

## 2 De effecten van stikstofdepositie op de structuur en het functioneren van ecosystemen

Bobbink, R., D. Bal, H.F. van Dobben, A.J.M. Jansen, M. Nijssen, H. Siepel, J.H.J. Schaminée, N.A.C. Smits & W. de Vries

### 2.1 Inleiding

De activiteiten van de mens bedreigen op vele manieren de structuur en het functioneren van natuurlijke en halfnatuurlijke ecosystemen, en daarmee ook de eraan gebonden variatie aan planten- en diersoorten. Eén van de belangrijkste antropogene bedreigingen in onze gematigde klimaatzone is de verhoogde luchtverontreiniging door zowel gereduceerde als geoxideerde stikstofverbindingen in de vorm van  $\text{NH}_x$  en  $\text{NO}_y$  (o.a. [Sala et al. 2000](#); [Galloway & Cowling 2002](#); [Bobbink et al. 2010a](#)). Ook in Nederland is onderkend dat hoge stikstofdepositie een belangrijke belemmerende factor vormt om gevoelige natuurgebieden in een goede staat van instandhouding te houden of te brengen.

Als zodanig is stikstof (N) geen probleem. Integendeel, het is één van de onmisbare bouwstenen voor het leven op aarde. Het probleem zit hem in de mate waarin dit element in reactieve vorm in onze omgeving terecht komt. Eeuwenlang werd alleen organische mest of ander organisch materiaal gebruikt om de productie in de landbouw te verhogen, terwijl later ook guano of 'chilialpeter', dat werd gewonnen uit vogelmest, werd toegepast. Deze situatie veranderde na de uitvinding van de synthetische omzetting van het inerte moleculair stikstof ( $\text{N}_2$ ) in het reactieve ammoniak door Fritz Haber in 1909 en de industriële opschaling daarvan door Carl Bosch (beiden kregen er de Nobelprijs voor). Dit 'Haber-Bosch-proces' maakte productie van kunstmest op grote schaal mogelijk en het gebruik ervan nam na 1920 zeer sterk toe. In de loop van de twintigste eeuw werden steeds grotere hoeveelheden kunstmest gebruikt om de landbouwproductie te verhogen. Ook de veeteelt werd hierdoor steeds intensiever. De keerzijde van de medaille was dat er steeds meer reactief stikstof verdween uit het agrarisch systeem naar grond- of oppervlaktewater of via emissie naar de lucht.

In dit hoofdstuk worden allereerst enkele basisbeginselen behandeld met betrekking tot emissie, transport en depositie van stikstofverbindingen. Hierbij komt ook de invloed van de vegetatie op het depositieproces aan de orde, inclusief het bosrandeffect. Daarna wordt ingegaan op de hoofdeffecten van stikstofdepositie die op dit moment nog relevant zijn, namelijk N-eutrofiëring, verzuring van bodem of water en de negatieve effecten van gereduceerde stikstof. Vervolgens komen de effecten van stikstofdepositie op de fauna aan bod. Met name betreft dit de ongewervelde dieren, die veelal sterk afhankelijk zijn van de structuur en samenstelling van de vegetatie. Duidelijk zal worden gemaakt dat de samenhangen in ecosystemen complex zijn, waarbij doorgaans geen sprake is van eenvoudige dosis-effect-relaties. Centraal staan de ecologische en chemische processen, zodat de betekenis van de in hoofdstuk 3 behandelde herstelmaatregelen beter kan worden voorzien.

Complexe processen in vochtige en natte ecosystemen komen specifiek aan bod in het direct op dit hoofdstuk volgende Intermezzo (Biogeochemische mechanismen in natte ecosystemen),

omdat deze processen belangrijke andere belemmerende factoren voor herstel van habitats kunnen vormen. Dit intermezzo vormt de toelichting bij hydrologische herstelmaatregelen die niet primair zijn gericht tegen de effecten van stikstof.

## 2.2 Emissie, transport en depositie van stikstofverbindingen

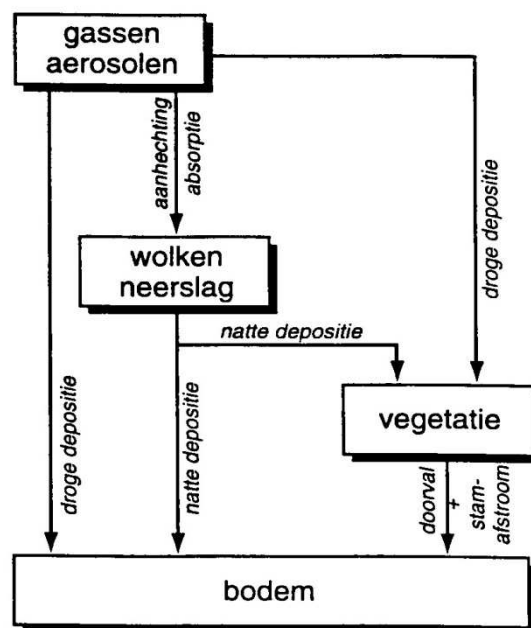
De uitstoot (emissie) van luchtverontreiniging is in West-Europa in de loop van de twintigste eeuw sterk toegenomen. Tot eind jaren zeventig van de vorige eeuw was zwaveldioxide ( $\text{SO}_2$ ) de hoofdcomponent van luchtverontreiniging, maar daarna zijn stikstofverbindingen relatief en absoluut steeds belangrijker geworden. Stikstofoxiden ( $\text{NO}_x$ : vooral  $\text{NO}_2$  en  $\text{NO}$ ) ontstaan hoofdzakelijk bij de verbranding van fossiele brandstoffen in de industrie, elektriciteitscentrales, verwarmingsinstallaties en verkeer. De grootste bron hiervan is op dit moment het (vracht)verkeer. Ammoniakgas ( $\text{NH}_3$ ) komt vooral vrij door vervluchtiging uit mest en urine bij beweiding, in de stal of opslag, en vroeger als de mest uitgereden werd over het land. Andere bronnen zijn de industrie, waar ammoniak vrijkomt bij enkele productieprocessen, of bij het doorslaan van de  $\text{NO}_x$ -installaties, het autoverkeer en de opslag van afvalwater.

### 2.2.1 CHEMISCHE OMZETTINGEN IN DE ATMOSFEER

Stikstofoxiden en ammoniak komen na emissie in de atmosfeer terecht. Daar ondergaan deze stoffen chemische reacties onder invloed van het zonlicht en de aanwezigheid van andere stoffen. De atmosferische omzettingen kunnen onder andere leiden tot de vorming van nitraat ( $\text{NO}_3^-$ ), ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) en salpeterzuur ( $\text{HNO}_3$ ; gasfase).  $\text{NH}_4^+$  en  $\text{NO}_3^-$  zijn de dominante N-houdende ionen in de waterdeeltjes van wolken of mist en in de neerslag. Ammoniak ( $\text{NH}_3$ ) reageert snel met zuren, waardoor ammoniumzouten ontstaan. Hierbij worden kleine vaste deeltjes (zogenaamde aerosolen) gevormd zoals  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  of  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , waarbij salpeterzuur ( $\text{HNO}_3$ ) en zwavelzuur ( $\text{H}_2\text{SO}_4$ ) wordt geneutraliseerd door  $\text{NH}_3$ . Omzetting in aerosolen is onder meer van belang voor de afstand waarover de desbetreffende stoffen getransporteerd worden. Kortom, in de atmosfeer komen stikstofverbindingen zowel als gas, ion en aerosol voor.

### 2.2.2 TRANSPORT EN DEPOSITIE

Eenmaal in de lucht wordt het geëmitteerde gas meegevoerd door de wind, waardoor het snel wordt verspreid. Dit kan je vergelijken met een rookpluim van een kampvuur: de pluim wordt door de wind meegevoerd en tegelijkertijd verdund. Na enkele honderden meters is de rook niet meer te zien, terwijl deze nog wel te ruiken is. In de lucht treedt snel verdunning van de concentraties aan stoffen op en vinden allerlei chemische omzettingen plaats (zie boven). De verschillende gassen en aerosolen kunnen zo onder invloed van de luchtstromingen grote afstanden in de atmosfeer afleggen. Hoe ver de verschillende componenten komen wordt bepaald door een complex van factoren, waarbij vooral de emissiehoogte, de atmosferische omstandigheden (snelheid van luchtstromingen, turbulentie e.d.), de snelheid van chemische omzettingen, de depositiesnelheid van de desbetreffende verbinding en de aard en ruwheid van het aardoppervlak met zijn vegetatie van belang zijn. Uiteindelijk zullen al deze stoffen op genoemd oppervlak terechtkomen. Dit proces wordt depositie genoemd en kan op verschillende manieren verlopen (Figuur 2.1).

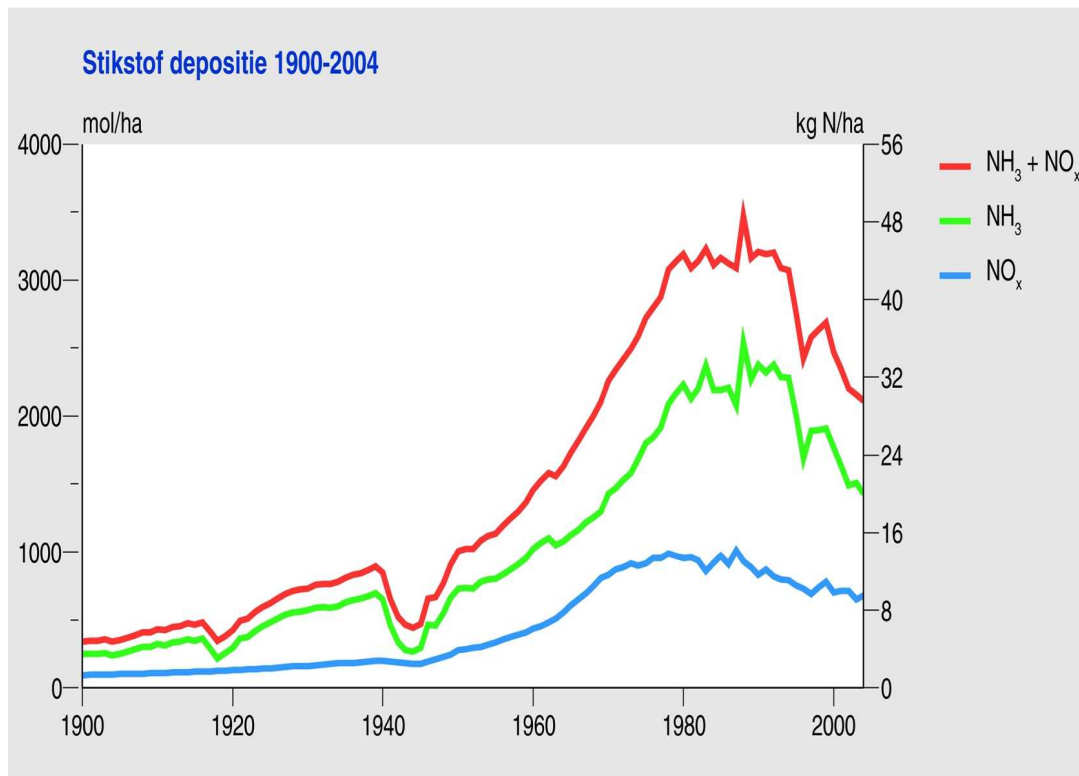


Figuur 2.1 Schematische weergave van de depositie van luchtverontreinigende stoffen (Erisman 1990).

De directe afzetting of absorptie van gassen of aerosolen uit de atmosfeer aan het aardoppervlak (bodem, water of vegetatie) wordt droge depositie genoemd. Een maat voor de snelheid van dit proces is de droge depositiesnelheid ( $V_d$ ): hoe hoger deze is, des te sneller wordt het gas of het deeltje uit de atmosfeer verwijderd. Zo is de transportafstand van  $\text{NH}_3$  kort door de hoge  $V_d$  van dit gas, terwijl die van het ammoniumaerosol door zijn lagere  $V_d$  veel groter is. Een groot deel van de  $\text{NO}_2$  wordt door het verkeer op laag niveau uitgestoten. Echter, door de lage depositiesnelheid van  $\text{NO}_2$  en de lage omzettingssnelheden naar de gassen  $\text{HNO}_3$  en  $\text{HNO}_2$ , die beide een hoge depositiesnelheid hebben, wordt  $\text{NO}_2$  toch veelal over grote afstanden getransporteerd. Voor meer achtergrondinformatie over het (droge) depositieproces, zie onder andere Erisman (1992), Asman et al. (1998) en Fowler (2002).

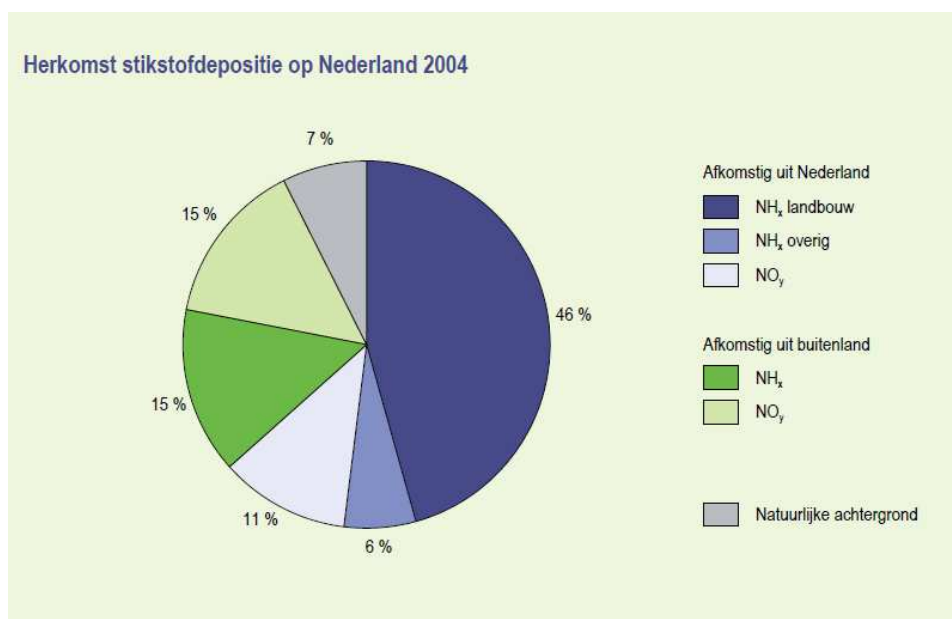
Naast de directe afzetting van gassen en deeltjes op het oppervlak, de zojuist beschreven droge depositie, spelen nog twee andere processen een rol bij de verwijdering van stikstof uit de atmosfeer. Dit zijn het oplossen in wolken of regenwater en daaropvolgende neerslag (natte depositie; zie Figuur 2.1) en het afzetten van wolken- of mistdruppeltjes direct op de vegetatie of bodem (wolken- of mistdepositie, ook wel occulte depositie genoemd). In Nederland draagt dit laatste proces vrijwel niets (< 1–2%) bij aan de totale depositie van N-verbindingen uit de atmosfeer, en levert natte depositie ongeveer 25–30% van de totale N-depositie. De rest is droge depositie (De Haan et al. 2008).

De totale stikstofdepositie is in Nederland na 1950 tot aan het eind van de jaren tachtig van de vorige eeuw door de groei van de intensieve veehouderij en het gebruik van fossiele brandstoffen sterk gestegen (Figuur 2.2). Vanaf 1993 is door allerlei maatregelen een daling (30–40 %) ingezet in de depositie van gereduceerd N (ammoniak en ammonium), terwijl vanaf 2003 tot heden de waarden min of meer constant zijn gebleven. De depositie van geoxideerd N (stikstofoxiden) is na 1945 eveneens gestegen, maar vlakt eerder af dan de depositie van gereduceerd N. Na 1980–1985 is een zeer geleidelijke afname waargenomen. Al zo'n drie tot vier decennia is gereduceerd N de overheersende vorm (> 75 %) van stikstofdepositie in Nederlandse natuurterreinen (De Haan et al. 2008).



Figuur 2.2 De jaargemiddelde depositie van gereduceerd en geoxideerd N op Nederland in de periode 1900–2004 herleid uit historische emissiebronnen (naar Noordijk 2007 uit De Haan et al. 2008).

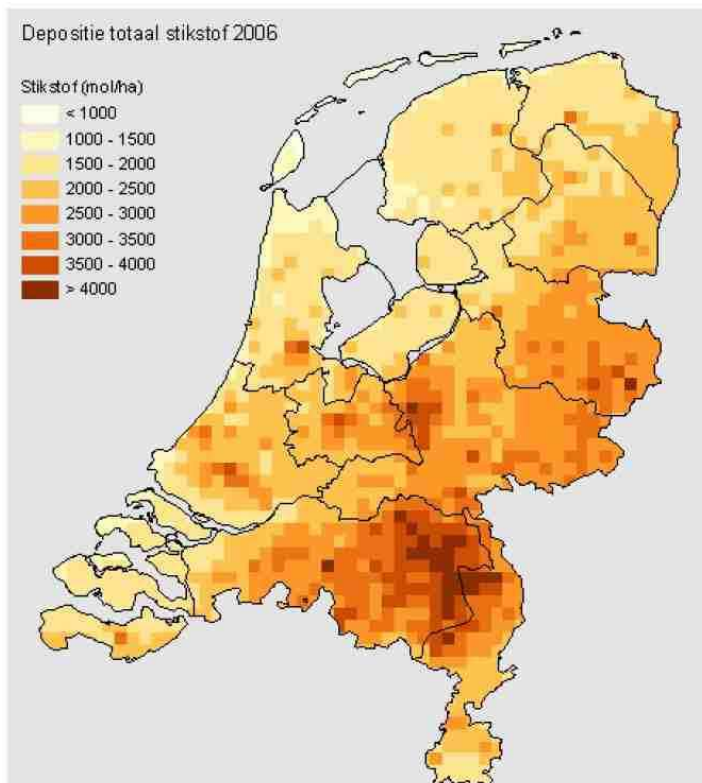
Op dit moment komt meer dan de helft van de stikstofdepositie in Nederland uit bronnen in eigen land; de rest komt uit het buitenland of uit “natuurlijke” bronnen (Figuur 2.3). De landbouw is de economische sector met verreweg de grootste bijdrage aan de stikstofdepositie afkomstig uit Nederland (46 % in 2004).



*Figuur 2.3 Bijdrage (%) van de verschillende bronnen aan de totale stikstofdepositie in Nederland in 2004 (Uit De Haan et al. 2008).*

De depositie van ammoniak vanuit een landbouwbronnen is in de nabijheid van die bron hoog in vergelijking met die op grotere afstand tot die bron. Uitgaande van een puntbron van ammoniak op 3 m hoogte (bijvoorbeeld een stal) komt de vrijgekomen ammoniak voor ongeveer 20 % binnen een afstand van een kilometer tot de bron neer. Op deze schaal is de depositie bijna uitsluitend in de vorm van droge depositie van ammoniak. Pas na 10 kilometer gaat natte depositie een rol van betekenis spelen. Na 100 km transport is ongeveer 60 % van de vrijgekomen ammoniak gedeponneerd. Er is echter ook sprake van transport over zeer lange afstand: na 1.000 km is nog ongeveer 20% van het oorspronkelijke ammoniak in een of andere vorm in de atmosfeer aanwezig (o.a. Kros et al. 2008).

Door de ruimtelijke verspreiding van de bronnen en de verschillende transport- en omzettingsprocessen in de atmosfeer, is de depositie van N-verbindingen niet overal gelijk (Figuur 2.4). Zelfs in een klein land als Nederland zijn de verschillen groot: zo is de totale depositie van NO<sub>y</sub> (de som van droge en natte depositie van NO + NO<sub>2</sub> + HNO<sub>3</sub>) in de stedelijke gebieden (o.a. in het westen van ons land) duidelijk hoger, terwijl de totale depositie van NH<sub>x</sub> (de som van droge en natte depositie van NH<sub>4</sub><sup>+</sup> en NH<sub>3</sub>) hoger is in het landelijk gebied, waarbij de hoogste waarden in het Peelgebied, de Gelderse Vallei, Twente en de Achterhoek worden gevonden.



Figuur 2.4 Geografische spreiding van de totale stikstofdepositie (mol/ha) in Nederland in 2006. Deze kaart is vervaard met het Operationele Prioritaire stoffen (model) van het RIVM/PBL.

### 2.2.3 DE INVLOED VAN DE VEGETATIE OP HET DEPOSITIEPROCES

Ook de aard van de vegetatie speelt een rol bij de droge depositie uit de lucht. In het algemeen heeft een 'ruwere' vegetatie meer filterende werking. Het ruwere oppervlak zorgt voor meer turbulentie in de lucht net boven de vegetatie. De gassen of aerosolen leggen door de turbulentie als het ware een meer slingerende weg af in plaats van een rechte weg zoals dat boven een glad oppervlak gebeurt. Hierdoor bevinden de deeltjes zich langer boven het grensvlak van de vegetatie en de lucht, en daarmee wordt de kans op afzetting of absorptie, droge depositie dus, groter. Bovenstaand voorbeeld heeft zowel betrekking op de droge depositie van  $\text{NH}_y$  als op die van  $\text{NO}_x$  (en  $\text{SO}_x$ ).

In het algemeen geldt dat hoe hoger een vegetatie is, des te meer droge depositie plaatsvindt. De aerodynamische ruwheid en daarmee de filterende werking en droge depositiesnelheid nemen toe in de volgende volgorde: open water/kale bodem < laag grasland < hoog grasland < heide < struweel < loofbos < naaldbos. Kortom, bos heeft een grotere aerodynamische ruwheid dan lage vegetatie, waardoor de droge depositie van stikstof daar hoger is dan wanneer hetzelfde terrein door grasland of heide zou worden bedekt. Of anders gezegd: bij gelijke concentraties aan  $\text{NH}_x$  en  $\text{NO}_x$  komt op deze wijze toch extra veel N in bos terecht. De droge depositie binnen één fysiognomische groep, zoals bossen, is evenwel lang niet altijd hetzelfde. De droge depositie wordt namelijk niet alleen bepaald door de hoogte van de vegetatie, maar ook beïnvloed door andere kenmerken van het bos die de aerodynamische ruwheid beïnvloeden zoals de structuur

van de kruinen (homogeen of niet), boomedichtheid, boomsoort, verschillen in bladkenmerken of het totale bladoppervlakte (Van Ek & Draaijers 1991, Draaijers 1993, Wuyts et al. 2008b).

Hoewel tot in de jaren negentig van de vorige eeuw werd aangenomen dat lage vegetatie, zoals grasland, nauwelijks extra droge depositie zou invangen in vergelijking met kale bodem of open water, heeft veldonderzoek in verschillende landen, waaronder Nederland, aangetoond dat droge depositie ook in lage vegetaties niet verwaarloosbaar is. Met toenemende Leaf Area Index (LAI), dat wil zeggen het totaal bladoppervlak van de vegetatie per eenheid bodemoppervlak, neemt in grasland de droge depositie van S- en N-verbindingen sterk toe (Heil et al. 1988; Bobbink et al. 1990). De toename van de droge depositie trad op bij LAI-waarden boven 1,5-2, terwijl in hoogproductieve graslanden met een LAI van 4-6 de droge depositie bijna net zo hoog is als in sommige bossen. In feite geldt dus dat hoe meer bladoppervlakte een lage vegetatie heeft, des te meer luchtturbulentie en filtering er optreedt, waardoor de droge depositie van stoffen uit de atmosfeer groter is. Een deel van de uit de lucht gedeponeerde stikstofverbindingen wordt door de planten via de bladeren direct bovengronds opgenomen, met name in voedselarme tot matig voedselrijke situaties.

#### BOSRANDEFFECT

Ook door overgangen in het landschap, zoals tussen lage vegetaties (bij voorbeeld grasland of heide) naar bos wordt het droge depositieproces van luchtverontreinigende stoffen sterk beïnvloed, zoals onderzoek in zowel naald- als loofbos in de jaren tachtig van de vorige eeuw liet zien (o.a. Ivens 1990; Draaijers 1993). De droge N-depositie is in een ca. 10-20 m brede bosrand aanzienlijk hoger (gemiddeld 1,5 x) dan in de boskern en nam dan exponentieel af tot de reguliere depositiewaarden in het centrum van het bos. De droge depositie is meetbaar verhoogd in een randzone die ongeveer vijf bosrandhoogten breed is. Deze verhoogde depositie van N- en S-verbindingen is het meest prominent gevonden in bosranden die op de overheersende windrichtingen waren geëxponerd (Draaijers 1993). Recent is vergelijkbaar onderzoek in Vlaanderen uitgevoerd. Daar is gevonden dat de stikstofdepositie in bosrandzones 0,5 tot bijna 4 keer hoger is dan in de boskern (mediane waarden: 1,5 voor NH<sub>4</sub> en 1,6 voor NO<sub>3</sub>) (De Schrijver et al. 2007; Wuyts et al. 2008a). De zone waarin verhoogde waarden zijn geconstateerd was 15 tot ruim 100 meter breed (mediane waarde: 50 m), waarbij de invang het grootst was aan het begin. Overigens vindt er ook verhoogde N- invang plaats in de korte vegetatie direct naast de bosrand (Wuyts et al. 2009). Omdat bossen in Nederland veelal erg versnipperd en klein zijn, kan minstens de helft van de bossen als bosrand met verhoogde depositie worden beschouwd (Draaijers 1993). Overigens wordt in bijna alle N-depositie modellen, ook die voor de PAS (AERIUS), geen rekening gehouden met overgangen tussen bos en lage vegetaties, er wordt immers gerekend met vaste parameters per vegetatieklasse (zoals bijvoorbeeld bos of heide). Door het bosrandeffect wordt dus vaak de atmosferische stikstofdepositie op bos onderschat (Draaijers 1993).

In het recente Vlaamse onderzoek (Wuyts 2009) zijn daarbij nog de volgende aspecten gekwantificeerd:

- het maakt veel uit of er een scherpe overgang van lage vegetatie naar bos is of een geleidelijk in hoogte oplopende bosrand (in de vorm van een zone jonge boompjes of een zoom- en mantelvegetatie): de extra depositie in de bosrand is bij een scherpe overgang beduidend groter dan bij een graduele overgang en de breedte van de zone waarin het bosrandeffect

optreedt is groter bij de scherpe overgang dan bij de geleidelijke (zie ook tabel 3 in [Wuyts et al. 2009](#)).

- de breedte van de zone waarin het bosrandeffect optreedt, is geringer bij een dicht bos dan bij een ijl bos, maar de grootte van het bosrandeffect (dus de hoeveelheid extra invang in de randzone) is bij een dicht dennenbos groter dan bij een ijl dennenbos (hoofdstuk 6 in [Wuyts 2009](#)).

Met dit ‘depositiegedrag’ kan mogelijkwerwijs rekening worden gehouden bij het nemen van beheer- en herstelmaatregelen in het kader van de PAS. Er zijn de volgende maatregelen met betrekking tot structuur denkbaar om de invang van stikstof te verminderen:

- stikstof buiten kwetsbare habitats invangen door het handhaven of ontwikkelen van dichte, hoge bossen (bij voorkeur naaldbossen) met een scherpe bosrand in de zone tussen de stikstofbronnen en de kwetsbare habitats (het bos dient hier dus als bufferzone);
- zoom- en mantelvegetaties ontwikkelen als graduele overgang tussen lage vegetaties en de te beschermen bosrandzones (vermindert depositie in de bosrandzone);
- als een graduele overgang niet te realiseren is, dan kwaliteitsverbetering van bossen concentreren op gedeelten die niet tot de bosrandzone behoren of – indien de bosrandzone juist waardevol is – deze zone zodanig dunnen dat relatief weinig extra stikstof in deze zone wordt ingevangen.

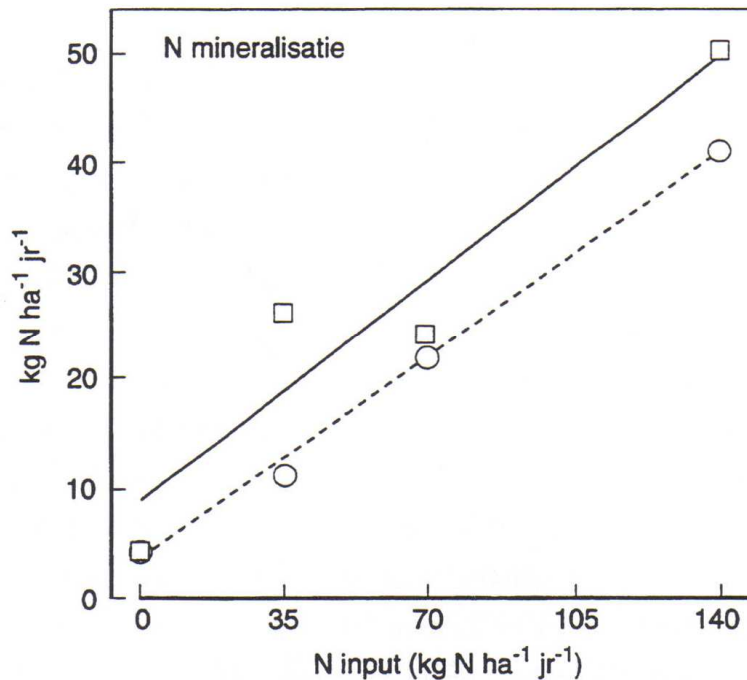
## 2.3 Verschillende effecten van stikstofdepositie

Er kunnen zes verschillende effecten van stikstofdepositie worden onderscheiden (zie Hoofdstuk 1) waarvan in het huidige hoofdstuk op de drie belangrijkste effecten dieper wordt ingegaan. Het betreft hier eutrofiëring door geleidelijke toename van de N-beschikbaarheid, verzuring van bodem en water en de negatieve effecten van de verhoogde beschikbaarheid van gereduceerd N (ammonium).

### 2.3.1 VERMESTING (N-EUTROFIËRING)

De verhoogde opname van stikstof door de vegetatie veroorzaakt doorgaans een toename van de biomassa-productie van vooral de bovengrondse plantendelen, aangezien in gebieden met een gematigd klimaat, zoals in West-Europa, de productiviteit van veel terrestrische ecosystemen in beginsel door stikstof is gelimiteerd (o.a. [Vitousek & Howarth 1991](#); [LeBauer & Treseder 2008](#)). Door deze toename van de productiviteit wordt ook de strooiselproductie verhoogd en geleidelijk ook het vrijkomen van stikstofverbindingen uit organisch materiaal (Figuur 2.5). Dit proces heet mineralisatie. Doordat de stikstofkringloop in veel natuurlijke situaties van onze klimaatzone gesloten is, betekent dit dat door N-depositie de stikstofvoorraad in het systeem steeds meer toeneemt en zo door de hogere mineralisatie ook weer meer stikstof beschikbaar wordt ([Aerts & Bobbink 1999](#)). Pas bij langdurig hoge toevoer van stikstof neemt de uitspoeling uit de bovenste bodemlagen naar het grondwater toe. Ook zijn diverse ecosystemen hierdoor niet langer stikstof- maar fosfor-gelimiteerd geworden. Verder versnelt de successie door de toegenomen stikstofbeschikbaarheid, met name in zich nog ontwikkelende systemen. Zo kan versnelde bosvorming op treden, zoals ‘verberking’ van hoogvenen maar ook meer en snelle struweelvorming in het droge duinlandschap.





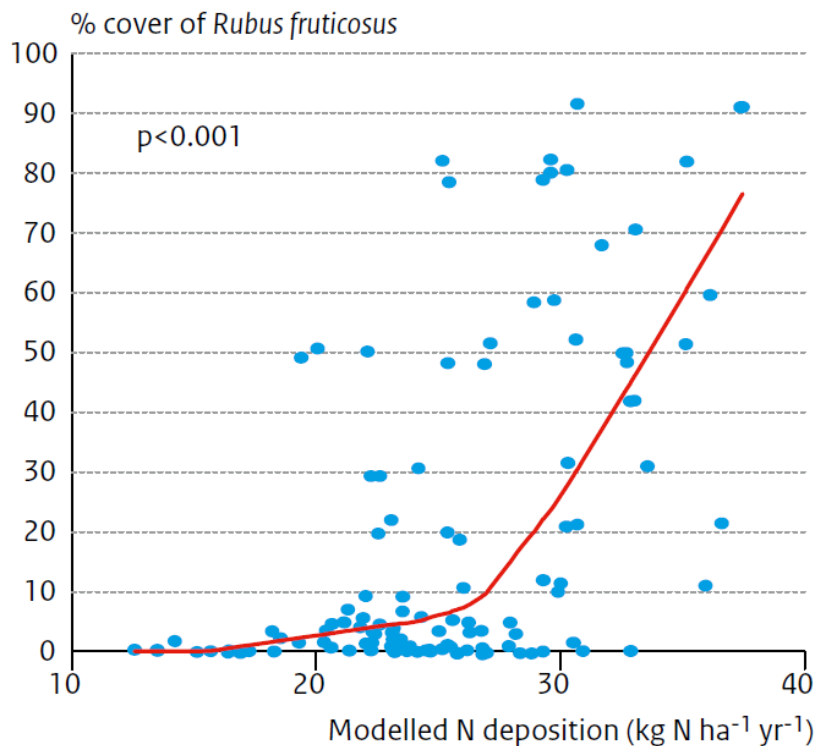
Figuur 2.5 Verband tussen stikstofmineralisatiesnelheid in de bodem van een soortenrijk heischraal grasland (vierkantjes) en een kalkrijk grasland (rondjes) in Derbyshire (Engeland) waar gedurende 3 jaar is berekend met verschillende hoeveelheden stikstof (Morecroft et al. 1994).

#### VERSHUIVINGEN IN CONCURRENTIE

Op termijn zal de toename in de beschikbaarheid van stikstof leiden tot verschuivingen in de concurrentie tussen plantensoorten en daarmee tot veranderingen in de dominantie van soorten en in de soortensamenstelling van de vegetatie. Stikstofminnende, snelgroeende plantensoorten verdringen zo geleidelijk de kenmerkende, minder concurrentiekrachtige soorten en zullen de vegetatie uiteindelijk gaan domineren. Recent is experimenteel aangetoond dat de verminderde lichtdoordringing in graslandvegetaties hierbij de beslissende factor is (Hautier et al. 2009). Een groot deel van de soorten in halfnatuurlijke en natuurlijke ecosystemen is aangepast aan lage stikstofbeschikbaarheid in de bodem (Ellenberg 1988). Als gevolg daarvan zal in voedselarme tot matig voedselrijke systemen op den duur de rijkdom aan plantensoorten afnemen. Laag blijvende kruiden, zoals rozetplanten en kortlevende soorten, stikstofbinders als vlinderbloemigen, soorten met vanouds kleine populaties en korstmossen gaan achteruit, terwijl stikstofminnende soorten, waaronder diverse grasachtigen, dominant worden (o.a. Bobbink et al. 1998; Clark et al. 2007). Voorbeelden van zulke vergrassers of verruigers zijn Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) en Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) in heiden, Gevinde kortsteel (*Brachypodium pinnatum*) in kalkgraslanden, Duinriet (*Calamagrostis epigejos*) en Helm (*Ammophila arenaria*) in de duinen en bramen (o.a. *Rubus fruticosus* aggr.), Bochtige smele en Gewone vlier (*Sambucus nigra*) in bossen (Figuur 2.6 en 2.7) (o.a. Dise et al. 2011). Kortom, zeldzame soorten worden steeds zeldzamer, en algemene soorten juist algemener. Tevens wordt het vegetatiebeeld steeds homogener ("homogenisatie"), doordat de microvariabiliteit in lichtdoordringing en nutriëntenconcentraties (nitraat & ammonium) sterk verminderd zijn door bovengenoemde



Figuur 2.6 Beeld van kalkgraslandvegetatie zonder extra N-gift (links) en na 3 jaar behandeling met  $100 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$  (rechts) (foto's: R. Bobbink). Door N-eutrofiëring nam de groei van het gras *Gevinde kortsteel* (*Brachypodium pinnatum*) onder het toenmalige maai-beheer zeer drastisch toe, waardoor veel lage kruiden uit de vegetatie verdwenen (Bobbink 1991).



Figuur 2.7 Bedekking van *Rubus fruticosus* aggr. in Zwitserse bosobservatieproefvlakken in relatie tot de totale stikstofdepositie: bij stikstofdepositie hoger dan 20–25 kg N per ha per jaar is de bedekking veelal flink hoger (uit (Flückiger & Braun 2004).

processen. Tevens betekent dit meestal een afname van habitatspecifieke soorten, en daarmee een lagere lokale kwaliteit van het habitatype.

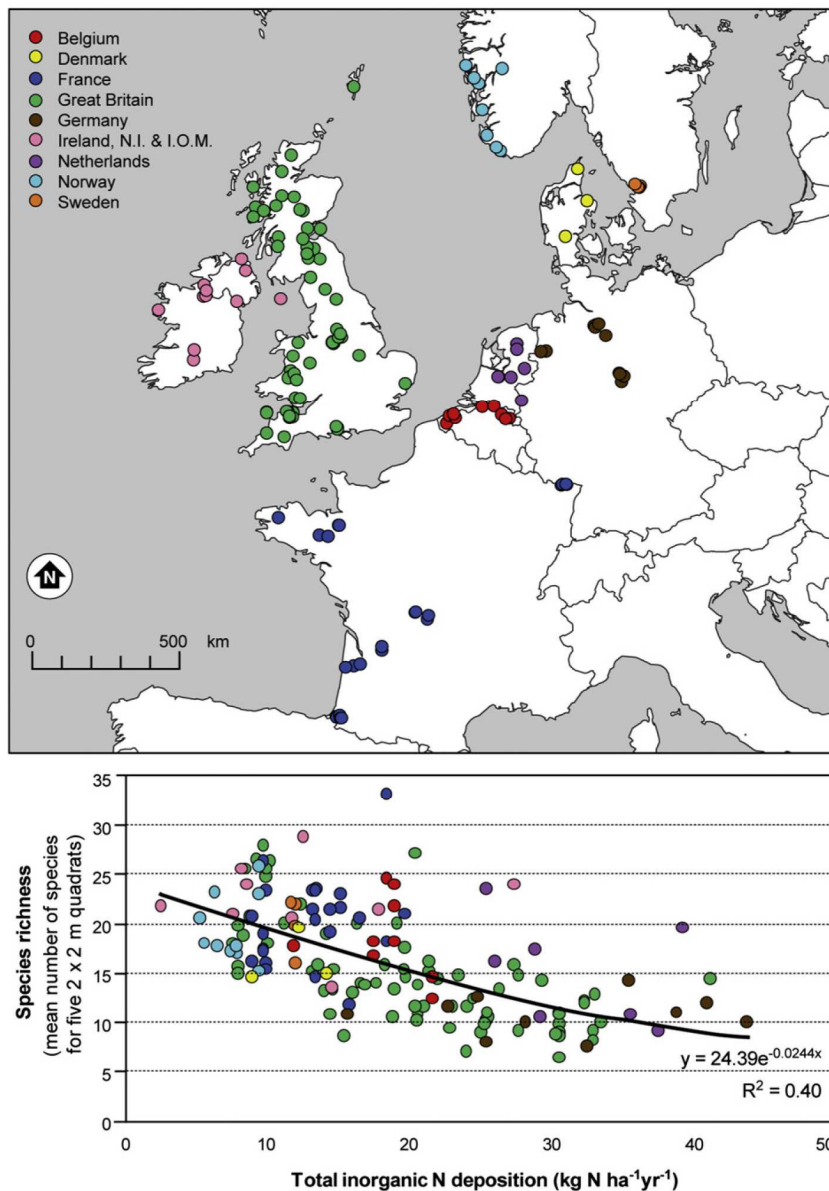
Naast de effecten op hogere planten veroorzaakt een overmatige toevoer van stikstof ook een achteruitgang van paddenstoelen, in het bijzonder van ectomycorrhiza-soorten (Arnolds 1991). In Nederland zijn dit vooral bospaddenstoelen die in symbiose leven met de wortels van bomen. De ectomycorrhiza zijn onder meer van groot belang voor de nutriëntenopname van bomen. Veel soorten uit deze groep zijn zeldzamer geworden of vrijwel uit onze bossen verdwenen. Ook de bezetting van boomwortels met de ectomycorrhiza-soorten vermindert door toegenomen stikstoftoevoer, met mogelijk nadelige gevolgen voor de groei en ontwikkeling van de bomen zelf (Bobbink et al. 2003).

Een ander effect dat optreedt is de verandering van het microklimaat. Door vroegere groei van planten warmt de bodem in het voorjaar minder snel op waardoor de ontwikkeling van bijvoorbeeld vlindersoorten die als ei of rups de winter zijn doorgekomen, minder snel gaat. Dat kan leiden tot een mismatch met de vegetatiegroei (voedsel rupsen), tot lagere overleving en kleinere populaties (Wallis de Vries & Van Swaay 2006). Zie verder paragraaf 2.4.1.

#### AFNAME VAN DE SOORTENRIJKDOM

De toename in de beschikbaarheid van stikstof leidt niet alleen tot veranderingen in de soortensamenstelling van de vegetatie, maar veelal ook tot een afname van de soortenrijkdom. Zo is recent door vergelijking van de plantensoortenrijkdom met allerlei abiotische factoren in droge heischrale graslanden (habitatype 6230) over negen landen in Europa gebleken dat de soortenrijkdom het meest gerelateerd kan worden met de totale N-depositie, en dat deze relatie negatief is: met toenemende N-depositie wordt het aantal soorten steeds lager (Figuur 2.8; Stevens et al. 2010). In Dorland & Van Loon 2011 zijn de gegevens uit deze figuur nader geanalyseerd. Zij suggereren een sigmoïde curve, waarbij de gemiddeld 20 soorten bij lage depositie dalen naar gemiddeld 11 soorten bij hoge depositie; deze daling vindt met name plaats tussen 12 en 29 kg N/ha/jaar (waarna het soortenaantal stabiliseert). De verdwenen soorten betreffen met name de voor het habitatype kenmerkende soorten, zodat bij hoge depositie de resterende vegetatie vaak niet meer aan de definitie van het habitatype voldoet. Kwaliteitsverlies kan dus uiteindelijk ook tot oppervlakteverlies leiden.

Habitattypen die van nature al zuur zijn, worden veelal gekenmerkt door soorten die goed bestand zijn tegen verzuring en toxiciteit van ammonium en aluminium, en deze typen zijn dan ook met name gevoelig voor langetermijneffecten van eutrofiëring, aangezien de stikstofbeschikbaarheid oorspronkelijk juist heel laag was.

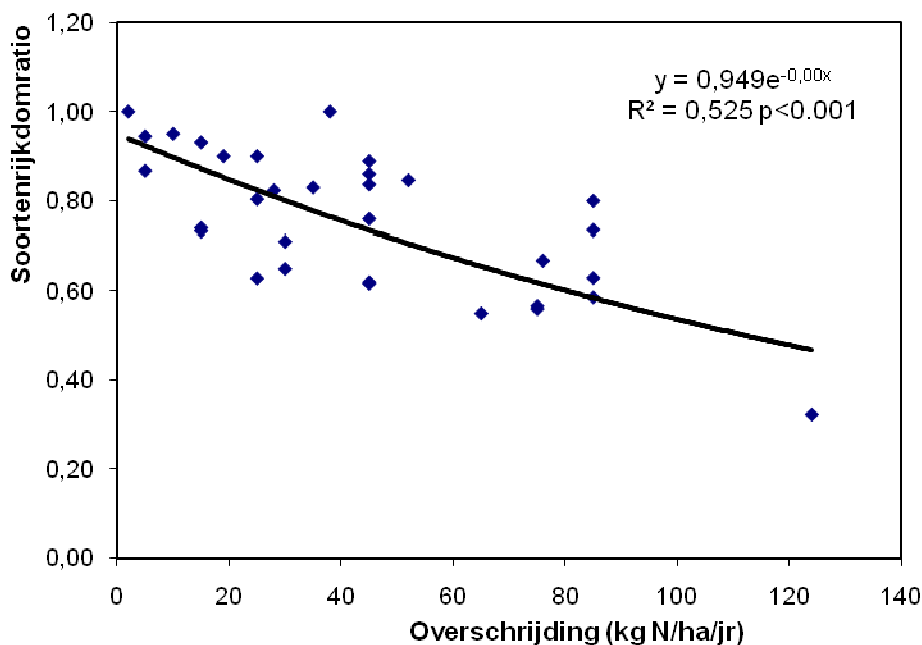


Figuur 2.8 Verband tussen het aantal plantensoorten in heischrale graslanden (*Violion caninae*) verspreid over de Europese range van hun voorkomen en de N-depositie. De gevonden negatieve relatie is zeer significant (Stevens et al. 2010).

Kritische depositiewaarden weerspiegelen de gevoeligheid van ecosystemen: hoe lager de KDW, des te gevoeliger is het systeem. In paragraaf 1.2.1 is toegelicht hoe kritische depositiewaarden tot stand komen. Op veel plekken in Nederland is de huidige stikstofdepositie hoger dan de KDW van het aanwezige habitattypen, dit betekent dat de KDW overschreden wordt (ook wel “exceedance” genoemd). De bovengenoemde figuur geeft aan welke effecten te verwachten zijn op de soortenrijkdom bij overschrijding van de KDW. Figuur 2.8 laat zien dat voor een afzonderlijk habitattypen. Zoals hierboven vermeld, zet de afname van soorten in bij circa 12 kg N/ha/jaar, wat overeenkomt met de voor dit habitattypen vastgestelde KDW (modeluitkomst 11,6

kg N/ha/jaar, passend binnen de empirische range van 10–15 kg N/ha/jaar; zie herstelstrategie H6230 in Deel II).

Er is eveneens experimenteel bewijs dat bij groter worden van de overschrijding van de kritische depositiewaarden (KDW) de soortenrijkdom in natuurterreinen ook in de praktijk daadwerkelijk afneemt. Dit is te zien in Figuur 2.9, waarbij een sterk significant en negatief verband gevonden is tussen de overschrijding van de kritische depositiewaarde en de soortenrijkdomratio in experimenten met toevoeging van N in Europese natuurterreinen met verschillende niet-bosvegetaties (Bobbink & Hettelingh 2011). De overschrijding is berekend als de som van de experimentele N-gift plus van de achtergronddepositie min de KDW. Waarden kleiner dan 1 geven aan dat de soortenrijkdom bij die overschrijding lager is dan in de controle. Zo betekent 0,75 dat de soortenrijkdom met 25 % is gedaald.



*Figuur 2.9* Overzicht van het verband tussen plantensoortenrijkdom en de overschrijding (in kg N/ha/jaar) van de kritische depositiewaarden. Elk punt is de gemiddelde uitkomst van een N-additie experiment in graslanden, montane heide en in subarctische en subalpiene (heide)vegetaties, waarbij de soortenrijkdom in de N-behandeling gedeeld is door die in de controle-proefvlakken (soortenrijkdomratio). (Bobbink et al. 2010c).

#### VERSTOORDE STIKSTOFCYCLUS EN STIKSTOFUITSPOELING

Naast de zojuist beschreven veranderingen in concurrentiepositie neemt ook de snelheid van de stikstofcyclus in het systeem geleidelijk toe door stikstofeutrofiëring (Aerts & Bobbink 1999). De biomassa-productie van de vegetatie is hoger, met meer boven- en ondergrondse strooiselproductie, en vaak hogere stikstofconcentraties daarin. Dit verhoogt in eerste instantie de afbraaksnelheid van het organisch materiaal (mineralisatie). Er zijn echter ook aanwijzingen dat op lange termijn de afbraak van strooisel juist trager verloopt door verhoogde N-concentraties, afhankelijk van het stadium waarin de humusvorming zich bevindt (Berg & Matzner

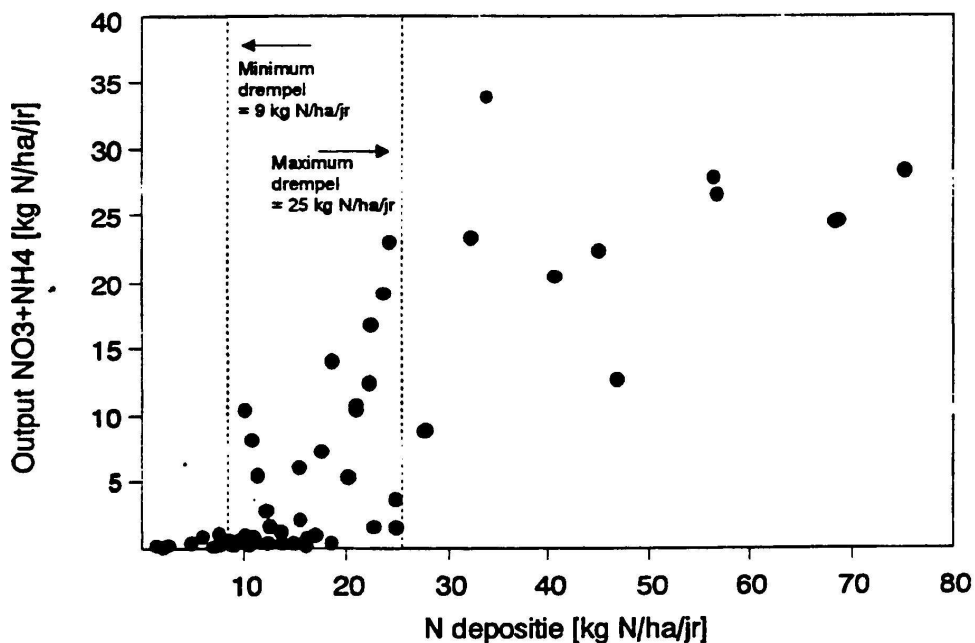


1997; Hagedoorn et al. 2003). Mechanismen daarvoor zijn gegeven in Janssens et al. 2010. Tegelijkertijd neemt in veel systemen de immobilisatie van ammonium en nitraat door heterotrofe micro-organismen af, waardoor uiteindelijk de overmaat aan stikstof sneller beschikbaar komt voor de vegetatie (Tietema et al. 1993; Nadelhoffer et al. 2004). Dit is ook gevonden voor duinecosystemen, waarbij het verschijnsel op zure bodems het meest prominent was (Kooijman & Besse 2002, Kooijman et al. 2009).

De veranderingen in de vegetatiesamenstelling kunnen op zich ook weer leiden tot extra versnelling van de stikstofcyclus, bijvoorbeeld doordat het strooisel van de nu dominant geworden soorten meer stikstof bevat en daardoor gemakkelijker afbreekt (Aerts & Chapin 2000). Bij een voortdurend hoge stikstofdepositie zal op een gegeven moment de plantengroei niet meer beperkt worden door stikstof maar door een ander element (fosfor, kalium of magnesium) of bijvoorbeeld door gebrek aan water (Aerts & Bobbink 1999). Dan treedt geen extra groei meer op door overmatige stikstoftoevoer, al wordt nog wel een deel van de extra stikstof door de vegetatie opgenomen. Dit laatste leidt tot nog hogere stikstofconcentraties in de vegetatie, met gevolgen voor de hoeveelheid stikstof in het strooisel en voor de mineralisatie van stikstof. Door juist genoemde processen daalt de C/N ratio van de toplaag van de bodem geleidelijk.

Door de aanhoudende accumulatie van stikstof, de toegenomen snelheid van de stikstofcyclus en de verzadiging van het ecosysteem met stikstof wordt het risico op uitspoelen van anorganisch stikstof naar het (ondiepe) grondwater steeds groter. Men noemt een dergelijke systeem verzadigd met stikstof. Deze term wordt vooral gebruikt voor bossen en stikstofverzadigde bossen worden gekenmerkt door verlaagde C/N ratio van de organische horizont, verhoogde nitraatuitspoeling, verhoogde emissie van N<sub>2</sub>O en beëindiging van de groeiestimulatie door extra stikstof. Soms kan zelf de boomgroei afnemen in deze situatie. In terrestrische systemen spoelt stikstof bijna altijd uit in de vorm van nitraat, aangezien ammonium in de bodem weinig mobiel is en maar zeer beperkt naar het grondwater verdwijnt. Alleen in natte systemen, waaronder veengronden, kan ammoniumuitspoeling naar het grondwater ook kwantitatief van belang zijn (Kros et al. 2008).

De uitspoeling van nitraat naar het grondwater is in de loof- en naaldbossen van Europa sterk gerelateerd aan de totale stikstofdepositie die op en in het bos terechtkomt (o.a. Dise & Wright 1995; De Vries et al. 2007; Dise et al. 2009). Bij stikstofdeposities onder de 8-10 kg N per ha per jaar spoelt in bossen vrijwel geen nitraat uit naar het grondwater. Daarboven neemt de uitspoeling met een toenemende stikstofdepositie significant toe. Het gevonden verband is duidelijk, al is bij sterk verhoogde toevoer en verzadiging de variatie in stikstofuitspoeling vrij groot (Figuur 2.10). Dit heeft vooral te maken met de C/N ratio van de bovengrond en de grote klimaatsverschillen (temperatuur, vocht) in de onderzochte gradiënt in Europa. Door een verhoogde stikstofdepositie kan dus meer stikstof (in de vorm van nitraat) in het grondwatersysteem komen en daarmee ook in het uittredende oppervlaktewater of in grondwatergevoede vegetatie. Tijdens dit transportproces kan nitraat via denitrificatie verdwijnen in pyrietlagen. Helaas wordt hierbij sulfide omgezet in sulfaat, dat na transport naar door grondwater gevoede systemen ernstige gevolgen kan hebben voor deze natte ecosystemen (voor details over dit proces, zie Intermezzo na dit hoofdstuk).



Figuur 2.10 Uitspoeling van stikstofverbindingen naar het grondwater onder NW Europese bossen in relatie tot de toevoer van stikstof uit de atmosfeer (Dise & Wright 1995).

De veranderde stikstofchemie van de vegetatie kan ook grote gevolgen hebben voor herbivoren en daarmee voor het verdere verloop van de voedselketen in het ecosysteem (zie paragraaf 2.3.5). Naast de verhoogde stikstofconcentraties raken de verhoudingen tussen dit element en andere voedingsstoffen (met name fosfor, magnesium en/of kalium) verstoord, en deze nutriëntenonbalans kan weer ernstige gevolgen hebben voor de groei en ontwikkeling van planten en bomen (o.a. Nihlgard 1985; Roelofs et al. 1985). Dit verschijnsel wordt nog eens versterkt in situaties waar bodemverzuring optreedt, waarbij kationen als magnesium en kalium versneld uitspoelen en de verhouding tussen stikstof en kationen extra uit balans raakt (zie paragraaf 2.2.2). Dit proces was hoogstwaarschijnlijk één van de redenen dat in Nederland in de jaren tachtig van de vorige eeuw bij verschillende boomsoorten een ernstige achteruitgang in vitaliteit werd waargenomen (o.a. Van Dijk 1993). Door de zeer sterke vermindering van de S-depositie, en in mindere mate die van de N-depositie, is deze achteruitgang in vitaliteit gestopt, en voor enkele boomsoorten zelfs weer verbeterd.

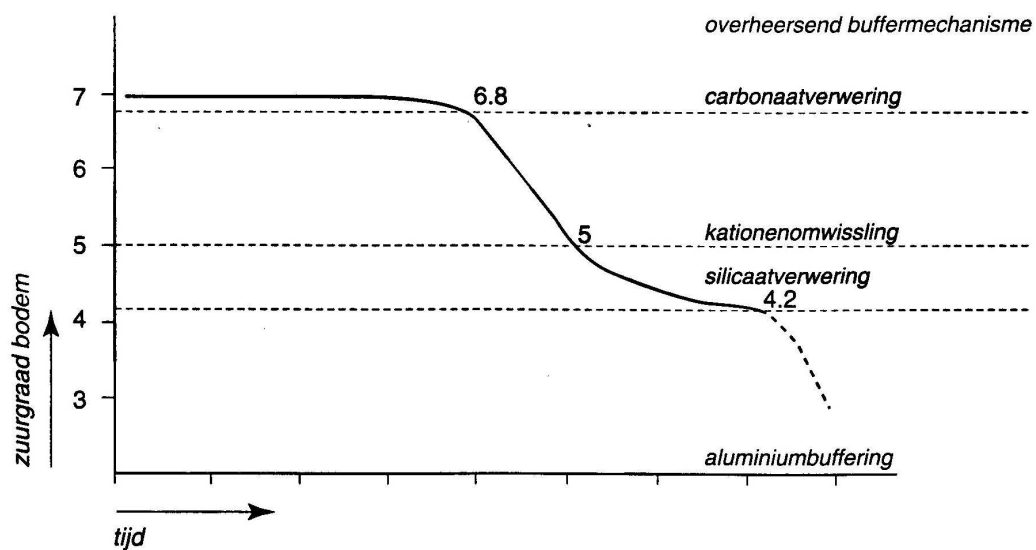
### 2.3.2 VERZURING

Naast eutrofiëring (vermesting) is verzuring van bodem of water een van de hoofdeffecten van de atmosferische depositie van N-verbindingen. Inzicht in de processen die in de bodem tot verzuring leiden, is daarom essentieel voor het uitvoeren van effectieve herstelmaatregelen tegen de gevolgen van N-depositie. Vooral in oorspronkelijk zwakgebufferde ecosystemen (pH 4,5–6,5) is een aanzienlijk deel van de negatieve effecten van N-depositie voor de biodiversiteit het gevolg van bodemverzuring (o.a. Bobbink et al. 1998).

## BUFFERCAPACITEIT VAN DE BODEM

Een bodem met daarop vegetatie bestaat niet alleen uit een waterige oplossing (bodemvocht), maar ook uit de vaste fase (bodemmineralen, organische stof). Verder zijn ook micro-organismen, bodemfauna en ondergrondse delen van planten aanwezig, kortom een complex systeem. Om verzuring vast te kunnen stellen is het daarom niet voldoende om alleen de pH van het bodemvocht te meten, zoals uit het volgende moge blijken.

Als voorbeeld van wat er kan gebeuren tijdens het proces van bodemverzuring, wordt aan een kalkrijke ( $\text{CaCO}_3$ ) bodem heel langzaam een zoutzuuroplossing toegevoegd (Figuur 2.11). Het blijkt dat de pH in het water, dat aan de onderkant van de bodem wordt opgevangen, heel lang tussen 7 en 8 blijft. Het bodemwater wordt in eerste instantie dus niet zuurder. Dat de pH niet daalt, ondanks de toevoeging van zuur, komt doordat er bufferreacties, zoals het oplossen van kalk, optreden. Een betere definitie voor bodemverzuring is dan ook de afname van de buffercapaciteit, ook wel het zuurneutralisatievermogen (ZNV) van de bodem genoemd. De grond raakt bij dit proces een pH-bufferende stof kwijt (zie hierna bij reactie 1) waarvan de voorraad eindig is. Als die bijna helemaal op is, zal de pH gaan dalen.



Figuur 2.11 Schematisch verloop van de zuurgraad in een goed gedraineerde kalkrijke bodemkolom bij voortdurende toevoeging van een sterk zuur (bron: naar Ulrich 1981).

De buffercapaciteit van een bodem kan zowel door natuurlijke processen als door depositie van verzurende stoffen (stikstof- en zwaveloxiden) verlaagd worden. Depositie van  $\text{NH}_3$  draagt hier ook aan bij via nitrificatie waarbij zuur ( $\text{H}^+$ ) wordt geproduceerd (zie verderop). Ook kunnen er zuurconsumerende processen in de bodem optreden, waardoor de buffercapaciteit weer verhoogd wordt. Dit proces wordt ook wel alkalinisatie genoemd, aangezien hierbij een hydroxide-ion ( $\text{OH}^-$ ) of bicarbonaat ( $\text{HCO}_3^-$ ) vrijkomt. Denitrificatie en sulfaatreductie zijn twee van de belangrijkste bodemprocessen die zuur kunnen consumeren, voor details over deze

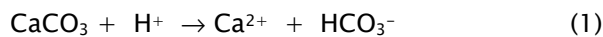


processen, zie Intermezzo. Deze processen zorgen ervoor dat onder gereduceerde omstandigheden in natte bodems de pH meestal hoog is en ook relatief hoog blijft bij hoge depositie.

## BUFFERMECHANISMEN EN BODEMVERZURING

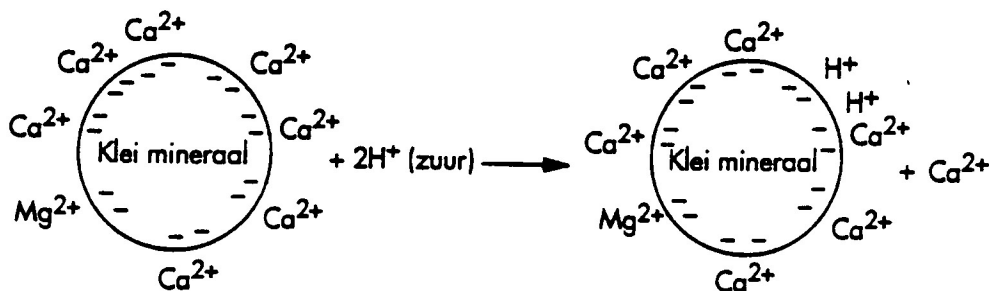
Er bestaat een aantal mechanismen waarmee in bodems de toevoer van verzurende stoffen gebufferd kunnen worden. Hoe deze buffering plaatsvindt, is afhankelijk van het uitgangsmateriaal (het type bodem) en de al of niet aanwezige toestroom van grondwater (zie verderop). Wanneer een kalkrijke, droge bodem met een neutrale pH-waarde (pH = 7) continu met een zure oplossing wordt beregend, dan treden achtereenvolgens de volgende pH-veranderingen door verschillende buffermechanismen op (Figuur 2.11). Een gedetailleerde beschrijving hiervan is gegeven in Ulrich (1981).

1) Carbonaatverwerking: in kalkrijke gronden (pH > 6.8) vindt buffering plaats door de reactie van het zuur met de aanwezige kalk (CaCO<sub>3</sub> - vaste fase):



Tijdens dit proces komen calcium en bicarbonaat in oplossing, welke ionen uitspoelen naar het grondwater. De oorspronkelijke concentratie van H<sup>+</sup> in de bodem verandert hierbij aanvankelijk niet, zodat de pH gelijk blijft. Vergeleken met andere buffermechanismen is de reactie van zuur met kalk een snelle reactie. Als het kalkgehalte is afgenomen tot minder dan ca 0,3 %, dan is de buffercapaciteit door carbonaatverwerking nagenoeg verdwenen en gaat de pH opeens snel dalen (De Vries et al. 1994) Meetgegevens en modelsimulaties wijzen uit dat bij dergelijke kalkgehalten de pH in de bovengrond (de bovenste 10 cm) van kalkrijke duingronden in enkele decennia kan dalen van ca. 6,5 tot 3,0. De lage verwerkingssnelheid en de vrijwel verwaarloosbare voorraad aan uitwisselbare kationen en Al-hydroxiden veroorzaken de voorspelde snelle pH-daling in deze gronden. In andere gronden wordt de pH-daling echter vertraagd door mechanismen die hieronder worden besproken.

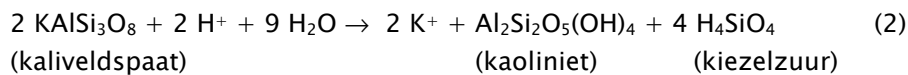
2) Een buffermechanisme dat in het pH-traject tussen 4,2 en 6,5 in kalkloze (of ontkalkte) bodem verloopt, is dat van de kationenuitwisseling door het bodemadsorptiecomplex (Figuur 2.12). Dit complex bestaat uit kleimineralen en/of organische bestanddelen die aan de buitenkant negatief geladen zijn, waardoor kationen (Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>) aan dit complex zwak geadsorbeerd zijn. Wanneer er extra H<sup>+</sup> in de bodem komt, dan kunnen de waterstofionen de kationen van het complex verdringen, waarbij deze kationen in de bodemoplossing terechtkomen. De waterstofionen zelf zijn dan aan het complex geadsorbeerd en niet meer in oplossing, waardoor de pH niet verandert.



*Figuur 2.12 Schematische weergave van de zuurbuffering door kationenuitwisseling (veranderd naar De Graaf et al. 1994).*

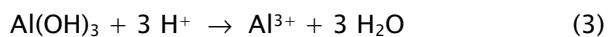
Kationenuitwisseling is een snellopend bufferproces, maar de capaciteit is tamelijk beperkt. Door verdringing met waterstofionen wordt de capaciteit steeds verder verlaagd. Men hanteert in relatie hiermee de term ‘basenverzadiging’ om aan te geven hoeveel procent van het adsorptiecomplex van de bodem bezet is met zogenoemde basische kationen (de genoemde Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>). Het begrip basisch wordt hier gebruikt omdat de desbetreffende kationen afgeleid zijn van sterke hydroxiden, ook wel basen genoemd.

3) Een reactie die veel langzamer verloopt maar bijna altijd een heel grote buffercapaciteit levert, is de verwerking van silicaatmineralen. Deze reactie treedt op in kalkloze gronden (pH < 6,5). Primaire silicaatmineralen lossen hierbij op onder vorming van secundaire silicaten. Een voorbeeld is de verwerking van kaliveldspaat:



Dit proces verloopt in het algemeen zeer langzaam. Door deze lage snelheid draagt dit mechanisme bij verhoogde toevoer van verzurende depositie maar in geringe mate bij aan de actuele buffering in de bodem. Ecologisch gezien is het op korte termijn (jaren, decennia) niet zo belangrijk. Toch is dit proces relatief belangrijk in bodems waar de kationenuitwisseling een nog geringere rol speelt.

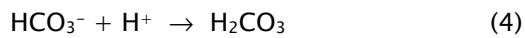
4) In kalkloze, zure gronden (pH < 4.5) is de verwerking van het in de bodem aanwezige aluminiumhydroxide het volgende buffermechanisme. We spreken van de aluminiumbufferrange, waarbij de volgende reactie plaatsvindt:



Wanneer deze reactie in gang wordt gezet, komt steeds meer Al<sup>3+</sup> in de bodemoplossing terecht, terwijl voorheen Al vrijwel alleen in niet-opgeloste vorm in de bodem aanwezig was. Net als H<sup>+</sup> kan ook Al<sup>3+</sup> gebonden worden aan het bodemcomplex, maar dit proces kan de toename in vrij Al<sup>3+</sup> niet verhinderen. Belangrijk om te weten is dat (opgelost) Al<sup>3+</sup> toxisch is voor veel planten- en diersoorten. Als er veel Al<sup>3+</sup> in het bodemvocht wordt gemeten, betekent dat de buffercapaciteit van de bodem al voor een groot deel verbruikt is (Figuur 2.11).

In dit verband is het zinvol nog iets te zeggen over de ijzerbufferrange (niet aangegeven in Figuur 2.11). Bij pH < 3,8 lossen amorfe ijzeroxiden op bij zuurbufferingsreacties in de aanwezigheid van opgelost organische stof, terwijl bij pH-waarden < 3,0 ijzer een dominerende rol gaat spelen bij de bodembuffering en er dan ook (zeer) veel Fe<sup>3+</sup> in oplossing komt (Verstraten et al. 1989). Dit laatste proces (pH < 3,0) komt in Nederland in de praktijk weinig voor, maar was bijvoorbeeld prominent aanwezig in de jaren tachtig/negentig van de vorige eeuw in de extreem belaste “zwarte driehoek” van Europa.

5) In systemen met bicarbonaat in het bodemwater, bijvoorbeeld door regionale kwel, kan buffering door bicarbonaat optreden:



Buffering door bicarbonaat is in oppervlaktewater het belangrijkste buffermechanisme, maar is voor de meeste terrestrische situaties van geringe betekenis. De hoeveelheid bicarbonaat in het bodemwater is in het algemeen laag en daarmee is de capaciteit van deze buffering ook laag vergeleken met de vorige vier buffermechanismen, tenzij er regelmatig toevoer van bicarbonaat door opkwellend grondwater of door overstroming met oppervlaktewater optreedt. Daarom heeft onttrekking van grondwater en regulatie van oppervlaktewater vaak langs indirecte weg voor verzuring gezorgd via het wegvallen van kwel of overstroming. Naast bicarbonaat wordt via kwel- of oppervlaktewater ook calcium (of andere basische kationen) aangevoerd, waardoor via de hierboven genoemde kationenuitwisseling de basenverzadiging weer kan worden opgeladen. Hierover wordt in de volgende paragraaf nader ingegaan.

#### GEVOELIGHEID VOOR VERZURING: EEN WERELD VAN VERSCHIL

Het moge duidelijk zijn dat het precieze verloop van de afname van de buffercapaciteit (bodemverzuring) en de gevolgen voor de pH van het bodemvocht sterk afhankelijk zijn van het bodemmateriaal en de positie in het landschap. Buffering komt niet overal in het landschap in gelijke mate voor. Achtereenvolgens bespreken we hier de situatie van hoog naar laag in het Nederlandse landschap.

Op plaatsen waar permanent wegzijging (neerwaartse beweging van grondwater) optreedt, hangt de pH af van de verweerbaarheid van de minerale fractie van de bodem. Op kalkloze dekzandgronden is de pH laag (5,0 of lager) en vindt buffering plaats door met name kationenuitwisseling of aluminiumbuffering. Op lemige bodems kunnen wat hogere pH-waarden (zwak zuur tot zuur) optreden. Zulke bodems komen voor in gebieden waar löss, keileem of lemig dekzand aan het maaiveld of dicht daaronder ligt. Hier vindt buffering plaats door kationenuitwisseling. Zulke situaties zijn ook te vinden op de overgangen naar lager gelegen gebieden, waar dekzanden bij incidentele overstromingen worden bedekt met beekleem of klei. Op kalkrijke bodem (krijt, zeeklei, kalkrijke rivierklei en kalkrijke löss) kunnen neutrale of basische pH-waarden bereikt worden. Hier treedt buffering op door carbonaatverwerking.

In vochtige tot natte bodems waar (periodiek) kwel of overstroming optreedt, is deze waterstroom meestal een belangrijke aanvoerweg van bufferstoffen (kationen; bicarbonaat), waardoor vooral via kationuitwisseling met het adsorptiecomplex de buffering sterk kan toenemen. Bij regelmatige overstroming met slibrijk en basenrijk oppervlaktewater bevat de bodem een bodemadsorptiecomplex met hoge capaciteit dat periodiek wordt verzadigd met basen. Buiten de inundatieperiode ligt de pH dan in het zwak zure bereik, doordat de basenverzadiging door de uitwisseling van  $\text{H}^+$  tegen basische kationen weer lager wordt. Vervalt de periodieke aanvoer of worden de tussenliggende perioden langer, dan zal de basenverzadiging verder dalen en de kationuitwisseling verminderen. De pH wordt dan op een lager niveau gebufferd.

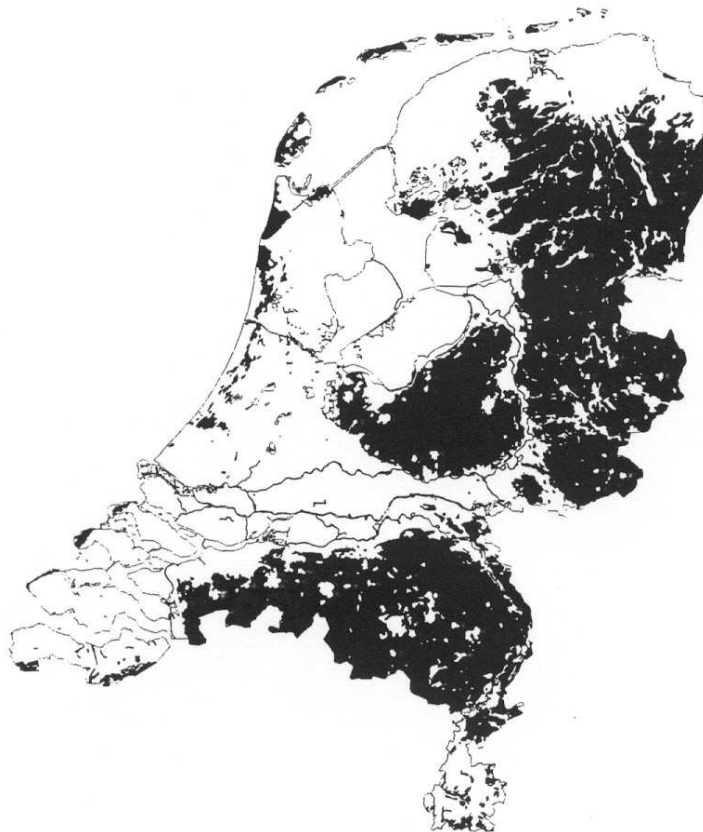
Bij aanwezigheid van bicarbonaatrijk grondwater in de wortelzone wordt de pH gebufferd in het neutrale tot zwak zure bereik. Grondwater is meestal bicarbonaatrijk, doordat het in de

stroombaan naar de kwelzones kalkhoudende lagen heeft gepasseerd (zie vergelijking 1). Het is daarbij ook verrijkt met kationen, met name  $\text{Ca}^{2+}$ , zodat in perioden met kwel of capillaire opstijging het adsorptiecomplex met basen verzadigd wordt. In perioden waarin geen kwel optreedt, wordt het aanwezige bicarbonaat verbruikt en neemt kationuitwisseling met het adsorptiecomplex de bufferende werking over. Ook lokaal kwelwater afkomstig uit kanalen, wateraanvoersloten of polders met hoger peil is vaak bicarbonaatrijk en kationenrijk en lijkt daarin op “natuurlijk” bicarbonaatrijk grondwater. De ionensamenstelling is dan wel anders, wat zich bijvoorbeeld uit in verhoogde gehalten aan  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$  en  $\text{K}^+$ .

Waar de bodem op enige diepte kalkhoudend materiaal bevat, komen ook lokale grondwatersystemen met bicarbonaat- en calciumrijk grondwater voor. Standplaatsen die door dit basenrijke lokale water worden gevoed, worden – evenals in de hierboven beschreven situatie met regionale kwel – in het neutrale tot zwak zure bereik gebufferd via bicarbonaat en kationenuitwisseling. Plaatsen waar de bodem op enige diepte kalkrijk materiaal bevat, komen onder andere voor in Zuid-Limburg, het midden en westen van Noord-Brabant, en in de Achterhoek, Twente en Salland. Ontbreekt kalk in de doorstroomde pakketten, dan zal de pH in lokale kwelgebieden op een (veel) lager niveau gebufferd worden.

Dit alles betekent dat bodems in sommige gebieden zeer gevoelig zijn voor verzuring, en in andere gebieden vrijwel niet. Een kwantificering van de gevoeligheid voor verzuring op basis van

bovengenoemde overwegingen is gegeven door De Vries et al. (1989). Uit die analyse blijkt dat in Nederland vooral de Pleistocene zandgronden in het midden, zuiden en oosten van het land en de duingebieden langs de kust gevoelig tot zeer gevoelig zijn voor versnelde bodemverzuring door atmosferische depositie (Figuur 2.13).



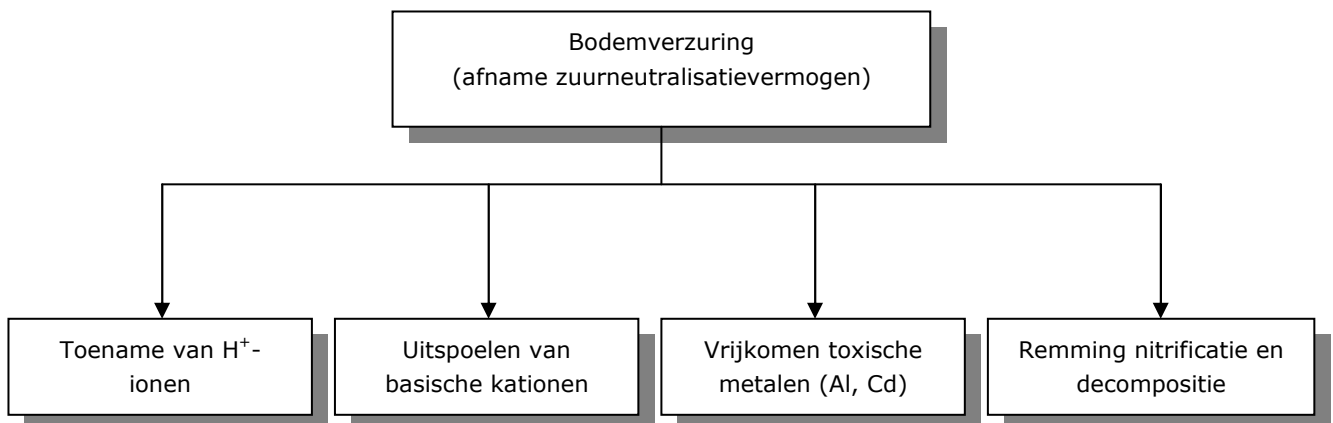
atmosferische depositie (bron De Vries et al. 1989).

*Figuur 2.13 Overzicht van voor verzuring gevoelige gronden in Nederland. De donker aangegeven delen zijn gevoelig voor bodemverzuring door*

Als je deze kaart vergelijkt met de depositie in Nederland, valt direct op dat juist in deze voor verzuring gevoelige gebieden de depositie van  $\text{NH}_3$  het hoogst is. Op deze nationale schaal is overigens nauwelijks te zien waar bodems liggen die door toevoer van grondwater gebufferd worden en daardoor (veel) minder gevoelig zijn voor bodemverzuring.

#### GEVOLGEN VAN BODEMVERZURING: EEN COMPLEX VAN FACTOREN

Tijdens bodemverzuring vinden allerlei omzettingen in de bodem plaats, waarbij naast afname van de buffercapaciteit (ZNV) en de pH ook allerlei kationen vrij in oplossing kunnen komen. Omdat in Nederland de jaarlijkse neerslag groter is dan de verdamping treedt er gemiddeld over het jaar een neerwaarts transport van water op. Met die waterstroom zullen deze kationen uitspoelen naar diepere lagen of naar het grondwater. Vanwege de elektrische neutraliteit zullen bij neerwaarts transport van kationen door bodemverzuring ook mobiele anionen zoals bicarbonaat ( $\text{HCO}_3^-$ ) en chloride ( $\text{Cl}^-$ ) (in neutrale bodems) of  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{NO}_3^-$  of organische zuurresten (in zure bodems) uitspoelen. Bodemverzuring kan de aard van een ecosysteem en daarmee de biodiversiteit ernstig aantasten: de pH kan flink dalen, tekorten aan basische kationen kunnen ontstaan en teveel aan giftige metalen, vooral  $\text{Al}^{3+}$ , komen vrij (Figuur 2.14). Tevens kan door daling van de pH ( $< 4,5$ ) de nitrificatie steeds meer geremd raken, waardoor de ammonium-nitrat-ratio verhoogd wordt en tenslotte kan ook de afbraaksnelheid van organische materiaal (decompositie) sterk verminderen waardoor strooiselophoping in verzuurde ecosystemen zeer algemeen is. Omdat veel soorten de combinatie van lage pH en hoge concentraties aan  $\text{NH}_4^+$  en vrij  $\text{Al}^{3+}$  niet verdragen, leidt verzuring bijna altijd tot een verlies aan soorten. Een gedetailleerd overzicht van de gevolgen van verzuring is gegeven in [De Vries 2008](#).



*Figuur 2.14 Overzicht van factoren die in de bodem (kunnen) veranderen als gevolg van verzuring*

*(Naar [Bobbink & Lamers 1999](#)).*

#### VERZURING VAN OPPERVLAKTEWATEREN

Oppervlaktewateren met een lage alkaliniteit hebben een gering bufferend vermogen. Depositie van N en S zal dus respectievelijk indirect en direct leiden tot verzuring. Extra ammonium zal worden genitrificeerd in deze wateren (bij pH > 4.0). Gedurende dit proces worden H<sup>+</sup>-ionen gevormd, waardoor de pH daalt. Experimentele studies hebben aangetoond dat een behandeling van 2 jaar met 19 kg N/ha/jaar al tot grote veranderingen leidt (Schuurkes et al. 1987). Wanneer als gevolg van deze verzuringsprocessen de pH daalt beneden 5, zullen zuur-intolerante zachtwatersoorten verdwijnen (Arts et al. 1990ab). Een deel van de voor zwakgebufferde en zeer zwakgebufferde vennen kenmerkende soorten, zoals Oeverkruid (*Littorella uniflora*), kunnen beneden pH 5 nog wel aanwezig blijven, maar ondergedoken veenmossen kunnen deze zachtwaterplanten overwoekeren. Naast uitbundige groei van veenmossen treedt vaak ook (tijdelijke) woekering van Knolrus (*Juncus bulbosus*) op, die specifiek reageert op ammonium (en niet op de verzurende werking van S; Schuurkes et al. 1987). Veenmossen en Knolrus maken onder deze omstandigheden optimaal gebruik van de hoge beschikbaarheid van stikstof en koolstof en kunnen daardoor snel biomassa opbouwen en zeer dominant worden (Schuurkes et al. 1986). Zo zullen geleidelijk alle kenmerkende waterplanten uit verzuurde vennen verdwijnen als gevolg van verandering in waterchemie en de massale groei van knolrus en waterveenmos.

## VERZURING EN FAUNA

Naast de effecten op planten, kan verzuring van de bodem ook de fauna beïnvloeden (zie ook paragraaf 2.4). Door bodemverzuring spoelen kationen (Ca, K, Mg) in verhoogde mate uit de bovenste bodemlaag naar diepere lagen. Vooral door het tekort aan Ca<sup>2+</sup> verdwijnen huisjesslakken, pissebedden en, miljoenpoten (alle met een calcium-gedomineerd exoskelet) in sterk verzuurde bodems. Insecten leveren in die omstandigheden te weinig calcium, waardoor eischalen van zangvogels, die van deze prooien afhankelijk zijn, dunner zijn en het broedsucces aanzienlijk afneemt, zeker daar waar geen andere kalkbronnen voorhanden zijn. Dit verschijnsel is overduidelijk aangetoond voor de koolmees, maar speelt waarschijnlijk ook voor andere vogels in deze verzuurde ecosystemen (Graveland et al. 1994).

Voor sperwers (*Accipiter nisus*) in voedselarme bossen is gevonden dat een mineralentekort in eikenbladeren leidde tot het ontbreken van een specifiek eiwit dat vitamine B2 in rupsen kan vervoeren en opslaan. Hoewel bij de rupsen die de bladeren eten en bij de (relatief kort levende) koolmezen (*Parus major*), die voornamelijk op deze rupsen foerageren, hiervan geen effecten werden vastgesteld, bleek bij de lang levende Sperwer een vitamine B2-tekort op te treden. Dit uitte zich in een sterke afname van borstspierweefsel, lage gehalten van vitamine B2 in eieren en daar aan gekoppelde fatale embryonale afwijkingen (Van den Burg 2000). Mogelijk speelt dit ook bij andere lang levende vogelsoorten een rol.

### 2.3.3 NEGATIEVE EFFECTEN VAN GEREDUCEERD STIKSTOF

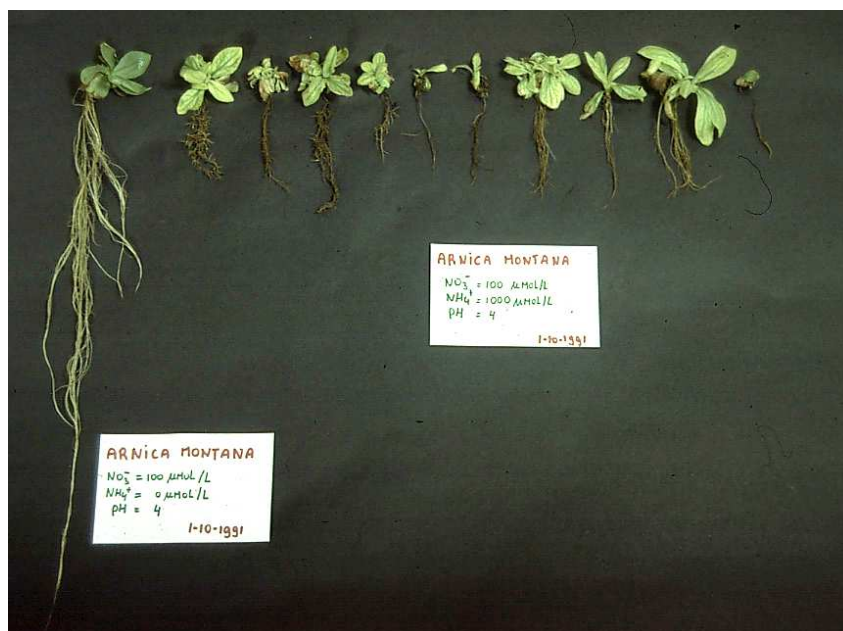
Nitraat en ammonium zijn de anorganische vormen van stikstof die in bodem of water voorkomen en die door planten als stikstofbron worden gebruikt. In halfnatuurlijke en natuurlijke ecosystemen komt een brede range van verhoudingen tussen nitraat en ammonium voor: nitraat is de dominante stikstofvorm in goed tot matig gebufferde situaties (pH > 5,0), terwijl ammonium van nature sterk dominant is onder zure omstandigheden (pH < 4,5). Uit de

plantenfysiologie is bekend dat plantensoorten van kalkrijke of licht zure habitats aangepast zijn aan nitraat als stikstofbron, of een combinatie van nitraat en ammonium, terwijl dat onder zure omstandigheden juist ammonium is (o.a. [Gigon & Rorison 1972](#); [Kinzel 1982](#)).

## AMMONIUMTOXICITEIT

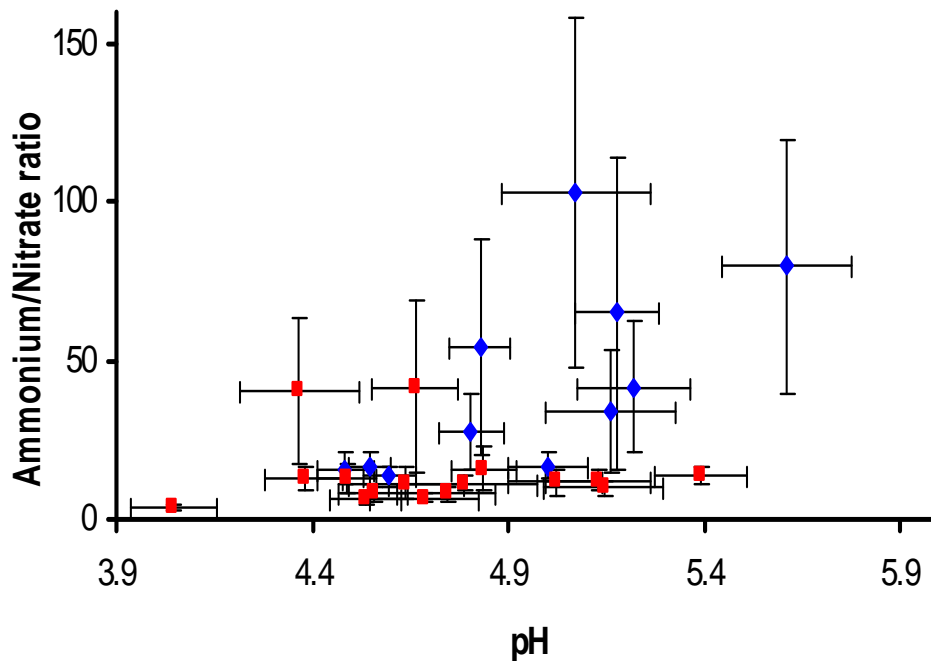
Als plantensoorten van groeiplaatsen waar oorspronkelijk vrijwel geen ammonium als stikstofbron aanwezig is, worden blootgesteld aan verhoogde ammoniumconcentraties, dan wordt veelal een complex van negatieve verschijnselen waargenomen (o.a. [Britto & Kronzucker 2002](#); [Stevens et al. 2011](#)). De fysiologie van deze veranderingen kan bij gevoelige soorten leiden tot sterke reductie in groei en ontwikkeling (Figuur 2.15).

De negatieve effecten van verhoogde ammoniumconcentraties en/of een verhoogde ammonium-nitraat-ratio op de groei en ontwikkeling is onder laboratoriumcondities in Nederland aangetoond voor kenmerkende vaatplanten en mossen uit verschillende habitats: heischrale graslanden, soortenrijke heiden, zwak en zeer zwak gebufferde vennen, blauwgraslanden en trilvenen ([Schuurkes et al. 1986](#); [Roelofs et al. 1996](#); [De Graaf et al. 1998](#); [Lucassen et al. 2003](#); [Paulissen et al. 2004](#) & [Van den Berg et al. 2005](#)). Op basis van zo'n 300 vegetatieopnamen met bodemchemische metingen is recent gevonden dat in het Pleistocene zandlandschap van Nederland de aanwezigheid van kenmerkende Rode-Lijstsoorten sterk gecorreleerd is met een lage ammonium-nitraat-ratio en/of lage ammoniumconcentraties in de bodem ([Kleijn et al. 2008](#); [De Graaf et al. 2009](#)). Zo bleken alleen twee van de Rode-Lijst soorten aanwezig te zijn bij hoge ammonium-nitraat-ratio's, terwijl alle andere van de nog aanwezige Rode-Lijst soorten juist aangetroffen werden bij (zeer) lage ratio's. Het tegenovergestelde was, daarentegen, het geval voor de algemene soorten uit het heidelandschap (Figuur 2.16). Zeer recent is ook in onderzoek met mini-ecosystemen met soorten en bodems uit het heischrale milieu of met toevoeging van N in trilvenen in Ierland gebleken dat negatieve effecten van ammonium ook in het veld prominent aanwezig kunnen zijn ([Van den Berg et al. 2008](#); [Verhoeven et al. 2011](#)).





Figuur 2.15 Beeld van het effect van hoge ammoniumconcentratie op de groei van Valkruid (*Arnica montana*) na 3 maanden groei in een doorstroomcultuur bij pH 4 (foto M.C.C. de Graaf). De plant aan de linkerkant heeft alleen nitraatvoeding ( $100 \mu\text{mol/l}$ ) gehad, de overige planten daarnaast ook ammonium ( $1000 \mu\text{mol/l}$ ). Voor de overige resultaten van deze studie, zie *De Graaf et al. (1998)*.



Figuur 2.16 Verband tussen de ammonium–nitraat–ratio in de bodem en de pH van de bodem voor algemene plantensoorten (blauwe ruiten) of Rode-Lijstsoorten (rode vierkanten) uit het Nederlandse heidlandschap. Naast de gemiddelde waarde is ook de standaardfout (S.E.) gegeven (*Kleijn et al. 2008*).

#### EEN CRUCIALE ROL: DE NITRIFICATIESNELHEID IN DE BODEM

In het algemeen kan gesteld worden dat in het overgrote deel van Nederland gereduceerd stikstof al jarenlang de hoofdcomponent is van de totale stikstofdepositie, en dat dit in verhoogde mate het geval is in gebieden met veel intensieve veehouderij (zie paragraaf 2.1). Toch betekent dit niet automatisch dat ook de vegetatie aan de zelfde verhouding van gereduceerd en geoxideerd stikstof wordt blootgesteld als de ratio die aanwezig is in de depositie ter plekke. Alleen bij directe opname van stikstofverbindingen uit de atmosfeer door bovengrondse plantendelen, of door het gehele organisme bij mossen en korstmossen, is de ratio van gereduceerd versus geoxideerd stikstof die in de plant komt min of meer gelijk aan de ratio die aanwezig is in de lucht en in de depositie, hoewel gereduceerd stikstof (ammonium en ammoniak) veelal iets gemakkelijker bovengronds wordt opgenomen dan geoxideerd stikstof (nitraat en stikstofoxide). Het is hierbij relevant om te vermelden dat onder stikstofgelimiteerde omstandigheden een aanzienlijk deel van de stikstofdepositie door bovengrondse plantendelen kan worden opgenomen.



In veel omstandigheden wordt het ammonium dat in de bodem of het water terecht komt, snel door micro-organismen omgezet in nitraat, een proces dat nitrificatie heet. Tijdens dit proces komen per stikstofmolecuul twee protonen ( $H^+$ ) vrij. De nitrificatiesnelheid wordt sterk beïnvloed door de abiotische omstandigheden, waarbij vooral de pH en de hoeveelheid zuurstof van belang zijn. Bij afnemende pH-waarden van 5 naar 4 wordt de nitrificatiesnelheid steeds lager hoewel zelfs tot zeer lage pH-waarden (3,0–3,5) nog een aanzienlijke nitrificatie kan optreden in bossen (Roelofs et al. 1984). Onder gereduceerde, zuurstofloze situaties, zoals aanwezig in permanent natte bodems, wordt geen nitraat meer gevormd uit ammonium, behalve in de wortelzone van planten met zuurstofverlies uit de wortels. Wel kan nitraat onder (wisselend) natte omstandigheden gedenitrificeerd worden en als  $N_2$  (of soms  $N_2O$ ) verdwijnen naar de atmosfeer. Tijdens dit proces wordt bicarbonaat gevormd en wordt de bodem “ontzuurd” (zie Intermezzo). Dit alles betekent dat onder sterk of matig gebufferde omstandigheden in niet al te natte situaties nitraat toch de dominante stikstofvorm is in de opname van stikstof door de vegetatie, ook in gebieden met een hoog aandeel van gereduceerd stikstof in de toevoer uit de lucht. Uiteraard geldt dit niet voor mossen en korstmossen die hun stikstof niet opnemen uit de bodem, maar direct uit de atmosfeer of het regenwater.

Al met al kan worden gesteld dat de negatieve effecten van gereduceerd stikstof soms wel en soms niet een prominente rol spelen bij de degradatie van natuurlijke en halfnatuurlijke ecosystemen door verhoogde stikstoftoevoer (Bobbink & Lamers 2002; Stevens et al. 2011). In sterk gebufferde situaties ( $pH \geq 7$ ) zijn de meeste aanwezige plantensoorten weliswaar alleen aangepast aan nitraatvoeding, maar door de hoge nitrificatiesnelheid in de bodem of het water worden deze soorten nauwelijks blootgesteld aan negatieve effecten van gereduceerd stikstof. Uiteraard geldt dit niet voor mossen en korstmossen die (oorspronkelijk) aanwezig waren in deze gebufferde systemen en juist wel worden blootgesteld aan de verhoogde gereduceerd stikstofwaarden. In van oorsprong al zure systemen, zoals hoogvenen, heiden en sommige bossen ( $pH \leq 4,2$ ) was ammonium altijd al de enige bron van anorganisch stikstof, waardoor de kenmerkende plantensoorten aangepast waren aan ammoniumvoeding. Dit heeft als consequentie dat de eerder beschreven effecten van verhoogde beschikbaarheid van gereduceerd stikstof in deze systemen niet of veel minder negatief uitwerken. De negatieve effecten zijn voornamelijk van belang in die situaties waar oorspronkelijk veel plantensoorten groeiden die aangepast waren aan nitraat als dominante stikstofvorm, en dus niet aan ammoniumvoeding, en waar de bodem slechts matig tot zwak gebufferd is. De ernstigste gevolgen van meer ammonium in de plantenvoeding zijn daarom vooral gevonden in voorheen zwak tot matig gebufferde omstandigheden ( $pH 4,5 - 6,7$ ), zoals oorspronkelijk bijvoorbeeld aanwezig in heischrale graslanden, zeer zwakgebufferde vennen, voorheen soortenrijke heiden en bossen op leemhoudende bodem. In deze systemen is de bodem of waterlaag gevoelig veelal ook gevoelig voor verzuring. Bij langdurige blootstelling aan verzurende depositie wordt de pH hier tenslotte zo laag ( $pH < 4,5$ ), dat vrijwel geen nitrificatie meer optreedt en als gevolg daarvan ammonium sterk in bodem en plant accumuleert (Bobbink et al. 1998; Stevens et al. 2011). De gevoelige plantensoorten worden daarbij ook nog eens bedreigd door de andere gevolgen van bodemverzuring, zoals verhoogde concentraties van aluminium en verlaagde hoeveelheden basische kationen, waardoor de gevoeligheid voor ammonium nog eens extra toeneemt (zie paragraaf 2.3). Tevens ondervinden veel mossen en korstmossen directe schade, in het bijzonder die soorten die niet zijn aangepast aan een hoge opname en assimilatie van gereduceerd stikstof (Sutton et al. 2009).

## 2.4 Effecten op de leefgebieden van fauna

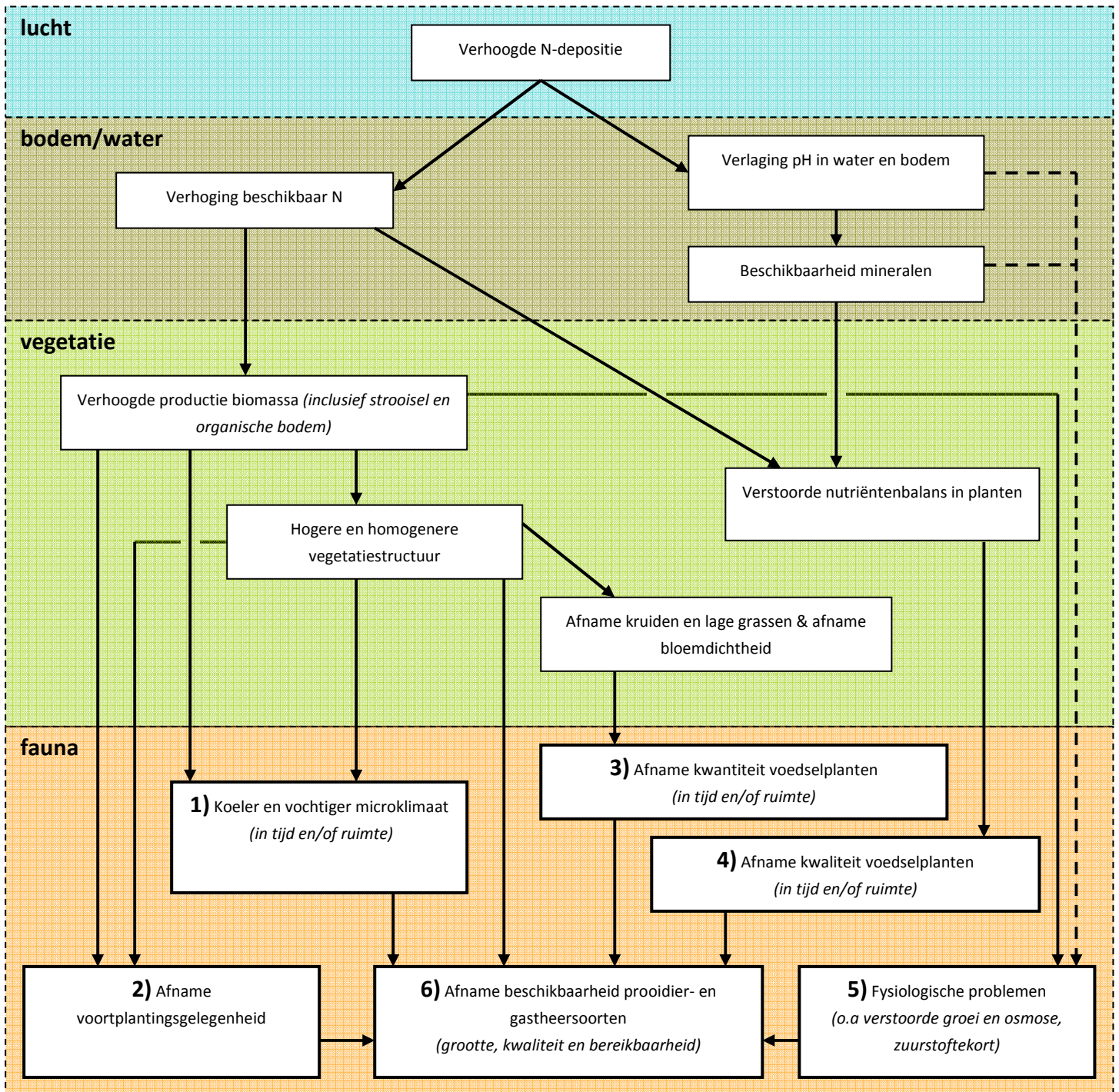
In de voorgaande paragrafen is ingegaan op de effecten van stikstofdepositie op bodem en water en op de daarvan afhankelijke vegetatie. In deze paragraaf wordt geschetst wat de effecten zijn voor diersoorten. In studies die de algemene effecten van stikstofdepositie op ecosystemen analyseren missen vrijwel altijd de effecten op de fauna. Indien deze ter sprake komen betreft het meestal veranderingen in herbivorie, maar daarbij wordt enkel ingegaan op de effecten voor de planten, niet voor de planteneters (o.a. [Gilliam 2006](#)). In een enkel geval wordt aangegeven dat fauna onderzoek een kennislacune betreft ([Adams 2003](#)).

Directe effecten als gevolg van verhoogde stikstofdepositie op fauna (paragraaf 2.4.5) komen weinig voor en spelen vrijwel alleen een rol in het aquatische milieu. Bij waterdieren staan immers grote en/of dunne permeabele huidoppervlaktes (kieuwen of het tegument) in direct contact met de omgeving voor zuurstofopname. Door deze grotere blootstelling zijn eerder directe effecten te verwachten. Verreweg de meeste effecten van stikstofdepositie zijn indirect van aard, via chemische processen in bodem en water, de daaruit voortkomende veranderingen in de vegetatie of cumulatief doorwerkend in het voedselweb in het geval van predatoren.

Zowel doordat deze effecten indirect verlopen, als doordat het bepalen van de invloed op dieren lastiger te bepalen is dan op de bodem, water en vegetatie, is wetenschappelijk bewijs voor deze effecten en de achterliggende mechanismen schaars. Bovendien interfereren de effecten van stikstofdepositie met andere factoren, zoals verdroging, verzuring (m.n. zwavelverbindingen), veranderingen in landgebruik, klimaatverandering, het voorkomen van invasieve exoten en verhoogde gehalten van CO<sub>2</sub> en O<sub>3</sub> in de lucht (zie o.a. [Rabalais 2002](#), [Fenn et al. 2003ab](#)). Deze interferentie kent zowel mitigerende als versterkende effecten.

Desondanks kunnen effecten van stikstofdepositie op fauna zowel met veldmetingen als met experimenteel onderzoek aangetoond of (zeer) aannemelijk gemaakt worden. Anders dan voor invloed van de stikstofkringloop op de vegetatie (o.a. [Krupa 2003](#), [Bobbink et al. 2010](#)) en op aquatische fauna ([Camargo & Alonso 2006](#)) is een overzicht van de mechanismen waarmee stikstofdepositie door kan werken op de terrestrische fauna nog nooit wetenschappelijk gepubliceerd. Voor deze paragraaf zijn daarom alle processen die in literatuurstudies zijn aangetroffen, samengevat in het schema van Figuur 2.17. In de lopende tekst worden de verschillende processen uitgewerkt en onderbouwd met literatuur. In de herstelstrategieën voor habitattypen (Deel II) en leefgebieden die buiten deze habitattypen vallen (Deel III) wordt naar deze indeling van processen verwezen voor effecten op soorten van de Vogelrichtlijn en Habitatrichtlijn ('beschermde soorten') en op typische soorten (als kwaliteitsaspect van habitattypen).

Verreweg de meeste effecten van stikstofdepositie zijn indirect van aard via veranderingen in de vegetatie of het water en kunnen via een cumulatieve werking in het voedselweb ook effecten hebben op soorten in de hogere trofische niveaus. Hieronder wordt eerst een overzicht van de verschillende processen achter de effecten van stikstofdepositie op fauna gegeven en het verband tussen deze processen en de veranderingen in bodem en vegetatie die zijn beschreven in de voorgaande paragrafen. Het betreft voornamelijk indirecte gevolgen van een verhoogde biomassa-productie van de vegetatie als gevolg van verhoogde beschikbaarheid van stikstof. In Figuur 2.17 zijn deze processen in een schema opgenomen. Hieronder worden de processen besproken en onderbouwd met literatuur over dit onderwerp.



*Figuur 2.17 Vereenvoudigd schema van doorwerking stikstofdepositie op dieren. Vrijwel alle effecten werken indirect door via veranderingen in bodem, oppervlaktewater, vegetatie en strooisel. Directe effecten van de verzurende invloed van stikstofdepositie treden vrijwel alleen op via fysiologische problemen in aquatische milieus (stippellijn).*

#### 2.4.1 KOELER EN VOCHTIGER MICROKLIMAAT (1)

Door een verhoogde productie van plantaardige biomassa ontstaat er een hogere en dichtere vegetatielaag (levende en dode staande vegetatie en een strooisellaag) waarin minder straling van de zon kan doordringen en er minder luchtcirculatie plaatsvindt vlak boven de bodem.

Warmteontwikkeling vlak boven en in de bodem wordt hierdoor geremd en de totale temperatuursom in of direct op de bodem wordt kleiner. Door de lagere temperatuur en het gebrek aan luchtcirculatie ontstaat er bovendien een vochtiger microklimaat. Aan de relatie tussen stikstofdepositie en effecten van een veranderd microklimaat op de fauna is zeer weinig onderzoek uitgevoerd. De hieronder genoemde effecten zijn op basis van fundamenteel ecologisch onderzoek aan diersoorten echter zeer aannemelijk.

Een lagere temperatuursom zorgt voor een langzamere ontwikkeling van ongewervelden, waardoor de totale ontwikkelingsduur langer wordt. De ontwikkelingsduur van het onvolwassen stadium (ei, larve of nymf) kan zodanig lang worden dat de gehele levenscyclus niet binnen een seizoen kan worden voltooid, zoals aangetoond voor sprinkhanen door [Van Wingerden et al. \(1991 en 1992\)](#). Ook in onderzoek van [Schirmel et al. \(2011\)](#) bleek een warme en droog microklimaat een belangrijke rol te spelen in de verspreiding en diversiteit van sprinkhanen in droge grijze duinen.

Grotere ongewervelde soorten hebben een hogere totale temperatuursom nodig om hun cyclus te voltooien en deze gaan eerder en sneller achteruit dan kleine ongewervelden. In onderzochte graslanden leidt dit tot het verdwijnen van deze grotere soorten, vaak ten gunste van kleinere soorten die nog wel hun levenscyclus kunnen sluiten. Wanneer de vegetatiestructuur in de winter wordt teruggezet (door beheer of natuurlijke processen), maar in de loop van het seizoen weer dicht groeit hebben diersoorten die in het voorjaar warmte nodig hebben voor hun ontwikkeling veel minder last van deze verruiging dan soorten die in de (na)zomer warmte behoeven, zoals is aangetoond voor mieren op kalkgraslanden ([Van Noordwijk et al. 2011](#)). Karakteristieke soorten van open vegetaties zijn resistent tegen droogte en hoge temperaturen. Bij verruiging verdwijnen deze soorten (zoals loopkevers van duingraslanden; [Nijssen et al. 2011](#)), waarschijnlijk doordat ze worden verdrongen door minder aangepaste, maar concurrentiekrachtigere soorten.

Door een lagere temperatuur en een demping van de luchtcirculatie kent een dichte vegetatie ook een vochtig microklimaat dat bij overwinterende rupsen kan leiden tot schimmelinfecties en dus hoge sterfte ([Bink 1992, Wallis de Vries & Van Swaay 2006](#)). Bij nestvliedende kuikens kan een hoge, vochtige vegetatie leiden tot onderkoeling en daardoor een nog hogere voedselbehoefte. Frequenter of langduriger opwarmen door de ouders leidt niet tot een oplossing, daar dit een vermindering van de noodzakelijke foerageertijd betekent ([Schekkerman 2008](#)).

Beheeringrepen om de hogere vegetatie en dikkere strooisellaag te verwijderen, leiden niet in alle gevallen tot een verbetering voor de ongewervelden. Begrazing leidt tot een kortere, maar dichtere vegetatie, waardoor het temperatuurverlies op en in de bodem onvoldoende wordt hersteld ([Wouters et al. 2012](#)). Begrazing en ook een hogere frequentie van maaien, plaggen of chopperen, leiden ieder op hun beurt weer tot een verhoging van de frequentie van verstoring, waardoor dit een beperkende factor wordt voor – veelal grotere – diersoorten met een lange ontwikkelingsduur. De frequentie van verstoring bepaalt in samenhang met het herstelvermogen van de populatie, dan wel de rekolonisatiecapaciteit van de soort het effect op de lokale aanwezigheid ([Siepel 1996, Lindberg & Bengtsson 2006, Van Noordwijk et al. 2011](#)).

#### 2.4.2 AFNAME VOORTPLANTINGSGELEGENHEID (2)

Als gevolg van een hogere begroeiing en het dichtgroeien van open (of mozaïek) vegetaties, worden mogelijk geschikte locaties voor voortplanting fysiek onbereikbaar of ongeschikt. Het betreft zowel nestgelegenheid voor groundbroeders, eiafzetplaatsen in de bodem, paaiplaatsen voor vis in open water en baltsgelegenheid. Aan de specifieke relatie tussen stikstofdepositie en afname van voortplantingsgelegenheid voor fauna is geen onderzoek uitgevoerd. De genoemde effecten zijn op basis van correlatief onderzoek aan voorkomen van soorten en verruiging echter zeer aannemelijk, zoals voor mieren en wespen (Peeters et al. 2004), vlinders (Bink 1992), verschillende soorten sprinkhanen (Lensink 1963, Kleukers et al. 1997) en broedvogels (Van Turnhout et al. 2010). Voor een deel interfereert dit proces met het koeler en vochtiger worden van het microklimaat en in de praktijk is waarschijnlijk in veel gevallen niet te achterhalen of een locatie fysiek niet bereikbaar is om te reproduceren of dat de locatie klimatologisch ongeschikt is geworden.

#### 2.4.3 AFNAME KWANTITEIT VOEDSELPLANTEN (3)

Planten vormen voor veel diersoorten een essentiële voedingsbron, zowel in de vorm van verse biomassa, dode biomassa (strooisel en humus), bloemen (nectar en pollen) en zaden. In deze studie wordt waar nodig een onderscheid gemaakt in voedselplanten die dienen als waardplant (biomassa wordt opgegeten) of als nectarplant (bloemen worden bezocht). Een probleem met de beschikbaarheid van voedselplanten kan voor diersoorten op verschillende manieren optreden: (a) De voedselplanten verdwijnen totaal of nemen zodanig af in dichtheid of grootte dat een dierpopulatie niet voorzien kan worden van voldoende voedsel; (b) De voedselplanten zijn niet beschikbaar binnen de activiteitsperiode van de betreffende diersoort (mismatch in de tijd); (c) de fysieke afstand tussen de voedselplanten en andere essentiële landschappelijke elementen (zoals nestgelegenheid, overwinteringsgebied, baltsplek, etc) worden onoverbrugbaar. Dit laatste punt betreft versnippering van biotopen binnen een habitat wordt behandeld in Deel III (Landschapsecologische inbedding van de herstelstrategieën).

Een verandering van de vegetatiesamenstelling van kruidachtigen naar meer grassen als gevolg van grotere stikstofbeschikbaarheid (Bobbink 1991; Stevens et al. 2004; Clark & Tilman 2008) leidt in de regel tot een achteruitgang van diersoorten die de kruidachtigen of lage, smalbladige grassen als specifieke waardplanten hebben. Aan de specifieke relatie tussen stikstofdepositie en afname van voedselplanten is vrijwel geen onderzoek uitgevoerd, maar correlatief onderzoek aan de achteruitgang van diersoorten en de voedselplanten waarvan zij afhankelijk zijn, maakt dit proces wel zeer aannemelijk. Ockinger et al. (2006) vinden een correlatie tussen de afname van dagvlindersoorten en stikstofdepositie en suggereren een afname van (de bereikbaarheid van) voedselplanten. Het schaarse soortspecifieke onderzoek betreft voornamelijk parelmoervlinders, zoals Moerasparelmoervlinder (Fowles & Smith 2006) en Duinparelmoervlinder (Salz & Fartmann 2009) en 'checkerspot butterflies' in Noord-Amerika (Weiss 1999).

Bloembezoekende insecten zijn voor hun energie (nectar) en bouwstoffen (pollen, o.a. als basis voor eiwitten voor voortplanting) afhankelijk van bloeiende planten. Verandering in de vegetatiesamenstelling – van kruidachtigen naar meer grassen als gevolg van grotere stikstofbeschikbaarheid – kan leiden tot de achteruitgang van bloembezoekende insecten. Dit geldt zowel voor soorten die gespecialiseerd zijn op één of enkele plantensoorten om op te foerageren (Biesmeijer et al. 2006; Fründ et al. 2010) als voor soorten die meerdere generaties

per jaar hebben óf die jaarlijks nieuwe kolonies opbouwen (zoals hommels) en daarom gedurende een groot deel van het seizoen afhankelijk zijn van veel verschillende plantensoorten. Hommels die een breder bloemaanbod tot hun beschikking hebben, produceren grotere kolonies (Goulson et al. 2002). Daarnaast hebben verschillende hommelssoorten – gerelateerd aan tonglengte en lichaamsgrootte – een ander habitatgebruik wat leidt tot vermindering van concurrentie om voedsel, waardoor in een landschap met een divers bloemaanbod meerdere soorten naast elkaar kunnen voorkomen (Sowig 1989; Westphal et al. 2006; Kleijn & Raemakers 2008). Ook beïnvloedt zowel de diversiteit, dichtheid en kwaliteit van bloeiende planten als de beschikbaarheid van nestgelegenheid (zie proces 2) de wisselwerking tussen bloemplanten en de bloembezoekende insecten die deze planten bestuiven (o.a. Hoover et al. 2012).

#### 2.4.4 AFNAME KWALITEIT VOEDSELPLANTEN (4)

Planten vormen voor veel diersoorten een essentiële voedingsbron, zowel in de vorm van verse biomassa, dode biomassa (strooisel en humus), bloemen (nectar en pollen) en zaden. Naast problemen in kwantiteit van deze planten (zie proces 3), kan ook verandering van de kwaliteit van voedselplanten voor diersoorten optreden. Hierin zijn de volgende processen te onderscheiden: (a) verschuiving van de nutriëntenbalans in de voedselplant, waardoor dieren niet meer alle essentiële voedingsstoffen in voldoende mate kunnen vergaren; (b) verschuiving van de verhouding tussen nutriënten en antivraatstoffen, waardoor de voedselplant niet meer eetbaar is voor een diersoort; (c) verschuiving van de nutriëntenbalans en/of van de verhouding tussen nutriënten en antivraatstoffen in de tijd, waardoor de voedselplant niet meer beschikbaar is binnen de activiteitsperiode van de betreffende diersoort (mismatch in de tijd); (d) verschuivingen in de voedselkwaliteit van een plant waarvan slechts enkele diersoorten kunnen profiteren, waardoor concurrentieverhoudingen verschuiven.

Naar de veranderingen in kwaliteit van plantaardig voedsel als gevolg van stikstofdepositie is nog zeer weinig onderzoek uitgevoerd. De effecten van veranderingen in plantkwaliteit op zowel individuen als populaties van herbivore dieren kunnen groot zijn (Awmack & Leather 2002). Er komen steeds meer aanwijzingen dat zowel de eutrofiërende als de verzurende werking van stikstofdepositie gevolgen heeft voor de opname van macro- en micronutriënten door planten, en daarmee op de voedselkwaliteit van deze planten voor herbivoren (Throop & Lerdau 2004, Nijssen et al. 2011). Daarbij treedt een interferentie op met effecten van verhoogde CO<sub>2</sub> concentraties in de lucht en klimaatverandering (Hoover et al. 2012).

Hoe deze verandering via herbivoren doorwerkt in het ecosysteem hangt zowel af van de plantensoort als van de soort herbivoor (Throop & Lerdau 2004) en de interactie tussen deze twee (Throop 2005). De meeste studies melden overigens vooral een positieve invloed van stikstofdepositie op de plantkwaliteit, uitgedrukt in totaal N-gehalte van het weefsel, soms uitgesplitst in verschillende soorten aminozuren. Doordat herbivoren het voedsel vormen voor predatoren, spelen deze effecten ook hoger in de voedselketen door (zie proces 6). Planten die groeien onder een verhoogd aanbod van stikstof slaan deze stikstof op in het weefsel. Verhoogde stikstofdepositie kan hierdoor de N:P ratio in plantenweefsel veranderen. Hierdoor verandert ook de voedingswaarde van de plant. Dit komt eerder voor in systemen die P gelimiteerd zijn, of zijn geworden door frequent verwijderen van organische biomassa met maaien en plaggen (Güsewell 2004). Ohlson et al. (1995) vonden in een bemestingsexperiment dat de stikstofconcentratie in bladeren van grassen, kruiden en dwergstruiken in de ondergroei van bossen toenam, waarbij additie van ammonium een groter effect had dan van nitraat. De toename van stikstof in het

plantenweefsel werd vooral veroorzaakt door een toename van de aminozuren glutamine, asparagine en arganine.

Voor Buntgras (*Corynephorus canescens*) is door [Nijssen & Siepel 2010](#) aangetoond dat de extra stikstof wordt opgeslagen in niet-eiwit componenten die waarschijnlijk vraatremmende effecten hebben. Individuen van het knopsprietje (*Myrmeleotettix maculatus*; typische soort van Grijze duinen) die werden gekweekt met stikstofrijk buntgras vertoonden een hogere sterfte en een lagere groei dan individuen die gekweekt werden met Buntgras zonder extra stikstof. Ook in het veld bleek dat knopsprietjes in terreinen met een hoge stikstofdepositie een lager lichaamsgewicht hebben dan knopsprietjes uit terreinen met een lage stikstofdepositie.

Overstuiving met vers mineraalrijk zand leidt juist tot een verbetering van de voedselkwaliteit van buntgras en daarmee tot een hogere overleving en groei van knopsprietjes. Overigens wordt die overstuiving geremd door stikstofdepositie, als gevolg van verhoogde productie van algen en hogere planten.

Afhankelijk van de plantensoort kan verhoging van opgenomen nitraat en/of ammonium ook leiden tot een hogere concentratie aan eiwitten en aminozuren in planten, waardoor deze planten aantrekkelijker worden als voedingsbron voor insecten. Dit geldt voornamelijk voor planten die niet de mogelijkheid bezitten om N-houdende secundaire plantstoffen als afweer te maken. Deze reactie leidt tot plaagvorming van de betreffende herbivoren en vervolgens ook tot verschuivingen in de vegetatiesamenstelling, resulterend in een verslechtering van de habitatkwaliteit (zie onder andere [Berdowski 1987](#)).

#### 2.4.5 FYSIOLOGISCHE PROBLEMEN (5)

Directe toxische effecten van stikstofverbindingen ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{HNO}_2$ ,  $\text{NO}_3^-$ ) op dieren zijn alleen bekend in aquatische milieus (o.a. [Thurston et al. 1981](#), [Berendzen et al. 2001](#)), waarbij  $\text{NH}_3$  het meest toxisch is en  $\text{NO}_3^-$  het minst toxisch ([Camargo & Alonso 2006](#)). Daarnaast treden directe effecten van stikstofdepositie op als gevolg van de hiermee samenhangende verzuring. Deze effecten interfereren, aangezien de pH zowel invloed heeft op de (im)mobiliteit van zware metalen als op de toxiciteit van deze metalen en van  $\text{NO}_3^-$  voor fauna ([Schuurkes et al. 1986](#), [Thurston et al. 1981](#), [Leuven et al. 1992](#), [Gerhardt 1993](#)). Daarnaast treedt er interferentie op met de indirecte effecten van stikstofdepositie, zoals tijdelijke zuurstoftekorten als gevolg van verhoogde biomassagroei van de vegetatie. De effecten van stikstofdepositie spelen vrijwel alleen een rol in van nature (matig) voedselarme, niet tot zwak gebufferde systemen, of in systemen die door langdurige invloed van verzuring door zwavelverbindingen hun natuurlijke buffercapaciteit grotendeels hebben verloren.

De werking van verschillende stikstofverbindingen in aquatische systemen en de effecten hiervan op de fauna in deze systemen is in diverse publicaties op een rij gezet (o.a. [Rabalais 2002](#), [Camargo & Alonso 2006](#)). Directe effecten van verzuring betreffen fysiologische problemen, zoals een verstoorde ionenbalans en osmose of problemen in de zuurstofhuishouding vanwege disfunctioneren van zuurstofdragende eiwitten ([Camargo et al. 2005](#)). Deze fysiologische problemen kunnen direct leiden tot mortaliteit of tot een verstoorde ontwikkeling in het onvolwassen stadium.

Verschiedende aquatische diergroepen gaan sterk achteruit of verdwijnen geheel als gevolg van verzuring. Vissen en slakken komen niet voor bij een pH-waarde beneden 5,0–5,2. Het verdwijnen van deze groepen als gevolg van verzuring is beschreven in [Leuven et al. \(1986\)](#), [Leuven & Oyen \(1987\)](#) en [Økland \(1992\)](#). Ook andere groepen ongewervelden (zoals vlokreeften en watervlooien) kunnen niet tegen sterke verzuring. De kritische pH-waarde verschilt sterk per



diersoort en er zijn zowel versterkende als mitigerende effecten aangetoond van de aanwezigheid van zware metalen en mineralen – vaak gemobiliseerd als gevolg van verzuring – op de hoogte van deze kritische waarde (Vangenechten et al. 1989, Økland 1992, Gerhardt 1993). Ook nitraat en ammonium zijn in hogere concentraties toxisch voor aquatische fauna (Berendzen et al. 1987), waarbij de toxiciteit van NH<sub>3</sub> toeneemt naarmate de pH lager (Thurston et al. 1981). In voortplantingswateren van amfibieën heeft sterke verzuring directe mortaliteit van embryo's tot gevolg, maar een zwakkere verzuring kan al leiden tot een lager uitkomstsucces van de eieren en tot een hogere mate van aantasting van de eieren door schimmels (Leuven et al. 1986b, Freda 1986).

In wateren kan een extra hoeveelheid nitraat of ammonium leiden tot grotere groei van algen, mits niet andere stoffen zoals fosfor limiterend zijn (o.a. Loeb et al. 2010). De grote hoeveelheid algen kan leiden tot lagere zuurstofspanning. Deze situatie speelt vooral in kleinere stilstaande (of heel langzaam stromende) wateren; in stromende wateren of grote stilstaande wateren zorgen stroming en windwerking voor een betere menging en zuurstofopname vanuit de lucht. Waterinsecten met een grote zuurstofbehoefte kunnen te lijden hebben van periodieke zuurstoftekorten (Jeppesen et al. 2000), maar dat geldt ook van sommige soorten vissen (De Nie 1997).

#### 2.4.6 AFNAME BESCHIKBAARHEID PROOIDIER EN GASTHEERSOORTEN (6)

Predatoren en parasitaire soorten zijn voor hun voedselvoorziening of voor het voltooien van hun levenscyclus afhankelijk van andere diersoorten die dienen als prooi of als gastheer. Wanneer deze diersoorten negatieve effecten van verhoogde stikstofdepositie ondervinden, kunnen er ook problemen voor deze predatoren en parasieten optreden. Deze problemen zijn onder te verdelen in de volgende processen: (a) Het verdwijnen of sterk afnemen van diersoorten waardoor (een populatie van) predatoren of parasieten niet voorzien kan worden van voldoende voedsel of gastheren; (b) een afname van de bereikbaarheid van prooidieren of gastheersoorten door een hogere en/of dichtere vegetatie; (c) het verminderen van de voedselkwaliteit van prooisorten; (e) een toename van de fysieke afstand tussen de prooidieren of gastheren en andere essentiële elementen in het landschap (zoals nestgelegenheid, overwinteringsgebied, baltsplek, etc). Deze versnippering van biotopen binnen een habitat wordt behandeld in Deel III (Landschapsecologische inbedding van de herstelstrategieën). Naar de specifieke relatie tussen stikstofdepositie en het afnemen van de beschikbaarheid van prooidieren of gastheersoorten is zeer weinig onderzoek gedaan. Correlatief onderzoek maakt de beschreven processen echter wel zeer aannemelijk.

Wanneer stikstofdepositie neerslaat in ammoniumvorm leidt dit in de bodem en in wateren tot verzuring (lagere pH), een vermindering van de beschikbare hoeveelheid calcium en een verstoring van de mineralenbalans. Deze effecten werken indirect door in de voedselketen. In wateren leidt sterke verzuring o.a. tot vermindering van de visstand, wat consequenties heeft voor visetende vogels en ook voor vogels die op een combinatiemenu van vis en insecten leven. Huisjesslakken, pissebedden, miljoenpoten (alle met een calcium-gedomineerd exoskelet) zijn verdwenen in sterk verzuurde bodems en insecten leveren in die omstandigheden te weinig calcium, waardoor eischalen van zangvogels, die van deze prooien afhankelijk zijn, zwakker zijn (Graveland et al. 1994). Bij zwarte sterns is aangetoond dat zure wateren geen geschikt leefgebied vormen als gevolg van het ontbreken van vis, waardoor gebrekkige botaanleg ontstaat bij kuikens (Beintema 1997). Het calciumgebrek bij ongewervelde planteneters wordt deels versterkt door een lagere concentratie in hun waardplanten vanwege de verminderde bezetting



van ectomycorrhiza-soorten op de wortels. Ook vogelsoorten die (deels) afhankelijk zijn van waterinsecten, kunnen de gevolgen ondervinden van verzuurde wateren. Zo is aangetoond bij waterspreeuwen dat ze in verzuurde wateren een afnemende populatietrend hebben, wat direct in relatie lijkt te staan met een verminderd kalkaanbod, resulterend in dunnere eischalen, kleinere eieren en jongen en daardoor een lager reproductiesucces (Tyler & Ormerond 1992; hierbij kon overigens niet worden uitgesloten dat aan deze wateren juist zwakkere dieren broeden die door hun lagere concurrentievermogen geen kans maken op de meest geschikte broedlocaties). Het is de verwachting dat ook andere insectenetende vogels hier last van hebben.

Voor sperwers in voedselarme bossen is aangetoond dat een mineralentekort in eikenbladeren leidde tot het ontbreken van een specifiek eiwit dat vitamine B2 in rupsen kan vervoeren en opslaan. Hoewel bij de rupsen die de bladeren eten en bij de (relatief kort levende) koolmezen, die voornamelijk op deze rupsen foerageren, hiervan geen effecten werden vastgesteld, bleek bij de lang levende Sperwer een vitamine B2-tekort op te treden. Dit uitte zich in een sterke afname van borstspierweefsel, lage gehalten van vitamine B2 in eieren en daar aan gekoppelde fatale embryonale afwijkingen (Van den Burg 2000). Mogelijk speelt dit ook bij andere lang levende vogelsoorten een rol.

Een cumulatief effect van bovenstaande punten is een afname van het voedselaanbod voor insecteneters. Hierdoor kunnen ook (op zichzelf soms geringe) effecten van stikstofdepositie doorspelen op soorten uit hogere trofische niveaus. Een verlaging van het voedselaanbod wordt zowel veroorzaakt door geringere talrijkheid, een lagere diversiteit en verminderde zichtbaarheid of bereikbaarheid van potentiële prooien, als door een verschuiving van grote naar kleine ongewervelde soorten. De consequenties van een verlaagde gemiddelde prooigrootte voor insecteneters (vogels en vleermuizen) zijn beschreven door o.a. Siepel 1990, Beintema et al. 1991 en Schekkerman & Beintema 2007. Het gecombineerde effect van kleinere prooien en een minder divers prooiaanbod (waardoor er tijdelijk gebrek aan voedsel kan optreden) in relatie tot stikstof gerelateerde verrijking in duingebieden, is beschreven door Kuper et al. (2000).

## 2.5 Literatuur

- Adams, M.B. 2003. Ecological issues related to N deposition to natural ecosystems: research needs. *Environment International* 29: 189–199.
- Aerts, R. & F.S. Chapin 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1–67.
- Aerts, R. & R. Bobbink 1999. The impacts of atmospheric nitrogen deposition on vegetation processes in non-forest ecosystems. In: Langan, S.J. (ed.) *The impact of nitrogen deposition on natural and semi-natural ecosystems*. Kluwer, Dordrecht, pp. 85–122.
- Arnolds, E. 1991. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agric. Ecosys. Environ.* 35: 209–244.
- Arts, G.H.P., G. van der Velde, J.G.M. Roelofs & C.A.M. van Swaay 1990b. Successional changes in the soft-water macrophyte vegetation of (sub)atlantic, sandy, lowland regions during this century. *Freshwat. Biol.* 24: 287–294.
- Arts, G.H.P., J.G.M. Roelofs & M.J.H. de Lyon 1990a. Differential tolerances among soft-water macrophyte species to acidification. *Can. J. Bot.* 68: 2127–2134.
- Asman, W.A.H., M.A. Sutton & J.K. Schjorring 1998. Ammonia: emission, atmospheric transport and deposition. *New Phytologist* 139: 27–48.

- Awmack, C.S. & S.R. Leather 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 817–44.
- Awmack, C.S. & S.R. Leather 2002. HOST PLANT QUALITY AND FECUNDITY IN HERBIVOROUS INSECTS. *Annual Review of Entomology* 47: 817–844.
- Beintema, A.J. 1997. European black terns (*Chlidonias niger*) in trouble: examples of dietary problems. *Colon Waterbirds* 20:558–565.
- Beintema, A.J., J.B. Thissen, D. Tensen & G.H. Visser 1991. Feeding ecology of charadriiform chicks in agricultural grassland. *Ardea* 79: 31–44.
- Berdowski, J.J.M. 1987. The catastrophic death of *Calluna vulgaris* in Dutch heathland. *Dissertatie Utrecht*, 132 p.
- Berendzen, N., R. Schulz & M. Liess 2001. Effects of chronic ammonium and nitrite contamination on the macroinvertebrate community in running water microcosms. *Wat. Res.* Vol. 35: 3478–3482.
- Berg B. & E. Matzner 1997. Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environmental Reviews* 5: 1–25.
- Biesmeijer, J.C., S.P.M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemüller, M. Edwards, T. Peeters, A.P. Schaffers, S.G. Potts, R. Kleukers, C.D. Thomas, J. Settele & W.E. Kunin 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351–354.
- Bink, F.A. 1992. De ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest Europa. Schuyt & Co, 512 pp.
- Bobbink, R. & Hettelingh J.P. (eds.) 2011. Review and revision of empirical critical loads and dose response relationships. Proceedings of an expert workshop, Noordwijkerhout, 23–25 June 2010. CCE/RIVM, Bilthoven.
- Bobbink, R. & L.P.M. Lamers 2002. Effects of increased nitrogen deposition. Air pollution and plant life 2nd edition (eds J.N.B. Bell, M. Treshow), pp. 201–235. John Wiley & Sons, Ltd, Oxford.
- Bobbink, R. & Lamers, L.P.M. 1999. Effecten van stikstofhoudende luchtverontreiniging op vegetaties; een overzicht. Rapport R13 Technische Commissie Bodembescherming, Den Haag.
- Bobbink, R. 1991. Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland. *Journal of Applied Ecology* 28: 28–41.
- Bobbink, R., H. Tomassen, M. Weijters & J-P. Hettelingh 2010c. Revisie en update van kritische N-depositiewaarden voor Europese Natuur. *De Levende Natuur* 111: 254–258.
- Bobbink, R., Heil, G.W. & Scheffers, M. 1990. Atmosferische depositie van NO<sub>x</sub> op bermvegetaties langs autosnelwegen. Vakgroep Botanische Oecologie en Evolutiebiologie, Rijksuniversiteit te Utrecht, 64 pp.
- Bobbink, R., Hornung, M. & Roelofs, J.G.M. 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural vegetation – a review. *Journal of Ecology* 86: 717–738.
- Bobbink, R., K. Hicks, J. Galloway et al. 2010a. Global assessment of nitrogen deposition effects on plant terrestrial biodiversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20: 30–59.
- Bobbink, R., K. Hicks, J. Galloway, T. Spranger, R. Alkemade, M. Ashmore, M. Bustamante, S. Cinderby, E. Davidson, F. Dentener, B. Emmett, J-W. Erisman, M. Fenn, F. Gilliam, A. Nordin, L. Pardo & W. de Vries 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on plant terrestrial biodiversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20: 30–59.

- Bobbink, R., M. Ashmore, S. Braun, W. Fluckiger, I.J.J. van den Wyngaert 2003. Empirical nitrogen critical loads for natural and semi-natural ecosystems: 2002 update. In: B. Achermann & R. Bobbink (eds.) Empirical critical loads for nitrogen. Environmental Documentation No. 164 Air, pp. 43–170. Swiss Agency for Environment, Forest and Landscape SAEFL, Berne.
- Britto, D.T. & H.J. Kronzucker 2002. NH<sub>4</sub><sup>+</sup> toxicity in higher plants: a critical review. *Journal of Plant Physiology* 159: 567–584.
- Camargo, J.A. & A. Alonso 2006. Ecological and toxicological effects of inorganic nitrogen pollution in aquatic ecosystems: A global assessment. *Environment International* 32: 831–849.
- Camargo, J.A., A. Alonso & A. Salamanca 2006. Nitrate toxicity to aquatic animals: a review with new data for freshwater invertebrates. *Chemosphere* 58: 1258–1267.
- Clark, C., Cleland, E.E., Collins, S.C., Fargione, J., Gough, L., Gross, K.L., Pennings, S., Suding, K.N., Grace, J. 2007. Environmental and plant community determinants of species loss following nitrogen enrichment. *Ecology Letters* 10: 596–607.
- Clark, C.M. & D. Tilman 2008. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grassland. *Nature* 451: 712–715.
- De Graaf, M.C.C. P.J.M. Verbeek, M.J.R. Cals & J.G.M. Roelofs 1994. Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiering van matig mineraalrijke heide en schraallanden. Eindrapport Monitoring eerste fase. Vakgroep oecologie, KUN, Nijmegen, 248 p.
- De Graaf, M.C.C., Bobbink, R., Smits, N.A.C., Van Diggelen, R. & Roelofs, J.G.M. 2009. Biodiversity, vegetation gradients and key biogeochemical processes in the heathland landscape. *Biological Conservation* 142: 2191–2201.
- De Graaf, M.C.C., R. Bobbink, J.G.M. Roelofs & P.J.M. Verbeek 1998. Differential effects of ammonium and nitrate on three heathland species. *Plant Ecology* 135: 185–196.
- De Haan, B.J., Kros, J., Bobbink, R., van Jaarsveld, J.A., De Vries, W. & Noordijk, H. 2008. Ammoniak in Nederland. Rapport Planbureau voor de leefomgeving, 500125003, Bilthoven.
- De Nie, H.W. 1997. Atlas van de Nederlandse zoetwatervissen. Media publishing, Doetinchem, 151 pp.
- De Schrijver, A., R. Devlaeminck, J. Mertens, K. Wuyts, M. Hermy & K. Verheyen 2007. On the importance of incorporating forest edge deposition for evaluating exceedance of critical pollutant loads. *Applied Vegetation Science* 10: 293–298.
- De Vries, W. 2008. Verzuring: oorzaken, effecten, kritische belastingen en monitoring van de gevolgen van ingezet beleid. Wageningen, Alterra Wageningen UR, Rapport 1699, 88pp.
- De Vries, W., A. Breeuwsma & F. de Vries 1989. Kwetsbaarheid van de Nederlandse bodem voor verzuring. Een voorlopige indicatie in het kader van de Richtlijn "Ammoniak en Veehouderij". Wageningen, DLO-Staring Centrum, Rapport 29, 74 pp.
- De Vries, W., C. van der Salm, G.J. Reinds & J.W. Erisman 2007. Element fluxes through intensively monitored forest ecosystems in Europe and their relationships with stand and site characteristics. *Environmental Pollution* 148: 501–513.
- De Vries, W., Klijn, J. & J. Kros 1994. Simulation of the long-term impact of atmospheric deposition on Dune ecosystems in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology* 31: 59–73.

- Dise, N.B., J.J. Rothwell, V. Gauci, C. van der Salm & W. de Vries 2009. Predicting dissolved inorganic nitrogen leaching in European forests using two independent databases. *Science of the total Environment* 407: 1798–1808.
- Dise, N.B. & R.F. Wright 1995. Nitrogen leaching from European forests in relation to nitrogen deposition. *Forest Ecology and Management* 71: 153–161.
- Dise, N.B., M. Ashmore, S. Belyazid 2011. Nitrogen as a threat to European terrestrial biodiversity. In: *The European Nitrogen Assessment*, ed. M. A. Sutton, C. M. Howard, J. W. Erisman et al. Cambridge University Press.
- Dorland, E. & A. van Loon 2011. Verkenning kwantificering processen ten behoeve van herstelstrategieën PAS. KWR 2011.008. KWR, Nieuwegein.
- Draaijers, G. 1993. The variability of atmospheric deposition to forests. The effects of canopy structure and forest edges. PhD Thesis, University of Utrecht.
- Ellenberg, H. 1988. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Erisman, J.W. 1990. Estimates of the roughness length at Dutch Air Quality Monitoring stations and on a grid basis over the Netherlands, Report 723001003, National Institute of Public Health and Environmental Protection, the Netherlands (.
- Erisman, J.W. 1992. Atmospheric deposition of acidifying compounds in the Netherlands. Dissertatie University of Utrecht, The Netherlands.
- Fenn, M.E., J.S. Baron, E.B. Allen, H.M. Rueth, K.R. Nydick, L. Geiser, W.D. Bowman, J.O. Sickman, T. Meixner, D.W. Johnson & P. Neitlich 2003b. Ecological effects of nitrogen deposition in the western United States. *Bioscience* 53: 404–420.
- Fenn, M.E., R. Haeuber, G.S. Tonnesen, J.S. Baron, S. Grossman–Clarke, D. Hope, D.A. Jaffe, S. Copeland, L. Geiser, H.M. Rueth & J.O. Sickman 2003a. Nitrogen emissions, deposition, and monitoring in the western United States. *Bioscience* 53: 391–403.
- Flückiger, W. & Braun, S. 2004. Wie geht es unserem Wald? Ergebnisse aus Dauerbeobachtungsflächen von 1984 bis 2004, Bericht 2. Institut für Angewandte Pflanzenbiologie, Schönenbuch, 67 pp.
- Fowler, D. 2002. Pollutant deposition and uptake by vegetation. In: J. N. B. Bell and M. Treshow (eds), *Air pollution and plant life*, pp. 201–235. John Wiley & Sons, Chichester.
- Fowles, A.P. & R.G. Smith 2006. Mapping the Habitat Quality of Patch Networks for the Marsh Fritillary *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae) in Wales. *Journal of Insect Conservation*, Volume 10: 161–177.
- Freda, J. 1986. The influence of acidic pond water on amphibians: A review. *Water, Air, & Soil Pollution* Volume 30: 439–450.
- Freda, J. 1986. The influence of acidic pond water on amphibians: A review *Water, Air, & Soil Pollution* Volume 30, Numbers 1–2.
- Fründ, J., K.E. Linsenmair & N. Blüthgen 2010. Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos* 119: 1581–1590.
- Galloway, J.N. & E.B. Cowling 2002. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *Ambio* 31: 64–71.
- Gerhardt, A. 1993. Review of impact of heavy metals on stream invertebrates with special emphasis on acid conditions *Water, Air, & Soil Pollution*. Volume 66: 289–314.
- Gigon, A. & I.H. Rorison 1972. The response of some ecologically distinct plant species to nitrate– and to ammonium–nitrogen. *Journal of Ecology* 60: 93–102.
- Gilliam, F.S. 2006. Response of the Herbaceous Layer of Forest Ecosystems to Excess Nitrogen Deposition. *Journal of Ecology* 94: 1176–1191.

- Goulson, D., W. Hughes, L. Derwent & J. Stout 2002. Colony growth of the bumblebee, *Bombus terrestris*, in improved and conventional agricultural and suburban habitats. *Oecologia* 130: 267–273.
- Graveland, J., R. van der Wal, J.H. van Balen en A.J. van Noordwijk 1994. Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368, 446–448.
- Grennfelt, P & H. Hultberg 1986. Effects of nitrogen deposition on the acidification of terrestrial and aquatic ecosystems. *Water, air & Soil Pollution* 30: 945–963.
- Guérol F., J.P. Boudot, G. Jacquemin, D. Vein, D. Merlet & J. Rouillet 2000. Macroinvertebrate community loss as a result of headwater stream acidification in the Vosges Mountains (N–E France). *Biodiversity Conservation* 9: 767–783.
- Güsewell, S. 2004. N: P Ratios in Terrestrial Plants: Variation and Functional Significance. *New Phytologist* 164: 243–266.
- Hagedoorn F., D. Spinnler & R. Siegwolf 2003. Increased N deposition retards mineralisation of old soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 1683–1692.
- Hautier, Y., Niklaus, P.A. & Hector, A. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324: 636–638.
- Heil, G.W., Werger, M.J.A., De Mol, W., Van Dam, D., & Heijne, B. 1988. Capture of atmospheric ammonium by grassland canopies. *Science* 239: 764–765.
- Hoover, S.E.R., J.J. Ladley, A.A. Shchepetkina, M. Tisch, S.P. Gieseg & J.M. Tylianakis 2012. Warming, CO<sub>2</sub>, and nitrogen deposition interactively affect a plant–pollinator mutualism. *Ecology Letters* 15: 227–234.
- Ivens, W. 1990. Atmospheric deposition onto forests. PhD Thesis, University of Utrecht, The Netherlands.
- Janssens, I.A., W. Dieleman & S. Luysaert 2010. Nitrogen deposition retards forest soil respiration. *Nature geoscience* 3: 315 – 322.
- Jeppesen, E., J.P. Jensen, M. Sondergaard, T. Lauridsen & F. Landkildehus 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorous gradient. *Freshwater Biology* 45: 201–218.
- Kinzel, S. 1982. Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer, Stuttgart.
- Kleijn, D. & I. Raemakers 2008. A retrospective analysis of pollen host plant use by stable and declining bumble bee species. *Ecology* 89: 1811–1823.
- Kleijn, D., Bekker, R.M., Bobbink, R., De Graaf, M.C.C. & Roelofs, J.G.M. 2008. In search for key biogeochemical factors affecting plant species persistence in heathland and acidic grasslands: a comparison of common and rare species. *Journal of Applied Ecology* 45: 680–687.
- Kleukers, R.M.J.C., E.J. van Nieukerken, B. Odé, L.P.M. Willemse & W.K.R.E. van Wingerden, 1997. De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera). *Nederlandse Fauna* 1. Nationaal Natuurhistorisch Museum, KNNV–Uitgeverij & EIS–Nederland, Leiden.
- Kooijman, A. M. & M. Besse 2002. The higher availability of N and P in lime–poor than in lime–rich coastal dunes in the Netherlands. *Journal of Ecology* 90: 394–403.
- Kooijman, A. M., H. Noordijk, A. van Hinsberg & C. Cusell 2009. Stikstofdepositie in de duinen – een analyse van N–depositie, kritische niveaus, erfenissen uit het verleden en stikstofefficiëntie in verschillende duinzones. Universiteit van Amsterdam & Planbureau voor de Leefomgeving. 56 p.

- Kros, J., B.J. de Haan, R. Bobbink, J.A. van Jaarsveld, J.G.M. Roelofs & W.de Vries 2008. Effecten van ammoniak op de Nederlandse natuur. Wageningen, Alterra-rapport 1698, 132 p.
- Krupa, S.V. 2003. Effects of atmospheric ammonia (NH<sub>3</sub>) on terrestrial vegetation: a review. *Environmental Pollution* 124: 179–221.
- Kuper, J., G.J. Van Duinen, M. Nijssen, M. Geertsma & H.Esselink 2000. Is the decline of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in the Dutch coastal dune area caused by a decrease in insect diversity? *Ring* 22 : 11–25.
- LeBauer, D.S. & K.K. Treseder 2008. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology* 89: 371–379.
- Lensink, B.M. 1963. Distribution ecology of some Acrididae (Orthoptera) in the dunes of Voorne, Netherlands – *Tijdschr. Entomol.* 106: 357–443.
- Leuven, R.S.E.W & F.G.F. Oyen 1987. Impact of acidification and eutrophication on the distribution of fish species in shallow and lentic soft waters of The Netherlands: an historical perspective. *Journal of Fish Biology* 31: 753–774.
- Leuven, R.S.E.W, H.L.M. Kersten, J.A.A.R. Schuurkes, J.G.M. Roelofs & G.H.P. Arts 1986a. Evidence for recent acidification of lentic soft waters in The Netherlands. *Water Air & Soil Pollution* 30: 387–392.
- Leuven, R.S.E.W., C. den Hartog, M.M.C. Christiaans & W.H.C. Heijligers 1986b. Effects of water acidification on the distribution pattern and the reproductive success of amphibians. *Experientia* 42: 495–503.
- Leuven, R.S.E.W., G. van der Velde & H.L.M. Kersten 1992. Interrelation between pH and other Physio-chemical factors of Dutch soft waters. *Arch. Hydrobiology* 126: 27–51.
- Lindberg, N. & J. Bengtsson 2006. Recovery of forest soil fauna diversity and composition after repeated summer droughts. *Oikos* 114: 496–506.
- Loeb, R., P.F.M. Verdonschot, F. Kragt & H. van Grinsven 2010. Sturen op fosfor of stikstof voor verbetering ecologische kwaliteit van zoete wateren. *H2O* 22: 32–34.
- Lucassen, E.C.H.E., Bobbink, R., Smolders, A.J.P., Van der Ven, P.J.M., Lamers, L.P.M. & Roelofs, J.G.M. 2003. Interactive effects of low pH and high ammonium levels responsible for the decline of *Cirsium dissectum* (L.) Hill. *Plant Ecology* 165: 45–52.
- Morecroft, M.D., E.K. Sellers & J.A. Lee 1994. An experimental investigation into the effects of atmospheric nitrogen deposition on two semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*. 82: 475–483.
- Nadelhoffer, K.J., B.P. Colman, W.S. Currie, A. H. Magill & J.D. Aber 2004. Decadal scale fates of <sup>15</sup>N tracers added to oak and pine stands under ambient and elevated N inputs at the Harvard Forest (USA). *Forest Ecology and Management* 196: 89–107.
- Nihlgård, B. 1985. The ammonium hypothesis – an additional explanation to the forest dieback in Europe. *Ambio* 14: 2–8.
- Nijssen, M., M.J.P.M. Riksen, L. Sparrius, L. Kuiters, A. Kooiman, R.J. Bijlsma, P. Jungerius, A. van den Burg, H. van Dobben, R. Ketner-Oostra, C. van Swaay, C. van Turnhout & R. de Waal 2011. Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van stuifzanden – OBN stuifzandonderzoek 2006–2010. Rapport nr. 2011/OBN144-DZ. Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie, Den Haag.
- Ockinger, E. O. Hammarstedt, S.G. Nilsson & H.G. Smith 2006. The relationship between local extinctions of grassland butterflies and increased soil nitrogen levels. *Biological Conservation* 128: 564–573.

- Ohlson, M., A. Nordin & T. Näsholm 1995. Accumulation of Amino Acids in Forest Plants in Relation to Ecological Amplitude and Nitrogen Supply. *Functional Ecology* 9: 596–605.
- Økland, J. 1992. Effects of acidic water on freshwater snails: results from a study of 1000 lakes throughout Norway. *Environmental pollution* 78: 127–130.
- Paulissen, M.P.C.P., Van der Ven, P.J.M., Dees, A.J. & Bobbink, R. 2004. Differential effects of nitrate and ammonium on three fen bryophyte species in relation to pollutant nitrogen input. *The New Phytologist* 164: 451–458.
- Peeters, T.M.J., C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefeber, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhuijsen, M. Reemer, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Velthuis 2004. De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata). – *Nederlandse Fauna* 6, NNM Naturalis Leiden, KNNV Uitgeverij Utrecht & EIS–Nederland Leiden, 507 p.
- Rabalais, N.N. 2002. Nitrogen in Aquatic Ecosystems. *Ambio* 31: 102–112.
- Roelofs J.G.M., L.G.M. Clasquin, I.M.C. Driessen & A.J. Kempers 1984. De gevolgen van zwavel en stikstofhoudende neerslag op de vegetatie in heide- en heideven-milieus. In: E.H. Adema and J. van Ham, Editors, Proc. Symp. Zure Regen, 's-Hertogenbosch 17–18 November 1983, Zure Regen, oorzaken, effecten en beleid, Pudoc, Wageningen.
- Roelofs, J.G.M., A.J. Kempers, L.F.M. Houdijk & J. Jansen 1985. The effect of air-borne ammonium sulphate on *Pinus nigra* var. *maritima* in the Netherlands. *Plant and Soil* 84: 45–56.
- Roelofs, J.G.M., Bobbink, R., Brouwer, E. & de Graaf, M.C.C. 1996. Restoration ecology of aquatic and terrestrial vegetation of non-calcareous sandy soils in the Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 517–541.
- Sala, O.E., F.S. Chapin & J.J. Armesto 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Salz, A. & T. Fartmann 2009. Coastal dunes as important strongholds for the survival of the rare Niobe fritillary (*Argynnis niobe*). *Journal of Insect Conservation* 13: 643–654.
- Schekkerman, H. & A.J. Beintema 2007. Abundance of invertebrates and foraging success of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* chicks in relation to agricultural grassland management. *Ardea* 95: 39–54.
- Schekkerman, H. 2008. Precocial problems. Shorebird chick performance in relation to weather, farming, and predation. Thesis RU Groningen/ Alterra Scientific Contributions 24, 228 pp.
- Schirmel, J., J. Mantilla-Contreras, I. Blindow & T. Fartmann 2011. Impacts of succession and grass encroachment on heathland Orthoptera. *Journal of Insect Conservation* 15: 633–642.
- Schuurkes, J.A.A.R., I.C.C. Heck, P.L.G.M. Heslen, R.S.E.W. Leuven & J.G.M. Roelofs 1986. Effects of sulphuric acid and acidifying ammonium deposition on water quality and vegetation of simulated soft water ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution* 31: 267–272.
- Schuurkes, J.A.A.R., Kok, C.J. & Den Hartog, C. 1986. Ammonium and nitrate uptake by aquatic plants from poorly buffered and acidified waters. *Aquatic Botany* 24: 131–146.
- Schuurkes, J.A.A.R., M.A. Elbers, J.J.F. Gudden & J.G.M. Roelofs 1987. Effects of simulated ammonium sulphate and sulphuric acid rain on acidification, water quality and flora of small-scale soft water systems. *Aquat. Bot.* 28: 199–225.
- Siepel, H. 1990. The influence of management on food size in the menu of insectivorous animals. In: Sommeijer, M.J. & J. van der Blom (eds) *Experimental and applied entomology*, Proc. Neth. Entomol. Soc. Amsterdam Vol I. p 69–74.

- Siepel, H. 1996. The importance of unpredictable and short-term environmental extremes for biodiversity in oribatid mites. *Biodiversity Letters* 3: 26–34.
- Sowig, P. 1989. Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia* 78: 550–558.
- Stevens, C.J., Dise, N.B., Mountford, J.O. & D.J. Gowing 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science* 303: 1876 – 1879.
- Stevens, C.J., Duprè, C., Dorland E. et al. 2010. Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. *Environmental Pollution* 158: 2940–2945.
- Stevens, C.T., Manning, P., van den Berg, L.J.L. et al. 2011. Ecosystem responses to reduced and oxidised nitrogen inputs in European terrestrial habitats. *Environmental Pollution* 159: 665–676.
- Sutton, M.A., Reis, S. & Baker, S.M.H. (eds) 2009. Atmospheric ammonia– Detecting emission changes and environmental impacts. Springer.
- Throop, H.L. & M.T. Lerdau 2004. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes. *Ecosystems* 7: 109 – 133
- Throop, H.L. 2005. Nitrogen deposition and herbivory affect biomass production and allocation in an annual plant. *Oikos* 111: 91 – 100.
- Thurston, R.V., R.C. Russo & G.A. Vinogradov 1981. Ammonia Toxicity to Fishes. Effect of pH on the Toxicity of the Un-ionized Ammonia Species. *Environmental Science & Technology*, Volume 15: 837–840.
- Tietema, A., L. Riemer, J.M. Verstraten, M.P. van der Maas, A.J. van Wijk & I. Van Voorthuysen. 1993. Nitrogen transformations in four acid forest soils subject to increased nitrogen deposition. *Forest Ecology and Management* 57: 29–44.
- Tyler, S.J. & S.J. Oremerond 1992. A review of the likely causal pathways relating the reduced density of breeding dippers *Cinclus cinclus* to the acidification of upland streams. *Environmental pollution* 78: 49–55.
- Ulrich, B. 1981. Okologische Gruppierung von Boden nach ihrem chemischen Bodenzustand. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 144: 289–305.
- Van den Berg, L.J., C.J. Peters, M.R. Ashmore & J.G.M. Roelofs 2008. Reduced nitrogen has a greater effect than oxidised nitrogen on dry heathland vegetation. *Environmental Pollution* 154: 359–369.
- Van den Berg, L.J.L., Dorland, E., Vergeer, P., Hart, M.A.C., Bobbink, R. & Roelofs, J.G.M. 2005. Decline of acid-sensitive plant species in heathland can be attributed to ammonium toxicity in combination with low pH. *New Phytologist* 166: 551–564.
- Van den Burg, A.B. 2000. The causes of egg hatching failures in wild birds studied in the Barn Owl *Tyto alba* and the Sparrowhawk *Accipiter nisus*. Dissertatie University of Nottingham.
- Van Dijk, H.F.G. 1993. Excess nitrogen deposition: a stress factor in Dutch plantation forests. PhD thesis, Univeristy of Nijmegen, The Netherlands.
- Van Ek, R. & G.J.P. Draaijers 1991. Atmospheric deposition in relation to forest stand structure. Report Dept. Of Physical Geography, University of Utrecht, The Netherlands.
- Van Noordwijk, C.G.E. 2011. Using life-history analysis to improve restoration management. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting* 22: 79–89.
- Van Noordwijk, T., P. Boer, A.A. Mabelis, W.C.E.P. Verberk & H. Siepel 2011 (subm.). Life-history strategies as a tool to identify restoration constraints: A case-study on ants in chalk grasslands. *Ecological Indicators*.



- Van Turnhout, C.A.M., R.S.E.W. Leuven, A.J. Hendriks, G. Kurstjens, A.J. van Strien, R.P.B. Foppen & H. Siepel 2010, in press. Ecological strategies successfully predict the effects of river floodplain rehabilitation on breeding birds. *River Research and Applications*.
- Van Wingerden, W.K.R.E., A.R. van Kreveld & W. Bongers 1992. Analysis of species composition and abundance of grasshoppers (Orth. Acrididae) in natural and fertilized grasslands. *Journal of Applied Entomology* 113: 138–152.
- Van Wingerden, W.K.R.E., J.C.M. Musters, & F.I.M. Maaskamp 1991. The influence of temperature on the duration of egg development in west European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia* 87: 417– 423.
- Vangenechten, J.H.D, H. Witters & O.L.J. Vandenborgh 1989. Laboratory studies on invertebrate survival and physiology in acid waters. In: Morris et al., 1989. *Acid toxicity and aquatic animals*. Cambridge University Press, 282 p.
- Verhoeven, J.T.A., Beltman, B., Dorland, E., Robat, S.A. & R. Bobbink 2011. Differential effects of ammonium and nitrate deposition on fen phanerogams and bryophytes. *Applied Vegetation Science* 14: 149–157.
- Verstraten, J.M., T. Tietema & J.C.R. Dopheide 1989. Bodemverzuring: principes en voorbeelden. *K.N.A.G. Geografisch Tijdschrift XXIII*: 251.
- Vitousek, P.M. & R.W. Howarth 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry* 13: 87–115.
- Wallis de Vries, M.F. & C.A.M. van Swaay 2006. Global warming and excess nitrogen may induce butterfly decline by microclimatic cooling. *Global change Biology* 12: 160–1626.
- Weiss, S. B. 1999. Cars, Cows, and Checkerspot Butterflies: Nitrogen Deposition and Management of Nutrient-Poor Grasslands for a Threatened Species. *Conservation Biology* 13: 1467–1486.
- Westphal, C., I. Steffan-Dewenter & T. Tschardt 2006. Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia* 149: 289–300.
- Wouters, B., M. Nijssen, J. Vogels & R. Verdonchot 2009. Eindrapport Voorbereidingsplan Kustduinen. Rapport Stichting Bargerveen, Nijmegen.
- Wuyts K. 2009. Patterns of throughfall deposition, nitrate seepage, and soil acidification in contrasting forest edges. Ph.D. thesis, Ghent University, Belgium, 202p. ISBN-number: 978-90-5989-283-5.
- Wuyts, K., A. De Schrijver, F. Vermeiren & K. Verheyen 2009. Gradual forest edges can mitigate edge effects on throughfall deposition if their size and shape are well considered. *Forest Ecology and Management* 257: 679–687.
- Wuyts, K., A. De Schrijver, J. Staelens, L. Gielis, J. Vandenbruwane & K. Verheyen 2008b. Comparison of forest edge effects on throughfall deposition in different forest types *Environmental Pollution* 156: 854–861.
- Wuyts, K., A. De Schrijver, J. Staelens, M. Gielis, G. Geudens, & K. Verheyen 2008a. Patterns of throughfall deposition along a transect in forest edges of silver birch and Corsican pine. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 449–461.