

DECOMPOSITIEMETINGEN IN HET  
LAUWERSMEERGEBIED T.B.V.  
MODEL EGRAS

Joep de Leeuw



Groningen  
februari 1987

D 374

U 379

DOCTORAALVERSLAG/SCRIPTIE

Vakgroep Plantenoecologie R.U.G.  
Biologisch Centrum  
Haren (Gn).

Doctoraalverslagen/scripties van de Vakgroep Plantenoecologie zijn interne rapporten, dus geen officiële publicaties.

De inhoud varieert van een eenvoudige bespreking van onderzoeksresultaten tot een concluderende discussie van gegevens in wijder verband.

De conclusies, veelal slechts gesteund door kortlopend onderzoek, zijn meestal van voorlopige aard en komen voor rekening van de auteur(s).

Overname en gebruik van gegevens slechts toegestaan na overleg met auteur(s) en/of Vakgroepbestuur.

DECOMPOSITIEMETINGEN IN HET LAUWERSMEERGEBIED  
T.B.V. HET MODEL "EGRAS"

door Joep de Leeuw

Verslag van een doctoraalonderwerp gedaan aan  
het Laboratorium voor Plantenoecologie te Haren  
(Gr) onder begeleiding van L.F.M.Fresco.

Dit verslag betreft een eerste uitwerking  
van het onderzoek aan decompositie, groei en  
sterfte t.b.v. het simulatiemodel "EGRAS",  
dat in samenwerking met Ronald Hutjes is uit-  
gevoerd.

Groningen  
februari 1987

## INHOUD

1. Inleiding	
1.1 Aanleiding tot het ontwikkelen van het model	1
1.2 Het model	1
1.3 Decompositie	
1.3.1 Introductie van een aantal begrippen	3
1.3.2 Stikstof	3
1.3.3 Factoren die van invloed zijn op decompositie	
1.3.3.1 Fysische eigenschappen van het substraat	5
1.3.3.2 Kwaliteit van het substraat	5
1.3.3.3 Temperatuur	7
1.3.3.4 Vocht	8
1.3.3.5 pH	9
1.3.4 Modellen	9
1.4 Vraagstellingen	10
2. Materiaal en methoden	
2.1 Het gebied	11
2.2 Werkwijze	12
3. Resultaten	
3.1 Afbraak van organisch materiaal	
3.1.1 Berekenen van relative decompositiesnelheid	15
3.1.2 Variantie-analyse	15
3.1.3 Hoofdeffecten	16
3.1.4 Interactie soort en periode	18
3.1.5 Interactie periode en habitat	20
3.1.6 Filters	22
3.2 Stikstof	
3.2.1 Berekenen van relatieve decompositiesnelheid	22
3.2.2 Variantie-analyse	23
3.2.3 Hoofdeffecten	23
3.2.4 Interactie soort en periode	25
3.2.5 Interactie habitat en periode	25
3.3 Verandering organische stof/N-ratio	25
3.4 Weergegevens	28

4. Interpretatie van de resultaten	
4.1 Afbraak van organisch materiaal	
4.1.1 Algemeen	32
4.1.2 Soorten	32
4.1.3 Habitats	33
4.1.4 Filters	35
4.2 Stikstof	
4.2.1 Algemeen	35
4.2.2 Soorten	36
4.2.3 Habitats	37
4.3 Verandering C/N-ratio	37
5. Discussie	39
6. Dankwoord	43
7. Literatuurlijst	44

## 1. Inleiding

### 1.1 Aanleiding tot het ontwikkelen van het model

Reeds vanaf de inpoldering in 1969 wordt er in de Lauwersmeerpolder onderzoek gedaan naar de ontwikkelingen in de vegetatie.

In 1980 is besloten het Schildhoek/Pampusplaatgebied te reserveren als rust- en fourageergebied voor doortrekkende en overwinterende water- vogels. Toen het gebied minder geschikt dreigde te worden door onder andere de toename van *Agrostis stolonifera* en *Phragmites australis* en de voortschrijdende strooiselaccumulatie, besloot men in 1982 het gebied in de zomermaanden (van juni tot oktober) door jongvee te laten begrazen. Er werd een aantal exclosures geplaatst voor wetenschappelijk onderzoek.

In aansluiting hierop werd in 1983 door Friso en van Esch een begin gemaakt met de ontwikkeling van een computermodel om de vegetatiedynamiek in een begraasd terrein te simuleren. Vervolgens is onder leiding van L.F.M. Fresco dit simulatiemodel, "EGRAS" genaamd (Ecological GRASSland Simulator), verder ontwikkeld en worden gegevens verzameld voor de parameterinvulling. (Zie Fresco et al, 1986).

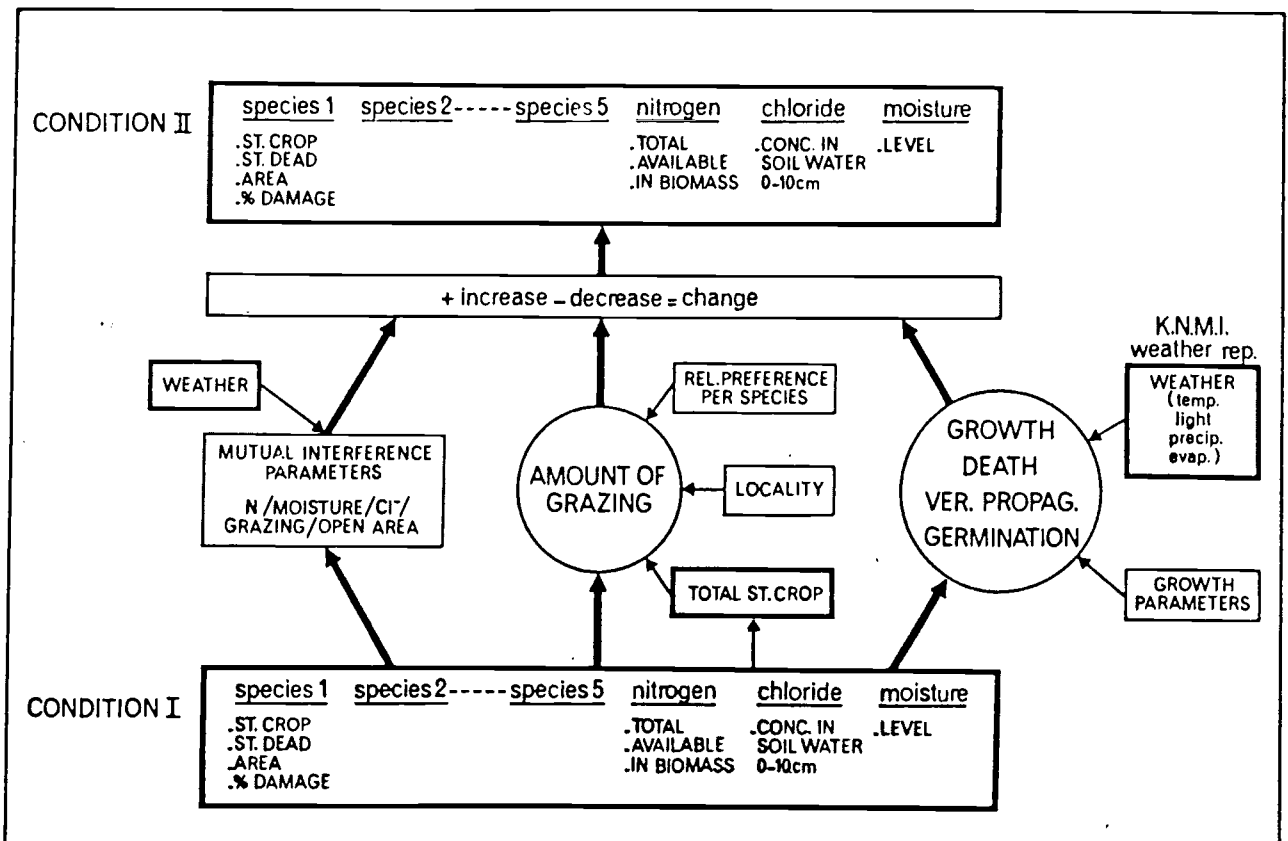
### 1.2 Het model

Het model "EGRAS" simuleert de vegetatiedynamiek binnen één groei- seizoen. Het te simuleren gebied is verdeeld in 25 hexagonale vakken met een oppervlak van 400 m<sup>2</sup>, waarin verschillende vegetatietypen die op de Schildhoek en Pampusplaat voorkomen zijn ondergebracht.

De simulatie wordt uitgevoerd met 5 soorten: *Aster tripolium* ("Aster"), *Agrostis stolonifera* ("Agrostis"), *Puccinellia maritima* ("Puccinellia"), *Phragmites australis* ("Phragmites") en *Salix repens* ("Salix"). Deze soorten zijn over grote oppervlakken dominant en bepalen een groot deel van de phytomassa van het gebied. Bovendien verschillen ze onderling sterk in karakter.

In een simulatie met behulp van het model wordt per vak een aantal variabelen bijgehouden voor elke soort, evenals de hoeveelheid stikstof, zout en het vochtgehalte van de bodem.

In figuur 1 wordt geïllustreerd, hoe deze variabelen per dag in waarde kunnen veranderen.



Figuur 1. Representatie van de manier waarop in model "EGrAS" de verschillende parameters de variabelen in waarde kunnen doen veranderen. In het tijdsbestek van één dag gaat het systeem over van condition I naar condition II.

In het huidige model, zoals beschreven in het doctoraalverslag van Loonen en Moesker (1985), zijn de snelheden, waarmee het strooisel van de verschillende soorten verdwijnt, constant verondersteld in de tijd. Deze snelheden zijn geschat op basis van niet-systematische waarnemingen van diverse biologiestudenten. Ook het vrijkomen van stikstof uitdood plantemateriaal is tot dusver constant verondersteld. Loonen en Moesker (1985) hebben er reeds op gewezen, dat het model "EGRAS" waarschijnlijk verbeterd kan worden, wanneer de decompositie-snelheden niet constant worden verondersteld in de tijd, maar afhankelijk worden gesteld van temperatuur en bodemvochtigheid. Dit onderzoek is opgezet om decompositiesnelheden te meten en na te gaan hoe deze afhangen van klimatologische variabelen, met nadruk op de stikstofcyclus.

## 1.3 Decompositie

### 1.3.1 Introductie van een aantal begrippen

Onder decompositie wordt verstaan de afbraak van dood organisch materiaal en het vrijkomen van nutriënten in een voor groene planten opneembare vorm (Swift et al, 1979). Dit laatste echter, mineralisatie genaamd, wordt in decompositie-onderzoek meestal niet betrokken; ook in dit onderzoek wordt de term decompositie alleen gebruikt voor de afbraak van materiaal.

Decompositie is een zeer gecompliceerd proces. Mason (1976) onderscheidt een aantal deelprocessen: "leaching", "weathering" en "biological action". Leaching is het uitspoelen van gemakkelijk in water oplosbare celbestanddelen en speelt met name een rol op het moment, dat organisch materiaal in het decompositiesysteem komt. Weathering is verwerking van materiaal door enkel fysisch- mechanische processen (bijv. neerslag, vorst, uitdrogen, wind, golfslag). Biological action is het meest omvattende deelproces. Bacteriën en schimmels zijn de belangrijkste organismen, die verantwoordelijk zijn voor decompositie. De bijdrage van grote bodemdieren is meestal beperkt tot het verkleinen van materiaal, waarbij de chemische structuur nauwelijks verandert, maar het oppervlak, waarop microorganismen kunnen inwerken, sterk toeneemt. (o.a. Mason, 1976; Charley & Richards, 1983). Bij voortschrijdende decompositie verandert de aard van het substraat voortdurend. Hiermee gepaard gaan veranderingen in de concurrentiepositie van microorganismen en treedt er een successie op in populaties van deze organismen (Swift et al, 1979; Mason, 1976). Bij deze omzettingprocessen worden complexe organische verbindingen gevormd en ingebouwd in celmateriaal van microorganismen. Tezamen met moeilijk afbreekbare stoffen als cellulose en lignine, die langzaam gemodificeerd worden, ontstaat uiteindelijk een stabiele, moeilijk afbreekbare substantie: humus. Dit proces wordt humificatie genoemd. Het vrijkomen van nutriënten uit humus wordt mineralisatie genoemd (Kemmers & Jansen, 1985).

### 1.3.2 Stikstof

In terrestrische ecosystemen is stikstof vaak beperkend in de nutriënten-voorziening. De mineralisatie van <sup>stikstof kan</sup> dan ook een belangrijke factor zijn in de regulatie van de plantegroei (Swift et al, 1979; Charley & Ricards, 1983;



Kemmers & Jansen, 1985). Stikstof komt hoofdzakelijk voor in organische verbindingen (aminozuren, eiwitten, nucleïnezuren, e.a.); in de bodem is het voornamelijk te vinden in de vorm van eiwit-tanninecomplexen en in humus. Daarbuiten is stikstof schaars aanwezig in ion-vorm (ammonium, nitraat, nitriet) (Swift et al, 1979).

Wanneer plantemateriaal in het decompositiesysteem komt, treedt er in de eerste plaats leaching op, waarbij anorganische stikstof, aminozuren en gemakkelijk oplosbare eiwitten uitspoelen (o.a. Tukey, 1970).

Voor de planten betekent dit vaak een verlies van stikstof. Door reallocatie naar andere delen van de plant kan dit verlies beperkt worden (Tukey, 1970; Clark, 1977; Swift et al, 1979; Chapin, 1980).

Na een periode van leaching kan stikstofimmobilisatie optreden. Het plantemateriaal heeft meestal een aanzienlijk hogere C/N-ratio dan de bodemorganismen, die een C/N-verhouding van ongeveer 4 tot 9 hebben (Swift et al, 1979; Kemmers & Jansen, 1985). Daardoor bestaat er een groot stikstoftekort onder de bodemorganismen. De stikstof wordt gefixeerd en ingebouwd in celmateriaal (Odum et al, 1973; Clark, 1977; Swift et al, 1979; Kemmers & Jansen, 1985).

Tegelijkertijd wordt koolstof als energiebron gebruikt. Ongeveer 60 % hiervan wordt gerespireerd, de rest wordt ingebouwd in microbiologisch weefsel (Kemmers & Jansen, 1985). Bovendien wordt stikstof aan de omgeving onttrokken (Mason, 1976; Swift et al, 1979; Twilley et al, 1986). Melillo & Aber (1984) wijzen er op, dat zo beschikbare stikstof aan de planten onthouden kan worden. In de concurrentie om stikstof kunnen planten niet succesvol competieren tegen microorganismen (Charley & Richards, 1983). Hierdoor wordt stikstof dus tijdelijk geïmmobiliseerd, totdat de microorganismen afsterven. Een deel van de stikstof komt dan vrij en een deel gaat over in de humusfractie (Clark, 1977). Gedurende de stikstof-immobilisatie neemt de C/N-ratio af. Wanneer deze C/N-ratio van bodemorganismen nadert, is er per eenheid omgezet koolstof minder stikstof nodig voor synthesedoeleinden, waardoor minerale stikstof vrijkomt (stikstofmineralisatie) (Charley & Richards, 1983; Kemmers & Jansen, 1985; e.v.a.). Het mineraliseren van stikstof uit humus verloopt aanmerkelijk langzamer dan het vrijkomen van stikstof uit primaire en secundaire bronnen (Clark, 1977).

### 1.3.3 Factoren die van invloed zijn op decompositie

#### 1.3.3.1 Fysische eigenschappen van het substraat - kolonisatie

Materiaal zal sneller afgebroken worden naarmate het oppervlak, waarop decomposteerders in kunnen werken, groter zal zijn. Kleine partikelen kunnen aanzienlijk <sup>sneller</sup> afgebroken worden dan grotere (Swift et al, 1979). Weefsels met een relatief groot oppervlak, zoals aerenchym, bevorderen de decompositiesnelheid (Frasco & Good, 1982).

Een waslaagje op de bladeren werkt remmend op de decompositie (Swift et al, 1979) en ook leaching wordt er door beperkt (Tukey, 1970; Chapin, 1980). Hardere bladeren worden minder snel afgebroken dan wekere (Mason, 1976; Swift et al, 1979).

Beharing van de bladen kan remmend werken voor bodemorganismen, (Swift et al, 1979) maar verhoogt anderzijds de vangbaarheid en daarmee de kolonisatie van microben, die via de lucht worden aangevoerd (Bell, 1974). Monocotylen hebben parallelnervige bladeren en zijn daarmee moeilijker koloniseerbaar dan bladeren van dicotylen, die vaak een netvormige nervatuur hebben. Bovendien hebben bladeren van dicotylen meestal meer stomata, waarlangs microben binnen kunnen dringen (Bell, 1974). De mate waarin al deze factoren een rol spelen, is tot dusver niet kwantificeerbaar.

#### 1.3.3.2 Kwaliteit van het substraat - nutriëntenvoorziening

Koolstof.

De decompositiesnelheid van plantemateriaal hangt af van de snelheden, waarmee de samenstellende delen verbruikt kunnen worden. De afbraaksnelheid neemt af van oplosbare suikers en polysacchariden naar resp. hemicellulose, cellulose en lignine (Swift et al, 1979). Wassen en fenolen worden nog moeilijker afgebroken (Minderman, 1968).

De verhouding van in water oplosbare stoffen en niet oplosbare stoffen kan bepalend zijn voor de decompositiesnelheid (Roswall et al, 1975; Swift et al, 1979). Lignine-gehalte en/of cellulose-gehalte worden vaak gezien als de mate waarin decompositie vertraagd wordt (Swift et al, 1979; Rice & Tenore, 1981) of als maat voor decompositiesnelheid gebruikt (Meentemeyer, 1978; Swift et al, 1979; Melillo & Aber, 1984).

Stöcklin & Gisi (1984) schrijven een lagere decompositiesnelheid van grassen in vergelijking met kruiden toe aan een hoger cellulose- en lignine-gehalte van grassen.

Stikstof.

In 1.3.2 is de behoefte aan stikstof onder bodemorganismen reeds ter sprake gekomen. Satchell & Lowe (1967) bijvoorbeeld toonden aan, dat regenwormen (*Lumbricus terrestris*) een sterke voorkeur hebben voor stikstofrijk materiaal. Alexander (1977) constateerde een verhoging van de decompositiesnelheid, wanneer stikstof werd toegediend. In de literatuur wordt dan ook veel aandacht besteed aan de invloed van het stikstof-gehalte van het materiaal op de decompositie. Twilley et al (1986) vonden voor mangrovebossen een sterke relatie tussen de verandering in stikstofconcentratie en de decompositiesnelheid en suggereerden, dat verschillen in decompositiesnelheid van verschillende soorten gerelateerd is aan het stikstof-gehalte. Veel auteurs (o.a. Mason, 1976; Rice & Tenore, 1981; Frasco & Good, 1982; Buth & de Wolf, 1985; Bakker & de Leeuw, manuscript; Twilley et al, 1986) vinden een relatie tussen decompositiesnelheid en de C/N-ratio van het uitgangsmateriaal en verklaren daarmee gedeeltelijk de gevonden verschillen tussen de soorten. Charley & Richards (1983) wijzen er echter met nadruk op, dat de structurele samenstelling van het substraat, waarbij cellulose en lignine worden genoemd, in belangrijkere mate de decomposteerbaarheid bepalen dan de C/N-ratio of het stikstof-gehalte op zich.

Bij voortschrijdende decompositie verandert de C/N-ratio van het substraat. Deze veranderingen zijn vooral toe te schrijven aan veranderingen in het stikstofgehalte van het materiaal. (Rice & Tenore, 1981; Twilley et al, 1986). Het koolstofgehalte blijft lange tijd gelijk en neemt dan eventueel slechts langzaam af (Twilley et al, 1986). Buth & de Wolf (1985) vonden, dat de decompositiesnelheid alleen gedurende de eerste acht weken gerelateerd was aan de C/N-ratio. Daarna worden waarschijnlijk andere nutriënten dan stikstof beperkend. Volgens Swift et al (1979) ligt die grens bij een C/N-ratio van ongeveer 20.

Het stikstofgehalte is ook van invloed op de stikstofimmobilisatie. Melillo & Aber (1984) vermelden, dat stikstofarm detritus een hogere stikstofimmobilisatie heeft dan stikstofrijk detritus en bovendien, dat stikstofimmobilisatie positief gecorreleerd is met het lignine-gehalte van het uitgangsmateriaal.

Stikstofrijk materiaal heeft ook een grotere mineralisatiesnelheid (Kemmers & Jansen, 1985).

Overige componenten.

Polyfenolen, die als afweerstoffen in planten aanwezig kunnen zijn, (vaak wordt tannine genoemd), kunnen de decompositie aanmerkelijk vertragen. (Mason, 1976; Swift et al, 1979; Twilley et al, 1986).

Regenwormen blijken een afkeer te hebben van tannine (Satchell & Lowe, 1967). Arms et al (1974) toonden aan, dat het fourageergedrag van vlinders gestimuleerd kan worden door natrium, en zij opperden, dat terrestrische planten door een laag natriumgehalte te handhaven, waardoor herbivoren aangewezen worden op andere bronnen om in hun natrium-behoefte te voorzien, de begrazingsdruk zouden kunnen verlagen.

Swift et al (1979) stellen, dat dit dan zeker ook voor bodem-organismen kan gelden.

#### 1.3.3.3 Temperatuur

De temperatuur is van invloed op de enzymactiviteit en groei van decomposterende organismen. Hoewel de optima verschillen voor de verschillende organismen, wordt algemeen aangenomen, dat de decompositie-snelheid toeneemt met de temperatuur tot ruim boven de 20° C (Mason, 1976; Swift et al, 1979).

Floate (1970b) heeft in het laboratorium respiratiemetingen gedaan (meten van de CO<sub>2</sub>-ontwikkeling) en vond een toename van de decompositie-snelheid in de range van 5 tot 30° C. Nyhan (1975) vond, eveneens met laboratoriumproeven, een optimum bij 40°C.

In het veld zijn relaties met temperatuur meestal veel minder duidelijk. Jackson et al (1986) beschrijven een lineair verband tussen de decompositie-snelheid van *Spartina anglica* en de bodemtemperatuur op 10 cm diepte in een range van 3 tot 14°C. Kirby & Gosselink (1976) vinden in de zomer een ongeveer twee maal zo hoge decompositiesnelheid van *Spartina* als in de winter. Bakker & de Leeuw (manuscript) vinden hetzelfde voor graslanden. Voor verschillende Eucalyptus-bossen in ZO-Australië bleek geen verband met de temperatuur te bestaan (Hutson & Veith, 1985). Ook voor toendra's, waar decompositiesnelheden van uiteenlopende soorten zijn gemeten, werd niet een dergelijk verband gevonden (Roswall et al, 1975).

Een aantal auteurs vermeldt, dat temperatuur van ondergeschikt belang is in vergelijking met vocht (zie 1.3.3.4) (Nyhan, 1975; Roswall et al, 1975; Hutson & Veith, 1985).

De invloed van temperatuur hangt samen met andere factoren, zoals bodemvochtigheid, vanwege de warmtecapaciteit van water (Swift et al, 1979) en het vegetatiedek (Perfect et al, ongepubl.).

Ook de mineralisatiesnelheid neemt toe met de temperatuur (Floate,1970b; Kemmers & Jansen,1985).

#### 1.3.3.4 Vocht

Voldoende vocht is van essentieel belang voor de groei van microben en van schimmels (hyfen groeien onder turgordruk) (Swift et al,1979). Wanneer het vochtgehalte in de bodem onder de veldcapaciteit daalt, neemt de beschikbaarheid van water snel af. Bij droogte trekt de bodemfauna zich terug in de grond en raken bodemorganismen geïnactiveerd (Mason,1976; Swift et al, 1979).

Floate (1970c) vond met laboratoriumexperimenten een optimale decompositie bij een MHC (Moisture Holding Capacity) van 50 tot 100%. Bij lagere waarden was water onvoldoende beschikbaar; bij hogere waarden werd de aeratie onvoldoende verondersteld. Ook Nyhan (1975) vond, dat de vochtspanning in hoge mate bepalend was voor de decompositie. Birch (1958) toonde aan, dat herhaald natmaken en uit laten drogen een versterkend effect heeft op de decompositie, wat geweten wordt aan regeneratieprocessen van populaties van microorganismen (jeugdige groei van bacterie-populaties vertoont een hogere respitatie).

Kirby & Gosselink (1976) vonden verschillen in decompositiesnelheden in Spartina-vegetaties, die samenhangen met de frequentie van overstromingen. Evenzo vonden Twilley et al (1986) een lagere decompositiesnelheid in mangroves, die verder landinwaarts lagen en minder frequent overstromden. Decompositiemetingen in toendra's toonden geen relatie met gemiddelde dagelijkse regenval of percentage dagen met regenval, maar wel een sterke relatie met langdurige droogte (Roswall et al,1975).

Decompositiesnelheden in Eucalyptusbossen in ZO-Australië blijken significant positief gecorreleerd te zijn met jaarlijkse regenval (Hutson & Veith, 1985). Stöcklin & Gisi (1984) schreven verschillen in decompositiesnelheden in verschillende hooilanden in de Jura toe aan verschillen in droogte. Bakker & de Leeuw (manuscript) konden geen relatie aantonen tussen decompositiesnelheden en grondwaterstanden. Meentemeyer (1978) vergeleek decompositiesnelheden in bossen in uiteenlopende klimaatzones en relateerde deze aan lignine-gehalte van het substraat en een klimaatsfactor, waarbij de laatste, een maat voor energie en vocht, belangrijker bleek dan het lignine-gehalte.

Uit deze opsomming blijkt vocht een belangrijke factor te zijn voor decompositie, maar de manier waarop "vocht" gemeten wordt, lijkt tot verschillende interpretaties te leiden.

Een aantal auteurs vermeldt expliciet, dat vocht meer van invloed is op

decompositie dan temperatuur (Nyhan,1975; Roswall et al,1975; Kirby & Gosselink,1976; Hutson & veith,1985).

In hun artikel over stikstofimmobilisatie vermelden Melillo & Aber (1984) dat met name het abiotisch milieu de decompositiesnelheid bepaalt, terwijl de kwaliteit van het materiaal (c.q.lignine)de mate van immobilisatie beïnvloedt.

Ook de mineralisatiesnelheid is afhankelijk van vocht. Floate (1970c) noemt een optimum bij een MHC van 50%. Rodenburg et al (1985) vinden in vochtiger milieu in heide een grotere mineralisatiesnelheid. Kemmers & Jansen (1985) tenslotte relateren mineralisatie eveneens aan vocht.

#### 1.3.3.5 pH

Hierover wordt weinig vermeld in de literatuur. Wanneer de pH groter is dan 5 kan decompositie optimaal verlopen. Een lagere pH remt de decompositie (Mason,1976; Swift et al,1979; Kemmers & Jansen,1985).

#### 1.3.4 Modellen

Olson (1963) geeft een aantal modellen, die de strooiselaccumulatie en strooiselafbraak beschrijven. De belangrijkste en meest gebruikte daarvan is een negatief exponentieel model, dat de afbraak van een zekere hoeveelheid materiaal beschrijft, zonder dat er nieuw materiaal bij komt:

$$X_t = X_0 * e^{-kt}$$

waarin  $X_t$  de hoeveelheid materiaal overgebleven op tijdstip  $t$  voorstelt,  $X_0$  de hoeveelheid materiaal op tijdstip 0,  $t$  de tijd en  $k$  een constante (decay constant). De constante  $k$  is een maat voor de effectiviteit, waarmee de decomposterende organismen het materiaal afbreken. Daarbij wordt verondersteld, dat het gewichtsverlies voornamelijk door respiratie wordt veroorzaakt, en leaching en fysisch transport van materiaal een ondergeschikte rol spelen.

Afwijkingen van dit model kunnen door verschillende factoren worden veroorzaakt. In het begin wordt vaak een groter gewichtsverlies gevonden dan het model voorspelt, hetgeen niet zozeer is toe te schrijven aan afbraak, dan wel aan uitspoelen van oplosbaar materiaal (leaching). De componenten, waaruit het materiaal bestaat, worden niet metdezelfde snelheid afgebroken.

Odum et al (1973) onderscheiden 3 fasen in decompositiecurven: eerst een snelle gewichtsafname door leaching, dan een fase van afbraak van relatief gemakkelijk afbreekbaar materiaal, gevolgd door een fase van nog langzamere afbraak door het overblijven van resistenter materiaal. Minderman (1968) veronderstelt, dat de afbraak van de verschillende componenten beschreven kan worden door negatief exponentiële functies. Een decompositiecurve is dan een sommatie van deze exponentiële functies. Vaak worden geringere decompositiesnelheden gevonden dan verwacht, als gevolg van de groei van bacteriepopulaties (resynthesis) (Clark & Paul, 1970, genoemd in Swift et al, 1979). Tenslotte kunnen ook invloeden van het abiotisch milieu voor afwijkingen zorgen (zie 1.3.3.3 en 1.3.3.4). Als eerste - en globale - benadering blijkt het model meestal echter wel te voldoen (Mason, 1976; Swift et al, 1979) (zie ook: Stöcklin & Gisi, 1984; Buth & de Wolf, 1985).

#### 1.4 Vraagstellingen

Het doel van dit onderzoek is het schatten van de snelheid, waarmee organisch materiaal wordt afgebroken, resp. het schatten van de snelheid, waarmee stikstof het dode plantemateriaal verlaat, voor materiaal van de verschillende soorten en verschillende habitat-typen, die van belang zijn voor het model "EGRAS", en hoe deze snelheden afhangen van abiotische factoren, zoals die uit weerkundige gegevens gemeten kunnen worden.

In dit onderzoek is, naast de 5 reeds genoemde soorten, een 6e soort betrokken, en wel *Calamagrostis epigejos* ("Calamagrostis"). Deze soort heeft zich de laatste jaren sterk uitgebreid en kent een opvallende strooiselproductie. Mogelijk zal *Calamagrostis* in de toekomst in het model opgenomen worden (Fresco et al, 1986).

Er zijn alleen binnen de enclosure, dus in onbegraasd terrein, decompositiemetingen gedaan, om complicaties, die optreden bij begrazing door koeien (vertrapping, ontnemen van strooisel, urine, faeces, etc.) in eerste instantie te mijden.

## 2. Materiaal en methoden

### 2.1 Het gebied

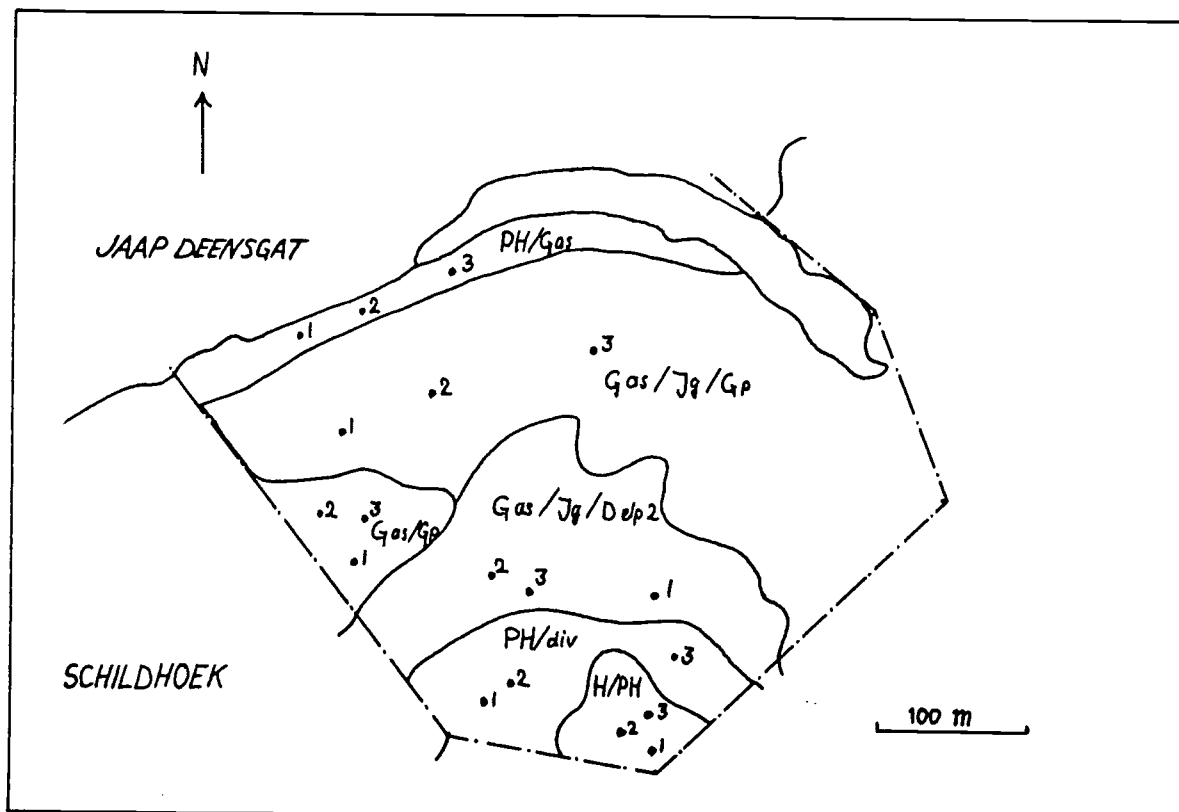
Het onderzoek vond plaats in onbegraasd terrein en wel binnen de grote enclosure op de Schildhoek (ca.12 ha), grenzend aan het Jaap Deensgat. De hoogte neemt van het midden van de plaat (zuidkant enclosure) af in de richting van het Jaap Deensgat van 5 cm beneden NAP tot 65 cm beneden NAP. In die richting neemt de lutumfractie\* toe van lutumarm zand (0 - 3% lutum) tot lichte zavel (5 -12% lutum). De hydrologie van het gebied hangt nauw samen met de hoogte en het bodemtype (zie o.a. Joenje,1978). De vochtigheid wordt in hoofdzaak bepaald door de hoeveelheid neerslag en de verdamping. Op de lagere, lutumrijkere delen kan bij grote vochtigheid het water boven het maaiveld komen te staan. De percolatie van water de bodem in is in de lutumrijkere delen geringer dan in de zandiger delen. Soms (voornamelijk in het winterhalfjaar) fungeert het gebied als spaarbekken en kan dan grotendeels onderlopen. De desalinisatie van het gebied verloopt langzaam en is afhankelijk van de hoogte en de lutumfractie. Wanneer de lage, lutumrijke delen onder water staan, diffundeert zout langzaam naar boven, dat na uitdrogen een sterke toename van de saliniteit kan veroorzaken. Bovengenoemde factoren bepalen in hoge mate de vegetatieontwikkeling (Joenje,1978).

Hieronder volgt een korte karakteristiek van de vegetatietypen, zoals die door de RIJP (1985) worden onderscheiden. Voor een gedetailleerde beschrijving wordt naar deze vegetatiekaart verwezen.

Zie figuur 2. Het hoogste deel wordt gedomineerd door diverse soorten *Salix* met een ondergroei van voornamelijk *Phragmites australis* en *Calamagrostis epigejos*. Op de vegetatiekaart aangeduid met H/PH. Daarop volgt een zone van *Phragmites australis* met een kruidenrijkere ondergroei (PH/div). De lagere delen bestaan uit grazige vegetaties. Allereerst een kruidenrijke vegetatie, gekenmerkt door een vorm van *Agrostis stolonifera*, die zich generatief vermeerdert ("Agrostis aartjes", Reitsma,1981) (G as/Jg/D elp2). Vervolgens een zone, waar een vorm van *Agrostis stolonifera*, die zich vegetatief vermeerdert ("Agrostis vegetatief"), samen met *Juncus gerardii* een mozaïek vormt (G as/Jg/G p). Aan de westkant van de enclosure komt een vegetatietype voor, dat voorheen door *Agrostis stolonifera* en *Puccinellia maritima* werd gedomineerd (G as/G p). Het voorkomen van *Puccinellia* binnen de enclosure is inmiddels vrijwel beperkt tot plaatselijke laagtes,

\* ) lutum is de fractie bodemdeeltjes kleiner dan 2µm





Figuur 2. Grote exclusie op de Schildhoek met de ligging van de plotjes in de verschillende vegetatietypen, naar de vegetatiekaart van 1984 (RIJP, 1985). (H/PH = Salix-type, PH/div = Phragmitestype, Gas/Jg/Dep2 = Agrostis-aartjes-type, Gas/Gp = Puccinellia-type, Gas/Jg/Gp = Agrostis-vegetatief-type, PH/Gas = oever)

waarin soms zelfs nog Salicornia en Sueda voor kunnen komen. Langs de oever van het Jaap Deensgat tenslotte wordt een weer wat kruidenrijkere vegetatie gevonden, met aan de oostzijde een rietkraag (PH/Gas).

Met name in het winterhalfjaar grazen er Grauwe ganzen en Smienten op de lage grazige vegetaties.

## 2.2 Werkwijze

Om decompositiesnelheden te meten is gebruik gemaakt van de litterbag-techniek, i.e. het volgen van de afbraak in een zogenaamde litterbag. Het gebruik maken van een litterbag is een zeer gangbare methode voor decompositiemetingen, waarbij de afbraak van een zekere hoeveelheid materiaal wordt gevolgd. De methode is relatief eenvoudig en leent zich vooral voor vergelijkend onderzoek (Mason, 1976; Swift et al, 1979).

In het voorjaar werd vers groen materiaal verzameld van Aster (alleen

bladen), *Agrostis*, *Phragmites*, *Puccinellia*, *Calamagrostis* (bladen en stengels) en *Salix* (nieuwe twijgen met blaadjes). Omdat de groei pas vrij laat goed op gang kwam en niet voor alle soorten gelijk viel, is er in verschillende perioden in mei geoogst (zie tabel 1).

Tabel 1. Data van oogsten en inzetten. Tussen haakjes zijn dagnummers gegeven.

SOORT	OOGSTDATUM	INZETDATUM
Aster	22,29 mei (142,149)	28,29 mei, 4 juni (148,149,155)
<i>Agrostis</i>	9 mei (129)	14,15 mei (134,135)
<i>Calamagrostis</i>	22 mei (142)	28,29 mei (148,149)
<i>Phragmites</i>	9 mei (129)	14,15 mei (134,135)
<i>Puccinellia</i>	21 mei (141)	28,29 mei (148,149)
Filters	-	25 april (115)

Het materiaal werd gedroogd bij 70°C. In poly-gebreide nylonzakjes met een maaswijdte van 2.5 mm werd losjes (i.e. niet samengedrukt) 3 tot 5 gram droog materiaal gedaan. Met een wortelboor ( $\emptyset = 10\text{cm}$ ) werden ondiepe gaten gemaakt tot 5 cm diep en de zakjes werden hier ingebracht, vastgezet met haringen en eventueel toegedekt met de omringende, levende vegetatie.

Als referentie werd hetzelfde uitgevoerd met een stapeltje filterpapier van ongeveer 20 gram.

Met behulp van de vegetatiekaart (RIJP, 1985) werden 6 vegetatietypen onderscheiden (zie 2.1 en figuur 2): "Salix-type" (H/PH), "Phragmites-type" (PH/div), "Agrostisaar-type" (G as/Jg/D elp2), "Puccinellia-type" (G as/G p), "Agrostisvegetatief-type" (G as/Jg/G p), "Oever" (PH/G as). In elk vegetatietype werden 3 plotjes uitgezet (zie figuur 2). In elk plotje werden van elke soort en de filters steeds 6 zakjes ingegraven in een grid, met een onderlinge afstand van ongeveer 0.5 m.

Op verschillende data werd van elke soort uit elk plotje 1 zakje opgegraven (in totaal dus 7 (6 soorten + 1 filter) x 6 (vegetatietypen) x 3 (plotjes) = 126 zakjes per datum). De litterbags werden overgebracht in papieren of plastic zakjes om verlies tijdens transport te beperken en naar het laboratorium gebracht. De monsterdata zijn voor alle soorten gelijk. Er is gemonsterd op 12 juni (dagnummer 163), 3 juli (184), 31 juli (212) en 1 september (244). Verder is er gemonsterd op 17 oktober (gegevens op moment van schrijven nog niet verwerkt) en zal ijs en weder dienende in maart 1987 gemonsterd worden.

In het laboratorium werd het plantemateriaal zo goed mogelijk gescheiden van zand, wortels, doorgroeiende scheuten en bodemdieren en in papieren zakjes overgebracht, gedroogd bij 70°C en gewogen (totaal drooggewicht). Vervolgens werd het vermalen totfijn poeder en werden totaal-stikstof (Kjeldahl-methode) en fractie organische stof (AFDW, asvrij drooggewicht) door vergloeijing bij 1000°C bepaald. De stikstofbepalingen zijn in duplo uitgevoerd als de hoeveelheid materiaal dat toeliet. Bij een afwijking groter dan 5% werd een derde meting gedaan, waarna de 2 waarden die het dichtst bij elkaar lagen zijn gemiddeld.

De proefresultaten zijn berekend op basis van organische stofgehalten, omdat geen onderscheid gemaakt kan worden tussen as en zand. (Methode aanbevolen door Vertregt, 1983). Er is niet gecorrigeerd voor eventueel organisch materiaal, dat in zand aanwezig is. Deze fractie kan over het algemeen klein worden verondersteld (med. D.M. Pegtel).

Van elke soort zijn 2 zakjes vervoerd, in de grond gestopt, weer teruggebracht en is opnieuw het drooggewicht bepaald. Uit het verlies is de "handling-loss factor" berekend, waarvoor de resultaten gecorrigeerd zijn. Voor de statistische analyse van de proefresultaten is gebruik gemaakt van SPSS-procedures (zie 3.1).

De gegevens over het weer zijn ontleend aan dag- en maandoverzichten van het KNMI. De neerslaggegevens komen van het weerstation te Zoutkamp, de overige weergegevens zijn van het weerstation te Leeuwarden.

### 3. Resultaten

#### 3.1 Afbraak van organisch materiaal

##### 3.1.1 Berekenen van de relatieve decompositiesnelheid

Om verschillen in decompositiesnelheid in de tijd te kunnen vergelijken is gewerkt met relatieve decompositiesnelheden. Deze zijn als volgt berekend. Per plotje is de verandering in hoeveelheid materiaal per dag berekend en daaruit de relatieve decompositiesnelheid. De hoeveelheid materiaal is steeds omgerekend naar 1 gram droge stof als uitgangsgewicht.

$$\text{rel.dec.snelheid(org.mat.)} = \frac{(OM_{t-1} - OM_t) \times 1000}{(dn_t - dn_{t-1}) \times OM_{t-1}} \quad \text{mg.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$$

Hierin is  $OM_t$  de hoeveelheid organisch materiaal (grammen) op tijdstip  $t$ ,  $OM_{t-1}$  op tijdstip  $t-1$ ,  $dn_t$  het dagnummer van tijdstip  $t$ ,  $dn_{t-1}$  dat van tijdstip  $t-1$ . De eenheid wordt aldus: milligram (AFDW) per gram (AFDW) per dag. Wanneer het materiaal op tijdstip  $t-1$  op was ( $OM_{t-1} = 0$ ) kon voor de daarop volgende periode geen decompositiesnelheid gemeten worden. Deze werd dan als "missing value" opgegeven (zie echter 5.) De berekende relatieve decompositiesnelheden staan op file onder de naam "TDR", resp. op SPSS-file "DATA".

##### 3.1.2 Variantie-analyse

Met deze relatieve decompositiesnelheden is een variantie-analyse uitgevoerd met als variabelen: soort, periode en habitat (3-way ANOVA), om na te gaan, of een bepaald effect significant bijdraagt aan de totale variantie, en hoeveel van de variantie verklaard kan worden door dat effect. In tabel 2 staan de resultaten gepresenteerd volgens de klassieke benadering, waarbij eerst de variantie als gevolg van de hoofdeffecten wordt berekend en vervolgens die als gevolg van de interacties. Wanneer verondersteld wordt, dat hoofdeffecten en neveneffecten van even groot belang zijn, kan de regressiebenadering gebruikt worden, die de variantie van hoofdeffecten en interacties tegelijkertijd berekend (Nie et al, 1975). De resultaten hiervan staan in bijlage 1. De resultaten van beide benaderingen verschillen slechts in

geringe mate.

Uit tabel 2 blijkt, dat alle hoofdeffecten significant zijn ( $p < 0.01$ ); de interacties tussen soort en periode en tussen habitat en periode zijn significant. De interactie tussen soort en habitat is niet significant. De interactie tussen soort, periode en habitat is eveneens significant ( $p = 0.02$ ).

Tabel 2. Resultaten van 3-way ANOVA volgens de klassieke benadering, van relatieve decompositiesnelheden van organisch materiaal, met als variabelen soort periode en habitat.

SOURCE OF VARIATION	SUM OF SQUARES	DF	MEAN SQUARE	F	SIGNIF OF F
MAIN EFFECTS	27059.091	12	2254.924	31.180	.001
SOORT	18103.695	4	4525.924	62.582	.001
PERIODE	7293.187	3	2431.062	33.615	.001
HABITAT	1160.110	5	232.022	3.208	.008
2-WAY INTERACTIONS	9821.299	47	208.964	2.889	.001
SOORT PERIODE	6062.222	12	505.185	6.985	.001
SOORT HABITAT	986.008	20	49.300	0.682	.843
PERIODE HABITAT	2724.950	15	181.663	2.512	.002
3-WAY INTERACTIONS	6450.000	60	107.500	1.486	.020
SOORT PERIODE HABITAT	6450.000	60	107.500	1.486	.020
EXPLAINED	43330.390	119	364.121	5.035	.001
RESIDUAL	16922.947	234	72.320		
TOTAL	60253.337	353	170.689		

360 CASES WERE PROCESSED.  
6 CASES ( 1.7 PCT) WERE MISSING.

### 3.1.3 Hoofdeffecten

De verschillen in decompositiesnelheid tussen soorten, resp. perioden en habitats zijn getoetst met een Student-t-toets. Hiervoor zijn de decompositiesnelheden steeds gemiddeld over de andere effecten. (N.B. Aangezien de overige effecten steeds significant zijn, zou, achteraf gezien, een gepaarde t-toets juist geweest zijn).

Tabel 3 geeft de gemiddelde decompositiesnelheden van soorten, perioden en habitats en een representatie van de significante verschillen.

Aster wordt het snelst afgebroken, dan Puccinellia, Phragmites en Agrostis worden vervolgens gemiddeld even snel afgebroken en Calamagrostis vergaat het traagst. De variantie binnen Phragmites is groter dan binnen Agrostis waardoor op een significantieniveau van 1% Phragmites niet van Puccinellia en Calamagrostis verschilt en Agrostis wel.

Tabel 3. Gemiddelde relatieve decompositiesnelheden van organisch materiaal voor soorten, perioden en habitats en representatie van significante verschillen. Getrokken lijnen groeperen resp. soorten, perioden en habitats, die op niveau van 5% niet significant van elkaar verschillen; onderbroken lijnen op een

Hoofdeffect	Representatie van significantie	gem. rel. dec. snelheid ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ )
SOORT	Aster	27.4
	Puccinellia	15.2
	Phragmites Agrostis	10.2 10.1
	Calamagrostis	6.3
PERIODE	Periode 1	20.8
	Periode 2	14.2
	Periode 3	11.7
	Periode 4	7.8
HABITAT	Oever	16.9
	Agrostis vegetatief	13.9
	Agrostis aartjes	13.9
	Puccinellia	13.5
	Phragmites	13.2
	Salix	10.7

De relatieve decompositiesnelheid is in de tijd niet constant. In de eerste periode is deze significant hoger dan later. In de derde periode is deze niet significant lager dan in de tweede. In de vierde periode is de decompositiesnelheid het laagst, maar verschilt op 1%-niveau niet van de derde periode.

Voor de habitats geldt, dat alleen oever en het Salix-type significant verschillen op 5%-niveau.

### 3.1.4 Interactie soort en periode

De afbraaksnelheid van de verschillende soorten in de tijd is gemakkelijker visueel te interpreteren aan de hand van een weergave van de hoeveelheid materiaal, die op zeker moment nog over is, dan aan de hand van een weergave van de snelheden. Voor deze laatste wordt verwezen naar bijlage 2.

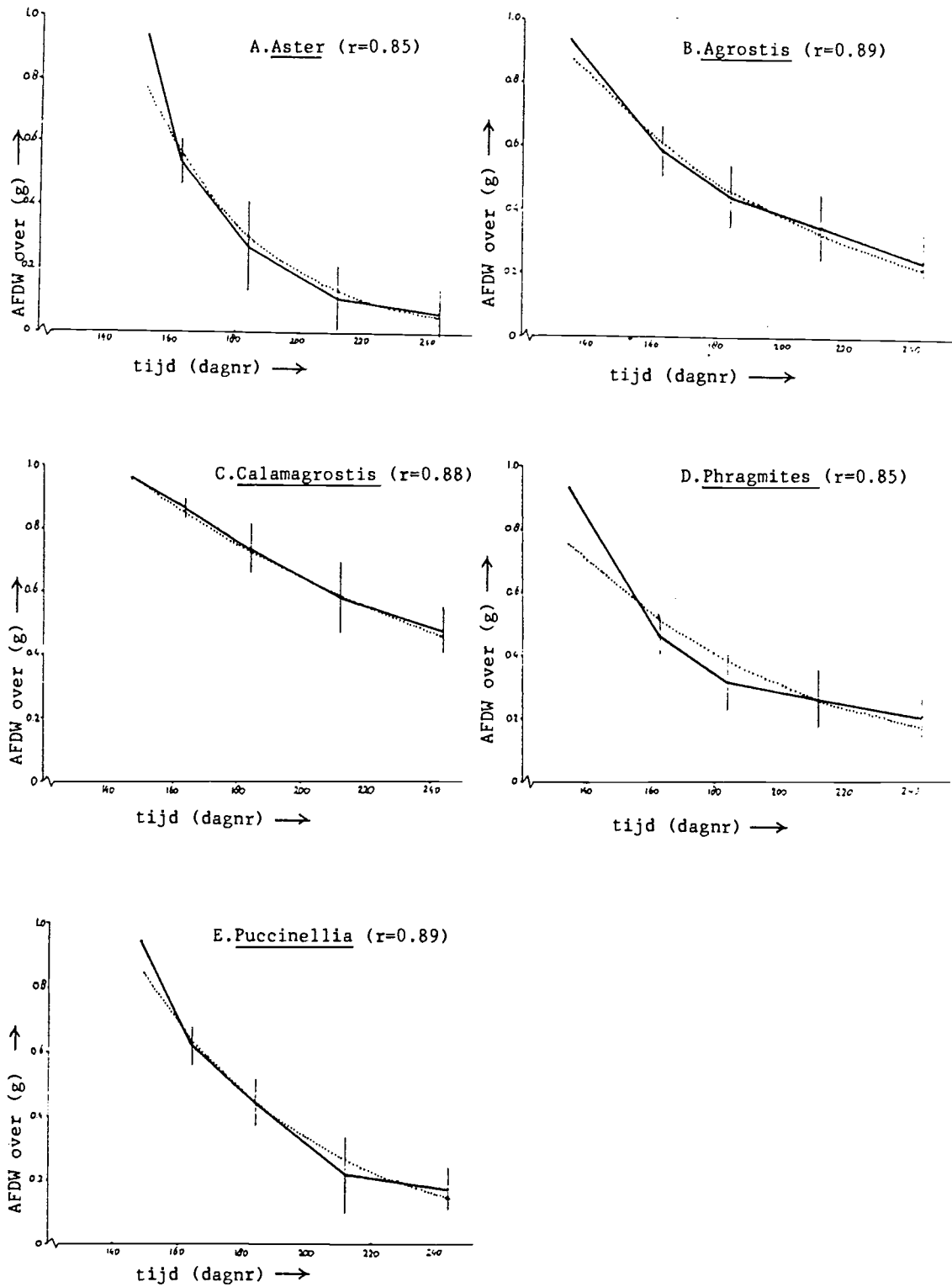
In figuur 3 A t/m E staat voor elke soort de hoeveelheid organisch materiaal (gram AFDW), die over is op een bepaald tijdstip (dagnummers) weergegeven (getrokken lijnen) (N.B. de hoeveelheden zijn gemiddeld over alle habitats). Verticale strepen geven de standaarddeviaties. Met stippellijnen is de best-passende negatief exponentiële functie (zie 1.3.4) getekend.

Alle soorten, met uitzondering van Calamagrostis, vertonen in de eerste periode een snellere afbraak dan volgens het negatief exponentieel model wordt voorspeld. Aster vertoont, met name in de eerste periode, een extreem snelle afbraak. Ook Puccinellia wordt snel afgebroken. Agrostis en Phragmites ondervinden eerst een snellere afbraak en vervolgens een langzamere. Gemiddeld worden Agrostis en Phragmites ongeveer even snel afgebroken, maar uit figuur 3 blijkt Phragmites aanvankelijk sneller te gaan (in de eerste periode een gewichtsverlies van ruim 50%) en vervolgens langzamer dan Agrostis. Calamagrostis wordt langzaam afgebroken en vertoont geen snellere beginafname.

Het negatief exponentieel model lijkt voor alle soorten redelijk te voldoen (de correlatiecoëfficiënt  $r$  varieert van 0.85 tot 0.89). In tabel 4 wordt de afbraakconstante  $k$  en het aantal dagen dat nodig is om de helft van het materiaal af te breken ( $t_{\frac{1}{2}}$ ), gegeven. Deze waarden illustreren ongeveer dezelfde verschillen tussen de soorten als berekend met de gemiddelde relatieve decompositiesnelheden.

Tabel 4. Afbraakconstante  $k$  en tijd nodig om de helft van het materiaal af te breken,  $t_{\frac{1}{2}}$ , berekend volgens de best-passende negatief exponentiële functie, voor de verschillende soorten. Ook is de correlatiecoëfficiënt  $r$  tussen gevonden afbraak en die volgens het model gegeven. Het aantal waarnemingen per soort bedraagt 72.

Soort	$k$	$t_{\frac{1}{2}}$	$r$
Aster	0.0295	24	0.85
Agrostis	0.0129	54	0.87
Calamagrostis	0.0075	92	0.88
Phragmites	0.0140	50	0.85
Puccinellia	0.0187	37	0.89
filter	0.0030	226	0.34

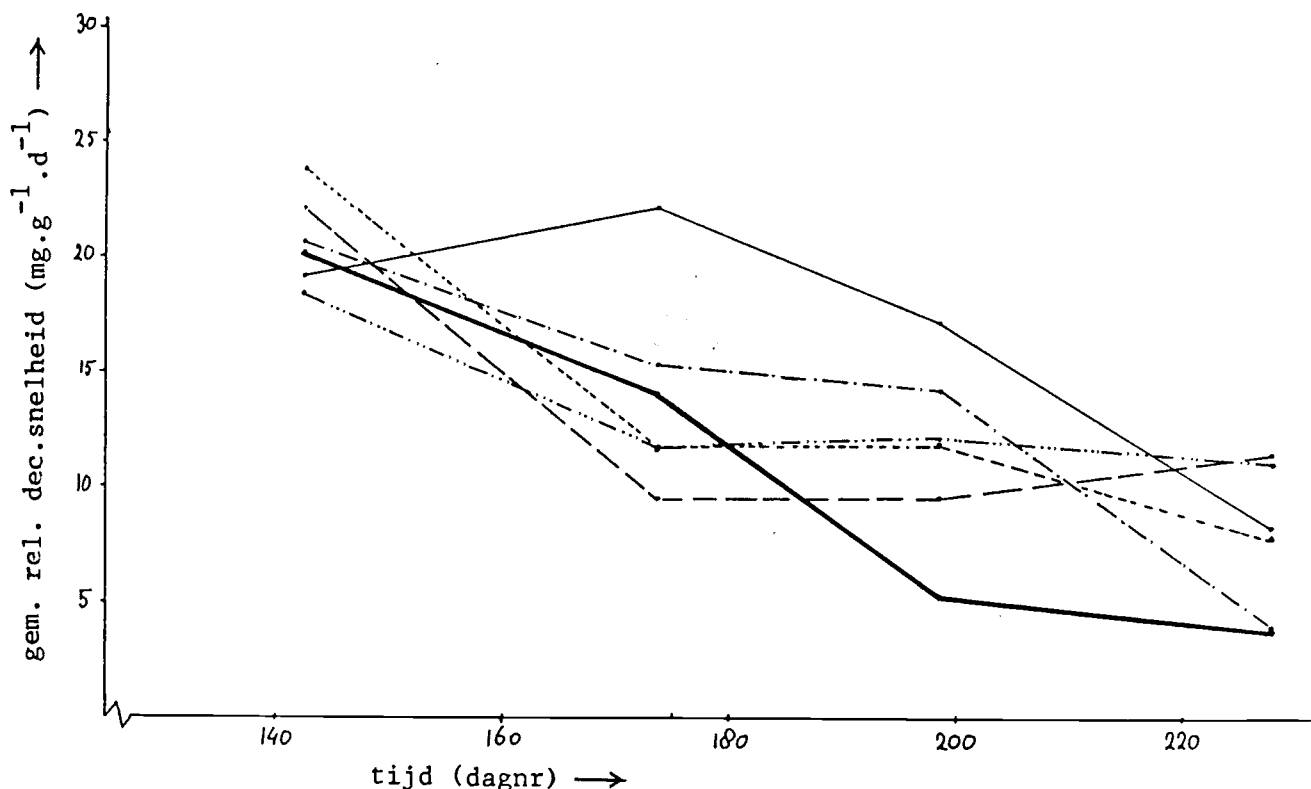


Figuur 3. Afname van de gemiddelde hoeveelheid organische stof (AFDW) per soort in de tijd, uitgaande van 1 gram droge stof als uitgangsmateriaal. Standaarddeviaties zijn met verticale strepen gegeven. De stippellijn geeft de best-passende negatief exponentiële functie. Tussen haakjes is de correlatiecoëfficiënt gegeven.

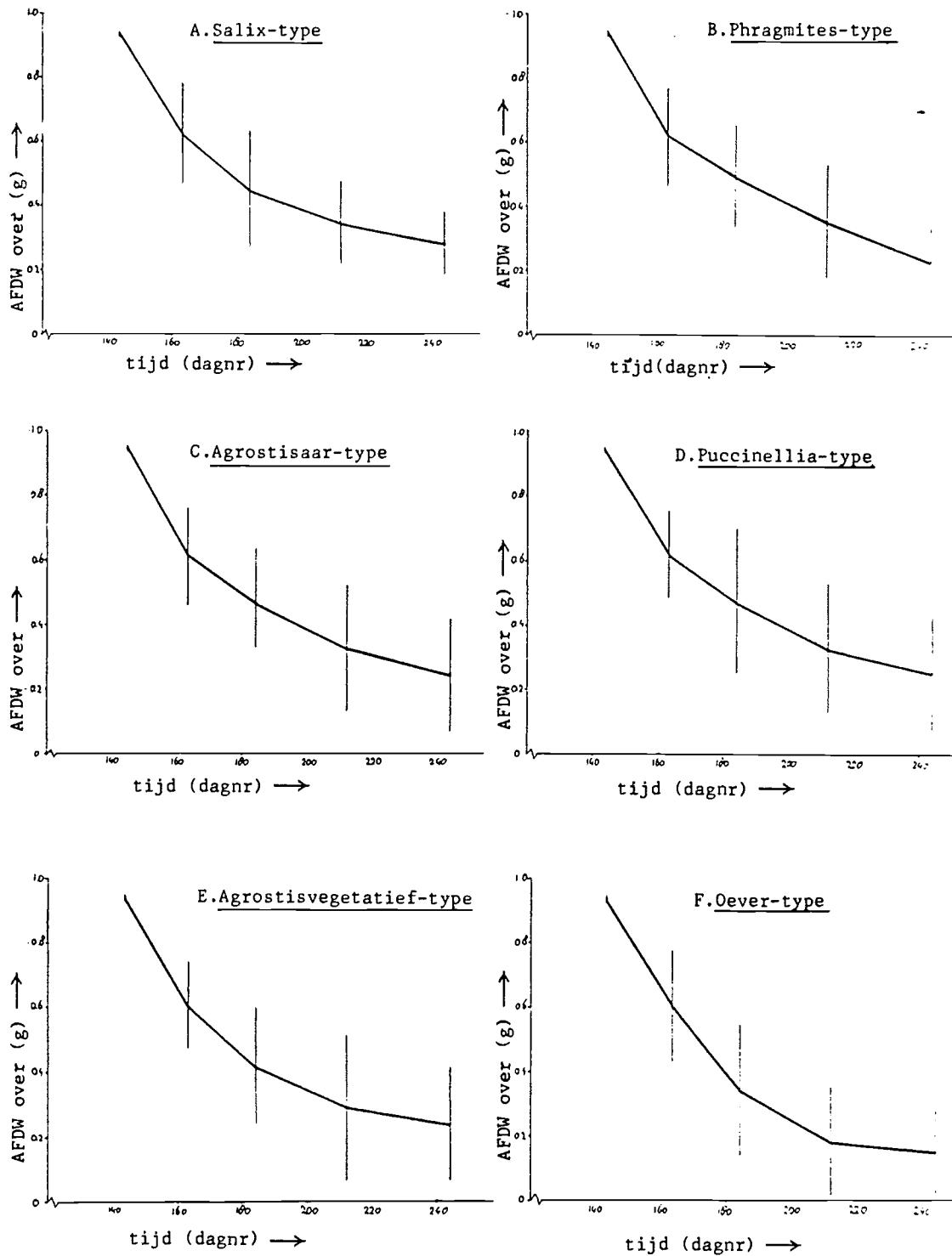


### 3.1.5 Interactie habitat en periode

Figuur 4 A t/m F toont de afbraak van organisch materiaal voor de verschillende habitat-typen, gemiddeld over alle soorten, volgens dezelfde opzet als figuur 3. De habitat-typen laten zich het beste illustreren aan de hand van figuur 5, waarin de relatieve decompositiesnelheden voor de verschillende habitat-typen zijn uitgezet tegen de tijd. (De gemiddelde relatieve decompositiesnelheid is steeds in het midden van een bepaalde periode geplaatst). In de eerste periode is er weinig verschil in decompositiesnelheid tussen de verschillende habitat-typen, in de tweede periode en de derde periode vindt er een uitsplitsing plaats tussen de habitat-typen. In de vierde periode lopen de decompositiesnelheden meer door elkaar. De volgorde in de derde periode komt overeen met de volgorde van de gemiddelde decompositiesnelheden, zoals gegeven in tabel 3. In bijlage 3 worden voor alle habitat-typen de gemiddelde relatieve decompositiesnelheden gegeven met bijbehorende standaarddeviaties.



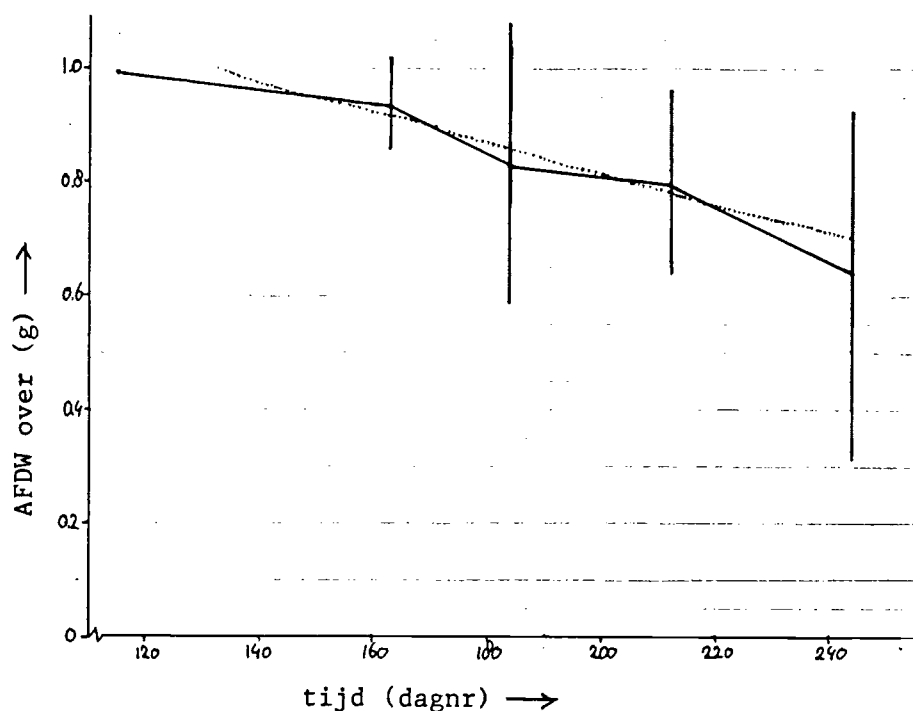
Figuur 5. Verandering van de gemiddelde relatieve decompositiesnelheden van organisch materiaal in de tijd, voor de verschillende habitat-typen (— = Salix-type; --- = Phragmites-type; ..... = Agrostisaar-type; - · - · - = Puccinellia-type; - - - - = Agrostisvegetatief-type; — = oever).



Figuur 4. Afname van de gemiddelde hoeveelheid organische stof (AFDW) per habitat in de tijd, uitgaande van 1 gram droge stof als uitgangsmateriaal. Standaarddeviaties zijn met verticale strepen gegeven.

### 3.1.6 Filters

In figuur 6 wordt de afbraak van filters weergegeven. De afbraak verloopt langzaam. In de eerste periode wordt nauwelijks materiaal gedecomposeerd. De standaarddeviaties zijn nogal groot. De invloed van de verschillende habitat-typen laat zich zeer moeilijk interpreteren en vertoont nauwelijks overeenkomsten met hetgeen gevonden is voor het plantemateriaal in 3.1.5. Volstaan wordt met een verwijzing van de gemiddelde relatieve decompositiesnelheden met standaarddeviaties in de verschillende perioden en in verschillende habitat-typen in de tijd, in resp. bijlage 4A en 4B.



Figuur 6. Afname van de hoeveelheid organische stof (AFDW) in de tijd voor filters, met 1 gram droge stof als uitgangsgewicht. Standaarddeviaties zijn gegeven met verticale strepen. De stippellijn geeft de best-passende negatief exponentiële functie ( $r = 0.34$ )

## 3.2 Stikstof

### 3.2.1 Berekenen van relatieve decompositiesnelheid

Deze is voor stikstof op exact dezelfde wijze berekend als voor organisch materiaal in 3.1.1. (N.B. Het gaat hier dus om de relatieve snelheden, waarmee de absolute hoeveelheid stikstof in het materiaal verandert). Deze relatieve decompositiesnelheden zijn eveneens te vinden op file "TDR", resp. SPSS-file "DATA" (zie bijlage).

### 3.2.2 Variantie-analyse

Op analoge wijze als in 3.1.2 is een 3-way ANOVA uitgevoerd met de relatieve snelheden van de verandering van de hoeveelheid stikstof, met als variabelen soort, periode en habitat. De resultaten van de klassieke benadering zijn gegeven in tabel 5, en die van de regressie-benadering in bijlage 5.

Tabel 5. Resultaten van de 3-way ANOVA volgens de klassieke benadering, van de relatieve snelheden in verandering van de hoeveelheid stikstof, met als variabelen soort, periode en habitat.

SOURCE OF VARIATION	SUM OF SQUARES	DF	MEAN SQUARE	F	SIGNIF OF F
MAIN EFFECTS	29499.288	12	2458.274	8.069	.001
SOORT	3686.494	4	921.624	3.025	.019
PERIODE	20584.706	3	6861.569	22.522	.001
HABITAT	4003.505	5	800.701	2.628	.025
2-WAY INTERACTIONS	38279.855	47	814.465	2.673	.001
SOORT PERIODE	22646.910	12	1887.242	6.195	.001
SOORT HABITAT	8027.209	20	401.360	1.317	.169
PERIODE HABITAT	6964.791	15	464.319	1.524	.098
3-WAY INTERACTIONS	21566.051	58	371.828	1.220	.155
SOORT PERIODE HABITAT	21566.051	58	371.828	1.220	.155
EXPLAINED	89345.194	117	763.634	2.507	.001
RESIDUAL	69461.550	228	304.656		
TOTAL	158806.744	345	460.309		

360 CASES WERE PROCESSED.  
14 CASES ( 3.9 PCT) WERE MISSING.

Uit tabel 5 blijkt, dat alle hoofdeffecten significant bijdragen aan aan de variantie ( $p < 0.05$ ). (In de regressiebenadering, bijlage 5, is het effect van de soort ook significant bij 1%). De interactie tussen soort en periode is significant bij 1%; de interacties tussen soort en habitat, resp. habitat en periode zijn niet significant, evenals de interactie tussen soort, periode en habitat.

### 3.2.3 Hoofdeffecten

Met een Student-t-toets zijn de verschillen binnen de soorten, resp. perioden en habitat-typen getoetst op analoge wijze als in 3.1.3 beschreven voor organisch materiaal. De gemiddelde relatieve snelheden van de verandering in de hoeveelheid stikstof en een representatie van significante verschillen in soorten, perioden en habitat-typen staan gegeven in tabel 6.

Tabel 6. Gemiddelde relatieve snelheid van verandering in de hoeveelheid stikstof voor soorten, perioden en habitat-typen en een representatie van significante verschillen. Getrokken lijnen groeperen resp. soorten perioden en habitat-typen, die niet significant verschillen op 5%-niveau; onderbroken lijnen op 1%-niveau.

EFFECT	REPRESENTATIE SIGNIFICANTIE	GEM. REL. DEC. SNELHEID ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ )
SOORT	Aster	14.7
	Puccinellia	10.4
	Phragmites	7.1
	Agrostis	6.3
	Calamagrostis	3.9
PERIODE	Periode 1	19.4
	Periode 2	11.3
	Periode 3	1.1
	Periode 4	-0.0
HABITAT	Puccinellia	13.5
	Agrostis vegetatief	12.6
	Phragmites	7.8
	Oever	5.5
	Agrostis aartjes	5.7
	Salix	4.8

De verschillen tussen de soorten komen overeen met de verschillen tussen de soorten zoals gevonden voor de afbraak van organisch materiaal.

Op een significantieniveau van 1% verschillen alleen Aster en Calamagrostis; op 5%-niveau verschillen ook Aster en Agrostis.

In de tijd is de snelheid van verandering van de hoeveelheid stikstof niet constant, maar neemt af. Periode 3 en 4 verschillen niet significant.

Opvallend bij de habitat-typen is, dat de gemiddelde afnamesnelheid van de hoeveelheid stikstof bij de oever vrij laag is, in tegenstelling tot wat gevonden is voor de afbraak van organisch materiaal aldaar.

Op een significantieniveau van 1% verschillen alleen het Salix- en Puccinellia-type. Op niveau van 5% verschillen ook het Agrostisaar- en het Puccinellia-type, evenals het Agrostisvegetatief- en Salix-type.

#### 3.2.4 Interactie soort en periode

Voor de gemiddelde relatieve snelheden van verandering in de hoeveelheid stikstof met bijbehorende standaarddeviaties wordt verwezen naar bijlage 6. De figuren 7 A t/m E illustreren de veranderingen in de absolute hoeveelheid stikstof in het materiaal, uitgedrukt in milligrammen totaal-stikstof uitgaande van 1 gram droge stof als uitgangsmateriaal. Verticale strepen geven de standaarddeviaties.

De hoeveelheid stikstof neemt voor Aster in de eerste periode even langzaam af, daarna volgt een snelle afname. Voor Puccinellia wordt een continue afname gevonden. Agrostis en Phragmites vertonen een sterke beginafname, waarna de hoeveelheid stikstof min of meer constant blijft of mogelijk eerst nog iets toeneemt. Bij Calamagrostis neemt de hoeveelheid eerst af en vervolgens toe. Er blijkt dus een duidelijk verschil tussen de soorten in de tijd, terwijl de gemiddelde snelheden over de hele periode nauwelijks verschillen (vergelijk 3.2.2).

#### 3.2.5 Interactie habitat en periode

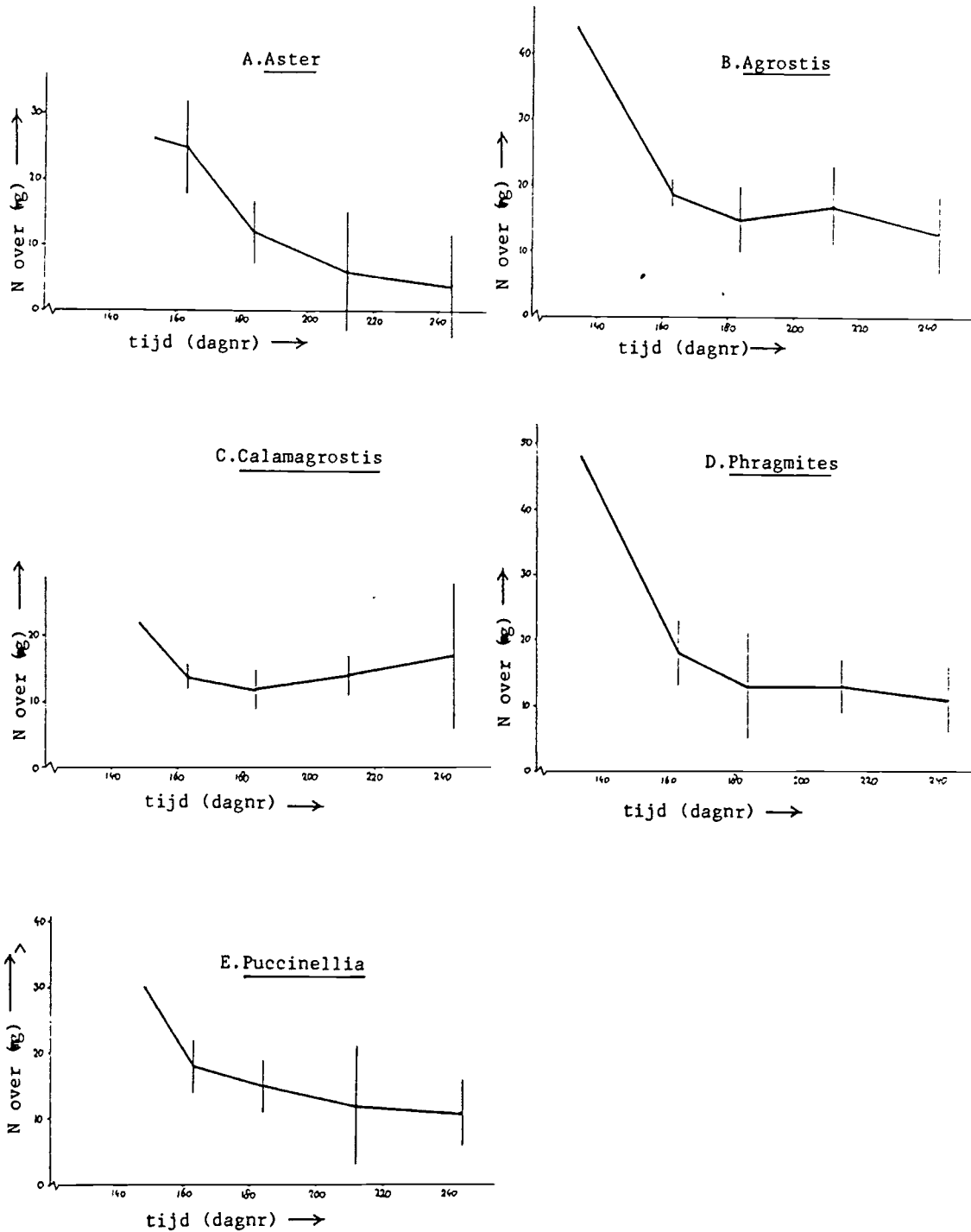
In bijlage 7 worden de gemiddelde relatieve snelheden met standaarddeviaties gegeven voor de veranderingen in de hoeveelheid stikstof.

De interactie tussen habitat en periode draagt niet significant bij aan de variantie; toch wil ik graag enige kanttekeningen hierbij maken.

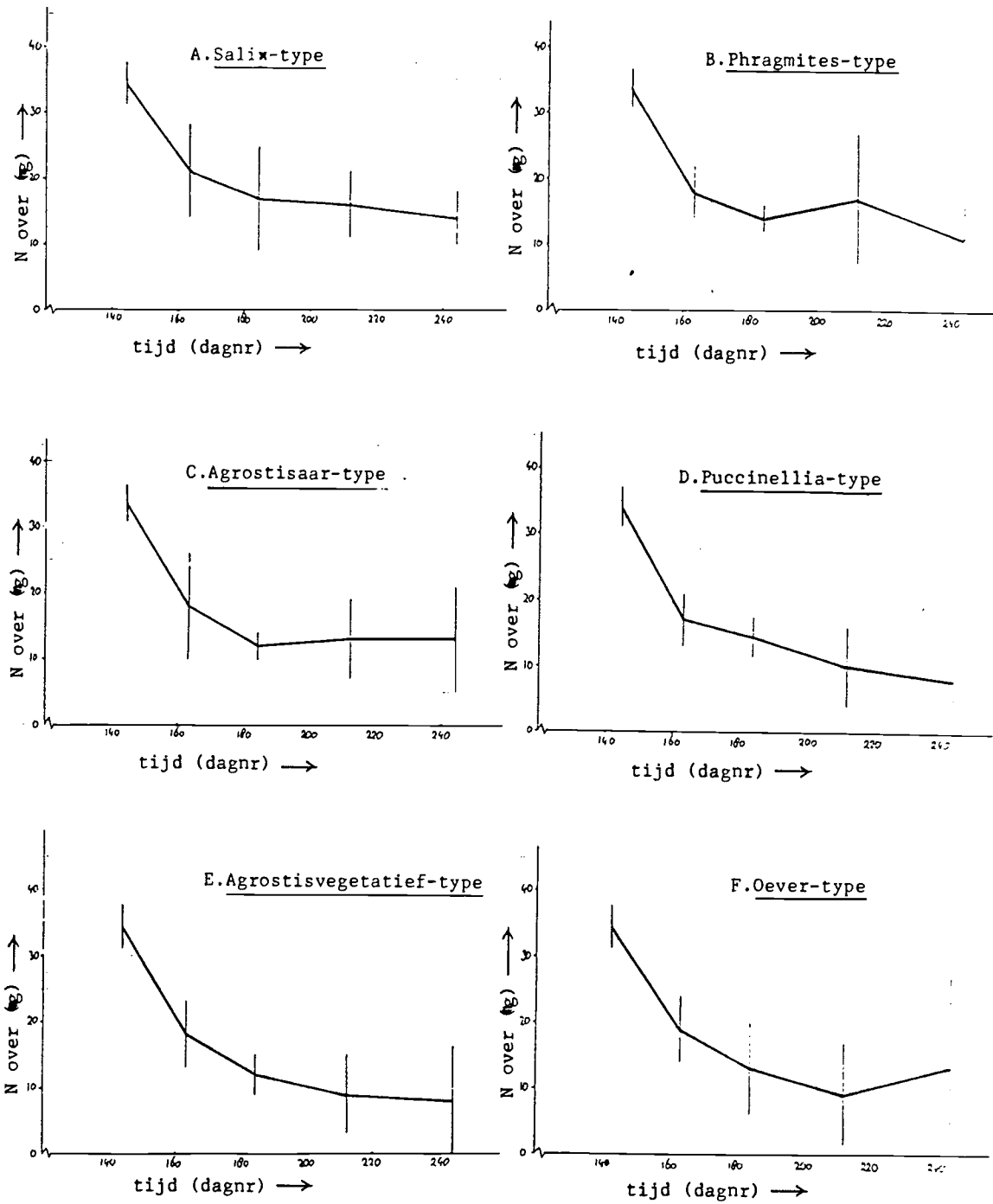
(zie figuur 8 At/m F) Voor de hoge delen (Salix-, Phragmites- en Agrostisaar-type) blijft de hoeveelheid stikstof na een afname in het begin min of meer constant. In het Phragmites-type is er een lichte toename in de derde periode. Voor het Puccinellia- en Agrostisvegetatief-type lijkt een meer continue afname te bestaan, terwijl langs de oever in de laatste periode weer een toename wordt gevonden.

#### 3.3 Verandering organische stof/N - ratio

In hoofdstuk 1 is het belang van de C/N - ratio voor de decompositie al aan de orde geweest. Hoewel de hoeveelheid C niet is gemeten, kan toch een indruk verkregen worden van het C/N - verloop, aangezien de fractie C in het organische stofgehalte min of meer constant blijft (zie 1.3.3.2) en ongeveer tussen de 40 en 50% ligt.

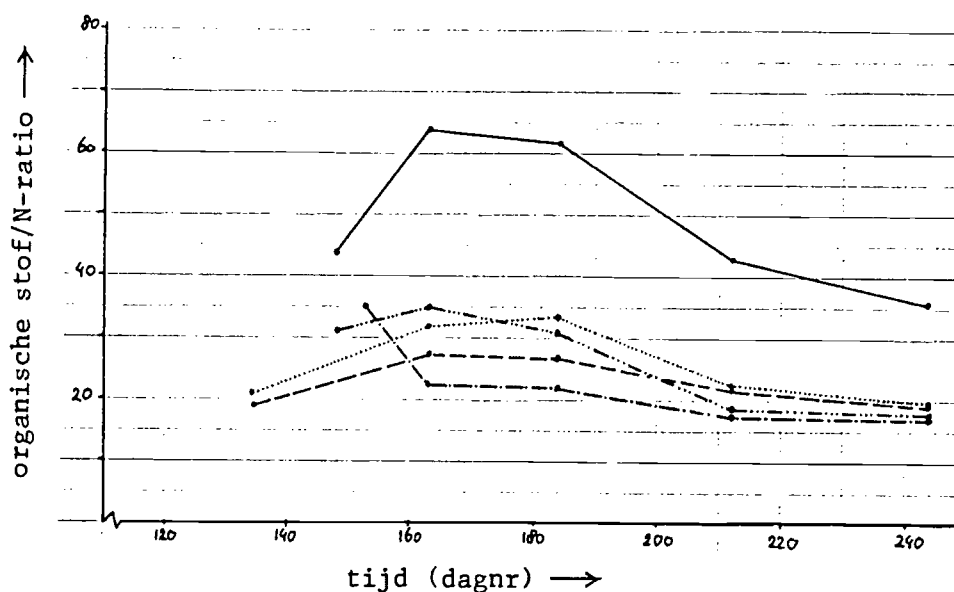


Figuur 7. Verandering van de absolute hoeveelheid N per soort (mg) in de tijd (dagnummers), uitgaande van 1 gram droge stof als uitgangsmateriaal. Standaarddeviaties zijn met verticale strepen gegeven.



Figuur 8. Verandering van de hoeveelheid N (mg) per habitat in de tijd uitgaande van 1 gram droge stof als uitgangsmateriaal. Standaarddeviaties zijn met verticale strepen gegeven.





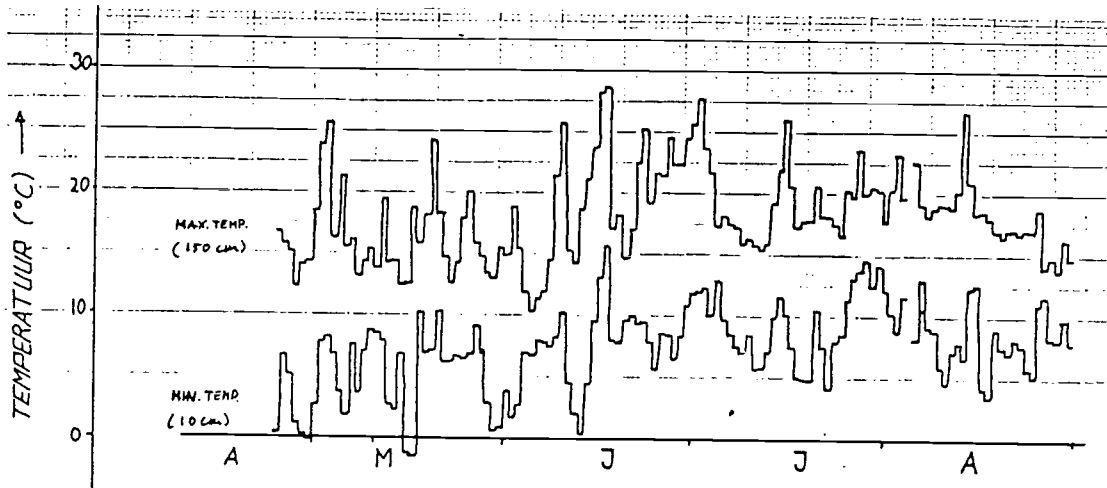
Figuur 9. Verandering van organische stof/N - ratio in de tijd per soort ( --- = Aster; -.-.- = Puccinellia; ..... = Agrostis; ---- = Phragmites; — = Calamagrostis).

Figuur 9 illustreert de veranderingen in organische stof/N - ratio in de tijd voor de verschillende soorten. Met uitzondering van Aster werd voor alle soorten eerst een toename gevonden en vervolgens een afname, waarna voor alle soorten de curve convergeert in de richting van een organische stof/N - ratio van iets lager dan 20, hetgeen overeen zou komen met een C/N-ratio van ongeveer 8 tot 9.

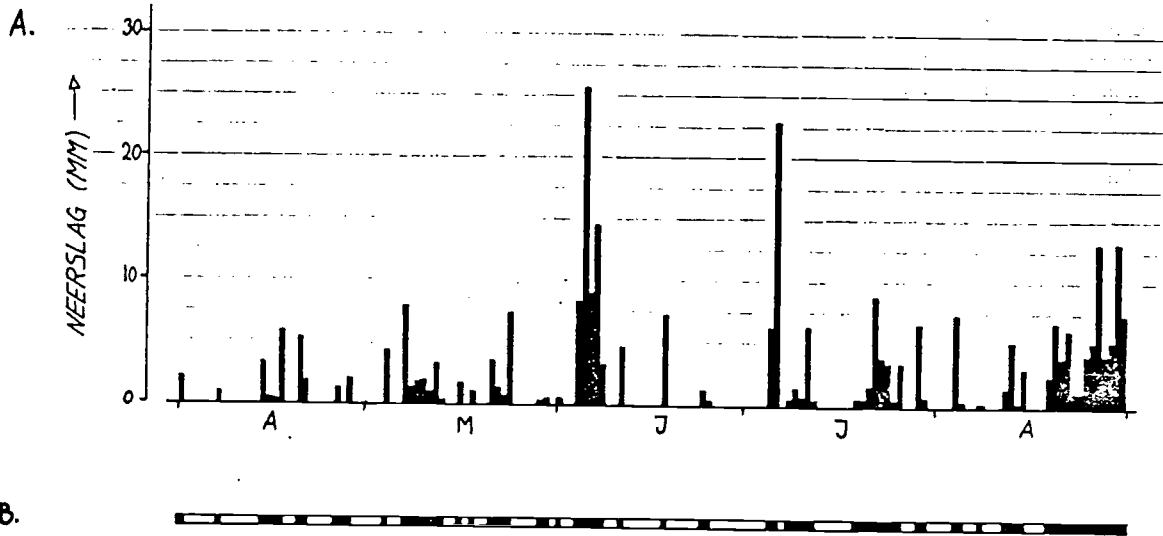
### 3.4 Weergegevens

Figuur 10 geeft per dag de maximale temperatuur op 150 cm en de minimum temperatuur op 10 cm, gemeten te Leeuwarden, gedurende de onderzoeksperiode. De temperatuur is nogal aan fluctuaties onderhevig, maar verschilt gemiddeld per periode slechts in geringe mate (zie bijlage 9).

Figuur 11A geeft de hoeveelheid neerslag per dag, gemeten te Zoutkamp; 11B geeft aan of het op zekere al dan niet regende en illustreert dus alleen droogteperiodes.



Figuur 10. Maximum temperatuur op 150 cm en minimum temperatuur op 10 cm per dag, gemeten te Leeuwarden, gedurende de onderzoeksperiode.



Figuur 11. Hoeveelheid neerslag per dag, gemeten te Zoutkamp, gedurende de onderzoeksperiode (A), en perioden waarin neerslag viel (zwart) en droogteperioden (wit) gedurende de onderzoeksperiode (B).

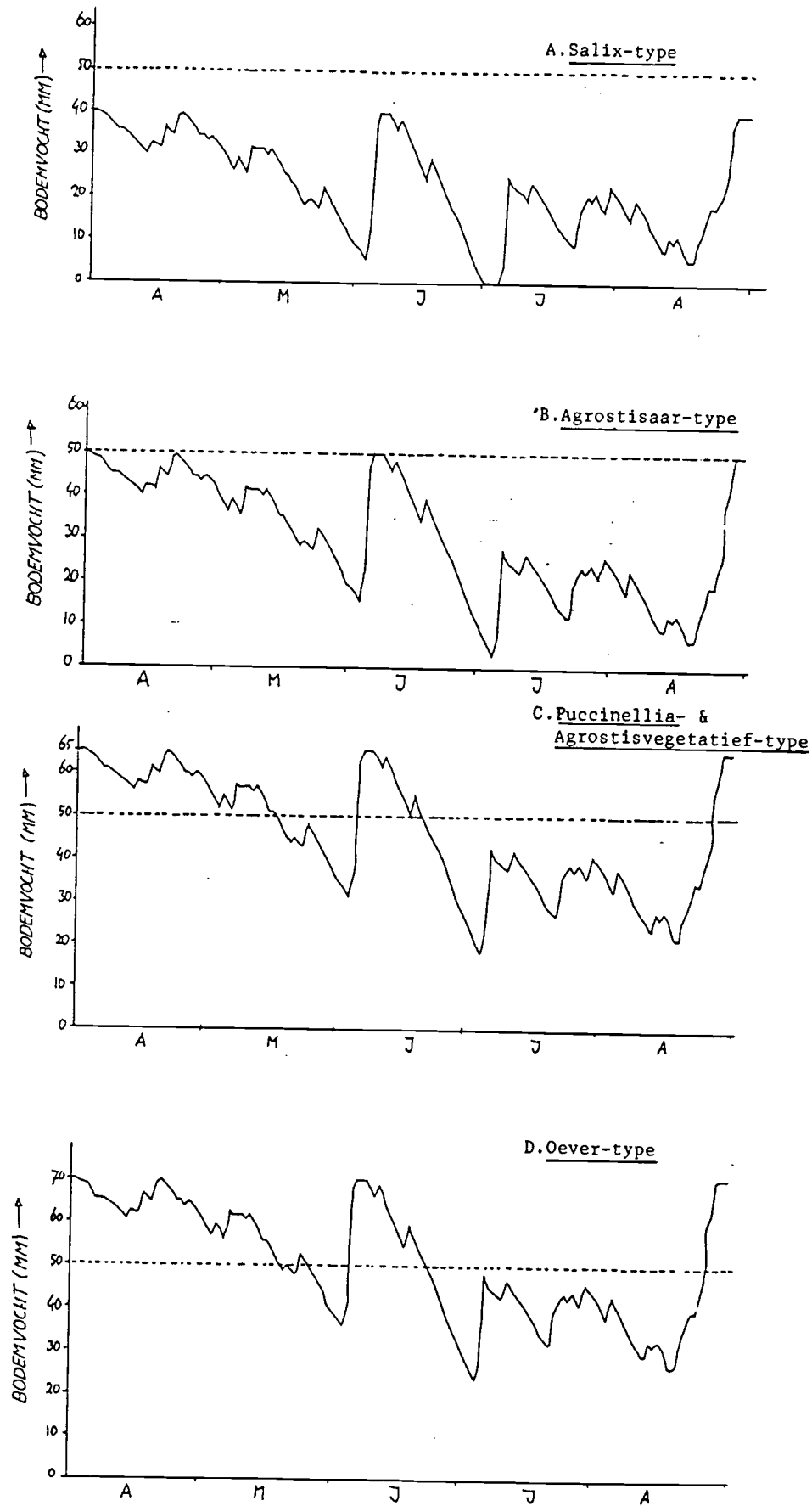
Gedurende de gehele onderzoeksperiode viel er meer of minder neerslag, met pieken in begin juni en eind augustus. Langere droogteperioden kwamen niet voor.

Model "EGRAS" simuleert uit de hoeveelheid neerslag en de verdamping de variabele "bodemvocht". Variabele "bodemvocht" geeft de vochtspanning en heeft als eenheid mm. Bij een vochtwaarde van 50 mm is de grond verzadigd, bij 0 mm uitgedroogd. Wanneer de vochtwaarde hoger is dan 50 mm kan water boven het maaiveld komen te staan. Dit is afhankelijk van de hoogteligging. De relatie tussen de hoogte en de maximale hoeveelheid vocht, die op zekere plaats kan voorkomen, wordt uitgedrukt in de parameter "grensvocht". Voor het Salix-type is de waarde van "grensvocht" ongeveer 40, voor het Phragmites-type 45, voor het Agrostisaar-type 50, voor het Agrostisvegetatief- en Puccinellia-type 65 en voor de oever 70. Wanneer de variabele "bodemvocht" boven de waarde van "grensvocht" dreigt uit te komen, wordt verondersteld, dat water wegstroomt.

De neerslag wordt gegeven in mm per dag. De verdamping wordt berekend uit de formules van Penman (1956) voor verdamping uit open watervlakten en wordt eveneens uitgedrukt in mm. Om te corrigeren voor de invloed van de vegetatie op de verdamping, wordt deze verdampingswaarde gedeeld door 2. Het verschil tussen neerslag en verdamping bepaalt de verandering in vochtwaarde, met als minimale waarde 0 en maximale waarde "grensvocht". Aldus kan de verandering van bodemvocht gesimuleerd worden voor de verschillende hoogten, c.q. habitat-typen.

De simulatie van bodemvocht voor de verschillende typen (behalve het Phragmites-type) is weergegeven in figuur 12 A t/m D.

Bij de terugmonstering op 3 juli bleek de inhoud van een aantal zakjes nog enigszins vochtig te zijn. Op dat moment bereikt variabele "bodemvocht" zijn laagste waarde.



Figuur 12. Simulatie van "bodenvocht" in verschillende habitats, gedurende de onderzoeksperiode (zie tekst). Met stippellijn is "grensvocht" gegeven. (N.B. bodenvocht > 50 betekent water boven maaiveld)

## 4. Interpretatie van de resultaten

### 4.1 Afbraak van organisch materiaal

#### 4.1.1 Algemeen

Gezien de resultaten van de variantie-analyse en de significante verschillen<sup>h</sup> tussen de soorten, resp. habitats, lijkt het er op, dat in dit onderzoek verschillen tussen soorten meer van invloed zijn op decompositiesnelheden dan habitat-verschillen. Roswall et al (1975), Stöcklin & Gisi (1984) en Twilley et al (1986) vonden voor resp. toendra's, hooilanden in de Jura en mangroves eveneens dat de invloed van soorten op de decompositie groter is dan van habitats.

Een interactie tussen soort en habitat wordt niet gevonden. Buth & de Wolf (1985) vinden daarentegen juist wel een significante interactie tussen soort en habitat voor *Halimione*, *Elytrigia* en *Spartina* in resp. een *Spartina*-vegetatie en vloedmerk. Frasco & Good (1982) vinden ook een significante interactie voor 2 soorten *Spartina* in hun eigen habitats.

Wellicht is een dergelijke interactie kenmerkend voor extremere milieus?

De decompositiesnelheid is in de tijd niet constant. De hoge decompositiesnelheid in de eerste periode is waarschijnlijk vooral het gevolg van leaching, dat met name in de eerste weken van decompositie optreedt (Mason, 1976; Buth & de Wolf, 1985) en voor een snel gewichtsverlies kan zorgen. Rice & Tenore (1981) vonden zelfs een 10 maal zo hoge afname in de eerste 10 dagen dan later, bij een aantal macrophyten uit estuaria.

Daarnaast wordt ook al biologische activiteit gevonden in het gemakkelijk afbreekbare materiaal (Buth & de Wolf, 1985). De geringe snelheid in de vierde periode kan het gevolg zijn van moeilijker afbreekbaar materiaal en van een geleidelijk aan steeds grotere hoeveelheid materiaal, dat uit de omgeving in de litterbags komt. Ook kan een langzamere afbraak gevonden worden, als gevolg van "missing values" in decompositiesnelheden, vooral in plotjes waar het materiaal snel op is, waardoor de gemiddelde snelheid lager uitvalt.

#### 4.1.2 Soorten

*Aster* heeft in vergelijking met de overige soorten een opvallend snelle leaching. Een grote oplosbare fractie in het materiaal (jonge bladen) en een neerslagpiek in begin juni kunnen hiervoor verantwoordelijk zijn.

Bovendien heeft Aster bladen met een sponsachtig karakter (succulent), terwijl harde delen ontbreken. Dit bevordert ook verder een snelle afbraak. Aster is de enige dicotyl, met netvormige nervatuur, terwijl de andere soorten tot de grassen behoren, met parallelnervige bladen, en waarvan verondersteld wordt, dat ze een hoger cellulose- en lignine-gehalte hebben. Aster en Puccinellia (dat ook snel wordt afgebroken) zijn beide halofyten. In 1.3.3.2 is de Na-behoefte onder herbivoren al ter sprake gekomen. Eigen waarnemingen van sterke vraat bij Aster (vermoedelijk door hazen) en Puccinellia, dat een geliefde voedselplant is voor ganzen en eenden, zouden de ideeën van Arms et al (1974) kunnen ondersteunen en mogelijk geldt dit ook voor de hier aanwezige bodemfauna.

Het bladmateriaal van Puccinellia was geplukt in kleine fragmentjes, waardoor leaching en kolonisatie door microorganismen bevorderd worden. Bovendien zijn de blaadjes succulent, waardoor water goed vastgehouden kan worden.

Phragmites en Agrostis worden langzaam afgebroken. De sterke leaching van Phragmites hangt wellicht samen met de grote groeisnelheid in het begin (Hutjes, in prep), waardoor een grote oplosbare fractie van het materiaal te verwachten is. Het bladmateriaal en de stengels van Phragmites zijn in stukjes geknipt en de jonge bladen zijn week en eiwitrijk. De tragere afbraak, die daarop volgt kan veroorzaakt worden door de afbraak van stengels.

Opvallend bij Calamagrostis is, dat er geen leaching te onderscheiden is, hetgeen de gegevens van Rudi Zwier uit 1984 ook suggereren. De bladen van Calamagrostis zijn lang en smal en ongeknipt in de litterbags gedaan, waardoor het uitlekken van materiaal is beperkt. De nerven zijn vrij stevig en staan, gedroogd, dicht tegen elkaar. Het oppervlak waarop decompositie kan ingrijpen is zodoende gering. Vocht wordt niet gemakkelijk vastgehouden en het cellulosegehalte is relatief hoog. De C/N-ratio is dan ook beduidend hoger dan bij de andere soorten.

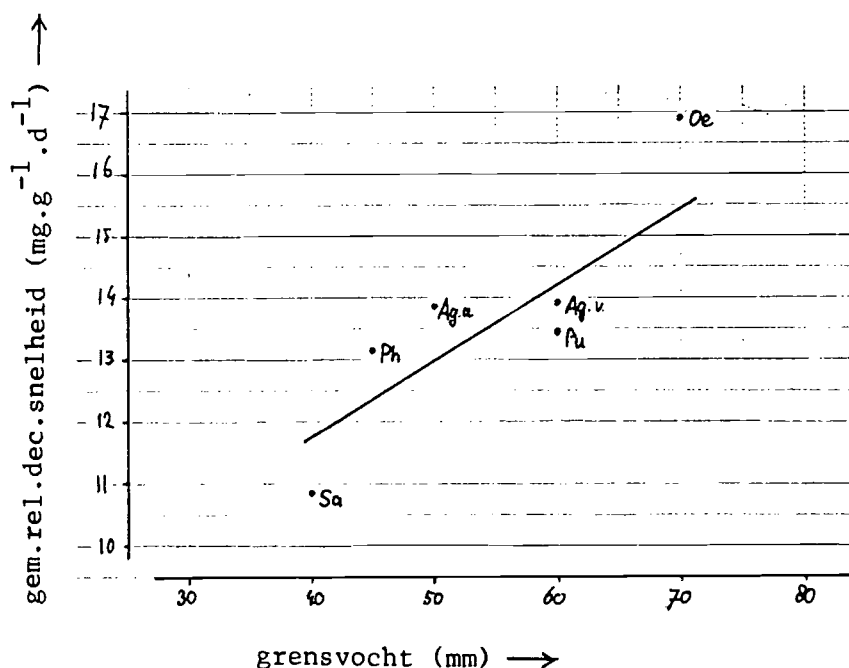
Het negatief exponentieel model voldoet redelijk. Afwijkingen van dit model lijken vooral veroorzaakt te worden door leaching.

#### 4.1.3 Habitats

De veranderingen in de decompositiesnelheden, weergegeven in figuur 5, suggereren, dat in de periode van leaching, de invloed van habitat gering is. en pas later tot uiting komt. De invloed die het vegetatiedek hier op heeft is nauwelijks na te gaan. Wel kan iets gezegd worden over de vochtigheid. Uit figuur 12 (bodemvochtsimulatie) blijkt, dat de vochtig-

heid per habitat verschilt. Als gemiddelde maat voor de vochtigheid kan de waarde van "grensvocht" genomen worden (immers, deze is in de simulatie verantwoordelijk voor de verschillen tussen de diverse plaatsen).

In figuur 13 is de gemiddelde relatieve decompositiesnelheid (over alle soorten en perioden) uitgezet tegen de waarde van "grensvocht".



Figuur 13. Relatie tussen grensvocht en gemiddelde relatieve decompositiesnelheid per habitat-type. Van Phragmites naar Puccinellia neemt de saliniteit toe. Zie tekst. (Sa = Salix-type; Ph = Phragmites-type; Ag.a = Agrostisaar-type; Ag.v = Agrostisvegetatief-type; Pu = Puccinellia-type; Oe = Oever)

Salix-type en oever vormen de uiterste waarden en bepalen in hoofdzaak het verband. Voor de middengroep neemt de waarde van "grensvocht" en daarmee de vochtigheid toe in de richting van Phragmites-type, via Agrostisaar-type en Agrostisvegetatief-type naar Puccinellia-type, terwijl de decompositiesnelheid vrijwel constant blijft. Behalve de vochtigheid neemt in die richting ook de saliniteit toe. De saliniteit is aan sterke fluctuaties onderhevig, al naar gelang de vochtigheid, danwel uitdrogen (zie 2.1). In die richting wordt het milieu dus dynamischer, met gevolgen voor de concurrentiepositie van bodemorganismen, waardoor de decompositiesnelheid in enige mate verminderd zou kunnen worden. Voor de oever speelt dit saliniteitseffect niet, aangezien deze strook onder invloed staat van het zoete water van het Jaap Deensgat. Bij het Salix-type overweegt mogelijk het droogte-effect over het saliniteitseffect.

In de vierde periode is de hoeveelheid materiaal voor sommige soorten gering en neemt de nauwkeurigheid van het meten van decompositiesnelheden af. Voor habitats waar de decompositie snel gaat (oever, Agrostisvegetatietype) speelt bovendien het ontbreken van een aantal waarden een rol.

#### 4.1.4 Filters

De afbraak van filters verliep, vooral in het begin, uiterst langzaam.

De gegevens van Rudi Zwier uit 1982 en 1984 suggereren een veel snellere afbraak van filters dan van plantemateriaal. Ook Bakker & de Leeuw (manuscript) vinden een snellere afbraak van filters.

De trage afbraak van filters kan verklaard worden uit een aantal factoren. Er treedt geen leaching op. Er is vrijwel geen stikstof aanwezig en in die zin is het onaantrekkelijk voor bodemdieren. Het oppervlak, waarop decompositie kan ingrijpen is relatief gering, vanwege de compacte stapel.

Filters zijn gevoelig voor mechanische verwerking, wanneer het nat en pappig wordt en daardoor makkelijk uitvlokt. Aangezien de filters in dit onderzoek waren ingegraven, in tegenstelling tot bovengenoemde onderzoeken, kan het effect van mechanisch verlies beperkt gebleven zijn, of althans pas later een rol zijn gaan spelen. Een vochtig pakket filters vormt een ideaal kiemingsmilieu voor plantezaden en organisch materiaal uit slib blijft goed in de filters zitten, waardoor zelfs een gewichtstoename gevonden kan worden. Het zal duidelijk zijn, dat deze factoren bij een geringe afbraaksnelheid een relatief grote rol gaan spelen en voor elke plaats of plotje in betekenis kunnen verschillen. Dit wordt ook geïllustreerd door de grote standaarddeviaties.

## 4.2 Stikstof

### 4.2.1 Algemeen

Uit de variantie-analyse bleek, dat de periode in hoge mate bijdraagt aan de variantie, met vooral een snelle beginafname. In de volgende paragrafen zal dit nog nader aan de orde komen.

Opvallend is, dat de soort als hoofdeffect, minder bijdraagt aan de variantie dan de interactie tussen soort en periode. De verschillen in decompositiesnelheid tussen de soorten lijken dus grotendeels te berusten op verschillen in de tijd.

(N.B. De varianties in decompositiesnelheden van stikstof zijn beduidend hoger dan die van organisch materiaal, omdat de hoeveelheden stikstof



veel geringer zijn en toevalsfactoren dus een relatief grotere rol gaan spelen. Wanneer er weinig materiaal over was, kon soms wel het organische stof-gehalte berekend worden, maar geen stikstofmetingen worden gedaan, waardoor het aantal missing values aanmerkelijk hoger is, zie bijlage 8.)

#### 4.2.2 Soorten

Voor alle soorten, met uitzondering van *Calamagrostis*, geldt, dat in het begin de hoeveelheid stikstof sterk afneemt, en dat een fase van stikstof-immobilisatie (toename van de hoeveelheid stikstof) niet of nauwelijks aanwezig is. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt, doordat het materiaal jong is en stikstofrijk.

*Aster* vertoont in de eerste periode slechts een geringe afname van de hoeveelheid stikstof en vervolgens verdwijnt stikstof snel. Een meetfout van de beginhoeveelheid stikstof lijkt vrij onwaarschijnlijk. Ook is het de vraag of het aan het toeval geweten kan worden. Hoewel er in de gebruikte literatuur niets over wordt gemeld, is het mogelijk, dat stikstofimmobilisatie in de eerste paar dagen is opgetreden (med. Reinier Meijer). De periode daarna zou dan als een netto stikstofmineralisatie geïnterpreteerd moeten worden.

*Puccinellia* toont ook een snel verdwijnen van stikstof. De eerste periode was voor *Puccinellia* wat langer dan voor *Aster* en het uitgangsmateriaal had een wat lagere organische stof/N-ratio, waardoor, volgens bovengenoemde interpretatie, eventuele stikstofimmobilisatie niet uit de metingen herkend kan worden. In ieder geval is duidelijk, dat als stikstofimmobilisatie optreedt bij *Aster* en *Puccinellia*, dit van geringe invloed is op de decompositiesnelheid van stikstof.

*Agrostis* en *Phragmites* vertonen weer een sterke leaching. Het jonge, snelgroeiende materiaal is relatief stikstofrijk, hetgeen betekent, dat er ook veel stikstof in oplosbare en anorganische vorm aanwezig is (Chapin, 1980) en dus gemakkelijk uitspoelt. De stabilisatie in de hoeveelheid stikstof komt volgens de literatuur overeen met een periode van stikstof-immobilisatie. Vervolgens treedt stikstofmineralisatie op. De vraag is, of de afname in de laatste periode voldoende bewijs is, dat dat hier optreedt. *Calamagrostis* vertoont eerst een relatief geringe leaching, waarna stikstofimmobilisatie optreedt. (Dit plaatje stemt het meest overeen met wat in de literatuur over het algemeen beschreven wordt.)

Zoals al eerder vermeld heeft *Calamagrostis* een beduidend hogere organische stof/N-ratio dan de andere soorten, waardoor een sterkere stikstof-immobilisatie verwacht kan worden.

### 4.2.3 Habitats

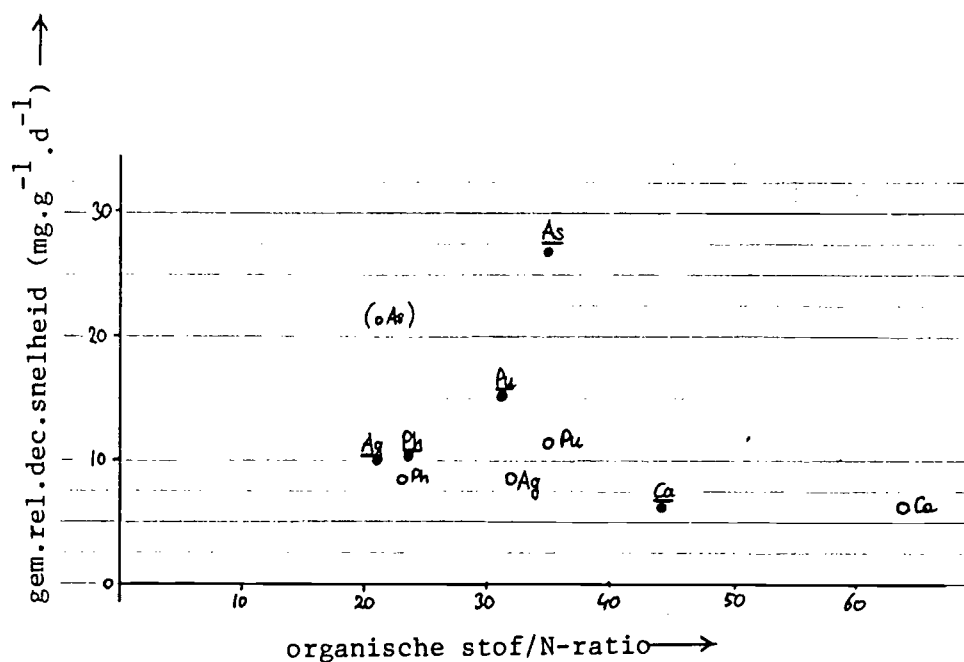
De verschillen tussen de habitat-typen zijn gering. Opvallend echter bij de oevervegetatie is de toename van de hoeveelheid stikstof in de laatste periode. Dit is mogelijk het gevolg van de aanvoer van stikstofrijk materiaal (schuim), dat bij harde (noordwesten) wind van het Jaap Deensgat op de oever gestuwd wordt.

De geringe toename van de hoeveelheid stikstof in de derde periode in het Phragmites-type is mogelijk het gevolg van leaching van oplosbare stikstofcomponenten uit(levende?) bladen van Phragmites, tijdens de frequente regenbuien in juli. Dit is echter niet meer dan een suggestie.

### 4.3 Verandering C/N-ratio

De organische stof/N-ratio, zie figuur 9, neemt aanvankelijk voor alle soorten, behalve Aster, meer of minder toe als gevolg van leaching van relatief stikstofrijk materiaal. Daarna neemt de organische stof/N-ratio af, omdat relatief meer stikstof wordt vastgehouden (N-fixatie) en koolstof (c.q. organische stof) gerespireerd wordt (in de literatuur: "preferential loss"). De organische stof/N-ratio convergeert naar een waarde, die overeen komt met een C/N-ratio van ongeveer 8 tot 9. De bodemfauna heeft een C/N-ratio van 4 tot 9 (Swift et al, 1979; Kemmers & Jansen, 1985). Vanaf dat moment kan netto stikstofmineralisatie optreden. Aster en Puccinellia bereiken al in een vroeg stadium een lage C/N-ratio, spoedig gevolgd door Phragmites en Agrostis. (Vergelijk volgorde decompositiesnelheden organische stof). Calamagrostis heeft ook in de laatste periode nog een vrij hoge C/N-ratio, en netto stikstofmineralisatie is dan ook niet gewonden bij Calamagrostis. Uit de figuur is ook duidelijk, dat het uitgangsmateriaal (behalve van Calamagrostis) al opvallend stikstofrijk is en de stikstofdeficiëntie onder de bodemorganismen hier een ondergeschikte rol zal spelen.

In figuur 14 is voor de verschillende soorten de gemiddelde relatieve decompositiesnelheid uitgezet tegen de organische stof/N-ratio van het uitgangsmateriaal (dichte stippen). Op grond van tal van literatuurgegevens zou een negatieve relatie gevonden moeten worden van decompositiesnelheid en C/N-ratio. Bij dit materiaal ontbreekt een dergelijk verband ten ene male. In de onderzoeken, die in de literatuur beschreven zijn, is echter het verschil tussen de C/N-ratio aan het begin en de maximale C/N-ratio (na leaching) gering; bij dit materiaal is dat verschil relatief groot.



Figuur 14. Relatie tussen de gemiddelde relatieve decompositiesnelheid per soort en de organische stof/N-ratio (●) en tussen de gemiddelde relatieve decompositiesnelheid na de eerste periode en de organische stof/N-ratio bij aanvang van de tweede periode (○). (As = Aster; Ag = Agrostis; Ca = Calamagrostis; Ph = Phragmites; Pu = Puccinellia)

Daarom is in figuur 14 ook de gemiddelde relatieve decompositiesnelheid na de eerste periode uitgezet tegen de organische stof/N-ratio aan het begin van de tweede periode (open rondjes). Voor het afwijkende gedrag van Aster is dit wellicht minder juist. Hoewel minder grillig is ook dan de relatie zeker niet sterk te noemen, en moet geconcludeerd worden, dat andere eigenschappen van het substraat, althans voor dit materiaal, blijkbaar belangrijker zijn.

## 5. Discussie

Wanneer de gevonden decompositiesnelheden vergeleken worden met gegevens uit de literatuur, blijkt dat in dit onderzoek het materiaal relatief snel wordt afgebroken.

Eén van de oorzaken hiervoor kan zijn, dat het plantemateriaal, dat gebruikt is zeer jong was en voor de meeste soorten in een fase verkeerde van maximale groei. Bovendien was het zeer stikstofrijk. Het plantemateriaal, dat in werkelijkheid in het decompositiesysteem komt, zal anders vanaard zijn, in ieder geval volgroeid. Plantemateriaal van het vorige seizoen was voor de meeste soorten niet aanwezig of in ver gevorderd stadium van afbraak. Om het experiment tijdig te kunnen starten is zodoende gekozen voor vers materiaal.

Verder is de manier van meten van decompositiesnelheden in hoge mate bepalend voor het resultaat. Een belangrijke factor is de maasgrootte van de litterbags. Sommige auteurs werken met verschillende litterbags met maaswijdten van bijvoorbeeld 0.5mm, 1mm en 5mm of perforaties in de litterbags, om de invloed van micro-, meio- en macro-fauna te onderscheiden. Een maaswijdte van 2.5mm, zoals in dit onderzoek gebruikt, laat micro-, meio- en de kleinere macrofauna toe tot het materiaal (Swift et al, 1979). Een nadeel van grotere maaswijdte is, dat gemakkelijk materiaal verloren kan raken.

De litterbags zijn in ondiepe gaten ingegraven. Hierdoor is het materiaal redelijk beschermd tegen vertering en ingroeien van scheuten en kunnen boëdemdieren het materiaal gemakkelijk bereiken. Een nadeel is, dat er gemakkelijk wortels in kunnen groeien. Daar staat tegenover, dat Charley & Richards (1983) beweren, dat de invloed van het wortelmilieu op decompositie vaak sterk onderschat wordt. Ook Stöcklin & Gisi (1984) hebben hun litterbags ingegraven. Bakker & de Leeuw (manuscript) hebben litterbags onder de strooisellaag gelegd. Aantekeningen van Rudi Zwier uit 1983 sommen een aantal problemen op die rijzen, wanneer litterbags op de vegetatie worden gelegd.

De gevonden decompositiesnelheden kunnen dus alleen onderling vergeleken worden en hebben slechts een relatieve betekenis.

Naar de snelheid, waarmee het materiaal werkelijk afgebroken wordt, kan slechts gegist worden. Wanneer de mogelijke artefacten in ogenschouw worden genomen, zijn er mijns inziens geen redenen om zonder meer te besluiten, dat de gemeten decompositiesnelheden hoger of lager liggen dan de werkelijke decompositiesnelheden.

Tussen de soorten blijken vrij duidelijke verschillen te bestaan in afbraaksnelheid. Phragmites heeft een opvallend sterke beginafbraak, maar het gewichtsverlies is later veel geringer. Op langere termijn wordt Phragmites daarom waarschijnlijk langzamer afgebroken dan Agrostis. De gemiddelde decompositiesnelheid van de soorten neemt dan af in de volgorde: Aster - Puccinellia - Agrostis - Phragmites - Calamagrostis.

Het negatief exponentieel model kan van dienst zijn bij het schatten van de tijd die nodig is om een zekere fractie van een hoeveelheid materiaal af te breken. Wanneer meer meetpunten in de tijd worden betrokken, zal waarschijnlijk de invloed van leaching op het verloop van de curve minder worden (bijvoorbeeld bij Phragmites). Het meten van de invloed van leaching is in het veld echter zeer moeilijk en er zijn ook vrijwel geen studies over bekend (Swift et al, 1979).

Later in de tijd nemen overigens ook artefacten als inspoelend en wegspoelend materiaal en ingroeiende scheuten en wortels in betekenis toe.

De verschillen tussen habitat-typen zijn niet erg groot. In het Salix-type verloopt decompositie langzaam en bij de oever sneller. In de daartussen gelegen typen lijkt de interactie tussen vochtigheid en saliniteit de decompositiesnelheid te bepalen. Wanneer het genoemde saliniteitseffect inderdaad van invloed is, betekent dat, dat de decompositiesnelheid in de lagere delen waarschijnlijk meer afhangt van het weer (afwisseling van droge en natte perioden) dan in de hogere delen.

De keuze van de ligging van de plotjes kan ook van invloed zijn op de verschillen tussen habitat-typen. In het voorjaar zijn de plotjes uitgezet aan de hand van de vegetatiekaart uit 1984. Op dat moment waren de verschillen tussen de grazige vegetaties nog moeilijk te zien. Achteraf gezien had misschien een enkel plotje beter op een andere plaats uitgezet kunnen worden. In dit verslag is geen aandacht besteed aan de mogelijke invloed hiervan op de habitateffecten. Onbekend is, wat het effect van de vegetatie is op de decompositie in de verschillende habitat-typen.

De snelheid (c.q. tijdsduur), waarmee stikstof vrijkomt uit het materiaal, hangt onder meer af van de duur van de stikstofimmobilisatie. Voor dit jonge, stikstofrijke materiaal ontbrak een fase van immobilisatie voor vrijwel alle soorten. Wanneer het stikstofgehalte van het materiaal lager is, kan een langere stikstofimmobilisatie verwacht worden (zie 1.3.2).

Naarmate het groeiseizoen vordert neemt het stikstofgehalte van het plantemateriaal af (Hutjes, in prep), zodat de gemeten decompositiesnelheden voor stikstof waarschijnlijk sterk overschat zijn. Voor het soort materiaal dat gewoonlijk in het decompositiesysteem komt zal een langere tijd nodig zijn, voordat netto stikstofmineralisatie op kan treden.

De verschillen in decompositiesnelheden van stikstof lijken overeen te komen met die van organische stof.

Voor de habitats moet misschien rekening gehouden worden met toevoer van stikstof uit het Jaap Deensgat bij harde wind, waardoor een toename van de hoeveelheid stikstof langs de oever gevonden kan worden.

De relatie tussen de C/N-ratio van het uitgangsmateriaal en de decompositiesnelheid is meer malen ter sprake gekomen. Interpretaties van literatuurgegevens suggereren, dat een twee maal zo hoge C/N-ratio een grofweg  $1\frac{1}{2}$  à 2 maal zo lage decompositiesnelheid tot gevolg hebben kan. In de literatuur gaat het echter steeds om verschillen tussen soorten, waarbij ook andere factoren een rol spelen. Over de invloed van de C/N-ratio binnen één soort is (mij) niets bekend.

Toename van de C/N-ratio in de loop van het groeiseizoen (Hutjes, in prep) en reallocatie van stikstofhoudende componenten in afstervende plantedelen, kunnen een belangrijke toename van de C/N-ratio veroorzaken.

Gegevens van Rudi Zwier uit 1984, die groen materiaal in het najaar van 1983 verzamelde, illustreren globaal dezelfde verschillen tussen Calamagrostis, Puccinellia en Agrostis, als gevonden in dit onderzoek, zij het, dat over het geheel genomen de decompositie in het onderzoek in 1984 trager verliep. De methode van meten (litterbags op de strooisellaag) en habitat-effecten (bijvoorbeeld Calamagrostis alleen in de eigen vegetatie (Salix-type) gemeten) dragen hieraan gedeeltelijk bij. Wat overblijft, kan ontstaan zijn door verschillen in uitgangsmateriaal. Het lijkt er op, dat de invloed van C/N-ratio op de decompositiesnelheid beperkt van omvang is.

Uit de discussie in 4.1.4 blijkt, dat het gebruik van filters als referentie geen succes genoemd kan worden, althans niet voor de onderzoeksperiode voor zover in dit verslag behandeld.

De wijze van berekenen van de decompositiesnelheden, zoals beschreven in 3.1.1, heeft een aantal nadelen.

Wanneer op een bepaald moment in een bepaald plotje de hoeveelheid materiaal die nog over is door een of andere toevalsfactor wat hoger uitvalt, wordt voor de voorafgaande periode een te lage decompositiesnelheid berekend en voor de daarop volgende periode een te hoge. Evenzo gaat een toevallig te hoog berekende decompositiesnelheid samen met een te lage voor de daaropvolgende periode. Hierdoor wordt een grote toevalsvariëatie geïntroduceerd in decompositiesnelheden.

Wanneer op zeker moment de hoeveelheid materiaal op was , kon geen decompositiesnelheid berekend worden voor de daaropvolgende periode., en is deze als ontbrekend opgegeven, met een onderschatting dus van de gemiddelde decompositiesnelheid in die periode, omdat juist de plotjes, waar de decompositie het hoogst is, buiten beschouwing worden gelaten. Een suggestie om dit probleem te ondervangen is, om een periode waarin geen decompositiesnelheid berekend kan worden de waarde van de decompositiesnelheid van de daaraan vooraf gaande periode te geven, aangezien de decompositiesnelheden later in de tijd minder per periode blijken te verschillen.

Wanneer op zeker moment het materiaal op is, wordt in principe voor die periode daaraan vooraf gaand een te lage snelheid berekend, aangezien het materiaal waarschijnlijk al op was vóór de monsterdatum. Dit wordt echter gecompenseerd door te hoog berekende snelheden, wanneer het materiaal ten onrechte als geheel verdwenen werd verondersteld (en bijvoorbeeld alleen zand en wortels werden aangetroffen, waaruit geen oorspronkelijk plantemateriaal te herkennen viel). Voor dergelijke artefacten kan niet gecorrigeerd worden.

Hoewel de decompositiesnelheden in de tijd niet constant zijn, kan geen relatie gelegd worden tussen de weergegevens en de decompositiesnelheden, aangezien het aantal meetpunten in de tijd (4 perioden) gering is, verschillende fasen in de afbraak te onderscheiden zijn met als belangrijkste leaching en tal van artefacten, die in het voorafgaande reeds uitvoerig zijn behandeld.

Bovendien waren de verschillen in neerslag en temperatuur over de verschillende perioden zeer gering.

Wat betreft neerslag, c.q. vocht, is de invloed op de verschillende habitats reeds besproken. De invloed van temperatuurfluctuaties in de orde van grootte als bij dit onderzoek waargenomen, zou beperkt kunnen zijn tot een verschil in zomer- en winterhalfjaar, zoals door diverse auteurs beschreven.

Dit verslag behandelt slechts de resultaten van een deel van het onderzoek over een relatief korte periode. Resultaten en conclusies moeten dan ook zonder meer als voorlopig worden beschouwd, of zoals Buth & de Wolf hun artikel besluiten:

"The results of this study underline the importance of knowledge of long-term decomposition rates and show that extrapolation of results of studies of relatively short duration can easily lead to false conclusions."

Daarom is bij de interpretatie van de resultaten zo veel mogelijk gebruik gemaakt van en vergeleken met resultaten van ander onderzoek.

De nog ontbrekende gegevens van de overige monsterdata en de gegevens van Salix zullen behandeld worden in het verslag van Ronald Hutjes.

## 6. Dankwoord

Allereerst een woord van dank aan Latzi Fresco voor de begeleiding. Verder aan de mensen van het chemisch laboratorium van de vakgroep Plantenoecologie, bij wie een belangrijk deel van het onderzoek is verricht, de RIJP voor het verlenen van toestemming tot verblijf op de Schildhoek, Nico voor het halen van water, Michel de Wit (namens de vakgroep Plantenfysiologie) voor het gebruik van een droogstoof, Kees Borrius voor het inleiden in het werken met SPSS, verder tal van mensen van de vakgroep Plantenoecologie, die ons tips gaven, materiaal en ons anderszins hebben bijgestaan, en nog ongenoemden. Tenslotte speciale dank aan Ronald, niet alleen voor de samenwerking.



## Literatuurlijst

- Alexander, M. 1977. Introduction to Soil Microbiology. Willey, New York.
- Arms, K., Feeny, P., Lederhouse, R.C. 1974. Sodium stimulus for puddling behaviour by Tiger Swallowtail Butterflies: *Papilio glaucus*.  
Science 185: 372-374
- Bakker, J.P. & de Leeuw, J. Accumulation and decomposition of grass litter in a sheep grazed grassland (manuscript)
- Bell, M. K. 1974. Decomposition of herbaceous litter. In: Biology of Plant Litter Decomposition (eds. C.H. Dickinson & G.J. Pugh), Vol 1, Academic Press, London.
- Birch, M.F. 1958. The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. Plant and Soil 10: 9-31
- Buth, G.J.C. & de Wolf, L. 1985. Decomposition of *Spartina anglica*, *Elytrigia pungens* and *Halimione portulacoides* in a Dutch salt marsh in association with faunal and habitat influences. Vegetatio 62: 337-355
- Chapin, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecological Systems 11: 233-260
- Charley, J.L. & Richards, B.N. 1983. Nutrient allocation in plant communities: mineral cycling in terrestrial ecosystems. Encyclopedia Plant Physiology. New Series 12 D: 5-45. Springer, Berlin.
- Clark, F.E. 1977. Internal cycling of <sup>15</sup>Nitrogen in shortgrass prairie. Ecology 58: 1322-1333
- Floate, M.J.S. 1970b. Decomposition of organic materials from hill soils and pastures, III. The effect of temperature on the mineralization of carbon, nitrogen and phosphorus from plant materials and sheep faeces. Soil Biology & Biochemistry, Vol 2, 3: 187-196
- Floate, M.J.S. 1970c. Decomposition of organic materials from hill soils and pastures, IV. The effect of moisture content on the mineralization of carbon, nitrogen and phosphorus from plant materials and sheep faeces. Soil Biology & Biochemistry, Vol 2, 4: 275-283
- Frasco, B.A. & Good, R.E. 1982. Decomposition dynamics of *Spartina alterniflora* and *Spartina patens* in a New Jersey salt marsh. American Journal of Botany 69 (3): 402-406
- Fresco, L.F.M., van Laarhoven, H.P.M., Loonen, M.J.J.E., Moesker, T. 1986. Ecological modeling of short-term plant community dynamics under grazing with and without disturbance. Voortgangverslag 31. Lab. Pl. oec., Haren.

- Hutson, B.R. & Veith, L.G. 1985. Relationships between litterfall rate, littermass and decomposition rate in Eucalyptus forests in south-eastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 10: 443-450
- Jackson, D., Long, S.P., Mason, C.F. 1986. Net primary production, decomposition and export of *Spartina anglica* on a Suffolk salt marsh. *Journal of Ecology* 74: 647-662
- Joenje, W. 1978. Plant colonization and succession on embanked sandflats. Proefschrift, Groningen
- Kemmers, R.H. & Jansen, P.C. 1985. Stikstofmineralisatie in onbemeste halfnatuurlijke graslanden. Rapport 14, ICW, Wageningen.
- Kirby, C.J. & Gosselink, J.G. 1976. Primary production in a Louisiana Gulf coast *Spartina alterniflora* salt marsh. *Ecology* 57: 1052-1059
- KNMI. 1986. Dagoverzicht van het weer in Nederland, de Bilt.
- KNMI. 1986. Maandoverzicht van het weer in Nederland, de Bilt.
- Loonen, M.J.J.E. & Moesker, T. 1985. Een modelmatige simulatie van de vegetatiedynamiek in de lauwersmeer onder invloed van begrazing. Doctoraalverslag. Lab. Pl. oec., Haren.
- Mason, C.F. 1976. Decomposition. *Studies in Biology* 74. The Camelot Press Southampton.
- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and licnin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465-472
- Melillo, J.M. & Aber, J.D. 1984. Nutrient immobilization in decaying litter: an example of carbon-nutrient interactions. In: *Trends of Ecological Research in the 1980s* (eds. J.H.Cooley & F.B.Golley). Plenum Press, New York. 193-217
- Minderman, G. 1968. Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. *Journal of Ecology* 56: 355-362
- Nie, N.H., Hull, C.H., Jenkins, J.G., Steinbrenner, K., Bent, D.H. 1975. *Statistical Package for the Social Sciences*. McGraw-Hill, New York.
- Nyhan, J.W. 1975. Influence of soil temperature and water tension on the decomposition rate of carbon-14 labeled herbage. *Soil Science* 121, 5: 288-293
- Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331
- Odum, E.P., Zieman, J.C., Heald, E.J. 1973. The importance of vascular plant detritus to estuaries. In: *Proceeding of the coastal marsh and estuary management symposium* (ed. R.H.Chabreck), 91-114. Louisiana State University. Div. Cont. Educ. Baton Rouge.

- Penman, H.L. 1956. Evaporation: an introductory survey. Netherlands Journal of Agricultural Science 4: 9-29
- Reitsma, J.H. 1981. De vegetatie in het Lauwersmeergebied in 1980. Intern rapport, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
- Rice, D.L. & Tenore, K.R. 1981. Dynamics of carbon and nitrogen during the decomposition of detritus derived from estuarine macrophytes. Estuarine, Coastal and Shelf Science 13: 681-690
- Rodenburg, K., de Visser, W., Kwant, R., Berendse, F. 1985. Humus-accumulatie en stikstofmineralisatie in heide oecosystemen. The Utrecht Plant Ecology News Report, 1. University of Utrecht, Utrecht.
- Roswall, T., Veum, A.K., Kärenlampi, L. 1975. Plant litter decomposition at Fennoscandian Tundra Sites. In: Fennoscandian Tundra Ecosystems, 1: Plants and microorganisms (ed. F.E.Wielgolaski). Springer Verlag, Berlin. 266-278
- RIJP, 1985. De vegetatie in het Lauwersmeergebied in 1984. Intern rapport Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
- Satchell, J.E. & Lowe, D.G. 1967. Selection of leaf litter by *Lumbricus terrestris*. In: Progress in Soil Biology (eds. O.Graff & J.E.Satchell) North holland, Amsterdam.
- Stöcklin, J. & Gisi, U. 1984. Bildung und Abbau der Streu in bewirtschafteten und brachliegende Mähwiesen. In: Sukzession auf Grünlandbrachen (ed. K.F.Schreiber). Münstersche Geografische Arbeiten 20: 101-109
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in Ecology, 5. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Tukey, H.B. 1970. The leaching of substances from plants. Annual Review of Plant Physiology 21: 305-324
- Twilley, R.R., Lugo, A.E., Patterson-Zucea, C. 1986. Litter production and turnover in basin mangrove forests in Southwest Florida. Ecology 67: 670-683.
- Vertregt, N. 1983. Het as- en zandgehalte van grasmonsters. Caboverslag 48, Wageningen

Bijlage 1. Resultaten van de 3-way ANOVA, volgens de regressiebenadering van relatieve decompositiesnelheden van organisch materiaal, met als variabelen: soort, periode en habitat.

SOURCE OF VARIATION	SUM OF SQUARES	DF	MEAN SQUARE	F	SIGNIF OF F
MAIN EFFECTS	26565.100	12	2213.758	30.610	.001
SOORT	16888.399	4	4222.100	58.381	.001
PERIODE	7552.202	3	2517.401	34.809	.001
HABITAT	1018.320	5	203.664	2.816	.017
2-WAY INTERACTIONS	9902.715	47	210.696	2.913	.001
SOORT PERIODE	6200.920	12	516.743	7.145	.001
SOORT HABITAT	946.757	20	47.338	.655	.868
PERIODE HABITAT	2689.781	15	179.319	2.480	.002
3-WAY INTERACTIONS	6450.000	60	107.500	1.486	.020
SOORT PERIODE HABITAT	6450.000	60	107.500	1.486	.020
EXPLAINED	43330.390	119	364.121	5.035	.001
RESIDUAL	16922.947	234	72.320		
TOTAL	60253.337	353	170.689		

360 CASES WERE PROCESSED.  
6 CASES ( 1.7 PCT) WERE MISSING.

Bijlage 2. Gemiddelden en standaarddeviaties van de relatieve decompositie-snelheden van organisch materiaal, gemiddeld over alle habitats, per soort en per periode in  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ .

Soort	Periode	Gemiddelde waarde		Standaarddeviatie	n	Label
		Gemiddelde	Standaarddeviatie			
ASTER	I	0.15	0.05	0.05	10	ASTER
	II	0.18	0.06	0.06	10	ASTER
AGROSTIS	I	0.20	0.07	0.07	10	AGROSTIS
	II	0.22	0.08	0.08	10	AGROSTIS
CALAMAGROSTIS	I	0.25	0.09	0.09	10	CALAMAGROSTIS
	II	0.28	0.10	0.10	10	CALAMAGROSTIS
PHRAGMITES	I	0.30	0.11	0.11	10	PHRAGMITES
	II	0.32	0.12	0.12	10	PHRAGMITES
PUCCINELLIA	I	0.35	0.13	0.13	10	PUCCINELLIA
	II	0.38	0.14	0.14	10	PUCCINELLIA

Bijlage 3. Gemiddelden en standaarddeviaties van relatieve decompositie-snelheden van organisch materiaal, gemiddeld over alle soorten, per habitat en per periode in mg.g<sup>-1</sup>.d<sup>-1</sup>.

VARIABLE	CODE	MEAN	STD. DEV.	N	VALUE LABEL
FOR ENTIRE POPULATION:		13.681	13.065	754	
1. Salix	1	13.681	13.065	754	SALIX
2. Phragmites	2	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
3. Aerostichum	3	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
4. Fucus	4	13.681	13.065	754	FUCUS
5. Aerostichum	5	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
6. Fucus	6	13.681	13.065	754	FUCUS
7. Salix	7	13.681	13.065	754	SALIX
8. Phragmites	8	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
9. Aerostichum	9	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
10. Fucus	10	13.681	13.065	754	FUCUS
11. Salix	11	13.681	13.065	754	SALIX
12. Phragmites	12	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
13. Aerostichum	13	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
14. Fucus	14	13.681	13.065	754	FUCUS
15. Salix	15	13.681	13.065	754	SALIX
16. Phragmites	16	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
17. Aerostichum	17	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
18. Fucus	18	13.681	13.065	754	FUCUS
19. Salix	19	13.681	13.065	754	SALIX
20. Phragmites	20	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
21. Aerostichum	21	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
22. Fucus	22	13.681	13.065	754	FUCUS
23. Salix	23	13.681	13.065	754	SALIX
24. Phragmites	24	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
25. Aerostichum	25	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
26. Fucus	26	13.681	13.065	754	FUCUS
27. Salix	27	13.681	13.065	754	SALIX
28. Phragmites	28	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
29. Aerostichum	29	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
30. Fucus	30	13.681	13.065	754	FUCUS
31. Salix	31	13.681	13.065	754	SALIX
32. Phragmites	32	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
33. Aerostichum	33	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
34. Fucus	34	13.681	13.065	754	FUCUS
35. Salix	35	13.681	13.065	754	SALIX
36. Phragmites	36	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
37. Aerostichum	37	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
38. Fucus	38	13.681	13.065	754	FUCUS
39. Salix	39	13.681	13.065	754	SALIX
40. Phragmites	40	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
41. Aerostichum	41	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
42. Fucus	42	13.681	13.065	754	FUCUS
43. Salix	43	13.681	13.065	754	SALIX
44. Phragmites	44	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
45. Aerostichum	45	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
46. Fucus	46	13.681	13.065	754	FUCUS
47. Salix	47	13.681	13.065	754	SALIX
48. Phragmites	48	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
49. Aerostichum	49	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
50. Fucus	50	13.681	13.065	754	FUCUS
51. Salix	51	13.681	13.065	754	SALIX
52. Phragmites	52	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
53. Aerostichum	53	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
54. Fucus	54	13.681	13.065	754	FUCUS
55. Salix	55	13.681	13.065	754	SALIX
56. Phragmites	56	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
57. Aerostichum	57	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
58. Fucus	58	13.681	13.065	754	FUCUS
59. Salix	59	13.681	13.065	754	SALIX
60. Phragmites	60	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
61. Aerostichum	61	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
62. Fucus	62	13.681	13.065	754	FUCUS
63. Salix	63	13.681	13.065	754	SALIX
64. Phragmites	64	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
65. Aerostichum	65	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
66. Fucus	66	13.681	13.065	754	FUCUS
67. Salix	67	13.681	13.065	754	SALIX
68. Phragmites	68	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
69. Aerostichum	69	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
70. Fucus	70	13.681	13.065	754	FUCUS
71. Salix	71	13.681	13.065	754	SALIX
72. Phragmites	72	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
73. Aerostichum	73	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
74. Fucus	74	13.681	13.065	754	FUCUS
75. Salix	75	13.681	13.065	754	SALIX
76. Phragmites	76	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
77. Aerostichum	77	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
78. Fucus	78	13.681	13.065	754	FUCUS
79. Salix	79	13.681	13.065	754	SALIX
80. Phragmites	80	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
81. Aerostichum	81	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
82. Fucus	82	13.681	13.065	754	FUCUS
83. Salix	83	13.681	13.065	754	SALIX
84. Phragmites	84	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
85. Aerostichum	85	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
86. Fucus	86	13.681	13.065	754	FUCUS
87. Salix	87	13.681	13.065	754	SALIX
88. Phragmites	88	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
89. Aerostichum	89	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
90. Fucus	90	13.681	13.065	754	FUCUS
91. Salix	91	13.681	13.065	754	SALIX
92. Phragmites	92	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
93. Aerostichum	93	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
94. Fucus	94	13.681	13.065	754	FUCUS
95. Salix	95	13.681	13.065	754	SALIX
96. Phragmites	96	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
97. Aerostichum	97	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
98. Fucus	98	13.681	13.065	754	FUCUS
99. Salix	99	13.681	13.065	754	SALIX
100. Phragmites	100	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
101. Aerostichum	101	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
102. Fucus	102	13.681	13.065	754	FUCUS
103. Salix	103	13.681	13.065	754	SALIX
104. Phragmites	104	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
105. Aerostichum	105	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
106. Fucus	106	13.681	13.065	754	FUCUS
107. Salix	107	13.681	13.065	754	SALIX
108. Phragmites	108	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
109. Aerostichum	109	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
110. Fucus	110	13.681	13.065	754	FUCUS
111. Salix	111	13.681	13.065	754	SALIX
112. Phragmites	112	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
113. Aerostichum	113	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
114. Fucus	114	13.681	13.065	754	FUCUS
115. Salix	115	13.681	13.065	754	SALIX
116. Phragmites	116	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
117. Aerostichum	117	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
118. Fucus	118	13.681	13.065	754	FUCUS
119. Salix	119	13.681	13.065	754	SALIX
120. Phragmites	120	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
121. Aerostichum	121	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
122. Fucus	122	13.681	13.065	754	FUCUS
123. Salix	123	13.681	13.065	754	SALIX
124. Phragmites	124	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
125. Aerostichum	125	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
126. Fucus	126	13.681	13.065	754	FUCUS
127. Salix	127	13.681	13.065	754	SALIX
128. Phragmites	128	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
129. Aerostichum	129	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
130. Fucus	130	13.681	13.065	754	FUCUS
131. Salix	131	13.681	13.065	754	SALIX
132. Phragmites	132	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
133. Aerostichum	133	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
134. Fucus	134	13.681	13.065	754	FUCUS
135. Salix	135	13.681	13.065	754	SALIX
136. Phragmites	136	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
137. Aerostichum	137	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
138. Fucus	138	13.681	13.065	754	FUCUS
139. Salix	139	13.681	13.065	754	SALIX
140. Phragmites	140	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
141. Aerostichum	141	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
142. Fucus	142	13.681	13.065	754	FUCUS
143. Salix	143	13.681	13.065	754	SALIX
144. Phragmites	144	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
145. Aerostichum	145	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
146. Fucus	146	13.681	13.065	754	FUCUS
147. Salix	147	13.681	13.065	754	SALIX
148. Phragmites	148	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
149. Aerostichum	149	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
150. Fucus	150	13.681	13.065	754	FUCUS
151. Salix	151	13.681	13.065	754	SALIX
152. Phragmites	152	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
153. Aerostichum	153	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
154. Fucus	154	13.681	13.065	754	FUCUS
155. Salix	155	13.681	13.065	754	SALIX
156. Phragmites	156	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
157. Aerostichum	157	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
158. Fucus	158	13.681	13.065	754	FUCUS
159. Salix	159	13.681	13.065	754	SALIX
160. Phragmites	160	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
161. Aerostichum	161	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
162. Fucus	162	13.681	13.065	754	FUCUS
163. Salix	163	13.681	13.065	754	SALIX
164. Phragmites	164	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
165. Aerostichum	165	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
166. Fucus	166	13.681	13.065	754	FUCUS
167. Salix	167	13.681	13.065	754	SALIX
168. Phragmites	168	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
169. Aerostichum	169	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
170. Fucus	170	13.681	13.065	754	FUCUS
171. Salix	171	13.681	13.065	754	SALIX
172. Phragmites	172	13.681	13.065	754	PHRAGMITES
173. Aerostichum	173	13.681	13.065	754	AEROSTICHEUM
174. Fucus	174	13.681	13.065	754	FUCUS

Bijlage 4. A. Gemiddelden en standaarddeviaties van relatieve decompositie-snelheden van organisch materiaal van filters per periode in  $\text{mg.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$ .

PERIODE	MEAN	STD.DEV.	N
periode 1	0.439	1.736	18
periode 2	3.659	4.710	17
periode 3	2.917	5.986	18
periode 4	1.661	10.855	18
FOR ENTIRE POPULATION	2.148	6.681	71

B. Gemiddelden en standaarddeviaties van relatieve decompositie-snelheden van organisch materiaal per habitat en per periode voor filters ( $\text{mg.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$ ).

VARIABLE	CODE	MEAN	STD. DEV.	N	VALUE LABEL
FOR ENTIRE POPULATION		2.148	6.681	71	
HABITAT	1.	.208	3.184	12	SALIX
PERIODE	1.	-.367	.115		
PERIODE	2.	2.100	2.339		
PERIODE	3.	2.033	4.140		
PERIODE	4.	-2.933	2.730		
HABITAT	2.	3.575	9.321	12	PHRAGMITES
PERIODE	1.	.033	.208		
PERIODE	2.	4.533	.950		
PERIODE	3.	10.567	3.911		
PERIODE	4.	-.833	18.409		
HABITAT	3.	1.217	8.400	12	AGROSTISAAR
PERIODE	1.	.533	.473		
PERIODE	2.	7.900	3.176		
PERIODE	3.	-.133	11.604		
PERIODE	4.	-3.700	11.722		
HABITAT	4.	.782	2.410	11	PUCCINELLIA
PERIODE	1.	-.267	.551		
PERIODE	2.	-.850	.919		
PERIODE	3.	2.367	2.021		
PERIODE	4.	1.333	3.963		
HABITAT	5.	.933	1.921	12	AGROSTISVEG
PERIODE	1.	-.133	.551		
PERIODE	2.	.500	3.176		
PERIODE	3.	2.000	.400		
PERIODE	4.	1.367	2.403		
HABITAT	6.	6.058	8.950	12	DEVER
PERIODE	1.	2.833	3.676		
PERIODE	2.	6.267	8.558		
PERIODE	3.	.400	4.636		
PERIODE	4.	14.733	12.473		
TOTAL CASES =	71				

Bijlage 5. Resultaten van de 3-way ANOVA volgens de regressiebenadering van veranderingssnelheden van hoeveelheid stikstof, met als variabelen: soort, periode en habitat.

N.B. 3-way interaction (soort x periode x habitat) wordt niet berekend vanwege het te grote aantal lege cellen.

SOURCE OF VARIATION	SUM OF SQUARES	DF	MEAN SQUARE	F	SIGNIF OF F
MAIN EFFECTS	30060.515	12	2505.043	7.871	.001
SOORT	4716.742	4	1179.186	3.705	.006
PERIODE	18331.082	3	6110.361	19.198	.001
HABITAT	4547.699	5	909.540	2.858	.016
2-WAY INTERACTIONS	38279.855	47	814.465	2.559	.001
SOORT PERIODE	22646.910	12	1887.242	5.930	.001
SOORT HABITAT	8027.209	20	401.360	1.261	.204
PERIODE HABITAT	6964.791	15	464.319	1.459	.120
EXPLAINED	67779.143	59	1148.799	3.609	.001
RESIDUAL	91027.601	286	318.278		
TOTAL	158806.744	345	460.309		

360 CASES WERE PROCESSED.  
14 CASES ( 3.9 PCT) WERE MISSING.

DUE TO EMPTY CELLS OR A SINGULAR MATRIX,  
HIGHER ORDER INTERACTIONS HAVE BEEN SUPPRESSED.



Bijlage 6. Gemiddelden en standaarddeviaties van snelheden van verandering van de hoeveelheid stikstof, gemiddeld over alle habitats, per soort en per periode in mg.g<sup>-1</sup>.d<sup>-1</sup>.

VARIABLE	CODE	MEAN	STD. DEV.	N	VALUE LABEL
FOR ENTIRE POPULATION		8.248	21.455	346	
SOORT	1.	14.715	23.963	61	ASTER
PERIODE	1.	14.789	33.074	18	
PERIODE	2.	24.478	10.028	18	
PERIODE	3.	20.141	20.138	17	
PERIODE	4.	12.550	16.543	8	
SOORT	2.	6.314	17.541	72	AGROSTIS
PERIODE	1.	20.328	1.933	18	
PERIODE	2.	9.889	10.890	18	
PERIODE	3.	-9.178	19.795	18	
PERIODE	4.	-4.217	17.046	18	
SOORT	3.	3.843	21.735	72	CALAMAGROSTIS
PERIODE	1.	25.622	6.327	18	
PERIODE	2.	-5.067	6.852	18	
PERIODE	3.	-7.078	13.168	18	
PERIODE	4.	-8.239	30.462	18	
SOORT	4.	7.029	21.296	72	PHRAGMITES
PERIODE	1.	22.306	3.830	18	
PERIODE	2.	9.800	25.908	18	
PERIODE	3.	-2.889	14.286	18	
PERIODE	4.	-1.100	23.976	18	
SOORT	5.	10.417	21.733	69	PUCCINELLIA
PERIODE	1.	28.133	9.601	18	
PERIODE	2.	6.994	10.882	18	
PERIODE	3.	5.322	22.819	18	
PERIODE	4.	-1.620	28.699	15	
TOTAL CASES =	346				
MISSING CASES =	14 OR	3.9 PCT.			

Bijlage 7. Gemiddelden en standaarddeviaties van snelheden van verandering van hoeveelheid stikstof, gemiddeld over alle soorten, per habitat en per periode in mg.g<sup>-1</sup>.d<sup>-1</sup>.

VARIABLE	CODE	MEAN	STD. DEV.	N	VALUE LABEL
FOR ENTIRE POPULATION		8.248	21.455	346	
HABITAT	1.	4.803	17.819	60	BALIX
PERIODE	1.	12.993	14.727	15	
PERIODE	2.	5.547	27.844	15	
PERIODE	3.	-1.160	11.681	15	
PERIODE	4.	1.833	9.463	15	
HABITAT	2.	7.747	17.883	59	PHRAGMITES
PERIODE	1.	21.453	11.041	15	
PERIODE	2.	9.487	7.688	15	
PERIODE	3.	-7.360	23.131	15	
PERIODE	4.	7.386	13.114	14	
HABITAT	3.	5.681	26.166	59	AGROSTISAAR
PERIODE	1.	15.207	38.003	15	
PERIODE	2.	12.640	8.294	15	
PERIODE	3.	-2.293	16.157	15	
PERIODE	4.	-3.436	28.646	14	
HABITAT	4.	13.446	13.251	57	PUCCINELLIA
PERIODE	1.	23.640	5.756	15	
PERIODE	2.	13.673	9.608	15	
PERIODE	3.	6.120	18.078	15	
PERIODE	4.	9.575	9.325	12	
HABITAT	5.	12.566	14.100	56	AGROSTISVEG
PERIODE	1.	20.827	12.490	15	
PERIODE	2.	13.600	6.921	15	
PERIODE	3.	8.980	17.877	15	
PERIODE	4.	4.782	9.998	11	
HABITAT	6.	5.513	32.471	55	DEVER
PERIODE	1.	22.493	6.719	15	
PERIODE	2.	12.527	20.888	15	
PERIODE	3.	2.093	32.277	14	
PERIODE	4.	-22.855	47.511	11	
TOTAL CASES =	360				
MISSING CASES =	14 OR 3.9 PCT.				

Bijlage 8. Overzicht van "missing values" van relatieve decompositie-snelheden van organisch materiaal en stikstof voor de soorten en voor de habitats. Bovendien is aangegeven in welke perioden de betreffende waarden ontbreken.

SOORT	Rel. dec. snelheid organisch materiaal		snelheid verandering hoeveelheid stikstof	
	AANTAL	PERIODEN	AANTAL	PERIODEN
Aster	4	3,4	11	3,4
Agrostis	-	-	-	-
Calamagrostis	-	-	-	-
Phragmites	-	-	-	-
Puccinellia	2	4	3	4
HABITAT				
Salix-type	-	-	-	-
Phragmites-type	1	4	1	4
Agrostisaar-type	-	-	1	4
Puccinellia-type	1	4	3	4
Agrostisvegetatief- type	2	4	4	4
Oever-type	2	3,4	5	3,4

Bijlage 9. Klimatologische gegevens gedurende onderzoeksperiode.  
 Gegeven zijn de gemiddelden per dag voor alle perioden.  
 (N.B. Periode 1 kan per soort verschillen. Voor alle  
 voorkomende tijdsintervallen (uitgedrukt in dagnummers)  
 zijn de gemiddelden gegeven). L = Leeuwarden, Z = Zoutkamp.

	periode 1				per.2	per.3	per.4
	115-163	134-163	148-163	155-163	163-184	184-212	212-244
max.tempera- tuur (150cm) (L.)	16.17	15.84	15.23	15.35	21.86	18.94	18.38
min.tempera- tuur (10cm) (L.)	5.26	5.55	5.23	7.53	8.55	9.03	8.61
neerslag(Z.)	2.16	2.76	4.37	8.60	0.40	2.37	2.82
verdamping (L.)	3.42	3.59	3.44	3.23	4.82	3.46	3.25