

Relatie tussen vegetatie en abiotische factoren in het Meetnet Vitaliteit en Verdroging



# **Relatie tussen vegetatie en abiotische factoren in het Meetnet Vitaliteit en Verdroging**

**Een statistische studie op grond van waarnemingen in 200 opstanden in  
1995 en 1996**

**H.F. van Dobben  
W. de Vries**

**Alterra-rapport 406.rtf**

**Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen, 2001**

## REFERAAT

Dobben, H.F. & W. de Vries, 2001. *T Relatie tussen vegetatie en abiotische factoren in het Meetnet Vitaliteit en Verdroging; een statistische studie op grond van waarnemingen in 200 opstanden in 1995 en 1996.* Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 406.rtf. 54 blz. 3 fig.; 8 tab.; 34 ref.

In de 200 bosopstanden van het 'Meetnet Vitaliteit en Verdroging' zijn in 1995 bodemchemische factoren bepaald en in 1996 vegetatieopnamen gemaakt. Deze gegevens zijn gebruikt om de relatie vast te stellen tussen bodem en vegetatie. Additioneel zijn niet-bodemchemische variabelen gebruikt die deels afkomstig zijn uit landelijke gegevensbestanden en modellen (meteo, depositie). Er blijkt een sterke relatie te bestaan tussen de vegetatie en deze verklarende variabelen. De factoren die de vegetatie het meest bepalen zijn: licht, bodemchemie (vooral beschikbaarheid van basische kationen), atmosferische depositie, en grondwaterstand. Van de atmosferische variabelen hebben de depositie van Mg en van SO<sub>x</sub> een significant effect. De indicatoren voor N depositie (NO<sub>x</sub> en NH<sub>y</sub>) hebben geen significant effect op de vegetatie. Van de nutriënten in de bodem heeft P een groter effect dan N, hetgeen wijst op N verzadiging. Voorts werden aanwijzingen gevonden voor een toxisch effect van Al.

Trefwoorden: aluminium, bodemchemie, bos, depositie, fosfaat, stikstof, vegetatie

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door € 18 over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 406.rtf. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2001 Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte,  
Postbus 47, NL-6700 AA Wageningen.  
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: [postkamer@alterra.wag-ur.nl](mailto:postkamer@alterra.wag-ur.nl)

Niets uit deze uitgave mag worden veeveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

# Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	11
1.1 Achtergrond	11
1.2 Doel van deze studie	12
2 Materiaal en methoden	13
2.1 Bemonstering	13
2.2 Bodemchemische variabelen	13
2.3 Niet-bodemchemische variabelen	15
2.4 Ellenberg getallen en biodiversiteit	16
2.5 Statistische analyse	17
3 Resultaten	21
3.1 Correlatie structuur van de verklarende variabelen	21
3.2 Selectie van variabelen	21
3.3 Effect op de soorten	25
3.4 Effect op indicatiewaarden	28
3.5 Effect op biodiversiteit	29
4 Discussie	31
Literatuur	35
<b><i>Bijlagen</i></b>	
1 Correlatiematrix van de verklarende variabelen	39
2 Lijst van de gevonden soorten in de 200 bosopstanden	47



## Woord vooraf

De effecten van atmosferische depositie op biodiversiteit staan momenteel volop in de belangstelling. Gegevens hierover worden op Europese schaal verzameld binnen het *Intensive Monitoring Network*, dat wordt uitgevoerd in het kader van het *International Co-ordination Programme* ('ICP Forest'). Hiernaast worden door verschillende landen op nationale schaal meer gedetailleerde gegevens verzameld. In Nederland gebeurt dit in het 'Meetnet Vitaliteit en Verdroging', dat operationeel is sinds 1994. Uniek aan dit meetnet is, naast het grote aantal monsterpunten, de uitermate gedetailleerde opname van bodemkenmerken. Daarom bieden deze gegevens bij uitstek de kans om de relatie tussen bosvegetatie en bodemfactoren op objectieve wijze vast te stellen. Het voorliggende rapport is het resultaat van de gedetailleerde statistische analyse van de relatie tussen atmosferische depositie, bodemfactoren en vegetatie met behulp van de gegevens uit 1995 en 1996 van bovengenoemd meetnet. De gegevens van de later uitgevoerde herhalingsopname van zowel bodem als vegetatie kunnen in een vervolgstudie gebruikt worden om trends in de vegetatie van het Nederlandse bos vast te stellen, en deze te duiden op grond van trends in abiotische factoren.

Dit onderzoek is uitgevoerd in het kader van de onderzoeksprogramma's 'Functievervulling Natuur, Bos en Landschap' en 'Randvoorwaarden voor Natuurlijk Beheer', die door het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij worden gefinancierd.





## Samenvatting

In de 200 opstanden van het 'Meetnet Vitaliteit en Verdroging' zijn in 1995 bodemchemische factoren bepaald en in 1996 vegetatieopnamen gemaakt. Deze gegevens zijn gebruikt om met behulp van multivariate statistiek de relatie vast te stellen tussen bodemfactoren en de soortensamenstelling van de bosvegetatie. De gebruikte bodemchemische variabelen zijn in principe:

- pH en concentraties aan Al, Ca, Cl, K, Mg, Na,  $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{PO}_4$ ,  $\text{SO}_4$  en organische anionen in bodemvocht van zowel strooisellaag als bovenste minerale laag (0-30 cm);
- Totaalgehalten aan C, N, P, Al, Ca, K, Mg en Na in de strooisellaag;
- pH, CEC en uitwisselbare gehalten aan H, Al, Ca, Mg, K, Na en  $\text{NH}_4$  in zowel strooisellaag als bovenste minerale laag;
- Een aantal relevante element ratio's te weten N/C en P/C in strooisellaag en bovenste minerale laag, en BC/Al in zowel vaste als vloeibare fase van de strooisellaag en de bovenste minerale laag, waarbij BC staat voor de som van Ca, Mg en K.

Additioneel zijn niet-bodemchemische variabelen gebruikt die deels afkomstig zijn uit landelijke gegevensbestanden en modellen (gemiddelde neerslag over 1950-1980, en depositie van  $\text{SO}_x$ ,  $\text{NO}_x$ ,  $\text{NH}_y$ , Ca, Mg, K, Na en Cl in 1993) en deels uit metingen/schattingen in het veld (boomsoort, leeftijd, vochtleverend vermogen, gemiddeld hoogste en gemiddeld laagste grondwaterstand, dikte van de strooisellaag en locatie gegevens die de lokale depositie beïnvloeden, zoals afstand tot de bosrand).

Er blijkt een sterke relatie te bestaan tussen de vegetatie en deze verklarende variabelen. De factoren die de vegetatie het meest bepalen zijn: boomsoort, bodemchemie (vooral beschikbaarheid van basische kationen), atmosferische depositie, en grondwaterstand. Van de atmosferische variabelen hebben de depositie van Mg en van  $\text{SO}_x$  een significant effect. Voor Mg dit hoeft niet te wijzen op een oorzakelijk verband omdat Mg sterk gecorreleerd is met de afstand tot de kust. Opvallend genoeg is er geen significante relatie tussen de indicatoren voor N depositie ( $\text{NO}_x$  en  $\text{NH}_y$ ) en de soortensamenstelling van de vegetatie. Het effect van N en P in de bodem is slechts beperkt, en van deze twee heeft P een groter effect dan N, hetgeen wijst op N verzadiging van het ecosysteem. Voorts werden aanwijzingen gevonden voor een toxisch effect van Al ionen. Het effect van boomsoort verloopt waarschijnlijk via de toetreding van licht. De effecten van de gemeten abiotische waarden komen redelijk overeen met de effecten zoals die verwacht worden op grond van Ellenberg's indicatorwaarden van de soorten. De biodiversiteit van de onderzochte opstanden, afgemeten aan het voorkomen van zeldzame en achteruitgaande soorten, is gering en is negatief gecorreleerd met de bedekking van de boomsoorten beuk en Douglas.



# 1 Inleiding

## 1.1 Achtergrond

In de jaren '80 van de vorige eeuw bestond grote zorg over achteruitgang van de vitaliteit van het Nederlandse bos, die werd toegeschreven aan atmosferische depositie. In het 'Additioneel Programma Verzuringsonderzoek' is op grote schaal onderzoek verricht naar deze relatie (Heij & Schneider 1991). Omdat dit onderzoek zich concentreerde op een klein aantal locaties en slechts één boomsoort (Douglas) werd besloten om daarnaast verkennend onderzoek te doen naar de relaties tussen vitaliteit, bodem en depositie op een groot aantal locaties met verschillende boomsoorten. Hiertoe werden aanvankelijk 150 opstanden van zandige, kalkloze gronden geselecteerd, met hoofdboomsoorten grove den, Corsicaanse den, fijnspar, Douglas, larix, eik en beuk (Leeters et al., 1994). In deze opstanden werden, naast metingen van de blad/naaldbezetting en -verkleuring, in de periode 1990 - 1992 gehalten bepaald van nutriënten (N, P), basische kationen (Ca, Mg, K), zure kationen (H, Al, Fe), en zware metalen (Pb, Cd, Cu, Zn, Cr, Ni). Dit werd gedaan in bladeren en naalden (Hendriks e.a. 1994), in strooisel, minerale bodem en bodemvocht (De Vries en Leeters 2001) en in een deel van de opstanden ook in grondwater (De Vries & Jansen 1994). Op basis hiervan zijn (i) relaties gelegd tussen de blad/naaldbezetting en bodemchemische variabelen, tezamen met geschatte waarden voor meteorologische variabelen en atmosferische depositie (Hendriks et al., 1994), (ii) invoer-uitvoer budgetten geschat (De Vries & Jansen 1994) en (iii) nationale schattingen gemaakt van de bodemchemische toestand in Nederland (Leeters et al., 1994). Om de ontwikkelingen in de tijd te kunnen volgen zijn op een selectie van 12 opstanden deze bepalingen jaarlijks herhaald (De Vries et al., 1994, Leeters et al., 1998). Deze 12 opstanden maken ook deel uit van het Europese *Intensive Monitoring Network*, dat wordt uitgevoerd in het kader van het *International Co-ordination Programme* (De Vries et al., 1999, 2000).

Later is besloten de ontwikkeling van de vitaliteit in de tijd in relatie tot de chemie van plant en bodem in Nederland te volgen op een groter aantal opstanden. Hiertoe werden uit de 150 opstanden 128 opstanden geselecteerd en vervolgens uitgebreid tot 200, waarbij ook opstanden van kalkhoudende bodems werden opgenomen (het Meetnet Vitaliteit en Verdroging, Hilgen, 1995). In deze 200 opstanden zijn in 1995 alle bepalingen uit de periode 1990 - 1992 herhaald (Leeters & De Vries, 2001). Inmiddels begon de aandacht van het beleid te verschuiven van vitaliteit naar biodiversiteit. Daarom werd besloten in dit meetnet ook aandacht te besteden aan de soortensamenstelling van de bosvegetatie. In 1996 werden in de 200 opstanden van het Meetnet vegetatieopnamen gemaakt (Van Dobben et al., 1997). Het was de bedoeling deze waarnemingen (naast de jaarlijkse waarnemingen van de vitaliteit) met intervallen van vijf jaar te herhalen. Inmiddels hebben deze herhalingen éénmaal plaatsgevonden (voor de bodem in 1999 en voor de vegetatie in 2000).

## 1.2 Doel van deze studie

Doel van de voorliggende studie is het leggen van relaties tussen vegetatie en abiotische factoren in de opstanden van het Meetnet Vitaliteit en Verdroging. Hiervoor is gebruik gemaakt van de waarnemingen aan de bodem uit 1995 en die aan de vegetatie uit 1996. Bovendien is een aantal niet-opstandspecifieke kenmerken gebruikt zoals meteo en depositie, die zijn afgeleid uit landelijke modellen en gegevensbestanden. Getracht is hiermee een beter inzicht te verkrijgen in de respons van de vegetatie in het algemeen, en die van bossen in het bijzonder, op de chemie van de bodem en de atmosfeer.

Doorgaans wordt de respons van de vegetatie op abiotische factoren gekarakteriseerd middels 'Ellenberg' getallen, die feitelijk expert schattingen zijn waar slechts weinig metingen aan ten grondslag liggen. Er bestaat momentele brede overeenstemming dat dergelijke schattingen niet meer voldoen (Wamelink et al., 2002). Echter, goede metingen zijn schaars (Sanders et al., 2000). Daarom bieden de huidige gegevens, met zeer uitgebreide metingen in verschillende bodemcompartimenten, een uitstekende gelegenheid om de voor de vegetatie relevante bodemfactoren vast te stellen. In de huidige studie is dit op een globale, verkennende wijze gebeurd; een gedetailleerde soort-voor-soort analyse vindt plaats in andere kaders en met gegevens uit meerdere bronnen (Sanders et al., 2000). In deze studie is met behulp van multivariate statistiek getracht de respons van de vegetatie als geheel op alle gemeten abiotische variabelen in kaart te brengen. De conclusies kunnen richtinggevend zijn voor verdere studies naar bodem - plant relaties, waarin uit kostenoverwegingen doorgaans slechts een beperkt aantal bodemfactoren kan worden bepaald. In deze studie zijn een aantal globale maten voor de respons van de vegetatie gebruikt, namelijk de soorten-samenstelling, de gemiddelde Ellenberg getallen voor vocht, beschikbaarheid van nutriënten, en zuurgraad, en een globale maat voor biodiversiteit ('natuurwaarde' volgens Hertog & Rijken, 1996).

## 2 Materiaal en methoden

### 2.1 Bemonstering

De ruimtelijke verdeling van de opstanden en de verdeling over de verschillende hoofdboomsoorten wordt gegeven door Van Dobben et al. (1997). In principe heeft in elke opstand de bemonstering van zowel bodem als vegetatie plaatsgevonden langs een ZW - NO gericht transect, beginnend in de ZW hoek van de opstand. Op dit transect liggen vier proefcirkels waarbinnen de vegetatie is opgenomen. De vegetatie is opgenomen in vier lagen (moslaag, kruidlaag, struiklaag, boomlaag). Voor details omtrent de wijze van opnemen, de benoeming van de soorten en de verwerking van de gegevens zij verwezen naar Van Dobben et al. (1997). In principe zijn de thans gebruikte vegetatiegegevens identiek aan die uit Van Dobben (1997), met uitzondering van de wijze van samenvoegen van de vier deelopnamen; dit is hier gebeurd door middelen in plaats van door het maximum te nemen. In de huidige analyse is (evenals in Van Dobben et al., 1997) de struiklaag niet gebruikt, zijn de mos- en kruidlaag als afhankelijke variabele beschouwd, en de boomlaag als verklarende variabele. Het aantal soorten dat in de analyse is betrokken bedraagt 278.

De bodem is bemonsterd langs twee transecten die juist buiten deze proefcirkels liggen. Op deze wijze wordt een monster verkregen dat representatief voor de vegetatie kan worden geacht, terwijl geen verstoring van de bodem binnen de proefcirkels optreedt. Voor de wijze van bemonstering, de samenstelling van het mengmonster en een overzicht van de analysemethoden wordt verwezen naar De Vries & Leeters (2001). In principe zijn de volgende compartimenten bemonsterd: vaste en vloeibare fase van de strooisellaag, vaste en vloeibare fase van de minerale laag op diepten 0-10 cm, 10-30 cm, 30-60 cm (op een deel van de opstanden) en 60-100 cm (op een deel van de opstanden), en grondwater (op een deel van de opstanden).

### 2.2 Bodemchemische variabelen

Voor de statistische analyse zijn alle beschikbare bodemchemische variabelen gebruikt, met uitzondering van de zware metalen en de sporenelementen. In principe zijn deze variabelen:

- De ionenconcentraties en de pH in de vloeibare fase van zowel organische als minerale laag;
- De totaalgehalten in de organische laag;
- De uitwisselbare gehalten, CEC en pH in de vaste fase van zowel organische als minerale laag.

De variabelen die slechts op een deel van de opstanden zijn bepaald (minerale laag dieper dan 30 cm, grondwater) zijn niet gebruikt. Van de overige variabelen zijn incidenteel voorkomende ontbrekende waarden vervangen door het rekenkundig

gemiddelde over alle aanwezige waarden. Variabelen met meer dan 4 ontbrekende waarden (2% van het totaal aantal waarnemingen) zijn niet gebruikt. Voor de minerale laag is (na het vervangen van ontbrekende waarden) het rekenkundig gemiddelde over de diepten 0-10 en 10-30 cm bepaald. Dit is echter niet gedaan voor de uitwisselbare gehalten en CEC, omdat die vrijwel uitsluitend voor de laag van 0-10 zijn bepaald; voor deze variabelen zijn dus de waarden van die laag gebruikt. Naast de absolute waarden zijn voor een aantal elementen ratio's gebruikt, omdat deze minder variabel zijn of relevanter voor de vegetatie worden geacht dan de absolute gehalten (BC/Al, C/N, C/P). In plots waarin geen metingen van totaal-C maar wel van organische stof beschikbaar waren is totaal-C geschat als (12/30) \* (organische stof). Tabel 1 geeft een overzicht van de gebruikte bodemchemische variabelen.

*Tabel 1: verklaring van de symbolen voor de bodemchemische variabelen. De systematiek in de symbolen is als volgt: S\_ = in strooisel; M\_ = in minerale laag; c = concentratie in vloeibare fase; \_tot = totaal gehalte in vaste fase; \_uit = uitwisselbaar gehalte in vaste fase.*

*gehalten:*

symbool	gehalte van:	eenheid	laag	fase
S_cpH	log(H <sup>+</sup> )	-	strooisel	vloeibaar
S_cAl	Al (alle vormen)	meq.l <sup>-1</sup>	strooisel	vloeibaar
S_cCa	Ca <sup>2+</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	strooisel	vloeibaar
S_cCl	Cl <sup>-</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	strooisel	vloeibaar
S_cCOO	organische anionen	meq.l <sup>-1</sup>	strooisel	vloeibaar
S_cK	K <sup>+</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	strooisel	vloeibaar
S_cMg	Mg <sup>2+</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	strooisel	vloeibaar
S_cNa	Na <sup>+</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	strooisel	vloeibaar
S_cNH4	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	strooisel	vloeibaar
S_cNO3	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	strooisel	vloeibaar
S_cPO4	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	strooisel	vloeibaar
S_cSO4	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	strooisel	vloeibaar
S_C_tot	C (totaal)	g.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_N_tot	N (totaal)	g.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_P_tot	P (totaal)	g.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_Al_tot	Al (totaal)	g.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_Ca_tot	Ca (totaal)	g.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_K_tot	K (totaal)	g.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_Mg_tot	Mg (totaal)	g.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_Na_tot	Na (totaal)	g.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_pH	log(H <sup>+</sup> )	-	strooisel	vast
S_CEC	kationenuitwisselingscapaciteit	meq.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_Al_uit	Al (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_Ca_uit	Ca (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_H_uit	H (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_K_uit	K (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_Mg_uit	Mg (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
S_Na_uit	Na (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	strooisel	vast
M_cAl	Al (alle vormen)	meq.l <sup>-1</sup>	mineraal 0-30 cm	vloeibaar
M_cCa	Ca <sup>2+</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	mineraal 0-30 cm	vloeibaar
M_cK	K <sup>+</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	mineraal 0-30 cm	vloeibaar

symbool	gehalte van:	eenheid	laag	fase
M_cMg	Mg <sup>2+</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	mineraal 0-30 cm	vloeibaar
M_cNa	Na <sup>+</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	mineraal 0-30 cm	vloeibaar
M_cpH	-log(H <sup>+</sup> )		mineraal 0-30 cm	vloeibaar
M_cPO4	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	mineraal 0-30 cm	vloeibaar
M_cSO4	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	meq.l <sup>-1</sup>	mineraal 0-30 cm	vloeibaar
M_C_tot	C (totaal)	g.kg <sup>-1</sup>	mineraal 0-30 cm	vast
M_N_tot	N (totaal)	g.kg <sup>-1</sup>	mineraal 0-30 cm	vast
M_P_tot	P (totaal)	g.kg <sup>-1</sup>	mineraal 0-30 cm	vast
M_pH	-log(H <sup>+</sup> )		mineraal 0-30 cm	vast
M_CEC	kationenuitwisselingcapaciteit	meq.kg <sup>-1</sup>	mineraal 0-10 cm	vast
M_Al_uit	Al (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	mineraal 0-10 cm	vast
M_Ca_uit	Ca (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	mineraal 0-10 cm	vast
M_H_uit	H (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	mineraal 0-10 cm	vast
M_K_uit	K (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	mineraal 0-10 cm	vast
M_Mg_uit	Mg (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	mineraal 0-10 cm	vast
M_Na_uit	Na (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	mineraal 0-10 cm	vast
M_NH_uit	NH <sub>4</sub> (uitwisselbaar)	meq.kg <sup>-1</sup>	mineraal 0-10 cm	vast

*ratio's:*

symbool	ratio	laag	fase
S_cBC/Al	(S_cCa+S_cMg+S_cK) / S_cAl	strooisel	vloeibaar
S_BC/Al	(S_Ca_uit+S_Mg_uit+S_K_uit) / S_Al_uit	strooisel	vast
S_N/C	S_Ntot / S_Ctot	strooisel	vast
S_P/C	S_Ptot / S_Ctot	strooisel	vast
M_cBC/Al	(M_cCa+M_cMg+M_cK) / M_cAl	mineraal 0-30 cm	vloeibaar
M_N/C	M_Ntot / M_Ctot	mineraal 0-30 cm	vast
M_P/C	M_Ptot / M_Ctot	mineraal 0-30 cm	vast
M_BC/Al	(M_Ca_uit+M_Mg_uit+M_K_uit) / M_Al_uit	mineraal 0-10 cm	vast

## 2.3 Niet-bodemchemische variabelen

Behalve de chemische gehalten zijn nog een aantal andere niet-bodemchemische variabelen meegenomen. Dit betreft enerzijds variabelen die ter plaatse zijn bepaald, anderzijds variabelen die bepaald zijn op grond van generieke, landsdekkende bestanden. De ter plaatse bepaalde variabelen zijn: bedekking per boomsoort, dikte van de strooisellaag, en 'locale depositie'. Deze laatste variabele is een schatter voor de lokale depositie van stikstof, afgeleid uit de afstand tot de rand van het bos, en het aangrenzende landgebruik. Deze is als volgt bepaald:

lokdep = afstand \* emissiefactor; met:  
afstand = afstand tot de rand van het bos in m;  
emissiefactor = geschatte N-emissie klasse per landgebruikstype:  
heide = 1, kapvlakte = 2, bebouwd = 3, onbekend of overige = 4,  
gras = 5, akker = 6, maïs = 7.

De maximale en minimale grondwaterstanden (GHG en GLG) zijn geschat op grond van een profielbeschrijving tot een diepte van 180 cm (Leeters & De Vries, 2001). Het vochtleverend vermogen van de bodem is afgeleid van het bodemtype en

geschat in vijf klassen. De neerslag is afgeleid door interpolatie van gegevens van weerstations, als gemiddelde over de periode 1950-1980. Deposities van SO<sub>4</sub>, NO<sub>3</sub> en NH<sub>4</sub> zijn geschat met behulp van het model DEADM (Erisman, 1993) op grond van concentratievelden van SO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub> en NH<sub>3</sub>, en opstandspecifieke kenmerken uit de Vierde Bosstatistiek (Dirkse, 1987). Tenslotte zijn de deposities van Na, K, Ca, Mg en Cl geschat door interpolatie van waarden van weerstations voor 1993, gebruik makend van het DEADM model. Tabel 2 geeft een overzicht van de 'overige' (niet-bodemchemische) variabelen.

Tabel 2: overzicht van de niet-bodemchemische variabelen

symbool	betekenis	bepaling <sup>1</sup>	eenheid
vocht	vochtleverend vermogen (5 klassen, 1=weinig, 5=veel)	lokaal	-
GHG	gemiddeld hoogste grondwaterstand	lokaal	cm onder maaiveld
GLG	gemiddeld laagste grondwaterstand	lokaal	cm onder maaiveld
berk	(uitwendige) bedekking van <i>Betula</i> spp.	lokaal	%
beuk	(uitwendige) bedekking van <i>Fagus sylvatica</i>	lokaal	%
corsden	(uitwendige) bedekking van <i>Pinus nigra</i> var. <i>nigra</i> en var. <i>maritima</i>	lokaal	%
douglas	(uitwendige) bedekking van <i>Pseudotsuga menziesii</i>	lokaal	%
eik	(uitwendige) bedekking van <i>Quercus</i> spp.	lokaal	%
fijnspar	(uitwendige) bedekking van <i>Picea excelsa</i>	lokaal	%
groveden	(uitwendige) bedekking van <i>Pinus sylvestris</i>	lokaal	%
larix	(uitwendige) bedekking van <i>Larix</i> spp.	lokaal	%
lokdep	locale N depositie (afstand * landgebruiks-klasse)	lokaal	-
laagdik	dikte van de strooisellaag	lokaal	cm
leeftijd	leeftijd van de opstand in 1995	lokaal	jaar
Prec	geïnterpoleerde gemiddelde neerslag	generiek	mm.j <sup>-1</sup>
SOx_dep	SO <sub>x</sub> depositie	generiek	eq.ha <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup>
NOx_dep	NO <sub>x</sub> depositie	generiek	eq.ha <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup>
NHy_dep	NH <sub>y</sub> depositie	generiek	eq.ha <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup>
Ca_dep	Ca depositie	generiek	eq.ha <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup>
Mg_dep	Mg depositie	generiek	eq.ha <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup>
K_dep	K depositie	generiek	eq.ha <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup>
Na_dep	Na depositie	generiek	eq.ha <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup>
Cl_dep	Cl depositie	generiek	eq.ha <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup>

<sup>1</sup> lokaal = variabele is in het veld geschat; generiek = variabele is geschat op basis van landsdekkende databestanden

## 2.4 Ellenberg getallen en biodiversiteit

Voor elke opname zijn gemiddelde Ellenberg getallen berekend voor licht (L), vocht (F), beschikbaarheid van nutriënten (N) en zuurgraad (R), als ongewogen gemiddelde over alle aanwezige soorten exclusief de bomen (Ellenberg, 1991). Voor de mossen werd hiervoor gebruik gemaakt van de tabellen van Siebel (1993). Voorts werd een maat voor biodiversiteit ('natuurbehoudswaarde', NBW) berekend per opname volgens een modificatie van de 'Gelderland-methode' (Hertog & Rijken, 1992;



modificatie beschreven in Eysink et al., 2000). Deze methode berust op toekenning van een waarde aan elke soort op grond van zijn zeldzaamheid en mate van achteruitgang, en vervolgens het sommeren van deze waarden over de opname, met correcties voor de abundantie per soort en het totaal aantal soorten per opname.

## 2.5 Statistische analyse

Voor de analyse werd op alle variabelen een log-transformatie toegepast. Hierbij werd H getransformeerd tot pH, en werden de andere variabelen (inclusief de procentuele bedekkingen van de soorten)  $\ln(X+1)$  getransformeerd. Na het logaritmeren werden uitschieters in de verklarende variabelen verwijderd. Hiertoe werd in de gevallen dat de grootste of de kleinste waarde van een variabele een afwijking van het gemiddelde had van meer dan  $2.5 \cdot$  de standaarddeviatie, deze gecorrigeerd naar de naastbijgelegen waarde (deze procedure werd echter niet toegepast op de bedekkingen van de boomsoorten). De resulterende variabelen werden handmatig gecontroleerd op normaliteit en uitschieters, maar dit leverde geen reden op om variabelen alsnog te corrigeren of te verwijderen. Van twee opstanden was het aantal ontbrekende waarden zo groot, dat deze niet gebruikt konden worden. Verder ontbraken de vegetatiegegevens van één opstand omdat deze geveld bleek te zijn. Dit brengt het totaal aantal opstanden op 197.

De meeste analyses zijn uitgevoerd met multivariate statistiek. Met deze term wordt een groep methoden aangeduid die tracht verbanden te leggen tussen een groep, onderling samenhangende, afhankelijke variabelen, en een set van verklarende variabelen. De achtergronden van deze methoden worden toelicht door Jongman et al. (1995) of Ter Braak & Smilauer (1998). De afhankelijke variabelen zijn in dit geval de soorten, de verklarende variabelen zijn de bodemchemische en niet-bodemchemische variabelen die zijn opgesomd in de Tabellen 1 en 2. Om de respons van de soorten op de verklarende variabelen te karakteriseren werd de 'gradiëntlengte' bepaald met behulp van canonische correspondentieanalyse (CCA, cf. Ter Braak & Smilauer, 1998); deze bleek ongeveer 4 standaarddeviaties te zijn, hetgeen er op duidt dat de respons van de soorten als monotoon kan worden beschouwd. Daarom is voor de verdere analyse gebruik gemaakt van redundantie-analyse of 'reduced rank regression' (RDA, in feite een multidimensionale generalisatie van multiple regressie) in plaats van het gebruikelijker CCA.

De resultaten van de analyses worden onder andere weergegeven als 'biplots'. De interpretatie hiervan is globaal als volgt: opstanden kunnen worden weergegeven als punten, soorten en verklarende variabelen als pijlen (bij de soorten zijn die hier niet getekend omdat de figuren anders erg vol zouden worden). Het 'scalaire inproduct' [=lengte \*  $\cos(\text{ingesloten hoek})$ ] geeft voor elk paar pijlen de verwachtingswaarde van de correlatiecoëfficiënt (dit geldt zowel tussen soorten onderling, verklarende variabelen onderling, als tussen soorten en verklarende variabelen). De projectie van een punt op een pijl geeft de gefitte waarde van een soort of variabele voor de betreffende opstand (met schaling: oorsprong = gemiddelde, lengte van de pijl = standaarddeviatie, de pijlpunt wijst in de positieve richting). Omdat een biplot een

tweedimensionale weergave is van meerdimensionale relaties, worden deze slechts bij benadering weergegeven. Het belang van elke as wordt gekarakteriseerd door diens 'eigenwaarde'  $\lambda$ ; de assen zijn altijd gerangschikt naar afnemende eigenwaarde. Meestal worden slechts de eerste twee assen weergegeven. Hierbij geldt:

$$(\sum \lambda_{1..m} / \sum \lambda_{1..n}) * 100\% = \text{percentage verklaarde variantie; en}$$

$$(\lambda_a + \lambda_b / \sum \lambda_{1..m}) * 100\% = \text{door de biplot verklaarde variantie als percentage van alle verklaarde variantie,}$$

met

m : aantal verklarende variabelen;

n : aantal soorten;

a en b : nummers van de geplotte assen.

Door het grote aantal soorten is het onmogelijk om alle soorten in een plot weer te geven. De figuren in dit rapport bevatten daarom altijd een selectie van die soorten waarvan de variantie goed door de gebruikte variabelen wordt verklaard en die beschouwd worden als indicatief voor bepaalde abiotische omstandigheden. Voor een uitvoerige beschrijving van de interpretatie van biplots wordt verwezen naar Jongman et al. (1995)

Omdat RDA een generalisatie van multiële regressie is, doen zich ook dezelfde problemen en mogelijkheden voor als bij 'univariate' multiële regressie. Zoals gebruikelijk in multiële regressie is getracht een 'optimaal model' af te leiden dat met zo weinig mogelijk variabelen een zo groot mogelijk deel van de variantie verklaart. In RDA is dit bij de huidige mogelijkheden van soft- en hardware technisch alleen mogelijk door middel van voorwaartse selectie. Omdat bij voorwaartse selectie het risico bestaat dat eenmaal in het model opgenomen termen hun significantie verliezen na opname van andere, gecorreleerde termen, is bij het opstellen van het model steeds gelet op de correlatiestructuur van de verklarende variabelen. De significantie van het effect van elke term op het moment van opnemen in het model is getoetst door middel van een permutatietoets (voor details zie Ter Braak & Smilauer, 1998).

Om de ecologische interpretatie van de RDA-assen te onderbouwen is voor de eerste vier assen de relatie bepaald met de indicatiewaarde voor licht, vocht, zuurgraad en voedselrijkdom. Hiertoe zijn de regressiecoëfficiënten bepaald van de vergelijking:

$$SS_x = a_0 + a_1 * e_L + a_2 * e_N + a_3 * e_R + a_4 * e_F$$

met :

$SS_x$  : sample score op as X (X=1...4);

$a_{0..4}$  : regressiecoëfficiënten

$e_L, e_N, e_R, e_F$  : gemiddelde Ellenbergwaarden voor resp. licht, voedselrijkdom, zuurgraad en vocht (als ongewogen gemiddelde per plot over alle aanwezige soorten, soorten, incl. mossen en lichenen).

Om de relatie vast te stellen tussen de waargenomen abiotische variabelen en de indicator voor biodiversiteit (NBW), is de NBW in het biplot van de eerste tegen de tweede as geprojecteerd. Dit is gedaan door de een regressie uit te voeren van de NBW per plot op de sample scores op de assen (tweedegraads polynoom) volgens:

$$NBW = a_0 + a_1SS_1 + a_2SS_2 + a_3SS_1^2 + a_4SS_2^2 + a_5SS_1SS_2$$

met:

NBW : indicator voor biodiversiteit

SS<sub>x</sub> : sample score op as X;

a<sub>0...5</sub> : regressiecoëfficiënten

De gefitte waarden uit deze regressie zijn als contourlijnen ingetekend in het biplot. Ook is een univariate regressie uitgevoerd van NBW op de abiotische variabelen. Hierbij is uitgegaan van de abiotische variabelen waarvan in de multivariate analyse is vastgesteld dat zij een significant effect hebben op de soortensamenstelling van de vegetatie. Met deze variabelen is via achterwaartse selectie een model afgeleid dat de NBW verklaart met zo weinig mogelijk abiotische termen.

Alle multivariate analyses zijn uitgevoerd met het programma CANOCO4.0 (Ter Braak & Smilauer, 1998). Univariate analyses zijn uitgevoerd met GENSTAT5.4.2 (Payne et al., 1993). Voor de bepaling van de gemiddelde Ellenbergwaarden en de natuurbehoudswaarde is een zelfgeschreven FORTRAN applicatie gebruikt.



## 3 Resultaten

### 3.1 Correlatie structuur van de verklarende variabelen

Bijlage 1 geeft een deel van de correlatiematrix van de verklarende variabelen: Tabel A voor de depositievariabelen onderling, Tabel B voor de bodemchemische variabelen onderling, en Tabel C voor de bedekkingen per boomsoort tegen de bodemchemische variabelen. Voor de andere variabelen is geen correlatiematrix opgenomen, deze zijn slecht zwak gecorreleerd (zowel onderling als met de variabelen uit Bijlage 1).

Voor de depositie (Tabel A) geldt dat er zeer sterke correlaties bestaan tussen  $\text{SO}_x$  en  $\text{NO}_x$  ( $r=0.9$ ) en tussen de zeewater-gerelateerde ionen Mg, Na en Cl ( $r > 0.9$ ) en in mindere mate ook K en Ca. In de bodem komen zeer sterke onderlinge correlaties niet veel voor, met uitzondering van de basische kationen (Tabel B). Ca, Mg en K hebben doorgaans correlatiecoëfficiënten in de orde van grootte 0.6 - 0.8, en dit geldt zowel voor de concentraties in de vloeibare fase als voor de uitwisselbare gehalten in de vaste fase. Ook BC/Al is sterk met de concentraties aan basische kationen gecorreleerd. Bovendien zijn de concentraties in de verschillende compartimenten (strooisel / mineraal en vast / vloeibaar) vrij sterk gecorreleerd. Verder valt op dat  $\text{SO}_4$  vrij sterk positief is gecorreleerd met de basische kationen, vooral Mg. De pH's zijn doorgaans sterk positief gecorreleerd met de basische kationen (vooral Ca), en negatief met Al. De indicatoren voor Al zijn (behalve met pH) slechts zwak met de andere variabelen gecorreleerd. Dit geldt ook voor  $\text{NH}_4$ ; voor dit ion zijn de enige correlatiecoëfficiënten groter van 0.5 die met  $\text{SO}_4$  en Al in het strooiselvocht ( $r=0.56$  resp. 0.52). De boomsoorten zijn slechts zwak met de bodemchemische variabelen gecorreleerd, geen enkele correlatiecoëfficiënt is in absolute zin groter dan 0.5 (Tabel C).

### 3.2 Selectie van variabelen

Met behulp van voorwaartse selectie in RDA zijn vier modellen afgeleid op grond van de volgende drie criteria: F-waarde (de verhouding tussen de variantie die is toe te schrijven aan de betreffende variabele, en de restvariantie), P-waarde (kans dat het effect van de betreffende variabele door toeval tot stand komt) en ( $r$ -env) (Pearson correlatie tussen de verklarende variabelen onderling). Deze modellen worden nader gespecificeerd in Tabel 3, details worden gegeven in Tabel 4.

Het percentage variantie dat door het volledige model wordt verklaard (58%) is zeer hoog voor RDA op ecologische data; gebruikelijke waarden liggen tussen 10 en 20%. Dit is hier echter deels een gevolg van het aantal verklarende variabelen (79), dat groot is in vergelijking tot zowel het aantal soorten (278) als het aantal opnamen (197). Minder dan de helft van de verklarende variabelen (30) blijkt significant bij te dragen aan de fit van het model (het 'significante' model in Tabel 4a). Omdat dit nog steeds een erg groot aantal variabelen is, is gezocht naar een verdere inperking van

het model. Dit is gedaan door de eisen aan de fit en de significantie te verzwaren (het 'beperkte' model, met 18 variabelen en 33% verklaarde variantie; Tabel 4a), en tenslotte door ook een eis te stellen aan de onderlinge correlatie van de verklarende variabelen (het 'essentiële' model met 15 variabelen en 30% verklaarde variantie; Tabel 4b).

De resultaten van het significante en beperkte model worden gegeven in Tabel 4a en die van het essentiële model in Tabel 4b. Door de additionele eis van  $|r\text{-env}| < 0.5$  verloopt de selectie van de termen voor het essentiële model iets anders dan voor het beperkte model (vgl. Tabel 4a en 4b). Men dient overigens te bedenken dat in een Monte Carlo toets de P-waarden slechts schattingen zijn, met een zekere spreiding rond het gegeven gemiddelde.

In Tabel 5 zijn de variabelen samengevat naar herkomst. Boomsoort en bodemchemie zijn de factoren die het meest bepalend zijn voor de vegetatie. In het essentiële model komen echter ook twee termen voor depositie voor, namelijk die van Mg en van  $\text{SO}_x$ . Van deze termen kan de Mg depositie worden beschouwd als een indicator voor de afstand tot de kust, en Mg hoeft dus niet de oorzakelijke factor te zijn. De bodemchemische termen met de sterkste effecten zijn gerelateerd aan zuurgraad en beschikbaarheid van basische kationen ( $\text{S}_{\text{cCa}}$ ,  $\text{M}_{\text{pH}}$ ), beschikbaarheid van N en P ( $\text{M}_{\text{P/C}}$ ,  $\text{M}_{\text{NH4}_{\text{uit}}}$ ), en beschikbaarheid van Al ( $\text{S}_{\text{Al}_{\text{tot}}}$ ,  $\text{S}_{\text{cAl}}$ ). De aan N-depositie gerelateerde termen ( $\text{NO}_x_{\text{dep}}$ ,  $\text{NH}_y_{\text{dep}}$  en lokdep) komen in geen van de modellen voor. Dit zou er duiden dat N depositie van geringe betekenis voor de bosvegetatie, wat in tegenspraak lijkt met veel bestaande literatuur.

Tabel 3: de vier modellen die afgeleid zijn door middel van voorwaartse selectie in RDA.

model	aantal variabelen	% verklaarde variantie	criterium
'volledig'	79	58%	-
'significant'	30	41%	F>1.5 P<0.05
'beperkt'	18	33%	F>2.0 P<0.01
'essentieel'	15	30%	F>2.0 P<0.01 r-env<0.5

Tabel 4: voorwaartse selectie van variabelen in RDA. %VV = toename in percentage verklaarde variantie bij opnemen van de betreffende term; %VV cumul = percentage verklaarde variantie van een model met deze term en alle termen er boven; P = significantie van het effect van de betreffende term op het moment van opnemen in het model, als fractie van het aantal permutaties met een gelijke of hogere F (data + 999 random permutaties); F = (variantie toe te schrijven aan een model met deze term en alle termen er boven) / (variantie toe te schrijven aan een model met alleen de termen er boven).

a: onvoorwaardelijke selectie van de term die resulteert in de grootste toename in %VV

b: selectie van de term die resulteert in de grootste toename in %VV, op voorwaarde dat deze een correlatie van  $|r| < 0.5$  heeft met alle reeds eerder geselecteerde termen.

Aantal opnamen: 197; aantal soorten: 278. Verklaring van de namen van de variabelen in Tabellen 1 en 2.

a		Variabele	%VV	%VV cumul	P	F
BEPERKT MODEL	SIGNIFICANT MODEL	groveden	7%	7.0%	0.001	13.89
		S_cCa	4%	11.0%	0.001	9.78
		douglas	3%	14.0%	0.001	6.06
		larix	2%	16.0%	0.001	5.81
		M_Ca_uit	2%	18.0%	0.001	4.04
		beuk	2%	20.0%	0.001	4.08
		Mg_dep	1%	21.0%	0.001	3.84
		M_P/C	2%	23.0%	0.001	4.03
		GHG	1%	24.0%	0.001	2.92
		M_cK	1%	25.0%	0.001	2.65
		S_Al_tot	1%	26.0%	0.002	2.46
		M_cAl	1%	27.0%	0.005	2.46
		SOx_dep	1%	28.0%	0.001	2.63
		fijnspar	1%	29.0%	0.002	2.49
		M_cSO4	1%	30.0%	0.003	2.28
		NOx_dep	1%	31.0%	0.004	2.25
		S_H_uit	1%	32.0%	0.007	2.15
		S_Mg_uit	1%	33.0%	0.011	2.05
		S_Ca_tot	0.2%	33.2%	0.009	1.88
		S_pH	1%	34.2%	0.026	1.84
		M_P_tot	1%	35.2%	0.033	1.74
		M_pH	0.2%	35.4%	0.028	1.76
		M_NH_uit	1%	36.4%	0.015	1.91
		Ca_dep	1%	37.4%	0.012	1.88
		S_cPO4	0.2%	37.6%	0.063	1.53
		S_BC/Al	1%	38.6%	0.051	1.51
		M_cBC/Al	0.2%	38.8%	0.045	1.6
M_Al_uit	1%	39.8%	0.047	1.57		
M_BC/Al	1%	40.8%	0.056	1.54		
Prec	0.2%	41.0%	0.045	1.59		
S_cNO3	1%	42.0%	0.144	1.3		
S_cCl	0.2%	42.2%	0.145	1.28		
S_Ca_uit	1%	43.2%	0.073	1.46		
Nhy_dep	0.2%	43.4%	0.04	1.63		
laagdik	1%	44.4%	0.163	1.28		
(verdere termen niet weergegeven)						

b		Variabele	%VV	%VV cumul	P	F
ESSENTIEEL MODEL		groveden	7.0%	7.0%	0.001	13.89
		S_cCa	4.0%	11.0%	0.001	9.78
		douglas	3.0%	14.0%	0.001	6.06
		larix	2.0%	16.0%	0.001	5.81
		GHG	2.0%	18.0%	0.001	3.95
		beuk	2.0%	20.0%	0.001	4.18
		Mg_dep	1.0%	21.0%	0.001	3.62
		eik	2.0%	23.0%	0.001	3.62
		M_P/C	1.0%	24.0%	0.001	3.2
		SOx_dep	1.0%	25.0%	0.001	2.76
		S_Al_tot	1.0%	26.0%	0.002	2.37
		M_cpH	1.0%	27.0%	0.005	2.29
		M_NH_uit	1.0%	28.0%	0.004	2.24
		Prec	1.0%	29.0%	0.006	2.21
	S_cAl	1.0%	30.0%	0.003	2.15	
	S_Mg_uit	0.2%	30.2%	0.017	1.99	
(verdere termen niet weergegeven)						

Tabel 5: Verklaarde variantie toe te schrijven aan de vier 'hoofd'factoren boomsoort, bodemchemie, depositie en grondwaterstand, in het 'essentiële' model.

factor	% verklaarde variantie
boomsoort	16%
bodemchemie	9%
depositie	3%
grondwaterstand	2%
<b>totaal</b>	<b>30%</b>

Na het afleiden van bovenstaande modellen is nagegaan of deze verder verbeterd kunnen worden door het toevoegen van interactietermen. Dit is gedaan door aan het essentiële model interactietermen tussen P/C en N/C enerzijds, en indicatoren voor zuurgraad en vocht anderzijds, toe te voegen. Als indicator voor zuurgraad is hierbij die variabele gekozen waarvan het hoofdeffect in de betreffende laag het sterkst is (S\_cCa in de strooisellaag en M\_cpH in de minerale laag). De reden om juist deze interacties te testen is de gedachte dat de mineralisatie van organische stof (en dus de beschikbaarheid van N en P) afhangt van de beschikbaarheid van vocht en de pH. De interactietermen blijken echter slechts geringe effecten te hebben; die van P/C zijn zwak significant ( $P \approx 0.05$ ).



Tabel 6: effecten van interactietermen. Weergave als in Tabel 4, %VV, P- en F-waarden gelden bij het toevoegen van elke afzonderlijke term aan het essentiële model; P bij benadering, na 1999 permutaties.

interactieterm	%VV	P	F
M_P/C * M_cpH	0.6%	0.07	1.49
M_P/C * GHG	0.6%	0.07	1.49
S_P/C <sup>1</sup> * S_cCa	0.6%	0.06	1.54
S_P/C <sup>1</sup> * GHG	0.7%	0.04	1.7
S_N/C <sup>1</sup> * S_cCa	0.5%	0.2	1.24
S_N/C <sup>1</sup> * GHG	0.5%	0.1	1.38

<sup>1</sup> = na eerst de term voor het betreffende hoofdeffect aan het essentiële model te hebben toegevoegd

### 3.3 Effect op de soorten

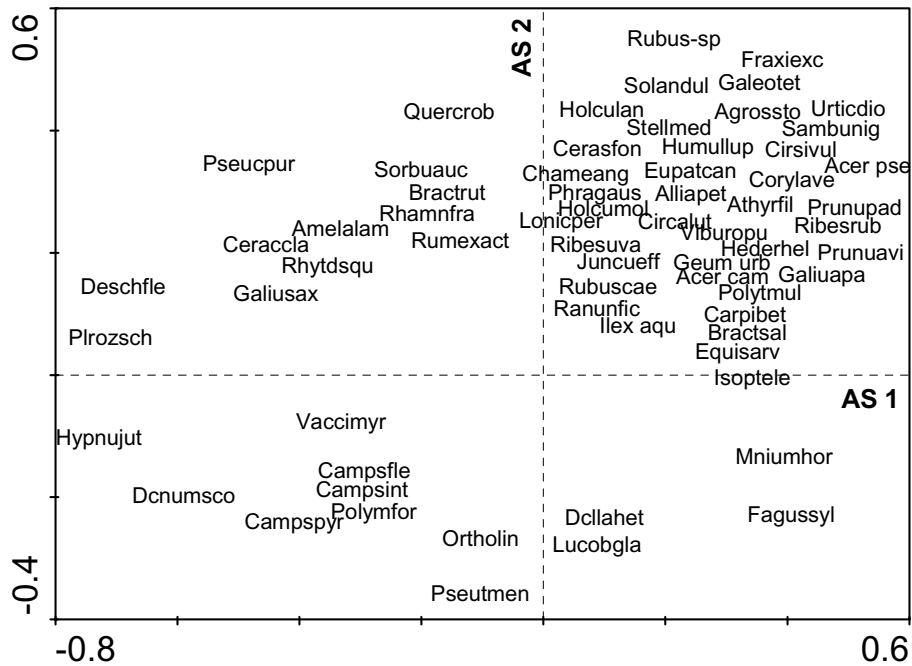
Bijlage 2 geeft een opsomming van alle soorten met hun aantal vondsten en percentage verklaarde variantie. Figuur 1 geeft het biplot voor de eerste twee assen van het essentiële model. Op grond van de ecologie van de soorten kunnen de vier kwadranten als volgt worden gekarakteriseerd:

- Linksboven: heideachtige, open bossen (met soorten als *Deschampsia flexuosa*, *Galium saxatile*);
- Rechtsboven: voedselrijke bossen (soortenrijk, met 'echte' bos soorten als *Hedera helix*, *Prunus avium*, maar ook met onkruiden als *Cirsium vulgare* en *Galium aparine*);
- Rechtsonder: donkere, zeer soortenarme bossen (met vrijwel alleen 'bos' mossen zoals *Leucobryum glaucum*, *Mnium hornum*);
- Linksonder: voedselarme bossen (met voornamelijk mossen, bij voorbeeld *Campylopus* spp. en *Dicranum scoparium*).

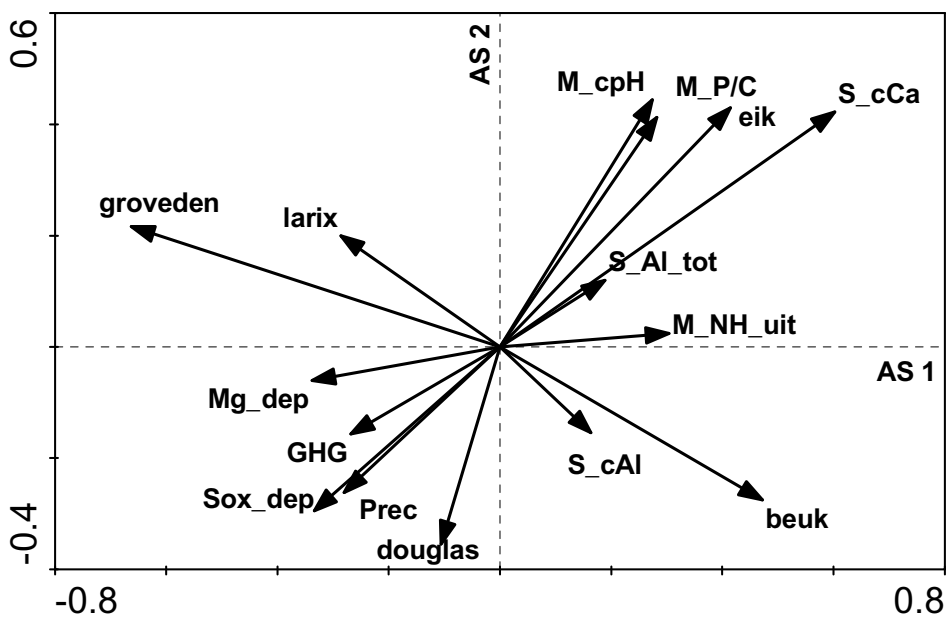
Er komen zo twee belangrijke gradiënten naar voren, die onderling loodrecht op elkaar staan en een hoek van 45° met de assen maken: van soortenarm (linksonder) naar soortenrijk (rechtsboven), en van donker (rechtsonder) naar licht (linksboven).

De posities van de verklarende variabelen in het biplot komen goed overeen met deze interpretatie op grond van de soorten. De pijlen voor basische kationen, pH en P/C wijzen naar rechtsboven en dus in de richting van de plots met soorten van 'rijke' bodem, terwijl de pijl voor GHG in de tegenovergestelde richting wijst (dit betekent dus dat de 'rijke' plots in het algemeen de nattere zijn, een hoge GHG komt overeen met een lage grondwaterstand!). Ook blijken de 'rijke' plots een lage depositie van SO<sub>x</sub> te hebben. Overigens zijn naast de bodemchemische variabelen vooral de boomsoorten sterk bepalend voor de vegetatie: plots met veel grove den en larix hebben een heideachtige vegetatie (linksboven), die met Douglas een soortenarme vegetatie met voornamelijk mossen (linksonder), en die met beuk een zeer soortenarme vegetatie (rechtsonder). Weliswaar zijn er geen metingen van de lichtdoorval, maar er is bij deze interpretatie van uitgegaan dat de boomsoorten grove den en larix veel licht doorlaten, en Douglas en beuk weinig.

**Figuur 1A**

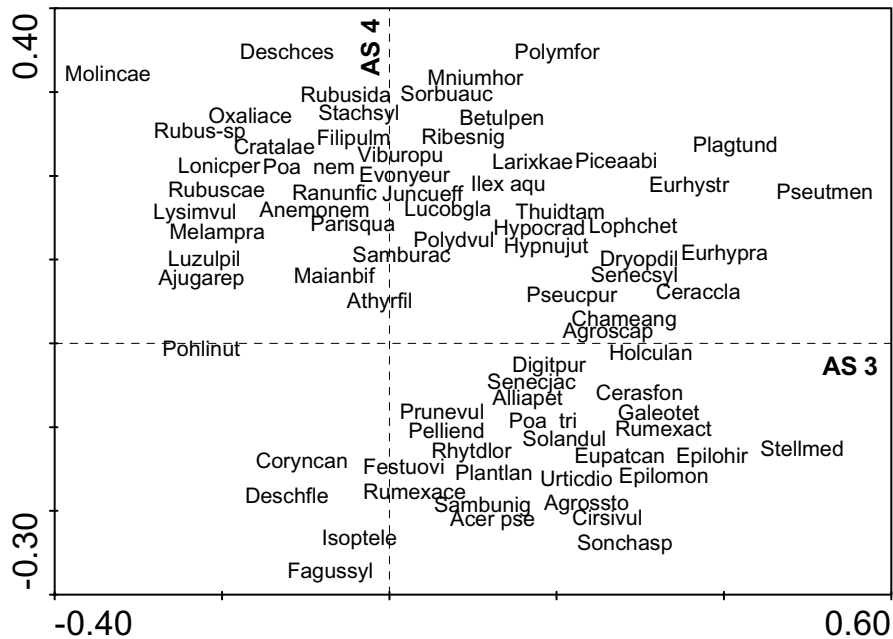


**Figuur 1B**

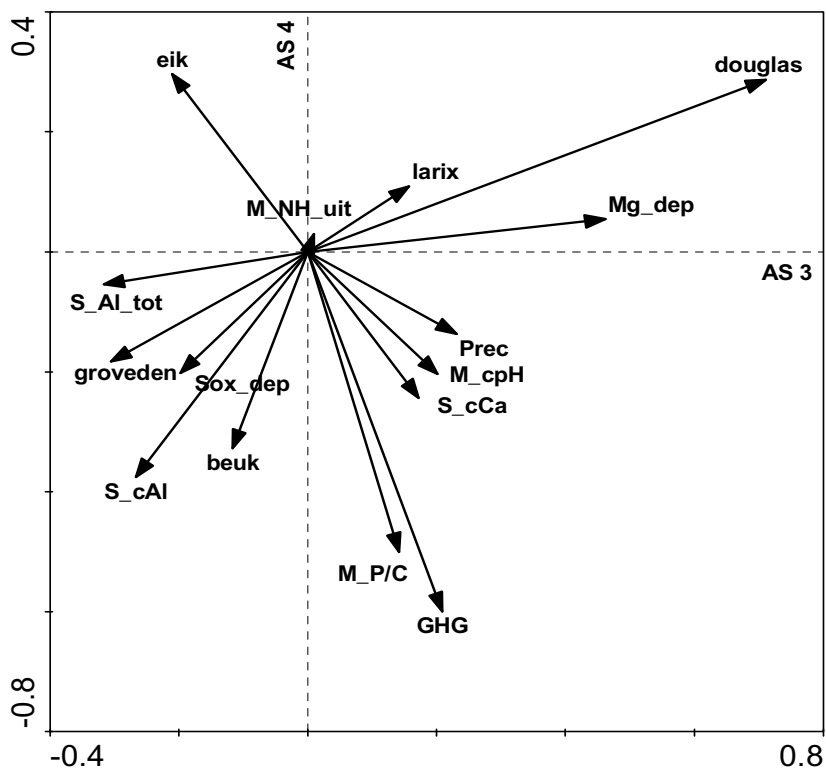


*Figuur 1: biplot van soorten (A) tegen abiotische factoren (B) voor het 'essentiële' model: eerste tegen tweede as. Percentage verklaarde variantie: 30%; eigenwaarden:  $\lambda_1=0.133$ ,  $\lambda_2=0.040$ ; percentage van de verklaarde variantie dat in deze plot wordt weergegeven: 58%; aantal plots: 197; aantal soorten: 278; aantal verklarende variabelen: 15. De weergegeven soorten zijn een selectie van de soorten waarvan het model meer dan 5% van de variantie verklaart. Elke soort neemt toe in de richting van de oorsprong naar het midden van de geplote (afgekorte) naam; deze afstand vertegenwoordigt één standaarddeviatie, de oorsprong vertegenwoordigt het gemiddelde. Verklaring van de soortnamen in Bijlage 2.*

**Figuur 2A**



**Figuur 2B**



Figuur 2: biplot van soorten (A) tegen abiotische factoren (B) voor het 'essentiële' model: derde tegen vierde as. Eigenwaarden:  $\lambda_3=0.033$ ,  $\lambda_4=0.022$ ; percentage van de verklaarde variantie dat in deze plot wordt weergegeven: 19%. De weergegeven soorten zijn een selectie van de soorten waarvan het model meer dan 2% van de variantie verklaart. Overigens als Figuur 1.

Het effect van de Mg depositie is wellicht een artefact. Omdat zeewater vrijwel de enige bron van Mg is kan deze variabele beschouwd worden als een indicator voor de afstand tot zee. En omdat de rijkere, lemige gronden op wat grotere afstand van zee liggen (Achterhoek, Twente, Zuid Limburg) zijn de soortenrijke vegetaties negatief met deze variabele gecorreleerd.

Figuur 2 geeft het biplot voor de derde en de vierde as van het essentiële model. Voor de derde as is er geen voor de hand liggende ecologische interpretatie, maar de vierde as scheidt de soorten van droge bossen van die van natte bossen (bovenin de plot de 'natte' soorten, zowel 'echte' bos soorten zoals *Paris quadrifolia* en *Ribes nigrum*, als onkruiden zoals *Juncus effusus*). Dit wordt bevestigd door de sterk negatieve lading van GHG op de vierde as (d.w.z. lagere GHG waarden dus nattere omstandigheden gaande van onder naar boven op deze as).

### 3.4 Effect op indicatiewaarden

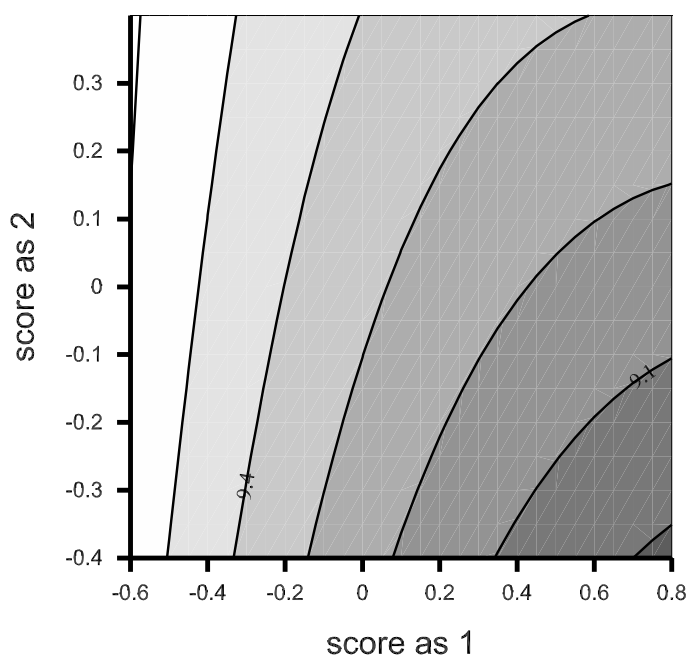
Om de interpretatie van de biplots verder te onderbouwen is de relatie bepaald tussen de scores op de eerste vier assen en de gemiddelde Ellenberg indicatiewaarden per plot. Het resultaat van deze analyse wordt gegeven in Tabel 7, en bevestigt grotendeels de conclusies uit de 'intuïtieve' analyse die hierboven is gegeven. De eerste as is significant negatief gecorreleerd met de indicator voor licht, de tweede as significant positief. In andere woorden: de hoeveelheid licht zoals geïndiceerd door de vegetatie neemt toe van linksonder naar rechtsboven, hetgeen overeenstemt met de conclusie uit paragraaf 3.3. De eerste as is positief gecorreleerd met de indicator voor zuurgraad, de tweede as met die voor voedselrijkdom. Ook dit strookt met de conclusies uit paragraaf 3.3, hoewel het merkwaardig is dat de indicatiewaarden gescheiden effecten van zuurgraad en voedselrijkdom suggereren, hetgeen niet direct aan de soorten valt af te lezen. De derde as blijkt (evenals de tweede as) significant positief met de indicator voor voedselrijkdom gecorreleerd te zijn, en de vierde positief met die voor vocht en negatief met die voor zuurgraad. Dit strookt met de conclusie uit paragraaf 3.3 dat de vierde as het effect van grondwaterstand weergeeft. Uit een analyse van de biplot van de tweede tegen de derde as (hier niet weergegeven) blijkt dat -bij hoge scores op de tweede as- langs de derde as 'onkruiden' (*Stellaria media*, *Urtica dioica* etc.) worden gescheiden van 'echte' bos soorten (*Hedera helix*, *Anemone nemorosa* etc.).

Tabel 7: regressiecoëfficiënten en percentage verklaarde variantie van de regressie van gemiddelde indicatiewaarde per plot op de eerste vier RDA assen. De getallen zijn te interpreteren als de verwachte verandering in Ellenberg indicatiewaarde bij verplaatsing door de plots van Figuur 1 en 2 over een afstand van één eenheid langs een van de assen. De Ellenbergwaarden zijn arbitraire waarden op een 9-delige schaal (1=donker, voedselarm, zuur, droog). Betekenis van de significantie-klassen: \*\*\* =  $P \leq 0.001$ , \*\* =  $0.001 < P \leq 0.01$ , \* =  $0.01 < P \leq 0.05$ , ns =  $P > 0.05$ .

indicator	as 1	as 2	as 3	as 4
licht	-0.88***	0.75***	-0.25 <sup>ns</sup>	-0.15 <sup>ns</sup>
voedselrijkdom	0.20 <sup>ns</sup>	0.72***	0.75**	0.29 <sup>ns</sup>
zuurgraad	0.54*	0.02 <sup>ns</sup>	-0.33 <sup>ns</sup>	-0.92*
vocht	-0.17 <sup>ns</sup>	0.78**	-0.39 <sup>ns</sup>	1.87***
%overklaarde variantie van de indicatiewaarden	31%	40%	7%	11%
%overklaarde variantie van de soorten (in de hier gebruikte schaling: eigenwaarde * 100%)	13.3%	4.0%	3.3%	2.2%

### 3.5 Effect op biodiversiteit

Het effect van de abiotische variabelen op de biodiversiteit is op twee manieren bepaald: (1) door de waarde van NBW (de biodiversiteits-indicator) per plot te projecteren in het diagram van Figuur 1; en (2) door een univariate regressie van NBW op de verklarende variabelen uit het essentiële model. Figuur 3 geeft de contourlijnen van gelijke biodiversiteit in het diagram van Figuur 1.



Figuur 3: Waarde van de biodiversiteits-indicator NBW geprojecteerd in Figuur 1. Weergegeven zijn lijnen van gelijke verwachtingswaarde van NBW na regressie op de scores op de eerste en tweede as (tweedegraads polynoom, 20% verklaarde variantie); lichtere tint = hogere biodiversiteit.

Uit deze analyse blijkt dat bij de hier toegepaste vorm van waardering (gebaseerd op zeldzaamheid en achteruitgang per soort) de bossen slechts laag gewaardeerd worden. De absolute waarden van de NBW indicator zijn laag (ca. 9, het gemiddelde over een 'representatieve' set van Nederlandse vegetatie opnamen is ca. 15; Schouwenberg et al., 2002). Voor de NBW geldt dat deze hoger wordt naarmate een plot lichter is en op rijkere bodem voorkomt, waarbij het effect van licht veel sterker is dan dat van voedselrijkdom (vergelijk de contouren die in Figuur 3 doorlopen worden van linksonder naar rechtsboven [=toenemende voedselrijkdom] met die van rechtsonder naar linksboven [=toenemend licht]).

Tabel 8 geeft een samenvatting van het 'minimale' univariate regressiemodel van NBW op de variabelen uit het essentiële model. Twee boomsoorten (beuk en Douglas) hebben een significant negatief effect op de biodiversiteit, en geen enkele boomsoort heeft een significant positief effect. Verder hebben beide vocht-indicatoren (neerslag en grondwaterstand) een significant effect, waarbij de biodiversiteit toeneemt bij nattere situaties (hogere neerslag of hogere grondwaterstand). Slechts twee bodemchemische variabelen hebben een significant effect, namelijk de totale Al voorraad in het strooisel (S\_Al\_tot, positief effect), en de Al concentratie in de vloeibase fase van het strooisel (S\_cAl, negatief effect). Het effect van deze bodemchemische variabelen is moeilijk te duiden; waarschijnlijk moet S\_Al\_tot opgevat worden als een indicator voor de voedselrijkdom en zuurgraad (vergelijk Figuur 1B).

*Tabel 8: Effect van de verklarende variabelen op de biodiversiteit. 'Minimaal model' uitgaande van een model met de termen uit het 'essentiële' model als verklarende variabelen, waaruit stapsgewijs steeds die term is verwijderd die leidt tot de kleinste afname in verklaarde variantie, tot slechts termen met een significant ( $P < 0.05$ ) effect resteren. Betekenis van de getallen: teken = teken van de regressiecoëfficiënt; absolute waarde = significantie van de regressiecoëfficiënt op grond van de t-waarde: 3 =  $P \leq 0.001$ , 2 =  $0.001 < P \leq 0.01$ , 1 =  $0.01 < P \leq 0.05$ . Percentage verklaarde variantie: 18%.*

variabele	effect
beuk	-3
Douglas	-1
GHG	-1
S_Al_tot	+3
Prec	+2
S_cAl	-1

## 4 Discussie

Het hoge percentage verklaarde variantie wijst er op dat de thans onderzochte variabelen inderdaad diegene zijn die het meest bepalend zijn voor de samenstelling van de ondergroei in het Nederlandse bos. In een RDA analyse op vegetatie gegevens zijn percentages verklaarde variantie van boven de 50% feitelijk alleen haalbaar in aangelegde experimenten (cf. Van Dobben et al., 1999). Van de geteste variabelen hebben vooral de boomsoort en de bodemchemie een sterke invloed op de vegetatie. Er is geen significante relatie tussen de soortensamenstelling van de vegetatie en de depositie van stikstof; noch  $\text{NO}_x$ , noch  $\text{NH}_y$  hebben een significant effect. Deze conclusie is in tegenspraak met die van veel eerder onderzoek (bij voorbeeld Heij & Schneider, 1991, Van Tol et al., 1998, Brunet et al., 1998, Van Dobben et al., 1999). De depositie van  $\text{SO}_x$  heeft een klein maar wel significant effect (ca. 1% verklaarde variantie). Het effect van  $\text{SO}_x$  is een verschuiving van de soortensamenstelling in de richting van die van 'arme' bossen (vgl. Figuur 1A en 1B). Er is echter geen significant effect van  $\text{SO}_x$  op de biodiversiteits-indicator (Tabel 8).

Het effect van boomsoort is hier geïnterpreteerd als een effect van lichtdoorval, hoewel dit niet gemeten is. In principe zou het effect van boomsoort daarom ook tot stand kunnen komen via een invloed op de bodemchemie. Die invloed zou dan kunnen verlopen via een variabele die hier niet gemeten is, omdat de correlatie tussen boomsoort en de gemeten bodemchemie niet erg sterk is (Tabel C; zie echter ook de Vries en Leeters 2001). Een invloed van boomsoort is ook denkbaar via bij voorbeeld de afbreekbaarheid van het strooisel. Om meer duidelijkheid te krijgen over het effect van de boomlaag op de ondergroei verdient het aanbeveling in vervolgonderzoek ook lichtmetingen te verrichten.

Van de bodemfactoren met een significant effect hebben er ongeveer evenveel betrekking op de strooisellaag als op de minerale laag (bij voorbeeld in het 'significante' model: 8 termen uit de strooisellaag met samen 9.5% verklaarde variantie, en 11 termen uit de minerale laag met samen 11.5% verklaarde variantie). De indicatoren voor pH, beschikbaarheid van basische kationen en Al spelen een belangrijke rol (samen ca. 15% verklaarde variantie in het 'significante' model). De BC/Al ratio, die veelal van groot belang voor de vegetatie wordt geacht, heeft wel een significant effect maar verklaart slechts een zeer beperkt deel van de variantie (ruim 2% in het 'significante' model, daarnaast wordt 3% van de variantie door Al zelf verklaard). Opvallend is dat meerdere indicatoren voor hetzelfde ion elk een eigen significant effect kunnen hebben (bij voorbeeld voor Ca: de concentratie in de vloeibare fase van het strooisel, de totale hoeveelheid in het strooisel, de uitwisselbare hoeveelheid in de minerale laag, en de depositie). Waarschijnlijk heeft de vegetatie verschillende mechanismen om zich van één bepaald ion te voorzien. Hierbij is het mogelijk dat bij verschillende soorten verschillende mechanismen aanwezig zijn.

Twee relaties tussen vegetatie en bodemchemie zijn onverwacht en moeilijk te duiden: de effecten van N en P, en het effect van Al. Doorgaans wordt aangenomen dat N de belangrijkste groeibeperkende factor is in de Nederlandse bossen (vgl. Van Dobben et al., 1999, Wamelink et al., 2000). In de hier afgeleide modellen is echter (i) het effect van pH, Al en basische kationen (met ca. 15% verklaarde variantie in het 'significante' model) veel sterker dan het effect van N en P (met ca. 3% verklaarde variantie in het 'significante' model); en (ii) is het effect van N uiterst beperkt (slechts 1% variantie toe te schrijven aan  $M_{NH4\_uit}$ , in alle modellen). Dit geldt ook voor de interactietermen, waarvan die met P juist significant zijn, en die met N niet significant. Bij de voorwaartse selectie blijkt dat van de onderling gecorreleerde termen N/C en P/C ( $r \approx 0.6$ ), P/C altijd iets meer variantie verklaart dan N/C, waardoor deze laatste term in geen van de modellen voorkomt. Het feit dat P een sterker effect heeft dan N zou er op kunnen wijzen dat het ecosysteem met N verzadigd is, en P in de huidige situatie een sterker groeibeperkend effect heeft dan N.

In het 'significante' model komen een groot aantal indicatoren voor Al voor:  $S_{Al\_tot}$ ,  $M_{cAl}$ ,  $S_{BC/Al}$ ,  $M_{cBC/Al}$ ,  $M_{Al\_uit}$ ,  $M_{BC/Al}$ . Samen verklaren deze ruim 5% van de variantie. Ook het 'essentiële' model bevat nog twee termen voor Al:  $S_{Al\_tot}$  en  $S_{cAl}$ , samen goed voor 2% van de verklaarde variantie. Uit het biplot blijkt dat de twee termen uit het 'essentiële' model een verschillend effect op de vegetatie hebben: dat van  $S_{Al\_tot}$  is vergelijkbaar met dat van pH en basische kationen, en leidt tot een soortenrijke vegetatie, terwijl dat van  $S_{cAl}$  juist leidt tot een soortenarme vegetatie. Er blijkt ook een significant negatief effect te zijn van  $S_{cAl}$  op de biodiversiteit, en een significant positief effect van  $S_{Al\_tot}$  (Tabel 8).

Hoewel de pijlen van  $S_{cAl}$  en beuk in Figuur 1B in dezelfde richting wijzen, zijn deze twee variabelen vrijwel niet gecorreleerd (Tabel C in Bijlage 1). Lichtgebrek door een hoge bedekking van de beuk kan dus geen oorzaak zijn van de soortenarmoede bij een hoge  $S_{cAl}$ , en een direct toxisch effect van Al ionen op de vegetatie valt daarom niet uit te sluiten. Een dergelijke conclusie werd ook getrokken door De Graaf et al. (1997) en Van Oene (1998), hoewel er door anderen op wordt gewezen is dat pH en Ca concentratie de vegetatie beter verklaren van indicatoren voor Al (Falkengren-Grerup et al., 1995). Indien er sprake zou zijn van een dergelijk toxisch effect wijzen onze resultaten er op (i) dat de Al concentratie in het bodemvocht hiervoor een betere indicator is dan de BC/Al ratio, en (ii) dat pH en basische kationen enerzijds, en Al concentratie anderzijds, elk hun eigen effecten op de vegetatie hebben en dus in onderlinge samenhang bekeken moeten worden, en (iii) dat het effect van pH en basische kationen veel sterker is dan dat van Al concentratie (met in totaal [excl. BC/Al] resp. ca. 9.5% en ca. 2% verklaarde variantie in het 'significante' model).

Het effect van  $S_{Al\_tot}$  is moeilijk te duiden. Omdat het hier een totaalgehalte betreft en dus niet een voor de vegetatie direct beschikbare voorraad is het goed mogelijk dat het hier om een indirect effect gaat, waarbij  $S_{Al\_tot}$  staat voor de totale voorraad aan basische kationen;  $S_{Al\_tot}$  is echter alleen sterk gecorreleerd met het totaalgehalte aan K in het strooisel ( $r \approx 0.6$ ), maar niet met dat aan Ca en Mg.



Van de indicatoren voor de beschikbaarheid van vocht heeft het vochtleverend vermogen van de bodem in geen enkel model een significant effect. Omdat GHG en GLG sterk gecorreleerd zijn, kan slechts één van deze termen geselecteerd worden. Daarmee is er in elk model dus maar een enkele indicator voor de beschikbaarheid van vocht in de bodem. In het 'significante' en het 'essentiële' model komt ook een term voor de neerslag voor; in de biplots in Figuur 1B en 2B hebben Prec (neerslag) en GHG echter tegengestelde effecten (hun pijlen wijzen in dezelfde richting, maar voor GHG betekent dit drogere, en voor Prec nattere omstandigheden). Op biodiversiteit hebben zowel hoge neerslag als hoge grondwaterstand een significant positief effect (vgl. Tabel 8).

Uit de biplots van Figuur 1 blijkt dat in de onderzochte opstanden de indicatoren voor basische kationen, voor pH en voor beschikbaarheid van N en P ongeveer hetzelfde effect op de vegetatie hebben. Hoge waarden van al deze indicatoren zijn gerelateerd aan een soortenrijke vegetatie, en lage waarden aan een soortenarme vegetatie met vooral mossen. Doorgaans wordt ervan uitgegaan dat zuurgraad en beschikbaarheid van nutriënten eigenstandige effecten op de vegetatie hebben; dit gebeurt onder andere in modellen als SUMO (Wamelink et al., 2000) en NTM (Schouwenberg 2002). De analyse van de Ellenbergwaarden in Tabel 7 wekt de indruk dat dat ook hier het geval is, hoewel dit niet direct blijkt uit de biplots. Dit kan samenhangen met het feit dat in Nederland bossen op basenrijke maar voedselarme gronden niet voorkomen, zoals dat wel het geval is voor graslanden.

Samenvattend blijken licht, beschikbaarheid van basische kationen, beschikbaarheid van Al, pH, beschikbaarheid van nutriënten (vooral P), en vocht (ongeveer in deze volgorde van afnemend belang) de bepalende factoren voor de vegetatie van het bos op de onderzochte locaties te zijn. Deze conclusie is in overeenstemming met die van een eerdere analyse van de vegetatie van dezelfde plots (Van Dobben et al., 1997). Hierbij moet wel worden aangetekend dat het effect van licht in beide studies op indirecte wijze is afgeleid, namelijk via de bedekking van de boomsoorten. De belangrijkste scheiding in de clusteranalyse in Van Dobben et al. (1997), namelijk die tussen 'arme' en 'rijke' bossen komt overeen met de scheiding langs de eerste as in Figuur 1, en hangt dus voornamelijk samen met beschikbaarheid van nutriënten en basische kationen. De scheiding in de 'arme' cluster tussen 'lichte' en 'donkere' opstanden komt overeen met de tweede as in Figuur 2, en hangt voornamelijk samen met boomsoort (en dus waarschijnlijk met licht als oorzakelijke factor), hoewel ook Al een rol kan spelen. De scheiding in de 'rijke' cluster tussen opstanden met 'onkruiden' en met 'echte' bos soorten komt overeen met de derde as in Figuur 2, en is vooral gerelateerd aan boomsoort.

Uit de analyse van de biodiversiteit blijkt dat bij de hier toegepaste vorm van waardering (gebaseerd op zeldzaamheid en achteruitgang) de bossen slechts laag gewaardeerd worden. Dit was ook al de conclusie van eerdere studies (Van Dobben et al., 1997, Slim & Van Dobben, 1997, Wamelink et al., 1997). De NBW indicator is in absolute waarde laag, en bovendien ofwel niet, ofwel significant negatief met de bedekking van de boomsoorten gecorreleerd (Tabel 8). Bovendien neemt de indicator toe naarmate het bos lichter wordt (Figuur 3). De functie van het Nederlandse bos bij het behoeden van soorten voor uitsterven moet daarom niet worden overschat.



## Literatuur

Braak, C.J.F. ter, Smilauer, P., 1998. CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for windows: software for canonical community ordination (version 4). Centre for Biometry Wageningen, 351 p.

Brunet, J., Diekmann, M., Falkengren Grerup, U., 1998. Effects of nitrogen deposition on field layer vegetation in south Swedish oak forests. *Environmental Pollution* 102:35-40.

Dobben, H.F. van, Ter Braak, C.J.F., Dirkse, G.M., 1999. Undergrowth as a biomonitor for deposition of nitrogen and acidity in pine forest. *Forest Ecology & Management* 114:83-95.

Dobben, H.F. van, Vocks, M.J.M.R., Bouwma, I.M., Wamelink, G.W.W., Joosten, V., 1997. Eerste opname van de ondergroei in het Meetnet Bosvitaliteit. Rapport IBN 321, 29 p.

Dirkse, G.M., 1987. De natuur van het Nederlandse bos. Rapport RIN 87/28, 217 p.

Ellenberg, V., 1991. Zeigerwerte der Gefäszpflanzen (ohne Rubus). *Scripta Geobotanica* 18:9-166.

Erisman, J.W., 1993. Acid deposition onto nature areas in The Netherlands. Part I. Methods and results. *Water, Air, and Soil Pollution* 71:51-80.

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. Rapport Alterra / WL | Delft Hydraulics, 35 p. + 2 CD's.

Falkengren-Grerup, U., Brunet, J., Quist, M.E., Tyler, G., 1995. Is the Ca:Al ratio superior to pH, Ca or Al concentrations of soils in accounting for the distribution of plants in deciduous forests? *Plant and Soil* 177:21-31.

Graaf, M.C.C. de, Bobbink, R., Verbeek, P.J.M., Roelofs, J.G.M., 1997. Aluminium toxicity and tolerance in three heathland species. *Water, Air, Soil Pollution* 98:229-239.

Heij, G.J., Schneider, T., 1991. Acidification research in The Netherlands: final report of the Dutch Priority Programme on acidification, 771 p.

Hendriks, C.M.A., de Vries, W., van den Burg, J., 1994. Effects of acid deposition on 150 forest stands in the Netherlands. 2. Relationships between forest vitality and the

chemical composition of foliage, humus layer, mineral soil and soil solution. Report Winand Staring Centre 69.2, 55 p.

Hertog, A.J., Rijken, M., 1996. Geautomatiseerde bepaling van natuurbehoudswaarde in vegetatie-opnamen. In: Natuur, achtergronddocument bij de omgevingsplannen, 53-57. Rapport provincie Gelderland.

Hilgen, P.R., 1995. De vitaliteit van bossen in Nederland in 1995. Rapport IKC-N: Verslag Meetnet Vitaliteit 1, 56 p.

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, 299 p.

Leeters, E.E.J.M., de Vries, W. 2001. The chemical composition of humus layer, mineral soil and soil solution of 200 forest stands in the Netherlands in 1995. Alterra Report 424.2, .. p.

Leeters, E.E.J.M., Hartholt, J.G., de Vries, W., Boumans, L.J.M., 1994. Effects of acid deposition on 150 forest stands in The Netherlands: assessment of the chemical compositions of foliage, soil, soil solution and groundwater on a national scale. Report Winand Staring Centre 69.4, 156 p.

Leeters, E.E.J.M., Klap, J.M., Boumans, L.J.M., Olsthoorn, A.F.M., 1998. Chemische samenstelling van naalden, bodem, bodemvocht en grondwater van twaalf monitoring locaties onder bos: trends tussen 1992 en 1996. Rapport Staring Centrum (+IBN) 370.2, 62 p.

Oene, H. van, 1998. A mechanistic model for the inhibiting effects of aluminium on the uptake of cations. Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde 161:661-670.

Payne, R.W., Lane, P.W., Todd, A.D., Digby, P.G.N., Thompson, R., Harding, S.A., Tuncliffe Wilson, G., Leech, P.K., Welham, S.J., Morgan, G.W., White, R.P., 1993. GENSTAT 5 release 3 Reference Manual. Oxford Science Publications, 796 p.

Sanders, M.E., van Dobben, H.F., Raterman, B.W., Kros, J., Hendriks, C.M.A. 2000. Op weg naar een kennissysteem natuurgerichte randvoorwaarden. Rapport Alterra 148, 83 p.

Schouwenberg, E.P.A.G. 2002. Geïntegreerd Ruimtelijk Evaluatie-Instrumentarium voor NatuurontwikkelingsScenario's - Beerze-Reusel: NatuurTechnisch Model (NTM 3.0). Rapport Alterra, in prep.

Siebel, H N., 1993. Indicatiegetallen van blad- en levermossen. Rapport IBN 47, 45 p. + flop.

- Slim, P.A., Van Dobben, H.F., 1997. De baten van vegetatiebeheer. Rapport IBN 281, 59 p.
- Tol, G. van, Van Dobben, H.F., Schmidt, P., Klap, J.M., 1998. Biodiversity of Dutch forest ecosystems as affected by receding groundwater levels and atmospheric deposition. *Biodiversity and Conservation* 7:221-228.
- Vries, F. de, Denneboom, J., 1992. De bodemkaart van Nederland digitaal. Technisch Document Staring Centrum 1, 48 p.
- Vries, W. de, Leeters, E.E.J.M. 2001. The chemical composition of humus layer, mineral soil and soil solution of 150 forest stands in the Netherlands in 1995. Alterra Report 424.1, 112 p.
- Vries, W. de, Boumans, L.J.M., Olsthoorn, A.F.M., Leeters, E.E.J.M., 1994. Chemische samenstelling van naalden, bodemvocht en grondwater van twaalf monitoring-locaties onder bos: de uitgangstoestand in 1992. Rapport Staring Centrum / RIVM 370.1, 54 p.
- Vries, W. de, Jansen, P.C., 1994. Effects of acid deposition on 150 forest stands in the Netherlands. 3. Input output budgets for sulphur, nitrogen, base cations and aluminium. Report Winand Staring Centre 69.3, 60 p.
- Vries, W. de, Reinds, G.J., Deelstra, H.D., Klap, J.M., Vel, E.M., 1999. Intensive Monitoring of Forest Ecosystems in Europe. Technical Report UN/ECE, EC, Forest Intensive Monitoring Coordinating Institute, 173 p.
- Vries, W. de, Reinds, G.J., van Kerkvoorde, M.A., Hendriks, C.M.A., Leeters, E.E.J.M., Gross, C.P., Voogd, J.C.H., Vel, E.M. 2000. Intensive Monitoring of Forest Ecosystems in Europe. Technical Report UN/ECE, EC, Forest Intensive Monitoring Coordinating Institute, 193 p.
- Wamelink, G.W.W., Joosten, V., van Dobben, H.F., Berendse, F. 2002. Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements. *Journal of Vegetation Science*, in press.
- Wamelink, G.W.W., Mol-Dijkstra, J.P., van Dobben, H.F., Kros, J., Berendse, F. 2000. Eerste fase van de ontwikkeling van het SUccessieMOdel SUMO1. Rapport Alterra 045, 84 p.
- Wamelink, G.W.W., Ter Braak, C.J.F., Van Dobben, H.F., 1997. De Nederlandse natuur in 2020: schatting van de potentiële natuurwaarde in drie scenario's. Rapport IBN 312, 79 p.



## Bijlage 1 Correlatiematrix van de verklarende variabelen

Tabel A: correlatiematrix van de depositie variabelen. Correlatiecoëfficiënten die in absolute waarde groter zijn dan 0.5 zijn **vet** weergegeven.

	lok dep	Prec	Sox_dep	Nox_dep	Nhy_dep	Ca_dep	Mg_dep	K_dep	Na_dep	Cl_dep
lokdep	<b>1.00</b>									
Prec	0.07	<b>1.00</b>								
SOx_dep	0.07	0.10	<b>1.00</b>							
NOx_dep	0.08	0.26	<b>0.90</b>	<b>1.00</b>						
Nhy_dep	-0.19	-0.26	0.08	-0.04	<b>1.00</b>					
Ca_dep	0.10	0.33	0.45	<b>0.67</b>	-0.38	<b>1.00</b>				
Mg_dep	0.18	0.41	0.14	0.45	<b>-0.53</b>	<b>0.81</b>	<b>1.00</b>			
K_dep	0.13	0.27	<b>0.54</b>	<b>0.76</b>	-0.31	<b>0.83</b>	<b>0.83</b>	<b>1.00</b>		
Na_dep	0.19	0.34	-0.01	0.31	<b>-0.53</b>	<b>0.71</b>	<b>0.98</b>	<b>0.74</b>	<b>1.00</b>	
Cl_dep	0.19	0.34	-0.01	0.31	<b>-0.53</b>	<b>0.71</b>	<b>0.98</b>	<b>0.74</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>







	$S_{cpH}$	0.62	-0.17	0.49	0.53	0.36	0.24	-0.08	0.09	0.34	0.12	0.24	0.25	0.60	0.61	0.10	0.19	0.45	0.16	0.31	0.30	-0.45	0.45	0.69	0.41	0.28	0.48	0.08	0.77	
$S_{Mg\_tot}$		0.35	0.10	0.41	0.30	0.47	0.00	0.00	0.25	0.02	0.14	0.12	0.30	0.34	0.32	-0.13	-0.01	0.33	0.20	0.43	0.15	-0.21	0.05	0.13	-0.06	0.22	0.09	0.60	0.38	
$S_{K\_tot}$		0.30	-0.19	0.25	0.41	0.18	0.46	0.00	0.02	0.59	0.18	0.08	0.08	0.39	0.32	0.11	0.01	0.11	-0.18	0.02	0.13	-0.15	0.21	0.47	0.60	0.02	0.21	0.01	0.33	
$S_{Na\_tot}$		0.54	0.24	0.51	0.47	0.26	0.24	-0.03	0.09	0.29	0.15	0.38	0.21	0.61	0.64	0.24	0.34	0.48	0.18	0.19	0.35	-0.68	0.57	0.60	0.32	0.21	0.51	-0.58	0.87	
$S_{BC/Al}$		0.68	-0.18	0.47	0.45	0.19	0.36	-0.16	0.09	0.38	0.17	0.22	0.28	0.54	0.65	-0.20	-0.30	0.01	-0.17	0.20	0.26	-0.51	-0.45	0.30	0.31	0.23	0.09	0.14	-0.06	0.47
$M_{cAl}$		-0.39	0.20	-0.17	-0.18	0.04	-0.12	0.52	0.14	-0.01	0.13	-0.01	-0.16	-0.22	-0.34	0.21	0.25	0.04	0.06	-0.19	0.26	0.24	-0.10	-0.23	-0.11	-0.14	0.05	0.06	-0.21	
$M_{cCa}$		0.50	0.00	0.78	0.74	0.47	0.59	0.11	0.40	0.60	0.50	0.39	0.27	0.74	0.55	-0.17	-0.19	0.11	-0.03	0.26	-0.50	-0.40	0.33	0.26	0.18	0.08	0.10	0.08	0.54	
$M_{cMg}$		0.16	0.07	0.53	0.74	0.44	0.72	0.17	0.28	0.79	0.49	0.24	0.08	0.56	0.28	-0.09	-0.13	0.05	-0.06	0.14	-0.26	-0.18	0.22	0.29	0.32	0.07	0.06	-0.03	0.28	
$M_{cK}$		0.03	0.04	0.30	0.33	0.45	0.03	0.06	0.27	0.09	0.08	0.14	0.07	0.31	0.12	-0.01	0.18	0.24	0.33	0.22	-0.09	-0.22	0.14	0.15	-0.08	0.00	0.05	0.05	0.30	
$M_{cNa}$		-0.19	0.26	0.12	0.34	0.10	0.65	0.15	0.10	0.53	0.46	0.07	0.10	0.03	-0.04	-0.17	-0.32	-0.23	-0.26	0.04	0.02	0.11	-0.11	-0.03	0.20	-0.04	-0.20	-0.04	-0.19	
$M_{cSO4}$		-0.19	0.36	0.19	0.28	0.16	0.53	0.31	0.22	0.41	0.57	0.12	0.15	0.00	-0.03	-0.18	-0.30	-0.16	-0.21	0.02	0.04	0.12	-0.12	-0.14	0.05	-0.07	-0.23	0.05	-0.18	
$M_{cPO4}$		0.03	0.04	0.30	0.25	0.27	0.06	-0.03	0.20	0.07	0.06	0.33	0.07	0.24	0.11	-0.02	0.14	0.24	0.29	0.23	0.08	-0.23	0.18	0.11	-0.05	-0.01	0.06	-0.29	0.24	
$M_{cBC/Al}$		0.65	-0.11	0.69	0.66	0.40	0.48	-0.09	0.28	0.47	0.31	0.32	0.33	0.72	0.65	-0.24	-0.26	0.08	-0.04	0.31	-0.54	-0.48	0.35	0.36	0.20	0.14	0.14	-0.04	0.56	
$M_{pH}$		0.63	-0.09	0.55	0.55	0.26	0.47	-0.07	0.14	0.48	0.30	0.26	0.30	0.56	0.66	-0.21	-0.32	-0.01	-0.21	0.20	-0.54	-0.42	0.32	0.33	0.27	0.13	0.14	-0.06	0.47	
$M_{cC\_tot}$		-0.01	-0.11	-0.02	-0.14	-0.02	-0.31	0.02	0.06	-0.31	-0.18	0.01	-0.13	0.01	-0.10	0.24	0.42	0.29	0.31	0.02	0.10	-0.05	0.06	0.03	-0.09	-0.08	0.22	-0.07	0.18	
$M_{cN\_tot}$		0.15	-0.15	0.16	0.06	0.11	-0.21	-0.02	0.15	-0.20	-0.10	0.12	-0.04	0.22	0.07	0.14	0.38	0.36	0.41	0.18	0.04	-0.18	0.15	0.16	-0.05	-0.02	0.23	-0.07	0.33	
$M_{cP\_tot}$		0.14	0.08	0.45	0.31	0.39	0.01	0.11	0.41	-0.01	0.14	0.39	0.22	0.36	0.19	-0.09	0.12	0.46	0.36	0.51	0.11	-0.18	0.20	0.14	-0.07	0.08	0.17	0.19	0.31	
$M_{cN/C}$		0.38	-0.09	0.47	0.42	0.35	0.17	-0.02	0.27	0.20	0.18	0.26	0.25	0.51	0.40	-0.31	-0.10	0.20	0.36	0.48	-0.35	-0.32	0.22	0.25	0.01	0.16	0.02	0.10	0.34	
$M_{cP/C}$		0.15	0.17	0.48	0.40	0.40	0.22	0.13	0.40	0.20	0.30	0.38	0.32	0.34	0.26	-0.26	-0.18	0.22	0.14	0.47	-0.18	-0.16	0.17	0.09	-0.05	0.12	0.02	0.25	0.20	
$M_{cH\_uit}$		0.02	-0.14	0.03	-0.05	0.04	-0.19	0.04	-0.04	0.09	-0.11	0.03	-0.04	0.09	-0.09	0.12	0.28	0.14	0.28	0.01	0.13	-0.14	0.01	0.02	-0.09	-0.09	0.17	-0.08	0.11	
$M_{cAl\_uit}$		0.33	0.00	0.39	-0.47	-0.24	-0.43	0.01	-0.10	-0.46	-0.27	-0.24	-0.18	-0.38	-0.34	0.21	0.34	0.17	0.23	0.06	0.38	0.26	-0.19	-0.17	-0.14	-0.04	0.01	0.15	-0.19	
$M_{cCa\_uit}$		0.47	-0.19	0.51	0.39	0.31	0.11	-0.07	0.36	0.16	0.08	0.28	0.12	0.59	0.44	-0.07	0.07	0.22	0.23	0.27	-0.33	-0.36	0.36	0.32	0.12	0.09	0.26	-0.05	0.58	
$M_{cMg\_uit}$		0.56	-0.18	0.53	0.53	0.36	0.21	-0.09	0.24	0.26	0.13	0.25	0.15	0.64	0.48	-0.08	0.05	0.22	0.22	0.28	0.36	-0.38	0.32	0.43	0.22	0.19	0.28	0.05	0.57	
$M_{cNa\_uit}$		0.31	-0.12	0.30	0.45	0.22	0.36	-0.01	0.02	0.47	0.19	0.20	0.03	0.42	0.33	0.06	0.06	0.21	0.00	0.13	-0.24	-0.30	0.14	0.25	0.53	0.21	0.16	-0.17	0.34	
$M_{cK\_uit}$		0.29	-0.11	0.18	0.20	0.12	0.12	-0.15	0.04	0.04	0.07	0.09	0.04	0.26	0.30	-0.23	-0.18	-0.02	0.08	0.20	0.33	-0.16	0.09	0.15	0.09	-0.09	0.06	0.02	0.17	
$M_{cNH\_uit}$		0.07	0.01	0.14	0.04	0.21	-0.10	0.25	0.18	-0.08	0.16	0.17	0.12	0.13	0.08	0.08	0.24	0.29	0.29	0.17	-0.04	-0.12	0.02	-0.01	-0.09	0.04	0.03	0.01	0.21	
$M_{cCEC}$		0.35	-0.18	0.29	0.13	0.19	-0.16	0.00	0.24	-0.13	-0.05	0.13	0.09	0.35	0.19	0.12	0.31	0.32	0.33	0.17	-0.08	-0.25	0.17	0.21	0.00	-0.01	0.34	0.13	0.46	
$M_{cBC/Al}$		0.57	-0.12	0.54	0.56	0.32	0.45	-0.03	0.22	0.48	0.28	0.30	0.25	0.59	0.57	-0.17	-0.27	-0.02	-0.17	0.15	-0.46	-0.41	0.31	0.32	0.25	0.06	0.15	-0.08	0.45	

S_K_tot	<b>0.59</b>	<b>1.00</b>																					
S_Na_tot	<b>0.65</b>	<b>1.00</b>																					
S_BC/Al	<b>0.64</b>	0.13	0.31	<b>1.00</b>																			
M_cpH	<b>0.51</b>	0.26	0.35	0.45	<b>1.00</b>																		
M_cAl	-0.31	-0.13	-0.14	-0.23	<b>-0.51</b>	<b>1.00</b>																	
M_cCa	0.44	0.23	0.40	<b>0.51</b>	<b>0.69</b>	-0.21	<b>1.00</b>																
M_cMg	0.40	0.16		<b>0.54</b>	0.28	0.34	0.04	<b>0.73</b>	<b>1.00</b>														
M_cK	0.28	0.26	0.14	0.24	-0.12	0.22	0.14	0.30	<b>1.00</b>														
M_cNa	-0.07	-0.12	0.24	-0.12	0.08	-0.03	0.34	<b>0.60</b>	-0.17	<b>1.00</b>													
M_cSO4	-0.15	-0.07	0.12	-0.16	0.04	0.13	0.37	0.50	-0.13	<b>0.87</b>	<b>1.00</b>												
M_cPO4	0.09	-0.04	0.06	0.35	-0.10	0.04	0.30	0.21	0.42	-0.02	<b>1.00</b>												
M_cBC/Al	<b>0.57</b>	0.33	0.39	<b>0.51</b>	<b>0.86</b>	<b>-0.55</b>	<b>0.87</b>	<b>0.57</b>	0.11	0.23	<b>1.00</b>												
M_pH	<b>0.50</b>	0.25	0.38	0.45	<b>0.95</b>	-0.46	<b>0.75</b>	0.45	-0.10	0.21	<b>1.00</b>												
M_Ctot	0.06	-0.07	-0.09	0.16	-0.29	0.16	-0.18	-0.29	0.25	<b>-0.54</b>	-0.45	0.26	-0.24	-0.39	<b>1.00</b>								
M_Ntot	0.25	0.05	0.00	0.29	-0.15	0.01	0.00	-0.13	0.35	-0.49	-0.41	0.35	-0.01	-0.24	<b>0.92</b>	<b>1.00</b>							
M_Ptot	0.29	0.33	0.02	0.18	0.02	-0.13	0.26	0.14	0.25	-0.10	-0.09	0.37	0.26	0.01	0.25	<b>0.42</b>	<b>1.00</b>						
M_N/C	0.39	0.37	0.13	0.26	0.35	-0.29	0.41	0.31	0.23	0.04	0.04	0.13	<b>0.51</b>	0.38	-0.29	0.07	0.46	<b>1.00</b>					
M_P/C	0.23	0.39	0.07	0.07	0.30	-0.21	0.42	0.33	0.07	0.27	0.24	0.14	0.44	0.36	-0.48	-0.28	<b>0.66</b>	<b>0.63</b>	<b>1.00</b>				
M_H_uit	0.03	-0.03	-0.05	0.11	-0.20	0.11	-0.10	-0.13	0.15	-0.31	-0.29	0.14	-0.12	-0.24	<b>0.51</b>	0.46	0.20	-0.12	-0.19	<b>1.00</b>			
M_Al_uit	-0.19	-0.05	0.23	-0.24	<b>-0.59</b>	0.29	<b>-0.58</b>	-0.48	0.05	-0.32	-0.28	0.01	<b>-0.63</b>	<b>-0.64</b>	0.48	0.36	0.03	-0.30	-0.31	0.02	<b>1.00</b>		
M_Ca_uit	0.49	0.26	0.24	<b>0.51</b>	0.48	-0.26	<b>0.59</b>	0.27	0.28	-0.18	-0.12	0.30	<b>0.62</b>	0.45	0.34	0.50	0.31	0.34	0.09	0.04	-0.16	<b>1.00</b>	
M_Mg_uit	<b>0.70</b>	0.40	0.41	0.49	<b>0.50</b>	-0.35	<b>0.55</b>	0.40	0.30	-0.12	-0.13	0.23	<b>0.66</b>	0.49	0.31	<b>0.51</b>	0.31	0.39	0.08	0.18	-0.19	<b>0.83</b>	
M_Na_uit	0.45	0.09	0.46	0.40	0.27	-0.06	0.40	0.48	0.19	0.13	0.06	0.21	0.35	0.30	0.21	0.30	0.11	0.09	-0.07	0.12	-0.12	<b>0.45</b>	
M_K_uit	0.28	0.13	0.19	0.14	0.22	-0.23	0.20	0.13	0.11	-0.09	-0.08	0.07	0.28	0.19	0.12	0.28	0.13	0.31	-0.05	-0.08	-0.05	0.31	
M_NH_uit	0.10	0.07	-0.04	0.16	-0.15	0.20	0.02	-0.08	0.26	-0.20	-0.03	0.22	-0.05	-0.16	0.43	0.48	0.26	0.09	-0.10	0.29	0.16	0.21	
M_CEC	0.43	0.29	0.14	0.32	0.16	-0.05	0.15	-0.08	0.24	-0.49	-0.41	0.14	0.20	0.07	<b>0.73</b>	<b>0.76</b>	0.33	0.04	-0.17	<b>0.55</b>	0.22	<b>0.61</b>	
M_BC/Al	0.48	0.23	0.40	0.44	<b>0.87</b>	-0.37	<b>0.76</b>	<b>0.52</b>	0.02	0.16	0.14	0.01	<b>0.87</b>	<b>0.88</b>	-0.24	-0.09	0.06	0.34	0.28	-0.06	<b>-0.77</b>	<b>0.54</b>	
M_K_tot																							
S_Na_tot																							
S_BC/Al																							
M_cpH																							
M_cAl																							
M_cCa																							
M_cMg																							
M_cK																							
M_cNa																							
M_cSO4																							
M_cPO4																							
M_cBC/Al																							
M_pH																							
M_Ctot																							
M_N_tot																							
M_P_tot																							
M_N/C																							
M_P/C																							
M_H_uit																							
M_Al_uit																							
M_Ca_uit																							
M_Mg_uit																							
M_Na_uit																							
M_K_uit																							
M_NH_uit																							
M_CEC																							

Tabel C: correlatiematrix van boomsoorten en bodemchemische variabelen. Correlatiecoëfficiënten die in absolute waarde groter zijn dan 0.2 zijn **vet** weergegeven; correlatiecoëfficiënten die in absolute waarde groter zijn dan 0.5 komen niet voor.

	berk	beuk	corsden	douglas	eik	fijnspar	groveden	larix
S_cpH	-0.08	0.02	0.02	-0.11	<b>0.20</b>	-0.04	-0.15	0.00
S_cAl	0.09	-0.02	0.07	-0.05	-0.04	0.04	0.05	<b>-0.21</b>
S_cCa	0.01	0.11	-0.03	-0.06	<b>0.20</b>	-0.09	<b>-0.22</b>	-0.19
S_cMg	0.02	0.00	0.11	-0.09	<b>0.23</b>	-0.13	<b>-0.22</b>	-0.16
S_cK	0.02	0.10	0.03	-0.16	<b>0.27</b>	-0.04	-0.16	<b>-0.21</b>
S_cNa	0.00	-0.14	<b>0.25</b>	-0.03	-0.11	-0.01	0.02	-0.07
S_cNH4	-0.11	-0.14	-0.04	<b>0.25</b>	-0.13	0.13	-0.03	-0.04
S_cNO3	0.03	0.11	-0.10	0.05	0.10	-0.07	-0.11	-0.12
S_cCl	-0.10	-0.14	<b>0.23</b>	0.07	-0.09	0.08	-0.16	0.01
S_cSO4	0.00	-0.18	0.07	0.07	-0.11	0.13	0.01	-0.16
S_cPO4	0.02	0.03	-0.10	-0.06	0.14	-0.05	-0.19	-0.02
S_cCOO	0.05	-0.03	0.02	-0.17	0.09	0.07	-0.03	-0.11
S_cBC/Al	-0.03	0.08	-0.06	-0.03	<b>0.24</b>	-0.12	<b>-0.25</b>	-0.07
S_pH	-0.03	-0.02	0.09	-0.18	0.20	-0.04	-0.15	-0.12
S_C_tot	-0.09	0.05	-0.17	0.10	-0.08	0.06	0.05	<b>0.27</b>
S_N_tot	-0.01	0.12	<b>-0.36</b>	0.09	0.16	0.07	-0.14	<b>0.25</b>
S_P_tot	-0.06	0.08	<b>-0.30</b>	0.05	0.16	0.16	<b>-0.25</b>	0.07
S_N/C	0.13	0.12	<b>-0.33</b>	-0.02	<b>0.42</b>	0.01	<b>-0.32</b>	-0.05
S_P/C	0.04	0.02	0.11	-0.05	<b>0.24</b>	0.08	<b>-0.27</b>	<b>-0.21</b>
S_H_uit	-0.02	0.02	-0.08	0.11	-0.13	0.08	0.05	<b>0.20</b>
S_Al_uit	-0.11	0.05	0.05	0.18	<b>-0.23</b>	-0.02	0.07	0.08
S_Ca_uit	-0.14	0.10	-0.08	0.04	<b>0.22</b>	-0.08	<b>-0.34</b>	0.14
S_Mg_uit	-0.09	0.07	-0.02	-0.06	<b>0.36</b>	-0.17	<b>-0.37</b>	<b>0.22</b>
S_Na_uit	-0.15	-0.04	0.11	0.07	-0.02	0.03	<b>-0.22</b>	<b>0.26</b>
S_K_uit	-0.12	0.03	0.02	0.00	<b>0.24</b>	-0.17	-0.17	-0.14
S_CEC	-0.17	<b>0.23</b>	<b>-0.21</b>	0.05	0.17	-0.01	<b>-0.35</b>	<b>0.30</b>
S_Al_tot	-0.04	<b>0.27</b>	0.08	-0.07	0.02	-0.10	0.04	-0.19
S_Ca_tot	-0.03	0.16	-0.13	-0.10	<b>0.36</b>	-0.08	<b>-0.33</b>	0.07
S_Mg_tot	-0.01	0.14	-0.07	-0.18	<b>0.45</b>	-0.18	<b>-0.31</b>	0.08
S_K_tot	0.03	<b>0.25</b>	-0.15	<b>-0.23</b>	<b>0.28</b>	-0.14	-0.07	-0.18
S_Na_tot	-0.05	0.01	0.11	-0.06	0.06	-0.03	-0.16	0.14
S_BC/Al	0.01	-0.01	-0.08	-0.09	<b>0.32</b>	-0.02	<b>-0.27</b>	0.12
M_cpH	-0.11	0.02	0.18	-0.19	0.10	-0.03	-0.09	-0.02
M_cAl	-0.05	-0.13	0.11	<b>0.30</b>	-0.20	<b>0.22</b>	-0.01	0.11
M_cCa	-0.09	-0.02	0.18	-0.04	0.07	-0.04	-0.17	-0.09
M_cMg	-0.10	-0.10	<b>0.26</b>	0.05	0.05	-0.08	-0.18	-0.07
M_cK	0.10	0.07	-0.10	-0.20	<b>0.48</b>	-0.03	-0.18	-0.11
M_cNa	-0.07	-0.14	<b>0.34</b>	0.07	<b>-0.28</b>	-0.09	0.09	-0.08
M_cSO4	-0.07	-0.20	<b>0.25</b>	0.15	<b>-0.31</b>	0.06	0.10	-0.14
M_cPO4	0.10	0.00	-0.03	-0.10	<b>0.23</b>	0.05	<b>-0.24</b>	-0.09
M_cBC/Al	-0.07	0.06	0.17	-0.18	0.19	-0.12	-0.16	-0.11

	berk	beuk	corsden	douglas	eik	fjinspar	groveden	larix
M_pH	-0.13	0.01	<b>0.24</b>	-0.15	0.05	-0.06	-0.10	-0.03
M_Ctot	0.08	0.07	<b>-0.36</b>	0.05	<b>0.23</b>	0.11	-0.12	0.16
M_Ntot	0.04	0.10	<b>-0.34</b>	-0.03	<b>0.40</b>	0.04	<b>-0.22</b>	0.09
M_Ptot	-0.07	<b>0.27</b>	<b>-0.20</b>	-0.10	<b>0.26</b>	-0.10	<b>-0.24</b>	-0.09
M_N/C	-0.09	0.14	-0.08	-0.13	<b>0.37</b>	-0.16	<b>-0.26</b>	-0.17
M_P/C	-0.15	0.19	0.02	-0.11	0.09	-0.16	-0.14	-0.18
M_H_uit	0.02	0.16	<b>-0.26</b>	-0.01	0.10	0.10	-0.12	0.08
M_Al_uit	0.05	-0.02	<b>-0.26</b>	0.03	0.09	0.14	0.03	0.15
M_Ca_uit	0.01	0.04	-0.09	-0.13	<b>0.37</b>	-0.05	<b>-0.24</b>	0.04
M_Mg_uit	0.00	0.07	0.10	-0.17	<b>0.47</b>	-0.11	<b>-0.27</b>	-0.03
M_Na_uit	-0.06	-0.07	0.04	-0.04	0.13	0.05	<b>-0.21</b>	0.12
M_K_uit	-0.02	0.03	0.08	-0.14	0.16	-0.02	-0.11	0.02
M_NH_uit	0.03	-0.06	<b>-0.26</b>	0.02	0.18	0.19	-0.01	0.00
M_CEC	0.01	<b>0.21</b>	<b>-0.33</b>	-0.11	<b>0.30</b>	0.08	<b>-0.23</b>	0.17
M_BC/Al	-0.08	0.03	<b>0.20</b>	-0.11	0.03	-0.05	-0.14	0.01



## Bijlage 2 Lijst van de gevonden soorten in de 200 bosopstanden

*Volledige lijst van de gevonden soorten. Code = CBS code van de soort (gebruikt in de biplots); Nplot = aantal plots waarin de soort is gevonden; %VV = percentage van de variantie van deze soort dat verklaard wordt door het 'essentiële' model. Voor de Nederlandse namen en de auteursnamen wordt verwezen naar Van Dobben et al. (1997).*

### Hogere planten

code	Nplot	%VV	wetenschappelijke naam
Abiesalb	1	7.1	Abies alba
Abiesgra	1	10.1	Abies grandis
Acer cam	3	17.0	Acer campestre
Acer pla	8	14.9	Acer platanoides
Acer pse	23	40.7	Acer pseudoplatanus
Adoxamos	2	22.8	Adoxa moschatellina
Agroscan	2	8.9	Agrostis canina
Agroscap	42	23.3	Agrostis capillaris
Agrossto	10	27.7	Agrostis stolonifera
Agrosvin	9	12.3	Agrostis vinealis
Ajugapyr	1	3.6	Ajuga pyramidalis
Ajugarep	2	18.9	Ajuga reptans
Alliapet	1	20.1	Alliaria petiolata
Alnusglu	4	8.7	Alnus glutinosa
Amelalam	64	14.3	Amelanchier lamarckii
Anemonem	6	17.5	Anemone nemorosa
Anthoodo	3	5.1	Anthoxanthum odoratum
Anthrsyl	1	17.6	Anthriscus sylvestris
Aquilvul	1	10.6	Aquilegia vulgaris
Arrheela	1	18.5	Arrhenatherum elatius
Arum mac	1	16.6	Arum maculatum
Athyrfil	7	23.2	Athyrium filix-femina
Atrippro	3	18.6	Atriplex prostrata
Betulpen	55	10.7	Betula pendula
Betulpub	19	11.9	Betula pubescens
Blechspi	2	11.9	Blechnum spicant
Botrylun	1	10.1	Botrychium lunaria
Brachsyl	1	17.2	Brachypodium sylvaticum
Bryonc-d	2	17.9	Bryonia cretica (subsp. dioica)
Calamcan	3	19.1	Calamagrostis canescens
Calamepi	9	18.9	Calamagrostis epigejos
Calluvul	31	13.5	Calluna vulgaris
Carducri	1	17.2	Carduus crispus
Carexare	2	4.8	Carex arenaria
Carexpil	34	13.8	Carex pilulifera
Carexrem	3	23.4	Carex remota
Carexsyl	1	17.2	Carex sylvatica

code	Nplot	%VV	wetenschappelijke naam
Carpibet	4	20.9	Carpinus betulus
Castasat	5	7.7	Castanea sativa
Cerasfon	4	27.8	Cerastium fontanum
Ceraccla	83	25.5	Ceratocarpus claviculata
Chamalaw	1	4.5	Chamaecyparis lawsoniana
Chameang	25	19.7	Chamerion angustifolium
Circalut	4	23.4	Circaea lutetiana
Cirsiarv	1	18.5	Cirsium arvense
Cirsivul	4	46.3	Cirsium vulgare
Clemavit	1	17.2	Clematis vitalba
Convamaj	3	15.0	Convallaria majalis
Cornualb	1	17.6	Cornus alba
Cornusan	1	17.2	Cornus sanguinea
Corylave	10	28.2	Corylus avellana
Coryncan	1	12.0	Corynephorus canescens
Cratalae	2	10.8	Crataegus laevigata
Cratamon	13	31.9	Crataegus monogyna
Dactyglo	6	20.0	Dactylis glomerata
Daucucar	1	4.2	Daucus carota
Deschces	4	17.3	Deschampsia cespitosa
Deschfle	116	42.7	Deschampsia flexuosa
Digitpur	2	18.7	Digitalis purpurea
Dryopcar	95	9.0	Dryopteris carthusiana
Dryopdil	98	14.8	Dryopteris dilatata
Dryopfil	3	14.6	Dryopteris filix-mas
Elymurep	2	13.4	Elymus repens
Empetnig	3	10.4	Empetrum nigrum
Epilohir	2	28.6	Epilobium hirsutum
Epilomon	3	42.9	Epilobium montanum
Equisarv	3	29.2	Equisetum arvense
Ericatet	8	9.5	Erica tetralix
Eupatcan	3	34.9	Eupatorium cannabinum
Evonyeur	2	9.1	Evonymus europaeus
Fagussyl	73	47.1	Fagus sylvatica
Festuovi	7	9.2	Festuca ovina
Festurub	5	25.0	Festuca rubra
Filipulm	1	15.8	Filipendula ulmaria
Fragaves	1	3.6	Fragaria vesca
Fraxiexc	19	51.5	Fraxinus excelsior
Galeblut	2	27.3	Galeobdolon luteum
Galebl,f	2	12.6	Galeobdolon luteum cv. 'Florentinum'
Galeotet	41	32.8	Galeopsis tetrahit
Galinpar	1	4.2	Galinsoga parviflora
Galiuapa	12	34.6	Galium aparine
Galiusax	22	17.3	Galium saxatile
Geranrob	1	14.6	Geranium robertianum



code	Nplot	%VV	wetenschappelijke naam
Glechhed	6	20.3	Glechoma hederacea
Hederhel	18	25.2	Hedera helix
Heracman	1	10.6	Heracleum mantegazzianum
Hieraumb	1	10.5	Hieracium umbellatum
Holculan	32	30.7	Holcus lanatus
Holcumol	13	15.9	Holcus mollis
Humullup	3	27.2	Humulus lupulus
Hyperper	2	13.4	Hypericum perforatum
Hypocrad	1	6.6	Hypochaeris radicata
Ilex aqu	37	16.5	Ilex aquifolium
Impatgla	1	10.6	Impatiens glandulifera
Impatnol	2	15.8	Impatiens noli-tangere
Impatpar	2	5.8	Impatiens parviflora
Iris pse	1	3.9	Iris pseudacorus
Juncucon	1	3.9	Juncus conglomeratus
Juncueff	12	15.2	Juncus effusus
Junipcom	1	9.1	Juniperus communis
Lamiualb	1	11.2	Lamium album
Lapsacom	3	15.3	Lapsana communis
Larixkae	27	23.9	Larix kaempferi
Ligusvul	2	13.7	Ligustrum vulgare
Loliuper	1	11.2	Lolium perenne
Lonicper	37	17.0	Lonicera periclymenum
Lunarann	1	10.6	Lunaria annua
Luzulcam	4	4.4	Luzula campestris
Luzulmul	2	7.2	Luzula multiflora
Luzulpil	2	16.5	Luzula pilosa
Lycopeur	3	15.4	Lycopus europaeus
Lysimnum	1	17.2	Lysimachia nummularia
Lysimvul	2	8.4	Lysimachia vulgaris
Maianbif	6	7.7	Maianthemum bifolium
Melamptra	1	8.0	Melampyrum pratense
Miliueff	4	22.9	Milium effusum
Moehrtri	6	10.9	Moehringia trinervia
Molincae	63	30.2	Molinia caerulea
Myosoram	1	17.2	Myosotis ramosissima
Nardustr	1	6.7	Nardus stricta
Nigeldam	1	10.6	Nigella damascena
Oxaliace	1	15.8	Oxalis acetosella
Parisqua	2	18.4	Paris quadrifolia
Phalaaru	2	17.0	Phalaris arundinacea
Phragaus	2	17.9	Phragmites australis
Piceaabi	26	15.5	Picea abies
Piceaomo	1	8.0	Picea omorika
Pinusnig	9	13.8	Pinus nigra
Pinusst?	3	7.0	Pinus strobus

code	Nplot	%VV	wetenschappelijke naam
Pinussyl	22	14.6	Pinus sylvestris
Plantlan	1	25.8	Plantago lanceolata
Plantmaj	2	26.2	Plantago major
Poa ann	7	6.6	Poa annua
Poa nem	2	18.1	Poa nemoralis
Poa pra	4	18.0	Poa pratensis
Poa tri	1	20.1	Poa trivialis
Polemcae	1	10.6	Polemonium caeruleum
Polytmul	15	14.8	Polygonatum multiflorum
Polyncon	9	20.7	Polygonum convolvulus
Polynlap	1	12.7	Polygonum lapathifolium
Polynper	3	5.1	Polygonum persicaria
Polydvul	3	11.7	Polypodium vulgare
Popultre	2	12.2	Populus tremula
Prunevul	1	25.8	Prunella vulgaris
Prunuavi	10	33.8	Prunus avium
Prunumah	1	18.5	Prunus mahaleb
Prunupad	7	20.2	Prunus padus
Prunuser	85	13.7	Prunus serotina
Prunusp?	1	17.6	Prunus spinosa
Pseutmen	53	43.2	Pseudotsuga menziesii
Pteriaaqu	13	8.1	Pteridium aquilinum
Quercpet	1	6.6	Quercus petraea
Quercrob	129	30.1	Quercus robur
Quercrub	48	6.4	Quercus rubra
Ranunacr	2	22.5	Ranunculus acris
Ranunfic	4	17.2	Ranunculus ficaria
Ranunrep	6	26.7	Ranunculus repens
Ranunsce	1	21.0	Ranunculus sceleratus
Rhamnfra	84	27.7	Rhamnus frangula
Rhodopon	4	5.1	Rhododendron ponticum
Ribesnig	2	18.6	Ribes nigrum
Ribesrub	9	25.4	Ribes rubrum
Ribesuva	5	16.0	Ribes uva-crispa
Robinpse	3	12.4	Robinia pseudoacacia
Rubus-sp	100	44.0	Rubus
Rubuscae	3	18.6	Rubus caesius
Rubusida	12	17.3	Rubus idaeus
Rubuspho	7	7.7	Rubus phoenicolasius
Rumexace	3	8.6	Rumex acetosa
Rumexact	37	24.5	Rumex acetosella
Rumexcri	1	14.6	Rumex crispus
Rumexobt	4	18.9	Rumex obtusifolius
Salixcap	2	6.1	Salix caprea
Sambunig	31	38.9	Sambucus nigra
Samburac	6	8.8	Sambucus racemosa

code	Nplot	%VV	wetenschappelijke naam
Scillnon	1	3.8	Scilla non-scripta
Scropnod	2	27.4	Scrophularia nodosa
Senecjac	8	21.0	Senecio jacobaea
Senecsyl	15	12.7	Senecio sylvaticus
Senecvis	1	4.8	Senecio viscosus
Silendio	5	12.9	Silene dioica
Silenl-a	1	24.1	Silene latifolia (subsp. alba)
Solandul	11	30.2	Solanum dulcamara
Solannig	5	8.8	Solanum nigrum
Sonchasp	3	47.2	Sonchus asper
Sorbuauc	138	29.4	Sorbus aucuparia
Stachsyl	1	15.8	Stachys sylvatica
Stellhol	2	5.0	Stellaria holostea
Stellmed	46	32.8	Stellaria media
Tarax-sp	16	28.1	Taraxacum
Taxusbac	7	9.1	Taxus baccata
Teucrscr	1	4.9	Teucrium scorodonia
Tiliacor	1	17.2	Tilia cordata
Tsugahet	2	8.6	Tsuga heterophylla
Ulmusmin	1	17.6	Ulmus minor
Urticdio	26	61.4	Urtica dioica
Urticure	1	4.2	Urtica urens
Vaccimyr	32	16.9	Vaccinium myrtillus
Vaccivit	4	5.7	Vaccinium vitis-idaea
Verbaden	1	17.2	Verbascum densiflorum
Veronh-h	1	4.5	Veronica hederifolia subsp. hederifolia
Veronmon	1	17.2	Veronica montana
Veronoff	1	3.6	Veronica officinalis
Viburopu	4	24.4	Viburnum opulus
Violaarv	1	4.2	Viola arvensis
Violahir	1	3.6	Viola hirta
Violaodo	1	3.6	Viola odorata
Geum urb	3	26.2	Geum urbanum

Mossen

code	Nplot	%VV	wetenschappelijke naam
Amblsrip	1	6.9	Amblystegium riparium
Atricund	32	23.3	Atrichum undulatum
Aulacand	81	9.9	Aulacomnium androgynum
Aulacpal	6	21.4	Aulacomnium palustre
Barbuung	2	21.3	Barbula unguiculata
Bractalb	2	5.9	Brachythecium albicans
Bractoed	2	9.4	Brachythecium oedipodium
Bractrut	143	18.9	Brachythecium rutabulum
Bractsal	3	22.9	Brachythecium salebrosum
Bractvel	4	22.8	Brachythecium velutinum
Bryumarg	1	17.2	Bryum argenteum
Bryumcap	3	8.1	Bryum capillare
Bryumrbs	1	17.2	Bryum rubens
Callgcus	1	3.9	Calliergonella cuspidata
Calypfis	1	13.5	Calypogeia fissa
Calypmue	9	16.4	Calypogeia muelleriana
Campsfle	80	15.7	Campylopus flexuosus
Campsint	67	24.4	Campylopus introflexus
Campspyr	119	21.5	Campylopus pyriformis
Ceradpur	17	13.2	Ceratodon purpureus
Dcllahet	128	12.3	Dicranella heteromalla
Dcnowcir	31	17.0	Dicranoweisia cirrata
Dcnummon	36	19.3	Dicranum montanum
Dcnumsco	134	31.1	Dicranum scoparium
Dcnumtau	1	3.5	Dicranum tauricum
Drepafllu	1	3.9	Drepanocladus fluitans
Eurhyhia	5	27.7	Eurhynchium hians
Eurhypra	122	28.1	Eurhynchium praelongum
Eurhystr	28	19.3	Eurhynchium striatum
Fissibry	1	17.2	Fissidens bryoides
Funarhyg	1	17.2	Funaria hygrometrica
Herzosel	16	12.3	Herzogiella seligeri
Hypnucup	38	13.9	Hypnum cupressiforme
Hypnujut	191	48.2	Hypnum jutlandicum
Isoptele	22	26.5	Isopterygium elegans
Isothmyo	6	12.0	Isothecium myosuroides
Lepizrep	10	10.4	Lepidozia reptans
Lophcbid	30	11.8	Lophocolea bidentata
Lophchet	149	14.5	Lophocolea heterophylla
Lucobgla	31	13.8	Leucobryum glaucum
Metzgfur	1	6.2	Metzgeria furcata
Mniumhor	99	30.5	Mnium hornum
Ortholin	103	12.5	Orthodontium lineare
Orthtdia	1	11.7	Orthotrichum diaphanum

code	Nplot	%VV	wetenschappelijke naam
Pelliend	1	20.1	Pellia endiviifolia
Phascus	1	17.2	Phascum cuspidatum
Plagmund	2	12.4	Plagiomnium undulatum
Plagtden	26	8.1	Plagiothecium denticulatum
Plagtlae	91	9.0	Plagiothecium laetum
Plagtnem	2	28.6	Plagiothecium nemorale
Plagtund	35	25.8	Plagiothecium undulatum
Plrozsch	85	45.1	Pleurozium schreberi
Pohlimel	1	11.6	Pohlia melanodon
Pohlinut	64	11.9	Pohlia nutans
Polymcom	2	4.5	Polytrichum commune
Polymfor	110	25.9	Polytrichum formosum
Polymjun	4	4.9	Polytrichum juniperinum
Polymlon	4	2.8	Polytrichum longisetum
Polympil	2	7.1	Polytrichum piliferum
Porelpla	1	9.4	Porella platyphylla
Pseucpur	61	39.5	Pseudoscleropodium purum
Ptildcil	1	6.0	Ptilidium ciliare
Racomaci	2	6.8	Racomitrium aciculare
Rhytdlor	1	25.8	Rhytidiadelphus loreus
Rhytdsqu	19	14.6	Rhytidiadelphus squarrosus
Sphag-sp	3	5.9	Sphagnum spec.
Thuidtam	3	8.1	Thuidium tamariscinum
Ttraspel	40	16.3	Tetraphis pellucida

#### Lichenen

code	Nplot	%VV	wetenschappelijke naam
Cladn-sp	5	7.6	Cladina spec.
Clado-sp	51	14.5	Cladonia spec.

