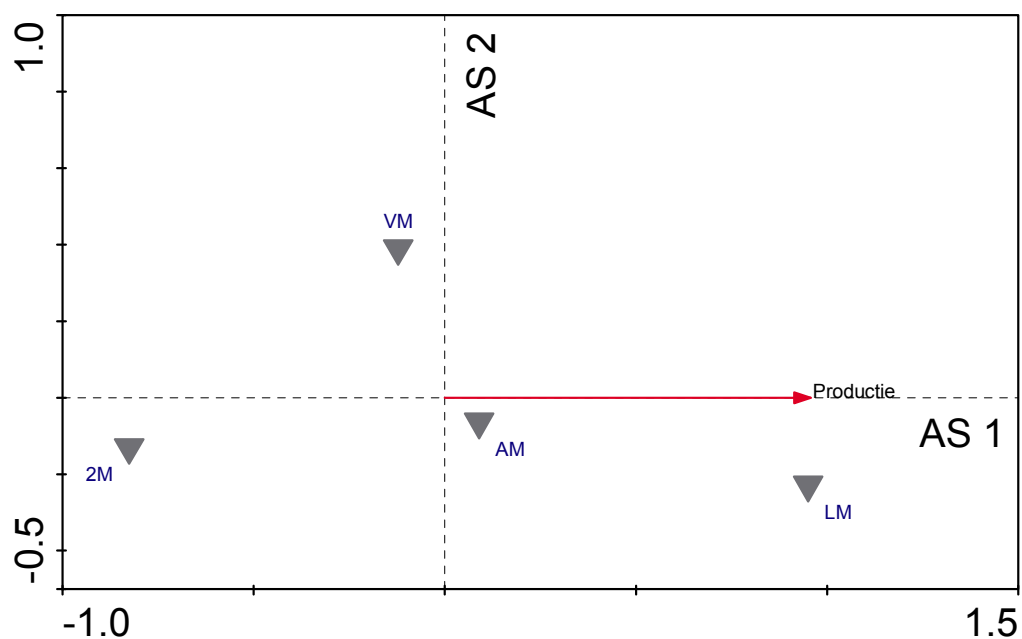
Deze proef heeft een klassiek schema van behandelingen op subplots binnen plots binnen blokken (de twee locaties Wrakelberg en Gerendal). Daarom was hier een analyse met ANOVA wel mogelijk. Verder is de proef geanalyseerd met CCA, met achtereenvolgens de maaitijden en de productie als verklarende variabele. In ANOVA zijn als behandelingen achtereenvolgens beschouwd e_N , de productie, en de score op de eerste CCA-as met productie als verklarende variabele. Tabel 3 geeft het resultaat van de CCA, en Tabel 4 dat van de ANOVA. De CCA analyse laat een (juist) significant effect zien van maaitijd op soortensamenstelling; het effect van tweemaal maaien is significant verschillend van het effect van alle andere behandelingen. Er blijkt ook een (juist) significante relatie te bestaan tussen de soortensamenstelling van de vegetatie en de productie (verklaarde variantie 5.63%); deze wordt globaal weergegeven in Figuur 3.

Tabel 3: Resultaat van CCA analyse op de maaitijdenproef. De percentages verklaarde variantie en de F-waarden hebben bij de behandelingen betrekking op het contrast tussen een model met de betreffende term en alle termen er boven, en een model met alleen de termen er boven (voorwaartse selectie). De weggelaten term (augustus maaien) is dus de referentie; alleen bij tweemaal maaien verschilt de soortensamenstelling significant van die van de andere behandelingen, andere verschillen zijn niet significant. De regel 'productie' heeft betrekking op een model met productie als enige verklarende variabele. De significantie is bepaald door middel van 999 permutaties binnen de blokken. Aantal plots: 32, aantal soorten: 72. Zie Tabel 1 voor de betekenis van de symbolen.

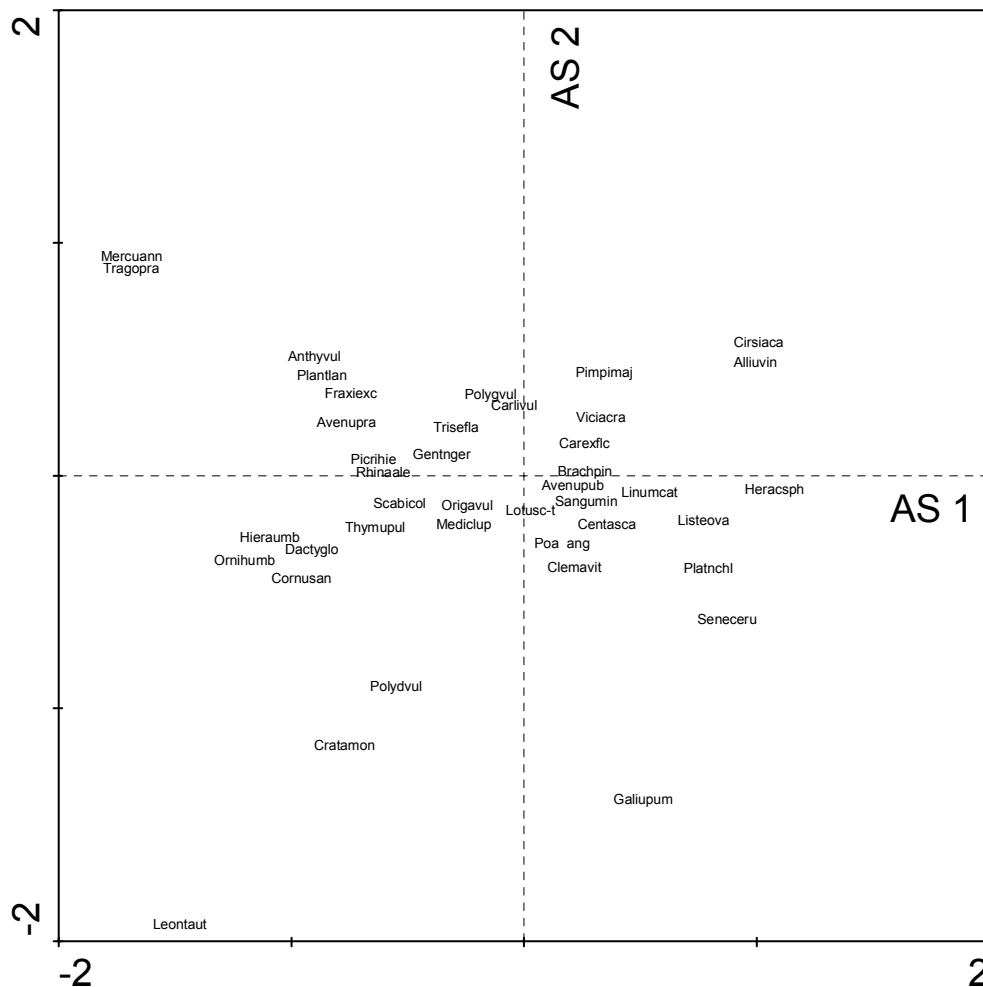
Behandeling	% VV	F	Significantie
tweemaal	5.63%	1.46	*
november	5.63%	1.25	ns
juni	4.22%	1.03	ns
som	15.47%		
productie	5.63%	1.37	*

Tabel 4: Maaitijdenproef: resultaat van ANOVA op e_N, biomassa en de eerste CCA as (met biomassa als enige verklarende variabele), met de maaitijden als behandelingen en locatie/plot als blokvariabelen. De waarden zijn gemiddelden per behandeling, biomassa in t/ha. Binnen elke kolom duiden verschillende letters op significante verschillen ($p < 0.05$) tussen de behandelingen. Aantal plots: 32. Zie Tabel 1 voor de betekenis van de symbolen. Volledige ANOVA in Appendix 4.

Maaien:	e_N		Biomassa		CCA-AX1	
tweemaal	3.22	a	1.87	a	-1.16	a
juni	3.32	a	2.31	b	-0.18	b
augustus	3.32	a	2.69	b	0.12	b
september	3.22	a	3.36	c	1.45	c
F-waarde	1.07	ns	20.27	***	12.34	***



Figuur 3A: CCA diagram van de maaitijdenproef: A, verklarende variabelen (biomassa actief, behandelingen passief); B, selectie van de algemeenste soorten; Eigenwaarden: $\lambda_1=0.040$, $\lambda_2=0.087$, $\lambda_3=0.078$, $\Sigma\lambda=0.71$, dus de productie verklaart 5.6% van de variantie in de abundanties van de soorten, en de figuur representeert 17.9% van die variantie. De symbolen geven de centroiden van de sample scores per behandeling, 2M = 2X maaien, VM = juni, AM = augustus, LM = november maaien. De blokken zijn behandeld als covariabelen. Aantal plots: 32. Aantal soorten: 72; verklaring van de soortcodes in Appendix 3.



Figuur 3B: voor toelichting zie Fig 3A

Uit de resultaten van de ANOVA blijkt dat de maaitijden een significant effect hebben op de productie, die toeneemt in de volgorde tweemaal < juni = augustus < september. Dit effect wordt ook weerspiegeld langs de eerste CCA-as, waar de score in dezelfde volgorde toeneemt. Het effect van de behandelingen op e_N is echter niet significant. Tabel 5 geeft de correlatiematrix tussen productie, e_N en de eerste CCA-as. Er blijkt vrijwel geen correlatie te bestaan tussen e_N en productie ($r=0.06$), maar wel tussen de eerste CCA-as en productie ($r=0.85$). Blijkbaar is er wel een verband tussen soortensamenstelling van de vegetatie en productiviteit, maar komt dit niet tot uiting in e_N . Een mogelijke verklaring hiervoor is dat de verschillen meer zitten in de abundantie per soort dan in de soortensamenstelling zelf; de abundantie telt niet mee in de (hier ongewogen) e_N , maar wel in de CCA. Dit wordt echter weersproken door het feit dat een CCA die alleen rekening houdt met aan- en afwezigheid (niet getoond) nog steeds een juist significant ($p \approx 0.05$) effect van productie oplevert.

Tabel 5: Correlatiematrix van indicatoren voor nutriëntenbeschikbaarheid in de maaitijdenproef. Aantal plots: 32.

	e_N	CCA-As1	Biomassa
e_N	1.00		
CCA-As1	-0.13	1.00	
productie	0.06	0.85	1.00

3.3 Bemestingsproef kalkgraslanden Bobbink

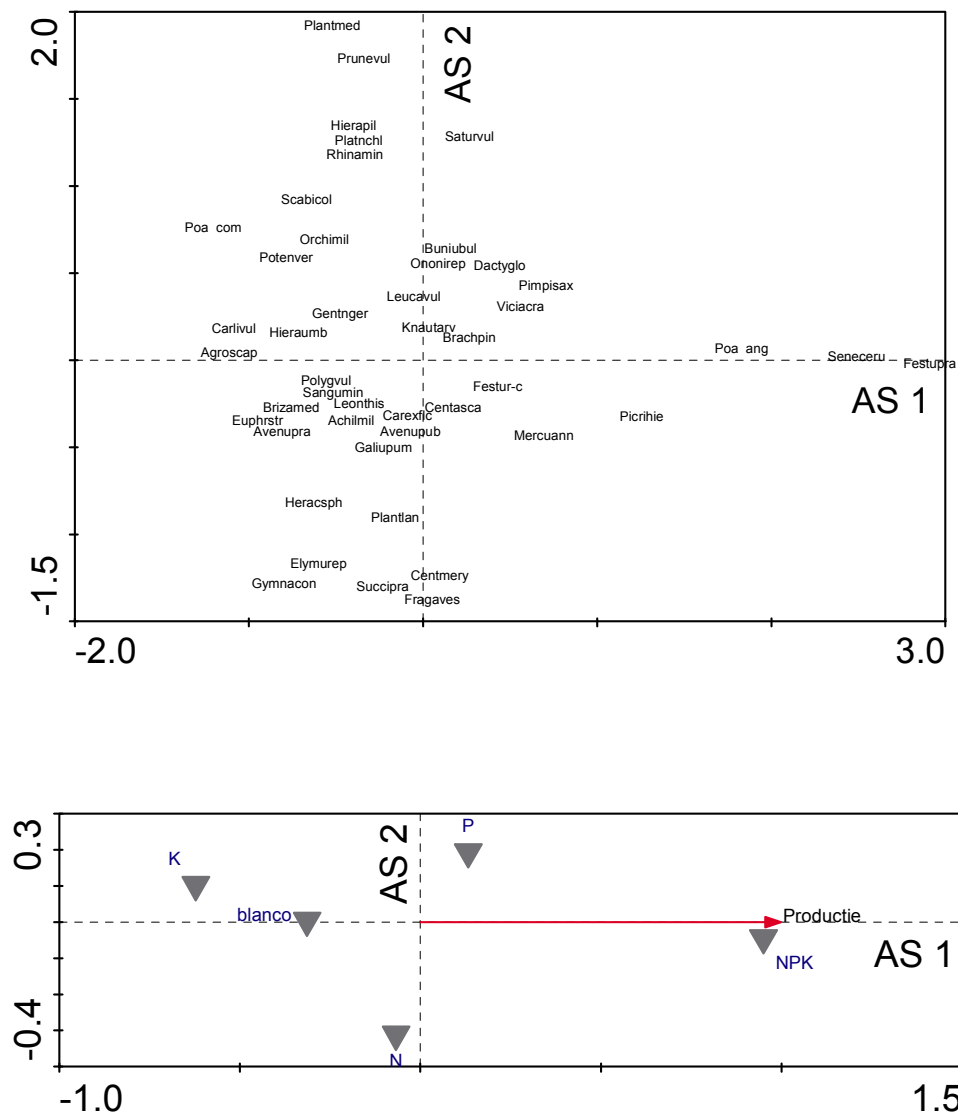
Evenals in het vorige experiment is de opzet hier zodanig dat een analyse met ANOVA mogelijk is. Ook hier is dit weer gedaan in combinatie met CCA, met achtereenvolgens de behandelingen en de productie als verklarende variabele. De twee locaties (Wrakelberg en Gerendal) zijn zowel in de ANOVA als in de CCA als blokvariabelen gebruikt. Tabellen 6 en 7 en Figuur 4 geven het resultaat. Uit de CCA analyse blijkt een significant effect van de behandelingen op de abundanties van de soorten; de behandelingen met P en NPK verschillen significant van elkaar en van de andere behandelingen. Er is ook een significante relatie tussen de abundanties van de soorten en de productie (Tabel 6). De effecten van beide op de soorten worden globaal weergegeven in Figuur 4. De behandeling NPK leidt tot een verhoging van de productie, en alleen N en P in mindere mate. N (al of niet in combinatie met P) leidt vooral tot een toename van grassen (bij voorbeeld *Festuca rubra*, *F. pratensis*, *Poa angustifolia*).

Tabel 6: Resultaat van CCA analyse op de bemestingsproef in kalkgrasland. De percentages verklaarde variantie en de F-waarden hebben bij de behandelingen betrekking op het contrast tussen een model met de betreffende term en alle termen er boven, en een model met alleen de termen er boven (voorwaartse selectie). De weggelaten term (N) is dus de referentie; alleen de effecten van P en NPK verschillen significant van elkaar en van de rest van de behandelingen. De regel 'productie' heeft betrekking op een model met productie als enige verklarende variabele. De significantie is bepaald door middel van 999 permutaties binnen de blokken. Aantal plots: 20, aantal soorten: 63. Zie Tabel 1 voor de betekenis van de symbolen.

Behandeling	% VV	F	Significantie
P	8.43%	1.52	*
NPK	8.43%	1.68	*
K	6.02%	1.17	ns
blanco	4.82%	0.96	ns
	27.71%		
productie	10.84%	2.09	**

Tabel 7: Bemestingsproef kalkgraslanden: resultaat van ANOVA op e_N, biomassa en de eerste CCA as (met biomassa als enige verklarende variabele), met de bemestingen als behandelingen en de locatie als blokvariabele. De waarden zijn gemiddelden per behandeling, biomassa in t/ha. Binnen elke kolom duiden verschillende letters op significante verschillen ($p < 0.05$) tussen de behandelingen. Aantal plots: 20. Zie Tabel 1 voor de betekenis van de symbolen. Volledige ANOVA in Appendix 5.

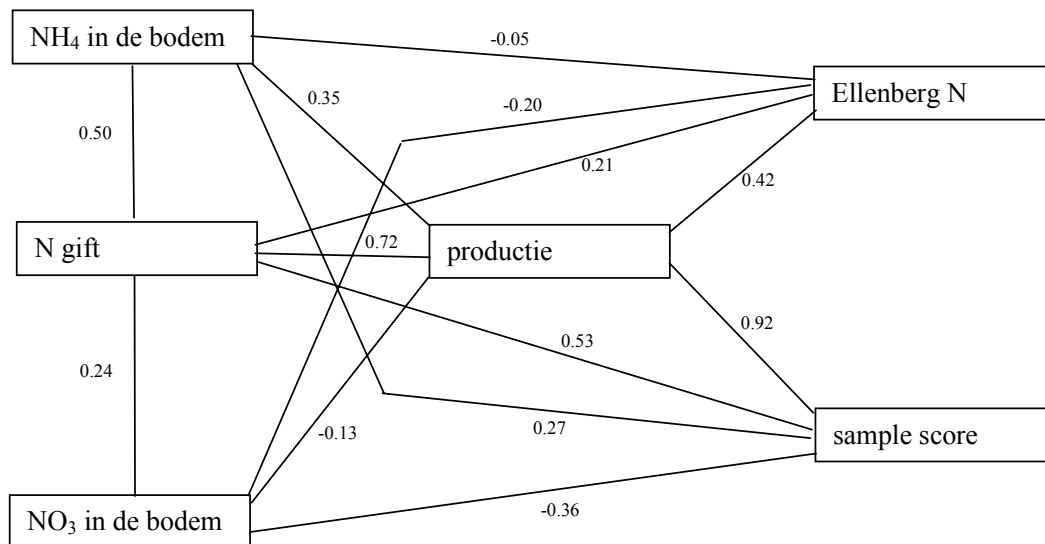
Behandeling	e_N		Biomassa		CCA-AX1	
blanco	3.33	a	2.95	a	-0.49	ab
K	3.05	b	2.63	a	-1.05	a
P	3.20	ab	3.70	b	0.25	b
N	3.23	ab	3.85	b	-0.07	ab
NPK	3.31	a	5.73	c	1.52	c
F-waarde	1.74	ns	22.03	***	6.74	**



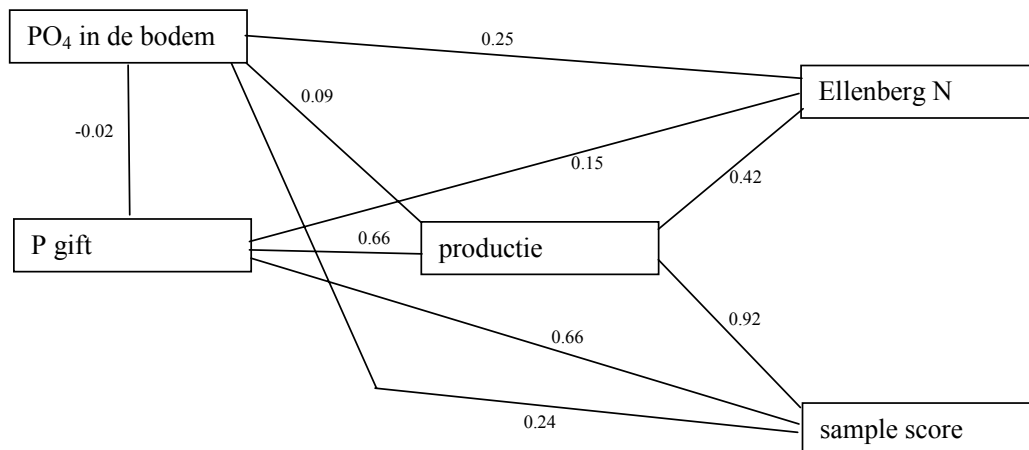
Figuur 4: CCA diagram van de kalkgrasland bemestingsproef. Boven: selectie van de algemeenste soorten, onder: verklarende variabelen (biomassa actief, behandelingen passief). Eigenwaarden: $\lambda_1=0.091$, $\lambda_2=0.113$, $\lambda_3=0.107$, $\Sigma\lambda=0.83$, dus de biomassa verklaart 11.0% van de variantie in de abundanties van de soorten, en de figuur representeert 25% van die variantie. De symbolen geven de centroiden van de sample scores per behandeling. Aantal plots: 20. Aantal soorten: 63; verklaring van de soortcodes in Appendix 3.

Uit de resultaten van de ANOVA blijkt dat de bemesting een significant effect heeft op de productie, die toeneemt in de volgorde blanco = K < P = N < NPK (Tabel 7, vlg. Figuur 4). Dit effect wordt ook weerspiegeld langs de eerste CCA-as, waar de score van de NPK plots significant hoger is (corresponderend met een hogere productie; Figuur 4) dan van de andere plots. De behandelingen hebben echter geen significant effect op e_N. Figuur 5 is een

grafische weergave van de correlatiematrix tussen N- en P-gift, nutriëntengehaltes in de bodem, e_N en CCA scores. Er zijn sterke correlaties tussen behandeling met N en P, en de productie. e_N heeft vooral een voorspellende waarde voor de productie (hoewel net niet significant bij $p < 0.05$, maar dit heeft ook te maken met het kleine aantal waarnemingen). Verder heeft de score op de eerste CCA as een significante relatie met de productie en de P-gift, en in iets mindere mate ook met de N-gift. Het NH_4 gehalte in de bodem is significant gecorreleerd met N bemesting. Alle andere relaties zijn niet significant ($r < 0.4$) en in sommige gevallen zelfs negatief.



Figuur 5A



Figuur 5B

Figuur 5. Pearson correlatiecoëfficiënten in de kalkgrasland bemestingsproef, grafisch weergegeven (A: voor N, B: voor P). Aantal waarnemingen: 20; correlaties zijn significant ($p < 0.05$) vanaf $|r| > 0.44$.

3.4 Gegevens wegbermen Schaffers (2000)

Voorspelling van de vegetatie op grond van productie en abiotische gegevens

Tabel 8 geeft de correlatiematrix van de gebruikte verklarende variabelen. Er zijn sterke correlaties ($|r| > 0.5^1$) tussen de nutriëntengehaltes in de bodem, de N-mineralisatie, en de mate van beschaduwing. Ook zijn de twee indicatoren voor vocht beschikbaarheid (GVG-klasse en vochtgehalte begin maart) sterk gecorreleerd. Met behulp van verschillende modellen in CCA is gekeken in hoeverre de samenstelling van de vegetatie kan worden voorspeld uit een beperkte set van deze verklarende variabelen. Tabel 9 geeft het resultaat. Alle variabelen uit Tabel 8 hebben een significant ($p < 0.05$) effect, en een model met al deze variabelen heeft een (voor multivariate begrippen) hoge verklaarde variantie (38%). Opvallend is de hoge bijdrage van de factor vocht aan de fit van het model (bijna 13% verklaarde variantie van een model met alleen de termen voor vocht beschikbaarheid). Een model met alleen de termen waarvoor $|r| < 0.5$ verklaart nog ruim 28% van de variantie; pH en extraheerbaar K zijn de enige bodemchemische variabelen in dit model. Vergeleken met de abiotische omgevingsvariabelen is de voorspellende waarde van de productie voor de vegetatie slechts gering met ruim 4% verklaarde variantie (maar wel significant, $p = 0.001$ bij 999 permutaties).

*Tabel 8: Correlatiematrix van de geselecteerde verklarende variabelen uit Schaffers (2000). Absolute waarden boven 0.5 zijn **vet** weergegeven. Aantal plots: 70.*

	Maaifreq	Schaduw	pH	NO3	NH4	PO4	K	Nmin	GVG
schaduw	0.02	1.00							
pH	0.48	0.10	1.00						
NO3	0.24	0.53	0.43	1.00					
NH4	0.01	0.16	0.18	0.53	1.00				
PO4	0.05	0.54	0.48	0.78	0.50	1.00			
K	0.30	0.39	0.44	0.64	0.72	0.54	1.00		
N mineralisatie	-0.08	0.50	-0.06	0.67	0.62	0.58	0.48	1.00	
GVG	-0.38	0.21	-0.05	0.25	0.38	0.41	0.13	0.53	1.00
vochtgehalte	0.51	-0.15	0.31	0.09	0.11	-0.07	0.31	-0.33	-0.69

Variatie in de vegetatie

Figuur 6A is het DCA soortenplot van Schaffers' data, en Figuur 6B het sample plot. De eerste as (die de belangrijkste variatierichting van de vegetatie weerspiegelt) correspondeert met een gradiënt van 'voedselrijke' naar 'voedselarme' vegetaties: van rechts naar links achtereenvolgens vegetaties van open zand, droge heiden, vochtige heiden, en diverse grasland typen (die onderling worden gescheiden langs de tweede as) (vergelijk het soortenplot en de beschrijvingen van de typen in Appendix 2). In Figuur 6C zijn de productie en de abiotische variabelen uit het model 'alle variabelen behalve NH_4 , NO_3 en vochtgehalte' (Tabel 9) in het sample plot van Figuur 6B geprojecteerd. Het blijkt dat de eerste as inderdaad correspondeert met de 'voedselrijkdom' variabelen K en PO_4 , maar dat N-mineralisatie en productie sterk met de tweede as zijn gerelateerd.

¹ met de notatie $|x|$ wordt bedoeld: de absolute waarde van x

Tabel 9: Percentage verklaarde variantie van verschillende CCA modellen met de geselecteerde variabelen uit Schaffers (2000). $\Sigma\lambda(\text{can})$ = som van de canonische eigenwaarden, $\%VV = \Sigma\lambda(\text{can}) / \Sigma\lambda$ ($\Sigma\lambda = 7.41$, dit is de som van alle eigenwaarden). De significantie is getest door middel van een permutatietoets (999 random permutaties). De variabelen van model 1 hebben alle een significant effect op $p < 0.05$, die van model 3 op $p = 0.001$. Het effect van productie is significant op $p = 0.001$.

Model #	variabelen	$\Sigma\lambda(\text{can})$	$\%VV$
1	alle variabelen ¹⁾	2.82	38.1%
2	alle variabelen behalve NH ₄ , NO ₃ en vochtgehalte ²⁾	2.44	32.9%
3	alle variabelen beh. NH ₄ , NO ₃ , PO ₄ , N-mineral. en vochtgehalte ³⁾	2.1	28.3%
4	alleen bodemchemie	1.77	23.9%
5	alleen vochtbeschikbaarheid	0.95	12.8%
6	alleen beschaduwning	0.44	5.9%
7	alleen maaifrequentie	0.41	5.5%
8	productie	0.31	4.2%

¹⁾ dit zijn de variabelen uit Tabel 8, dus exclusief productie; ²⁾ dit zijn de variabelen uit Tabel 8 waarvoor $|r| < 0.6$; ³⁾ dit zijn de variabelen uit Tabel 8 waarvoor $|r| < 0.5$

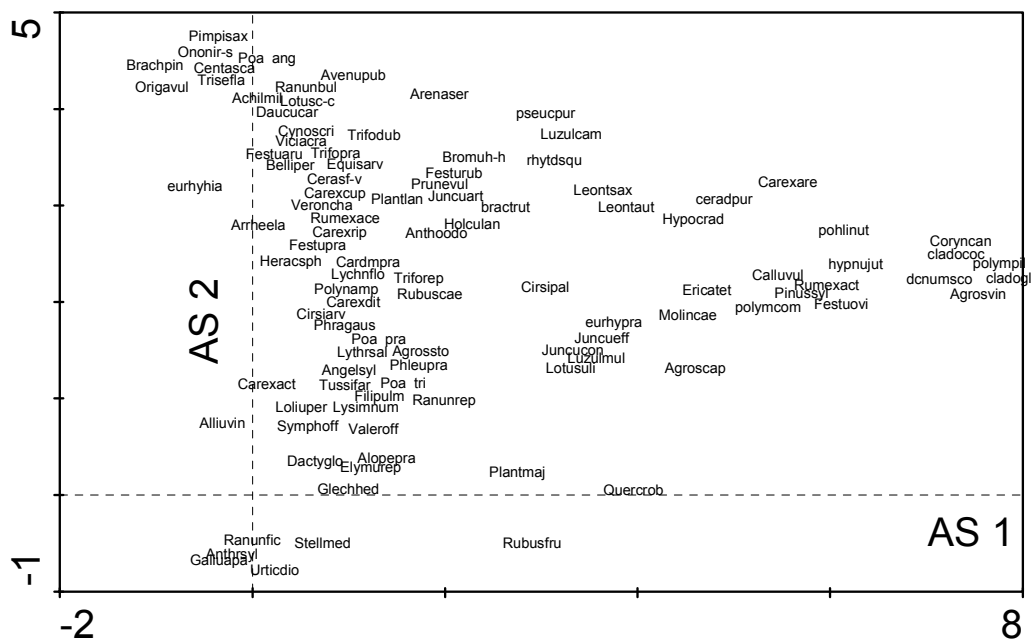
Figuur 7A is het sample plot van een CCA met productie als enige verklarende variabele, in Figuur 7B zijn de abiotische variabelen uit Figuur 6C hieraan als 'passieve' variabelen (dus zonder invloed op de sample scores) toegevoegd. Dit plot geeft enig idee van de voorspellende waarde van de productie voor de vegetatie. Deze blijkt niet zeer groot te zijn. Sommige vegetatietypen (met name de heideachtige) worden van de rest gescheiden langs de tweede as, die geen relatie heeft met productie. Andere vegetatietypen worden juist langs de eerste as 'uit elkaar getrokken', met andere woorden binnen hetzelfde vegetatietype komen aanzienlijke verschillen in productie voor.

Effect van de abiotische variabelen op de productie

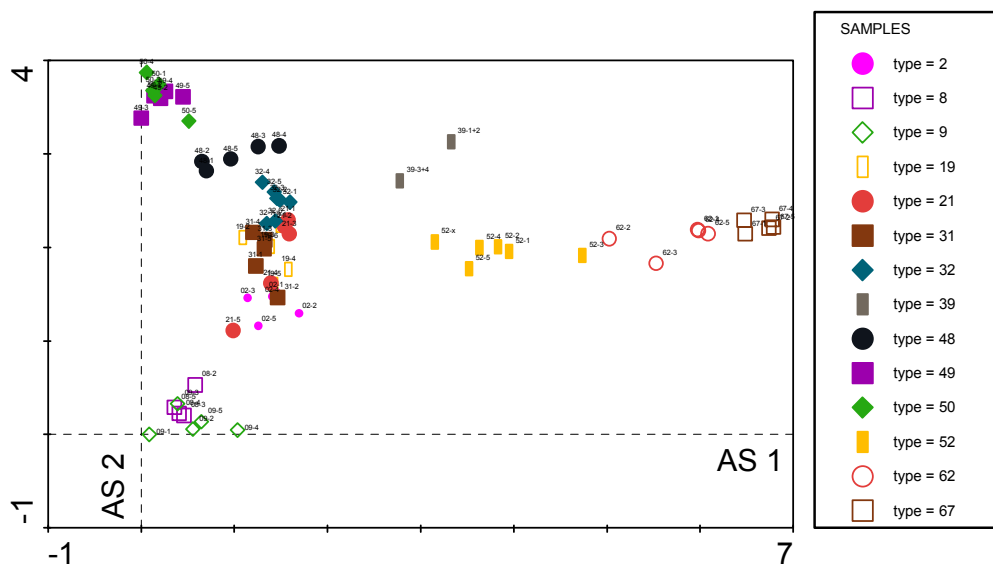
Om een idee te krijgen welke factoren het meest bepalend zijn voor de productie is een regressie uitgevoerd van de abiotische variabelen op de productie. Hierbij is een achterwaartse selectie uitgevoerd, waarbij, beginnend met een model met alle termen uit Tabel 8, stapsgewijs de termen zijn weggelaten die het minst bijdragen aan de fit van het model, totdat alleen termen met een significant effect overblijven. Tabel 10 geeft het resultaat. Een model met uitsluitend termen met een significant effect verklaart ruim 48% van de variantie in productie. Het blijkt dat de factor vocht zeer bepalend is voor de productie, met een unieke bijdrage van 40% aan de verklaarde variantie. Pas daarna volgen N-mineralisatie (unieke bijdrage 18%) en beschaduwning (unieke bijdrage 13%). Van de bodemfactoren heeft alleen pH een significante bijdrage. Verder is opvallend dat er een sterke interactie is, dit blijkt uit sterk negatieve waarde van de term 'onbepaald'. De aard van deze interactie is niet onderzocht.

Tabel 10: Effect van de abiotische variabelen op de productie in de data van Schaffers (2000). De percentages verklaarde variantie zijn die van het hele model (eerste rij) en de unieke bijdrage van elke term (dat wil zeggen het verlies aan verklaarde variantie bij weglaten van deze term). 'Onbepaald' = verklaarde variantie van het hele model min de som van de unieke bijdragen van elke term (de negatieve waarde duidt op interactie). Betekenis van de kolom 'sign': de absolute waarde geeft het significantieniveau ($3 = p < 0.001$, $2 = p < 0.01$), het teken is het teken van de regressiecoëfficiënt. Aantal plots: 70.

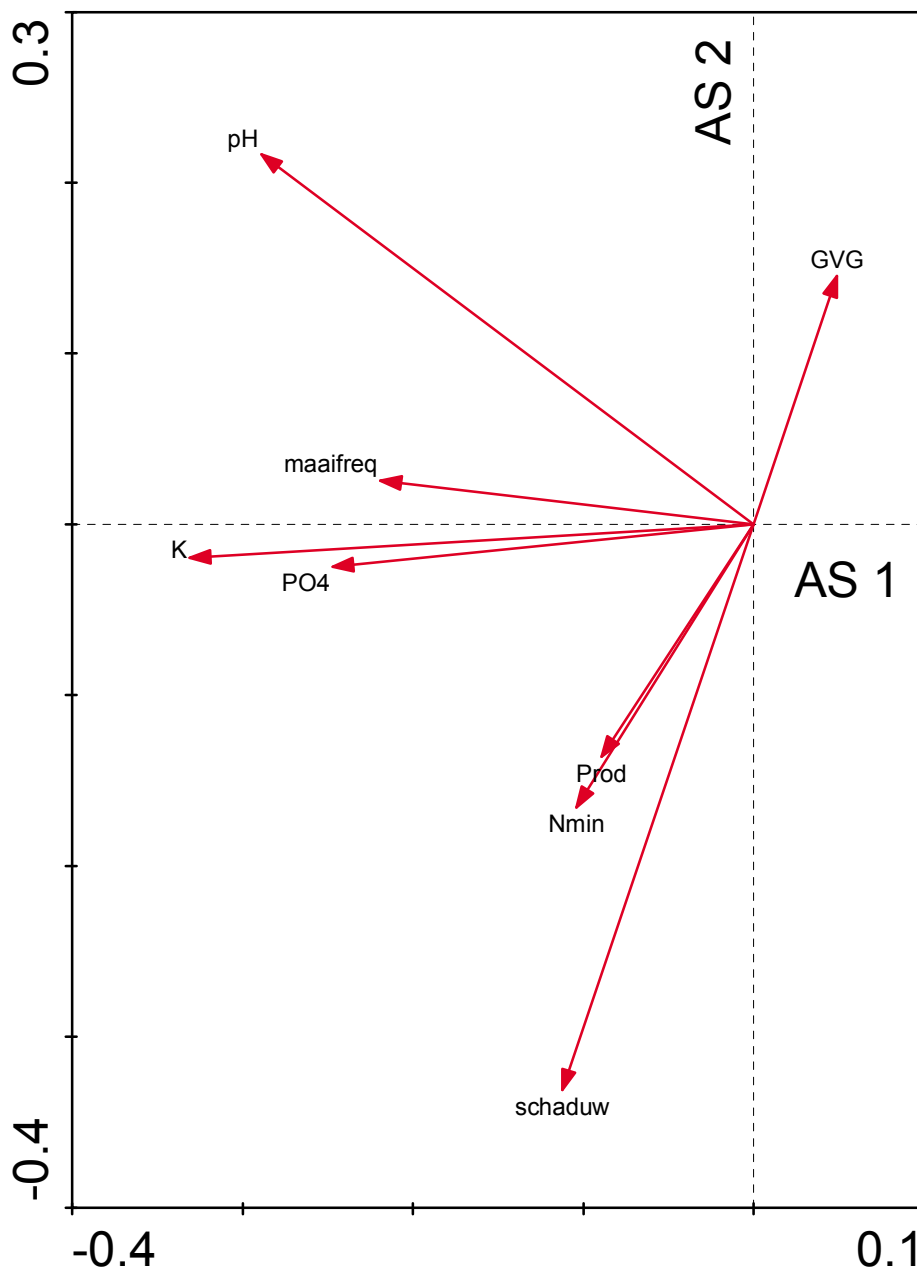
Term	Verkl.var	Sign
voll. model	48.5%	
schaduw	5.5%	-2
pH	8.3%	-2
Nmin	18.1%	3
vocht	40.8%	3
onbepaald	-24.2%	



Figuur 6A

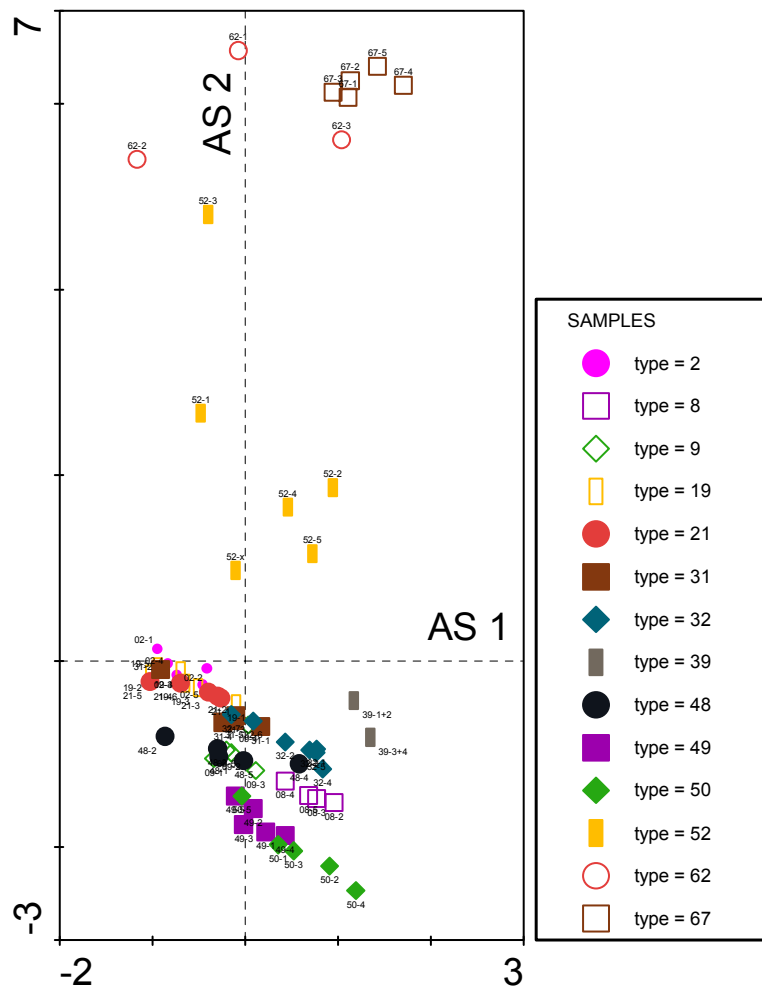


Figuur 6B

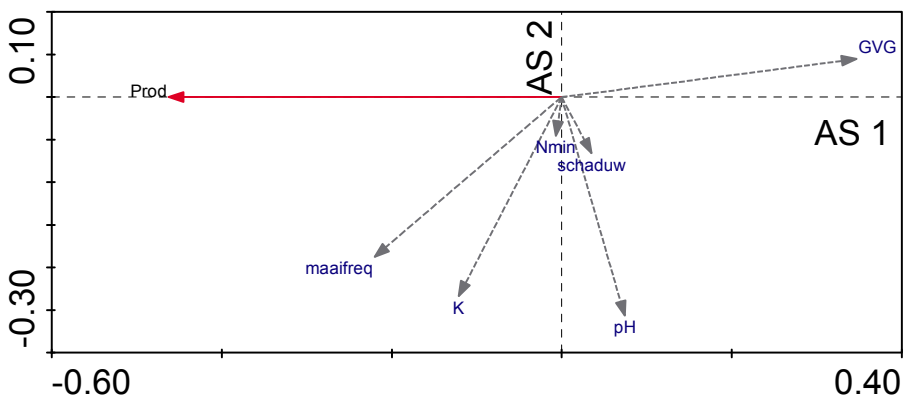


Figuur 6C

Figuur 6: DCA analyse van de data van Schaffers (2000). A: selectie van de algemeenste soorten, B: opnamen, C: abiotische variabelen. De ordening is hier geheel bepaald door de soorten, de abiotische variabelen zijn achteraf toegevoegd als 'passieve' variabelen. Eigenwaarden: $\lambda_1=0.855$, $\lambda_2=0.490$, $\lambda_3=0.155$, $\Sigma\lambda=7.41$, dus de figuur representeert 18% van die variantie in de abundanties van de soorten. Gradiëntlengtes: $GL_1=6.8$, $GL_2=3.9$ (uitgedrukt in SD eenheden). Zeldzame soorten zijn in gewicht verminderd om de heterogeniteit in de data te beperken. Verklaring van de type codes in Appendix 2, verklaring van de soort codes in Appendix 3. Aantal plots: 70, aantal soorten: 479.

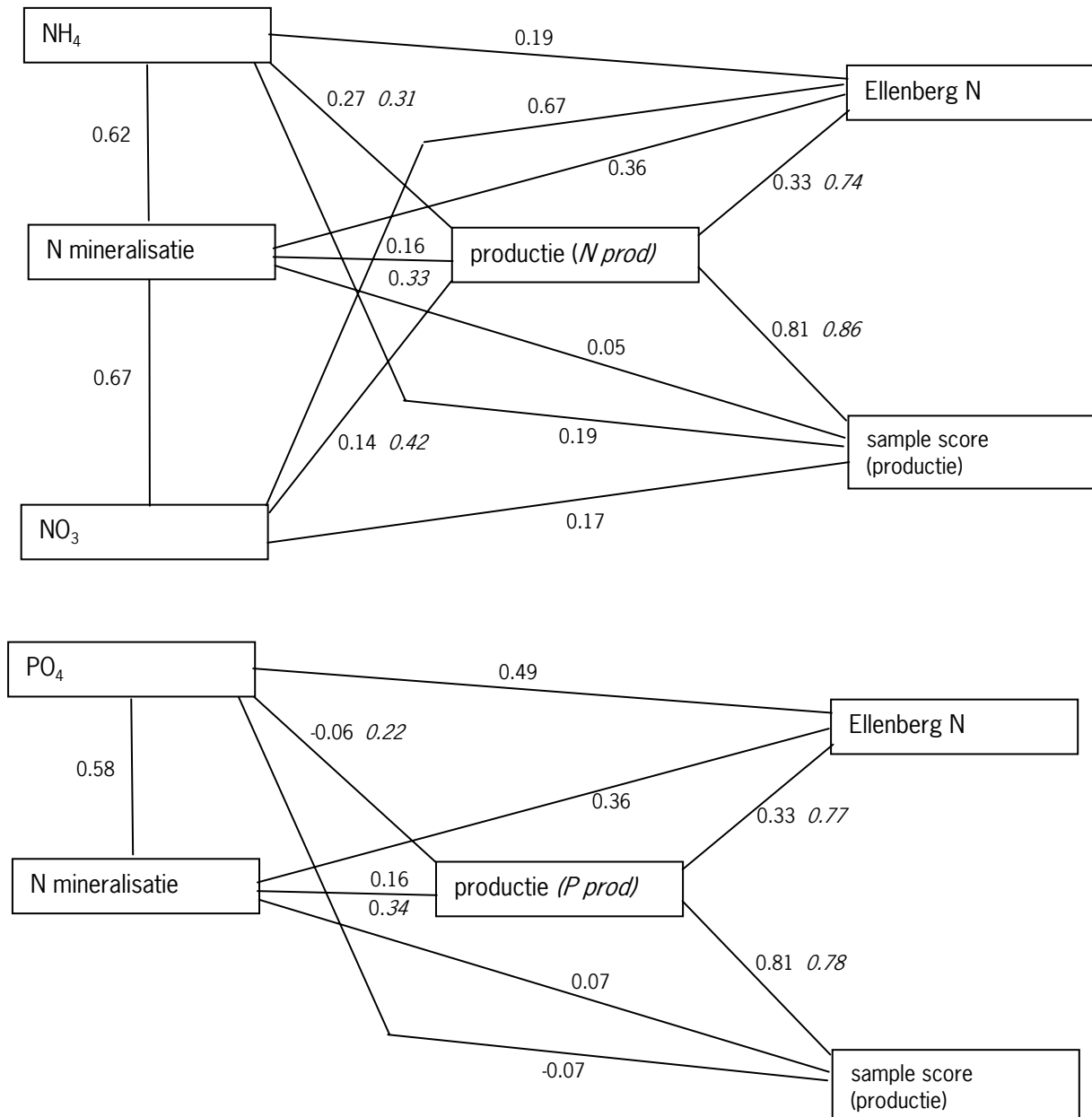


Figuur 7A (boven) en 7B (onder)



Figuur 7: CCA analyse van de data van Schaffers (2000). A: opnamen, B: abiotische variabelen. De ordening langs de eerste as is hier bepaald door productie, de andere abiotische variabelen zijn achteraf toegevoegd als 'passieve' variabelen (en gestippeld weergegeven). Eigenwaarden: $\lambda_1=0.310$, $\lambda_2=0.829$, $\lambda_3=0.514$, $\Sigma\lambda=7.41$, dus de figuur representeert 15% van de variantie in de abundanties van de soorten.

Figuur 8 is een grafische weergave van de correlatiematrix tussen productie, nutriënten productie, nutriënten in de bodem, N mineralisatie, de score op de CCA productie as, en e_N. Opvallend is dat er slechts een zwak (en net niet significant, $p \approx 0.06$) verband is tussen N mineralisatie en productie. e_N is vooral een goede indicator voor N- en P-productie, maar er is ook een redelijk sterke relatie tussen e_N en het NO_3 gehalte in de bodem. De CCA score heeft een sterk verband met de productie, maar vrijwel geen verband met de nutriënten gehalten in de bodem.



Figuur 8: Pearson correlatiecoëfficiënten in de data van Schaffers (2000), grafisch weergegeven. Sample scores gespiegeld ten opzicht van Figuur 7 (zodat e_N en de sample score hetzelfde teken hebben). *Cursief = nutriëntenproductiviteit*. Aantal plots: 70, maar 64 voor de relaties met nutriëntenproductiviteit. Correlaties zijn significant ($p < 0.05$) bij $|r| > 0.24$.

3.5 Millingerwaard-gegevens

Deze dataset bestaat uit 21 vegetatieopnamen met eenmalig bepaalde biomassa. In een CCA analyse bleek de relatie tussen abundanties van de soorten en biomassa niet significant ($p \approx 0.08$). Tabel 11 is de correlatiematrix tussen biomassa, e_N en score op de eerste CCA as. Alle drie indicatoren zijn significant gecorreleerd.

Tabel 11: Correlatiematrix van indicatoren voor nutriëntenbeschikbaarheid in de Millingerwaard data. Aantal plots: 15. Alle relaties zijn significant ($P < 0.05$).

	e_N	CCA-As1	Biomassa
e_N	1.00		
CCA-As1	0.84	1.00	
biomassa	0.61	0.85	1.00

3.6 Alle gegevens samen

Een eenvoudige analyse is uitgevoerd op alle vijf bovengenoemde datasets tezamen. Figuur 9 geeft het resultaat van een CCA analyse met productie als enige verklarende variabele. In deze analyse is het effect van productie op de soortensamenstelling significant ($p = 0.001$ na 999 permutaties binnen blokken, waarbij de blokken gedefinieerd zijn als de afzonderlijke datasets), maar het percentage verklaarde variantie is met 1.7% erg laag. Het CCA soortenplot (Figuur 9 A en B) laat zien dat een belangrijk deel van de variatie in de vegetatie niet samenhangt met verschillen in productie, dit is bijvoorbeeld het geval voor het verschil tussen grasland en heideachtige vegetatie (deze worden gescheiden langs de tweede as). Echter, Figuur 9B laat zien dat de algemene graslandsoorten (vooral de grassen zelf) gescheiden worden langs een gradiënt die een relatie heeft met de gangbare ideeën over productiviteit. Uit het sample plot blijkt dat veel grasland opnamen goed te scheiden zijn langs één gradiënt van productiviteit, maar dat de opnamen van Schaffers hiervan nogal afwijken; dit zijn de enige waarvan de score op de tweede as aanzienlijk van nul verschilt.

Tabel 12 geeft de correlatiematrix van de indicatoren voor beschikbaarheid van nutriënten. Alle relaties zijn significant ($p < 0.05$). Ten slotte is een regressie uitgevoerd van e_N op de productiviteit, met en zonder de bron van de gegevens als co-variabele; en het omgekeerde van deze regressie is eveneens uitgevoerd. De productiviteit en de gegevensbron samen verklaren 49% van de variantie in e_N, maar hiervan wordt slechts 3.1% uniek door de productiviteit bepaald! Met productiviteit als enige verklarende variabele is het percentage verklaarde variantie 15%. De regressievergelijking luidt in dat geval:

$$e_N = (3.65 \pm 0.17) + (0.203 \pm 0.033) * \text{Prod} \quad (1)$$

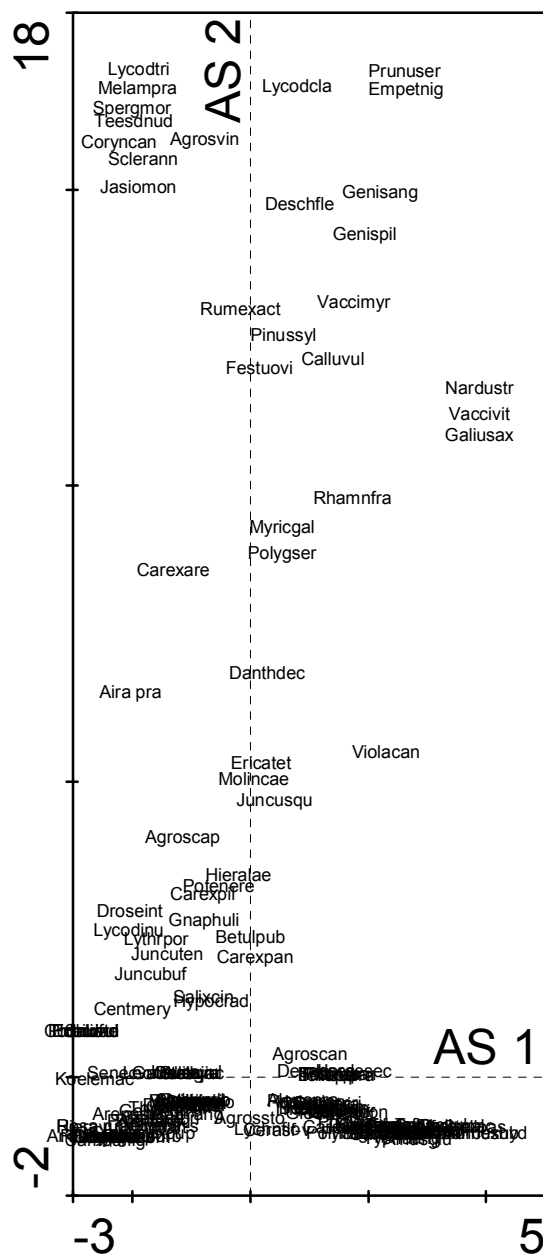
(waarde $\pm$ standaarddeviatie), met e_N: Ellenberg N, Prod: productie in t/ha.

In het omgekeerde geval (regressie van e_N op productie met gegevensbron als co-variabele) is het effect van de gegevensbron niet significant, en de regressievergelijking luidt:

$$\text{Prod} = (0.95 \pm 0.59) + (0.776 \pm 0.124) * e_N \quad (2)$$

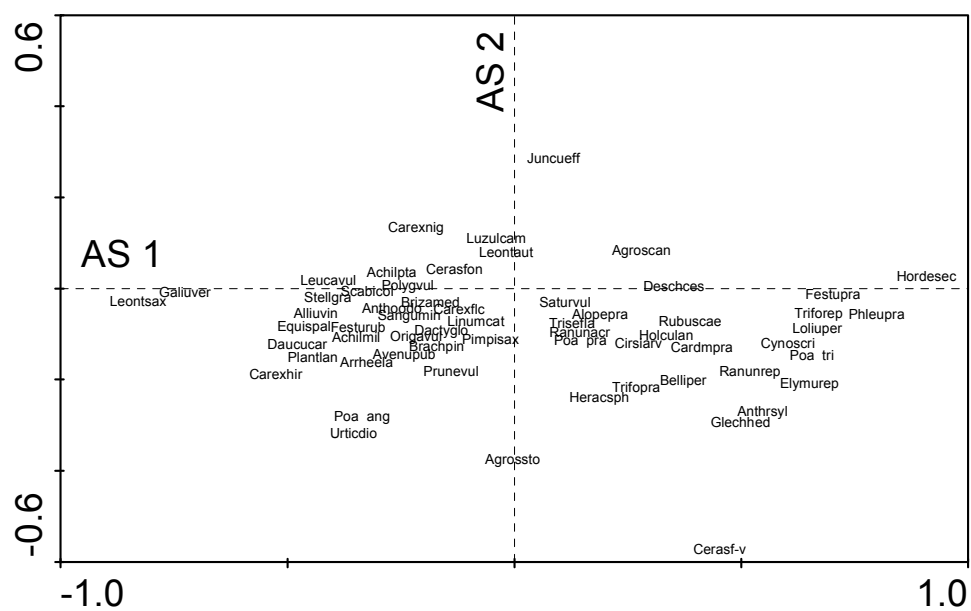
Tabel 12: Correlatiematrix van indicatoren voor nutriëntenbeschikbaarheid in alle data samen (vrijwel alle data komen uit graslanden). Aantal plots: 211. Alle relaties zijn significant ($P < 0.05$).

	e_N	CCA-As1	Productie
e_N	1.00		
CCA-As1	0.28	1.00	
Productie	0.40	0.62	1.00

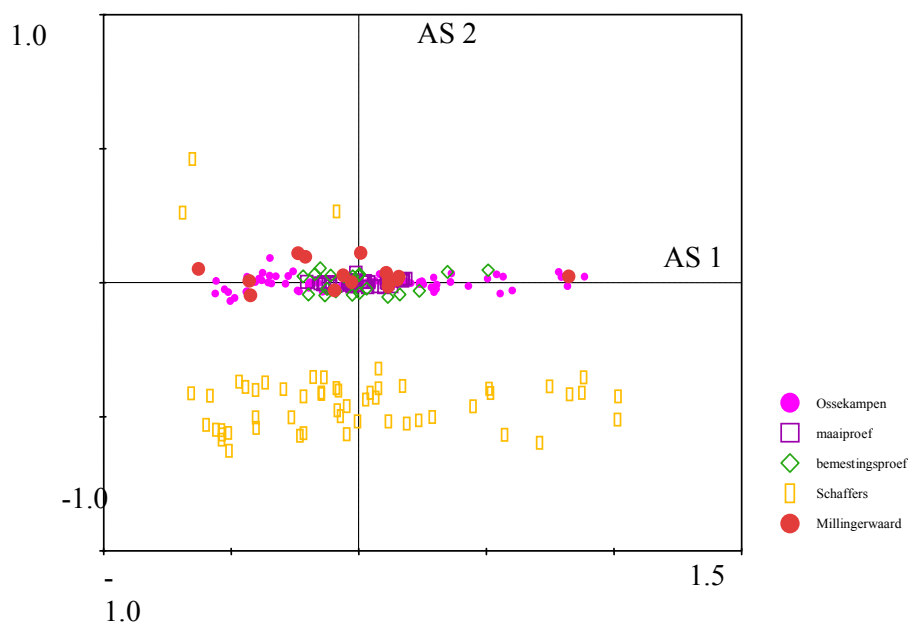


Figuur 9A

Figuur 9: CCA analyse van alle data samen. A: soorten, B: selectie van de algemeenste soorten, C: opnamen (opnamen met een zeer hoge score op AS 2 zijn weggelaten). Verklarende variabele: productie (neemt toe naar rechts langs de eerste as). Eigenwaarden: $\lambda_1=0.108$, $\lambda_2=0.734$, $\lambda_3=0.469$, $\Sigma\lambda=6.54$, dus productie verklaart 1.65% van de variantie in de abundanties van de soorten en de figuur representeert 13% van die variantie. Zeldzame soorten zijn in gewicht verminderd om de heterogeniteit in de data te beperken. Verklaring van de soort codes in Appendix 3. Aantal plots: 211, aantal soorten: 427.



Figuur 9B



Figuur 9C

4 Discussie

Uit de analyse van de verschillende datasets blijkt dat er een sterke en vrijwel altijd statistisch significante samenhang is tussen soortensamenstelling van de vegetatie en productie. Echter, de analyses tonen ook overduidelijk aan dat productie slechts één van de factoren is die de vegetatie bepalen, en wellicht niet de belangrijkste. Feitelijk lukt het niet met deze gegevens een bevestiging te krijgen van de opvatting dat productie de meest bepalende factor voor de vegetatie is. Zelfs in de bemestingsproeven, waar nutriënten beschikbaarheid de enige bron van variatie is, is het percentage variantie dat in CCA door de behandelingen zelf wordt verklaard altijd twee tot viermaal groter dan het percentage variantie dat door productie wordt verklaard. Bij de enige observationele dataset waarin zowel productie als beschikbaarheid bekend waren, is dit verschil nog veel groter. In deze data hangt de hoofdrichting van variatie in de vegetatie (de eerste DCA as, Figuur 6) meer samen met K en PO₄ in de bodem dan met productie. Blijkbaar komen de verschillen in vegetatie die samenhangen met verschillen in beschikbaarheid niet alleen tot stand via productie, maar ook via andere wegen. De CCA plots geven enig inzicht in de variatie in vegetatie en het deel hiervan dat samenhangt met productie. Een vergelijking van het DCA en het CCA plot in de data van Schaffers (2000) leert dat de graslanden langs een eendimensionale productiegradiënt gerangschikt kunnen worden, maar dat de heideachtige vegetatietypen niet in dit schema passen (vergelijk Figuur 6 en Figuur 7).

De in dit project geanalyseerde gegevens geven ook geen eenduidig antwoord op de vraag wat de factoren zijn die de productie het meest bepalen. Een relatie tussen concentratie in de bodem en productie is vrijwel afwezig, zeker voor PO₄ en NO₃; voor NH₄ ligt de correlatiecoëfficiënt rond de 0.3. Dit is op zich niet verwonderlijk omdat bij lage beschikbaarheid de door mineralisatie vrijkomende nutriënten onmiddellijk door de vegetatie worden opgenomen. Pas bij hoge beschikbaarheid is een zekere hoeveelheid nutriënten 'vrij' (dat wil zeggen extraheerbaar) in de bodem aanwezig. Daarom wordt een sterkere relatie verwacht tussen beschikbaarheid (mineralisatie of bemesting) en productie, maar ook deze blijkt vrij zwak te zijn; correlatiecoëfficiënten variëren rond de 0.5 (van 0.16 tot 0.72). Blijkbaar wordt de productie bepaald door meer factoren dan alleen beschikbaarheid van nutriënten. Dit wordt bevestigd door de multiple regressie op de data van Schaffers, die aangeeft dat de invloed van vocht op de productie veel groter is dan van nutriënten, en dat er ook aanzienlijke effecten zijn van pH en van licht. Uit de maaitijdenproef blijkt dat alleen al maaitijd (bij gelijke beschikbaarheid van nutriënten) bijna een factor twee in productie kan uitmaken! Verder dient er rekening mee gehouden te worden dat niet bij voorbaat bekend is welk nutriënt beperkend is; van de twee hier geanalyseerde bemestingsproeven wordt in één de productie beperkt door zowel N als door P, in de ander door de combinatie van N en P. Dit leidt uiteraard ook tot een zwakkere correlatie tussen gift van een enkel nutriënt en productie. Onbekendheid van de meest beperkende factor is vooral een probleem wanneer de beschikbaarheid (of een verandering daarin) voorspeld moet worden uit de productie of de soortensamenstelling; feitelijk is dit alleen mogelijk als de beperkende nutriënt reeds bekend is.

Concluderend kan gesteld worden dat een model dat werkt volgens de lijn beschikbaarheid van nutriënten => productie => soortensamenstelling, in beide stappen met een aantal complicerende factoren rekening moet houden. Bij de voorspelling van productie uit beschikbaarheid van nutriënten zijn dit tenminste vocht, licht en beheer; en bij de voorspelling van soortensamenstelling uit productie tenminste het vegetatietype (bij voorbeeld op het

niveau van bos - heide - grasland). Maar het laatste is feitelijk ook nodig bij andere factoren zoals pH (Wamelink et al. 2002). Er is hier niet onderzocht in hoeverre de combinatie van productie met een aantal andere factoren (bij voorbeeld vegetatiestructuur, pH en vocht) een betrouwbare voorspelling van de soortensamenstelling van de vegetatie oplevert. Opgemerkt moet nog worden dat in de huidige studie bossen vrijwel niet zijn vertegenwoordigd, hoewel de gegevens hiervoor wel beschikbaar zijn. Vanwege de ingewikkeldheid van de analyse van deze gegevens, en de zwakke relaties die de analyse van de andere gegevens opleverde, is van deze analyse afgezien. Overigens zijn deze gegevens van enigszins andere aard dan de wel geanalyseerde gegevens, omdat de productie hier slechts bekend is van de boomlaag en niet van de gehele vegetatie. Deze productie van de boomlaag zou dan beschouwd moeten worden als een schatter van de beschikbaarheid van nutriënten, en niet -zoals in de andere datasets- van de concurrentieverhoudingen in de vegetatie. Onderzocht zou moeten worden in hoeverre in dat geval geen sprake is van schijnrelaties die tot stand komen via een effect van lichtbeschikbaarheid, die afneemt bij een hogere bedekking van de boomlaag.

Tabel 13: Voorspellende waarde van e_N en van de score op de eerste CCA-as (met productie als enige verklarende variabele) voor verschillende indicatoren van voedselrijkdom. Verklaring van de symbolen hieronder, elk symbool stelt één experiment of dataset voor (in de volgorde waarin zij in dit rapport behandeld zijn).

Variabele	Voorspellende waarde van e_N	Voorspellende waarde van CCA1
N beschikbaarheid ¹⁾	± . 0 ~ .	~ . ± 0 .
P beschikbaarheid ²⁾	~ . 0 . .	~ . ± . .
NO3 in de bodem	. . 0 ± .	. . 0 0 .
NH4 in de bodem	. . 0 0 .	. . ~ 0 .
PO4 in de bodem	. . ~ ~ .	. . 0 0 .
productie	~ 0 ~ ~ ±	+ ± + + +

¹⁾ gemeten als toediening (in experimenten) of met incubatie (in observationele data)

²⁾ gemeten als toediening

Verklaring van de symbolen:	r	Percentage verklaarde variantie	Relatie:
.	niet bepaald	-	onbekend
0	<0.25	<6%	geen
~	<0.50	<25%	zwak
±	<0.75	<50%	matig
+	>0.75	>50%	sterk

Een van de doelstellingen van dit project was om na te gaan in hoeverre het Ellenberggetal voor nutriënten (e_N) een voorspelling kan geven van de productie van de vegetatie en van beschikbaarheid of nutriënten gehalten in de bodem. Tabel 13 geeft een samenvatting van de resultaten die hierop betrekking hebben. Het blijkt dat e_N wel een relatie heeft met zowel beschikbaarheid als met productie, en dat deze vaak wel statistisch significant is, maar zwak, en dat de relatie met productie niet opvallend sterker is dan de relatie met beschikbaarheid. Zoals uit de tabel blijkt is de sterkte van de relatie afhankelijk van de dataset, hetgeen betekent dat bij analyse van andere datasets andere, mogelijk sterkere relaties gevonden zullen worden (zie bij voorbeeld Schaffers & Sýkora, 2000 en Hill & Carey, 1997). Wel valt op dat de relatie tussen e_N en productie sterker is in de observationele datasets dan in de experimentele. Mogelijk is e_N vooral van waarde in relatief stabiele situaties, en minder geschikt voor gebruik kort na (experimentele) ingrepen. Uit de huidige studie komen geen sterke argumenten naar voren om e_N te kalibreren op productie in plaats van op

beschikbaarheid. Maar er kunnen andere redenen zijn om dit toch te doen, bij voorbeeld dat meting van de productie praktisch eenvoudiger uitvoerbaar is dan meting van de beschikbaarheid.

Wanneer men e_N zou willen gebruiken als schatter voor de productie, zijn de parameters van de regressie van productie op e_N essentieel. De waarden van deze parameters worden gegeven in vergelijkingen (1) en (2). Vergelijking (1) is -op grond van grotendeels andere gegevens- reeds eerder afgeleid door Ertsen (1998); zij kwam tot de volgende vergelijking:

$$e_N = 3.89 + 0.18 \cdot \text{Standing crop} \quad (3)$$

(Standing crop in t/ha)

De parameters van deze vergelijking verschillen niet significant van die van vergelijking (1), hoewel een veel hoger percentage verklaarde variantie wordt opgegeven (54%). In het omgekeerde geval (schatting van soortensamenstelling uit productie) gaat het om de regressie van e_N op productie, waarvan de parameters worden gegeven door vergelijking (2). Deze vergelijking is ook afgeleid door Alkemade et al. (1996), grotendeels op grond van de data die ook door Ertsen (1998) gebruikt zijn:

$$\text{Standing crop} = -10.821 + 3.578 \cdot e_N \quad (4)$$

(Standing crop in t/ha)

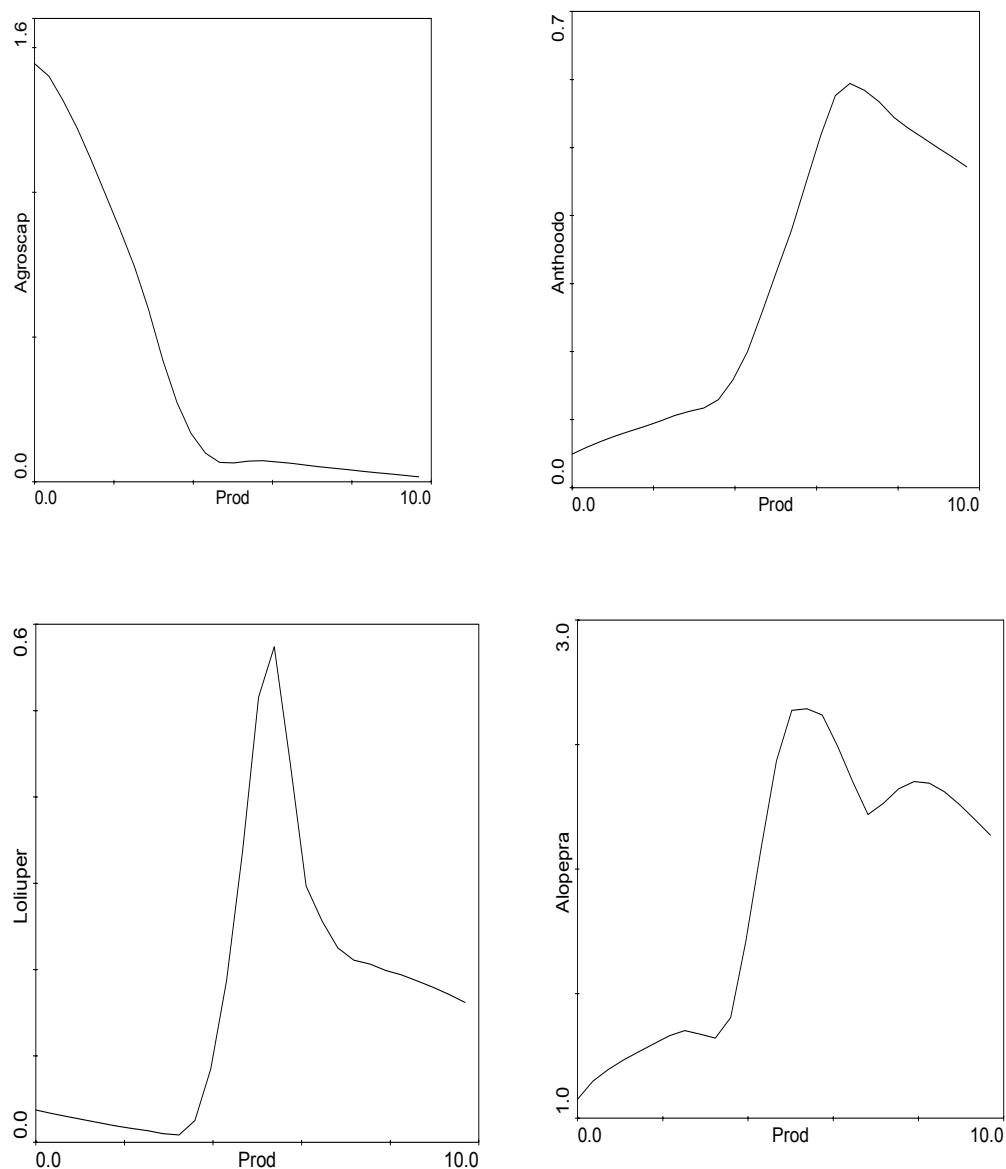
De parameters van deze vergelijking verschillen zo sterk van die in vergelijking (2) dat het de vraag is of deze geen rekenfouten bevatten. Volgens vergelijking (4) zou de productie nul worden bij een e_N van $10.821/3.578 = \text{ca. } 3$. Dit lijkt onaannemelijk (volgens vergelijking (2) wordt de productie nul bij $e_N = \text{ca. } -1$). De algebraïsche omkering van vergelijking (4) luidt

$$e_N = 3.024 + 0.279 \cdot \text{biomassa} \quad (5)$$

Deze vergelijking lijkt weer sterk op vergelijkingen (1) en (3). Wellicht is zij daarom verkregen door algebraïsche omdraaiing van de regressievergelijking van e_N op biomassa, hetgeen niet toelaatbaar is.

Er blijkt een sterke relatie te bestaan tussen de eerste CCA as met productie als enige verklarende variabele, en productie zelf. Op zich is dit niet verwonderlijk daar deze as zo is getrokken dat het effect van productie op de soortensamenstelling optimaal tot uiting komt. Zo is er zelfs als het verband tussen productie en soortensamenstelling niet significant is (Millingerwaard), er een sterke correlatie tussen de CCA-score en de productie. Dit toont aan dat er een indicator af te leiden is die een goede voorspellende waarde heeft voor de productie (of, omgekeerd, tot een goede voorspelling van de vegetatie leidt bij een gegeven productie). De score per soort op de eerste CCA-as geeft al een eerste schatting van deze indicator. Hierbij dient bedacht te worden dat de voorspellende waarde van deze schatter zoals weergegeven in Tabel 13 nogal geflatteerd kan zijn omdat zij voor elke dataset afzonderlijk is bepaald, en ook alleen op die dataset is getoetst. Voor een werkelijke bepaling van de voorspellende waarde dient afleiding plaats te vinden op een veel grotere dataset, en een toets op onafhankelijke data. Een dergelijke procedure was in deze studie niet voorzien. Als voorbeeld van wat mogelijk is, geeft Figuur 10 vier responsiekrommen van abundanties per soort als functie van productie. Overigens is er geen uitspraak mogelijk in hoeverre de hier via CCA afgeleide 'indicatiewaarden' een bredere geldigheid hebben dan alleen binnen de geanalyseerde data. Deze vraag is allen te beantwoorden door validatie op onafhankelijke datasets.

Uit deze oriënterende studie kan de voorzichtige conclusie worden getrokken dat het voorspellen van de soortensamenstelling van de vegetatie op grond van de productie net zo lastig is als het voorspellen op grond van de beschikbaarheid van nutriënten. Daar komt nog bij dat het voorspellen van de productie uit de beschikbaarheid van nutriënten ook niet eenvoudig is. Maar zelfs dan zou er nog steeds voor gekozen kunnen worden om soortensamenstelling te voorspellen uit productie, wanneer het afleiden van deze relatie praktisch eenvoudiger uitvoerbaar is. Wellicht is dit soms het geval, maar meten van de productie via knippen en wegen kent zeer veel praktische problemen wanneer deze metingen op grote schaal en onder uiteenlopende omstandigheden van beheer en vegetatiestructuur moeten worden uitgevoerd. Een uitvoerige beschouwing hierover is te vinden in Van Dobben et al. (2005).



*Figuur 10: Voorbeelden van responsiekrommen gefit met spline, voor vier grassen: Agroschap = *Agrostis capillaris*; Anthoodo = *Anthoxanthum odoratum*; Loliuper = *Lolium perenne*; Alopepra = *Alopecurus pratensis*. . Productie in t/ha, abundantie in % bedekking.*

5 Conclusies en aanbevelingen

- Er is een relatie tussen beschikbaarheid van N en P en productie, maar deze relatie is niet zeer sterk. Hoewel deze relatie binnen één experiment doorgaans zeer sterk is, wordt de productie over een bredere range aan omstandigheden mede (en soms zelfs sterker) bepaald door andere factoren, met name vocht.
- Het kwantificeren van de relatie tussen productie en beschikbaarheid van nutriënten wordt bemoeilijkt door het feit dat doorgaans niet bekend is welk nutriënt (of welke combinatie van nutriënten) beperkend is voor de productie.
- Er is een relatie tussen productie en soortensamenstelling van de vegetatie, maar bij een gegeven productie kunnen er aanzienlijke verschillen in soortensamenstelling optreden afhankelijk van andere factoren (beheer, vocht, licht etc.).
- Het Ellenberg N getal kan gebruikt worden om de relatie tussen productie en soortensamenstelling te kwantificeren, maar speciaal voor dit doel afgeleide indicatoren presteren mogelijk beter.
- Er is geen of een zwakke relatie tussen extraheerbare gehalten aan nutriënten in de bodem en productie.
- De parameters van de regressie van Ellenberg N op productie komen goed overeen met die afgeleid door Ertsen (1998) op grond van grotendeels andere data. De door Alkemade et al. (1996) gegeven vergelijking is waarschijnlijk een ten onrechte algebraïsch omgedraaide regressievergelijking gebaseerd op grotendeels dezelfde data als Ertsen (1998).
- Uit deze studie blijkt dat het voorspellen van de soortensamenstelling van de vegetatie op grond van de productie in principe mogelijk is. Echter, de soms veronderstelde praktische voordelen boven een directe meting van de mineralisatie zijn in veel vegetatietypen waarschijnlijk klein of afwezig.
- Gezien het bovenstaande wordt aanbevolen om te trachten de voorspelling van de soortensamenstelling van de vegetatie uit de beschikbaarheid van nutriënten verder te optimaliseren, en -als extra controle- een voorspelling op grond van productie uit te voeren in die vegetatietypen waarin dit eenvoudig uitvoerbaar is (met name hooiland).
- Als verder lijn van onderzoek worden aanbevolen: (1) meting van mineralisatie van N, P en K in het veld, en leggen van een relatie van deze mineralisatie met de vegetatie; en (2) opsporen van meer gegevens van bemestingsexperimenten en leggen van een relatie tussen behandeling en vegetatie; en (3) (eventueel) analyseren van de gegevens uit de vierde bosstatistiek, om zo meer inzicht te krijgen in de relatie tussen productiviteit van de boomlaag en soortensamenstelling van de ondergroei.

Literatuur

- Al-Mufti, M M, Sydes, C L, Furness, S B, Grime, J P, Band, S R. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J Ecol* 65:759-791.
- Alkemade, J R M, Wiertz, J, Latour, J B. 1996. Kalibratie van Ellenbergs milieu-indicatorwaarden aan werkelijk gemeten bodemfactoren. Rapport RIVM 711901016, 48 p.
- Bobbink, R, Willems, J H. 1991. Impact of different cutting regimes on the performance of *Brachypodium pinnatum* in Dutch chalk grassland. *Biological Conservation* 56:1-12.
- Bobbink, R. 1991. Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland. *Journal of Applied Ecology* 28:28-41.
- Dirkse, G M. 1987. De natuur van het Nederlandse bos. RIN Report 87/28, 217 p.
- Elberse, W. Th., Van den Bergh, J.P., Dirven, J.P.G. 1983. Effects of use and mineral supply on the botanical composition and yield of old grassland on heavy-clay soil. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 31: 63-88.
- Ertsen, D. 1998. Ecohydrological response modelling. Diss. Utrecht, 145 p.
- Grime, J P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, New York, 222 p.
- Hill, M.O. & Carey, P.D. (1997). Prediction of yield in the Rothamsted Park grass experiment by Ellenberg indicator values. *Journal of Vegetation Science* 8:579-586.
- Jongman, R H G, Ter Braak, C J F, Van Tongeren, O F R. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press
- Kooistra, L. et vele al. 2005. Airborne imaging spectroscopy campaign HyEco'04: Millingerwaard. Field data and Quality assessment. Rapport Alterra, in prep.
- Payne, R, Murray, D, Harding, S, Baird, D, Soutar D, Lane P. 2003. GenStat for Windows™ (7th Edition) Introduction. Lawes Agricultural Trust, Rothamsted, 342 p.
- Schaffers, A P. 2000. Ecology of roadside communities. Diss. Wageningen, 303 p.
- Schaffers, A.P. & Šýkora, K.V., 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science* 11:225-244.
- Stolp, J A N. 1995. Door de bomen het bos zien. Resultaten bosinventarisaties 1994 (HOSP). Stichting Bos en Hout, Wageningen.
- Ter Braak, C J F, Smilauer, P. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca USA, 500 p.
- Tilman, D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* 74:2179-2191.
- Van Dobben, H F. 2005. Opzet gegevensverzameling abiotische condities. Rapport MNP, in prep.
- Van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effect on community similarity. *Vegetatio* 39:97-114.

- Wamelink, G W W, Joosten, V, van Dobben, H F, Berendse, F. 2002. Validity of ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements. *Journal of Vegetation Science* 13:269-278.
- Wamelink, G W W, Van Dobben, H F. 1996. Schatting van responsies van soorten op de milieufactoren vocht, pH en macronutriënten: een aanzet tot calibratie van Ellenberg's indicatiegetallen. IBN-rapport 233, 109 p.

Appendix 1 Layout en nutriëntengiften van de Ossekampen

(Oorspronkelijke titel) ALG/BS 72. **Meerjarige invloed van het gebruik en bemesting op de botanische samenstelling**
en de productie van verwaarloosd grasland op komklei.

Proefboerderij **"De Ossekampen"**
te Wageningen

Aanleg: object 4 t/m 9 voorjaar 1957
10 t/m 21 " 1958
22 t/m 25 " 1966

Objecten 4 t/m 9 altijd met pinken beweide
(oppervlakte per object 1800 m²)
10 t/m 25 worden altijd gehooid
(oppervlakte per object 40 m²)

Bemesting kg/ha *(t.b. niveau sinds 1966, giften in maart en juli)*

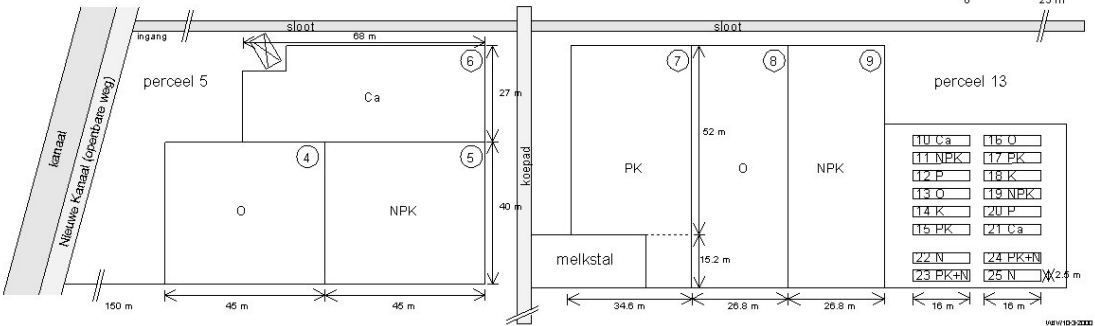
Hooi-objecten		
bemesting	dosering	veldnr
N	100 + 60	11,19,22,25
		23,24 (160 N in één gift in juli)
P	75 P ₂ O ₅	11,19,23,24
P	50 P ₂ O ₅	12,15,17,20
K	375 K ₂ O	11,19,23,24
K	200 K ₂ O	15,17
K	130 K ₂ O	14,18
Ca	500 CaO	10,21 (Ca als Enkal)

Weide-objecten		
bemesting	dosering	veldnr
N	60	5,9
P	40 P ₂ O ₅	5,7,9
K	60 K ₂ O	5,7,9
Ca	500 CaO	6 (Ca als Enkal)

hoogspanningsmast



0 25 m



Appendix 2 Beschrijving vegetatietypen

Beschrijving van de vegetatietypen in de data van Schaffers, uit Schaffers (2000). De nummers verwijzen naar de nummers in Figuur 7.

- 08 Urtico-Aegopodietum, 5 sites (37 species).
[Galio-Urticetea, Glechometalia, Galio-Alliarion]
Woodland/hedge-margins: Aegopodium podagraria, Urtica dioica, Anthriscus sylvestris, Glechoma hederacea, Rumex obtusifolius.
- 09 Alliaro-Chaerophylletum temuli, 5 sites (31 species).
[Galio-Urticetea, Glechometalia, Galio-Alliarion]
Woodland/hedge-margins: Chaerophyllum temulum, Bromus sterilis, Alliaria petiolata, Poa nemoralis.
- 02 Valeriano-Filipenduletum, 5 sites (46 species).
[Convulvulo-Filipenduletea, Filipenduleta, Filipendulion]
Tall-herb grassland: Phragmites australis, Carex acutiformis, Calamagrostis canescens, Lysimachia vulgaris, Calystegia sepium, Valeriana officinalis, Filipendula ulmaria, Eupatorium cannabinum, Thalictrum flavum.
- 21 Fragmentary Fritillario-Alopecuretum pratensis, 2 sites (38 species).
4/5 [Molinio-Arrhenatheretea, Arrhenatheretalia, Alopecurion pratensis]
Hay-meadow: Alopecurus pratensis, Agrostis stolonifera, Elytrigia repens, Sanguisorba officinalis.
- 21 Fritillario-Alopecuretum pratensis (well-developed), 3 sites (52 species).
1/2/3 [Molinio-Arrhenatheretea, Arrhenatheretalia, Alopecurion pratensis]
Hay-meadow: Alopecurus pratensis, Plantago lanceolata, Anthoxanthum odoratum, Agrostis stolonifera, Sanguisorba officinalis, Fritillaria meleagris, Alchemilla glabra.
- 19 Calthion palustris trunk community, 5 sites (44 species).
[Molinio-Arrhenatheretea, Molinieta, Calthion palustris]
Hay-meadow: Holcus lanatus, Anthoxanthum odoratum, Rumex acetosa, Carex disticha, Calliergonella cuspidatum, Lychnis flos-cuculi, Lotus pedunculatus, Cirsium palustre, Angelica sylvestris.
- 32 Fragmentary Triglochino-Agrostietum stoloniferae (incl. juncetosum gerardi), 8 sites (41 sp.).
[Plantaginetea majoris, Agrostietalia stoloniferae, Lolio-Potentillion anserinae]
Grassland: Agrostis stolonifera, Calliergonella cuspidatum, Juncus articulatus, Hydrocotyle vulgaris, Potentilla anserina, Triglochin palustris, Eleocharis uniglumis.
- 31 Ranunculo-Alopecuretum geniculati, 5 sites (32 species).
[Plantaginetea majoris, Agrostietalia stoloniferae, Lolio-Potentillion anserinae]
Grassland: Agrostis stolonifera, Ranunculus repens, Holcus lanatus, Carex hirta, Alopecurus geniculatus, Carex otrubae, Potentilla anserina.
- 48 Arrhenatheretum elatioris (affinity to typicum, medicaginetosum and/or luzuletosum), 5 sites (48 sp.).
[Molinio-Arrhenatheretea, Arrhenatheretalia, Arrhenatherion]
Hay-meadow: Arrhenatherum elatius, Festuca rubra, Achillea millefolium, Trisetum flavescens, Crepis biennis, Knautia arvensis, Ranunculus bulbosus, Pimpinella saxifraga, Plantago media.
- 49 Arrhenatheretum elatioris festucetosum arundinaceae, 5 sites (39 species).
[Molinio-Arrhenatheretea, Arrhenatheretalia, Arrhenatherion]
Hay-meadow; many species in common with previous community: Arrhenatherum elatius, Brachypodium pinnatum, Helictotrichon pubescens, Origanum vulgare, Agrimonia eupatoria, Picris hieracioides.
- 50 Mesobromion erecti trunk community, 5 sites (47 species).
[Festuco-Brometea, Brometalia erecti, Mesobromion erecti]
Chalk grassland: Brachypodium pinnatum, Centaurea scabiosa, Briza media, Scabiosa columbaria, Galium pumilum, Cirsium acaule, Thymus pulegioides, Fissidens cristatus, Campylium chrysophyllum.
- 39 Fragmentary Phleo-Tortuletum ruraliformis, 5 sites (43 species).
[Koelerio-Coryneporetea, Cladonio-Koelerietalia, Tortulo-Koelerion]
Pioneer vegetation: Tortula ruralis var. ruraliformis, Brachythecium albicans, Carex arenaria, Hypnum cupressiforme var. lacunosum, Phleum arenarium, Erodium cicutarium ssp. dunense, Sedum acre, Saxifraga tridactylites.
- 67 Spergulo-Coryneporetea, 5 sites (32 species).
[Koelerio-Coryneporetea, Coryneporeta, canescentis, Corynephorion canescentis]
Pioneer vegetation: Corynephorus canescens, Polytrichum piliferum, various Cladonia sp., Agrostis vinealis, Spargula morisonii.
- 62 Genisto anglicae-Callunetum, 5 sites (29 species).
[Calluno-Ulicetea, Calluno-Ulicetalia, Calluno-Genistion pilosae]
Heath vegetation: Calluna vulgaris, Hypnum jutlandicum, Empetrum nigrum, Deschampsia flexuosa, Festuca ovina, Dicranum scoparium, Genista anglica,

Genista pilosa, *Lycopodium clavatum*, *Diphasiastrum tristachyum*.
52 *Ericion tetralicis* (trunk community and Lycopodio-Rhynchosporietum), 6 sites (34 species).

[Oxycocco-Sphagnetetea, Ericetalia tetralicis, Ericion tetralicis].

Heath or grass-heath vegetation: ***Erica tetralix***, ***Molinia caerulea***, ***Agrostis cappilaris***, *Lycopodiella inundatum*, *Drosera intermedia*, *Rhynchospora fusca*.

Appendix 3 Verklaring soortcodes

Verklaring van de soortcodes in de biplots.

code	naam
Achilmil	<i>Achillea millefolium</i>
Achilpta	<i>Achillea ptarmica</i>
Agroscan	<i>Agrostis canina</i>
Agroscap	<i>Agrostis capillaris</i>
Agrossto	<i>Agrostis stolonifera</i>
Agrosvin	<i>Agrostis vinealis</i>
Aira pra	<i>Aira praecox</i>
Alliuvin	<i>Allium vineale</i>
Alnusglu	<i>Alnus glutinosa</i>
Alopepra	<i>Alopecurus pratensis</i>
Anemonem	<i>Anemone nemorosa</i>
Angelsyl	<i>Angelica sylvestris</i>
Anthoodo	<i>Anthoxanthum odoratum</i>
Anthrsyl	<i>Anthriscus sylvestris</i>
Anthyvul	<i>Anthyllis vulneraria</i>
Arenaser	<i>Arenaria serpyllifolia</i>
Arrheela	<i>Arrhenatherum elatius</i>
Avenupra	<i>Avenula pratensis</i>
Avenupub	<i>Avenula pubescens</i>
Belliper	<i>Bellis perennis</i>
Betulpub	<i>Betula pubescens</i>
Brachpin	<i>Brachypodium pinnatum</i>
bractrut	<i>Brachythecium rutabulum</i>
Brizamed	<i>Briza media</i>
Bromuh-h	<i>Bromus hordeaceus</i> subsp. <i>hordeaceus</i>
Buniubul	<i>Bunium bulbocastanum</i>
Calamcan	<i>Calamagrostis canescens</i>
Calluvul	<i>Calluna vulgaris</i>
Calyssep	<i>Calystegia sepium</i>
Cardmpa	<i>Cardamine pratensis</i>
Carexact	<i>Carex acutiformis</i>
Carexacu	<i>Carex acuta</i>
Carexare	<i>Carex arenaria</i>
Carexcup	<i>Carex cuprina</i>
Carexdis	<i>Carex distans</i>
Carexdit	<i>Carex disticha</i>
Carexflc	<i>Carex flacca</i>
Carexhir	<i>Carex hirta</i>
Carexnig	<i>Carex nigra</i>
Carexpac	<i>Carex paniculata</i>

Carexpan	Carex panicea
Carexpil	Carex pilulifera
Carexrip	Carex riparia
Carlivul	Carlina vulgaris
Carumcar	Carum carvi
Centajac	Centaurea jacea
Centasca	Centaurea scabiosa
Centmery	Centaureum erythraea
ceradpur	Ceratodon purpureus
Cerasfon	Cerastium fontanum
Cerasf-v	Cerastium fontanum subsp. vulgare
Cirsiaca	Cirsium acaule
Cirsiarv	Cirsium arvense
Cirsipal	Cirsium palustre
cladococ	Cladonia coccifera
cladogla	Cladonia glauca
Clemavit	Clematis vitalba
Cochldan	Cochlearia danica
Cornusan	Cornus sanguinea
Corylave	Corylus avellana
Coryncan	Corynephorus canescens
Cratamon	Crataegus monogyna
Cynoscri	Cynosurus cristatus
Dactlm-p	Dactylorhiza majalis subsp. praetermissa
Dactyglo	Dactylis glomerata
Danthdec	Danthonia decumbens
Daucucar	Daucus carota
dcnumsco	Dicranum scoparium
Deschces	Deschampsia cespitosa
Deschfle	Deschampsia flexuosa
Droseint	Drosera intermedia
Echiuvul	Echium vulgare
Elymurep	Elymus repens
Empetnig	Empetrum nigrum
Equisarv	Equisetum arvense
Equisflu	Equisetum fluviatile
Equispal	Equisetum palustre
Ericatet	Erica tetralix
Erodic-d	Erodium cicutarium subsp. dunense
Eupatcan	Eupatorium cannabinum
Euphrstr	Euphrasia stricta
eurhyhia	Eurhynchium hians
eurhypra	Eurhynchium praelongum
Festuaru	Festuca arundinacea
Festuoovi	Festuca ovina
Festupra	Festuca pratensis
Festur-c	Festuca rubra subsp. commutata

Festurub	Festuca rubra
Filipulm	Filipendula ulmaria
Fragaves	Fragaria vesca
Fraxiexc	Fraxinus excelsior
Galiuapa	Galium aparine
Galiumol	Galium mollugo
Galiupum	Galium pumilum
Galiusax	Galium saxatile
Galiuuli	Galium uliginosum
Galiuver	Galium verum
Genisang	Genista anglica
Genispil	Genista pilosa
Gentnger	Gentianella germanica
Geum urb	Geum urbanum
Glechhed	Glechoma hederacea
Glycemax	Glyceria maxima
Gnaphuli	Gnaphalium uliginosum
Gymnacon	Gymnadenia conopsea
Heracsph	Heracleum sphondylium
Hieralac	Hieracium lactucella
Hieralae	Hieracium laevigatum
Hierapil	Hieracium pilosella
Hieraumb	Hieracium umbellatum
Hieravul	Hieracium vulgatum
Hieroodo	Hierochloe odorata
Holculan	Holcus lanatus
Holcumol	Holcus mollis
Hordesec	Hordeum secalinum
Hydrcvul	Hydrocotyle vulgaris
hypnujut	Hypnum jutlandicum
Hypocrad	Hypochaeris radicata
Iris pse	Iris pseudacorus
Jasiomon	Jasione montana
Juncuart	Juncus articulatus
Juncubuf	Juncus bufonius
Juncucon	Juncus conglomeratus
Juncueff	Juncus effusus
Juncuger	Juncus gerardi
Juncusqu	Juncus squarrosus
Juncusub	Juncus subnodulosus
Juncuten	Juncus tenuis
Knautarv	Knautia arvensis
Koelemac	Koeleria macrantha
Lapsacom	Lapsana communis
Lathypra	Lathyrus pratensis
Leontaut	Leontodon autumnalis
Leonthis	Leontodon hispidus

Leontsax	Leontodon saxatilis
Leucavul	Leucanthemum vulgare
Linumcat	Linum catharticum
Listeova	Listera ovata
Loliuper	Lolium perenne
Lotusc-c	Lotus corniculatus subsp. corniculatus
Lotuscor	Lotus corniculatus
Lotusc-t	Lotus corniculatus subsp. tenuifolius
Lotusuli	Lotus uliginosus
Luzulcam	Luzula campestris
Luzulmul	Luzula multiflora
Lychnflo	Lychnis flos-cuculi
Lycodcla	Lycopodium clavatum
Lycodinu	Lycopodium inundatum
Lycodtri	Lycopodium tristachyum
Lysimnum	Lysimachia nummularia
Lythrpore	Lythrum portula
Lythrsal	Lythrum salicaria
Medicfal	Medicago falcata
Mediclup	Medicago lupulina
Melampyra	Melampyrum pratense
Mercuann	Mercurialis annua
Molincae	Molinia caerulea
Myricgal	Myrica gale
Nardustr	Nardus stricta
Ononirep	Ononis repens
Ononir-s	Ononis repens subsp. spinosa
Orchimil	Orchis militaris
Origavul	Origanum vulgare
Ornihumb	Ornithogalum umbellatum
Phalaaru	Phalaris arundinacea
Phleuare	Phleum arenarium
Phleupra	Phleum pratense
Phragaus	Phragmites australis
Picrihie	Picris hieracioides
Pimpimaj	Pimpinella major
Pimpisax	Pimpinella saxifraga
Pinussyl	Pinus sylvestris
Plantlan	Plantago lanceolata
Plantmaj	Plantago major
Plantmed	Plantago media
Platnchl	Platanthera chlorantha
Poa ang	Poa angustifolia
Poa ann	Poa annua
Poa com	Poa compressa
Poa pra	Poa pratensis
Poa tri	Poa trivialis

pohlinut	Pohlia nutans
Polydvul	Polypodium vulgare
Polygser	Polygala serpyllifolia
Polygvul	Polygala vulgaris
polymcom	Polytrichum commune
polympil	Polytrichum piliferum
Polynamp	Polygonum amphibium
Polynmit	Polygonum mite
Potenans	Potentilla anserina
Potenere	Potentilla erecta
Potenrep	Potentilla reptans
Potenver	Potentilla verna
Prunevul	Prunella vulgaris
Prunuser	Prunus serotina
pseucpur	Pseudoscleropodium purum
Quercrob	Quercus robur
Ranunacr	Ranunculus acris
Ranunbul	Ranunculus bulbosus
Ranunf-b	Ranunculus ficaria subsp. bulbilifer
Ranunfic	Ranunculus ficaria
Ranunrep	Ranunculus repens
Rhamnfra	Rhamnus frangula
Rhinaale	Rhinanthus alectorolophus
Rhinamin	Rhinanthus minor
rhytdsqu	Rhytidiadelphus squarrosus
Rosa rub	Rosa rubiginosa
Rubuscae	Rubus caesius
Rubusfru	Rubus fruticosus
Rumexace	Rumex acetosa
Rumexact	Rumex acetosella
Rumexhyd	Rumex hydrolapathum
Rumexsan	Rumex sanguineus
Rumexthy	Rumex thyrsiflorus
Salixcin	Salix cinerea
Salvipra	Salvia pratensis
Sambunig	Sambucus nigra
Sangumin	Sanguisorba minor
Sanguoff	Sanguisorba officinalis
Saturvul	Satureja vulgaris
Saxiftri	Saxifraga tridactylites
Scabicol	Scabiosa columbaria
Sclerann	Scleranthus annuus
Seneceru	Senecio erucifolius
Senecvul	Senecio vulgaris
Silendio	Silene dioica
Sonchpal	Sonchus palustris
Spergmor	Spergula morisonii

Stachpal	Stachys palustris
Stachsyl	Stachys sylvatica
Stellgra	Stellaria graminea
Stellmed	Stellaria media
Stellpas	Stellaria palustris
Succipra	Succisa pratensis
Symphoff	Symphytum officinale
Tanacvul	Tanacetum vulgare
Tarax-sp	Traxacum spec.
Teesdnud	Teesdalia nudicaulis
Thalifla	Thalictrum flavum
Thelypal	Thelypteris palustris
Thymupul	Thymus pulegioides
Tragopra	Tragopogon pratensis
Trifodub	Trifolium dubium
Trifopra	Trifolium pratense
Triforep	Trifolium repens
Trisefla	Trisetum flavescens
Tussifar	Tussilago farfara
Typhaang	Typha angustifolia
Urticdio	Urtica dioica
Vaccimyr	Vaccinium myrtillus
Vaccivit	Vaccinium vitis-idaea
Valeroff	Valeriana officinalis
Veroncha	Veronica chamaedrys
Veronser	Veronica serpyllifolia
Viciacra	Vicia cracca
Viciahir	Vicia hirsuta
Violacan	Viola canina

Appendix 4 Volledige ANOVA van de maaitijdenproef

Volledige ANOVA van de maaitijdenproef (Tabel 4).

Verklaring van de namen van variabelen: Floc, locatie (blok); Fplot, plot; 2M, 2X maaien; VM, juni maaien; AM, augustus maaien; LM, november maaien.

***** Analysis of variance *****

Variate: e_N

Source of variation	d.f.	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Floc stratum	1	0.82899	0.82899	6.40	
Floc.Fplot stratum	6	0.77714	0.12952	5.54	
Floc.Fplot.*Units* stratum					
Fbehand	3	0.07538	0.02513	1.07	0.381
Residual	21	0.49112	0.02339		
Total	31	2.17263			

***** Tables of means *****

Variate: e_N

Grand mean 3.269

Fbehand	2M	AM	LM	VM
	3.221	3.316	3.220	3.320

*** Standard errors of differences of means ***

Table	Fbehand
rep.	8
d.f.	21
s.e.d.	0.0765

*** Items (letters) are followed by all items (letters)
not significantly different from it, P=0.05

LM	3.220	A	ABCD
2M	3.221	B	ABCD
AM	3.316	C	ABCD
VM	3.320	D	ABCD

.....

***** Analysis of variance *****

Variate: biomassa

Source of variation	d.f.	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Floc stratum	1	0.3728	0.3728	3.97	
Floc.Fplot stratum	6	0.5635	0.0939	0.60	
Floc.Fplot.*Units* stratum					
Fbehand	3	9.5175	3.1725	20.27	<.001
Residual	21	3.2868	0.1565		
Total	31	13.7406			

***** Tables of means *****

Variate: biomassa

Grand mean 2.557

Fbehand	2M	AM	LM	VM
	1.870	2.688	3.358	2.314

*** Standard errors of differences of means ***

Table	Fbehand
rep.	8
d.f.	21
s.e.d.	0.1978

*** Items (letters) are followed by all items (letters)
not significantly different from it, P=0.05

2M	1.870	A	A...
VM	2.314	B	.BC.
AM	2.688	C	.BC.
LM	3.358	D	...D

.....

***** Analysis of variance *****

Variate: biomasAX1

Source of variation	d.f.	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Floc stratum	1	0.0555	0.0555	6.20	
Floc.Fplot stratum	6	0.0536	0.0089	0.01	
Floc.Fplot.*Units* stratum					
Fbehand	3	27.6551	9.2184	12.34	<.001
Residual	21	15.6841	0.7469		
Total	31	43.4483			

***** Tables of means *****

Variate: biomasAX1

Grand mean 0.06

Fbehand	2M	AM	LM	VM
	-1.16	0.12	1.45	-0.18

*** Standard errors of differences of means ***

Table	Fbehand
rep.	8
d.f.	21
s.e.d.	0.432

*** Items (letters) are followed by all items (letters)
not significantly different from it, P=0.05

2M	-1.1554	A	A...
VM	-0.1793	B	.BC.
AM	0.1225	C	.BC.
LM	1.4451	D	...D

Appendix 5 Volledige ANOVA van de bemestingsproef

Volledige ANOVA van de bemestingsproef in kalkgrasland.

Verklaring van de namen van variabelen: Floc, locatie (blok); Fplot, plot; N, P, K, NPK, behandelingen.

***** Analysis of variance *****

Variate: e_N

Source of variation	d.f.	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Floc stratum	1	0.02000	0.02000	0.70	
Floc.*Units* stratum					
Fbehand	4	0.19814	0.04954	1.74	0.197
Residual	14	0.39826	0.02845		
Total	19	0.61640			

***** Tables of means *****

Variate: e_N

Grand mean 3.222

Fbehand	blanco	K	N	NPK	P
	3.327	3.045	3.227	3.305	3.204

*** Standard errors of differences of means ***

Table	Fbehand
rep.	4
d.f.	14
s.e.d.	0.1193

*** Items (letters) are followed by all items (letters)
not significantly different from it, P=0.05

K	3.045	A	ABC..
P	3.204	B	ABCDE
N	3.227	C	ABCDE
NPK	3.305	D	.BCDE
blanco	3.327	E	.BCDE

.....

***** Analysis of variance *****

Variate: biomassa

Source of variation	d.f.	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Floc stratum	1	0.0457	0.0457	0.17	
Floc.*Units* stratum					
Fbehand	4	23.3486	5.8371	22.03	<.001
Residual	14	3.7088	0.2649		
Total	19	27.1031			

***** Tables of means *****

Variate: biomassa

Grand mean 3.77

Fbehand	blanco	K	N	NPK	P
	2.95	2.63	3.85	5.73	3.70

*** Standard errors of differences of means ***

Table	Fbehand
rep.	4
d.f.	14
s.e.d.	0.364

*** Items (letters) are followed by all items (letters)
not significantly different from it, P=0.05

K	2.630	A	AB...
blanco	2.952	B	AB...
P	3.703	C	..CD.
N	3.852	D	..CD.
NPK	5.734	E	E

.....

***** Analysis of variance *****

Variate: biomasAX1

Source of variation	d.f.	s.s.	m.s.	v.r.	F pr.
Floc stratum	1	0.0135	0.0135	0.02	
Floc.*Units* stratum					
Fbehand	4	14.8757	3.7189	6.74	0.003
Residual	14	7.7242	0.5517		
Total	19	22.6134			

***** Tables of means *****

Variate: biomasAX1

Grand mean 0.03

Fbehand	blanco	K	N	NPK	P
	-0.49	-1.05	-0.07	1.52	0.25

*** Standard errors of differences of means ***

Table	Fbehand
rep.	4
d.f.	14
s.e.d.	0.525

*** Items (letters) in tvalmat are followed by all items (letters)
not significantly different from it, P=0.05

K	-1.0505	A	ABC..
blanco	-0.4914	B	ABCD.
N	-0.0705	C	ABCD.
P	0.2489	D	.BCD.
NPK	1.5205	E	E

Appendix 6 Review

Review Andre Schaffers

Mijn belangrijkste punt van kritiek is dat zowel bij de berm-gegevens van Schaffers, als bij de maaitijdenproef van Bobbink, en bij de Millingerwaardgegevens, gebruik is gemaakt van een soort peak standing crop gegevens, en niet van feitelijke biomassaproductie. In sommige gevallen zal de correlatie hoog zijn (Millingerwaard), wanneer er echter 1 en 2 keer gemaaide situaties voorkomen naast onbeheerde situaties (bermendata), dan is de relatie tussen peak standing crop en feitelijke biomassaproductie geheel verstoord. Wel kan opgemerkt worden dat deze bermendata over een dusdanig grote productiviteitsrange verzameld zijn, dat er uiteindelijk toch nog een goede correlatie tussen standing crop en feitelijke productie overblijft. Van de maaitijdenproef van Bobbink is de bruikbaarheid voor het doel van de huidige studie m.i. uiterst beperkt.

De relatie tussen Ellenberg N en productie zal met grote waarschijnlijkheid sterker worden wanneer werkelijke productiegegevens gebruikt of beschikbaar zouden zijn, en hetzelfde kan gezegd worden voor de overige relaties. Tegelijkertijd illustreert dit probleem echter de praktische problemen met productie. Om deze feitelijke productie goed te meten zal op meerdere momenten per jaar, voor eventuele maaibeurten uit, de biomassa bepaald moeten worden en deze hoeveelheden zullen dan tot een jaarlijkse productie gesommeerd moeten worden.

Hoewel relaties sterker zullen worden wanneer een feitelijke productiemaat gebruikt kan worden, zullen de conclusie over praktische haalbaarheid naar alle waarschijnlijkheid niet veranderen.

De studie springt naar mijn gevoel niet helemaal zuiver om met de CCA-as1 scores die afgeleid zijn om als een productie-indicatiegetal te dienen. De perspectieven van het gebruik van een dergelijke maat dienen m.i. niet afgeleid te worden uit een performance-vergelijking tussen deze maat en andere variabelen. Het productie-indicatiegetal is immers afgeleid met de gegevens uit de huidige dataset zelf, en wordt op die manier eigenlijk op de eigen dataset gevalideerd. Dit is misschien niet echt de opzet, maar door het steeds tegen elkaar afzetten (naast elkaar in een diagram weergeven) gebeurt dat gewild of ongewild toch... M.i. is het vooral van belang vast te stellen of er een significante relatie aangetoond kan worden tussen productie en soortensamenstelling (CCA; Monte Carlo permutatie), en hoe sterk deze relatie is. Dat geeft aan of het al of niet zinvol is een productie-indicatiegetal af te gaan leiden. De daarop volgende validatie van een dergelijk indicatiegetal, en vergelijking van zijn performance met andere maten zoals Ellenberg N, zou op een andere dataset dienen plaats te vinden. Ik denk dat dit meer benadrukt zou moeten worden in het rapport, en dat de CCA-as1 getallen minder met de overige maten vergeleken zou moeten worden.

Een punt van kritiek is het gebruik van ongewogen Ellenberg-indicatiegetalen. Juist in experimentele situaties zijn de verschuivingen in soortensamenstelling onder invloed van bemesting in de eerste jaren slechts kwantitatief. Abundanties van soorten verschuiven, maar de aan- of afwezigheid van soorten zal in de eerste jaren nauwelijks veranderen. Een ongewogen indicatiegetal zal dus geen verschillen laten zien, terwijl er duidelijke verschuivingen in soortensamenstelling optreden. Een gewogen indicatiegetal is daardoor, in elk geval in experimentele situaties, te prefereren.

Antwoord op review Schaffers

1. Peak standing crop gebruikt in plaats van echte productie.

Deze kritiek is terecht: werkelijke productie is nergens in deze studie gebruikt. Alleen in de studie van Schaffers is de echte productie wel bepaald (door tijdens het groeiseizoen meermaals te oogsten) maar door een vergissing zijn deze gegevens niet gebruikt (in plaats daarvan is de productie in de periode dat deze maximaal was gebruikt). Waarschijnlijk was bij gebruik van werkelijke productie de correlatie met e_N sterker geweest. Zoals de review terecht stelt zijn bij het meten van werkelijke productie de praktische problemen nog groter dan bij het meten van peak standing crop; de conclusie over de praktische haalbaarheid verandert dus niet.

2. Betekenis van het maaitijden experiment van Bobbink is gering.

Ook dit is een terechte opmerking; er zijn in dit experiment geen verschillen in beschikbaarheid van nutriënten. Dit experiment was opgenomen om aan te tonen hoe zeer andere factoren dan nutriënten de productie kunnen beïnvloeden. Overigens is dit (zoals de reviewer terecht stelt) niet direct uit de gegevens van Bobbink af te leiden omdat het ook hier niet gaat om 'echte' (dat wil zeggen over het hele groeiseizoen bepaalde) productie.

3. CCA score onterecht opgevat als een betere maat voor productie dan e_N .

De reden om deze vergelijking te maken was om aan te tonen dat er in principe betere voorspellers voor productie te vinden zijn dan e_N . Of dat echt zo is valt op grond van deze studie niet uit te maken, de reviewer stelt terecht dat daarvoor een validatie op onafhankelijke data nodig is. De tekst is enigszins aangepast om dit meer te benadrukken.

4. Ongewogen Ellenberg-indicator gebruikt.

Het is moeilijk uit te maken of deze kritiek terecht is. De proefschriften van Van Dobben (1993) en Schaffers (2000) staan op dit punt lijnrecht tegenover elkaar. In het algemeen kan het volgende worden opgemerkt:

- bij gebruik van gewogen indicatiegetallen zal de uiteindelijke score voornamelijk bepaald worden door de dominante soort. Maar juist de weinig abundante soorten zijn vaak zeer indicatief voor abiotische omstandigheden, en hun invloed gaat verloren bij weging. Overigens bleek uit het werk van Van Dobben (1993) dat vooral de (korst)mossen zeer indicatief zijn en de verschillen in ongewogen indicatiegetal grotendeels bepalen. Maar die zijn in de meeste hier gebruikte datasets niet opgenomen.
- als een behandeling slechts een subtiel effect op de vegetatie heeft zal dat eerder in het gewogen dan in het ongewogen indicatiegetal tot uiting komen. De effecten betreffen dan eerder verschillen in abundantie dan in soortensamenstelling. Wellicht was daarom in de experimenten van Bobbink een sterkere relatie gevonden in geval van weging. Dit zegt echter niets over de universele bruikbaarheid van gewogen indicatiegetallen! Evenals de vraag naar de universele bruikbaarheid van CCA score vergt dit een aparte studie die buiten de doelstelling van de huidige studie valt.
- naar mijn indruk bestaat in de literatuur de neiging om te kiezen voor ongewogen indicatiegetallen.

Wot-onderzoek

Verschenen documenten in de reeks Rapporten van de Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu – vanaf september 2005

Wot-rapporten zijn verkrijgbaar bij het secretariaat van Unit Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu (voorheen Natuurplanbureau), Lumengebouw, te Wageningen.

T 0317 – 47 78 44; F 0317 – 42 49 88; E info.wnm@wur.nl

Wot-rapporten zijn ook te downloaden via de Wot-website www.wotnatuurenmilieu.wur.nl

2005

- 1 *Wamelink, G.W.W., J.G.M. van der Gref-van Rossum & R. Jochem*
Gevoeligheid van LARCH op vegetatieverandering gesimuleerd door SUMO
- 2 *Broek, J.A. van den*
Sturing van stikstof- en fosforverliezen in de Nederlandse landbouw: een nieuw mestbeleid voor 2030
- 3 *Schrijver, R.A.M., R.A. Groeneveld, T.J. de Koeijer & P.B.M. Berentsen*
Potenties bij melkveebedrijven voor deelname aan de Subsidieregeling Agrarisch Natuurbeheer
- 4 *Henkens, R.J.H.G., S. de Vries, R. Jochem, R. Pouwels & M.J.S.M. Reijnen,*
Effect van recreatie op broedvogels op landelijk niveau; Ontwikkeling van het recreatiemodel FORVISITS 2.0 en koppeling met LARCH 4.1
- 5 *Ehlert, P.A.I.*
Toepassing van de basisvrachtbenadering op fosfaat van compost; Advies
- 6 *Veeneklaas, F.R., J.L.M. Donders & I.E. Salverda*
Verrommeling in Nederland
- 7 *Kistenkas, F.H. & W. Kuindersma*
Soorten en gebieden; Het groene milieurecht in 2005
- 8 *Wamelink, G.W.W. & J.J. de Jong*
Kansen voor natuur in het veenweidegebied; Een modeltoepassing van SMART2-SUMO2, MOVE3 en BIODIV
- 9 *Runhaar, J., J. Clement, P.C. Jansen, S.M. Hennekens, E.J. Weeda, W. Wamelink, E.P.A.G. Schouwenberg*
Hotspots floristische biodiversiteit
- 10 *Cate, B. ten, H. Houweling, J. Tersteeg & I. Verstegen (Samenstelling)*
Krijgt het landschap de ruimte? – Over ontwikkelen en identiteit
- 11 *Selnes, T.A., F.G. Boonstra & M.J. Bogaardt*
Congruentie van natuurbeleid tussen bestuurslagen
- 12 *Leneman, H., J. Vader, E. J. Bos en M.A.H.J. van Bavel*
Groene initiatieven in de aanbidding. Kansen en knelpunten van publieke en private financiering
- 13 *Kros, J, P. Groenendijk, J.P. Mol-Dijkstra, H.P. Oosterom, G.W.W. Wamelink*
Vergelijking van SMART2SUMO en STONE in relatie tot de modellering van de effecten van landgebruikverandering op de nutriëntenbeschikbaarheid
- 16 *Dobben, H.F. van, G.W.W. Wamelink & R.M.A. Wegman*
Schatting van de beschikbaarheid van nutriënten uit de productie en soortensamenstelling van de vegetatie. Een verkennende studie

Wot

Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu

