

Kalkarme Grijze duinen of Duinheide?

Patronen van wortelbiomassa, P-beschikbaarheid en plantstrategieën in duingraslanden en hun implicaties voor kleinschalige verstuiving in kalkarme en kalkrijke duinen



Colofon

©2026 OBN Natuurkennis, een samenwerkingsverband tussen VBNE, ministerie LVVN En BIJ12.

Onderzoeksrapport nummer 2026/OBN-2021-126-DK

Driebergen, augustus 2026

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van BIJ12 en het Ministerie van Landbouw, Visserij, Voedselzekerheid en Natuur.

Deze uitgave is online gepubliceerd op www.natuurkennis.nl

Auteursrecht

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Foto voorzijde	Korstmosrijk duingrasland op het Deense eiland Læsø waar de stikstofdepositie relatief laag is
Fotograaf	Camiel Aggenbach

Wijze van citeren

*Aggenbach, C.J.S., E.S. Remke, A.M. Kooijman en E. Dorland, 2026. Kalkarme Grijze duinen of Duinheiden: patronen van wortelbiomassa, P-beschikbaarheid en plantstrategieën in duingraslanden en hun implicaties voor kleinschalige verstuing in kalkarme en kalkrijke duinen*De.
Onderzoeksrapport OBN-2021-126-DK OBN Natuurkennis, Driebergen.

Samenstelling

Drs. C.J.S. Aggenbach	Paludosa Research (voorheen: KWR Water Research Institute)
Dr. E.S. Remke	Onderzoekscentrum B-Ware
Dr. A.M. Kooijman	Universiteit van Amsterdam
Dr. E. Dorland	KWR Water Research Institute

Productie

Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren (VBNE)	
Adres	Princenhof Park 7, 3972 NG Driebergen
Telefoon	0343 – 745 250
E-mail	obn@vbne.nl

Voorwoord

Behoud, maar zeker ook het herstel van biodiversiteit, behoort tot de kerndoelen van de overheid. Om dit doel te realiseren ontwikkelt en verspreidt OBN Natuurkennis daarvoor toepasbare kennis over herstelmaatregelen voor Natura 2000, de aanpak van stikstof, de leefgebiedenbenadering, de ontwikkeling van nieuwe natuur én het cultuurlandschap.

Droge duingraslanden hebben het moeilijk vanwege de hoge stikstofdepositie. Beheerders proberen daarom al jarenlang om kleinschalige verstuiving op gang te brengen. Het kalkhoudende zand dat dan gaat waaien, kan verzuring en vergrassing tegengaan. Soms is dat succesvol, soms wil de verstuiving maar niet op gang komen. Het lijkt er in ieder geval op dat in het kalkarme Waddendistrict de verstuiving minder goed gaat dan in de kalkrijke duinen. Het idee is dat een betere wortelgroei van de vegetatie een belangrijke factor is in het beter vasthouden van zand. Verstuiving komt daarmee minder goed ‘van de grond’.

Om dit proces beter te begrijpen is een onderzoek gestart naar onder andere de beworteling, de fosfor-beschikbaarheid en de mogelijke rol daarvan op de verstuivingsgevoeligheid. Dit heeft geleid tot een aantal handvatten voor beheerders om te bepalen of het actief laten verstuiven kansrijk of niet is.

Het onderzoek laat zien dat in duingebieden met kalkrijk of kalkarm maar ijzerrijk zand het bevorderen van duingrasland met kleinschalige verstuiving kansrijk is en kan leiden tot langdurige instandhouding van duingraslanden. In diep ontkalkte duingebieden met ijzerarm zand is bij een hoge stikstofdepositie weinig kans dat kleinschalige verstuiving leidt tot duingrasland. Daarvoor zal de stikstof echt naar beneden moeten!

Ik wens u veel leesplezier,

Petra Ket
Voorzitter van de OBN Adviescommissie

Inhoud

Samenvatting.....	6
Summary	17
Dankwoord	28
1 Probleem en vraagstelling	29
1.1 Aanleiding	29
2 Aanpak en methode	32
2.1 Literatuurstudie soorteigenschappen wortelstelsel	33
2.2 Analyse van het patroon van bulkwortelbiomassa en worteleigenschappen in relatie tot bodemfactoren en N-depositie	34
2.2.1 Bestaande data en selectie van onderzoeksgebieden voor het aanvullen van gegevens van bulkwortelbiomassa in relatie tot bodemfactoren en N-depositie	34
2.2.2 Meetmethoden veldonderzoek 2022	39
2.2.3 Keuze selectie te analyseren data	42
2.2.4 Onderscheid vegetatietypen en successiestadia	45
2.2.5 Onderscheid kalkrijkdom	45
2.2.6 Onderscheid regio's in relatie tot klimaatcondities en stikstof depositie	46
2.2.7 Analyse dataset 2022 wortelbiomassa en -eigenschappen	49
2.3 Patroon van fosfor- en ijzer-fracties in bodem op en invloed daarvan op de vegetatie	51
2.3.1 Opzet van het onderzoek	51
2.3.2 Deelonderzoek 1: Adsorptie-desorptie van fosfaat	51
2.3.3 Deelonderzoek 2: IJzergebonden P in kalkrijke en kalkarme bodems	53
2.3.4 Deelonderzoek 3: Verschillende P en Fe fracties in kalkarme bodems	53
2.3.5 Deelonderzoek 4: Vergelijking met eerder onderzoek	54
2.3.6 Deelonderzoek 5: P-beschikbaarheid en mycorrhiza	55
2.4 Invloed van klimaat en N-depositie op functionele soortgroepen en mycorrhiza-associatie in duingraslanden van Noordwest-Europa	55
2.4.1 Inleiding	55
2.4.2 Dataset	56
2.4.3 Data-analyse	60
3 Patroon van wortelbiomassa en worteleigenschappen op basis van de dataset van 2022 .	64
3.1 Samenvatting	64
3.2 Data en analyse	64
3.3 Resultaten	65
3.3.1 Patronen van biomassa	65
3.3.2 Patronen van pH en organisch stofvoorraad voor de verschillende regio's	68
3.3.3 Patroon van bedekking met verschillende plant 'life forms' voor de verschillende regio's	71
3.3.4 Patroon van mycorrhiza associaties	72

4	Patroon van fosfor- en ijzer-fracties in bodem op en invloed daarvan op de vegetatie.....	77
4.1	Samenvatting.....	77
4.2	Resultaten.....	78
4.2.1	Deelonderzoek 1: adsorptie van fosfaat.....	78
4.2.2	Deelonderzoek 2: amorf Fe en ijzergebonden P in kalkrijke en kalkarme duinen	83
4.2.3	Deelonderzoek 3: patronen in P en Fe in kalkarme duinen	85
4.2.4	Deelonderzoek 4: vergelijking met eerder onderzoek	90
4.2.5	Deelonderzoek 5: P-beschikbaarheid en mycorrhiza-planten.....	92
5	Invloed van klimaat en N-depositie op functionele soortgroepen en mycorrhiza-associatie in duingraslanden van Noordwest-Europa.....	96
5.1	Samenvatting.....	96
5.2	Data-analyse	97
5.3	Invloed op milieu-indicaties van de vegetatie.....	98
5.4	Invloed op functionele soortgroepen.....	101
5.5	Invloed op mycorrhiza-associatie van vaatplanten	105
6	Synthese en discussie	109
7	Implicaties voor beleid en beheer	113
8	Literatuur.....	117
9.	Bijlagen	123
9.1	Overzicht, definitie en bronverwijzing voor soorteigenschappen voor mycorrhiza associaties en wortelstelsels van vaatplanten.....	124
9.2	Analyse invloed jaar van de invloed van meteorologie en begrazingsintensiteit op wortelbiomassa	128
9.3	Uitgebreide resultaten analyse patronen wortelbiomassa en wortelstelsel van de dataset van 2022	132
9.5	Resultaten van regressiemodellen klimaat en N-depositie op functionele soortgroepen en mycorrhiza-associatie in duingraslanden van Noordwest-Europa.....	151
9.6	Dataset voor alle opnames en biomassametingen uit 2022 (vooral H4)	154

Samenvatting

Aanleiding

Droge duingraslanden behorende tot het habitat Grijze duinen (H2130) staat zwaar onder druk door hoge atmosferische stikstof(N)depositie, met name de kalkarme variant (H2130B). Het stimuleren van kleinschalige verstuiving is één van de belangrijkste herstelmaatregelen om verzuring en vergrassing tegen te gaan. Spontane verstuiving treedt nauwelijks op in de diep ontkalkte duinen en activatie van verstuiving lijkt maar beperkt te werken in kalkarme duinen van het Waddendistrict. Kalkarme Grijze duinen zijn gevoeliger voor hoge N-depositie dan kalkrijke Grijze duinen. Daarnaast is de fosfor(P)-beschikbaarheid in de bodem hoger in kalkarme dan in kalkrijke gebieden, wat de vegetatie extra gevoelig maakt voor hoge N-depositie. Ook treedt gedurende de successie een verschuiving op in plantstrategieën, van arbusculaire mycorrhizaplanten (AM) in kalkrijke duinen naar niet-mycorrhizaplanten (NM), planten die arbusculaire mycorrhiza kunnen hebben maar ook vaak geen mycorrhiza 's hebben (AM/NM) en ericoïde mycorrhizaplanten (ER) in kalkarme duinen. Een nieuwe hypothese is dat het verschil in verstuiving samenhangt met verschil in wortelbiomassa. Verondersteld wordt dat in kalkrijke duinen de wortelbiomassa relatief laag is door de lage P-beschikbaarheid en/of de dominantie van AM-planten, die profiteren van de lage P-beschikbaarheid en mogelijk door hun schimmeln netwerk zelf minder wortels nodig hebben. In kalkarme duinen is de wortelbiomassa mogelijk juist relatief hoog door de hoge P-beschikbaarheid en/of de dominantie van NM-planten en ERM-planten, waardoor juist een groter netwerk aan fijne wortels nodig is. Een hoge wortelbiomassa kan in pioniervegetaties leiden tot sterke en snelle vastlegging van het zand, en in oudere vegetaties tot belemmering van activatie van stuifkuilen en uitbreiding van de autonoom actieve en bewust geactiveerde stuifkuilen.

Doel en vraagstelling

Het doel van het onderzoek is om een beter inzicht te krijgen in het patroon van beworteling, P-beschikbaarheid en plantstrategieën en de mogelijke rol daarvan op de verstuivingsgevoeligheid van kalkrijke en kalkarme Grijze duinen bij hoge N-depositie.

De hoofdvraag van dit onderzoek luidt:

Onder welke omstandigheden (kalkgehalte en vegetatie) is het stimuleren van verstuiving in kalkarme Grijze duinen (H2130B) nog zinvol voor een duurzame instandhouding, en onder welke omstandigheden kan er beter gekozen worden voor natuurlijke ontwikkeling richting Duinheide met kraaihei (H2140) en struikhei (H2150).

Onderzoeksaanpak en resultaten

Het onderzoek bestond uit vijf onderdelen:

1. Literatuurstudie soorteigenschappen wortelstelsel

Er is een overzicht opgesteld van diverse kenmerken van het wortelstelsel van plantensoorten in duingrasland, op basis van databases met eigenschappen van het wortelstelsel. De bedoeling was om

naar eigenschappen als worteldiepte, groeivorm van het wortelstelsel (rhizoom, bult, stolon etc.), plasticiteit in groeivorm, afbreekbaarheid van wortels en de relatie met mycorrhiza te kijken. Uiteindelijk kon de meest complete set met eigenschappen worden aangevraagd uit de database TRY (Plant Trait Database). De meeste eigenschappen van wortels konden echter niet worden gebruikt omdat er nauwelijks voldoende data beschikbaar waren. De indeling van plantensoorten in mycorrhiza-typen en 'plant woodiness' zijn wel gebruikt. Daarnaast zijn de gaten in de TRY-database met expert judgement zo veel als mogelijk ingevuld. Het patroon van deze twee eigenschappen is op opnameniveau geanalyseerd door te kijken naar het aantal soorten, bedekking en bedekkingsaandeel van categorieën te berekenen. Dit is gedaan voor de dataset uit 2022 t.b.v. onderdeel 2 en 3 en voor de opnamenset uit Europese kustduinen t.b.v. onderdeel 4.

2. Analyse van het patroon van bulkwortelbiomassa en worteleigenschappen in relatie tot bodemfactoren en N-depositie

Aanpak

In dit onderzoek is gekeken naar de patronen van de aanwezige bulkwortelbiomassa in de bovenste 30 cm van de bodem. Deze bulkwortelbiomassa bestaat uit verschillende worteltypes waaronder ook penwortels en rhizomen. De analyse is gebaseerd op bestaande datasets en nieuwe metingen die voor dit onderzoek zijn uitgevoerd. Aanvankelijk was het plan om bestaande datasets uit de periode 2018-2021 te combineren met de voor dit onderzoek verzamelde dataset in 2022. Analyse van de patronen maakte echter duidelijk dat het niet zinvol was om deze datasets gecombineerd te analyseren. Belangrijke redenen waren de grote verschillen in wortelbiomassa tussen datasets als gevolg van verschillen in vochtbeschikbaarheid tussen de jaren (extreem droge jaren met relatief lage en normale jaren met relatief hoge biomassa) en extreem lage biomassa in de dataset van de Amsterdamse Waterleidingduinen wegens extreem hoge graasdruk. Er is daarom besloten om alleen de dataset te gebruiken uit 2022.

In 2022 is op 91 locaties verspreid over duingebieden met hoge N-depositie (Terschelling, Vlaanderen, Noord-Frankrijk, het waddeneiland Norderney), duingebieden met een matig hoge N-depositie het eiland Hiddensee (DL) in de Baltische zee, Jutland en Læsø (DK) en lage N-depositie, duingebieden aan de Atlantische kust van zuidwest Frankrijk wortelbiomassa gemeten in pioniervegetatie, gesloten droge duingraslanden, duinheiden en - waar zinvol - ook voor zandzegge-vegetatie.

Het patroon van bulkwortelbiomassa, bovengrondse biomassa en worteleigenschappen van de vegetatie is geanalyseerd in samenhang met:

- De kalkrijkdom en pH van de bodem;
- Het successiestadium en organisch stofgehalte van de bodem;
- Regio's voor klimaat (Zuid Atlantisch en Noordwest Atlantisch) en N-depositie (laag, matig hoog en hoog);
- De ijzer- en fosfaatfracties in de bodem.

Op elke meetlocatie is de vegetatie opgenomen in 2x2 m plots of zijn eerder gemaakte vegetatie-opnamen gebruikt. Op drie plekken per plot is het bodem, kalk en pH profiel tot 100 cm diepte beschreven. Op elke meetlocatie zijn op drie sublocaties bodemonsters gestoken van de bovenste 10 cm van de bodem. Wanneer er op het minerale profiel een horizont van matig of sterk verteerde strooisel aanwezig was (alleen in duinheiden), is deze ook mee bemonsterd. In de bodemonsters is gemeten: organisch stofgehalte, pH-water, fosfaat en ijzerfracties. Bovengrondse en bulk wortelbiomassa zijn gemeten in drie subplots.

Resultaten

De wortelbiomassa correleerde positief met de bovengrondse biomassa van de kruidlaag. De bovengrondse en ondergrondse biomassa hangen dus nauw met elkaar samen, maar de verhouding hiertussen kan sterk verschillen. In duingraslanden was er 8-10 zoveel wortelbiomassa als bovengrondse biomassa aanwezig, maar in oudere successiestadia van duinheide en zandzeggeruigtes was dit slechts 3-4 keer zoveel.

De hoeveelheid wortelbiomassa was sterk positief gecorreleerd met de voorraad organisch stof in de bodem. Op basis van een multivariate analyse was organisch stof in de toplaag van de bodem de meest verklarende variabele voor de wortelbiomassa. Het effect van het neerslagoverschot in de zomer en de N-depositie was veel kleiner, met een klein positief effect van het neerslagoverschot en een klein negatief effect van de N-depositie. De bedekking met AM-planten nam toe bij hogere bovengrondse biomassa, als gevolg van de algemeen hogere bedekking van de kruidlaag, maar met ondergrondse biomassa was er geen correlatie. Wel was de bedekking met AM-planten hoger bij een hogere pH van de bodem, met name in de Zuid-Atlantische regio, waar het klimaat relatief warm en droog is, en de N-depositie relatief laag.

3. Patroon van fosfor- en ijzerfracties in bodem op en invloed daarvan op de vegetatie

Aanpak

In dit onderzoek is de fosfor(P)-beschikbaarheid in duingraslanden nader geanalyseerd, in vijf verschillende onderdelen.

- a. Een adsorptie-experiment, waarin fosfaat wordt aangeboden bij verschillende concentraties en tijdsduren aan Ah, AC, C1 en C2 horizonten in drie typische duinbodems in Nederland die verschillen in kalk- en ijzer(Fe)gehalte (1) ijzerrijk en kalkrijk, (2) ijzerrijk en ontkalkt en (3) ijzerarm en kalkarm. Het doel hiervan was om te testen of fosfaatadsorptie in ontkalkte en kalkarme bodems inderdaad zwakker is dan in kalkrijke. Het experiment was gekoppeld aan P-fractionering van de bodemhorizonten.
- b. Een analyse van de onderlinge relaties tussen bovengrondse en ondergrondse biomassa en pH, organisch stof, amorf ijzer en ijzergebonden P in kalkrijke en kalkarme duinen. Dit is gedaan voor 80 van de locaties uit 2022 die voor deelonderzoek 2 zijn verzameld. Het doel hiervan was om te testen of meer ijzer in de bodem ook leidt tot grotere hoeveelheden ijzergebonden P, en hogere bovengrondse en met name wortelbiomassa van de vegetatie.
- c. Een meer gedetailleerde analyse van verschillende fracties van Fe en P in 25 kalkarme duingraslanden, zandzeggeruigtes en duinheide uit de dataset van 80 locaties. Het doel hiervan

was om te testen hoe verschillende P-fracties van invloed kunnen zijn op de bovengrondse en met name wortelbiomassa van de vaatplantvegetatie.

- d. Vergelijking van de resultaten van het vorige onderdeel met 35 eerdere metingen uit eerder onderzoek in Nederland, die de aanleiding vormden voor dit rapport.
- e. Analyse van de relaties tussen P-beschikbaarheid en de soortensamenstelling en bedekking van de kruidlaag, met name wat betreft verschillen in mycorrhiza-associatie van planten. Deze analyse is gebaseerd op 76 dan wel 25 locaties, afhankelijk van wat er is gemeten.

Resultaten

Onderdeel a

Anorganisch P en calciumfosfaat dominant in kalkrijke bodems, terwijl ijzergebonden P er wel was, maar vooral in sterk gebonden vorm. In verzuurde, ijzerrijke bodems was calciumfosfaat vrijwel verdwenen, en namen organisch en ijzergebonden P toe tot de helft of meer van de totale hoeveelheid P. Wel was ijzergebonden P in ijzerrijke bodem vooral sterk gebonden, en bestond deze in de bovengrond waarschijnlijk maar voor een klein deel uit labiel organisch P. In ontkalkte, ijzerarme bodem was ijzergebonden P in de bovengrond echter vooral zwak gebonden, en bestond voor een groot deel uit labiel organisch P.

De adsorptie van fosfaat accentueerde vooral verschillen tussen ijzerrijk en ijzerarm. In ijzerrijke bodems trad snelle chemisorptie op in zowel de kalkrijke als ontkalkte bodem. Ondanks de hoge waarden voor amorf Fe+Al was echter slechts een klein deel van het sorptiecomplex snel beschikbaar, wat wijst op binding aan Fe+Al (hydr)oxiden, die voor sterke P-binding zorgen, maar weinig bindingsplaatsen aan de oppervlakte hebben. Bij een tijdsduur van vier dagen nam de P-adsorptie echter verder toe door gestage diffusie naar interne bindingsplaatsen, waar P waarschijnlijk sterker werd gebonden. In ijzerarme bodem was de hoeveelheid geadsorbeerd P na 24 uur veel hoger dan in ijzerrijke bodems, en was het grootste deel van het sorptiecomplex bezet met P. Binnen vier dagen nam de hoeveelheid geadsorbeerd P echter weer af, wat aangeeft dat dit relatief zwak was gebonden. Amorf Fe+Al kwam hier waarschijnlijk vooral voor in complexen met organische stof, die voor een groot, maar zwak reactief oppervlak zorgen, waaraan P zwak wordt gebonden.

Onderdeel b

In kalkrijke duinbodems kunnen meer Fe en ijzergebonden P bevatten dan kalkarme, maar dat leidt niet per se leidt tot hogere P-beschikbaarheid en meer biomassa. In kalkrijke duinen (pH > 6) was de wortelbiomassa alleen gecorreleerd met het organisch stof, in positieve zin. In kalkarme duinen was de wortelbiomassa positief gecorreleerd met het organisch stof en ijzergebonden P, maar negatief met pH.

Onderdeel c

In de dataset kwamen duingraslanden alleen voor bij een pH-H₂O rond 5 en 6. Rond pH 4 bestond de vegetatie uit zandzeggeruigte en duinheide. Bij een hoge pH bestond P in de bodem vooral uit anorganisch P, maar bij lage pH vooral uit organisch en ijzergebonden P. Ook vond van hoge naar

lage pH een omslag plaats van mineraal naar organisch gebonden Fe+Al. De wortelbiomassa was laag bij een grotere voorraad aan anorganisch P, maar nam significant toe bij meer organisch en ijzergebonden P.

Onderdeel d

De relatie van wortelbiomassa met pH was negatief, en met organisch stof positief. Ook nam in beide onderzoeken de wortelbiomassa af bij een hoger percentage in anorganisch P, en toe bij een hoger percentage in organisch Fe.

Onderdeel e

De totale soortenrijkdom van de kruidlaag nam significant toe bij hoge pH, en af bij lage pH en hoge waarden voor ijzergebonden P, en amorf en organisch Fe. Anorganisch P had een positieve invloed op de soortenrijkdom en de bedekking aan AM-planten, maar organisch en ijzergebonden P vertoonden juist negatieve correlaties, net als amorf en organisch Fe. Voor AM/NM- en ER-planten was anorganisch P echter vooral negatief, maar organische en ijzergebonden P-fracties juist positief.

Dit deelonderzoek geeft nieuwe inzichten in de vorm en binding van ijzergebonden P, en biedt een betere onderbouwing voor verschillen in P-beschikbaarheid. In kalkrijke duinen is de P-beschikbaarheid laag door dominantie van calciumfosfaat, dat slecht oplosbaar is bij hoge pH, maar ook omdat ijzergebonden P sterk is gebonden aan mineraal Fe+Al. De vegetatie neemt slecht-beschikbaar P bij hoge pH waarschijnlijk vooral op via samenwerking met arbusculaire mycorrhiza. Omdat de pH in kalkrijke duinen ook in oudere stadia relatief hoog kan blijven, hangt een hoge wortelbiomassa vooral samen met meer organische stof.

4. Invloed van klimaat en N-depositie op functionele soortgroepen en mycorrhiza-associatie in duingraslanden van Noordwest-Europa

Aanpak

Het doel van dit deelonderzoek was om inzicht te krijgen in de invloed van grootschalige gradiënten van klimaat en N-depositie op de vegetatie van duingraslanden. Daarvoor zijn bestaande datasets en die van dit onderzoek uit 2022 gebruikt uit de duinen langs de Atlantische, Noordzee- en Baltische kust in Frankrijk, België, Nederland, Duitsland, Polen, de Baltische staten, Denemarken, Zuid-Zweden en het Verenigd Koninkrijk. De selectie leverde 726 vegetatie-opnamen op, en bestrijkt de periode 2005-2022. Aan elke vegetatie-opname zijn data van klimaat en N-depositie gekoppeld. Klimaatdata zijn afkomstig uit de database van ERA5 en betreffen variabelen berekend voor de periode 2008-2018. In de analyse is het 25^e percentiel van neerslag minus potentiële verdamping in de periode juni-augustus gebruikt als een maat voor het neerslagoverschot in de zomer. Voor de totale N-depositie is gebruikgemaakt van het Europese EMEP model en zijn gemiddelde waarden gebruikt van de drie jaar voorafgaand aan de vegetatie-opnamen. De volgende variabelen voor de vegetatie zijn gebruikt: aantal soorten, bedekking en bedekkingsaandeel van mycorrhiza-associatie (AM en NM), aantal soorten en bedekking van vaatplanten, mossen, korstmossen, bedekkingsgewogen indicatiegetallen voor vocht (F), licht (L), nutriëntenrijkdom (N), zuurgraad (R) op basis van

gemodificeerde indicatie-getallen voor Noordwest-Europa. Met multiple regressie is geanalyseerd hoe het neerslagoverschot in de periode juni-augustus en de totale N-depositie doorwerkten op eigenschappen van de vegetatie. Dit is gedaan voor de hele dataset en afzonderlijk voor kalkrijke en kalkarme duingraslanden.

Resultaten

Over het algemeen waren er geen grote verschillen tussen regressiemodellen voor de hele dataset, of voor alleen kalkrijke of kalkarme plots. De verklaarde variantie van de regressiemodellen voor Ellenberg-indicatiegetallen was zeer laag tot matig hoog, waarbij de temperatuur-indicatie van de vegetatie het sterkst werd beïnvloed door een negatief neerslagoverschot in de zomer, dus een vochttekort. De licht-indicatie van Ellenberg had vergelijkbare relaties. De vocht- en nutriëntenrijkdom-indicaties van Ellenberg hadden een positief verband met het neerslagoverschot en een geringe negatieve invloed van de N-depositie. De patronen lieten zien dat verschillen in neerslagoverschot in de zomer een vrij sterke doorwerking hebben op temperatuur- en licht-indicatie en een zwakkere doorwerking op de vocht- en nutriëntenrijkdom-indicatie.

Over het algemeen was de verklaarde variantie van de regressiemodellen voor het aantal en de bedekking van functionele soortgroepen zoals het aantal mossoorten, aantal korstmossoorten, de bedekking van grassen, bedekking van N-fixerende soorten laag. Relatief hoge waarden voor de verklaarde variantie werden gevonden voor het aantal soorten en bedekking van vaatplanten en kruiden, het aantal soorten grassen en de bedekking van mossen en korstmossen. Het neerslagoverschot had positieve invloed op het aantal soorten en bedekking van vaatplanten en kruiden, en op de bedekking van grassen. Het neerslagoverschot had echter een negatieve invloed op het aantal soorten en vooral de bedekking van korstmossen. N-depositie had meestal een negatief effect op het aantal en de bedekking van de functionele soortgroepen. De interactie van neerslagoverschot en N-depositie had voor de meeste soortgroepen een negatief effect, zoals een hogere bedekking bij een hoog neerslagoverschot en een lage N-depositie. Voor korstmossen werkte die interactie juist positief door wat zich uitte in een hoge bedekking bij de combinatie van een laag neerslagoverschot (dus meer droogtestress) en een lage N-depositie.

De verklaarde variantie van het aantal soorten van AM- en AM/NM-planten en de bedekking van AM-planten was laag en die van de bedekking van AM/NM-planten was zeer laag. Nattere zomers zorgden voor meer AM en AM/NM-soorten, en een hogere N-depositie juist voor minder soorten van beide groepen. De bedekking van AM-plantensoorten werd niet beïnvloed door het neerslagoverschot, maar wel relatief sterk negatief door N-depositie en door een negatief interactie-effect van neerslagoverschot en N-depositie (lage bedekking bij hoog neerslagoverschot en hoge N-depositie).

5. Synthese en conclusies

De hoofdvraag van het OBN-onderzoek was om te achterhalen onder welke omstandigheden het stimuleren van verstuiwing in kalkarme Grijze duinen (H2130B) nog zinvol is voor een duurzame instandhouding, en onder welke omstandigheden er beter gekozen kan worden voor natuurlijke ontwikkeling richting duinheide (habitattypen H2140 Duinheiden met kraaihei en H2150 Duinheiden

met struikheij). Daarbij is gekeken naar de patronen van wortelbiomassa, de fosfaatbeschikbaarheid en de mycorrhiza-associatie van planten in de vegetatie.

De hoeveelheid wortelbiomassa in de bovenste 30 cm van het bodemprofiel is sterk positief gecorreleerd met de hoeveelheid organisch stof in de bodemtoplaag. De wortelbiomassa was vrij laag bij pioniervegetaties, nam toe in ouder duingrasland, en bereikte piekwaarden van meer dan 5 kg per m² in zandzeggedominaties en duinheide. Het sterk positieve verband tussen organisch stof in de bodem en wortelbiomassa is vooral het gevolg van successie. Meer wortelbiomassa leidt tot meer input van strooisel van afgestorven wortels en daarmee tot meer organisch stof in de bodem. Tijdens de successie treedt er echter een zelfversterkend effect op. Zo leidt meer organisch stof tot een betere nutriëntenbeschikbaarheid en vochtvoorziening voor de vegetatie. De invloed van vochtvoorziening blijkt ook uit een gering positief effect van het neerslagoverschot in de zomer op wortelbiomassa en de reactie van wortelbiomassa op droge en natte jaren. In de dataset met duingebieden in verschillende regio's was er ook een zwak verband tussen een lagere wortelbiomassa met een hogere N-depositie. Dit patroon is mogelijk een artefact vanwege de positieve correlatie tussen N-depositie en een hoog neerslagoverschot in de zomer, maar kan samenhangen met dat hoge N-depositie leidt tot meer bovengrondse biomassa, omdat met een geringere wortelbiomassa nog voldoende stikstof kan worden opgenomen.

De zuurgraad van de bodem had een gering effect op wortelbiomassa. In de hele dataset van zowel kalkrijke als kalkarme duingebieden was er geen effect te traceren. In hele jonge duingraslanden was er wel een trend van lagere wortelbiomassa bij hogere pH, maar dit effect is gebaseerd op weinig meetlocaties. Ook nam in kalkarme duingraslanden de wortelbiomassa niet alleen toe bij hogere organisch stofgehalten, maar ook bij lagere pH. De hoogste waarden voor wortelbiomassa treden op in kalkarme gebieden met droge duinheide met kraaiheide-dominantie. Tussen bovengrondse en ondergrondse vaatplantbiomassa bestaat een positieve, exponentiele correlatie en de ondergrondse biomassa is veel groter dan bovengrondse biomassa.

De toename van organisch stof en vaatplantbiomassa in de bodem gedurende successie gaat ook gepaard met belangrijke veranderingen in zuurgraad en de nutriëntenvoorziening. Zo bevordert de toename van organisch stof de netto stikstofmineralisatie. Ook de P-beschikbaarheid in de bodem verandert tijdens successie. Anorganisch P, en met name calciumfosfaat, kwam vooral voor bij hoge pH en/of lage organisch stofgehalten. Alleen AM-planten kunnen deze slecht oplosbare P-fractie gebruiken, via samenwerking met hun schimmeln netwerk van arbusculaire mycorrhiza. Deze AM-planten komen in dit onderzoek dan ook vooral voor bij hoge pH. Organisch P, wat voor de vegetatie beschikbaar kan komen door mineralisatie, nam vooral toe bij hogere organisch stofgehalten. Ook ijzergebonden P nam vooral toe bij hogere organisch stofgehalten, maar de sterkte van deze binding werd gereguleerd door de pH van de bodem. Bij hoge pH maakte ijzer vooral deel uit van ijzer(hydr)oxiden, wat voor een relatief sterke binding zorgt, en daardoor slecht beschikbaar was voor de vegetatie. Bij lage pH worden de ijzer(hydr)oxiden echter omgevormd naar complexen van ijzer en organisch stof, waardoor de binding met P veel zwakker wordt, en de beschikbaarheid voor de vegetatie toeneemt. Al met al neemt de P-beschikbaarheid in de bodem dus toe bij hogere

organisch stofgehaltes en lage pH. Dit is gunstig voor planten zonder arbusculaire mycorrhiza, zoals zandzegge en kraaiheide.

In de successie van pioniervegetatie naar duinheide neemt de P-beschikbaarheid geleidelijk toe. Wat betreft pH was het onderscheid tussen vegetatietypen echter veel abrupter. Pioniervegetatie en duingrasland kwamen voor bij pH-H₂O hoger dan 5, maar zandzeggeruigte en duinheide bij lagere waarden. Deze komen vooral voor als de hoeveelheid ijzergebonden P hoog is, en de binding zwak door de toename in organisch stof met meer organisch gebonden Fe en de lage pH. In oudere successiestadia met een kalkarme en verzuurde bodem leidt dit al snel tot hogere P-beschikbaarheid, vooral voor AM/NM-, NM- en ER-planten als zandzegge en kraaiheide, die deze bron van P kunnen benutten. De bedekking en bedekkingsaandeel van zowel AM- als AM+ER-planten neemt toe bij grotere hoeveelheid organische stof. De achterliggende factor is hierbij de verbetering van de vochtvoorziening en beschikbaarheid van stikstof door een hogere N-mineralisatie tijdens de successie, waardoor de biomassa van vaatplanten in het algemeen toeneemt. Het neerslagoverschot in de zomer werkt ook positief door op zowel het aantal soorten AM als het aantal soorten en de bedekking van AM/NM-planten. Een betere vochtbeschikbaarheid in de zomer werkt dus door in de algehele verhoging van de productiviteit van zowel AM en als AM/NM-vaatplanten en vergroot tegelijk het aantal soorten van beide groepen. De AM-planten werden wat betreft bedekking, bedekkingsaandeel en het aantal soorten echter negatief beïnvloed door N-depositie. Dit kan er echter ook op duiden dat AM-planten, die altijd een schimmelnetswerk moeten onderhouden, bij een hoge N-depositie meer concurrentie ondervinden van AM/NM-planten. AM/NM-planten kunnen overschakelen van symbiose met mycorrhiza naar geen symbiose, mogelijk omdat bij een hoge N-depositie voldoende nutriënten beschikbaar zijn.

Implicaties voor beleid en beheer

De gevonden patronen voor wortelbiomassa, fosfaathuishouding en het mycorrhiza-profiel van de vegetatie is vertaald naar implicaties voor duingebieden met onderscheid voor kalk- en ijzergehalte van de bodem (tabel 0).

In kalkrijk en ijzerrijk moedermateriaal, zoals in kalkrijke delen van het Renodunaal district, is de P-beschikbaarheid laag door vastlegging van P in calciumfosfaat en sterke binding van P aan Fe+Al (hydr)oxiden. Hier blijven veel verstuiwingen min of meer spontaan in stand en kan ook autonoom activatie van kleinschalige verstuiwing optreden.

Ook in kalkhoudend, maar ijzerarm zand is de P-beschikbaarheid in jonge stadia relatief laag door vastlegging in calciumfosfaat en sterk gebonden P. Deze situatie komt voor in meer kalkhoudende delen van het Waddendistrict. Dit kan een goede uitgangssituatie voor verstuiwing zijn, met name als er kalkhoudend zand vanaf het strand kan inwaaien. Wel nemen de P-beschikbaarheid en wortelbiomassa sneller toe wegens het lage kalk- en ijzergehalte. Maar als de verstuiwing niet spontaan start en in stand blijft, kan deze door de beheerder af en toe gereactiveerd worden.

Tabel 0: Samenvatting van de doorwerking van kalk- en ijzergehalte van de bodem op kleinschalige verstuiving en het perspectief voor habitattypen Grijze duinen. Betekenis codes voor invloed van factoren: X = niet, ○ = matig; ● = sterk.

Situatie	kalkrijke en ijzerrijke bodem	oppervlakkig ontkalkte, ijzerrijke bodem	kalkhoudend en ijzerarm zand	diep ontkalkte en ijzerarme bodem
Komt veel voor in:	Renodunaal district	achterduin Renodunaal district, Delta	Wadden district, Delta	Wadden district, (Delta)
Kansrijkdom verstuiving	grote kans instandhouding	matig grote kans instandhouding, voor een kortere duur en onder voorwaarden	matig grote kans instandhouding, voor een kortere duur	kleine kans instandhouding, voor een kortere duur en onder voorwaarden
Gevolgen voor verstuivingsbeheer	weinig beheer nodig	aanvullend beheer nodig (bv. reactivatie verstuiving)	aanvullend beheer nodig (bv. reactivatie verstuiving)	aanvullend intensief beheer nodig (bv. regelmatig reactivatie stuifkuil, grizzelen)
Perspectief habitats en keuze	Grijze duinen kansrijk	Grijze duinen kansrijk	Grijze duinen mogelijk onder voorwaarden, maar overweeg ook acceptatie van Duinheiden	Grijze duinen beperkt mogelijk onder voorwaarden en intensief beheer, overweeg acceptatie van overwegend Duinheiden
Belang van positieve factoren voor Grijze duinen:				
- hoge begrazingsdruk konijnen	○	●	●	●
- inwaai van zand van strand zeereep	○	○	●	●
- meerdere locaties tegelijk reactiveren in duingebied	○	●	●	●
Belang van negatieve factoren voor Grijze duinen:				
- stikstofdepositie	○	○	●	●
- successie met accumulatie organisch stof, toename wortelbiomassa en toename P-beschikbaarheid	X	○	●	●
- verzuring	X	○	●	●

In oppervlakkig ontkalkte, ijzerrijke bodems speelt calciumfosfaat geen rol meer. In ijzerrijk zand kan de P-beschikbaarheid echter nog steeds laag zijn, als ijzergebonden P nog steeds sterk aan Fe+Al (hydr)oxiden is gebonden. Ook hier zijn de condities nog redelijk gunstig voor verstuiving, hoewel het vooral gaat om de achterduinzones in het Renodunaal district, waar de wind minder sterk is. Omdat het onverweerde moedermateriaal dieper in de bodem nog kalkhoudend is, start de successie met een iets kalkgebufferde bodem en kan het nog enige decennia duren voordat de pH zo laag wordt dat Fe+Al (hydr)oxiden worden omgezet in organisch Fe.

In diep ontkalkte en ijzerarme bodems, die veel voorkomen in delen van het Waddendistrict, speelt vastlegging van P door calciumfosfaat of ijzerfosfaat echter nauwelijks een rol. In plaats daarvan is een groot deel van de ijzergebonden P zwakgebonden aan complexen van Fe+Al en organisch stof, die waarschijnlijk ook nog eens voor een deel uit labiel organisch P bestaan. Dit leidt al snel tot

hogere P-beschikbaarheid, vooral voor NM- en ER-planten als zandzegge en kraaiheide, die deze bron van P kunnen benutten. Het realiseren van duingraslanden met kleinschalige verstuing in de kalkarme delen van het Waddendistrict kan daardoor van korte duur zijn, of heeft regelmatig beheer zoals grizzelen nodig om de stuifkuil open te houden. Omdat de bodem vaak diep ontkalkt is leidt kleinschalige verstuing doorgaans niet tot nieuwe bodems met een hoge pH.

De ordening volgens kalkrijkdom en ijzerrijkdom biedt aanknopingspunten voor de vraag in hoeverre verstuing nog kan helpen voor het bevorderen van duingraslanden, en wanneer het beter is de ontwikkeling richting duinheide door te laten gaan. In het onderzoek lag de grens tussen pioniervegetaties of duingrasland en zandzeggeruigtes of duinheide bij pH-H₂O 5. Bij hogere pH was de wortelbiomassa ook nog redelijk laag, vooral als de voorraad organische stof niet te hoog was. Dit is een relatief gunstige Ausgangssituatie. Bij pH-H₂O 5 met veel organische stof, of pH-H₂O 4 met intermediaire en hoge waarden voor organische stof nam de wortelbiomassa echter sterk toe. Waarschijnlijk speelt ook hoge N-depositie een rol in kalkarme duinen. Een hoge N-depositie kan van invloed zijn op de P-beschikbaarheid, met name via (extra) verzuring en accumulatie van organische stof in de bodem. Dit was in het onderzoek echter niet goed vast te stellen. Als de P-beschikbaarheid hoog is, zoals in kalk- en ijzerarme duinen, kan een hoge N-depositie tot extra groei van de vegetatie leiden. Dit is ook voor jonge bodems met weinig organisch stof van belang, omdat N daar vaak een beperkende factor is voor de productiviteit. Dit kan betekenen dat het stimuleren van verstuing om grijze duinen te bevorderen en de kwaliteit daarvan te verbeteren grotere kans op succes heeft als het zand enigszins kalkhoudend is, maar ook als de N-depositie niet te hoog is. Belangrijk is om te realiseren dat het optreden en blijven voortduren van kleinschalige verstuing ook door andere factoren wordt beïnvloed. Zo spelen reliëf en hoogte van duinen, het lokale klimaat, de mate van verstruweling en bosvorming, en konijnendichtheid ook een belangrijke rol. Wanneer andere factoren wel gunstig zijn voor verstuing, kunnen ook in kalkarme duinen met een hoge N-depositie actieve stuifkuilen voorkomen. Het bevorderen van duingrasland in kalkarme duingebieden bij een hoge N-depositie is daarom niet zonder meer kansloos voor terugkeer van duingrasland. De kans op succes kan vergroot worden door in een duingebied op meerdere plekken maatregelen voor het bevorderen van kleinschalige verstuing uit te voeren.

Samenvattend:

- in duingebieden met kalkrijk en ijzerrijk zand is het bevorderen van duingrasland met kleinschalige verstuing kansrijk en kan dit leiden tot langdurige instandhouding van duingraslanden;
- in duingebieden met (oppervlakkig) kalkarm en ijzerrijk zijn er ook goede perspectieven voor herstel van duingrasland;
- in diep ontkalkte duingebieden met ijzerarm zand is bij een hoge N-depositie de kans dat kleinschalige verstuing leidt tot duingrasland geringer en is de duur dat deze aanwezig zijn kort. Met aangepast beheer is ook onder deze situaties het behoud van open stuifkuilen mogelijk, evenals het herstel van duingrasland voor korte duur;

Voor methoden voor bevordering van kleinschalige verstuiving wordt verwezen naar Aggenbach et al. (2018) en een speciale OBN-handreiking (De Leeuw et al. 2019).

Een belangrijke implicatie voor het beleid is dat voor de instandhouding en het herstel van duingraslanden in kalkarme duingebieden daling van de N-depositie belangrijk is, ook omdat dit de effectiviteit van natuurherstelmaatregelen zoals het bevorderen van kleinschalige verstuiving vergroot.

Summary

Introduction

Dry dune grasslands belonging to the 'Grey Dunes' habitat (H2130) are under severe pressure from high atmospheric nitrogen (N) deposition, particularly the acidic variant (H2130B) on calcium carbonate poor soils. Encouraging small-scale aeolian activity is one of the most important restoration measures to counteract acidification and grass encroachment. Spontaneous aeolian activity occurs rarely in deeply decalcified dunes, and efforts to stimulate this process appear to have only a limited effect in calcium carbonate poor dunes in the Wadden Sea region. Acidic Grey Dunes are more sensitive to high N deposition than calcium carbonate rich Grey Dunes. Furthermore, the availability of phosphorus (P) in the soil is higher in calcium carbonate poor areas than in calcareous areas, which makes the vegetation particularly sensitive to high N-deposition. During succession, there is also a shift in plant strategies, from arbuscular mycorrhizal plants (AM) in calcareous dunes to non-mycorrhizal plants (NM), plants that may have arbuscular mycorrhizae but often lack them (AM/NM), and ericoid mycorrhizal plants (ER) in acidic dunes. A new hypothesis is that the difference in aeolian activity is linked to differences in root biomass. It is hypothesised that in calcareous dunes, root biomass is relatively low due to low P availability and/or the dominance of AM plants, which benefit from the low P availability and may, through their fungal network, require fewer roots themselves. In low-calcareous dunes, root biomass may, conversely, be relatively high due to high P availability and/or the dominance of non-mycorrhizal (NM) plants and ERM plants, which require a larger network of fine roots. High root biomass can cause strong and rapid stabilisation of the sand in pioneer vegetation, and in older vegetation hamper the activation of blowouts and the expansion of both autonomously and deliberately activated blowouts.

Aim and research question

The aim of this research is to gain a better understanding of the patterns of root development, phosphorus availability and plant strategies, and their potential role in the susceptibility to aeolian activity of calcareous and non-calcareous Grey Dunes under high nitrogen deposition.

The main research question is:

Under what conditions (calcium carbonate content and vegetation) does the promotion of aeolian activity in acidic, calcium carbonate poor Grey Dunes (H2130B) still make sense for sustainable conservation, and under what conditions is it better to opt for natural development towards Dune Heath with crowberry (H2140) and common heather (H2150)?

Research approach and results

The study consisted of five sections:

1. Literature review of root system characteristics

An overview was compiled of various characteristics of the root systems of plant species in dune grasslands, based on databases containing root system traits. The aim was to examine characteristics

such as root depth, root system growth form (rhizome, tuber, stolon, etc.), plasticity in growth form, root degradability and the relationship with mycorrhiza. Ultimately, the most comprehensive set of characteristics was obtained from the Plant Trait Database (TRY). However, most root traits could not be used because there was hardly enough data available. The classification of plant species into mycorrhizal types and 'plant woodiness' were utilised. In addition, the gaps in the TRY database were filled in as far as possible using expert judgement. The pattern of these two traits was analysed at plot level by calculating the number of species, cover and the proportion of cover for each category. This was carried out for the 2022 dataset for sections 2 and 3 and for the plot set from European coastal dunes for section 4.

2. Analysis of the pattern of bulk root biomass and root characteristics in relation to soil factors and N deposition

Approach

This study examined the patterns of bulk root biomass present in the top 30 cm of the soil. This bulk root biomass consists of various root types, including taproots and rhizomes. The analysis is based on existing datasets and new measurements carried out for this study. Initially, the plan was to combine existing datasets from the period 2018-2021 with the dataset collected for this study in 2022.

However, analysis of the patterns made clear that it was not useful to analyse these datasets together. Key reasons for this were the large differences in root biomass between datasets due to variations in moisture availability across the years (extremely dry years with relatively low biomass and normal years with relatively high biomass) and extremely low biomass in the dataset from the Amsterdamse Waterleidingduinen due to extremely high grazing pressure. It was therefore decided to use only the dataset from 2022.

In 2022, root biomass was measured at 91 sites spread across dune areas with high N deposition (Terschelling, Flanders, northern France, the Wadden Sea island of Nordene), dune areas with moderately high N deposition on the island of Hiddensee (DL) in the Baltic Sea, Jutland and Læsø (DK); and dune areas with low N deposition on the Atlantic coast of south- west France, root biomass was measured in pioneer vegetation, fixed dry dune grasslands, dune heaths and -where appropriate- also in sand sedge vegetation. The pattern of bulk root biomass, aboveground biomass and root characteristics of the vegetation was analysed in relation to:

- The calcium carbonate content and pH of the soil;
- The stage of succession and organic matter content of the soil;
- Regions classified by climate (South Atlantic and North-West Atlantic) and nitrogen deposition (low, moderately high and high);
- The iron and phosphate fractions in the soil.

At each measurement site, the vegetation was recorded in 2x2 m plots or previously recorded vegetation surveys were used. At three points per plot, the soil, calcium and pH profile was described to a depth of 100 cm. At each measurement site, soil samples were taken from the top 10 cm of the soil at three sub-locations. Where a horizon of moderately or heavily decomposed litter was present on top of the mineral profile (only in dune heathlands), this was also sampled. The following

parameters were measured in the soil samples: organic matter content, soil pH, phosphate and iron fractions. Aboveground and bulk root biomass were measured in three subplots.

Results

Root biomass correlated positively with the aboveground biomass of the herb layer. Aboveground and belowground biomass are therefore closely related, but the ratio between them can vary considerably. In dune grasslands, root biomass was 8-10 times as much as aboveground biomass, but in older successional stages of dune heathland and sand sedge scrub, this was only 3-4 times as much.

The amount of root biomass was strongly positively correlated with the soil organic matter stock. Based on a multivariate analysis, organic matter in the topsoil was the most significant predictor of root biomass. The effect of the summer precipitation surplus and nitrogen deposition was much smaller, with a slight positive effect from the precipitation surplus and a slight negative effect from nitrogen deposition. Cover of AM plants increased with higher aboveground biomass, due to the generally higher cover of the herbaceous layer, but there was no correlation with belowground biomass. However, cover of AM plants was higher at higher soil pH, particularly in the South Atlantic region, where the climate is relatively warm and dry, and N deposition is relatively low.

3. Pattern of phosphorus and iron fractions in soil and their influence on vegetation

Methodology

In this study, phosphorus (P) availability in dune grasslands was analysed in more detail, across five different components.

- a. An adsorption experiment, in which phosphate was applied at different concentrations and for varying durations to the Ah, AC, C1 and C2 horizons in three typical dune soils in the Netherlands that differ in their calcium and iron (Fe) content: (1) iron-rich and calcium carbonate rich, (2) iron-rich and decalcified, and (3) iron-poor and calcium carbonate poor. The aim was to test whether phosphate adsorption in decalcified and calcium carbonate poor soils is indeed weaker than in calcareous soils. The experiment was combined with analyses of P fractions in the soil horizons.
- b. An analysis of the interrelationships between aboveground and belowground biomass and pH, organic matter, amorphous iron and iron-bound P in calcium carbonate rich and poor dunes. This was carried out for 80 of the sites from 2022 that were sampled for sub-study 2. The aim was to test whether higher iron levels in the soil also lead to greater amounts of iron-bound P, and higher aboveground and, in particular, root biomass of the vegetation.
- c. A more detailed analysis of different fractions of Fe and P in 25 calcium carbonate poor dune grasslands, sand sedge vegetation and dune heathland from the dataset of 80 sites. The aim was to test how different P fractions might influence the aboveground and, in particular, root biomass of vascular plant vegetation.
- d. Comparison of the results from the section c with 35 earlier measurements from previous research in the Netherlands, which formed the basis for this report.

- e. Analysis of the relationships between P availability and the species composition and cover of the herb layer, particularly regarding differences in mycorrhizal association of plants. This analysis is based on 76 or 25 sites, depending on what was measured.

Results

Section a

Inorganic P and calcium phosphate were dominant in calcareous soils, whilst iron-bound P was present but mainly in a strongly bound form. In decalcified, iron-rich soils, calcium phosphate had virtually disappeared, and organic and iron-bound P increased to half or more of the total P content. However, iron-bound P in iron-rich soil was predominantly strongly bound, and in the topsoil probably consisted only of a small proportion of labile organic P. In the calcium carbonate poor, iron poor soil, however, iron-bound P in the topsoil was mainly weakly bound and consisted largely of labile organic P.

The adsorption of phosphate particularly highlighted differences between iron-rich and iron-poor soils. In iron-rich soils, rapid chemisorption occurred in both the calcareous and decalcified soils. Despite the high levels of amorphous Fe+Al, however, only a small proportion of the sorption complex was readily available, suggesting binding to Fe+Al (hydr)oxides, which provide strong P-binding but have few binding sites on the surface. Over a period of four days, however, P adsorption increased further due to steady diffusion to internal binding sites, where P was likely to be bound more strongly. In the iron-poor soil, the amount of adsorbed P after 24 hours was much higher than in iron-rich soils, and the majority of the sorption complex was occupied by P. Within four days, however, the amount of adsorbed P decreased again, indicating that it was relatively weakly bound. Amorphous Fe+Al was likely to occur here mainly in complexes with organic matter, which provide a large but weakly reactive surface to which P is weakly bound.

Section b

Calcareous dune soils may contain more Fe and iron-bound P than non-calcareous soils, but this does not necessarily lead to higher P availability and greater biomass. In calcareous dunes (pH >6), root biomass was positively correlated only with organic matter. In calcium carbonate poor dunes, root biomass was positively correlated with organic matter and iron-bound P, but negatively correlated with pH.

Section c

In the dataset, dune grasslands were only found at pH-H₂O values around 5 and 6. At approximately pH 4, the vegetation consisted of sand sedge vegetation and dune heath. At high pH, P in the soil consisted mainly of inorganic P, but at low pH it consisted mainly of organic and iron-bound P. There was also a shift from mineral to organically bound Fe+Al as pH decreased from high to low. Root biomass was low when the inorganic P pool was high, but increased significantly with higher levels of organic and iron-bound P.

Section d

The relationship between root biomass and pH was negative, and positive with soil organic matter. In both studies, root biomass also decreased with a higher proportion of inorganic P, and increased with a higher proportion of organic Fe.

Section e

The total species richness of the herb layer increased significantly at high pH, and decreased at low pH and high levels of iron-bound P, as well as amorphous and organic Fe. Inorganic P had a positive effect on species richness and the cover of AM plants, but organic and iron-bound P showed negative correlations, as did amorphous and organic Fe. For AM/NM and ER plants, however, inorganic P was predominantly negative, whilst organic and iron-bound P fractions were positive.

This sub-study provides new insights into the form and binding of iron-bound P, and offers a better explanation for differences in P availability. In calcareous dunes, P availability is low due to the dominance of calcium phosphate, which is poorly soluble at high pH, but also because iron-bound P is strongly bound to mineral Fe+Al. The vegetation probably absorbs poorly available P at high pH mainly through association with arbuscular mycorrhizae. As the pH in calcareous dunes can remain relatively high even in older stages, high root biomass is primarily associated with higher levels of soil organic matter.

4. Influence of climate and N deposition on functional species groups and mycorrhizal association in dune grasslands of north-western Europe

Approach

The aim of this sub-study was to gain insight into the influence of large-scale gradients in climate and N deposition on the vegetation of dune grasslands. To this end, existing datasets and those from this study in 2022 were used, covering the dunes along the Atlantic, North Sea and Baltic coasts in France, Belgium, the Netherlands, Germany, Poland, the Baltic States, Denmark, southern Sweden and the United Kingdom. The selection yielded 726 vegetation plots, covering the period 2005-2022. Climate and N deposition data were linked to each vegetation survey. Climate data were sourced from the ERA5 database and related to variables calculated for the period 2008-2018. In the analysis, the 25th percentile of precipitation minus potential evaporation during the period June-August was used as a measure of the summer precipitation surplus. For total nitrogen deposition, the European EMEP model was used, and average values from the three years preceding the vegetation surveys were employed. The following vegetation variables were used: number of species, cover and proportion of cover of mycorrhizal associations (AM and NM), number of species and cover of vascular plants, mosses and lichens, and cover-weighted indices for moisture (F), light (L), nutrient richness (N), acidity (R) based on modified indicator values for north-western Europe. Multiple regression was used to analyse how the precipitation surplus in the period June-August and total N deposition influenced vegetation characteristics. This was carried out for the entire dataset and separately for calcareous and acidic dune grasslands.

Results

In general, there were no major differences between regression models for the entire dataset, or for calcareous or non-calcareous plots alone. The explained variance of the regression models for Ellenberg index values ranged from very low to moderately high, with the vegetation's temperature index being most strongly influenced by a negative precipitation surplus in summer, i.e. a moisture deficit. Ellenberg's light index showed similar relationships. Ellenberg's moisture and nutrient richness indices showed a positive correlation with the precipitation surplus and a slight negative influence from N deposition. The patterns indicated that differences in the summer precipitation surplus have a relatively strong effect on the temperature and light indices and a weaker effect on the moisture and nutrient richness indices.

In general, the explained variance of the regression models for the number and cover of functional species groups - such as the number of moss species, the number of lichen species, the cover of grasses and the cover of nitrogen-fixing species- was low. Relatively high values for the explained variance were found for the number of species and cover of vascular plants and herbs, the number of grass species, and the cover of mosses and lichens. Precipitation surplus had a positive effect on the number of species and cover of vascular plants and herbs, and on the cover of grasses. However, precipitation surplus had a negative effect on the number of species, and particularly the cover of lichens. N deposition generally had a negative effect on the number and cover of the functional species groups. The interaction between precipitation surplus and N deposition had a negative effect for most species groups, such as higher cover when there was a high precipitation surplus and low N deposition. For lichens, however, this interaction had a positive effect, resulting in high cover when a low precipitation surplus (i.e. greater drought stress) was combined with low N deposition.

The explained variance in the number of AM and AM/NM plant species and the cover of AM plants was low, whilst that for the cover of AM/NM plants was very low. Wetter summers resulted in more AM and AM/NM species, whilst higher N deposition led to fewer species in both groups. The cover of AM plant species was not influenced by precipitation surplus, but was affected relatively strongly and negatively by N deposition and by a negative interaction effect between precipitation surplus and N deposition (low cover with high precipitation surplus and high N deposition).

5. Synthesis and conclusions

The main question of the OBN study was to determine under which conditions promoting aeolian activity in acidic Grey Dunes (H2130B) on decalcified soils is still beneficial for sustainable conservation, and under which conditions it is better to opt for natural development towards dune heathland (habitat types H2140 Dune heaths with crowberry and H2150 Dune heaths with common heath). The study examined the patterns of root biomass, phosphate availability and mycorrhizal association of plants within the vegetation.

The amount of root biomass in the top 30 cm of the soil profile is strongly positively correlated with the amount of organic matter in the topsoil. Root biomass was relatively low in pioneer vegetation, increased in older dune grasslands, and reached peak values of more than 5 kg per m² sand sedge-

dominated vegetation and dune heathland. The strong positive relationship between organic matter in the soil and root biomass is primarily the result of succession. Greater root biomass leads to a greater input of litter from dead roots and thus to more organic matter in the soil. However, a self-reinforcing effect occurs during succession. For example, more organic matter leads to better nutrient availability and moisture supply for the vegetation. The influence of moisture supply is also evident from the slight positive effect of the summer precipitation surplus on root biomass and the response of root biomass to dry and wet years. In the dataset covering dune areas in various regions, there was also a weak correlation between lower root biomass and higher N deposition. This pattern may be an artefact due to the positive correlation between N deposition and a high summer precipitation surplus, but may be related to the fact that high N deposition leads to greater aboveground biomass, as sufficient nitrogen can still be taken up even with lower root biomass.

Soil acidity had a minor effect on root biomass. Across the entire dataset, comprising both calcareous and calcium carbonate poor dune areas, no effect could be detected. In very young dune grasslands, however, there was a trend towards lower root biomass at higher pH levels, but this effect is based on only a few measurement sites. Furthermore, in calcium carbonate poor dune grasslands, root biomass increased not only with higher organic matter content but also with lower pH. The highest values for root biomass occur in calcium carbonate poor areas with dry dune heathland dominated by crowberry. There is a positive, exponential correlation between aboveground and belowground vascular plant biomass, and the belowground biomass is much greater than the aboveground biomass.

The increase in organic matter and vascular plant biomass in the soil during succession is also accompanied by significant changes in acidity and nutrient availability. For example, the increase in organic matter promotes net nitrogen mineralisation. The availability of phosphorus in the soil also changes during succession. Inorganic P, and in particular calcium phosphate, was mainly found at high pH levels and/or low organic matter contents. Only AM plants can utilise this poorly soluble P fraction, through symbiosis with their fungal network of arbuscular mycorrhizae. Consequently, in this study, these AM plants were found predominantly at high pH levels. Organic P, which can become available to vegetation through mineralisation, increased mainly at higher organic matter contents. Iron-bound P also increased mainly at higher organic matter contents, but the strength of this bond was regulated by soil pH. At high pH, iron was mainly present as iron (hydr)oxides, which form a relatively strong bond and were therefore poorly available to vegetation. At low pH, however, the iron (hydr)oxides are converted into complexes of iron and organic matter, making the bond with P much weaker and increasing its availability to vegetation. All in all, phosphorus availability in the soil therefore increases with higher organic matter content and low pH. This is beneficial for plants without arbuscular mycorrhizae, such as sand sedge and crowberry.

In the succession from pioneer vegetation to dune heathland, phosphorus availability increases gradually. Regarding pH, however, the distinction between vegetation types was much more abrupt. Pioneer vegetation and dune grassland occurred at pH-H₂O higher than 5, whereas sand sedge vegetation and dune heathland occur at lower values. These two vegetation types occur mainly when

the amount of iron-bound P is high, and the binding is weak due to the increase in organic matter—with more organically bound Fe—and the low pH. In older stages of succession with calcium carbonate poor, acidified soil, this quickly leads to higher P availability, particularly for AM/NM-, NM- and ER-plants such as sand sedge and crow heather, which can utilise this source of P. The cover and cover proportion of both AM and AM+ER plants increase with higher organic matter content. The underlying factor here is the improvement in moisture supply and nitrogen availability due to higher N mineralisation during succession, which generally increases the biomass of vascular plants. The summer precipitation surplus also has a positive effect on both the number of AM species and the number of species and cover of AM/NM plants. Improved moisture availability in summer thus contributes to an overall increase in the productivity of both AM and AM/NM vascular plants, whilst simultaneously increasing the number of species in both groups. However, AM plants were negatively affected by N deposition in terms of cover, cover proportion and species richness. This may, however, also indicate that AM plants, which must constantly maintain a fungal network, face greater competition from AM/NM plants when N deposition is high. AM/NM plants can switch from mycorrhizal symbiosis to non-symbiosis, possibly because sufficient nutrients are available at high N deposition.

Implications for policy and management

The patterns observed for root biomass, phosphate balance and the mycorrhizal profile of the vegetation have been translated into implications for dune areas, distinguishing between soil calcium carbonate and iron content (Table 0).

In calcium carbonate rich and iron-rich parent material, such as in the calcareous parts of the Renodunal district, P availability is low due to the fixation of P in calcium phosphate and the strong binding of P to Fe+Al (hydr)oxides. Here, many blowouts remain more or less spontaneously intact, and autonomous activation of small-scale aeolian activity can also occur.

In calcareous but iron-poor sand, too, P availability is relatively low in the early stages due to fixation in calcium phosphate and strongly bound P. This situation occurs in the more calcareous parts of the Wadden District. This can provide a favourable starting point for aeolian activity, particularly if calcareous sand can be blown in from the beach. However, phosphorus availability and root biomass do increase more rapidly due to the low calcium carbonate and iron content. But if aeolian activity does not start spontaneously and is not sustained, it can be reactivated from time to time by the land manager.

In superficially decalcified, iron-rich soils, calcium phosphate no longer plays a role. In iron-rich sand, however, phosphorus availability may still be low if iron-bound phosphorus remains strongly bound to Fe+Al (hydr)oxides. Here too, conditions are still reasonably favourable for aeolian activity, although this mainly concerns the land inward dunes in the Renodunal district, where the wind is less strong. Because the unweathered parent material deeper in the soil still contains calcium carbonate,

succession begins with a slightly calcium carbonate buffered soil, and it may take several decades before the pH drops low enough for Fe+Al (hydr)oxides to be converted into organic Fe.

Table 0: Summary of the effects of soil calcium carbonate and iron content on small-scale aeolian activity and the prospects for the 'Grey Dunes' habitat type. Meaning of codes for the influence of factors: X = none, ○ = moderate; ● = strong

Situation	calcium carbonate rich and iron rich soil	superficially decalcified, iron rich soil	calcareous, iron poor soil	deeply decalcified, iron poor soil
Main geographical occurrence	Renodunaal district	inland dune areas Renodunaal district, Delta	Wadden district, Delta	Wadden district, (Delta)
Prospects for aeolian activity	good prospect for ongoing activity	moderate prospect and conditional	reasonable prospect, for limited period	poor prospect, for short period and conditional
Implications for management of aeolian activity	minor management needed	additional management needed (e.g. re-activation)	additional management needed (e.g. re-activation)	regular additional management needed (e.g. re-activation, soil raking)
Perspective habitats and options	Grey Dunes promising	Grey Dunes promising	Grey Dunes possible depending on conditions, consider also acceptance of Dune Heath	Grey Dunes limited possibilities depending on conditions and intensive management, consider also acceptance dominance of Dune Heath
Importance of positive factors for Grey Dunes:				
- high grazing pressure of rabbits	○	●	●	●
- aeolian deposition of sand from beach and frontal dune	○	○	●	●
- re-activate multiple sites in a dune area	○	●	●	●
Importance of negative factors for Grey Dunes:				
- nitrogen deposition	○	○	●	●
- succession with accumulation of soil organic matter, increase of root biomass, and increase of phosphor availability	X	○	●	●
- acidification	X	○	●	●

However, in deeply decalcified and iron poor soils, which are common in parts of the Wadden District, the fixation of P by calcium phosphate or iron phosphate plays hardly any role. Instead, a large proportion of the iron-bound P is weakly bound to complexes of Fe+Al and organic matter, which probably also consist, in part, of labile organic P. This quickly leads to higher P availability, particularly for NM and ER plants such as sand sedge and crowberry, which can utilise this source of P. Consequently, the establishment of dune grasslands through small-scale aeolian activity in the calcium carbonate poor areas of the Wadden District may be short-lived or require regular

management such as soil raking to keep the blowouts open. As the soil is often deeply decalcified, small-scale aeolian activity does not usually result in new soils with a high pH.

Classification according to calcium carbonate and iron content provides insights into the extent to which aeolian activity can still help to promote dune grasslands, and when it is better to allow the transition to dune heathland to continue. In the study, the boundary between pioneer vegetation or dune grassland and sand sedge scrub or dune heathland lay at pH-H₂O 5. At higher pH values, root biomass remained reasonably low, particularly where the organic matter content was not too high. This represents a relatively favourable baseline condition. However, at pH-H₂O 5 with high organic matter content, or at pH-H₂O 4 with intermediate to high organic matter levels, root biomass increased significantly.

High N deposition is also likely to play a role in calcium carbonate poor dunes. High N deposition can influence P availability, particularly through (additional) acidification and the accumulation of organic matter in the soil. However, this could not be clearly established in the study. Where phosphorus availability is high, as in calcium carbonate and iron poor dunes, high nitrogen deposition can lead to increased vegetation growth. This is also important for young soils with low organic matter content, as N is often a limiting factor for productivity in such soils. This may implicate that encouraging aeolian activity to promote Grey Dunes and improve their quality is more likely to succeed if the sand contains some calcium carbonate, but also if N deposition is not too high. It is important to realise that the occurrence and persistence of small-scale aeolian activity are also influenced by other factors. For example, the relief and height of the dunes, the local climate, the extent of scrub encroachment and afforestation, and rabbit density also play a significant role. Where other factors are favourable for aeolian activity with active blowouts can also occur in calcium carbonate poor dunes with high nitrogen deposition. Promoting dune grassland in calcium carbonate poor dune areas with high nitrogen deposition is therefore not necessarily a lost cause for the return of dune grassland. The chances of success can be increased by implementing measures to promote small-scale aeolian activity at several locations within a dune area.

In summary:

- in dune areas with calcium carbonate rich and iron-rich sand, promoting dune grasslands through small-scale aeolian activity is promising and can lead to the long-term conservation of dune grasslands;
- in dune areas with (superficially) calcium carbonate poor and iron-rich sand, there are also good prospects for the restoration of dune grasslands;
- in deeply decalcified dune areas with iron-poor sand, where nitrogen deposition is high, the likelihood that small-scale aeolian activity will result in dune grasslands is lower and the duration of their presence is short. With appropriate management, the preservation of active blowouts is possible even under these conditions, as is the short-term restoration of dune grasslands;

For methods to promote small-scale aeolian activity, see Aggenbach et al. (2018) and a special OBN guidance document (De Leeuw et al. 2019).

An important implication for policy is that, for the conservation and restoration of dune grasslands in calcium carbonate poor dune areas, a reduction in nitrogen deposition is important, not least because this enhances the effectiveness of nature restoration measures such as the promotion of small-scale aeolian activity.

Dankwoord

Wij danken de begeleidingscommissie van het OBN Deskundigenteam Duinlandschap voor de constructieve input. Mark van Til (Waternet) hielp mee met de veldwerkcampagne in de Aquitaine en Vendée en heeft eerdere versies van dit rapport van nuttig commentaar voorzien. Sam Provoost (Instituut Natuur- en Bosonderzoek)) hielp met het veldwerk in de extreem hete Vlaamse duinen. Jeroen Hazen (student Aeres Hogeschool) hielp mee met het veldwerk in Duitsland en Denemarken en heeft een grote bijdragen geleverd aan de bewerkelijke metingen van wortelbiomassa. We danken de beheerders voor het verlenen van toestemming en wegwijs maken in de vele duingebieden. Dat betreffen Jan Meijer, Arjan Zonderland, Joeri Lamers, Remi Hougee (allen Staatsbosbeheer Terschelling) en Piet Zumkehr (zelfstandig ecooloog Terschelling), Irmgard Blindow (Biologisch Station Hiddensee), Thomas Heinicke (Landkreis Vorpommern-Rügen), Christophe Blondel (Conservatoire botanique national de Bailleul) voor de duinen van Noord-Frankrijk, Loïc Gouguet (Office National des Forêts) voor de duinen van de Aquitaine en Vendée en Bjarke Huus Jensen (the Danish Nature Agency) voor de duinen van Jutland en Læsø. De deelstudie aan invloed van klimaat en N-depositie was mogelijk door het verstrekken van vegetatiedata door Maike Isermann (Lower Saxon Wadden Sea National Park Authority), Sam Provoost, Laurence Jones (Center for Ecology and Hydrology), Piet Zumkehr en Christophe Blondel. Tot slot was dit onderzoek mogelijk door de financiering van OBN en input van onderzoeksresultaten uit onderzoeksprogramma van de duinwaterbedrijven (DPWE) en het collectieve onderzoeksprogramma van de Nederlandse en Vlaamse drinkwaterbedrijven ("Waterwijs").

1 Probleem en vraagstelling

1.1 Aanleiding

Droge duingraslanden behorende tot het prioritaire Natura 2000-habitat Grijze duinen (H2130) staat zwaar onder druk door hoge atmosferische stikstof(N)depositie, met name de kalkarme variant (H2130B). Het stimuleren van kleinschalige verstuiving is één van de belangrijkste herstelmaatregelen om verzuring en vergrassing tegen te gaan. Spontane verstuiving treedt nauwelijks op in de diep ontkalkte duinen (Aggenbach et al., 2018) en activatie van verstuiving lijkt echter maar beperkt te werken in (zeer) kalkarme duinen (Kooijman et al., 2021).

In de kustduingebieden van de gematigde klimaatzone is er sterke wisselwerking tussen verstuiving en vegetatie. Verstuiving heeft invloed op het bodemprofiel, geochemie en daarmee ook op de soortensamenstelling van de vegetatie. De vegetatie kan tegelijk sterk bepalend zijn voor verstuivingsgevoeligheid. In Nederland is de natuurlijke verstuivingsactiviteit in een belangrijk deel van de kalkarme duinen van het Waddendistrict veel lager dan in de kalkrijke duinen langs de Hollandse vastelandskust. Het verschil in verstuiving tussen kalkarme en kalkrijke Grijze duinen kan niet alleen verklaard worden door een verschil in windsnelheid of ligging van de kust met het duingebied ten opzichte van de overheersende windrichting (Aggenbach et al., 2018). Wel zijn kalkarme Grijze duinen gevoeliger voor hoge stikstof(N)-depositie dan kalkrijke Grijze duinen (Van Dobben et al., 2012). Daarnaast is de fosfor(P)-beschikbaarheid in de bodem hoger in kalkarme dan in kalkrijke gebieden (Kooijman et al., 1998, 2017, 2020, 2021), wat de vegetatie extra gevoelig maakt voor hoge N-depositie. Ook treedt er een verschuiving op in plantstrategieën, van arbusculaire mycorrhizaplanten (AM) in kalkrijke duinen naar niet-mycorrhizaplanten (NM) en ericoïde mycorrhizaplanten (ER) in kalkarme duinen (Kooijman et al., 2020; 2021; 2026). Een nieuwe hypothese is dat het verschil in verstuiving samenhangt met verschil in wortelbiomassa. Verondersteld wordt dat in kalkrijke duinen de wortelbiomassa relatief laag is door de lage P-beschikbaarheid en/of de dominantie van AM-planten, die profiteren van de lage P-beschikbaarheid en mogelijk door hun schimmeln netwerk zelf minder wortels nodig hebben. In kalkarme duinen is de wortelbiomassa mogelijk juist relatief hoog door de hoge P-beschikbaarheid en/of de dominantie van NM-planten en ERM-planten, waardoor juist een groter netwerk aan fijne wortels nodig is. Een hoge wortelbiomassa kan in pioniervegetaties leiden tot sterke vastlegging van het zand, en in oudere vegetaties tot belemmering van activatie van stuifkuilen en uitbreiding van de autonoom actieve en bewust geactiveerde stuifkuilen. Daarnaast zijn de N- en P-gehalten in NM-planten lager dan in AM-planten (Kooijman et al., 2020), wat de voedingswaarde en aantrekkelijkheid voor herbivoren kan verlagen, en daarmee verstuiving verder belemmeren. In bodems met een lagere pH zijn de N- en P-gehalten in de wortelbiomassa lager dan op een kalkrijke bodem (Aggenbach et al., 2020a), wat ook consequenties kan hebben op de voedingswaarde en wortelvraat door herbivoren. Over ericoïde mycorrhizaplanten (kraaihei en struikhei), de opvolgers van NM-planten in kalkarme duinen

gedurende de successie, is in relatie tot verstuiwing, P-beschikbaarheid en wortelbiomassa nog niets bekend.

Doel en (aangepaste) vraagstelling

Het doel van het gevraagde onderzoek is om een beter inzicht te krijgen in het patroon van beworteling, P-beschikbaarheid en plantstrategieën en de mogelijke rol daarvan op de verstuiwingsgevoeligheid van kalkrijke en kalkarme Grijze duinen bij hoge N-depositie. Het onderzoek moet leiden tot een kennisoverzicht en een advies voor beheer en beleid.

De oorspronkelijke hoofdvraag van dit onderzoek luidde:

Onder welke omstandigheden (kalkgehalte en vegetatie) is het stimuleren van verstuiwing in kalkarme Grijze duinen (H2130B) nog zinvol voor een duurzame instandhouding, en onder welke omstandigheden kan er beter gekozen worden voor natuurlijke ontwikkeling richting Duinheide met kraaihei (H2140) en struikhei (H2150).

De vraagstelling richt zich dus op de gecombineerde invloed van kleinschalige verstuiwing, kalkrijkdom van duingebieden en N-depositie op het bewortelingspatroon, dominante plantstrategie en de fosfaathuishouding van de bodem. Deze vraag is relevant voor zowel beheer als beleid en betreft de kalkarme, ijzerarme duinzones in het Waddendistrict en de kalkarme, ijzerrijke duinzones in het Renodunaal district.

Het plan was om de volgende deelvragen te behandelen:

1. Is er verschil in bewortelingspatronen van de vegetatie in en om de stuifkuil tussen kalkrijke, kalkarme en extreem kalkarme Grijze duinen? Verschilt dit tussen gebieden met hoge en lage N-depositie?
2. Is er verschil in bewortelingspatronen tussen soorten met specifieke plantstrategieën, waaronder ecosysteembouwers als helm, duinriet, duinroosje, zandzegge en kraaihei? Verschilt dit tussen kalkrijke, kalkarme en extreem kalkarme duinen?
3. Zijn dergelijke verschillen in bewortelingspatronen te verklaren door verschillen in P-beschikbaarheid voor de vegetatie? Wat is hierbij de rol van kalk, pH, ijzer en N-depositie?

Echter, door omstandigheden hebben de deelonderzoeken een iets andere vorm gekregen. Het idee om dit onderzoek te baseren op zowel bestaande als nieuwe gegevens over wortelbiomassa bleek niet mogelijk doordat deze tussen verschillende jaren sterk verschilden. Hoewel locaties over een brede range van kalkrijkdom van het duingebied en van de N-depositie geselecteerd konden worden, was het echter niet mogelijk om binnen regio's met verschillende N-depositie de onderzoekslocaties consistent te stratificeren op positie t.o.v. van stuifkuilen. In de regio's met een relatief lage N-depositie (Zuidwest-Frankrijk en Denemarken) komen namelijk weinig secundaire stuifkuilen voor. Daardoor was het niet goed mogelijk om de invloed van actuele en relatief recente verstuiwing op de bodem en vegetatie te testen. In plaats van naar positie t.o.v. de stuifkuil te kijken, zijn daarom de monsterlocaties in het voorliggende onderzoek verdeeld over jonge bodems met veel kaal zand en

geen of nauwelijks een humusprofiel, versus relatief oude locaties met een duidelijk humusprofiel en zonder duidelijke instuiving van zand. Het onderscheid tussen jonge en oudere locaties is namelijk ook gerelateerd aan de eolische invloed, met jonge locaties op recent gestabiliseerde bodems en oude locaties op bodems die al minstens enkele decennia zijn gestabiliseerd (Aggenbach et al., 2017). Bij actieve stuifkuilen speelt echter, naast de aanwezigheid van recent gestabiliseerde en oude locaties, ook de gradiënt in overpoedering met zand vanuit de stuifkuil naar de omgeving een rol. Vanwege deze aangepaste aanpak was herformulering van deelvraag 1 noodzakelijk:

Is er verschil in bewortelingspatronen van de vegetatie in jonge en oude stadia tussen kalkrijke, kalkarme en extreem kalkarme Grijze duinen? Verschilt dit tussen gebieden met hoge en lage N-depositie?

Deelvraag 2 kon geheel niet beantwoord worden, omdat het wegens het arbeidsintensieve werk van wortelbiomassametingen niet mogelijk was om voldoende locaties met dominantie van helm, duinriet, duinroosje, zandzegge en kraaihei te bemonsteren.

Deelvraag 3 kon, in relatie tot deelvraag 1, met dit onderzoek wel worden beantwoord.

2 Aanpak en methode

De aanpak van dit onderzoek bestond uit vijf onderdelen:

1. Literatuurstudie naar soorteigenschappen van het wortelstelsel; (resultaten in paragraaf 2.1; basisdata in 9. Bijlage).
2. Analyse van het patroon van bulkwortelbiomassa en worteleigenschappen in relatie tot bodemfactoren en N-depositie op basis van bestaande en te verzamelen data (met een veldstudie); (resultaten in hoofdstuk 3).
3. Analyse van het patroon van wortelbiomassa van enkele soorten die kunnen domineren (met een veldstudie); (resultaten in hoofdstuk 3).
4. Detailanalyse van de invloed van P-beschikbaarheid en de regulatie daarvan op de bulkwortelbiomassa en worteleigenschappen; (resultaten in hoofdstuk 4).
5. Grootschalige gradiëntanalyse van het patroon van worteleigenschappen in NW-Europa in relatie tot N-depositie en klimaat; (resultaten in hoofdstuk 5).
6. Discussie en behandeling van de implicatie voor beleid en beheer (hoofdstukken 6 en 7).

Tijdens de uitvoering van het project is in overleg met de begeleidingscommissie besloten om deelvraag 3 in beperkte mate uit te voeren en te focussen op de analyse van de in 2022 verzamelde data. Daarbij worden voor een beperkt aantal soorten (zandzegge en kraaiheide) de effecten van dominantie besproken.

Voor de verschillende onderdelen van het onderzoek zijn verschillende datasets gebruikt, omdat niet alle gegevens voor alle locaties beschikbaar waren. Bijlage 5 geeft een overzicht van de exacte selecties voor de deelonderzoeken 2 en 3. De verschillen in de dataselectie betreffen:

- Patronen van worteleigenschappen (hoofdstuk 3): hiervoor zijn de locaties gebruikt die in 2022 zijn bemonsterd, met een recente vegetatieopname en metingen van de bovengrondse en wortelbiomassa van de vaatplanten. Omdat er voor een aantal locaties in België alleen oudere vegetatieopnamen waren, zijn deze afgefallen. Hierbij zaten kalkrijkere locaties met een zeer hoog organisch stofgehalte in de bodem en zeer hoge wortelbiomassa.
- Patronen van P-beschikbaarheid (hoofdstuk 4): dit bestaat uit vijf deelonderzoeken waarvoor verschillende datasets zijn gebruikt. Voor deelonderzoek 1 (adsorptie van fosfaat) gaat het om drie monsterlocaties die los staan van de meetlocaties uit 2022. Voor deelonderzoek 2 (amorf Fe en ijzergebonden P) gaat het om 76 meetlocaties uit 2022, met metingen van bovengrondse en wortelbiomassa, bulkdichtheid van de bodem en Fe, Al en ijzergebonden P in ammoniumoxalaatextracten. In deelonderzoek 3 (patronen in P en Fe in kalkarme duinen) gaat het om 25 kalkarme meetlocaties uit 2022, met metingen van vaatplantbiomassa, bulkdichtheid van de bodem en een uitgebreide bodemchemische analyse van P- en Fe-fracties. In deelonderzoek 4 zijn de resultaten uit deelonderzoek 2 en 3 vergeleken met 35 locaties uit eerder onderzoek in duingebieden van de Hollandse vastelandskust en Texel (Kooijman et al. 2021). In deelonderzoek 5 worden de relaties tussen P-beschikbaarheid en de soortensamenstelling en bedekking van de kruidlaag nader onderzocht, met name wat betreft

verschillen in mycorrhiza. Deze analyse is gebaseerd op 76 dan wel 25 locaties, afhankelijk van wat er is gemeten.

Invloed van klimaat en N-depositie op functionele soortgroepen en mycorrhiza-associatie in duingraslanden van Noordwest-Europa (hoofdstuk 5): voor dit onderzoek zijn diverse datasets gecombineerd met in totaal 726 opnamen (zie voor overzicht Tabel 2-4). Deze selectie bevat ook de opnamenset die voor het OBN-onderzoek in 2022 is verzameld.

2.1 Literatuurstudie soorteigenschappen wortelstelsel

Er is een overzicht opgesteld van diverse kenmerken van het wortelstelsel van plantensoorten in duingrasland, op basis van databases met eigenschappen van het wortelstelsel. Onder wortelstelsel wordt de gehele structuur van ondergrondse delen van de plant verstaan. Dat betreft de wortels, rhizomen, knollen, bollen en penwortels. Omdat de invloed van het weer op de bovengrondse en wortelbiomassa zeer groot bleek te zijn, zijn de worteleigenschappen alleen voor soorten in de grootste complete dataset uit 2022 uitgezocht. De bedoeling was om naar eigenschappen als worteldiepte, groeivorm van het wortelstelsel (rhizoom, bult, stolon etc.), plasticiteit in groeivorm, afbreekbaarheid van wortels en de relatie met mycorrhiza te kijken, maar dat is alleen ten dele gelukt, omdat de beschikbare data voor planten in de dataset beperkt was. Uiteindelijk kon de meest complete set met eigenschappen worden aangevraagd uit de database TRY (Plant Trait Database <https://www.try-db.org/> zie ook Bijlage 1). Voor de plantensoorten in de dataset leverden de speciale databases voor worteleigenschappen FRED (Fine Root Ecology Database – <https://roots.ornl.gov/>), GRooT (Global Root Trait database <https://groot-database.github.io/GRooT/>) of FungalRoot (<https://plutof.ut.ee/#/study/view/31884>) niet voldoende data op. Theoretisch zitten er veel eigenschappen in deze databases, maar in veel gevallen was slechts voor de helft van de planten in de dataset (enige) informatie beschikbaar. Bovendien zijn veel data uit de specifieke worteldatabases ook in TRY verwerkt en wordt binnen TRY naar deze databases als bron verwezen. De volgende eigenschappen zijn uit TRY gehaald: fine root hair density, coarse root branching intensity, belowground plant organ persistence, colonization with EM/ AM, rooting depth, mycorrhiza type, SRL (specific root length), root type (architecture), bud bank type below ground, plant woodiness, growth form & Grime strategy (zie Bijlage). Ook in TRY waren echter nauwelijks voldoende data beschikbaar. Vaak worden worteleigenschappen vooral voor bomen en struiken onderzocht, maar in de vegetatieopnames van duingrasland kwamen deze nauwelijks voor. Voor bijvoorbeeld root type/ architecture en worteldiepte waren er te weinig plantensoorten met informatie beschikbaar om een patroon op niveau van vegetatieopnames te analyseren. Bij de indeling van plantensoorten in mycorrhiza-typen zijn aanvullend de gaten in de dataset vanuit de TRY-database met expert judgement zo veel als mogelijk ingevuld. Dit is ook gedaan voor de trait 'plant woodiness'. Uiteindelijk is het patroon van mycorrhiza-type en plant woodiness alleen op opnameniveau geanalyseerd. Dit is gedaan voor de dataset uit 2022 (n = 59; hoofdstuk 3) en ook voor de opnamenset van de Europese gradiëntstudie (n = 726; hoofdstuk 4).

2.2 Analyse van het patroon van bulkwortelbiomassa en worteleigenschappen in relatie tot bodemfactoren en N-depositie

In dit onderzoek is gekeken naar de patronen van de bulkwortelbiomassa. Dit is de aanwezige gezamenlijke wortelbiomassa van de plantensoorten in een vegetatie. Deze bulkwortelbiomassa bestaat uit verschillende worteltypes waaronder ook penwortels en rhizomen. De analyse is gebaseerd op bestaande datasets en nieuwe metingen die voor dit onderzoek zijn uitgevoerd.

Het patroon van bulkwortelbiomassa, bovengrondse biomassa en worteleigenschappen van de vegetatie wordt geanalyseerd in samenhang met:

- De kalkrijkdom en pH van de bodem;
- Het successiestadium en organisch stofgehalte van de bodem;
- Regio's voor klimaat en N-depositie;
- De ijzer- en fosfaatfracties in de bodem.

Dit is vooral gedaan voor pioniervegetatie en droge duingraslanden en waar zinvol ook voor zandzegge-vegetatie. Statistische methoden worden toegelicht bij de resultaten.

2.2.1 Bestaande data en selectie van onderzoeksgebieden voor het aanvullen van gegevens van bulkwortelbiomassa in relatie tot bodemfactoren en N-depositie

Onderzoek naar de wortelbiomassa in duingraslanden en verdere successiestadia is tot nu toe beperkt geweest (studies uitgevoerd in de periode 2018-2020 in Tabel 2-1).

Naast de metingen van Aggenbach et al. (2020a) en Kooijman et al. (2021) zijn er in Nederland recent metingen uitgevoerd in het kader van onderzoek door de Universiteit van Amsterdam en het onderzoeksprogramma van de Nederlandse waterbedrijven van de wortelbiomassa in de bovenste 30 cm van de bodem in diverse duingraslanden aan de Hollandse vastelandskust. Deze duingraslanden variëren in basenrijkdom/pH, ouderdom en organisch stofgehalte van de bodemtoplaag. De onderzochte gebieden hebben niet alleen nu een relatief hoge N-depositie, maar ook een historie van een langdurig hoge stikstofbelasting. Daarnaast is een aanzienlijk deel van de metingen uitgevoerd bij extreem hoge begrazingsdruk van damherten, wat de wortelbiomassa mogelijk heeft beïnvloed. In Nederland is alleen in Hollands Duin de wortelbiomassa gemeten bij een geringe graasdruk. De wortelbiomassa is ook bepaald in een buitenlands referentiegebied in kalkrijke duinen (Noordwest-Wales; Aggenbach et al. 2020a) met een langdurig relatief lage N-depositie. Hier is echter vooral gemeten in oudere, relatief humusrijke duingraslanden.

Het plan was om de reeds bestaande gegevens over wortelbiomassa als basis te gebruiken.

Daarnaast zijn in 2022 aanvullende metingen van de bulkwortelbiomassa uitgevoerd in de volgende type duingebieden:

- Eén Nederlands kalkarm duingebied. Daarvoor zijn locaties op Terschelling geselecteerd. Dit betreft vooral locaties in diep ontkalkte en/of zeer kalkarme duinen en deels in snel ontkalkende duinen.

- Diverse buitenlandse duingebieden met een hoge N-depositie en een klimaat dat weinig afwijkt van de Nederlandse duingebieden. Dit betrof locaties op het Duitse eiland Norderney en in Vlaanderen en Noord-Frankrijk.
- Diverse buitenlandse duingebieden met een matig hoge N-depositie. Het noordelijke deel van Denemarken is geselecteerd als gebied met een matig hoge N-depositie waar het klimaat nog redelijk vergelijkbaar is met dat van Nederland. De depositie is hier niet zeer laag, maar is wel duidelijk langdurig minder hoog geweest dan die in Nederlandse kustduingebieden. Er zijn locaties geselecteerd op het eiland Læsø in het Kattegat (diep ontkalkte en/of zeer kalkarme duinen) en aan de Noordzeekust van Noord-Jutland (kalkrijke duinen en diep ontkalkte en/of zeer kalkarme duinen). Tevens zijn enkele diep ontkalkte locaties bemonsterd op het eiland Hiddensee in de Baltische zee nabij het eiland Rügen. Hier is de N-depositie matig hoog en het klimaat iets kouder dan in Nederland.
- Diverse buitenlandse gebieden met een lage N-depositie. Dit zijn duingraslanden in Zuidwest-Frankrijk aan de Atlantische kust (Aquitaine en Vendée). Deze regio heeft echter behalve een lagere N-depositie ook een warmer klimaat dan de andere regio's, met veel meer droogtestress in de zomer.

Deze brede selectie van onderzoekslocaties was mogelijk door het combineren van dit OBN-project met een Europese gradiëntstudie naar de invloed van klimaat en N-depositie op duingraslanden in het kader van het collectieve onderzoeksprogramma van de waterbedrijven ("Waterwijs"). In Tabel 2-1 wordt een overzicht gegeven van de eerder bemonsterde onderzoekslocaties en de locaties waar in 2022 nieuwe metingen zijn verricht. In Figuur 2-1 zijn de onderzoekslocaties weergegeven op kaarten met de totale N-depositie en het 25^e percentiel van het neerslagoverschot gedurende juni-augustus in de zomer (zie voor meer uitleg paragraaf 2.4.2). De bestaande en de nieuwe data van biomassa, vegetatie en bodem zijn gecombineerd in één database.

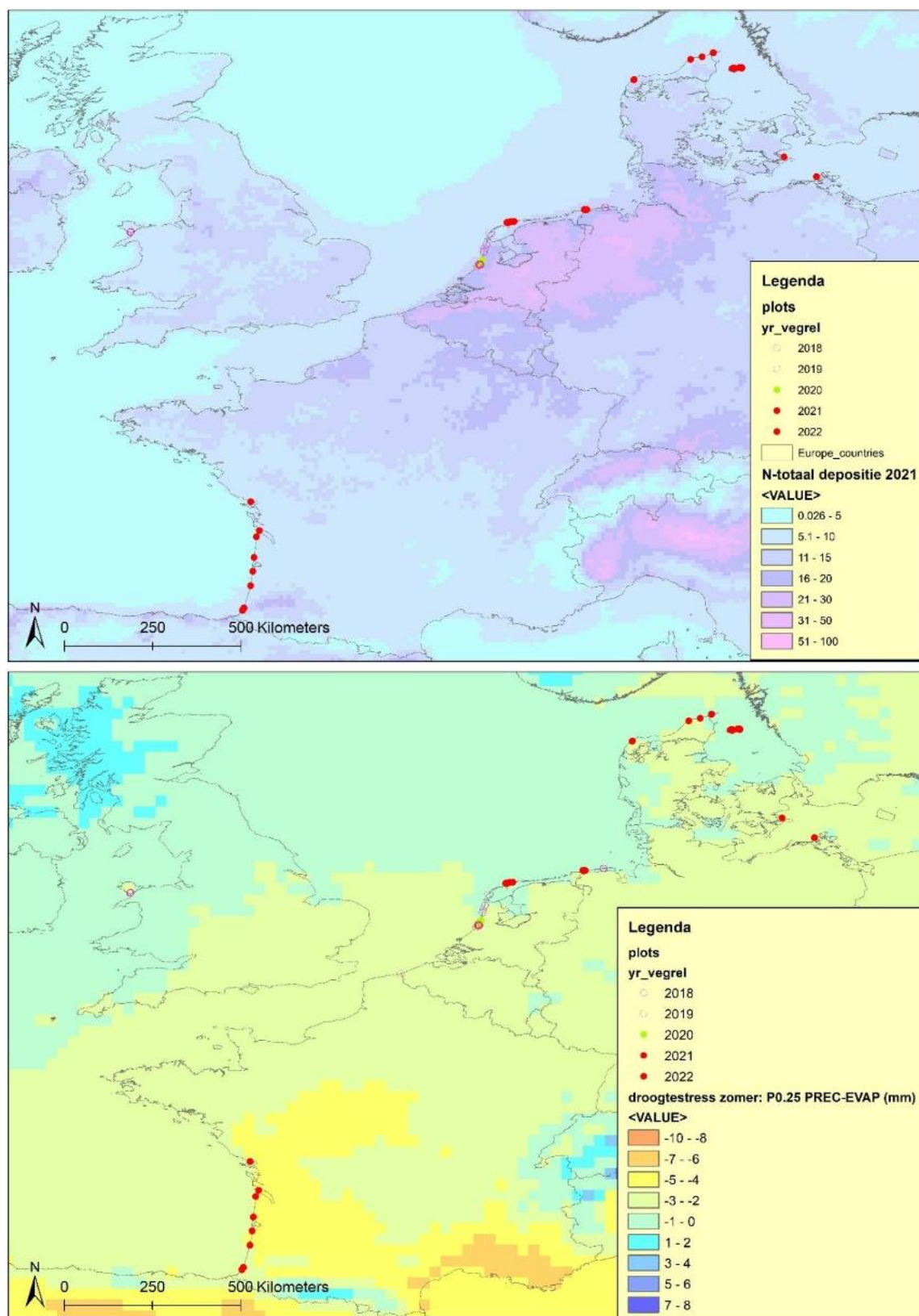
Voor de onderzoeksgebieden is de actuele N-depositie gebaseerd op de modelresultaten van EMEP, om een vergelijking van Nederlandse en buitenlandse gebieden mogelijk te maken. Bij de opzet van het project was gepland om ook te kijken naar de invloed van de historische belasting met N-depositie. Op een tijdschaal van 30 jaar is dit met name voor oudere successiestadia van belang (Payne et al. 2019). Binnen dit project was echter niet voldoende tijd beschikbaar om de historische belasting af te leiden uit jaarlijkse EMEP-modeluitkomsten.

Tabel 0-1: Overzicht duingebieden en onderzoeken en metingen aan bulkwortelbiomassa.

Land	Regio/ gebied	Aantal locaties	Aantal locaties met P en Fe fractio- nering	Jaar onder- zoek	kalkrijkdom duingebied	successie- stadium	duingraslan- d ontstaan uit	klasse N- depositie	klimaat	Weer tijdens voorjaar en zomer in onderzoeks- jaar	Be- grazings- druk	Referentie
NL	Luchterduinen	18	0	2018+ 2019	kalkrijk en oppervlakkig ontkalkt	oud	secundaire stuifkuilen	hoog	N-atlantisch met droge zomers	2018 extreem droog, 2019 droog	extreem hoog	Aggenbach et al. 2020
NL	Texel Slufter Zuid	5	5	2019	oppervlakkig ontkalkt	jong tot oud				droog	laag tot matig	Kooijman et al. 2021
NL	Zwanenwater	4	4									
NL	Schoorlse duinen	6	6									
NL	Bergen Zuid	5	5									
NL	Amsterdamse Waterleiding- duinen I	10	10		kalkrijk							
NL	Amsterdamse Waterleiding- duinen II	10	10		kalkrijk							
NL	Hollands Duin	5	5		kalkrijk							
NL	Amsterdamse Waterleiding- duinen	39	0	2020	kalkrijk	oud				droog voorjaar, normale neerslag in zomer	laag tot extreem hoog	nog niet gepubliceerd
NL	Terschelling	27	0	2021	kalkhoudend tot -rijk	jong tot oud				relatief natte zomer	laag tot matig	dit OBN- onderzoek+ BTO- onderzoek
NL	Terschelling	9	9	2022	kalkarm	jong tot oud						
DE	Hiddensee	3	0	2022	kalkarm	oud		matig				
DE	Norderney	8	2					hoog				
DK	Jutland	10	0	2022	kalkarm en - rijk	oud	parabool- duinen en stuifkuilen	matig				
DK	Laeso	17	16	2022	kalkarm	jong tot oud	vooral zeerepen	matig				
BE	Vlaanderen	5	0	2022	kalkarmrijk	oud		hoog				
FR	Noord-Frankrijk	2	0	2022	kalkarm en - rijk	oud		hoog				
UK	Wales: Newborough	21	0	2018+2 019	kalkrijk	oud	parabool- duinen en stuifkuilen	laag	N-atlantisch met vochtige zomers	extreem droog		Aggenbach et al. 2020
FR	Aquitaine+ Vendée	16	0	2022	kalkarm en - rijk	jong tot oud	gradient zeereep - lette	laag	Z-atlantisch met droge zomers		laag	dit OBN- onderzoek+ BTO- onderzoek

Tabel 0-2. Verdeling van de meetlocaties over kalkrijkdom en vegetatietypen in duingebieden en onderzoeken en metingen aan bulkwortelbiomassa.

Land	Regio/ gebied	Jaar onderzoek	Kalkrijkdom			Vegetatietype						
			kalkrijk	kalkarm	extreem kalkarm	Basenrijk		Basenarm				
						Pionier-vegetatie	Gesloten duin-grasland	Pionier-vegetatie	Gesloten duin-grasland	Duinheide	Zand-zegge dominantie	Kruipwilg dominantie
NL	Luchterduinen	2018+2019	9	9			7		11			
NL	Texel Slufter Zuid	2019		5		3	1		1			
NL	Zwanenwater			4		3			1			
NL	Schoorlse duinen			6				3	3			
NL	Bergen Zuid			5		3	2					
NL	Amsterdamse Water-leidingduinen I		10			6	4					
NL	Amsterdamse Water-leidingduinen II		10			6	4					
NL	Hollands Duin		5			3	2					
NL	Amsterdamse Water-leidingduinen	2020	13	25			21		18			
NL	Terschelling	2021		18	9	9	6	1	3	6	1	1
NL	Terschelling	2022		1	8	2		3	4			
DE	Hiddensee	2022			3				3			
DE	Nordemey				8				6		2	
DK	Jutland	2022	5		5		6		4			
DK	Laeso	2022			17			1	7	7	2	
BE	Vlaanderen	2022	3		2		2		3			
FR	Noord-Frankrijk	2022	2				2					
UK: Wales	Newborough	2018+2019	21				21					
FR	Aquitaine	2022	8		8	2	11		3			



Figuur 0-1. Ligging van de meetlocaties van bestaande studies (jaar 2018-2020) en van nieuw verzamelde data (jaar 2021-2022). Boven met de totale N-depositie (EMEP-modellering 2021, kg N/ha/j) en onder het 25^e percentiel van de het neerslagoverschot geurende juni-augustus (verschil van neerslag en verdamping; mm/d; positieve waarde is overschot, negatieve waarde is te kort) in de zomer (data European Research Area, 25^e percentiel berekend voor de maanden juni t/m augustus in de periode 2008-2018).

Selectie van meetlocaties binnen onderzoeksgebieden

Binnen de gebieden waar in 2022 nieuwe metingen van de bulkwortelbiomassa zijn verricht, zijn de meetlocaties gekozen in verschillende successiestadia. Daarvoor zijn in ieder geval twee stadia onderscheiden: halfopen pioniervegetatie en relatief oude gesloten vegetatie (zie ook Bijlage 5 voor overzicht van locaties en indeling). De oude gesloten vegetatie wordt op dit moment niet of nauwelijks beïnvloed door instuivend zand. De ouderdom van de bodem op deze locaties is echter niet vastgesteld en kan sterk variëren. Zowel de jonge als oudere stadia zijn -indien mogelijk- gezocht in en rond de stuifkuilen. In de buitenlandse gebieden was dat echter vaak niet mogelijk wegens het ontbreken van stuifkuilen. Bij voorkeur zijn gestabiliseerde stuifkuilen geselecteerd, tenzij jongere stadia alleen bij actieve stuifkuilen waren te vinden. Wanneer er geen actieve stuifkuilen aanwezig waren, zijn locaties geselecteerd in andere gradiënten, zoals stabilisatie in het voorduin (Aquitaine en Vendée), stabilisatie van zeerepen (Læsø) en in de randen van kerven (Noord-Jutland). Het was ook niet altijd mogelijk om op dezelfde locatie zowel een halfgesloten pioniervegetatie als een oudere gesloten vegetatie te vinden. Dit betekent dat in de dataset van 2022 de pioniervegetaties in veel regio's zijn ondervertegenwoordigd (overzicht dataset zie Bijlage 5).

Voor een belangrijk deel hebben de plots uit 2022 een diepe grondwaterstand, waar alle of de meeste plantensoorten voor hun vochtvoorziening afhankelijk zijn van hangwater in de toplaag van de bodem. In een deel van de plots met een relatief ondiepe grondwaterstand, kan de bodem toplaag wel worden beïnvloed door capillaire opstijging, zoals in valleien met duingrasland. Mogelijk zijn dat dan ook locaties waar in oude duingrasland stadia relatief veel organisch stof is geaccumuleerd in de Ah-laag. Ook zonder capillaire stijging van grondwater naar de bodemtoplaag kan de vegetatie voor een deel grondwaterafhankelijk zijn, omdat diep wortelende soorten met hun wortels tot de capillaire opstijgzone reiken, en eventueel ook tot de verzadigde zone. Dit geldt met name voor zandzeggevegetaties met diepe beworteling. Zandzegge is ook in staat om op lange afstand (tot ca. 6 m) kalium, koolstof en water te transporteren (D'Hertenfeld & Falkengren-Grerup, 2002; D'Hertenfeld & Jónsdóttir, 1999). Zo kunnen planten die op een ogenschijnlijk droge locatie groeien toch met water en nutriënten van een vochtige standplaats in de buurt worden gevoed. Ook struiksoorten als Duinroosje en Duindoorn kunnen meters diepe wortels vormen. Mogelijk zijn er ook kruidachtige en grasachtige die met een penwortel het grondwater en de capillaire zone daarboven kunnen bereiken, maar hierover is weinig bekend.

2.2.2 Meetmethoden veldonderzoek 2022

Het veldonderzoek en de bemonstering vond plaats op het hoogtepunt van het groeiseizoen. In de duingraslanden in de Nederlandse, Duitse, en Deense klimaatzone vond de bemonstering eind juni/ begin juli plaats. Voor Vlaanderen en Noord-Frankrijk was dit half juli 2022. In Zuidwest-Frankrijk vonden de metingen plaats in mei, wegens het drogere klimaat. Tijdens de bemonstering van 2022 was in de meeste regio's op dat moment nog geen sprake van extreme droogte, en waren de vaatplanten groen. De meest extreme hittegolf van de afgelopen 60 jaar in Europa, die voor extreme

droogte- en hittestress heeft gezorgd (Bevacqua et al., 2024), vond pas plaats gedurende juli en augustus 2022. Uitzondering daarop zijn de locaties in Vlaanderen en Noord-Frankrijk die zijn bemonsterd vlak voor of tijdens de hittegolf die in juli begon. Ook was de temperatuur in Vlaanderen in 2022 gedurende maart extreem hoog, en de neerslag extreem laag (Coördinatiecommissie Integraal Waterbeleid, 2023). Ook was april droog en fris, en mei warm en zonnig, hoewel juni relatief normaal was. De locaties in Denemarken en Duitsland hadden geen last van hoge droogte- of hittestress (<https://www.ufz.de/index.php?de=40990>), wat tijdens het veldwerk ook bleek uit de aanwezigheid van groene vaatplanten.

Vegetatieopnamen

Op elke meetlocatie is de vegetatie opgenomen in 2x2 m plots. De bedekking van open zand, strooisel, moslaag, kruidlaag en struiklaag en van individuele soorten vaatplanten, mossen en korstmossen is geschat volgens een procentuele schaal. Voor de locaties in Vlaanderen is gebruik gemaakt van eerder gemaakte opnamen door INBO (data Sam Provoost; jaren 2012-2015). Dat gold ook voor locaties in Noord-Frankrijk waarvoor opnamen van de Conservatoire Littoral zijn gebruikt (data Christophe Blondel, jaren 2013-2018).

Beschrijving van het bodemprofiel

Op drie plekken rond de vegetatieopname is het bodemprofiel tot 100 cm diepte beschreven. De bovenste ca. 30 cm zijn gestoken met een humushapper en het diepere deel is gestoken met een hamerguts. Vervolgens zijn humushorizonten en het kalkprofiel beschreven. Horizonten voor het humusprofiel en kalkprofiel zijn onafhankelijk van elkaar vastgesteld met een verticale resolutie van 0,5 cm. De horizonten zijn onderverdeeld in levend mos, dood mos, vers tot licht verteerd strooisel (L+F), sterk verteerd strooisel (H), organisch-stofrijk zand (Ah), zand met een matige hoeveelheid organische stof (AC) en organisch stofarm zand (C). Het kalkprofiel is in beeld gebracht met de reactie op het bedruppelen met 10% HCl oplossing. Daarbij worden als klassen onderscheiden: niet bruisend, alleen hoorbaar zwak bruisend, zichtbaar zwak bruisend en sterk bruisend.

Bemonstering bodem

Op elke meetlocatie zijn op drie sublocaties bodemmonsters gestoken van de bovenste 10 cm van de bodem. Wanneer er op het minerale profiel een horizont van matig of sterk verteerde strooisel aanwezig was (was het geval in enkele duinheideplots), is deze ook bemonsterd. Bodemmonsters zijn gestoken met steekringen van 10 cm hoog en een diameter van 6,7 cm. Met deze monstermethode was het mogelijk om nauwkeurige volumemonsters te nemen.

Bodemchemische bepalingen

Bulkdichtheid en organisch stofgehalte

Van de monsters voor bulkdichtheid is voor elk submonster het drooggewicht bepaald bij 55°C drogen, waarna de droge bulkdichtheid is berekend op basis van het volume van de steekring. Per meetlocatie is de bulkdichtheid van de drie submonsters gemiddeld. Voor de chemische analyse is een mengmonster gemaakt van de drie submonsters. De fractie organisch stof in de bodem is berekend uit het gloeiverlies door bij 105°C gedroogd bodemmateriaal gedurende 4 uur te gloeien in

een oven bij 550°C. Het gloeiverlies komt bij benadering overeen met het gehalte aan organisch materiaal in de bodem.

pH (water)

Om de pH te bepalen, is 17,5 gram verse bodem met 50 ml demiwater gedurende 2 uur geschud op een schudmachine bij 105 rpm. De pH is gemeten met een HQD pH-electrode.

Bepaling van fosfaat en ijzerfracties

Zie hier voor paragraaf 2.3 bij Deelonderzoek 2 en 3

Bemonstering en analyse van vaatplantbiomassa

Op elke meetlocatie zijn de bovengrondse vaatplantbiomassa en bulkwortelbiomassa bemonsterd, op drie plaatsen vlak bij de bodemprofielpunten en vegetatieopnames. De bovengrondse biomassa van vaatplanten is bemonsterd in plots van 25x25 cm voor een productieve vegetatie en in plots van 50x50 cm in geval van zeer openbegroeiing. De wortelbiomassa is bemonsterd in de bovenste 30 cm van de bodemkolommen gestoken met een humushapper. Van deze bodemkolommen is aan de boven- en onderkant de breedte en dikte opgemeten om het volume te kunnen berekenen. Als het bodemprofiel niet goed omhoog kon worden gehaald met de humushapper, is een steekbus met een diameter van 6,7 cm gebruikt.

De wortelbiomassa is geïsoleerd van het zand door de monsters licht te drogen (40 °C) en vervolgens met behulp van een fijnmazige zeef te zeven. De wortels zijn 48 uur verder gedroogd bij 70°C. Omdat dan vaak nog zandkorrels aan de wortels vastzitten zijn de gezeefde wortels uitgegloeid (4 uur op 550°C). Na het gloeien zijn resterende asresten die waren achtergebleven voorzichtig weggeblazen van de achtergebleven minerale (zand)fractie. De massa van de wortelbiomassa is bepaald door het drooggewicht voor het gloeien te verminderen met drooggewicht van de achtergebleven minerale fractie. De biomassa is omgerekend naar hoeveelheid per oppervlakte-eenheid berekend (g/m²). Per meetlocatie zijn de waarden van de drie deelmonsters gemiddeld.

Bemonstering en analyse van mos- en korstmosbiomassa

Het N-gehalte in bepaalde mossen kan worden gebruikt als proxyvariabele voor de recente N-depositie in de afgelopen 2-3 jaar (Harmens *et al.* 2014). Dit kan daarom als meetinstrument voor de totale N-depositie worden ingezet, in aanvulling op berekeningen van de N-depositie door modellen. De mosmetingen vormden dan een check op de uit modellen afgeleide verschillen in N-depositie tussen de onderzoeksgebieden. De bemonstering en voorbereiding van mosmonsters zijn uitgevoerd conform het meetprotocol van de Moss survey van ICP-Vegetation (WGE 2019). In elk gebied zijn één of enkele mosmonsters gebruikt of genomen van duinklauwtjesmos, heideklauwtjesmos of groot laddermos voor meting van het N-totaal gehalte. Per monsterlocatie is altijd één soort bemonsterd. Wanneer mosmonsters vlak bij de OBN-meetlocaties reeds geanalyseerd waren in 2021 (DPWE-onderzoek KWR), dan zijn deze gebruikt. Indien dat niet het geval was, dan zijn mosmonsters in de buurt van clusters van de meetlocaties genomen. Een aanname was dat 1 tot 3 mosmonsters per onderzoeksgebied voldoende is. De mossen zijn geanalyseerd op totaal N en totaal C conform de chemische analysemethoden die voor het DPWE-onderzoek zijn toegepast (Aggenbach & Geurts 2022).

In duingebieden met weinig mosbedekking was het niet goed mogelijk om mosmonsters te nemen. Dit was het geval in een deel van de kalkarme duingebieden, maar vaak ook in de duingebieden met een relatief lage N-depositie zoals gebieden in Zuidwest-Frankrijk en Noord-Denemarken. In deze gebieden hadden Rendiermossen vaak wel een hoge bedekking. In dat geval zijn monsters genomen van *Cladonia portentosa*, *C. ciliata*, *C. arbuscula* of *C. rangiferina*.

2.2.3 Keuze selectie te analyseren data

Invloed weersomstandigheden op wortelbiomassa

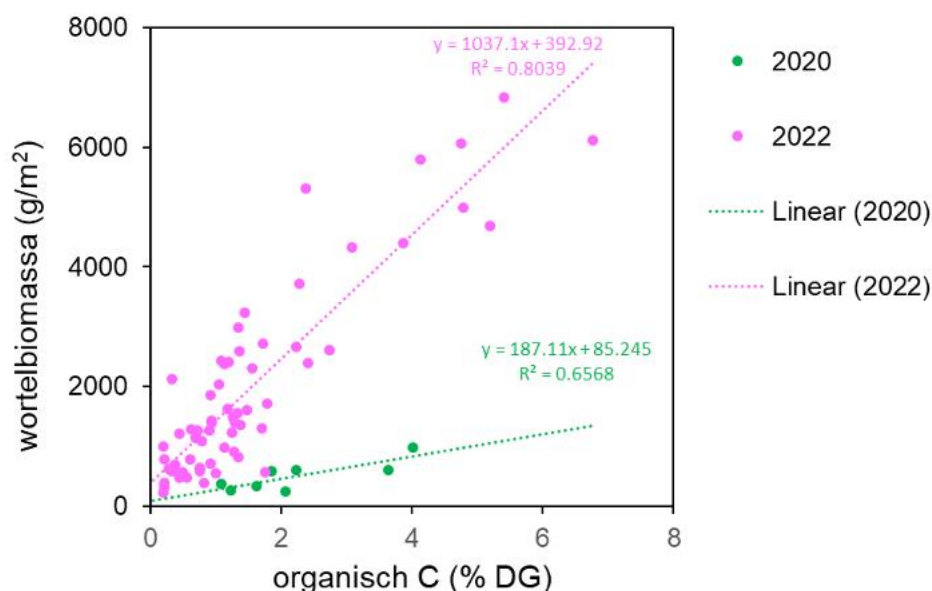
De voor dit onderzoek bij elkaar gebrachte datasets stammen uit de periode 2018 t/m 2022, waarin temperatuur en neerslag tussen jaren sterk verschilden. De jaren 2018, 2019 en 2020 werden gekenmerkt door (extreem) droge zomers, terwijl 2021 een relatief nat jaar was. In 2022 was het niet extreem nat, maar was er ook geen sprake van langdurige extreme droogte in de maanden voorafgaand aan de bemonstering. Wanneer biomassapatronen voor de hele dataset worden geanalyseerd, kunnen zulke grote meteorologische verschillen tussen de jaren de patronen in wortelbiomassa sterk overschaduwen, evenals de relatie tussen wortelbiomassa en bodemeigenschappen, successiestadium en N-depositie. Er is daarom voor meetlocaties in de Noord-Atlantische regio met een gematigd klimaat gekeken of de relatie van bulkwortelbiomassa met het organisch C-gehalte van de bodemtoplaag verschilt tussen jaren. Er is specifiek gekeken naar deze relatie omdat de wortelbiomassa sterk samenhangt met het organisch stofgehalte van de bodemtoplaag (zie paragraaf 3.3.2). Hiervoor zijn metingen gebruikt van de hoeveelheid organisch stof in de bovenste 10 cm van het minerale profiel inclusief dunne humuslaagjes. De metingen van 2019 in de duinen van Texel en de Hollandse vastelandskust in en rond stuifkuilen zijn hierbij uitgesloten, omdat er geen relatie was tussen de wortelbiomassa en organisch C in de bodem (zie Bijlage Figuur B2-1).

Voor de test of het weer al dan niet van belang is, is gebruik gemaakt van een selectie van metingen van 2020 in Zuid-Kennemerland en van 2022 in Noord-Frankrijk, Vlaanderen, Nederland en Duitsland (Figuur 2-2). Voor de jaren 2020 en 2022 is de relatie tussen organisch C en wortelbiomassa sterk positief, maar wel verschillend. In 2022 was de wortelbiomassa bij een vergelijkbaar organisch C gehalte van de bodem een factor vijf hoger dan in 2020. Voor de Nederlandse locaties was er een verschil in de cumulatieve neerslag vanaf 1 januari tot aan de meting: 340 mm in het jaar 2020 (Zuid-Kennemerland), en 400 mm in het jaar 2022 (Terschelling; data KNMI). Alhoewel dit verschil niet groot lijkt, gaan de drogere omstandigheden in 2020 gepaard met een geringere wortelbiomassa dan in 2022.

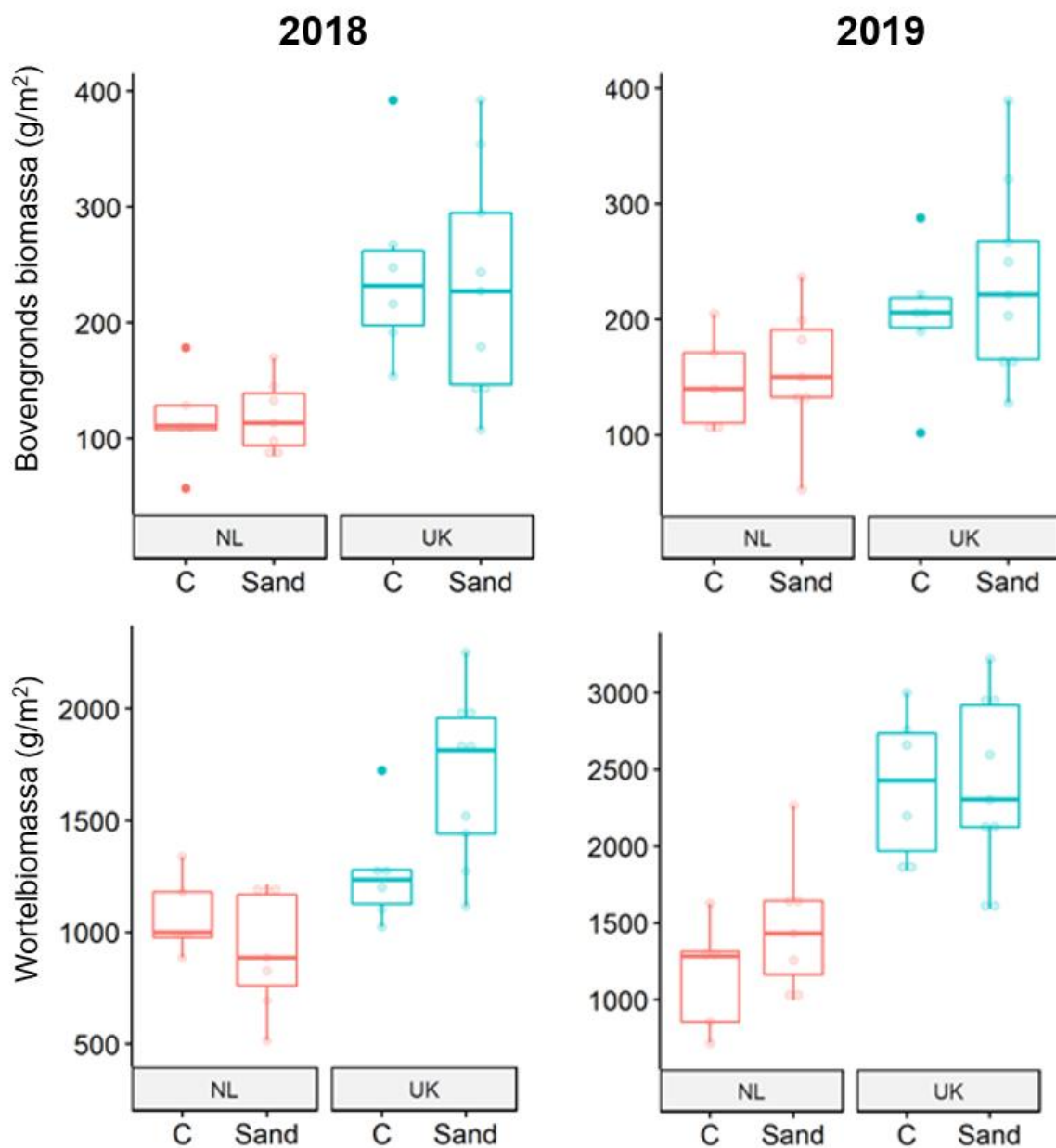
In aanvulling op de dataset met organisch C-gehalten in de bovenste 10 cm van de bodem, zijn data gebruikt met metingen van organisch C in de bovenste 5 cm van de bodem. Deze data zijn afkomstig van meetpunten in Newborough en Luchterduinen uit 2018 en 2019. Voor beide meetjaren is er echter geen duidelijke lineaire relatie aanwezig tussen organisch stof in de bodem en wortelbiomassa (zie Bijlage Figuur B2-2). In beide jaren was er sprake van sterke invloed van droge zomers met een groot neerslagtekort.

Uit metingen in de zomers van 2018 en 2019 in de Luchterduinen en Newborough in Noordwest-Wales bleek dat de wortelbiomassa zeer dynamisch was. In beide jaren zijn biomassametingen op dezelfde locaties uitgevoerd (Figuur 2-3). In het droogste jaar 2018 was de wortelbiomassa veel lager dan in 2019. In 2018 trad in de Luchterduinen ook over een veel langere periode droogtestress op dan in 2019 Aggenbach et al. (2020b). In Newborough speelde dit ook, maar in mindere mate dan in de Luchterduinen omdat de droogte en hitte minder extreem waren (Peters et al. 2000; Aalbers et al. 2023). In de Luchterduinen reageerde ook de bovengrondse vaatplantbiomassa sterk op de weerscondities, met lagere waarden in het droogste jaar 2018.

De wortelbiomassa kan dus sterk verschillen tussen jaren als gevolg van weercondities. Om dit effect uit te sluiten wordt in het verdere onderzoek in eerste instantie gekeken naar de patronen van wortelbiomassa in relatie tot bodem, successiestadium en N-depositie in de nieuwe dataset die in 2022 is verzameld. Het voordeel van deze dataset is ook dat het groeiseizoen in 2022 niet extreem droog was. Verder wordt aangenomen dat de hittegolf die vlak voor het monstermoment van de plots in Vlaanderen en Noord-Frankrijk optrad, weinig invloed heeft gehad op de gemeten wortelbiomassa. Deze datasetselectie sluit ook plots uit met een langdurige extreem hoge graasdruk door damherten die de hoeveelheid wortelbiomassa sterk onderdrukt (zie Bijlage 2 Figuur B2-3 en B2-4). Tevens is de monster- en meetmethode voor deze dataset uniform, wat vooral voor de wortelbiomassa van belang is. Het kan veel uitmaken hoe en in welke mate het zand tussen de wortels is verwijderd. Het is natuurlijk wel zo dat de monsters genomen zijn tussen Zuid-Frankrijk en Denemarken, en dat verschillen in klimaat van invloed kunnen zijn op de wortelbiomassa (zie paragraaf 2.2.6).



Figuur 0-2. Patroon van bulk-wortelbiomassa in pioniervegetatie en duingraslanden in relatie tot het C-totaal gehalte in de bovenste 10 cm van het minerale profiel voor het jaar 2020 en 2022. Het jaar 2020 betreft metingen in Zuid-Kennemerland en het jaar 2022 betreft metingen in Noord-Frankrijk, Vlaanderen, Nederland (Terschelling) Duitsland (Norderney en Hiddensee) en Denemarken. Sterk begraasde meetlocaties en meetlocaties met een duidelijke strooisellaag zijn uitgesloten.



Figuur 0-3. Mediaan en kwantielen (25^e en 75^e) van de boven- en ondergrondse vaatplantbiomassa duingraslanden in vlakke delen voor extreem droge jaar 2018 (links) en minder droge jaar 2019 (rechts) in de Luchterduinen ('NL') en Newborough Warren in Wales ('UK'). In elk gebied zijn er plots zonder ('C') en met ('Sand') instuiving van zand. Meetwaarden worden afzonderlijk weergegeven met punten. Punten geven de waarden van elke replica weer. Het aantal replica's is 5 voor NL_C, 7 voor NL_Sand, 6 voor UK_C en 9 voor UK_Sand (N = 27 in totaal).

2.2.4 Onderscheid vegetatietypen en successiestadia

In de dataset van 2022 is onderscheid gemaakt in de volgende vegetatietypen:

- pioniervegetatie (met lage hoogte van vaatplanten): bedekking vaatplanten < 50 % en bedekking mossen+korstmossen < 50%, hoge bedekking met open zand;
- gesloten duingraslanden: bedekking vaatplanten > 50 % en/of bedekking mossen+korstmossen > 50%; dit betreft oudere duingraslanden zonder of met weinig instuiving en nauwelijks open zand;
- Zandzegge vegetatie: Bedekking zandzegge (*Carex arenaria*) > 15 %; dit betreft een hoge bedekking van zandzegge in gesloten duingraslanden en niet de pioniervegetaties met veel zandzegge;
- Duingrasland met duinroosje: bedekking duinroosje (*Rosa pimpinellifolia*) >30 %;
- Duinheide: som bedekking kraaihei (*Empetrum nigrum*) en struikheide (*Calluna vulgaris*) > 25 %.

Alle plots zijn locaties waar alle of de meeste plantensoorten grondwateronafhankelijk zijn wegens een diepe grondwaterstand en voor hun vochtvoorziening afhankelijk zijn van hangwater in de bodemtoplaag. In sommige plots met een grondwaterstand enkele meters onder maaiveld kan de vegetatie wel grondwaterafhankelijk zijn, omdat diep wortelende soorten met hun wortels tot de capillaire opstijgzone en eventueel ook tot de verzadigde zone reiken. Zo kunnen zandzeggevegetaties grondwaterafhankelijk zijn omdat zandzegge door diepe beworteling voor haar vochtvoorziening reikt tot het grondwater. Zandzegge is verder in staat om op lange afstand (tot ca. 6 m) kalium, koolstof en water te transporteren (D'Hertenfeld & Falkengren-Grerup, 2002; D'Hertenfeld & Jónsdóttir, 1999). Planten die op een ogenschijnlijk droge locatie groeien, kunnen ook met water en nutriënten van een vochtigere standplaats dichtbij worden gevoed. Mogelijk zijn er ook kruidachtige en grasachtige die met een penwortel het freatisch grondwater en de capillaire zone daarboven kunnen bereiken. Hierover is weinig bekend. Struiksoorten als Duinroosje en Duindoorn kunnen meters diepe wortels vormen.

2.2.5 Onderscheid kalkrijkdom

Oorspronkelijk was het plan om voor kalkrijkdom onderscheid te maken in drie categorieën in samenhang met de invloed van het ontkalkingproces op de snelheid van bodemverzuring en daarmee ook de successie: 1) kalkrijke duinen, 2) snel ontkalkende duinen en 3) diep ontkalkte en/of initieel kalkarme duinen (zie Tekstkader 1). Gezien de beperkte omvang van de dataset van 2022 is besloten onderscheid te maken naar de basentoestand van de bodem ten tijde van de bemonstering: kalkrijke en kalkarme duingraslanden. Dit onderscheid is als volgt gedefinieerd:

- kalkrijk: pH-H₂O > 6.5 en/of ontkalkingdiepte < 40 cm;
- kalkarm: pH-H₂O < 6.5 en/of ontkalkingdiepte > 40 cm.

Tekstkader 1: Kalkrijke, kalkarme en extreem kalkarme duingebieden en hun vegetatie-successie

Het initiële kalkgehalte na verstuiving bepaalt of het eerste stadium van duingrasland behoort tot kalkrijke Grijze duinen of kalkarme Grijze duinen. Ook bepaalt het kalkgehalte hoe snel de bodem ontkalkt en de successie verloopt naar kalkarme Grijze duinen en duinheide. We onderscheiden de volgende typen duingebieden op basis van verschillen in kalkrijkdom:

- Kalkrijke duinen: duingebieden met kalkrijk zand die niet of nauwelijks oppervlakkig zijn ontkalkt en waar verstuiving zorgt voor het ontstaan van nieuwe kalkrijke bodems. Na stabilisatie ontwikkelen basenminnende pionierbegroeiingen zich hier naar gesloten kalkrijke duingraslanden die langdurig aanwezig zijn zolang ontwikkeling naar struweel wordt voorkomen.
- Snel ontkalkende duinen: duingebieden met kalkrijk moedermateriaal die vrij diep ontkalkt zijn, of waar het moedermateriaal van nature minder kalkrijk is. Na stabilisatie ontwikkelen zich basenminnende pionierbegroeiingen op bodems met een laag kalkgehalte. Wanneer gesloten duingraslanden ontstaan, treedt onder invloed van oppervlakkige ontkalking en verzuring gedurende enkele decennia ontwikkeling op naar kalkarme duingraslanden. Snel ontkalkende duinen komen in Nederland veel voor.
- Diep ontkalkte en/of initieel kalkarme duinen: verstuiving leidt hier tot het ontstaan van nieuwe kalkarme bodems. In het begin van de successie kunnen hier meteen kalkarme duingraslanden ontstaan. De kalkarme duingraslanden gaan snel over in duinheide. Het is wel de vraag of duingebieden die zo diep zijn ontkalkt dat het niet ontkalkte zand niet meer kan dagzomen in diepe (2-3 m) stuifkuilen, veel voorkomen. Een ontkalkingsdiepte van >1 m vergt bijvoorbeeld in het zuidelijke duingebied van Texel al minstens een ouderdom van de duinafzettingen van ca. 250 jaar (Stuyfzand et al. 2019). Dit duingebied heeft daarbij al een relatief hoge ontkalkingssnelheid door het lage initiële kalkgehalte. Duingebieden die ouder zijn de 250 jaar en nooit sterk verstoven zijn geweest, zijn in het Waddengebied zeldzaam. In het Renodunale district komen wel tot enkele meters diep ontkalkte strandwallen voor met een ouderdom van enkele duizenden jaren. Deze zijn vaak bebost of bebouwd; uitzonderingen hiervan met nog redelijke oppervlaktes kalkarme duingraslanden zijn Solleveld en AWD-zuidoost. Voor Terschelling is overigens wel gedocumenteerd dat door verstuiving kalkarme bodems ontstaan waar de pH tijdelijk relatief hoog is door kationbuffering (Aggenbach et al. 2018).

2.2.6 Onderscheid regio's in relatie tot klimaatcondities en stikstof depositie

Verschillen in klimaat en N-depositie

Voor de data-analyse zijn de plots van de dataset van 2022 ingedeeld in regio's voor klimaat en totale N-depositie. Daarbij is onderscheid gemaakt in:

- Noord-Atlantisch klimaat en hoge N-depositie: Nederland, België, Noord-Frankrijk en Noordwest-Duitsland;
- Noord-Atlantisch klimaat en matig hoge N-depositie: Denemarken en Noordoost-Duitsland;
- Zuid-Atlantisch klimaat en lage N-depositie: Zuidwest-Frankrijk (Aquitaine+Vendée).

In Tabel 2-3 worden statistieken gegeven voor klimaatvariabelen en N-depositie. De twee Noord-Atlantische regio's verschillen nauwelijks voor het 25^e percentiel van het neerslagoverschot in de zomer (neerslag minus potentiële verdamping). Dit is een statistische drempelwaarde die aangeeft dat in 25% van de gevallen de maandwaarde lager is dan deze waarde, en in 75% van de gevallen hoger. Deze variabele is berekend voor de periode 2008-2018 en wordt gebruikt als een indicator voor droogtestress voor vaatplanten. Een negatieve waarde duidt op een potentieel vochttekort voor de vegetatie (zie paragraaf 2.4.2 voor meer uitleg). De regio met een hoge N-depositie heeft deels meer jaarlijkse neerslag, en een iets hogere jaargemiddelde temperatuur dan die met een matige N-depositie. De jaarlijkse neerslag in de Zuid-Atlantische regio's heeft een brede range. De Zuid-Atlantische is echter wel duidelijk warmer en heeft drogere zomers met een lager neerslagoverschot dan de twee Noord-Atlantische regio's. De Noord-Atlantische regio die is geclassificeerd als hoge N-depositie heeft een hogere N-totaal, NH_y- en NO_x-depositie dan de twee andere regio's. Voor de Noord-Atlantische regio met matige N-depositie en de Zuid-Atlantische regio met lage N-depositie verschillen deze depositievariabelen minder sterk. De ratio van NH_y:NO_x depositie is in de Noord-Atlantische regio met een hoge N-depositie hoger dan die van de andere Noord-Atlantische regio en vergelijkbaar met die van de Zuid-Atlantische regio.

De Europese gradiëntstudie bestrijkt een groter geografisch gebied dan de dataset van 2022. Voor deze studie zijn nog een aantal regio's toegevoegd (zie paragraaf 2.4.2)

- Noord-Atlantisch met lage N-depositie;
- Continentaal met lage N-depositie;
- Continentaal met matige N-depositie.

Tabel 0-3. Statistieken voor klimaatvariabelen en N-depositie van meetpunten uit het jaar 2022. Getallen betreffen mediaan en tussen haakjes het 5^e en 95^e percentiel. Data klimaat: European Research Area, periode 2008-2018. Het 25^e percentiel van de het neerslagoverschot is berekend voor de zomerperiode (juni-augustus). Data N-depositie: gemiddelde waarden van de 3 jaar voorafgaand aan de bemonstering van het plots op basis van het EMEP-model.

Regio klimaat en N-depositie/ variabele	Noord- Atlantisch & hoge N- depositie	Noord- Atlantisch & matige N- depositie	Zuid-Atlantisch & lage N- depositie
0.25 percentiel neerslagoverschot in periode juni-augustus (mm)	-1.7 (-3.1 / -1.4)	-1.8 (-2.5 / -1.6)	-4.3 (-5 / -3.5)
jaarlijkse neerslag (mm/jr)	1015 (746 / 1068)	811 (773 / 852)	836 (752 / 1298)
gemiddelde temperatuur (°C)	10.6 (10 / 11.2)	9.2 (9 / 9.4)	14.4 (13.4 / 14.9)
totale N-depositie (kg N/ha/jr)	11.4 (10.2 / 16.4)	6.5 (6.4 / 8.5)	5.8 (5 / 11.2)
NH _y -depositie (kg N/ha/jr)	7.1 (5.3 / 9.4)	3.3 (3.1 / 4.6)	3.4 (2.7 / 6.7)
NO _x -depositie (kg N/ha/jr)	4.9 (4.4 / 7.2)	3.3 (3.1 / 4.1)	2.6 (1.9 / 4.5)
ratio NH _y /NO _x -depositie (mol/mol)	1.5 (1.1 / 1.7)	1 (0.9 / 1.3)	1.4 (1.1 / 1.9)

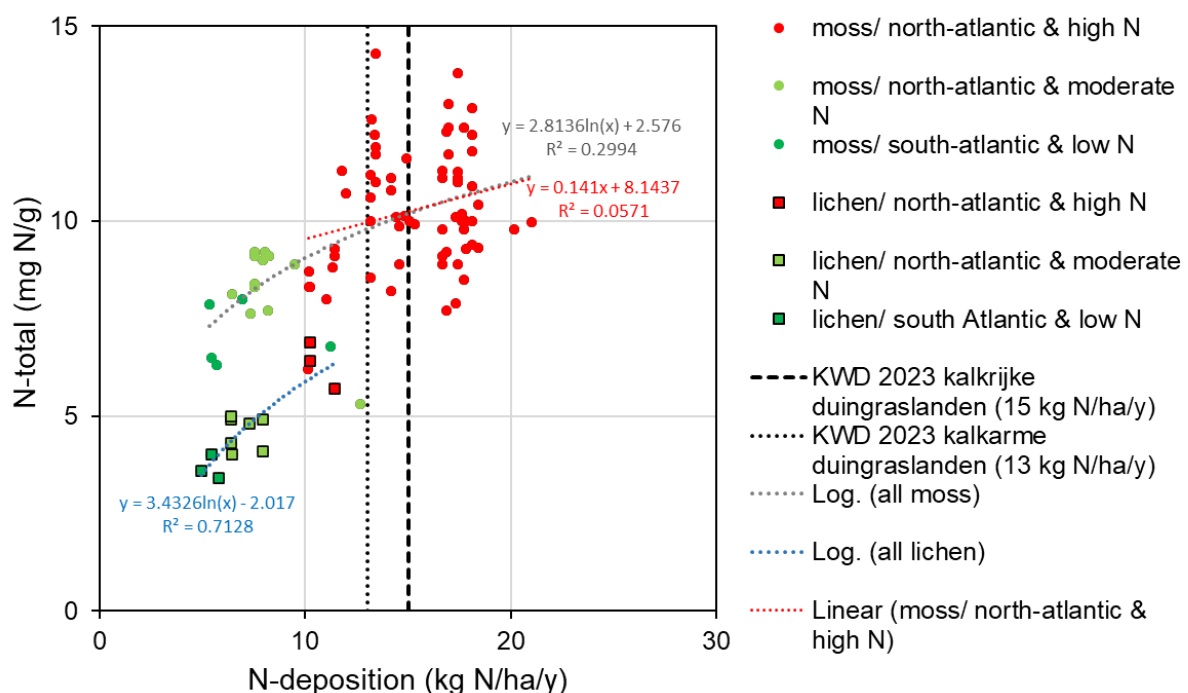
Relatie stikstofgehalte in mossen en korstmossen met gemodelleerde N-depositie

Om te checken of de verschillen in gemodelleerde N-depositie tussen de regio's ook daadwerkelijk optreden zijn deze vergeleken met het gemeten totaal N-gehalte in slaapmossen en korstmossen. Daarvoor zijn de metingen gebruikt uit 2022, maar ook die uit eerder uitgevoerd onderzoek in kustduingebieden uit 2019, 2020 en 2021 (Aggenbach & Geurts, 2022; Aggenbach & Krajenbrink, 2021). De voor 2022 verzamelde data betreft vooral metingen langs de hele kust van Nederland (Noord-Atlantische regio met hoge N-depositie), en in Noordwest-Wales, Jutland en Mecklenburg-Vorpommern (Noord-Atlantische regio met matige N-depositie). Voor de N-depositie van de meetlocaties zijn modelwaarden gebruikt van de drie jaar voorafgaand aan de bemonstering. Voor Nederlandse locaties zijn daarvoor de uitkomsten van het OPS-model gebruikt, en voor buitenlandse locaties de uitkomsten van het EMEP-model.

Wanneer alle meetpunten worden beschouwd, vertoont het N-gehalte in de slaapmossen een zwak positief verband met de gemodelleerde N-depositie (Figuur 0-4 boven; $r^2 = 0,30$). Er vindt een zwakke uitsortering plaats van de Noord-Atlantische regio met matige N-depositie en de Zuid-Atlantische regio met lage N-depositie met relatief lage N-gehalten in het mos aan de ene kant, en de Noord-Atlantische regio met hoge N depositie en relatief hoge N-gehalten aan de andere kant. De stijging van het N-gehalte treedt echter vooral op in het lage bereik van de gemodelleerde N-depositie. In de Noord-Atlantische regio met hoge N depositie is de spreiding groot, en heeft de regressie voor alleen deze meetpunten een zeer geringe verklaarde variantie ($r^2 = 0,06$). Dit duidt erop dat bij hogere N-depositie ($> \text{ca. } 10 \text{ kg N/ha/j}$) het mos verzadigd raakt met stikstof. Zo'n verzadigingseffect is eerder gevonden voor de relatie tussen het N-gehalte in mossen en de metingen van de lokale N-depositie (Harmens *et al.* 2014). Het N-gehalte in meetpunten van de Noord-Atlantische regio met matige N-depositie overlapt met die in de Zuid-Atlantische regio met lage N-depositie. Daarmee lijken beide regio's weinig te verschillen in N-depositie. Wel liggen de meetpunten van de Zuid-Atlantische regio in en rond het lage bereik van de punten van de Noord-Atlantische regio met matige N-depositie. Beide regio's hebben ook elk een outlier t.o.v. de regressielijn voor alle meetpunten.

Het N-gehalte in korstmossen is alleen gemeten bij relatief lage waarden van gemodelleerde N-depositie. Bij hoge N-depositie hebben korstmossen vaak een lage bedekking, en vormen geen grotere (enkele dm^2) plakken vormen. Het N-gehalte van korstmossen ligt in het bereik van N-depositie van de metingen wel een stuk lager dan dat van de mossen. Op twee locaties is zowel mos als korstmos bemonsterd. Het N-gehalte in mos was daarbij 1.6 en 1.8 keer zo hoog als in respectievelijk *Cladonia ciliata* en *C. portentosa*.

Wel vertoont het N-gehalte van het korstmos een sterke relatie met de gemodelleerde N-depositie ($r^2 = 0,71$), net als in Remke *et al.* (2009a) voor duingraslanden in de Baltische regio. Ook komt dit overeen met de mosmetingen in het lage bereik van N-depositie. Ook bij korstmossen vormen de regio's vormen duidelijk aparte clusters in de grafiek.



Figuur 0-4. De relatie van het N-totaal gehalte in pleurocarpe slaapmossen en korstmossen (onder) met de gemodelleerde N-depositie met onderscheid voor regio's voor klimaat en N-depositie. Alle punten zijn metingen in droge graslanden in kustduinen.

De indeling in drie regio's aan de hand van klimaat en N-depositie lijkt dus valide. Voor klimaat onderscheidt de Zuid-Atlantische regio zich van de twee Noord-Atlantische regio's. Voor N-depositie onderscheidt de Noord-Atlantische regio met hoge N-depositie zich echter duidelijk van de twee andere regio's met lage en matige N-depositie. Onduidelijk is echter of de grote spreiding in de relatie van N-gehalte in slaapmossen met de gemodelleerde N-depositie samenhangt met de onnauwkeurigheid van het stikstofmodel, of dat dit (ook) andere oorzaken heeft. Mogelijk spelen verschillen in vitaliteit van de bemonsterde mossen een rol. In 2019 en 2020 was er variatie in vitaliteit (zichtbaar aan groene tot groenbruine kleur), mogelijk als gevolg van lokale verschillen in de neerslag in de periode voorafgaand aan de bemonstering. Ook is de N-depositie in de kustduinen op lokale schaal veel variabelere dan de modeluitkomsten suggereren, door grote variatie van de aerodynamische ruwheid van reliëf en vegetatie en variatie in ammoniakemissies uit zee (Bleeker et al., 2023; Kooijman et al., 2017). Mogelijk is de gradiënt in N-depositie aan de kust daardoor steiler dan verwacht (Figuur 2-5; op zee laag en op land relatief hoog). Vooral bij de grote cellen van het EMEP-model kan dit leiden tot een onnauwkeurige schatting van de N-depositie.

2.2.7 Analyse dataset 2022 wortelbiomassa en -eigenschappen

Voor het onderzoek naar de invloed van plantstrategieën op de wortelbiomassa is alleen voor de dataset uit 2022 naar patronen gekeken. De verschillen in wortelbiomassa van verschillende jaren waren te groot door meteorologische variatie, en de datasets van verschillende jaren daardoor moeilijk te vergelijken. Hetzelfde geldt voor bovengrondse biomassa. Voor een verdiepende analyse

naar de samenhang van plantstrategieën en biomassa zijn daarom alleen voor 2022 analyses uitgevoerd. Uit deze dataset is een zo compleet mogelijk subset gekozen met gegevens over wortelbiomassa, bovengrondse biomassa, bodemchemie en vegetatieopnames uit 2022 zelf. Dit resulteerde in een set van 59 plots in Zuid-Frankrijk, Nederland, Duitsland en Noord-Denemarken. Plantstrategieën zijn gekoppeld aan soorten en via de vegetatieopnames kan een herberekening voor strategieën uitgevoerd worden. Voor de wortelbiomassa zijn echter alleen bulkgegevens beschikbaar. Het was daarom niet mogelijk om ook het patroon van wortelbiomassa te koppelen aan plantstrategieën.

Voor de analyse van de relatie tussen wortelbiomassa en organische stof in de bodem is een grotere subset gebruikt van 76 plots met meting van wortelbiomassa, bovengrondse biomassa en bodemchemie. Een deel van deze plots heeft geen vegetatie-opname uit 2022. Deze set bevat een aantal oude duingraslanden met een sterk organische bodem en zeer hoge wortelbiomassa.

Soorteigenschappen voor mycorrhiza-associatie van de plantensoorten in de dataset zijn afkomstig uit diverse databases (zie par. 2.1 en Bijlage 1). De meeste vaatplanten werken samen met één of andere vorm van mycorrhiza (Brunet & Tedersoo, 2018). Uit deze literatuurstudie kwam naar voren dat het voor 72,0 % van de vaatplanten om arbusculaire mycorrhiza (AM) gaat, voor 2,0 % om ectomycorrhiza (EM), voor 1,5 % om ericoïde mycorrhiza (ER) en voor 10,0 % om orchidee mycorrhiza. Slechts 8,0 % van de vaatplanten heeft helemaal geen mycorrhiza (NM), terwijl 8,0 % soms geen en soms AM mycorrhiza hebben. Deze laatste groep wordt in dit rapport AM/NM genoemd. Planten die altijd mycorrhiza hebben, worden opgevat als een *obligate* mycorrhiza soort. Als een soort zowel met als zonder mycorrhiza voorkomt, een AM/NM plant dus, dan wordt deze opgevat als een *facultatieve* mycorrhiza soort. Mossen en korstmossen zijn in de gebruikte dataset meegenomen als soorten die geen symbiose met ondergrondse mycorrhiza hebben (NM).

Berekening plantstrategieën per plot

Met de tabel met soorteigenschappen en de bedekkingen [%] van soorten in de vegetatieopname is de bedekking [%] met planten van een bepaalde eigenschap (trait) berekend. Alle planten met een bepaalde eigenschap zijn bij elkaar opgeteld. Dit resulteerde in een dataset met informatie per plot van verschillende wortel- en planteneigenschappen zoals mycorrhiza type, worteltype etc. Alle berekeningen en verdere analyses zijn met R 4.0.2 GUI 1.72 Catalina en R Studio Version 1.1.383 (www.r-project.org) uitgevoerd. De vegetatieopnames zijn in Turboveg 2.0155 met de Europese soortenlijst ingevoerd en gestandaardiseerd geëxporteerd.

2.3 Patroon van fosfor- en ijzer-fracties in bodem op en invloed daarvan op de vegetatie

2.3.1 Opzet van het onderzoek

In dit onderzoek wordt de P-beschikbaarheid in duingraslanden nader geanalyseerd, in vijf verschillende delen. In het eerste deelonderzoek is een adsorptie-experiment uitgevoerd, waarin fosfaat wordt aangeboden bij verschillende concentraties en tijdsduren aan Ah, AC, C1 en C2 horizonten in drie typische duinbodems in Nederland (1) ijzerrijk en kalkrijk, (2) ijzerrijk en ontkalkt en (3) ijzerarm en kalkarm. Het doel hiervan was om te testen of fosfaatadsorptie in ontkalkte en kalkarme bodems inderdaad zwakker is dan in kalkrijke. Het tweede deelonderzoek bestaat uit een analyse van de onderlinge relaties tussen bovengrondse en ondergrondse biomassa en pH, SOM, amorf ijzer en ijzergebonden P in kalkrijke en kalkarme duinen. Dit is gedaan voor 80 locaties met duingrasland en enkele zandzeggeruigtes en duinheide in Frankrijk, België, Nederland, Duitsland en Denemarken. Het doel hiervan was om te testen of meer ijzer in de bodem ook leidt tot grotere hoeveelheden ijzergebonden P, en hogere bovengrondse en met name wortelbiomassa van de vegetatie. Het derde deelonderzoek bestaat uit een meer gedetailleerde analyse van verschillende fracties van Fe en P in 25 kalkarme duingraslanden, zandzeggeruigtes en duinheide in Denemarken, Duitsland en Nederland. Het doel hiervan was om te testen hoe verschillende P fracties van invloed kunnen zijn op de bovengrondse en met name wortelbiomassa van de vaatplantvegetatie. In het vierde deelonderzoek worden de resultaten uit deelonderzoek 3 vergeleken met 35 eerdere metingen uit Kooijman et al. (2021), die de aanleiding vormden voor dit rapport. In het vijfde deelonderzoek worden de relaties tussen P-beschikbaarheid en de soortensamenstelling en bedekking van de kruidlaag nader onderzocht, met name wat betreft verschillen in mycorrhiza. Deze analyse is gebaseerd op 76 dan wel 25 locaties, afhankelijk van wat er is gemeten.

2.3.2 Deelonderzoek 1: Adsorptie-desorptie van fosfaat

In dit deelonderzoek wordt een adsorptie-experiment beschreven waarin de rol van ijzer- en aluminiumgebonden P in duinbodems nader wordt uitgezocht. Fosfor kan in duinbodems in verschillende vormen voorkomen. Allereerst wordt er onderscheid gemaakt tussen anorganisch P (fosfaat) en organisch P (allerlei organische P-verbindingen). Fosfaat kan vooral in kalkrijke bodems in kristallijne vorm aanwezig zijn, vaak in de vorm van calciumfosfaat. Dit calciumfosfaat is bij hoge pH slecht oplosbaar, en voor de vegetatie vrijwel alleen beschikbaar bij samenwerking met arbusculaire mycorrhizaschimmels. Zowel fosfaat als organisch P kan echter ook aan ijzer (en/of aluminium) gebonden zijn (Pit et al., 2020). Deze binding vindt bij hoge pH en lage organisch stofgehalten vooral plaats aan ijzer(hydr)oxiden, maar bij lage pH en/of hoge organisch stofgehalten vooral aan complexen van ijzer en organische stof (Fe-OM). Er zijn aanwijzingen dat de binding van fosfaat of organisch P aan ijzer(hydr)oxiden sterker is dan aan complexen van ijzer en organische stof (Gerke et al., 2000; Gerke, 2015; Kooijman et al., 2009). Dat betekent dat de beschikbaarheid van ijzergebonden P voor de vegetatie bij lage pH en/of hoge organische stofgehalten hoger kan zijn dan

bij hoge pH en/of lage organische stofgehalten. Maar ook het ijzergehalte speelt vermoedelijk een rol, wat tussen verschillende duingebieden sterk kan verschillen (Kooijman et al., 1998; 2021).

Omdat het belangrijke inzichten geeft in de binding van ijzergebonden P in verschillende typen duinbodems, is het deelonderzoek naar adsorptie van fosfaat opgenomen in het huidige rapport. Het onderzoek is uitgevoerd in 1999 als studentonderzoek (Kaspersma, 1999), maar niet eerder gepubliceerd. Het experiment is uitgevoerd met drie typische duinbodems: (1) een ijzerrijke en kalkrijke bodem uit Meijendel (MK), (2) een ijzerrijke en oppervlakkig ontkalkte bodem uit Meijendel (MO) en (3) een ijzerarme en kalkarme bodem uit de Schoorlse duinen (SD). Voor de adsorptie-experimenten zijn van iedere bodem vier horizonten in zowel bovengrond als moedermateriaal gebruikt: Ah (0-5 cm), AC (5-25 cm), C1 (25-60 cm) en C2 (60-90 cm). De basisanalyses betroffen pH- CaCl_2 , het kalkgehalte en het gehalte aan organische stof (SOM). Voor de P-fractionering zijn de hoeveelheid totaal, organisch en anorganisch P (fosfaat) bepaald via zwavelzuurextractie (Kooijman et al., 1998; Westerman, 1990). De hoeveelheid ijzergebonden P, die kan bestaan uit zowel fosfaat als kleine organische P-verbindingen, en amorf Fe+Al zijn bepaald met een oxalaatextractie (Schwertmann, 1974). De minimumhoeveelheid kristallijn anorganisch P, die vooral bestaat uit calciumfosfaat, kon berekend worden voor bodems waarin de hoeveelheid anorganisch P groter is dan de hoeveelheid ijzergebonden P (Kooijman et al., 2009). Het minimum aan kristallijn fosfaat wordt dan berekend door de hoeveelheid ijzergebonden P af te trekken van de hoeveelheid anorganisch P. Het minimum aan ijzergebonden organisch P kan op een vergelijkbare manier worden berekend voor bodems waarin ijzergebonden P groter was dan anorganisch P, door de hoeveelheid anorganisch P (fosfaat) af te trekken van de hoeveelheid ijzergebonden P. De hoeveelheid zwakgebonden P is bepaald via een CaCl_2 -extractie (Westerman, 1990). Alle analyses zijn uitgevoerd in duplo. De ijzergebonden P-fractie kon verder worden verdeeld over sterk- en zwakgebonden P, op basis van het verschil tussen de extracties met ammoniumoxalaat en CaCl_2 .

Voorafgaand aan het adsorptie-experiment is voor alle monsters de hoeveelheid P bepaald die vrijkwam bij desorptie in gedestilleerd water van de verse monsters. Bij het adsorptie-experiment zelf is het vermogen bepaald om fosfaat te binden. De bodems zijn geschud met een serie KH_2PO_4 -oplossingen met verschillende P-concentraties (0, 3, 6, 9, 12, 15, 18, 21, 24, 30, 45, 60 en 90 mg/l). Met deze serie kan worden bepaald bij welke concentratie het verzadigingsniveau voor een bepaalde bodem wordt bereikt. Het experiment is uitgevoerd voor twee tijdsduren: na 24 uur voor alle P-concentraties, en voor een beperkt aantal P-concentraties ook na 96 uur. Na deze tijd werden de monsters gefiltreerd en gemeten, en de hoeveelheid geadsorbeerd P berekend. Ook is de P-bezetting van het adsorptiecomplex berekend, door de hoeveelheid geadsorbeerd P plus de reeds aanwezige ijzergebonden P in mmol/kg uit te drukken als percentage van de hoeveelheid amorf Fe+Al. Voor de statistische toetsing zijn waarden in mg of mmol kg^{-1} met behulp van de bulkdichtheid vertaald naar waarden per m^2 voor een laag van 5 cm dikte, om locaties en horizonten onderling beter vergelijkbaar te maken. Voor de adsorptiecurven zijn de waarden per kg aangehouden, maar de patronen hierin waren redelijk vergelijkbaar met die per m^2 . Verschillen tussen bodems zijn getoetst in SAS, met tweeweg-variantieanalyse, met locatie en bodemhorizont als onafhankelijke variabelen, en post-hoc lsmeans testen (Cody & Smith, 1987).

2.3.3 Deelonderzoek 2: IJzergebonden P in kalkrijke en kalkarme bodems

In het tweede deel van dit hoofdstuk worden bodemonsters geanalyseerd van 76 locaties in kalkrijke en kalkarme duinen in Frankrijk, België, Nederland, Duitsland en Denemarken. Deze monsters zijn in 2022 verzameld in het veldwerk voor dit project). Van deze locaties zijn voor een groot deel ook de bovengrondse en wortelbiomassa bepaald. Amorf Fe en ijzergebonden P zijn gemeten met behulp van een oxalaat-extractie (Schwertmann, 1974). Bij deze extractie is ook amorf Al bepaald, maar omdat de waarden hiervoor veel lager waren dan voor Fe, en min of meer dezelfde patronen vertoonden, is deze fractie in de verdere analyse niet meegenomen. De waarden zijn gemeten in mg/kg bodem, en met behulp van de bulkdichtheid omgerekend naar waarden per m² oppervlak voor 0-10 cm diepte.

In de dataset van 76 locaties waren pH en de hoeveelheid organische stof (SOM) onderling niet gecorreleerd, wat het makkelijker maakt om het effect van deze sturende factoren uit elkaar te trekken. De afzonderlijke relaties met pH en SOM zijn in SAS getoetst via enkelvoudige lineaire regressie (Cody & Smith, 1987). Om het gecombineerde effect van pH en SOM beter in beeld te krijgen is gebruik gemaakt van tweeweg-variantieanalyse, met pH en SOM als onafhankelijke factoren. De locaties zijn min of meer evenredig verdeeld over vier pH-klassen: pH 7 = pH > 6.9, pH 6 = pH 5.5- 6.9; pH 5 = pH 4.7- 5.5 en pH 4 = pH < 4.7, en drie SOM-klassen: SOM 1 = SOM < 2 kg/m²; SOM 3 = SOM 2-4 kg/m² en SOM 6 = SOM > 4 kg/m².

2.3.4 Deelonderzoek 3: Verschillende P en Fe fracties in kalkarme bodems

In het derde deel van dit hoofdstuk is een meer uitgebreide analyse van Fe en P uitgevoerd, waarbij ook andere fracties dan amorf Fe en ijzergebonden P zijn bepaald. Voor dit onderdeel is gebruik gemaakt van 25 bodemonsters uit de kalkarme duinen van Noord-Nederland, Duitsland en Denemarken, die deel uitmaken van dezelfde monsterset als voor onderdeel 2. De nadruk in de uitgebreide analyse lag op kalkarme duinen, omdat een belangrijk deel van de onderzoeksvraag hierop gericht was.

Voor de 25 locaties in kalkarme duinen zijn basisparameters bepaald als boven- en ondergrondse biomassa, en pH en het organisch stofgehalte van de bodem (SOM). De relaties tussen biomassa en pH en/of SOM zijn in SAS getoetst via enkelvoudige en meervoudige lineaire regressie (Cody & Smith, 1987). Om de gecombineerde effecten van pH en SOM beter in beeld te krijgen zijn de monsters verdeeld in dezelfde klassen voor pH en SOM als in bij het deelonderzoek 2. De combinatie van de klassen pH 6 met SOM 6 kwam echter niet voor, omdat er bij een hoge pH in kalkarm zand nog niet veel SOM aanwezig kan zijn. De combinatie van plassen pH 4 met SOM 1 kwam ook niet voor, omdat in kalkarm zand met weinig SOM de pH altijd hoger was dan 4. Verder is het van belang dat duingrasland alleen voorkwam in de pH 5 en pH 6 klassen, en de pH 4 klasse alleen bestond uit zandzeggevegetatie en duinheide. Binnen de pH 4 klasse kwam zandzeggevegetatie voor bij zowel intermediaire als hoge SOM, maar duinheide alleen bij hoge SOM.

Voor de 25 kalkarme locaties is nader onderzoek uitgevoerd naar verschillende fracties van P en Fe. Amorf ijzer was al bepaald met behulp van oxalaatextractie (Schwertmann, 1974). Daarnaast is de hoeveelheid organisch Fe bepaald via extractie met pyrofosfaat (McKeague et al., 1971). Een probleem bij deze analyse was dat organisch Fe vrijwel altijd hoger was dan de totale hoeveelheid amorf Fe, ook bij hoge pH, wat feitelijk niet kan. Hierdoor kon de relatieve hoeveelheid organisch Fe alleen berekend worden op basis van de totale hoeveelheid Fe.

De totale hoeveelheid P in de bodem is bepaald via een destructie met geconcentreerd salpeterzuur (HNO_3) en waterstofperoxide (H_2O_2). Hierdoor is het mogelijk de verweerbare concentratie van bijna alle elementen in het materiaal te bepalen. Daarnaast is de verhouding tussen anorganisch en organisch P bepaald door extractie met zwavelzuur, aan de hand van al dan niet gegloeide monsters (Kooijman et al., 1998; Westerman, 1990). De hoeveelheid ijzergebonden P is bepaald via oxalaatextractie (Schwertmann, 1974). De relatieve hoeveelheden anorganisch, organisch en ijzergebonden P konden worden berekend op basis van de totale hoeveelheid P. De relaties tussen anorganisch P en pH en SOM verliepen volgens de verwachting. Het percentage anorganisch P t.o.v. de totale hoeveelheid P was echter wel iets hoger dan in eerdere onderzoeken (Kooijman et al., 1998, 2009, 2020, 2021). Dit was mogelijk het gevolg van onvolledige verbranding van het monster tijdens de metingen, waardoor niet alle organische P werd vrijgemaakt. Enige voorzichtigheid bij de interpretatie hiervan is dus nodig. De minimumhoeveelheid kristallijn anorganisch P is berekend door ijzergebonden P af te trekken van de hoeveelheid anorganisch P (Kooijman et al., 2009). De minimumhoeveelheid ijzergebonden organisch P kon echter niet worden berekend, omdat anorganisch P zelfs bij lage pH altijd groter was dan ijzergebonden P.

De relaties tussen verschillende fracties van P en Fe en andere factoren zijn in SAS getoetst via enkelvoudige en meervoudige lineaire regressie, met pH en SOM als verklarende factoren (Cody & Smith, 1987). Verschillen tussen de verschillende pH- en SOM-klassen zijn apart getoetst met tweeweg-variantieanalyse met pH en SOM als onafhankelijke factoren. De mogelijke invloed van verschillende P-fracties op de bovengrondse biomassa en de wortelbiomassa is getoetst met lineaire regressie.

2.3.5 Deelonderzoek 4: Vergelijking met eerder onderzoek

In dit deel van het rapport worden de resultaten van deelonderzoek 2 en 3 vergeleken met eerdere metingen in en rond stuifkuilen in zowel kalkrijke als kalkarme duinen (, Kooijman et al., 2021). Dit is gedaan voor parameters die in beide onderzoeken zijn gemeten, zoals wortelbiomassa en sturende factoren als pH, organische stof, de totale hoeveelheid P, anorganisch en organisch P, de hoeveelheid amorf Fe en het percentage organisch Fe. De wortelbiomassa was tussen de twee onderzoeken goed vergelijkbaar, met uitzondering van een locatie met dichte helmvegetatie in het eerdere onderzoek, die vanwege extreem hoge waarden is weggelaten. De hoeveelheid organisch Fe was in het huidige onderzoek uit 2022 hoger dan in het eerdere onderzoek, maar ook hoger dan totaal amorf Fe, wat aangeeft dat deze fractie overschat is. Om de trends in organisch Fe en wortelbiomassa toch te

kunnen vergelijken, is organisch Fe voor alle onderzoeken uitgedrukt als percentage van totaal Fe. De relatie tussen wortelbiomassa en sturende factoren is voor de verschillende onderzoeken geanalyseerd via lineaire, logaritmische en/of tweede orde regressie.

2.3.6 Deelonderzoek 5: P-beschikbaarheid en mycorrhiza

De relaties tussen verschillende fracties van P en Fe met de strategieën van vaatplanten voor de opname van P is getoetst via lineaire regressie. Deze analyses zijn waar mogelijk gebaseerd op de 76 monsterlocaties in kalkrijke en kalkarme duinen, maar meestal op de 25 monsterlocaties in kalkarme duinen. De monsterlocaties omvatten zowel pioniervegetaties, duingrasland, zandzeggeruigtes als duinheide. Voor de analyses zijn waarden gebruikt voor totaal P, anorganisch P, organisch P en ijzergebonden P, en voor totaal Fe, amorf Fe en amorf organisch Fe. Voor de hoeveelheid organisch Fe is de locatie DK_LA-O2 niet meegenomen, vanwege extreem hoge waarden voor organisch Fe, en extreem lage waarden voor de bedekking van de kruidlaag. Omdat pH en organische stof belangrijke bodemeigenschappen zijn voor de verschillende fracties van P en Fe, zijn hun relaties met verschillende plantstrategieën ook meegenomen. Voor de analyse zijn alleen de vaatplanten gebruikt, en niet de mossen en korstmossen, omdat ze geen wortels hebben. De vaatplanten zijn ingedeeld in obligate AM-planten (AM), zonder of alleen soms met arbusculaire mycorrhiza (AM/NM) en met ericoïde mycorrhiza (ER). Omdat er slechts twee ER soorten waren (kraaiheide en struikheide), zijn de laatste twee groepen samengenomen, die min of meer gebruik maken van dezelfde P-fracties.

2.4 Invloed van klimaat en N-depositie op functionele soortgroepen en mycorrhiza-associatie in duingraslanden van Noordwest-Europa

2.4.1 Inleiding

KWR heeft in samenwerking met onderzoeksgroepen in Nederland en het buitenland een database opgesteld van vegetatie- en bodemgegevens van duingraslanden in Noordwest-Europa (Aggenbach & Krajenbrink, 2021). Het doel van deze analyse is om vast te stellen in hoeverre klimaat en N-depositie en klimaat van invloed zijn op het patroon van planteneigenschappen en of daarbij ook een interactie-effect van klimaat en N-depositie optreedt. Een achterliggend doel is om op basis van deze dataset inzicht te krijgen in de toekomstige effecten van verandering van klimaat en N-depositie op duingraslanden. De database uit 2021 werd in 2022 verder aangevuld met gegevens van Nederlandse en buitenlandse duingebieden van dit OBN-onderzoek, deels met financiering uit het collectieve onderzoeksprogramma van de waterbedrijven (zie par. 2.2.1). In dit rapport is een eerste, verkennende analyse uitgevoerd van het patroon in functionele plantgroepen en mycorrhiza-associaties, in samenhang met variabelen voor klimaat (temperatuur, neerslag, neerslagoverschot in de zomer) en voor N-depositie (N-totaal). Functionele soortgroepen zijn verzamelingen van soorten met een vergelijkbare morfologie, structuur en ecologische functie. In het geval van deze analyse

betreft dat vaatplanten, grassen, kruiden, mossen, korstmossen, stikstof-fixerende vaatplanten, vaatplanten die altijd zijn geassocieerd met arbusculaire mycorrhiza (AM) en of alleen facultatief (AM/NM). Deze eigenschappen zijn gekwantificeerd voor het aantal soorten, en voor iedere vegetatieopname is de gesommeerde bedekking hiervan berekend. Informatie over klimaat is afkomstig uit een internationale database (ERA5), en de N-depositie is afgeleid uit modelresultaten van EMEP (Europees stoftransport- en depositiemodel). De grootschalige gradiëntanalyse maakt het mogelijk om de patronen van functionele eigenschappen en de mycorrhiza-associatie in deze OBN-studie te vergelijken met die in de kleinschaliger studie in Nederlandse en de stikstofarmere buitenlandse referentiegebieden. Het kan ook inzicht geven in de invloed van (geringe) verschillen in klimaat. Deze verkennende analyse heeft zijn beperkingen omdat geen tijd beschikbaar was om een gebalanceerde selectie van plots te maken, die rekening houdt met de verdeling van successiestadia (pionier oud duingrasland), de kalkrijkdom van de bodem (kalkarm/ kalkrijk) en de aanwezigheid van opnamen met en zonder korstmossen en mossen.

2.4.2 Dataset

De afgelopen jaren is een dataset bijeengebracht van vegetatie-opnamen en bodemgegevens uit de kustduinen van de landen Frankrijk, België, Nederland, Duitsland, Polen, de Baltische staten, Denemarken, Zuid-Zweden en het Verenigd Koninkrijk. Het betreft data van KWR, B-Ware, de Universiteit van Amsterdam en voor het buitenland ook diverse andere instituten en onderzoekers (Aggenbach & Krajenbrink, 2021). Aan deze dataset zijn de nieuwe vegetatieopnamen uit 2022 van het voorliggend rapport toegevoegd (Tabel 0-1). Alle deeldatasets zijn in een Turboveg2 database samengevoegd, waarbij de soortsnamen zijn omgezet naar de Europese soortenlijst van Turboveg. De dataset bevat vooral eenmalige opnamen, maar deels ook tijdreeksen van vegetatieopnamen op dezelfde locatie. Uit de dataset zijn vegetatie-opnamen van duingraslanden als volgt geselecteerd:

- Opnamen van duingraslanden met minstens 4 soorten om zeer soortenarme pioniervegetaties uit te sluiten; deze werden uitgesloten wegens een onevenwichtige verdeling over de regio's.
- Zandzeggevegetaties in oud duingrasland (n=22) en duingraslanden met een hoge bedekking van Duinroosje (n= 14).
- Alleen opnamen met een gesommeerde bedekking van Duindoorn en Liguster <30% om struwelen van deze soorten uit te sluiten.
- Alleen opnamen zonder obligate freatofyten om te vochtige duingraslanden met een duidelijke invloed van grondwater in de toplaag van de bodem uit te sluiten. Duingraslanden met invloed van grondwater in de wortelzone waarin zulke obligate freatofyten, ontbraken kunnen echter nog in de dataset voorkomen.
- In geval van plots met een tijdreeks van vegetatie-opnamen is alleen de meest recente opname met duingrasland geselecteerd, die dus niet verstruweeld was.

Deze selectie leverde 726 vegetatie-opnamen op, en bestrijkt de periode 2005-2022. In Figuur 0-5 worden de ligging van plots weergegeven in kaarten met het 25^e percentiel van het neerslagoverschot in de zomer en de totale N-depositie. Relatief veel vegetatie-opnamen zijn afkomstig uit Nederland, Vlaanderen en de Aquitaine+Vendée. In 556 opnamen van de selectie zijn

ook de bedekkingen van mos- en korstmossoorten opgenomen. Het aantal opnamen met bedekkingen van vaatplanten en mossen (dus zonder korstmossen) bedraagt 591 en het aantal opnamen met alleen vaatplanten 128. Afhankelijk van de te analyseren vegetatievariabelen zijn daarom deelselecties van de dataset gebruikt.

Aan elke vegetatie-opname zijn data van klimaat en N-depositie gekoppeld (zie par. 2.3). Klimaatvariabelen zijn afkomstig uit de database van ERA5 (<https://www.ecmwf.int/en/forecasts/datasets/archive-datasets/reanalysis-datasets/era5>), via de website van het KNMI (https://climexp.knmi.nl/selectfield_rea.cgi?id=someone@somewhere). De ruimtelijke resolutie is 0,28° en er zijn maandelijkse gegevens beschikbaar voor de periode van januari 1979 tot en met december 2018. Uit deze gegevens zijn enkele klimaat variabelen afgeleid voor de periode 2008-2018. Dit betreffen:

- Jaargemiddelde luchttemperatuur (°C);
- Jaargemiddelde neerslag (mm/j);
- Het 25e percentiel van neerslag minus potentiële verdamping in de periode juni-augustus (mm/d) als een maat voor het neerslagoverschot in de zomer. Dit is een statistische drempelwaarde die aangeeft dat in 25% van de gevallen de maandwaarde lager is dan deze waarde, en in 75% van de gevallen hoger. Het 25e percentiel werd gekozen als indicator voor de sterke invloed van droge perioden, waarbij de aanname is dat perioden met een sterk neerslagtekort in de zomer een groter effect op de vegetatie hebben dan het gemiddelde neerslagtekort. Bij een negatieve waarde is sprake van een neerslagtekort. Het verschil tussen neerslag en de potentiële verdamping berekend voor de zomermaanden (juni-augustus) van 2008 tot en met 2018 (N=33). Voor elk rasterpunt werd het 25e percentiel van deze waarden berekend als indicator voor de mate van droogte.

Voor N-depositie is gebruikt gemaakt van het Europees lange-afstandstransportmodel voor atmosferisch stoftransport en depositie van het European Monitoring and Evaluation Programme (EMEP). De ruimtelijke resolutie van dit model bedraagt 0.1° x 0.1° (long/lat). De volgende modeloutput is geselecteerd

- De totale N-depositie (kg N/ha/j);
- De NH_y-depositie (kg N/ha/j);
- De NO_x-depositie (kg N/ha/j);

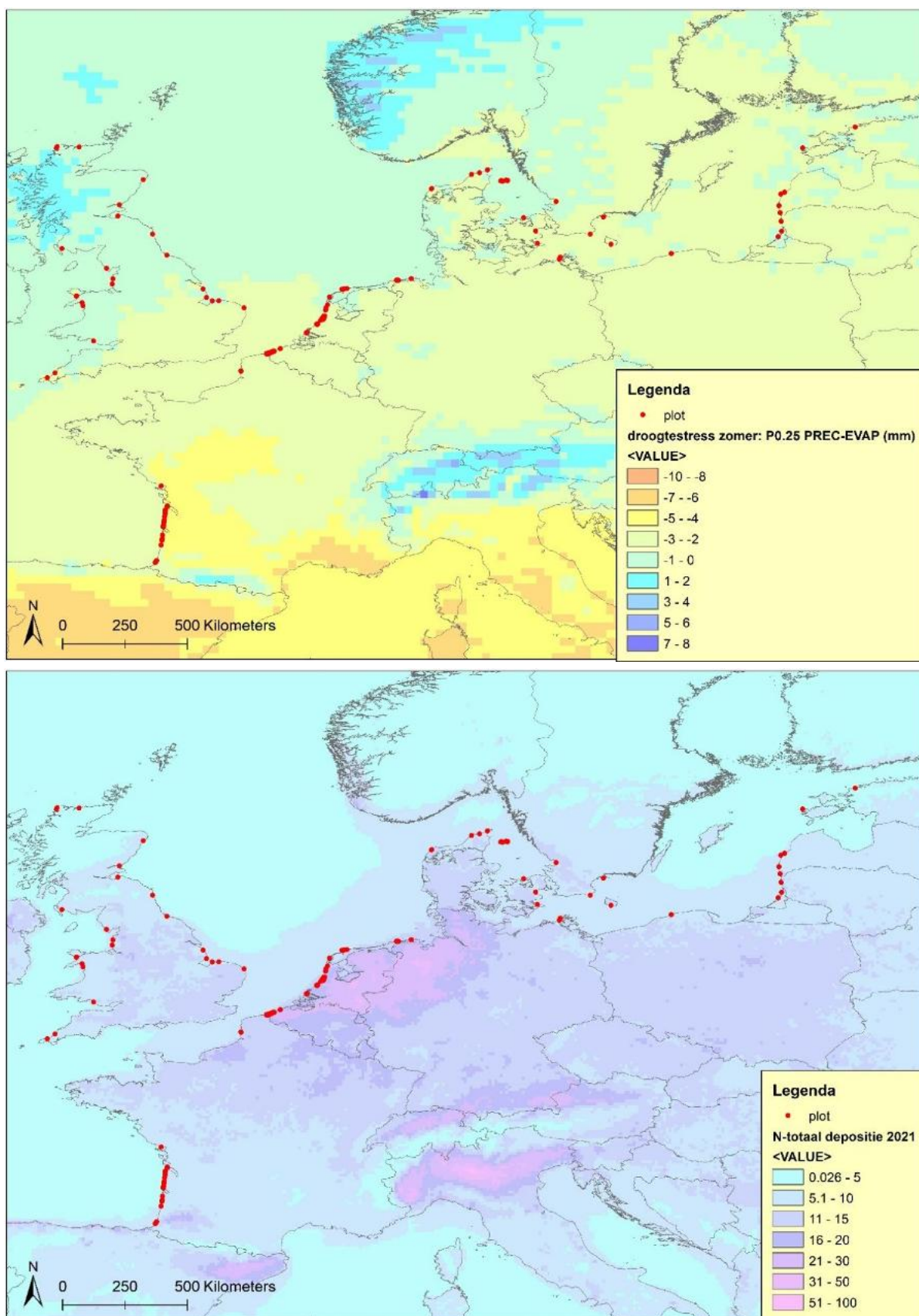
De N-depositie voor de plots is berekend op basis van het gemiddelde van de drie jaren voorafgaand aan het moment van opname. Daarbij is voor opnamen van vóór het jaar 2015 de modelwaarde van 2015 gebruikt. Reden hiervoor is dat het EMEP model vóór 2015 werkte met grovere gridcellen waardoor het technisch lastiger was om waarden aan de meetlocaties toe te kennen. Het aantal vegetatieplots voor 2015 (periode 2005-2014) betrof 373 vegetatie-opnamen op een totaal van 726 (51 %).

Tevens zijn soort-eigenschappen aan de soortenlijst van de opnamen set gekoppeld. Dit betreffen:

- Mycorrhiza-associatie (zie par. 2.1; Bijlage); de lijst van mycorrhiza eigenschappen die voor dit OBN project was opgesteld bevat niet alle vaatplantsoorten in de dataset voor de grootschalige gradiëntanalyse. Gezien de bewerkelijkheid van het raadplegen van soortspecifieke databases was het niet haalbaar om dit voor de ontbrekende soorten aan te vullen.
- 'life-form'-groep: vaatplant, mos, korstmos en ook een nader onderscheid in vaatplanten: gras, kruid, houtig: deze eigenschappen zijn voor deze analyse op genus-niveau toegekend.
- Ellenberg indicatiegetallen voor vocht (F), licht (L), nutriëntenrijkdom (N), zuurgraad (R) op basis van gemodificeerde indicatie-getallen voor NW-Europa van Tichý et al. (2023). Deze lijst bevat alleen vaatplanten en is daarom aangevuld voor mossen en korstmossen op basis van de GermanSL-lijst (Jansen & Dengler, 2008). Voor vaatplanten die in de lijst van Tichý et al. (2023) ontbraken is, is indien mogelijk ook gebruik gemaakt van de GermanSL-lijst.

Tabel 0-4: Overzicht van geselecteerde datasets en aantal opnamen die gebruikt zijn voor de gradiëntstudie.

regio	instituut	onderzoeker	land	aantal	opname jaar
Vlaanderen	INBO (BE)	Sam Provost	BE	90	2012-2019
NW-Europa en Baltische regio	CEH (UK)	Laurence Jones	BE DE DK LV UK	31	2009
Baltische Regio	RU (NL) & EMAU Greifswald (D)	Eva Remke	DE DK EE LT LV PL SE	54	2005
NW-Frankrijk	Conservatoire botanique national de Bailleul (FR)	Christophe Blondel	FR	119	2001-2018
Nederland: Middel- en Oostduinen	KWR (NL)	Camiel Aggenbach	NL	34	2014
Nederland: Meijendel	KWR (NL)	Camiel Aggenbach en Yuki Fujita	NL	36	2014
Nederland: Luchterduinen	KWR (NL)/ UvA (NL)	Camiel Aggenbach en Annemieke Kooijman	NL	118	2012
Nederland: Luchterduinen	KWR (NL)/ UvA (NL)	Camiel Aggenbach, Yuki Fujita, Annemieke Kooijman en Laurence Jones	NL	18	2019
Wales: Newborough	KWR (NL)/ UvA (NL)/ CEH (UK)	Camiel Aggenbach, Yuki Fujita, Annemieke Kooijman en Laurence Jones	UK	20	2019
Nederland: AWD	UvA (NL)	Annemieke Kooiman	NL	40	2020
Nederland: Zuid-Kennemerland	UvA (NL)	Annemieke Kooiman	NL	12	2020
Nederland: Terschelling	B-Ware (NL)	Eva Remke	NL	25	2021
ZW: Frankrijk: Aquitaine en Vendée	KWR (NL)	Camiel Aggenbach en Mark van Til	FR	17	2022
Duitsland: Norderney	KWR (NL)/ UvA/ B-Ware (NL)	Camiel Aggenbach	DE	8	2022
Denemarken	KWR (NL)/ UvA/ B-Ware (NL)	Camiel Aggenbach	DK	23	2022
Nederland: Terschelling	KWR (NL)/ UvA/ B-Ware (NL)	Eva Remke	NL	9	2022
Duitsland: Hiddensee	KWR (NL)/ UvA/ B-Ware (NL)	Eva Remke	DE	3	2022
Nederland: Texel en Hollandse vaste landskust	UvA (NL)	Annemieke Kooijman	NL	69	2019



Figuur 0-5. Ligging van de geselecteerde plots met duingrasland in NW-Europa. Boven: achtergrond is het 25^e percentiel van het neerslagoverschot in de periode juni-augustus (mm/d) berekend over de periode 2008-2018 (data European Research Area). Onder: achtergrond is de gemodelleerde totale N-depositie voor het jaar 2021 (in kg N/ha/j; data EMEP-model).

2.4.3 Data-analyse

De data-analyse die in dit hoofdstuk wordt gepresenteerd is een eerste verkennende analyse met eenvoudige statische technieken en richt zich op de vraagstelling van dit OBN-onderzoek. Deze data-analyse houdt nog geen rekening met effecten van successiestadium en de onevenwichtige geografische verdeling van de geselecteerde vegetatie-opnamen. Alle data-analysen zijn uitgevoerd in R (versie 4.2.1).

Allereerst zijn correlaties berekend tussen variabelen voor klimaat en N-depositie op basis van de dataset van 726 opnamen, om vast te stellen wat de belangrijke omgevingsvariabelen zijn om de respons van de vegetatie te analyseren (Tabel 2-5). Het streven daarbij is om een beperkt aantal omgevingsvariabelen te selecteren voor de uit te voeren multivariate regressies, zodat de resultaten overzichtelijk blijven. De correlaties tussen variabelen voor klimaat en N-depositie hebben zeer lage tot lage R-waarden (range 0.06 tot 0.15). N-depositie Dit betekent dat de klimaat- en depositiegradiënten in sterke mate onafhankelijk van elkaar zijn, waardoor de afzonderlijke invloed van klimaat en N-depositie en hun interactie op de vegetatie kan worden geanalyseerd. Binnen de klimaatvariabelen is het 25^e percentiel van het neerslagoverschot sterk negatief gecorreleerd met de jaargemiddelde luchttemperatuur, en matig positief met de jaarlijkse neerslag. Vanwege dit patroon, de aanname dat het neerslagoverschot in de zomer een belangrijke sturende factor is voor de vegetatie, en om het aantal onafhankelijke variabelen beperkt te houden, wordt in de verdere analyse van de invloed van klimaat alleen gewerkt met het 25^e percentiel van het neerslagoverschot gedurende de maanden juni-augustus. De stikstofvariabelen totale N, NO_x en NH_y-depositie hebben alle een hoge onderlinge correlatie. Van deze groep wordt dan ook alleen met de totale jaargemiddelde N-depositie gewerkt in de data-analyse. Er is ter controle ook een analyse uitgevoerd met NH_y-depositie, maar dat leverende uitkomsten op die sterk overeenkwamen met die van de totale N-depositie.

Voor statistische toetsing van uit de vegetatie-opnamen afgeleide variabelen zijn multivariate regressies uitgevoerd met het 25^e percentiel van het neerslagoverschot (P_{sur}, in mm/d) en de totale N-depositie (N_{tot}, in kg N/ha/j). Er is gewerkt met het volgende regressiemodel voor afhankelijke vegetatie-variabelen (V_{afh}):

$$V_{afh} = a * P_{sur} + b * N_{tot} + c * P_{sur} * N_{tot}$$

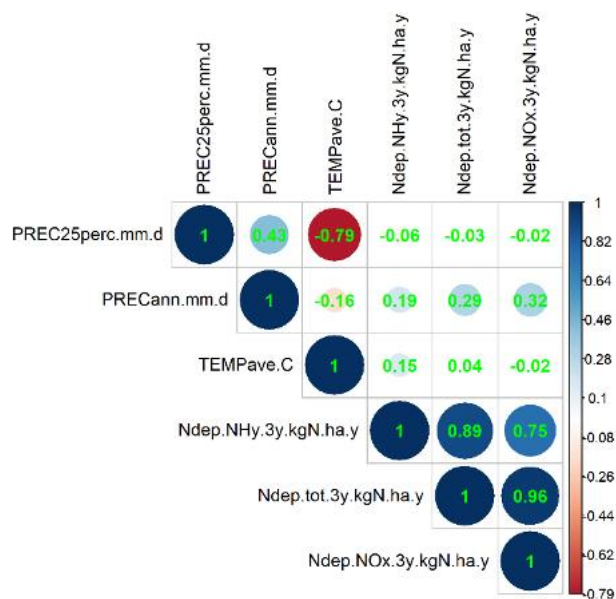
Met backward selectie op basis van AIC-waarden zijn de termen voor het definitieve regressiemodel geselecteerd. Statistische analyses zijn uitgevoerd met de packages 'stats' en 'olsrr' in R (version 4.2.1).

Multivariate regressiemodellen zijn toegepast op de dataset met zowel kalkrijke als kalkarme vegetatie, als voor kalkrijke en kalkarme vegetatie afzonderlijk. Bij de meeste opnamen ontbrak een meting van kalkgehalte, ontkalkingsdiepte of pH van de bodem. Het onderscheid kalkrijk-kalkarm is daarom gemaakt op basis van de zuurgraad-indicatie van de vegetatie. Een vegetatie opname is als

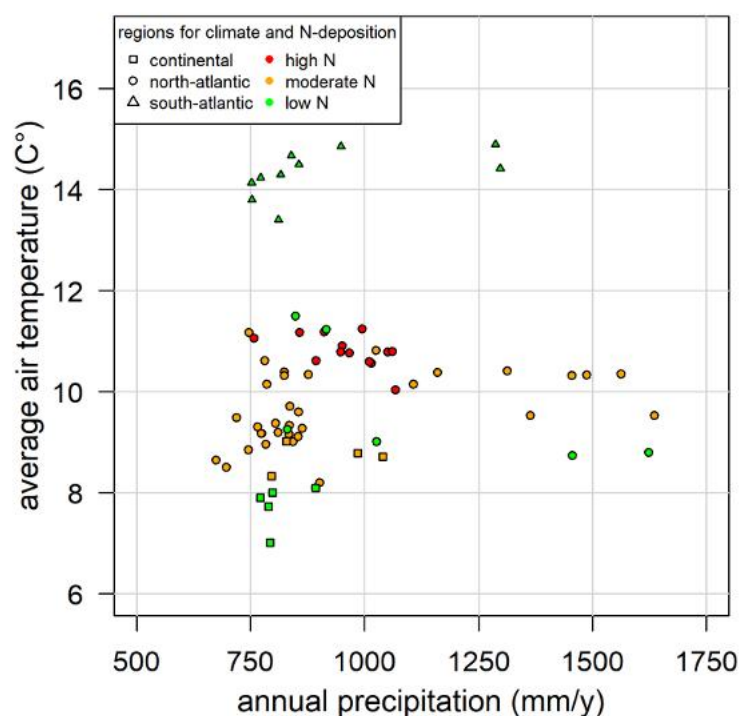
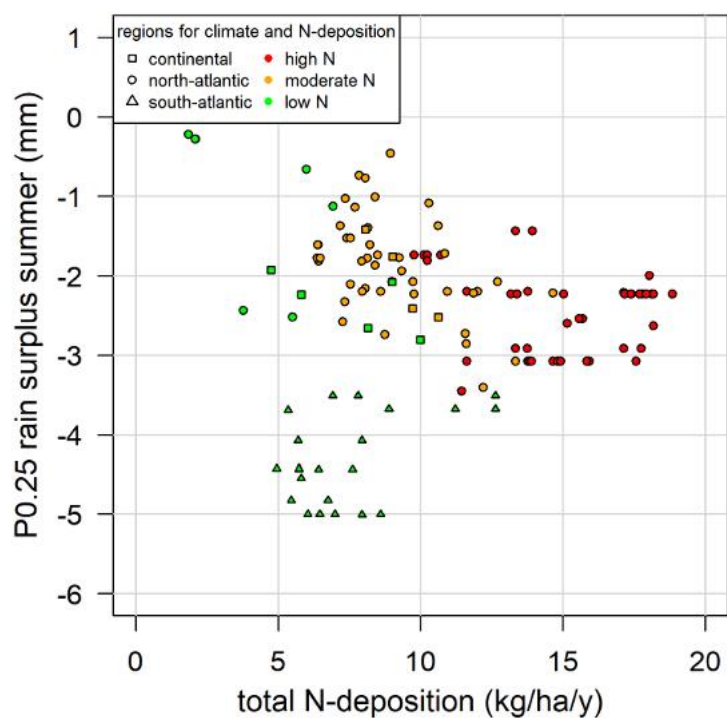
kalkrijk geclassificeerd wanneer de Ellenberg R waarde $> 5,1$ is, en als kalkarm bij een waarde van $\leq 5,1$.

Voor variabelen afgeleid uit het voorkomen van korstmossen is gewerkt met een selectie van opnamen waarin de bedekking van korstmossen is opgenomen en idem dito voor variabelen met mossen.

Tabel 0-5. Matrix van Spearman-correlaties (r) van de klimaat- en N-depositie-variabelen. Betekenis van de variabelen: PREC25perc.mm.d = 25^e percentiel van het neerslagoverschot in de periode juni-augustus, PRECann.mm.d = jaargemiddelde neerslag (mm/j); TEMPave.C = jaargemiddelde luchttemperatuur, NdepNH₃.kgN.ha.y = jaarlijkse NH₃-depositie, Ndep.tot.kgN.ha.y = jaarlijkse totale N-depositie, NdepNO_x.kgN.ha.y = jaarlijkse NO_x-depositie.



Er is ook gekeken naar de verdeling van de geselecteerde opnamen over de klimaat- en stikstofgradiënt (Figuur 2-6). Daaruit blijkt dat de opnamen met een relatief lage N-depositie een ruime spreiding hebben over de gradiënt van het 25^e percentiel van het neerslagoverschot in de zomer (P_{sur}). Bij opnamen in gebieden met een hoge N-depositie is dat veel minder het geval door het fysiek ontbreken van regio's met sterke droogtestress N-depositie in de kustzones van Noordwest-Europa. De hotspot van hoge N-depositie zit namelijk in Noordwest-Europa in de regio van België, Nederland, Nedersaksen en Sleeswijk-Holstein waar P_{sur} in het intermediaire bereik zit. Dat kan het traceren van interacties tussen klimaat en N-depositie bemoeilijken. Variatie in jaarlijkse neerslag treedt zowel op in gebieden met lage en hoge N-depositie, maar in gebieden met een hoge jaarlijkse neerslag is de N-depositie relatief laag.



Figuur 0-6. Bi-plots van klimaatvariabelen en totale N-depositie. Symbolen en kleuren geven de classificatie van de regio voor klimaat en N-depositie. Klimaatregio's: continental = koude winters en warme zomers (Baltische staten, Polen), North-Atlantic = koele zomers, milde winters (N-Frankrijk, België, Nederland, Duitsland, Denemarken, Zuid-Zweden, Verenigd Koninkrijk), South-Atlantic = warme, droge zomers, milde winters (Zuidwest-Frankrijk). In de grafieken zijn veel minder punten zichtbaar dan het aantal van 726 geselecteerde opnamen omdat in veel gevallen meerdere opnamen dezelfde waarden hebben voor klimaatvariabelen en N-depositie.

De volgende variabelen zijn uit de vegetatie-opnamen afgeleid:

- Bedekkingsgewogen Ellenberg-indicatiewaarden voor vocht (F), zuurgraad (R) en nutriëntenrijkdom (N). Omdat niet in alle opnamen altijd de abundantie van mos- en korstmossoorten was opgenomen zijn indicatiewaarden uitgerekend op basis van alleen vaatplantsoorten en op basis van vaatplant-, mos- en korstmossoorten gezamenlijk. Voor de opnamenset waarin vaatplanten, mossen en kostmossen waren opgenomen waren de Spearman-correlaties tussen op basis van alleen vaatplanten en op basis alle soorten matig tot hoog (r-waarde voor licht 0,51, voor temperatuur 0,63, vocht: 0,73; zuurgraad: 0,91; nutriëntenrijkdom: 0,97). Al hoewel niet al deze correlaties niet allen hoog zijn (maar ook niet laag) is besloten om alleen te werken met de indicatiewaarden op basis van alleen vaatplanten. Het voordeel hiervan is dat voor de hele opnamenset op dezelfde wijze indicatiewaarden worden berekend (dus ook voor opnamen zonder mossen en/of korstmossen). Een nadeel van de keuze is dat voor plot vegetatie-opnamen zonder opname van mos- en korstmossoorten en weinig vaatplantsoorten de berekende indicatiewaarden onnauwkeurig zijn (een berekende indicatiewaarde is betrouwbaarder wanneer deze op meer soorten is gebaseerd).
- Het aantal soorten en gesommeerde procentuele bedekking van:
 - grassen;
 - kruiden;
 - korstmossen;
 - mossen;
 - stikstof-fixerende plantensoorten; dit zijn soorten die in een symbiose leveren met bacteriën die stikstofgas (N_2) omzetten naar minerale stikstof die door de plant wordt gebruikt;
 - AM-vaatplantsoorten: soorten die vaak samenleven met arbusculaire mycorrhiza's;
 - AM/NM-vaatplantsoorten die zowel samenleven met arbusculaire mycorrhiza's als zonder mycorrhiza's kunnen leven.

Om het aantal soorten correct te tellen zijn ondersoorten en varianten samengevoegd op soortniveau.

Bij de analyses met AM- en AM/NM-soorten is gewerkt met een kleinere dataset, omdat voor deze plots het type mycorrhiza voor een aanzienlijk deel van de vaatplanten onbekend was. Dit is als volgt gedaan:

voor het aantal AM- en AM/NM-soorten zijn alleen plots gebruikt waarvan van 75% van de

vaatplantensoorten per plot het mycorrhiza type bekend was. De rest is niet meegenomen in de analyse. Dit leidde tot het uitsluiten van 262 van de 726 plots (dus 36 % van het totaal);

voor de gesommeerde bedekking van AM- en AM/NM-soorten zijn alleen plots gebruikt waarvan de gesommeerde bedekking van soorten met een onbekend mycorrhiza-type lager was dan 25% van de totale bedekking. Dat leidde tot het uitsluiten van 399 plots (dus 55 % van het totaal).

3 **Patroon van wortelbiomassa en worteleigenschappen op basis van de dataset van 2022**

3.1 **Samenvatting**

In dit hoofdstuk worden de monsters geanalyseerd die in 2022 in het veld zijn verzameld in Frankrijk, België, Nederland, Duitsland en Denemarken, met focus op de invloed van bodem, N-depositie en klimaat op de wortelbiomassa en de worteleigenschappen van planten. De worteleigenschappen van de plantensoorten in deze dataset zijn afkomstig uit openbare databases waaronder TRY. De worteleigenschappen betroffen de groeivorm (penwortel, rhizom etc.), het type associatie met mycorrhiza, wortellengte, worteldiepte etc. De verwachting was dat er veel informatie beschikbaar zou zijn, maar dat viel helaas erg tegen. Uiteindelijk was er voor mycorrhiza-type en groeivorm voldoende informatie beschikbaar om data-analysen op uit te voeren. Hiaten voor mycorrhiza-type van vaatplantsoorten zijn aangevuld op basis van eigen expert judgement. De groeivorm van een plant betrof eigenschappen als het wel of niet hebben van wortels, de worteldiepte, of ze niet of wel houtig zijn etc. Voor de beschikbare eigenschappen zijn per plot de bedekkingen berekend. De wortelbiomassa correleerde positief met de bovengrondse biomassa van de kruidlaag. Voor de plots met duingraslanden was dit een lineair verband, maar voor de hele dataset inclusief zandzeggeruigtes en heidevegetaties was het verband exponentieel. De bovengrondse en ondergrondse biomassa hangen dus nauw met elkaar samen, maar de verhouding hiertussen kan sterk verschillen. In duingraslanden was er 8-10 zo veel wortelbiomassa dan bovengrondse biomassa aanwezig, maar in oudere successiestadia van duinheide en zandzeggeruigtes was dit slechts 3-4 keer zoveel.

Verder was de hoeveelheid wortelbiomassa sterk positief gecorreleerd met de voorraad organisch stof in de bodem. De wortelbiomassa en organisch stofgehalte hangen nauw samen en hebben een sterke invloed op elkaar. Op basis van een multivariate analyse was organische stof in de toplaag van de bodem de meest verklarende variabele voor de wortelbiomassa. Het effect van het neerslagoverschot in de zomer en de N-depositie was veel kleiner, met een klein positief effect van het neerslagoverschot en een klein negatief effect van de N-depositie. De bedekking met arbusculaire mycorrhiza (AM) planten nam toe bij hogere bovengrondse biomassa, als gevolg van de algemeen hogere bedekking van de kruidlaag, maar met ondergrondse biomassa was er geen correlatie. Wel was de bedekking met AM-planten hoger bij een hogere pH van de bodem, met name in de Zuid-Atlantische regio, waar het klimaat relatief warm en droog is, en de N-depositie relatief laag.

3.2 **Data en analyse**

Dataset

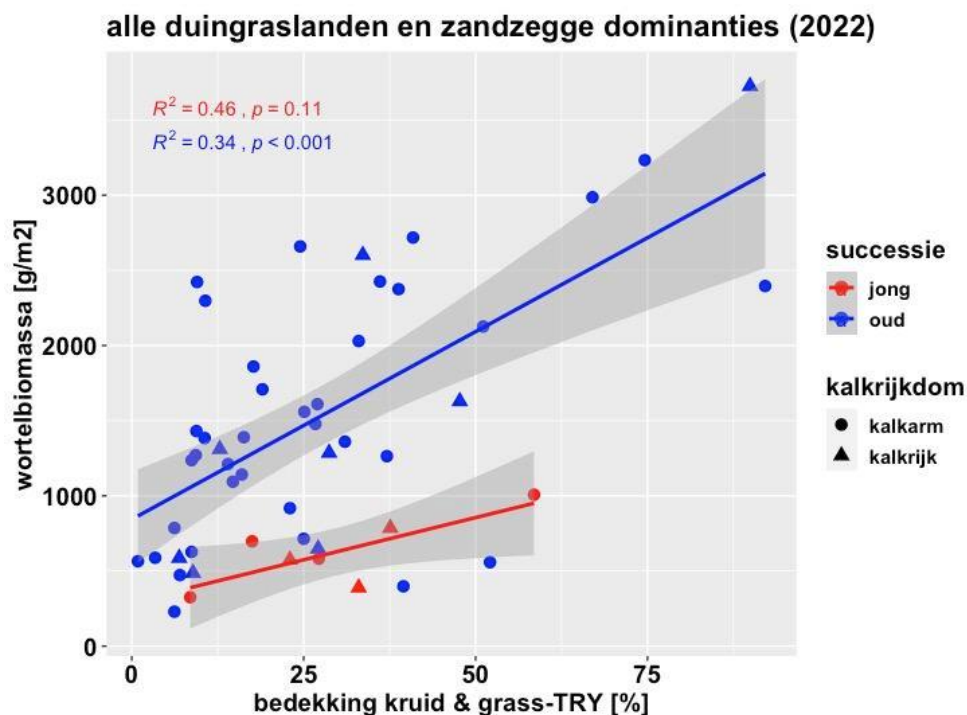
Voor het onderzoek naar de invloed van plantstrategieën op de wortelbiomassa is alleen voor de dataset uit 2022 naar patronen gekeken. Uit deze dataset is een zo compleet mogelijk subset

gekozen met gegevens over wortelbiomassa, bovengrondse biomassa, bodemchemie en vegetatieopnames uit 2022 zelf. Plantstrategieën zijn gekoppeld aan soorten en via de vegetatieopnames is een herberekening voor strategieën uitgevoerd. Voor de wortelbiomassa zijn echter alleen bulkgegevens per soort beschikbaar. Het was daarom niet mogelijk om ook voor de wortelbiomassa een herberekening op basis van plantstrategieën uit te voeren. Voor de analyse van de relatie tussen wortelbiomassa en organisch stof in de bodem is een grotere subset gebruikt van 76 plots waarvoor niet altijd een vegetatieopname beschikbaar was, maar wel een meting van de wortelbiomassa, de bovengrondse biomassa en de bodemchemie. Deze set bevat een aantal oude duingraslanden met een sterk organische bodem en zeer hoge wortelbiomassa.

3.3 Resultaten

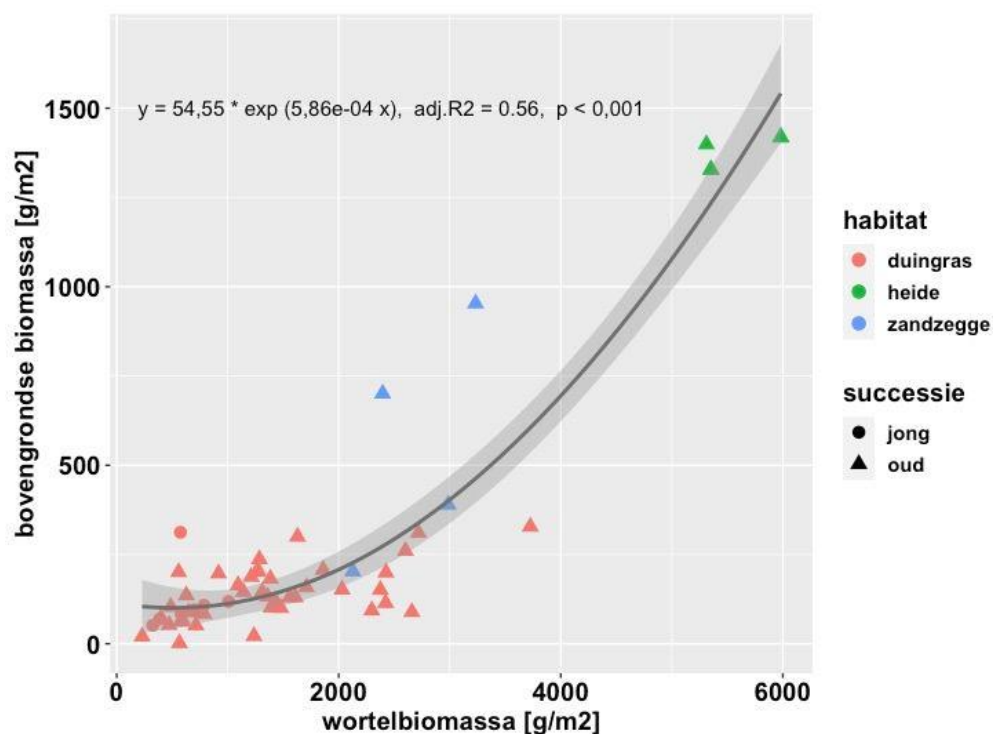
3.3.1 Patronen van biomassa

De meeste groeivormen uit de TRY database lieten geen significante correlatie zien met de wortelbiomassa. De wortelbiomassa correleert wel positief met de gezamenlijke bedekking van kruiden en grassen (figuur 3-1). Dit geldt echter alleen voor de oudere duingraslanden in de dataset, inclusief de zandzegge-dominanties. Als de heideplots aan de dataset worden toegevoegd, dan is deze trend niet meer significant (Bijlage). Ook voor de jonge duingraslanden is de correlatie tussen wortelbiomassa en bedekking van kruiden en grassen niet significant.



Figuur 0-1. De bedekking [%] met kruiden en grassen per plot volgens de TRY database ten opzichte van de wortelbiomassa [g/m²] in alle duingraslanden en zandzegge-dominanties. De verschillende kleuren geven het successiestadia weer (blauw met veel punten – oude successiestadia, rood en weinig punten – jonge successiestadia). Alle ronde punten zijn kalkarme locaties en alle driehoeken zijn kalkrijke locaties.

De wortelbiomassa correleert ook positief met de bovengrondse biomassa. Voor alleen de duingraslanden is de relatie lineair (Bijlage), maar als heideplots worden meegenomen wordt deze exponentieel (figuur 3.2). Deze exponentiële relatie wordt sterk bepaald door de hoge boven- en ondergrondse biomassa van de heideplots, mogelijk als gevolg van de houtige en lang levende levensvorm. Voor een betrouwbaardere correlatie zouden meer datapunten vanaf 3000 g/m² wortelbiomassa meegenomen moeten worden. De zandzegge-vegetaties hebben een grote spreiding. De ratio ondergrondse:bovengrondse biomassa ligt voor de meeste plots tussen 2 en 81, wat betekent dat de wortelbiomassa van de vaatplanten in het groeiseizoen veel groter is dan de bovengrondse biomassa (Bijlage). In duingraslanden was er 8-10 zo veel wortelbiomassa dan bovengrondse biomassa aanwezig, maar in oudere successiestadia van duinheide en zandzeggeruigtes was dit slechts 3-4 keer zoveel.

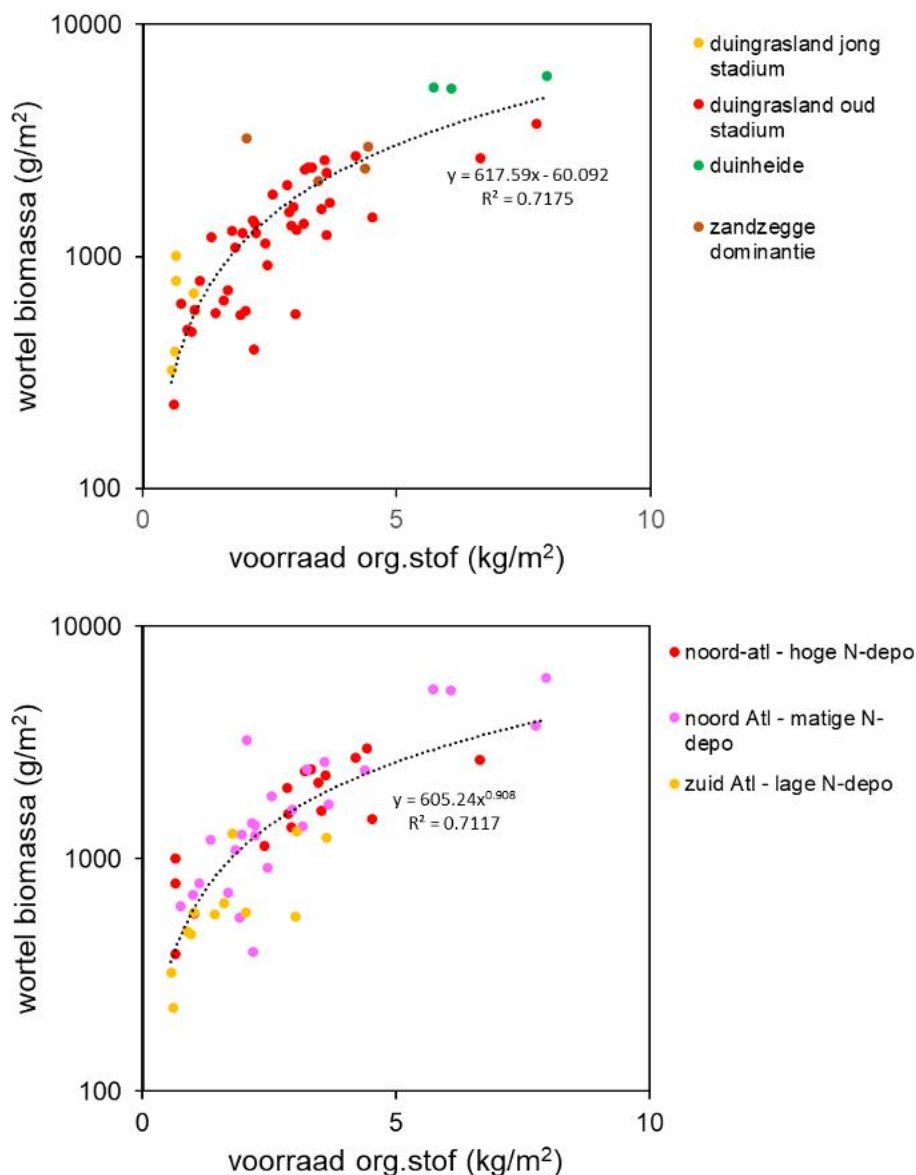


Figuur 0-2. Hoeveelheid wortelbiomassa ten opzichte van de bovengrondse biomassa van alle vaatplanten. In kleur zijn de verschillende vegetatietypen weergegeven: rood – duingraslanden, groen – duinheide, blauw – zandzegge – duingraslanden met zandzegge dominanties). De successiestadia van de vegetatie is in verschillende vormen weergegeven: punt – jong en driehoek – oud.

De wortelbiomassa is ook positief gecorreleerd met de voorraad organische stof in de bodem (SOM). In de dataset met alle vegetatietypen (duningraslanden, zandzegge en duinheide) is de correlatie vrij sterk (Figuur 0-3; $r^2 = 0.72$). Deze relatie blijft bestaan als men alleen naar duingraslanden kijkt, met een vrijwel even hoge verklaarde variantie (Bijlage 3). Jonge duingraslanden hebben een relatief lage wortelbiomassa en organische stofvoorraad, en heideplots een hoge. Bij de verdeling van plots over de regio's valt op, dat de wortelbiomassa en organische stofvoorraad in de Zuid-Atlantische regio relatief laag zijn. Blijkbaar beperken de droge zomers in deze regio de vorming van een sterk humeuze toplaag en veel wortelbiomassa. De trends voor de twee Noord-Atlantische regio's zijn

echter vergelijkbaar. Een hogere N-depositie leidt blijkbaar niet automatisch tot een hogere wortelbiomassa. De relatie tussen wortelbiomassa en pH van de bodem was voor de hele dataset niet significant. Voor jonge duingraslanden was er wel een trend van lagere wortelbiomassa bij hogere pH, maar deze trend is gebaseerd op slechts zeven onderzoekslocaties.

Voor de bovengrondse biomassa is het verband met de organische stofvoorraad veel minder sterk ($r^2=0.38$, zie 9.3). Tijdens de bemonstering is alleen de bovengrondse biomassa van de vaatplanten meegenomen, en niet die van mossen en korstmossen. Om een indicatie van de bijdrage van (korst-)mossen aan het organisch stofgehalte van de bodem te krijgen, kan men bij benadering ook kijken naar de bedekking van de verschillende levensvormen in de vegetatieopname.

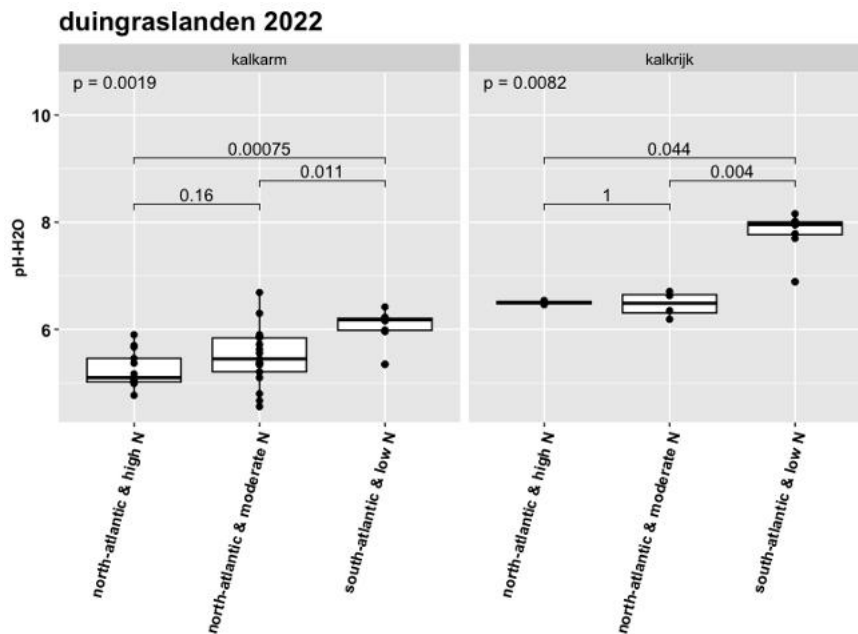


Figuur 0-3. Trends van wortelbiomassa in relatie tot organische stofvoorraad in de bodemtoplaag (0-10 cm). Bovenste grafiek uitgesplitst voor vegetatietype, onderste grafiek uitgesplitst voor regio's. De stippellijn geeft de relatie voor alle geselecteerde plots.

Om de effecten van klimaat, N-depositie en de bodem op wortel- en bovengrondse vaatplantbiomassa te ontrafelen is ook een multipele regressie uitgevoerd, met het neerslagoverschot in de zomer, de jaarlijkse neerslag, de jaargemiddelde temperatuur, de totale N-depositie en de pH-H₂O en organische stofvoorraad van de toplaag van de bodem als onafhankelijke variabelen, en met backward selection van de regressietermen op basis van AIC. Dit is gedaan voor de duingraslanden in de dataset van 2022. Na de modelselectie werden voor zowel bovengrondse als wortelbiomassa de jaarlijkse neerslag, de jaargemiddelde temperatuur, en pH-H₂O verder buiten beschouwing gelaten. Het model voor de wortelbiomassa liet een positief effect zien van het neerslagoverschot in de zomer en de organische stofvoorraad, en een negatief effect van de totale N-depositie. Dit model had een hoge totale verklaarde variantie ($r_{adj}^2=0,81$), waarbij de organische stofvoorraad de grootste invloed had met een partiële variantie van 0,81. De invloed van neerslagoverschot en N-depositie was veel kleiner, met een partiële variantie van respectievelijk 0,10 en 0,16. Dit impliceert dat de wortelbiomassa het sterkste verband vertoont met de organische stofvoorraad. Het is natuurlijk wel de vraag wat hier kip en ei is. De wortelbiomassa kan hoog zijn doordat organische stof het watervasthoudend vermogen verhoogt, en een bron is van nutriënten. Maar de hoeveelheid organische stof in de bodem kan ook toenemen bij hogere wortelbiomassa door de hogere input van dode wortels. Voor de bovengrondse biomassa was het effect van de organische stofvoorraad en het neerslagoverschot in de zomer positief, en van de N-depositie negatief, net als voor de wortelbiomassa. Wel was de verklaarde variantie van het regressiemodel veel lager (0,27). Ook verschilden neerslagoverschot, totale N-depositie en organische stofvoorraad minder in hun invloed, met een partiële variantie resp. 0,15, 0,18 en 0,23.

3.3.2 Patronen van pH en organisch stofvoorraad voor de verschillende regio's

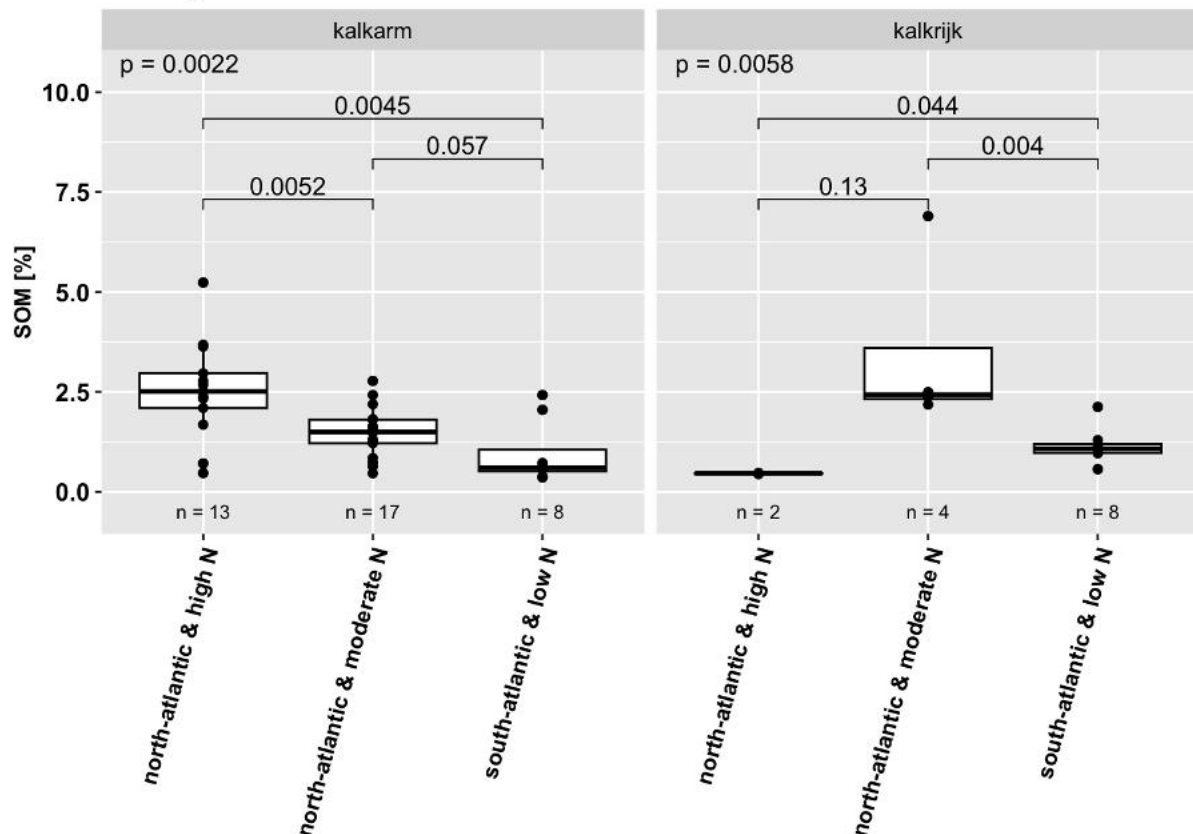
Voor de pH-H₂O van de bodem is voor de verschillende regio's een onderscheid gemaakt tussen kalkarme en kalkrijke duingebieden. Zoals verwacht was de pH significant hoger in kalkrijke dan in kalkarme gebieden, maar er zijn ook significante verschillen tussen de Zuid-Atlantische en de twee Noord-Atlantische regio's (Figuur 3.x). In de Zuid-Atlantische regio lag de pH-H₂O rond 6 in kalkarme bodems en rond 8 in kalkrijke bodems. In de twee Noord-Atlantische regio's was de pH-H₂O veel lager, met waarden rond 5 voor kalkarme en rond 6,5 voor kalkrijke bodems. Dit verschil in pH tussen de regio's kan te maken hebben met het verschil in klimaat. Door de warmere zomers en een groter neerslagtekort in de Zuid-Atlantische regio is de uitspoeling van kalk en andere bufferstoffen minder groot dan in de Noord-Atlantische gebieden, waardoor de pH zelfs in kalkarme duinen relatief hoog blijft. Ook de N-depositie kan van belang zijn voor de pH van de bodem, net als N-depositie de samenstelling van het moedermateriaal en ouderdom van de duinbodem.



Figuur 0-x. Boxplots van de pH-H₂O in de bodem verdeeld in kalkrijke en kalkarme duinen in alle duingraslanden plots van 2022. De significante verschillen tussen de verschillende klimatologische regio's en hoeveelheid N-depositie: Noord- of Zuid-Atlantisch en lage tot hoge N-depositie worden weergegeven (Mann-Whitney en Wilcoxon niet parametrische tests). NB: voor de kalkrijke gebieden zijn in de Noord-Atlantische regio alleen jongere duingraslanden bemonsterd.

Het organisch stofgehalte (SOM) laat tegenovergestelde trends zien (Figuur 3-7). In de kalkarme gebieden was het organisch stofgehalte relatief hoog in de Noord-Atlantische regio met hoge N-depositie, maar namen de waarden significant af in de Noord-Atlantische regio met matige N-depositie. In de Zuid-Atlantische regio was het organisch stofgehalte nog lager, en significant verschillend van beide Noord-Atlantische regio's. Dit kan samenhangen met de afname in N-depositie, maar ook met verschillen in klimaat. Door grotere droogtestress kan de productiviteit van de vegetatie en de accumulatie van organische stof in de Zuid-Atlantische regio lager zijn, terwijl de afbraak van organisch materiaal in de milde winters relatief snel kan verlopen. Ook kan de afbraak van organische stof hoger zijn door de hogere pH in de Zuid-Atlantische regio. Voor de kalkrijke gebieden is geen duidelijke stijgende of dalende trend voor SOM in de regio's N-depositie te zien. Dit is mogelijk het gevolg van de bemonstering van kalkrijke bodems in de Noord-Atlantische regio met hoge N-depositie, waarbij N-depositie alleen relatief jonge duingraslanden geselecteerd zijn, met een laag organisch stofgehalte.

duingraslanden 2022



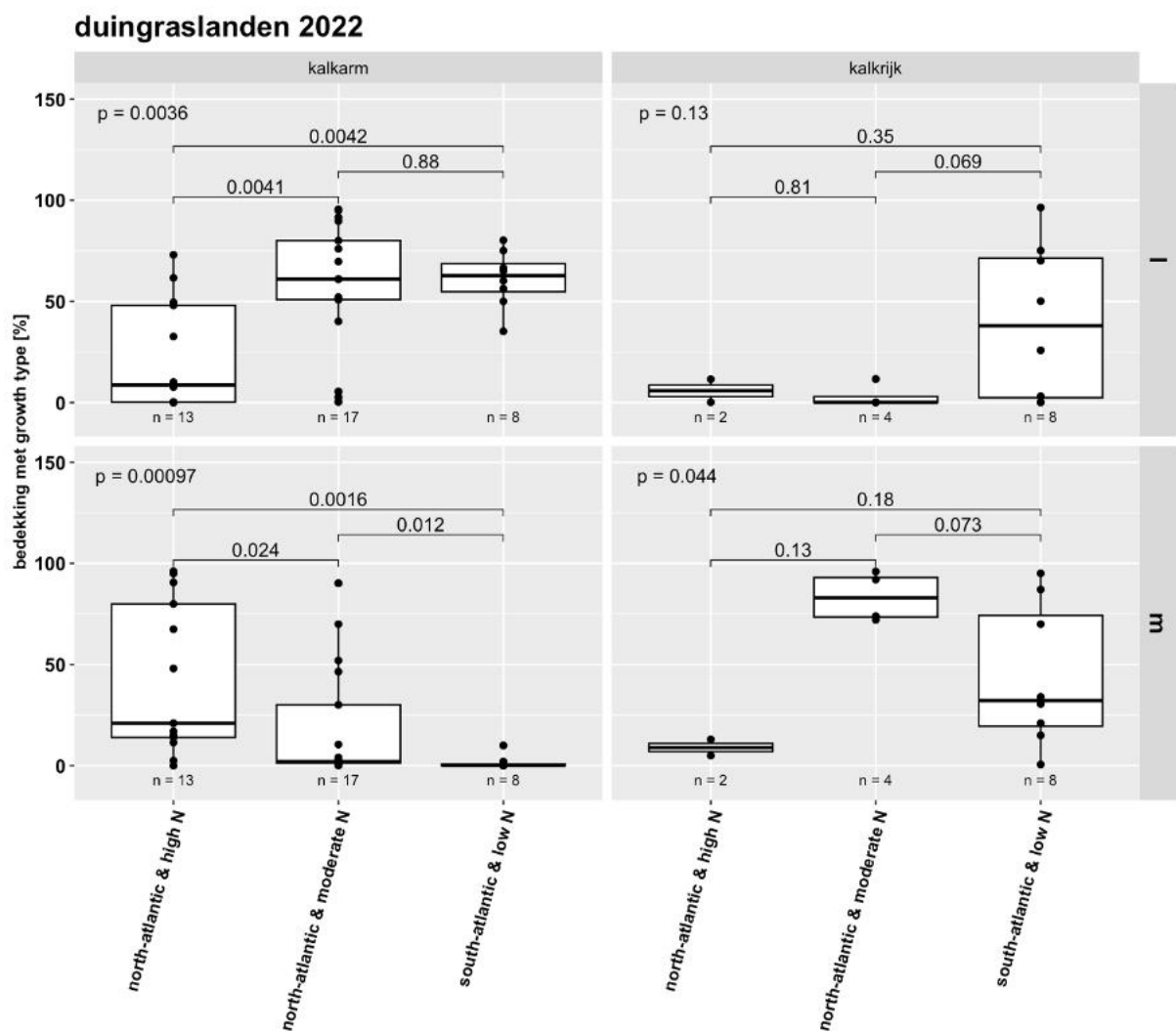
Figuur 0-4. Boxplots van het organisch stofgehalte [%] in de bodem verdeeld in kalkrijke en kalkarme duinen in alle duingraslanden plots van 2022. De significante verschillen tussen de verschillende klimatologische regio's en hoeveelheid N-depositie: Noord- of Zuid-Atlantisch en lage tot hoge N-depositie worden weergegeven (Mann-Whitney en Wilcoxon niet parametrische tests). NB: voor de kalkrijke gebieden zijn in de Noord-Atlantische regio alleen jongere duingraslanden bemonsterd.

De vraag is nu hoe groot de invloed is van klimaat en N-depositie op de accumulatie van organische stof. Daarvoor is een multiële regressie uitgevoerd over een bredere dataset dan alleen de plots uit 2022, met 106 locaties. Dit is gedaan om over een grotere spreiding over de klimaatgradiënt te kunnen beschikken. Wel zijn alleen oudere, gesloten duingraslanden geselecteerd, om pionierstadia met organisch stofarme bodems uit te sluiten. Tevens zijn alleen plots geselecteerd met bemonstering van de bodem op eenzelfde diepte van 0-10 cm diepte. Het regressiemodel was gebaseerd op het neerslagoverschot in de zomer, de jaartemperatuur en de totale N-depositie. De pH-H₂O van de bodem zat oorspronkelijk ook in het model, maar werd hieruit geëlimineerd door backward selectie. Het model met de resterende variabelen had een matige verklaarde variantie ($\text{radj}^2=0,57$). Het effect op de hoeveelheid organische stof in de bodem was negatief voor het neerslagoverschot in de zomer en de temperatuur, maar positief voor de N-depositie. N-depositie had het grootste aandeel in de variantie van de SOM pool (partiële r^2 van 0,58). Het neerslagoverschot had slechts een gering en negatief effect (minder SOM bij relatief natte zomers).

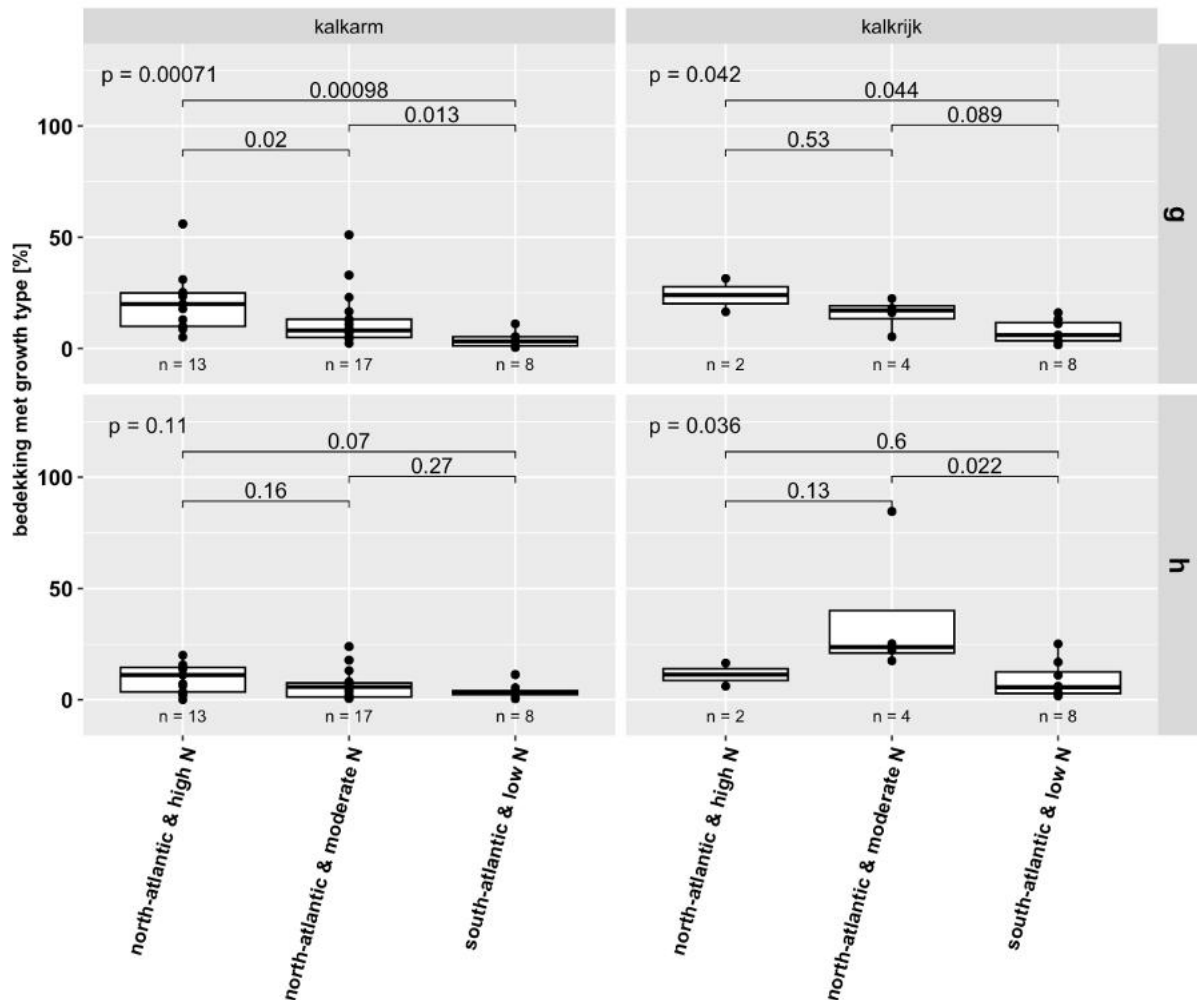
3.3.3 Patroon van bedekking met verschillende plant 'life forms' voor de verschillende regio's

In de kalkarme duingebieden is de bedekking van korstmossen significant hoger, en van mossen significant lager in de twee regio's met lage N-depositie dan in de Noord-Atlantische regio met hoge N-depositie (Figuur 3-8). In kalkrijke duinen zijn de patronen lastiger te duiden, omdat oude duingraslanden ontbreken in Noord-Atlantische regio met hoge stikstofgehalte. Als je deze regio buiten beschouwing laat, zijn er verder geen significante verschillen.

Bij de vaatplanten werden alleen voor de bedekking met grassen significante verschillen tussen de regio's gevonden (Figuur 3-8). De bedekking met grassen nam toe in regio's met een hogere N-depositie. Alleen in kalkarme gebieden waren deze verschillen significant, voor kalkrijke gebieden niet of allen zwak significant. De bedekking met kruiden verschilde niet of nauwelijks tussen regio's.



duingraslanden 2022



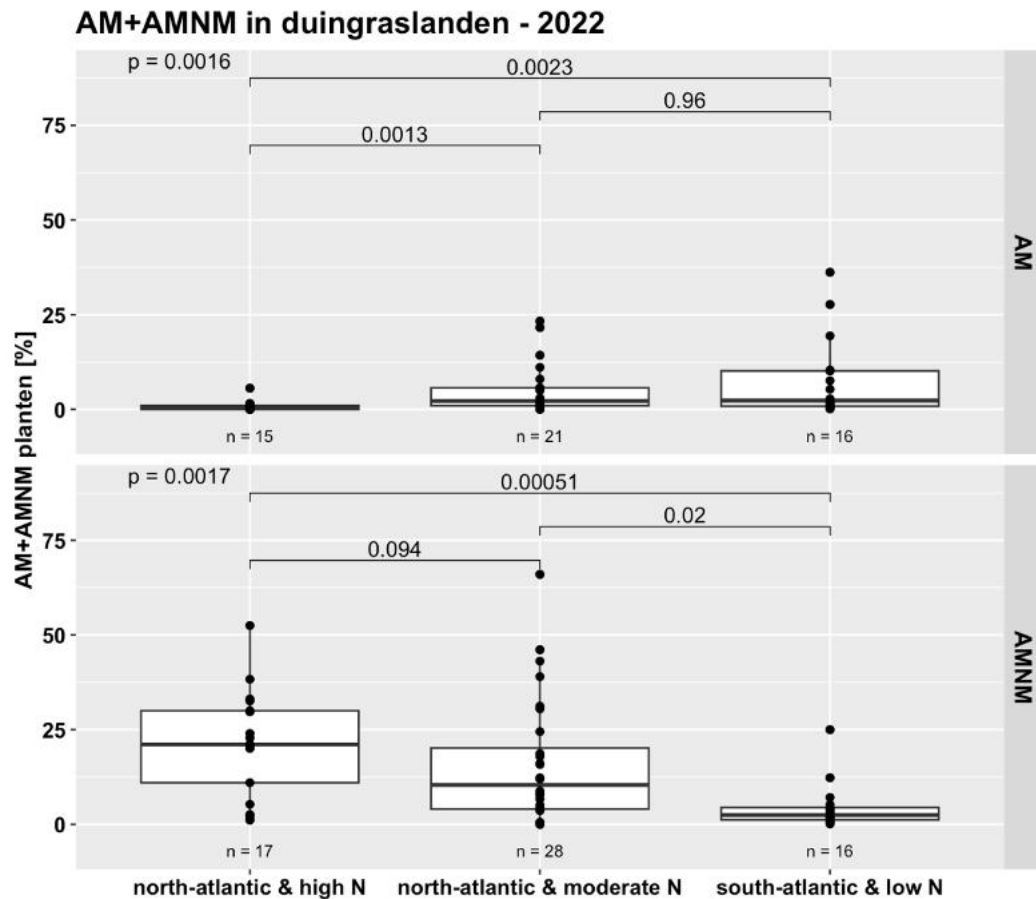
Figuur 0-5. Boxplots van de bedekkingen [%] met verschillende plant 'life forms'. Bovenste boxplot met korstmossen [l] en mossen [m], onderste met grassen [g] en kruiden [h] in alle duingraslanden plots van 2022, met onderscheid tussen kalkrijke en kalkarme duinen. De significante verschillen tussen de verschillende klimatologische regio's (Noord- of Zuid-Atlantisch) en hoeveelheid N-depositie (lage tot hoge N-depositie) worden weergegeven (Mann-Whitney en Wilcoxon niet parametrische tests).

3.3.4 Patroon van mycorrhiza associaties

Binnen de vegetatie komen verschillende types mycorrhiza voor (zie 2.2.7 voor toelichting). In de gebruikte dataset hebben veel plantensoorten geen koppeling met een mycorrhizatype (NM, Bijlage), omdat mossen en korstmossen zijn meegenomen als NM. De bedekking van vaatplanten met een EM of ER mycorrhiza is zeer laag in duingraslanden; alleen AM- en AM/NM-planten hebben hogere bedekkingen (Bijlage 1).

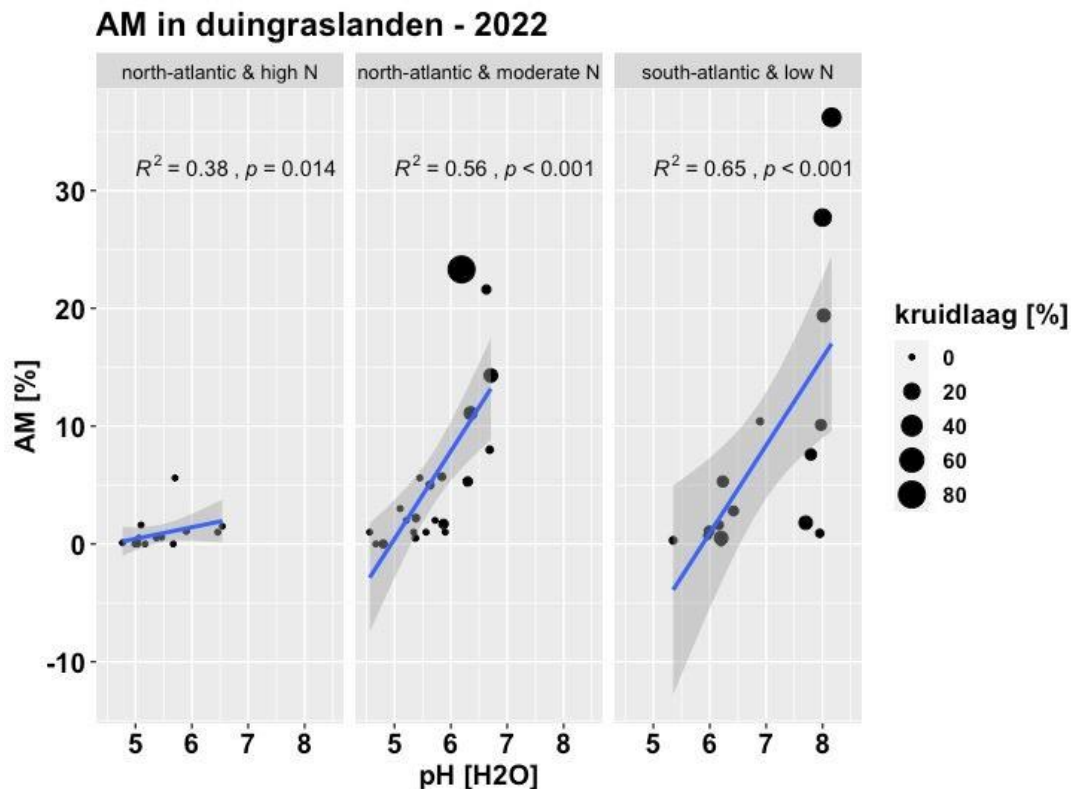
De bedekking van AM- en AM/NM-planten is vrij laag door de dominantie van mossen en korstmossen, maar wel significant verschillend tussen de regio's (Figuur 3-9). De bedekking van AM-planten is significant lager bij hoge dan bij lage N-depositie. Voor de AM/NM-planten met facultatieve of zonder mycorrhiza is dit juist andersom. Deze hebben een hogere bedekking bij een

hoge N-depositie. Hierbij moet wel een kanttekening gemaakt worden, omdat er tussen de regio's ook verschillen zijn in klimaat en pH van de bodem. Met deze beperkte dataset kan de invloed van klimaat of pH er niet uitgehaald worden. Maar hoe dan ook is er binnen de Noord-Atlantische regio's een significant verschil in bedekking met AM-planten en AM/NM-planten tussen gebieden met een matige en hoge N-depositie.



Figuur 0-6. Boxplots van de bedekkingen [%] met AM- en AM/NM-planten in alle duingraslanden plots van 2022. De significante verschillen tussen de verschillende klimatologische regio's en hoeveelheid N-depositie: Noord- of Zuid-Atlantisch en lage tot hoge N-depositie worden weergegeven (Mann-Whitney en Wilcoxon niet parametrische tests).

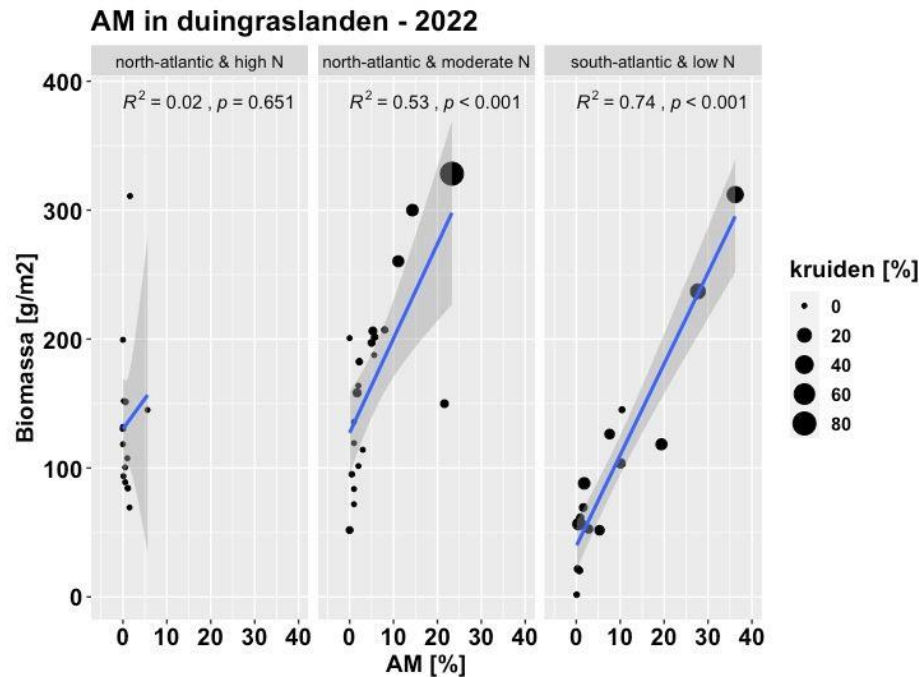
De bedekking van AM- en AM/NM-planten is ook gecorreleerd aan de pH-H₂O van de bodem (Figuur 0-7). Hoe hoger de pH-waarde, des te hoger is de bedekking met AM-planten. Ook hierbij wordt de invloed van N-depositie weer duidelijk. AM-planten met een hogere bedekking komen alleen voor in de regio's met een lage en matige N-depositie. De range van de pH gradiënt is in beide Noord-Atlantische regio's vrijwel hetzelfde: pH_{H₂O} 4,5-6,5.



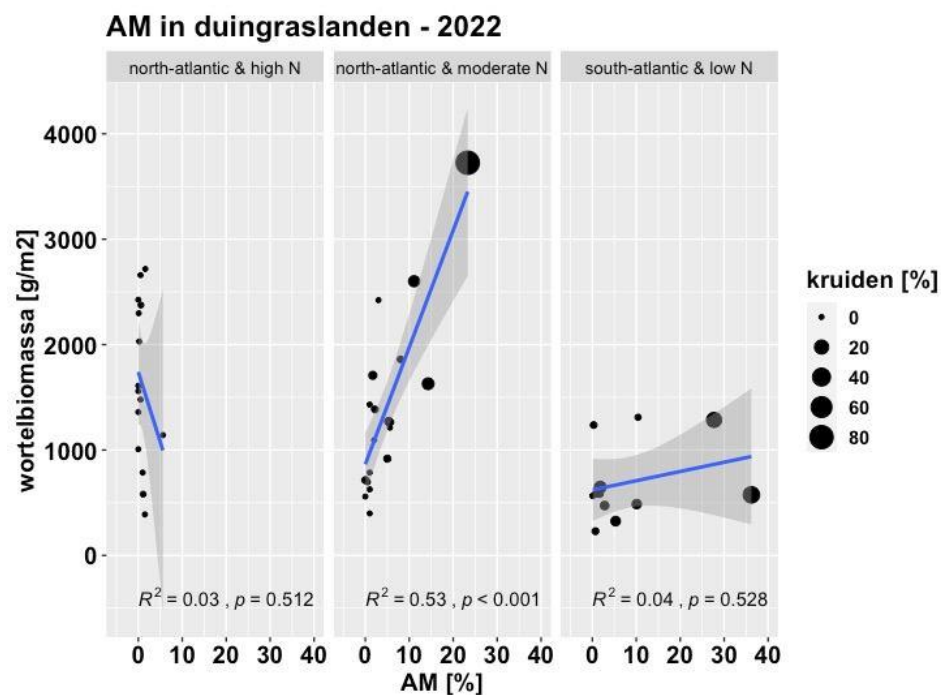
Figuur 0-7. De bedekking obligate AM-planten [%] in de duingraslanden (zonder zandzegge dominanties en heideplots) in relatie tot pH-H₂O van de bodemtoplaag met onderscheid voor de verschillende klimatologische regio's en hoeveelheid N-depositie (Noord- of Zuid-Atlantisch en lage tot hoge N-depositie). De punten zijn groter naarmate de bedekking met kruiden en grassen [%] toeneemt.

De vraag is verder of er ook relatie bestaat tussen de bedekking met AM-planten en bovengrondse of ondergrondse biomassa. Voor de bovengrondse biomassa is dit voor de Zuid-Atlantische regio een sterk positief, lineair verband (Figuur 3-8). Dit hangt mogelijk samen met de algehele toename in bedekking van de kruidlaag bij hogere bovengrondse biomassa. In de Noord-Atlantische regio bestaat een positief verband alleen bij een matige N-depositie. Voor de wortelbiomassa is er alleen een positief verband met AM-planten voor de Noord-Atlantische regio met matige stikstof depositie (Figuur 3-9).

De combinatie van plantenstrategieën van verschillende life forms en mycorrhiza typen laten voor de combinaties AM-kruiden of AM-grassen geen ander beeld zien dan voor alle AM-planten tezamen; alleen zijn de verbanden soms zwakker (Bijlage).



Figuur 0-8. De bovengrondse vaatplantbiomassa in relatie tot de bedekking met obligate AM-planten in de duingraslanden (zonder zandzegge dominanties en heideplots) met onderscheid voor de verschillende klimatologische regio's en hoeveelheid N-depositie (Noord- of Zuid-Atlantisch en lage tot hoge N-depositie). De punten zijn groter naarmate de bedekking met kruiden en grassen toeneemt.



Figuur 0-9. De bedekking met obligate AM-planten in de duingraslanden (zonder zandzegge dominanties en heideplots) ten opzichte van de ondergrondse wortelbiomassa [g/m²]. De data is verdeeld over de verschillende klimatologische regio's en hoeveelheid N-depositie: Noord- of Zuid-Atlantisch en lage tot hoge N-depositie. De punten worden groter naarmate de bedekking met kruiden en grassen [%] toeneemt (schatting uit de vegetatieopnames).

Groeivorm wortelstelsel en andere planteigenschappen

Een uitgebreide definitie van alle typen wortelstelsel is te vinden in Bijlage 1. De meeste kruiden hebben een penwortel, en de meeste grassen een sterk vertakt wortelstelsel met wortels van gelijke grootte, zonder een hoofdwortel. Korstmossen hebben doorgaans geen wortels en de meeste mossen hebben korte rhizoïden en geen groot wortelstelsel. Voor de wortelstelsel-typen kon geen duidelijk verband met regio's, kalkrijkdom, boven of ondergrondse biomassa of relatie met andere plantstrategieën gevonden worden. Alleen verschillen in de bedekking van mossen en korstmossen kwamen naar voren, maar dit aspect is al eerder aan de orde geweest (zie Bijlage of ook bijv. fig. 3-8). Ook voor de andere planteigenschappen was de beschikbaarheid van data simpelweg te laag. Daarnaast wordt bijvoorbeeld de plant woodiness een op een gekoppeld aan de life-forms, wat daardoor geen nieuwe informatie oplevert (zie Bijlage).

4 **Patroon van fosfor- en ijzer-fracties in bodem op en invloed daarvan op de vegetatie**

4.1 **Samenvatting**

In dit hoofdstuk wordt de vraag besproken of verschillen in bewortelingspatronen in de duinen kunnen worden verklaard door verschillen in P-beschikbaarheid, en de rol hierbij van kalk, pH, organische stof (SOM) en ijzer.

In het eerste deelonderzoek is een P-fractionering gekoppeld aan een experiment met adsorptie van fosfaat voor de Ah, AC, C1 en C2 horizont in drie karakteristieke duinbodems. Anorganisch P en calciumfosfaat waren dominant in kalkrijke bodems, terwijl ijzergebonden P er wel was, maar vooral sterk gebonden. In verzuurde, ijzerrijke bodems was calciumfosfaat vrijwel verdwenen, en namen organisch en ijzergebonden P, die elkaar deels overlappen, toe tot de helft of meer van de totale hoeveelheid P. Wel was ijzergebonden P in ijzerrijke bodem vooral sterk gebonden, en bestond deze in de bovengrond waarschijnlijk maar voor een klein deel uit labiel organisch P. In ontcalcite, ijzerarme bodem was ijzergebonden P in de bovengrond echter vooral zwak gebonden, en bestond voor een groot deel uit labiel organisch P.

De adsorptie van fosfaat accentueerde vooral verschillen tussen ijzerrijk en ijzerarm. In ijzerrijke bodems trad snelle chemisorptie op in zowel de kalkrijke als ontcalcite bodem. Ondanks de hoge waarden voor amorf Fe+Al was echter slechts een klein deel van het sorptiecomplex snel beschikbaar, wat wijst op binding aan Fe+Al (hydr)oxiden, die voor sterke P-binding zorgen, maar weinig bindingsplaatsen aan de oppervlakte hebben. Bij een tijdsduur van vier dagen nam de P-adsorptie echter verder toe door gestage diffusie naar interne bindingsplaatsen, waar P waarschijnlijk sterker werd gebonden. In ijzerarme bodem was de hoeveelheid geadsorbeerd P na 24 uur veel hoger dan in ijzerrijke bodems, en was het grootste deel van het sorptiecomplex bezet met P. Binnen vier dagen nam de hoeveelheid geadsorbeerd P echter weer af, wat aangeeft dat dit relatief zwak was gebonden. Amorf Fe+Al kwam hier waarschijnlijk vooral voor in complexen met organische stof, die voor een groot, maar zwak reactief oppervlak zorgen, waaraan P zwak wordt gebonden.

In het tweede deelonderzoek is een analyse uitgevoerd van amorf Fe en ijzergebonden P in 76 kalkrijke en kalkarme duinbodems uit Frankrijk, België, Nederland, Duitsland en Denemarken. Ook hierin bleek dat kalkrijke duinen wel meer Fe en ijzergebonden P kunnen bevatten dan kalkarme, maar dat dit niet per se leidt tot hogere P-beschikbaarheid en meer biomassa. In kalkrijke duinen (pH > 6) was de wortelbiomassa alleen gecorreleerd met SOM, in positieve zin. In kalkarme duinen was de wortelbiomassa positief gecorreleerd met SOM en ijzergebonden P, maar negatief met pH.

In het derde deelonderzoek is voor 25 locaties in de kalkarme duinen een meer gedetailleerde fractionering uitgevoerd van Fe en P. Het vegetatietype duingrasland kwam alleen voor bij een pH-H₂O rond 5 en 6. Rond pH 4 bestond de vegetatie uit zandzeggeruigte en duinheide. Bij een hoge pH bestond P in de bodem vooral uit anorganisch P, maar bij lage pH vooral uit organisch en ijzergebonden P. Ook vond van hoge naar lage pH een omslag plaats van mineraal naar organisch gebonden Fe+Al. De wortelbiomassa was laag bij een grotere voorraad aan anorganisch P, maar nam significant toe bij meer organisch en ijzergebonden P.

In het vierde deelonderzoek zijn de resultaten vergeleken met eerdere metingen in en rond stuifkuilen, die de aanleiding waren voor het huidige onderzoek in 2022. In zowel het huidige als het voorgaande onderzoek was de relatie tussen wortelbiomassa negatief voor pH, en positief voor SOM. Ook nam in beide onderzoeken de wortelbiomassa af bij een hoger percentage in anorganisch P, en toe bij een hoger percentage in organisch Fe.

In het vijfde deelonderzoek zijn de relaties tussen P-beschikbaarheid en de soortensamenstelling en bedekking van de kruidlaag nader onderzocht, met name wat betreft verschillen in mycorrhiza. De totale soortenrijkdom van de kruidlaag nam significant toe bij hoge pH, en af bij lage pH en hoge waarden voor ijzergebonden P, en amorf en organisch Fe. Anorganisch P had een positieve invloed op de soortenrijkdom en de bedekking aan AM-planten, maar organisch en ijzergebonden P vertoonden juist negatieve correlaties, net als amorf en organisch Fe. Voor AM/NM- en ER-planten was anorganisch P echter vooral negatief, maar organische en ijzergebonden P-fracties juist positief. Het onderzoek geeft nieuwe inzichten in de vorm en binding van ijzergebonden P, en biedt een betere onderbouwing voor verschillen in P-beschikbaarheid. In kalkrijke duinen is de P-beschikbaarheid laag door dominantie van calciumfosfaat, dat slecht oplosbaar is bij hoge pH, maar ook omdat ijzergebonden P sterk is gebonden aan mineraal Fe+Al. De vegetatie neemt slecht-beschikbaar P bij hoge pH waarschijnlijk vooral op via samenwerking met arbusculaire mycorrhiza. Omdat de pH in kalkrijke duinen ook in oudere stadia relatief hoog kan blijven, hangt een hoge wortelbiomassa vooral samen met meer organische stof. Dit is deels een zichzelf versterkend proces, omdat organische stof belangrijk is voor het vochtvasthoudend vermogen en mineralisatie van organisch N, maar ook omdat dode wortels een belangrijke bron zijn van organische stof.

4.2 Resultaten

4.2.1 Deelonderzoek 1: adsorptie van fosfaat

De bodemeigenschappen van de drie locaties die zijn gebruikt voor het adsorptie-experiment zijn weergegeven in Tabel 4-1. In de kalk- en ijzerrijke Meijendel locatie waren pH, kalkgehalte en amorf Fe+Al hoog in alle bodemhorizonten. In de ijzerrijke, maar oppervlakkig ontcalcite locatie van Meijendel was de hoeveelheid amorf Fe+Al in de toplaag van de bodem ook hoog, maar waren pH en kalkgehalte lager dan in MK. De ijzerarme en kalkarme locatie in Schoorlse duinen had systematisch lagere waarden voor pH, kalk en amorf Fe+Al dan MK en MO.

In alle locaties waren kalkgehalte en/of pH in de toplaag van de bodem lager dan in het dieper gelegen moedermateriaal, door ontkalking en verzuring in de bovengrond. Het organisch stofgehalte (SOM) en amorf Fe+Al was daarentegen hoger in de AC en Ah.

Tabel 0-1. Bodemeigenschappen in verschillende horizonten en duingebieden met verschillende gehalten aan kalk, ijzer en P. MK = Meijendel kalkrijk en ijzerrijk, MO = Meijendel ont kalkt en ijzerrijk, en SD = Schoorlse duinen kalkarm en ijzerarm. De waarden zijn gemiddelde waarden (n = 2). De waarden per m² oppervlak zijn gebaseerd op een bodemlaag van 5 cm dikte.

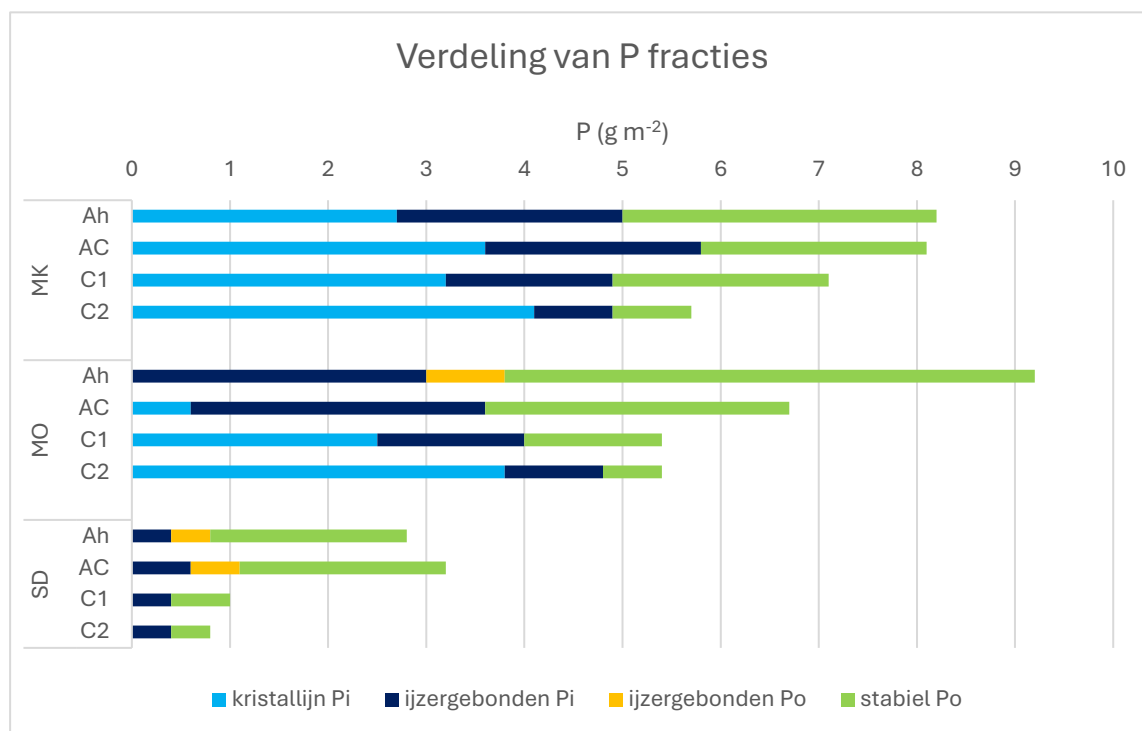
		C2 (60-90)	C1 (25-60)	AC (5-25)	Ah (0-5)
pH CaCl ₂	MK	7.4	6.9	6.8	6.8
	MO	7.4	5.2	4.6	4.4
	SD	4.6	4.3	3.9	3.6
Kalkgehalte (%)	MK	3.0	2.8	2.0	1.7
	MO	1.7	0.0	0.0	0.0
	SD	0.0	0.0	0.0	0.0
SOM (kg m ⁻²)	MK	0.0	0.5	0.8	0.9
	MO	0.0	0.3	0.7	1.4
	SD	0.1	0.2	0.9	2.5
Totaal amorf Fe+Al (mmol m ⁻²)	MK	398	551	650	610
	MO	258	427	1174	959
	SD	240	175	462	276

De verdeling van P over verschillende fracties verschilde vooral tussen kalkrijke en ont kalkte of kalkarme bodems. In de bovengrond van de kalk- en ijzerrijke MK locatie was anorganisch P met 60-72% de belangrijkste fractie, waarvan minimaal de helft bestond uit calciumfosfaat (Figuur 4-1). In het moedermateriaal bestond het overgrote deel van de P uit calciumfosfaat. Organisch en ijzergebonden P was in het moedermateriaal nog nauwelijks aanwezig, maar organisch P telde in de bovengrond mee voor ongeveer een derde van de totale hoeveelheid P, en ijzergebonden P voor ongeveer een kwart.

Ook de gedeeltelijk ont kalkte, ijzerrijke locatie MO waren anorganisch P en calciumfosfaat de belangrijkste P-fracties in het moedermateriaal. In de bovengrond nam anorganisch P echter af tot 35-53% van de totale hoeveelheid P, en was calciumfosfaat vrijwel niet meer aanwezig. Organisch P nam echter toe tot meer dan de helft van de totale hoeveelheid P, en ijzergebonden P tot bijna de helft. In de bovengrond van MO bestond ijzergebonden P waarschijnlijk vooral uit fosfaat, en maar voor een klein deel aantoonbaar uit organisch P.

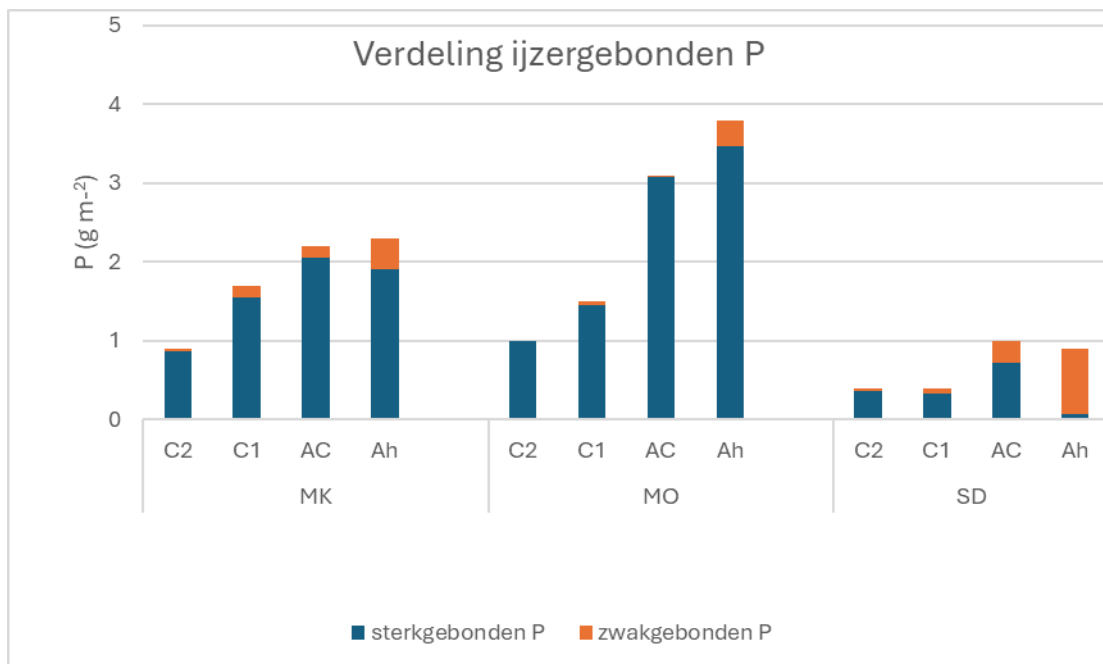
In het moedermateriaal van de kalk- en ijzerarme locatie SD was de hoeveelheid anorganisch P veel kleiner dan in MK en MO. In de bovengrond nam de hoeveelheid anorganisch P iets toe, maar de relatieve bijdrage nam af tot 20% van de totale hoeveelheid P. Organisch P was in alle horizonten

belangrijk, maar nam in de Ah toe tot 80% van totaal P. In de bovengrond van SD bestond net als in de ontkalkte MO ongeveer de helft van totaal P uit ijzergebonden P. De ijzergebonden P bestond in de bovengrond van SD echter voor een groot deel uit organisch P, in plaats van uit fosfaat.



Figuur 0-1. Verdeling van P-fracties in verschillende duinbodems en horizonten. Pi = anorganisch P (fosfaat); Po = organisch P. Voor de hoeveelheid kristallijn Pi en ijzergebonden Po zijn minimumschattingen gebruikt. De waarden zijn gemiddelden ($n = 2$). De waarden per m² oppervlak zijn gebaseerd op een bodemlaag van 5 cm dikte.

De ijzergebonden P fractie kon verder worden verdeeld over sterk- en zwakgebonden P, op basis van het verschil tussen de extracties met ammoniumoxalaat en CaCl₂ (Figuur 4-2). Zoals eerder aangegeven was de totale hoeveelheid ijzergebonden P hoger in de ijzerrijke MK en MO locaties dan in de ijzerarme locatie SD, en nam deze toe van het dieper gelegen moedermateriaal naar de toplaag. In alle locaties bestond ijzergebonden P in het moedermateriaal vrijwel alleen uit sterkgebonden P. In alle locaties nam zwakgebonden P in de toplaag toe, waarschijnlijk als gevolg van de accumulatie van organische stof. Dit was echter vooral het geval in de ijzerarme locaties SD, waar zwak gebonden P zelfs ongeveer 30% van de ijzergebonden P uitmaakte in de AC horizont, en bijna 90% in de Ah. Ook was de hoeveelheid P die vrijkwam na desorptie van de verse monsters in gedestilleerd water voor de Ah van SD veel hoger dan voor andere horizonten of locaties, en correleerde deze sterk met de hoeveelheid zwakgebonden P ($R^2 = 0,93$).



Figuur

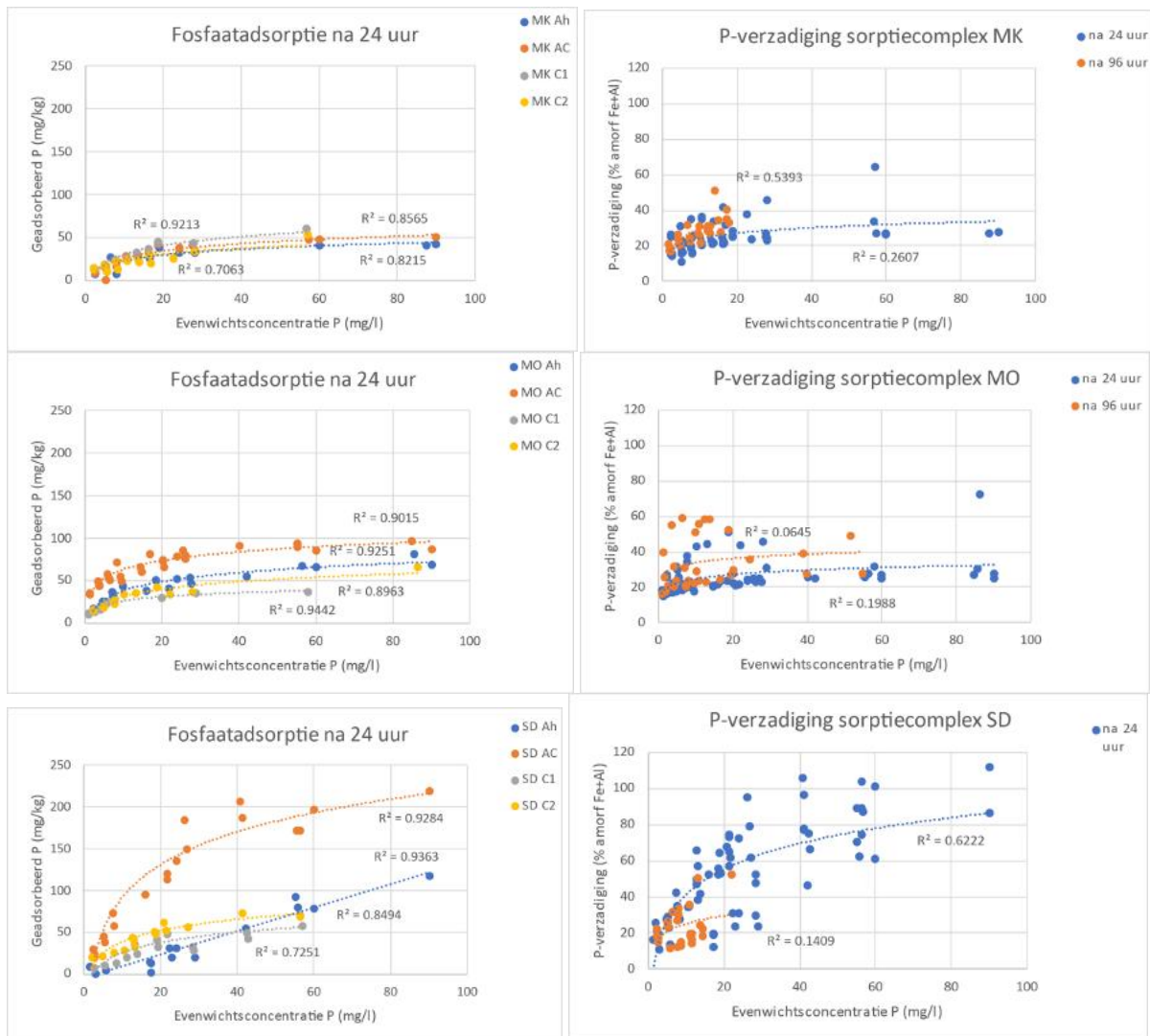
0-2: De verdeling van ijzergebonden P over sterk- en zwakgebonden P in verschillende duingebieden en bodemhorizonten. MK = Mijndel kalkrijk, MO = Meijndel ontkalkt en SD = Schoorlse duinen. De waarden zijn gemiddelden ($n = 2$). De waarden per m^2 oppervlak zijn gebaseerd op een bodemlaag van 5 cm dikte.

Na aanrijking met fosfaat verschilde de hoeveelheid geadsorbeerd P significant tussen de drie locaties (Figuur 4-3). Na 24 uur was er in de kalk- en ijzerrijke MK weinig verschil tussen horizonten, en was de adsorptie van P substantieel lager dan in de deels ontkalkte en kalkarme MO en SD. Ook werd het plafond in MK bij relatief lage P-belading al bereikt, wat duidt op snelle chemisorptie aan oppervlakkige bindingsplaatsen. Het sorptiecomplex werd inclusief de al aanwezige ijzergebonden P na 24 uur voor slechts 30% bezet. Na 96 uur was de P-adsorptie echter gemiddeld hoger dan na 24 uur, en leek verder toe te nemen. Dit duidt op diffusie van fosfaat naar meer verborgen microporiën in het sorptiecomplex. Bij de langere tijdsduur werd het plafond in P-adsorptie nog niet bereikt, maar dit is vooral door gebrek aan metingen bij hoge belading.

In de ijzerrijke, maar gedeeltelijk ontkalkte locatie MO was de P-adsorptie na 24 uur iets hoger dan in locatie MK, vooral in de AC-horizont. De P-verzadiging van het sorptiecomplex was echter even laag. Dit betekent dat de hogere P-adsorptie in MO vooral te danken was aan de vorming van amorf Fe+Al en vergroting van het sorptiecomplex bij verzuring van de bodem. Ook in MO trad echter in de eerste 24 uur vooral snelle chemisorptie op, en ook pas bij 96 uur diffusie naar meer verborgen gelegen bindingplaatsen.

In de ijzer- en kalkarme locatie SD was de P-adsorptie na 24 uur significant hoger dan in de locaties MK en MO, en dan vooral in de AC-horizont. Dit was met name in de Ah en AC echter niet als gevolg van snelle chemisorptie. In plaats daarvan vond er gestage diffusie plaats naar microporiën in het sorptiecomplex. In de Ah waren zowel P-adsorptie als P-verzadiging lager dan in de AC, waarschijnlijk

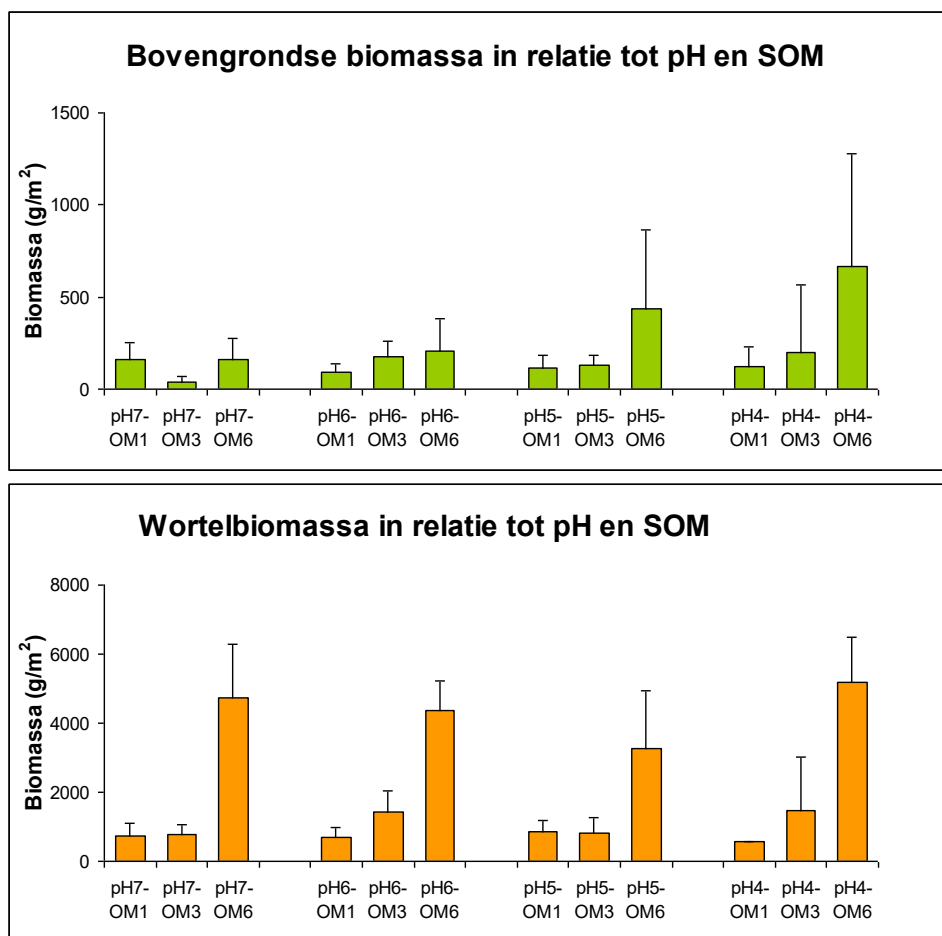
door sterkere concurrentie met organische zuren. Voor de AC, C1 en C2 horizonten was de P-verzadiging van het sorptiecomplex in SD echter substantieel hoger dan in MK en MO, en kon deze ondanks de lage gehalten aan amorfe Fe+Al oplopen tot 100%. Na vier dagen nam de hoeveelheid geadsorbeerd fosfaat echter weer af, mogelijk als gevolg van hoge concentraties humuszuren, die daarmee gaan concurreren. In ieder geval wijst deze afname erop dat het geadsorbeerde fosfaat relatief zwak was gebonden.



Figuur 0-3: Patronen in P-adsorptie na 24 uur en P-verzadiging van het sorptiecomplex na 24 en 96 uur bij verschillend aanbod van fosfaat in verschillende duingebieden en bodemhorizonten. MK = Meijndel kalkrijk MO = Meijndel ontkalkt en SD = Schoorlse duinen kalkarm. De waarden zijn weergegeven per kg bodem, maar de patronen verschilden niet wezenlijk van die per m² oppervlakte.

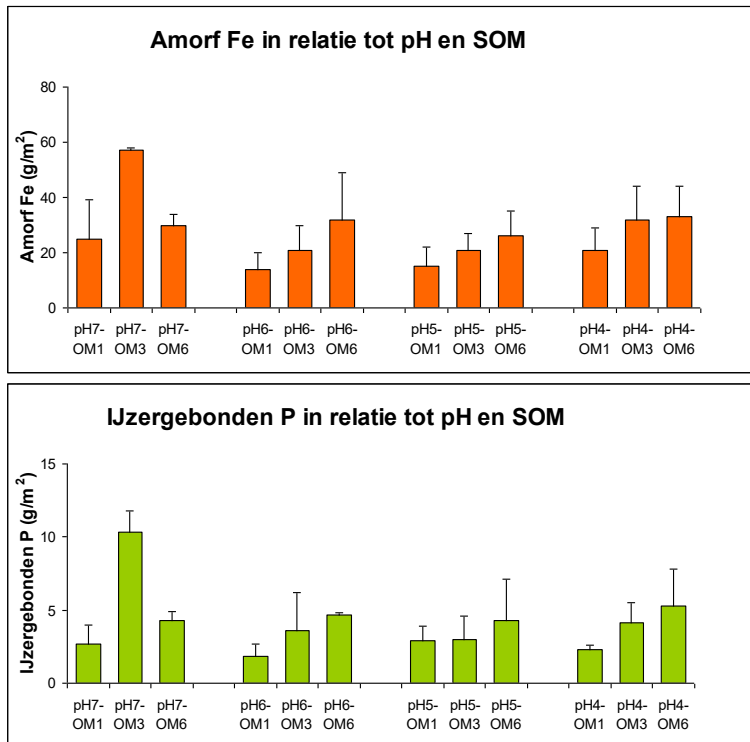
4.2.2 Deelonderzoek 2: amorf Fe en ijzergebonden P in kalkrijke en kalkarme duinen

In hoofdstuk 3 is voor de dataset uit 2022 met 56 locaties beschreven dat de wortelbiomassa vooral sterk toenam bij hoge organisch stofgehalten, en dat het effect van pH-H₂O gering was. Dit is ook zo in de dataset met 80 locaties in hoofdstuk 4. Voor de bovengrondse biomassa wordt organische stof pas belangrijk als de pH van de bodem daalt naar waarden rond pH 5 (Figuur 4-4). Voor de wortelbiomassa kwamen in alle pH-klassen hoge waarden echter vrijwel alleen voor bij relatief veel organische stof.



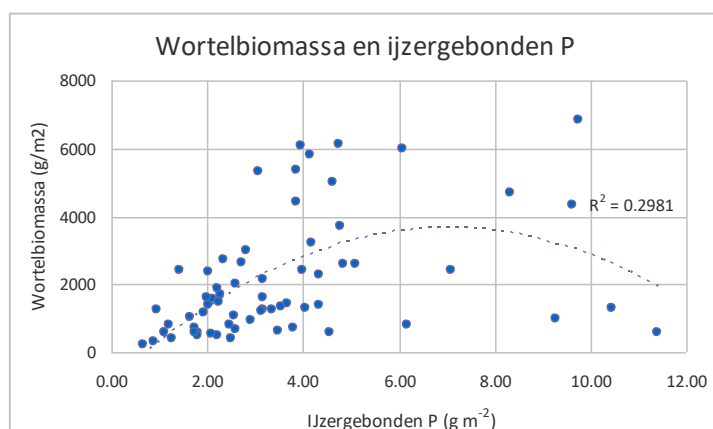
Figuur 0-4: Het gecombineerde effect van pH en SOM op de bovengrondse en wortelbiomassa in kalkrijke en kalkarme duinen. De weergegeven kolommen zijn gemiddelde waarden + standaarddeviaties voor een bepaalde combinatie van pH en SOM ($n = 80$). De locaties zijn ingedeeld in vier pH-klassen: pH 7 = pH > 6.9; pH 6 = pH 5.5 - 6.9; pH 5 = pH 4.7 - 5.5 en pH 4 = pH < 4.7, en drie OM-klassen: OM 1 = OM < 2 kg/m²; OM 3 = OM 2-4 kg/m² en OM 6 = OM > 4 kg/m².

Amorf Fe en ijzergebonden P vertoonden allebei een significante correlatie met pH ($R^2 = 0.31$ en 0.14) en SOM ($R^2 = 0.23$ en 0.20). De relatie met organische stof was lineair, met hogere waarden voor Fe en ijzergebonden P bij hoge waarden voor organische stof (Figuur 4-5). De relatie met pH was echter niet lineair, maar kwadratisch, met hoge waarden voor amorf Fe en ijzergebonden P bij zowel hoge als lage pH.



Figuur 0-5: Het gecombineerde effect van pH en SOM op de hoeveelheid amorf Fe en ijzergebonden P in de bodem (0-10 cm) van kalkrijke en kalkarme duinen ($n = 80$). De weergegeven kolommen zijn gemiddelde waarden + standaarddeviaties voor een bepaalde combinatie van pH en OM. De locaties zijn ingedeeld in vier pH-klassen: pH 7 = pH > 6.9, pH 6 = pH 5.5- 6.9; pH 5 = pH 4.7- 5.5 en pH 4 = pH < 4.7, en drie OM-klassen: OM 1 = OM < 2 kg/m²; OM 3 = OM 2-4 kg/m² en OM 6 = OM > 4 kg/m².

Voor de bovengrondse biomassa was de relatie met ijzergebonden P niet significant ($R^2 = 0.04$). Ook voor de wortelbiomassa waren de patronen niet helemaal zoals verwacht. De wortelbiomassa vertoonde een kwadratisch verband met ijzergebonden P, met lage wortelbiomassa bij zowel lage als hoge gehalten aan ijzergebonden P (Figuur 4-6).



Figuur 0-6: De relatie tussen ijzergebonden P in de toplaag van de bodem (0-10 cm) en de wortelbiomassa in kalkrijke en kalkarme duinen ($n = 80$). Deze correlatie is significant ($p < 0.05$).

Voor de wortelbiomassa verschilden de relaties met pH, organische stof en ijzergebonden P dan ook sterk tussen kalkhoudende en kalkarme duinen (

Tabel 0-2). In de kalkhoudende duinen met pH hoger dan 6 correleerde de wortelbiomassa positief met de voorraad organische stof in de bodem, maar niet met pH en ijzergebonden P. In deze duinen speelden pH en ijzergebonden P voor zowel de bovengrondse als de wortelbiomassa geen rol. In kalkarme en ontkalkte duinen met pH lager dan 6 was de wortelbiomassa echter niet alleen positief gecorreleerd met organische stof, maar ook met ijzergebonden P. Ook was de relatie tussen wortelbiomassa en pH significant negatief.

Tabel 0-2: Onderlinge relaties tussen pH, de voorraad organische stof en de hoeveelheid ijzergebonden P, en met bovengrondse en wortelbiomassa in kalkrijke (pH > 6; n = 23-26) en kalkarme (pH < 6; n = 42-49) duinen. De waarden zijn R²-waarden; alleen significante correlaties (p < 0.05) zijn weergegeven. Rood = negatief verband; groen = positief verband.

	pH > 6	pH < 6
pH vs organische stof	ns	0.13
Ijzergebonden P vs pH	ns	0.23
Ijzergebonden P vs organische stof	ns	0.40
Bovengrondse biomassa vs pH	ns	ns
Bovengrondse biomassa vs organische stof	ns	ns
Bovengrondse biomassa vs ijzergebonden P	ns	ns
Wortelbiomassa vs pH	ns	0.39
Wortelbiomassa vs organische stof	0.93	0.77
Wortelbiomassa vs ijzergebonden P	ns	0.40

4.2.3 Deelonderzoek 3: patronen in P en Fe in kalkarme duinen

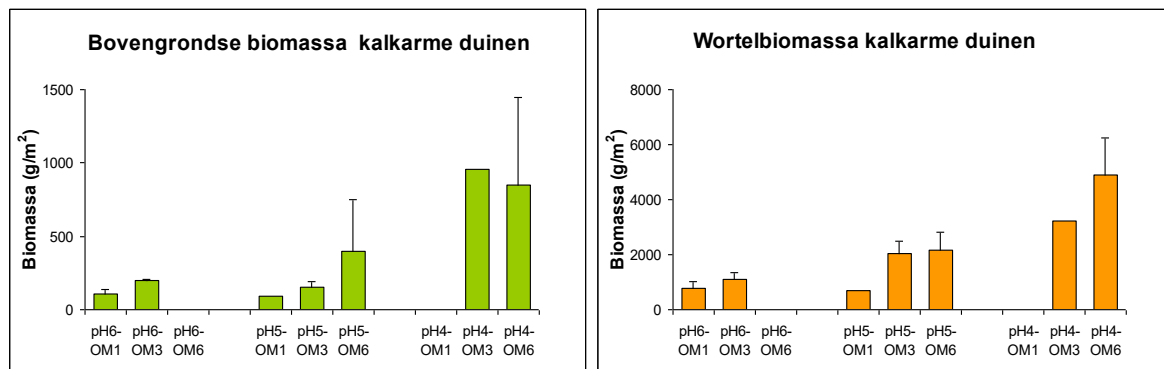
In de dataset van 25 kalkarme duinlocaties was de pH maximaal 6,5, wat aangeeft dat er geen kalk meer in de bodem zit, en de pH dus ook niet op een hoog niveau gebufferd kan worden. In kalkarme duinen leidt accumulatie van organische stof dan relatief snel tot daling van de pH. In tegenstelling tot de kalkrijke duinen waren pH en organische stof in de kalkarme duinen dan ook onderling sterk gecorreleerd ($R^2 = 0.53$).

Verder is van belang dat in deze dataset duingrasland alleen voorkwam in de pH-klassen pH 5 en pH 6, en niet in de zuurdere klasse pH 4. De zuurdere pH-klasse 4 omvatte alleen vegetaties met zandzegge en duinheide. Zandzegge kwam voor bij zowel intermediaire als hoge organische stofvoorraden. Duinheide was alleen aanwezig in de klasse met veel organische stof.

In de 25 kalkarme duinlocaties vertoonden de bovengrondse en wortelbiomassa net als in de grote dataset van 80 kalkrijke en kalkarme duinlocaties een positief verband met de hoeveelheid organische stof in de bodem ($R^2 = 0.42$ en 0.72). Het verband met pH was voor bovengrondse en wortelbiomassa in de kalkarme duinen echter negatief ($R^2 = 0.53$ en 0.73). Voor de bovengrondse biomassa speelden de heideplots met waarden boven de 1000 g m^{-2} een relatief grote rol. Zonder deze heideplots was het verband tussen bovengrondse biomassa en organische stof niet significant.

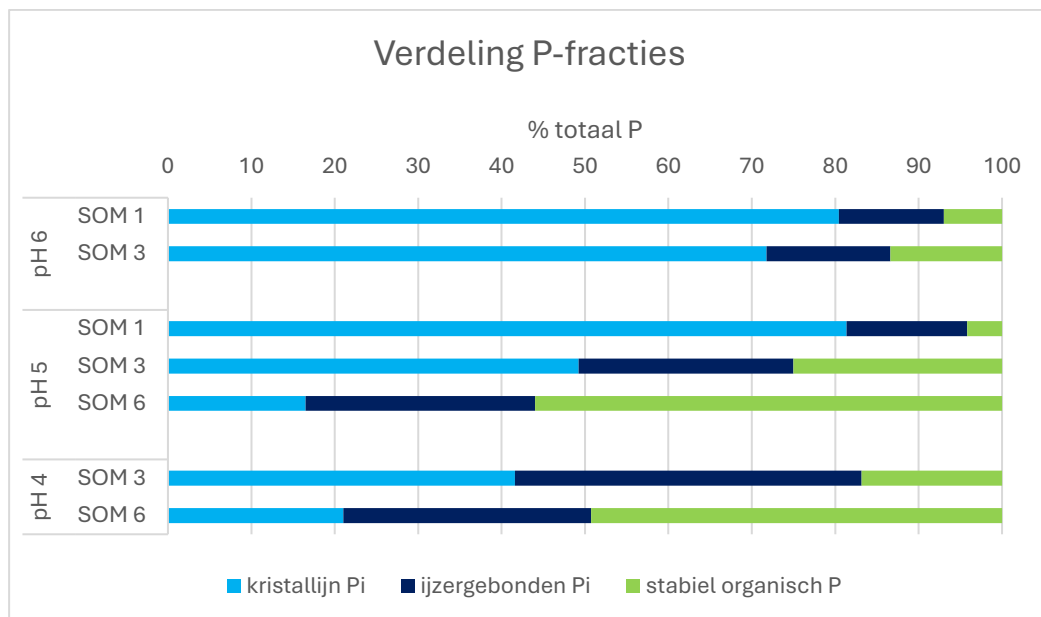
Voor de wortelbiomassa waren de heideplots echter minder belangrijk. Ook zonder heideplots vertoonde de wortelbiomassa een positieve correlatie met organische stof ($R^2 = 0.52$), en een negatieve met pH ($R^2 = 0.68$).

Bij de gecombineerde effecten van pH en organische stof nam de bovengrondse biomassa vooral toe in de klasse pH 4, dus in de plots met zandzegge en duinheide (Figuur 4-7). Rond pH 5 en 6 waren zowel bovengrondse als wortelbiomassa vrij laag. Rond pH 4 nam de wortelbiomassa echter snel toe door dominantie van zandzegge en/of heide.



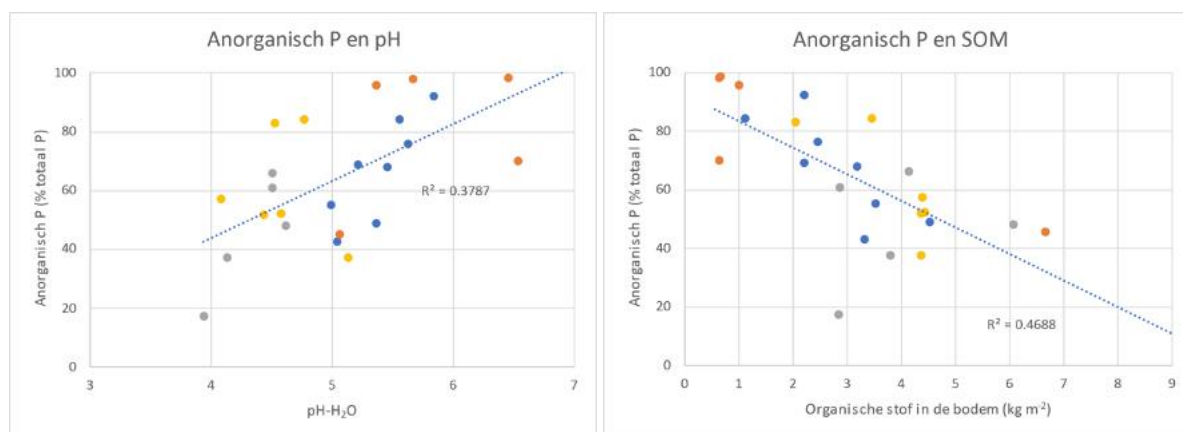
Figuur 0-7: Bovengrondse en wortelbiomassa voor verschillende combinaties van pH en SOM in kalkarme duinen. De waarden zijn gemiddelden en standaarddeviaties. In de pH 4 klassen komen alleen locaties met zandzeggeruigtes of heide voor ($n = 25$). Voor zowel pH als SOM zijn er drie klassen: pH 6 = pH 5.5- 6.9; pH 5 = pH 4.7- 5.5 en pH 4 = pH < 4.7 en SOM 1 = SOM < 2 kg/m²; SOM 3 = SOM 2-4 kg/m² en SOM 6 = SOM > 4 kg/m².

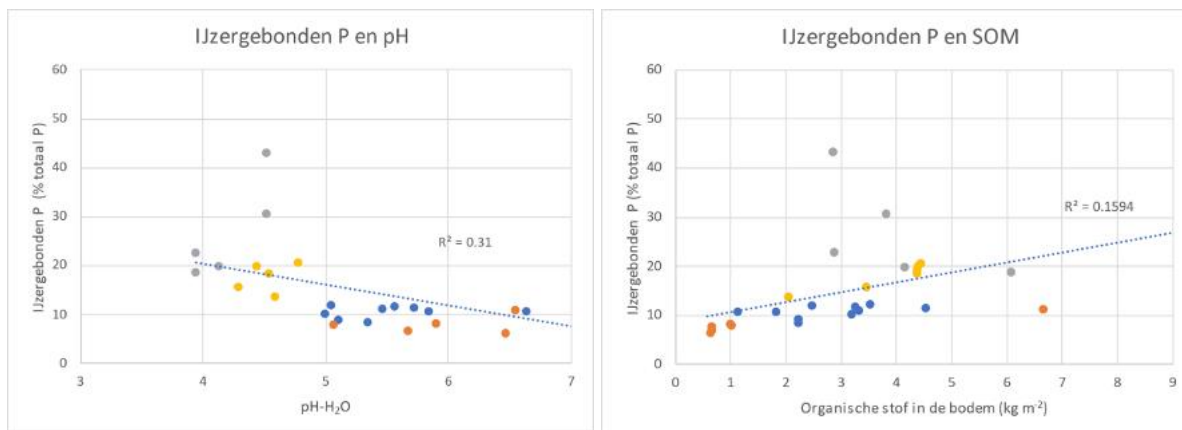
In de kalkarme duinen was de totale hoeveelheid P en de hoeveelheid anorganisch P in de bodem niet gecorreleerd met pH of organische stof. De verdeling van P over verschillende P-fracties hing echter wel samen met deze sturende factoren (Figuur 4-8 en Figuur 4-9). Anorganisch P en kristallijn anorganisch P (fosfaat) waren belangrijk bij hoge pH en/of lage organische stofvoorraden, en namen volgens de verwachting af bij lage pH en/of veel organische stof. De precieze waarden moeten echter met enige voorzichtigheid geïnterpreteerd worden, omdat het percentage anorganisch P waarschijnlijk iets overschat is, door een mogelijk onvolledige verbranding van het monster. Het grootste deel van de kristallijne fosfaatfractie bestaat bij hoge pH uit calciumfosfaat, dat oplost en niet meer aanwezig is bij pH-waarden lager dan 6.5. Bij lage pH kan kristallijn P uit ijzerfosfaat bestaan, maar de waarden zijn mogelijk overschat door onvolledige verbranding van het monster. Bij lage pH was anorganisch P in alle metingen groter dan ijzergebonden P, waardoor organisch P in de ijzergebonden fractie niet kon worden aangetoond. De algemene trend in P-fracties bij veranderingen in pH en SOM was echter consistent met eerder onderzoek (Kooijman et al., 1998; 2007; 2020 en 2021).



Figuur 0-8: De verdeling van P over verschillende fracties in kalkarme duinen in verschillende klassen voor pH en organische stof (SOM). Voor zowel pH als SOM zijn er drie klassen: pH 6 = pH 5.5- 6.9; pH 5 = pH 4.7- 5.5 en pH 4 = pH < 4.7 en SOM 1 = SOM < 2 kg/m²; SOM 3 = SOM 2-4 kg/m² en SOM 6 = SOM > 4 kg/m².

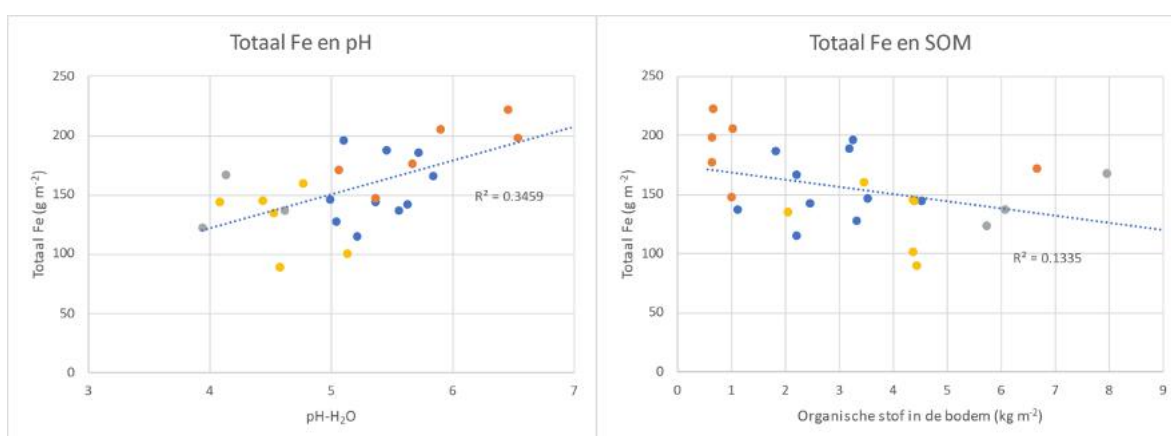
Zo nam ook in 2022 het percentage anorganisch P significant af van hoge naar lage pH, en van lage naar hoge organische stofvoorraden in de bodem, terwijl het percentage organisch en ijzergebonden P toenam (Figuur 4-9). Hoge waarden voor anorganisch P kwamen vooral voor bij pioniervegetaties en duingrasland, en hoge waarden voor organisch en ijzergebonden P bij zandzeggeruigten en duinheide. Ook was er een duidelijke scheiding tussen deze duingrasland en zandzegge of heiderond pH 5. Voor organische stof was de overgang van pioniervegetatie en duingrasland naar duinheide echter veel geleidelijker.

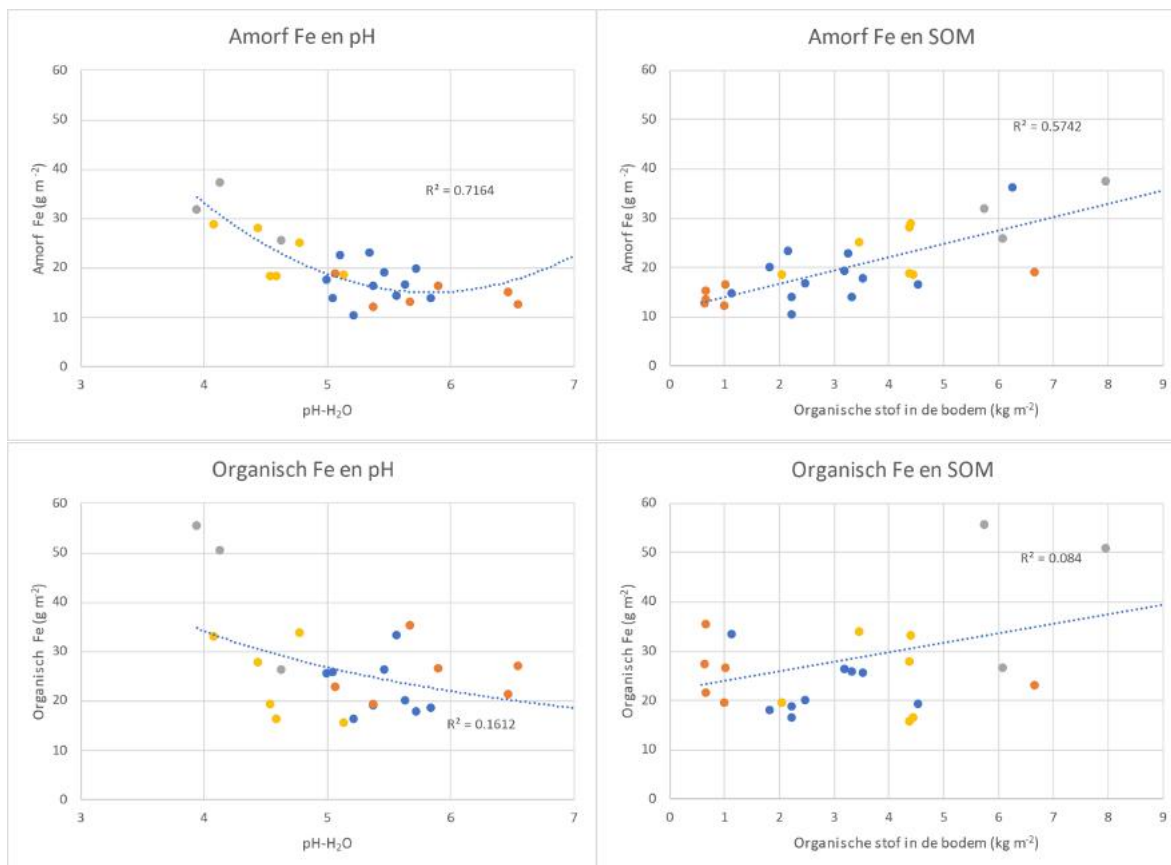




Figuur 0-9: De relatieve hoeveelheid anorganisch en ijzergebonden P in relatie tot pH en SOM in kalkarme duinen ($n = 25$). Alle correlaties zijn significant ($p < 0.05$). Oranje = pioniervegetatie; blauw = duingrasland; geel = zandzeggeruigte en grijs = duinheide.

Zoals eerder aangegeven is het voor de beschikbaarheid van ijzergebonden P van belang in welke vorm ijzer in de bodem voorkomt. De totale hoeveelheid Fe was 5-10 keer zo hoog als de hoeveelheid amorf Fe. Verschillen in het Fe gehalte van het moedermateriaal kunnen echter ook een rol spelen. In de kalkarme duinen van Noord-Nederland, Duitsland en Denemarken was totaal P significant hoger bij hoge dan bij lage pH, terwijl de correlatie met organische stof veel zwakker was (Figuur 4-10). Bij hoge pH was blijkbaar niet alleen de kalkrijkdom van de bodem hoger, maar ook het ijzergehalte. Amorf Fe vertoonde echter een heel ander patroon. De hoeveelheid amorf Fe nam vanaf pH 5-6 juist sterk toe bij lagere pH, en van weinig naar veel organische stof. Dit wijst op het vrijkomen van morf Fe bij de verwerking van kristallijne mineralen gedurende de verzuring. Ook de hoeveelheid organisch Fe nam significant toe van hoge naar lage pH, hoewel de correlatie met organische stof minder sterk was. De hoeveelheid ijzergebonden P was niet gecorreleerd met de totale hoeveelheid Fe, maar nam wel significant toe bij hogere waarden voor amorf en organisch Fe ($R^2 = 0.37$ en 0.29).





Figuur 0-10: De totale hoeveelheid Fe, amorf Fe en organisch Fe in complexen met organische stof in de toplaag van de bodem (0-10 cm) in relatie tot pH en SOM ($n = 25$). Decorrelaties zijn significant ($p < 0.05$), behalve die voor Organisch Fe en organische stof. Oranje = pioniervegetatie; blauw = duingrasland; geel = zandzeggeruigte en grijs = duinheide.

De verschillende P en Fe fracties correleerden ieder op een eigen manier met de biomassa van de vegetatie (Tabel 4-3). Anorganisch P was alleen belangrijk voor de wortelbiomassa, en alleen als percentage van de totale hoeveelheid P. De hoeveelheid organisch en ijzergebonden P correleerde positief met zowel bovengrondse als wortelbiomassa. Hetzelfde gold voor amorf Fe, zowel wat betreft hoeveelheid als percentage van totaal Fe. De relatieve hoeveelheid organisch en ijzergebonden P was alleen van belang voor de wortelbiomassa. Dit gold ook voor de hoeveelheid organisch Fe.

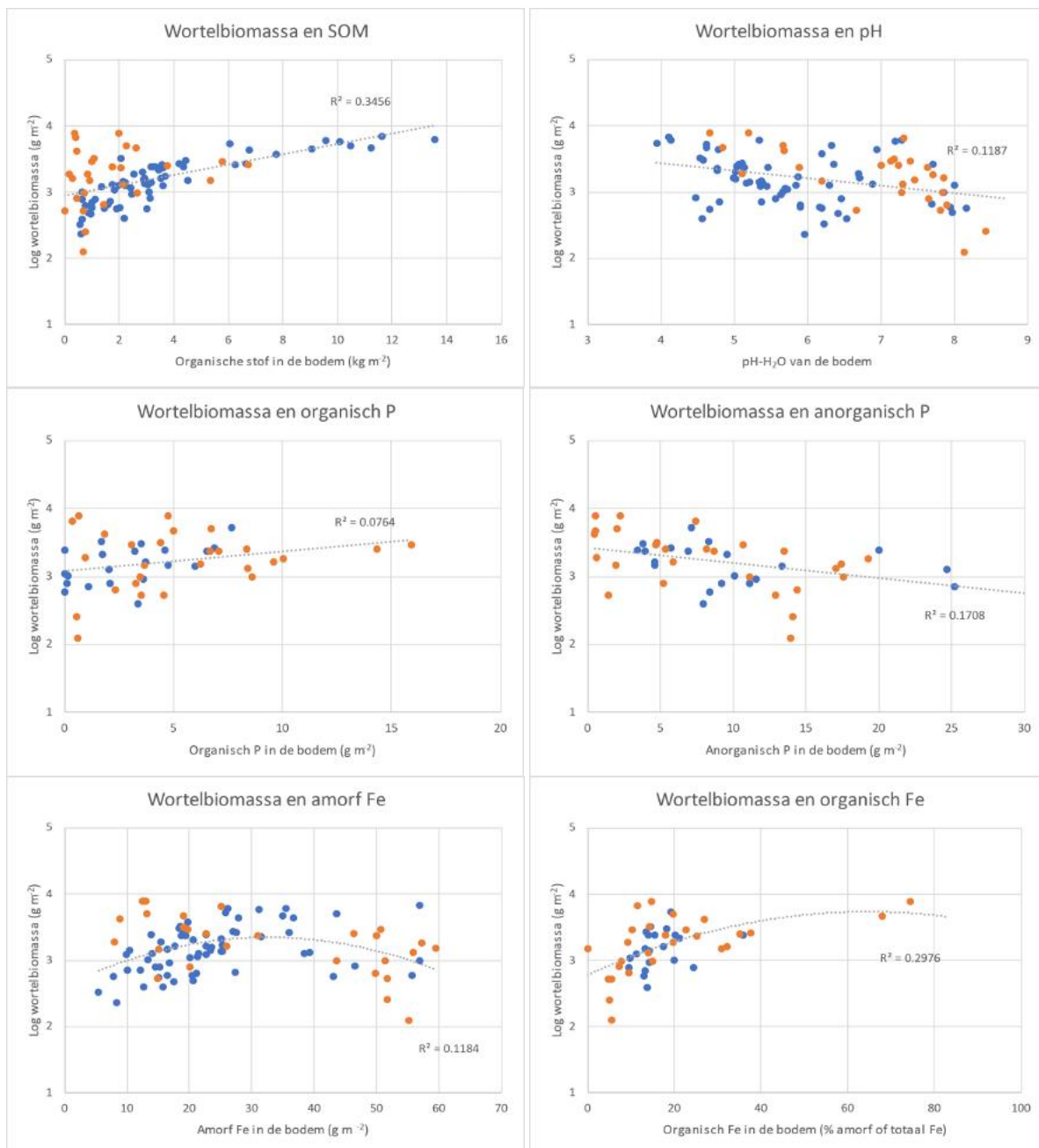
Tabel 0-3: Correlatiematrix tussen de bovengrondse en ondergrondse biomassa met verschillende fracties van P en Fe. De waarden zijn R^2 waarden ($n = 21$); alleen significante correlaties zijn weergegeven ($p < 0.05$). Rood = negatief verband; groen = positief verband.

	Bovengrondse biomassa (g m^{-2})	Wortelbiomassa (g m^{-2})
Totaal P (g m^{-2})	-	-
Anorganisch P (g m^{-2})	-	-
Organisch P (g m^{-2})	0.45	0.56
Ijzergebonden P (g m^{-2})	0.17	0.25
Totaal Fe (g m^{-2})	-	-

Amorf Fe (g m ⁻²)	0.29	0.58
Organisch Fe (g m ⁻²)	-	0.31
Anorganisch P (% totaal P)	-	0.28
Organisch P (% totaal P)	-	0.28
IJzergebonden P (% totaal P)	-	0.29
Amorf Fe (% totaal Fe)	0.32	0.58
Organisch Fe (% totaal Fe)	-	-

4.2.4 Deelonderzoek 4: vergelijking met eerder onderzoek

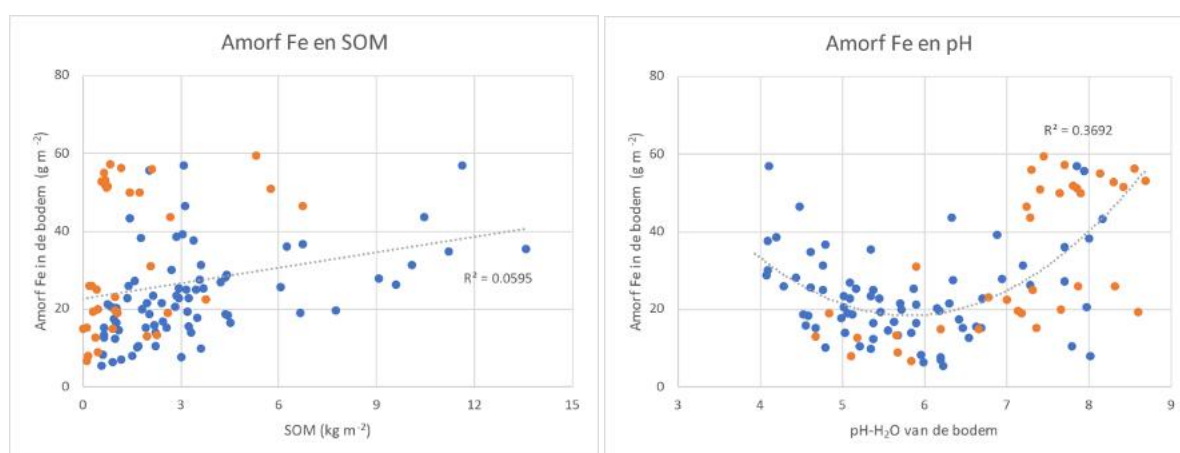
Het onderzoek naar verschillende P-fracties uit 2022 is niet helemaal vergelijkbaar met het eerdere onderzoek uit 2019, dat de aanleiding was voor het huidige onderzoek (Kooijman et al., 20121). In 2019 zijn vooral jonge bodems in en rond een stuifkuil bemonsterd, in zowel kalkrijke als kalkarme duinen. In 2022 vooral ging om oudere bodems, en alleen uit kalkarme duinen. Samen geven deze twee onderzoeken echter een goed overzicht van veranderingen in P-fracties gedurende de successie. De relatie tussen wortelbiomassa en organische stof was voor de gecombineerde dataset significant positief. Dit was echter vooral te danken aan de oudere bodems, die zoals in hoofdstuk 3 al eerder aangegeven een sterk positief verband vertoonde tussen wortelbiomassa en organische stof. Dit verband was niet significant voor de jongere bodems van 2019. Voor de jonge bodems was de spreiding vooral bij lage voorraden van organische stof erg hoog, en was de pH voor de wortelbiomassa belangrijker dan organische stof. Voor de gecombineerde dataset was de relatie tussen wortelbiomassa en organisch P niet significant, wat aangeeft dat de toename van wortels bij hogere voorraden aan organische stof niet perse te danken is aan meer organisch P, maar bepaald kan worden door andere eigenschappen van het organische materiaal. De relatie tussen wortelbiomassa en pH was negatief, en significant voor zowel voor de gecombineerde dataset als sets uit 2029 en 2022. Hierbij moet wel worden opgemerkt dat oudere kalkrijke duinbodems in deze dataset niet voorkwamen. Ook nam de wortelbiomassa in de gecombineerde en afzonderlijke dataset significant af bij hogere waarden voor anorganisch P, wat kan duiden op een lage P-beschikbaarheid door onoplosbaar calciumfosfaat. IJzergebonden P was in het onderzoek van 2019 niet gemeten, maar dit correleert over het algemeen sterk met amorf Fe, waar wel data voor beschikbaar zijn. Het verband tussen wortelbiomassa en amorf Fe was positief voor de oudere bodems uit 2022, maar negatief voor de jongere bodems uit 2019. Voor de gecombineerde dataset was het lineaire verband tussen wortelbiomassa en amorf Fe derhalve niet significant, maar de optimumcurve wel. De wortelbiomassa nam toe van lage naar intermediaire waarden voor amorf Fe, maar bij hogere waarden juist weer af. Bij een hoger percentage aan organisch Fe nam de wortelbiomassa echter juist weer toe. Het percentage organisch Fe was tussen de twee onderzoeken niet helemaal vergelijkbaar, omdat dit op verschillende manieren is uitgedrukt. In beide onderzoeken nam de wortelbiomassa bij hogere waarden voor organisch Fe echter op een vergelijkbare manier toe.



Figuur 0-11: De wortelbiomassa in relatie tot pH, organische stof, organisch en anorganisch P, en totaal amorf en organisch Fe in de toplaag van de bodem (0-10 cm) in het huidige (blauw; n = 25 of 80) en het eerder uitgevoerde onderzoek (oranje; n = 35). De correlaties zijn significant ($p < 0.05$), behalve die voor wortelbiomassa en organisch P.

De optimumcurve voor wortelbiomassa met amorf Fe in de gecombineerde dataset hangt meer samen met de invloed van pH op deze fractie dan met organische stof (Figuur 4-12). Het verband tussen amorf Fe en organische stof was zwak positief, maar niet significant. Amorf Fe en pH vertoonden echter een significante curve, met een rond pH 5-6, en twee tot driemaal hogere waarden rond pH 4 en 8. Wel is de spreiding bij hoge pH vrij groot, omdat dit jonge stuifkuilbodems bevat met zowel relatief hoge (Renodunaal) als lage ijzergehalten (Wadden). De hoge waarden voor amorf Fe bij hoge pH hangen waarschijnlijk samen met hogere kalk- en ijzergehalten in het

moedermateriaal, vooral in bodems uit het Renodunaal district. Bij pH 5-6 is het moedermateriaal echter waarschijnlijk relatief kalk- en ijzerarm. Ook is bij deze pH verwerking van amorf Fe vanuit het moedermateriaal nog niet aan de orde. Bij lage pH neemt amorf Fe vooral toe door verwerking en oplossing van Fe (en Al) uit ijzerhuidjes rond de zandkorrels of ijzerrijke kristallijne mineralen. Zoals eerder aangegeven is de rol van SOM minder eenduidig. In de oudere bodems van 2022 was amorf Fe positief gecorreleerd met organische stof, maar daar bleef in de gecombineerde dataset niet veel van over. Dit betekent dat de hoge wortelbiomassa bij veel organische stof in de bodem misschien toch niet direct samenhangt met de hoeveelheid amorf Fe (en ijzergebonden P). Ook geven de resultaten aan dat een hoge waarde voor ijzergebonden P niet perse betekent dat de beschikbaarheid van P hoog is, en leidt tot hogere wortelbiomassa. Net als in het adsorptie-experiment kan P bij hoge ijzergehalten juist sterk zijn gebonden, met name bij hoge pH.



Figuur 0-12: De hoeveelheid amorf Fe versus organische stof en pH in het huidige (blauw; $n = 80$) en het eerder uitgevoerde onderzoek (oranje; $n = 35$). Alleen de correlatie tussen amorf Fe en pH is significant ($p < 0.05$).

4.2.5 Deelonderzoek 5: P-beschikbaarheid en mycorrhiza-planten

De pH vertoonde een positieve correlatie met het totaal aantal vaatplantsoorten, en met AM-planten (Tabel 4.4 en 4.5). Het ging hierbij om zowel het aantal AM-soorten als de bedekking hiervan, maar ook om de relatieve waarden, zoals het percentage van het totale aantal soorten in de kruidlaag, of het percentage van de totale bedekking van de kruidlaag. Voor AM/NM- en ER-soorten was het patroon minder duidelijk, maar het aandeel in de bedekking van de kruidlaag nam significant af bij hoge pH. Organische stof in de bodem vertoonde een positieve correlatie met het totaal aantal soorten en de bedekking van de kruidlaag. Dit was vooral zichtbaar in de significante toename van de bedekking van AM/NM- + ER-planten. Dankzij de algemene toename in bedekking nam ook die van AM-planten bij hogere organisch stofgehalten toe, maar het percentage AM-soorten nam daarbij significant af.

Tabel 0-4: Correlatiematrix tussen het aantal soorten in de kruidlaag en bodemvariabelen van belang voor de beschikbaarheid van P. De waarden zijn R^2 waarden ($n = 25$ of 76); alleen significante correlaties zijn weergegeven ($p < 0.05$). Rood = negatief verband; groen = positief verband.

Bodemvariabelen	Soorten Totaal	Soorten AM	Percentage AM	Soorten AM/NM + ER	Percentage AM/NM + ER
pH-H ₂ O	0,25	0,54	0,52	0,04	0,45
SOM	0,14	0,00	0,10	0,04	0,01
Totaal P (g m ⁻²)	0,02	0,04	0,04	0,01	0,02
Anorganisch P (g m ⁻²)	0,03	0,08	0,12	0,01	0,06
Anorganisch P (% totaal P)	0,01	0,09	0,23	0,01	0,08
Organisch P (g m ⁻²)	0,02	0,05	0,17	0,01	0,07
Organisch P (% totaal P)	0,01	0,09	0,23	0,01	0,08
IJzergebonden P (g m ⁻²)	0,02	0,00	0,00	0,00	0,04
IJzergebonden P (% totaal P)	0,10	0,03	0,00	0,22	0,03
Totaal Fe (g m ⁻²)	0,03	0,01	0,05	0,04	0,06
Amorf Fe (g m ⁻²)	0,02	0,00	0,01	0,00	0,01
Amorf Fe (% totaal Fe)	0,20	0,14	0,21	0,27	0,03
Organisch Fe (g m ⁻²)	0,32	0,22	0,20	0,31	0,10
Organisch Fe (% totaal Fe)	0,42	0,19	0,05	0,46	0,00

Voor totaal P waren de correlaties met de vegetatie in de meeste gevallen niet significant, maar deze was positief voor de bedekking met AM-planten. Volgens de verwachting was anorganisch P, dat bij hoge pH vooral uit calciumfosfaat bestaat, vooral belangrijk voor AM-planten. Zowel het relatieve aantal AM-soorten als de bedekking hiervan nam toe bij hogere waarden voor anorganisch P. Anorganisch P was echter negatief gecorreleerd met de totale bedekking en de bedekking van AM/NM- en ER-planten, met name wat betreft de relatieve waarden.

Tabel 0-5: Correlatiematrix tussen de bedekking van verschillende delen van de kruidlaag en bodemvariabelen van belang voor de beschikbaarheid van P. De waarden zijn R^2 waarden ($n = 25$ of 76); alleen significante correlaties zijn weergegeven ($p < 0.05$). Rood = negatief verband; groen = positief verband.

Bodemvariabelen	Bedekking Totaal	Bedekking AM	Percentage AM	Bedekking AM/NM + ER	Percentage AM/NM + ER
pH-H ₂ O	0,01	0,19	0,31	0,03	0,34
SOM	0,63	0,19	0,02	0,47	0,00
Totaal P (g m ⁻²)	0,00	0,16	0,07	0,00	0,05
Anorganisch P (g m ⁻²)	0,03	0,21	0,15	0,03	0,08
Anorganisch P (% totaal P)	0,14	0,12	0,18	0,14	0,06
Organisch P (g m ⁻²)	0,36	0,06	0,12	0,32	0,04
Organisch P (% totaal P)	0,14	0,12	0,18	0,14	0,06
Ijzergebonden P (g m ⁻²)	0,13	0,05	0,00	0,10	0,03
Ijzergebonden P (% totaal P)	0,04	0,03	0,02	0,06	0,07
Totaal Fe (g m ⁻²)	0,00	0,00	0,04	0,00	0,03
Amorf Fe (g m ⁻²)	0,14	0,05	0,00	0,10	0,00
Amorf Fe (% totaal Fe)	0,12	0,00	0,04	0,06	0,00
Organisch Fe (g m ⁻²)	0,29	0,20	0,14	0,31	0,03
Organisch Fe (% totaal Fe)	0,05	0,00	0,07	0,32	0,03

Organisch P vertoonde juist een omgekeerd patroon, met negatieve correlaties met de (relatieve) waarden voor het aantal AM-soorten en de bedekking hiervan. Organisch P had juist een positief effect op de totale bedekking en de bedekking van AM/NM- en ER-planten. Dit was ook het geval voor de hoeveelheid ijzergebonden P. De relatieve hoeveelheid ijzergebonden P, als percentage van de totale hoeveelheid P, had echter een negatief effect op de soortenrijkdom. Zowel het totale aantal soorten als het aantal AM/NM- en ER-soorten nam af bij hogere percentages voor ijzergebonden P. Waar dit aan ligt is niet geheel duidelijk, maar misschien speelt de algemene afname van het aantal soorten bij lage pH of in duinheide een rol. De totale hoeveelheid Fe had geen invloed op de vegetatie, maar amorf en organisch Fe wel. Net als voor ijzergebonden P was het verband met de soortenrijkdom hoofdzakelijk negatief, met lage aantallen soorten bij hoge waarden voor amorf en organisch Fe. Alleen het relatieve aantal AM/NM- en ER-soorten nam toe bij hogere waarden voor organisch Fe. Amorf Fe en organisch Fe correleerden ook positief met de totale bedekking en de bedekking van AM/NM- en ER-planten. Organisch Fe had juist een negatief effect op de bedekking aan AM-planten, zowel voor de absolute als relatieve waarden.

Hoewel de dataset beperkt was, en veel variatie vertoonde door de grote gradiënt in klimaat en N-depositie, rijmen de resultaten van het onderzoek naar P en Fe in grote lijnen met eerder onderzoek (Kooijman et al. 2020, 2021, 2026). Anorganisch P had een positieve invloed op de soortenrijkdom en de bedekking aan AM-planten, waarschijnlijk omdat calciumfosfaat voor deze planten een

belangrijke bron van P is. Organisch en ijzergebonden P vertoonden juist negatieve correlaties met AM-planten, net als amorf en organisch Fe. Obligate AM-planten kunnen deze zwakgebonden P fracties mogelijk wel benutten, maar hun schimmeln netwerk is hier minder goed voor ingericht, terwijl de kosten om dit netwerk te onderhouden blijven bestaan. Net als in eerder onderzoek was anorganisch P voor AM/NM- en ER-planten echter vooral negatief, omdat calciumfosfaat bij hoge pH voor deze planten slecht beschikbaar is. De relaties met organische en ijzergebonden P-fracties waren voor AM/NM en ER-planten juist positief, omdat ze gericht zijn op de opname van organisch en zwak aan ijzer gebonden P.

5 Invloed van klimaat en N-depositie op functionele soortgroepen en mycorrhiza-associatie in duingraslanden van Noordwest-Europa

5.1 Samenvatting

Dit hoofdstuk gaat in op de invloed van klimaat en N-depositie op de vegetatie van duingraslanden in Noordwest-Europa die is geanalyseerd op basis van een grote dataset van 726 vegetatie-opnamen. De opnamen bestreken de Atlantische kust van Frankrijk, en de kusten van het Verenigd Koninkrijk, België, Nederland, Duitsland, Denemarken, Polen, Litouwen, Estland en Zuid-Zweden. Met multiple regressie is geanalyseerd hoe het neerslagoverschot in de periode juni-augustus (25e percentiel) en de totale N-depositie doorwerkten op eigenschappen van de vegetatie. Het neerslagoverschot in de zomer is een belangrijke maat voor de vochtvoorziening in het groeiseizoen van vaatplanten. De waarde hiervan was altijd negatief, wat betekent dat er altijd sprake was van een neerslagtekort en daardoor droogtestress voor de vaatplanten. De geanalyseerde eigenschappen betroffen Ellenberg-waarden voor milieucondities, aantal en bedekking van functionele soortgroepen, en aantal en bedekking van vaatplantensoorten met arbusculaire mycorrhiza (AM) of juist een facultatieve mycorrhiza-associatie (AM/NM). Over het algemeen waren er geen grote verschillen tussen regressiemodellen voor de hele dataset, of voor alleen kalkrijke of kalkarme plots.

De verklaarde variantie van de regressiemodellen voor Ellenberg-indicatiegetallen was zeer laag tot matig hoog, waarbij de temperatuur-indicatie van de vegetatie het sterkst werd beïnvloed invloed (r^2 0,46) door een negatief neerslagoverschot in de zomer, dus een vochttekort. De licht-indicatie van Ellenberg heeft vergelijkbare relaties. De vocht- en nutriëntenrijkdom-indicaties van Ellenberg (r^2 resp. 0.17 en 0.11) hadden een positief verband met het neerslagoverschot en een geringe negatieve invloed van de N-depositie. De patronen lieten zien dat verschillen in neerslagoverschot in de zomer een vrij sterke doorwerking op temperatuur- en licht-indicatie en een zwakkere doorwerking op de vocht- en nutriëntenrijkdom-indicatie.

Over het algemeen was de verklaarde variantie van de regressiemodellen voor het aantal en de bedekking van functionele soortgroepen zoals het aantal mossoorten, aantal korstmossoorten, de bedekking van grassen, bedekking van N-fixerende soorten laag (range r^2 0,04-0,22). Relatief hoge waarden voor de verklaarde variantie werden gevonden voor het aantal soorten en bedekking van vaatplanten en kruiden, het aantal soorten grassen en de bedekking van mossen en korstmossen. Het neerslagoverschot had positieve invloed op het aantal soorten en bedekking vaatplanten en kruiden en de bedekking van grassen. Het neerslagoverschot had echter negatieve invloed op het aantal soorten en vooral de bedekking van korstmossen. N-depositie had meestal een negatief effect op het aantal en de bedekking van de functionele soortgroepen. De interactie van neerslagoverschot en N-depositie had voor de meeste soortgroepen een negatief effect, zoals een hogere bedekking bij een hoog neerslagoverschot en een lage N-depositie. Voor korstmossen werkte die interactie juist

positief door wat zich uitte in een hoge bedekking bij de combinatie van een laag neerslagoverschot (dus meer droogtestress) en een lage N-depositie.

De verklaarde variantie van het aantal soorten van AM- en AM/NM-planten en de bedekking van AM-planten was laag (r^2 0,19 tot 0,25) en die van de bedekking van AM/NM-planten was zeer laag (r^2 0,03). Nattere zomers zorgden voor meer AM en AM/NM-soorten, en een hogere N-depositie juist voor minder soorten van beide groepen. De bedekking van AM-plantensoorten werd niet beïnvloed door het neerslagoverschot, maar wel een relatief sterk negatief door N-depositie en door een negatief interactie-effect van neerslagoverschot en N-depositie (lage bedekking bij hoog neerslagoverschot en hoge N-depositie).

5.2 Data-analyse

In dit hoofdstuk worden de resultaten besproken van een grootschalige analyse van de invloed van klimaat en N-depositie op de vegetatie van duingraslanden. In paragraaf 2.4 zijn dataselectie en methode verder toegelicht. In het onderzoek wordt gekeken naar de invloed van klimaat en stikstof op milieu-indicatoren van de vegetatie op basis van de Ellenbergwaarden voor temperatuur, licht, vocht, zuurgraad en voedselrijkdom, en naar de invloed op functionele soortgroepen en mycorrhiza-associaties van vaatplanten. Functionele soortgroepen zijn verzamelingen van soorten met een vergelijkbare morfologie, structuur en/of ecologische functie. In het geval van deze analyse betreft dat vaatplanten, grassen, kruiden, mossen, korstmossen, stikstof-fixerende vaatplanten, vaatplanten die altijd zijn geassocieerd met arbusculaire mycorrhiza (AM) en of alleen facultatief (AM/NM). De dataset bestaat uit 726 vegetatie-opnamen uit Noordwest-Europa: de Atlantische kust van Frankrijk, en de kusten van Het Verenigd Koninkrijk, België, Nederland, Duitsland, Denemarken, Polen, Litouwen, Estland en Zuid-Zweden. De uit de vegetatie-opnamen afgeleide variabelen zijn via multivariate regressies gecorreleerd met een aantal verklarende variabelen, zoals het neerslagoverschot in de zomer en de totale N-depositie. Het neerslagoverschot in de zomer is een belangrijke maat voor de vochtvoorziening in het groeiseizoen van vaatplanten. Voor klimaatinvloed is alleen met deze variabele gewerkt, omdat dit een belangrijke variabele is voor de vegetatie en andere klimaatvariabelen als de gemiddelde jaar luchttemperatuur en het jaarlijkse neerslagoverschot zijn gecorreleerd met het neerslagoverschot in de zomer. Voor het neerslagoverschot in de zomer is gebruik gemaakt van het 25^e percentiel van het neerslagoverschot in de periode juni-augustus, ofwel P_{sur} ; verschil van neerslag en potentiële verdamping in mm/d. De waarde hiervan was in alle gevallen negatief, wat betekent dat er altijd sprake was van een neerslagtekort en daarmee droogtestress voor planten. Voor N-depositie is alleen gewerkt met de jaarlijkse totale depositie (N_{tot} , in kg N/ha/j), die sterk correleerde met de depositie van NO_x en van NH_y .

Er is gewerkt met het volgende regressiemodel voor afhankelijke vegetatie-variabelen (V_{afh}):

$$V_{afh} = a * P_{sur} + b * N_{tot} + c * P_{sur} * N_{tot}$$

De termen voor het definitieve regressiemodel zijn geselecteerd met backward selectie op basis van de AIC-waarden. De statistische analyses zijn uitgevoerd met de packages 'stats' en 'olsrr' in R (version 4.2.1). Uitgebreide statistieken van de regressiemodellen zijn te vinden in bijlage 4.

Voor visualisatie van de patronen zijn ook bubble-plots gemaakt met N-depositie op de x-as en het neerslagoverschot in de zomer op de y-as. De oppervlakte van de bubble is een maat voor de waarde van de afhankelijke variabele.

5.3 Invloed op milieu-indicaties van de vegetatie

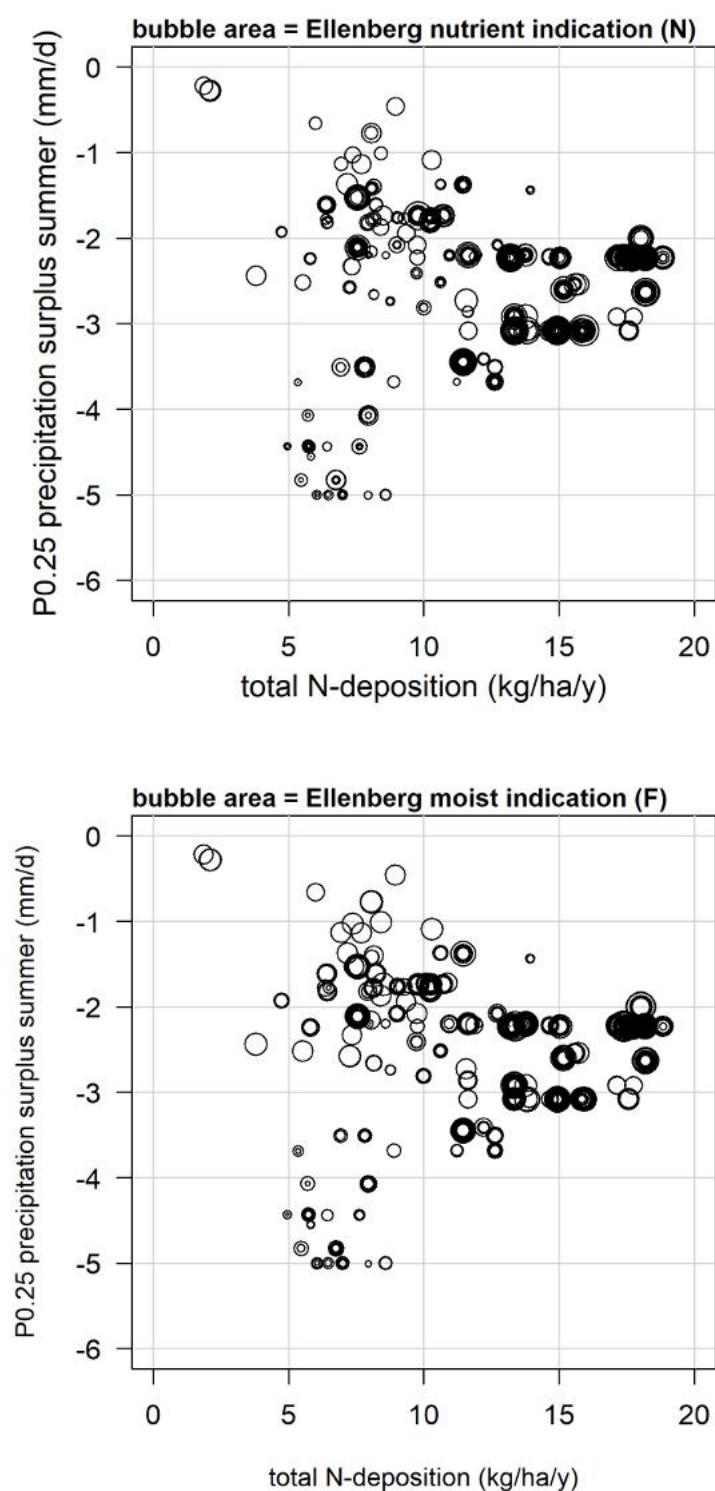
Voor de Ellenberg-indicatiegetallen was de verklaarde variatie (r_{adj}^2) van de multiple regressiemodellen zeer laag tot matig hoog (Tabel 5-1). Over het algemeen waren er geen grote verschillen tussen de regressiemodellen voor de hele dataset of voor kalkrijke en kalkarme plots afzonderlijk. De hoogste (r_{adj}^2) werd behaald voor de temperatuur-indicatie (0,46 voor alle plots). De indicatiewaarden voor licht, vocht en nutriëntenrijkdom hadden een lage r_{adj}^2 (0,11-0,36 voor alle plots). De verklaarde variantie was extreem laag voor de zuurgraad indicatie (0,01 voor alle plots), waarschijnlijk door het voorkomen van zowel kalkrijke als kalkarme duingraslanden in de meeste regio's. Klimaat en N-depositie hebben in deze dataset blijkbaar geen invloed op de zuurgraad. Dat geldt ook voor de regressies voor de kalkarme en kalkrijke plots afzonderlijk.

Voor de temperatuurindicatie was vooral de negatieve invloed van het neerslagoverschot in de zomer van belang, wat weer te maken had met de sterke invloed van de jaargemiddelde luchttemperatuur op het neerslagoverschot in de zomer (

Tabel 0-1). Daarnaast was er voor de temperatuurindicatie een positieve relatie met de N-depositie, en de interactie van neerslagoverschot en N-depositie, mogelijk als gevolg van regionale verschillen in N-depositie. De licht-indicatie vertoonde een negatieve correlatie met het neerslagoverschot in de zomer, en een positieve met de N-depositie, wat kan duiden op betere lichtbeschikbaarheid bij lagere bovengrondse biomassa. Voor de indicaties voor vocht en nutriëntenrijkdom was het verband met het neerslagoverschot in de zomer minder sterk dan voor temperatuur, maar wel positief (Figuur 5-1). Vocht en nutriëntenrijkdom correleerden ook sterk met elkaar ($R = 0,70$), wat betekent dat een nat klimaat de nutriëntenrijkdom voor de vegetatie kan bevorderen. Voor zowel vocht- als nutriëntenrijkdom-indicatie was er ook een negatief effect van de N-depositie. Voor de nutriëntenrijkdom-indicatie is dit effect tegengesteld aan de verwachting. Ook de interactie van neerslagoverschot en N-depositie had een negatief effect, wat wijst op een hogere voedselrijkdom bij de combinatie van een laag neerslagoverschot en hoge N-depositie.

Tabel 0-1. De invloed van het neerslagoverschot (P_{sur}) in de zomer en totale N-depositie (N_{tot}) op Ellenberg indicatiewaarden van duingraslandplots op basis van multiple-regressiemodellen. De modellen geven de resultaten op basis van de dataset met alle, de kalkrijke en kalkarme plots. Alle modellen zijn significant ($p < 0.05$). In geval een variabele significant is ($p < 0.05$), is de parameterwaarde van deze variabele weergegeven met de kleuren groen voor een positief effect en rood voor een negatief effect. Wanneer een beter model mogelijk was door een variabele te verwijderen is de verwijderde variabele aangeduid met een 'E'.

afhankelijke variabele	r_{adj}^2	p	onafhankelijke variabele		
			P_{sur}	N_{tot}	$P_{sur} \times N_{tot}$
Ellenberg indicatie licht: alle opnamen	0.23	<0.001	-0.53	0.09	0.04
Ellenberg indicatie licht: kalkrijk	0.19	<0.001	-0.52	0.09	0.04
Ellenberg indicatie licht: kalkarm	0.32	<0.001	-0.56	0.10	0.04
Ellenberg indicatie temperatuur: alle opnamen	0.46	<0.001	-1.06	0.15	0.08
Ellenberg indicatie temperatuur: kalkrijk	0.44	<0.001	-1.09	0.15	0.08
Ellenberg indicatie temperatuur: kalkarm	0.49	<0.001	-1.07	0.17	0.07
Ellenberg indicatie vocht: alle opnamen	0.17	<0.001	0.69	-0.08	-0.05
Ellenberg indicatie vocht: kalkrijk	0.20	<0.001	0.53	E	-0.02
Ellenberg indicatie vocht: kalkarm	0.20	<0.001	0.69	-0.12	-0.05
Ellenberg indicatie zuurgraad: alle opnamen	0.01	0.006	0.26	-0.06	-0.04
Ellenberg indicatie nutriënten: alle opnamen	0.11	<0.001	0.61	-0.07	-0.05
Ellenberg indicatie nutriënten: kalkrijk	0.13	<0.001	0.49	E	-0.03
Ellenberg indicatie nutriënten: kalkarm	0.11	<0.001	0.22	E	-0.01



Figuur 0-1. Patroon van nutriëntenrijkdom-indicatie (boven) en vocht-indicatie (onder) in relatie tot het 25^e percentiel van het neerslagoverschot in de zomer en de totale N-depositie. De oppervlakte van de cirkels geeft indicatie weer: hoe groter hoe hoger de indicatiewaarde voor nutriëntenrijkdom (nutriëntenrijker) en voor vocht (natter) is. Door een ruimtelijk geclusterd voorkomen plots met een gelijke totale N-depositie en neerslagoverschot kunnen cirkels overlappen. Wanneer de lijnen daarvan op elkaar aansluiten lijken de randen dikker te worden.

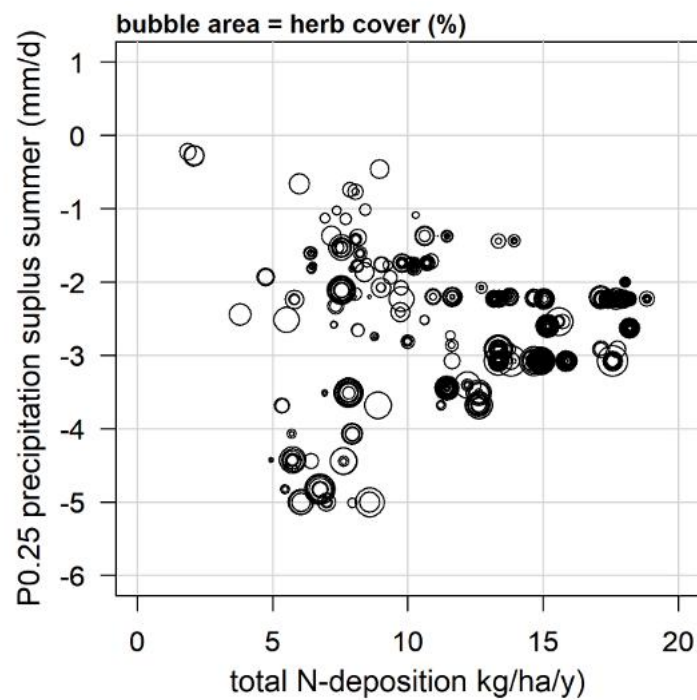
5.4 Invloed op functionele soortgroepen

Gekeken is naar het aantal soorten en de gesommeerde bedekking binnen de vaatplanten, kruiden, grassen, mossen en kortmossen en N-fixerende vaatplanten. In de meeste gevallen was er weinig verschil tussen kalkrijke en kalkarme plots (Tabel 5-2). Hieronder worden de resultaten voor de regressiemodellen van kalkrijke en kalkarme plots gezamenlijk besproken.

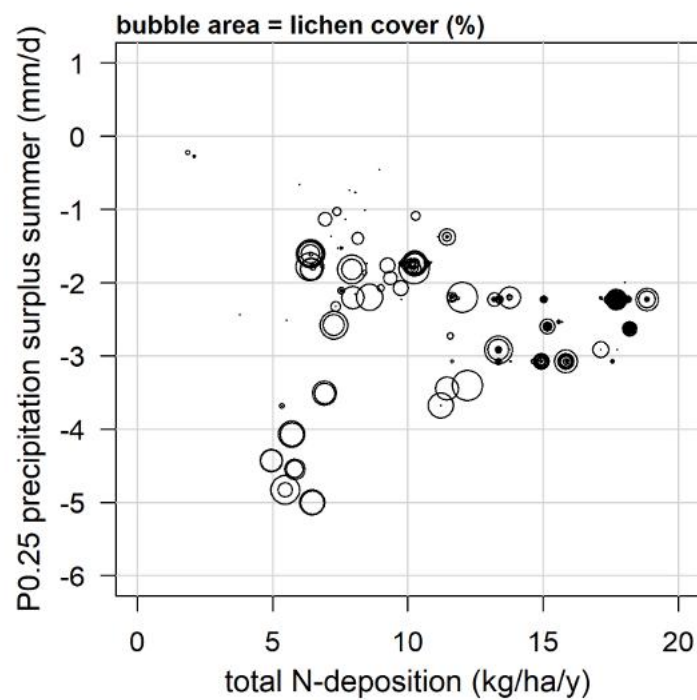
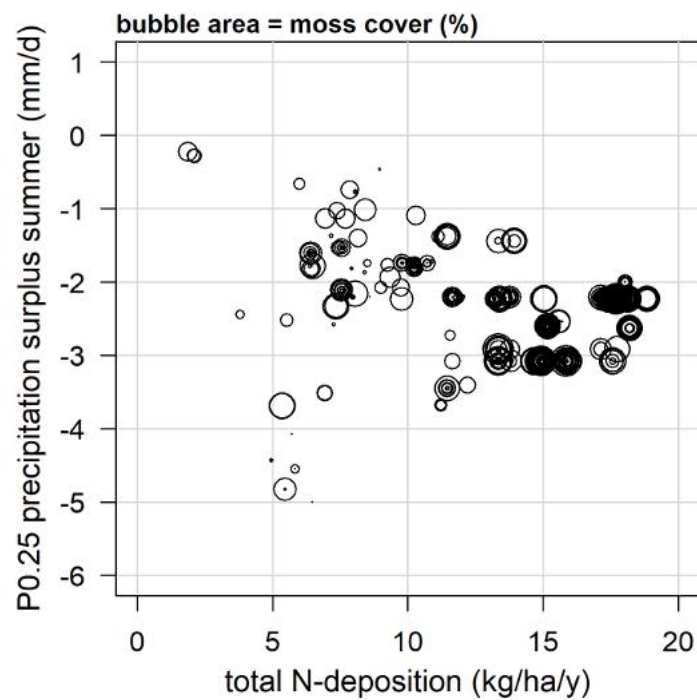
Over het algemeen was de verklaarde variantie van de modellen laag (range r_{adj}^2 0,04 tot 0,22). Voor het aantal soorten en de bedekking van vaatplanten en kruiden, het aantal soorten grassen en de bedekking van mossen en korstmossen was de verklaarde variantie echter meer dan 10%, met de hoogste waarde voor de bedekking van korstmossen. De verklaarde variantie was lager dan 10% voor het aantal mos- en korstmossoorten, de bedekking van grassen en het aantal en de bedekking van N-fixerende soorten. Desondanks waren correlaties met het neerslagoverschot in de zomer, de N-depositie en hun interactie vaak significant. De invloed van het neerslagoverschot werkte relatief sterk door op het aantal soorten en de bedekking van vaatplanten en kruiden (Figuur 5-2), evenals op de bedekking van grassen. Voor bijna alle soortgroepen was het effect van het neerslagoverschot positief, met meer soorten en hogere bedekking onder nattere condities. Een uitzondering daarop was de invloed op de korstmossen, waarvan het aantal soorten en vooral de bedekking juist toenam bij drogere condities. Voor de meeste functionele groepen had N-depositie meestal een negatief effect op het aantal soorten en de bedekking. Alleen voor het aantal soorten korstmossen leek stikstofdepositie positief te zijn, maar dit heeft weinig betekenis vanwege de zeer lage verklaarde variantie van het regressiemodel. Het negatief effect van N-depositie was het sterkst voor het aantal soorten en de bedekking van vaatplanten, kruiden en grassen. De interactie van neerslagoverschot en N-depositie had meestal een negatief effect, maar vooral voor de bedekking van vaatplanten en kruiden. Dat uitte zich in een hogere bedekking bij combinatie van natte condities en een lage N-depositie. Voor de bedekking van korstmossen werkte de interactie tussen neerslagoverschot en N-depositie juist positief, wat zich uitte in een hoge bedekking bij de combinatie van een laag neerslagoverschot (dus meer droogtestress) en een lage N-depositie. Bij relatief natte condities en een hoge N-depositie was de korstmosbedekking vaak laag. Mossen vertonen juist een tegengestelde reactie: een lage bedekking onder droge omstandigheden met weinig N-depositie versus een hoge bedekking onder nattere condities met veel N-depositie. Deze interactie-effecten waren voor zowel mossen als korstmossen het sterkst in kalkarme duingraslanden (Tabel 5-2). Opvallend was dat het effect van N-depositie op de bedekking van mossen en korstmossen uit het model werd geëlimineerd. N-depositie leek alleen een indirecte invloed te hebben via de interactie met het neerslagoverschot.

Tabel 0-2. De invloed van het neerslagoverschot (P_{sur}) in de zomer en totale N-depositie (N_{tot}) op aantal soorten en gesommeerde bedekking van functionele plantgroepen van duingraslandplots op basis van multiple-regressiemodellen. De modellen geven de resultaten op basis van de dataset met alle, de kalkrijke en kalkarme plots. Alle modellen zijn significant ($p < 0,05$). In geval een variabele significant is ($p < 0,05$), is de parameterwaarde van deze variabele weergegeven met de kleuren groen voor een positief effect en rood voor een negatief effect. Wanneer een beter model mogelijk was door een variabele te verwijderen is de verwijderde variabele aangeduid met een 'E'.

afhankelijke variabele	r_{adj}^2	p	onafhankelijke variabele		
			P_{sur}	N_{tot}	$P_{sur} \times N_{tot}$
Vaatplanten: aantal soorten: alle opnamen	0.15	<0.001	10.10	-2.86	-1.13
Vaatplanten: aantal soorten: kalkrijk	0.18	<0.001	11.09	-3.15	-1.22
Vaatplanten: aantal soorten: kalkarm	0.06	<0.001	5.46	-1.53	-0.60
Kruiden: aantal soorten: alle opnamen	0.16	<0.001	6.86	-2.16	-0.81
Kruiden: aantal soorten: kalkrijk	0.21	<0.001	7.62	-2.42	-0.87
Kruiden: aantal soorten: kalkarm	0.05	<0.001	3.23	-1.06	-0.40
Grassen: aantal soorten: alle opnamen	0.14	<0.001	3.02	-0.66	-0.29
Grassen: aantal soorten: kalkrijk	0.11	<0.001	3.02	-0.67	-0.29
Grassen: aantal soorten: kalkarm	0.16	<0.001	2.46	-0.50	-0.22
Mossen: aantal soorten: alle opnamen	0.06	<0.001	1.69	-0.34	-0.17
Mossen: aantal soorten: kalkrijk	0.06	<0.001	1.72	-0.42	-0.18
Mossen: aantal soorten: kalkarm	0.15	<0.001	1.67	-0.28	-0.17
Korstmossen: aantal soorten: alle opnamen	0.04	<0.001	-1.24	0.18	0.10
Korstmossen: aantal soorten: kalkrijk	0.01	0.043	E	-0.07	-0.03
Korstmossen: aantal soorten: kalkarm	0.12	<0.001	-1.85	0.33	0.18
N-fixerende soorten: aantal soorten: alle opnamen	0.07	<0.001	1.31	-0.35	-0.14
N-fixerende soorten: aantal soorten: kalkrijk	0.08	<0.001	1.42	-0.37	-0.14
N-fixerende soorten: aantal soorten: kalkarm	0.04	0.015	0.78	-0.20	-0.09
Vaatplanten: bedekking: alle opnamen	0.12	<0.001	23.64	-9.65	-3.57
Vaatplanten: bedekking: kalkrijk	0.12	<0.001	14.35	-8.20	-2.72
Vaatplanten: bedekking: kalkarm	0.10	<0.001	24.44	-9.08	-3.45
Grassen: bedekking: alle opnamen	0.03	<0.001	11.76	-3.20	-1.38
Grassen: bedekking: kalkrijk	0.01	0.039	6.71	-2.31	-1.00
Grassen: bedekking: kalkarm	0.07	<0.001	20.41	-5.26	-2.24
Kruiden: bedekking: alle opnamen	0.19	<0.001	10.37	-6.48	-2.08
Kruiden: bedekking: kalkrijk	0.24	<0.001	E	-5.03	-1.17
Kruiden: bedekking: kalkarm	0.15	<0.001	5.92	-4.20	-1.42
Mossen: bedekking: alle opnamen	0.13	<0.001	7.62	E	-1.27
Mossen: bedekking: kalkrijk	0.11	<0.001	11.83	-4.33	-2.50
Mossen: bedekking: kalkarm	0.27	<0.001	17.78	E	-1.85
Korstmossen: bedekking: alle opnamen	0.22	<0.001	-15.74	E	0.81
Korstmossen: bedekking: kalkrijk	0.14	<0.001	-11.86	E	0.51
Korstmossen: bedekking: kalkarm	0.34	<0.001	-19.60	E	1.17
N-fixerende soorten: bedekking: alle opnamen	0.04	<0.001	4.54	-1.24	-0.50
N-fixerende soorten: bedekking: kalkrijk	0.04	<0.001	5.55	-1.51	-0.62
N-fixerende soorten: bedekking: kalkarm	0.02	0.027	1.26	-0.32	-0.10



Figuur 0-2. Patroon van de bedekking van kruiden in relatie tot het 25^e percentiel van het neerslagoverschot in de zomer en de totale N-depositie. De oppervlakte van de bedekking van de kruidlaag: hoe groter hoe hoger de bedekking. Door een ruimtelijk geclusterd voorkomen plots met een gelijke totale N-depositie en neerslagoverschot kunnen cirkels overlappen. Wanneer de lijnen daarvan op elkaar aansluiten lijken de randen dikker te worden.



Figuur 0-3. Patroon van de bedekking van mossen en korstmossen in relatie tot het 25^e percentiel van het neerslagoverschot in de zomer en de totale N-depositie. De grootte van de cirkels geeft indicatie weer: hoe groter hoe hoger de bedekking. Door een ruimtelijk geclusterd voorkomen plots met een gelijke totale N-depositie en neerslagoverschot kunnen cirkels overlappen. Wanneer de lijnen daarvan op elkaar aansluiten, lijken de randen dikker te worden.

5.5 Invloed op mycorrhiza-associatie van vaatplanten

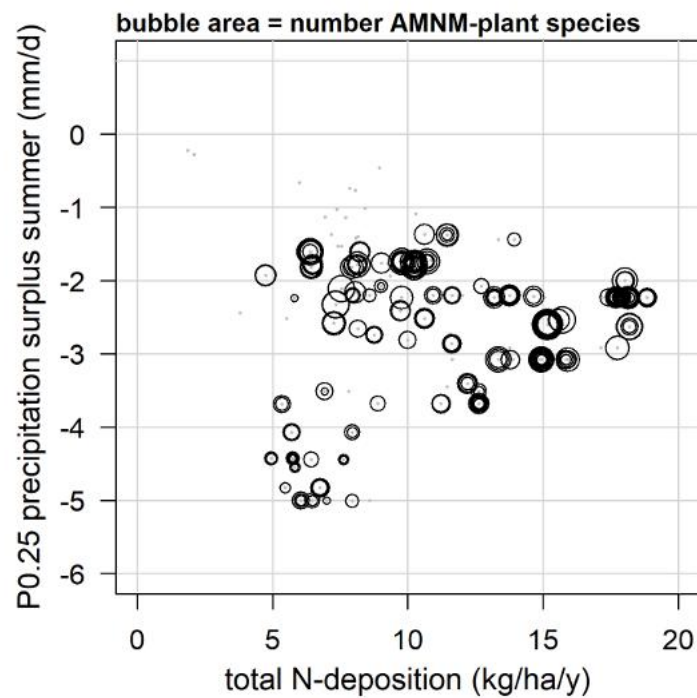
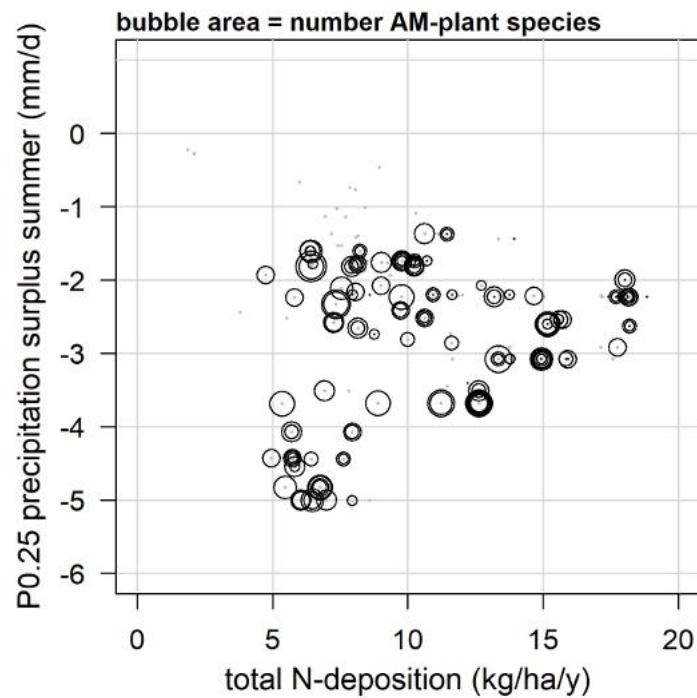
Voor het aantal en de bedekking van verschillende typen mycorrhiza planten verschilden de regressie-analysen weinig voor kalkrijke plots en kalkarme plots afzonderlijk (Tabel 5-3). Voor het aantal soorten AM- en AM/NM-planten en de bedekking van AM-planten bedroeg de verklaarde variantie 19 tot 25%, maar die van de bedekking van AM/NM-planten was zeer laag. Beide type planten vertoonden voor het soortenaantal dezelfde respons: meer soorten bij een hoger neerslagoverschot in de zomer, en minder bij een hogere N-depositie (Figuur 5-4). Dit heeft te maken met het hogere aantal vaatplanten in het algemeen, dat ook sterk toenam bij een hoger neerslagoverschot en een lagere N-depositie. Ook was er net als bij de vaatplanten in het algemeen een negatief interactie-effect aanwezig, met meer soorten bij de combinatie van relatief natte zomers en een lage N-depositie. Voor de bedekking van AM-plantensoorten was er geen effect van het neerslagoverschot, maar wel een relatief sterk negatief effect van de N-depositie (Figuur 5-5) en een negatief interactie-effect.

Wanneer gekeken wordt naar het aandeel van AM-soorten wat betreft aantal soorten en bedekking dan is de verklaarde variantie relatief hoog (respectievelijk 0.42 en 0.27%). Wanneer de hele dataset wordt geanalyseerd hebben N-depositie en de interactie van N-depositie en neerslagoverschot een negatief effect en is er geen effect meer van neerslagoverschot.

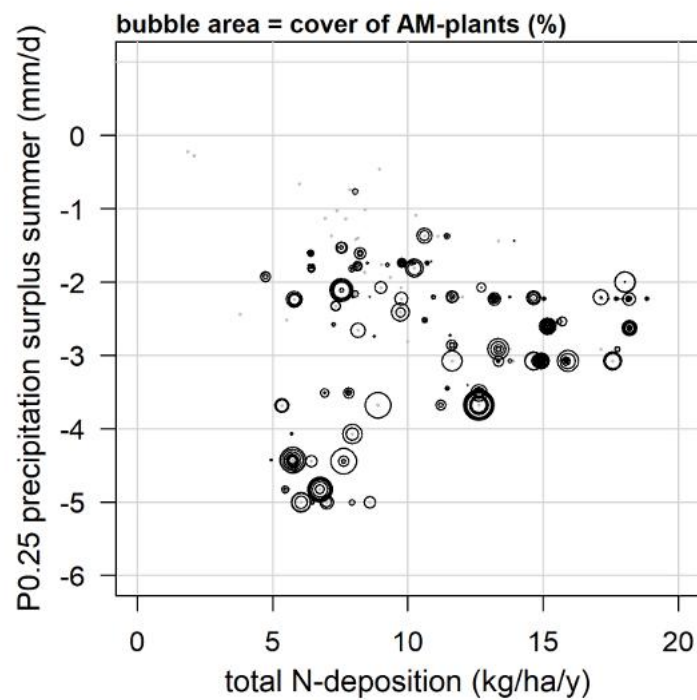
Nattere zomers zorgen dus voor meer AM en AM/NM-soorten, net als meer soorten vaatplanten in het algemeen, terwijl een hogere N-depositie juist leidt tot minder soorten, een lagere bedekking van met name AM-soorten en dan wat betreft aantal soorten en bedekking ook een geringer aandeel hebben in de vegetatie.

Tabel 0-3. De invloed van het neerslagoverschot (P_{sur}) in de zomer en totale N-depositie (N_{tot}) op het aantal soorten en de bedekkingen van AM- en AM/NM-soorten van duingraslandplots op basis van multiple-regressiemodellen. De modellen geven de resultaten op basis van de dataset met alle, de kalkrijke en kalkarme plots. Alle modellen zijn significant ($p < 0.05$). In geval een variabele significant is ($p < 0.05$), is de parameterwaarde van deze variabele weergegeven met de kleuren groen voor een positief effect en rood voor een negatief effect. Wanneer een beter model mogelijk was door een variabele te verwijderen is de verwijderde variabele aangeduid met een 'E'.

afhankelijke variabele	r_{adj}^2	p	onafhankelijke variabele		
			P_{sur}	N_{tot}	$P_{sur} \times N_{tot}$
AM-soorten: aantal soorten: alle opnamen	0.25	<0.001	0.96	-0.58	-0.18
AM-soorten: aantal soorten: kalkrijk	0.34	<0.001	1.34	-0.74	-0.22
AM-soorten: aantal soorten: kalkarm	0.24	<0.001	0.72	-0.50	-0.16
AMNM-soorten: aantal soorten: alle opnamen	0.19	<0.001	3.06	-0.53	-0.22
AMNM-soorten: aantal soorten: kalkrijk	0.14	<0.001	3.97	-0.94	-0.36
AMNM-soorten: aantal soorten: kalkarm	0.25	<0.001	2.49	-0.29	-0.15
aandeel AM-soorten: alle opnamen	0.42	<0.001	E	-0.03	-0.01
aandeel AM-soorten: kalkrijk	0.44	<0.001	E	-0.03	-0.01
aandeel AM-soorten: kalkarm	0.43	<0.001	E	-0.04	-0.01
AM-soorten: bedekking: alle opnamen	0.23	<0.001	E	-3.57	-1.12
AM-soorten: bedekking: kalkrijk	0.28	<0.001	E	-4.50	-1.31
AM-soorten: bedekking: kalkarm	0.21	<0.001	E	-2.96	-0.99
AMNM-soorten: bedekking: alle opnamen	0.03	0.003	10.27	-2.06	-1.01
AMNM-soorten: bedekking: kalkrijk	0.04	0.012	14.00	-3.05	-0.95
AMNM-soorten: bedekking: kalkarm	0.05	0.001	11.79	-1.51	-0.62
aandeel bedekking AM-soorten: alle opnamen	0.27	<0.001	E	-0.04	-0.01
aandeel bedekking AM-soorten: kalkrijk	0.33	<0.001	-0.10	-0.02	E
aandeel bedekking AM-soorten: kalkarm	0.25	<0.001	E	-0.04	-0.01



Figuur 0-4. Patroon van het aantal soorten van AM-soorten en AM/NM-soorten in relatie tot het 25^e percentiel van het neerslagoverschot in de zomer en de totale N-depositie. De oppervlakte van de cirkels is een maat voor respectievelijk het aantal soorten en de bedekking. De kleine grijze punten betreffen plots die niet meedoen in de analyse wegens een groot aandeel van plantensoorten met een onbekende mycorrhiza-associatie. Door een ruimtelijk geclusterd voorkomen plots met een gelijke totale N-depositie en neerslagoverschot kunnen cirkels overlappen. Wanneer de lijnen daarvan op elkaar aansluiten lijken de randen dikker te worden.



Figuur 0-5. Patroon van de bedekking van AM-soorten in relatie tot het 25^e percentiel van het neerslagoverschot in de zomer en de totale N-depositie. De oppervlakte van de cirkels is een maat voor respectievelijk het aantal soorten en de bedekking. De kleine grijze punten betreffen plots die niet meedoen in de analyse wegens een groot aandeel van plantensoorten met een onbekende mycorrhiza-associatie. Door een ruimtelijk geclusterd voorkomen plots met een gelijke totale N-depositie en neerslagoverschot kunnen cirkels overlappen. Wanneer de lijnen daarvan op elkaar aansluiten en lijken de randen dikker te worden.

6 Synthese en discussie

In dit rapport is onderzoek gedaan naar de rol van wortelbiomassa, P-beschikbaarheid en mycorrhiza-associatie van plantensoorten bij kleinschalige verstuing in kalkarme en kalkrijke duinen. De hoofdvraag van het OBN-onderzoek luidde: *Onder welke omstandigheden (kalkgehalte en vegetatie) is het stimuleren van verstuing in kalkarme Grijze duinen (H2130B) nog zinvol voor een duurzame instandhouding, en onder welke omstandigheden kan er beter gekozen worden voor natuurlijke ontwikkeling richting Duinheide met kraaihei (H2140) en struikhei (H2150).*

Het OBN-onderzoek is gekoppeld aan een bredere studie naar de invloed van klimaat en N-depositie op de vegetatie van duingraslanden in Noordwest-Europa, dat met financiering van het collectieve onderzoeksprogramma van de duinwaterbedrijven (DPWE) en dat van de Nederlandse en Vlaamse drinkwaterbedrijven ("Waterwijs") is uitgevoerd. Dankzij deze cofinanciering konden meer locaties worden bemonsterd.

Het onderzoek is in 2022 uitgevoerd in 78 locaties in kalkrijke en kalkarme duinen van Frankrijk, België, Nederland, Duitsland en Denemarken, verdeeld over drie regio's met verschillen in klimaat en/of N-depositie: de Zuid-Atlantische regio met lage N-depositie, de Noord-Atlantische regio met matige N-depositie, en de Noord-Atlantische regio met hoge N-depositie. De bedoeling was om het onderzoek uit te voeren rondom actieve stuifkuilen, maar die waren in veel gebieden niet voldoende aanwezig. In plaats daarvan is de gradiënt in de successie onderzocht aan de hand van jonge pioniervegetaties met veel kaal zand, oudere duingraslandvegetaties met een gesloten vegetatie en meer organische stof in de bodem, vegetaties met dominantie van zandzegge en latere successiestadia met veel kraaiheide. De vegetatie in het overgrote deel van de locaties bestond uit ouder duingrasland. In alle regio's is geprobeerd om zowel kalkrijke als kalkarme duinen te bemonsteren, maar de locaties waren niet helemaal evenredig verdeeld over jonge/oude en kalkrijke/-arme duingraslanden. Zo hadden de kalkarme duinen in de Zuid-Atlantische regio een relatief hoge pH, en zijn in de Noord-Atlantische regio met hoge N-depositie vooral kalkarme duinen bemonsterd. Op basis van vergelijking van diverse bestaande datasets en de dataset van 2022 bleken de patronen in wortelbiomassa echter zeer variabel te zijn, als gevolg van verschillen tussen jaren in het weer, de bemonsteringsmethode en eventuele overbegrazing. Hierdoor konden deze datasets niet gecombineerd worden voor een bredere analyse.

Net als voor bovengrondse biomassa lijkt het weer en eventuele begrazing een duidelijke invloed te hebben op de ondergrondse biomassa. Dat impliceert ook dat hoeveelheid wortelbiomassa, net als de aanwezige bovengrondse biomassa, behoorlijk dynamisch kan zijn op een tijdschaal van enkele jaren. Hieronder worden de bevindingen in onderlinge samenhang beschouwd. In Tabel 0-1 is de invloed van klimaatfactoren en N-depositie op bodem, biomassa en functionele plantengroepen samengevat.

Tabel 0-1: Samenvatting van de invloed van klimaatfactoren en N-depositie op bodem, biomassa en functionele plantengroepen. Betekenis codes: ++ = relatief hoog/relatief sterk positief effect; + = matig hoog/positief effect; 0 = geen effect; - = laag/negatief effect; -- = relatief sterk negatief effect; NA = niet geanalyseerd. AM-soorten = arbusculaire mycorrhizaplanten, AM/NM = planten die wel (AM) of geen (NM) symbiose met mycorrhiza's hebben.

Regio/factor	Noord-Atlantisch en hoge N-depositie	Noord-Atlantisch en matige N-depositie	Zuid-Atlantisch en lage N-depositie	Invloed organisch stof bodem	Invloed neerslag-overschot in zomer	Invloed N-depositie	Invloed interactie neerslagoverschot in zomer en N-depositie	hoofdstuk
SOM [%]	++	+	-					H3
pH	low	middle	high					H3
wortelbiomassa	low-high	low-high	low - moderate	+	++	-	0	H3
aantal soorten kruiden				NA	+	-	-	H4
aantal soorten grassen				NA	+	-	-	H4
aantal soorten mossen				NA	0	0	0	H4
aantal soorten korstmossen				NA	0	0	0	H4
bedekking kruiden	+	-	--	NA	++	--	-	H3/H4
bedekking grassen [%]	+	-	--	NA	++	--	-	H3/H4
bedekking mossen [%]	++	+	-	NA	+	0	-	H3/H4
bedekking korstmossen [%]	-	+	+	NA	--	0	+	H3/H4
vocht-indicatie vegetatie				NA	+	-	-	H4
nutrienten-indicatie vegetatie				NA	+	0	-	H4
aantal AM-soorten				NA	+	-	-	H4
aantal AMNM				NA	+	-	-	H4
bedekking en aandeel bedekking AM-soorten [%]	- 0-5%	+ 0-25%	+ 0-35%	NA	0	-	-	H3
bedekking AMNM	++	+	-	NA	++	-	-	H3

De hoeveelheid wortelbiomassa in de bovenste 30 cm van het bodemprofiel is sterk positief gecorreleerd met de hoeveelheid organisch stof in de bodemtoplaag. De wortelbiomassa was vrij laag bij pioniervegetaties, nam toe in ouder duingrasland, en bereikte piekwaarden van meer dan 5 kg per m² in zandzeggedominaties en duinheide. Naast organisch stofgehalte hebben klimaat en stikstof-depositie een gering effect op de wortelbiomassa. Het sterk positieve verband tussen organisch stof in de bodem en wortelbiomassa is vooral het gevolg van successie. Meer wortelbiomassa leidt tot meer input van strooisel van afgestorven wortels en daarmee tot meer organisch stof in de bodem. In droge graslandecosystemen zoals duingraslanden levert de input van wortelbiomassa een belangrijke bijdrage aan vorming van gehumificeerde organisch stof (Hu et al. 2022). Tijdens de successie treedt er echter een zelfversterkend effect op. Zo leidt meer organisch stof tot een betere nutriëntenbeschikbaarheid (o.a. door meer stikstofmineralisatie en een hogere P-beschikbaarheid), waardoor de wortelbiomassa en plantengroei toenemen. Ook zorgt meer organisch stof in duinbodems voor een betere vochtvoorziening voor de vegetatie (Voortman et al. 2017). Omdat in duingraslanden vochttekort een belangrijke beperking vormt voor de productiviteit van de vegetatie, leidt een verbetering van de vochtvoorziening tot een hogere vaatplantbiomassa. Uit de analyse van de dataset van dit onderzoek blijkt ook de positieve invloed van vochtbeschikbaarheid op wortelbiomassa. Er is een gering positief effect van het neerslagoverschot in de zomer op wortelbiomassa. In een klimaat met relatief natte zomers is de biomassa daardoor

iets hoger dan in een klimaat met droge zomers. Ook was binnen dezelfde klimaatregio de wortelbiomassa in een jaar met een extreme droogte lager dan in een natter jaar.

In de dataset met duingebieden in verschillende regio's was er ook een zwak verband tussen een lagere wortelbiomassa met een hogere N-depositie. Dit patroon is mogelijk een artefact vanwege de ligging van de N-depositie hotspot in een klimaat regio met een relatief hoog neerslagoverschot in de zomer. Het is natuurlijk ook mogelijk dat hoge N-depositie het mogelijk maakt voor planten om vooral te investeren in bovengrondse biomassa, omdat met een geringere wortelbiomassa nog voldoende stikstof kan worden opgenomen. Zo'n effect is bijvoorbeeld bekend van struikheide (Meyer-Grünefeldt et al. 2015).

De zuurgraad van de bodem had een gering effect op wortelbiomassa. In de hele dataset van zowel kalkrijke als kalkarme duingebieden was er geen effect te traceren. In hele jonge duingraslanden was er wel een trend van lagere wortelbiomassa bij hogere pH, maar dit effect is gebaseerd op weinig meetlocaties. Ook nam in kalkarme duingraslanden de wortelbiomassa niet alleen toe bij hogere organisch stofgehalten, maar ook bij lagere pH. De hoogste waarden voor wortelbiomassa treden op in kalkarme gebieden met droge duinheide met kraaiheide-dominantie. Dit is verder niet verassend, omdat de dwergstruiken struikheide en kraaiheide houtige wortelbiomassa hebben met een hoog gewicht.

Tussen bovengrondse en ondergrondse vaatplant biomassa bestaat een positieve, exponentiele correlatie. De ondergrondse biomassa is veel groter dan bovengrondse biomassa. Voor duingraslanden is dit 8-10 keer zoveel, voor zandzegge-dominantie en heidevegetaties is de verhouding minder extreem en is er 3-4 keer zoveel biomassa ondergronds dan bovengronds. Deze ratio's zijn hoog in vergelijking met allerlei andere ecosystemen en ook graslanden en zitten in de range van savannes en toendra's (Qi et al. 2019).

De toename van organisch stof en vaatplantbiomassa in de bodem gedurende successie staat niet alleen onder invloed van een toename van de vochtbeschikbaarheid, maar gaat ook gepaard met belangrijke veranderingen in zuurgraad en de nutriëntenvoorziening. Zo bevordert de toename van organische stof de netto stikstofmineralisatie, waardoor de beschikbaarheid hiervan voor de vegetatie toeneemt (Berendse 1990; Fujita et al. 2013; Kooijman et al. 2026). Ook de P-beschikbaarheid in de bodem verandert tijdens successie. Anorganisch P, en met name calciumfosfaat, kwam vooral voor bij hoge pH en/of lage organisch stofgehalten. Calciumfosfaat is bij hoge pH slecht oplosbaar en als zodanig voor veel plantensoorten slecht beschikbaar. Alleen AM-planten kunnen deze P-fractie gebruiken, via samenwerking met hun schimmelnetwerk van arbusculaire mycorrhiza. Deze AM-planten komen in dit onderzoek dan ook vooral voor bij hoge pH. Organisch P, wat voor de vegetatie beschikbaar kan komen door mineralisatie, nam vooral toe bij hogere organisch stofgehalten. Ook ijzergebonden P nam vooral toe bij hogere organisch stofgehalten, maar de sterkte van deze binding werd gereguleerd door de pH van de bodem. Bij hoge pH maakte ijzer vooral deel uit van ijzer(hydr)oxiden, wat voor een relatief sterke binding zorgt, en

daardoor slecht beschikbaar was voor de vegetatie (Kooijman et al. 2009, 2020). Bij lage pH worden de ijzer(hydr)oxiden echter omgevormd naar complexen van ijzer en organische stof, waardoor de binding met P veel zwakker wordt, en de beschikbaarheid voor de vegetatie toeneemt. Al met al neemt de P-beschikbaarheid in de bodem dus toe bij hogere organisch stofgehalten en lage pH. Dit is gunstig voor planten zonder arbusculaire mycorrhiza, zoals zandzegge en kraaiheide.

Het onderzoek naar de P-beschikbaarheid toonde aan dat de hoeveelheid organische stof geleidelijk toenam van pioniervegetatie naar duinheide. Wat betreft pH was het onderscheid tussen vegetatietypen echter veel abrupter. Pioniervegetatie en duingrasland kwamen voor bij pH-H₂O hoger dan 5, maar zandzeggeruigte en duinheide bij lagere waarden. Deze komen vooral voor als de hoeveelheid ijzergebonden P hoog is, en de binding zwak door de toename in organische stof met meer organisch gebonden Fe en de lage pH. In oudere successiestadia met een kalkarme en verzuurde bodem leidt dit al snel tot hogere P-beschikbaarheid, vooral voor AM/NM-, NM- en ER-planten als zandzegge en kraaiheide, die deze bron van P kunnen benutten (Emmerton et al., 2001; Raven et al., 2018).

De bedekking en bedekkingsaandeel van zowel AM- als AM+ER-planten neemt toe bij grotere hoeveelheid organische stof. De achterliggende factor is hierbij de verbetering van de vochtvoorziening en beschikbaarheid van stikstof door een hogere N-mineralisatie tijdens de successie, waardoor de biomassa van vaatplanten in het algemeen toeneemt (zie boven). Het neerslagoverschot in de zomer werkt ook positief door op zowel het aantal soorten AM als het aantal soorten en de bedekking van AM/NM-planten. Een betere vochtbeschikbaarheid in de zomer werkt dus door in de algehele verhoging van de productiviteit van AM/NM-vaatplanten en vergroot tegelijk het aantal soorten van beide groepen. De AM-planten werden wat betreft bedekking, bedekkingsaandeel en het aantal soorten echter negatief beïnvloed door N-depositie. Dit kan er echter ook op duiden dat AM-planten, die altijd een schimmeln netwerk moeten onderhouden, bij een hoge N-depositie meer concurrentie ondervinden van AM/NM-planten. AM/NM-planten kunnen overschakelen van symbiose met mycorrhiza naar geen symbiose, mogelijk omdat bij een hoge N-depositie voldoende nutriënten beschikbaar zijn.

7 Implicaties voor beleid en beheer

Voor de hoeveelheid wortelbiomassa en organische stof in de bodem is successieduur een belangrijke factor. Veel wortelbiomassa in oude successiestadia betekent dat verstuiwing moeilijker te realiseren is. Uit het onderzoek naar P-beschikbaarheid bleek dat de hoeveelheid organische stof geleidelijk toenam van pioniervegetatie naar duinheide. Wat betreft pH was het onderscheid tussen vegetatietypen echter veel abrupter. Pioniervegetatie en duingrasland kwamen voor bij pH hoger dan 5, maar zandzeggeruigte en duinheide bij lagere waarden. Deze komen vooral voor als de hoeveelheid ijzergebonden P hoog is, en de binding zwak door de toename in organische stof en de lage pH. Behalve pH en kalkrijkdom van het zand is echter ook de ijzerrijkdom van belang. Hoewel kalkrijkdom en ijzerrijkdom in het moedermateriaal in Nederland in grote lijnen samen opgaan (Eisma, 1968), is het onderscheid op basis van combinaties van kalk- en ijzergehalte belangrijk voor de beschikbaarheid van P in verschillende duingebieden, en het mogelijke succes van verstuiwing en het perspectief voor herstel en behoud van duingraslanden. Hier wordt ingegaan op de effectiviteit voor het bevorderen van duingraslanden met kleinschalige verstuiwing zoals stuifkuilen en waaien van zand vanaf de zeereep (Tabel 7-1).

In kalkrijk en ijzerrijk moedermateriaal, zoals in kalkrijke delen van het Renodunaal district, is de P-beschikbaarheid laag door vastlegging van P in calciumfosfaat en sterk aan Fe+Al (hydr)oxiden gebonden P. Hier blijven veel verstuiwingen min of meer spontaan in stand (Kooijman et al., 2021) en kan ook autonoom activatie van kleinschalige verstuiwing optreden (Aggenbach et al. 2018).

Ook in kalkhoudend en ijzerarm zand is de P-beschikbaarheid relatief laag door vastlegging in calciumfosfaat en sterk gebonden P (Kooijman et al., 2021). Deze situatie komt voor in meer kalkhoudende delen van het Waddendistrict (Aggenbach et al., 2018). Dit kan een goede uitgangssituatie voor verstuiwing zijn, met name als er kalkhoudend zand vanaf het strand kan inwaaien. Wel is de hoeveelheid kalk en Fe+Al in de vorm van hydroxiden met een grote sorptiecapaciteit voor fosfaat veel kleiner dan in het Renodunaal district, waardoor calciumfosfaat sneller oplost, amorf Fe+Al sneller wordt omgezet in organische complexen met Fe+Al, ijzergebonden P zwakker wordt gebonden, en de P-beschikbaarheid en wortelbiomassa sneller toenemen. Maar als de verstuiwing niet spontaan start en in stand blijft, kan deze door de beheerder af en toe gereactiveerd worden.

In oppervlakkig ontkalkte, ijzerrijke bodems speelt calciumfosfaat geen rol meer in de wortelzone van planten. In ijzerrijk zand kan de P-beschikbaarheid echter nog steeds laag zijn, als ijzergebonden P nog steeds sterk aan Fe+Al (hydr)oxiden is gebonden. Ook hier zijn de condities nog redelijk gunstig voor verstuiwing, hoewel het vooral gaat om de achterduinzones in het Renodunaal district, waar de wind minder sterk is. Omdat het onverweerde moedermateriaal dieper in de bodem nog kalkhoudend is, start de successie met een iets kalkgebufferde bodem en kan het nog enige decennia duren voordat de pH zo laag wordt dat Fe+Al (hydr)oxiden worden omgezet in organisch Fe (Aggenbach et al., 2017).

In kalkarme en ijzerarme bodems, die veel voorkomen in delen van het Waddendistrict,, speelt vastlegging van P door calciumfosfaat of ijzerfosfaat echter nauwelijks een rol. In plaats daarvan is een groot deel van de ijzergebonden P zwak gebonden aan complexen van Fe+Al en organische stof, die waarschijnlijk ook nog eens voor een deel uit labiel organisch P bestaat. Dit leidt al snel tot hogere P-beschikbaarheid, vooral voor NM- en ER-planten als zandzegge en kraaiheide, die deze bron van P kunnen benutten (Emmerton et al., 2001; Raven et al., 2018). Het realiseren van duingraslanden met kleinschalige verstuiving in de kalkarme delen van het Waddendistrict kan daardoor van korte duur zijn, of heeft regelmatig beheer zoals grizzelen nodig om de stuifkuil open te houden. Omdat de bodem vaak diep ontkalkt is leidt kleinschalige verstuiving doorgaans niet tot nieuwe bodems met een hoge pH, maar alleen tot nieuw bodem zonder veel organisch materiaal.

De ordening volgens kalkrijkdom en ijzerrijkdom biedt aanknopingspunten voor de vraag in hoeverre verstuiving nog kan helpen voor het bevorderen van duingraslanden, en wanneer het beter is de ontwikkeling richting duinheide door te laten gaan. In het onderzoek lag de grens tussen pioniervegetaties of duingrasland en zandzeggeruigtes of duinheide bij pH-H₂O 5. Bij hogere pH was de wortelbiomassa ook nog redelijk laag, vooral als de voorraad organische stof niet te hoog was. Dit is een relatief gunstige Ausgangssituation. Bij pH-H₂O 5 met veel organische stof, of pH-H₂O 4 met intermediaire en hoge waarden voor organische stof nam de wortelbiomassa echter sterk toe.

Waarschijnlijk speelt ook hoge N-depositie een rol in kalkarme duinen. Een hoge N-depositie kan van invloed zijn op de P-beschikbaarheid, met name via (extra) verzuring en accumulatie van organische stof in de bodem. Dit was in het onderzoek echter niet goed vast te stellen. Zo was in de dataset van 2022 de hoeveelheid ijzergebonden P in Nederland juist lager dan in gebieden met lage of intermediaire N-depositie, waarschijnlijk omdat in Nederland alleen ijzerarme locaties zijn bemonsterd. Het percentage anorganisch P verschilde sowieso niet tussen gebieden met hoge en lage N-depositie. De beschikbaarheid van P is echter wel van belang voor het effect van hoge N-depositie op de vegetatie. Als de P-beschikbaarheid hoog is, zoals in kalk- en ijzerarme duinen, kan een hoge N-depositie tot extra groei van de vegetatie leiden. Dit is ook voor jonge bodems met weinig organische stof van belang, omdat N daar vaak een beperkende factor is voor de productiviteit (Kooijman & Van Til, 2023). Dit kan betekenen dat het stimuleren van verstuiving om grijze duinen te bevorderen en de kwaliteit daarvan te verbeteren grotere kans op succes heeft als het zand enigszins kalkhoudend is, maar ook als de N-depositie niet te hoog is. Belangrijk is om te realiseren is dat het optreden en blijven voortduren van kleinschalige verstuiving ook door andere factoren wordt beïnvloed (Aggenbach et al. 2018). Zo spelen reliëf en hoogte van duinen, het lokale klimaat, de mate van verstruweling en bosvorming, en konijnendichtheid ook een belangrijke rol. Wanneer andere factoren wel gunstig zijn voor verstuiving, kunnen ook in kalkarme duinen met een hoge N-depositie actieve stuifkuilen voorkomen. Een voorbeeld is het kalkarme Duitse Waddeneiland Nordeney dat net als de Nederlandse Waddeneilanden in de N-depositie hotspot van Nederland-west Nedersaksen ligt. In dit gebied komen nog steeds veel actieve stuifkuilen voor en is een aanzienlijk areaal duingrasland aanwezig. Een belangrijke factor is hier de aanwezigheid van een

grote, vitale konijnenpopulatie. Al hoewel inmiddels veel kennis is opgebouwd over hoe kleinschalige verstuiving met ingrepen kan worden bevorderd (Aggenbach et al. 2018; De Leeuw et al. 2019), is het succes van lokale ingrepen (duur verstuiving, bevorderen duingrasland) nog steeds in belangrijke mate onvoorspelbaar. Het bevorderen van duingrasland in kalkarme duingebieden bij een hoge N-depositie is daarom niet zonder meer kansloos voor terugkeer van duingrasland. De kans op succes kan vergroot worden door in een duingebied op meerdere plekken maatregelen voor het bevorderen van kleinschalige verstuiving uit te voeren.

Samenvattend:

- in duingebieden met kalkrijk en ijzerrijk zand is het bevorderen van duingrasland met kleinschalige verstuiving kansrijk en kan dit leiden tot langdurige instandhouding van duingraslanden;
- in duingebieden met (oppervlakkig) kalkarm en ijzerrijk zijn er ook goede perspectieven voor herstel van duingrasland;
- in duingebieden met kalkhoudend en ijzerarm zand zijn er perspectieven voor herstel van duingrasland voor de middellange termijn (afhankelijk van hoeveelheid kalk in de bodem: langer bij relatief hoge of korter bij relatief lage kalkgehalte in de nieuwe bodems die na verstuiving ontstaan) -;
- in diep ontkalkte duingebieden met ijzerarm zand is bij een hoge N-depositie de kans dat kleinschalige verstuiving leidt tot duingrasland geringer en is de duur dat deze aanwezig zijn kort. Met aangepast beheer is ook onder deze situaties het behoud van open stuifkuilen mogelijk, evenals het herstel van duingrasland voor korte duur;

Voor methoden voor bevordering van kleinschalige verstuiving wordt verwezen naar Aggenbach et al. (2018) en een speciale OBN-handreiking (De Leeuw et al. 2019).

Een belangrijke implicatie voor het beleid is dat voor de instandhouding en het herstel van duingraslanden in kalkarme duingebieden daling van de N-depositie belangrijk is, ook omdat dit de effectiviteit van natuurherstelmaatregelen zoals het bevorderen van kleinschalige verstuiving vergroot.

Tabel 0-1: Samenvatting van de doorwerking van kalk- en ijzergehalte van de bodem op kleinschalige verstuiving en het perspectief voor habitatype Grijze duinen. Betekenis codes voor invloed van factoren: X = niet, ○ = matig; ● = sterk.

Situatie	kalkrijke en ijzerrijke bodem	oppervlakkig ontkalkte, ijzerrijke bodem	kalkhoudend en ijzerarm zand	diep ontkalkte en ijzerarme bodem
Komt veel voor in:	Renodunaal district	achterduin Renodunaal district, Delta	Wadden district, Delta	Wadden district, (Delta)
Kansrijkdom verstuiving	grote kans instandhouding	matig grote kans instandhouding, voor een kortere duur en onder voorwaarden	matig grote kans instandhouding, voor een kortere duur	kleine kans instandhouding, voor een kortere duur en onder voorwaarden
Gevolgen voor verstuivingsbeheer	weinig beheer nodig	aanvullend beheer nodig (bv. reactivatie verstuiving)	aanvullend beheer nodig (bv. reactivatie verstuiving)	aanvullend intensief beheer nodig (bv. regelmatig reactivatie stuifkuil, grizzelen)
Perspectief habitats en keuze	Grijze duinen kansrijk	Grijze duinen kansrijk	Grijze duinen mogelijk onder voorwaarden, maar overweeg ook acceptatie van Duinheiden	Grijze duinen beperkt mogelijk onder voorwaarden en intensief beheer, overweeg acceptatie van overwegend Duinheiden
Belang van positieve factoren voor Grijze duinen:				
- hoge begrazingsdruk konijnen	○	●	●	●
- inwaai van zand van strand zeereep	○	○	●	●
- meerdere locaties tegelijk reactiveren in duingebied	○	●	●	●
Belang van negatieve factoren voor Grijze duinen:				
- stikstofdepositie	○	○	●	●
- successie met accumulatie organisch stof, toename wortelbiomassa en toename P- beschikbaarheid	X	○	●	●
- verzuring	X	○	●	●

8 Literatuur

- Aggenbach, C. J. S., Kooijman, A. M., Fujita, Y., van der Hagen, H., Van Til, M., Cooper, D., & Jones, L. (2017). Does atmospheric nitrogen deposition lead to greater nitrogen and carbon accumulation in coastal sand dunes? *Biological Conservation*, 212, 416–422.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.007>
- Aggenbach, C. J. S., Arens, S. M., Fujita, Y., Kooijman, A., Neijmeijer, T., Nijssen, M., Stuyfzand, P. J., Van Til, M., van Boxel, J. H., & Cammeraat, L. H. (2018). Herstel Grijze duinen door reactiveren kleinschalige dynamiek. OBN 67-DK. Vereniging van Bos- en Natuureigenaren.
- Aggenbach, C. J. S., Fujita, Y., Jones, L., Kooijman, A., & Nanu, A. (2020a). Effectiveness of measures to mitigate high nitrogen deposition in dry habitats. Report BTO 2020.024).
<https://api.kwrwater.nl/uploads/2020/09/BTO-2020.024-Effectiveness-of-measures-to-mitigate-high-nitrogen-deposition-in-dry-habitats.pdf>
- Aggenbach, C. J. S., Clevers, S., de Wit, J., & Krajenbrink, H. (2020b). Evaluatie van effecten begrazing van damherten op duingraslanden in de Luchterduinen. Rapport KWR 2020.042.
- Aggenbach, C. J. S., & Krajenbrink, H. J. (2021). International dataset for studying the combined influence of N-deposition and climate on European coastal dune grasslands. Report KWR 2021.044.
- Aggenbach, C. J. S., & Geurts, J. J. M. (2022). Biomonitoring van atmosferische stikstofdepositie met mossen (Rapport Nr. KWR 2021.121). <https://edepot.wur.nl/564958>
- Aalbers, E. E., van Meijgaard, E., Lenderink, G., de Vries, H. & van den Hurk, B. J. J. M. (2023) The 2018 west-central European drought projected in a warmer climate: how much drier can it get?, *Nat. Hazards Earth Syst. Sci.*, 23, 1921–1946, 10.5194/nhess-23-1921-2023.
- Annema, M., Aggenbach, C., & Jansen, A. (2020). Het vroom ontrafeld. Veertig jaar waterwinning en natuurbeheer in de Middel- en Oostduinen op Goeree. Uitgave Evides Waterbedrijf, Rotterdam/Natuurmedia.
- Bähring, A., Fichtner, A., Friedrich, U., von Oheimb, G., & Härdtle, W. (2017). Bryophytes and organic layers control uptake of airborne nitrogen in low-N environments. *Frontiers in Plant Science*, 8, 2080.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02080>
- Berendse, F. (1990). Organic Matter Accumulation and Nitrogen Mineralization During Secondary Succession in Heathland Ecosystems. *Journal of Ecology* 78, 413–427.
- Bevacqua, E., Rakovec, O., Schumacher, D. L., Kumar, R., Thober, S., Samaniego, L., Seneviratne, S. I., & Zscheischler, J. (2024). Direct and lagged climate change effects intensified the 2022 European drought. *Nature Geoscience*, 17(11), 1100–1107. <https://doi.org/10.1038/s41561-024-01559-2>
- Bleeker, A., Poelhuis, M., van Pul, A., Siteur, K., Stolk, A., Verwij, R., & Wichink Kruit, R. (2023). Stand van zaken ammoniak van zee: Tussenrapportage april 2023 (Rapport Nr. RIVM 2023-0308).
<https://doi.org/10.21945/RIVM-2023-0308>

Bobbink, R., Hornung, M., & Roelofs, J. G. M. (1998). The effects of airborne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, 86(5), 717–738. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.8650717.x>

Brundett, M. & L. Tedersoo (2018) Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist* 12(4), 1108-1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>

Catania, M. del V., Albornoz, P. L., Rausch, A. O., Ledesma, T. M., Dong, S., Cai, Y., Zeng, Y., Liu, Y., Suárez, G. M., & Moreno, J. E. (2025). Discovery of Arbuscular Mycorrhizae in Mosses of the Pottiaceae Family from the Chaco Serrano (Tucumán, Argentina). *Plants*, 14(7). <https://doi.org/10.3390/plants14071048>

Celi, L., G. De Luca, and E. Barberis. 2003. Effects of interaction of organic and inorganic P with errihydrite and kaolinite-iron oxide systems of iron release. *Soil Science* 168:479–488.

Ceulemans, T., van Geel, M., Jacquemyn, H., Boeraeve, M., Plue, J., Saar, L., Kasari, L., Peeters, G., van Acker, K., Crauwels, S., Lievens, B., & Honnay, O. (2019). Arbuscular mycorrhizal fungi in European grasslands under nutrient pollution. *Global Ecology and Biogeography*, 28(12), 1796–1805. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/geb.12994>

Cody, R. P., & Smith, J. K. (1987). *Applied statistics and the SAS programming language* (2nd ed.). North-Holland Publishing Co.

Coördinatiecommissie Integraal Waterbeleid. (2023). Evaluatierapport waterschaarste en droogte 2022. <https://www.integraalwaterbeleid.be/nl/publicaties/documenten/evaluatie-waterschaarste-droogte-2022.pdf>

D’Hertefeldt, T., & Jónsdóttir, I. S. (1999). Extensive physiological integration in intact clonal systems of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, 87(2), 258–264. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00345.x>

D’Hertefeldt, T., & Falkengren-Grerup, U. (2002). Extensive physiological integration in *Carex arenaria* and *Carex disticha* in relation to potassium and water availability. *New Phytologist*, 156(3), 469–477. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00529.x>

Debicka, M., Kocowicz, A., Weber, J., & Jamroz, E. (2016). Organic matter effects on phosphorus sorption in sandy soils. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 62(6), 840–855. <https://doi.org/10.1080/03650340.2015.1083981>

Eisma, D. 1968. Composition, origin and distribution of Dutch coastal sands between Hoek van Holland and the island of Vlieland. PhD-thesis Rijksuniversiteit Groningen.

Emmerton, K.S., T.V. Callaghan, H.E. Jones, J.R. Leake, A. Michelsen and D.J. Read. 2001. Assimilation and isotopic fractionation of nitrogen by mycorrhizal and nonmycorrhizal subarctic plants. *New Phytologist* 151: 513-524.

Enderle, E., Hou, F., Hinojosa, L., Kottman, H., Karisga, N., & de Vries, F. T. (2024). Plant-soil feedback responses to drought are species-specific and only marginally predicted by root traits. *Plant and Soil*. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s11104-024-07049-z>

Fink, J. R., A. V. Inda, T. Tiecher, and V. Barron. 2016. Iron oxides and organic matter on soil phosphorus availability: a review. *Ciencia e Agrotecnologia* 40:369–379.

Fujita, Y., & Aggenbach, C. J. S. (2015). Patterns of soil development and plant species diversity in dune grasslands in Meijendel (Report No. BTO 2015.009).

Gerke, J., Beißner, L., & Römer, W. (2000). The quantitative effect of chemical phosphate mobilization by carboxylate anions on P uptake by a single root. I. The basic concept and determination of soil parameters. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163(2), 207–212. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1522-2624\(200004\)163:2<207::AID-JPLN207>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1522-2624(200004)163:2<207::AID-JPLN207>3.0.CO;2-P)

Gerke, J. 2015. The acquisition of phosphate by higher plants: Effect of carboxylate release by the roots. A critical review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 178: 351-364

Harmens, H., Norris, D. A., Cooper, D. M., Mills, G., Steinnes, E., Kubin, E., Thöni, L., Aboal, J. R., Alber, R., Carballeira, A., Coşkun, M., de Temmerman, L., Frolova, M., González-Miqueo, L., Jeran, Z., Leblond, S., Liiv, S., Maňková, B., Pesch, R., ... Zechmeister, H. G. (2011). Nitrogen concentrations in mosses indicate the spatial distribution of atmospheric nitrogen deposition in Europe. *Environmental Pollution*, 159(10), 2852–2860. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.04.041>

Hinsinger, P. (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: A review. *Plant and Soil*, 237, 173–195. <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/A:1013351617532>

Hossain, M. L., & Beierkuhnlein, C. (2018). Enhanced aboveground biomass by increased precipitation in a central European grassland. *Ecological Processes*, 7(1). <https://doi.org/https://doi.org/10.1186/s13717-018-0149-1>

Jansen, F., & Dengler, J. (2008). GermanSL – Eine universelle taxonomische Referenzliste für Vegetationsdatenbanken in Deutschland. *Tuexenia*, 28, 239–253.

Hoeksema, J.D., B.V. Chaudhary, C.A. Gehring, N.C. Johnson, J. Karst, R.T. Koide, A. Pringle, C. Zabinski, J.D. Bever, J.C. Moore, G.W.T. Wilson, J.N. Klironomos and J. Umbanhowar. 2010. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 13: 394-407.

Keller, A. B., Walter, C. A., Blumenthal, D. M., Borer, E. T., Collins, S. L., DeLancey, L. C., Fay, P. A., Hofmockel, K. S., Knops, J. M. H., Leakey, A. D. B., Mayes, M. A., Seabloom, E. W., & Hobbie, S. E. (2023). Stronger fertilization effects on aboveground versus belowground plant properties across nine U.S. grasslands. *Ecology*, 104(2). <https://doi.org/10.1002/ecy.3891>

Kooijman, A. M., Dopheide, J., Sevink, J., Takken, I., & Verstraten, J. M. (1998). Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes; lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands. *Journal of Ecology*, 86(3), 511–526. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00273.x>

Kooijman, A. M., Noordijk, H., van Hinsberg, A., & Cusell, C. (2009). Stikstofdepositie in de duinen, een analyse van stikstofdepositie, kritische niveaus, erfenissen uit het verleden en stikstofefficiëntie in verschillende duinzones.

- Kooijman, A. M., Van Til, M., Noordijk, E., Remke, E., & Kalbitz, K. (2017). N-deposition and grass-encroachment in calcareous and acidic Grey Dunes (H2130) in NW-Europe. *Biological Conservation*, 212, 406–415. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.08.009>
- Kooijman, A. M., Morriën, G., op Akkerhuis, G. J., Missong, A., Bol, R., Klumpp, E., van Hall, R., Van Til, M., Kalbitz, K., & Bloem, J. (2020). Resilience in coastal dune grasslands: pH and soil organic matter effects on P nutrition, plant strategies, and soil communities. *Ecosphere*, 11(5). <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ecs2.3112>
- Kooijman, A. M., Arens, S. M., Postema, A. E. L., van Dalen, B. R., & Cammeraat, L. H. (2021). Lime-rich and lime-poor coastal dunes: Natural blowout activity differs with sensitivity to high N deposition through differences in P availability to the vegetation. *Science of the Total Environment*, 779, 146461. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146461>
- Kooijman, A., & Van Til, M. (2023). Daling stikstofdepositie duinen: aanzet tot herstel vegetatie. *Levende Natuur*, 124, 105-110. <https://delevendenatuurmagazine.nl/de-levende-natuur-nummer-03-2023/daling-stikstofdepositie-duinen-aanzet-tot-herstel-vegetatie/>.
- Kooijman, A., Noordijk, E., Van Til, M. (2026) Recovery of aboveground biomass and plant species richness with the decline in N deposition depends on pH and SOM effects on P and N availability, *CATENA*, 265, 109868. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2026.109868>.
- Kozioł, L. and J.D. Bever. 2015. Mycorrhizal response trades off with plant growth rate and increases with plant successional status. *Ecology* 96: 1768-1774.
- Lindsay, W.L. and E.C. Moreno. 1966. Phosphate phase equilibria in soils. *Soil Science Society of America Proceedings* 24: 177-182.
- Liu, K., Liu, Z., Li, X., Shi, X. R., Lock, T. R., Kallenbach, R. L., & Yuan, Z. Y. (2022). Precipitation-mediated responses of plant biomass production and allocation to changing soil pH in semiarid grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 339, 108123. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108123>
- McKeague, J.A., J.E. Bryden and N.N Miles. 1971. Differentiation of forms of extractable iron and aluminum. *Soil Sci Soc Am Proc* 35:33-38.
- Payne, R. J., Campbell, C., Britton, A. J., Mitchell, R. J., Pakeman, R. J., Jones, L., Ross, L. C., Stevens, C. J., Field, C., Caporn, S. J. M., Carroll, J., Edmondson, J. L., Carnell, E. J., Tomlinson, S., Dore, A. J., Dise, N., & Dragosits, U. (2019). What is the most ecologically-meaningful metric of nitrogen deposition? *Environmental Pollution*, 247, 319–331. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.01.059>
- Peters, W., Bastos, A., Ciais, P. & Vermeulen, A. (2020). A historical, geographical and ecological perspective on the 2018 European summer drought, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375, 10.1098/rstb.2019.0505.
- Prietz, J., Klysubun, W., & Werner, F. (2016). Speciation of phosphorus in temperate zone forest soils as assessed by combined wet-chemical fractionation and XANES spectroscopy. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 179(2), 168–185. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/jpln.201500472>

Raven, J.A., H. Lambers, S.E. Smith and M. Westoby. 2018. Costs of acquiring phosphorus by vascular land plants: patterns and implications for plant coexistence. *New Phytologist* 217: 1420-1427.

Read, D.J., and J. Perez-Moreno. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytologist* 157: 475-492.

Remke, E., Brouwer, E., Kooijman, A., Blindow, I., Esselink, H., & Roelofs, J. G. M. (2009a). Even low to medium nitrogen deposition impacts vegetation of dry, coastal dunes around the Baltic Sea. *Environmental Pollution*, 157(3), 792–800.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.envpol.2008.11.020>

Remke, E., Brouwer, E., Kooijman, A., Blindow, I., & Roelofs, J. G. M. (2009b). Low atmospheric nitrogen loads lead to grass encroachment in coastal dunes, but only on acid soils. *Ecosystems*, 12(7), 1173–1188. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s10021-009-9282-0>

Schwertmann, U. 1964. Differenzierung der eisenoxide des bodens durch extraktion mit ammoniumoxalat-lösung. *Zeitschrift für Pflanzenernährung. Düngung und Bodenkunde* 105: 194-202.

Shen, J., L. Yuan, J. Zhang, H. Li, Z. Bai, X. Chen, W. Zhang, and Z. Zhang. 2011. Phosphorus dynamics: from soil to plant. *Plant Physiology* 156:997–1005.

Smith, S.E., & F.A. Smith. 2011. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Nutrition and Growth: New Paradigms from cellular to Ecosystem Scales. *Annual Reviews in Plant Biology* 62: 227-250.

Stuyfzand, P.J, C.J.S. Aggenbach & Y. Fujita (2019). Ontkalking en verzuring van de Nederlandse kustduinen: status quo, toekomst en maatregelen. KWR 2019.045, KWR Water Research Institute, Nieuwegein.

Tichý, L., Axmanová, I., Dengler, J., Guarino, R., Jansen, F., Midolo, G., Nobis, M. P., Van Meerbeek, K., Ačić, S., Attorre, F., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bonari, G., Bruelheide, H., Campos, J. A., Čarni, A., Chiarucci, A., Čuk, M., Čuštěrvská, R., ... Chytrý, M. (2023). Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species. *Journal of Vegetation Science*, 34.
<https://doi.org/10.1111/jvs.13168>

Turner, B.L., L.M. Condon, S.J. Richardson, D.A. Peltzer and V.J. Allison. 2007. Soil organic phosphorus transformations during pedogenesis. *Ecosystems* 10: 1166-1181.

Van Dobben, H. F., Bobbink, R., Bal, D., & van Hinsberg, A. (2012). Overzicht van kritische depositiewaarden voor stikstof, toegepast op habitattypen en leefgebieden van Natura 2000-gebieden (Rapport Nr. Alterra-2397) (Alterra-Rapport No. 2397). Alterra.
<https://edepot.wur.nl/245248>

Walker, T. W., & Syers, J. K. (1976). The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15(1), 1–19. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0016-7061\(76\)90066-5](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0016-7061(76)90066-5)

Wamelink, W., van Dobben, H., van der Zee, F., van Hinsberg, A., & Bobbink, R. (2023). Overzicht van kritische depositiewaarden voor stikstof, toegepast op habitattypen en leefgebieden van Natura

2000: Herziening 2023 (Rapport Nr. 3272) (Rapport / Wageningen Environmental Research No. 3272). <https://doi.org/https://doi.org/10.18174/633179>

Wang, Y., He, X., & Yu, F. (2022). Non-host plants: Are they mycorrhizal networks players? In *Plant Diversity* (Vol. 44, Issue 2, pp. 127–134). KeAi Publishing Communications Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2021.06.005>

Westerman, R.L. 1990. Soil testing and plant analysis, Third edition. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin.

Voortman B.R., Fujita Y., Bartholomeus RP, Aggenbach CJS, Witte J.P.M. How the evaporation of dry dune grasslands evolves during the concerted succession of soil and vegetation. *Ecohydrology*. 2017;10(4), art. no. e1848.

Yan, J., T. Jiang, Y. Yao, S. Lu, Q. Wang and S. Wie. 2016. Preliminary investigation of phosphorus adsorption onto two types of iron oxide-organic matter complexes. *Journal of Environmental Sciences* 42: 152-162.

Zhang, Y., & Guo, L. D. (2007). Arbuscular mycorrhizal structure and fungi associated with mosses. *Mycorrhiza*, 17(4), 319–325. <https://doi.org/10.1007/s00572-007-0107-8>

9. Bijlagen

9.1 Overzicht, definitie en bronverwijzing voor soorteigenschappen voor mycorrhiza associaties en wortelstelsels van vaatplanten

Plantenstrategieën (traits) uit TRY - opgeroepen op 27.07.2023

1) Rooting depth – numbers 6, 1521, 1777, 2545, 2803

→ definitie: “depth which includes all observed roots”

→ metingen omgerekend naar cm

→ vooral FRED database

2) Mycorrhiza: number 7

→ definitie: “type of mycorrhizal infection”

→ vooral FRED

→ verschillende typen zijn: AM=arbuscular mycorrhiza, AM/NM = immediate, weakly AM symbiosis, EM = Ectomycorrhizal, EMNM = immediate, weakly EM symbiosis, ErM=ericoid mycorrhizae,

EeM=ectendomycorrhizae, NM = Non-mycorrhizal

→ samengevat tot AM, AM/NM, EM (EM & EeM), ER (ErM), NM

3) Root type – architecture – number 65

→ typen zijn: no root (NR), root adventitious (RA), root intermediate between adventitious and tap (RI), root tap (RT), fibrous

→ vooral CLO-PLA : a Database of Clonal Growth in Plants

→ nog ‘tiny’ voor meeste mossen toegevoegd

4) Growth form – number 3401 → basis Weigelt et al. 2019 GIFT database

→verschillende typen zijn: herb, graminoid, forb, shrub, subshrub, tree, other

→ deze zijn uiteindelijk samengevat tot: shrub & subshrub=shrub en forb & herb = herb

→ en ik heb mos en lichen toegevoegd

→ aan het einde dus: grass, herb, moss, lichen, tree, shrub

5) plant woodiness – number 38

→ bijvoorbeeld Weigelt et al 2019 GIFT database, ‘categorical trade data package from the TRY database’ of LEDA

→ plant woodiness van de hele plant en niet alleen boven- of ondergrondse delen

→ ingedeeld in woody, non-woody (GIFT), semi-woody (LEDA), woody at base, herbaceous

→ samengevat als woody, semi-woody (semi-woody, woody at base), herbaceous, non-woody

6) GRIME – number 196

→ Grime strategieën (C,S,R) en combinaties hiervan

→ vooral Bioflor database

Verdeling data beschikbaarheid per trait

De trait woodiness is direct afgeleid van de 'growth-form' en levert dus geen nieuwe data op. Alleen bij enkele soorten is geen woodiness aangegeven (NA) – hierdoor hebben 19 % van alle soorten geen informatie.

De missende data voor de 'sd root depth', de standard deviatie van de wortelingsdiepte, is groter dan die van de data voor de gemiddelde wortelingsdiepte (avg_rootdepth). Dat komt doordat bij enkele soorten te weinig metingen beschikbaar zijn, om een SD te kunnen berekenen.

Allen voor de mycorrhiza type en voor de growthform is voldoende kennis beschikbaar, om een betrouwbare analyse uit te voeren.

trait	soorten zonder data [%]
myco_type	3
woodiness	19
avg_rootdepth	38
sd_rootdepth	90
root_type	48
grime	59
growth_form	0

Literatuur voor traits in data bases:

Fitter, A. H. and H. J. Peat 1994. The Ecological Flora Database. *Journal of Ecology* 82:415-425.

→ British Isles data base

Iversen, C. M., McCormack, M. L., Powell, A. S., Blackwood, C. B., Freschet, G. T., Kattge, J., Roumet, C., Stover, D. B., Soudzilovskaia, N. A., Valverde-Barrantes, O. J., Bodegom, P. M. and Violle, C. (2017), A global Fine-Root Ecology Database to address below-ground challenges in plant ecology. *New Phytol*, 215: 15-26. doi:10.1111/nph.14486 – FRED

Kattge, J., Bonisch, G., Gunther, A., Wright, I., Zanne, A., Wirth, C., Reich, P.B. and the TRY Consortium (2012) TRY - Categorical Traits Dataset. Data from: TRY - a global database of plant traits. TRY File Archive <https://www.try-db.org/TryWeb/Data.php#3>

Kleyer, M., R. M. Bekker, I. C. Knevel, J. P. Bakker, K. Thompson, M. Sonnenschein, P. Poschlod, J. M. van Groenendael, L. Klimes, J. Klimesova, S. Klotz, G. M. Rusch, Hermy, M., D. Adriaens, G. Boedeltje, B. Bossuyt, A. Dannemann, P. Endels, L. Götzenberger, J. G. Hodgson, A.-K. Jackel, I. Kühn, D. Kunzmann, W. A. Ozinga, C. Rømermann, M. Stadler, J. Schlegelmilch, H. J. Steendam, O. Tackenberg, B. Wilmann, J. H. C. Cornelissen, O. Eriksson, E. Garnier, and B. Peco. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96:1266-1274.

Klimesova J. & de Bello F. CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science* 20: 511-516.

Kühn, I., W. Durka, and S. Klotz. 2004. BioFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distribution* 10 363-365.

Weigelt, P., C. König, and H. Kreft (2019) GIFT – A Global Inventory of Floras and Traits for macroecology and biogeography. *bioRxiv* doi.org/10.1101/535005

Overzicht van gebruikte plantenstrategieën/traits per soort:

no	species	myco_type	woodiness	avg_rootdepth cm	sd_rootdepth cm	root_type	grime strategy	growth_form
1	Agrostis capillaris	AMNM	herbaceous	52.7	31.5	root adventitious	csr	g
2	Aira praecox	AMNM	herbaceous	5.0	NA	NA	sr	g
3	Ammophila arenaria	AMNM	herbaceous	50.8	NA	NA	cs	g
4	Anthoxanthum odoratum	AMNM	herbaceous	45.3	42.1	root adventitious	csr	g
5	Avenula pubescens	AM	NA	NA	NA	NA	NA	g
6	Bromus hordeaceus	AMNM	herbaceous	25.4	NA	root adventitious	cr	g
7	Bromus hordeaceus s. thominii	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	g
8	Calamagrostis epigejos	AMNM	herbaceous	NA	NA	NA	c	g
9	Carex arenaria	NM	herbaceous	30.0	NA	fibrous tap	cs	g
10	Corynephorus canescens	AMNM	herbaceous	17.5	17.7	adventitious fibrous	cs	g
11	Deschampsia flexuosa	AM	herbaceous	47.7	38.7	root adventitious	cs	g
12	Elytrigia species	AM	NA	NA	NA	NA	NA	g
13	Festuca juncea	AM	herbaceous	NA	NA	NA	NA	g
14	Festuca ovina ag.	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	g
15	Festuca rubra	AMNM	herbaceous	38.8	20.9	root adventitious	c	g
16	Festuca rubra ag. L.	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	g
17	Festuca tenuifolia	AM	NA	NA	NA	NA	NA	g
18	Festuca vasconensis	AM	herbaceous	NA	NA	NA	NA	g
19	Holcus lanatus	AMNM	herbaceous	31.7	41.9	fibrous adventitious	c	g
20	Koeleria glauca	AM	herbaceous	NA	NA	NA	cs	g
21	Leymus arenarius	AMNM	herbaceous	40.6	NA	NA	c	g
22	Luzula campestris	AMNM	herbaceous	NA	NA	root adventitious	csr	g
23	Phleum arenarium	AMNM	herbaceous	5.0	NA	adventitious	sr	g
24	Poa pratensis	AMNM	herbaceous	22.5	15.0	root adventitious	c	g
25	Vulpia bromoides	AM	herbaceous	NA	NA	NA	sr	g
26	Vulpia fasciculata	AM	herbaceous	5.0	NA	adventitious	NA	g
27	Achillea millefolium	AMNM	herbaceous	43.3	42.8	adventitious	cs	h
28	Aetheorhiza bulbosa s. bulbosa	AM	NA	NA	NA	NA	NA	h
29	Alyssum arenarium	NM	NA	NA	NA	NA	NA	h
30	Anthyllus vulneraria	AMNM	herbaceous	68.8	88.5	tap root	csr	h
31	Arenaria serpyllifolia	NM	herbaceous	30.0	NA	root intermediate	r	h
32	Armeria maritima s. elongata	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h
33	Botrychium lunaria	NM	herbaceous	25.4	NA	adventitious	s	h
34	Cakile maritima	AMNM	herbaceous	NA	NA	NA	s	h
35	Calystegia soldanella	NM	herbaceous	NA	NA	NA	cs	h
36	Centaurea aspera	AM	herbaceous	13.3	NA	NA	NA	h
37	Centaurea jacea	AM	herbaceous	15.5	NA	NA	c	h
38	Cerastium fontanum	AMNM	herbaceous	5.0	NA	all	csr	h
39	Cerastium glomeratum	AMNM	herbaceous	NA	NA	NA	r	h
40	Cerastium pumilum s. glutinosum	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h
41	Cerastium semidecandrum	NM	herbaceous	5.0	NA	NA	r	h
42	Corispermum canescens	NA	NA	NA	NA	NA	NA	h
43	Desmazeria rigida	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h
44	Dianthus gallicus	AM	herbaceous	NA	NA	NA	NA	h
45	Erodium cicutarium	AMNM	herbaceous	22.7	16.3	tap root	r	h
46	Erophila verna	NM	NA	NA	NA	NA	NA	h
47	Erynium maritimum	AMNM	herbaceous	NA	NA	NA	cs	h
48	Filago species	AM	NA	NA	NA	NA	NA	h
49	Gallium arenarium	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h
50	Gallium mollugo	AMNM	herbaceous	NA	NA	NA	c	h
51	Gallium verum	AMNM	herbaceous	30.0	NA	tap root	cs	h
52	Gallium x pomeranicum	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h
53	Geranium molle	AMNM	herbaceous	5.0	NA	tap root	r	h
54	Geranium sanguineum	AMNM	herbaceous	50.0	NA	NA	csr	h
55	Helichrysum stoechas	AM	Semi-woody	32.7	27.4	NA	NA	h
56	Herniaria glabra	NA	Semi-woody	NA	NA	tap root	r	h
57	Herniaria species	NA	NA	NA	NA	NA	NA	h
58	Hieracium pilosella	AM	NA	NA	NA	NA	NA	h
59	Hieracium umbellatum	AM	herbaceous	NA	NA	NA	cs	h
60	Honkenya peploides	NM	NA	NA	NA	NA	NA	h
61	Hypochoeris glabra	AM	NA	NA	NA	NA	NA	h
62	Hypochoeris radicata	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h
63	Jasione crispa s. maritima	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h
64	Jasione montana	AMNM	herbaceous	5.0	NA	fibrous tap	csr	h
65	Lagurus ovatus	AM	herbaceous	NA	NA	NA	NA	h
66	Leontodon taraxacoides s. taraxacoides	AM	NA	NA	NA	NA	NA	h
67	Logfia gallica	AM	NA	NA	NA	NA	NA	h
68	Logfia minima	AM	NA	NA	NA	NA	NA	h
69	Lotus corniculatus	AMNM	Semi-woody	52.4	19.0	fibrous tap	csr	h
70	Medicago marina	AMNM	herbaceous	NA	NA	NA	NA	h
71	Myosotis ramosissima	AMNM	herbaceous	5.0	NA	NA	sr	h
72	Oenothera species	NA	NA	NA	NA	NA	NA	h
73	Pantratum maritimum	NM	herbaceous	25.4	NA	NA	NA	h
74	Pimpinella saxifraga	AMNM	herbaceous	NA	NA	tap root	cs	h
75	Plantago lanceolata	AM	herbaceous	64.2	40.0	all	csr	h
76	Polygala vulgaris	EM_AM	Semi-woody	17.5	17.7	NA	csr	h
77	Polypodium vulgare	AMNM	herbaceous	NA	NA	adventitious	cs	h
78	Potentilla reptans	AM	herbaceous	17.5	17.7	tap root	csr	h
79	Pulsatilla pratensis	AM	herbaceous	80.0	NA	NA	csr	h
80	Rhinanthus minor	AMNM	herbaceous	5.0	NA	NA	csr	h
81	Rumex acetosa	AMNM	herbaceous	110.0	NA	root intermediate	c	h
82	Rumex acetosella	AMNM	herbaceous	NA	NA	adventitious tap	csr	h
83	Rumex thyrsiflorus	NM	herbaceous	NA	NA	NA	c	h
84	Saxifraga tridactylites	NA	herbaceous	NA	NA	NA	sr	h
85	Sedum acre	AMNM	herbaceous	NA	NA	root adventitious	s	h
86	Senecio inaequidens	AMNM	Semi-woody	NA	NA	NA	cs	h
87	Senecio jacobaea	AM	NA	NA	NA	NA	NA	h
88	Senecio species	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h

no	species	myco_type	woodiness	avg_rootdepth cm	sd_rootdepth cm	root_type	grime strategy	growth_form
89	Silene conica	AM	herbaceous		NA	NA	sr	h
90	Silene otites	AM	herbaceous	50.0	NA	NA	s	h
91	Silene portensis	AM	herbaceous	NA	NA	NA	NA	h
92	Solidago virgaurea	AMNM	herbaceous	4.6	NA	NA	c	h
93	Spergula morisonii	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h
94	Stellaria graminea	AMNM	herbaceous	NA	NA	NA	cs	h
95	Taraxacum officinale ag.	AM	NA	NA	NA	NA	NA	h
96	Teesdalia nudicaulis	NM	herbaceous	5.0	NA	tap root	sr	h
97	Thalictrum minus	AM	herbaceous	NA	NA	NA	cs	h
98	Thymus praecox s. praecox	AM	NA	NA	NA	NA	NA	h
99	Thymus serpyllum	AM	Semi-woody	17.5	17.7	adventitious	csr	h
100	Trifolium arvense	AM	herbaceous	5.0	NA	NA	sr	h
101	Trifolium campestre	AM	herbaceous	NA	NA	NA	r	h
102	Trifolium pratense	AMNM	herbaceous	30.5	NA	NA	c	h
103	Tuberaria guttata	EM	herbaceous	NA	NA	fibrous	sr	h
104	Veronica arvensis	AM	herbaceous	5.0	NA	NA	r	h
105	Veronica officinalis	AMNM	herbaceous	5.0	NA	adventitious	c	h
106	Vicia cracca	AM	herbaceous	30.5	NA	NA	c	h
107	Vicia hirsuta	AM	herbaceous	NA	NA	NA	r	h
108	Vicia lathyroides	AM	herbaceous	5.0	NA	NA	sr	h
109	Vicia sativa	AMNM	herbaceous	30.5	NA	NA	cr	h
110	Vicia sativa s. nigra	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h
111	Viola canina	AM	herbaceous	75.0	NA	NA	csr	h
112	Viola tricolor s. curtisii	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h
113	Viola tricolor s. curtisii	AMNM	NA	NA	NA	NA	NA	h
114	Cetraria aculeata	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
115	Cetraria ericetorum	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
116	Cetraria muricata	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
117	Cladonia arbuscula	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
118	Cladonia cervicornis agg.	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
119	Cladonia chlorophaea	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
120	Cladonia ciliata	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
121	Cladonia coccifera	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
122	Cladonia fimbriata	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
123	Cladonia floerkeana	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
124	Cladonia foliacea	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
125	Cladonia furcata	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
126	Cladonia gracilis	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
127	Cladonia grayi	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
128	Cladonia macilentia	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
129	Cladonia mediterranea	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
130	Cladonia phyllophora	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
131	Cladonia pocillum	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
132	Cladonia portentosa	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
133	Cladonia pyxidata	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
134	Cladonia ramulosa	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
135	Cladonia rangiferina	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
136	Cladonia rangiformis	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
137	Cladonia scabriuscula	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
138	Cladonia species	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
139	Cladonia squamosa	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
140	Cladonia subulata	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
141	Cladonia symphyocarpha	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
142	Cladonia uncialis	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
143	Cladonia verticillata	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
144	Diploschistes muscorum	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
145	Peltigera rufescens	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
146	Physcia adscendens	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
147	Xanthoria parietina	NM	none	0.0	NA	none	NA	l
148	Brachythecium albicans	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
149	Bryum species	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
150	Campylopus introflexus	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
151	Ceratodon purpureus	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
152	Dicranum scoparium	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
153	Homalothecium lutescens	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
154	Hylacomium splendens	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
155	Hypnum cupressiforme	NM	herbaceous	0.0	NA	tiny	NA	m
156	Hypnum cupressiforme ag.	NM	herbaceous	0.0	NA	tiny	NA	m
157	Hypnum cupressiforme v. lacunosum	NM	herbaceous	0.0	NA	tiny	NA	m
158	Hypnum jutlandicum	NM	herbaceous	0.0	NA	tiny	NA	m
159	Hypnum lacunosum	NM	herbaceous	0.0	NA	tiny	NA	m
160	Pleurochaete squarrosa	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
161	Pleurozium schreberi	NM	herbaceous	0.0	NA	tiny	NA	m
162	Polytrichum juniperinum	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
163	Polytrichum piliferum	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
164	Pseudoscleropodium purum	NM	herbaceous	0.0	NA	tiny	NA	m
165	Racomitrium canescens	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
166	Rhytidiadelphus squarrosus	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
167	Syntrichia ruralis agg.	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
168	Tortella flavovirens	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
169	Tortella inflata	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
170	Tortella species	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
171	Tortula ruraliformis	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
172	Tortula ruralis s. ruraliformis	NM	herbaceous	1.0	NA	tiny	NA	m
173	Artemisia campestris	AMNM	Semi-woody	NA	NA	NA	cs	s
174	Artemisia campestris s. maritima	AM	Semi-woody	NA	NA	NA	NA	s
175	Calluna vulgaris	ER	woody	30.0	NA	all	cs	s
176	Cistus salvifolius	EM	NA	NA	NA	NA	NA	s
177	Empetrum nigrum	ER	woody	21.1	12.3	NA	csr	s
178	Hippophae rhamnoides	EM_AM	woody	125.4	112.6	NA	c	s
179	Lonicera periclymenum	AM	Semi-woody	NA	NA	root intermediate	c	s
180	Rosa pimpinellifolia	AM	Semi-woody	NA	NA	NA	NA	s
181	Salix repens	EM_AM	Semi-woody	NA	NA	NA	c	s
182	Pinus pinaster	EM	woody	170.5	84.4	NA	NA	t

9.2 Analyse invloed jaar van de invloed van meteorologie en begrazingsintensiteit op wortelbiomassa

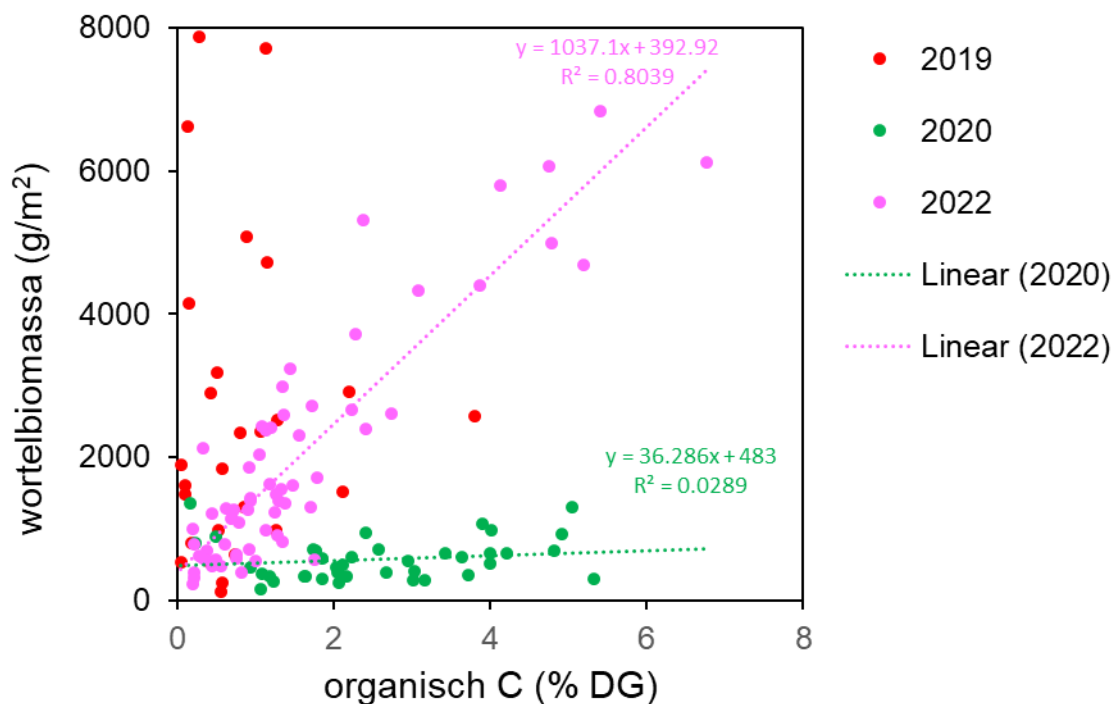
Figuur B2-1: Relatie van wortelbiomassa in de bovenste 30 cm van de bodem met het gehalte organische koolstof in de bovenste 10 cm van minerale laag in de Noord-Atlantische klimaatzone voor locaties zonder recente zeer hoge graasdruk. Locaties met een dikke strooisellaag zijn uitgesloten.

2019: meetpunten in en rond stuifkuilen op Texel en in een aantal dungebieden langs de Hollandse vastelandskust.

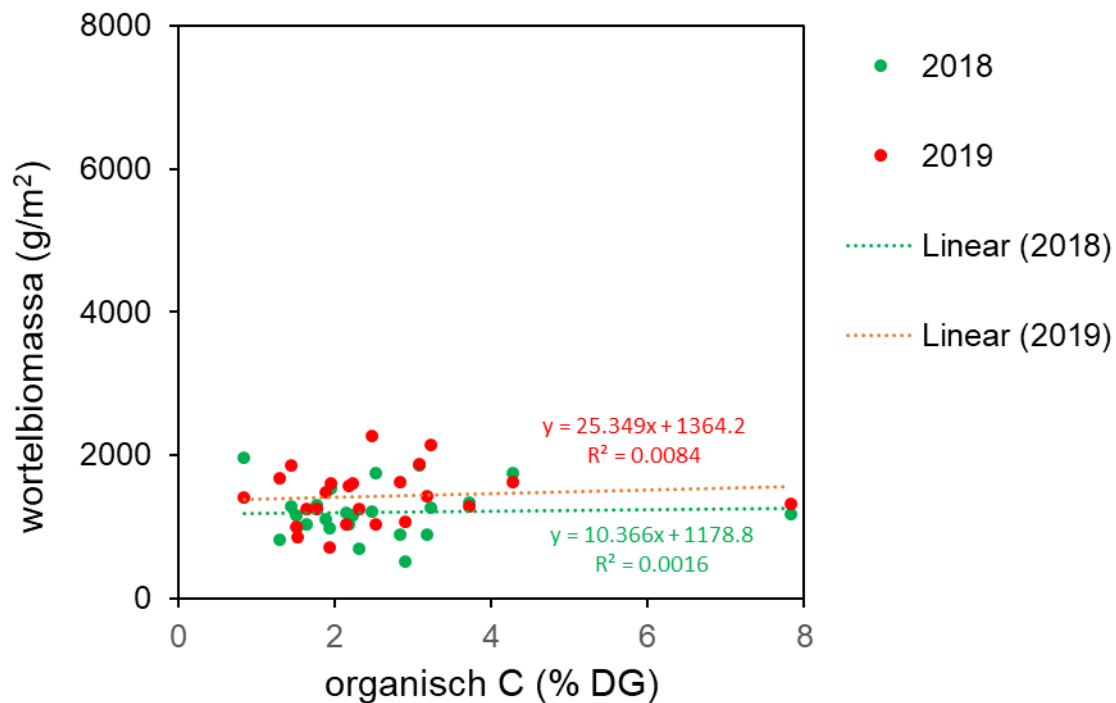
2020: meetpunten in Amsterdamse Waterleiding duinen buiten en binnen exclusies tegen begrazing door grote grazers en/of herten.

2022: meetpunten in metingen in Noord-Frankrijk, Vlaanderen, Nederland (Terschelling) Duitsland (Norderney en Hiddensee) en Denemarken.

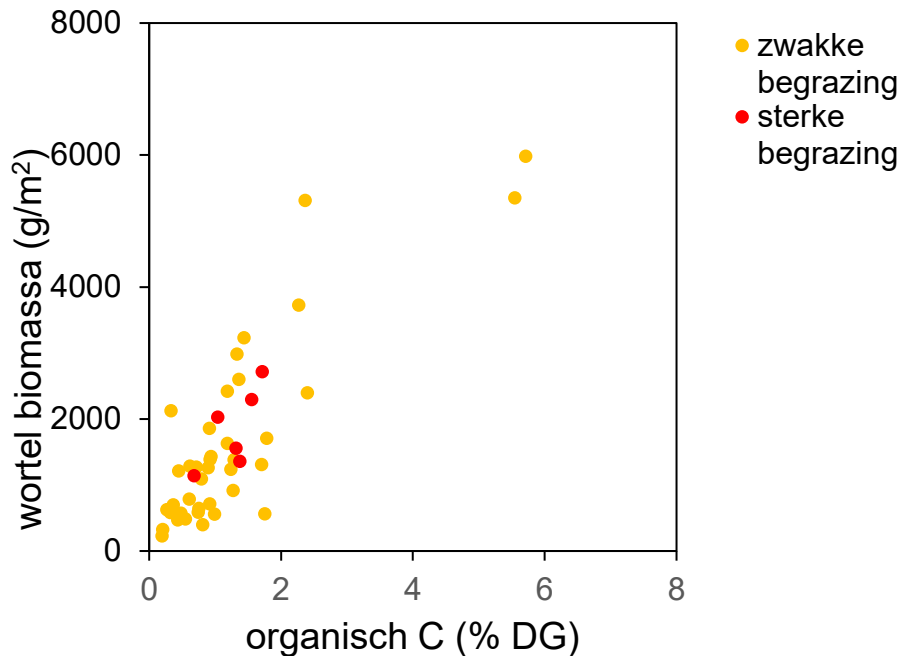
Voor de metingen uit 2020 en 2022 heeft de wortelbiomassa een sterke relatie met het organisch koolstofgehalte van de bodemtoplaag. Voor de metingen uit 2019 geldt dat niet. Mogelijk heeft dat te maken met overstuiving van relatief oude bodems met humusarm zand.



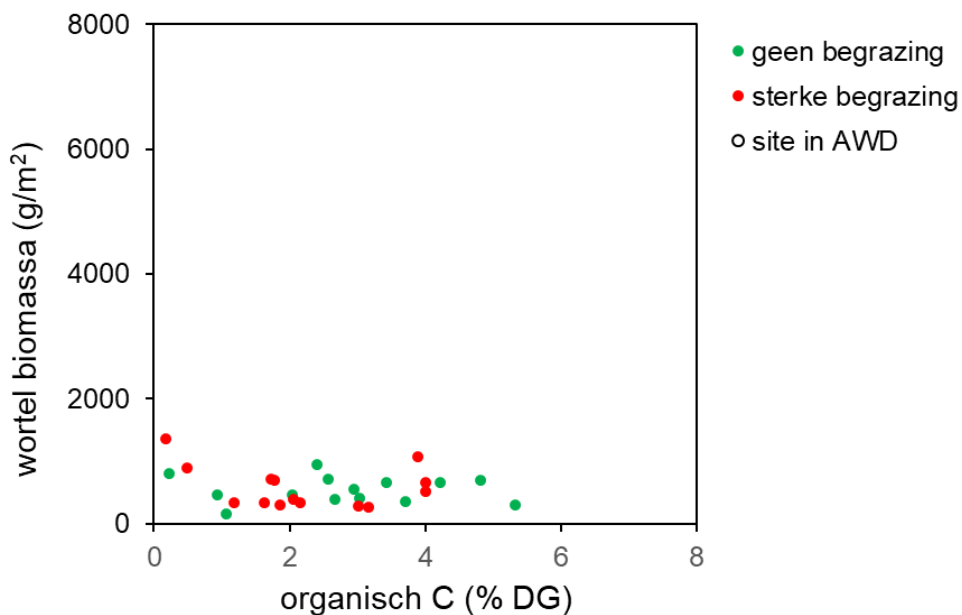
Figuur B2-2: Relatie van wortelbiomassa in de bovenste 30 cm van de bodem met het gehalte organische koolstof in de bovenste 5 cm van de minerale toplaag
2018 en 2019 meetpunten in Newborough en Luchterduinen.
Voor beide jaren is er geen duidelijke lineaire relatie tussen organisch C in de bodem en wortelbiomassa.



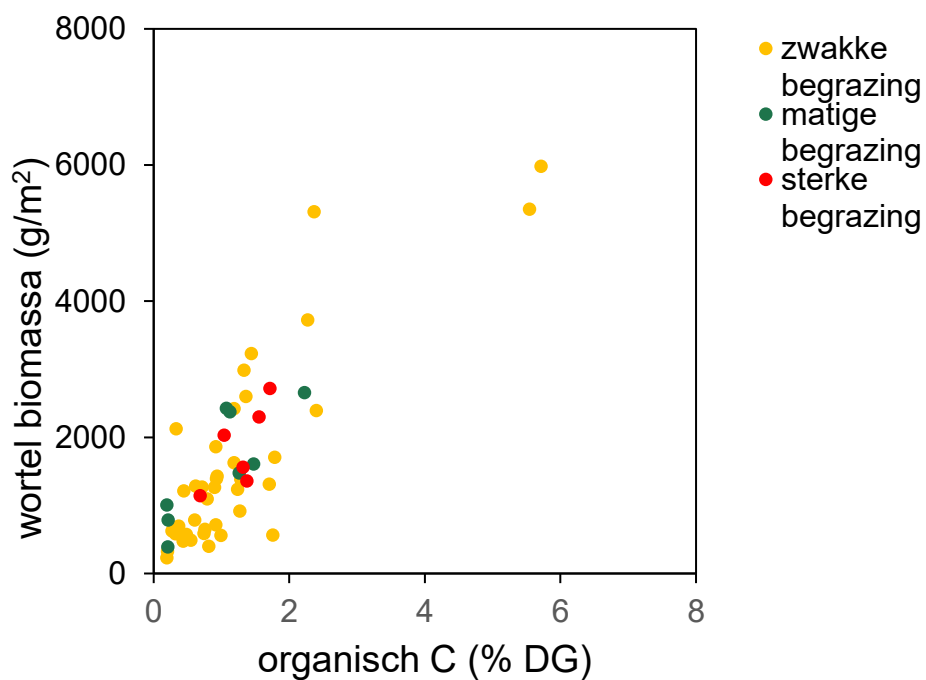
Figuur B2-3: Invloed van begrazingsintensiteit op wortelbiomassa in de bovenste 30 cm van de bodem met het gehalte organische koolstof in de bodemtoplaag (0-10 cm) voor meetpunten in het jaar 2019 in en rond stuifkuilen op Texel en in een aantal duingebieden langs de Hollandse vastelandskust. Hierin zitten ook sterk begraasde meetpunten in de Amsterdamse Waterleiding duinen bij (zwart omlijnde punten). Locaties met een dikke strooisellaag zijn uitgesloten.



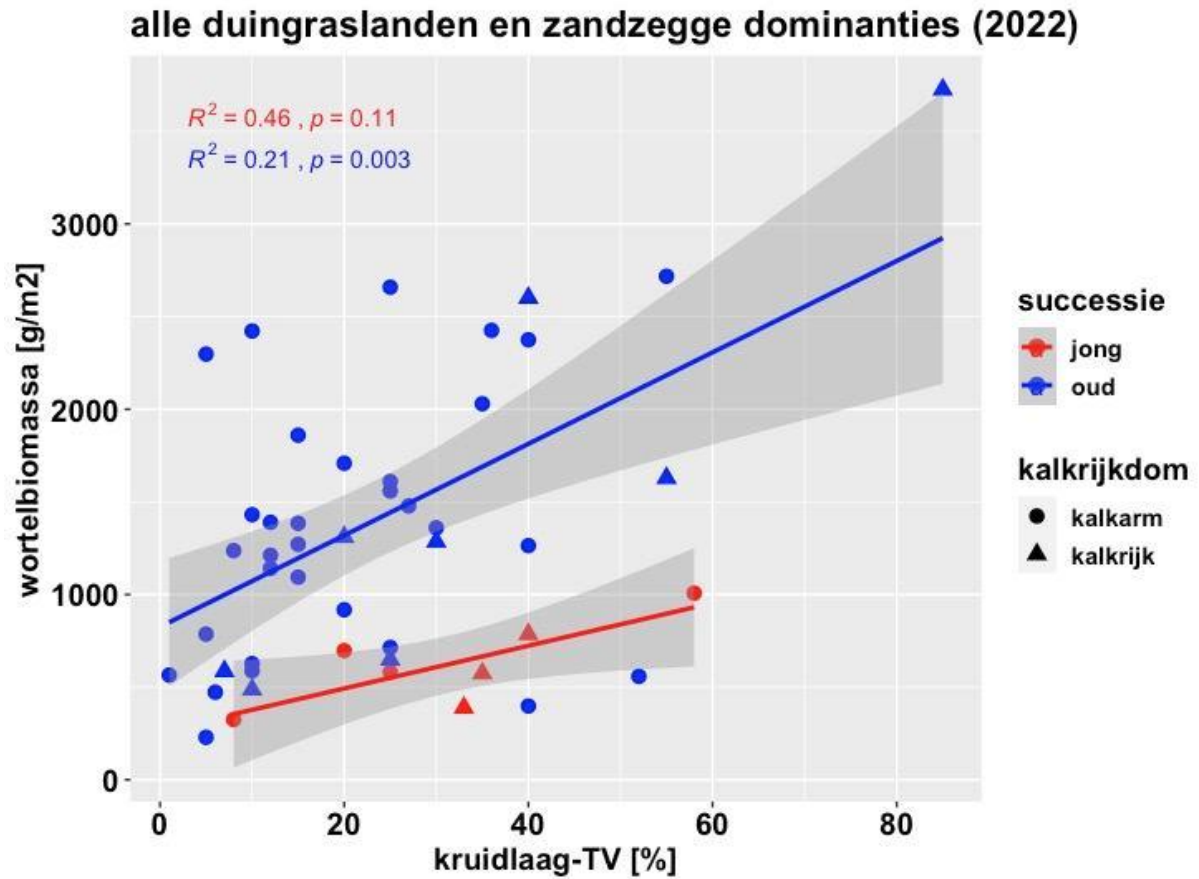
Figuur B2-4: Invloed van begrazingsintensiteit op wortelbiomassa in de bovenste 30 cm van de bodem met het gehalte organische koolstof in de bodemtoplaag (0-10 cm) voor meetpunten in het jaar 2020 in de Amsterdamse Waterleiding duinen buiten en binnen exclosures tegen begrazing door grote grazers en/of herten. De periode van installatie van de exclosures en het meetmoment is kort, waardoor alle meetpunten kortgeleden onder invloed stonden van extreem hoge begrazingsdruk. Dit kan verklaren waarom er nog geen grote verschillen zijn in wortelbiomassa tussen wel en niet sterk begraasd.



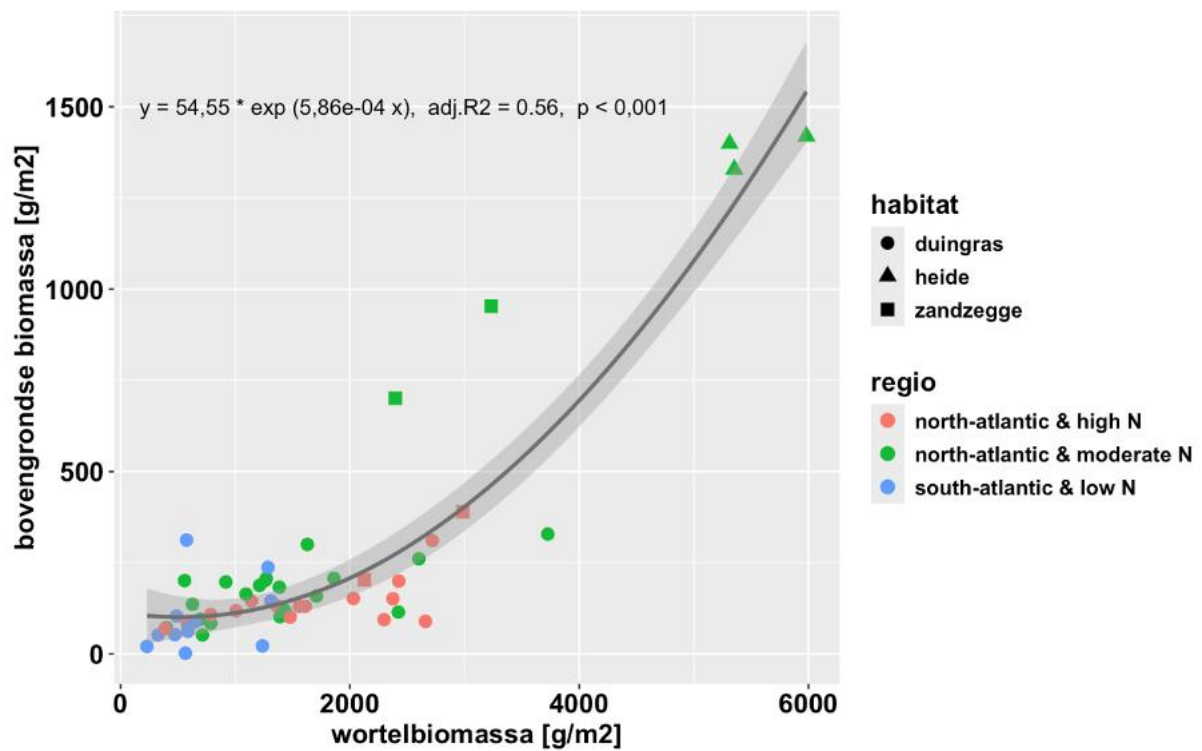
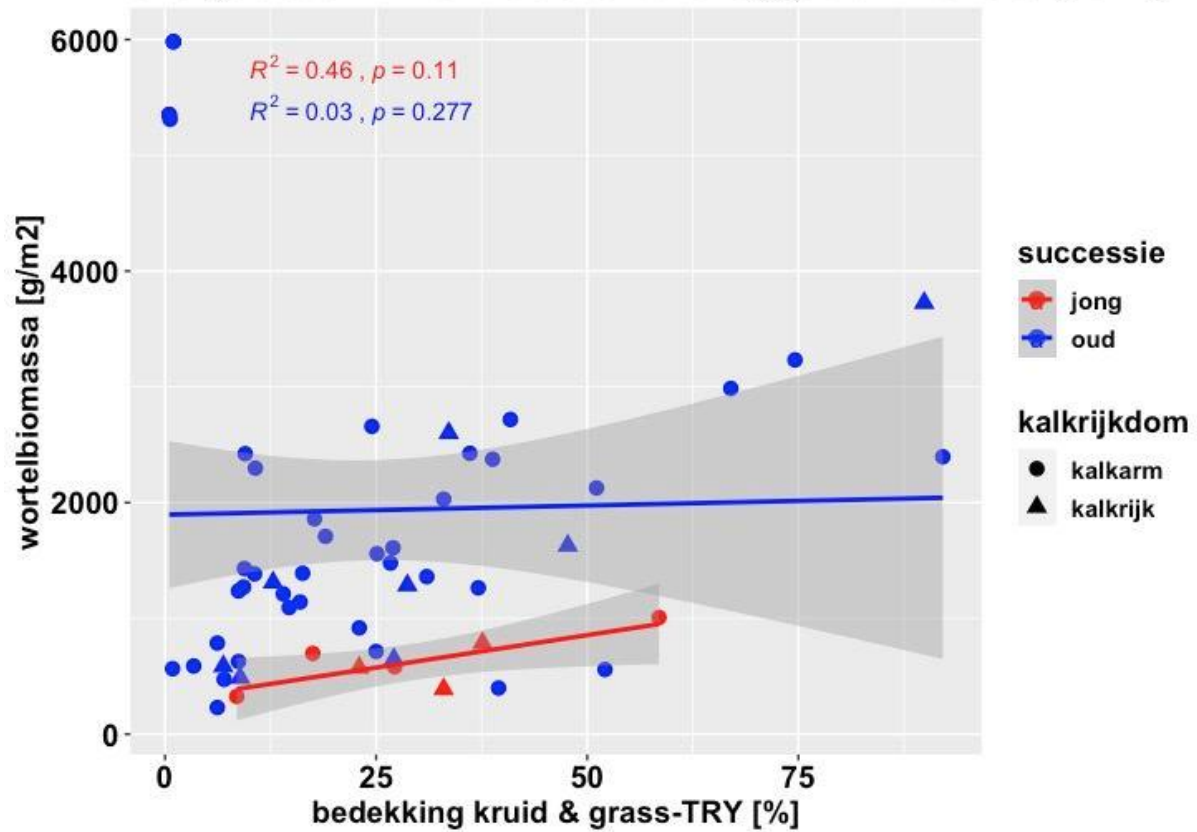
Figuur B2-5: Invloed van begrazingsintensiteit op wortelbiomassa in de bovenste 30 cm van de bodem met het gehalte organische koolstof in de bodemtoplaag (0-10 cm) voor meetpunten in het jaar 2022 in Noord-Frankrijk, Vlaanderen, Nederland (Terschelling) Duitsland (Norderney en Hiddensee) en Denemarken.

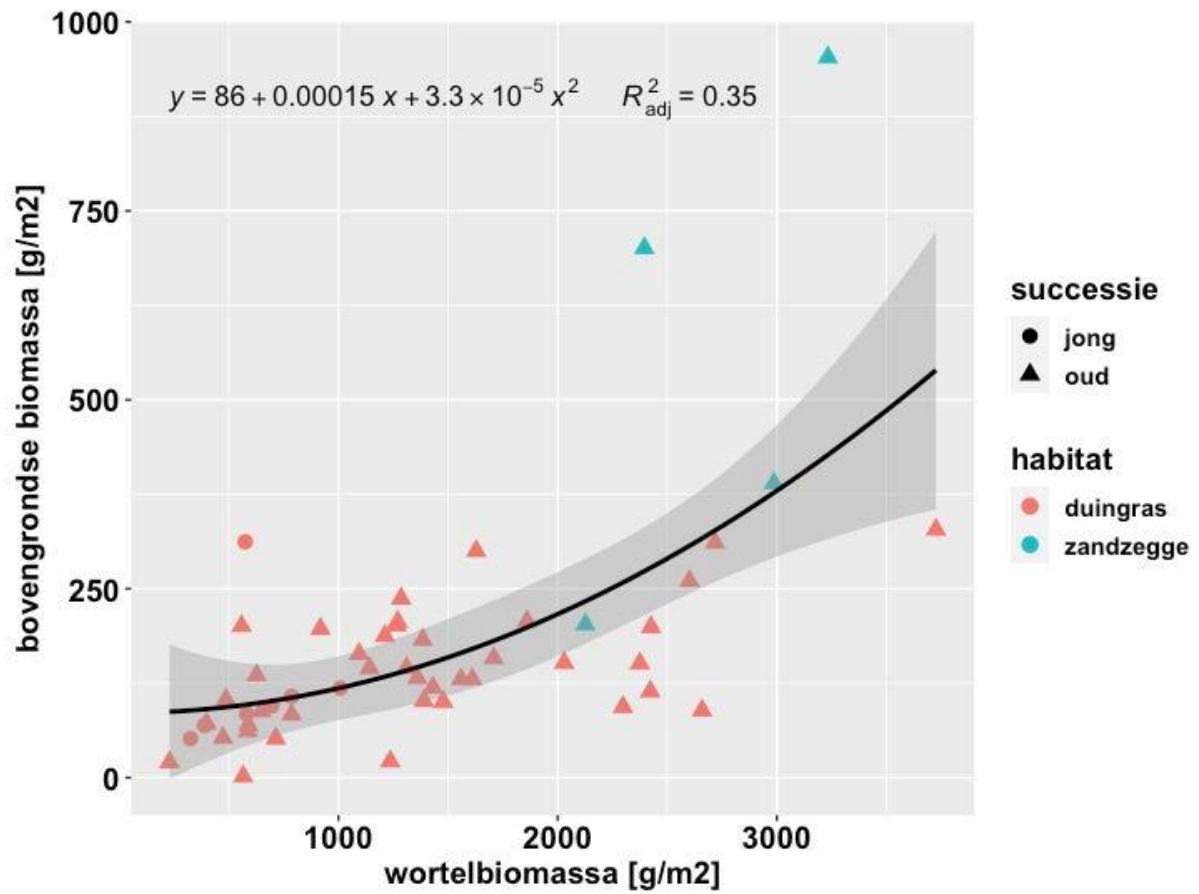


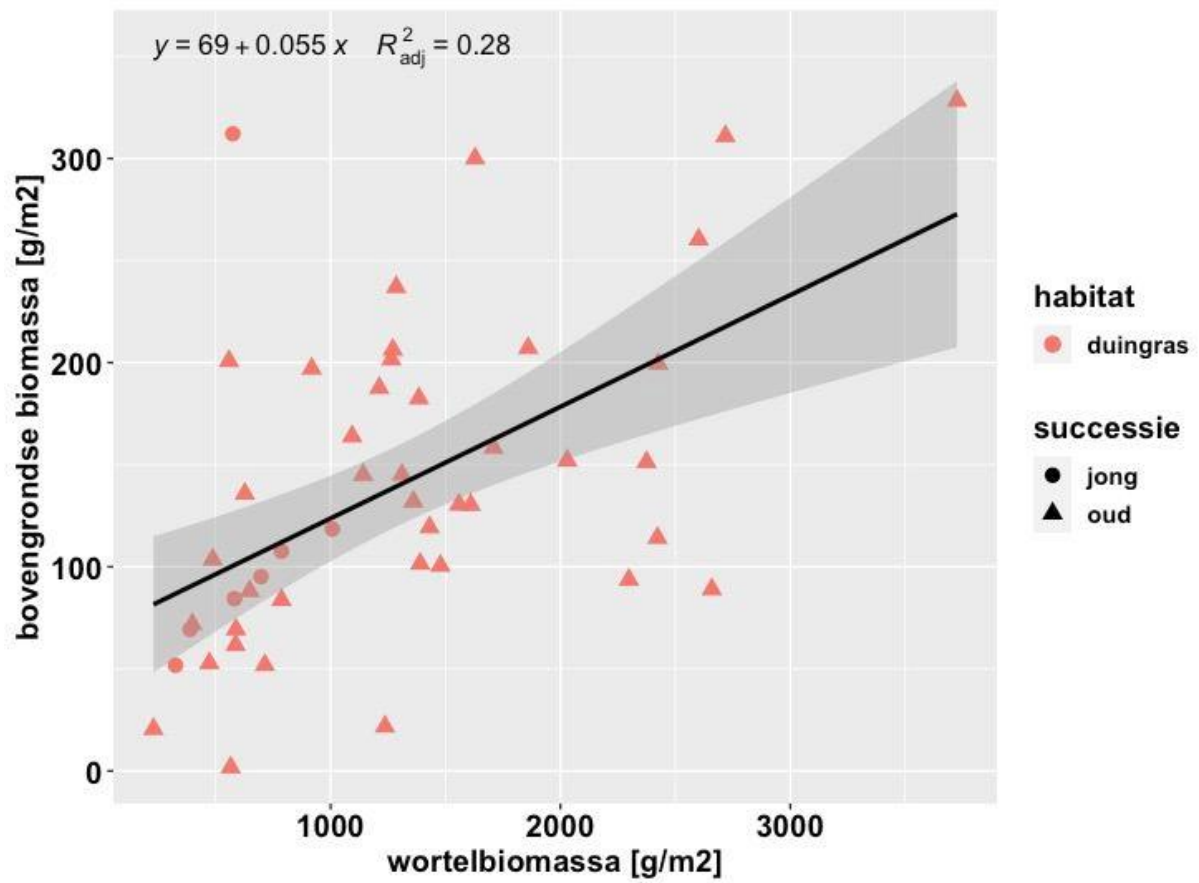
9.3 Uitgebreide resultaten analyse patronen wortelbiomassa en wortelstelsel van de dataset van 2022

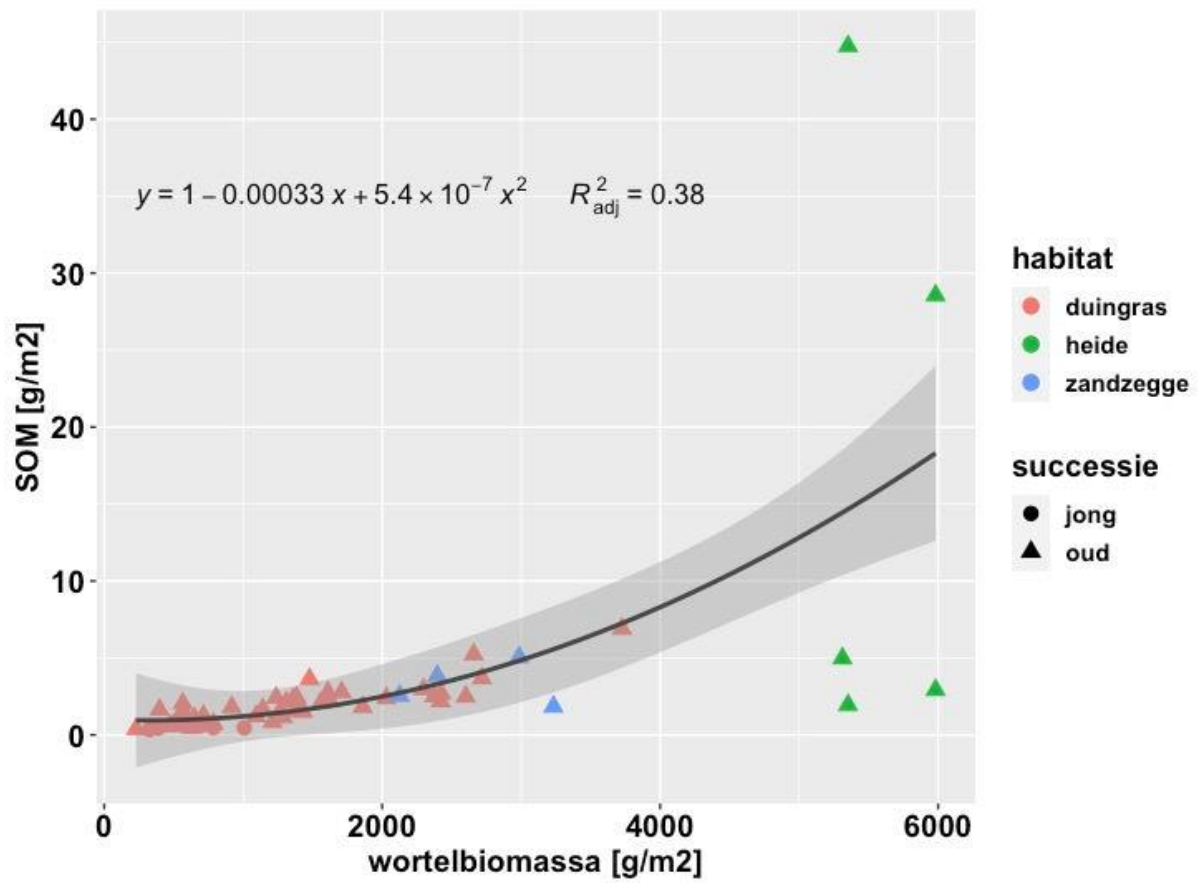


alle gebieden - incl. heide & zandzegge dominanties (2022)

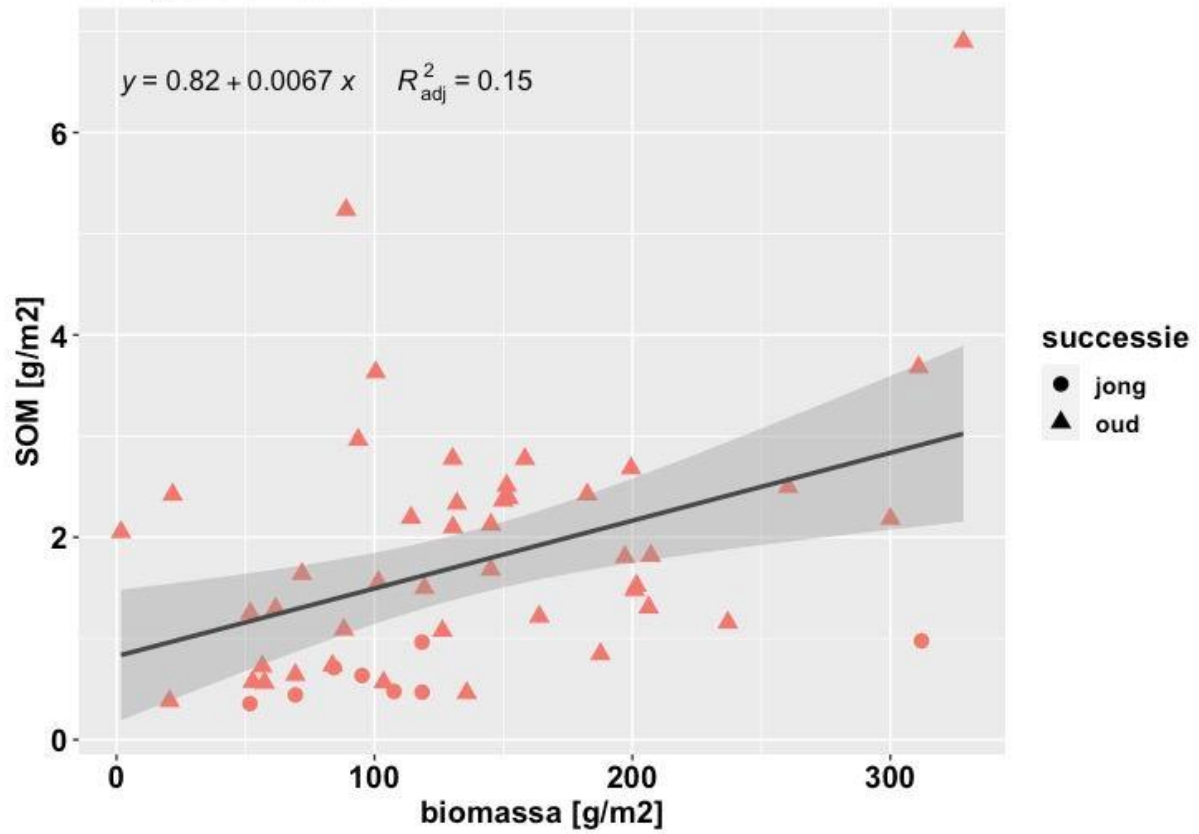




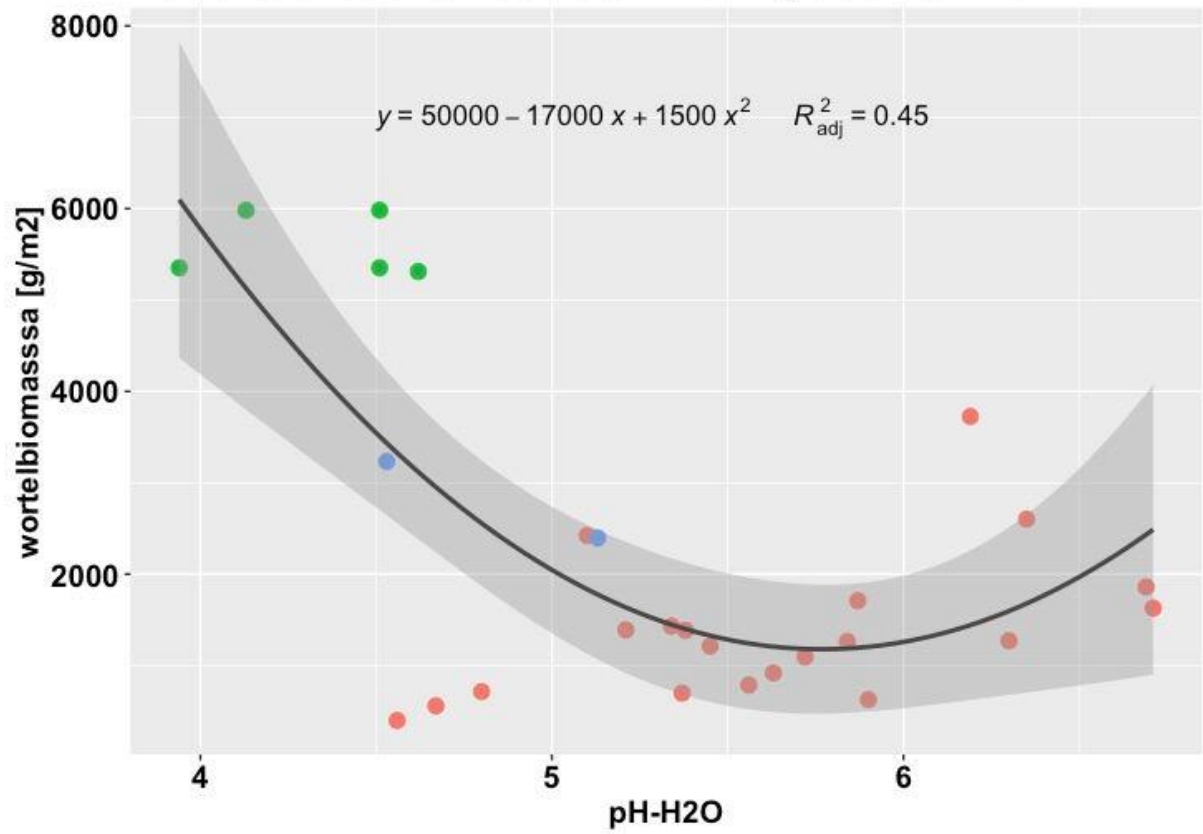




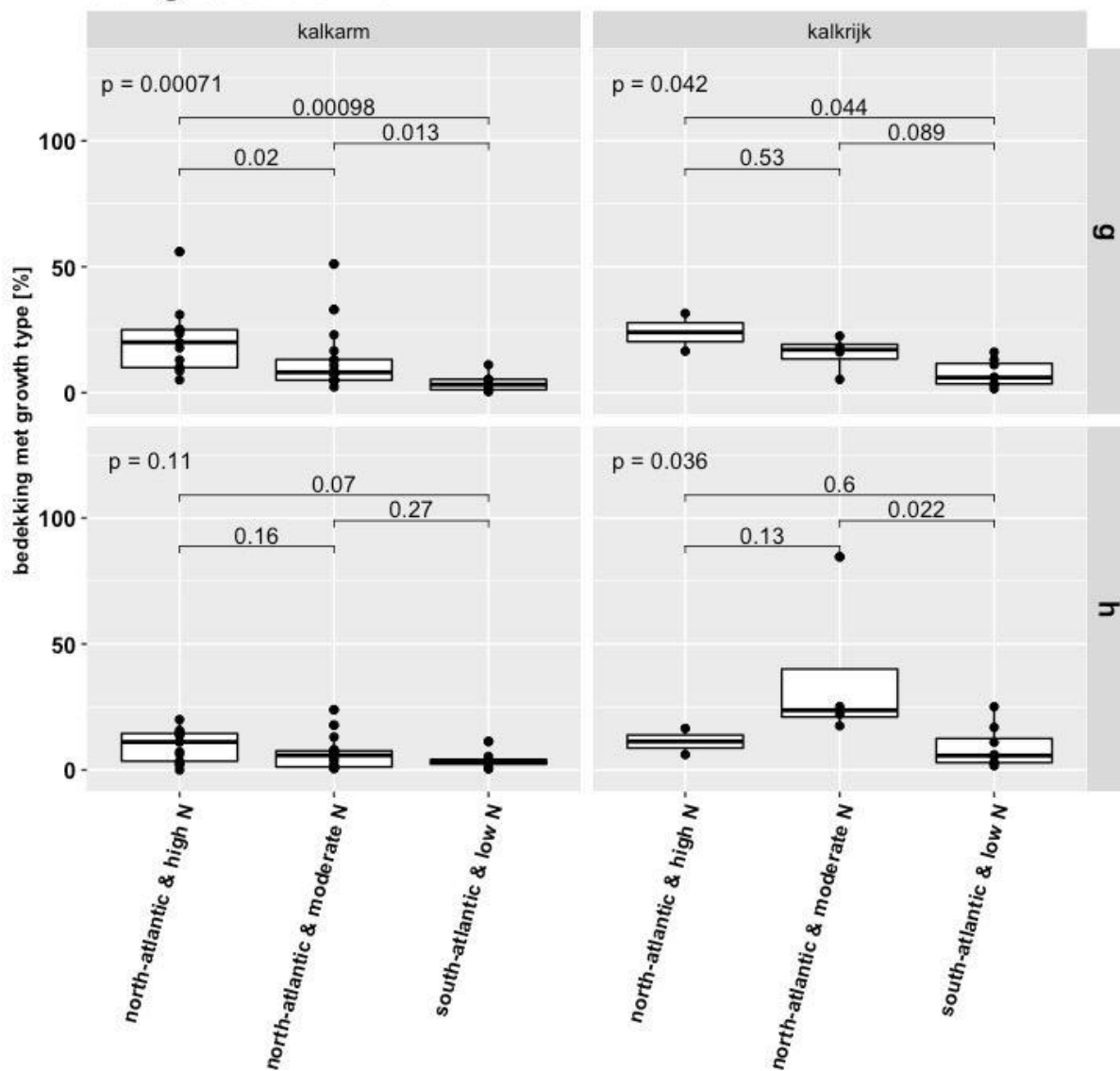
duingraslanden 2022



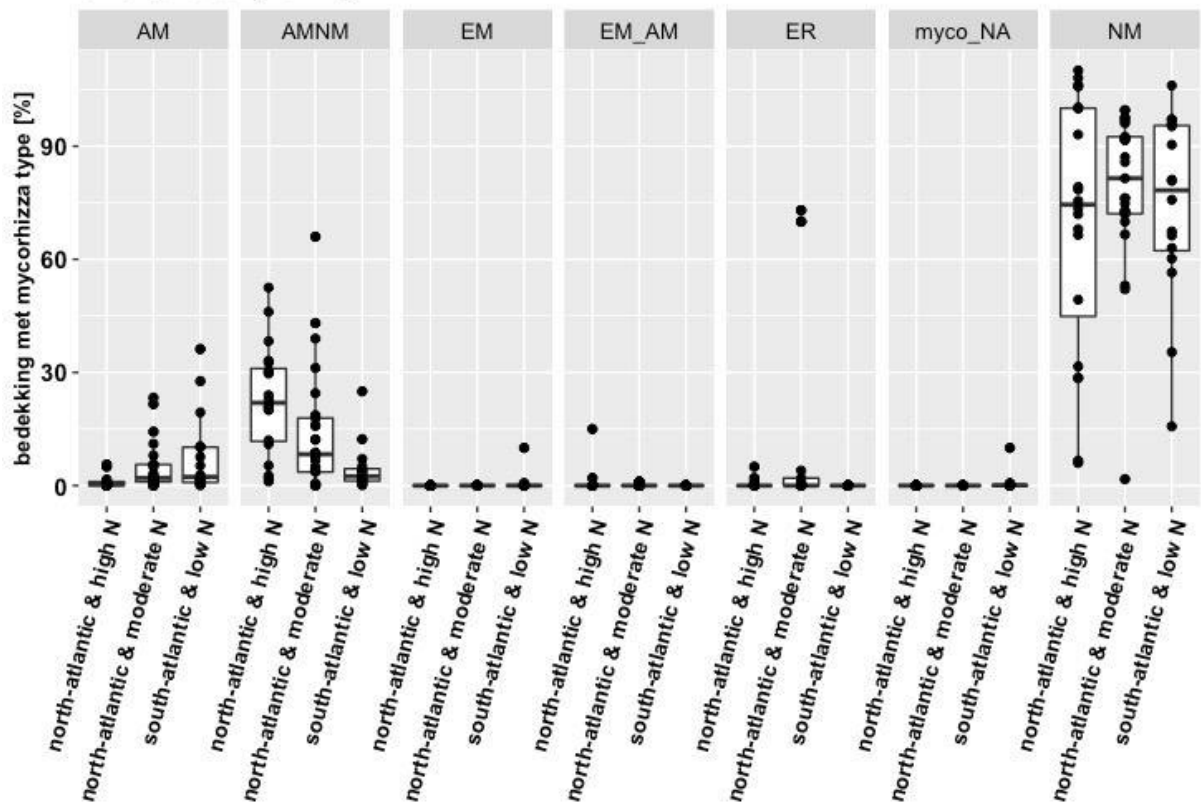
Noord-atlantisch& moderate N - duingraslanden 2022



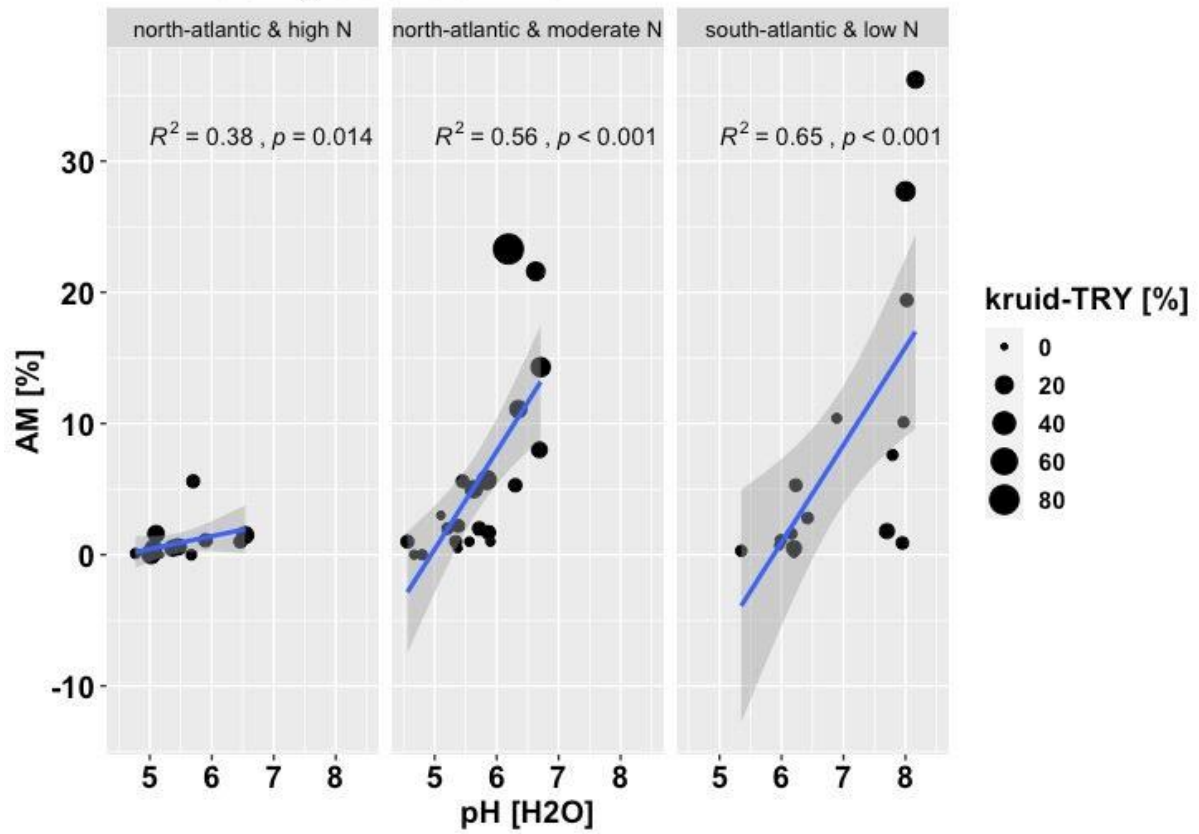
duingraslanden 2022



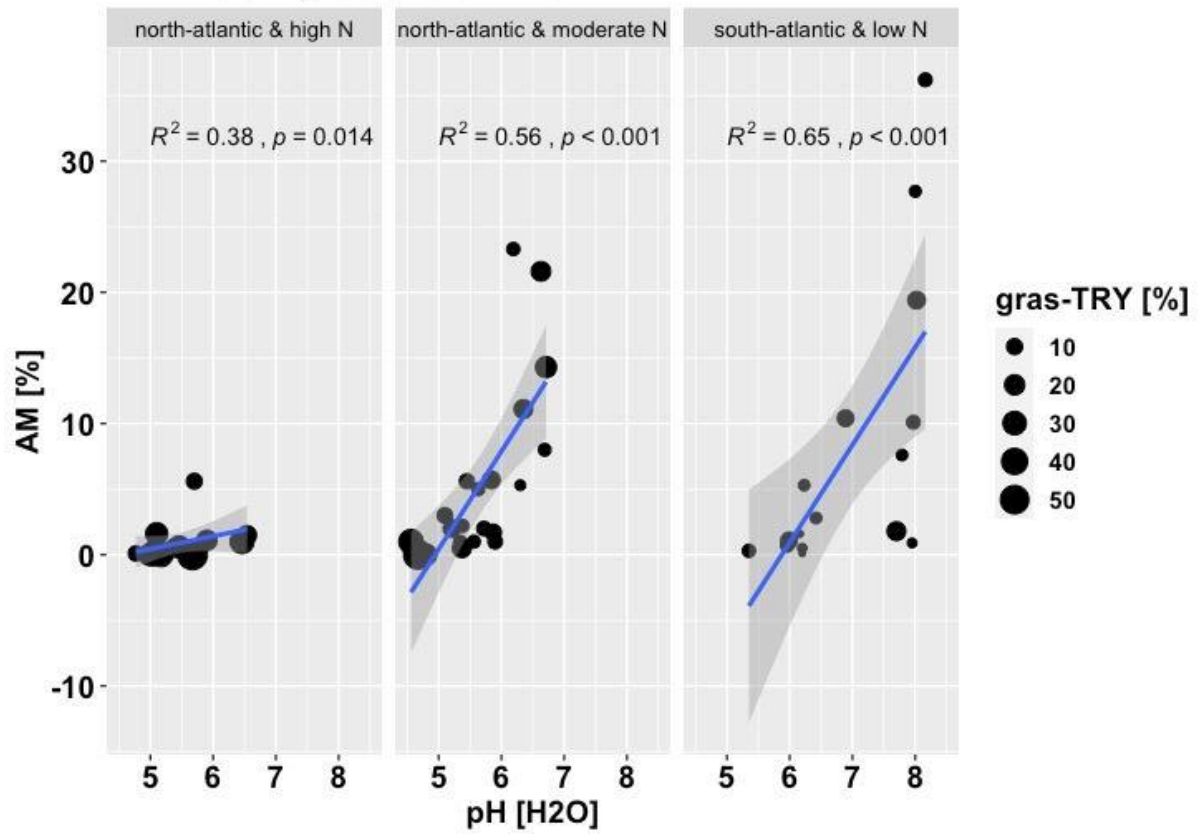
alle plots (2022)



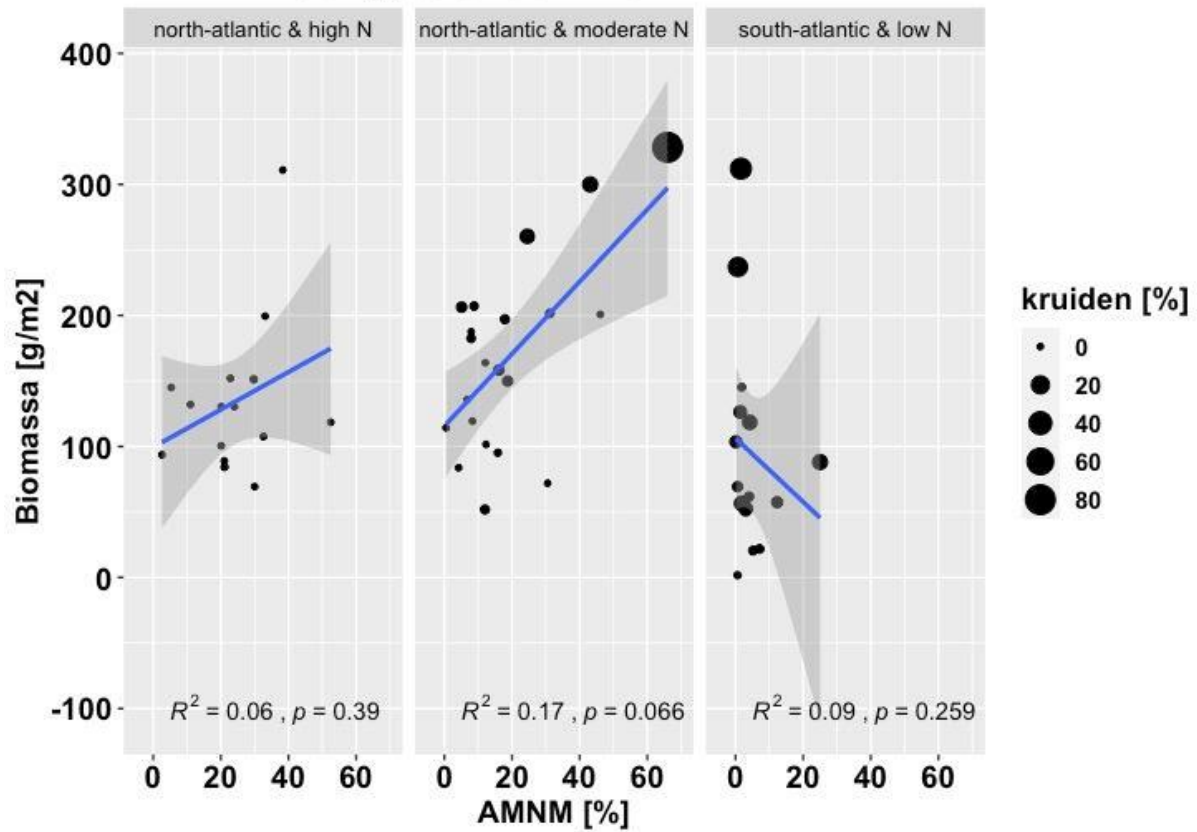
AM in duingraslanden - 2022



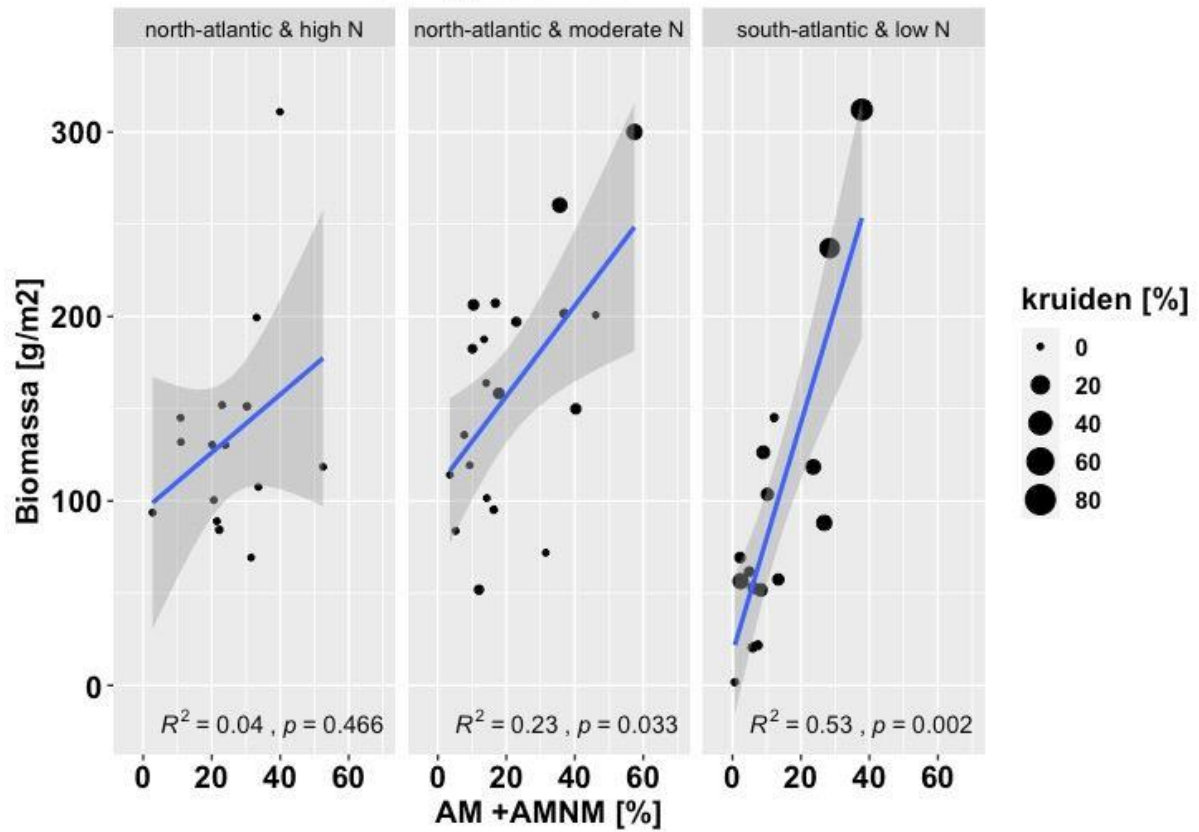
AM in duingraslanden - 2022



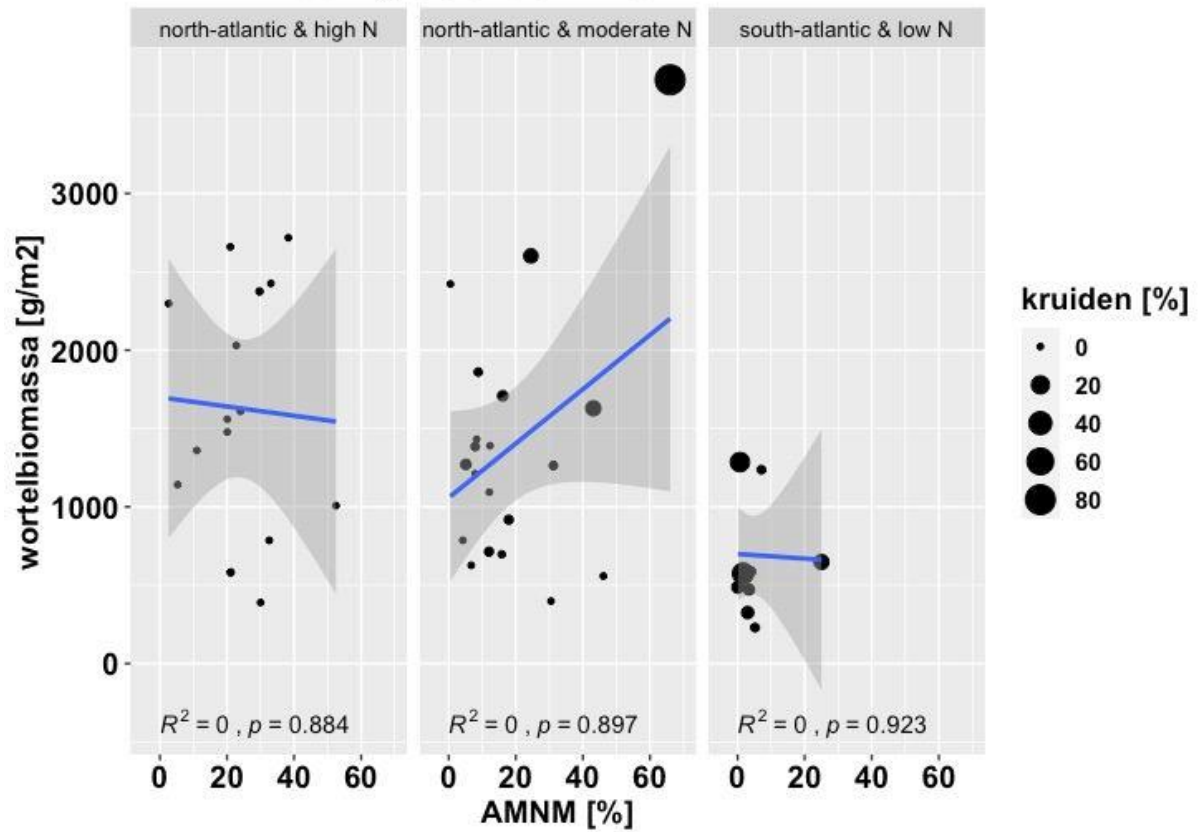
AMNM in duingraslanden - 2022



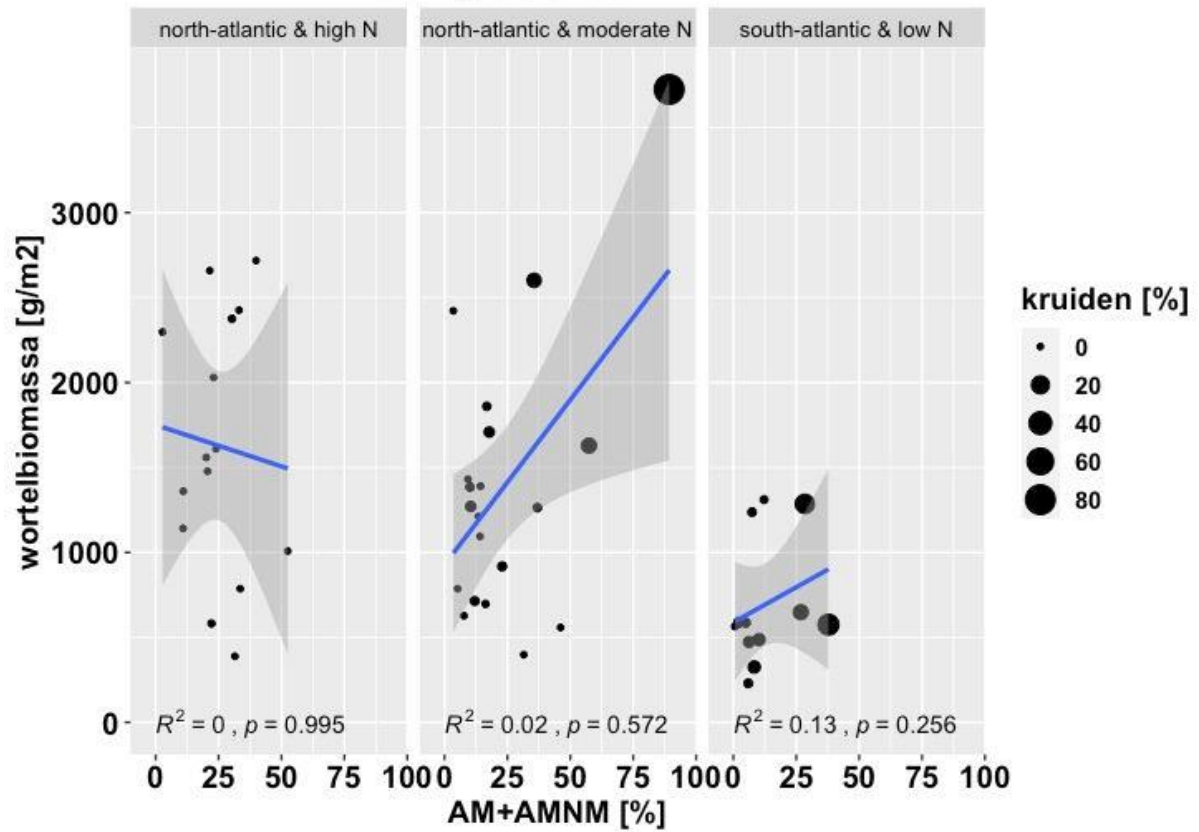
AM +AMNM in duingraslanden - 2022



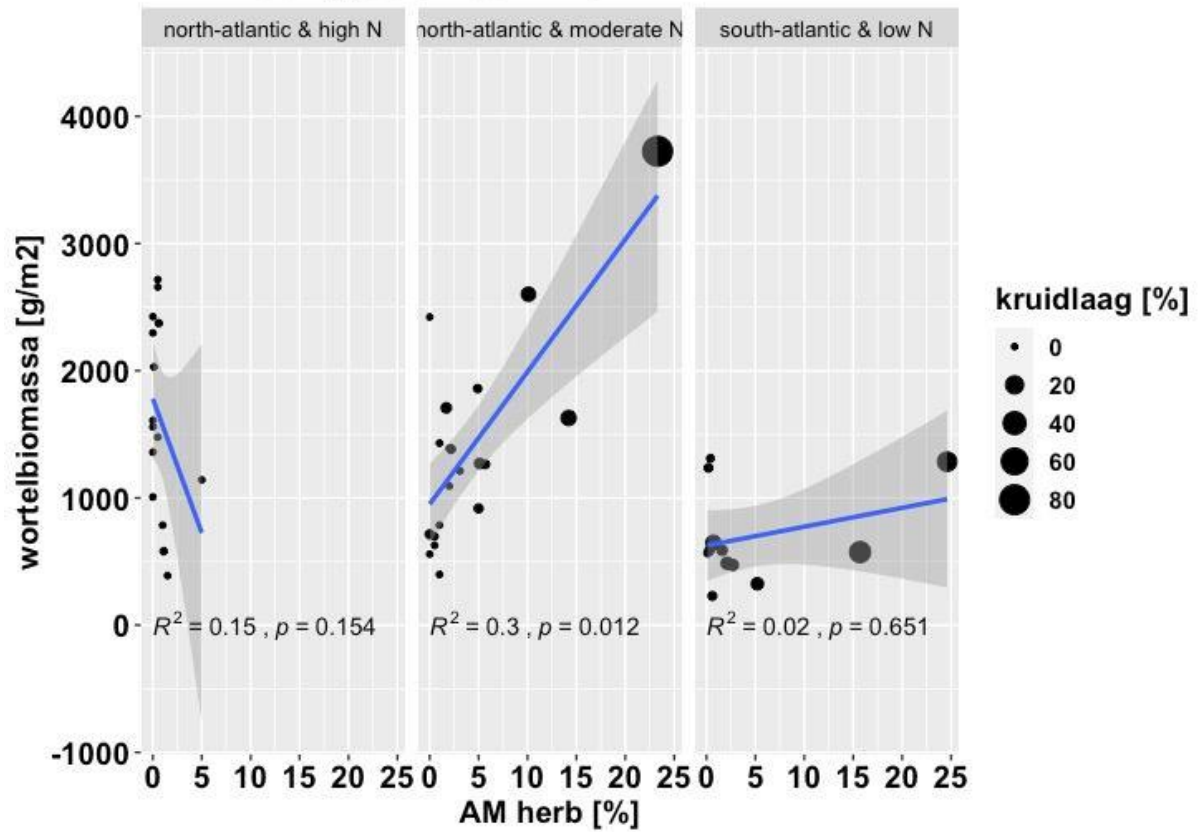
AMNM in duingraslanden - 2022



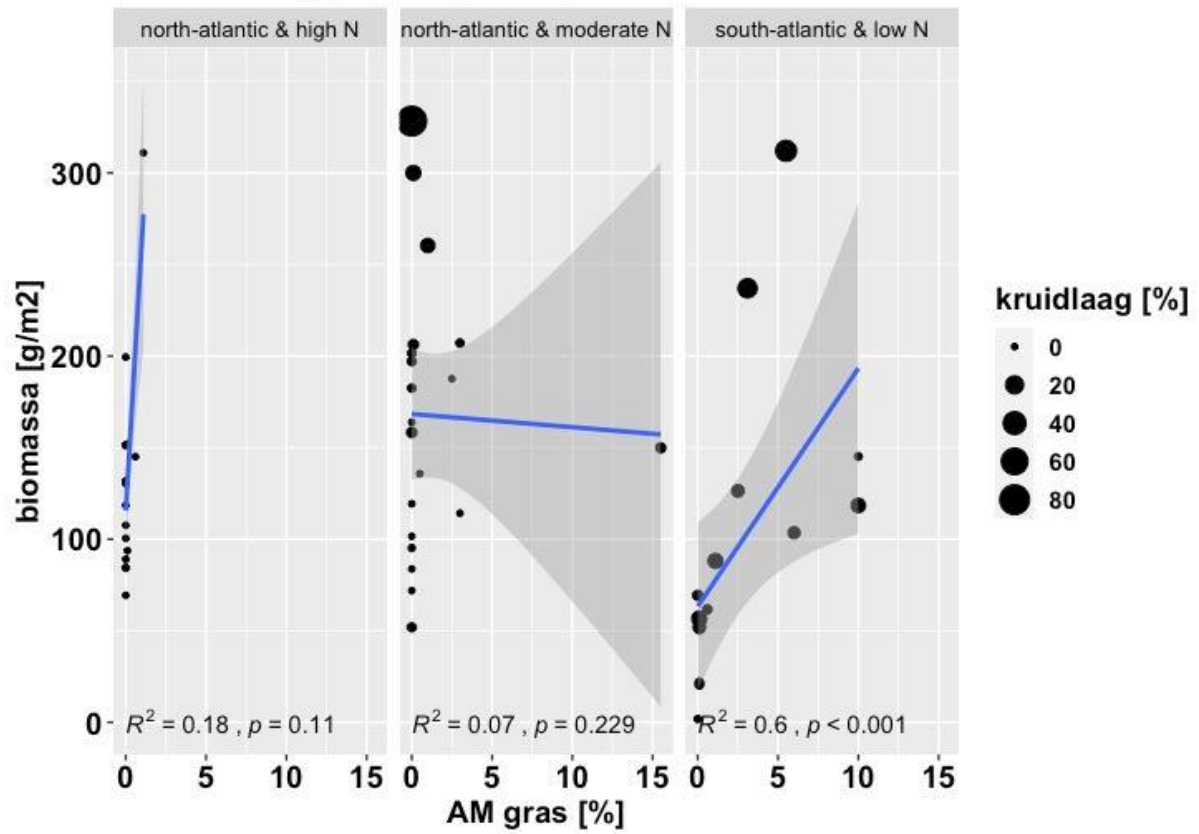
AM+AMNM in duingraslanden - 2022



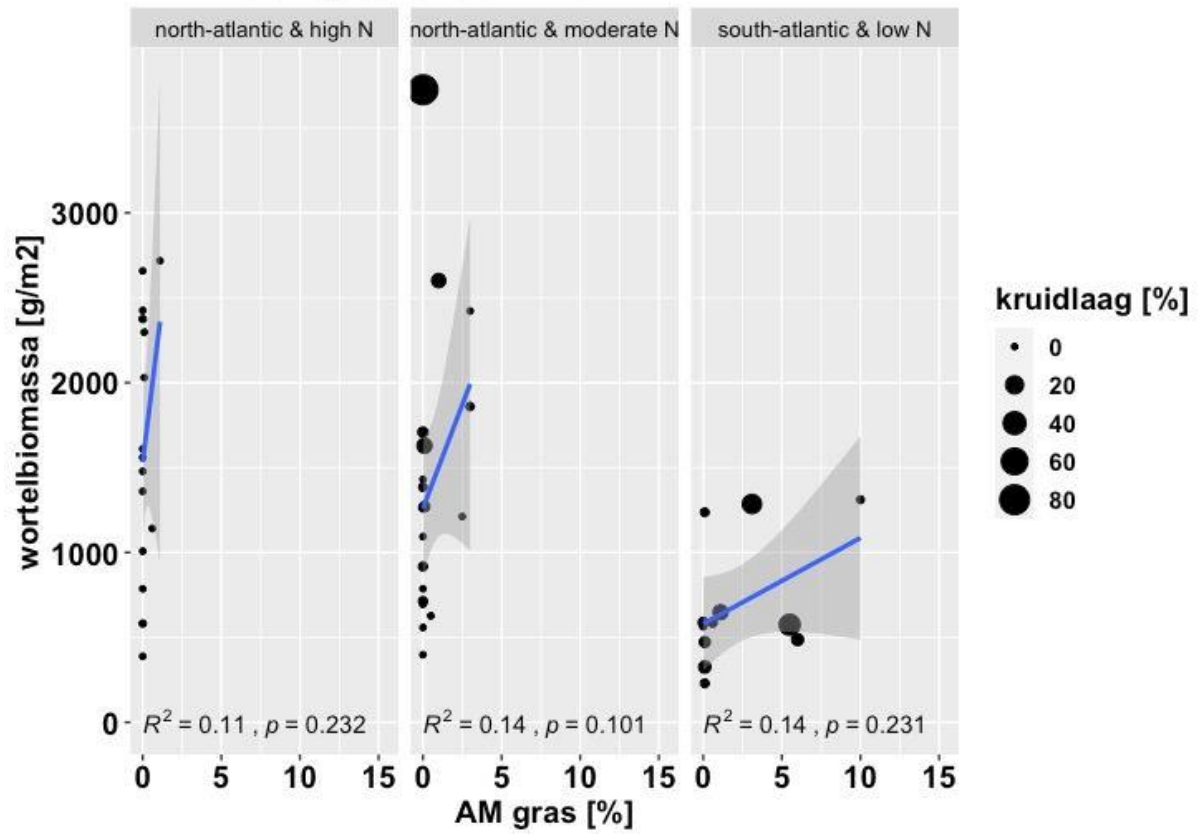
AM in duingraslanden - 2022

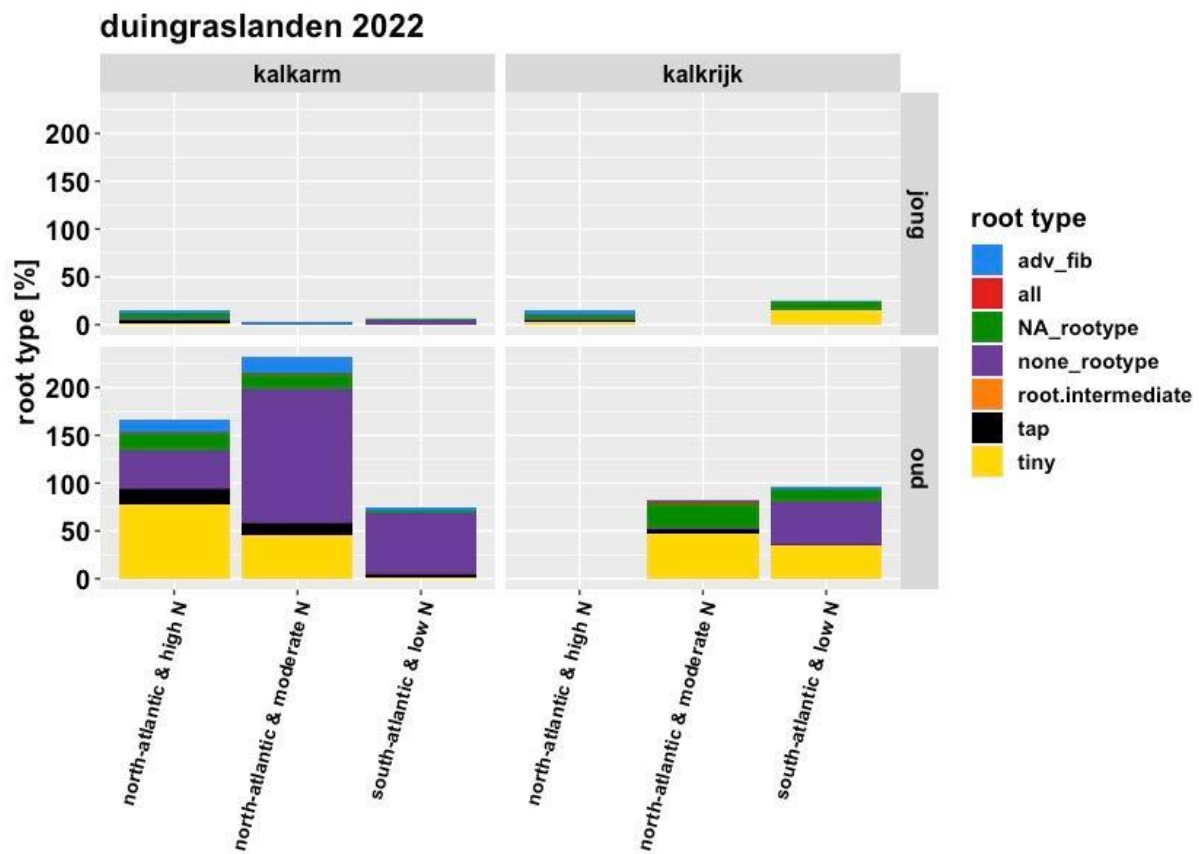


AM in duingraslanden - 2022



AM in duingraslanden - 2022





9.5 Resultaten van regressiemodellen klimaat en N-depositie op functionele soortgroepen en mycorrhiza-associatie in duingraslanden van Noordwest-Europa

Voor statistische toetsing van uit de vegetatie-opnamen afgeleide variabelen zijn multivariate regressies uitgevoerd met het 25^e percentiel van het neerslagoverschot gedurende de maanden juni-augustus (P_{sur} , in mm/d) en de totale N-depositie (N_{tot} , in kg N/ha/j). Er is gewerkt met het volgende regressiemodel voor afhankelijke vegetatie-variabelen (V_{afh}):

$$V_{afh} = a * P_{sur} + b * N_{tot} + c * P_{sur} * N_{tot}$$

Met backward selectie op basis van AIC-waarden zijn de termen voor het definitieve regressiemodel geselecteerd. Statistische analyses zijn uitgevoerd met de packages 'stats' en 'olsrr' in R (version 4.2.1).

Tabel B4-1: Resultaat van de multiple regressie-modellen voor Ellenberg-indicatiewaarden bedekkingsgewogen berekend op basis van indicatiewaarden van vaatplantsoorten op basis van de dataset met de kalkrijke en -arme plots afzonderlijk en gezamenlijk. Alle modellen zijn significant ($p < 0.05$). In geval een variabele significant is ($p < 0.05$), is de parameterwaarde van deze variabele weergegeven met de kleuren groen voor een positief effect en rood voor een negatief effect. Wanneer een beter model mogelijk was door een variabele te verwijderen is de verwijderde variabele aangeduid met een 'E'.

afhankelijke variabele	F	r_{adj}^2	p	RMSE	onafhankelijke variabele					
					P_{sur}		N_{tot}		$P_{sur} \times N_{tot}$	
Ellenberg indicatie licht: alle opnamen	69.4	0.23	<0.001	0.4	-0.53	<0.001	0.09	<0.001	0.04	<0.001
Ellenberg indicatie licht: kalkrijk	30.6	0.19	<0.001	0.4	-0.52	<0.001	0.09	<0.001	0.04	<0.001
Ellenberg indicatie licht: kalkarm	45.0	0.32	<0.001	0.3	-0.56	<0.001	0.10	<0.001	0.04	<0.001
Ellenberg indicatie temperatuur: alle opnamen	192.6	0.46	<0.001	0.5	-1.06	<0.001	0.15	<0.001	0.08	<0.001
Ellenberg indicatie temperatuur: kalkrijk	104.4	0.44	<0.001	0.5	-1.09	<0.001	0.15	<0.001	0.08	<0.001
Ellenberg indicatie temperatuur: kalkarm	92.5	0.49	<0.001	0.5	-1.07	<0.001	0.17	<0.001	0.07	<0.001
Ellenberg indicatie vocht: alle opnamen	47.0	0.17	<0.001	0.7	0.69	<0.001	-0.08	0.002	-0.05	<0.001
Ellenberg indicatie vocht: kalkrijk	49.4	0.20	<0.001	0.7	0.53	<0.001	E	E	-0.02	<0.001
Ellenberg indicatie vocht: kalkarm	25.5	0.20	<0.001	0.6	0.69	<0.001	-0.12	<0.001	-0.05	<0.001
Ellenberg indicatie zuurgraad: alle opnamen	4.2	0.01	0.006	1.1	0.26	0.082	-0.06	0.149	-0.04	0.024
Ellenberg indicatie nutriënten: alle opnamen	28.0	0.11	<0.001	1.0	0.61	<0.001	-0.07	0.057	-0.05	<0.001
Ellenberg indicatie nutriënten: kalkrijk	29.0	0.13	<0.001	1.0	0.49	<0.001	E	E	-0.03	<0.001
Ellenberg indicatie nutriënten: kalkarm	18.9	0.11	<0.001	0.5	0.22	<0.001	E	E	-0.01	0.004

Tabel B4-2: Resultaat van de multiple regressie-modellen voor aantal soorten en gesommeerde bedekking van functionele plantgroepen op basis van de dataset met de kalkrijke en -arme plots afzonderlijk en gezamenlijk. Alle modellen zijn significant ($p < 0,05$). In geval een variabele significant is ($p < 0,05$), is de parameterwaarde van deze variabele weergegeven met de kleuren groen voor een positief effect en rood voor een negatief effect. Wanneer een beter model mogelijk was door een variabele te verwijderen is de verwijderde variabele aangeduid met een 'E'.

afhankelijke variabele	F	r_{adj}^2	p	RMSE	onafhankelijke variabelen					
					P_{sur}		N_{tot}		$P_{sur} \times N_{tot}$	
Vaatplanten: aantal soorten: alle opnamen	40.6	0.15	<0.001	7.4	10.10	<0.001	-2.86	<0.001	-1.13	<0.001
Vaatplanten: aantal soorten: kalkrijk	29.4	0.18	<0.001	7.6	11.09	<0.001	-3.15	<0.001	-1.22	<0.001
Vaatplanten: aantal soorten: kalkarm	6.7	0.06	<0.001	6.0	5.46	<0.001	-1.53	<0.001	-0.60	<0.001
Kruiden: aantal soorten: alle opnamen	43.1	0.16	<0.001	5.4	6.86	<0.001	-2.16	<0.001	-0.81	<0.001
Kruiden: aantal soorten: kalkrijk	35.2	0.21	<0.001	5.5	7.62	<0.001	-2.42	<0.001	-0.87	<0.001
Kruiden: aantal soorten: kalkarm	5.8	0.05	<0.001	4.3	3.23	<0.001	-1.06	<0.001	-0.40	<0.001
Grassen: aantal soorten: alle opnamen	37.5	0.14	<0.001	2.3	3.02	<0.001	-0.66	<0.001	-0.29	<0.001
Grassen: aantal soorten: kalkrijk	16.3	0.11	<0.001	2.5	3.02	<0.001	-0.67	<0.001	-0.29	<0.001
Grassen: aantal soorten: kalkarm	19.1	0.16	<0.001	1.9	2.46	<0.001	-0.50	<0.001	-0.22	<0.001
Mossen: aantal soorten: alle opnamen	40.6	0.06	<0.001	1.8	1.69	<0.001	-0.34	<0.001	-0.17	<0.001
Mossen: aantal soorten: kalkrijk	8.2	0.06	<0.001	1.8	1.72	<0.001	-0.42	<0.001	-0.18	<0.001
Mossen: aantal soorten: kalkarm	12.9	0.15	<0.001	1.6	1.67	<0.001	-0.28	0.023	-0.17	<0.001
Korstmossen: aantal soorten: alle opnamen	8.7	0.04	<0.001	1.6	-1.24	<0.001	0.18	0.008	0.10	<0.001
Korstmossen: aantal soorten: kalkrijk	3.2	0.01	0.043	1.3	E	E	-0.07	0.081	-0.03	0.016
Korstmossen: aantal soorten: kalkarm	10.1	0.12	<0.001	1.7	-1.85	<0.001	0.33	0.018	0.18	0.001
N-fixerende soorten: aantal soorten: alle opnamen	18.0	0.07	<0.001	1.4	1.31	<0.001	-0.35	<0.001	-0.14	<0.001
N-fixerende soorten: aantal soorten: kalkrijk	12.6	0.08	<0.001	1.4	1.42	<0.001	-0.37	<0.001	-0.14	<0.001
N-fixerende soorten: aantal soorten: kalkarm	3.6	0.04	0.015	1.3	0.78	0.003	-0.20	0.007	-0.09	0.003
Vaatplanten: bedekking: alle opnamen	30.3	0.12	<0.001	33.4	23.64	<0.001	-9.65	<0.001	-3.57	<0.001
Vaatplanten: bedekking: kalkrijk	18.5	0.12	<0.001	34.3	14.35	0.016	-8.20	<0.001	-2.72	<0.001
Vaatplanten: bedekking: kalkarm	11.2	0.10	<0.001	29.8	24.44	<0.001	-9.08	<0.001	-3.45	<0.001
Grassen: bedekking: alle opnamen	7.6	0.03	<0.001	21.1	11.76	<0.001	-3.20	<0.001	-1.38	<0.001
Grassen: bedekking: kalkrijk	2.8	0.01	0.039	20.9	6.71	0.064	-2.31	0.014	-1.00	0.009
Grassen: bedekking: kalkarm	8.5	0.07	<0.001	20.9	20.41	<0.001	-5.26	<0.001	-2.24	<0.001
Kruiden: bedekking: alle opnamen	54.0	0.19	<0.001	21.9	10.37	<0.001	-6.48	<0.001	-2.08	<0.001
Kruiden: bedekking: kalkrijk	61.6	0.24	<0.001	23.1	E	E	-5.03	<0.001	-1.17	<0.001
Kruiden: bedekking: kalkarm	18.2	0.15	<0.001	17.4	5.92	0.101	-4.20	<0.001	-1.42	<0.001
Mossen: bedekking: alle opnamen	40.9	0.13	<0.001	32.0	7.62	0.007	E	E	-1.27	<0.001
Mossen: bedekking: kalkrijk	15.1	0.11	<0.001	31.4	11.83	0.135	-4.33	0.007	-2.50	<0.001
Mossen: bedekking: kalkarm	37.9	0.27	<0.001	29.2	17.78	<0.001	E	E	-1.85	<0.001
Korstmossen: bedekking: alle opnamen	75.5	0.22	<0.001	16.0	-15.74	<0.001	E	E	0.81	<0.001
Korstmossen: bedekking: kalkrijk	26.9	0.14	<0.001	13.2	-11.86	<0.001	E	E	0.51	<0.001
Korstmossen: bedekking: kalkarm	49.6	0.34	<0.001	18.3	-19.60	<0.001	E	E	1.17	<0.001
N-fixerende soorten: bedekking: alle opnamen	10.9	0.04	<0.001	6.4	4.54	<0.001	-1.24	<0.001	-0.50	<0.001
N-fixerende soorten: bedekking: kalkrijk	6.6	0.04	<0.001	7.7	5.55	<0.001	-1.51	<0.001	-0.62	<0.001
N-fixerende soorten: bedekking: kalkarm	3.1	0.02	0.027	2.6	1.26	0.022	-0.32	0.043	-0.10	0.103

Tabel B4-3: Resultaat van de multiple regressie-modellen voor aantal soorten en gesommeerde bedekking van voor aantal soorten en bedekkingen van AM- en AM/NM-soorten berekend op basis van de dataset met de kalkrijke en -arme plots afzonderlijk en gezamenlijk. Alle modellen zijn significant ($p < 0.05$). In geval een variabele significant is ($p < 0.05$), is de parameterwaarde van deze variabele weergegeven met de kleuren groen voor een positief effect en rood voor een negatief effect. Wanneer een beter model mogelijk was door een variabele te verwijderen is de verwijderde variabele aangeduid met een 'E'.

afhankelijke variabele	r_{adj}^2	p	RMSE	onafhankelijke variabele					
				P_{sur}		N_{tot}		$P_{sur} \times N_{tot}$	
AM-soorten: aantal soorten: alle opnamen	0.25	<0.001	1.6	0.96	0.004	-0.58	<0.001	-0.18	<0.001
AM-soorten: aantal soorten: kalkrijk	0.34	<0.001	1.7	1.34	<0.001	-0.74	<0.001	-0.22	<0.001
AM-soorten: aantal soorten: kalkarm	0.24	<0.001	1.5	0.72	<0.001	-0.50	<0.001	-0.16	<0.001
AMNM-soorten: aantal soorten: alle opnamen	0.19	<0.001	2.9	3.06	<0.001	-0.53	<0.001	-0.22	<0.001
AMNM-soorten: aantal soorten: kalkrijk	0.14	<0.001	2.9	3.97	<0.001	-0.94	<0.001	-0.36	<0.001
AMNM-soorten: aantal soorten: kalkarm	0.25	<0.001	2.5	2.49	<0.001	-0.29	<0.001	-0.15	<0.001
aandeel AM-soorten: alle opnamen	0.42	<0.001		E	E	-0.03	<0.001	-0.01	<0.001
aandeel AM-soorten: kalkrijk	0.44	<0.001		E	E	-0.03	<0.001	-0.01	<0.001
aandeel AM- soorten: kalkarm	0.43	<0.001		E	E	-0.04	<0.001	-0.01	<0.001
AM-soorten: bedekking: alle opnamen	0.23	<0.001	18.5	E	E	-3.57	<0.001	-1.12	<0.001
AM-soorten: bedekking: kalkrijk	0.28	<0.001	19.6	E	E	-4.50	<0.001	-1.31	<0.001
AM-soorten: bedekking: kalkarm	0.21	<0.001	16.6	E	E	-2.96	<0.001	-0.99	<0.001
AMNM-soorten: bedekking: alle opnamen	0.03	0.003	21.8	10.27	0.006	-2.06	0.060	-1.01	0.014
AMNM-soorten: bedekking: kalkrijk	0.04	0.012	23.1	14.00	0.010	-3.05	0.051	-0.95	0.110
AMNM-soorten: bedekking: kalkarm	0.05	0.001	21.1	11.79	<0.001	-1.51	<0.001	-0.62	<0.001
aandeel bedekking AM-soorten: alle opnamen	0.27	<0.001		E	E	-0.04	<0.001	-0.01	<0.001
aandeel bedekking AM-soorten: kalkrijk	0.33	<0.001		-0.10	<0.001	-0.02	<0.001	E	E
aandeel bedekking AM-soorten: kalkarm	0.25	<0.001		E	E	-0.04	<0.001	-0.01	<0.001

9.6 Dataset voor alle opnames en biomassametingen uit 2022 (vooral H4)

plot ID	turboveg	jaar	land	gebied	vegetatie	kalkrijkdom	successie	Open
	opname nr.						stadia	of gesloten?
DK LA 06	1766	2022	DK	Læsø	droge heide	kalkarm	oud	gesloten
DK LA 07	1767	2022	DK	Læsø	droge heide	kalkarm	oud	gesloten
DK LA 10	1770	2022	DK	Læsø	droge heide	kalkarm	oud	gesloten
FR AQ 10	1737	2022	FR	Aquitaine	kalkarm duingrasland	kalkarm	jong	half gesloten
DK LA 13	1773	2022	DK	Læsø	kalkarm duingrasland	kalkarm	jong	open
NL TS 01	1775	2022	NL	Terschelling: Eldorado	kalkarm duingrasland	kalkarm	jong	open
NL TS 07	1781	2022	NL	Terschelling: Arjans duin	kalkarm duingrasland	kalkarm	jong	open
FR AQ 05	1732	2022	FR	Aquitaine	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
FR AQ 11	1738	2022	FR	Aquitaine	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
FR AQ 12	1739	2022	FR	Aquitaine	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DE NO 02	1745	2022	DE	Norderney	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DE NO 03	1746	2022	DE	Norderney	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DE NO 05	1748	2022	DE	Norderney	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DE NO 06	1749	2022	DE	Norderney	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DE NO 07	1750	2022	DE	Norderney	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DE NO 08	1751	2022	DE	Norderney	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DK JL 03	1754	2022	DK	Jylland: Thy	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DK JL 04	1755	2022	DK	Jylland: Thy	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DK JL 05	1756	2022	DK	Jylland: Skagen	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DK JL 06	1757	2022	DK	Jylland: Skagen	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DK JL 07	1758	2022	DK	Jylland: Skagen	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DK LA 01	1761	2022	DK	Læsø	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DK LA 02	1762	2022	DK	Læsø	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DK LA 03	1763	2022	DK	Læsø	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DK LA 04	1764	2022	DK	Læsø	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DK LA 05	1765	2022	DK	Læsø	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DK LA 08	1768	2022	DK	Læsø	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
NL TS 02	1776	2022	NL	Terschelling: Eldorado	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
NL TS 03	1777	2022	NL	Terschelling: Eldorado	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
NL TS 06	1780	2022	NL	Terschelling: Eldorado	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
NL TS 08	1782	2022	NL	Terschelling: Arjans duin	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
NL TS 09	1783	2022	NL	Terschelling: Arjans duin	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DE HS 50	1784	2022	DE	Hiddensee: NSG Dünenheide	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DE HS 51	1785	2022	DE	Hiddensee: NSG Dünenheide	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
DE HS 52	1786	2022	DE	Hiddensee: NSG Dünenheide	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	gesloten
FR AQ 06	1733	2022	FR	Aquitaine	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	half gesloten
FR AQ 07	1734	2022	FR	Aquitaine	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	half gesloten
FR AQ 08	1735	2022	FR	Aquitaine	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	half gesloten
FR AQ 09	1736	2022	FR	Aquitaine	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	half gesloten
DK JL 08	1759	2022	DK	Jylland: Skagen	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	half gesloten
DK LA 11	1771	2022	DK	Læsø	kalkarm duingrasland	kalkarm	oud	half gesloten
DE NO 01	1744	2022	DE	Norderney	kalkarm Zandzegge don	kalkarm	oud	gesloten
DE NO 04	1747	2022	DE	Norderney	kalkarm Zandzegge don	kalkarm	oud	gesloten
DK LA 09	1769	2022	DK	Læsø	kalkarm Zandzegge don	kalkarm	oud	gesloten
DK LA 12	1772	2022	DK	Læsø	kalkarm Zandzegge don	kalkarm	oud	gesloten
FR AQ 01	1728	2022	FR	Aquitaine	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	jong	gesloten
FR AQ 14	1741	2022	FR	Aquitaine	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	jong	open
NL TS 04	1778	2022	NL	Terschelling: Eldorado	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	jong	open
NL TS 05	1779	2022	NL	Terschelling: Eldorado	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	jong	open
FR AQ 02	1729	2022	FR	Aquitaine	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	oud	gesloten
FR AQ 03	1730	2022	FR	Aquitaine	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	oud	gesloten
FR AQ 04	1731	2022	FR	Aquitaine	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	oud	gesloten
FR AQ 13	1740	2022	FR	Aquitaine	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	oud	gesloten
FR AQ 15	1742	2022	FR	Aquitaine	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	oud	gesloten
FR AQ 16	1743	2022	FR	Aquitaine	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	oud	gesloten
DK JL 01	1752	2022	DK	Jylland: Tornby	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	oud	gesloten
DK JL 02	1753	2022	DK	Jylland: Tornby	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	oud	gesloten
DK JL 09	1760	2022	DK	Jylland: Tversted	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	oud	gesloten
DK UL 01	1774	2022	DK	Møn: Ulvshave	kalkrijk duingrasland	kalkrijk	oud	gesloten



Ministerie van Landbouw, Visserij,
Voedselzekerheid en Natuur



OBN Natuurkennis wordt gecoördineerd door de VBNE en gefinancierd door het ministerie van Landbouw, Visserij, Voedselzekerheid en Natuur en BIJ12.



Alle publicaties en producten van OBN Natuurkennis zijn te vinden op
www.natuurkennis.nl

