Vegetatie ontwikkeling na afplaggen in de Moksloot op Texel

De stikstofcyclus in een gesimuleerde primaire, natte duinvallei

Mariska Salomons
Laboratorium voor Plantenecologie, Rijks*universiteit* Groningen
Groningen, augustus 1996 - april 1997
Begeleider: A.P. Grootjans

D 585

D 585

SAMENVATTING

Vegetatie ontwikkeling na afplaggen in de Moksloot vallei op Texel

In 1993 zijn in de Moksloot vallei op Texel regeneratie maatregelen genomen om de eutrofiëring terug te dringen. Doordat er geen verstoring meer is in hydrologisch systeem, zijn er goede mogelijkheden voor een natte duingrasland vegetatie. Om de terugkeer van een natte, duin vegetatie te bewerkstelligen zijn er delen in het gebied geplagd.

De ontwikkeling van de vegetatie wordt na het afplaggen gevolgd door jaarlijkse opname van permanente kwadraten (pq's). Dit jaar zijn er in de kalkrijke, natte duinvalleien 8 geplagde permanente kwadraten opgenomen. De frequentie en de bedekkingen van de afzonderlijke soorten in de pq's zijn geschat en met deze gegevens is de soortenrijkdom bepaald. De verandering in de soorten samenstelling is over een periode van drie jaar, dit jaar en de voorgaande twee jaren, gevolgd.

In de pq's is er een grote diversiteit van vegetatie typen aanwezig en in deze periode is de soortenrijkdom toegenomen. Vegetatie typen zoals: kwelder-, moeras-, weide- en droge grasland soorten komen voor, maar vertonen de tendens te gaan verdwijnen. De vegetatie die aangepast is aan dit milieu, namelijk pioniers en annuellen van de natte duingronden, zijn ook aanwezig. Een aantal nieuwe soorten in 1996 zijn: *Gnaphalium luteo-album*, *Eleocharis palustris*, *Luzula multiflora*, *Cerastium arvense* en *Carex nigra*.

Er zijn weinig tot geen Rode Lijst soorten aanwezig in de pq's. Een toename in bedekking van de verruigende soorten zoals: *Calamagrotis epigejos* en *Salix repens* is waargenomen.

De verruigende soorten hebben zich gevestigd na een korte periode van drie jaar. Dit kan een aantal oorzaken hebben, namelijk (i) door slecht plaggen, een soort kan zich op deze manier uitbreiden vanuit een achtergebleven stuk organisch materiaal, (ii) na het afplaggen kunnen wortelstokken achterblijven in de bodem, zodat een soort een gebied kan koloniseren, (iii) verrijking van de bodem kan toenemen als gevolg van de meeuwen kolonie (uitwerpselen) die zich heeft gevestigd in de plassen die ontstaan zijn na het plaggen.

De verruiging in dit gebied kan worden terug gedrongen, doordat er grote herbivoren in dit gebied grazen. De herbivoren zorgen voor een lage bovengrondse biomassa en een open vegetatie. Op deze manier kunnen pioniers soorten (*Carex oederi, Eleocharis palustris*) en basen minnende soorten (*Samolus valerandi*) voorkomen.

De stikstof cyclus in een gesimuleerde primaire, natte duinvallei

In voorgaande studies zijn grote verschillen waargenomen in de snelheid van de accumulatie van organische stof in de duinvalleien. Een hoog organisch stof gehalte veroorzaakt de dominantie van een aantal soorten en het verdwijnen van het pioniers stadium. Het is nog niet duidelijk door welke processen dit wordt beïnvloed. De volgende factoren spelen een rol: het kalkgehalte van de bodem; het hydrologisch regime en het beheer. De planten kunnen ook hun milieu zodanig beïnvloeden dat de accumulatie van organische stof wordt afgeremd, door het weglekken van zuurstof via de wortels. Twee planten die deze adaptatie, *Samolus valerandi* en *Schoenus nigricans,* worden gebruikt in dit experiment. De twee andere soorten zijn: *Calmagrostis epigejos* en *Carex nigra*, dit zijn soorten van latere successie stadia. Deze vier planten zijn in mesocosms geplaatst met twee verschillende substraten, te weten: zand en zand met organische stof. Het experiment is in triplo uitgevoerd. Aan de hand van een pilot-experiment van mesocosms met monoculturen van deze planten is onderzocht welk mechanisme de accumulatie van organische stof afremt in de pionier stadia van duinvallei successie en de vestiging van latere successie soorten kan voorkomen.

In dit deel van het experiment wordt benadert hoe groot de denitrificatie is bij de behandelingen met de mesocosms. Denitrificatie kan tot grote stikstof verliezen leiden en zo kunnen voedsel arme condities gehandhaafd blijven. Om de grootte van het stikstof verlies, mogelijk veroorzaakt door denitrificatie, te bepalen, zijn een aantal stikstof bepalingen uitgevoerd.

Er is geen verschil gevonden in stikstof verlies tussen de behandeling met *Schoenus nigricans* en *Samolus valerandi*, die zuurstof kunnen weglekken in de bodem en de behandeling met *Calamagrostis epigejos* en *Carex nigra*, welke geen zuurstof verliezen. Het ontbreken van een verschil zou veroorzaakt kunnen zijn door de opzet van het experiment.

Inhoudsopgave

- Samenvatting
- Inhoudsopgave
- Voorwoord

Deel 1: Vegetatie ontwikkeling na afplaggen in de Mokslootvallei op Texel

1 Inleiding 1
Natuurlijke duinvalleien
Successie in de duinvalleien
Regeneratie van een Duinvallei

2 Probleemstelling 5

3 Onderzoeksgebied 5

4 Methoden
4.1 Onderzoeksopzet 8
4.2 Vegetatie opnames 10
4.3 Standing crop 10
4.4 Vergelijking gegevens 1994-1996 10
Veranderingen in soortensamenstelling
Verspreiding van soorten

5 Resultaten
5.1 Standing crop 11
5.2 Soortenrijkdom 12
5.3 Veranderingen in de vegetatie '94 - '96 13
Rode Lijst soorten 14

6 Discussie
6.1 Soortenrijkdom & standingcrop 15
6.2 Ontwikkeling van de valleien 16
Heidevallei
Cladiumvallei
Kapevlak
Pompevlak
Groote Vlak

7 Conclusie 17

Deel 2: De stikstofcyclus in een gesimuleerde primaire, natte duinvallei

8 Inleiding 18

Mechanismen achter de successie in de duinvalleien

De invloed van bodemprocessen op de accumulatie van organische stof

9 Probleemstelling 22

10 Materiaal & methoden

10.1 Onderzoeksopzet 24

10.2 De stikstof balans 25

10.3 Heterogeniteit 27

11 Resultaten

11.1 Stikstof balans 28

11.2 Redox metingen 29

11.3 Heterogeniteit 29

12 Conclusie

12.1 Stikstof balans 31

12.2 Heterogeniteit 31

Literatuurlijst 32

Bijlagen

Bijlage 1: Vegetatie ontwikkeling na afplaggen in de Moksloot vallei op Texel

Tabel 1: Standingcrop en drooggewicht van bovengrondse massa van de geplagde pq's.

Tabel 2: Aantal keren (frequentie) dat een soort voorkomt per pq van 10 bij 10 meter.

Tabel 3a: Een aantal soorten van gemeenschappen van natte, kalkrijke duinvallei- en voorkomend in de 7 pq's.

Tabel 3b: Een aantal soorten van gemeenschappen van overige milieus voorkomend in de 7 pq's

Bijlage 2: De stikstofcyclus in een gesimuleerde primaire, natte duinvallei

Uitwerking van de berekening van de stikstof balans

Tabel 1: Uitkomsten stikstof pools (N_{in} , $N_{effluent}$, N_{grond} en N_{plant})van de stikstof balans

Voorwoord

Mijn doctoraal onderwerp bestaat uit twee onderdelen namelijk een veldonderzoek en een experimenteel onderzoek. Het veldonderzoek is op Texel in het Moksloot gebied en het experimentele deel is op het Biologisch centrum in de kas gedaan.

Beide onderzoeken gaan over primaire successie stadia in primaire duinvalleien. In het veldonderzoek zijn vegetatie opnames gemaakt in permanente kwadraten. Uit deze gegevens en gegevens van voorgaande jaren, kan de ontwikkeling van de vegetatie worden gevolgd.

Het experimentele gedeelte is een vervolg-experiment. In dit experiment is gebruik gemaakt van mesocosms (monoculturen van planten). Hiermee kan onderzocht worden hoe de plant zijn wortelmilieu beïnvloed, en zo de successie.

In het eerste deel van het verslag wordt het onderzoek van de Moksloot beschreven, in het tweede het experiment in de kas.

1 Inleiding

Natuurlijke duinvalleien

Duinen ontstaan door het afsnoeren van een strandvlakte en hierdoor vormt zich tussen de nieuwe en oude duinen een vallei. Dit zijn de zogenaamde primaire duinvalleien. Secundaire valleien worden gevormd door uitblazen, dit kan doorgaan tot aan het grondwaterniveau (Van Dieren 1934). Duinvalleien kunnen zowel droog als vochtig tot nat zijn, kalkarm of kalkrijk (Bakker e.a. 1979). Duinen zijn dynamische systemen, waar zich allerlei processen afspelen, zoals bijvoorbeeld verstuivingen, toevoer van zout door de lucht, het uitblazen van een duinvallei en het wegslaan van een stuk duin door de zee (Westhoff & v. Oosten 1991). Door deze dynamiek kan de successie overnieuw beginnen en blijven de voedselarme, kalkrijke condities en gradiënten in hoogtes gehandhaafd. Al deze processen zorgen voor een enorme variatie aan ecosystemen met een grote verscheidenheid aan vegetatie typen. De soorten die voorkomen zijn vooral pioniers soorten en basenminnende soorten die zich op de nieuw gevormde open vlaktes vestigen. Pionier vegetaties zoals het Junco baltici-Schoenetum nigricantis (Knopbies- associatie) en Samolo-Littorelletum (Waterpunge-Oeverkruid-associatie) komen voor (Berg & Sagel 1995; Grootjans 1995).
Intacte duinvalleien zijn ecosystemen waar een grote diversiteit aan nu zeldzame geworden planten te vinden zijn. Veel van deze zeldzame soorten zijn op de zogenaamde Rode lijst van bedreigde planten geplaatst.

Successie in de Duinvalleien

Successie is een natuurlijk proces. Het grondwaterregime houdt een voedselarm en basenrijk milieu in stand. Dit zorgt er voor dat pioniers stadia kunnen voorkomen.
In de loop van de successie neemt het kalkgehalte in de bodem af door infiltratie van regen water. Regenwater heeft een zuur karakter en dit veroorzaakt het oplossen van kalk in de bodem. Door deze natuurlijke verzuring neemt de hoeveelheid organische stof in de toplaag toe, want de mineralisatie wordt afgeremd (door de lage zuurgraad) en zo neemt de decompositie van organisch stof af.
Bij het droogvallen van de duinvalleien in de zomer komen de nutriënten uit de organische stof laag vrij. Als de valleien niet meer onder water komen te staan, kunnen voedselrijke omstandigheden ontstaan. De pioniers situatie met de basenminnende soorten verdwijnt onder deze voedselrijke omstandigheden. Als gevolg van overstroming van oppervlakte- of grondwater kan een hoge bodem pH behouden worden. Dit voorkomt dan voedselrijke en zure milieus.
De verdere ontwikkeling van de vegetatie kan diverse richtingen inslaan. Als de bodem ontkalkt is, krijg je een ontwikkeling naar duinheide.

Bij toenemende voedselrijkdom gaan grassen domineren. De duinstruwelen zijn een voorlopig eindstadium van deze vegetatie ontwikkeling.
Pionier stadia kunnen tussen de 12 en 32 jaar in stand blijven, soms zelfs tot 80 jaar (Grootjans 1991). Waardoor de successie in de jonge, kalkrijke duinvalleien gestuurd wordt en hoe lang een pionier stadium kan bestaan, hangt van een aantal factoren af. Zoals het hydrologische regime, verzuring, verzilting en zandverstuivingen (van Andel 1993). Het blijkt dat stapeling van het organische stof gehalte in de bodem een belangrijke factor is. Deze stapeling van organische stof wordt namelijk o.a. door de bovengenoemde factoren beïnvloed. De ophoping van organische stof in de toplaag kan in de ene vallei veel sneller verlopen dan in een andere (Grootjans 1991).
Menselijke factoren die tot verstoringen in deze milieus leiden, zijn mede verantwoordelijk voor de toenemende stapeling van het organisch materiaal. Er zijn weinig goed gedocumenteerde successie studies. Het is daarom van belang de gehele successie te volgen omdat deze nieuwe inzichten geeft in het functioneren van ecosystemen (Grootjans 1995).

Regeneratie van duinvalleien

Voedselarme, kalkrijke situaties kunnen tegenwoordig nauwelijks op natuurlijke wijze ontstaan in de duinen, aangezien de kustduinen zijn vastgelegd om verstuivingen tegen te gaan. Een te snelle opbouw van het organisch stof gehalte wordt zo niet meer geremd.
Ook door zure- en stikstofrijke deposities en veranderende hydrologische omstandigheden, zoals grondwaterwinning en ontwatering zijn dit soort ecosystemen zeldzaam geworden (Hartog e.a. 1991; Grootjans 1995). Bij het wegvallen van basenrijk grondwater door menselijk ingrijpen, krijgt infiltratie van regenwater de overhand en verzuurd de bodem. Hierdoor neemt het organische stof gehalte in de bodem toe en ontstaat er een voedselrijk milieu, waarin snelgroeiende soorten, zoals zeggen, grassen of struiken zich kunnen vestigen (Tyler 1980). Dit zijn concurrenten van de pionier soorten. Deze concurrenten produceren meer biomassa, dat weer zorgt voor een verhoging van het organisch stof gehalte.
Natuurlijke en menselijke invloeden treden tegelijk op en kunnen elkaars effecten versterken.
De overheid heeft plannen gemaakt om natuur reservaten te restaureren, de zogenaamde Effect Gerichte Maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring (EGM).
In de Moksloot op Texel waar dit onderzoek plaats heeft gevonden, is een EGM-project gestart om dit gebied te regeneren. Het probleem in de valleien langs de Moksloot is dat het gebied aangetast is door verzuring en er een verstoring in het hydrologisch systeem heeft opgetreden. Door de verzuring, drainage en het onttrekken van grondwater is de bodem diep ontkalkt. Dit heeft geleid een sterke stapeling van organisch materiaal en is een gebied ontstaan met een hoge voedselrijkdom. In dit gebied is een produktieve vegetatie met meso-, eutrofe zeggen moerassen en rietlanden ontstaan (Hartog e.a. 1991).

Om pionier- en basen minnende soorten weer een kans te geven zijn regeneratie maatregelen genomen. In de Moksloot valleien is gekozen voor plaggen als regeneratie maatregel. Bij plaggen wordt de toplaag van de bodem verwijdert. Op deze manier kan er weer een voedselarm milieu ontstaan. In het begin van de jaren negentig is de grondwaterwinning gestopt. Om de successie af te remmen zijn grote herbivoren geïntroduceerd in het Moksloot gebied.

Begrazing is al zeer lang van invloed geweest in duinen, maar de laatste tijd is begrazing bijna geheel verdwenen. Door extensieve begrazing wordt een deel van de primaire produktie niet weggenomen, zodat naast grasland of heide ook ruigte, struweel en/of bos kunnen ontstaan. Dit leidt tot een ruimtelijke variatie in gemeenschappen.
Het is voor deze pionier soorten nodig dat er weer een milieu ontstaat dat voedselarm (een lage input van nutriënten) is, een hoge pH van rond 5 à 6 heeft en waar een doorstroming van grond- en oppervlaktewater zich voordoet (Van Beckhoven, 1995).
Door de maatregelen die genomen zijn maakt het gebied weer goede kansen (Hartog e.a. 1991).

Tijdens dit onderzoek in jonge natte duinvalleien op Texel is de vegetatie van de permanente kwadraten (pq's) opgenomen. Het is van belang om de vegetatie te monitoren in permanente proefvlakken over een langere periode, omdat deze aanwijzingen kunnen geven over het verloop van de successie en de onderliggende mechanismen op de lange termijn. Vegetatie opnames geven gedetailleerde informatie over verandering in de vegetatie en over individuele soorten in een klein gebied (Bakker et al. 1996). Dit is het derde opeenvolgende jaar dat de kwadraten opgenomen zijn.

2 Probleemstelling

Dit onderzoek maakt deel uit van een monitor project om zo de vegetatie ontwikkeling te kunnen volgen. In dit onderdeel wordt de aandacht gevestigd op hoe de successie vordert nadat het terrein drie jaar geleden is afgeplagd. Het is van belang de successie te volgen omdat er nog veel onduidelijkheden zijn over de tijdsduur van het pionier stadium en de vestiging van Rode Lijst-soorten.
De volgende vraagstelling is opgesteld:

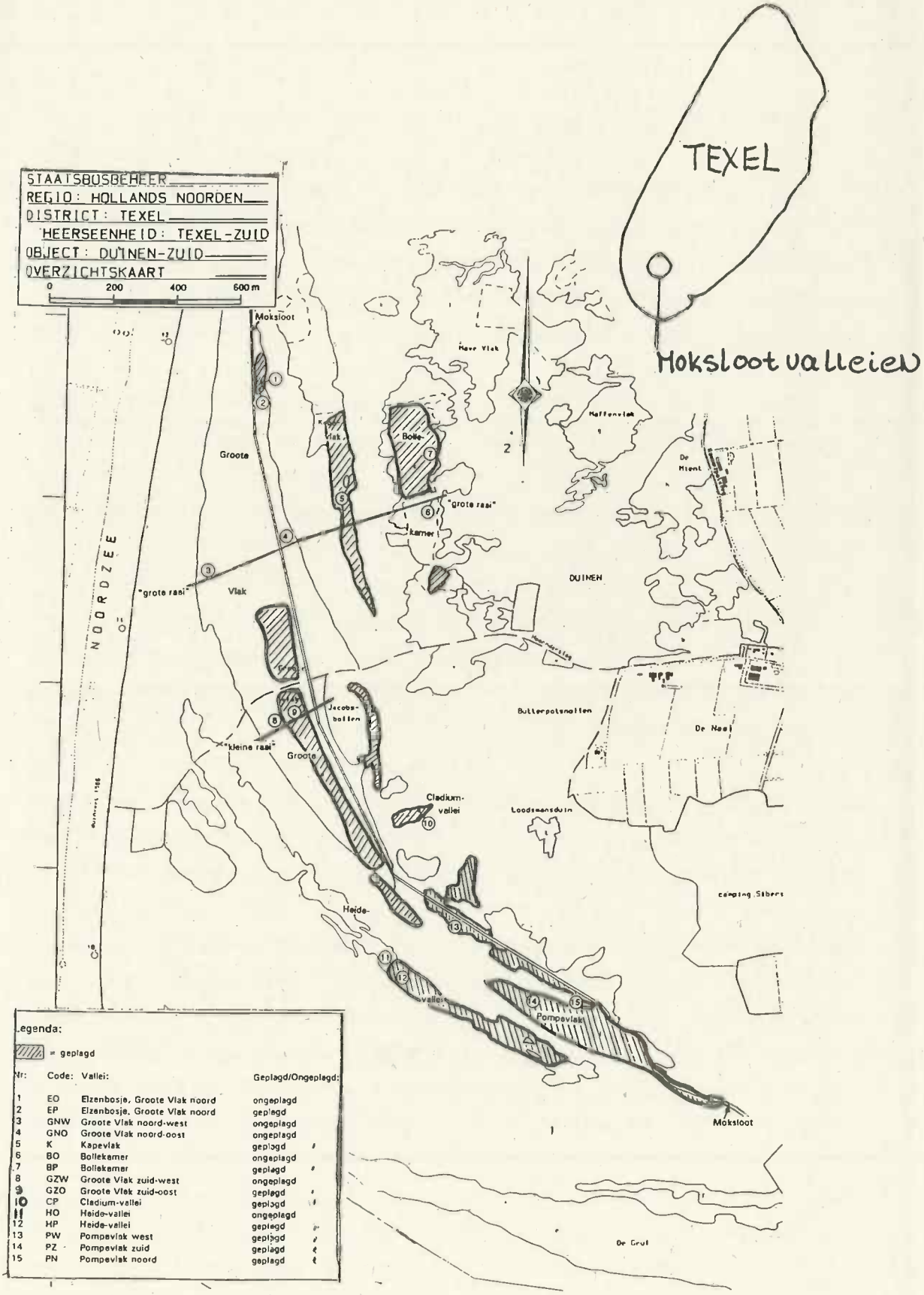
> Hoe handhaaft of verandert de vegetatie zich in de geplagde duinvalleien langs de Moksloot en waardoor wordt dit veroorzaakt?

Met behulp van de onderstaande deelvragen wordt geprobeerd om een antwoord te krijgen op de vraagstelling:

> Welke soorten komen voor in het gebied?
> Welke omstandigheden heersen er in het gebied?
> Welke soort verschuivingen hebben plaatsgevonden over een periode van drie jaar?

3 Onderzoeksgebied

Het Moksloot gebied bestaat uit een complex van een drietal grotere duinvalleien en enkele kleinere en heeft in totaal een oppervlak van 250 hectare (Hartog e.a. 1991). Het gebied is gelegen in het zuidwesten op Texel (zie kaartje). Volgens Westhoff & Van Oosten (1991) behoort het tot de jongere duingebieden van Texel.
Begin 18de eeuw is de Moksloot-vallei ontstaan en het bestaat grotendeels uit primaire duinvalleien (Holkema 1870). Rond 1880 zijn de valleien ontwatert voor landbouwdoeleinden, dit is gedaan door de Moksloot te gegraven. Het ontwateren heeft grote gevolgen voor het gebied gehad, zoals omzettingen in graslanden en uitloging van de bodem. Door kustafslag en verlaging van de polderpeilen in 1950, is de zoetwatervoorraad aangetast (Van Leeuwen & Ter Hoeve 1954). In deze periode wordt ook begonnen met maaibeheer door Staatsbosbeheer. In 1956 is gestart met de grondwaterwinning. In 1973 is een ontziltingsfabriek in werking genomen om de waterontrekking te ontlasten. Om de waterontrekking te compenseren is de Moksloot afgedamd. Later is er een pijpleiding aangelegd voor de toevoer van drinkwater en in 1991 is de grondwaterwinning in zijn geheel gestopt .
In 1993 zijn de regeneratie maatregelen begonnen en is er 35 hectare geplagd.


TEXEL
Moksloot valleien
STAATSBOSBEHEER
REGIO: HOLLANDS NOORDEN
DISTRICT: TEXEL
HEERSEENHEID: TEXEL-ZUID
OBJECT: DUINEN-ZUID
OVERZICHTSKAART
0 200 400 600 m
Moksloot
Groote
Vlak
Bolle-
kamer
"grote rasi"
"kleine rasi"
NOORDZEE
DUINEN
Jacobs-
bollen
Cladium-
vallei
Heide-
vallei
Pompevlak
Butterpotsnollen
De Neel
Loodsmansduin
De Grul
Legenda:
= geplagd
Nr: Code: Vallei: Geplagd/Ongeplagd:
1 EO Elzenbosje, Groote Vlak noord ongeplagd
2 EP Elzenbosje, Groote Vlak noord geplagd
3 GNW Groote Vlak noord-west ongeplagd
4 GNO Groote Vlak noord-oost ongeplagd
5 K Kapevlak geplagd
6 BO Bollekamer ongeplagd
7 BP Bollekamer geplagd
8 GZW Groote Vlak zuid-west ongeplagd
9 GZO Groote Vlak zuid-oost geplagd
10 CP Cladium-vallei geplagd
11 HO Heide-vallei ongeplagd
12 HP Heide-vallei geplagd
13 PW Pompevlak west geplagd
14 PZ Pompevlak zuid geplagd
15 PN Pompevlak noord geplagd

De Moksloot brengt af en toe brakwater in het Pompevlak en het Groote Vlak, dit zorgt voor het instandhouden van een basisch milieu.

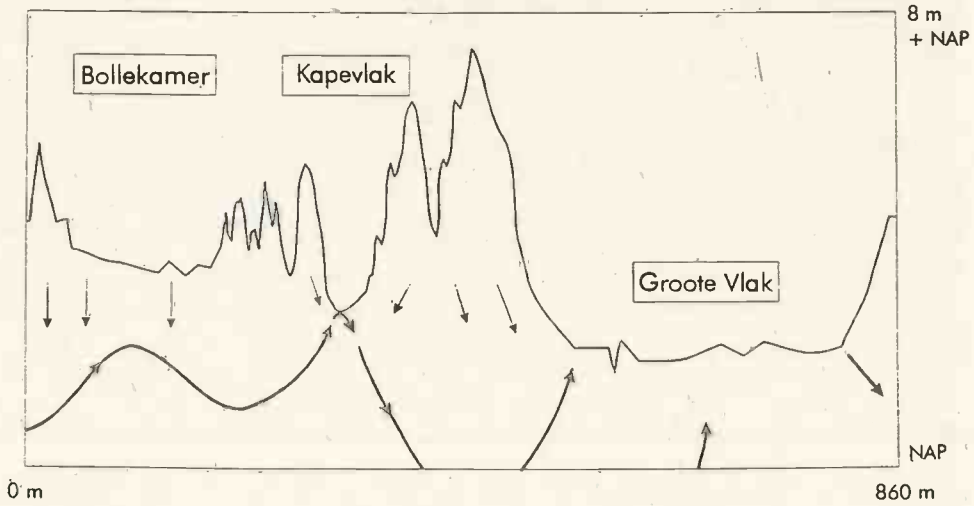
De Bollekamer is een hoog gelegen gebied, waar neerslag water infiltreert en naar de lagere gelegen valleien, het Kapevlak en Groote vlak, stroomt. Het infiltratie water afkomstig van de Bollekamer bereikt het oppervlak in het Kapevlak. Hier infiltreert het water opnieuw om uit te treden in het Groote Vlak (zie figuur 1). Dit water is waarschijnlijk kalkrijker, doordat het nogmaals door een kalk front in de bodem is gegaan. Het Moksloot gebied is voor het grootste deel vrij diep ontkalkt, tot ongeveer 1,5 meter diep (Berg & Sagel 1995).

De valleien verschillen onderling sterk van elkaar. De Heidevallei ligt geïsoleerd van de Moksloot en is een infiltratie gebied. Het heeft een lage grondwaterstand, een hoog organische stof gehalte (voor een geplagde pq) en is verzuurt (pH 4.9).

De Cladiumvallei (CP) is een geïsoleerde vallei met kwel invloed. De bodem heeft een pH 5 en een lage organisch stof gehalte. Het Kapevlak (K) heeft een geïsoleerde ligging. Het is een grondwater gevoed terrein en is voedselarm met een pH van 6.5 tot 7. Deze vallei wordt begraasd door Schotse hooglanders, wilde paarden en vooral door konijnen.

Het Pompevlak en Groote Vlak worden zijn ook toegankelijk voor de herbivoren. Het Pompevlak (PN, PW en PZ) staat in contact met water afkomstig van de Moksloot. Het heeft een laag organisch stof gehalte en de pH varieert van 5.2 in PN tot 6.5 in PW

In het Groote Vlak (GZO) staat onder invloed van kwelwater en in direct contact met oppervlaktewater afkomstig van de Moksloot. De bodem heeft een neutrale pH, 6 tot 7, en is tot circa 1.5 meter diep ontkalkt (Berg & Sagel 1995).



Figuur 1: Doorsnede "Grote raai": vermoedelijke grondwaterstroming van het Moksloot-gebied (Berg & Sagel 1995)

4 Methoden

4.1 Onderzoeksopzet

In 1994 is de monitoring in het kader van het EGM-project gestart. Sinds 1994 zijn voor de monitoring elk jaar vegetatie opnames gemaakt en een vegetatie kartering uitgevoerd. Daarnaast is er in 1994 een zaadbank analyse en abiotische metingen van de bodem, het grond- en oppervlakte water gedaan, zie doctoraal verslag van Gertrud Berg & Marcel Sagel.
In 1996 is naast de vegetatie opnames de *standing crop* bepaald van de geplagde permanente kwadraten.
Voordat deze monitoring startte is in de zomer van 1991 een vegetatie kartering en landschapsecologische evaluatie uitgevoerd, om informatie te verschaffen over de effecten op de vegetatie van grondwaterstandsverhoging en welke ontwikkeling mogelijkheden er zijn voor het gebied, zie Hartog e.a. (1991).
In 1996 zijn acht permanente kwadraten opgenomen, deze waren alle geplagd. De pq's waren in de volgende valleien uitgezet: in de Heidevallei : HP, Cladiumvallei : CP en in het Kapevlak: K. Dit zijn de geisoleerde valleien. Drie pq's liggen in het Pompevlak (Pompevlak Zuid: PZ, Pompevlak West: PW en Pompevlak Noord: PN) en een pq in het Groote Vlak (Groote Vlak Zuid-Oost: GZO).

4.2 Vegetatie opnames

De permanente kwadraten op Texel zijn in 1994 uitgezet. Deze proefvlakken zijn 10 bij 10 meter. Voor het beantwoorden van de vraagstelling zijn de geplagde pq's van 1994 tot en met 1996 met elkaar vergeleken. Dit is gedaan met behulp van de schaal van Londo. Om een goede schatting te krijgen zijn de tien bij tien meter pq's onderverdeeld in vlakken van 1 bij 1 meter. Op deze manier bestaat één pq uit 100 vlakken.

Bij een bedekking van minder dan 5 % is er onderscheid gemaakt in de frequentie dat een soort voorkomt:

r = 1 tot 3 x voorkomend
p = 3 tot 20 x voorkomend
a = 20 tot 100 x voorkomend
m = meer dan 100 x voorkomend

Bij een bedekking groter dan 5 %, wordt de frequentie niet meer meegenomen, maar alleen de bedekking. De volgende schaal is gebruikt:

1^- : < 10 % bedekking
1+ : > 10 % - 15 % bedekking
2 : 15 % - 25 % bedekking
3 : 25 % - 35 % bedekking
4 : 35 % - 45 % bedekking
5^- : < 50 % bedekking
5^+ : > 50 % - 55 % bedekking
6 : 55 % - 65 % bedekking
7 : 65 % - 75 % bedekking
8 : 75 % - 85 % bedekking
9 : 85 % - 95 % bedekking
10 : < 100 % bedekking

De verkregen data zijn ingevoerd in VEGBASE, een verwerkingsprogramma voor vegetatie gegevens.

4.3 Standing crop

Om vast te stellen hoe groot de bovengrondse biomassa is, is de standing crop bepaald.
Van elke pq is op 5 plaatsen een willekeurig gekozen vlak uitgezet van 50 bij 50 cm. Van elk vlak is de bovengrondse vegetatie er afgehaald. Hiervan is het drooggewicht bepaald. Met deze gegevens kan je de bovengrondse biomassa per vierkante meter bepalen.

4.4 Vergelijking gegevens 1994-1996

Veranderingen in de soorten samenstelling

Ten eerste is de soortenrijkdom bepaald per pq. Dit is het aantal soorten dat voorkomt in één pq.
Om de ontwikkeling van de vegetatie te kunnen volgen is gekeken in hoeveel vlakken (van de 100) een soort voorkomt. Met deze gegevens kan de frequentie van een soort per pq worden berekend. Deze waarden zijn van de gehele periode berekent en geclassificeerd in hoeveel soorten er zijn verdwenen, bijgekomen, toegenomen of afgenomen, onveranderd zijn gebleven.
Een selectie van de totale vegetatie tabel (zie bijlage) is gemaakt om te kijken welke veranderingen er zijn opgetreden op soortsniveau.
Een aantal indicatieve soorten zijn ingedeeld naar eigen inzicht en met behulp van de typologie van Westhoff, in een aantal verbonden. De soorten van de verbonden zijn op dezelfde manier geclassificeerd als hierboven.

Verspreiding van soorten

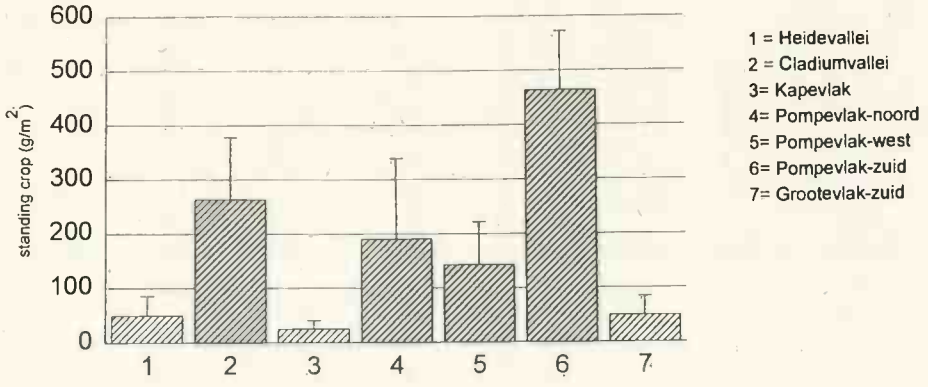
Voor een aantal soorten zijn verspreidingskaartjes gemaakt. Dit is gedaan met behulp van een eenvoudig G.I.S (Geografische Informatie Systeem)-programma SPANS. Hiervoor *zijn de gegevens van de bedekkingen van 1996 gekoppeld aan die van 1995 en 1994, om op deze manier veranderingen te kunnen constateren.
Eén soort is uitgelicht, namelijk *Salix repens* in de pq van Kapevlak.

5 Resultaten

5.1 Standing crop

Grote verschillen zijn waargenomen in de bovengrondse biomassa tussen alle pq's (figuur 2). Het Heidevalleitje en Cladium vallei zijn twee geïsoleerd gelegen valleien, die niet binnen het bereik liggen van de Moksloot. De Cladium vallei wordt niet door vee begraasd, de Heide vallei heel weinig. De heide vallei heeft een lage voedselrijkdom, dit bleek uit de gegevens van metingen in 1994, en is verzuurd en verdroogd. Dit heeft mogelijk een lage standing crop tot gevolg. De overige valleien hebben voedselarme grond (Berg & Sagel 1995) waardoor de produktie vrij laag blijft.

Begrazing heeft ook invloed op de standing crop. Schotse hooglanders, wilde paarden en konijnen grazen in de Moksloot. Hierdoor blijft de biomassa laag. De invloed hiervan is te zien in de pq's Kapevlak, Pompevlak en het Groote Vlak. Deze valleien hebben een lagere standing crop in vergelijking met de andere valleien. Niet elke plaats wordt even sterk begraasd, wat te zien aan de mate waarmee herbivoren een bepaald gebied bezoeken. De ene plek heeft waarschijnlijk meer voorkeur dan de andere. Het Groote Vlak wordt sterk begraasd, deze pq heeft dan ook een lagere bovengrondse massa. Het Pompvlak-zuid laat wat anders zien. Er lopen wel grazers rond, maar de vegetatie is hier toch hoog. Waarschijnlijk komt dit, dat de vegetatie te hoog is voor de herbivoren. En het wordt gedomineerd door *Juncus conglomeratus* en andere Juncacea waar de runderen niet zo dol op zijn. Een andere factor die de hoge biomassa in deze pq veroorzaakt is dat in dit gebied een gedeelte van de organische stof is achtergebleven en een hoge produktie is ontstaan. Ook heeft deze pq een hogere voedselrijkdom doordat meeuwen een vlakbij gelegen plas bezoeken; de feces zorgt voor meer eutrofiëring.



Figuur 2: Standing crop van de geplagde pq's van 1996. 1= heidevallei, 2= Cladium vallei, 3= Kapevlak, 4= Pompevlak-noord, 5= Pompevlak-west, 6= Pompevlak-zuid en 7= Groote Vlak-zuid-oost.

5.2 Soortenrijkdom

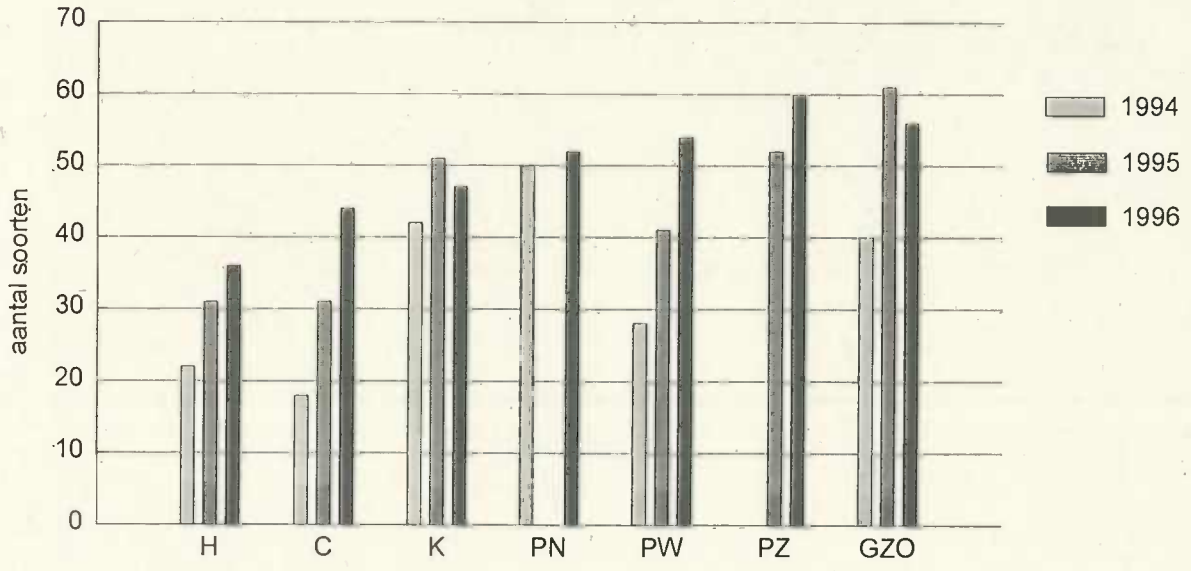
In 1996 hebben de pq's een hoge soortenrijkdom, vaak meer dan 40 soorten. Alleen de Heide vallei heeft een lagere soorten aantal, namelijk 36 soorten. Dit kan komen doordat deze vallei slechte condities (het is verzuurd en verdroogd) heeft om een grote variatie in soorten te laten voorkomen.

Elk jaar is er een toename in het aantal soorten, uitgezondert het Kapevlak en Groote Vlak. Deze pq's vertonen in '96 geen toename meer. In het 1994 zijn er grote verschillen in aantallen soorten. In het 1995 is er een toename van soorten. In 1996 neemt het aantal soorten minder sterk toe, maar nog steeds komen er nieuwe soorten bij. De geïsoleerde valleien hebben in de eerste twee jaren minder soorten (CP en HP), in het Kapevlak (K) is dit niet het geval. De begraasde valleien: PN, PW, PZ, GZO en K zijn de valleien met een hoge soorten diversiteit (figuur 3).

De hoge soortenrijkdom wordt mede veroorzaakt, doordat het Moksloot-water deze valleien (PN, PW, PZ en GZO) bereikt. Dit betekent een extra input van zaden en een goede buffering van de bodem, dit geeft goede condities voor vele planten.

De soortenrijkdom in de PZ is hoog, ondanks dat dit een eutrofe pq is.

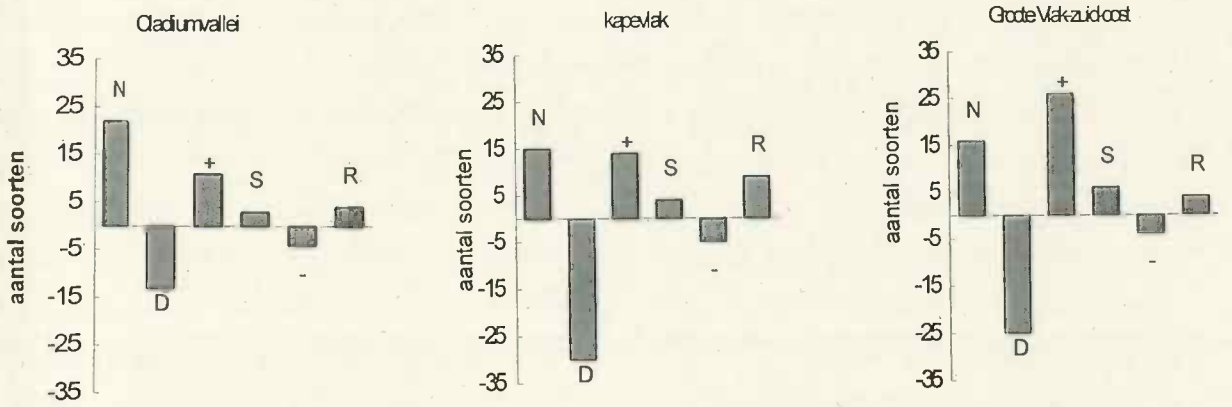
De bedekking in 1996 van de meeste soorten in de pq's is laag, een gemiddelde bedekking van 1% wordt meestal gevonden. Een aantal grassen (*Agrostis stolonifera, Agrostis canina*), russen (*Juncus Conglomeratus*) en verruigende soorten (*Calamgrostis epigejos, Salix repens*) hebben hogere bedekkingen in een vlak van 1 bij 1 meter, dan de pionier soorten. Bedekkingen zijn gevonden rond de 5 %, soms oplopend tot 30 à 40 %.



Figuur 3: De verandering in soortenrijkdom van de pq's over een periode van drie jaar.

5.3 Veranderingen in de vegetatie '94 -' 96

De soorten die voorkomen in de pq's laten ongeveer dezelfde verschuivingen zien over een periode van drie jaar. Namelijk dat er dit jaar veel nieuwe soorten in de plots zijn gekomen en een aantal soorten zijn verdwenen (zie figuur 4). Van een aantal soorten neemt het aantal individuen per pq toe en van een enkele soorten neemt het af of blijft gelijk.



Figuur 4: Drie plots uitgelicht, te weten: CP, K en GZO, de overige pq's vertonen een overeenkomstig beeld. n = nieuwe soort, d = verdwenen soort, + = toename soort, - = afname, s = onveranderd, r = overige.

In de situatie na het afplaggen hebben zich een groot aantal soorten van verschillende milieus gevestigd. De volgende gemeenschappen komen voor in de pq's: pionier vegetatie, schraallanden, ruigten, heide, droge duingraslanden, hooi- en weilanden, moerassen en kwelders.

De soorten die in dit gebied passen zijn van pioniergemeenschappen en van schraalland gemeenschappen van natte en voedselarme milieus.

Van de pioniers soorten zijn er in '96 een aantal verdwenen, zoals: *Centaurium littorale*, *Eleocharis palustris* en *Scirpus setaceus*. Er hebben zich een paar nieuwe pioniers gevestigd in '96, zoals: *Samolus valerandi*, *Centaurium littorale* en *Eleocharis palustris*. *Centaurium littorale* en *Eleocharis palustris* zijn in één pq verdwenen en hebben zich gevestigd in een andere pq, waar ze nog niet eerder verschenen waren.

De pioniers die de gehele periode aanwezig zijn, zijn in aantal toe- of afgenomen (zie bijlage). Dezelfde dynamiek vertonen de schraalland soorten, er verdwijnen een aantal soorten zoals *Carex flacca*, *Lychnis flos-cuculi* en *Oenanthe lachenalii*. En er verschijnen een aantal nieuwe soorten, zoals *Hydrocotyle vulgaris* en *Luzula multiflora*. De soorten van ruigten, de soorten van latere successie stadia, nemen over het algemeen toe of blijven onveranderd.
Veel van deze ruigte soorten zoals, *Salix repens* en *Calamagrostis epigejos* zijn in bedekking toegenomen. Een voorbeeld van hoe sterk *Salix repens* zich heeft uitgebreid is te zien in de verspreidingskaarten (zie bijlage 1) van het Kapevlak. De uitbreiding en het koloniseren van een pq wordt versneld, doordat er hier en daar slecht is geplagd. In een aantal pq's is op plaatsen organische stof blijven liggen en vanuit deze plekken kunnen soorten aangepast aan voedselrijke omstandigheden de pioniers verdringen. Dit is waarschijnlijk ook het geval met de sterke uitbreiding van *Salix repens*.
De soorten van de droge duin graslanden, heide gemeenschappen, de wei- en graslanden, moerassen en kwelders zijn de soorten waarvan verwacht wordt dat ze na een tijd verdwijnen, omdat ze niet zijn aangepast aan dit soort milieus. Een aantal soorten verdwijnen inderdaad, maar van heide gemeenschappen en wei- en graslanden zijn de soorten toegenomen in de plots. Soorten van de Riet moerassen zijn voor het merendeel verdwenen uit de plots. Een aantal soorten zijn toegenomen in frequentie: *Lycopus europaeus*, *Mentha aquatica* en *Phragmites australis*. De kwelder soorten zijn ook grotendeels verdwenen. De droge duin grasland soorten vertonen nog veel veranderingen, er komen nieuwe bij en er verdwijnen soorten.

Rode Lijst soorten

In de pq's werden weinig basenminnende pioniers soorten aangetroffen. In 1996 zijn nog een aantal Rode Lijst- soorten aanwezig: *Carex oederi*, *Centaurium erythraea*, *Centaurium littorale*. *Carex oederi* komt in alle 7 pq's voor. *Centaurium erythraea* is alleen in CP gevonden, maar neemt niet toe of af in aantal. *Centaurium littorale*, komt dit jaar voor het eerst voor in PZ. Na 1995 is *Oenanthe lachenalii* verdwenen uit Pompevlak- zuid en *Centaurium littorale* uit Groote Vlak zuid.

6 Discussie

6.1 Soortenrijkdom en standing crop

De standing crop verschilt van plaats tot plaats sterk. Een belangrijke factor die van invloed is op de standing crop is de uitgangssituatie. Door niet diep genoeg plaggen en door eutrofiëring van meeuwen zijn een aantal gebieden te voedselrijk geworden. Deze eutrofiëring belemmert goede herstel van het gebied en de successie bereikt sneller zijn eindstadium. Begrazing van Schotse hooglanders, wilde paarden en konijnen kan dit proces, het domineren van sterke concurrenten (veroorzaakt door te hoge voedselrijkdom), vertragen. Begrazing houdt de vegetatie laag en open, op deze manier kunnen meerdere soorten naast elkaar bestaan.

Een hoge soortenrijkdom is gevonden in alle plots. In de situatie na het plaggen, het pionier stadium, hebben zich veel soorten van verschillende vegetatietypen gevestigd. In voedselarme, begraasde gebieden is een lage standing crop laag met een hoge soortenrijkdom gevonden.

Er verschijnen in het derde jaar nog steeds nieuwe pioniers. De dynamiek is groot van de pionier soorten. De soorten die niet aangepast zijn aan dit soort condities, maar zich de afgelopen periode wel hebben gevestigd lijken te verdwijnen. Maar soorten van latere successie stadia van een natte duinvallei beginnen toe te nemen.

De fluctuaties in aantal individuen die waar zijn genomen, kunnen komen door de abiotische condities die er heersen, maar ook fluctuaties in weersomstandigheden kunnen een rol spelen.

Een oorzaak van het verdwijnen of niet vestigen van de Rode Lijst- soorten kan zijn: dat er weinig zaden in de zaadbank aanwezig zijn. Een te groot deel van de zaadbank is misschien verloren gegaan door het afplaggen. Andere factoren die een rol spelen bij het herstellen van de flora zijn: zaad dispersie, de juiste kiem condities voor het zaad en het vinden van een *safe-site* voor het zaad (v. Andel, 1993). De situatie is op zich wel ideaal door de subneutrale pH en voedselarme omstandigheden.

6.2 De ontwikkeling van de natte duinvalleien

Heidevallei

De soortenrijkdom en het voorkomen van zeldzame soorten in de duinvalleien is afhankelijk van het kalkgehalte, de daarmee gepaard gaande pH en de hoeveelheid organisch materiaal (v. Andel, 1993; Grootjans, 1995). Dit is te zien in de Heidevallei (HP), die een lage grondwater pH (< 5) en een laag organisch stof gehalte heeft. Deze vallei heeft niet veel soorten van natte pionier- en schraallandgemeenschappen, maar meer soorten van latere successie stadia en heide soorten. De verwachting is dan ook dat in deze vallei geen pioniers en basenminnende soorten zullen voorkomen. De soorten diversiteit van HP is lager dan de andere plots, de diversiteit zal waarschijnlijk niet toehemen, eerder afnemen.

Cladium vallei

Deze vallei ligt geïsoleerd en wordt niet begraasd. Het heeft een soortenrijkdom van meer dan 40 soorten. Uit de gegevens van '94 blijkt dat er een redelijke pH heerst (5 à 6) voor de Rode Lijst-soorten. Door de geïsoleerde ligging is het waarschijnlijk minder toegankelijk voor zaden via dispersie.

Kapevlak

Heeft een lage en open vegetatie met een hoge soortenrijkdom. De pH van het grondwater is 6-7 en voedsel- arm, dus goede condities voor de zeldzame planten. Er komt nog 1 Rode Lijst-soort voor (*Carex oederi*) en een aantal pioniers. Een paar van deze pioniers zijn verdwenen en een aantal hebben zich gevestigd.

Pompevlak

In de pq van Pompevlak-Zuid is een hoge soortenrijkdom met een hoge stand crop gevonden.
De pq in Pompevlak-Zuid heeft waarschijnlijk geen goede kansen dat zeldzame soorten zich hier gaan vestigen en een hoge soorten diversiteit zal voorkomen. Nu heeft het nog wel een grote soortenrijkdom, maar de vegetatie is vrij hoog, dus te verwachten is dat veel annuellen zullen verdwijnen door een te grote voedselrijkdom en competitie om licht.

Groote Vlak

Door de sterke begrazing wordt de vegetatie erg kort en open gehouden. De brakke condities worden in stand gehouden door water vanuit de Moksloot. De soortenrijkdom is dit jaar iets terug gelopen.
De soorten die verdwenen zijn, zijn onder andere een aantal pioniers en schraalland soorten. Een paar pioniers en schraalland soorten zijn er dit jaar bijgekomen. Hoe deze vallei zich verder gaat ontwikkelen is nu nog niet duidelijk.

7 Conclusie

Een aantal gebieden hebben goede mogelijkheden voor een gevarieerde vegetatie van natte, kalkrijk omstandigheden, zeker als begrazing en doorstroming van grond en oppervlakte water gehandhaafd blijft. Maar problemen zoals de eutrofiëring door meeuwen en de hoge stikstofdepositie blijven een bedreiging voor deze gebieden.

Wat ook een belangrijke invloed heeft op het verloop van de successie en de duur van het beginstadium is de manier waarop het plaggen is uitgevoerd. De uitgangssituatie moet voedselarm zijn. Dus als het plaggen niet diep genoeg is uitgevoerd, blijft er organisch materiaal achter, wat de successie versnelt. Soms blijven er her en der oude wortel stokken achter, zodat vanuit deze plek planten de gebieden kunnen koloniseren. Dit is te zien aan de uitbreiding van *Salix repens* in het Kapevlak.

De verruigende soorten nemen in alle pq's toe, in dit stadium is het nog niet zover dat de overige soorten verdrongen worden. Mogelijk is dat de verruigers en de pioniers een tijd naast elkaar kunnen blijven staan, als de begrazing doorgaat en de eutrofiëring door meeuwen kolonies niet te extreem wordt.

Deel 2

De stikstofcyclus in een gesimuleerde primaire, natte duinvallei

8 Inleiding

Natte duinvalleien op de Waddeneilanden (zie inleiding Moksloot) zijn arm in macro-nutriënten, zoals stikstof en fosfor (Van Beckhoven 1995; Grootjans 1995). In het begin van de successie vindt vrijwel geen accumulatie van organische stof plaats. Onder deze voedselarme omstandigheden zijn pioniers soorten in staat zich te handhaven. Accumulatie van organische stof, dat in de loop van de successie optreedt, gaat meestal gepaard met een toenemende beschikbaarheid van nutriënten, zoals minerale stikstof. Er ontstaat een hoge produktie, doordat planten de beschikbaar gekomen nutriënten opnemen, en een toename van de groei van sterke concurrenten, want die kunnen voedingsstoffen beter vastleggen. Op deze manier worden de pioniers soorten weg geconcurreerd en voedselrijke omstandigheden behouden (Grootjans 1991; Sival 1996). In het begin stadium van een primaire successie gaat de competitie tussen planten om de nutriënten, in latere stadia om licht (Olff, Huisman & van Toren 1993). Sinds de afgelopen decennia is de stikstofdepositie in natuurlijke duinvalleien enorm toegenomen, o.a door de toegenomen uitstoot van ammoniak vanuit de landbouwbedrijven. Deze toename van nutriënten versnelt de successie, net zo als de natuurlijke ophoping van organisch materiaal.
De snelheid van de accumulatie van organisch materiaal verschilt per duinvallei. Dit wordt door een aantal factoren, menselijke en natuurlijke, beïnvloed.

Mechanismen achter de accumulatie van organisch materiaal in de duinvalleien

Er zijn grote verschillen in de snelheid van de opbouw van organisch materiaal in primaire duinvalleien. Waargenomen is dat dit in de ene vallei sneller verloopt dan in de andere (Grootjans 1995). Dit fenomeen wordt door aantal factoren beïnvloed. De accumulatie van organische stof is afhankelijk van het kalkgehalte van de bodem, verstoringen in het hydrologische systeem en het beheer (Grootjans e.a. 1988). Het hydrologisch regime is zoals genoemd van belang. Grondwater dat rijk is aan calcium en bicarbonaat buffert de pH. De mineralisatie wordt zo gestimuleerd en dit kan een te snelle opbouw van organisch materiaal voorkomen (Etherington 1975).
Verder invloeden, natuurlijk of veroorzaakt door de mens, zoals: verzuring, dat de mineralisatie vertraagt, fluctuaties in grondwaterstanden, dit veroorzaakt een afwisseling van aërobe en anaërobe toestanden dat de afbraak stimuleert. Deze processen versnellen de accumulatie van organisch materiaal.

De dynamische processen die plaats vinden in de duinvalleien verstoren de successie en de successie kan overnieuw beginnen (Oomes; Grootjans 1991).
Maar ook planten zelf kunnen hun milieu zodanig beïnvloeden dat deze ongeschikt blijft voor sneller groeiende soorten. Uit een veldstudie op Schiermonnikoog in een laag produktieve *Littorella uniflora* vegetatie bleek, dat er sprake was van een relatieve langzame opbouw van organische stof. Een mogelijk mechanisme is, dat *Littorella uniflora* zuurstof kan weglekken vanuit zijn wortels. Dit stimuleert de decompositie snelheid en de nitrificatie snelheid. Deze toename in nutriënten zal gedeeltelijk door de vegetatie worden opgenomen en gedenitrificeerd in zones met reducerende omstandigheden. Dit kan leiden tot een toename in stikstof verliezen en zo de hoeveelheid nutriënten in de bodem reduceren (Sival 1996).
Ook uit andere veldexperimenten in natte gronden is gebleken (Smith & Tiedje 1979; Payne 1981), dat door denitrificatie grote hoeveelheden stikstof als stikstofgas (N_2) uit het systeem verdwijnt.
Wat ook een aandeel heeft voor het behoud van voedsel arme omstandigheden is de uitspoeling van nutriënten. Dit komt doordat in het begin van de successie weinig organisch materiaal aanwezig is en zand weinig capaciteit heeft om anorganische stoffen te binden (Gerlach 1994; Grootjans 1995).
Hoe deze factoren, die verantwoordelijk zijn voor het verschil in tijd dat een beginstadium bestaat, precies samenhangen is grotendeels onbekend.

De invloed van bodemprocessen op het organische stof gehalte in de bodem

Een natte duinvallei-bodem is grotendeels het hele jaar geïnundeerd en is arm aan nutriënten (Beckhoven, 1995). Dit heeft gevolgen voor de bodemprocessen. Welke processen er afspelen is afhankelijk van een aantal factoren, zoals: hoeveelheid organisch materiaal, zuurgraad, temperatuur, hoogte van de waterkolom en stroming van het water, bepalen welke reacties optreden.
In de bodem vindt niet fotosynthetische, biologische activiteit plaats en deze activiteit ontvangt zijn energie uit de oxydatie van gereduceerde substraten.
In de bovenste laag van de bodem overheerst aërobe ademhaling, waarbij zuurstof verbruikt wordt. Wanneer de zuurstof concentratie daalt tot beneden de redoxwaarde van aërobe ademhaling, nemen de anaërobe bacteriën het afbraakproces over. Het eerste anaërobe proces dat plaats vindt is denitrificatie. Als het gebruikte substraat voor de denitrificatie (nitraat) verbruikt is, treedt er mangaanreductie op, vervolgens fermentatie van organische stof, ijzerreductie, nitraat reductie, sulfaatreductie en als laatste treedt er methaanvorming op. Meerdere reductie stappen kunnen tegelijk optreden door een variatie in bodem pH en de aanwezigheid van microsites. De meeste planten kunnen alleen functioneren in aanwezigheid van zuurstof. Een aantal planten zijn aangepast aan gereduceerde omstandigheden en kunnen zichzelf voorzien van zuurstof door lucht kanalen in de wortels (Killham 1994).

Stikstof is een belangrijke nutriënt voor de planten en de hoeveelheid stikstof is van grote invloed op het verdere verloop van de successie. In het pioniers stadium is stikstof limiterend, doordat er weinig organisch materiaal aanwezig is en door de hoge mineralisatiesnelheden.Bronnen van stikstof naar de bodem zijn: natte- en droge depositie, stikstof fixatie door bacteriën en een symbiose van planten en bacteriën, kunstmest en de input van dieren.
Door mineralisatie kunnen een aantal gecomplexeerde verbindingen weer vrijgemaakt worden. Of deze minerale stikstof weer geïmmobiliseerd wordt is afhankelijk van hoeveel de planten en fauna opnemen.

Door opname van nitraat ($N0_3^-$) door planten en micro-organismen, stijgt de pH in het wortelmilieu. Terwijl de opname van ammonium (NH_4^+) het milieu doet verzuren. Deze pH fluctuaties worden opgevangen door de buffercapaciteit van de bodem.
Stikstof komt in de bodem hoofdzakelijk voor in organische complexen en dit is meer dan 90 %. Vers organisch materiaal wordt gemakkelijk gemineraliseerd. Ammonium (ammonificatie) dat hierbij vrijkomt, wordt snel getransporteerd naar andere stikstof-pools via: vervluchtiging, nitrificatie, opname door planten, ion uitwisseling en klei fixatie, microbiële immobilisatie en complexering in organisch materiaal (Killham 1994).
Het proces nitrificatie voorziet de plant van stikstof in z'n meest beschikbare vorm en het gevormde nitraat kan door uitspoeling en denitrificatie uit het systeem verdwijnen. Nitrificatie wordt tijdens de primaire successie in zandduinen gecontroleerd door de beschikbaarheid van ammonia (Robertson, 1982).
Wat een groot aandeel heeft in het weer kwijtraken van stikstof uit het systeem is de genoemde denitrificatie. Wanneer zuurstof diffusie snelheden te laag zijn voor de microbiële ademhaling, zoals in situaties wanneer de grond verzadigd is met water, domineert denitrificatie. Denitrificatie treedt op indien nitraat aanwezig is.

Andere reacties die plaats vinden zijn de nitraatreductie en ammonificatie. Ammonificatie overheerst bij droge condities en hoge pH - waarden (Killham 1994).
Welke van de bovengenoemde processen domineert, is afhankelijk van de abiotische omstandigheden. De processen die plaats vinden hebben weer gevolgen voor de decompositie van organisch materiaal. Zo remt anaërobe omstandigheden de microbiële ademhaling en de stikstof mineralisatie (Myers, Cambell & Weier 1982; Berendse *et al.* 1994)

Een aantal reacties:

Proces	Reactie	Omstandigheden
Nitrificatie	NH_4^+ --> NO_2 --> NO_3^-	oxisch
Denitrificatie	NO_3^- --> NO_2 --> NO --> N_2O --> N_2	anoxisch, weinig koolstof
Nitraatreductie	NO_3^- --> NH_3	anoxisch, koolstofrijk
Ammonificatie	R-NH_2 --> NH_3	oxisch/anoxisch

9 Probleemstelling

Er zijn een aantal mechanismen, die de accumulatie van organische stof kunnen terugdringen, de belangrijkste zijn: het weglekken van zuurstof door planten, uitspoeling en denitrificatie.
De volgende vraag kan dan worden gesteld: hoe groot is de invloed van deze mechanismen om een voedselarm systeem in stand te houden? Om deze vraag te beantwoorden is het van belang te weten hoe een primaire successie in detail verloopt in een natuurlijk systeem.
Om in dit soort vraagstukken inzicht te krijgen is een kasexperiment gestart. Dit experiment focust zich op de vraag, hoe de vegetatie zelf invloed heeft op de accumulatie van organisch materiaal en de daarmee gepaard gaande beschikbaarheid van nutriënten.
Het experiment bootst een veldsituatie na waarin verschillende stadia van een natte, primaire duinvallei aanwezig zijn. Er zijn twee planten gebruikt die voorkomen aan het begin van de successie, de pioniers, te weten: Knopbies *(Schoenus nigricans),* Waterpunge *(Samolus vaterandi).* Deze komen onder matig voedselrijke en kalkrijke omstandigheden voor en kunnen allebei zuurstof weglekken in de bodem. Daarnaast zijn twee soorten van een stadium dat hierop volgt gebruikt, Duinriet *(Calamagrotis epigejos)* en de Gewone zegge *(Carex nigra).* Deze komen in tamelijk voedselrijke milieus voor.
In een voorgaande experiment (zie verslag van Erwin Adema, 1997) werd bestudeerd welke factoren de uitspoeling van stikstof beïnvloeden. Uit de resultaten van dit vorige experiment bleek dat er naast uitspoeling, andere grote verliesposten zijn van stikstof. Om te achterhalen welke dit zijn, is er in dit experiment een stikstof balans gemaakt voor elke behandeling.
Het voorgaande experiment bestond uit een modellering van twee hypotheses en uit een experimenteel gedeelte met metingen in de mesocosms, om te kijken of de in het model getoetste hypotheses overeen kwamen met de uitkomsten van het experiment. De volgende hypotheses waren opgesteld:

- De uitspoeling van nutriënten wordt minder naarmate er meer organische stof is
- De afbraak van organisch materiaal wordt versneld doordat planten zuurstof kunnen weglekken.

Om deze hypotheses te toetsen, werd bepaald hoe de C-factor, een snelheidsvariabele, beïnvloed wordt door het organische stof. De C-factor is de fractie nutriënten dat per tijdseenheid uitspoelt en is afhankelijk van bodemfactoren zoals: onder andere korrelgrootte, de hoeveelheid kleifractie, kationuitwisselings capaciteit (CEC) en het organisch stof gehalte. Het werd als volgt berekend: stikstof in effluent/beschikbare stikstof.
De C-factor zal volgens de hypothese lager worden als er organisch materiaal in de bodem is. Dit werd niet gevonden. Daarom was het verlies aan stikstof berekend (N_{in}/N_{eff}), hieruit bleek dat er grote verliesposten waren.

Maar welk proces verantwoordelijk is voor het verlies aan stikstof, blijven met deze gegevens onduidelijk.
En ook zijn er diepte profielen gemaakt met micro-elektroden, hierbij zijn de zuurstofconcentraties, sulfideconcentratie en redoxpotentiaal gemeten op drie verschillende tijdstippen. Om zoiets te weten te komen over welke processen zich afspeelden in de verschillende mesocosms. Uit deze metingen is na voren gekomen dat de planten die zuurstof weglekken ook werkelijk hogere zuurstofconcentraties hebben in de bodem.
Uit deze experimenten is niet naar voren gekomen dat organische stof de uitspoeling van nutriënten beïnvloedt. Ook niet door het weglekken van zuurstof door *Samolus en Schoenus* het organische stof snelle, dit kan mogelijk aan de proefopzet liggen, zie voor meer details doctoraalverslag Erwin Adema, 1997.
Doelstelling van dit deel van het onderzoek is het kwantificeren van de nutriënten-balans, te weten stikstof. Om zo te benaderen hoe groot de verliezen zijn in de mesocosms. Gekeken is naar de verliezen die mogelijk veroorzaakt zijn door de denitrificatie. Dit proces zou weleens een groot aandeel kunnen hebben in het stikstofverlies. Daarom is de volgende vraagstelling opgesteld:

- Op welke manier verdwijnt stikstof uit het systeem en hoe groot is verlies van stikstof in een nagebootste primaire duinvallei?

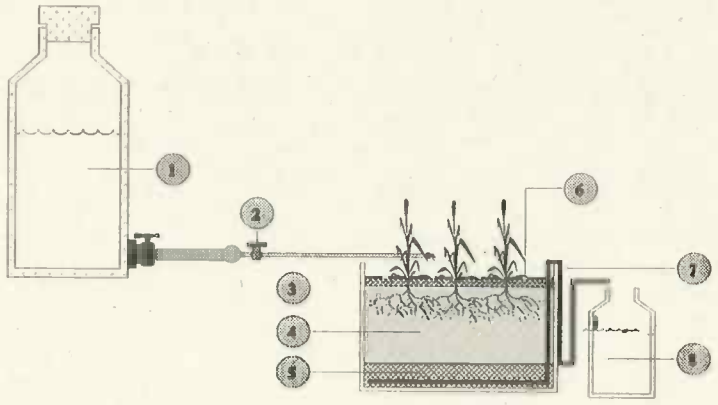
Om deze vraagstelling te beantwoorden zijn de onderstaande deelvragen opgesteld:

- Hoe is de stikstof verdeeld over de pools van een mesocosm?
- Welke bodemprocessen vinden er plaats?

10 Materiaal & Methoden

10.1 Onderzoeksopzet

Het kasexperiment werd uitgevoerd van begin juli tot eind oktober. Van de vier planten, *Schoenus nigricans*, *Samolus valerandi*, *Calamagrostis epeigejos* en *Carex nigra*, zijn er vier verschillende proefopstellingen gemaakt: (i) een mesocosm met daarin een plant op kalkrijk zand, (ii) een plant op minerale bodem en organische stof en (iii) een behandeling met minerale bodem en een laag organisch materiaal. Met elke reeks is nog een bak met alleen zand meegenomen als controle.
Het zand is afkomstig van het strand van Texel. Deze is arm aan organische stof en kalkrijk, representatief voor de bodem in jonge, natte duinvalleien. Het organische stof is afkomstig van dood plantenmateriaal van de betreffende plant, gemengd met minerale grond tot ongeveer een gehalte van 5% organische stof. Van het organische materiaal is in elke mesocosm ongeveer een laag van 2.5 cm opgebracht.
Deze opstelling is in drievoud opgezet met monoculturen van vier kiemplanten met drie referentie bakken, dus 39 mesocosms zijn gebruikt. De bakken zijn *at random* geplaatst in de opstelling, om zo plaats effecten te voorkomen (figuur 1).



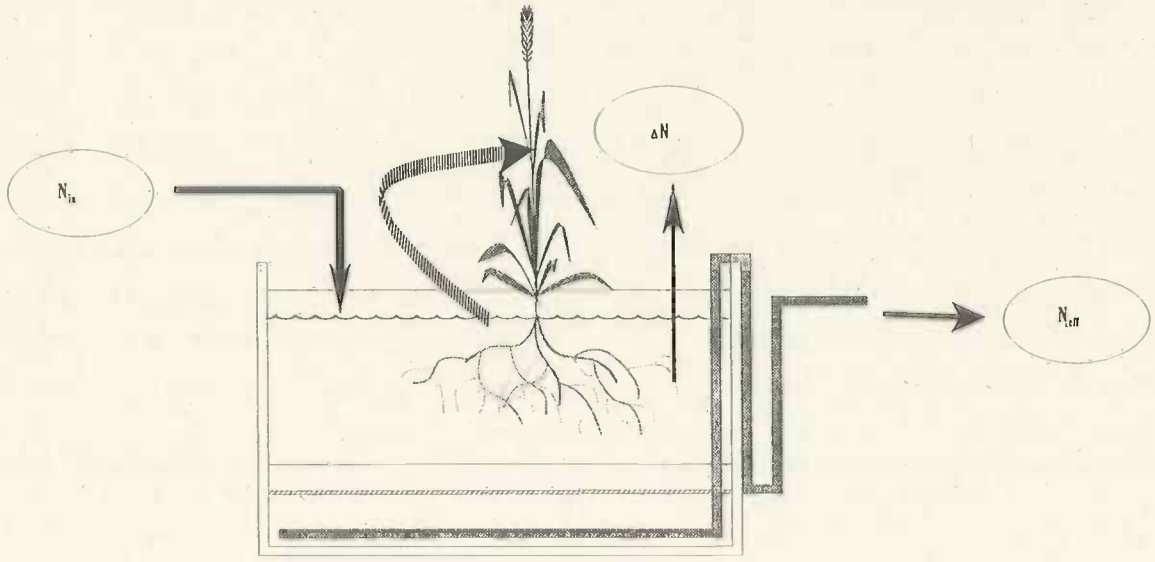
Figuur 1: Opzet kasexperiment, 1= voorraadvat, 2=druppelaar, 4= bodemmateriaal, 5= grind, 6= anti-algenmat, 7= hevel, 8= opvangvat

De mesocosms zijn glazen accu-bakken (l=25, b=18 en h=22 cm) en zijn afdekt tegen het licht. In de mesocosms is een laag van 12.5 cm minerale grond gebracht en bij de benodigde bakken is een laag van 2.5 cm organische stof opgebracht. Dit geheel is afgedekt met een anti-algenmat, om de groei van algen te voorkomen. Om de invloed van microbiële matten uit te sluiten.

De mesocosms werden voorzien van kunstmatig grondwater, met dezelfde samenstelling als het ondiepe grondwater in de Kapenglop op Schiermonnikoog (Stuyvzand et all, 1993). Dit werd toegevoegd met behulp van een druppelsysteem en het overschot werd afgevoerd met behulp van een aangebrachte hevel in elke mesocosm. Het debiet was ongeveer een halve liter per dag. Dit was niet constant, doordat het dalen van het waterpeil in het voorraadvat voor een drukvermindering zorgde in het druppelsysteem.
De mesocosms stonden opgesteld in een half open kas, waardoor de invloed van regen wordt voorkomen. Maar op deze manier heerst er wel een natuurlijk klimaat invloed in de kas.
In deze opstelling zijn metingen uitgevoerd en met de gegevens is de stikstofbalans opgesteld. Een aantal aanvullende metingen is gedaan om het kasexperiment goed af te sluiten, zoals: heterogeniteitmetingen, bepaling van sulfaatreduceerders en kleurloze zwavel bacteriën en foto's zijn gemaakt van de mesocosms.

10.2 De stikstof balans

Voor het opzetten van de totaal balans van stikstof van een mesocosm heeft men te maken met een aantal pools en fluxen, zie figuur 2.



Figuur 2: Stikstof pools in de mesocosm. Nin = Ntotaal in voorraadvat, Nplant = Ntotaal in plant, Ngrond = Ntotaal in fractie grond, Neff = Ntotaal in de fractie dat uitspoelt en ΔN = hoeveelheid N dat verdwijnt.

De pools die mee zijn genomen voor de opzet van de balans zijn per mesocosm:

- de hoeveelheid stikstof toegediend via de watervoorziening (N_{in})
- het gehalte in de plant (N_{plant})
- de fractie stikstof in organische stof-laag (N_{grond})
- het gedeelte dat uitspoelt (N_{eff})

De flux waarmee rekening is gehouden: opname door de plant, dit verdwijnt uit de pool van N_{grond}. Deze hoeveelheid stikstof wordt benaderd door een schatting te maken van de hoeveelheid die beschikbaar is voor de plant (factor c). De grootte van de flux naar N_{grond} door afsterving van plantedelen is onbekend. Aangenomen wordt dat de stikstof fixatie en stikstof depositie te verwaarlozen zijn. De verliespost (ΔN), naar de atmosfeer wordt veroorzaakt door denitrificatie. De volgende berekening kan dan worden uitgevoerd om een schatting te krijgen van de grote van de verliespost:

$$\Delta N=(N_{in} + b * N_{grond}) - (N_{eff} + c * N_{plant})$$

Waarin:

b = factor voor de beschikbaarheid voor de plant dit is ongeveer 10 %
c = geschatte beginwaarde planten, voor de behandeling met *Calamagrotis epigejos* is dit 0 %, *Samolus valerandi* en *Carex nigra;* 10 % en *Schoenus nigricans*; 33.3 %

De hoeveelheden zijn omgerekend naar een periode van 16 weken. Dit is de tijd dat het experiment gelopen heeft, van het begin (begin Juli) tot het moment dat de planten geoogst zijn (eind oktober). Totaal stikstof in grond is berekend voor de toplaag van 2,5 cm en de fractie dat gemineraliseerd wordt en beschikbaar is voor de plant, wordt geschat op 10 %. Het overige deel van het stikstof zal uitspoelen (N_{eff}), gecomplexeerd of geïmmobiliseerd worden door bacteriën of worden gedenitrificeerd (ΔN). Bij het vergelijken van de uitkomsten van deze balans is geen statistiek toegepast, omdat je hier te maken hebt met ruwe schattingen en data van verschillende tijdstippen. Deze balans is dan ook een benadering. Met behulp van de resultaten van de analyses die al uitgevoerd waren en een aantal aanvullende analyses is de stikstofbalans opgesteld. De resultaten van deze volgende analyses zijn gebruikt (Adema, 1997):

- bepaling van hoeveelheid nitraat en ammonium in het influent (2 september)
- bepaling van hoeveelheid nitraat en ammonium in het effluent, dit is op drie momenten gemeten: 27 juli, 2 en 30 september 1996

Deze bepalingen waren gedaan om o.a. de C-factor te bepalen. Nu zijn deze gegevens gebruikt voor de bepaling van N_{in} en N_{eff}. De volgende twee aanvullende analyses zijn gedaan om de N-balans te kwantificeren: Bepaling van totaal stikstof in organische stof monsters, voor het bepalen van N_{grond}. Dit is gedaan volgens de methode van Kjeldahl-Lauro. Het gehalte stikstof is ook bepaald in het uitgangsmateriaal voor de behandelingen (minerale grond met 5 % (m/m) organische stof). Hieruit kan het verschil tussen begin en eind berekend worden en dit zegt iets of er stikstof bij is gekomen in de N_{grond}-pool of dat er een gedeelte van stikstof is verdwenen uit de fractie grond. De planten en wortels zijn eind oktober geoogst, hiervan is het drooggewicht en het totale stikstof gehalte bepaald.
Het totale stikstofgehalte in het plantenmateriaal is voor de wortels en bovengrondse delen afzonderlijk bepaald, om de grootte van de pool N_{plant} vast te stellen. Dit is gedaan volgens de methode van Deys.

10.3 Heterogeniteit

Door metingen met micro-elektroden, waarbij de zuurstof-, sulfide concentratie en redoxpotentiaal wordt gemeten, kan worden bepaald welke bodemprocessen er plaats vinden, dit is tijdens het vorige onderzoek gedaan (Adema, 1997).
Bij het meten van de redoxpotentiaal in de bodem wordt gemeten welke omstandigheden er heersen, dus het oxyderen of het reduceren van substraten. De redoxpotentiaal is afhankelijk van de bodem pH. Hoge redoxwaarden indiceren oxisch omstandigheden.
Uit voorgaande metingen was er een grote variatie in profielen van dezelfde behandeling gevonden, daarom zijn de bakken gecontroleerd op heterogeniteit. Bij elke profiel meting met de micro-elektroden wordt op een plek in de mesocosm gemeten en de vraag rees of dit een goede weergave is voor wat er in de gehele mesocosm plaats vond.
De micro-elektroden worden normaal gebruikt voor metingen aan microbiële matten, maar is tijdens dit experiment in vochtige grond gebruikt. De elektroden worden met een micromanipulator in de bodem gestoken, zo kan bij elke meting op dezelfde diepte, 10 cm, worden gemeten. Bij de start van elke meting worden de elektroden eerst geijkt (zie verslag Erwin Adema).
Er werd van elke behandeling in drie willekeurig gekozen bakken gemeten te weten (17 oktober 1996):

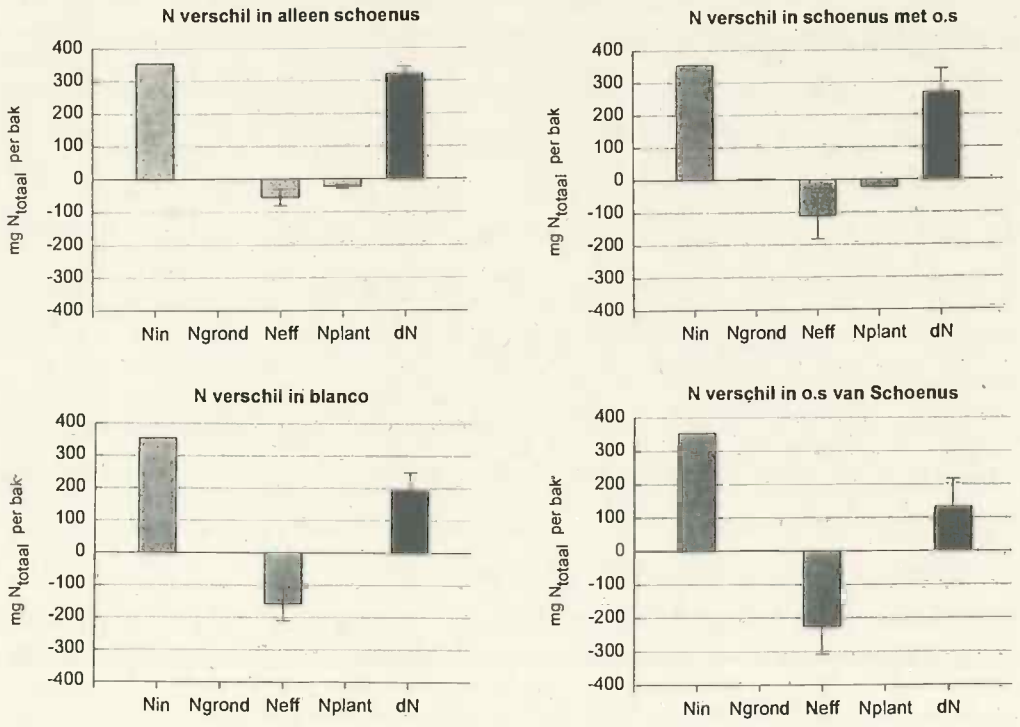
- een mesocosm met alleen planten (bak nr.4, Calamagrostis)
- een mesocosm met plant en organische stof (bak nr.7, Samolus)
- in een referentie mesocosm (bak nr. 17, blanco)

Met de micro-elektroden zijn op drie verschillende plaatsen in de mesocosm gemeten, te weten bij de afvoer, in het midden en aan de zijkant.

11 Resultaten

11.1 Stikstofbalans

De uitkomsten (ΔN) van de stikstofbalans zijn voor alle mesocosms positief, dit betekent dat de fractie (N_{in} + N_{grond}) groter is dan de fractie (N_{eff} + N_{plant}), zie figuur 3. De mesocosms van de verschillende behandelingen vertonen dezelfde trend. In de mesocosms met alleen organische stof treden kleinere verliezen op, dan alleen plant en plant met organische stof. Er is bijna geen verschil tussen de behandeling met alleen planten en planten met organische stof. De mesocosms met alleen zand (blanco) zijn allemaal lager in ΔN dan de andere behandelingen. De fractie stikstof dat uitgespoeld wordt bij de blanco behandelingen is groter dan ΔN. De verliezen bij de blanco's door denitrificatie is dan ook klein, vergeleken met de andere behandelingen. Er zijn geen verschillen in stikstofverlies tussen de planten die zuurstof lekken en de planten die dit niet doen.



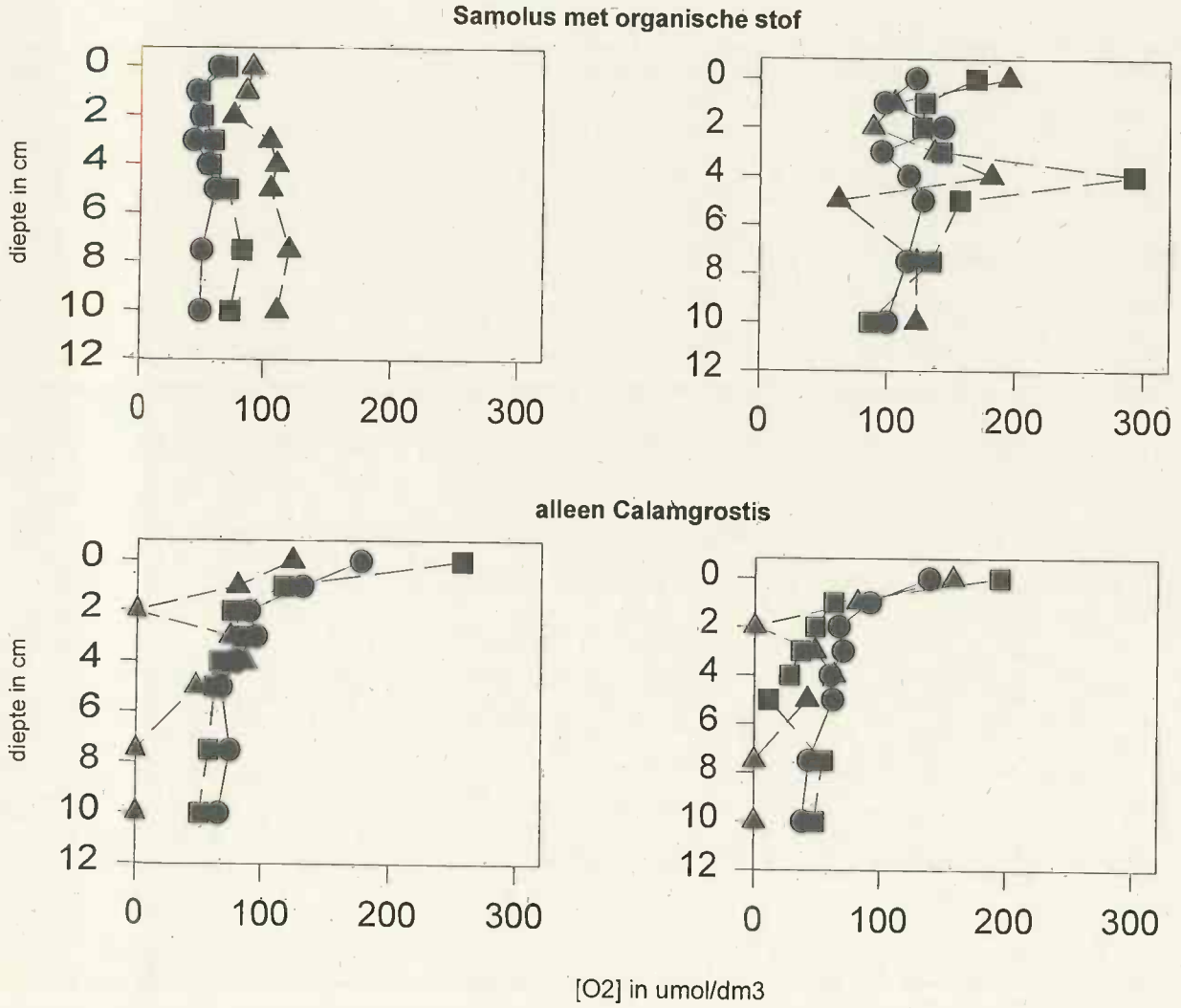
Figuur 3: Stikstofbalans van *Schoenus nigricans* en controle van de drie verschillende behandelingen

11.2 Redox metingen

Uit redox metingen gedaan tijdens het vorige experiment (Adema, 1997) blijkt dat in de behandelingen met hoge stikstof verliezen een redoxpotentiaal hebben lager dan 420 mV. Dit is de waarde waarbij denitrificatie optreedt volgens Killham (1 994). Op sommige diepten in een mesocosms wordt een waarde gevonden die hoger ligt, maar toenemend met de diepte neemt de redoxpotentiaal over het algemeen af. Bij de behandeling met *Samolus valerandi* met organische stof zijn waarden gevonden die bij elke diepte een hogere waarde hebben dan 420 mV, maar bij een andere mesocosm van dezelfde behandeling zijn de waarden wel lager als 420 mV. Hier kan wel denitrificatie zijn opgetreden. Maar in de bakken zijn veel microsites, waar aërobe en anaërobe processen plaats kunnen vinden. Mogelijk komt in elke bak denitrificatie voor.

11.3 Heterogeniteit

Bij metingen op drie verschillende plaatsen in de mesocosm, de zijkant (●), in het midden (▲) en bij de afvoer (■), blijkt dat profielen onderling weinig van elkaar afwijken (zie figuur 4). Ze vertonen grotendeels hetzelfde verloop, alleen de profielen gemeten in het midden hebben een iets andere verloop ten op zichte van de andere.
De verschillen die er zijn lijken vooral te komen door een variatie in de elctroden zelf. Zie de profielen van de twee verschillende zuurstof electroden, deze zijn op hetzelfde moment gebruikt.



Figuur 4: Diepte profielen van de zuurstofconcentratie van twee zuurstofelectroden, gemeten in de mesocosm van *Samolus valerandi* met organische stof en *Calamagrostis epigejos* zonder organische stof.

12 Conclusie

12.1 Stikstofbalans

Uit de redoxpotentialen van de mesocosms blijkt dat anaërobe condities heersen in de mesocosms en dat denitrificatie kan optreden. De stikstof verliezen die optreden worden waarschijnlijk door denitrificatie veroorzaakt.
De gevonden stikstof verliezen zijn voor alle behandelingen positief. Dit betekent dat de fractie stikstof binnen gekomen in het systeem groter is dan wordt opgenomen door de plant of wordt uitgespoeld. De behandeling met planten en planten met organische stof laten grotere stikstof verliezen zien dan de behandelingen zonder planten. Dit kan als volgt worden verklaard: planten die zuurstof lekken stimuleren de decompositie van organisch materiaal. Nitrificatie kan onder deze omstandigheden optreden. Dit leidt tot de produktie van nitraat en dit kan verder vanaf de wortels gebruikt worden door de denitrificeerders. Dit is een extra nutriënten verlies uit het systeem en stabiliseert voedselarme milieus (Reddy & Patrick 1984).
Van de resultaten van de stikstofbalans is geen verschil gevonden tussen de behandeling met *Samolus valerandi* en *Schoenus nigricans* en de behandeling met *Calamagrotis epigejos* en *Carex nigra*. Dus de zuurstof lekkende planten, *Samolus valerandi* en *Schoenus nigricans,* zorgen niet voor grotere verliezen, bij deze opzet althans. Uit het voorgaande experiment is al gebleken dat de opzet van het experiment voor een te grote variatie zorgt om de juiste conclusies te trekken uit de resultaten.

12.2 Heterogeniteit

Er zijn weinig verschillen aangetroffen tussen de profielen gemeten op de drie plaatsen in een mesocosm. De verschillen lijken veroorzaakt te worden door variatie in de elektroden zelf. De profielen geven dus een goede weergave van de omstandigheden die heersen in een mesocosm, ook al wordt er maar op een plaats gemeten.
De profielen van het midden hebben een iets andere verloop dan de andere profielen. Maar bij de afvoer zouden er teveel verstoringen kunnen optreden. De profielen van de afvoer komen sterk overeen met de profielen van de zijkant, dus de invloed van de afvoer zou je als minimaal kunnen beschouwen. Voor betrouwbare waarden kan het beste gemeten worden in het midden, omdat de condities die heersen aan de zijkant van de mesocosm waarschijnlijk beïnvloed worden door de wand.
De gevonden verschillen tussen de bakken van dezelfde behandeling worden dus niet veroorzaakt door de heterogeniteit, maar waarschijnlijk door invloeden van de variaties tussen de elektroden.

Literatuurlijst :

* Andel, J. Van, Bakker, J.P., Grootjans, A.P. (1993). Mechanisms of vegetation succession: a review of concepts and perspectives. Acta Bot. Neerl. 42(2) : 413-433.

* Bakker, J.P., Olff, H., Willems, J.H. & Zobel, M. (1996). Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? Journal of Vegetation Science 7: 147-156.

* Bakker, T.W. M., Klijn, J.A. en Zadelhoff, F.J. van (1979). Duinen en duinvalleien, een landschapsoecologische studie van het Nederlands duingebied. Pudoc, Wageningen.

* Beckhoven, K. van (1995). Rewetting of coastal dune slacks, effects on plant growth and soil processes. Proefschrift, Vrije Universiteit Amsterdam.

* Berg, G. & Sagel, M. (1995). Natuurontwikkeling door middel van plaggen in de valleien langs de Moksloot op texel. Dokteraal verslag Plantenecologie, Haren.

* Dieren, J.W. van (1934). Oranogene Dünenbilding, eine geomorphologische Analyse der ostfriesischen Insel Terschelling mit pflanzen soziologischen Methoden. Disertatie Amsterdam, Nijhof, Den Haag.

* Gerlach, A., Albers, A. En Broedlin, W. (1994). Development of the nitrogencycle in the soils of a coastal dune succession. Acta Bot. Neerl. 43: 189-203.

* Grootjans, A.P. (1995). Kalkrijke duinvalleien op de Waddeneilanden. Koninklijke Nederlands Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.

* Grootjans, A.P. (1991). Succesion and fluctuation in a wet dune slack in relation to hydrological changes. Journal of Vegetation Science 2 : 545-554.

* Hartog, P.S., Everts, F.H., Grootjans, A.P. (1991). Vegetatiekarteing van de Mokslootvallei (Texel). Rapport, Everts & de Vries e.a., Groningen.

* Holkema, F. (1870). De plantengroei der Nederlandsche Noordzee-eilande. Diss. Groningen. Holkema, Amsterdam.

* Killham, K. (1994). Soil Ecology. Cambridge university press.

* Leeuwen, Chr.G. van & Hoeve, J. ter (1954). De moksloot op Texel. Natuur en Landschap 8 : 2-6.

* Mitchell, M.J., Nakas, J.P. (1986). Microfloral and faunal interactions in natural and agro-ecosystems. Martinus nijhoff/ DR W. junk publishers

* Olff, H., Huisman, J, & Tooren, B.F. van (1993). Species dynamics and nutrient accumulation during early primary succession in coastal sand dunes. Journal of ecology 81: 693-706.

* Oomes, M.J.M, Chardon, W.J, Jacobs, F.H.H. Extensive management of grassland, impact on conservation of biological resources and farm output. Concept.

* Sival F.P., Grootjans, A.P. (1996). Dynamics of seasonal bicarbonate supply in a dune slack : effects on organic matter, nitrogen pool and vegetaion succession. Vegetatio 126: 39-50.

*Tyler, C. (1980). Schoenus vegetation and enviromental conditions in South and Southeast Sweden. Vegetatio 41: 155-170.

* Westhoff, V. & Oosten, M.F. van. (1991). De plantengroei van de Waddeneilanden. Natuurhistirische bibliotheek K.N.N.V, Utrecht.

Bijlage 1: Vegetatie ontwikkeling na afplaggen in de Moksloot vallei op Texel

Tabel 1: Standingcrop en drooggewicht van bovengrondse massa van de geplagde pq's.

pq	drooggew gram	stan.crop g/m2
cp-1	49.75	199.00
cp-2	98.28	393.12
cp-3	28.53	114.12
cp-4	89.12	356.48
cp-5	64.30	257.20
gem		263.98
st.dev		113.97
pw-1	16.70	66.80
pw-2	55.30	221.20
pw-3	41.55	166.20
pw-4	51.91	207.64
pw-5	12.73	50.92
gem		142.55
st.dev		79.24
pn-1	5.78	23.12
pn-2	22.77	91.08
pn-3	103.58	414.32
pn-4	51.14	204.56
pn-5	54.66	218.64
gem		190.34
st.dev		149.15
pz-1	136.66	546.64
pz-2	126.15	504.60
pz-3	85.76	343.04
pz-4	142.77	571.08
pz-5	88.40	353.60
gem		463.79
st.dev		108.12

pq	drooggew gram	stan.crop g/m2
hp-1	5.70	22.80
hp-2	2.53	10.12
hp-3	14.18	56.72
hp-4	25.30	101.20
hp-5	14.73	58.92
gem		49.95
st.dev		35.62
k-1	11.15	44.60
k-2	8.98	35.92
k-3	2.14	8.56
k-4	3.37	13.48
k-5	6.08	24.32
gem		25.38
st.dev		15.05
gzo-1	14.60	58.40
gzo-2	23.27	93.08
gzo-3	16.65	66.60
gzo-4	3.37	13.48
gzo-5	3.58	14.32
gem		49.18
st.dev		34.66

Tabel 2: Aantal keren dat een soort voorkomt per pq van 10 bij 10 meter.

	HP			CP			K		
	1994	1995	1996	1994	1995	1996	1994	1995	1996
soort									
Agrostis canina			37			78			
Agrostis capillaris		1						11	1
Agrostis stolonifera			6	19	70	25	76	63	48
Agrostis vinealis									2
Aira praecox					11			8	
Alisma plantago-aquatica									
Ammophila arenaria	10			5					
Betula					1				
Calamagrostis epigejos		18	90		9	62	47	65	95
Callitriche platycarpa							1		
Calluna vulgaris	11	1	27	4	14	53	3	15	
Campunula rotundifolia				1					
Cardamine pratensis									
Carex arenaria	50	78	96	4	5	2	10	43	10
Carex distans							9		
Carex disticha							x		
Carex flacca		2							
Carex nigra									
Carex oederi subsp. oederi		2	1		18	23	1	22	60
Carex pseudocyperus									
Carex rostrata									
Carex trinervis	1	3	10	4	10	18	29	47	23
Centaurium erythraea					1	1			
Centaurium littorale									
Cerastium arvense			48						
Cerastium fontanum subsp. vulgare									
Cerastium fontanum	2	1			1		28		
Chamerion angustifolium	2						1	2	11
Chenopodium rubrum							2		42
Cirsium arvense	1		2				1	13	15
Cirsium palustre			1			1		6	48
Cirsium vulgare		1							
Corynephorus canescens					8			2	
Crataegus monogyma				3					
Eleocharis palustris subsp. uniglumis						2			54
Eleocharis palustris							16	29	10
Empetrum nigrum	3		60				1	4	5
Epilobium hirsutum		3				1	5	10	
Epilobium palustre			1						5
Epilobium parviflorum			1						56
Epilobium tetragonum	1	24			2		26	36	
Equisetum fluviatile									
Erica tetralix		3	14		32	46		2	
Erodium glutinosum									
Eryngium campestre									
Euphrasia stricta									
Festuca ovina	9	6	58	10	29	62		24	56
Festuca rubra subsp. commutata						1			
Festuca rubra			4			5			
Galium palustre							1	21	25
Galium uliginosum							6		3
Galium verum									1

vervolg Tabel 2

soorten	HP			CP			K		
	1994	1995	1996	1994	1995	1996	1994	1995	1996
Gnaphalium luteo-album									85
Gnaphalium uliginosum						1		8	45
Hieracium pilosella									
Hippuris vulgaris								14	
Holcus lanatus	1	1	6			2	2	7	3
Hydrocotyle vulgaris					19	38	16	35	61
Hypericum dubium									
Hypericum quadrangulum						11			
Hypochaeris radicata			7			7			
Iris pseudacorus	56								
Juncus alpinoarticulatus subsp. atricapillus		93	46		79	71	26	20	15
Juncus ambiguus	3	66		1	16		18	90	
Juncus articulatus	69	100	96	91	99	91	69	84	99
Juncus bulbosus ssp. bulbosus									
Juncus bufonius		33			9	4	3	12	40
Juncus bulbosus				5	2			1	
Juncus conglomeratus		8	7	28	63	84	26	32	
Juncus effusus		1	1			1			
Juncus gerardi									
Juncus subnodulosus								3	
Leontodon autumnalis							2		
Leontodon saxatilis					3				
Lepidium ruderale									
Lolium perenne		1						1	
Lotus corniculatus subsp. corniculatus			5			1			
Lotus corniculatus	2	1							
Lotus uliginosus						3			
Luzula campestris	1	1	2	5	14	16	2	1	
Luzula multiflora									
Lychnis flos-cuculi									
Lycopus europaeus							2	4	10
Lythrum salicaria			20			1			60
Mentha aquatica						1	6	32	21
Myosotis palustris							2		
Oenanthe lachenalii									
Phleum arenarium									
Phragmites australis			1			1		16	5
Plantago lanceolata									
Plantago major								3	
Poa annua		88			1	5			6
Poa pratensis	13		83				1	10	
Poa trivialis									
Polygonum amphibium								1	
Polygonum aviculare									
Polygonum convolvulus									
Potamogeton x zizii									
Potamogeton polygonifolius					1				
Potentilla anserina									10
Potentilla erecta		1	1		1	1			
Prunella vulgaris								5	5

vervolg Tabel 2

soorten	HP 1994	HP 1995	HP 1996	CP 1994	CP 1995	CP 1996	K 1994	K 1995	K 1996
Ranunculus aquatilis									
Ranunculus flammula						2		1	9
Ranunculus repens			2						4
Ranunculus sceleratus							2		1
Rhinanthus minor									
Rorippa palustris							2		
Rosa pimpinellifolia			2	1	2	13	6	2	2
Rubus caesius	1		1	5	10	6	22	7	9
Rumex acetosa									
Rumex acetosella		3	3	1	16	8		25	1
Rumex crispus									
Rumex hydrolapathum							1		
Sagina procumbens		17	63				2	3	12
Salix repens	26	79	82		47	65	52	77	69
Samolus valerandi								1	
Scirpus lacustris subsp. tabernaemontani									
Scirpus maritimus									
Scirpus setaceus								2	
Scutellaria galericulata								2	
Senecio					9	2		2	
Senecio jacobaea.		1						1	
Senecio sylvaticus			2			12			38
Senecio viscosus	1			2			12		
Senecio vulgaris									
Sonchus arvensis						7			7
Spergularia maritima	1	3							
Stellaria media		1							
Taraxacum laevigatum							1		
Trifolium dubium									
Trifolium pratense									2
Trifolium repens									
Triglochin palustris									1
Typha angustifolia	1							1	
Typha latifolia									
Urtica dioica			1						
Veronica catenata						2			
Veronica chamaedrys									
Veronica officinalis						4			13
Vicia cracca									
Viola									
Viola canina						2			
Totaal aantal soorten	24	31	36	19	31	44	42	51	47

vervolg Tabel 2

	PN		PW			PZ		GZO		
	1994	1996	1994	1995	1996	1995	1996	1994	1995	1996
soort										
Agrostis canina	36	99			87		65			54
Agrostis capillaris						4			5	
Agrostis stolonifera	16	5	31	68	5	52	12	49	65	50
Agrostis vinealis										
Aira praecox										
Alisma plantago-aquatica	4		4	7				10	5	
Ammophila arenaria			28							
Betula										
Calamagrostis epigejos	6	79		75	99	56	86		20	55
Callitriche platycarpa										
Calluna vulgaris		10			1		1			
Campunula rotundifolia										
Cardamine pratensis	1		2	1			1	14	9	5
Carex arenaria	6	46	13	16	27	34	20	53	16	17
Carex distans							3			
Carex disticha		1								
Carex flacca						12			7	
Carex nigra							2			
Carex oederi subsp. oederi	32	25		17	23	28	33		46	49
Carex pseudocyperus	2	2	1	2			1			
Carex rostrata									1	
Carex trinervis	7	26	19	28	31	1	5		1	7
Centaurium erythraea										
Centaurium littorale							1	4		
Cerastium arvense		2					2			5
Cerastium fontanum subsp. vulgare										
Cerastium fontanum						2		1	2	
Chamerion angustifolium	2									
Chenopodium rubrum	4	8					1	1		6
Cirsium arvense	1	3	4	5	14	35	1		1	12
Cirsium palustre		26			26	4	73	3	3	14
Cirsium vulgare										
Corynephorus canescens										
Crataegus monogyma										
Eleocharis palustris subsp. uniglumis		8			17		11			51
Eleocharis palustris		0	1	9		23	7	36	40	
Empetrum nigrum		25			12		5			13
Epilobium hirsutum				22	11	3			1	13
Epilobium palustre										
Epilobium parviflorum		7			14		12			6
Epilobium tetragonum	23		49	34		46			4	
Equisetum fluviatile				1						
Erica tetralix		2			2					
Erodium glutinosum										
Eryngium campestre										
Euphrasia stricta									8	
Festuca ovina	8	7	12	2	4	2	2	10	10	26
Festuca rubra subsp. commutata										
Festuca rubra							3			
Galium palustre	4	19	1		8	10	31	7	5	9
Galium uliginosum				2	11		1		8	4
Galium verum										

vervolg Tabel 2

soorten	PN 1994	PN 1996	PW 1994	PW 1995	PW 1996	PZ 1995	PZ 1996	GZO 1994	GZO 1995	GZO 1996
Gnaphalium luteo-album		7					4			
Gnaphalium uliginosum	21	29			1	7	52	1	9	78
Hieracium pilosella					1					
Hippuris vulgaris						1				
Holcus lanatus		9	1	1	16	11	60	10	15	35
Hydrocotyle vulgaris	8	24		3	12	38	76	36	58	64
Hypericum dubium	30									
Hypericum quadrangulum		32		30	65	16	42		2	4
Hypochaeris radicata										
Iris pseudacorus	8	16	9	14	23	2	36	36	26	50
Juncus alpinoarticulatus subsp. atricapillus	33	11	79	75	32	49	18		47	62
Juncus ambiguus	46		57	31	1	49	6	82	63	18
Juncus articulatus	76	61	99	100	99	100	88	85	93	91
Juncus bulbosus ssp. bulbosus					1					
Juncus bufonius		16		29	31	28				64
Juncus bulbosus										
Juncus conglomeratus	85	95	94	79	90	100	78	1	45	31
Juncus effusus	1	60		3	19	2	32		7	21
Juncus gerardi				4		47	1		2	
Juncus subnodulosus		38		15	14	1	6		33	2
Leontodon autumnalis	1						1	2		
Leontodon saxatilis									6	16
Lepidium ruderale										
Lolium perenne										
Lotus corniculatus subsp. corniculatus		6								1
Lotus corniculatus	4		3							
Lotus uliginosus		8		8	6	32	18	2	25	51
Luzula campestris	2							4	2	
Luzula multiflora		2			1					
Lychnis flos-cuculi									4	
Lycopus europaeus	2	28	1	4	8	2	23	8	11	26
Lythrum salicaria		33			25					39
Mentha aquatica	17	78		30	50	70	84	12	48	75
Myosotis palustris	1						4	3		
Oenanthe lachenalii						1				
Phleum arenarium										
Phragmites australis	6	39		20	39	11	13		9	16
Plantago lanceolata					2		1	6	7	10
Plantago major	3	17		1	12		13			9
Poa annua				4	1	2	1			
Poa pratensis	4	9			1	11	10			12
Poa trivialis						2				
Polygonum amphibium	6	5	6	9	9	43	35	57	66	43
Polygonum aviculare										
Polygonum convolvulus										
Potamogeton x zizii										
Potamogeton polygonifolius										
Potentilla anserina	3	30			1	82	50	49	57	90
Potentilla erecta										5
Prunella vulgaris								7	10	21

vervolg Tabel 2

	PN			PW			PZ		GZO		
soorten	1994		1996	1994	1995	1996	1995	1996	1994	1995	1996
Ranunculus aquatilis	1								1	2	
Ranunculus flammula						4			2	31	34
Ranunculus repens								5	6	3	5
Ranunculus sceleratus	1			1	6				9	2	4
Rhinanthus minor									1	8	
Rorippa palustris									1		
Rosa pimpinellifolia											
Rubus caesius	21		8	1		4	12	1			19
Rumex acetosa						1				1	
Rumex acetosella	2		24			2	1			2	
Rumex crispus							6				
Rumex hydrolapathum	3			4	4					3	
Sagina procumbens	10		82			21	38	90	10	35	82
Salix repens		25	84	14	96	96	91	89	10	57	76
Samolus valerandi	19		9			3	4	9	2	44	63
Scirpus lacustris subsp. tabernaemontani					1		2	2		2	
Scirpus maritimus					4		1				
Scirpus setaceus		2		1			11			8	
Scutellaria galericulata	5		14			4		9		1	6
Senecio											
Senecio jacobaea											
Senecio sylvaticus			3			1					19
Senecio viscosus		2							3		
Senecio vulgaris			2								
Sonchus arvensis								1			21
Spergularia maritima											
Stellaria media											
Taraxacum laevigatum											
Trifolium dubium								1			
Trifolium pratense			3			2					
Trifolium repens			14			2	2	2	1	20	47
Triglochin palustris											
Typha angustifolia		2		30	28		5				
Typha latifolia										1	
Urtica dioica		1									
Veronica catenata	1			1	27		7		1	16	
Veronica chamaedrys											
Veronica officinalis								1			
Vicia cracca											2
Viola							1				
Viola canina		1								2	
Totaal aantal soorten		52	52	30	41	54	52	60	42	61	56

Tabel 3a:

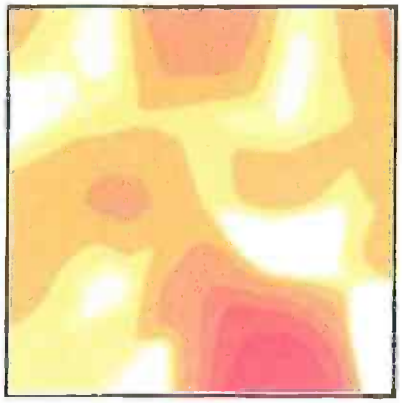
Een aantal soorten van gemeenschappen van natte, kalkrijke duinvalleien voorkomend in de 7 pq's.

De resultaten zijn ingedeeld m.b.v de volgende calssificatie:

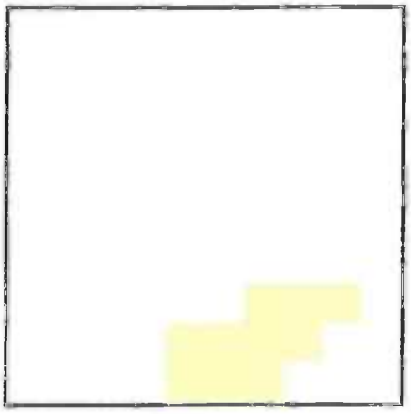
n = nieuwe soort
d = verdwenen soort
+ = toename soort
- = afname
s = onveranderd
r = overige

Natte Pioniers	HP	CP	K	PN	PW	PZ	GZO
Carex oederi subsp. oederi	s	+	+	-	+	+	+
Centaurium erythraea		s					
Centaurium littorale						n	d
Eleocharis palustris			r		d	-	d
Eleocharis palustris subsp. uniglumis		n	n	n	n	n	n
Gnaphalium luteo-album			n	n		n	
Gnaphalium uliginosum		n	+	+	n	+	+
Juncus alpinoarticulatus	-	-	-	-	-	-	+
Juncus bufonius	d	-	+	n	s	d	n
Samolus valerandi		d	-	n	+	+	
Scirpus setaceus		d	d	d	d	d	
Schraallanden							
Carex flacca	d					d	d
Carex rostrata		+					d
Carex trinervis	+		r	+	+	+	+
Euphrasia stricta							d
Hydrocotyle vulgaris		n	+	+	+	+	+
Juncus conglomeratus	s	+	d	+	r	-	+
Lotus uliginosus		s		n	s	-	+
Luzula multiflora				n	n		
Lychnis flos-cuculi							d
Oenanthe lachenalii						d	
Potentilla erecta	s						n
Ruigten							
Calamagrostis epigejos	+	+	+	+	+	+	+
Salix repens	+	+	r	+	s	s	+
Urtica dioica	n			d			

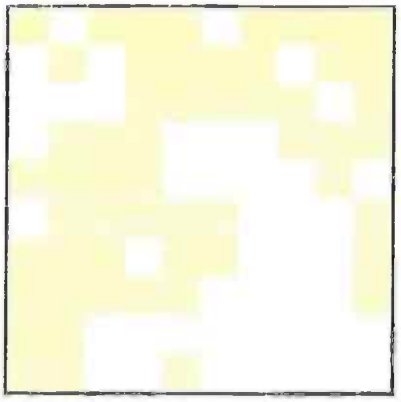
Verandering in de verspreiding van *Salix repens* van 1994 - 1996



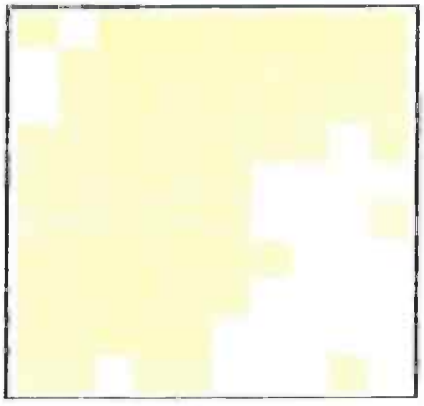
% humus



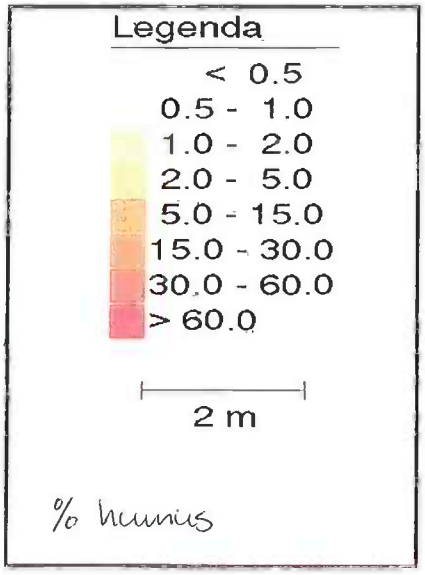
1994

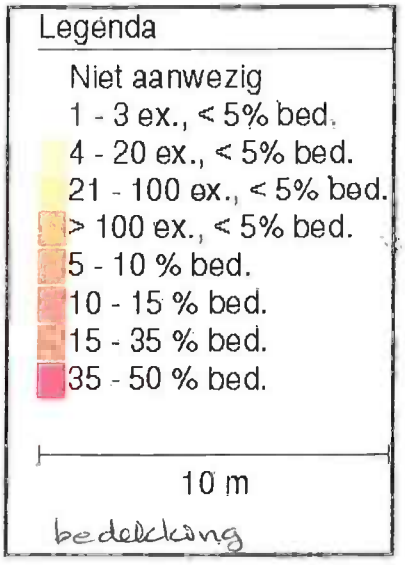


1995



1996





Tabel 3b: Een aantal soorten van gemeenschappen van andere milieus voorkomend in de 7 pq's

Droge duin graslanden	HP	CP	K	PN	PW	PZ	GZO
Agrostis capillaris	d		-			d	d
Aira praecox	d	d					
Carex arenaria	+	-	r	+	+	-	s
Cerastium arvense	n			n		n	n
Corynephorus canescens		d	d				
Festuca ovina	+	+	+	s	s	s	+
Galium verum			n				
Leontodon saxatilis		d					n
Lotus corniculatus	d			d	d		
Luzula campestris	s	s	d	d			d
Plantago lanceolata					n	n	s
Poa pratensis	r		d	+	n	s	n
Rosa pimpinellifolia	n	+	s				
Rumex acetosella	s	r	-	+	n	d	d
Senecio jacobaea	d		d				
Viola canina		n		d			d
Heide							
Calluna vulgaris	r	+	d	n	n	n	
Empetrum nigrum	r		s	n	n	n	n
Erica tetralix	+	+		n	n		
Graslanden							
Agrostis stolonifera	n	r	-	-	-	-	r
Carex nigra						n	
Cirsium palustre	n	n	+	n	n	+	+
Holcus lanatus	+	n	r	n	+	+	+
Potentilla anserina			n	+	n	-	+

Moerassen	HP	CP	K	PN	PW	PZ	GZO
Carex disticha			d	n			
Carex pseudocyperus				s	d	n	
Eleocharis palustris			r		d	-	d
Hippuris vulgaris			d			d	
Lycopus europaeus			+	+	+	+	+
Mentha aquatica		n	r	+	+	+	+
Phragmites australis	n	n	-	+	+	s	+
Rumex hydrolapathum			d	d	d		d
Typha angustifolia	d		d	d	d	d	
Veronica catenata		n		d	d	d	d
Kwelders							
Carex distans			d			n	
Juncus gerardi					d	-	d

Bijlage 2: De stikstofcyclus in een gesimuleerde primaire, natte duinvallei

Uitwerking van de resultaten van de stikstof balans:

>Bereking van N_{in}:

Omgerekend naar een periode van 16 weken: per week gem. 120 liter, 39 bakken
==> 3.0769 l/bak/week. Er is gemiddeld (aan de hand van bepalingen) 0.216 mol NO_3^- per liter opgebracht en gemiddeld 0.298 mol NH_4 per liter, dus over de gehele periode is 354.741 mg N toegevoegd.

Aanname:
N_{in} is constant over gehele periode

>Bepaling van N_{grond}: (24/10/96)

Berekening:
(ml monster getit.-blanco)*0.05*14*100%/g droge grond = % N/kg gewas

Omrekenen naar hoeveel N in 2.5 cm toplaag zit en vermenigvuldigen met 10 % (factor b);
massa grond : 2.4 * 1.7 * 0.25 *1.6 = 1.632 kg

>Bepaling van N_{plant}: (25/10/96)

Berekening:
(ml monster - bl).*14 * 0.05 * 100/ gram = % N/kg gewas

>Bepaling van $N_{effluent}$:

3 X gemeten: 27 juli, 2 september en 30 september 1996

Berekening:
Bepaling [NO3] en [NH4] (mg/l), omgerekend naar totaal mg N in een periode van 16 weken m.b.v gemiddelden.

Aannames:
- aantal liters in = aantal liters uit

Tabel 4: Resultaten stikstof-balans

Afkortingen:

P= mesocosm met alleen planten
O= mesocosm met alleen organische stof
P+O= mesocosm met plant met organische stof

Bak nummer		N in mg(NO3+NH4) Totaal	Grond gem. N tot mg N tot	effluent mg(NO3+NH4) totaal	Totaal plant (- begin) mg N tot	verschil mg N tot
blanco						
begin			0.123			
	5 /	354.7208952	0.475	144.2986454		210.8968
	17 /	354.7208952	0.325	90.07517172		264.9712
	35 /	354.7208952	0.461	200.4339786		154.7483
	37 /	354.7208952	0.122	196.9438877		157.8986
sd			*0.16396265*	*52.02167155*		*52.048897*
gemiddelde			*0.346*	*157.938*		*197.129*
Calamagrostis						
begin			3.829			
	13 o	354.7208952	4.309	338.4031824		20.6266
	31 o	354.7208952	5.027	168.8412361		190.9071
	38 o	354.7208952	3.133	291.1843295		66.6697
gemiddelde			*4.156*	*266.143*		*92.734*
sd			*0.95631956*	*87.51067192*		*88.08172*
	4 p	354.7208952	3.042	59.0632758	25.6761	324.3755
	6 p	354.7208952	0.7784	13.9048981	35.2319	334.1722
	14 p	354.7208952	0.7029	19.90209968	32.4926	342.8333
gemiddelde			*1.508*	*30.95675786*	*31.1335*	*333.7937*
sd			*1.32911245*	*24.52496421*	*4.92072575*	*9.2347047*
	1 p+o	354.7208952	3.795	74.26399594	42.8499	327.1019
	2 p+o	354.7208952	3.382	54.70391188	43.8271	347.2261
	36 p+o	354.7208952	2.548	105.993373	35.8821	287.1576
gemiddelde			*3.242*	*78.32042692*	*40.8530*	*320.4952*
sd			*0.63525154*	*25.88422645*	*4.33259959*	*30.574354*
Carex						
begin			8.018			
	9 o	354.7208952	5.813	124.4039627		236.1300
	12 o	354.7208952	4.310	185.5741683		173.4568
	28 o	354.7208952	4.378	174.0253124		185.0738
gemiddelde			*4.834*	*161.3344812*		*198.2202*
sd			*0.84877566*	*32.49986789*		*33.340721*
	20 p	354.7208952	0.499	57.77230625	26.4962	323.9438
	23 p	354.7208952	0.266	24.01432749	19.6808	350.6537
	34 p	354.7208952	0.572	33.15382253	17.9894	340.1287
gemiddelde			*0.446*	*38.31348543*	*21.3888*	*338.2421*
sd			*0.15975535*	*17.46043737*	*4.50324599*	*13.454514*
	3 p+o	354.7208952	3.667	33.78033552	18.7576	343.3657
	8 p+o	354.7208952	3.0783	18.87420006	29.4358	347.2376
	18 p+o	354.7208952	3.8263	10.59190857	21.1879	347.9511
gemiddelde			*3.524*	*21.08214805*	*23.1271*	*346.1848*
sd			*0.39409213*	*11.75083239*	*5.59697732*	*2.4673694*

Tabel 4: Resultaten stikstof-balans

Afkortingen:

P= mesocosm met alleen planten
O= mesocosm met alleen organische stof
P+O= mesocosm met plant met organische stof

Bak nummer		N in mg(NO3+NH4) Totaal	Grond gem. N tot mg N tot	effluent mg(NO3+NH4) totaal	Totaal plant (- begin) mg N tot	verschil mg N tot
blanco						
begin			0.123			
	5 /	354.7208952	0.475	144.2986454		210.8968
	17 /	354.7208952	0.325	90.07517172		264.9712
	35 /	354.7208952	0.461	200.4339786		154.7483
	37 /	354.7208952	0.122	196.9438877		157.8986
sd			*0.16396265*	*52.02167155*		*52.048897*
gemiddelde			*0.346*	*157.938*		*197.129*
Calamagrostis						
begin			3.829			
	13 o	354.7208952	4.309	338.4031824		20.6266
	31 o	354.7208952	5.027	168.8412361		190.9071
	38 o	354.7208952	3.133	291.1843295		66.6697
gemiddelde			*4.156*	*266.143*		*92.734*
sd			*0.95631956*	*87.51067192*		*88.08172*
	4 p	354.7208952	3.042	59.0632758	25.6761	324.3755
	6 p	354.7208952	0.7784	13.9048981	35.2319	334.1722
	14 p	354.7208952	0.7029	19.90209968	32.4926	342.8333
gemiddelde			*1.508*	*30.95675786*	*31.1335*	*333.7937*
sd			*1.32911245*	*24.52496421*	*4.92072575*	*9.2347047*
	1 p+o	354.7208952	3.795	74.26399594	42.8499	327.1019
	2 p+o	354.7208952	3.382	54.70391188	43.8271	347.2261
	36 p+o	354.7208952	2.548	105.993373	35.8821	287.1576
gemiddelde			*3.242*	*78.32042692*	*40.8530*	*320.4952*
sd			*0.63525154*	*25.88422645*	*4.33259959*	*30.574354*
Carex						
begin			8.018			
	9 o	354.7208952	5.813	124.4039627		236.1300
	12 o	354.7208952	4.310	185.5741683		173.4568
	28 o	354.7208952	4.378	174.0253124		185.0738
gemiddelde			*4.834*	*161.3344812*		*198.2202*
sd			*0.84877566*	*32.49986789*		*33.340721*
	20 p	354.7208952	0.499	57.77230625	26.4962	323.9438
	23 p	354.7208952	0.266	24.01432749	19.6808	350.6537
	34 p	354.7208952	0.572	33.15382253	17.9894	340.1287
gemiddelde			*0.446*	*38.31348543*	*21.3888*	*338.2421*
sd			*0,15975535*	*17.46043737*	*4.50324599*	*13.454514*
	3 p+o	354.7208952	3.667	33.78033552	18.7576	343.3657
	8 p+o	354.7208952	3.0783	18.87420006	29.4358	347.2376
	18 p+o	354.7208952	3.8263	10.59190857	21.1879	347.9511
gemiddelde			*3.524*	*21.08214805*	*23.1271*	*346.1848*
sd			*0.39409213*	*11.75083239*	*5.59697732*	*2.4673694*

Vervolg tabel 4

Samolus						
begin			4.708			
	25 o	354.7208952	1.827	231.4552737		125.0928
	27 o	354.7208952	1.389	199.55483		156.5549
gemiddelde			*1.608*	*215.505*		*140.824*
sd			*0.30997262*	*22.55702003*		*22.247047*
	11 p	354.7208952	0.410	75.94356505	21.8715	301.0592
	40 p	354.7208952	0.755	55.85801165	29.8740	329.4915
gemiddelde			*0.582*	*65.90078835*	*25.8727531*	*315.2754*
sd			*0.243347*	*14.20263101*	*5.65868614*	*20.104664*
	7 p+o	354.7208952	1.546	82.45081386	34.9731707	308.7892
	15 p+o	354.7208952	1.368	43.37248894	31.9221	344.6384
	22 p+o	354.7208952	1.5136	22.61842054	37.1743	341.6787
	24 p+o	354.7208952	1.525	43.73226763	30.3424	342.8556
gemiddelde			*1.488*	*48.043*	*33.603*	*334.490*
sd			*0.08124034*	*24.97133678*	*3.05987578*	*17.177311*
Schoenus						
schoen			3.238			
	10 o	354.7208952	3.555	167.6726553		190.6028
	32 o	354.7208952	3.065	319.8293253		37.9564
	39 o	354.7208952	2.809	188.1074707		169.4222
gemiddelde			*3.143*	*225.2031505*		*132.6605*
sd			*0.37895681*	*82.58317111*		*82.697024*
	16 p	354.7208952	0.514	83.26326857	28.7396	300.7112
	30 p	354.7208952	0.465	33.3244892	18.2343	340.0955
	33 p	354.7208952	0.423	50.82278046	21.5143	325.8353
gemiddelde			*0.467*	*55.80351274*	*22.8294*	*322.2140*
sd			*0.04562261*	*25.3392224*	*5.37466172*	*19.940286*
	19 p+o	354.7208952	2.802	65.54857956	23.3438	315.3177
	26 p+o	354.7208952	3.933	74.84767169	24.3547	308.1610
	29 p+o	354.7208952	3.278	192.3377877	21.7496	187.4109
gemiddelde			*3.338*	*110.9113463*	*23.1494*	*270.2965*
sd			*0.56815102*	*70.67048389*	*1.31337368*	*71.870213*