

VEGETATIESTRUCTUUR en DIVERSITEIT van een 'half-natuurlijke'  
vegetatie in de LAUWERSMEERGEBIED.

De Limiterende Factor voor de biomassaproductie;  
de Diversiteit in relatie tot de Vegetatiestructuur en  
de Biomassa.

Doctoraalverslag  
Marjan van Oosten

Begeleiding: Peter Esselink en Jan Bakker

Laboratorium voor Plantenoecologie  
Haren, februari 1991.

D 474

## INHOUD

- 1 Samenvatting
- 2 Inleiding
- 3 Bemestingsproeven
  - 3.1 Inleiding
  - 3.2 Materiaal en methode
  - 3.3 Resultaten en conclusies
  - 3.4 Discussie
- 4 Diversiteit en Vegetatiestructuur in  
Relatie tot de Biomassa
  - 4.1 Inleiding
  - 4.2 Materiaal en methode
    - 4.2.1 Gebiedsbeschrijving
    - 4.2.2 Vegetatiestructuur en diversiteit bepalingen
  - 4.3 Resultaten en conclusies
  - 4.4 Discussie
- 5 Literatuur

Figuren en tabellen

## 1 SAMENVATTING

*Uit de bemestingsproeven in de Lauwerszeepolder blijkt dat stikstof de limiterende factor is, zoals ook door Joenje (1978) is geconstateerd. Uit het tweede onderzoek blijkt dat de biomassa op de eerste 10 cm van de bodem en de lichttransmissie tot de bodem diversiteitsbepalend zijn. Het onderzoeksgebied lijkt niet optimaal geschikt voor onderzoek naar diversiteit vegetatiestructuur relatie.*

## 2 INLEIDING

De Lauwerszee is in 1969 afgesloten van de Waddenzee. Sindsdien heeft zich, analoog met de vegetatieontwikkeling op de strandvlakte van Schiermonnikoog, op plaatsen met een goede afwatering een door duinriet dominerende vegetatie ontwikkeld.

In het drooggevalen Lauwersmeergebied is, vanaf 1976, de invloed van 3 vormen van beheer (jaarrond-, seizoensbeweiding en nietsdoen) op de ontwikkeling van de half-natuurlijke vegetatie onderzocht.

Dit doctoraalonderzoek is een onderdeel van het onderzoek van Peter Esselink (1989). In dit doctoraalonderwerp worden twee deelonderzoeken uitgevoerd:

- een bemestingsonderzoek naar de limiterende factor voor de biomassa productie
- onderzoek naar de relatie tussen vegetatiestructuur en diversiteit.

### 3 BEMESTINGSPROEVEN

#### 3.1 Inleiding

Joenje (1978) toonde in het zesde jaar na afsluiting aan dat een stikstof (N) gift de biomassa opbrengst op de platen belangrijk kan verhogen. De kans dat N de limiterende factor is, lijkt daarom erg groot. Aangezien de nutriëntenbeschikbaarheid een sturende faktor in de vegetatie ontwikkeling kan zijn, is dit een aanleiding voor bemestingsproeven (Esselink 1989).

Het bemestingsonderzoek richt zich uitsluitend op de reactie van de vegetatie op N (stikstof), K (kalium) en P (fosfor) bemesting.

Als vegetatietype is gekozen voor een vegetatie gedomineerd door Agrostis stolonifera. Deze grassoort heeft een zeer beperkt wortelstelsel zodat interferentie door nutriënten opname uit reserve organen zoveel mogelijk wordt voorkomen. (Esselink, 1989).

#### Vraagstelling:

Is stikstof de limiterende factor?

#### 3.2 Materiaal en methode

Binnen een tijdelijke enclosure zijn volgens block design (Little & Jackson Hills 1978) 5 blokken met elk 8 random bepaalde veldjes van 1 m<sup>2</sup> uitgezet, zodat de opzet in vijfvoud kon worden uitgevoerd. Tussen de veldjes is een halve meter afstand gehouden. Vervolgens is op 2 en 8 mei 1990 met een gieter bemest, zodat in totaal 1 liter wateroplossing per veldje in de volgende N, P en K concentraties is toegediend:

250 kg N/ha in de vorm van NH<sub>3</sub>, NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> = 57.1 gram NH<sub>3</sub>, NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>/l

125 kg P/ha in de vorm van NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> = 48.4 gram NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>/l

250 kg K/ha in de vorm van KCl = 47.8 gram KCl/l

Direkt daarna zijn de veldjes met 3.5 liter boezemwater begoten om verbranding te voorkomen. De blanco's zijn alleen met boezemwater begoten. Op 11 juni 1990 zijn de veldjes geoogst. De resultaten zijn met behulp van SPSS getest op normale verdeling, vervolgens is de standaard deviatie (n=5) bepaald en is getest op significante afwijkingen.

### 3.3 Resultaten en conclusies

Uit figuur 1 blijkt dat alle giften die N bevatten significant afwijken van de andere giften. De N-bevattende giften verschillen niet significant evenals de andere giften onderling. Hieruit blijkt dat N de limiterende factor is.

### 3.4 Discussie

De resultaten komen overeen met wat Joenje (1978) al eerder gevonden had. Uit onderzoek op de strandvlakte van Schiermonnikoog blijkt ook dat stikstof limiterende factor voor de biomassa is (Huisman 1990). Hieruit blijkt dat de stikstofvorming in de bodem van het Lauwersmeergebied een analogie met die op de strandvlakte van Schiermonnikoog vertoond. De gedachte dat K een limiterende factor zou kunnen zijn (Esselink, 1989) kan worden uitgesloten.

## 4 SOORTENRIJKDOM IN RELATIE TOT DE BIOMASSA EN DE VEGETATIESTRUCTUUR

### 4.1 Inleiding

Het Lauwersmeergebied is nu vrijwel geheel ontzilt plaatselijk dankzij de landaanwinningswerken. Er hebben zich verschillende vegetatiestructuren ontwikkeld mee onder invloed van de beweiding (Esselink, 1989). De vegetatiesuccessiereeks op de centrale platen van 1970 tot 1985 wordt in figuur 2 gegeven (Altenburg et al., 1985).

Hierin zien we dat, naast de vegetatieontwikkeling in de tijd, van laag (vochtig en zilt), naar hoog (droog en ontzilt) de volgende plantensoorten dominant zijn: Puccinellia maritima (oa. Kweldergras), Agrostis stolonifera (Fioringras), Calamagrostis epigejos (Duinriet) en Phragmites australis (Riet) met bosopslag. In 1985 bleek alle Puccinellia vervangen te zijn door Juncus gerardii (Zilte rus) dominerende vegetatie en deze vervolgens plaatselijk door Agrostis soorten weggeconcurrerd worden. Deze plantensuccessie is aanleiding om onderzoek te doen naar diversiteit bepalende factoren, zoals biomassa en lichttransmissie.

Volgens Grime (1979) is bij een lage en een hoge biomassa een lage- en bij een intermediare biomassa een maximale soortenrijkdom (vanaf nu diversiteit genoemd) te verwachten. Volgens Bobbink (1988) is de vegetatiestructuur bepalend voor de diversiteit. De bedoeling is de relatie tussen biomassa, vegetatiestructuur en diversiteit tussen vegetatietypen in het Lauwersmeergebied te onderzoeken.

#### Vraagstelling:

- Is er bij een bepaalde biomassa een optimum in diversiteit en hoe is deze gerelateerd aan de vegetatie structuur?

## 4.2 Materiaal en methode

### 4.2.1 Gebiedsbeschrijving

Het onderzoek heeft zich vnl. gericht op drie deelgebieden nl. de Zoutkamperplaat, de Schildhoek en de Kollumerwaard met de Blik- en Sennerplaat (fig.3).

Op een deel van de Zoutkamperplaat is de successie snel gegaan doordat de landaanwinningswerken voor een goede afwatering hebben gezorgd, waardoor de plaat snel ontzilte. De successie is nu in het stadium van Calamagrostis epigejos (Duinriet) met bosopslag. Er zijn 2 voormalige landbouwkavels ingezaaid met 2 grasmengsels resp. Dactylis glomerata (Kropaar) met Festuca rubra (Rood zwenkgras) en met Festuca arundinacea (Rietzwenkgras). Verder zijn in de stukken met spontane vegetatie 4 exclosures uitgezet waarbuiten vanaf juni '89 met jaarrond beweiding is begonnen. Het beweiden gebeurt met behulp van 16 Schotse hooglandrunderen met 1 kalf en 17 Fjordpaarden die inmiddels vervangen zijn door Koniks. Het streven is 's winters 1 dier per 4 ha. te houden.

Op de Schildhoek is in '82 met 1 pink per ha zomerbeweiding begonnen. Dit heeft oa. als gevolg gehad dat de successie is teruggedrongen van Phragmites australis tot een Agrostis stolonifera vegetatie. Ook hier zijn twee exclosures uitgezet.

De Kollumerwaard, landaanwinningswerken met 1 rund per ha. zomerbeweiding vanaf 1976, is een afwisselend landschap met hoge door Calamagrostis epigejos gedomineerde vegetatie en korte vegetatie hoofdzakelijk bestaande uit Trifolium fragiferum (Aardbeiklaver), Lolium perenne (Engels raaigras) en Cynosurus cristatus (Kamgras).

### 4.2.2 Vegetatiestructuur en diversiteit bepalingen

Het onderzoek werd in zes vegetatietypen en drie beheersregimes uitgevoerd (tabel 1).

#### Plotjes keuze:

Elk type werd over het algemeen in drievoud uitgevoerd met uitzondering van Riet. De plotjes zijn zo gekozen dat ze voor dat vegetatietype representatief zijn.

De verticale verdeling van de biomassa kan bepaald worden door digitalisering van diabeelden van de vegetatiestructuur. De lichttransmissie wordt gebruikt als maat voor de vegetatiedichtheid, deze is afhankelijk van de groeivorm van dominante soorten (Verhoeven en Bobbink 1988).

De vegetatiestructuur is op twee manieren benaderd:

- Beeldanalyse van het zijdeling aanzicht van een vegetatiestrook (15cm \* 50cm) voor een 1m hoge witte referentieplaat via een dia op een Interactief Beeld Analyse Systeem (IBAS), een op de Rijksuniversiteit Utrecht ontwikkelde methode (Roebertsen et al. 1988).
- Met behulp van een lichtgevoelige staaf met 10 siliciumcellen (100cm), wordt de lichtdoorval gemeten.

De gegevens worden met een datalogger opgeslagen en later op een pc overgeladen. Hieruit wordt de 50% uitdovingshoogte bepaald, (L 50), evenals de lichtdoordringing tot de bodem (L 00).

Vervolgens wordt uit de beeldanalyse en het drooggewicht de biomassa per laag van 10cm berekend. Hiervoor wordt het percentage dat per laag van 10 cm is gecontrasteerd, vermenigvuldigd met het drooggewicht en gedeeld door het de som van de percentages over alle lagen (index) van de desbetreffende dia, volgens onderstaande formule:

$$\%laag * drooggewicht / \Sigma index = \text{Biomassa per laag g/m}^2$$

Alle standaard- deviaties en fouten, correlatie berekeningen met de p-waarden zijn met lotus 1-2-3 berekend. De andere statistische bewerkingen met SPSS.

De diversiteit wordt bepaald door op dezelfde plaats het aantal soorten op 40\*40cm te tellen.

Daarna wordt het plotje tot op de humuslaag geoogst. Het materiaal gaat in de stoof (70° C) en wordt gewogen. Het drooggewicht wordt omgerekend tot gram/m<sup>2</sup>.

De verschillen tussen vegetatietypen worden getoetst op normale verdeling volgens Kolmogorov Smirnov (met SPSS), daarbij wordt het beheer verwaarloosd. Met een Kruskal-Wallis 1-way Anova toets worden getoetst of er verschillen zijn, deze worden getoetst met de Student Newman Keuls procedure (Olf 1989).

Van alle vegetatie en beheerstypen is in de vorm van een liggende kolomgrafiek, de biomassa naast de lichttransmissie uitgezet tegen de vegetatiehoogte, zodat bij elke vegetatiehoogte beide waarden vergelijkbaar zijn. De totale biomassa wordt als "B" en de hoogte met nog 50% lichttransmissie als L 50 in de grafiek vermeld (fig.5a/e).

Daarnaast is van alle typen de diversiteit uitgezet tegen de biomassa (B), de 50% uitdovingshoogte (L50), de lichttransmissie tot de bodem (L00) en de biomassa op de eerste 10 cm vanaf de bodem (B00) (fig.6/9). De 50% uitdovingshoogte wordt tegen de biomassa uitgezet (fig.10).



### 4.3 Resultaten

De verschillen tussen de vegetatietypen zijn niet normaal verdeeld en blijken significante te zijn. De tabellen 2 a tot d geven een overzicht (de letters achter de waarden geven de significantie aan).

De biomassa's van het Calamagrostis- en het Phragmites type verschillen significant van elkaar en van de rest. Het Agrostis- en Juncus type, de korte vegetatie en het ingezaaide grasland verschillen niet significant van elkaar (tabel 2a).

Uit de indexwaarden blijkt dat het Juncus en het Calamagrostis type significant van elkaar en van de andere typen afwijken. De andere vegetatietypen wijken niet significant van elkaar af (tabel 2b).

Uit de biomassa op de eerste 10 cm vanaf de bodem blijkt dat de Juncus- en Agrostis type met de hoogste biomassa op de eerste 10 cm, niet significant van elkaar verschillen, ze verschillen wel significant van de andere vegetatietypen. Het ingezaaid grasland, de korte vegetatie en het Calamagrostis type verschillen significant van elkaar (Tabel 2c).

Er zijn geen significante verschillen tussen de hoogte waarbij nog 50% licht doordringt van het Agrostis- en Juncus-type en de korte vegetatie. Het ingezaaide grasland, het Calamagrostis type en het Phragmites type verschillen significant van elkaar.

De diversiteit van de korte vegetatie is erg hoog en verschilt significant van de andere vegetatietypen. De andere vegetatietypen verschillen niet significant van elkaar. (tabel 2d).

Tabel 3 geeft een overzicht per vegetatie- en beheerstype van de gemiddelde hoogten met 50% lichttransmissie, de standaard fout en de steekproefgrootte. Hieruit blijkt dat het beweide en het onbeweide ingezaaide grasland de hoogste lichtdoordringing (dus de laagste 50% hoogte) hebben. Hierop volgt de korte vegetatie met zomerbeweiding en de Agrostis vegetatie, waarbij binnen dit type het onbeweide en het tweede type zomerbeweiding met relatief weinig beweiding een grote standaard fout hebben. Het Phragmites type heeft de laagste lichtdoordringing. Het Calamagrostis type heeft de op één na laagste lichtdoorval.

De index is tegen de biomassa (B) uitgezet (fig.4). Gezien de goede correlatie kan de biomassa, die per laag met behulp van de dia-analyse is berekend, worden gebruikt voor het vegetatiestructuur onderzoek. (lichttransmissie-biomassa relatie per laag, fig.5a1/e).

Hoewel de verschillen klein zijn blijkt het Agrostis stolonifera vegetatietype bij zomerbeweiding type 1 de hoogste biomassa op te leveren en er komt bijna geen licht tot de bodem. De jaarrondbeweiding geeft de laagste biomassa (fig.5a1). De lichttransmissie is bij de zomerbeweiding het laagst (de 50% hoogte dus het hoogst) en bij jaarrond beweiding het hoogst. Diversiteit (n=3): onbeweid (vanaf 1982), zomerbeweiding (vanaf 1982), jaarrond beweiding (vanaf 1989); resp. 3,1 en 1.7. Een extra bemonstering op een plek met zomerbeweiding type 2, waar het vee weinig komt (beweid vanaf 1982), geeft een diversiteit van 6. De totale biomassa is het laagst van alle Agrostis vegetatietypen en de 50% lichttransmissie is hoger dan bij het zomerbeweiding type 1. Het zou kunnen dat bijna niet begrazen in dit plotje invloed heeft gehad op de diversiteit (zie ook tabel 2d).

Ook binnen het Juncus gerardii vegetatietype zijn de verschillen klein. Niet beweiden en zomerbeweiding levert de hoogste biomassa op, bij zomer- en jaarrondbeweiding dringt het meeste licht door tot de bodem en de 50% lichttransmissie hoogte is bij jaarrondbeweiding het hoogst (fig.5b). Diversiteit (n=3): onbeweid (vanaf 1982), zomerbeweiding (vanaf 1982), jaarrondbeweiding (vanaf 1989); resp. 3.3, 2.3 en 2.7.

Bij het Calamagrostis epigejos vegetatietype levert het niet beweiden de hoogste en zomerbeweiding de laagste biomassa op. In alle drie beheerstypen dringt zeer weinig licht door tot de bodem. De lichttransmissie is bij de jaarrondbeweiding het hoogst en bij zomerbeweiding het laagst (fig.5c). Diversiteit (n=3): onbeweid (vanaf 1989), zomerbeweiding (vanaf 1976), jaarrond beweiding (vanaf 1989); resp. 2, 7 en 4. Samenvattend blijkt in dit type de zomerbeweiding de hoogste diversiteit bij de laagste lichtdoordringing op te leveren.

Ook bij ingezaaid grasland blijkt dat niets doen een hogere biomassa oplevert. Bij beide vegetatietypen dringt de helft van het licht tot de bodem door (fig.5d). Diversiteit (n=3): onbeweid en jaarrond beweiding (vanaf 1989); resp. 5.5 en 4.7.

Het type korte vegetatie met zomerbeweiding levert een biomassa op die tussen het beweidde en het onbeweidde van het vorige vegetatie type in ligt. De lichtdoorval is in dit type het laagst in vergelijking met het ingezaaide grasland (fig.5e). De diversiteit is hier 13.7. Dit type wordt sinds 1976 s'zomers beweid waardoor de vegetatiesuccessie veel verder ontwikkeld is dan die van de andere vegetatie typen.

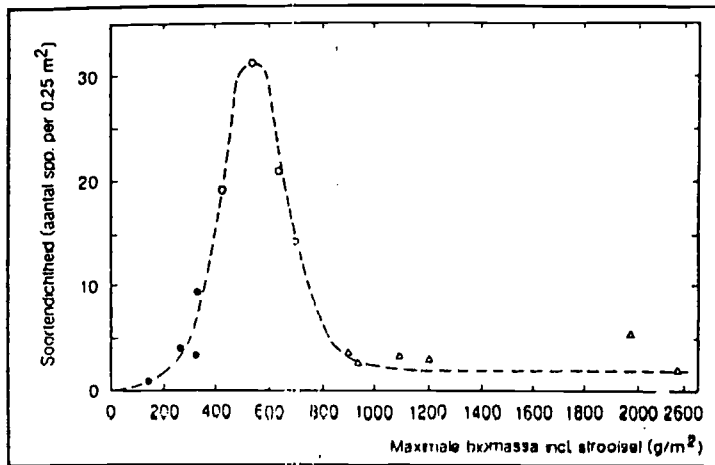
Wordt het vegetatietype verwaarloost dan blijkt dat binnen het beheerstype de diversiteit, de biomassa op de eerste 10 cm van de bodem en de som van het per laag bepaalde percentage contrast uit de dia's van het zijdelings aanzicht (index) significant te verschillen.

Van alle vegetatietypen (n=3) is de diversiteit uitgezet tegen de biomassa, dit levert geen rechtlijnig verband op (fig.6). De diversiteit is ook niet gecorreleerd aan de hoogte met 50% lichttransmissie (L 50) (fig.7), maar wel aan de lichtdoordringing tot de bodem (L 00)  $r=0.31$  en  $p<0.02$  (fig.8) en aan de biomassa op de eerste tien cm van de bodem (B 10)  $r=-0.43$  en  $p<0.01$  (fig.9).

De L 50 is zeer sterk aan de totale biomassa gecorreleerd  $r=0.75$  en  $p<0.001$  (fig.10). Het licht voor de hand dat lichttransmissie tot de bodem sterk afhankelijk is van de totale biomassa, deze waarden zijn dan ook niet tegen elkaar uitgezet.

Hieruit kan geconcludeerd worden dat tussen vegetatietypen de lichttransmissie tot de bodem en vooral de biomassa op de eerste 10 cm vanaf de bodem belangrijk zijn voor de diversiteit. De totale biomassa en de 50% hoogte hebben hierop geen invloed.

#### 4.4 Discussie



De relatie tussen maximale biomassa (incl. strooisel) en soortendichtheid in kruidachtige vegetaties in Noord-Engeland. ○ graslanden; ● kruidlaag in bossen; △ ruigtevegetaties. (Naar Grime 1979.)

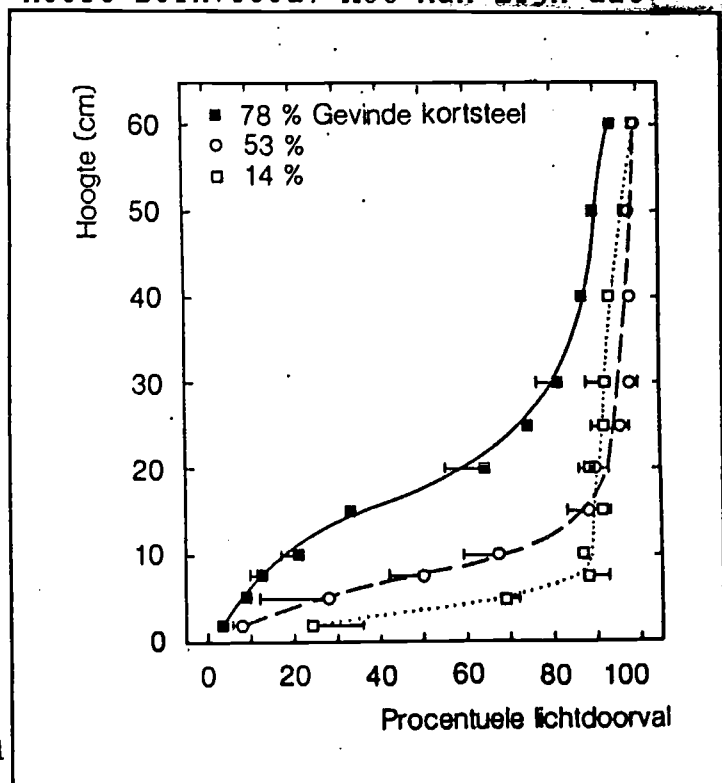
typen de vegetatiestructuur heeft beïnvloed. Het kan zijn dat een correlatie zoals Bobbink (1988) vond ook bij andere soort dominerende vegetatietypen voorkomt. Bobbink (1988) vond een hoge 50% waarde met een lage diversiteit in een door één soort gedomineerd vegetatietype. Het is in dit onderzoek niet de bedoeling geweest de dominantie in verband te brengen met de diversiteit, maar we kunnen wel zien dat de 50% hoogte en dus de totale biomassa gezien de goede correlatie (fig.10), hierop geen invloed heeft dit in tegenstelling met de theorie van Grime (1979) en die van Bobbink (1988).

Wel is er een verband gevonden tussen de biomassa op de bodem en de diversiteit (fig.9) en de lichtdoordringing tot de bodem en de diversiteit (fig.8), gedeeltelijk overeenkomstig met de theorie van Grime (1979) en die van Bobbink (1988). De theorie van Bobbink en Grime blijken in dit onderzoek beide belangrijk te zijn en kunnen niet los van elkaar gezien worden.

In dit onderzoek was een diversiteitsspreiding van 2 tot 14

De theorie van Grime (1979) zegt dat in de eerste plaats de totale biomassa bepalend is voor de diversiteit, zie figuur hiernaast. Bobbink zegt dat de vegetatiestructuur bepalend is.

Uit Verhoeven en Bobbink (1988) blijkt dat de lichtdoorval negatief correleert met de mate van dominantie van Brachypodium pinnatum, zie figuur hieronder. Het is goed mogelijk dat intraspecificke concurrentie bij de keuze van soortdominerende vegetatie-



Procentuele lichtdoorval op verschillende hoogten in de vegetatie in kalkgraslanden met verschillende mate van dominantie van *Brachypodium pinnatum*.

soorten per 0.16 m<sup>2</sup>, als dit wordt vergeleken met 2 tot 24 soorten per 0.25 m<sup>2</sup> bij Bobbink (1988) en ±2 tot ruim 30 soorten per 0.25 m<sup>2</sup> bij Grime (1979) zou het kunnen zijn dat er in het Lauwersmeergebied te weinig soorten zijn voor een diversiteitsonderzoek. De biomassa's liggen bij Grime (1979) en Bobbink (1989) in dezelfde orde van grootte.

Voor een statistische bewerking is het beter het aantal waarden per vegetatie en beheerstype te vergroten. Het selecteren van plotjes heeft wel tijdsinstaat opgeleverd, het nadeel hiervan is dat er niet kan worden gekeken naar de correlatie tussen diversiteit en vegetatiestructuur binnen een vegetatie en beheerstype (Moore & Keddy, 1988).

Door de soms grote verschillen tussen de vegetatietypen, bv. de biomassa, vallen relatief kleine verschillen niet meer op hetgeen tot een beperking in de onderzoeksresultaten leidt. Dit kan worden voorkomen door te selecteren waarbij de grote biomassa's met weinig diversiteit afvallen (outliers, Olff 1989), hierdoor komen de kleinere verschillen beter 'aan het licht' terwijl dit geen invloed heeft op het model van Grime.

Zou je om dezelfde reden de diversiteitswaarden van de korte vegetatie weg laten, dan zijn ofwel alle vegetatietypen gelijk of het Agrostis- en Juncus-type heeft een significant lagere diversiteit in vergelijking met het Calamagrostis- en het Phragmites-type (zie tabel 2d). Zou dit laatste het geval zijn dan betekent dat, dat de structuur in de eerste 10 cm diversiteitsbepalend is. Ook nu blijkt weer hoe klein de verschillen zijn, het is belangrijk dat de diversiteit een grotere spreiding heeft dan wat in het Lauwersmeergebied is aangetroffen. Voor nader onderzoek is het interessant om in een laboratoriumopstelling te bepalen welke invloed de intraspecifieke concurrentie op de diversiteit en de vegetatiestructuur heeft.

## LITERATUUR

- Altenburg, W., Beemster, N., Dijk, van, K., Esselink, P., Prop, D., Visser, H. (1985). Ontwikkeling van de broedvogelbevolking van het Lauwersmeer in 1978-1983. *Limosa* 58(1985):149-161.
- Bobbink, R. (1988). De toename van gevinde kortsteel in zuid-limburgse kalkgraslanden, oorzaak-gevolg-toekomstig beheer. *Publ. Natuurhist. gen. Limburg*, reeks XXXVII, afl. 2, 1988.
- Dickinson, N.M. (1983). Seasonal dynamics and compartmentation of nutrients in a grassland meadow in Lowland England. *Journal of Applied Ecology*. 21:695-701.
- Esselink, P. (1989). Plan voor geïntegreerd begrazingsonderzoek in het zuidelijke platengebied van de Lauwerszeepolder. Lab. voor Plantenecologie, Haren.
- Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, New York.
- Held, den, J.J. (1985). Beknopt overzicht van nederlandse plantengemeenschappen. *Wet. Sch. meded. K.N.N.V.* nr. 134, 5e druk.
- Huisman, J. (1990). Primary succession on a beach plain: Species dynamics in relation to biomass and nutrient accumulation. *Doct. verslag. Lab. voor Plantenecologie RU Groningen*.
- Joenje, W. (1978). Plant colonization and succession on embanked sandflats. *Thesis. Rijksuniversiteit Groningen*.
- Kruijne, A.A., Vries, de, D.M. Prof. Dr. (1984). *Vegetatieve herkenning van onze graslandplanten*. C.A.B.O Wageningen. 9e druk.
- Little, T.M., Jackson Hills, F. (1978). *Agricultural experimentation, design and analysis*. Wiley, New York.
- Ludlow, M.M. (1976). Light relations of pasture plants. *Plant relations in pastures*: p. 35-49.
- Meyden, R. van der, Weeda, E.J., Adema, F.A.C.B., Joncheere, G.J., de, (1983). *Flora van Nederland*. Wolters Noordhoff Groningen.
- Moore, D.R.J., Keddy, P.A. (1988). The relationship between species richness and standing crop in wetlands: the importance of scale. *Vegetatio* 79:99-106.
- Olf, H. (1989). *Dataverwerking en statistiek op de PC. Inleiding voor Oecologen*. Lab. v. Plantenec. R.U. Groningen.
- Roebertsen, H., Heil, G.W., Bobbink, R. (1988). Digital picture processing: a new method to analyse vegetation structure. *Acta Bot. Neerl.* 37:187-192.
- Tilman, D. (1982). Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ec. monographs*, 57(3), 1987:189-214.
- Verhoeven, J.T.A., Bobbink, R. (1988). De nutriëntenkringloop van ecosystemen in relatie tot de soortensamenstelling van de vegetatie. *Biovisie Magazine* :17-21.

Vegetatietype	beheerstype (beweiding)		
	jaarrond	zomer	"niets" doen
Juncus gerardii	*	*	*
Agrostis stolonifera	*	*	*
Calamagrostis epigejos	*	*	*
Phragmites australis	*	*	*
Ingezaaid grasland	*		*
Korte vegetatie		*	

Tabel 1. Overzichtsschema van de vegetatietypen en de beheersregimes waarin het onderzoek is uitgevoerd.

vegetatietype	Biomassa (g/m <sup>2</sup> )	n
Agrostis stolonifera	492 a	12
Juncus gerardii	731 a	9
Calamagrostis epigejos	1345 b	9
Phragmites australis	1858 c	4
korte vegetatie	213 a	3
ingezaaid grasland	236 a	6

Tabel 2a. De gemiddelde biomassa per vegetatietype (g/m) met de significantie (a,b,c) en de steekproefgrootte (n). Het beheer wordt hierbij verwaarloost.

vegetatietype	Index (%)	n
Agrostis stolonifera	102 a	10
Juncus gerardii	187 b	8
Calamagrostis epigejos	468 c	9
ingezaaid grasland	90 a	6
korte vegetatie	69 a	2

Tabel 2b. De percentagesom van het per laag bepaalde percentage contrast uit de dia's van het zijdelings aanzicht (index) per vegetatietype met de significantie en de steekproefgrootte (n). Het beheer wordt hierbij verwaarloost.

vegetatietype	Biomassa (g/m <sup>2</sup> )	n
Agrostis stolonifera	392 ab	10
Juncus gerardii	367 ab	8
Calamagrostis epigejos	287 ab	9
ingezaaid grasland	147 c	6
korte vegetatie	207 b	2

Tabel 2c. De biomassa op de eerste 10 cm van de bodem (g/m<sup>2</sup>), per vegetatietype met de significantie en de steekproefgrootte (n). Het beheer is hierbij verwaarloost.

vegetatietype	50% lichttr. hoogte(cm)		Diversiteit x/.16m <sup>2</sup>	
		n		n
Agrostis stolonifera	5 ab	12	3 a	12
Juncus gerardii	8 ab	9	3 a	9
Calamagrostis epigejos	37 c	9	4 a	9
Phragmites australis	93 d	4	4 a	4
Ingezaaid grasland	2 a	6	5 a	6
korte vegetatie	5 ab	3	14 b	3

Tabel 2d. Gemiddelde hoogten waarbij nog 50% van het licht doordringt (L 50, cm) en het gemiddeld aantal soorten op 40 bij 40 cm (diversiteit) per vegetatietype met de significantie en de steekproefgrootte (n), waarbij het beheer is verwaarloosd.

vegetatie type	beheerstype	L 50 x, cm, SE	n
Agrostis stolonifera	jaarrond beweiding	5 ± 0.9	3
	zomer beweiding 1	7.5± 0.8	3
	zomer beweiding 2	3.7± 0.5	3
	onbeweid	5 ± 2.5	3
Juncus gerardii	jaarrond beweiding	9± 0.5	3
	zomer beweiding	7± 0.7	3
	onbeweid	7± 1.8	3
Calamagrostis epigejos	jaarrond beweiding	31± 3.5	3
	zomer beweiding	42± 3.0	3
	onbeweid	38± 2.4	3
Phragmites australis	jaarrond beweiding	105± 6.9	2
	zomer beweiding	80±13.8	2
Ingezaaid grasland	jaarrond beweiding	0± 0	3
	onbeweid	3± 1.0	3
Korte vegetatie	zomer beweiding	5± 1.9	3

Tabel 3. De lichtuitdovingshoogten (L 50, cm) per vegetatie- en beheerstype met de standaard error (SE) en de steekproefgrootte (n).



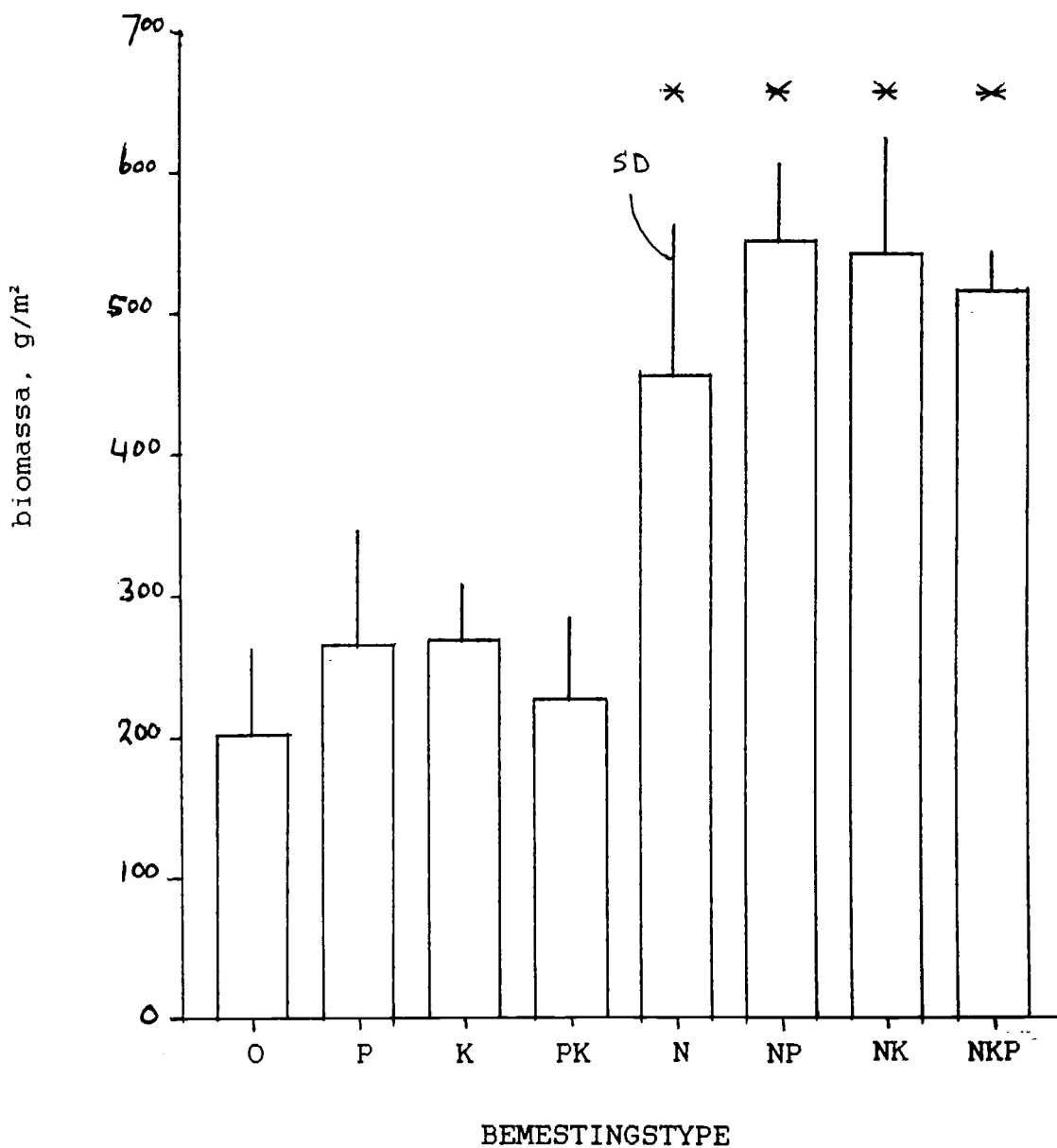


Fig.1. De biomassa productie per m<sup>2</sup> is uitgezet tegen het bemestingsstype (O, N, K, P is resp. onbemest, Stikstof, Kalium, Fosfor) met de standaardafwijking (S.D.), de significantie is aangegeven met een "\*" en n=5.

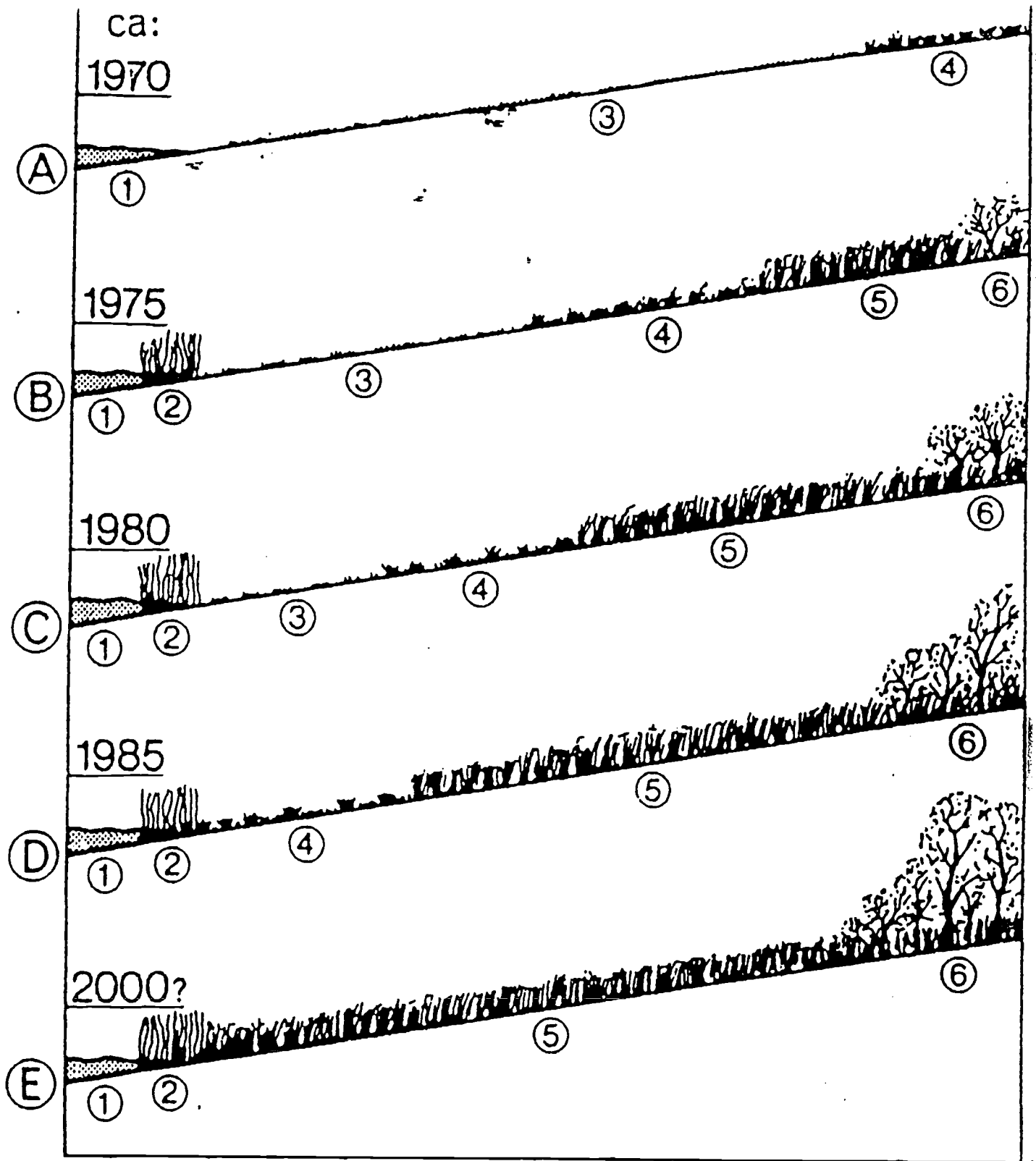


Fig.2. Schematische weergave van 5 opeenvolgende succesiestadia in het centrale platengebied: 1 water; 2 Riet; 3 Zeekraal/Kweldergras/Zilte rus; 4 Fioringgraszône; 5 Riet; 6 bosopslag.

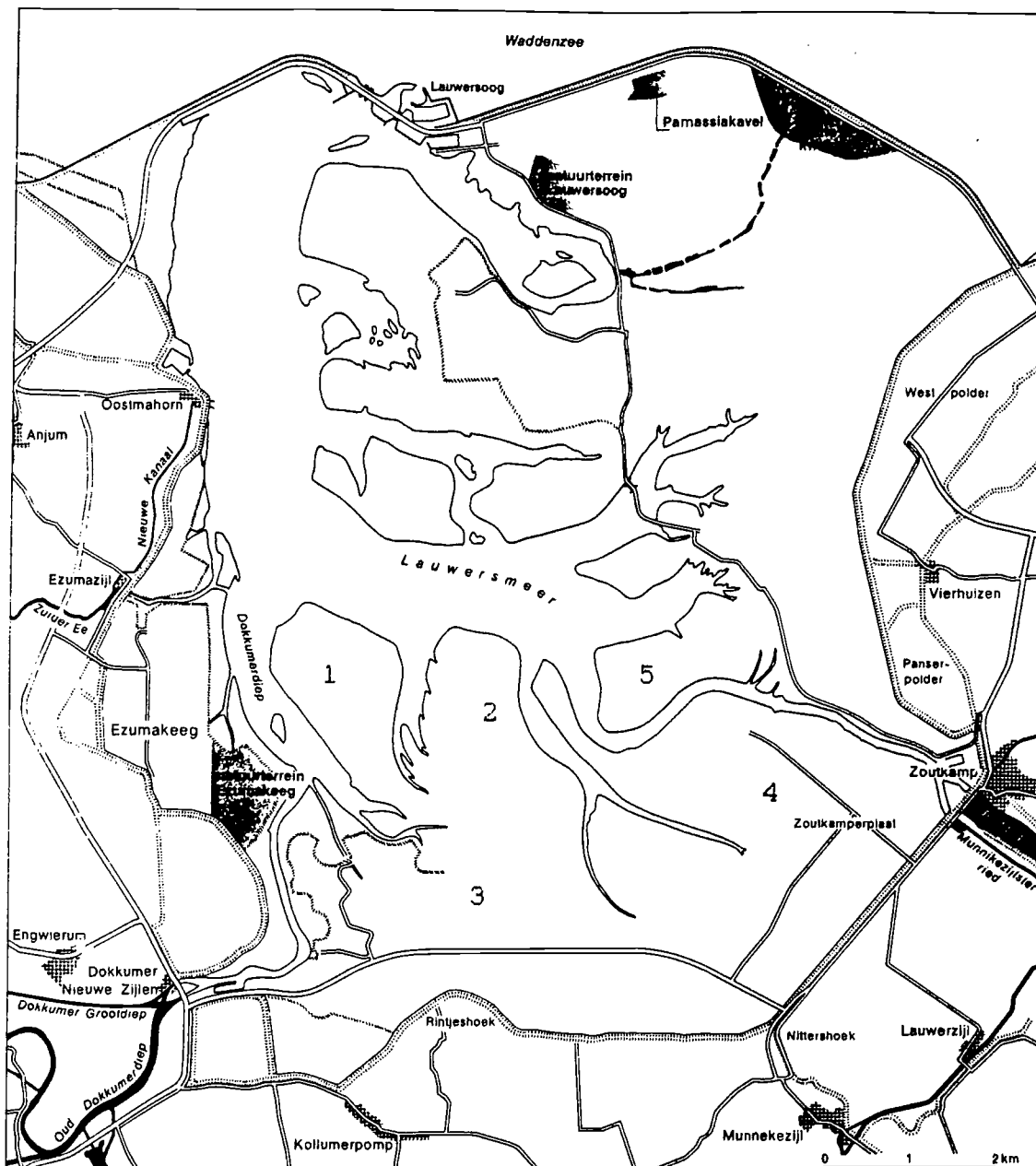
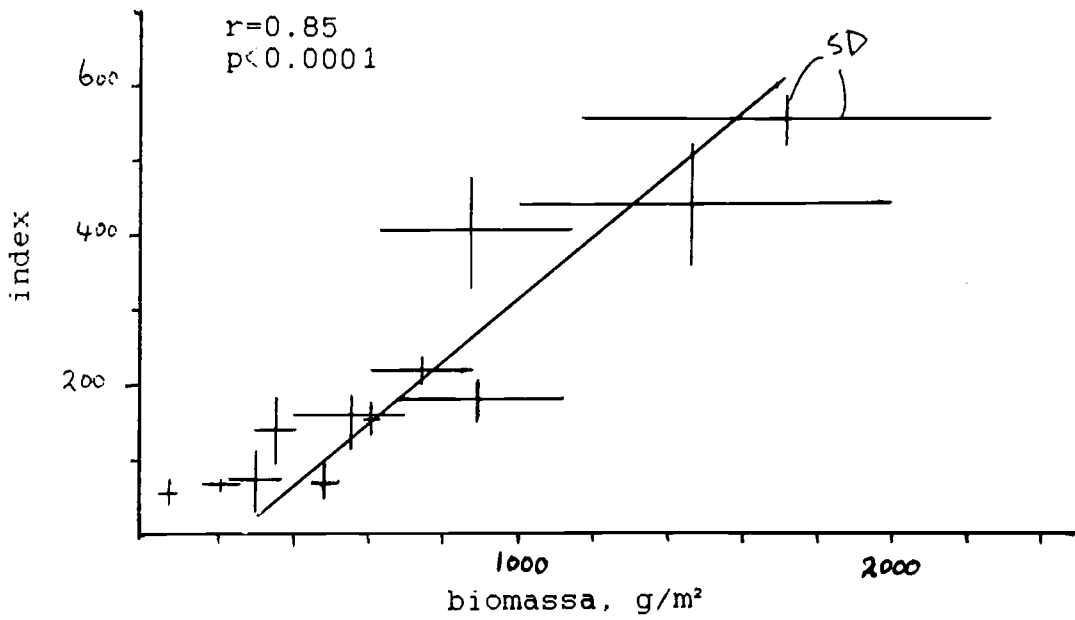


Fig.3. Overzichtskaartje van de Lauwerszeepolder met het daarin aangegeven onderzoeksgebied. Sennerplaat (1), Blikplaat (2), Kollumerwaard (3), Zoutkamperplaat (4) en Schildhoek (5).



**Fig.4.** De index is tegen de biomassa uitgezet met de standaard deviatie, voor de steekproefgrootte zie tabel 2a en 2b. De correlatie coëfficiënt ( $r$ ) is 0.85, en  $p < 0.0001$ .

Agrostis stolonifera type

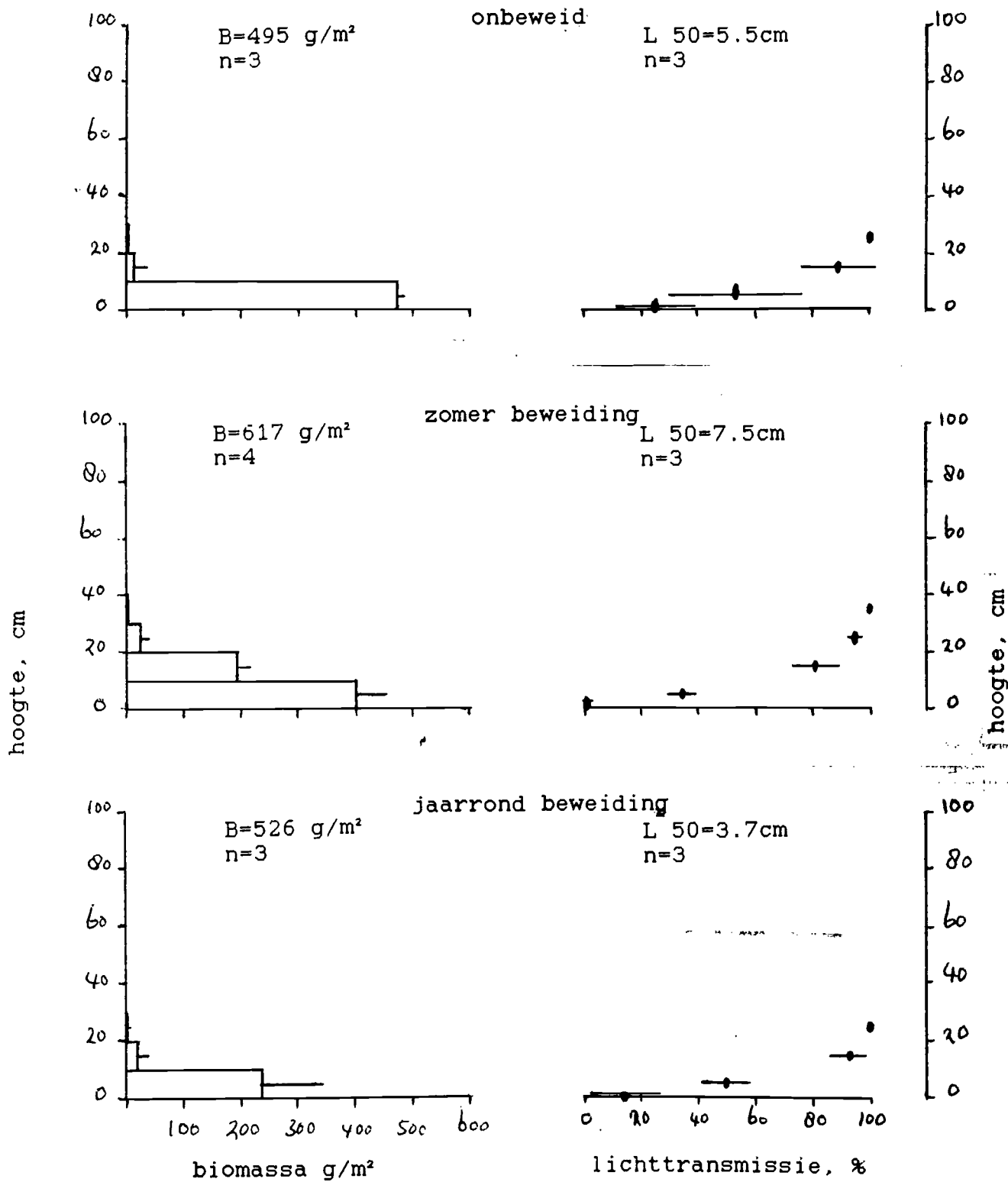


Fig. 5a1. Van het Agrostis stolonifera dominerende vegetatietype is de biomassa evenals de lichttransmissie per laag met de standaard deviatie, uitgezet tegen de vegetatiehoogte. De hoogte met nog 50% lichttransmissie (L 50), de totale biomassa (B) en de steekproefgrootte (n) is in de figuur vermeld.

Agrostis stolonifera type

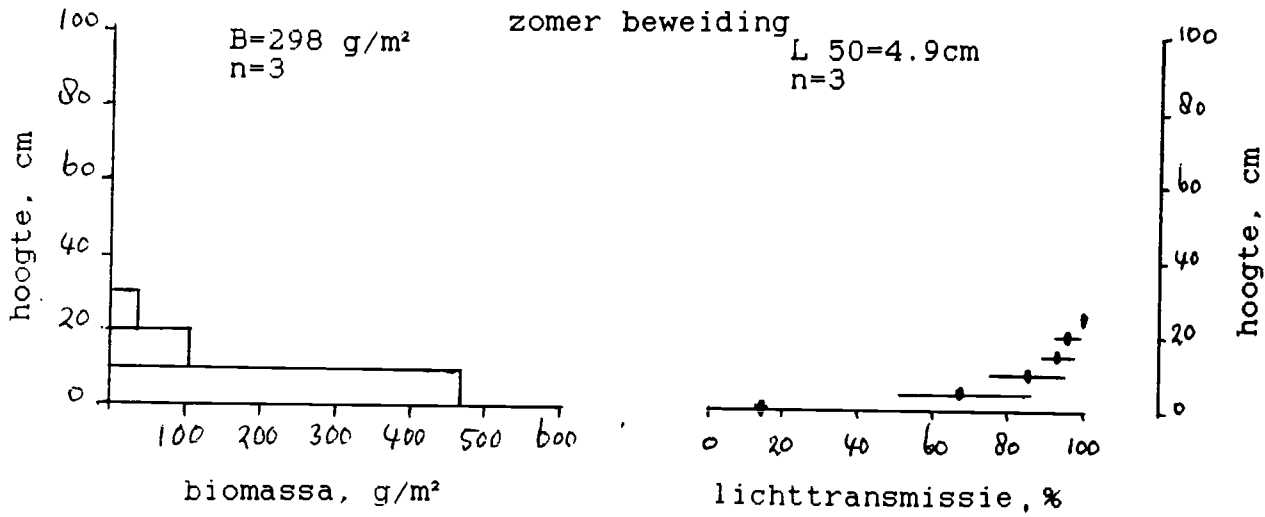


Fig.5a2. Van zomerbeweide Agrostis stolonifera dominerende vegetatietype is de biomassa evenals de lichttransmissie per laag met de standaard deviatie, uitgezet tegen de vegetatiehoogte. De hoogte met nog 50% lichttransmissie (L 50), de totale biomassa (B) en de steekproefgrootte (n) is in de figuur vermeld.

Juncus gerardii type

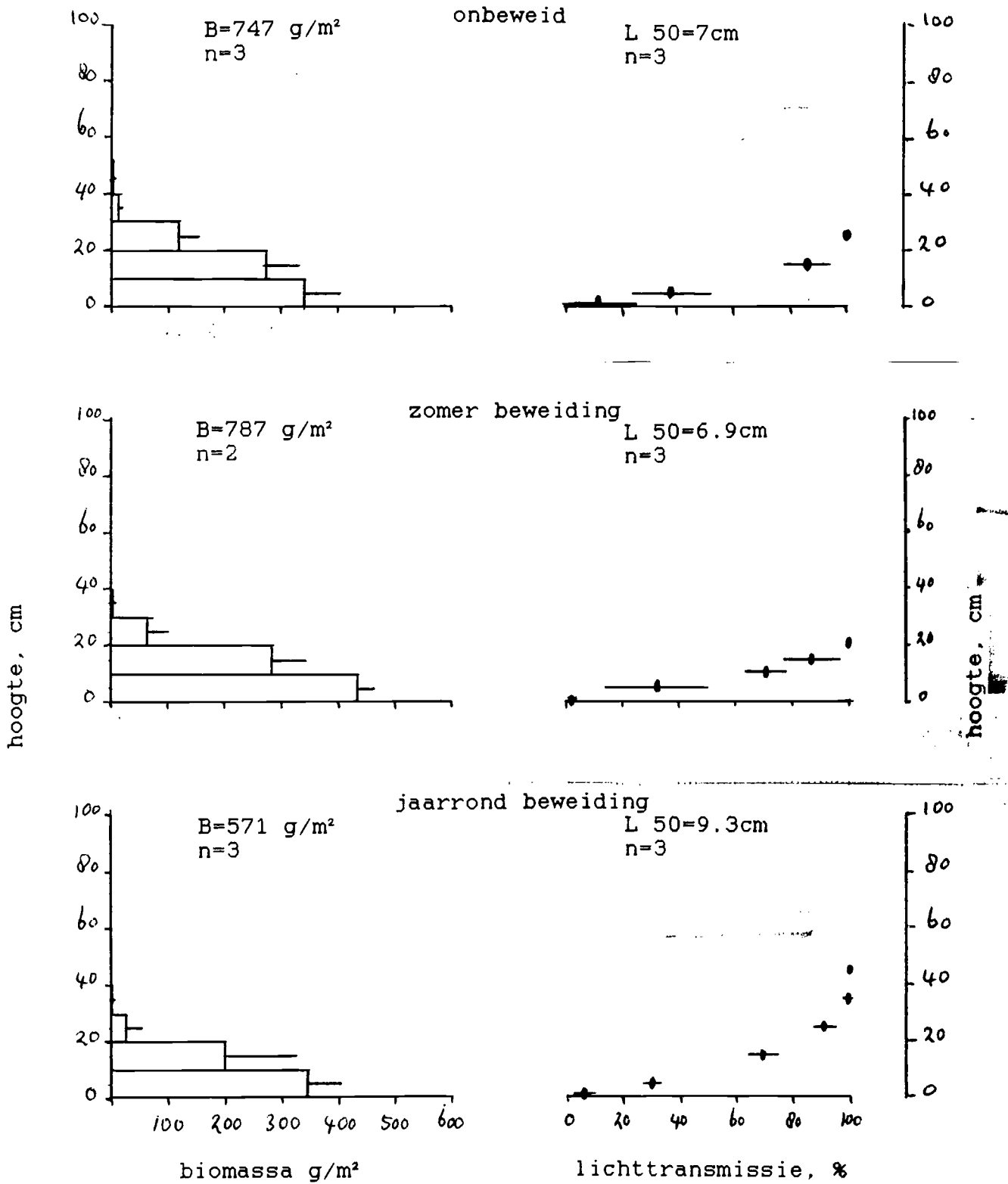


Fig.5b. Van het Juncus gerardii dominerende vegetatietype is de biomassa evenals de lichttransmissie per laag met de standaard deviatie, uitgezet tegen de vegetatiehoogte. De hoogte met nog 50% lichttransmissie (L 50), de totale biomassa (B) en de steekproefgrootte (n) is in de figuur vermeld.

Calamagrostis epigejos type

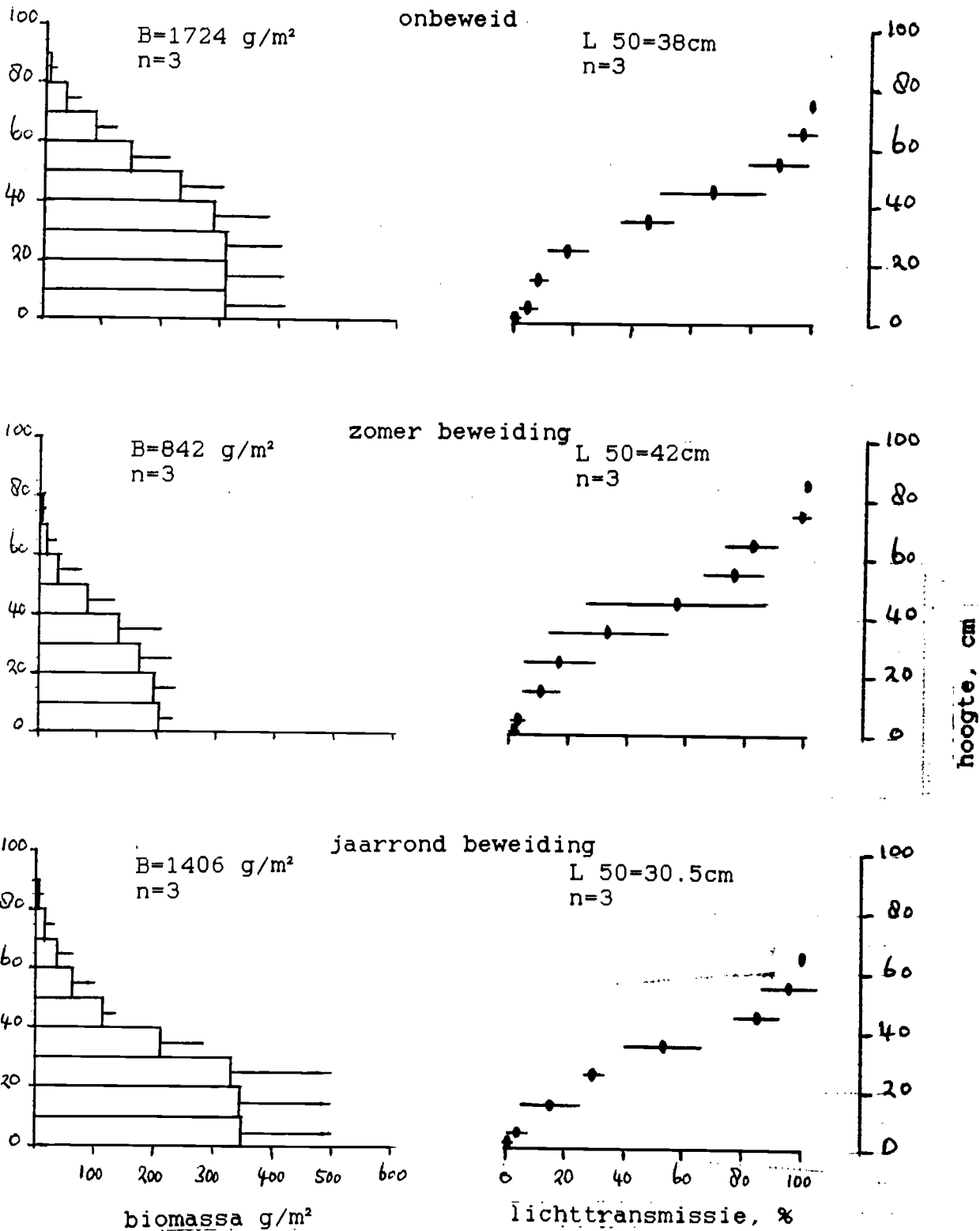


Fig.5c. Van het Calamagrostis epigejos dominerende vegetatietype is de biomassa evenals de lichttransmissie per laag met de standaard deviatie, uitgezet tegen de vegetatiehoogte. De hoogte met nog 50% lichttransmissie (L 50), de totale biomassa (B) en de steekproefgrootte (n) is in de figuur vermeld.



### Ingezaaid grasland

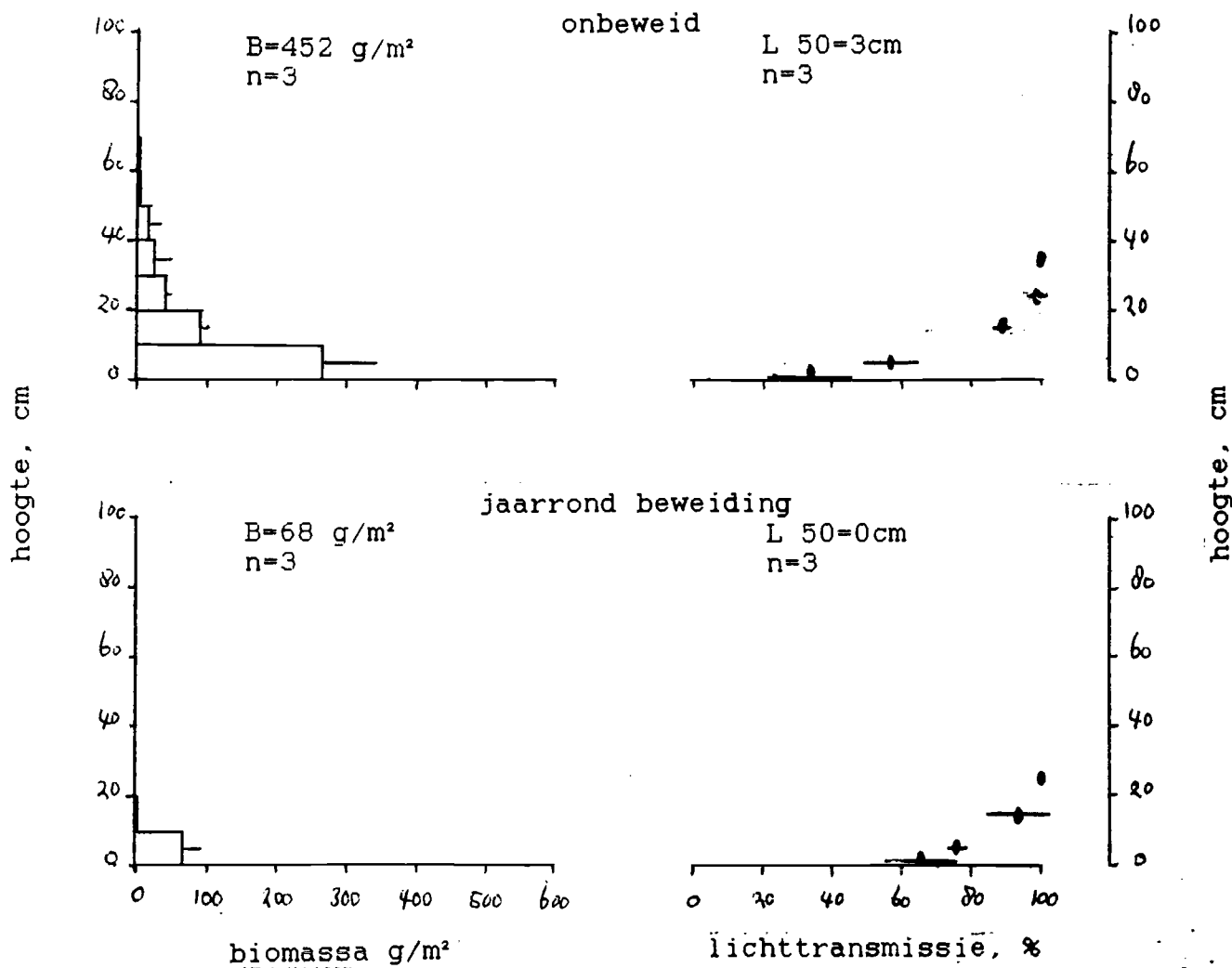
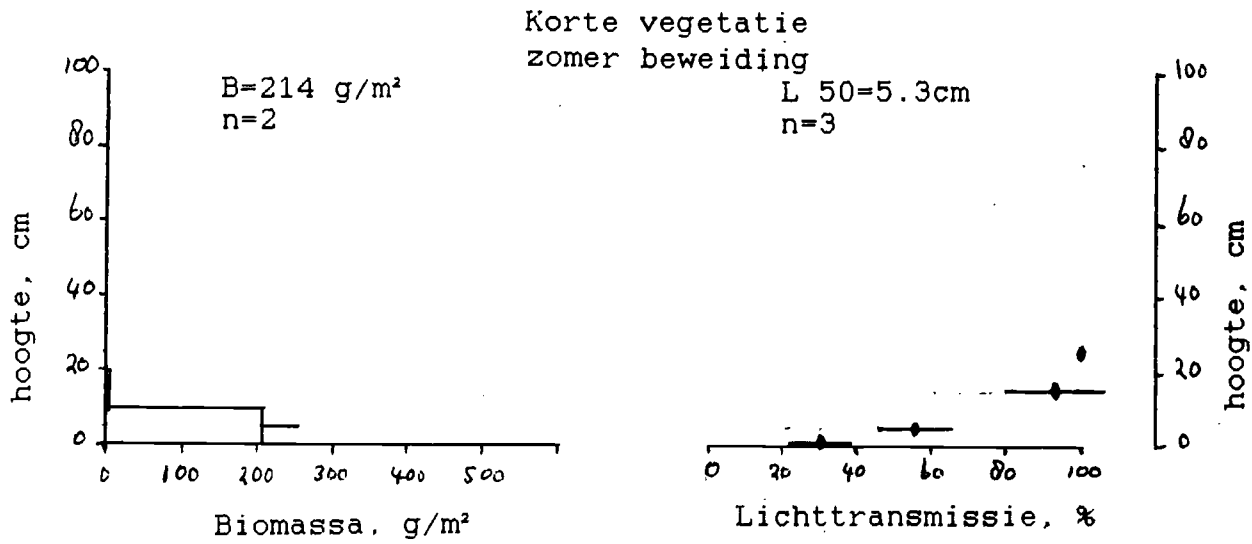


Fig.5d. Van het ingezaaide grasland is de biomassa evenals de lichttransmissie per laag met de standaard deviatie, uitgezet tegen de vegetatiehoogte. De hoogte met nog 50% lichttransmissie (L 50), de totale biomassa (B) en de steekproefgrootte (n) is in de figuur vermeld.



**Fig. 5e.** Van het korte vegetatie type is de biomassa evenals de lichttransmissie per laag met de standaard deviatie, uitgezet tegen de vegetatiehoogte. De hoogte met nog 50% lichttransmissie (L 50), de totale biomassa (B) en de steekproefgrootte (n) is in de figuur vermeld.

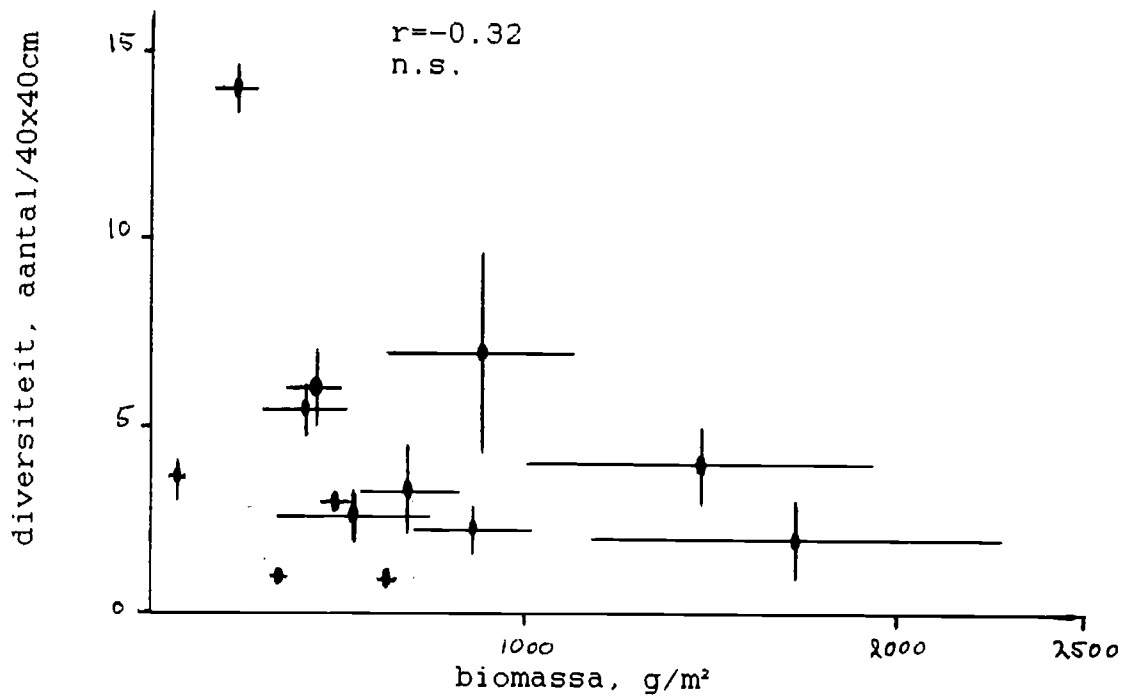


Fig.6. De diversiteit is tegen de biomassa uitgezet, voor de steekproefgrootte zie tabel 2a en 2d. In de figuur is de standaard deviatie voor beide variabelen vermeld. De correlatie coëfficiënt ( $r$ ) is  $-0.321$ , en  $p > 0.5$ .

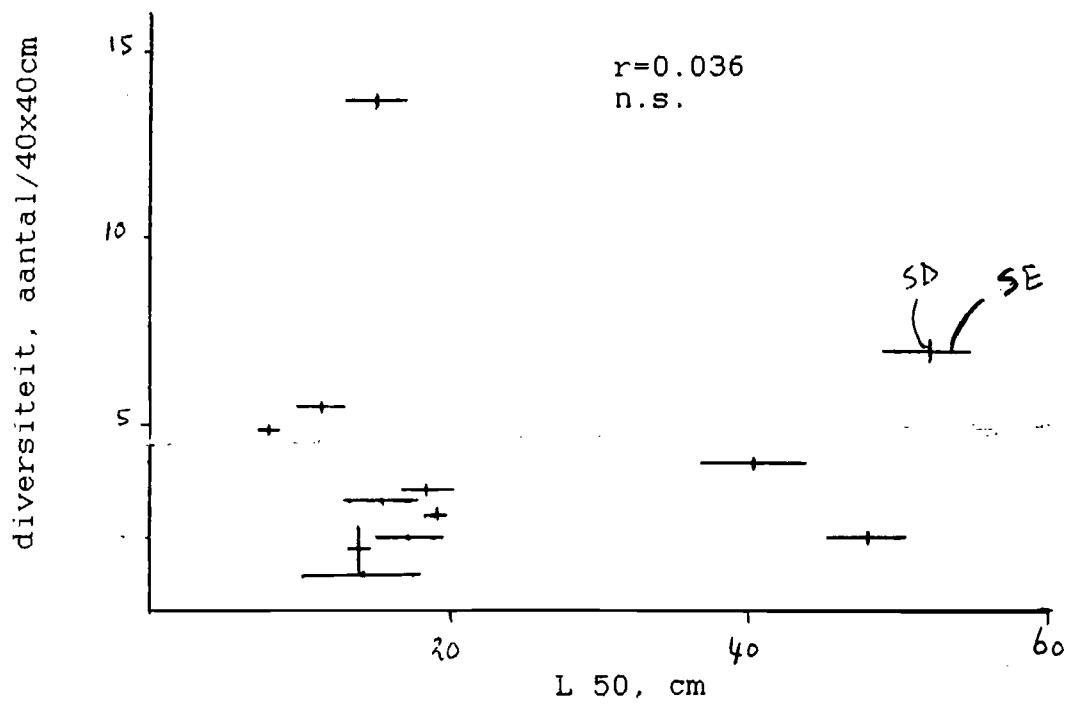
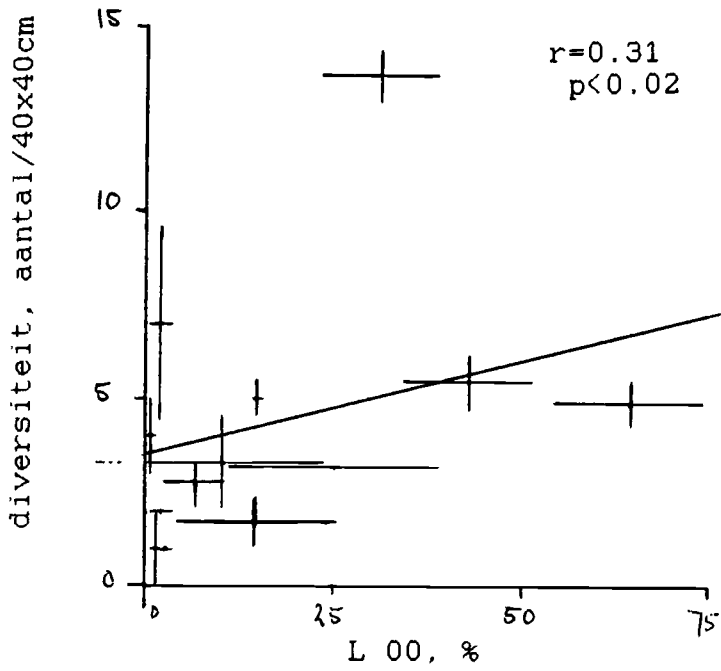
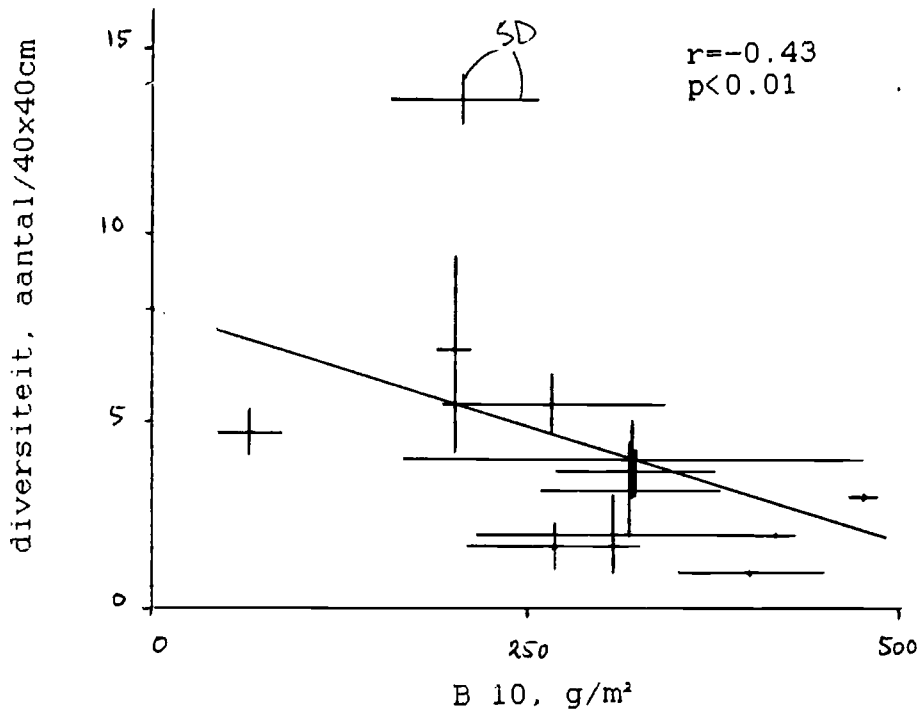


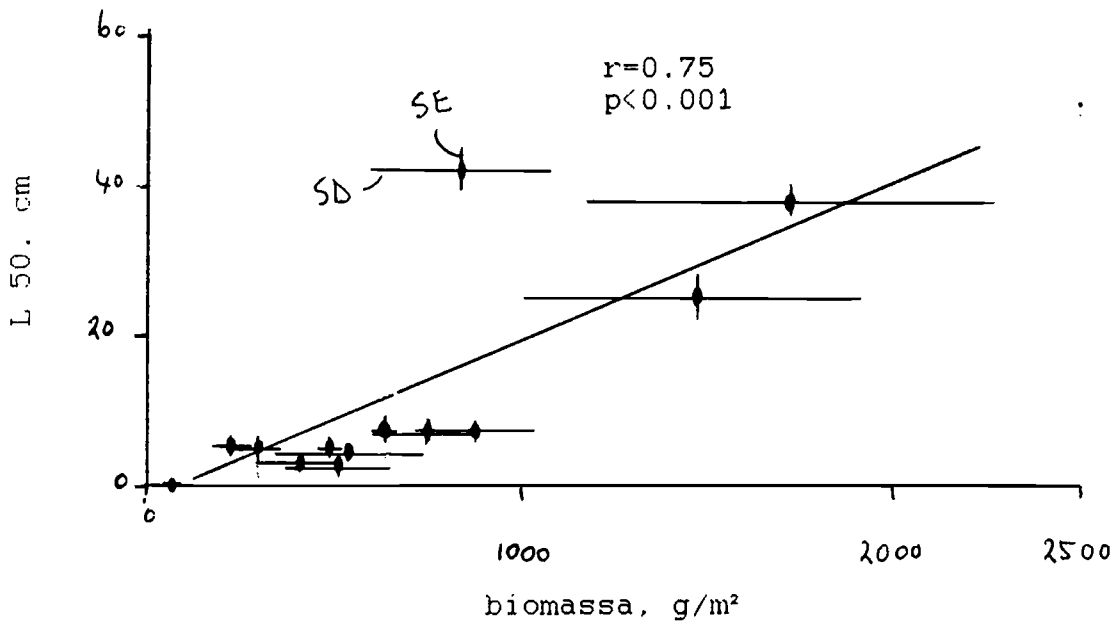
Fig.7. De diversiteit is tegen de 50% transmissie hoogte (L 50) uitgezet, voor de steekproefgrootte zie tabel 2d. In de figuur is de standaard deviatie voor de diversiteit en de standaardfout voor de 50% hoogte vermeld. De correlatie coëfficiënt (r) is 0.036, en  $p > 0.5$ .



**Fig.8.** De diversiteit is tegen de lichttransmissie tot de bodem (L 00) uitgezet, voor de steekproefgrootte zie tabel 2d en 3. In de figuur is de standaard deviatie voor beide variabelen vermeld. De correlatie coëfficiënt ( $r$ ) is 0.31, en  $p < 0.02$



**Fig.9.** De diversiteit is tegen de biomassa op de eerste 10 cm van de bodem (B 10) uitgezet, voor de steekproefgrootte zie tabel 2c en 2d. In de figuur is de standaard deviatie (SD) voor beide variabelen vermeld. De correlatie coëfficiënt ( $r$ ) is  $-0.43$ , en  $p < 0.01$ .



**Fig.10.** De hoogte met 50% lichttransmissie (L 50) is tegen de totale biomassa (B) uitgezet, voor de steekproefgrootte zie tabel 2a. d en 3. In de figuur is de standaardfout (SE) voor de 50% hoogte en de -deviatie (SD) voor de biomassa vermeld. De correlatie coëfficiënt ( $r$ ) is 0.75, en  $p < 0.001$ .