



4.4. Vegetatieveranderingen in de duinen en hoge kwelder op Oost-Ameland

H.F. van Dobben, P.A. Slim, G.W.W. Wamelink, G.M. Dirkse



1986-2007



1995-2007





Inhoudsopgave

Samenvatting/Summary	325
4.4.1. Inleiding	326
4.4.2. Materiaal en methoden	328
4.4.2.1. Vegetatie	328
4.4.2.2. Abiotische data	328
4.4.2.3. Statistische methoden	329
4.4.2.4. Effect van bodemdaling	330
4.4.3. Resultaten	332
4.4.3.1. Variatie van de vegetatie in ruimte en tijd	332
4.4.3.1.1. Classificatie	332
4.4.3.1.2. Ordinatie	333
4.4.3.2. Temporele veranderingen	335
4.4.3.2.1. Toestandsindicatoren	335
4.4.3.2.2. Abiotische indicatiewaarden	335
4.4.3.3. Relatie tussen vegetatie en gemeten abiotische variabelen	344
4.4.3.4. Effect van bodemdaling	347
4.4.4. Discussie	356
Literatuur	359
 Bijlagen	
Bijlage 4.4 A TWINSPAN typologie op alle data TWINSPAN typology using alle data	361
Bijlage 4.4 B Correlatiematrix van de gemeten abiotische variabelen. Correlation matrix of all measured variables	363



Samenvatting/Summary

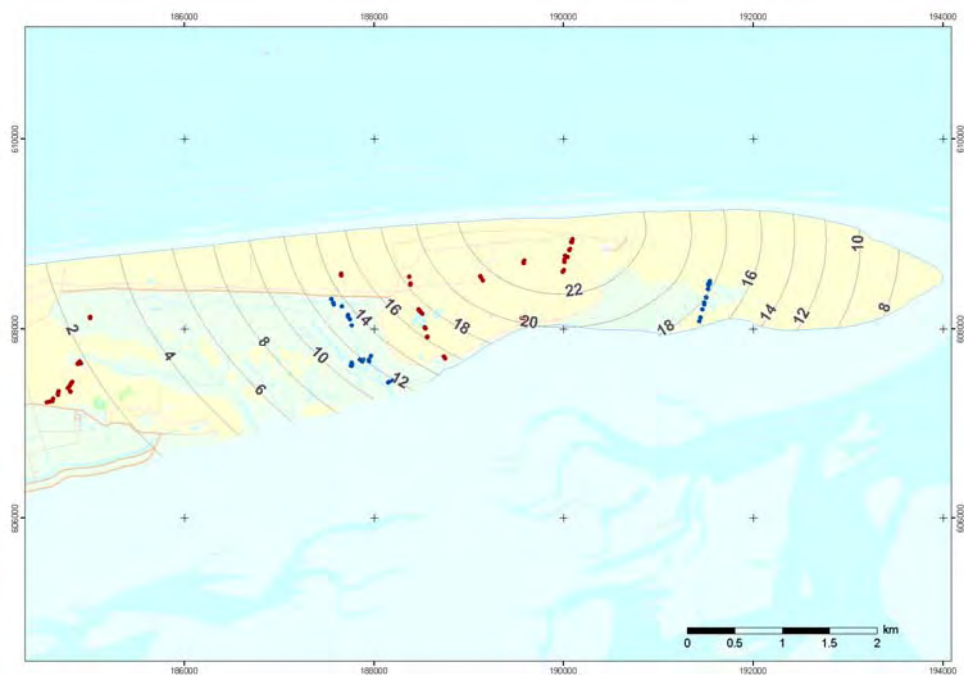
Dit hoofdstuk beschrijft de vegetatieveranderingen die sinds de start van de gaswinning in 1985 hebben plaatsgevonden in de permanente kwadraten (PQ's) in de droge duinen en natte duinvalleien. In totaal zijn 66 PQ's opgenomen met driejaarlijkse intervallen van 1986 tot 2007, behalve in 2004. In het algemeen blijken de vegetatieveranderingen een sterk oscillerend karakter te hebben, maar er zijn ook monotone trends te onderkennen. Deze trends lijken vanaf 2001 sterker te worden. In het algemeen wijzen de trends op vernatting, verzilting en vervuiling. De trend tot verzilting is goed verklaarbaar uit bodemdaling, en die tot vernatting is deels verklaarbaar uit bodemdaling. Maar ook de in de monitoringperiode toegenomen neerslag is een oorzaak van de vernatting. De trend tot vervuiling is op geen enkele manier aan bodemdaling te relateren en wordt waarschijnlijk veroorzaakt door atmosferische depositie van stikstof, mogelijk versterkt door afname van de konijnenstand of de veebezetting. De toename van de veranderingen in de periode tussen 2001 en 2007 hangen mogelijk samen met het in 2005 uitgevoerde natuurontwikkelingsproject dat de invloed van zeewater in laaggelegen valleien vergroot kan hebben. In het algemeen kunnen de veranderingen die door bodemdaling worden veroorzaakt niet gekarakteriseerd worden als een verlies aan biodiversiteit (uitgedrukt als kans op het aantreffen van soorten van de Rode Lijst), hoewel zo'n verlies feitelijk wel is opgetreden. Het actuele verlies aan biodiversiteit moet waarschijnlijk grotendeels worden toegeschreven aan eutrofiëring, en dus aan atmosferische depositie van stikstof.

This chapter contains a description of the vegetation changes since the start of the gas extraction in 1985. These changes were monitored in 66 permanent plots in dry dunes and wet dune valleys at three-year intervals between 1986 and 2007 except in 2004. The vegetation changes have a strong oscillatory component, but there is also a monotonous component that seems to become stronger after 2001. The monotonous trend indicates a tendency towards increasing wetness, increasing salinity and eutrophication. The trend towards increasing salinity is probably due to soil subsidence, and also the trend towards increasing wetness may partly be due to soil subsidence. However, there is an increasing trend in rainfall over the monitoring period which is also partly responsible for the wetness trend. The trend towards eutrophication has no relation with soil subsidence and is probably due to the atmospheric deposition of nitrogen, possibly amplified by the collapse of the rabbit population and a decreasing cattle density. The increase in the rate of changes after 2001 is possibly caused by the nature development project carried out in 2005, which may have amplified the influence of seawater in the lower dune valleys. The changes that are due to soil subsidence cannot be interpreted as a loss of biodiversity (expressed as the probability to find Red List species) although such a loss did actually occur. The actual loss of biodiversity is most probably caused by eutrophication rather than by soil subsidence.



4.4.1. Inleiding

Dit deel van de rapportage behandelt de veranderingen die sinds de start van de gaswinning in 1986 hebben plaatsgevonden in de duinen van Oost-Ameland. In 1986 zijn ten behoeve van een studie om de toekomstige effecten van gaswinning te voorspellen 170 vegetatieopnamen gemaakt (Anonymus 1987, Dankers et al. 1987). Deze opnamen, gerangschikt in 10 ongeveer N-Z verlopende transecten, omvatten het gehele gebied waar bodemdaling werd verwacht, van de Kooiduinen tot De Hon. In 1989 is een deel van deze opnamen permanent in het terrein gemarkeerd, en zijn op verzoek van It Fryske Gea 10 extra proefvlakken uitgezet in Transect 6. Zo ontstond een stelsel van 66 permanente proefvlakken (z.g. PQ's), gerangschikt in vijf transecten, die gebruikt zijn om de vegetatieveranderingen in de duinen te monitoren. Twee van de in 1986 opgenomen transecten worden gebruikt om vegetatieveranderingen op de kwelder te monitoren; voor de resultaten hiervan wordt verwezen naar [hoofdstuk 3.1](#). De overige transecten uit 1986 zijn later niet meer gebruikt.



Figuur 4.4.1 Ligging van de PQ's en de transecten; rood = duinvalleien (dit hoofdstuk), blauw = kwelders ([hoofdstuk 3.1](#)).
Location of plots and transects.

Figuur 4.4.1 geeft de locaties van de PQ's die in de huidige evaluatie zijn gebruikt. Zij omvatten het gehele dungebied van de Kooiduinen tot Het Oerd, en daarbinnen een hoogtegradiënt van de droge duinen tot vochtige duinvalleien, duinplassen, en overgangen van duin naar kwelder. De PQ's zijn vanaf 1986 tot 2007 met driejaarlijkse intervallen opgenomen, behalve in 2004. Dit levert zeven opnamen per PQ (1986, 1989, 1992, 1995, 1998, 2001, 2007) behalve de 10 in 1989 aangelegde PQ's die slechts zesmaal zijn opgenomen.

Het doel van de huidige analyse is, evenals in 2005 (Van Dobben & Slim 2005) drieledig:

- vaststellen welke veranderingen er tijdens de monitoringperiode in de vegetatie hebben plaatsgevonden;
- vaststellen in hoeverre deze veranderingen aan bodemdaling kunnen worden toegeschreven;
- vaststellen in hoeverre deze veranderingen beschouwd kunnen worden als een verlies aan biodiversiteit.

De methode is zo veel mogelijk gelijk gehouden aan die uit 2005 (Van Dobben & Slim 2005, 2011). Wel is in deze evaluatie gekozen voor een iets andere presentatie dan in 2005. In beide evaluaties is de centrale hypothese dat het verband tussen vegetatie en abiotische omgeving kan worden vastgesteld op grond van de ruimtelijke variatie in vegetatie en abiotische omgeving



op één punt in de tijd, en dat dit verband vervolgens gebruikt kan worden om de vegetatie op een ander tijdstip te voorspellen uit de - inmiddels veranderde - abiotische omgeving op dat moment. Overeenkomst tussen de voorspelde en de waargenomen vegetatie kan dan worden beschouwd als een aanwijzing dat de vegetatieveranderingen inderdaad worden veroorzaakt door veranderingen in de voor de voorspelling gebruikte abiotische condities. Omdat het aannemelijk is dat in het kustmilieu de gradiënten tussen zoet en zout en tussen droog en nat het meest bepalend zijn voor de vegetatie, concentreert de analyse zich op grondwaterstand en overvloedingsfrequentie. Deze variabelen zijn voor elk opnamejaar vastgesteld. Daarnaast is gebruik gemaakt van enkele bodemchemische variabelen, die echter slechts eenmalig (in 1995) gemeten zijn, en constant in de tijd zijn verondersteld.

In de evaluatie van 2005 is een mathematische methode gebruikt om bovengenoemde voorspelling uit te voeren, en om de overeenkomst tussen voorspelling en waarneming vast te stellen. In de huidige analyse wordt hetzelfde gedaan, maar middels een eenvoudiger, grafische benadering. Eén van de redenen om de methode uit 2005 niet meer te gebruiken is dat deze alleen toepasbaar is als de bodemdaling lineair is in ruimte en tijd, dat wil zeggen de bodemdalingsschotel beschouwd kan worden als een omgekeerde kegel die lineair in de tijd dieper wordt. Deze aanname begint zijn geldigheid te verliezen nu de snelheid van bodemdaling afneemt. Dit speelt voor de duinen nog niet zo'n grote rol omdat de waarnemingen daar tot 2007 lopen, maar er is ter wille van de vergelijkbaarheid naar gestreefd om de analyses van duin en kwelder zo veel mogelijk identiek te houden. Bij de analyse van de kwelderdata, die tot 2010 lopen, speelt de afnemende snelheid van bodemdaling wel een rol en is een additioneel probleem dat daar ten gevolge van opslibbing de aanname van lineariteit van de bodemdaling in de ruimte ook niet realistisch is. Een bijkomend voordeel van de huidige methode is dat ook geen aannamen nodig zijn over de grootte van een eventuele tijdvertraging waarmee effecten tot stand komen.

Evenals voor de analyse van 2005 is afgezien van een PQ voor PQ, of soort voor soort analyse, omdat dit door het grote aantal opnamen (452) en soorten (287) ondoenlijk is. De analyse is opnieuw grotendeels gebaseerd op ordinatie, aangevuld met analyses gebaseerd op classificatie en gebaseerd op indicatiegetallen. Voor het laatste is, in tegenstelling tot in 2005, niet meer gekozen voor 'Ellenberg-getallen' (Ellenberg et al. 1991) maar voor de z.g. 'WW-getallen' (Wamelink et al. 2005, 2011) die gebaseerd zijn op metingen in plaats van op expertkennis. Dit is mede gedaan omdat er aanwijzingen zijn dat Ellenberg's schattingen (die formeel alleen geldig zijn voor Midden-Europa) minder goed toepasbaar zijn in het kustmilieu. Als indicatoren voor biodiversiteit zijn opnieuw gebruikt het aantal soorten per PQ, en de z.g. NBW (natuurbehoudswaarde, bij de analyse in 2005 aangeduid als CCV; zie Wamelink et al. 2003, Van Dobben & Wamelink 2009, Van Dobben & Slim 2011). De NBW kan beschouwd worden als een schatting van de kans op het aantreffen van soorten van de Rode Lijst, en komt beter overeen met de beoordeling van opnamen door plantensociologen dan de 'klassieke' biodiversiteitsmaten als de Simpson of Shannon indices (zie bij voorbeeld Huston 1994).



4.4.2. Materiaal en methoden

4.4.2.1. Vegetatie

Voor de markering en de wijze van opnemen van de PQ's wordt verwezen naar de rapportage van 2005. De X-, Y- en Z-coördinaten van de PQ's zijn in 2007 opnieuw ingemeten met RTK-DGPS. Alle soortnamen uit de opnamen zijn gecontroleerd en de nomenclatuur is over de gehele opnameperiode op één lijn gebracht naar de stand van zaken in 2007. Opnieuw zijn alleen taxa gebruikt die op het niveau van soort gedetermineerd konden worden behalve *Taraxacum* spec. en *Callitriche* spec., en is alle *Rubus* (behalve *R. caesius*) samengenomen tot *R. fruticosus*. Subspecifieke taxa zijn niet onderscheiden, ook niet degenen die in 2005 wel waren onderscheiden, met uitzondering van *Eleocharis palustris* subsp. *palustris* en subsp. *uniglumis*. *Salicornia europaea* en *S. procumbens* zijn in het verleden niet goed onderscheiden en samengenomen tot *S. europaea*. *Hypericum dubium* (syn. *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum*) is eveneens in het verleden niet goed onderscheiden en samengenomen met *H. perforatum*. De opnamen omvatten alle hogere planten, mossen en korstmossen; nomenclatuur is volgens resp. Van der Meijden (1990), During & Siebel (2005) en Purvis et al. (1992).

De schattingen die voor de evaluatie van 2005 door interpolatie waren gemaakt voor PQ's 405 en 406 in de periode 1989-1995, en voor de mossen in alle PQ's in 1989 en 1992, zijn opnieuw gebruikt. PQ's 325 en 326 liggen in de vallei die in het kader van het natuurontwikkelingsproject van It Fryske Gea in 2005 is 'afgegraven'. Deze PQ's zijn ook ingemeten en opgenomen; de markeringspalen waren door de werkzaamheden verdwenen en zijn opnieuw aangebracht, maar door het gebruik van DGPS thans niet meer strikt noodzakelijk.

4.4.2.2. Abiotische data

De **grondwaterstand** is gemeten in peilbuizen die in de herfst van 1986 zijn geïnstalleerd, en op een aantal locaties in additionele buizen met een dieper filter die in de herfst van 1989 zijn geplaatst naast de al aanwezige buizen. Er is één peilbuis voor elke groep van ca. 1-10 PQ's. Voor details wordt verwezen naar de rapportage van 2005; er is per PQ gebruik gemaakt van dezelfde buizen voor het schatten van de waterstanden als in 2005 (zie Van Dobben & Slim 2005: Tabel 1). Hierop is één uitzondering namelijk buis L550 die in het natuurontwikkelingsproject ligt en verdwenen is. Daarom is voor PQ's 325 en 326 de waterstand geschat op grond van het verband tussen waterstand en hoogteligging van alle andere PQ's in 2007. In de statistische analyse zijn alleen de waterstanden gebruikt die gemeten zijn op 28 of 29 april van elk opnamejaar. Deze zijn omgerekend naar de waterstanden op de PQ's op basis van een horizontaal freatisch vlak en met behulp van de verschillen in hoogteligging tussen elk PQ en de corresponderende buizen zoals die gemeten zijn in 2001. Voor 1986 zijn er geen metingen uit het voorjaar, en hier zijn dezelfde schattingen gebruikt als in 2005 (Van Dobben & Slim 2005: Tabel 2).

De **hoogteligging** van elk PQ is in 2007 opnieuw bepaald met RTK-DGPS. Met behulp van deze hoogteligging en het bodemdalingsmodel ([hoofdstuk 1](#)) is de hoogteligging in elk opnamejaar berekend (peildatum: 1 augustus). Deze hoogteliggingen zijn vergeleken met de in 2001 en 1986 gemeten hoogteliggingen; de gevonden verschillen gaven geen aanleiding tot bijstellingen. De metingen van X, Y en Z in 2007 worden thans het meest betrouwbaar geacht. Voor de 'afgegraven' PQ's 325 en 326 zijn de hoogteliggingen voor 2007 handmatig aangepast zodanig dat de waarde voor 1986 overeenkomt met de in 2005 berekende waarde, en voor de andere jaren het bodemdalingsmodel ([hoofdstuk 1](#)) volgen.

Voor **neerslag** zijn de gegevens gebruikt van het weerstation in Nes, en voor verdamping van verschillende stations zoals gegeven door Van Dobben & Slim (2005: Tabel 3), en Lauwersoog voor 2006 en 2007. In de statistische analyse is gebruik gemaakt van de netto neerslag, berekend als neerslag minus verdamping over de periode van november in het jaar voorafgaande aan het opnamejaar tot en met april van het opnamejaar.

De **overvloedingsfrequentie** is bepaald uit de hoogteligging van elk PQ in elk jaar en waterstandsmetingen in de haven van Nes. Omdat er waarschijnlijk een tijdsvertraging optreedt vóór het effect van overvloeding in de vegetatie tot uiting komt, is voor elk opnamejaar gebruik gemaakt van de gemiddelde overvloedingsfrequentie over de twee jaren die voorafgaan aan dat



opnamejaar. Voor de onderbouwing van deze tijdsvertraging zie de analyse van 2000 (Eysink et al. 2000) en Dijkema et al. (2007). De tijdsvertraging van twee jaar zoals in de huidige analyse gebruikt, is bepaald in de analyse van 2000 en niet opnieuw getest, dit is wel gebeurd in de analyse van de kwelderdata (zie [hoofdstuk 3.1.6](#)) omdat overfloeding daar waarschijnlijk een grotere rol speelt. Evenals in de analyse van 2005 is voor PQ's die achter duinen liggen en daarom onbereikbaar zijn voor zeewater de overloedingsfrequentie altijd op nul gesteld. En evenals in 2005 is het 'zeespiegelregime' gekarakteriseerd als de overloedingsfrequentie op een vaste hoogte van 2 m +NAP, op dezelfde wijze berekend als voor de PQ's.

De **bodemchemie** is bepaald in monsters die tegelijk met de vegetatieopname van 1995 genomen zijn. Bepaald zijn de gehalten aan N-totaal, P-totaal, Ca, Mg, K, Na en Cl, en de pH. Voor de methoden wordt verwezen naar Van Dobben & Slim (2005).

Naast de gemeten abiotische variabelen is ook gebruik gemaakt van abiotische variabelen die zijn geschat op grond van de aanwezige soorten. Hierbij is gebruik gemaakt van de methode van Wamelink et al. (2005, 2011), die is gebaseerd op een bestand van ca. 6500 vegetatieopnamen met bodemchemische en grondwaterstandsmetingen. Het principe van deze methode is dat per soort voor elke variabele een gemiddelde waarde over alle voorkomens van die soort is berekend (het 'WW-getal'), en dat de geschatte waarde (de 'indicatiewaarde') voor een nieuwe opname gelijk is aan het gemiddelde WW-getal over alle aanwezige soorten. Hierbij vindt een correctie plaats voor het 'regression to the mean'-effect.

4.4.2.3. Statistische methoden

Alle data zijn gecontroleerd op normaliteit. Om de verdeling te normaliseren zijn overloedingsfrequentie, alle chemische data behalve pH, en de bedekkingspercentages van de soorten $\ln(X+1)$ getransformeerd.

Van de vegetatie is met behulp van het programma TWINSPAN (Hill 1979) een lokale typologie gemaakt op grond van de gegevens uit alle jaren. Hierbij zijn de dichotomieën gebruikt tot op het vierde niveau, dit levert $2^4 = 16$ typen waarvan er echter één niet voorkomt. De overblijvende typen zijn op één na twee aan twee samengenomen, resulterend in acht typen. Deze typologie is vergeleken met de typologie die in 2005 is gemaakt (Van Dobben & Slim 2005: Tabel 4). Tot 2001 kwam het in de toen gebruikte typologie met zes typen slechts sporadisch voor dat een PQ van type veranderde, en als dit gebeurde was die verandering slechts tijdelijk. Omdat de ruimtelijke variatie in de vegetatie zo groot is, is het noodzakelijk de veranderingen per type te beschouwen. Ideaal gesproken zouden dit de bij de aanvang van de monitoring aanwezige typen moeten zijn; het gaat immers om de veranderingen die elk van de toen aanwezige typen in de loop van de tijd heeft ondergaan. Voor de huidige PQ's kan dit echter niet omdat een deel pas later is aangelegd. Dit is bij de evaluatie van 2005 opgelost door elk PQ toe te kennen aan het type waartoe dit het grootste deel van de tijd behoorde; door de geringe veranderlijkheid van de vegetatie tot op dat moment was dat toen een goede benadering. Omdat er na 2001 veel grotere veranderingen zijn opgetreden dan vóór 2001 is dat echter nu niet meer mogelijk. De oplossing die hier gekozen is bestaat uit het handhaven van de typologie die in 2005 is gebruikt. Dit is mede gedaan ter wille van de vergelijkbaarheid met de eerdere analyse. Maar bovendien is, om een beter beeld te krijgen van de veranderingen in de periode 2001-2007, een aparte analyse op de nieuwe typologie uitgevoerd, inclusief een vergelijking tussen de typologie uit 2005 en de nieuwe typologie.

De variatie in de vegetatie in ruimte en tijd is gevisualiseerd met behulp van Detrended Correspondence Analyse (DCA; Ter Braak & Smilauer 2002). Hierbij wordt elke opname voorgesteld als een punt in een n-dimensionale ruimte (n = totaal aantal soorten) met de abundanties per soort als coördinaten. Vervolgens wordt door rotatie en translatie van de assen getracht zo veel mogelijk variantie weer te geven langs de eerste as, van de overblijvende variantie zo veel mogelijk langs de tweede as, etc. Op deze wijze kan de variatie in de vegetatie worden gevisualiseerd in een beperkt aantal dimensies (in dit geval drie). Voor details wordt verwezen naar het bijschrift van [figuur 4.4.2](#) en Jongman et al. (1995). In de 'biplots' van soorten en opnamen zijn de opnamen samengenomen als gemiddelde (centroid) per type per tijdstip; op die manier kan de temporele variatie gevisualiseerd worden door de centroiden per type op opvolgende tijdstippen met lijnen te verbinden.



Het effect van de abiotische variabelen op de vegetatie (dat wil zeggen op alle soorten samen) is bepaald middels Canonische Correspondentie Analyse (CCA; Ter Braak & Smilauer 2002). Hierbij is stapsgewijs steeds die variabele aan een regressiemodel toegevoegd die leidt tot de grootste toename in verklaarde variantie (gesommeerd over alle soorten), met de voorwaarde dat alleen variabelen kunnen worden toegevoegd die een correlatie hebben van $|R| < 0.7$ met alle reeds in het model aanwezige variabelen. De significantie van het effect van elke variabele is vastgesteld middels een permutatietoets. De effecten van de abiotische variabelen op de vegetatie zijn gevisualiseerd door de correlatie van elke variabele met elke DCA as te bepalen en op grond daarvan een plot te maken (details in het bijschrift van [figuur 4.4.4](#)). Let er bij de interpretatie van de bi- en triplots op dat de posities van de PQ's (weergegeven als centroiden per type) uitsluitend worden bepaald door hun floristische similariteit, die van de soorten door hun onderlinge correlatie, en dat de (gemeten of uit indicatiegetallen geschatte) abiotische variabelen slechts achteraf, als 'passieve' variabelen in de DCA-plots zijn geprojecteerd. Voor verdere details omtrent de interpretatie van ordinatieplots wordt verwezen naar Jongman et al. (1995). Met behulp van de gemeten abiotische variabelen, de met behulp van WW-getallen voor enkele variabelen bepaalde indicatiewaarden, en autecologische kennis uit flora's (Oberdorfer 1979, Weeda 1985-1994, Van der Meijden 1990) en uit 'De Vegetatie van Nederland' (Schaminée et al. 1998) is getracht te komen tot een interpretatie van de DCA-assen in ecologische termen.

De 'sample scores' van elk PQ in elk opnamejaar op de eerste drie assen zijn gebruikt als toestandsindicatoren om het effect van de abiotische variabelen en de veranderingen daarin op de vegetatie te karakteriseren. Naast deze drie sample scores zijn twee indicatoren voor biodiversiteit als toestandsindicatoren gebruikt: het aantal soorten per PQ, en de NBW. De NBW is berekend volgens Hertog & Rijken (1996) met een modificatie beschreven in Sanders et al. (2004). Het principe is dat deze methode een waarde aan elke soort toekent die groter is naarmate hij zeldzamer is of sneller achteruitgaat, en de waarden per soort optelt tot een waarde per plot (zie ook Wamelink et al. 2003). Deze waarde wordt uitgedrukt op een arbitraire schaal die ongeveer als volg is te interpreteren: < 12 , vegetatie van weinig waarde, bestaande uit weinig en algemene soorten; tussen 12 en 16, vegetatie met mogelijk enige waarde, Rode Lijst-soorten kunnen voorkomen; > 16 , vegetatie met hoge natuurbehoudswaarde, grote kans op het vinden van Rode Lijst-soorten. Voordeel van deze methode is, naast de goede overeenkomst met de intuïtieve waardering van plantensociologen, het feit dat het principe gelijk is aan dat van de door de overheid geaccordeerde Rode Lijsten (namelijk de combinatie van zeldzaamheid en achteruitgang) en daarmee ook kan rekenen op een groot draagvlak (IUCN 2001).

Voor alle vijf bovengenoemde toestandsindicatoren is de significantie van de temporele verandering vastgesteld, zowel per type als voor alle typen samen. Dit is op twee manieren gebeurd. Met REML (Robinson 1987) is vastgesteld of er überhaupt significante veranderingen in de tijd waren (merk op dat het ongebalanceerde schema dat ontstaat door het ontbreken van Transect 6 in 1986 het gebruik van ANOVA uitsluit). Vervolgens is met lineaire regressie vastgesteld of er sprake was van een significante trend. In beide gevallen is rekening gehouden met de aan het begin van de monitoring reeds aanwezige ruimtelijke variatie: bij de REML analyse door de PQ's zelf mee te nemen als 'random' effect, en bij de regressieanalyse door de PQ's mee te nemen als covariabele. Voor de met behulp van WW-getallen op grond van de vegetatie geschatte abiotische condities is op dezelfde wijze de aanwezigheid van significante trends vastgesteld.

Alle multivariate berekeningen zijn uitgevoerd met de programma's CANOCO en Canodraw (Ter Braak & Smilauer 2002), de univariate met het programma GENSTAT versie 13.3 (Payne et al. 2010).

4.4.2.4. Effect van bodemdaling

Zoals hierboven uiteengezet is de significantie van de relatie tussen vegetatie en abiotische variabelen vastgesteld in CCA. Dit is echter op zich onvoldoende om te bepalen of er sprake is van een significant effect van bodemdaling. Allereerst doet zich het algemene probleem van multiple regressie (waarvan CCA een generalisatie is) voor van strengeling tussen verklarende variabelen. Wanneer twee verklarende variabelen onderling gecorreleerd zijn, kan slechts een beperkt deel van de door het model verklaarde variantie met zekerheid aan een afzonderlijke variabele worden toegeschreven; de rest van de variantie wordt wel door het model verklaard



maar het is niet te zeggen welke van de variabelen hiervoor verantwoordelijk is. Dit probleem doet zich in versterkte mate voor wanneer sprake is van temporele variatie; wanneer zowel vegetatie als abiotische variabelen monotone trends vertonen is er al snel sprake van een significant effect zonder dat is aan te geven welk van de variabelen hiervoor verantwoordelijk is. Dat is ook het geval voor in de tijd monotone veranderlijke variabelen die zelf geen direct effect op de vegetatie hebben zoals het jaartal of de bodemdaling. Voor dit probleem bestaan twee oplossingsrichtingen:

- de grootte van de regressiecoëfficiënt kan een aanwijzing omtrent oorzakelijkheid bevatten. Dit is het geval wanneer er zo veel ruimtelijke variatie is dat de regressiecoëfficiënt ook geschat kan worden op grond van variatie in de ruimte op één tijdstip (deze methode is gebruikt in 2005);
- als de variatie in zowel vegetatie als abiotische condities ook een niet-lineaire (oscillerende) component bevat, is overeenstemming in het patroon van variatie (eventueel met tijdvertraging) een aanwijzing van oorzakelijkheid.

Voor de huidige analyse is gekozen voor een combinatie van beide methoden, met een globale check op de grootte van de regressiecoëfficiënt (in elk geval het teken ervan). Hiertoe is eerst het verband tussen de vijf toestandsindicatoren voor de vegetatie en de in de tijd veranderlijke abiotische condities vastgesteld middels enkelvoudige lineaire regressie op de data uit 1989 (in tegenstelling tot de analyse in 2005 zijn de data uit 1986 hiervoor niet gebruikt omdat er dan 10 PQ's zouden ontbreken). Vervolgens is de waarde van elke indicator in elk opnamejaar voorspeld op grond van het voor 1989 gefitte verband, en uitgezet tegen de gevonden waarden. Wanneer het tijdverloop van de op grond van een bepaalde variabele voorspelde toestandsindicator overeenkwam met het gevonden tijdsverloop is dit beschouwd als een aanwijzing dat de betreffende variabele (mede) verantwoordelijk is voor de temporele variatie in de vegetatie. Deze procedure is toegepast voor de drie abiotische variabelen waarvan het tijdsverloop bekend is: hoogteligging, grondwaterstand en overvloedingsfrequentie.

Hoewel bovenstaande procedure bodemdaling kan uitsluiten als oorzaak van bepaalde veranderingen, is deze onvoldoende om zicht te krijgen op de kwantitatieve bijdragen van bodemdaling-gerelateerde en andere (bij voorbeeld weer-gerelateerde) abiotische veranderingen aan de veranderingen in de vegetatie. Om hierover duidelijkheid te krijgen is de volgende procedure gevolgd:

- de selectie van variabelen in CCA is beperkt tot die variabelen die een direct effect op de vegetatie hebben. Jaartal en de bodemdaling zelf zijn hierbij dus uitgesloten. Wel is de absolute hoogteligging aan het begin van de monitoring in de selectie meegenomen, omdat die een indirect effect kan hebben via variabelen die niet op een andere manier zijn meegenomen, bij voorbeeld niet-gemeten chemische variabelen (organische stof, C/N), of door na-ijling van de vegetatie (vgl. [hoofdstuk 3.1.6](#)). Voor netto-neerslag is aangenomen dat deze -behalve via grondwaterstand- ook een direct effect op de vegetatie kan hebben, bij voorbeeld via de beschikbaarheid van hangwater (dit is van belang omdat in de hogere duinen het grondwater zich buiten de wortelzone kan bevinden). Om een idee te krijgen van het effect van strengeling is per variabele zowel het percentage verklaarde variantie bepaald bij voorwaartse selectie (= de toename in verklaarde variantie bij toevoegen van elke variabele aan een model met alleen de er boven staande variabelen), als het unieke percentage verklaarde variantie (= de afname in verklaarde variantie bij weglaten van elke variabele uit het volledige model).
- omdat in bovengenoemde analyse grondwaterstand en overvloedingsfrequentie de belangrijkste verklarende variabelen bleken te zijn, is vervolgens een aparte analyse uitgevoerd om het relatieve belang van bodemdaling en weersinvloeden op deze variabelen te bepalen. Hiertoe is in een lineair model grondwaterstand gemodelleerd als effect van bodemdaling en netto neerslag, en overvloedingsfrequentie als effect van bodemdaling en zeespiegelregime (de overvloedingsfrequentie op 2 m +NAP), en zijn de percentages verklaarde variantie bepaald voor bodemdaling resp. weersinvloeden (netto neerslag of zeespiegelregime). In beide gevallen is hierbij rekening gehouden met het ruimtelijk patroon door de PQ's zelf als covariabele mee te nemen; deze analyse heeft dus uitsluitend betrekking op de temporele veranderingen.



4.4.3. Resultaten

4.4.3.1. Variatie van de vegetatie in ruimte en tijd

4.4.3.1.1. Classificatie

De typenindeling die is gebruikt voor de rapportage in 2005, en die hier ter wille van de vergelijkbaarheid opnieuw is gebruikt, behelst zes typen, die kortweg beschreven kunnen worden als

1. zandige kopjes op de rand van de kwelder (*Saginion maritimae*);
2. overgang tussen hoge kwelder en duinvallei;
3. duinplassen en droogvallende oevers;
4. verstruweelde en verruigde duinen;
5. duinheide;
6. 'grijze duinen'.

Voor een floristische en syntaxonomische beschrijving wordt verwezen naar Van Dobben & Slim (2005). Evenals in 2005 heeft de verdere bewerking van de gegevens zo veel mogelijk plaatsgevonden voor de zes typen afzonderlijk.

Naast de typenindeling uit 2005, die gebruikt is bij de verdere analyses, is ook een nieuwe TWINSPAN indeling gemaakt die gebaseerd is op de data tot 2007. Het resultaat hiervan wordt als binaire TWINSPAN typen gegeven in [bijlage 4.4. A](#), en [tabel 4.4.1](#) geeft de vertaling van deze typen naar de nieuwe typologie in acht typen met hun globale inhoud en de correspondentie van deze typen met de zes typen uit 2005. [Tabel 4.4.2](#) is de overgangsmatrix van de oude naar de nieuwe typologie. [Tabel 4.4.3](#) geeft de aantallen PQ's per type in de loop van de tijd, [tabel 4.4.4](#) de overgangsmatrix binnen de nieuwe typologie en [tabel 4.4.5](#) het aantal type-overgangen per periode. Globaal kunnen de verschillen tussen de oude en de nieuwe typologie als volgt worden beschreven:

- het nieuwe type 1 heeft geen equivalent in de oude typologie. Dit type omvat zilte en natte ruigte, die in de loop van de tijd sterk is toegenomen (van 4 PQ's in 1989 tot 11 in 2007), door overgang uit typen 2 (hoge kwelder) en 4 (natte duinvalleien).
- het nieuwe type 2 bestaat uit de oude typen 1 (*Saginion maritimae*) en 2 (hoge kwelder). Een aantal PQ's van het oude type 4 (verruigde duinen) behoort nu ook tot dit type. Dit type is tussen 2001 en 2007 sterk afgenomen (van 17 naar 11 PQ's), meest door overgang naar type 1.
- het nieuwe type 3 heeft geen equivalent in de oude typologie, hoewel het in de loop van de tijd ongeveer constant is gebleven. Het omvat natte duinvalleien, die in de oude typologie meest onder type 4 vielen.
- het nieuwe type 4 (duinplassen) is equivalent aan het oude type 3 en is in de loop van de tijd weinig veranderd; er vindt wel eens overgang plaats naar type 3, maar in de omgekeerde richting komt bijna net zo vaak voor.
- het nieuwe type 5 omvat de droge, verruigde duinen, equivalent met de droge kant van het oude type 4. Het is in de tijd weinig veranderd, alleen overgang naar type 3 (de nattere variant hiervan) komt soms voor.
- het nieuwe type 6 bestaat uit verruigde duinheide (met onder andere *Salix repens*), was tot 1998 aanwezig met slechts één PQ en daarna toegenomen tot 4 PQ's in 2007; deze zijn afkomstig uit de typen 7 en 8.
- het nieuwe type 7 is equivalent aan het oude type 5 (duinheide), en in de tijd weinig veranderd.
- het nieuwe type 8 is equivalent aan het oude type 6 ('grijze duinen') en in de tijd licht afgenomen door overgang naar typen 6 en 7.

Er blijkt een lichte tendens te zijn tot een toename van de veranderlijkheid in de loop van de tijd ([tabel 4.4.5](#)). Hierbij moet echter bedacht worden dat de aantallen type-overgangen niet vergelijkbaar zijn voor de eerste en de laatste periode; voor de eerste vanwege het ontbreken van transect 6, en voor de laatste vanwege het feit dat deze periode tweemaal zo lang is als de andere.

4.4.3.1.2. Ordinatatie

Figuur 4.4.2 is het DCA biplot van alle waarnemingen. De sample scores (**figuur 4.4.2A en C**) zijn samengenomen tot hun centroiden en geplot per combinatie van type en opnamejaar. Omdat de centroiden voor de verschillende opnamejaren voor elk type erg dicht bij elkaar liggen, zijn deze ook op een grotere schaal geplot, en als 'paden' in de tijd verboden (**figuur 4.4.3**). **Figuren 4.4.2B en 4.4.2D** geven de soortenplots. Een ecologische interpretatie van de assen is mogelijk met behulp van de relatie van de assen met de gemeten omgevingsvariabelen, met de indicatiewaarden (omgevingsvariabelen die zijn geschat op grond van de aanwezige soorten met behulp van de WW-getallen) (**figuur 4.4.4**) of met ecologische expertkennis. Hieruit komt het beeld naar voren dat de eerste as voornamelijk een nat (links) - droog (rechts) gradiënt representeert, de tweede as een zoet (onder) - zout (boven) gradiënt, en de derde as een voedselarm (onder) - voedselrijk (boven) gradiënt. Indicatorsoorten zijn bij voorbeeld voor de eerste as *Ammophila arenaria*, *Galium verum* (droog, rechts) en *Phragmites australis*, *Scirpus tabernaemontani* (nat, links); voor de tweede as *Eleocharis palustris* var. *palustris*, *Juncus bulbosus* (zoet, onder) en *Eleocharis palustris* var. *uniglumis*, *Juncus gerardii* (zout, boven); en voor de derde as *Litorella uniflora*, *Anthoxanthum odoratum* (voedselarm, onder) en *Chamerion angustifolium*, *Cirsium arvense* (voedselrijk, boven). De vierde as heeft geen voor de hand liggende ecologische interpretatie en is hier verder buiten beschouwing gelaten.

Uit de ligging van de centroiden en hun verplaatsing door de tijd (**figuren 4.4.2 en 4.4.3**) blijkt dat de variatie van de vegetatie in de tijd betrekkelijk klein is vergeleken met de variatie in de ruimte; in de eerste twee dimensies blijven de tijdspaden van de verschillende typen ver uit elkaars buurt. Verder is er meestal geen sprake van een sterke lineaire trend; de veranderingen zijn eerder oscillerend dan lineair, met uitzondering van de derde as, waar bijna alle typen een duidelijk stijgende trend hebben. Ook valt op dat voor de meeste typen 2007 een extreme positie inneemt, vooral door de lage score op de eerste as (typen 1, 2, 4 en 6), de hoge score op de tweede as (typen 1, 2, 5 en 6), en de hoge score op de derde as (alle typen behalve 4).

In **figuur 4.4.5** zijn ter wille van de vergelijking van de 'oude' met de 'nieuwe' typologie de centroiden van de nieuwe typen in het DCA plot van **figuur 4.4.2** geprojecteerd. Sommige van de nieuwe typen blijken een veel extremere positie in te nemen dan de oude. Dit is vooral het geval langs de derde as waar de nieuwe typen 5 en 6 (=oude typen 4 en een deel van 5) ver buiten het kader van **figuur 4.4.2C** vallen (vgl. **figuur 4.4.2C** en **figuur 4.4.5B**). Op de eerste as ligt type 1 nog juist binnen het kader van **figuur 4.4.2A** (zie **figuur 4.4.5A**). Dit past binnen het beeld van algemene verschuiving naar lagere waarden op de eerste, en hogere waarden op de derde as tussen 2001 en 2007; hierdoor levert een nieuwe TWINSPAN analyse met de data van 2007 een typologie waarin de centroiden per type ook in deze richting zijn opgeschoven.

Tabel 4.4.1 Vertaling van de binaire TWINSPAN typen naar acht vegetatietypen, en relatie met de typen uit 2005.
Translation of the binary TWINSPAN typology to eight vegetation types, and relation with the types used in 2005.

TWIN-SPAN-type	Type 2011	Omschrijving type 2011	Type 2005	Omschrijving type 2005
0000	1	zeebies- en rietvegetatie	niet onderscheiden	
0001	1			
0010	2	hoge kwelder incl. zandige kopjes	1 en 2	1: zandige kopjes in de kwelder (Saginion maritimae) 2: overgang kwelder - duinvallei
0011	2			
0100	3	natte en zoete valleien	niet onderscheiden	
0101	4	duinplassen en droogvallende oevers	3	duinplassen en droogvallende oevers
011	4			
1000	5	verruigde duinen	4	verstruweelde en verruigde duinen
1001	5			
1010	6	verruigde duinheide	5	duinheide
1011	6			
1100	7	duinheide	5	
1101	7			



TWIN-SPAN-type	Type 2011	Omschrijving type 2011	Type 2005	Omschrijving type 2005
1110	8	grijze duinen	6	grijze duinen
1111	8			

Tabel 4.4.2 Overgangsmatrix van de 'oude' naar de 'nieuwe' typologie. Getallen zijn aantallen opnamen (=PQ / jaar combinaties).
Transition matrix of 'old' (2005) to 'new' (2011) typology. Values are numbers of relevés (i.e., plot / year combinations).

		Oude typen						
		1	2	3	4	5	6	TOTAAL
Nieuwe typen	1		29	8				37
	2	42	61		5			108
	3		3	4	86			93
	4		3	78	7			88
	5		1		14	6		21
	6					10	1	11
	7			1	2	34	3	40
	8					4	50	54

Tabel 4.4.3 Aantal PQ's per type per jaar volgens de typologie uit 2011 (8 typen).
Numbers of plots per type according to the 2011 typology (8 types).

		Opnamejaar						
		1986	1989	1992	1995	1998	2001	2007
Type	1	2	4	5	6	3	6	11
	2	15	15	18	16	16	17	11
	3	9	15	15	13	14	14	13
	4	14	13	10	14	13	11	13
	5	3	4	3	2	4	3	2
	6	1	1	1	1	1	2	4
	7	6	5	6	6	6	5	6
	8	6	9	8	8	9	8	6

Tabel 4.4.4 Overgangsmatrix binnen de nieuwe typologie. Getallen zijn aantallen overgangen van het type in de rijkop naar het type in de kolomkop binnen één waarnemingsperiode.
Transition matrix in the 2011 typology. Values are numbers of transitions of the type in the row header to the type in the column header in each observation period.

		Naar type							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Van type	1	22	1	0	3	0	0	0	0
	2	7	88	1	1	0	0	0	0
	3	0	4	64	8	2	0	2	0
	4	6	0	7	62	0	0	0	0
	5	0	0	5	0	14	0	0	0
	6	0	0	0	0	0	7	0	0
	7	0	0	2	0	0	1	30	1
	8	0	0	0	0	0	2	2	44

Tabel 4.4.5 Aantal type-overgangen (in de nieuwe typologie) per waarnemingsperiode.
Number of type transitions per observation period.

Periode		Aantal overgangen
van	tot	
1986	1989	5
1989	1992	8
1992	1995	7



Periode		Aantal overgangen
van	tot	
1995	1998	11
1998	2001	10
2001	2007	14

4.4.3.2. Temporele veranderingen

4.4.3.2.1. Toestandsindicatoren

Uit het DCA plot van [figuur 4.4.2](#) blijkt reeds dat de veranderingen in de loop van de tijd betrekkelijk klein geweest zijn. Wanneer de opgetreden veranderingen samenhangen met bodemdaling wordt verwacht dat deze lineaire - of tenminste monotone - trends zijn. Uit de detailplots van [figuur 4.4.3](#) blijkt dat er soms wel trends aanwezig zijn, maar dat de veranderingen een ook sterk oscillerende component hebben. Daarom is op twee manieren naar deze verandering gekeken. Eerst is de significantie van de temporele variatie bepaald, dat wil zeggen gekeken is of er überhaupt betekenis gehecht moet worden aan de van jaar op jaar optredende verschillen in de toestandsindicatoren, ongeacht de vraag of deze als een trend geïnterpreteerd kunnen worden. Dit is gebeurd met Residual Maximum Likelihood (REML), waarbij de PQ's zelf zijn opgevat als 'random factor' (een storende factor waarvan het effect niet meetelt bij de vaststelling van de significantie) en het jaartal als 'fixed factor' (de factor waarvan we het effect willen vaststellen). De aanwezigheid van trends is vastgesteld middels lineaire regressie van de toestandsindicatoren op het jaartal, waarbij ook weer de plots zelf als covariabele zijn meegenomen. Het resultaat wordt gegeven in [tabel 4.4.6](#). Wanneer alle typen worden samengenomen is de temporele variatie significant voor alle toestandsindicatoren, en hebben ook alle indicatoren een significante trend. Die trend is dalend voor de eerste twee assen en de biodiversiteitsindicatoren, en stijgend voor de derde as. Voor de afzonderlijke typen zijn de veranderingen niet altijd significant; de dalende trend langs de eerste as is niet significant voor typen 3 en 5, en langs de tweede as niet voor de typen 2, 3, 4 en 5. De stijgende trend langs de derde as is significant voor alle typen behalve type 4. De dalende trend voor de biodiversiteit indicatoren is slechts voor een beperkt aantal typen significant; voor beide indicatoren is dat alleen het geval in type 2. Vooral opvallend is de zeer sterke afname in aantal soorten per PQ in type 2 met een regressiecoëfficiënt van bijna -0,5, dat wil zeggen er is daar gemiddeld één soort per ruim twee jaar verloren gegaan. Verder is opvallend dat er in type 3 alleen een significante lineaire trend is voor de derde as en het aantal soorten, terwijl de temporele variatie altijd significant is (behalve voor de NBW). Blijkbaar bestaat de temporele variatie hier vooral uit oscillatie, hetgeen bevestigd wordt door [figuur 4.4.3](#); het oscillerende patroon blijkt ook parallel te lopen voor alle drie assen.

4.4.3.2.2. Abiotische indicatiewaarden

[Tabel 4.4.7](#) geeft de temporele trend in de indicatiewaarden voor grondwaterstand, gehalten aan chloride en nitraat van de bodem, en bodem-pH. Over alle typen samen wijst de vegetatie op significante trends tot vernatting, verzilting, eutrofiëring en ontzuring. Voor de meeste afzonderlijke typen zijn deze trends ook aanwezig, alleen die tot vernatting niet in typen 1 en 5; tot verzilting niet in typen 3, 5 en 6; en tot ontzuring niet in type 3, 4, 5 en 6. Typen 3 en 6 hebben zelfs een significante trend tot verzuring.

Uit de grootte van de regressiecoëfficiënten kan de temporele verandering worden geschat zoals die door de vegetatie wordt geïndiceerd. Voor grondwaterstand is deze (2007-1986) * - 0.00312 * 100 = -6,6 cm als gemiddelde over alle PQ's en de gehele monitoringperiode. De gemiddelde gemeten grondwaterstandverandering over deze periode bedraagt -4,7 cm. Het feit dat deze twee getallen in dezelfde orde van grootte liggen wijst er op dat grondwaterstandverandering inderdaad een van de oorzaken van de vegetatieverandering is geweest, maar het feit dat de geïndiceerde grondwaterstandsverandering groter is dan de gemeten wijst er ook dat dat er wellicht ook nog een andere factor in het spel is. De pH stijging bedraagt, gemiddeld over alle typen, bijna 0,1 eenheid over de gehele monitoringperiode.



Tabel 4.4.6 Significantie van de temporele variatie (bepaald met REML) en van de lineaire temporele trend (bepaald met lineaire regressie) voor de vijf toestandsindicatoren. Getallen zijn regressiecoëfficiënten a_1 van de toestandsindicatoren op jaartal met PQ als covariabele, gefitte vergelijking: indicator = $c_{PQ} + a_1 \cdot \text{jaartal}$, met c_{PQ} : PQ-afhankelijke constante, a_1 : regressiecoëfficiënt. Significantie: *** = $P < 0.001$, ** = $P < 0.01$, * = $P < 0.05$, ns = $P > 0.05$. Het eerste significantieniveau heeft betrekking op de lineaire trend, het tweede (tussen haakjes) op de hele variatie.

Significance of temporal variation (determined by REML) and significance of temporal trend (determined by linear regression) for the five state indicators. Number are regression coefficients of the state indicators on year number with the plots as co-variables; the first significance level relates to the linear trend, the second to the temporal variation.

Type	AS1	sign	AS2	sign	AS3	sign	NBW	sign	Nspec	sign
1	-0,030	*** (***)	-0,026	*** (**)	0,013	** (***)	-0,077	* (*)	0,046	ns (ns)
2	-0,037	*** (***)	-0,006	ns (**)	0,034	*** (***)	-0,129	*** (***)	-0,474	*** (***)
3	0,005	ns (***)	-0,002	ns (***)	0,025	* (***)	-0,015	ns (ns)	-0,201	* (***)
4	-0,020	*** (***)	-0,002	ns (ns)	-0,007	ns (ns)	-0,045	* (ns)	-0,189	*** (*)
5	-0,008	ns (ns)	-0,002	ns (ns)	0,013	*** (***)	0,009	ns (ns)	0,075	ns (ns)
6	-0,017	*** (*)	-0,011	*** (***)	0,017	*** (***)	-0,005	ns (ns)	0,006	ns (ns)
alle typen	-0,018	*** (***)	-0,006	* (***)	0,016	*** (***)	-0,047	*** (***)	-0,177	*** (***)

Tabel 4.4.7 Temporele trend in indicatiewaarden voor grondwaterstand (GVG, in cm onder maaiveld), chloride (Cl, in mg/kg), nitraat (NO₃, in mg/kg) en pH. De gegeven getallen zijn regressiecoëfficiënten van indicatiewaarde op jaartal met de PQ's als covariabele (gefite vergelijking en significantie als in tabel 4.4.6).

Temporal trends in indicator values for groundwater level (in cm above soil surface at April, 28), Cl and NO₃ contents of the soil, and soil pH. Numbers are coefficients of the regression of indicator value on year number with the plots as co-variables. Significance levels as in table 4.4.6.

Type	GVG	sign	Cl	sign	NO3	sign	pH	sign
1	-0,00164	ns	14,610	***	0,143	***	0,013	**
2	-0,00558	***	17,740	***	0,123	***	0,024	***
3	-0,00268	*	-1,197	ns	0,049	*	-0,007	*
4	-0,00485	***	5,064	**	0,048	**	0,003	ns
5	0,001162	ns	0,162	ns	0,060	***	-0,001	ns
6	-0,00119	*	0,315	ns	0,048	***	-0,008	***
alle typen	-0,00312	***	6,314	***	0,075	***	0,005	***

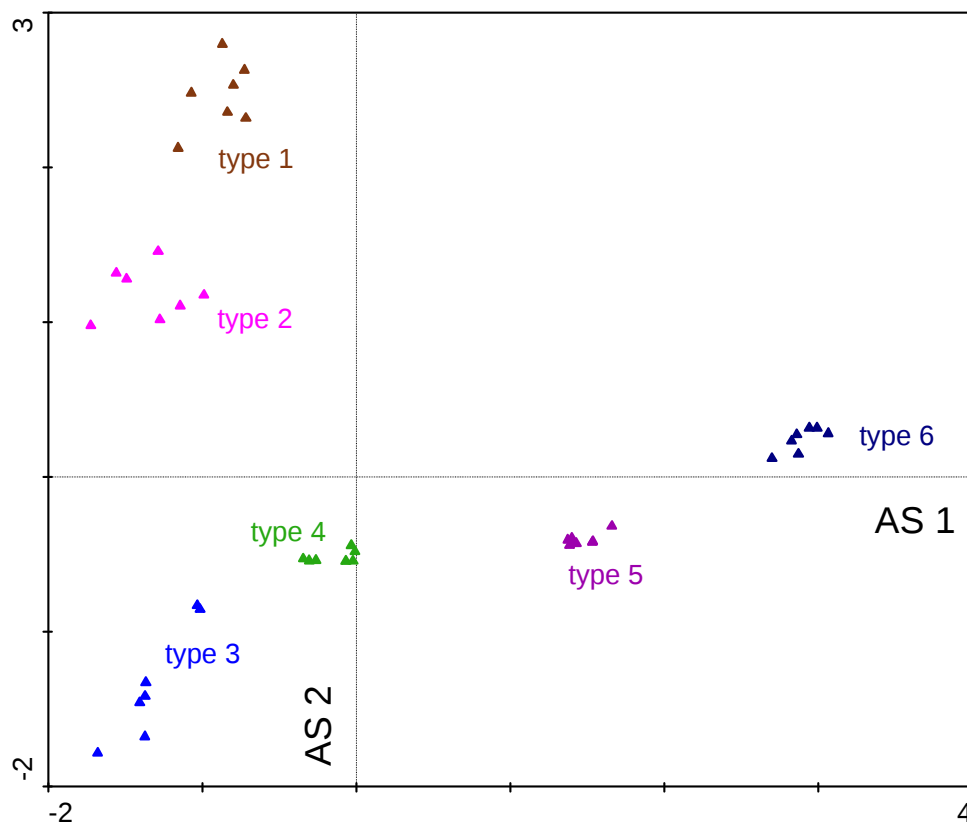
Tabel 4.4.8 Voorwaartse selectie van omgevingsvariabelen in CCA. F = (regression mean square tot en met deze term - regression mean square met alleen de termen boven deze term) / error mean square; P = kans op deze, of een hogere F -waarde onder de nul hypothese, bepaald op basis of 999 bootstrap samples. %VV = toename in percentage verklaarde variantie over alle soorten bij toevoegen van deze term aan een model met alleen de termen er boven, uniek%VV = afname in percentage verklaarde variantie bij weglaten van deze term uit het volledige model. In elke stap is de variabele met de hoogste F aan het model toegevoegd, op voorwaarde dat deze een correlatie van $|R| < 0.7$ heeft met de variabelen die reeds in het model zitten. Beschouwde variabelen: grondwaterstand, overvloedingsfrequentie, hoogteligging in 1986, netto neerslag, alle bodemchemische variabelen. Aantal opnamen: 452, aantal soorten: 287.

Forward selection of environmental variables in CCA. F = (regression mean square with this term - regression mean square without this term) / error mean square; P = probability of this, or a higher F -value under the null hypothesis as determined on the basis of 999 bootstrap samples. %VV = percentage explained variance (over all species) on inclusion, %VVuniek = percentage explained variance on exclusion from full mode. The following environmental variables were considered for inclusion in the model: phreatic level, flooding frequency, elevation in 1986, net precipitation, all soil chemical variables. Number of relevés: 452, number of species: 287.

Variabele	P	F	%VV	uniek%VV	uniek als % van totaal
voorjaarsgrondwaterstand	0,001	19,73	4,20%	1,84%	11,9%
overvl. freq. twee voorgaande jaren	0,001	19,7	4,05%	2,06%	13,3%
bodem pH	0,001	11,5	2,28%	1,66%	10,7%
hoogteligging in 1986	0,001	7,26	1,40%	1,47%	9,5%
bodem N	0,001	6,79	1,33%	1,27%	8,2%
bodem K	0,001	4,96	0,96%	0,91%	5,9%
bodem Ca	0,001	4,72	0,96%	0,90%	5,8%

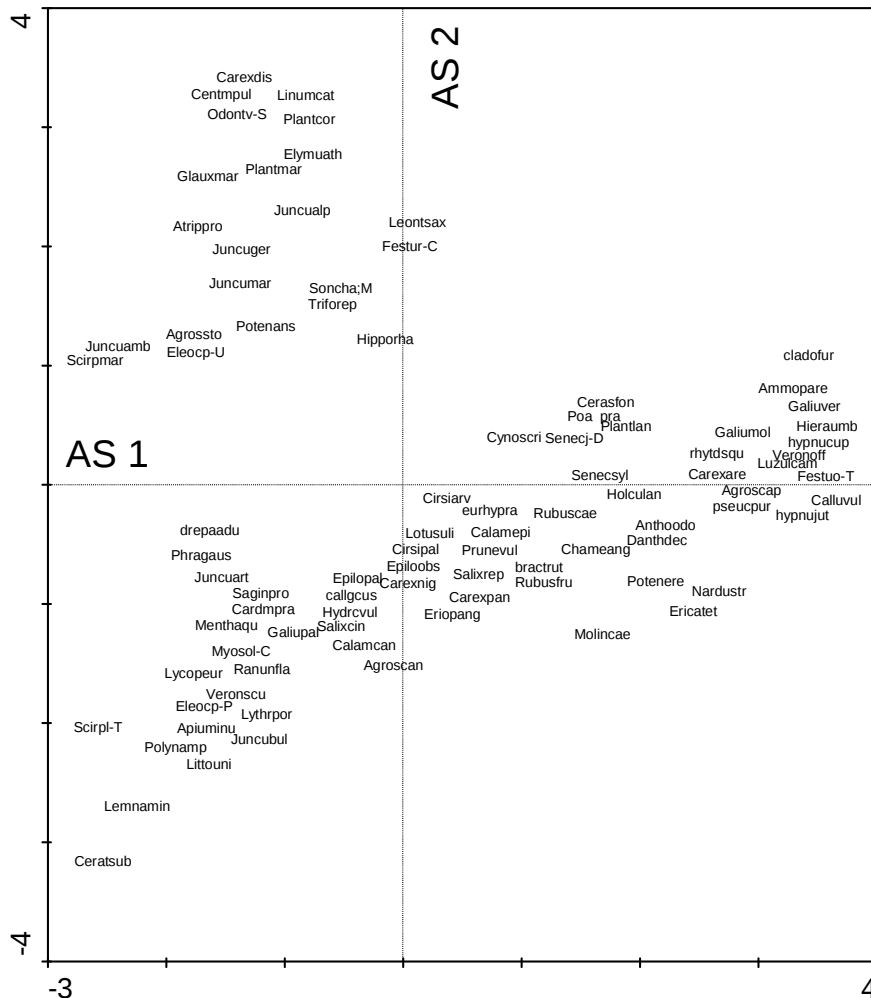


Variabele	P	F	%VV	uniek%VV	uniek als % van totaal
netto neerslag	0,001	1,72	0,29%	0,33%	2,1%
SOM			15,46%	10,43%	67,5%
onbepaald				5,03%	32,5%



Figuur 4.4.2A Centroiden van de plot / opnamejaar combinaties in DCA: eerste as (horizontaal) tegen tweede as (verticaal). De symbolen voor elk type corresponderen met de verschillende opnamejaren; verdere toelichting in [figuur 4.4.2B](#). Zie [figuur 4.4.3A](#) voor een uitvergroting van de tijdspaden.

Centroids of plots / observation year combinations in DCA: first (horizontal and second (vertical) axis). Different symbols for each type correspond to different points in time. See [Figure 4.4.2B](#) for more explanation and [figure 4.4.3A](#) for a magnification of the temporal trajectories per type.



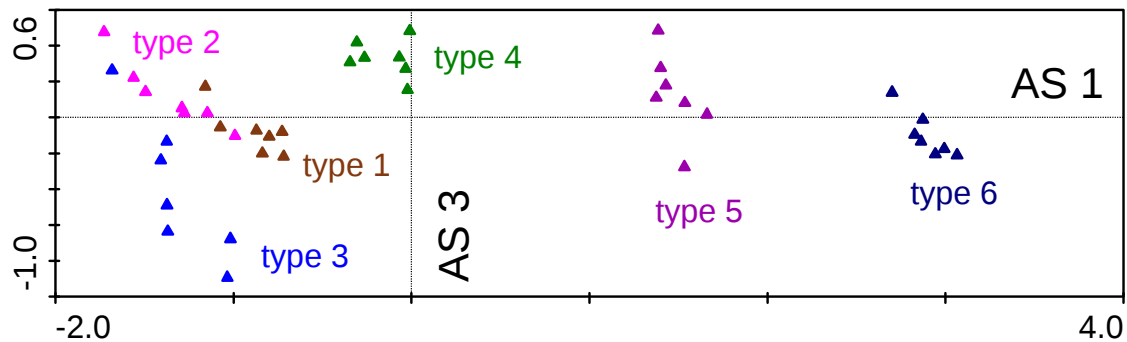
Figuur 4.4.2B DCA soortenplot, eerste as (horizontaal) tegen tweede as (verticaal). Soorten met een gewicht < 5% van het maximumgewicht zijn niet geplot. Sommige soorten zijn ter wille van de leesbaarheid iets verschoven. Detrending met 2de graads polynoom. Eigenwaarden: $\lambda_1 = 0.712$, $\lambda_2 = 0.612$, $\lambda_3 = 0.448$, $\lambda_4 = 0.302$, $\Sigma\lambda = 13.582$; deze plot verklaart daarom $(0.712 + 0.612) / 13.582 = 9.7\%$ van de variantie in de abundenties van de soorten. Aantal opnamen: 452, aantal soorten: 287. Let er op dat dit type plot een afstand-interpretatie heeft: hoe dichter twee soorten bij elkaar staan hoe hoger hun onderlinge correlatie (diagonaal tegenover elkaar betekent dus sterk negatief gecorreleerd). Dit geldt ook tussen soorten en opnamen (of, zoals hier weergegeven, typen): projecteer de twee figuren over elkaar in gelijke schaling, dan geldt: hoe dichter een soort bij een type staat, hoe hoger zijn verwachtingswaarde in dat type.
DCA species plot, first (horizontal) and second (vertical) axis. Detrending by 2nd order polynomial. Eigenvalues: $\lambda_1 = 0.712$, $\lambda_2 = 0.612$, $\lambda_3 = 0.448$, $\lambda_4 = 0.302$, $\Sigma\lambda = 13.582$; the plot explains 9.7% of the variance in the species 'abundances'. Number of relevés: 452, number of species: 287. Explanation of species codes see below.

Betekenis van de gecodeerde soortnamen (alfabetisch op code geordend, phanerogamen eerste letter hoofdletter, cryptogamen eerste letter kleine letter):

Agrosca: *Agrostis canina*, Agrossto: *Agrostis stolonifera*, Ammpopare: *Ammophila arenaria*, Anthoodo: *Anthoxanthum odoratum*, Apiuminu: *Apium inundatum*, Atrippro: *Atriplex prostrata*, bractrut: *Brachythecium rutabulum*, Calamcan: *Calamagrostis canescens*, Calamepi: *Calamagrostis epigejos*, callgcu: *Calliergonella cuspidata*, Calluvul: *Calluna vulgaris*, Cardmpra: *Cardamine pratensis*, Carexare: *Carex arenaria*, Carexdis: *Carex distans*, Carexnig: *Carex nigra*, Carexpan: *Carex panicea*, Centmpul: *Centaureum pulchellum*, Cerasfon: *Cerastium fontanum*, Ceratsub: *Ceratophyllum submersum*, Chameang: *Chamerion angustifolium*, Cirsiarv: *Cirsium arvense*, Cirsipal: *Cirsium palustre*, cladofur: *Cladonia furcata*, Cynoscri: *Cynosurus cristatus*, Danthdec: *Danthonia decumbens*, dcnmsco: *Dicranum scoparium*, drepaadu: *Drepanocladus aduncus*, Eleocp-P: *Eleocharis palustris* subsp. *palustris*, Eleocp-U: *Eleocharis palustris* subsp. *uniglumis*, Elymuath: *Elymus athericus*, Epiloo: *Epilobium obscurum*, Epilopal: *Epilobium palustre*, Ericatet: *Erica tetralix*, Eriopang: *Eriophorum angustifolium*, eurhypra: *Eurhynchium praelongum*, Festuo-T: *Festuca ovina* subsp. *tenuifolia*, Festur-C: *Festuca rubra* subsp. *commutata*, Galiumol: *Galium mollugo*, Galiupal: *Galium palustre*, Galiuver: *Galium verum*, Glauxmar: *Glaux maritima*, Hieramb: *Hieracium umbellatum*, Hipporha: *Hippophae rhamnoides*, Holculan: *Holcus lanatus*, Hydrvul: *Hydrocotyle vulgaris*, hypnucup: *Hypnum cupressiforme*, hypnujut: *Hypnum jutlandicum*, Juncualp: *Juncus alpinoarticulatus*,

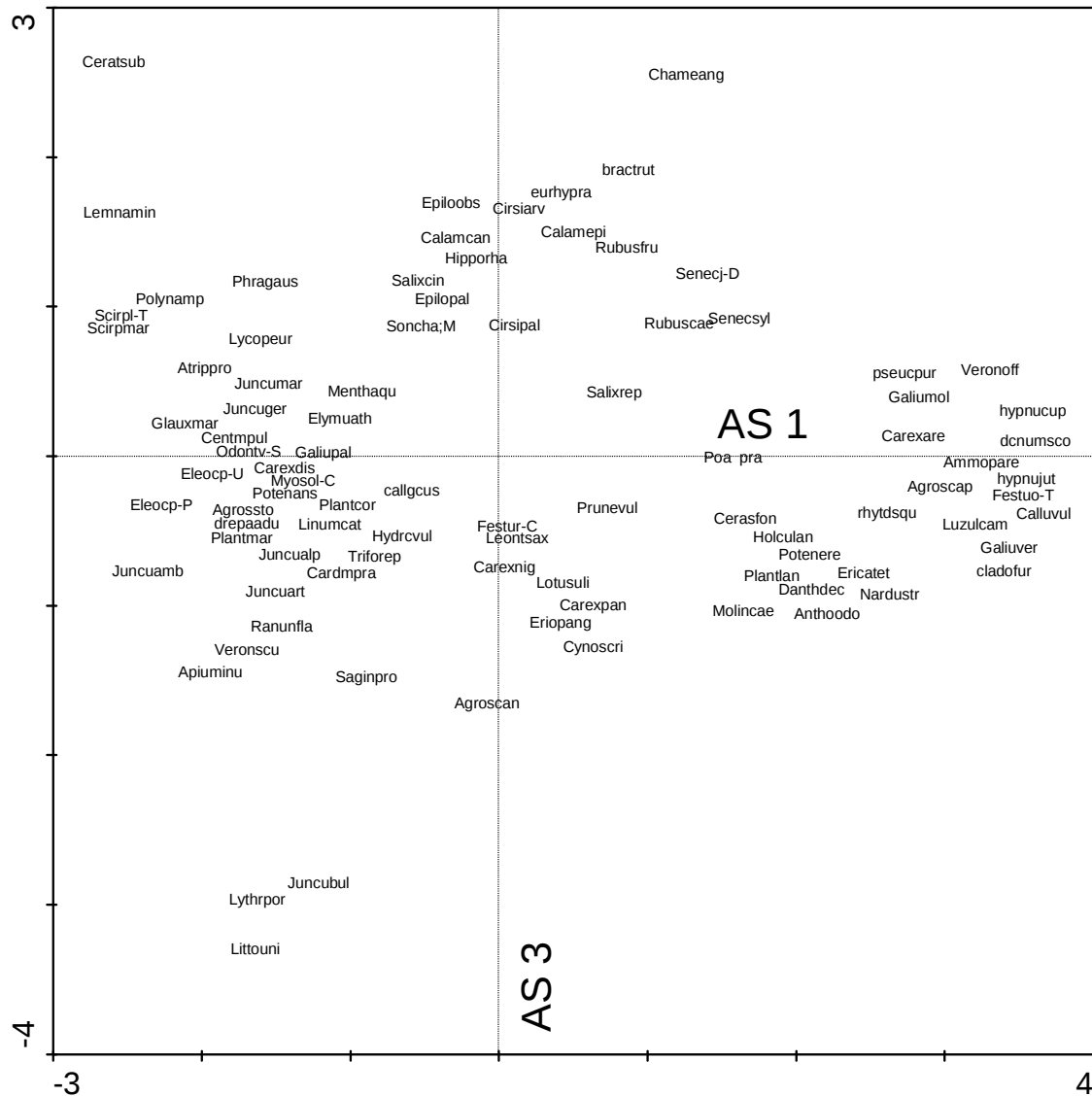


Juncuamb: *Juncus ambiguus*, Juncuart: *Juncus articulatus*, Juncubul: *Juncus bulbosus*, Juncuger: *Juncus gerardi*, Juncumar: *Juncus maritimus*, Lemnamin: *Lemna minor*, Leontsax: *Leontodon saxatilis*, Linumcat: *Linum catharticum*, Littouni: *Littorella uniflora*, Lotusuli: *Lotus uliginosus*, Luzulcam: *Luzula campestris*, Lycopour: *Lycopus europaeus*, Lythrpor: *Lythrum portula*, Mentaqu: *Mentha aquatica*, Molincae: *Molinia caerulea*, Myosol-C: *Myosotis laxa* (subsp. *cespitosa*), Nardustr: *Nardus stricta*, Odontv-S: *Odontites verna*, Phragaus: *Phragmites australis*, Plantcor: *Plantago coronopus*, Plantlan: *Plantago lanceolata*, Plantmar: *Plantago maritima*, Poa pra: *Poa pratensis*, Polynamp: *Polygonum amphibium*, Potenans: *Potentilla anserina*, Potenere: *Potentilla erecta*, Prunevul: *Prunella vulgaris*, pseucpur: *Pseudoscleropodium purum*, Ranunfla: *Ranunculus flammula*, rhytdsqu: *Rhytidadelphus squarrosus*, Rubuscae: *Rubus caesius*, Rubusfru: *Rubus fruticosus*, Saginpro: *Sagina procumbens*, Salixcin: *Salix cinerea*, Salixrep: *Salix repens*, Scirpl-T: *Scirpus lacustris* subsp. *tabernaemontani*, Scirpmar: *Scirpus maritimus*, Senecj-D: *Senecio jacobea*, Senecsyl: *Senecio sylvaticus*, Soncha;M: *Sonchus arvensis* var. *maritimus*, Triforep: *Trifolium repens*, Veronoff: *Veronica officinalis*, Veronscu: *Veronica scutellata*.

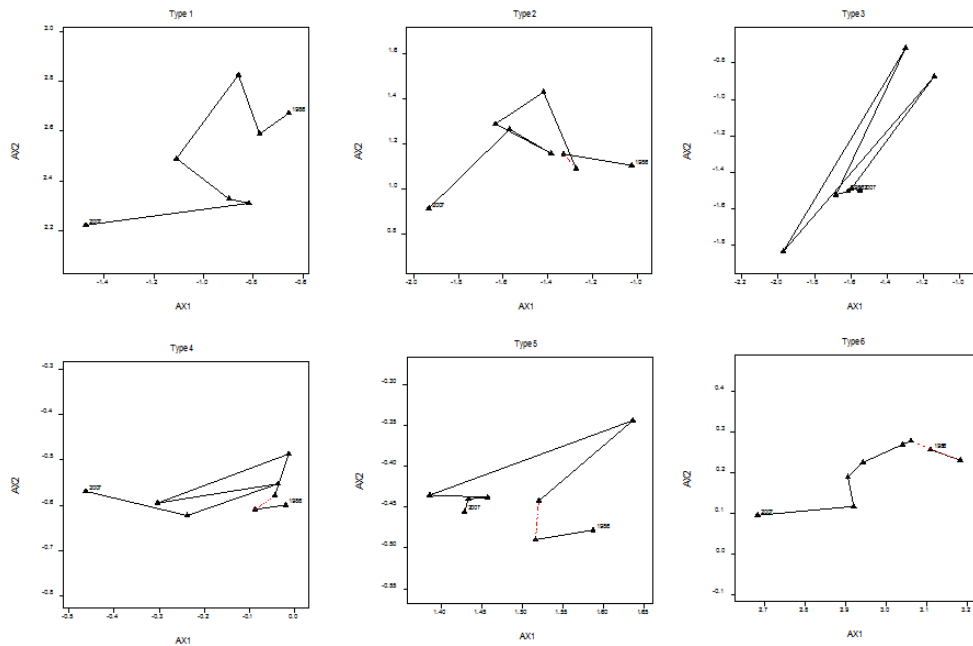


Figuur 4.4.2C Centroiden van de plot / opnamejaar combinaties in DCA: eerste as (horizontaal) tegen derde as (verticaal). De symbolen voor elk type corresponderen met de verschillende opnamejaren; zie [figuur 4.4.3B](#) voor een uitvergroting van de tijdpaden.

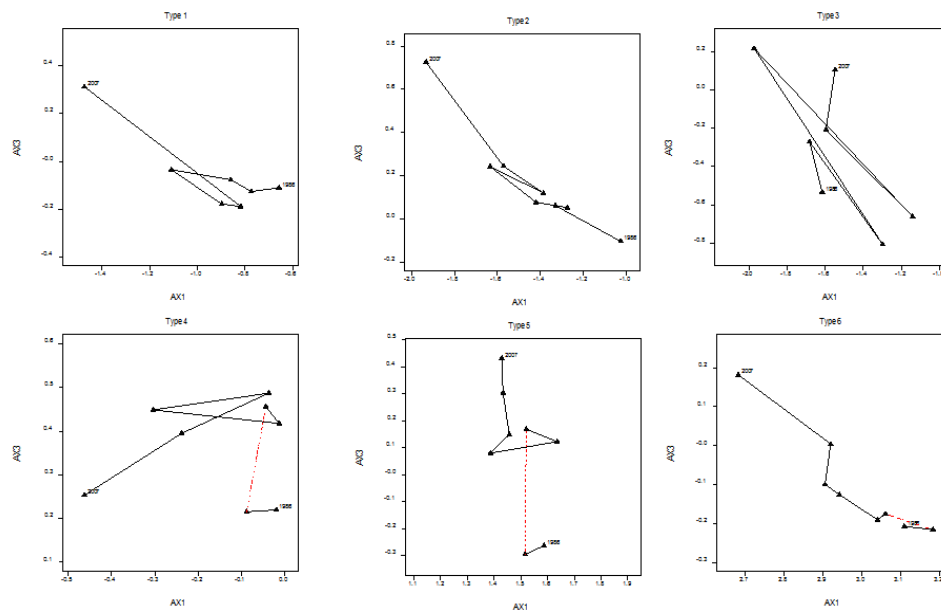
Centroids of plots / observation year combinations in DCA: first (horizontal and third (vertical) axis). Different symbols for each type correspond to different points in time. See [figure 4.4.3B](#) for a magnification of the temporal trends per type.



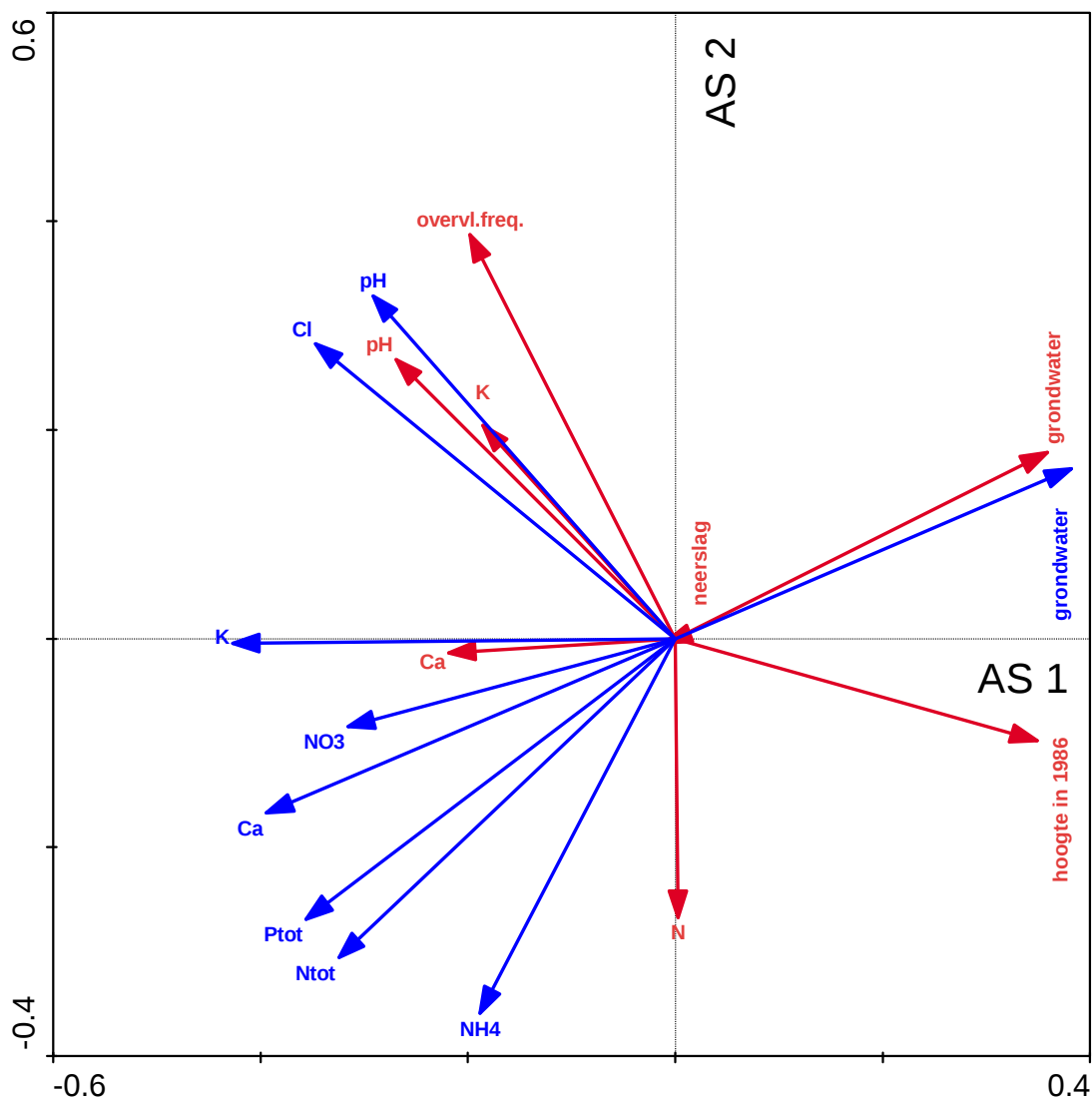
Figuur 4.4.2D DCA soortenplot, eerste as (horizontaal) tegen derde as (verticaal). Soorten met een gewicht < 5% van het maximumgewicht zijn niet geplot. Eigenwaarden, aantallen opnamen en soorten zie [figuur 4.4.2B](#). Deze plot en [figuur 4.4.2B](#) verklaren samen $(0.712 + 0.612 + 0.448) / 13.582 = 13.0\%$ van de variantie in de abundanties van de soorten.
DCA species plot, first (horizontal) and third (vertical) axis. Further explanation see [figure 4.4.2B](#); this plot, together with the plot in [figure 4.4.2B](#) explains 13.0% of the variance in the species' abundances.



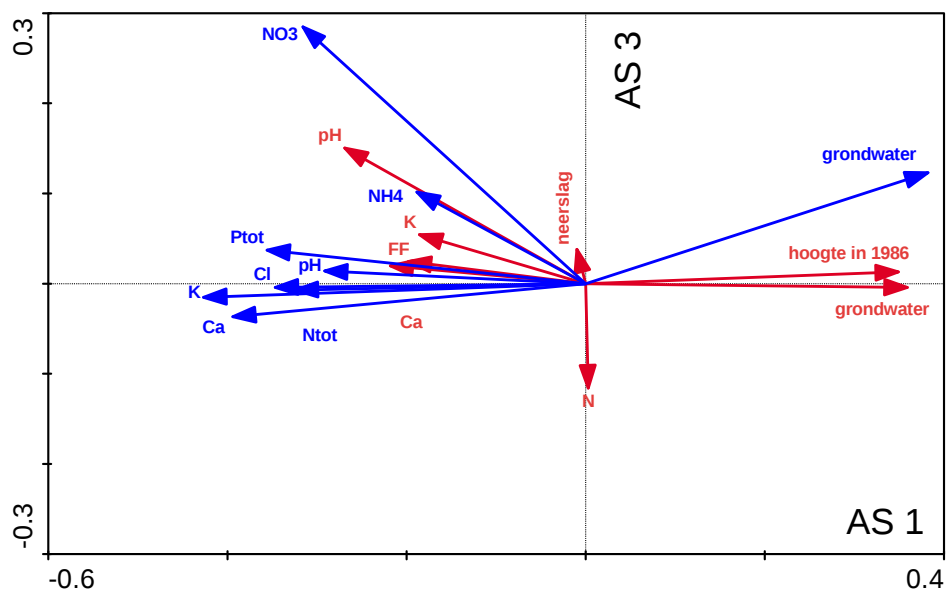
Figuur 4.4.3A Uitvergroting van de tijdspaden per type, eerste tegen tweede as. In sommige typen is 1989 tweemaal geplot, met en zonder de in dat jaar aangelegde plots, en verbonden met een rode stippellijn.
Magnification of temporal trajectories per type: first and second axis. For some of the types 1989 is plotted twice, with and without the plots installed in that year, and connected by a red dashed line.



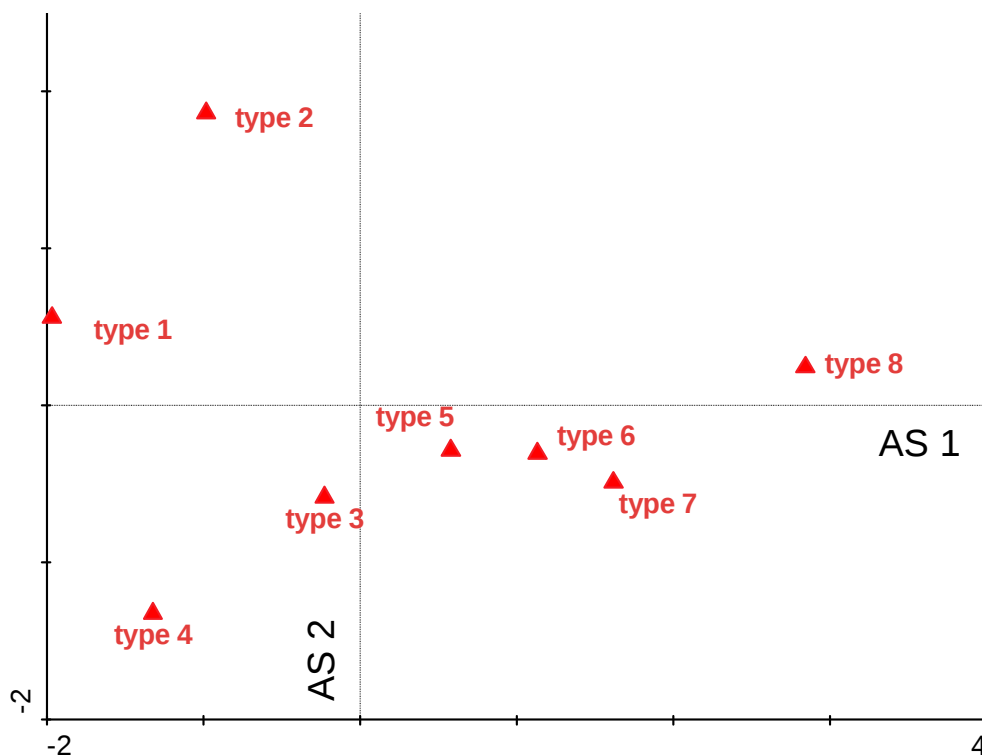
Figuur 4.4.3B Uitvergroting van de tijdspaden per type, eerste tegen derde as. In sommige typen is 1989 tweemaal geplot, met en zonder de in dat jaar aangelegde plots, en verbonden met een rode stippellijn.
Magnification of temporal trajectories per type: first and third axis. For some of the types 1989 is plotted twice, with and without the plots installed in that year, and connected by a red dashed line



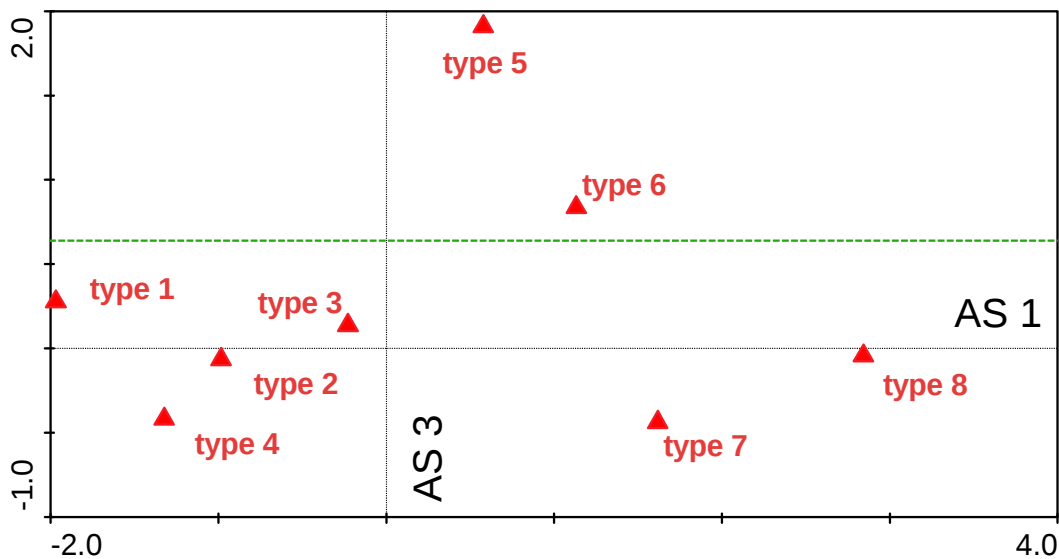
Figuur 4.4.4A Correlatie van assen 1 en 2 uit [figuur 4.4.2](#) met de abiotische variabelen die een significant effect hebben (rood) en met de indicatiewaarden (blauw). De loodrechte projectie van iedere pijlpunt op iedere as is een maat voor de correlatie met die as (naar boven en naar rechts: positief, naar onder en naar links: negatief), de cosinus van de ingesloten hoek maal de lengte is een maat voor de onderlinge correlatie (vgl. [bijlage 4.4. B](#)). Als deze plot over het soortenplot ([figuur 4.4.2B](#)) wordt geprojecteerd is de loodrechte projectie van iedere soort op iedere pijl een maat voor de optimum van die soort ten opzichte van die variabele (met oorsprong: gemiddelde, pijlpunt: gemiddelde + standaarddeviatie, pijlpunt gespiegeld ten opzichte van de oorsprong: gemiddelde – standaarddeviatie).
Correlation of axes 1 and 2 from [figure 4.4.2](#) with measured environmental variables (red) en environmental conditions inferred from the plots' species composition (blue).



Figuur 4.4.4B Correlatie van assen 1 en 3 uit [figuur 4.4.2](#) met de abiotische variabelen die een significant effect hebben (rood) en met de indicatiewaarden (blauw).
Correlation of axes 1 and 3 from [figure 4.4.2](#) with measured environmental variables (red) and environmental conditions inferred from the plots' species composition (blue).



Figuur 4.4.5A Nieuwe typologie geprojecteerd in het DCA diagram van [figuur 4.4.2](#): eerste tegen tweede as op dezelfde schaal en binnen het kader van [figuur 4.4.2A](#). Zie [tabel 4.4.1](#) voor de betekenis van de typen en de relatie met de 'oude' typologie.
New typology projected into the DCA diagram of [figure 4.4.2](#), on the same scale and the same plotting area. See [table 4.4.1](#) for an explanation of the types and their relation with the 'old' types.



Figuur 4.4.5B Nieuwe typologie geprojecteerd in het DCA diagram, op dezelfde schaal als [figuur 4.4.2](#): eerste tegen derde as. Let er op dat het kader naar boven is verruimd, de groene stippellijn geeft het kader van [figuur 4.4.2C](#) aan. Zie [tabel 4.4.1](#) voor de betekenis van de typen en de relatie met de 'oude' typologie. New typology projected into the DCA diagram of [figure 4.4.2](#), on the same scale but with enlarged plotting area (green dashed line = plotting area of [figure 4.4.2](#)). See [table 4.4.1](#) for an explanation of the types and their relation with the 'old' types.

4.4.3.3. Relatie tussen vegetatie en gemeten abiotische variabelen

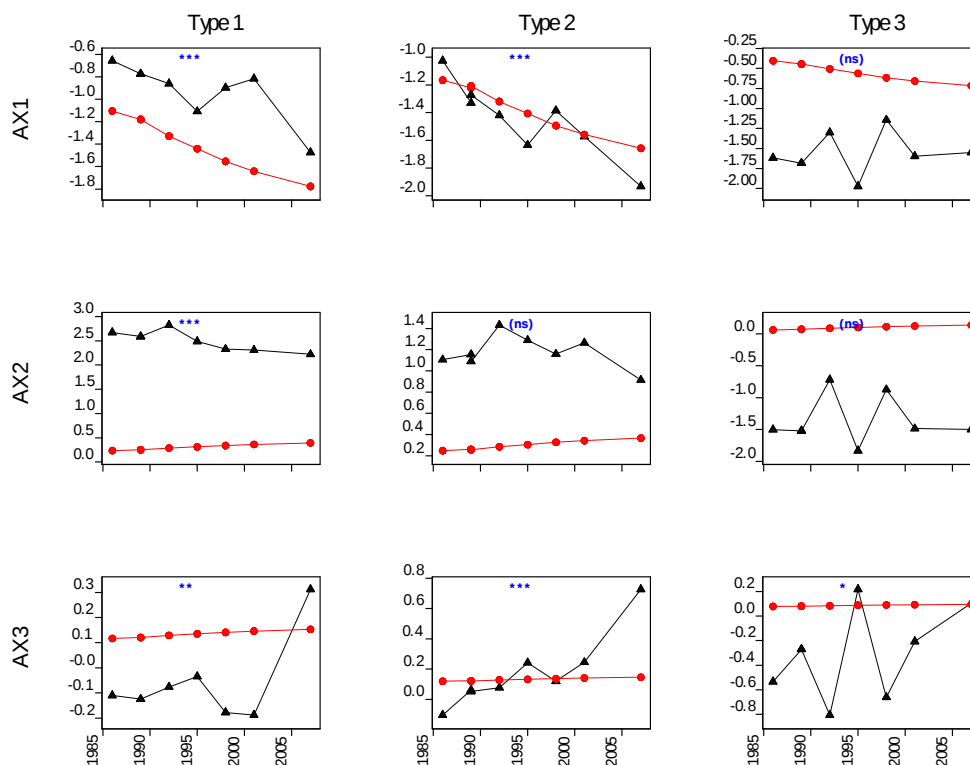
Het effect van de abiotische variabelen op de vegetatie is vastgesteld middels CCA. Het percentage verklaarde variantie is op twee manieren vastgesteld: bij voorwaartse selectie als toename van het totale percentage verklaarde variantie bij opnemen van elke variabele in het model, en na de selectieprocedure als afname van het totale percentage verklaarde variantie bij weglaten van elke variabele uit het model. Het laatste is het uniek aan elke variabele toe te schrijven percentage verklaarde variantie. Bij de selectie zijn uitsluitend die variabelen in beschouwing genomen die een direct effect op de vegetatie kunnen hebben, en in elke stap slechts die variabelen die een correlatie van $|R| < 0.7$ met alle op dat moment reeds in het model aanwezige variabelen hebben (zie [bijlage 4.4 B](#) voor de correlatiematrix van de abiotische variabelen). [Tabel 4.4.8](#) geeft het resultaat van de selectieprocedure. Het blijkt dat voorjaarsgrondwaterstand en overvloedingsfrequentie de belangrijkste verklarende variabelen zijn, die zowel bij de selectie als bij weglaten elk ongeveer evenveel variantie verklaren. Maar ook de hoogteligging in 1986 verklaart een deel variantie, zij het beduidend minder dan de in de tijd variabele grootheden. Dit wijst er op dat een deel van de variatie in de vegetatie die samenhangt met hoogteligging niet direct wordt veroorzaakt door de van hoogteligging afhankelijke grootheden grondwaterstand en overvloedingsfrequentie. Dit kan veroorzaakt worden door na-ijling van de vegetatie op de veranderingen in grondwaterstand en overvloedingsfrequentie, maar ook door verschillen in bodemchemie die samenhangen met hoogteligging, en die niet gemeten zijn. Van de mogelijk relevante bodemchemische variabelen komen de concentraties van N, K en Ca en de pH in het model voor, maar bij voorbeeld de hoeveelheid organische stof en de C/N ratio zijn in dit project niet gemeten en waarschijnlijk mede bepalend voor de vegetatie. Omdat deze variabelen waarschijnlijk een relatie met hoogteligging hebben kunnen zij indirect verantwoordelijk zijn voor het significante effect van hoogteligging.

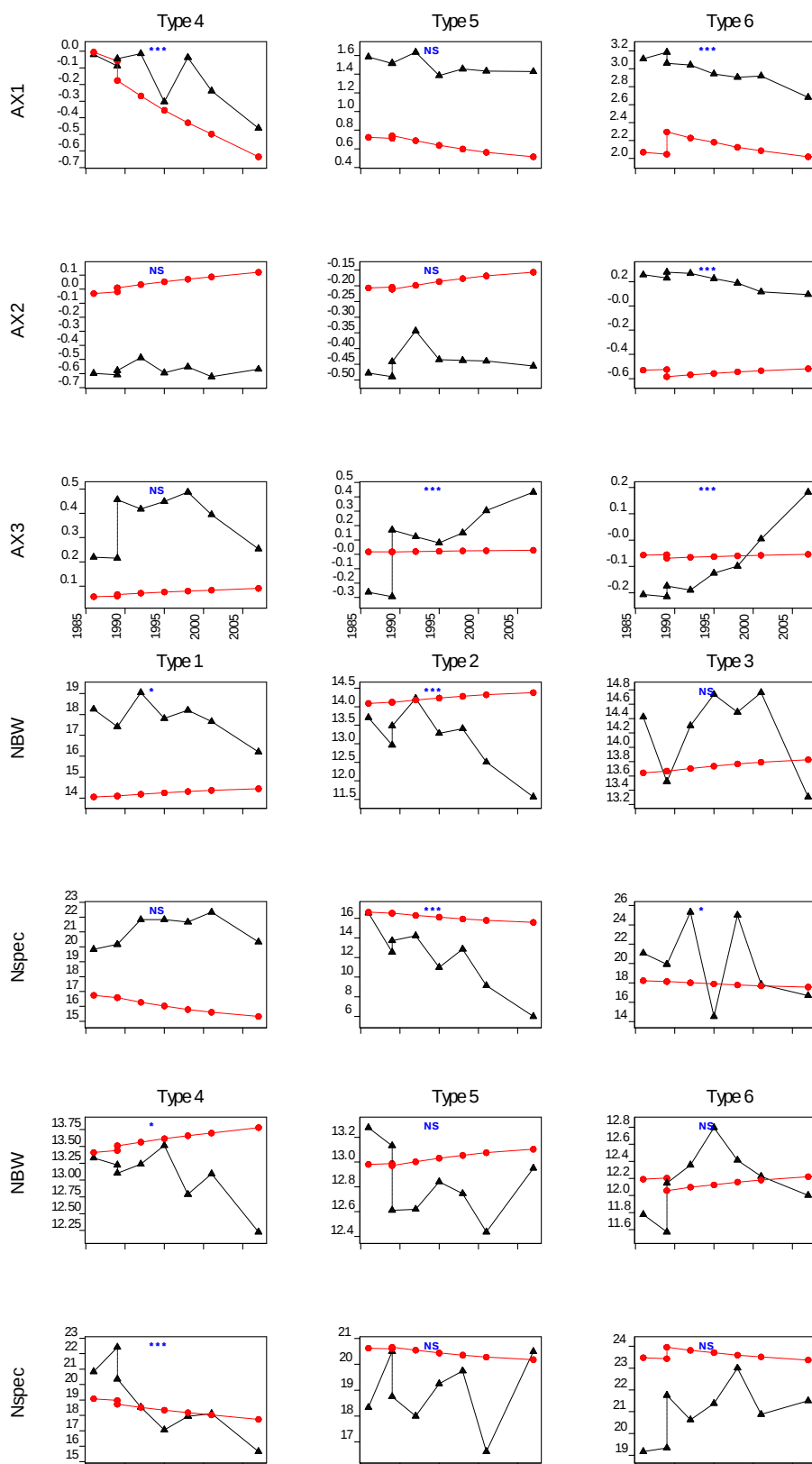
De bodemchemische variabelen die een significant effect hebben, verklaren veel minder variantie dan grondwaterstand, overvloedingsfrequentie en hoogteligging, behalve pH. Merk op dat pH deels staat voor het verschil zoet - zout (vgl. de correlatiematrix in [bijlage 4.4. B](#): lagere ligging en hogere overvloedingsfrequentie gaan samen met een hogere pH). Ook netto neerslag blijkt een significant effect te hebben, maar merk op dat deze variabele een sterke temporele trend heeft (zie [bijlage 4.4. B](#): de correlatie met het jaartal is $R=0.49$). Daarom kan hier ook sprake zijn van een schijneffect doordat deze term elke monotone trend in de vegetatie tot op



zekere hoogte kan beschrijven. Het hele model verklaart ruim 15% variantie (merk op dat de percentages verklaarde variantie bij multivariate technieken altijd betrekkelijk laag zijn en waarden rond 15% voor de relatie tussen vegetatie en gemeten omgevingscondities zeer gebruikelijk).

In [figuur 4.4.4](#) zijn de in [tabel 4.4.8](#) geselecteerde abiotische variabelen in de ruimte van het DCA plot van [figuur 4.4.2](#) geprojecteerd, samen met de indicatiewaarden (abiotische variabelen geschat op grond van de aanwezige soorten). Deze figuur is gebruikt voor de in [hoofdstuk 4.4.3.1.2](#) gegeven analyse van het DCA plot. Er zijn twee hoofdrichtingen van variatie die ongeveer loodrecht op elkaar staan, en die samenhangen met resp. grondwaterstand en overvloedingsfrequentie. Deze hoofdrichtingen van variatie vallen niet geheel samen met de eerste twee assen maar zijn ten opzichte hiervan enigszins verdraaid. Toch is er in de verdere analyse van uitgegaan dat de eerste as vooral staat voor de droog - nat gradiënt en de tweede as voor de zoet - zout gradiënt. Merkwaardig is dat de gradiënt in trofiegraad langs de derde as, die duidelijk blijkt uit de posities van de soorten langs deze as, niet wordt bevestigd door de relatie van het gemeten N-totaal gehalte in de bodem met deze as ([figuur 4.4.4B](#)). Wellicht was dit duidelijker geweest wanneer ook het percentage organische stof, de C/N ratio en de concentraties aan vrij NH_4 en NO_3 in de bodemanalyses waren meegenomen in plaats van alleen N-totaal (aanbeveling voor vervolgonderzoek!). De derde as is wel positief gerelateerd met de NH_4 - en NO_3 - gehalten zoals geschat uit de aanwezige soorten ([figuur 4.4.4B](#), blauwe pijl).





Figuur 4.4.6 Tijdsverloop per toestandsindicator per type, zwart = gevonden, rood = voorspeld op grond van actuele hoogteligging, blauw = significantie van de temporele veranderingen: *** = $P < 0.001$, ** = $P < 0.01$, * = $P < 0.05$, (ns) = lineaire trend niet significant maar temporele variatie wel, NS = temporele variatie niet significant ($P > 0.05$).

Temporal shift per state indicator, black = observed, red = expected on the basis of actual elevation, blue = significance of temporal change: *** = $P < 0.001$, ** = $P < 0.01$, * = $P < 0.05$, (ns) = linear trend not significant but significant temporal variation present, NS = no significant temporal variation ($P > 0.05$).



4.4.3.4. Effect van bodemdaling

Evenals in de analyse van 2005 is ervan uitgegaan dat het verband tussen de vegetatie en de in de tijd veranderlijke omgevingsvariabelen beschreven kan worden aan de hand van de ruimtelijke variatie aan het begin van de monitoring. Vervolgens kan dit verband gebruikt worden om een verwachting uit te spreken omtrent de verandering in de vegetatie die op zal treden wanneer de omgevingsvariabelen veranderen. Een belangrijke aanname hierbij is dat er geen tijdsvertraging optreedt: de vegetatie aan het begin van de monitoring wordt geacht in evenwicht te zijn met de omgevingsvariabelen, en als die omgevingsvariabelen veranderen, volgt de vegetatie die veranderingen onmiddellijk. Verder was een belangrijke aanname in de analyse van 2005 dat de bodemdaling lineair in ruimte en tijd is. Voor de huidige analyse is deze aanname van lineariteit niet meer nodig, terwijl de aanname omtrent na-ijling minder stringent is: een na-ijling van enkele jaren moet in principe detecteerbaar zijn.

In tegenstelling tot de analyse van 2005 is thans het verband tussen omgevingsvariabelen en vegetatie niet gekalibreerd voor 1986, maar voor 1989. Hiervoor zijn twee redenen: (1) in 1986 is de GVG niet gemeten maar geschat op grond van hoogteligging en neerslag, en (2) de PQ's van transect 6 zijn in 1986 niet opgenomen. Het verwachte tijdsverloop van de vijf toestandsindicatoren is bepaald op grond van het verband van deze variabelen over alle typen in 1989 met (1) hoogteligging, (2) grondwaterstand en (3) overloedingsfrequentie. Deze drie verwachtingen zijn, tezamen met het gevonden tijdsverloop, geplot per indicator per type. De resultaten worden gegeven in de [figuren 4.4.6](#) (hoogteligging), [4.4.7](#) grondwaterstand en [4.4.8](#) overloedingsfrequentie.

In [figuur 4.4.6](#) is te zien dat op grond van de dalende hoogteligging een daling in de scores op de eerste as wordt verwacht voor alle typen. Voor de typen met een significante temporele trend (dit zijn alle typen behalve 3 en 5) wordt deze daling inderdaad gevonden, en loopt deze ook ongeveer parallel aan de verwachting. Langs de tweede as wordt op grond van de hoogteligging weinig verandering verwacht, en voor de typen die langs deze as een significante trend hebben (typen 1 en 6) is deze trend tegengesteld aan de verwachting (namelijk dalend in plaats van stijgend). Langs de derde as wordt op grond van het effect van hoogteligging in 1989 vrijwel geen verandering verwacht, terwijl er in werkelijkheid meestal sprake is van een sterk stijgende trend (behalve voor type 4, en niet zo sterk voor type 3). Op grond van het bovenstaande kan worden geconcludeerd dat de dalende trend langs de eerste as mogelijk samenhangt met bodemdaling, maar de stijgende trend langs de tweede as niet. Voor de NBW geldt dat een stijgende trend verwacht wordt ([figuur 4.4.6](#)), terwijl de trend, als deze aanwezig is, in werkelijkheid dalend is. De dalende trend in het aantal soorten in typen 2, 3 en 4 is wel conform de verwachting, hoewel de daling in werkelijkheid wel veel sneller verloopt dan in de verwachting. Het is daarom onwaarschijnlijk dat de veranderingen in de biodiversiteitsindicatoren (in elk geval die in NBW) samenhangen met bodemdaling.

[Figuur 4.4.7](#) toont het gevonden tijdsverloop van de indicatoren tezamen met de verwachting op grond van de grondwaterstand. Opvallend is dat hier voor type 3 langs de eerste as, en in mindere mate ook langs de tweede as, de gevonden waarden zeer goed overeenstemmen met de verwachte. Voor dit type is er geen significante trend maar is de temporele variatie wel significant, en blijktbaar wordt die variatie voor een groot deel bepaald door de variatie in grondwaterstand. Voor typen 1 en 2 stemt de temporele variatie in de gevonden en de verwachte waarden overeen, op de daling tussen 2001 en 2007 na; hier wordt een stijging verwacht. Ook voor type 4 is er overeenstemming, het minimum in 1995 en het lokale maximum in 1998 in de verwachting zien we terugkomen in de gevonden waarde. Maar ook hier is de waarde voor 2007 weer sterk afwijkend. De significant dalende trend in type 6 is echter in het geheel niet in overeenstemming met de stijgende trend die verwacht wordt op grond van de grondwaterstand. Voor de tweede as wordt weinig verandering verwacht op grond van de grondwaterstand, en de gevonden veranderingen (voor zo ver significant) stemmen niet overeen met de verandering in grondwaterstand, met uitzondering van type 3. Voor de derde as geldt weer hetzelfde als voor de verwachting op grond van hoogteligging: er wordt weinig verandering verwacht en de sterke stijging is dus ook niet te verklaren uit schommelingen in grondwaterstand. Voor de biodiversiteitsindicatoren geldt dat weinig verandering wordt verwacht, en de gevonden patronen (voor zo ver significant) niet lijken op de verwachte.



Figuur 4.4.8 toont het gevonden tijdsverloop van de indicatoren tezamen met de verwachting op grond van de overvloedingsfrequentie. Evenals voor grondwaterstand is er hier langs de eerste as een goede overeenstemming voor de typen 1 en 2 (ook in de waarden voor 2001 en 2007) en in iets mindere mate voor type 4. Voor de andere typen wordt langs de eerste as weinig verandering verwacht. Langs de tweede as is er ook overeenstemming voor de typen 1 en 2, in elk geval wordt het verwachte lokale maximum in 1991 hier ook gevonden, en in type 2 ook het lokale minimum in 1998. De sterke schommelingen in de verwachtingswaarde voor type 4 langs de tweede as komen niet terug in het gevonden patroon; de temporele variatie is hier niet significant. Voor de derde as geldt weer hetzelfde als voor de andere twee indicatoren: er wordt weinig verandering verwacht terwijl er in werkelijkheid een sterke stijging optreedt. Ook in de biodiversiteitsindicatoren wordt weinig verandering verwacht, en de dalende trend is dus ook op deze manier niet te verklaren.

Samenvattend blijkt dat de veranderingen langs de eerste, en in mindere mate langs de tweede as, voor een groot deel verklaarbaar zijn op grond van veranderingen in hoogteligging, grondwaterstand en overvloedingsfrequentie, en daarmee tenminste voor een deel veroorzaakt kunnen zijn door bodemdaling. Echter, de meest uitgesproken temporele trend, namelijk die tot hogere waarden op de derde as, is in het geheel niet verklaarbaar uit hoogteligging, grondwaterstand of overvloedingsfrequentie, en deze trend wordt dus zeker niet door bodemdaling veroorzaakt.

Voor type 3 geldt dat de temporele schommelingen goed verklaarbaar zijn uit schommelingen in grondwaterstand; een trend is hier niet aanwezig en dus waarschijnlijk ook geen effect van bodemdaling. Voor de typen 1 en 2 is de dalende trend langs de eerste as goed verklaarbaar uit de stijgende trends in grondwaterstand en overvloedingsfrequentie. Voor type 4 is dit ook het geval zij het minder duidelijk. Type 5 heeft geen significante trend langs de eerste twee assen. Voor type 6 is de dalende trend langs de eerste as alleen verklaarbaar uit de hoogteligging zelf, maar niet uit de schommelingen in grondwaterstand en overvloedingsfrequentie. Dit is merkwaardig daar hoogteligging geen direct effect heeft op de vegetatie, en het moeilijk is voor te stellen dat een indirect effect anders tot stand komt dan via grondwaterstand of overvloedingsfrequentie. Mogelijk is hier sprake van een schijneffect dat loopt via de temporele trend van een andere variabele. Dit zou de netto neerslag kunnen zijn, die in de tijd sterk toeneemt, en waarbij de verwachting is dat die toename leidt tot een verschuiving naar de 'nattere' kant, dus lagere waarden op de eerste as.

De dalende trend in de biodiversiteitsindicatoren is voor de meeste typen niet verklaarbaar uit hoogteligging, grondwaterstand of overvloedingsfrequentie. Om enige indicatie van de oorzaak van deze trend te krijgen zijn de biodiversiteitsindicatoren geprojecteerd in de DCA plots van **figuur 4.4.2**. **Figuur 4.4.9** geeft het resultaat. Wanneer de tijdspaden per type in deze figuren geprojecteerd worden, blijkt de veranderingen in NBW in de typen 1 en 2 niet zijn toe te schrijven aan de verplaatsing langs de eerste en de tweede as; het tijdspad loopt hier ongeveer parallel aan de isolijnen voor NBW. De afname in aantal soorten in type 2 kan wel hieruit verklaard worden, omdat het tijdspad hier ongeveer loodrecht op de isolijnen voor aantal soorten staat. Voor type 4 is afname in NBW ook te verklaren uit de verplaatsing langs de eerste as. De afname in NBW van de typen 1 en 2 is het best te verklaren uit de verplaatsing langs de derde as, omdat hogere waarden hier gepaard gaan met een sterke afname in NBW. Voor type 4 geldt deze verklaring niet omdat hier de verplaatsing langs de derde as niet significant is.

De gevonden verbanden tussen de toestandsindicatoren en de hoogteligging tonen aan dat bodemdaling een mogelijke oorzaak van een deel van de veranderingen in de vegetatie is; dit geldt in elk geval voor de veranderingen die gerepresenteerd worden door de verschuivingen langs de eerste en de tweede as voor de typen 1, 2 en 4. Maar hoewel voorgaande analyse bodemdaling als oorzaak voor een aantal veranderingen kan uitsluiten (met name de verschuiving langs de derde as), is deze op zich onvoldoende om het werkelijke aandeel van bodemdaling in de verandering van de vegetatie te schatten. Om toch tot een dergelijke schatting te komen is als volgt geredeneerd:

- het effect van grondwaterstand en overvloedingsfrequentie op de vegetatie bleek groot te zijn (**tabel 4.4.8**). Daarom is er van uitgegaan dat, als er reële effecten van bodemdaling zijn, deze tot stand komen via verhoging van de grondwaterstand of de overvloedingsfrequentie. Beiden blijken inderdaad een stijgende trend te hebben, in elk geval vanaf 1998 (**figuur 4.4.10 en 4.4.11**);



- voor deze stijgende trends zijn twee mogelijke oorzaken: bodemdaling en weersinvloeden. Die weersinvloeden zijn voor grondwaterstand te karakteriseren als de netto neerslag, en voor overvloedingsfrequentie als de overvloedingsfrequentie op 2 m +NAP (het 'zeespiegelregime'). Probleem hierbij is dat de netto neerslag zelf ook een sterk stijgende trend heeft, waardoor effecten van toenemende neerslag en bodemdaling moeilijk te scheiden zijn.

Tabel 4.4.9 geeft het resultaat van een regressie van grondwaterstand resp. overvloedingsfrequentie op hoogteligging en bovengenoemde weersinvloeden. Hierbij zijn de PQ's zelf als covariabele meegenomen, dat wil zeggen de ruimtelijke variatie speelt geen rol en de tabel geeft uitsluitend de temporele effecten; voor hoogteligging is dat dus de bodemdalingscomponent daarvan. Het blijkt dat de overvloedingsfrequentie in significante mate door bodemdaling wordt beïnvloed, ook indien rekening gehouden wordt met het (weersafhankelijke) zeespiegelregime. Afgemeten naar percentage verklaarde variantie is de invloed van bodemdaling hierbij iets groter geweest van die van zeespiegelregime. Voor grondwaterstand is dit anders: hoewel regressie van grondwaterstand op alleen hoogteligging een significante relatie oplevert, verdwijnt de significantie van hoogteligging wanneer ook een term voor netto neerslag wordt opgenomen. Dit duidt er op dat de stijging van de grondwaterstand voornamelijk of uitsluitend voor de toename van de netto neerslag wordt veroorzaakt en niet door bodemdaling. Hierbij dient wel opgemerkt te worden dat zowel netto neerslag als bodemdaling een sterke temporele trend hebben en daardoor onderling vrij sterk gecorreleerd zijn (zie **bijlage 4.4 B**: $R = -0.37$) wat het scheiden van de effecten van beiden bemoeilijkt en de onzekerheid in de regressiecoëfficiënten vergroot (en dus de kans op het vinden van een significant effect verkleint). De regressiecoëfficiënt voor netto neerslag heeft echter wel een aannemelijke waarde (ruim 1, merk op dat een klein poriënvolume leidt tot waarden > 1 en laterale afstroming tot waarden < 1); dit geldt zowel met als zonder een term voor hoogteligging.

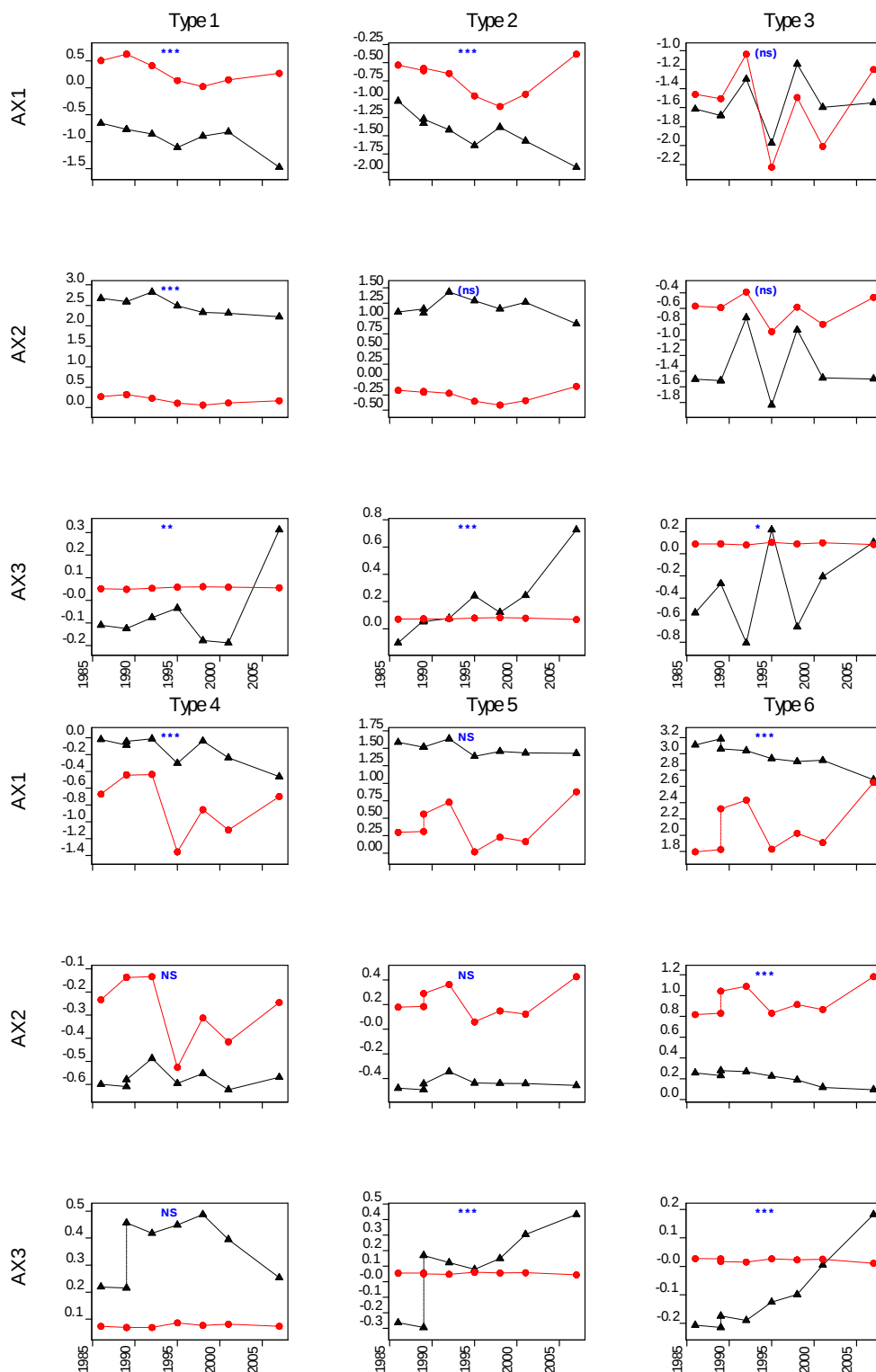
Geconcludeerd moet worden dat de vegetatieveranderingen die samenhangen met overvloedingsfrequentie zeer waarschijnlijk deels (voor ongeveer de helft) door bodemdaling zijn veroorzaakt. Dit betreft (1) de verzilting, of de verschuiving langs de tweede as; en (2) een deel van de vernatting, of van de verschuiving langs de eerste as (namelijk, het deel dat een gevolg is van de toegenomen overvloedingsfrequentie; hoe groot dit deel is, is niet aan te geven). Maar voor de veranderingen die samenhangen met stijging van de grondwaterstand is geen verband met bodemdaling aantoonbaar. Deze veranderingen worden waarschijnlijk vooral veroorzaakt door weersinvloeden, namelijk de stijgende trend in de netto neerslag. Dit betreft een deel van de vernatting of van de verschuiving langs de eerste as (namelijk, het deel dat niet veroorzaakt wordt door de toegenomen overvloedingsfrequentie).

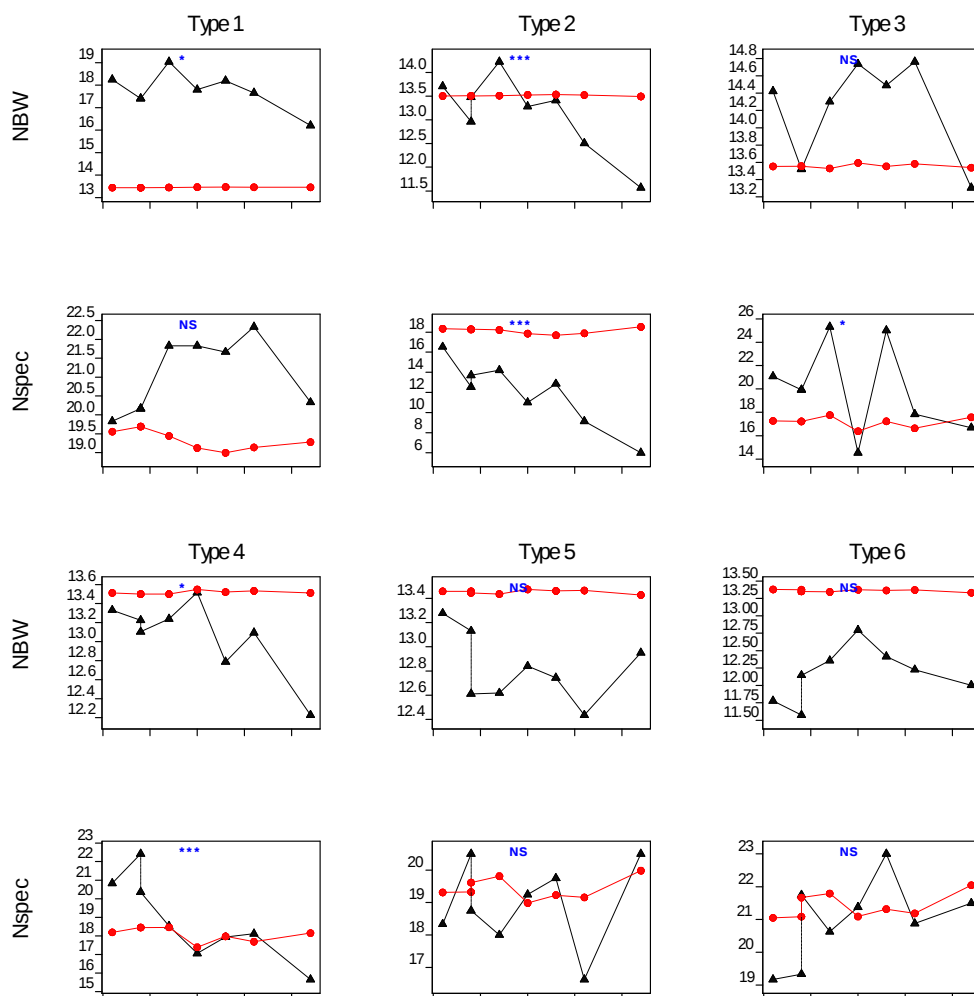
Tabel 4.4.6 Regressie van grondwaterstand (boven) en overvloedingsfrequentie (onder) op weersinvloeden (netto neerslag resp. zeespiegelregime) en hoogteligging, met de PQ's als covariabelen. Gefit model: $Y = a_{PQ} + a_1 \cdot (P_{net} \text{ resp. } F_{200}) + a_2 \cdot Z_i$ met a_{PQ} : PQ-afhankelijke constante, a_n : regressiecoëfficiënt, P_{net} : netto neerslag, Z_i : actuele hoogteligging, F_{200} : $\log(\text{overvloedingsfrequentie op } 2\text{m} + \text{NAP})$ ('zeespiegelregime'), %VV: percentage verklaarde variantie, %VVuniek: uniek aan de betreffende variabele toe te schrijven percentage verklaarde variantie, significantie: ***: $P < 0.001$, ns: $P > 0.05$. Netto neerslag in m, overvloedingsfrequentie als gemiddelde jaarlijkse overvloedingsfrequentie over de twee jaren voorafgaand aan de opname en $\ln(X+1)$ getransformeerd. Regression of groundwaterlevel (upper) and flooding frequency (lower) on weather conditions and elevation, using the plots as covariables.

Grondwaterstand	Model	%VV incl covar	%VV	%VV uniek	a_1	sign	a_2	sign
	alleen PQ	90,0%						
	PQ+netto neerslag	92,6%	2,6%	2,2%	-1,15	***		
	PQ+hoogteligging	90,4%	0,4%	0,0%			0,40	***
	PQ+hoogteligging+netto neerslag	92,6%	2,6%		-1,18	***	-0,06	ns
	onbepaald			0,4%				

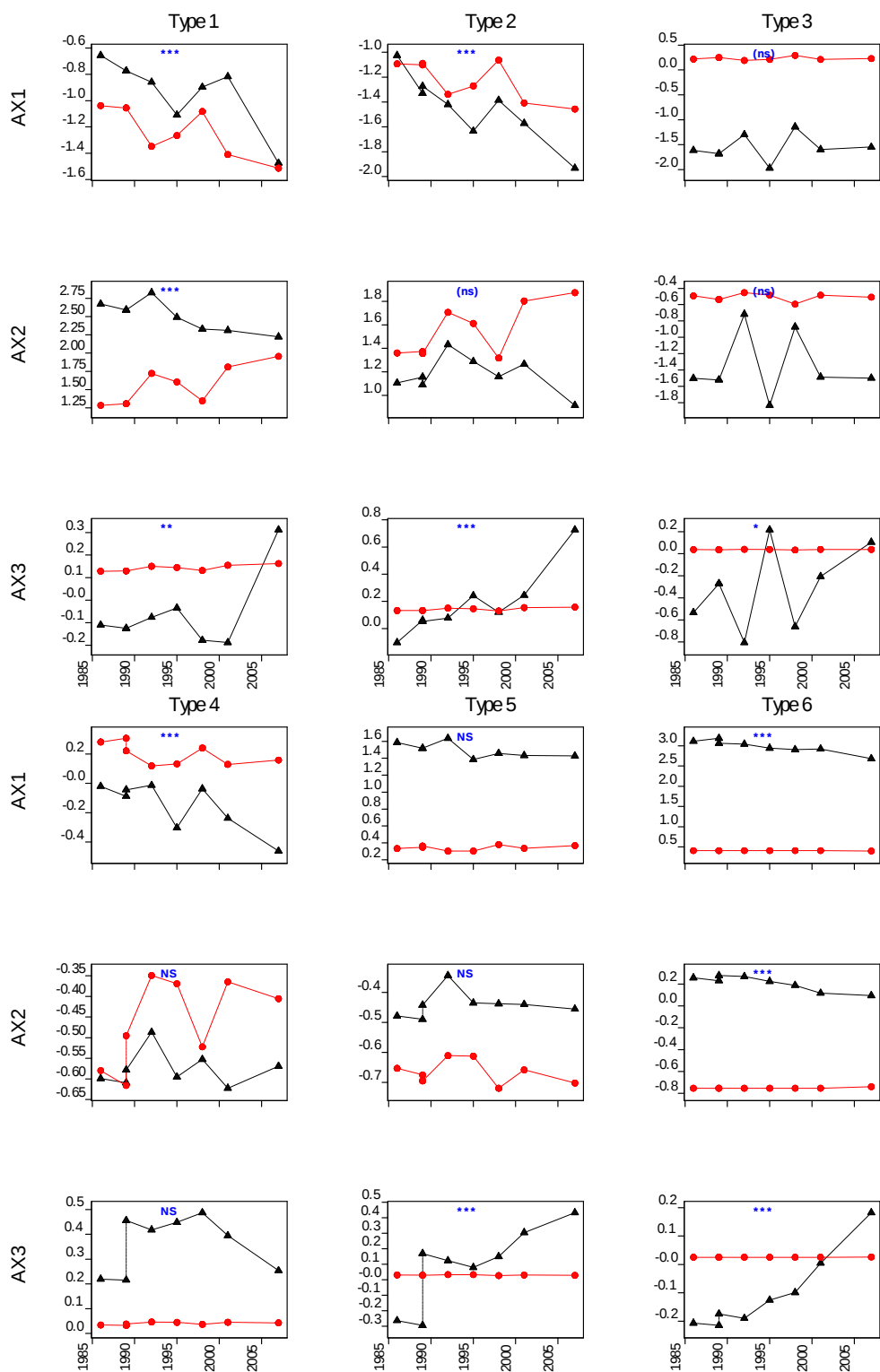


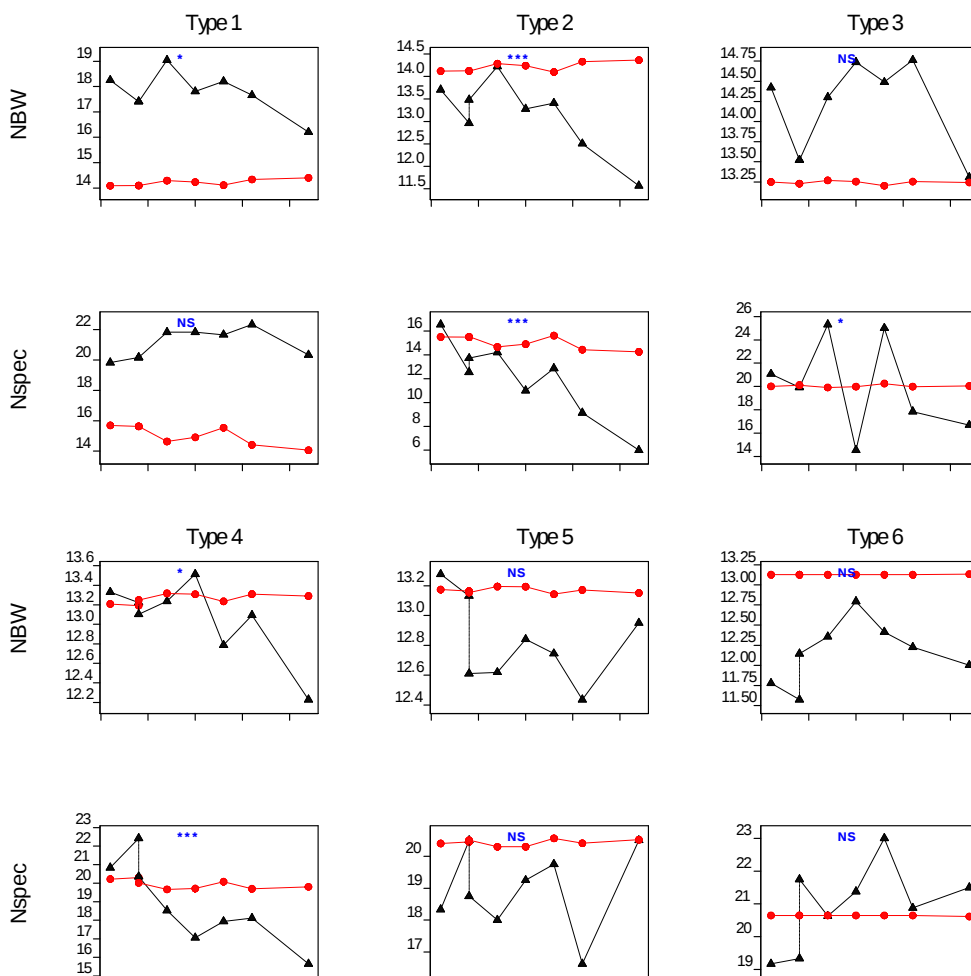
Overvloedings frequentie	Model	%VV incl covar	%VV	%VV uniek	a ₁	sign	a ₂	sign
	alleen PQ	97,2%						
	PQ+zeespiegelregime	97,4%	0,2%	0,5%	0,17	***		
	PQ+hoogteligging	97,7%	0,5%	0,8%			-1,46	***
	PQ+hoogteligging+zees piegelregime	98,2%	1,0%		0,26	***	-1,90	***
	onbepaald			-0,3%				



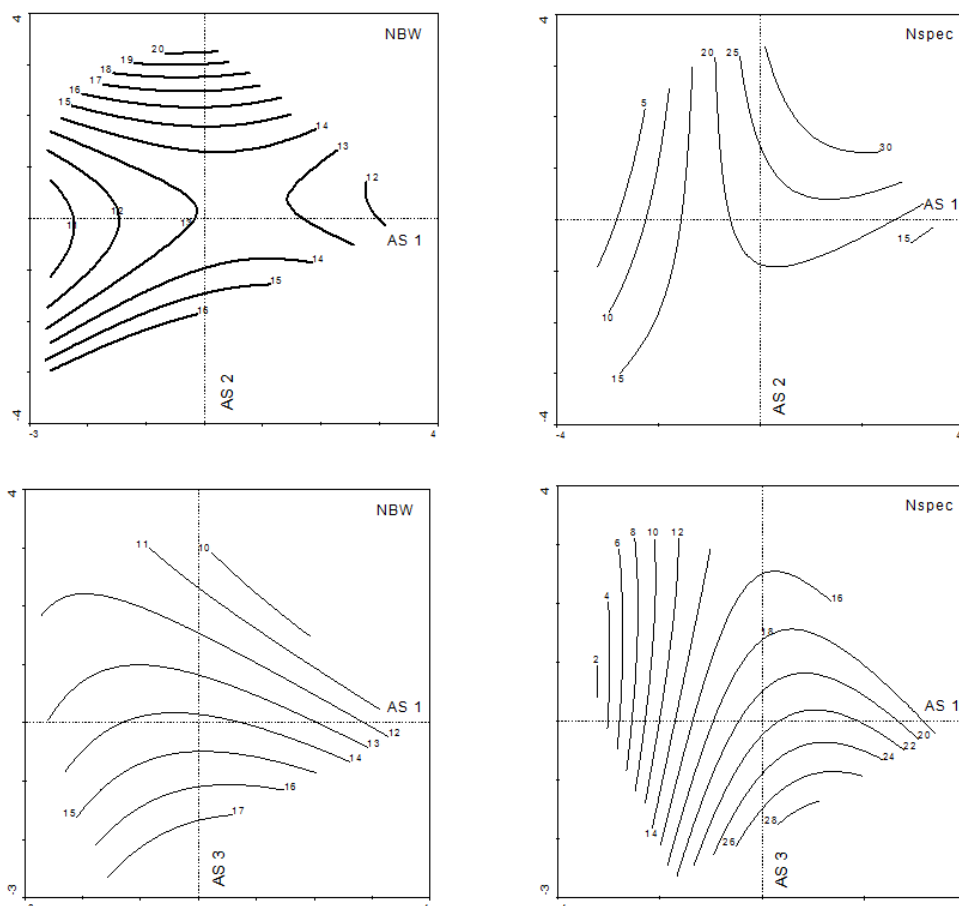


Figuur 4.4.7 Tijdsverloop van de toestandssindicatoren per type, zwart = gevonden, rood = voorspeld op grond van grondwaterstand, blauw = significantie van het tijdsverloop (als figuur 4.4.6).
Temporal shift of state indicators, black = observed, red = expected on the basis of groundwater level, blue = significance of temporal change (as in figure 4.4.6).

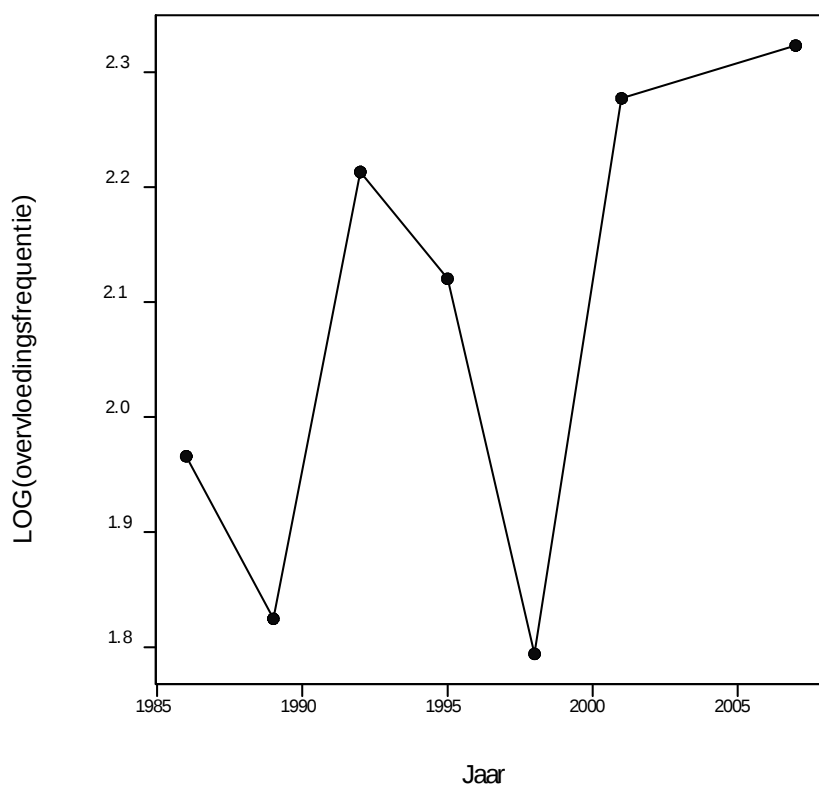




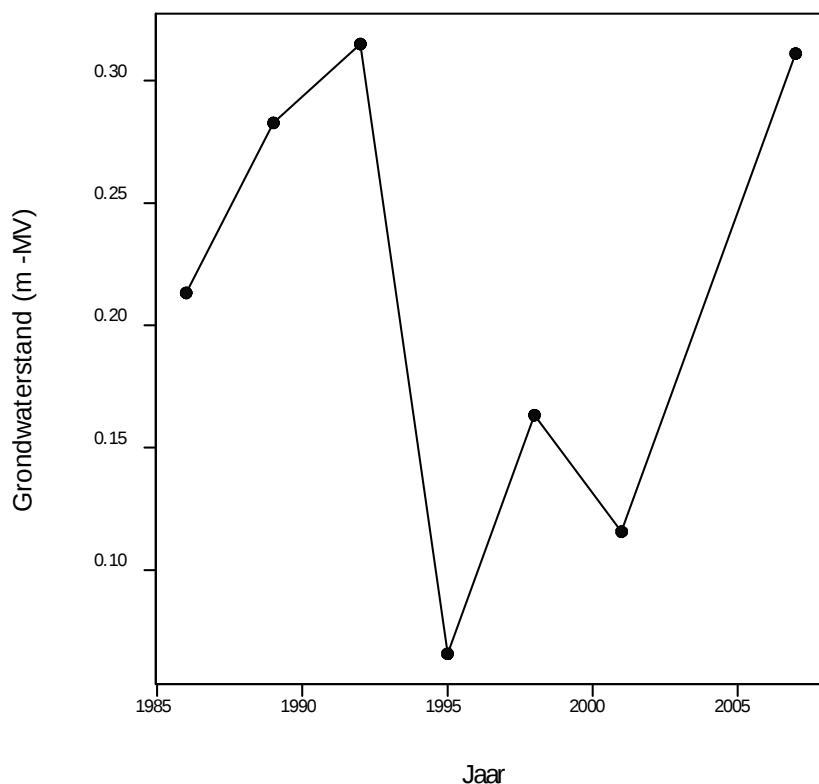
Figuur 4.4.8 Tijdsverloop van de toestandsindicatoren, zwart = gevonden, rood = voorspeld op grond van grondwaterstand, blauw = significantie van het tijdsverloop (als [figuur 4.4.6](#)).
Temporal shift of state indicators, black = observed, red = expected on the basis of flooding frequency, blue = significance of temporal change (as in [figure 4.4.6](#)).



Figuur 4.4.3 Biodiversiteitsindicatoren geprojecteerd in het DCA plot van [figuur 4.4.2](#). De lijnen geven gefitte waarden op grond van een kwadratische regressie van de indicatoren op de scores op de eerste en de derde as. Links: NBW, rechts: aantal soorten, boven: eerste tegen tweede as, onder: eerste tegen derde as.
Biodiversity indicators projected into the DCA plot of [figure 4.4.2](#). Lines are fitted values on the basis of as 2nd order regression of indicators on sample scores on the first and third axis. Left: NBW, right: number of species, upper: 1st against 2nd axis, lower: 1st against 3rd axis.



Figuur 4.4.4 Tijdsverloop van de overvloedingsfrequentie zoals gebruikt in de statistische analyse (gemiddeld over de twee jaren voorafgaand aan het opnamejaar en vervolgens $\ln(X+1)$ getransformeerd), voor de opnamejaren, gemiddeld over de typen 1, 2 en 4.
Flooding frequency as used in the statistical analysis (i.e., averaged over the two years preceding the observation and log transformed) in the observation year.



Figuur 4.4.5 Tijdsverloop van de grondwaterstand, voor de opnamejaren, gemiddeld over alle PQ's.
Groundwater level in the observation years, averaged over all plots.



4.4.4. Discussie

De waargenomen veranderingen in de vegetatie zijn, net als bij de rapportage uit 2005, nog steeds betrekkelijk klein, hoewel de tussen 2001 en 2007 opgetreden veranderingen groter zijn dan in de eerdere perioden, zelfs als in aanmerking wordt genomen dat het tijdsinterval tussen de opnamen tweemaal zo groot is als eerder. De analyse van de indicatiewaarden laat zeer significante trends zien tot vernatting, verzilting en vervuiging. Van deze trends is vooral die tot verzilting goed uit bodemdaling te verklaren; bij een over de monitoringperiode ongeveer gelijk blijvend zeespiegelregime leidde bodemdaling tot een verhoging van de overvloedingsfrequentie en daarmee tot verzilting. De trend tot vernatting is slechts deels uit bodemdaling verklaarbaar, namelijk voor zover eveneens het gevolg van een verhoging van de overvloedingsfrequentie. De vernatting is echter ook voor een belangrijk deel veroorzaakt door de sterk stijgende trend in netto neerslag. Deze trend blijkt al uit het feit dat netto neerslag en jaartal een correlatiecoëfficiënt van bijna 0,5 hebben ([bijlage 4.4 B](#)). De trend tot vervuiging is vrijwel zeker geen gevolg van bodemdaling, en wordt waarschijnlijk vooral veroorzaakt door een voortgaande invloed van stikstofdepositie, die leidt tot steeds grotere voorraden stikstof in het plant - bodem systeem. Binnen dit project zijn echter geen metingen uitgevoerd om deze bewering te staven.

Niet geheel verklaarbaar is het feit dat de snelheid van vegetatieverandering in de laatste periode lijkt toe te nemen; dit geldt zowel voor de verzilting als voor de vernatting, en eindresultaat is dat de centroiden van de meeste typen in 2007 een extreme positie innemen in het DCA plot ([figuur 4.4.3](#)). Mogelijk speelt hier, behalve bodemdaling, toenemende neerslag en voortgaande stikstofdepositie, ook de aanleg van het natuurontwikkelingsproject in 2005 een rol. Hierdoor is de komberging achter de laaggelegen valleien (Transect 7) groter geworden en daarmee de doorstroming van deze valleien met zeewater tijdens hoge vloed, hetgeen de bestaande trends tot verzilting en vernatting versterkt kan hebben.

Per type kan het volgende opgemerkt worden. Voor de zilte typen 1 (zandige kopjes in de kwelder, *Saginion maritima*) en 2 (hoge kwelder) is er een redelijke voorspelling van de verplaatsing langs de eerste as op grond van bodemdaling, op de zeer lage waarden in 2007 na ([figuur 4.4.6](#)). Deze lage waarde kan wellicht een gevolg zijn van de stijgende trend in overvloedingsfrequentie, wellicht met enige na-ijling; de verplaatsing langs de eerste as wordt voor deze typen beter voorspeld door overvloedingsfrequentie dan door bodemdaling of grondwaterstand, en langs de tweede as is er uitsluitend voor overvloedingsfrequentie overeenkomst tussen waarneming en verwachting. De extreme waarden op zowel de eerste als de tweede as voor 2007 kunnen ook deels een gevolg zijn van de hoge overvloedingsfrequenties voor 2001 en 2007, die de hoogste zijn uit de gehele waarnemingsperiode ([figuur 4.4.10](#)).

Voor type 3 (duinplassen) wordt de variatie waarschijnlijk volledig bepaald door weersafhankelijke schommelingen in grondwaterstand; een effect van bodemdaling is hier niet aannemelijk. De indicatiewaarde voor grondwaterstand wijst hier wel op een (net significante) trend tot vernatting, maar deze is niet terug te vinden in de verplaatsing langs de eerste as. In type 4 (verstruweelde en vervuigde duinen) wordt de verplaatsing langs de eerste as goed voorspeld door bodemdaling, en minder goed door grondwaterstand en overvloedingsfrequentie. Wellicht is de combinatie van grondwaterstand en overvloedingsfrequentie hier bepalend; de indicatiewaarden wijzen op trends naar zowel vernatting als verzilting. In type 5 (duinheide) is weinig veranderd, de verplaatsing langs de eerste twee assen is hier niet significant en de indicatiewaarden wijzen slechts op een trend tot eutrofiëring. Voor type 6 (grijze duinen) wordt de verplaatsing langs de eerste as goed voorspeld door bodemdaling, maar dit wordt niet bevestigd voor grondwaterstand, en overvloediging vindt in dit type vrijwel niet plaats. Wel laat de indicatiewaarde een (juist significante) trend tot vernatting zien. Een direct effect van grondwaterstand is hier echter niet aannemelijk omdat deze gemiddeld ruim 1 m onder maaiveld ligt en dus voor de meeste soorten niet bereikbaar is. Daarom wordt hier aangenomen dat de verandering in dit type eerder met de toenemende neerslag samenhangt dan met bodemdaling.

De stijgende trend langs de derde as blijkt niet verklaarbaar uit hoogteligging of daarmee samenhangende variabelen. Omdat hogere waarden langs deze as corresponderen met een 'ruigere', meer eutrofe vegetatie moet geconcludeerd worden dat er een sterke autonome trend



is tot verruiging. Dit is alleen niet het geval in type 4, dat bij aanvang van de waarnemingen al het meest 'ruige' type was. De oorzaak hiervan ligt waarschijnlijk buiten de in dit project gemeten variabelen, en kan te maken hebben met depositie van stikstof (Van Dobben & Van Hinsberg 2008, Bobbink et al. 2011), afname van de konijnenstand (Bijlsma 2004) of van begrazingsintensiteit in het algemeen (vooral de veebezetting in de Kooiduinen, zie [hoofdstuk 3.1](#)), of met autonome successie. Merk op dat deze trend ook in de kweldertypes duidelijk herkenbaar is ([figuur 3.1.6](#)).

Een belangrijke vraag is of bodemdaling heeft geleid tot een verlies aan biodiversiteit. In het algemeen lijkt dit niet het geval daar voor alle typen bij een lagere ligging een hogere NBW wordt verwacht. Voor typen 1 en 2 lijkt dit ook consistent met de verplaatsing van de centroiden per type door de DCA-ruimte; hier is aannemelijk dat de afname van de NBW samenhangt met de verplaatsing langs de derde as, en dus met de tendens tot verruiging. Voor type 4 is dit wellicht anders omdat hier de verplaatsing langs de derde as niet significant is. Hier hangt de afname in NBW mogelijk samen met de verplaatsing langs de eerste as, die deels een gevolg van bodemdaling is.

Samenvattend kan geconcludeerd worden:

- de vegetatieveranderingen zijn vooral oscillerend maar daarnaast zijn er zijn significante monotone trends die te karakteriseren zijn als vernatting, verzilting en eutrofiëring.
- de snelheid van vegetatieverandering lijkt toe te nemen in de loop van de monitoringperiode. Dit is vooral het geval vanaf 2001.
- de trend tot verzilting kan verklaard worden uit bodemdaling, en dit geldt ook voor een deel van de trend tot vernatting. De vernatting wordt echter ook voor een belangrijk deel veroorzaakt door de stijgende trend in de netto neerslag.
- de trend tot eutrofiëring hangt niet samen met bodemdaling maar waarschijnlijk met depositie van stikstof, mogelijk versterkt door afname van de konijnenstand en veebezetting.
- er is een afnemende trend in natuurbehoudswaarde (kans op het aantreffen van Rode Lijst-soorten) die waarschijnlijk niet of slechts in geringe mate met bodemdaling samenhangt. Eutrofiëring is hier hoogstwaarschijnlijk de belangrijkste oorzaak.
- er is een afnemende trend in het aantal soorten, die in de zilte typen samenhangt met de trend tot verdere verzilting en daarmee met bodemdaling.

Wanneer de resultaten voor de duinvalleien worden vergeleken met die voor de kwelders ([hoofdstuk 3.1.6](#)) komen een aantal interessante verschillen aan het licht. Ten eerste blijkt de variabelen selectie in CCA voor de kwelders geheel anders te verlopen dan die voor de duinvalleien. In de kwelders wordt de hoogteligging in 1986 het eerst geselecteerd, en verklaart die veel meer variantie dan de in de tijd veranderlijke abiotische variabelen zoals overvloedingsfrequentie en opslibbing ([tabel 3.1.17](#)). In de duinvalleien is de situatie omgekeerd en wordt veruit de meeste variantie verklaard door de in de tijd veranderlijke grondwaterstand en overvloedingsfrequentie (dit hoofdstuk, [tabel 4.4.8](#)). In lijn hiermee blijkt de kweldervegetatie ook in de tijd veel minder veranderlijk te zijn dan de duinvegetatie, hetgeen onder andere blijkt uit de (in verhouding tot de duinvegetatie) betrekkelijk kleine verschuivingen langs de eerste DCA as. Er is niet direct een verklaring voor dit verschijnsel. De twee meest voor de hand liggende verklaringen zijn:

- de kweldervegetatie reageert veel trager op abiotische veranderingen dan de duinvegetatie (of, in andere woorden: kent een veel sterkere na-ijling). Deze na-ijling moet dan wel zeer groot zijn, omdat de abiotische veranderingen door bodemdaling inmiddels al 24 jaar aan de gang zijn;

of:

- de kweldervegetatie wordt in hoge mate bepaald door abiotische condities die samenhangen met de hoogteligging in 1986 en die in de loop van de tijd niet veranderd zijn. Dit zou bij voorbeeld dikte van de kleilaag kunnen zijn, hoewel die wel in de tijd verandert, maar daarbij blijven de grootschalige verschillen waarschijnlijk wel in stand. Alleen is in dat geval merkwaardig dat dikte van de kleilaag in 1986 zo weinig variantie verklaart (zie [tabel 3.1.17](#)). Voor de duinen zou het gemakkelijker zijn zo'n variabele te bedenken, bij voorbeeld pH, C/N ratio of hoeveelheid organische stof. Overigens is het daar wel zo dat, na grondwaterstand en overvloedingsfrequentie, pH de meeste variantie verklaart. En pH heeft



ook een sterke relatie met hoogteligging ($R=-0,62$) en verklaart meer variantie dan de hoogteligging zelf.

Al met al is dit verschil niet goed verklaarbaar; zie hierover verder [hoofdstuk 3.1.6](#).

Een ander interessant verschil tussen kwelder en duin is de vegetatieverandering zelf. Als we de zones (op de kwelder) en de typen (in de duinvalleien) rangschikken volgens een hoogtegradiënt (en dus een gradiënt van overvloedingsfrequentie) dan komt het volgende patroon naar voren:

- in de pionierzone en op de lage kwelder (zones 1 en 2) vindt een sterke opslibbing plaats en daardoor netto weinig verandering van de maaiveldhoogte. In samenhang daarmee treedt successie op, dat wil zeggen een verandering van de vegetatie in de richting van hoger gelegen typen (of in ordinatietermen: opschuiven naar hogere waarden langs de eerste as).
- op de hoge kwelder (zones 3 en 4) is de opslibbing kleiner en vindt netto daling van het maaiveld plaats. Deze is niet zo groot dat regressie optreedt, maar wel wordt de successie die in een ongestoorde situatie zou optreden, tegengehouden. Het netto resultaat daarvan is dat er weinig verandert.
- in de laagste duinvalleien, die de overgang naar de kwelder vormen (typen 1 en 2) vindt vrijwel geen opslibbing plaats en is de netto daling van het maaiveld groter dan op de kwelder. Dit leidt er toe dat de vegetatie zich ontwikkelt in de richting van een nattere en ziltere vorm; of in kwelder-terminologie: er treedt regressie op.
- in de zoete, natte duinvalleien is de invloed van regenwater, en dus van schommelingen in de jaarlijkse hoeveelheid neerslag, overheersend. Hoewel er incidenteel wel overvloeding plaatsvindt, is het effect hiervan niet zichtbaar in de temporele veranderingen, en er is ook vrijwel geen temporele trend.
- de droge typen 4, 5 en 6 veranderen weinig, hoewel het droogste type 6 een tendens tot vernatting heeft die waarschijnlijk het gevolg is van een toenemende neerslaghoeveelheid.

Deze veranderingen samen leiden er toe dat de vegetatietypen langs de gradiënt van pionierzone tot zilte duinvallei steeds meer op elkaar gaan lijken: onderin de gradiënt treedt successie op, bovenin regressie, en in het midden verandert weinig. Uit oogpunt van natuurbescherming wordt een dergelijke vermindering van de ruimtelijke variabiliteit doorgaans als ongewenst gezien. Of dat hier ook het geval is, is moeilijk te zeggen. Waarschijnlijk leidt uiteindelijk de verruiging tot het grootste verlies aan natuurwaarden.



Literatuur

Anonymus 1987. Gaswinning op Ameland-oost. Effecten van de bodemdaling. Waterloopkundig laboratorium/Rijksinstituut voor Natuurbeheer. Delft, verslag H114.

Bijlsma, R.G. 2004. Long-term population trends of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) on Pleistocene sands in the central and northern Netherlands. *Lutra* 47:3-20.

Bobbink, R., Braun, S., Nordin, A., Schutz, K., Strengbom, J., Weijters, M., Tomassen, H. 2011. Empirical N critical loads for natural and semi-natural ecosystems: 2010 update en review. Background document. B-ware Research centre, Nijmegen, 207 pp.

Dankers, N., Dijkema, K.S., Londo, G., Slim, P.A. 1987. De ecologische effecten van bodemdaling op Ameland. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Texel. 90 p.

Dijkema, K.S., Van Duin, W.E., Meesters, H.W.G., Zuur, A.F., Ieno, E.N., Smith, G.M. 2007. Sea level change and salt marshes in the Wadden Sea: A time series analysis. In: A.F. Zuur et al. (eds.): *Analysing Ecological Data*. Springer Science, New York, pp. 601-614.

During, H., Siebel, H. 2005. *Beknopte mosflora van Nederland en België*. KNNV, Utrecht.

Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Pauliszen, D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18:1-248.

Eysink, W.D., Dijkema, K.S., Van Dobben, H.F., Slim, P.A., Smit, C.J., Sanders, M.E., Schouwenberg, E.P.A.G., Wiertz, J., De Vlas, J. 2000. Monitoring effecten bodemdaling op Ameland-Oost: evaluatie na 13 jaar gaswinning: samenvatting. Rapport Alterra / WL|Delft Hydraulics.

Hertog, A.J., Rijken, M. 1996. Geautomatiseerde bepaling van natuurbehoudswaarde in vegetatie-opnamen. Rapport provincie Gelderland.

Hill, M.O. 1979. TWINSpan - A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca N Y.

Huston, M.A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press.

IUCN 2001. IUCN Red List Categories: Version 3.1. Prepared by the IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

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.

Oberdorfer, E. 1979. *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. Ulmer, Stuttgart.

Payne, R.W., Harding, S.A., Murray, D.A., Soutar, D.M., Baird, D.B., Glaser, A.I., Channing, I.C., Welham, S.J., Gilmour, A.R., Thompson, R., Webster, R. 2010. *Genstat Release 13 Reference Manual*. VSN International Ltd, Hemel Hempstead UK.

Purvis, O.W., Coppins, B.J., Hawksworth, D.L., James, P.W., Moore, D.M. 1992. *The lichen flora of Great Britain and Ireland*. The British Lichen Society, London.

Robinson, D.L. 1987. Estimation and use of variance components. *The Statistician* 36:3-14.

Sanders, M.E., Slim, P.A., Van Dobben, H.F., Wegman, R.M.A., Schouwenberg, E.P.A.G. 2004. Effecten van eilandvarianten in de Noordzee op de ecologie van strand en duin. Alterra Rapport 1092.



Schaminée, J.H.J., Weeda, E.J., Westhoff, V. 1998. De vegetatie van Nederland 4: plantengemeenschappen van de kust en van binnenlandse pioniermilieus. Opulus Press, Uppsala.

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.

Van der Meijden, R., Weeda, E.J., Holverda, W.J., Hovenkamp, P.H. 1990. Heukels' Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen.

Van Dobben, H.F., Van Hinsberg, A. 2008. Overzicht van kritische depositiewaarden voor stikstof, toegepast op habitattypen en Natura 2000 typen. Alterra rapport 1654, Alterra, Wageningen UR.

Van Dobben, H., Wamelink, W. 2009. A Red-List-based biodiversity indicator and its application in model studies in the Netherlands. In: Hettelingh, J-P. et al. (eds.): Progress in the modelling of critical thresholds, impacts to plant species diversity and ecosystem services in Europe: CCE Status Report 2009. Coordination Centre for Effects, Bilthoven, pp. 77-81.

Van Dobben, H.F., Slim, P.A. 2005. Evaluation of changes in permanent plots in the dunes and upper salt marsh at Ameland East: ecological effects of gas extraction. In: Begeleidingscommissie Monitoring Bodemdaling Ameland (ed.): Monitoring effecten van bodemdaling op Ameland-Oost, pp. 1-36.

Van Dobben, H.F., Slim, P.A. 2011. Past and future plant diversity of a coastal wetland driven by soil subsidence and climate change. Climatic Change, DOI 10.1007/s10584-011-0118-5.

Wamelink, G.W.W., Ter Braak, C.J.F., Van Dobben, H.F. 2003. Changes in large-scale patterns of plant biodiversity predicted from environmental economic scenarios. Landscape Ecology 18:513-527.

Wamelink, G.W.W., Goedhart, P.W., Van Dobben, H.F., Berendse, F. 2005. Plant species as predictors of soil pH: Replacing expert judgement with measurements. Journal of Vegetation Science 16:461-470.

Wamelink, G.W.W., Goedhart, P.W., Malinowska, A.H., Frissel, J.Y., Wegman, R.J.M., Slim, P.A., Van Dobben, H.F. 2011. Ecological ranges for the pH and NO₃ of syntaxa: a new basis for the estimation of critical loads for acid and nitrogen deposition. Journal of Vegetation Science 22:741-749.

Weeda, E.J., Westra, R., Westra, C., Westra, T. 1985-1994. De Nederlandse Oecologische flora, Vol. 1 - 5. KNNV Uitgeverij, Utrecht.



Bijlage 4.4 A TWINSPAN typologie op alle data

TWINSPAN typology using alle data

PQ	opnamejaar						
	1986	1989	1992	1995	1998	2001	2007
101	0101	0101	0101	0101	0101	0101	0101
102	1110	1110	1110	1110	1110	1110	1110
103	1101	1101	1101	1101	1101	1101	1101
104	1110	1110	1110	1110	1110	1110	1110
105	1110	1110	1100	1100	1110	1110	1100
106	1100	1100	1100	1100	1100	1100	1100
107	1110	1110	1110	1110	1110	1110	1110
108	0101	0101	0101	0101	0101	0101	0101
109	0101	0101	0101	0101	0101	0100	1100
110	0101	0101	0101	0101	0101	0101	0101
111	0100	0100	0100	0100	0100	0100	0100
112	0100	0100	0100	0100	1100	0100	0100
113	1100	1100	1100	1100	1100	1100	1100
114	1101	1101	1101	1101	1101	1101	1101
115	1101	1101	1101	1101	1101	1101	1011
116	0011	0011	0011	0011	0011	0011	0011
117	0001	0001	0000	0001	0001	0001	0001
118	0101	0000	0000	0001	0101	0001	0001
119	0101	0101	0000	011*	0101	0000	0001
120	0101	0000	0000	0001	0101	0001	0001
121	0011	0011	0011	0011	0011	0011	0011
122	1101	0100	0011	0011	0011	0011	0011
325	0100	0100	0100	0100	0100	0100	0100
326	1001	1001	0100	0100	1001	0100	0101
405	0100	0100	0100	0100	0100	0100	0100
406	1111	1111	1111	1111	1111	1111	1111
407	0100	0100	0100	0100	0100	0100	0100
408	1011	1011	1011	1011	1011	1011	1011
409	0100	0100	0100	0101	0100	0100	0101
410	0101	0101	0100	0101	0100	0101	0100
411	0101	0101	0101	0101	0101	0101	0101
412	0101	0101	0101	0101	0101	0101	0101
413	0101	0101	0101	0101	0101	0101	0101
414	0101	0101	0101	0101	0101	0101	0101
415	0101	0101	0101	0101	0101	0101	0101
416	0101	0101	0101	0101	0101	0101	0101
417	0100	0101	0100	0101	0100	0101	0101
418	1111	1111	1111	1111	1111	1111	1111
419	0100	0100	0100	0100	0100	0100	0100
420	0100	0100	0100	0100	0100	0100	0100
421	1001	1001	1001	0100	1001	1001	1001
606		1001	1001	1001	1001	1001	1001
607		1111	1111	1111	1111	1010	1010
608		1111	1111	1111	1111	1111	1010
609		1111	1111	1111	1111	1111	1111



PQ	opnamejaar						
	1986	1989	1992	1995	1998	2001	2007
610		0100	0100	0100	0100	0100	0100
611		0100	0100	0100	0100	0100	0100
612		0100	0100	0100	0100	0100	0100
613		0100	0100	0100	0100	0100	0100
614		0100	0011	0011	0100	0011	0101
615		1001	1000	1000	1000	1000	0100
707	1001	0100	0011	0011	0011	0011	0011
708	0011	0011	0011	0011	0011	0011	0011
709	0011	0011	0011	0001	0001	0001	0001
710	0011	0011	0011	0011	0011	0011	0001
711	0001	0001	0001	0001	0001	0001	0001
712	0011	0011	0011	0011	0011	0011	0001
713	0011	0011	0011	0000	0011	0011	0001
714	0010	0010	0010	0010	0010	0010	0011
715	0010	0010	0010	0010	0010	0010	0010
716	0010	0010	0010	0010	0010	0010	0011
717	0010	0010	0010	0011	0011	0011	0001
718	0010	0010	0010	0010	0010	0010	0011
719	0010	0010	0010	0010	0010	0010	0011
720	0010	0011	0011	0011	0011	0011	0001
721	0010	0010	0010	0011	0010	0010	0011



Bijlage 4.4 B Correlatiematrix van de gemeten abiotische variabelen.

Correlation matrix of all measured variables

	Jaar	hoogte in 1986	actuele hoogte	bodemdaling	grondwaterstand	netto neerslag	overvloedingsfrequentie	zeespiegelregime	N-totaal	P	Na	K	Ca	Cl	pH
Jaar	1,00														
hoogte in 1986	0,02	1,00													
actuele hoogte	-0,10	0,99	1,00												
bodemdaling	-0,66	0,13	0,30	1,00											
grondwaterstand	-0,01	0,60	0,59	0,06	1,00										
netto neerslag	0,49	0,01	-0,06	-0,37	-0,14	1,00									
overvloedingsfrequentie	0,04	-0,62	-0,65	-0,30	-0,07	0,05	1,00								
zeespiegelregime	-0,31	0,00	0,03	0,22	0,03	0,22	0,05	1,00							
N-totaal	-0,01	0,22	0,27	0,36	-0,24	0,00	-0,43	0,00	1,00						
P	-0,01	0,00	0,04	0,24	-0,34	0,00	-0,15	0,00	0,74	1,00					
Na	-0,02	-0,46	-0,44	-0,01	-0,18	-0,01	0,68	0,00	0,10	0,34	1,00				
K	-0,01	-0,47	-0,48	-0,13	-0,22	0,00	0,63	0,00	-0,01	0,35	0,73	1,00			
Ca	0,00	-0,26	-0,27	-0,14	-0,47	0,00	0,03	0,00	0,06	0,32	0,12	0,09	1,00		
Cl	-0,01	-0,67	-0,66	-0,14	-0,34	0,00	0,82	0,00	-0,04	0,17	0,87	0,66	0,21	1,00	
pH	0,01	-0,62	-0,67	-0,45	-0,27	0,00	0,69	0,00	-0,62	-0,24	0,32	0,46	0,37	0,55	1,00

