

Kennisnetwerk OBN

Naar vernatting ten behoeve van
natuurontwikkeling en -herstel binnen
Natura 2000 en Natuurnetwerk Nederland

Sturende factoren en processen die de kansrijkdom bepalen



Naar vernatting ten behoeve van natuurontwikkeling en -herstel binnen Natura 2000 en Natuurnetwerk Nederland

Sturende factoren en processen die de kansrijkdom bepalen

Ir. B.J.H.M. Possen – Royal HaskoningDHV

Drs. B. van der Weijden – Royal HaskoningDHV

Dr. J. van Dijk – Copernicus Instituut Universiteit Utrecht

Dr. H. de Mars – Royal HaskoningDHV

Prof. Dr. M. Wassen - Copernicus Instituut Universiteit Utrecht

Drs. T. van den Broek - Royal HaskoningDHV



ontwikkeling+beheer natuurkwaliteit

o+bn



©2021 IPO, Vereniging het Interprovinciaal Overleg, BIJ12, uitvoeringsorganisatie van de gezamenlijke provincies, Utrecht.

Rapport nummer 2021/OBN247-LZ
Projectnummer OBN-2019-106-LZ

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

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

*Wijze van citeren: Possen, B.J.H.M., B. van der Weijden, J. van Dijk, H. de Mars, M. Wassen en T. van den Broek, 2021. **Naar vernatting ten behoeve van natuurontwikkeling en -herstel binnen Natura 2000 en Natuurnetwerk Nederland: Sturende factoren en processen die de kansrijkdom bepalen.** Rapport nummer 2021/OBN247-LZ, Kennisnetwerk OBN, Driebergen.*

Deze uitgave is online gepubliceerd op www.natuurkennis.nl

| | |
|---------------|---|
| Samenstelling | Ir. B.J.H.M. Possen – Royal HaskoningDHV Drs. B. van der Weijden – Royal HaskoningDHV Dr. J. van Dijk – Copernicus Instituut Universiteit Utrecht Dr. H. de Mars – Royal HaskoningDHV Prof. Dr. M. Wassen - Copernicus Instituut Universiteit Utrecht Drs. T. van den Broek - Royal HaskoningDHV |
| Foto voorkant | Kleine zeggenvegetatie met moeraskartelblad en waterdrieblad in de Meppelderdieplanden. Fotograaf: M. de Mars |
| Productie | Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren (VBNE) Adres: Princenhof Park 7, 3972 NG Driebergen Telefoon: 0343-745250 E-mail: info@vbne.nl |

Voorwoord

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

in de komende decennia wordt het in delen van Nederland door klimaatverandering, stijging van de zeespiegel en bodemdaling steeds lastiger om de huidige grondwaterstand vast te houden. Ook komt door inklinking en veraarding van veen veel CO₂ vrij, waardoor de klimaatproblematiek toeneemt. Op langere termijn is dit niet houdbaar en zullen we anders moeten omgaan met ons landschap. Hierbij wordt gedacht aan vernatting, waarbij natte natuur en nattere vormen van landbouw (paludicultuur) kunnen worden ontwikkeld. Vernatting biedt ook een kans voor de duurzame instandhouding van bedreigde mesotrofe natuur als trilvenen, blauwgraslanden, veenmosrietlanden en kruidenrijke graslanden in laagveengebieden en beekdalen. Vernatting kan verzuring en aantasting door hoge stikstof-depositie tegengaan en mogelijk zorgen voor nieuwe plekken waar de habitattypen zich kunnen ontwikkelen.

Voordat er op grote schaal vernat kan worden, is meer inzicht nodig in de kansrijkdom van verschillende gebieden voor hoogwaardige natuur, om te voorkomen dat vernatting alleen maar leidt tot eutrofe moerassen.

Ondanks de gedetailleerde biogeochemische en hydrologische kennis, weten we uit de praktijk dat lang niet alle natuurherstel- en ontwikkelingsprojecten leiden tot de vooraf gedachte resultaten, zowel in positieve als in (vaker) negatieve zin. Kortom: hoe verhogen we de voorspelbaarheid van de ingrepen die we doen en voorkomen we dat vernatting alleen maar leidt tot eutrofe moerassen en ruigtevelden? Een belangrijke eerste stap is een integraal, discipline overstijgend kennisoverzicht om duidelijk te maken wat we zeker weten en wat niet. Dat is in dit onderzoek met behulp van uitgebreid literatuuronderzoek in beeld gebracht: een kennisoverzicht over het belang van biogeochemische en hydrologische factoren voor de kansrijkdom voor hoogwaardige natuur bij vernatting. Met het kennisoverzicht kan de bepaling van de kansrijkdom en risico's van vernatting voor (nieuwe) natuur verbeterd worden. Verder is dit kennisoverzicht van belang voor de nabije toekomst, om te voorkomen dat vernatting in het agrarisch veenweidegebied alleen maar leidt tot eutrofe moerassen.

Ik wens u veel leesplezier,

Teo Wams
Voorzitter van de OBN Adviescommissie

Inhoud

| | |
|--|-----------|
| Samenvatting | 5 |
| Summary | 8 |
| Dankwoord | 11 |
| 1. Inleiding | 12 |
| 1.1 Aanleiding | 12 |
| 1.2 Doel | 13 |
| 1.3 Leeswijzer | 13 |
| 2. Literatuuronderzoek | 14 |
| 2.1 Systematic literature review | 14 |
| 2.2 De Nederlandse taal | 17 |
| 2.3 De basis voor dit rapport | 17 |
| 3. Kenschets habitat- en beheertypen | 18 |
| 3.1 Blauwgraslanden (H6410) en Nat schraalland (N10.01) | 18 |
| 3.2 Overgangs- en trilvenen (H7140) | 19 |
| 3.3 Vochtig hooiland (N10.02) | 19 |
| 3.4 Kruiden- en fauna rijk grasland (N12.02) | 20 |
| 3.5 Synthese standplaatscondities | 20 |
| 3.6 De hand van de mens: bemesting, ontwatering, natuurbeheer | 21 |
| 4. Kennisoverzicht | 27 |
| 4.1 Redoxpotentiaal, pH en ionen | 27 |
| 4.1.1 Redoxprocessen | 27 |
| 4.1.2 pH en buffering | 29 |
| 4.1.3 Calcium | 30 |
| 4.1.4 IJzer | 31 |
| 4.1.5 Zwavel | 32 |
| 4.1.6 Fosfor | 32 |
| 4.1.7 Synthese redoxpotentiaal, pH en ionen | 34 |
| 4.2 Biogeochemie en vernatting | 35 |
| 4.2.1 Het samenspel van calcium, ijzer en fosfaat | 35 |
| 4.2.2 Stikstof, dat andere nutriënt | 40 |
| 4.2.3 Vernatting, inundatie en nutriëntenhuishouding | 41 |
| 4.2.4 Synthese biogeochemie en vernatting | 43 |

| | | |
|-----------|---|-----------|
| 4.3 | Wat nog meer relevant is voor vegetatieontwikkeling | 44 |
| 4.3.1 | Nutriëntenlimitatie | 44 |
| 4.3.2 | Fyto-toxiciteit | 49 |
| 4.3.3 | Bodembiota | 49 |
| 4.3.4 | Het belang van organisch fosfor | 51 |
| 4.3.5 | Plantenfysiologie en mycorrhiza | 51 |
| 4.3.6 | Synthese biotische aspecten | 53 |
| 4.4 | Kansen en risico's van vernatting voor waardevolle natuur | 54 |
| 4.4.1 | Samenvatting van de bouwstenen | 54 |
| 4.4.2 | Overzicht van kennislacunes | 56 |
| 5. | Wat zegt het literatuuronderzoek over de kansrijkdom van vernatting? | 57 |
| 5.1 | Conclusies uit het literatuuronderzoek | 58 |
| 5.2 | Wat is er nodig voor een succesvol vernattingsproject? | 60 |
| 5.3 | Aanbevelingen vervolgonderzoek | 64 |
| 6. | Literatuur | 67 |

Samenvatting

Vanuit zowel de verplichtingen volgend uit het Europese Natura 2000-netwerk, bijvoorbeeld het treffen van adequate herstel- en behoudsmaatregelen, als ook de realisatie van Natuurnetwerk Nederland, maar ook klimaatverandering, landbouwtransitie en ecosysteemdiensten zal de komende decennia op steeds grotere schaal sprake zijn van herstel van (mesotrofe) natte graslanden of de ontwikkeling daarvan op gronden die nu een andere functie hebben. Vanwege de evidente relatie tussen de mate van vernatting of verdroging en de mate van beschikbaarheid of bereikbaarheid van nutriënten voor de vegetatie is het voor het herstel van de aan matig voedselrijke condities gebonden (mesotrofe) natte graslanden niet slechts een kwestie van het opzetten van het grond- en/ of oppervlaktewaterpeil, waar dit voor natte graslanden van voedselrijke (eutrofe) condities wel soelaas biedt. Ondanks de gedetailleerde biogeochemische en hydrologische kennis, weten we uit de praktijk dat lang niet alle natuurherstel- en ontwikkelingsprojecten leiden tot de vooraf gedachte resultaten, zowel in positieve als in (vaker) negatieve zin. Kortom: hoe verhogen we de voorspelbaarheid van de ingrepen die we doen en voorkomen we dat vernatting alleen maar leidt tot eutrofe moerassen en ruigtevelden? Een belangrijke eerste stap is een integraal, discipline overstijgend kennisoverzicht om duidelijk te maken wat we zeker weten en wat niet. Dat is in dit onderzoek met behulp van uitgebreid literatuuronderzoek in beeld gebracht: een kennisoverzicht.

Vanwege het discipline overstijgende karakter en de vele relevante factoren die uiteindelijk het eindbeeld in het veld bepalen (de vegetatie) leent dit vraagstuk zich voor een zogenoemde "systematic literature review". Groot bijkomend voordeel van deze werkwijze is bovendien dat het literatuuronderzoek navolgbaar en waardenvrijer wordt en in beginsel herhaald kan worden met vergelijkbare resultaten. De bevindingen van het literatuuronderzoek zijn gedeeld en besproken in een workshop met diverse experts uit het werkveld. Tijdens deze workshop is gebleken dat de bevindingen uit het literatuuronderzoek breed gedragen worden binnen het werkveld en dat hierover dus consensus is.

Wel zijn vijf kennislacunes aan het licht gekomen:

- Onverwachte kennislacune is dat de resultaten tussen verschillende studies moeilijk tot niet te vergelijken zijn. Niet alleen omdat onvergelijkbare eenheden worden gebruikt, maar ook omdat vaak niet helder wordt gemaakt wat wordt verstaan onder "arm" of "rijk" (bijvoorbeeld "ijzerrijke kwel"). Hierdoor blijft onduidelijk of verschillende onderzoeken convergerende of divergerende resultaten rapporteren. Ook bemoeilijkt het de aggregatie naar algemeen geldende of minder locatiespecifieke mechanismen.
- Juist omdat standplaatseisen het resultaat zijn van een samenspel van factoren (bodemgesteldheid, waterkwaliteit, -kwantiteit, -oorsprong et cetera) is ons begrip van de uitkomst van de interacties op verschillende niveaus (standplaats, rhizosfeer, positionele relatie) beperkt. In zeker zin is de blik te sectoraal. Dit heeft sterke samenhang met de eerder geïdentificeerde kennislacune (ie. gebrek aan begrip van de referentiesituatie).
- Het is complex om de uitkomst van vernatting ten bate van natuurontwikkeling te voorspellen, ook als we alle mogelijke biogeochemische factoren kennen. Dat komt omdat we lang niet alle relevante interacties kunnen voorspellen (het ontbreekt aan mechanistische kennis over disciplines heen), zeker niet wanneer ook biota (inclusief de planten zelf) in het spel worden betrokken.
- Tussen de rhizosfeer en het bovengrondse plantenweefsel ligt een hele wereld aan fysiologische processen, waardoor de relatie tussen voedselbeschikbaarheid in de bodem en de concentratie voedingsstoffen in het weefsel van een individuele plant nog niet een-op-een te leggen is. Wel zijn duidelijke patronen te onderscheiden, maar is de variatie (nog) groot.
- De rol van organisch fosfor in relatie tot vegetatieontwikkeling is vrijwel onbekend, ondanks het gegeven dat aan het belang van organisch fosfor in dat licht niet wordt

getwijfeld. Dit hangt samen met de moeilijkheid om de opname door planten van vrijkomend fosfor uit organische bron te meten; het proces is beperkt tot de rhizosfeer (niet het hele bodemmonster). Daarbij concurreert de plantenwortel met micro-organismen als het gaat om opname. Voorlopig resultaat is dan ook dat duidelijk is dat organisch fosfor van belang is voor natuurlijke vegetaties, maar dat de grip op de processen nog beperkt is en in algemene zin ook geen onderdeel vormt van het "standaard" bodemonderzoek.

Het is zinvol om onderzoeks aandacht naar deze vragen uit te laten gaan, om zo de kansrijkdom van vernatting beter te kunnen voorspellen.

Onderzoek dat in het kader van OBN wordt uitgevoerd, moet in de eerste plaats relevant zijn voor het Nederlandse natuurbeheer. Een kennisoverzicht is in dat licht zelf onontbeerlijk, maar wat zegt het literatuuronderzoek over de kansrijkdom van vernatting in de praktijk? Vijf hoofdpunten; een stappenplan:

1 Belangrijk resultaat van het literatuuronderzoek is dat ieder vernattingsproject uniek is

Ondanks alle (biogeochemische) kennis, bepalen de uitgangssituatie, de ontstaansgeschiedenis, de landschapsecologische positie en de veranderingen daarin in hoge mate (mede) bepalend zijn voor de resultaten en perspectieven die onderzoeken opleveren. Deels is dat onvermijdelijk, zeker in Nederland, waar het goed zoeken is naar goed ontwikkelde voorbeelden van mesotrofe natte natuur, die we vervolgens vinden in verschillende fysisch geografische regio's, in verschillende landschapsecologische systemen, maar zeker in een volstrekt antropogeen beïnvloed en veranderd landschap. Daarbij verschillen de gemeten parameters, afhankelijk van de onderzoeksschool, tussen onderzoeken, waardoor resultaten moeilijk te vergelijken zijn. Dat staat een goed overzicht en een goed begrip in de weg. In zekere zin betreft het zonder uitzondering case-studies. "*Een kookboek voor vernatting (...) bestaat niet*" (Bobbink et al. 2007).

2 Breng de positionele relatie in kaart

Het literatuuronderzoek wijst onomstotelijk op de grote invloed van gebiedspecifieke omstandigheden als het gaat om de te verwachten uitkomst van vernatting in termen van vegetatieontwikkeling. Inzicht in de regionale en lokale hydrologie en veranderingen daarin, ontstaansgeschiedenis, stijghoogteverloop en water- en bodemkwaliteit is een onontbeerlijke eerste stap voor een kansrijk vernattingsproject. Immers, de uitgangssituatie bepalend is voor bijvoorbeeld de redoxprocessen die (gaan) spelen, maar ook voor de uitkomst van het samenspel tussen ijzer, calcium, fosfor, sulfaat en zuurstof. Kortom: benader elk gebied of terrein in aanleg individueel (maatwerk) om ten minste goed grip te krijgen op de knoppen waaraan gedraaid moet en kán worden. Een realistische ambitie voorkomt teleurstellingen. Daarbij hoort niet alleen het definiëren van een referentiesituatie, maar ook vooraf bepalen wanneer we tevreden zijn.

3 Beantwoord eerste de vraag of de hydrologie, in combinatie met beheer, op orde kan worden gebracht?

Het literatuuronderzoek liet zien dat veel, zo niet alle, biogeochemische processen worden gedreven door redoxreacties en dat de waterhuishouding hier primair en direct op van invloed is. Het is dus essentieel om na te gaan of de hydrologische situatie op orde kan worden gebracht (passend bij de positionele relatie) gezien vanuit de nagestreefde ambitie! Immers, afhankelijk van (grond)waterkwaliteit en het stijghoogteregime kunnen voedingsstoffen juist beschikbaar komen of worden vastgelegd. Tegelijkertijd bepaald het grondwaterregime ook in hoeverre andere processen, bijvoorbeeld mycorrhiza een rol spelen in zowel de fosfor- als de stikstofcyclus en daarmee ook in hoeverre planten die gebruik maken van dit mechanisme het moeilijker of makkelijker hebben. Kortom: de kansrijkdom voor vernatting is *alleen hoog*, wanneer zicht is op de hydrologische omstandigheden die horen bij het lokale voorkomen van het gewenste vegetatietype. Daarbij is vervolgens het passende beheer essentieel om ontwikkeling en instandhouding te waarborgen. Immers, vrijwel alle relevante mesotrofe graslanden hebben hun wortels in oud (extensief) agrarisch gebruik.

4 Wat is de grondwaterkwaliteit

Carbonaatbuffering, kationuitwisseling en aluminiumbuffering zijn het belangrijkste voor de zuurbuffering in een bodem en daarmee van grote invloed zijn op de pH, maar de kwaliteit van het grondwater (naast de eigenschappen van de bodem) heeft hierop grote invloed. In Nederland is grondwater lang niet altijd schoon (i.e. veel stikstof en sulfaat bevat) en/ of niet meer de grote hoeveelheid basen bevat omdat het diepe grondwater dat deze hoeveelheid bevat, niet langer tot in maaiveld reikt. Dat is een risico voor kansrijke vernattingsprojecten, primair voor gronden die veel organisch stof bevatten. Bij ontoereikende grondwaterkwaliteit worden hieruit voedingsstoffen gemobiliseerd die de hier relevante vegetatietypes buiten bereik brengen. Dat geldt met name in het laagveengebied (en venige beekdalen) en in mindere mate in kleigebieden. In dergelijke gevallen is de kansrijkdom van vernatting laag. Tegelijkertijd is de kansrijkdom van vernatting hoog, wanneer de grondwaterkwaliteit nog goed is. Dat is doorgaans het geval daar waar diepe kwel nog van invloed is in het systeem.

5 Kansrijkdom voor vernatting draait om limitatie

Het literatuuronderzoek geeft aanleiding te vermoeden dat "*limitatie*" hét sleutelwoord is als het gaat om de kansrijkdom van vernatting voor mesotrofe natuurwaarden, onafhankelijk van het nagestreefde vegetatietype. Overigens past dit goed bij de algemene ecologische theorie (e.g. gerealiseerde en potentiële niches). De hydrologische situatie, die uit het literatuuronderzoek naar voren kwam als meest belangrijk, is in zichzelf zo'n vorm van limitatie, maar is ook bepalend voor andere vormen van limitatie, bijvoorbeeld in termen van voedingsstoffen. Op hoofdlijnen is de kansrijkdom van vernatting dan ook hoog, wanneer de bij de hier relevante vegetatietypes horende (of functioneel vergelijkbare) limitatie in stand gehouden kan worden of tot stand kan worden gebracht. Dat hoeft niet altijd fosfor (P) te zijn. Het type nutriënten-limitatie verschilt tussen de hier relevante vegetatietypes, zo blijkt uit de literatuur, waarbij het belang van een lage beschikbaarheid van fosfor voor Blauwgraslanden evident is, terwijl dat voor Trilvenen een lage stikstof- én fosforbeschikbaarheid is. De variatie tussen standplaatsen is echter groot, waardoor ook hier geen *one size fits all* maatregelen aan te geven zijn. Bovendien is de relatie met biogeochemie nog niet goed begrepen.

Summary

Following European as well as Dutch nature legislation as well as climate change, changing farming practices and ecosystem services restoration and development of (mesotrophic) grasslands of high nature value, changing current land use, will be ever more urgent. Given the evident relationship between drying or rewetting of the soil and nutrient availability, restoration or development of (mesotrophic) grasslands of high nature value is not simply a matter of raising the water table. Despite our detailed, often mechanistic biogeochemical and hydrological knowledge results in the field are quite often not as expected. So how to raise the predictability of projects aimed at restoration or development of (mesotrophic) grasslands of high nature value? A necessary first step is to compile an interdisciplinary overview of available knowledge to gain insight into what is known and where further research is required. This report provides this overview.

Given the interdisciplinary nature as well as the myriad of interacting factors determining the final result in the field (i.e. the vegetation), a "systematic literature review" is a suitable method. Advantage of this method is that the literature review can be carried out in a reproducible manner, yielding objective (i.e. researcher or research school independent) results. The results from the literature review have been shared and discussed with experts from the various relevant fields in during a common workshop. From the workshop it became clear that the results were recognised in the various fields of research and that broad consensus existed for the results presented here. None withstanding five knowledge gaps were identified:

- Rather unexpected one of the results of the literature review is that among studies results are hardly ever comparable because, for example, different units are reported that cannot be compared or because workers do not state what they mean by "rich" or "poor" (e.g. soils are rich in iron). This creates confusion to an extent where it becomes nearly impossible to know whether studies are dealing with general phenomena valid for most if not all grasslands or case-specific phenomena only valid in the context of the (often single) grassland studies. This hampers our understanding of the key factors for successful restoration or development of (mesotrophic) grasslands of high nature value.
- Because the abiotic factors necessary for achieving the desired vegetation (i.e. grassland type) are the result of a complex interaction between a myriad of factors our understanding of these interactions on different levels (e.g. landscape, individual site, rhizosphere) is truly limited.
- One of the reasons why it is still difficult to predict the outcome of projects aimed at regenerating or developing grasslands of high nature values, even if all possible biogeochemical factors are known, is that we do not understand the relationship biogeochemistry has with other relevant factors such as biota (e.g. soil biota, but also the plants themselves). Biota affect the biogeochemical cycles at work and may do so in their advantage.
- Many ecophysiological processes are at work between the rhizosphere and the above ground tissue of plants. This makes it difficult to accurately predict the relationship between nutrient availability in the soil and the amount of nutrients present in plant tissue. Although clear patterns are emerging in the latest research, there is no clear mechanistic understanding.
- The role of organic phosphate in vegetation development is largely unknown, despite the common notion that it may be one of the determining factors. Such is the result of the difficulty to measure just how much phosphate plants generate from the organic pool, given that the relevant scale is the rhizosphere, not the entire soil (sample). Moreover, in the rhizosphere plants have to compete with soil biota. Current knowledge thus acknowledges the organic phosphate pool as important for the development of natural vegetation, but processes and mechanisms are not understood given that this source of phosphate is not part of the "standard" soil biogeochemical analysis. It is useful to aim further research efforts at the knowledge gaps above and in doing so increase the predictability of the efforts to regenerate or develop (mesotrophic) grasslands of high nature value.

Research carried out in the context of OBN should first and foremost contribute to improved management practices. The overview of existing knowledge across research disciplines is highly relevant in itself, but what can be concluded with respect to the effectiveness of rewetting for regenerating or developing (mesotrophic) grasslands of high nature value? Five main points:

1. Accept that every project is unique

Despite all (biogeochemical) knowledge available, current condition, land-use history, landscape context and changes therein are the main determinants for the outcome of individual studies or research projects. In line with the knowledge gap identified above, results cannot be understood without this context. For The Netherlands, this is largely inevitable, given that primary examples of (mesotrophic) grasslands of high nature value are rare and far between and as such have a widely different landscape context and are best perceived as islands in an otherwise man-made landscape. That different, largely incomparable parameters are reported depending on research school further complicates the identification of general patterns. In a way we are always looking at case-studies. Or: there is no general recipe for rewetting.

2. Be aware of the landscape context

The literature review univocally points at the relevance of site-specific, often unique conditions shaping the vegetation. Insight into regional as well as local hydrological processes and changes therein as well as land-use history and soil- and water quality is an essential first step when it comes to correctly judging the potential for developing or regenerating (mesotrophic) grasslands of high nature value. After all, together they determine the redox processes at work, but also the outcome of the complex interplay between iron, calcium, phosphorous, sulphate and oxygen. In short: it is necessary to approach each project with an open mind in order to be able to correctly identify the buttons to push for an optimal result. A realistic ambition should be formulated to prevent unnecessary disappointment. Having a realistic ambition not only entails a well-defined reference, but also consensus up front on when the project was a success.

3. Make sure the hydrological requirements of the desired vegetation can be met

From literature it became clear that most, if not all, biogeochemical processes are driven by redox processes and that soil moisture conditions and soil moisture regime are primarily and directly affecting these processes. It is therefore essential to determine up front whether or not the hydrological requirements of the desired grassland type can be met. After all, depending on groundwater quality and (fluctuations in) water table nutrients are either released or fixed. At the same time the water table determines to what extent other processes, for example mycorrhiza, affect the phosphorous and nitrogen cycles in the soil and thus how much nutrients are available for plants. In short: projects aimed at developing or regenerating (mesotrophic) grasslands of high nature value will only be successful if the hydrological requirements of the desired vegetation can be met. Management practices are subsequently of detrimental importance, given the often (extensive) agricultural origin of grasslands of high nature value.

4. What is the quality of the groundwater?

Carbonate buffering, cation exchange and aluminium buffering are the most relevant processes regulating soil pH, but the quality of the groundwater is of great importance as well. In The Netherlands the quality of the groundwater is mostly suboptimal given that it tends to be enriched with nutrient or does no longer contain the large amount of bases because deep groundwater no longer reaches the top layers of the soil where most of the roots are. This poses a risk for successful development or restoration projects, especially on organic soils. In case of insufficient groundwater quality, such soils generate large amount of nutrient preventing the development of (mesotrophic) grasslands of high nature values. In such cases changes for success are low. Conversely, if deep, base-rich groundwater still is available, changes of success tend to be high.

5. Limitation is the key

From the literature review it became clear that the key for successful restoration or development projects is "limitation", independent of the type of grassland one is aiming for. This fits well to general ecological theory (e.g. realised and potential niches). Hydrological conditions themselves may provide such limitation, but also determine different types of limitation for example nutrient availability. In general changes of success for restoring or developing grassland of high nature value through rewetting are high, if the form of limitation relevant for the desired vegetation can be realised in the field. This is not necessarily a limitation of phosphorous availability. The literature review shows that the nutrient that is limiting vegetation development depends on vegetation type. Wet meadows, for example, are known to be P-limited (which ties in well with the land-use under which they developed), while fen meadows are both N and P-limited. However, variation among sites is large and neither here a "one size fits all" solution emerged. Moreover, our understanding of the relationship of nutrient limitation, nutrients in plant tissue and biogeochemistry was identified as a knowledge gap.

Dankwoord

De auteurs bedanken de deelnemers (afkomstig uit de beheer- en onderzoekswereld) aan de workshop van 18 januari 2021. In deze workshop is het conceptrapport besproken en is er aan de hand van een aantal vragen c.q. stellingen gediscussieerd over de complexe relaties en interacties tussen ijzer, calcium, fosfaat en sulfaat in het grond- en/ of oppervlaktewater en wat deze betekenen voor (herstel van) de standplaats van vegetaties die gebonden zijn aan mesotrofe, basenrijke en vochtige tot natte condities. Deze discussie heeft een aantal belangrijke inzichten gegeven waardoor de bestaande kennis kon worden aangevuld en aangescherpt. Voorts bedanken de auteurs het OBN-deskundigenteam Laagveen- en Zeekleilandschap voor de begeleiding en het gestelde vertrouwen.

1. Inleiding

1.1 Aanleiding

Vanuit zowel de verplichtingen vanuit het Europese Natura 2000-netwerk, bijvoorbeeld het treffen van adequate herstel- en behoudsmaatregelen, als ook de realisatie van Natuurnetwerk Nederland, maar ook klimaatverandering, landbouwtransitie en ecosysteemdiensten zal de komende decennia op steeds grotere schaal sprake zijn van herstel van (mesotrofe) natte graslanden of de ontwikkeling daarvan op gronden die nu een andere functie hebben.

Ontwikkelingen in het landgebruik brachten en brengen met zich mee dat grondwaterstanden verlaagd zijn, niet alleen op de locaties waar in het verleden goed ontwikkelde natte graslanden aanwezig waren of tegenwoordig nog zijn, maar ook, als gevolg van het uitstralen van de effecten ervan, op locaties met bestaande mesotrofe (i.e. aan matig voedselrijke condities gebonden) natte graslanden. Dergelijke peilverlaging maakt locaties ongeschikt voor herstel of directe ontwikkeling van mesotrofe graslanden. Los van andere factoren die hersteld of ontwikkeld moeten worden, kan het negatieve effect van te lage grondwaterstanden alleen worden gekeerd door vernatting. Belangrijk daarbij is dat de peilverlaging vaak niet gebied specifiek is, maar samenhangt met of soms zelfs geheel afhankelijk is van ingrepen op landschapsschaal. De standplaatsfactoren worden bepaald door het ecohydrologische systeem als samenhangend geheel. We gebruiken ons landschap tegenwoordig wezenlijk anders, waardoor herstelmaatregelen op het niveau van een specifiek gebied vaak beperkt of geen soelaas bieden, maar maatregelen op het niveau van het ecohydrologisch systeem nodig zijn. Tenminste, zonder allerlei technische kunstgrepen. Dat geldt voor zowel behoud als ontwikkeling. Het is van belang om het grotere geheel niet in de details te verliezen.

Vanwege de evidente relatie tussen de mate van vernatting of verdroging en de mate van beschikbaarheid of bereikbaarheid van nutriënten voor de vegetatie is het voor het herstel van de aan matig voedselrijke condities gebonden (mesotrofe) natte graslanden niet slechts een kwestie van het opzetten van het grond- en/ of oppervlaktewaterpeil, waar dit voor natte graslanden van voedselrijke (eutrofe) condities wel soelaas biedt.

Vernatting betekent een verandering van standplaatsfactoren. De relatie tussen standplaatsfactoren en vegetatieontwikkeling is sinds de jaren zeventig van de vorige eeuw een zelfstandig onderzoeksveld, van waaruit steeds meer diepgravende ecohydrologische en biogeochemische kennis is gegenereerd. In die tijd is veel kennis met betrekking tot de relatie tussen vegetatieontwikkeling en -herstel, hydrochemie en biogeochemie verzameld (Kemmers en Jansen 1980; Sah et al. 1989; Verhoeven et al. 1994; de Mars et al. 1996; Wassen et al. 2005; van Dijk 2006; Smolders et al. 2006; van Dijk et al. 2007, 2009; Kooijman et al. 2009; Cirkel et al. 2010; Kemmers et al. 2010; Lamers et al. 2012; Cusell et al. 2014a; Jabłońska et al. 2014; Lamers et al. 2015; Goldstein et al. 2019; Klimkowska et al. 2019), ook in OBN-context (Cusell et al. 2013; Mettrop et al. 2015; Emsens et al. 2016a; De Mars et al. 2017; Van Diggelen et al. 2018). Naast zeer gedetailleerde kennis over de biochemische processen bepalend voor ontwikkeling, behoud en herstel van waardevolle (natte) natuur, volgt uit dit onderzoek -naast relevantie van stikstof (N)- en fosfor (P)- limitatie- een centrale rol voor organisch materiaal. Zoveel volgt ook uit werk dat verzet is in aanpalende werkvelden (Patrick en Khalid 1974; Reddy en Patrick 1975; Sah en Mikkselsen 1986; Gerke 1993).

Ondanks de gedetailleerde biogeochemische en hydrologische kennis, worden we in het veld nog steeds verrast. Recent bijvoorbeeld in het Meppelerdiep (Kooijman et al., 2020). Verrassingen zijn natuurlijk mooi, maar ook wat onpraktisch gezien de grote opgave -die bovendien in een stroomversnelling lijkt te geraken- waarvoor het Nederlandse natuurbeheer- en beleid zich de

komende tijd gesteld ziet. Bovendien weten we uit de praktijk dat lang niet alle natuurherstel- en ontwikkelingsprojecten leiden tot de vooraf gedachte resultaten, zowel in positieve als in (vaker) negatieve zin. Kortom: hoe verhogen we de voorspelbaarheid van de ingrepen die we doen en voorkomen we dat vernatting alleen maar leidt tot eutrofe moerassen en ruigtevelden? Opvallend is dat een integraal, discipline- maar ook gebiedsoverstijgend kennisoverzicht ontbreekt. Met een dergelijke kennisoverzicht voor zoetwatersystemen als vergezocht, gaat dit onderzoek aan de slag met de hoofdvraag:

"Wat zijn de kansen en risico's van vernatting voor waardevolle natuur onder verschillende biogeochemische en hydrologische condities?"

Dit kennisoverzicht kan vervolgens gebruikt worden voor de duurzame instandhouding van hoogwaardige natuur waar vernatting nodig is om verzuring en aantasting door overmatige depositie van stikstof tegen te gaan, maar ook om kansen voor de ontwikkeling van hoogwaardige natuur binnen het natuurnetwerk niet onnodig te laten liggen.

1.2 Doel

Om de hiervoor gestelde vraag te kunnen beantwoorden, is een overzicht van de bestaande kennis hét middel. Dat is dan ook het doel van deze rapportage: het maken van een kennisoverzicht, gebaseerd op bestaande literatuur en één werksessie met experts uit het werkveld met betrekking tot het belang van biogeochemische en hydrologische randvoorwaarden voor hoogwaardige natuur bij vernatting in zowel het laagveen- en zeekleigebied als de beekdalen. Met het kennisoverzicht kan de bepaling van de kansrijkdom en risico's van vernatting voor (nieuwe) natuur verbeterd worden. Verder is dit kennisoverzicht van belang voor de nabije toekomst, om te voorkomen dat vernatting in het agrarisch (veenweide)gebied leidt tot teleurstellingen.

Dit OBN-onderzoek werkt ad ultimum toe naar handvatten voor de beheerder die zich gesteld ziet voor de ontwikkeling of het behoud van mesotrofe natte graslanden.

1.3 Leeswijzer

Na deze inleiding lichten we in het tweede hoofdstuk de aanpak van het literatuuronderzoek toe. Het derde hoofdstuk beschrijft de relevante habitat- en beheertypen die tot de scope van dit onderzoek behoren. De opbrengst van het literatuuronderzoek is in het vierde hoofdstuk samengebracht tot het kennisoverzicht. Het vijfde hoofdstuk identificeert de kennislacunes.

2. Literatuuronderzoek

Het eerste hoofdstuk heeft duidelijk gemaakt dat het bieden van een literatuuroverzicht om te komen tot een kennisoverzicht de belangrijkste bouwsteen is voor deze rapportage. In dit kennisoverzicht staat het belang van biogeochemische en hydrologische factoren voor de kansrijkdom voor hoogwaardige natuur bij vernatting centraal. Het gaat dan om kennis over de ingewikkelde, maar cruciale rol en interactie van calcium (Ca), ijzer (Fe), zwavel (S) en fosfor (P), afhankelijk van en beïnvloed door pH, zuurstof (O₂), hydrologie (kwaliteit, kwantiteit, fluctuatie en herkomst), organisch stofgehalte en samenstelling populatie bodemmicro-organismen én (depositie van) stikstof (N)- en zwavelverbindingen, bij vernatting in het laagveenlandschap, beekdalen en het agrarisch (veenweide)gebied.

Onmiddellijk valt op dat deze vraag de verschillende positionele relaties omvat (van Wirdum 1979). Zo is de landschapsecologische positie van belang voor herkomst en kwaliteit van het grondwater (kalk- en ijzerrijkdom, zwavelgehalte bijvoorbeeld), terwijl de vegetatieontwikkeling met name bepaald wordt door de heersende factoren op de directe standplaats, die op haar beurt weer beïnvloed wordt door biologische interacties in de rhizosfeer maar ook (historische) antropogene uitnutting. In dat opzicht kent de hier gestelde vraag een lange onderzoekstraditie, waarbij in de jaren tachtig en negentig van de vorige eeuw veel nadruk lag op hydrologie, landschapsecologie en limitatie en vanaf circa 2000 sterk op biogeochemie, terwijl recent meer nadruk komt te liggen op de invloed van de rhizosfeer. Daarbij is het onderwerp veelomvattend, zijn publicaties vaak sectoraal, is de methodiek per periode en onderzoek anders, gaat het vaak om casestudies en is de ontsluiting van relevant werk, zeker wanneer gepubliceerd in het Nederlands, niet optimaal. Dat belemmert het krijgen en houden van overzicht, zeker als het gaat om effectiviteit van getroffen maatregelen en de doorvertaling van onderzoek naar natuurherstel, -ontwikkeling en -beleid (Pullin en Knight 2001). Dit terwijl juist OBN-onderzoek moet leiden tot voor de beheerder en beleidsmaker bruikbare informatie. Dat ligt dan ook besloten in de vraag die aan dit onderzoek is gesteld.

Om in een literatuuronderzoek aan voorgaande recht te doen is een open en brede blik zowel wat betreft de facetten van het onderwerp, als de herkomst van het onderzoek (natuurontwikkeling, landbouw et cetera), essentieel. Daarmee leent dit vraagstuk zich voor een zogenoemde "systematic literature review". Hoewel ontwikkeld voor de medische wetenschap, past deze manier juist bij het ecologisch werkveld (Stewart et al. 2005; Pullin en Stewart 2006; Mengist et al. 2020) en is ook hier toegepast¹. Groot bijkomend voordeel van deze werkwijze is bovendien dat het literatuuronderzoek navolgbaar en waardenvrijer wordt en in beginsel herhaald kan worden met vergelijkbare resultaten. De hand van de uitvoerende wordt kleiner, iets dat goed past bij het inmiddels wat sectorale karakter van dit onderwerp.

2.1 Systematic literature review

Doel van een literatuuronderzoek kan nooit zijn om volledig te zijn, maar wel om in het licht van de vraag objectief en voldoende volledig te zijn. Daarom is het literatuuronderzoek uitgevoerd aan de hand van de aanbevelingen en het stappenplan beschreven in Mengist et al. (2020) en Pullin en Stewart (2006), waarbij is geprobeerd een zo breed mogelijk spectrum aan mogelijk relevante artikelen boven water te krijgen en zo min mogelijk vooraf uit te sluiten.

¹ Een van de doelen van een systematic review is om de achterliggende data uit de studies die aan de gedefinieerde criteria voldoen te gebruiken om beheer- en beleidsadviezen aan te scherpen. Hoewel veel studies zich baseren op in beginsel publiek toegankelijke data, zeker de hier relevante OBN-onderzoeken, bleek dit voor betrokkenen een stap te ver voor dit onderzoek.

Om het onderzoek verder te objectiveren, is de uiteindelijke zoekopdracht gedefinieerd met behulp van een "keyword co-occurrence network" (Grames et al., 2019) en het bijbehorende R-pakket "litsearchr" (Grames et al., 2020).

De methodiek volgend, start het onderzoek met het definiëren van de vraag. Die was aan de voorkant meegeven, namelijk (hoofdstuk 1):

"Wat zijn de kansen en risico's van vernatting voor waardevolle natuur onder verschillende biogeochemische en hydrologische condities?"

waarbij verder werd opgemerkt dat het meer specifiek gaat om biogeochemische en hydrologische factoren voor de kansrijkdom voor hoogwaardige natuur bij vernatting. In lijn met het doel van de onderzoeksvraag (paragraaf 1.2) is gekozen voor een brede definitie van de zoekstrategie, ook passend bij literatuuronderzoek in het eco(hydro)logisch werkveld (Stewart et al. 2005). Concreet is de vraag vertaald naar een groot aantal zoektermen, waardoor het aantal gevonden studies groter wordt, maar de specificiteit van de afzonderlijke literatuurbronnen lager. Deze manier van trechters vraagt significant meer inzet, maar betreft zo veel mogelijk potentieel relevante bronnen (landschapsecologie, biogeochemie, landbouw et cetera).

De zoekwoorden zijn initieel gebaseerd op de in het licht van de vraag meest recente OBN-onderzoeken (Cusell et al. 2013; Mettrop et al. 2015; Emsens et al. 2016a; De Mars et al. 2017; Van Diggelen et al. 2018), verdeeld naar de zoekdomeinen "Biogeochemie" (inclusief hydrologie) en "Vegetatie- en Landschapstype". Deze zoekdomeinen zijn gebruikt om de boolean-formule overzichtelijk vorm te geven. Het aantal meegenomen zoektermen werd alleen beperkt door de grenzen die de gebruikte databases daaraan stelde (Tabel 2.1), ofwel 200 karakters. De zoekwoorden zijn samengebracht in de volgende initiële zoekopdracht:

((iron OR phosph* OR calc* OR sulph* OR sulf* OR "N:P:K" OR "soil biota" OR biogeoc* OR hydrolog*) EN ("fen" OR mire* OR meadow*) NOT (tropic* OR marsh* OR salt*))*

Deze zoekopdracht is vervolgens in de in Tabel 2.1 opgenomen referentiedatabases gebruikt, waarbij gezocht is op titelwoorden van artikelen waarvan een Engelse titel is geïndexeerd (daarmee is de opdracht dus niet beperkt tot publicaties in de Engelse taal, maar bevatte deze ook onder meer Duits-, en Franstalige artikelen). De 997 zo gevonden unieke artikelen zijn vervolgens gebruikt om met behulp van "litsearchr" te komen tot de definitieve zoekopdracht. Het proces en de verantwoording daarvan is gedetailleerd beschreven in Grames et al. (2019) en wordt hierna beknopt toegelicht. Doel is om na te gaan welke woorden het best passen bij het onderzoeksveld, (bijna) zónder dat de achtergrond van de onderzoekers hierin een rol speelt.

Tabel 2.1. Gebruikte databases en gevonden artikelen per zoekopdracht.

Table 2.1 Reference databases used and number of articles found for each query.

| Database | Initiële zoekopdracht | Definitieve zoekopdracht |
|---|-----------------------|--------------------------|
| Web of Science | 326 | 486 |
| Scopus | 437 | 574 |
| JSTOR1 | 896 | 91 |
| BASE2 | 107 | 0 |
| Aantal studies na verwijderen duplicaten | 997 | 754 |

1: Alleen de eerste 250 artikelen zijn meegenomen

2: Gezocht is op het werkveld ecologie

Als eerste stap, om later te kunnen verifiëren of de uiteindelijke zoekopdracht goed zijn werk deed, is een viertal artikelen gedefinieerd, die ten minste gevonden zouden moeten worden met de uiteindelijke, definitieve zoekopdracht. Gekozen is voor (Grootjans et al. 2006; van Dijk et al. 2012; Kügler et al. 2019; Kooijman et al. 2020a).

De basis is een lijst van woorden die bestaat uit de titel en de samenvatting van alle 997 gevonden unieke artikelen, waarbij woorden zijn opgenomen die in minimaal twee artikelen voorkwamen en twee woorden lang waren (uitgezonderd "de", "een" en dergelijke). Aan deze lijst zijn alle "keywords" die in minimaal twee van de 997 artikelen voorkwamen toegevoegd. Samen leveren zij het "keyword co-occurrence network" waaruit een lijst met zoekwoorden kan worden gegenereerd. Hiertoe zijn de 40 % vaakst voorkomen woorden of combinaties daarvan als relevant beschouwd. Alle 189 zo gevonden zoekwoorden zijn door twee personen onafhankelijk van elkaar gewaardeerd op relevantie (conform de adviezen van Pullin en Stewart, 2006) en daarna toegekend aan de categorieën "Biogeochemie" (inclusief hydrologie) en "Vegetatie- en Landschapstype". De relevante en gecategoriseerde zoekwoorden zijn vervolgens gebruikt om, met behulp van "litsearchr", de definitieve zoekopdracht te genereren. Deze luidde als volgt:

((calcium OR geochemistri* OR hydrolog* OR iron* OR nitrogen* OR "organ* carbon*" OR "organ* matter*" OR phosphat* OR phosphorus* OR rewet* OR "water* level*" OR "water* tabl*") EN (fen OR meadow* OR wetland*))*

Omdat het onderzoek aan bacteriën en schimmels in deze context nog jong is (al heeft dit onderwerp in landbouwkundige zin tot de jaren zestig van de vorige eeuw wel ruim aandacht gehad), vielen deze buiten de boot, terwijl ze als "jong onderzoeksveld" wel van belang kunnen zijn in het licht van deze vraag. Daarom is de term "soil biota" ook toegevoegd. Vanwege de al eerder genoemde eisen aan de lengte van de zoekopdracht in de gebruikte databases is de door "litsearchr" gegenereerde formule, zonder verlies van informatie, korter geformuleerd tot de definitieve zoekopdracht, namelijk:

(("soil biota" OR "organic matter" OR calcium OR biogeochem OR hydrolog* OR iron OR nitrogen OR phosph* OR rewet*) EN ("fen" OR meadow* OR mire*) NOT (tropic* OR marsh* OR salt* OR alpin* OR stepp* OR tibet*))*

Daarbij is ervoor gekozen om artikelen die ecosystemen behandelen die ver buiten de hier relevante context liggen en ecohydrologisch onvergelykbaar functioneren al in de zoekopdracht te filteren (NOT). De definitieve zoekopdracht is vervolgens in dezelfde databases ingegeven (Tabel 2.1), om zo tot de definitieve lijst artikelen te komen die gebruikt is om de onderzoeksvraag te beantwoorden.

Om na te gaan of de gebruikte definitieve zoekopdracht voldoende goed werkt (Grames et al., 2019), is zoals gezegd nagegaan of vooraf gedefinieerde artikelen (Grootjans et al. 2006; van Dijk et al. 2012; Kügler et al. 2019; Kooijman et al. 2020a) ook daadwerkelijk in de dataset aanwezig waren; de score was 100 %.

De 754 unieke artikelen (Tabel 2.1) zijn vervolgens door twee personen afzonderlijk gewaardeerd op relevantie uitgaande van titel en samenvatting (Pullin en Stewart 2006). Daar waar de oordelen niet overeenkomstig waren, is in overleg gekomen tot een unaniem oordeel. Dit leverde een lijst van 238 artikelen, die allemaal inhoudelijk zijn beoordeeld.

2.2 De Nederlandse taal

Bovenstaande methodiek leent zich niet voor artikelen gepubliceerd in Nederlandse bronnen, die niet voorzien zijn van een titel in de Engelse taal of die niet geïndexeerd worden in de gebruikte databases. Denk aan De Levende Natuur, Landschap, OBN-onderzoeken en dergelijke. Daarom zijn de indices van De Levende Natuur, H2O, Natuurhistorisch Maandblad, Landschap, Vakblad Natuur Bos Landschap, Research@WUR en Natuurtijdschriften afzonderlijk benaderd.

Bij het benaderen van die indices bleek de onder paragraaf 2.1 beschreven zoekopdracht onbruikbaar. Niet vanwege een taalbarrière, maar omdat de genoemde indices niet op dezelfde manier met behulp van een (uitgebreide) boolean-formule doorzocht kunnen worden. Daarom is elke database bevraagd op de afzonderlijke zoektermen, waarbij de gevonden artikelen direct zijn beoordeeld op relevantie.

Dit heeft geleid tot het toevoegen van 24 additionele studies. Bedenk daarbij dat een Nederlands artikel vaak een internationale tegenhanger heeft, bijvoorbeeld (Kooijman et al. 2020a) en (Kooijman et al. 2020b), die hetzelfde onderzoek behandelen. Daaraan zijn verder toegevoegd relevante onderzoeksrapporten uit de eigen bibliotheek.

Dat de Nederlandse artikelen in de basis minder goed ontsloten zijn, is jammer. Relevant, zeker ouder onderzoek blijft zo verborgen, waardoor nieuwe resultaten niet of minder goed in context kunnen worden geplaatst.

2.3 De basis voor dit rapport

De in paragraaf 2.1 en 2.2 doorlopen stappen leveren een lijst van 269 artikelen die allemaal inhoudelijk zijn beoordeeld. Daarvan zijn 147 artikelen relevant gebleken in de context van de hier voorliggende vraag. Die zijn waar nodig aangevuld met het bekende citatie- dan wel sneeuwbal-zoeken. Zo is het goed gebruik om terug te gaan naar de originele bron, bijvoorbeeld. Dat betekent dan ook automatisch dat niet alle 147 artikelen terug te vinden moeten zijn in de literatuurlijst. Doel van dit onderzoek is tenslotte niet het genereren van een zo lang mogelijke literatuurlijst. Onderzoeken die eerder onderzoek bevestigen, bijvoorbeeld, hoeven niet afzonderlijk geciteerd te worden, omdat volstaan kan worden met het originele werk. Alle doorgenomen artikelen hebben met de gevolgde werkwijze uiteraard wel een rol gehad in het tot stand komen van deze rapportage.

3. Kenschets habitat- en beheertypen

In dit onderzoek staat de vraag centraal hoe verschillende biogeochemische en hydrologische condities die cruciaal zijn voor de trofiegraad van het ecosysteem door vernatting worden beïnvloed en hoe dit doorwerkt in de kansrijkdom voor waardevolle mesotrofe (tot oligotrofe) aan basenrijke en vochtige tot natte condities gebonden vegetaties. Natuurlijk denken we dan in de eerste plaats aan voor de Habitatrichtlijn relevante natuurwaarden in het laagveengebied² als Trilvenen (H4170A), Blauwgraslanden (H6410) en Veenmosrietlanden (H7140B), maar breder ook aan de voor Natuurnetwerk Nederland belangrijke beheertypen Nat schraalland (N10.01), Vochtig hooiland (N10.02) én Kruiden- en faunarijke grasland (N12.02). Dit laatste beheertype is van de hier genoemde types het minst kritisch als het gaat om standplaatseisen, waardoor vernatting vaak geen herstelmaatregel voor dit type is. In de praktijk wordt het toegekend waar vernatting of voldoende verschraling niet binnen bereik kunnen komen. Het wordt dan gezien als het "hoogst haalbare", maar kan ook het startpunt van een ontwikkeling zijn.

Hieronder volgt voor elk van de hierboven genoemde verzamelingen van vegetatietypes -zowel Habitattypen als beheertypen worden gedefinieerd op basis van vegetatietypes die zeker ook overlappen, bijvoorbeeld Blauwgrasland (H6410) en Nat schraalland (N10.01)- een korte kenschets gegeven.

3.1 Blauwgraslanden (H6410) en Nat schraalland (N10.01)

Natte schraallanden, waar ook de Blauwgraslanden toe behoren, zijn zeer soortenrijke hooilanden die zijn ontstaan als gevolg van het oude, extensieve gebruik van (tegenwoordig) laagproductieve, graslanden met hoge grondwaterstanden (de Vries 1953a). Zo kwam Blauwgrasland in de laagveengebieden vooral voor in klei-op veenpolders en boezemlanden in West Nederland (onder andere Alblasserwaard Zegveld (ZH-Utr.) en Noord-Nederland (bijvoorbeeld Akkemarijp, Rottige meente (Fr).

De soortensamenstelling is sterk afhankelijk van de standplaats (i.e. bodem, hydrologie en geografische ligging en bij gevolg het beheer); in de verschillende fysisch geografische regio's hoort dan ook een ander beeld bij Blauwgrasland. Toch zijn het altijd kruiden- en zeggenrijke vegetaties, vaak op de overgang naar rietlanden (e.g. H7410) of (moeras)heide.



Foto 3.1. Beeld dat past bij Nat schraalland (N10.01). Foto: M. Zekhuis. Stichting Saxifraga.

Photo 3.1. Impression of a wet meadow. Image: M. Zekhuis. Stichting Saxifraga.

² Hoewel enkele van de hier behandelde verzamelingen van vegetatietypes zeker ook gevonden kunnen worden in andere fysisch geografische regio's, bijvoorbeeld de duinen, beperkt dit onderzoek zich tot het laagveen- en zeekleigebied (en beekdalen). De beschrijvingen beperken zich dan ook tot deze regio's, andere regio's blijven mede omwille van de leesbaarheid buiten beschouwing.

Gemene deler voor de standplaatscondities van Blauwgrasland is dat het gaat om matig voedselarme, matig zure tot basische bodems die 's winters plasdras staan en 's zomers oppervlakkig uitdrogen (Westhoff et al. 1973; Schaminée et al. 1995; Bal 2001; BIJ12 2021).

Meer in detail ligt zuurgraad van de bodem onder Blauwgrasland tussen (4,5)5,0 en 6,5 (pH-H₂O). De bodem is matig voedselarm tot licht voedselrijk en laat een productie toe van 1 tot 4,5 ton ds-1 ha-1 j-1. Die productie was vroeger vaak gelimiteerd door fosfaat (Pegtel 1983) of er was sprake van co-limitatie door fosfaat en stikstof (van Duren, 2000). De voorjaarsgrondwaterstand (GVG) ligt tussen 5 centimeter boven tot 25 centimeter beneden maaiveld (Bal 2001; Hennekens et al. 2001; Runhaar et al. 2009).

3.2 Overgangs- en trilvenen (H7140)



Foto 3.2. Beeld dat past bij Veenmosrietland. Foto: H. Dekker. Stichting Saxifraga.

Photo 3.2. Impression of a fen meadow Image: H. Dekker. Stichting Saxifraga.

Onder deze wat brede noemer vinden we soortenrijke veenbegroeiingen die verschillende fasen in het verlandingsproces aanduiden en met name in het laagveengebied voorkomen. Als gevolg van verlandingsprocessen (open water, oever, helofyten) ontstaat uit open water Trilveen (H7140A); slaapmosrijke vegetaties met een dominantie van zeggen die (in het laagveengebied) ontwikkelen op een 20 tot 70 centimeter dikke kragge die op het water drijft. In het laagveengebied gaat het vaak om open water dat is ontstaan na vervening. Als gevolg van het dikker en stabielere worden van de kragge gaat het Trilveen (H7140A), onder voortdurend maaibeheer (e.g. de Vries, 1953), mettertijd over in Veenmosrietland

(H7140B). Kenmerkend daarvoor zijn de gesloten moslaag waar veenmossoorten de boventoon voeren. Hieruit tekent zich ook een verandering naar meer zure standplaatscondities af. Verzuring die door toenemende regenwaterinvloed aan de oppervlakte begint is dan ook een natuurlijk proces in laagveensystemen (Westhoff et al. 1973; Schaminée et al. 1995; Bal 2001; BIJ12 2021).

De bodem is matig voedselrijk en heeft een zuurgraad van 5,0-7,5 (pH-H₂O) voor Trilveen en 4,5-5,0 (pH-H₂O) voor Veenmosrietland, al bestaat overlap omdat beide types uit elkaar ontstaan. Essentieel voor beide types zijn permanent hoge, stabiele waterstanden; 10 centimeter boven tot 10 centimeter onder maaiveld (Bal 2001; Hennekens et al. 2001; Runhaar et al. 2009).

3.3 Vochtig hooiland (N10.02)

Net als de Natte schraallanden, is ook Vochtig hooiland (N10.02) oud boerengrasland. In vergelijking met Natte schraallanden zijn ze wisselvochtiger en voedselrijker. Het zijn bijzonder bloemrijke graslanden, vaak geel van soorten als Dotterbloem (*Caltha palustris*), Waterkruiskruid (*Jacobaea aquatica*), boterbloemen (*Ranunculus* spp.) en Moerasrolklaver (*Lotus pedunculatus*). In het verleden waren dit de meest belangrijke graslanden voor de agrarische praktijk (Westhoff et al. 1973; Schaminée et al. 1995; Bal 2001; BIJ12 2021).

Vochtig hooiland komt voor onder vochtige, matig voedselrijke en gebufferde condities. In het laagveengebied is het grondwaterregime van doorslaggevend belang: gemiddeld 20-30 centimeter onder maaiveld, waarbij alleen in de zomer de grondwaterstand beperkt daalt (Bal 2001; Hennekens et al. 2001; Runhaar et al. 2009).



Foto 3.3. *Beeld dat past bij Vochtig hooiland (N10.02). Foto: H. Dekker. Stichting Saxifraga*

Photo 3.3. *Impression of a wet meadow. Image: H. Dekker. Stichting Saxifraga*



Foto 3.4. *Beeld dat past bij Kruiden- en faunarijk grasland (N12.02). Foto: W. van Kruijsbergen. Stichting Saxifraga*

Photo 3.4. *Impression of mesotrophic meadow. Image: W. van Kruijsbergen. Stichting Saxifraga*

3.4 Kruiden- en fauna rijk grasland (N12.02)

Kruiden- en faunarijke graslanden zijn voedselrijker en droger in vergelijking met de hiervoor besproken vegetaties, maar niettemin zeer kruidenrijk. Vegetatiekundig is dit type breed gedefinieerd: allerlei verbonden van graslandvegetaties zoals kamgrasvegetaties of de meer algemene witbolgraslanden kunnen onderdeel zijn van dit beheertype, waarin ook ruigte en struweel kunnen voorkomen. Het is geen kritisch beheertype als het gaat om abiotiek: het komt voor op diverse bodems, van vochtig tot droog en heeft doorgaans een (matig) voedselrijk karakter, maar is zeker niet hypertroof (Bal 2001; BIJ12 2021).

Toch is het areaal de laatste decennia enorm afgenomen door de gangbare landbouwpraktijk, namelijk sterke bemesting gecombineerd met periodiek doodspuiten van de grasmat en opnieuw inzaaien met hoogproductieve grasvariëteiten. Kruiden- en faunarijk grasland kan onder specifieke omstandigheden een tijdelijke fase zijn als de benodigde abiotische omstandigheden voor schraallanden (N10.01, N10.02) niet of nog niet gerealiseerd kunnen worden. In die zin is Kruiden- en faunarijk grasland (N12.02) te zien als een opstap naar bijvoorbeeld Vochtig hooiland (N10.02), mits ook grondwater- en basentoestand dat toelaten (Bax en Schippers 1998).

3.5 Synthese standplaatscondities

In voorgaande paragrafen is telkens kort ingegaan op het grondwaterregime, de voedselrijkdom en de pH van de standplaats waar de verschillende habitat- en beheertypen voor zover bekend optimaal kunnen ontwikkelen. In Tabel 3.1 is deze informatie samengevat, waarbij voedselrijkdom is uitgedrukt in termen van Olsen-P en P-totaal. Dit omdat deze twee parameters in geval van natuurontwikkeling sinds globaal de eeuwwisseling gangbaar zijn geworden als het gaat om natuurontwikkeling (maar zie onder meer Sival en Chardon (2002) voor een vergelijking tussen verschillende manieren om fosfaat uit te drukken in relatie tot natuurontwikkeling).

Tabel 3.1 geeft daarmee een overzicht van de belangrijkste bekende standplaatscondities, ook in het licht van natuurontwikkeling.

Voor sulfaat in grondwater bestaat vooraansnog geen overzicht per Habitat- of beheertype. Die gegevens zijn dan ook in Tabel 3.1 niet opgenomen. Indicatief kunnen concentraties onder de 250 $\mu\text{mol/l}$ als kwalitatief goed worden beschouwd, concentraties tot 500 $\mu\text{mol/l}$ als matig en daarboven als slecht kwaliteit. Vooral in natte systemen met veel organische stof (e.g. veengebieden) dreigt dan interne eutrofiëring.

Tabel 3.1. Referentiewaarden voor de Gemiddeld Voorjaars Grondwaterstand (GVG), Gemiddeld Laagste Grondwaterstand (GLG), Olsen-P ($\mu\text{mol L}^{-1}$) en Totaal-P (mmol L^{-1}) voor de nagestreefde natuurbeheertypen waar mogelijk en relevant toegespitst op het laagveengebied (Bal 2001; Hennekens et al. 2001; De Becker 2004; Ertsen et al. 2005; Bobbink et al. 2007; Runhaar et al. 2009; Aggenbach et al. 2017). GLG en GVG uitgedrukt in centimeter beneden maaiveld (cm -mv). Een negatieve waarde geeft daarmee een waterstand boven maaiveld.

Table 3.1. Reference values for the average water table in spring (GVG) and summer (GLG), Olsen-P ($\mu\text{mol L}^{-1}$) en Total-P (mmol L^{-1}) for the relevant meadow vegetations where possible specific for the regions (Bal 2001; Hennekens et al. 2001; De Becker 2004; Ertsen et al. 2005; Bobbink et al. 2007; Runhaar et al. 2009; Aggenbach et al. 2017). GLG and GVG in centimetre below surface level (cm -mv).

| Habitat- en beheertype | GVG (cm -mv) | GLG (cm -mv) | Grondwater invloed | pH-H ₂ O | Olsen-P ($\mu\text{mol L}^{-1}$) | Totaal-P (mmol L^{-1}) |
|--|-----------------|----------------|---|---------------------|------------------------------------|-----------------------------------|
| Blauwgrasland (H6410) | 0-25 | 40-80 | Ja, (matig)basenrijk¹ | 5,0-6,5 | 100 – 300 (500) | <5 |
| Nat schraalland (N10.01) | -5 - 20 | 20-60 | Ja, basenarm | 4,5-6,5 | 100 – 300 (500) | <5 |
| Overgangs- en trilveen (H7140) | -10 - 10 | | Ja, (zeer) basenrijk¹ | 5,-7,5 | 100 – 300 | <5 |
| Vochtig hooiland (N10.02) | 5 -20 | < 80 | Ja, basenrijk¹ | 5,0-7,0 | 300 - 800 | <8 |
| Kruiden- en faunarijk grasland (N12.02) | >40 | >60 | - | >5 | >1000 - < 2500 | >10 - <50 |

¹ Schoon, niet verrijkt oppervlaktewater kan deze functie onder voorwaarden overnemen (Mettrop et al. 2015), vergelijkbaar met de vroegere praktijk van bevloeiing (Baaijens et al. 2011).

3.6 De hand van de mens: bemesting, ontwatering, natuurbeheer

Alle hierboven beschreven vegetaties zijn voor hun ontstaan én behoud afhankelijk van gebruik of uitnutting (de Vries 1953b, 1953a, 1953c; Westhoff et al. 1973; Bal 2001; Veen en Aavik 2009) en specifieke standplaatscondities. Dat betekent tegelijkertijd dat de referentievegetaties waaraan de kwaliteit van een (al dan niet herstelde) vegetatie wordt afgemeten daarvan óók afhankelijk is (Geerts en Oomes 2000).

Blauwgraslanden ontstonden als gevolg van het gevoerde maaibeheer, in combinatie met een lichte mate van ontwatering. Trilvenen en Veenmosrietlanden ontstonden vanuit maaibeheer van vegetaties ontstaan na verlanding van door vervening ontstaan open water. Natte schraallanden en Vochtige hooiland ontstonden als gevolg van het hooilandbeheer. Het oude beheer ging niet alleen om hooien en mesten. Er was nadrukkelijk ook sprake van doelbewuste ontwatering, hoe primitief dan ook (onderhoud begreppeling, polderpeilen).

Dat geldt ook voor vochtige hooilanden al was de verschraling daar veel minder extreem dankzij meststoffen en/of inundaties met mineraalrijker (beek)water. Zeker in de beekdalen speelde bevoeiing ook een rol (Burny 1999; Baaijens et al. 2011). Vaak valt het gebruik en de uitnutting onder de noemer oud agrarisch beheer.

Is uitnutting relevant voor botanisch waardevolle, natte graslanden?

Wat betekent "oud agrarisch beheer"? Alle beschikbare (bruikbaar te maken) gronden waren onderdeel van het bedrijf, werden gebruikt, maar gebruik kenmerkte zich door kleinschaligheid en de balans tussen inspanning, noodzaak en opbrengst (Wolf 1992; Burny 1999; Veen en Aavik 2009; Verdonk 2016). De natste gronden stonden niet hoog op de lijst voor het ontvangen van de kostbare mest, maar kregen wat over was (en dus niets als er niets over was). Mest werd destijds overigens toegediend in vaste, sterk organische vorm die bijvoorbeeld stikstof veel langzamer vrijgaf in vergelijking met kunst- of drijfmest (eg. Ehlert et al. 2004). De natte omstandigheden en bij gevolg lage hooiproductie van deze gronden maakten dat ze vaak niet nodig waren om in de hooibehoeft te voorzien en dus ongemoeid gelaten werden. Vegetatie- en bodemontwikkeling konden hun gang gaan, totdat de hooibehoeft weer toenam. Dan werden de gronden weer even in beheer genomen. De noodzakelijke kleinschaligheid van dit landgebruik -men was immers niet goed in staat om bijvoorbeeld grond- en oppervlaktewaterdynamiek duurzaam naar de hand te zetten (de Vries 1953b)- zorgde voor een mozaïek van verschillende biotopen die in zekere zin in ruimte en tijd door het landschap "wandelden" (e.g. Verdonk 2016). Dát was de basis voor de hoge floristische diversiteit waar we de vegetaties tegenwoordig ook in de Europese Natura 2000-context om waarderen (Westhoff et al. 1973; Veen en Aavik 2009; Verdonk 2016).

Bijzonder belangrijk in de context van deze rapportage is dat uit de voorgaande paragrafen volgt dat géén van de hier relevante vegetaties als oligotroof te karakteriseren is (cf. Bal 2001; Oomes en van der Werf 2003). Zo is bekend dat gedurende de periode 1888-1941 de Blauwgraslanden in het Wageningse Binnenveld een productie hadden van nèt geen 3 ton droge stof per hectare per jaar (referenties in Geerts en Oomes 2000).

In een samenvatting van vele decennia Wagenings landbouwkundig onderzoek in (Blauw)graslanden laten Oomes en van der Werf (2003) zien dat de hoogste botanische diversiteit wordt gevonden bij een graslandproductie van 2,5 tot ongeveer 7 ton droge stof per hectare per jaar, met een optimum rond 4-5 ton droge stof per hectare per jaar. Dat komt goed overeen met de optima die Bax en Schippers (1998) en Bal (2001) geven voor alle hierboven behandelde habitat- en beheertypes (ie. 2,5 -8 ton ds ha⁻¹ j⁻¹), uitgezonderd Veenmosrietland. Zoveel volgt ook uit onderzoek van Kruijne et al. (1967) die gebaseerd op ruim 1500 Nederlandse (Blauw)graslanden de relatie tussen standplaatsfactoren en individuele soorten heeft onderzocht en laat zien dat enige fosfor- en stikstofbeschikbaarheid past op alle -tegenwoordige- doelsoorten als Spaanse ruiter (*Cirsium dissectum*). Ofwel: sinds eind negentiende eeuw zijn onze Blauwgraslanden aan verandering onderhevig. Verandering die in eerste aanleg leidde tot een toename van de soortenrijkdom; het beeld dat we nu hebben van optimaal ontwikkeld Blauwgrasland.

Veenmosrietland staat als enig hier relevante beheer- en habitatype te boek als oligotroof (productie van minder dan 2,5 ton ds ha⁻¹ j⁻¹), hetgeen geheel past bij de standplaatscondities. In paragraaf 3.3 zagen we immers dat Veenmosrietland uit Trilveen kan ontstaan wanneer de invloed van ionenarm, zuur regenwater almaar toeneemt (in zekere zin een ontwikkeling richting de extreem voedselarme hoogveenvegetaties). Onder dergelijke omstandigheden zijn voor (hogere) planten relevante voedingsstoffen nauwelijks aanwezig en beschikbaar, waardoor enige productie simpelweg buiten bereik blijft.



Foto 3.5. Resultaten van een (vermoedelijke Blauwgrasland) bemestingsproef uit 1906. Uit: Geerts en Oomes (2000)³.

Photo 3.5. Results from a fertilisation experiment in 1906, likely in a wet meadow vegetation From: Geerts en Oomes (2000).

Veel, zo niet alle, soortenrijke (grasland)vegetaties die nu relevant zijn in het kader van het Nederlandse natuurbeleid, blijken dus van agrarische achtergrond. Bemesting hoorde daarbij (Foto 3.5), want het streven naar een zo goed mogelijke productie is van alle tijden (Burny 1999; Veen en Aavik 2009). Denk aan de vele vloeivelden bedoeld om de zode niet of minder te laten bevriezen (waardoor deze zich vroeger in het jaar kon ontwikkelen) en om extra organisch stof (en basen) te verkrijgen (e.g. Baaijens et al. 2011). Ook vind in ieder geval sinds eind negentiende eeuw bemestingsonderzoek plaats. De vraag die zich dan aandient is, of we de standplaatscondities die de nu beoogde vegetaties nodig hebben daadwerkelijk kennen (e.g. Kruijne et al. 1967; Geerts en Oomes 2000), maar vooral ook in hoeverre deze samenhangen met een zo laag mogelijke stikstof- en fosfaatbeschikbaarheid.

Onder meer Geerts en Oomes (2000) laten in een evaluatie van 20 jaar verschrallingsbeheer in Blauwgraslanden zien dat al te voedselarme condities leiden tot een afname van de soortendiversiteit als gevolg van onbalans in de nutriënten beschikbaarheid. Alleen inzetten op zo laag mogelijke beschikbaarheid van stikstof en fosfor leidt dus niet tot de Blauwgraslanden die we als referentiebeeld gebruiken. Juist de nutriëntenbalans (N:P:K) als gevolg van beheer (maaibeheer, bemesting et cetera) lijkt van belang als het gaat om de botanische rijkdom van onze graslanden (e.g. Oomes en van der Werf 2003; zie ook paragraaf 4.3.1). Dat maakt dat de sleutel voor succesvolle ontwikkeling, behoud of herstel van botanisch waardevolle (grasland) vegetaties niet alleen te vinden is in de interactie tussen fosfor, ijzer, stikstof, calcium en andere ionen, maar dat gebruikshistorie een belangrijke bepalende factor is die de standplaatsfactoren van deze vegetaties bepaalt.

Kortom: vaststaat dat hydrologie en biogeochemie nooit los te zien zijn van het gebruik en de uitnutting die doorslaggevend waren voor het ontstaan en behoud van de hier relevante vegetaties (eg. van Belle et al. 2006; Schipper et al. 2007), maar ook niet los te zien zijn van de andere standplaatsfactoren als de stijghoogte van het grondwater en de ionenbalans. Vast staat overigens ook dat de bemestingsniveaus medebepalend voor de soortenrijkdom van botanisch waardevolle graslanden in niets te vergelijken zijn met de huidige agrarische praktijk en bijbehorende gewasopbrengsten (tot ruim 12 ton ds ha⁻¹ j⁻¹). Daarbij is het van belang te bedenken dat in de

³ De originele bron kon helaas niet worden achterhaald. Dergelijke bronnen lijken van belang om goed (beter) te begrijpen wát de standplaatscondities waren voor de vegetaties die we nu proberen te ontwikkelen, behouden of herstellen.

wervelwind van de naoorlogse vooruitgang die dynamiek door de toenemende mogelijkheden steeds verder op de achtergrond is geraakt. Standplaatscondities zijn door nu decennialang voortdurende onomkeerbare ingrepen op landschapsschaal (e.g. de regionale hydrologie) permanent veranderd. Waar vanouds permanent hoge waterstanden (mede) limiterend waren voor vegetatieontwikkeling en bepalend voor de biogeochemische en biologische processen die de voedselbeschikbaarheid bepalen, is die situatie nu vaak onherstelbaar veranderd en ligt de limitatie elders.

Dat is van doorslaggevend belang in het licht van de kansrijkdom voor mesotrofe natte natuur: veelal is sprake van een wezenlijk andere (landschapsecologische) uitgangssituatie in vergelijking met de context waarin de nagestreefde waarden zich ontwikkelden. Die nieuwe situatie is niet zelden bepalend voor het ambitieniveau.

Wat is onze referentie?

Wetende dat de positionele relatie in veel gevallen (onomkeerbaar) is veranderd ten opzichte van de situatie ten tijde van ons referentiebeeld, dient zich toch ook de vraag aan wanneer we tevreden zijn. Belangrijker: wanneer spreken we over "kansrijk"?

Nemen we Trilvenen (H7140A) als voorbeeld, dan zien we dat Bal (2001) aangeeft dat voor het laagveengebied de Associatie van Schorpioenmos en Ronde zegge (9Ba1; *Scorpidio - Caricetum diandrae*) en (in mindere mate) de Associatie van Moerasstruisgras en Zompzegge (9Aa3; *Carici curtae - Agrostietum caninae*) tot Trilveen worden gerekend. De definitie onder de habitatrichtlijn (LNV 2008b) is breder (Tabel 3.2). Zijn we dan tevreden als we Trilveen hebben kunnen herstellen, behouden of ontwikkelen waarin Blauwe knoop (*Succisa pratensis*), Vlozegge (*Carex pulicaris*) en Holpijp (*Equisetum fluviatile*) aanwezig zijn of zijn we pas tevreden als ook Rood schorpioenmos (*Scorpidium scorpioides*), Ronde zegge (*Carex diandra*) of Geel schorpioenmos (*Hamatocaulis vernicosus*) aanwezig zijn? Vestiging van welke soorten bepaalt de kansrijkdom voor vernatting? Het zijn allemaal doelsoorten of kensoorten.

Opvallend in die zin is dat Bal (2001) Geel schorpioenmos als doelsoort opneemt voor Trilveen, terwijl deze nauwelijks een rol speelt in de door hem of de in Tabel 3.2 genoemde voor Trilveen kwalificerende associaties. Geel schorpioenmos is volgens Schaminée et al. (1995) en Hennekens et al. (2001) een kensoort van het Knopbiesverbond (*Caricion davallianae*) en een soort die intiem verbonden is met de associatie van Vetblad en Vlozegge (9Ba2; *Campyllo - Caricetum dioicae*), de associatie die ietwat paradoxaal gegeven de standplaatscondities in bijvoorbeeld de Meppelerdieplanden als "goed" kwalificeert uitsluitend voor Kalkmoerassen (LNV 2008a).

In Nederland was de soort vanouds zeldzaam, maar wel wijd verspreid. Hij geldt als een soort van kalkarme maar ijzerrijke moerassen, die in Nederland voorkwam in Blauwgraslanden in beekdalen met veel kwel. Tegenwoordig resteren alleen de Meppelerdieplanden en directe omgeving als bolwerk. Daar groeit hij in overstromingsgrasland dat het midden houdt tussen dotterbloemhooiland en kleine zeggenmoeras (van Tweel en van Wirdum 1999). Ook de standplaats in de Meppelerdieplanden kent ijzerrijke kwel en lijkt matig voedselrijk⁴, al lijkt inundatie hier een belangrijke parameter die het voorkomen van de soort bepaalt (van Tweel en van Wirdum 1999). Het beter begrijpen van de standplaatsseisen van Geel schorpioenmos op "zijn enig overgebleven groeiplaats" is essentieel voor behoud van de soort, maar wellicht minder van belang in de context van de kansrijkdom voor vernatting zoals ingegeven door vigerend, breder gedefinieerd beleid.

⁴ Globale waterkwaliteitsmetingen geven zwak basische (alkaliniteit = 1,6 mmol L⁻¹; pH = 7,5) en niet bijzonder voedselrijke omstandigheden aan (PO₄ en NO₃ = ± 0, EGV = 210 µS cm⁻¹ = 21 mS m⁻¹) (van Tweel en van Wirdum 1999).

De boodschap is dat de kansrijkdom voor vernatting niet alleen afhangt van de (biogeochemische) standplaatscondities die kunnen worden ontwikkeld, hersteld of behouden, maar ook bepaald wordt door de referentie waar we naar streven. Kort gezegd: de kansrijkdom voor vernatting hangt in betekende mate af van de referentie die we voor ogen hebben. Van belang is in die zin enige verdieping in de geschiedenis van de standplaats (hoe zag het Trilveen er vroeger op deze plek uit? Stond er Geel schorpioenmos? Stond er Ronde zegge? Mogen we dat nu verwachten?), zodat duidelijk is waarnaar gestreefd kan worden. Daarbij niet vergetend dat de positionele relatie in veel gevallen onomkeerbaar veranderd is.

Kennislacunes?

Dat brengt ons bij een eerste kennislacune als het gaat om de kansrijkdom voor vernatting: vaak weten we onvoldoende van de context waarin onze referentiesituatie zich voordeed om te kunnen begrijpen wat de bepalende factor was voor de bijbehorende standplaatsfactoren, maar dus ook wát de knoppen zijn waaraan gedraaid kan worden voor ontwikkeling en herstel op die locatie (beheer, stijghoogtedynamiek, biogeochemie, een combinatie?) en of er gegeven de vaak onomkeerbaar veranderde landschappelijke context überhaupt nog knoppen zijn om aan te draaien.

Tabel 3.2. Definitietabel voor trilvenen (H7140A) zoals die volgt uit de Nederlandse interpretatie van de habitatrichtlijn (LNV 2008b). G: Goed. M: Matig.

Table 3.2. Vegetation types denoting fen meadow vegetation following the Dutch interpretation of the European Habitat directive (LNV 2008b). G: Optimal. M: Suboptimal.

| Kwalificerend | Vegetatietype | Alleen in mozaïek | |
|---------------|-------------------------|--|---|
| G | 8-RG6- [8B] | Rompgemeenschap met Holpijp van de Riet-orde | alleen in mozaïek met zelfstandige vegetaties van H7140_A |
| G | 8-RG7- [8B] | Rompgemeenschap met Padderus van de Riet-orde | alleen in mozaïek met zelfstandige vegetaties van H7140_A |
| G | 9Aa3a | Associatie van Moerasstruisgras en Zompzegge (typische subassociatie) | |
| G | 9Aa3b | Associatie van Moerasstruisgras en Zompzegge (subassociatie met Ronde zegge) | |
| G | 9Ba1 | Associatie van Schorpioenmos en Ronde zegge | |
| M | 9-RG2- [9Aa] | Rompgemeenschap met Zwarte zegge en Moerasstruisgras van het Verbond van Zwarte zegge | alleen in mozaïek met zelfstandige vegetaties van H7140_A |
| M | 10-RG2- [10] | Rompgemeenschap met Snavelzegge van de Klasse der hoogveenslenken | alleen in mozaïek met zelfstandige vegetaties van H7140_A |
| M | 10-RG3- [10] | Rompgemeenschap met Veenpluis en Veenmos van de Klasse der hoogveenslenken | alleen in mozaïek met zelfstandige vegetaties van H7140_A |
| M | SBB- 09/c | DG Gewoon haarmos-[Klasse der kleine Zeggen] | alleen in mozaïek met zelfstandige vegetaties van H7140_A |

| | | | |
|----------|------------------|--|--|
| G | SBB-09B2a | Associatie van Draadzegge en Veenpluis, typische subassociatie | |
| G | SBB-09B-b | RG Waterdrieblad-[Verbond van Draadzegge] | |
| G | SBB-09-f | RG Snavelzegge-Wateraardbei-[Klasse der kleine Zeggen] | |
| M | SBB-09-i | RG Pijpestrootje-Gewoon veenmos-[Klasse der kleine Zeggen/Verbond van Biezenknoppen en Pijpestrootje] | alleen in mozaïek met zelfstandige vegetaties van H7140_A |

4. Kennisoverzicht

In hoofdstuk 3 hebben we gezien dat biogeochemie (e.g. ijzer-, fosfaat-, stikstofcycli en hun interactie) alléén niet bepalen wat de kansrijkdom voor vernatting is. Niettemin zijn ze van doorslaggevend belang als het gaat om de standplaatscondities die binnen de positionele relatie, gebruikshistorie en bijbehorend referentiebeeld verwacht mogen worden.

In dit hoofdstuk zijn de resultaten van het literatuuronderzoek vastgelegd (paragrafen 4.1 tot en met 4.4), als ook in het kader van dit onderzoek uitgevoerde aanvullende analyses (paragraaf 4.3.1). Voor elk van de op voorhand relevant geachte elementen (paragraaf 1.2) is de uit de literatuur gevonden kennis samengebracht in een aparte paragraaf (paragraaf 4.1). In paragraaf 4.1 wordt niet uitgebreid stilgestaan bij de interactie tussen de verschillende elementen, de interactie met redoxpotentieel of vochtuithouding. Die is nadrukkelijk wel van belang, maar omwille van de leesbaarheid van de rapportage in een aparte paragraaf gevat; paragraaf 4.2. Het kan daardoor incidenteel nodig zijn om "even door te lezen". De chemische (abiotische) processen in de bodem op hun beurt hebben interactie met of worden beïnvloed door tal van biotische aspecten, bijvoorbeeld plantenfysiologisch van aard, die medebepalend en soms zelf bepalend zijn voor de situatie die in het veld gezien wordt. Die invalshoeken zijn terug te vinden in paragraaf 4.3.

Klimaatverandering

De processen die hieronder aan bod komen kunnen leiden tot een verhoogde productie van koolstofdioxide (CO₂), methaan (CH₄) of lachgas (N₂O). Allemaal zogenoemde broeikasgassen. Afbraak van organisch materiaal door bacteriën is zo'n proces. Zowel zuurstof als nitraat kunnen worden gebruikt bij deze processen, waarbij een deel van het nitraat tijdens denitrificatieprocessen direct richting de atmosfeer verdwijnt in de vorm van lachgas. Recent onderzoek (Pärn et al. 2018) laat zien dat de emissie van lachgas -een broeikasgas circa 260 keer sterker dan CO₂- afhankelijk is van de beschikbare hoeveelheid nitraat (NO₃), de temperatuur en het vochtgehalte in de bodem, maar dat naast verdroging ook vernatten van gedraineerde organische bodems (> 5 mg NO₃-N kg⁻¹) leidt tot een aanmerkelijke toename van de lachgasemissies. Vernatten van gronden ten bate van natuurontwikkeling heeft dan ook zeker raakvlakken met delen van het klimaatvraagstuk, zeker in geval van veenbodems. Dit aspect blijft gegeven de focus van de aan dit onderzoek meegegeven vraag (hoofdstuk 1) op met name fosfor (P) en ijzer (Fe) echter buiten beschouwing van het literatuuronderzoek.

4.1 Redoxpotentiaal, pH en ionen

4.1.1 Redoxprocessen

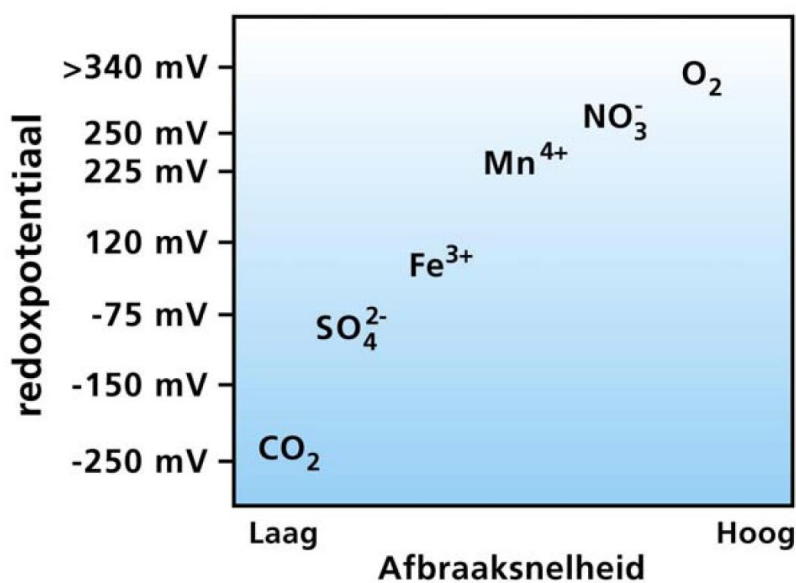
Vernatting beïnvloedt de redoxpotentiaal en daarmee een belangrijk deel van het zuurbufferend vermogen van een bodem als ook de nutriëntenbeschikbaarheid. In de bodem worden redoxreacties door micro-organismen als bacteriën en schimmels gebruikt bij het omzetten of afbreken van organische verbindingen. Bij deze reacties komt energie vrij die ze onder andere gebruiken voor groei. Welke oxidator met welke reductor een reactie aan kan gaan hangt af van de mate waarin elektronen gebonden zijn, maar ook van de redoxpotentiaal (Figuur 4.1).

Zuurstof (O₂) is een zeer sterke oxidator en zal daarom indien aanwezig altijd als zodanig optreden. Dit betekent dat in droge bodems onder invloed van zuurstof oxidatiereacties zullen optreden (Appelo en Postma 2013). Met water verzadigde bodems zijn zuurstofarm of zuurstofloos. Zuurstof kan in afwezigheid van planten vanuit de waterlaag maximaal tot in de bovenste 10 mm van het sediment doordringen. In afwezigheid van zuurstof zullen achtereenvolgens nitraat (NO₃⁻), mangaan (Mn⁴⁺), geoxideerd ijzer (Fe³⁺), sulfaat (SO₄²⁻) en koolstofdioxide (CO₂) als alternatieve oxidatoren optreden (Figuur 4.1).

Hierbij worden ze gereduceerd tot respectievelijk stikstofgas (N_2), stikstofoxide (N_2O) of ammonium (NH_4^+), gereduceerd mangaan (Mn^{2+}), gereduceerd ijzer (Fe^{2+}), sulfide (S^{2-}) en methaan (CH_4). De redoxpotentiaal Eh (uitgedrukt in mV), die een maat is voor de elektronenactiviteit, daalt naar mate de reacties moeilijker verlopen en de micro-organismen er minder energie uit kunnen halen.

Ook de afbraak van dood organisch materiaal (decompositie) verloopt via redoxreacties. Hierbij levert de organische stof de elektronen en moet er een oxidator beschikbaar zijn om deze op te nemen. Wanneer in een systeem zuurstoftekort optreedt, zal de decompositie langzamer gaan omdat over het algemeen de afbraak van organisch materiaal door micro-organismen sneller verloopt in aanwezigheid van zuurstof (aerobe condities) dan onder zuurstofloze (anaerobe) condities. Onder anaerobe omstandigheden zal de decompositiesnelheid in hoge mate bepaald worden door de beschikbaarheid van de verschillende alternatieve oxidatoren. Hierbij is een overlappende werking van elkaar opvolgende elektronenacceptoren zeer waarschijnlijk omdat de bodem op microniveau zeer heterogeen is.

Naast zuurstof spelen ook temperatuur en zuurgraad een belangrijke rol bij de snelheid waarmee in een systeem stoffen worden omgezet. Hierbij geldt dat de afbraak langzamer verloopt bij lagere temperaturen en onder zuurdere omstandigheden. Voor mineralisatie, het proces waarbij nutriënten beschikbaar worden gemaakt voor planten, geldt hetzelfde.



Figuur 4.1. Bij verschillende redoxpotentialen worden verschillende elementen gereduceerd bij de afbraak van organisch materiaal. Uit: Bobbink et al. (2007).

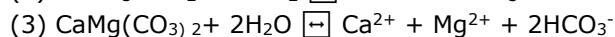
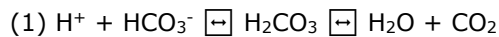
Figure 4.1. At different redox states different reducing agents are used for the decomposition of organic matter. From: Bobbink et al. (2007).

Bij toenemende verdroging van veenbodems kunnen hysteresis effecten optreden. Dit houdt in dat het waterhoudend vermogen van een verdroogde bodem niet zomaar hersteld is bij vernatten, als gevolg van gasvorming, krimp en hydrofoob worden van de bodem. Hierdoor blijft de bodem langdurig cq. permanent geoxideerd en neemt de redoxpotentiaal toe. Dat heeft gevolgen voor onder andere de samenstelling van de bovengrond, verzuring, toename van de minerale component, het wegvallen van vochtvasthoudend vermogen, uitspoeling van (basische) mineralen en Kalium (i.e. sterk wisselende peilen en gevolgen voor redox-processen).

4.1.2 pH en buffering

Buffercapaciteit geeft de mate waarin een systeem in staat is te compenseren voor veranderingen in zuurconcentraties. In natuurlijke waterige systemen betekent dit meestal dat een (bi)carbonaatbuffer (HCO_3^-) nieuwgevormde waterstofionen (protonen, H^+) neutraliseert onder vorming van koolstofdioxide (CO_2) en water (H_2O) (1). Afhankelijk van de concentraties aan bufferende stoffen en zuur blijft de pH hierbij constant in het zogenaamde (bi)carbonaatbuffertraject welke ligt tussen een waarde van ongeveer 6,2 en 8,6 (Figuur 4.2).

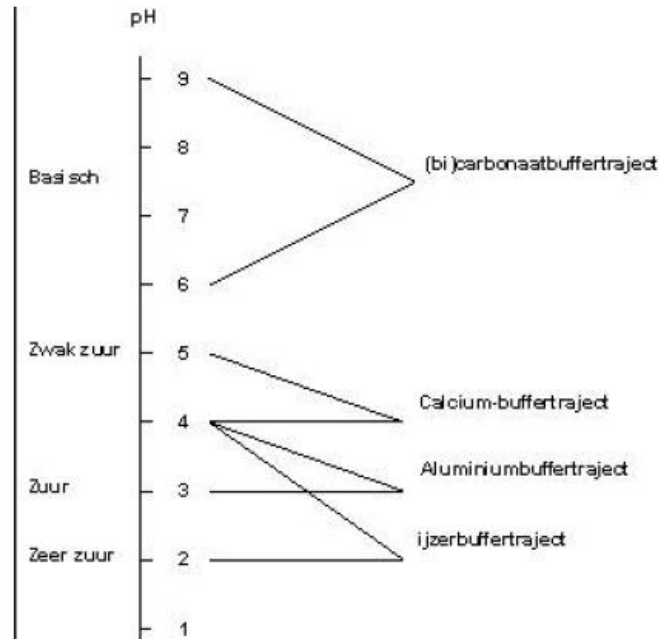
Bufferende stoffen kunnen aangevoerd worden via het grond- of oppervlaktewater. In sommige systemen liggen stoffen opgeslagen in het sediment die een bijdrage kunnen leveren aan de buffercapaciteit van het water. Carbonaten als calciet (kalk; CaCO_3) en dolomiet ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$) kunnen bij lager wordende pH-waarden in oplossing gaan en zo netto buffercapaciteit genereren (2 + 3). Wanneer echter meer waterstofionen worden gevormd dan met bicarbonaat kunnen reageren, kan verzuring optreden waarbij de pH-waarde daalt. Als het kalkgehalte in een bodem lager is of wordt dan circa 0,3%, is de buffercapaciteit door carbonaatverwerking nagenoeg afwezig (Van Diggelen et al. 2018). Dit is voor veel Nederlandse veenbodems het geval vanwege hoge CO_2 concentraties, met uitzondering van zeer kalkrijke venen.



Wanneer het carbonaat op is en de pH-waarde daalt, komt de bodem in het buffertraject van de kationuitwisseling terecht. Omdat het calciumion een centrale rol heeft in dit buffertraject wordt ook wel gesproken van het calciumbuffertraject. Dit buffertraject bevindt zich globaal tussen een pH van 4,5 en 5,5. Tussen pH 6,8 waar de carbonaatbuffering ophoudt en pH 5 waar het calciumbuffertraject begint zorgt de verwerking van silicaten nog voor enige buffering (silicaatbuffertraject). Deze verwerking verloopt echter zo traag dat de pH meestal direct doorzakt naar de calciumbuffering.

Calciumbuffering (kationbuffering) komt tot stand doordat kleimineralen en dood organisch materiaal aan het oppervlak licht negatief elektrisch geladen zijn. Ze vormen het zogenaamde bodemadsorptiecomplex. Positief geladen kationen als calcium, magnesium en kalium worden hieraan geadsorbeerd. Bij verzuring kan dit complex bijdragen aan verwijdering van waterstofionen uit het bodemvocht door ze uit te wisselen tegen de genoemde kationen. Is het bodemadsorptiecomplex op een gegeven moment verzadigd met waterstofionen dan neemt de zuurconcentratie in het bodemvocht weer toe en daalt de pH verder. Beneden een pH van ongeveer 4,5 gaan aluminium(hydr)oxiden, die over het algemeen in iedere bodem in aanzienlijke hoeveelheden gevonden kunnen worden, in oplossing. Hiermee is het aluminiumbuffertraject bereikt. Daalt de pH nog verder dan wordt het ijzerbuffertraject bereikt waarbij als gevolg van de zeer zure omstandigheden de oplosbaarheid van ijzer(hydr)oxides toeneemt.

De grootte van het bodemadsorptiecomplex en de mate waarin dit bezet is met basische kationen, bepalen hoeveel zuur geneutraliseerd kan worden alvorens aluminium en vervolgens ijzer in oplossing gaan in het bodemvocht nadat de carbonaatbuffering is uitgeput (Bobbink et al. 2007).



Figuur 4.2. Schematische weergave van de verschillende pH-buffertrajecten in bodems. Achtereenvolgens gaan HCO_3^- , basische kationen (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+), Al^{3+} en Fe^{3+} in oplossing. Overgenomen van Bobbink et al. (2007).

Figure 4.2. Diagram depicting the subsequent pH-buffer ranges in soils. Subsequently HCO_3^- , basic cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+), Al^{3+} and Fe^{3+} are dissolved. From: Bobbink et al. (2007).

4.1.3 Calcium

Calcium (Ca) kan van nature in de bodem aanwezig zijn, maar zeker in het laagveengebied ook aangevoerd worden via het grond- of oppervlaktewater (van Wirdum 1979; Wassen et al. 1989; Emsens et al. 2016a). In de bodem kan het ophopen als calciumcarbonaat (CaCO_3). In veenbodems in het laagveengebied en de beekdalen is het meeste calcium gebonden aan het kationadsorptiecomplex (Emsens et al. 2016a). Door de aanwezigheid van een grote voorraad calcium op het adsorptiecomplex hebben venige bodems die gevoed worden door calciumrijk grondwater een groot zuurbufferend vermogen. Echter, valt de voeding van grond- of oppervlaktewater weg (peilverlaging of drainage, al dan niet in het ecohydrologisch systeem), neemt de verzuring onder invloed van (infiltrerend) regenwater toe. Hierdoor kan meer calcium in oplossing gaan en uitspoelen en daalt de pH.

Voldoende (aanvoer van) calcium is voor veel mesotrofe natte natuurwaarden van groot belang. Om bijvoorbeeld basenrijke trilvenen in stand te houden is een calciumconcentratie van minimaal 40 mg L⁻¹ in het bodemvocht gewenst. Bij een continue aanvoer van kalkrijke kwel is dit goed te doen, maar tegenwoordig moet de aanrijking van calcium vaak uit het boezemwater komen als gevolg van het sterk veranderde landgebruik. In dat geval moet de calciumconcentratie in het boezemwater tenminste voor een deel van het jaar 50-60 mg L⁻¹ zijn om voldoende tot de wortelzone door te kunnen dringen (Cusell et al. 2013). Daarbij is van essentieel belang dat inderdaad sprake kan zijn van indringen van het boezemwater, dus in de situatie dat de bodem niet al geheel gevuld is met water. Dat is vaak de zomerperiode (groeiseizoen) wanneer inundatie met boezemwater sterk negatief uit kan pakken voor de vegetatieontwikkeling (zie ver paragraaf 4.3).

Calcium kan in de bodem ook vrij beschikbaar fosfaat binden tot immobiele calciumfosfaatcomplexen. In kalkrijke bodems wordt het fosfaat in eerste instantie vastgelegd in de vorm van dicalciumfosfaat (CaHPO_4). Dit is nog relatief goed oplosbaar en heeft dan ook redelijk

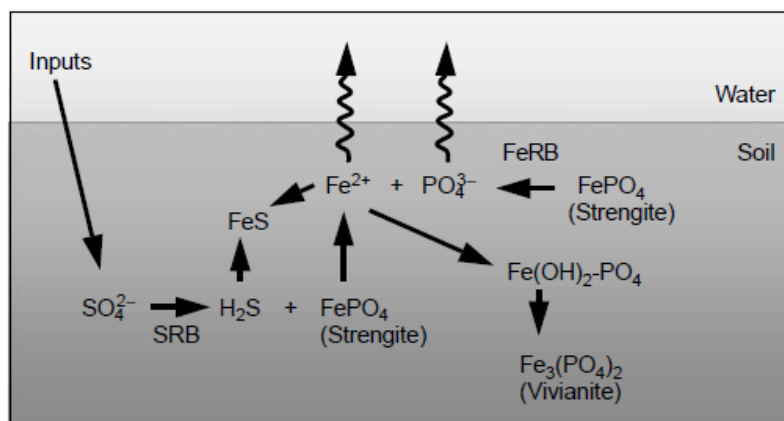
wat aandacht gehad als meststof in de landbouw (van der Paauw 1938). Dit dicalciumfosfaat kan verder worden omgezet in het slechter oplosbare octacalciumfosfaat ($\text{Ca}_8\text{H}_2(\text{PO}_4)_6$) en apatiet (hydroxyapatiet $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$) en fluorapatiet ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{F})$). Deze complexen vormen een relatief sterke binding en zorgen ervoor dat minder fosfaat beschikbaar is voor planten. Deze processen vragen om een overmaat aan calcium en een pHKCl hoger dan ongeveer 6 (e.g. Appelo en Postma 2013). In de Nederlandse laagveen- en zeekleigebieden worden dergelijk condities nauwelijks (nog) aangetroffen (maar zie paragraaf 3.6), terwijl daar juist wel een hoog gehalte aan aluminium- en ijzer(hydr)oxiden kenmerkend is (Schouwmans et al. 2004).

Hoewel calcium gebonden fosfaat een sterkere binding vormt dan ijzer- en aluminiumcomplexen (Reddy en DeLaune 2008), is immobilisatie van fosfaat in de vorm van ijzer- en aluminiumcomplexen volgens Emsens et al. (2016a) kwantitatief meestal het belangrijkste. Calciumfosfaatcomplexen zijn ook minder gevoelig voor vernattingsprocessen, vergeleken met ijzer- en aluminiumfosfaatcomplexen. Dit komt doordat stabiele calciumfosfaatcomplexen oplossen primair ten gevolge van een verlaging van de pH, terwijl ijzer- en aluminiumfosfaatcomplexen primair gestuurd worden door de redox-condities (e.g. Bobbink et al. 2007; Reddy en DeLaune 2008; Appelo en Postma 2013).

4.1.4 IJzer

IJzer komt met name in bodems terecht via de aanvoer van goed oplosbaar, gereduceerd tweewaardig ijzer (Fe^{2+}) dat via het grond- of oppervlaktewater wordt aangevoerd of door de aanvoer van colloïdaal ijzer via het oppervlaktewater (vooral in gebieden waar ijzerrijk water vanuit de polders wordt ingepompt, zoals Wieden-Weerribben). In het anaerobe deel van de bodem kan gereduceerd ijzer zich ophopen als sideriet (FeCO_3), of pyriet (FeS_2) en kan het als Fe^{2+} geadsorbeerd zijn aan het bodemadsorptiecomplex.

In de geoxideerde toplaag kan het aangevoerde gereduceerde ijzer worden geoxideerd, waarna het als slecht oplosbaar ijzer(III)(hydr)oxide neerslaat. IJzer kan ook in complexen met organische stof voorkomen (Fe-OM complexen), die dit proces vertragen (e.g. van der Grift et al. 2016). Daarnaast kan ijzer allerlei verbindingen vormen met fosfaat, zoals de mineralen strengiet (FePO_4) en vivianiet ($\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$) of als fosfaat geadsorbeerd aan ijzer(III)- en ijzer(II)(hydr)oxides (Figuur 4.3). Ook kan fosfaat binden aan Fe-OM complexen. Hierdoor wordt in bodems met veel ijzer vaak ook veel fosfor aangetroffen.



Figuur 4.3. Verschillende ijzerverbindingen en reacties met sulfaat en fosfaat onder invloed van sulfaatreducerende bacteriën (SRB) en ijzerreducerende bacteriën (FeRB). Overgenomen van Reddy en DeLaune (2008), naar Roden en Edmonds (1997).

Figure 4.3. Different reactions between iron, sulphate and phosphate as catalysed by sulphate (SRB) and iron (FeRB) reducing bacteria. From Reddy en DeLaune (2008), after Roden en Edmonds (1997).

IJzer en de verschillende verbindingen waarin het in de bodem aanwezig is zijn gevoelig voor veranderende redoxcondities. Vernatting van de bodem leidt onvermijdelijk tot een verschuiving van het anaerobe en het aerobe deel en daarmee veranderende redoxcondities. Bij vernatting van de bodem wordt in het vernatte, anaeroob geworden deel van de bodem geoxideerd driewaardig ijzer (Fe^{3+}) door ijzerreducerende bacteriën gebruikt als alternatieve electronenacceptor voor de afbraak van organisch materiaal, waarbij tweewaardig ijzer (Fe^{2+}) ontstaat. Als deze bodem vervolgens weer droogvalt wordt dit tweewaardige gereduceerde ijzer geoxideerd tot driewaardig ijzer en vindt daarnaast aerobe afbraak van het organisch materiaal plaats. Bij wisselende waterstanden (en afwisseling tussen aerobe en anaerobe situatie) kan dit proces zich steeds herhalen en kunnen grote hoeveelheden organisch materiaal worden afgebroken. Dit is het zogenaamde Redox-wiel.

Vanwege het vermogen van ijzer om fosfor te binden wordt ijzer vaak als belangrijke factor gezien om de fosforbeschikbaarheid voor planten te limiteren. De Fe:P ratio wordt vaak gebruikt als maat voor de capaciteit van een bodem om fosfor te immobiliseren. Een hoge Fe:P ratio resulteert in een lage kans op fosfor mobilisatie en correleert met hoge aantallen bedreigde wetland soorten. Hier gaan we in paragraaf 4.2 dieper op in.

4.1.5 Zwavel

In organisch materiaal is veel organisch (gebonden) zwavel aanwezig dat bij afbraak vrijkomt in de vorm van sulfaat (SO_4^{2-}) of het fytotoxische sulfide (onder anaerobe condities aanwezig als H_2S , HS^- of S^{2-} afhankelijk van de pH). Bij de reductie van sulfaat wordt netto buffercapaciteit geproduceerd: naast het sulfide wordt ook (bi)carbonaat gevormd.

Sulfide is slecht oplosbaar en precipiteert in anaerobe bodems met ijzer, waardoor ijzersulfide (FeS) en vervolgens pyriet (FeS_2) kan worden gevormd (Figuur 4.3). Sulfaat kan ook aangevoerd worden via het grond- of oppervlaktewater en kan in anaerobe bodems als oxidator (electronenacceptor) dienen voor de afbraak van organisch materiaal. In veenbodems die lang onder invloed hebben gestaan van sulfaatrijk water kan mogelijk niet al het sulfide meer binden aan ijzer waardoor sulfide ophoopt in het veenwater. Deze venen hebben een grote verzuringscapaciteit en kunnen bij uitdroging sterk verzuren.

Zwavel kan leiden tot sterke (interne) eutrofiering. Naast de afbraak van organisch materiaal, wat al leidt tot het vrijkomen van fosfor, kan de aanvoer van sulfaat ook op andere manieren leiden tot verhoogde mobilisatie van fosfor. Zo kunnen grote hoeveelheden sulfaat ertoe leiden dat fosfaat loskomt van het bodemadsorptiecomplex door competitie om anion adsorptieplekken. De binding van sulfaat aan anion adsorptieplekken is echter laag in veel zwak zure laagveenbodems (Lamers et al. 2002). Ook kan sulfaat ingrijpen op ijzer gebonden fosfaatcomplexen, door ijzer(III)(hydr)oxides en ijzer(III) fosfaten te reduceren. Hierdoor wordt het slecht oplosbare ijzersulfide en pyriet (FeS_x) gevormd, waardoor de beschikbaarheid van ijzer om fosfaat te binden sterk afneemt. Deze processen noemen we sulfaat-geïnduceerde eutrofiering (Smolders et al. 2006).

4.1.6 Fosfor

Fosfor kan in de bodem aanwezig zijn als het plant-beschikbare orthofosfaat of in een geïmmobiliseerde gebonden vorm (niet direct plant-beschikbaar). Fosfor kan in de bodem terecht komen via de aanvoer van grondwater of oppervlaktewater, via depositie (pollen), via de afbraak van organisch materiaal of via het vrijkomen van geïmmobiliseerde vormen. In geïmmobiliseerde vorm komt fosfor in verschillende fracties voor, namelijk gebonden in organische vorm, gebonden aan calcium en calciumcarbonaat, gebonden aan amorfe ijzer- en aluminium(hydr)oxides of als onderdeel van minerale silicaatverbindingen.

Fosfor; wat meten we eigenlijk?

Er bestaat een veelheid aan methoden om fosfaat in de bodem te meten. Veel voorkomend zijn (e.g. Chang en Jackson 1958; Sival et al. 2002; van Rotterdam-Los 2010; Aggenbach et al. 2017);

- Totaal P na destructie
- P-Al; extractie met ammoniumlactaat-azijnzuur bij pH 3,75
- P-extractie met ammoniumoxalaat-oxaalzuur bij pH 3,0
- Pw; waterextractie 1:60 v:v
- P anorganisch en organisch; zure extractie zonder of met oxidatie
- P-Olsen; extractie NaHCO_3 bij pH 8,5

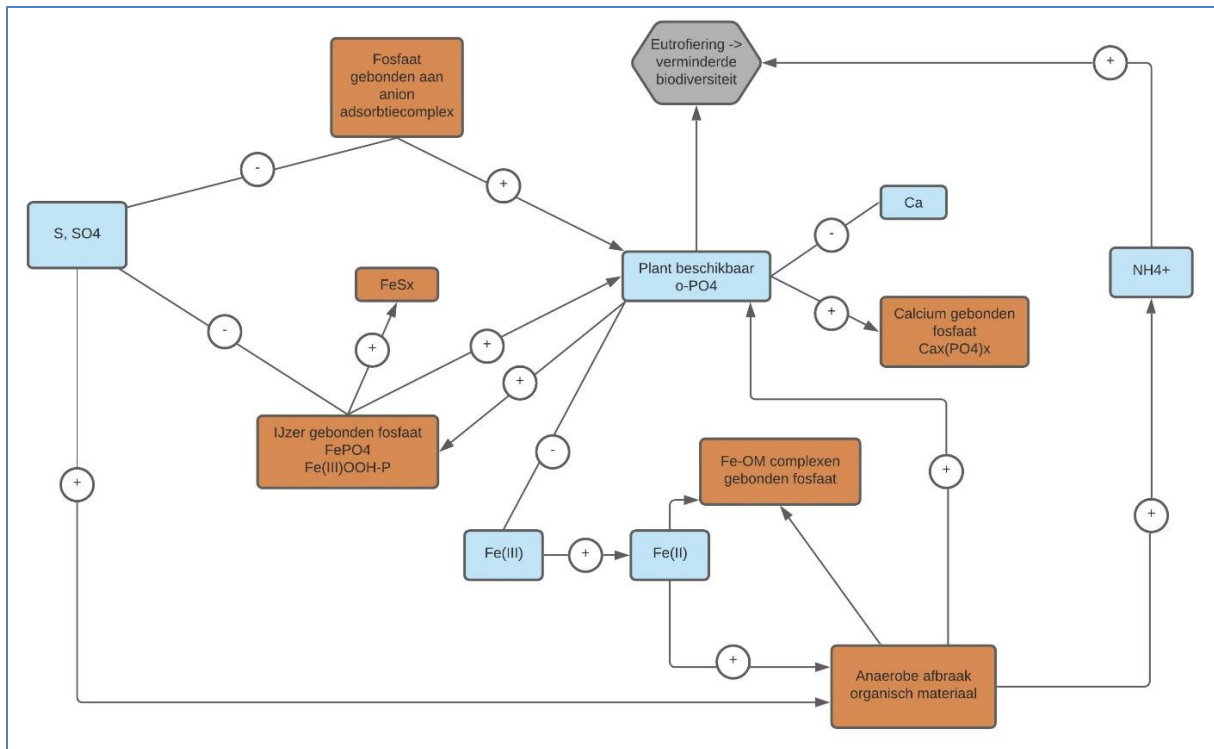
De analyseresultaten zijn voor elk van de analyses waar, maar ze staan allemaal voor een andere "fosfaatfractie" die een andere interpretatie kent. Deels is het gebruik "traditie". Zo is P-Al de standaard voor bemestingsadviezen voor grasland, is Pw de standaard in de akkerbouw en is de combinatie P-olsen en Totaal-P tegenwoordig gangbaar in natuurontwikkeling en -herstel. Dit omdat onder meer Gilbert et al. (2009) laat zien dat het een goede voorspeller is van voor planten beschikbaar fosfaat, al is deze methode oorspronkelijk ontwikkeld voor kalkrijke gronden (Olsen 1954).

De grote verscheidenheid aan gebruikte analysemethoden leidt tot de onmogelijkheid om onderzoeksresultaten met elkaar te vergelijken, zeker over werkvelden heen.

Van belang voor onze grip op de kansrijkdom voor vernatting is om methodes te gebruiken die goed inzicht geven in de beschikbaarheid van fosfor in de bodem en de relatie leggen tussen de vegetatie die beoogd wordt. Van Rotterdam-Los (2010) laat zien dat hiervoor ten minste twee parameters noodzakelijk zijn: een die inzicht geeft in de hoeveelheid reversibel gebonden fosfor (bijvoorbeeld P-Olsen of P-Al) en één voor de concentratie van fosfor in oplossing, ten minste voor bodems met enig bufferend vermogen en de hoeveelheid benodigd fosfor (door de vegetatie) niet groter is dan het reversibel gebonden fosfor. In die gevallen zijn aanvullende metingen nodig.

De vorm waarin fosfor in de bodem voorkomt, bepaalt in grote mate de beschikbaarheid voor de vegetatie en de uitwisseling met de waterlaag. De organische P-fractie (Porg fix) kan alleen vrijkomen via mineralisatie en is op de korte termijn voor veel planten slecht beschikbaar. Veel moerasplanten hebben echter de mogelijkheid ontwikkelt om via de uitscheiding van fosfatase enzymen labiel organisch P vrij te maken (Mosse et al. 1981; Güsewell 2017). Het overige fosfor is over het algemeen voor een groot gedeelte gebonden aan calcium (PCa) of amorf ijzer of aluminium (PFe,Al), en is in wisselende mate beschikbaar voor planten (zie ook paragraaf 4.3). PCa komt beschikbaar bij het verzuren van de bodem en PFe,Al komt over het algemeen beschikbaar bij het gereduceerd raken van de bodem. Alleen de orthofosfaten in het bodemvocht, die meestal slechts een hele kleine fractie zijn van de totale hoeveelheid fosfor in de bodem, zijn direct beschikbaar, en het zijn ook vooral deze orthofosfaten die tussen de bodem en het oppervlaktewater worden uitgewisseld. De mate waarin deze orthofosfaten gebonden worden, is van veel factoren afhankelijk, waaronder de redoxcondities en de vormen en concentraties waarin PO_4^{3-} , SO_4^{2-} , sulfide, Al, Fe en Ca voorkomen.

Bij vernatting van de bodem, met het anaeroob worden van de bodem en veranderende redoxcondities als gevolg, treden er veel reacties op in de verschillende geïmmobiliseerde P-fracties. Onder gereduceerde omstandigheden kan in het in de bodem aanwezige (onder geoxideerde omstandigheden gevormde) strengiet (FePO_4) fungeren als elektronenacceptor en wordt tweewaardig ijzer en fosfaat gevormd. Ook het in de bodem aanwezige sulfaat kan hierop inspelen doordat het gevormde sulfide onder gereduceerde omstandigheden ijzersulfide (FeS) en vervolgens pyriet (FeS_2) vormen waarbij het fosfaat uit strengiet vrijkomt (Figuur 4.4). Bovendien neemt de beschikbaarheid van P nog verder toe omdat de Fe(III)(hydr)oxiden worden omgevormd naar meer gereduceerde ijzervormen waaraan fosfaat minder sterk wordt gebonden.



Figuur 4.4. Schematische weergave van de belangrijkste bodemchemische processen die kunnen optreden in een anaerobe (vernatte) bodem. Blauwe blokken geven in (porie)water oplosbare stoffen en bruine blokken geven slecht oplosbare complexen en bodemprocessen.

Figure 4.4. Diagram showing the most relevant soil processes in an anaerobic (rewetted) soil. Blue: porewater. Brown: soil processes or relatively inert compounds

4.1.7 Synthese redoxpotentiaal, pH en ionen

- Veel biogeochemische processen worden gedreven door redoxreacties die plaats kunnen vinden afhankelijk van de heersende redoxpotentiaal. Doordat de waterhuishouding direct invloed heeft op de redoxpotentiaal is de waterhuishouding zeer belangrijk voor de aanwezige verbindingen.
- Carbonaatbuffering, kationuitwisseling en aluminiumbuffering zijn het belangrijkste voor de zuurbuffering in een bodem en zijn van grote invloed op de pH.
- Fosfor kan in veel verschillende vormen gebonden zijn en daardoor minder beschikbaar zijn voor planten, zoals gebonden aan Ca, Fe, Al of Fe-OM complexen. En grote hoeveelheid van deze componenten in een bodem resulteren in een hoge bindingscapaciteit voor fosfor. Deze bindingen kunnen onder verschillende omstandigheden beschikbaar komen voor planten. P_{Ca} komt beschikbaar bij het verzuren van de bodem en P_{Fe,Al} komt beschikbaar bij het gereduceerd raken van de bodem. Ook kan een toevoeging van zwavel leiden tot het vrijkomen van fosfor.

Kennislacunes

Kennislacunes zijn met betrekking tot de hier behandelde individuele onderdelen niet prominent op de voorgrond getreden. Dit past bij het primair fysisch-chemische karakter, dat in algemene zin vaak goed doorgrond is (eg. Appelo en Postma 2013).

4.2 Biogeochemie en vernatting

Paragraaf 4.1 heeft laten zien dat alle relevante elementen onderling samenhangen en als het ware gestuurd door de redoxpotentiaal en bodemmateriaal in geval van verdroging of (her)vernatting in een ingewikkeld samenspel de uiteindelijke situatie in het veld bepalen. Samen bepalen ze de standplaatscondities.

Hydrologie is daarmee in belangrijke mate bepalend voor de nutriëntenhuishouding. Wisselvochtigheid, overstroming of permanent hoge grondwaterstanden beïnvloeden en het zuurstofgehalte, de redoxpotentiaal, de zuurgraad, de temperatuur en het vochtgehalte in de bodem en zo de beschikbaarheid van nutriënten (Hald en Petersen 1992).

4.2.1 Het samenspel van calcium, ijzer en fosfaat

Uit paragraaf 4.1.6 volgt dat fosfor in verschillende vormen in de bodem aanwezig kan zijn. In vrij beschikbare vorm gaat het om fosfaat (PO_4), dat bindt aan ijzer, aluminium of calcium tot anorganisch ijzer. Om welke vorm het gaat, is afhankelijk van onder meer pH en redoxpotentiaal.

Wanneer relatief weinig kalk of relatief veel ijzer en/of aluminium aanwezig is, is fosfaat aanwezig in de vorm van aluminium- of ijzercomplexen. Daarnaast kan fosfaat geadsorbeerd zijn aan aluminium- en ijzer(hydr)oxiden of aan complexen van Fe/Al en organische stof (Schwab en Lindsay 1983; Kemmers et al. 2003; Bobbink et al. 2007; Appelo en Postma 2013). Met name fosfaat geadsorbeerd aan ijzer(hydr)oxiden en Fe-OM complexen is gevoelig voor verandering van de redoxpotentiaal, omdat het geoxideerde ijzer (Fe^{3+}) hierbij gereduceerd wordt tot het beter oplosbare Fe^{2+} . Dat betekent dat bij het zuurstofarme worden van de bodem door vernatting fosfaat beschikbaar komt. Fosfaat gebonden aan aluminium en calcium blijft echter gebonden. Deze binding is niet gevoelig voor de redoxpotentiaal, maar veel meer voor de zuurgraad van de bodem (Postma 1977).

Toch is ook onder zuurstofloze omstandigheden nog een deel van het fosfaat gebonden aan ijzer, met name aan vivianiet (Postma 1983; Kemmers et al. 2003; Bobbink et al. 2007). Sulfaat speelt een belangrijke rol in het beschikbaar maken van dit fosfaat (Jakobsen 1988; Lamers et al. 1998a, 2001; Kemmers et al. 2003; Lamers et al. 2005; Smolders et al. 2006; Bobbink et al. 2007). Sulfaat reduceert tot sulfide, dat reageert met tweewaardig ijzer of ijzer(hydr)oxiden, waarbij pyriet (FeS_2) wordt gevormd. Pyriet, dat van nature met name daar vormt waar sulfaathoudend (zee)water en ijzerhoudend grondwater met elkaar in contact komen in aanwezigheid van organisch materiaal- is nauwelijks in staat fosfor te binden, waardoor de beschikbaarheid hiervan toeneemt.

Van Delft et al. (2005) laten zien dat de oppervlakkige aanwezigheid van pyriet te verklaren is door zwavelaanvoer via atmosferische depositie en toestroom via lokale kwelstromen. Waterkwaliteit (de hoeveelheid aangevoerd sulfaat) is daarmee ook van belang voor de nutriëntenbeschikbaarheid na vernatting. Onder aerobe omstandigheden wordt sulfide geoxideerd tot sulfaat en worden ijzersulfiden geoxideerd tot ijzer(hydr)oxides en sulfaat (Lamers et al. 1998b). Bij deze reactie worden waterstofionen gevormd die tot verzuring kunnen leiden, zeker bij een lage buffercapaciteit van het systeem.

In tegenstelling tot kalkarme bodems, geldt voor kalkrijke bodems juist dat relatief veel fosfor gebonden is aan calcium. Daar heeft vernatting veel minder invloed op de beschikbaarheid van fosfor, maar is de zuurgraad leidend. In deze systemen kan daardoor sprake zijn van effectieve binding van fosfaat wanneer de bodem onder invloed staat van diep calcium- (en ijzer)rijk grondwater. Dit is in het laagveengebied vermoedelijk nauwelijks meer aan de orde door het

wegvallen van de zeer diepe kwel als gevolg van veranderd landgebruik in het ecohydrologisch systeem.

In trilveren gevoed door kalkrijk oppervlaktewater kan in droge periodes wel calciumcarbonaat neerslaan, maar het is onduidelijk welke rol dit speelt in de P-huishouding. In de Limburgse oude Maasmeanders en kalkmoerassen speelt de binding van fosfaat aan calcium in ieder geval een grote rol (Lucassen et al. 2005a; de Mars et al. 2017), maar deze systemen vallen buiten de scope van deze studie.

Het aan ijzer gebonden fosfaat is in tegenstelling tot aan calcium en aluminium gebonden fosfaat juist minder gevoelig voor zuurgraad. Dat betekent dat het fosfaat dat vrijkomt in een zuurder wordend milieu in eerste aanleg alsnog gebonden kan worden aan ijzer, vooral wanneer dit aanwezig is aan het bodemcomplex. Randvoorwaarde is dat de redoxpotentiaal niet gelijktijdig ook verandert.

Het beperken van de fosforbeschikbaarheid is tegenwoordig, zeker onder de overmatige en continue stikstofbeschikbaarheid uit de lucht en de vaak suboptimale hydrologische situatie, een belangrijk uitgangspunt voor natuurontwikkeling. Dit conflicteert vaak met het andere belangrijke uitgangspunt: vernatten. Het vernatten van de bodem creëert namelijk anaerobe condities met een lage redoxpotentiaal, waarin fosfor makkelijk beschikbaar komt, zeker in geval ook het grond- of oppervlaktewater antropogeen beïnvloed is (paragraaf 4.1 en 4.2.) Welke processen uiteindelijk in het veld bepalend zijn, is echter afhankelijk van tal van factoren die deels samenhangen met processen of ingrepen op landschapsschaal (landgebruik, grondwateronttrekking) en deels met processen op standplaatsniveau (historisch gebruik, drainage et cetera), zoals in paragraaf 3.6 verwoord.

Zo is de mate van afbraak van een veenbodem zeer bepalend voor het uiteindelijke effect van vernatting. Bij het vernatten van gedegradeerde veenbodems komt veel meer fosfor vrij dan bij het vernatten van intacte veenbodems (Van den Broek 1998; Zak et al. 2008, 2010, 2012; Cabezas et al. 2013; Emsens et al. 2016a). Dit verschil wordt veroorzaakt door de gewijzigde fysisch-chemische eigenschappen van deze gedegradeerde veenbodems. Zak et al. (2008) stellen dat het grootste deel van dit verschil verklaard kan worden door het verschil in de redoxgevoelige fosforfractie (bicarbonaat/dithioniet oplosbaar fosfor) in de gedegradeerde en intacte bodems. Deze fosforfractie blijkt veel hoger in gedegradeerde veenbodems en door de redoxgevoeligheid komt deze fractie snel beschikbaar bij het vernatten. Zak et al. (2010) gaan dieper in op deze redoxgevoelige fosforfractie en schrijven het verschil in fosformobilisatie tussen de verschillende veenbodems toe aan de hoeveelheid redoxgevoelige ijzer- en Al-P bindingen. Bij het verlagen van de redoxpotentiaal komen uit deze bindingen grote hoeveelheden fosfor vrij, die zorgen voor een grote (kans op) fosformobilisatie. Grote hoeveelheden ijzergebonden fosfor verklaren ook deels waarom er in een experiment met het vernatten van bodems meer fosfor nageleverd wordt door gedegradeerde veenbodems dan door gedegradeerde kleibodems (Van de Riet et al. 2013).

Kortom: de bodemgesteldheid bij aanvang van een vernattingsproject, het resultaat van bijvoorbeeld het landgebruik of landgebruik in het intrekgebied, is in belangrijke mate bepalend voor de mate waarin fosforbeschikbaarheid een knelpunt vormt voor natuurontwikkeling (cf. Jalink 2005).

Na het loslaten van deze redoxgevoelige bindingen bij vernatting kan echter weer resorptie plaatsvinden met ijzer- en aluminiumhydroxides, waardoor fosformobilisatie ook negatief gecorreleerd is met Fe:P en Al:P ratio's (Zak et al. 2010). Uit verschillende onderzoeken, ook in veengebieden, is gebleken dat met name de Fe:P ratio een belangrijke factor is voor de mate van P-mobilisatie bij waterverzadigde bodems (Geurts et al. 2008; Zak et al. 2010). De Fe:P ratio wordt in natuurherstel en -ontwikkeling dan ook vaak gebruikt als voorspellende waarde voor de

kans op fosformobilisatie bij vernatting. Een molaire Fe:P ratio van >10 in de bodem (Geurts et al. 2008; Zak et al. 2010) of >3 (Zak et al. 2010) in het porievocht zouden een sterke P-mobilisatie moeten voorkomen. Dit betekent echter niet dat een lage Fe:P ratio altijd resulteert in een hoge P-beschikbaarheid en dat een hoge Fe:P ratio altijd garant staat voor een lage P-beschikbaarheid. Emsens et al. (2017) vinden dat de Fe:P ratio van de bodem niet correleert met de mate van fosforopname door planten. Ze vinden zelfs een negatief verband tussen de Fe:P ratio en het aantal bedreigde plantsoorten. Een voldoende hoge Fe:P ratio kan dus niet zonder meer gebruikt worden als gouden regel voor het succesvol herstellen van natte mesotrofe natuur, maar is óók locatieafhankelijk.

Aangezien ijzer dus belangrijk kan zijn in het binden van fosfor, betekent dit ook dat er zich in ijzerrijke venen juist heel veel fosfor op kan hopen (Aggenbach et al. 2013; Emsens et al. 2016a, 2016b, 2017; Kooijman et al. 2020a). De grote hoeveelheid fosfor is dus grotendeels gebonden aan ijzer, maar dat hoeft niet direct te betekenen dat het niet beschikbaar is voor planten. Kooijman et al. (2020a) tonen aan dat de fosforbeschikbaarheid juist hoger is in ijzerrijke trilvenen, maar dat dit niet per se hoeft te leiden tot een hogere productie of lagere biodiversiteit (in tegenstelling tot (Emsens et al. 2016a)). Ze wijzen op de lage N:P ratio in ijzerrijke trilvenen en suggereren dat andere nutriënten (stikstof) hier limiterend zijn en dat de hoge ijzergehaltes mogelijk toxisch zijn. Aggenbach et al. (2013), Emsens et al. (2016a, 2016b, 2017) rapporteren de hoge ijzergehaltes en hoge fosforgehaltes die daarmee gepaard gaan in de gedegradeerde toplaag van gedraineerde veenbodems. Het vernatten van deze gedegradeerde ijzerrijke bodems resulteert in ongewenste chemische condities voor het succesvol herstellen van gewenste laagveen vegetaties. Deze ongewenste chemische condities worden echter niet toegeschreven aan een toename van fosfor in het poriewater, aangezien deze toename slechts beperkt is, maar worden veroorzaakt door fyto-toxische concentraties van Fe en NH₄⁺ na het vernatten van deze gedegradeerde ijzerrijke bodem (Aggenbach et al. 2013; Mettrop et al. 2015; Emsens et al. 2016a, 2016b). In een kolomproef laat Van den Broek (1998) echter zien dat vernatten van een gedraineerde veenbodem (dotterbloemhooiland) wel degelijk leidt tot (blijvend) verhoogde fosfaatbeschikbaarheid in de bodem, maar dat de extraheerbare hoeveelheid stikstof daarin daalt tot het niveau van dat in de niet gedraineerde veenbodem. Kanttekening is dat geen van de aangehaalde onderzoeken expliciet maakt, wat verstaan wordt onder ijzerrijk en ijzerarm. Daarmee blijft onduidelijk in hoeverre de resultaten daadwerkelijke contrasterend zijn (zie ook het kader "IJzerrijke veensystemen").

Naast de mate van degradatie van de veenbodem en de stoichiometrie van belangrijke chemische bodemparameters (Fe, Al en P) is ook de kwaliteit van het grond- of oppervlaktewater bij vernatten van doorslaggevend belang. Bepaalde stoffen in het grond- of oppervlaktewater kunnen de redoxpotentiaal dusdanig beïnvloeden dat reeds aanwezige nutriënten gemobiliseerd worden, de zogeheten interne eutrofiëring (Smolders et al. 2006). Ook kan het opzetten van het oppervlaktewaterpeil de invloed van het grondwater beperken, waardoor de chemische samenstelling veranderd. Verminderde aanvoer van nitraat en ijzer zorgen voor een grotere invloed van sulfaat waardoor Fe-P complexen ontbinden (Lucassen et al. 2005a, 2005b). Dit kan nog eens extra versterkt worden als er door de peilopzet minder droogval in de zomer plaatsvindt, wanneer er normaal gesproken ijzer geoxideerd wordt en juist weer fosfor bindt (dit geldt overigens niet voor trilvenen, die permanent nat zijn).

Hetzelfde eutrofiërende effect kan optreden indien het aanvoerwater rijk is aan sulfaat (Lamers et al. 1998a). Lamers et al. (2002) laten echter zien dat het effect van sulfaat in het aanvoerwater flink kan verschillen per gebied, afhankelijk van de lokale bodemcondities. Sulfaatrijk aanvoerwater in een bodem met veel Fe-P complexen leidde in dit onderzoek tot fosformobilisatie terwijl er in een bodem met weinig Fe-P complexen geen fosformobilisatie optrad maar wel een ophoping van het fytotoxische sulfide.

Een grote hoeveelheid Fe-P complexen kan dus leiden tot flinke fosformobilisatie, maar de hoeveelheid ijzer die hierbij vrijkomt voorkomt wel de ophoping van sulfide door vorming van ijzersulfides (FeS_x).

Aangezien de redoxsituatie belangrijk is voor de beschikbaarheid van fosfor, is de vegetatie die invloed uitoefent op deze redoxsituatie ook van belang. Crowley en Bedford (2011) tonen aan dat een aanwezige moslaag de toplaag van de bodem oxideert en zo fosfor voor planten beschikbaar maakt. Dit komt doordat in de geoxideerde toplaag meer microbiële activiteit, fosfatasen en enzymactiviteit en infectie met mycorrhiza plaatsvindt (zie ook paragraaf 4.3.5). Daarnaast zijn veel planten in staat de wortelzone te oxideren door middel van Radial Oxygen Loss (ROL), waardoor fosfor beschikbaar komt voor de planten (Aggenbach et al. 2013). Planten kunnen gebonden fosforfracties in de bodem dus vrijmaken en mogelijk direct gebruiken ten behoeve van groei. Hierdoor moet voor de nutriëntbeschikbaarheid niet enkel gekeken worden naar de reeds beschikbare fosforfracties, maar ook naar fosforfracties die beschikbaar gemaakt kunnen worden als gevolg van bijvoorbeeld ROL. Dergelijke interacties en hun gevolgen voor gehanteerde grenswaarden voor P, Fe et cetera in de context van natuurontwikkeling zijn nog niet begrepen.

De beschikbaarheid van fosfor is zoals gezegd ook afhankelijk van de pH in de bodem. Eventueel aanwezige Ca-P verbindingen ontbinden namelijk (pas) bij een lage pH, waardoor dan meer fosfor beschikbaar komt. Dit proces loopt parallel aan de microbiële mobilisatie en immobilisatie van fosfor in bodems die ook afhankelijk zijn van pH (zie ook paragraaf 4.3.3). Wilson en Fitter (1984) beschrijven dat bij een hogere pH (>4,5) meer bacteriën actief die het anorganisch (beschikbare) fosfor omzetten naar organisch (niet beschikbare) fosfor. Wilson en Fitter (1984) nemen dit effect waar, onafhankelijk van de aanwezigheid van Ca-P bindingen die bij een lage pH oplossen.

Ondanks alle hierboven gepresenteerde kennis, blijft het complex om de uitkomst van vernatting ten bate van natuurontwikkeling te voorspellen. Dat komt omdat we lang niet alle relevante interacties kunnen voorspellen (zie ook paragraaf 4.3). Zo vonden Robroek et al. (2009) in een gecontroleerd experiment het samenspel tussen stikstof, fosfor, zwavel en waterstanden. Zij vonden tegen de verwachting in nauwelijks effect van N en S op de P-huishouding. Wel vonden ze dat toedienen van zwavel zorgde voor verhoogde N:P ratio's in de vegetatie. Dit duidt op een hogere fosforbehoefte, verder ondersteunt door hogere fosfatase-activiteit en bovengrondse productie. Biogeochemie -bijvoorbeeld de fosfor-huishouding- lijkt dus in betekende mate beïnvloed te worden door dit enzym. In paragraaf 4.3 komen deze relaties uitgebreider aan de orde.

IJzerrijke veensystemen

Emsens et al. (2016a) rapporteren de negatieve consequenties die een hoge concentratie ijzer in een veensysteem kan hebben. Veel ijzer in de bodem kan gepaard gaan met een ophoping van fosfor en toxische effecten van ijzer. De negatieve effecten kunnen nog groter worden bij vernatting, wanneer door de veranderende redoxtoestand en daaruit voortkomende processen ammonium en ijzer tot toxische concentraties ophopen, waarbij onder wisselende waterstanden nog extra organisch materiaal kan worden afgebroken als gevolg van het ijzer-wiel. In verschillende beekdalveensystemen vonden zij dat de vegetatie minder typische soorten voor trilveen bevat indien het beekdalveen ijzerrijk was. Ook concluderen ze dat ijzerrijke venen minder geschikt zijn voor vernatting ten behoeve van natuurherstel.

Toch vinden we in Nederland ook ijzerrijke venen met goed ontwikkelde schraallandvegetaties, zoals in de Meppelerdieplanden (Kooijman et al. 2020b). Dit systeem is ijzerrijk en ook rijk aan fosfor, maar bevat toch een goed ontwikkelde vegetatie en is een van de weinige groeiplaatsen van Geel schorpioenmos in ons land. De situatie in de Meppelerdieplanden lijkt zich niet te conformeren aan de bevindingen van Emsens et al. (2016a). Hebben we hier te maken met de uitzondering die de regel bevestigt, of speelt hier misschien iets anders?

IJzerrijkdom

Om deze situaties uit verschillende onderzoeken met elkaar te kunnen vergelijken is het allereerst van belang om de term "ijzerrijk" op te helderen. Wat verstaan beide onderzoeksteams onder een ijzerrijk systeem? In de studie van Emsens et al. (2016a) worden systemen met een ijzerconcentratie van $<200 \text{ mmol kg}^{-1}$ in de bodem als ijzerarm geïdentificeerd en worden systemen met een ijzerconcentratie van $>300 \text{ mmol kg}^{-1}$ in de bodem als ijzerrijk geïdentificeerd. Daarnaast wordt het grondwater als ijzerarm geïdentificeerd als de concentratie $<10 \mu\text{mol L}^{-1}$ is en wordt van ijzerrijk grondwater gesproken als de concentratie $>200 \mu\text{mol L}^{-1}$ is. Een definitie voor ijzerrijkdom in het bodemvocht wordt in dit onderzoek niet gegeven, maar in het gerelateerde onderzoek van Emsens (2017) wordt een bodemvochtconcentratie van $>500 \mu\text{mol L}^{-1}$ als ijzerrijk gezien.

Zowel Kooijman et al. (2020b) als Mettrop et al. (2015) beschouwen de Meppelerdieplanden als een ijzerrijk systeem. Cusell et al. (2013) rapporteren voor de Meppelerdieplanden een gemiddelde ijzerconcentratie in het bodemvocht van $17 \mu\text{mol L}^{-1}$ in de zomer en $137 \mu\text{mol L}^{-1}$ in de winter. De ijzerconcentratie van de bodem wordt in Mettrop et al. (2015) weergegeven als circa 3000 mmol m^{-2} .

De ijzerconcentraties in de bodem zijn tussen de verschillende onderzoeksteams helaas niet te vergelijken. Een vergelijking zou het best gemaakt kunnen worden op basis van de vaak gebruikte eenheid mmol L^{-1} bodem. De gerapporteerde gegevens van Emsens et al. (2016a) zijn hier echter niet naar om te rekenen aangezien de bulk density van de bodems niet wordt gegeven. De gegevens van Mettrop et al. (2015) zijn hier ook niet naar om te rekenen omdat de bemonsterde diepte niet wordt weergegeven en de oppervlakte dus niet naar een volume is om te rekenen. Wat dus rest is om de ijzerconcentratie van het bodemvocht te vergelijken tussen de verschillende onderzoeksteams. De door Cusell et al. (2013) gerapporteerde concentraties ($17 \mu\text{mol L}^{-1}$ in de zomer en $137 \mu\text{mol L}^{-1}$ in de winter) voldoen dan zeker niet aan het criterium van Emsens (2017) van $>500 \mu\text{mol L}^{-1}$. Hier is dus sprake van een spraakverwarring of definitiekwestie als het gaat om "ijzerrijkdom".

Vegetatie

Ook op het gebied van vegetatie kunnen onderzoeksteams nog wel eens een verschillend beeld hebben bij een "goed ontwikkelde vegetatie" (zie ook paragraaf 3.6). De studie van Emsens et al. (2016a) is gericht op het herstel van mesotrofe, basenrijke kleine zeggen- en slaapmosvegetaties, waaronder de typische trilveenvegetatie (*Scorpidio-Caricetum diandrae*). Karakteristieke soorten van deze vegetaties, zoals de zeggensoorten *Carex diandra*, *C. limosa*, *C. lepidocarpa*, *C. panicea* en de mossoorten *Calliergon giganteum*, *Campylium stellatum*, *Fissidens adianthoides*, *Hamatocaulis vernicosus*, en *Limprichtia cossonii* komen volgens Emsens et al. (2016a) niet voor bij hoge concentraties opgelost ijzer. Venen met veel ijzer worden gekenmerkt door het veelvuldig voorkomen van *Carex rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Juncus spp*, *Lotus uliginosus*, *Calliergonella cuspidata* en *Calliergon cordifolium*. Uit Emsens et al. (2016a) blijkt dus dat typische trilveenvegetaties niet of nauwelijks voorkomen bij hoge ijzerconcentraties. Ook vinden Emsens et al. (2017) dat het aandeel bedreigde plant- en mossoorten (rode lijst) negatief correleert met de concentratie ijzer in de bodem.

In de Meppelerdieplanden kan vegetatiekundig gezien ook niet gesproken worden van een typische trilveenvegetatie (i.e. *Scorpidio-Caricetum diandrae*). In de studies van Cusell et al. (2013), Mettrop et al. (2015) en Kooijman et al. (2020b) wordt de vegetatiesamenstelling niet gedefinieerd, maar volgens van Tweel en van Wirdum (1999) kan de vegetatie in de Meppelerdieplanden ter plaatse van Geel schorpioenmos het best worden ingedeeld in het Verbond van Zwarte zegge (*Caricion nigrae*). Geel schorpioenmos is wel een kensoort van het Knopbiesverbond (*Caricion davallianae*), maar is niet de meest kritische soort voor wat betreft de concentratie ijzer en fosfor. Mettrop et al. (2015) laten zien dat de concentraties voor ijzer en

fosfor in het bodemvocht een stuk hoger zijn op de vindplaatsen van Geel schorpioenmos, in vergelijking met Rood schorpioenmos (*Scorpidium scorpioides*) en Groen schorpioenmos (*Scorpidium cossonii*). Kooijman et al. (2020b) benoemen ook de hoge biodiversiteit van de Meppelerdieplanden, die vermoedelijk niet beperkt is tot rode lijstsoorten (zoals bij Emsens et al. (2017) het geval is).

Meppelerdieplanden uitzondering of regel?

De vraag is dan ook of de situatie in de Meppelerdieplanden een uitzondering is op de bevindingen van Emsens et al. (2016a), dat goed ontwikkelde trilveenvegetaties met veel bedreigde soorten niet of nauwelijks voorkomen in ijzerrijke veensystemen. Na bovenstaande vergelijking kan geconcludeerd worden dat dit niet noodzakelijkerwijs het geval is.

De Meppelerdieplanden kunnen niet worden gerekend tot een trilveenvegetatie (*Scorpidio-Caricetum diandrae*), maar kunnen beter worden gezien als goed ontwikkelde schraallanden met enkele trilveensoorten. Ook de opvatting van soortenrijkdom lijkt voor beide onderzoeksteams te verschillen en niet één op één te vergelijken. De wijdverspreide aanwezigheid van de zeldzame Habitatrictlijnsoort Geel schorpioenmos in de Meppelerdieplanden is zeer bijzonder (van Tweel et al. 2015), maar is niet in strijd met de bekende standplaatseisen van deze soort ten aanzien van ijzer en fosfor (Mettrop et al. 2015). Daarnaast zijn de ijzerconcentraties in het bodemvocht van de Meppelerdieplanden volgens de standaard van Emsens et al. (2016a) hooguit als matig ijzerrijk te classificeren. De situatie in de Meppelerdieplanden lijkt dus, hoewel bijzonder, geen uitzondering op de regel.

Tegenstrijdigheden die in eerste instantie lijken te bestaan lijken ook te kunnen worden verklaard door een verschillend referentiekader van de verschillende onderzoeksteams.

4.2.2 Stikstof, dat andere nutriënt

Stikstof is aanwezig in de vorm van immobiel organisch materiaal en ammonium (NH₄), opgelost organisch stikstof (DON) en mobiel nitraat (NO₃) en nitriet (NO₂). Ammonium, vaak gebonden aan het bodemcomplex, wordt door bacteriën onder aerobe condities omgezet in nitraat (nitrificatie), een proces waarbij zuren vrijkomen en dat bij onvoldoende buffering leidt tot verzuring, bijvoorbeeld in de schraallanden langs de Meije (van den Broek en Smolders 2018). Bij het vrijmaken van stikstof uit (afbreken van) organische stof daarentegen (denitrificatie) worden tegelijkertijd, naast stikstofgas, ook bufferende stoffen gevormd, vooral bicarbonaat (HCO₃). Denitrificatie kan dus leiden tot een toename van de buffercapaciteit én de pH van de bodem (Bobbink et al. 2007), al hoeft het in het veld meetbare effect hiervan niet groot te zijn (Mettrop et al. 2015). Net als in geval van fosfor zijn die processen afhankelijk van de temperatuur, pH, zuurstofbeschikbaarheid en de redoxpotential (Wienk 2000). Uitsluitend onder anaerobe omstandigheden kan nitraat ook worden gereduceerd door gereduceerde ijzer- en zwavelverbindingen (FeCO₃ en FeS_x) in de bodem (Straub et al. 1996; Lamers et al. 1999; Lucassen et al. 2000; Lucassen en Roelofs 2005).

Van nature is nitraat nauwelijks aanwezig in het grondwater. Zeker in Nederland bestaat die natuurlijke situatie eigenlijk niet meer en dat is van invloed op de natuurwaarden die wij tegenwoordig kennen (De Mars et al. 2016). Op haar reis door de bodem, kan nitraat dat door landgebruik in de intrekgebieden aan het grondwater is toegevoegd, reageren met bijvoorbeeld organisch materiaal, sideriet of pyriet. Met name pyriet is hierbij van belang, gegeven dat dit leidt tot een toename van sulfaat in het grondwater. In paragraaf 4.2.1 is beschreven hoe dit kan leiden tot een toename van de fosfor-beschikbaarheid.

De waterhuishouding, bepaald door zowel landschappelijke als standplaatsfactoren, is dus net als bij fosfor belangrijk voor de stikstofhuishouding, alleen wordt de fosforbeschikbaarheid vaak

gelimiteerd onder droge (aerobe) condities en de stikstofbeschikbaarheid juist vaak door natte (anaerobe) condities (Grootjans et al. 1986; Van Duren en Pegtel 2000; Van der Hoek en Sykora 2006). Dit kan voor een groot deel verklaard worden door de microbiële mineralisatieprocessen die organische stikstofverbindingen omzetten naar anorganische stikstofverbindingen (NO_3^- , NH_4^+) die voor de plant beschikbaar zijn. Deze microbiële processen zijn vaak afhankelijk van zuurstof en nemen dus af bij natte condities (Berendse et al. 1994). Ook de omzetting van verschillende N-vormen, zoals NH_4^+ naar NO_3^- (nitrificatie), NO_3^- naar NH_4^+ (Dissimilatory Nitrate Reduction to Ammonium; DNRA) en NO_3^- naar N_2 (denitrificatie) zijn afhankelijk van de waterhuishouding en de daaruit volgende redoxsituatie.

Zo vinden Ambus et al. (1992) in een natte beekdalveenbodem dat mineralisatie en nitrificatie beperkt zijn tot de aerobe bovenste 5 cm en dat DNRA alleen plaatsvindt in de anaerobe diepere delen. Denitrificatie was volgens Berendse et al. (1994) gelijk in een droog en een nat grasland (ca. 17 kg/ha/jr), maar was in het natte grasland hoger in de zomer (minder vochtlimitatie) en in het droge grasland hoger in de winter (minder zuurstoflimitatie).

Onder natte anaerobe condities vindt weinig nitrificatie plaats, met verminderde NO_3^- concentraties en een mogelijke ophoping van NH_4^+ als gevolg. Een ophoping van ammonium in het porievocht wordt vaak waargenomen bij het vernatten van gedegradeerde veenbodems (Zak en Gelbrecht 2007; Zak et al. 2010; Cabezas et al. 2012; Van De Riet et al. 2013; Emsens et al. 2016a, 2016b). Deze ophoping wordt echter voor een groot deel verklaard door de afbraak van organisch materiaal, die groot kan zijn bij het vernatten van gedegradeerde veenbodems. Deze afbraak wordt nog eens gestimuleerd bij het vernatten van ijzerrijke veenbodems, als gevolg van ijzergestuurde anaerobe afbraak van organisch materiaal (Emsens et al. 2016a, 2016b).

Ook wisselende waterstanden kunnen een grote invloed hebben op de N-beschikbaarheid in een bodem. Verhoeven et al. (2010) stellen daardoor voor dat het voor dotterbloemhooilanden verstandig is om in te zetten op N (en K)-limitatie door de waterstanden te laten fluctueren en door meerdere keren per jaar te maaien en afvoeren. Door deze wisselende waterstanden wordt denitrificatie gestimuleerd en wordt stikstof als gas uit het systeem afgevoerd.

Naast de interne processen die de beschikbaarheid van stikstof reguleren is de externe input van stikstof ook zeer belangrijk. De aanvoer van stikstof via het grond- en oppervlaktewater kan per gebied flink verschillen, afhankelijk van de lokale waterkwaliteit. De depositie van stikstof is daarentegen in Nederland vrijwel overal hoog en in veel gevallen hoger dan de door Van Dobben et al. (2012) gedefinieerde kritische depositiewaarde. Van Diggelen et al. (2018) laten zien dat met name overgangsvelden en veenmosrietlanden als stikstof gelimiteerde systemen een eutrofiërend effect ondervinden van de hoge stikstofdepositie, in tegenstelling tot de fosfaatgelimiteerde basenrijke trilvenen. Beide systemen worden echter gehinderd door het verzurende effect van de depositie. Paulissen et al. (2016) laten zien dat voor trilveen typische schorpioenmossen verdwijnen als gevolg van een verhoogde NH_4^+ depositie. Berendse et al. (1994) geven aan dat stikstofdepositie samen met stikstofoutput door hooien kwantitatief de belangrijkste componenten zijn in de stikstofbalans in graslanden.

4.2.3 Vernatting, inundatie en nutriëntenhuishouding

Aanvoer van nutriënten en macro-ionen via oppervlaktewater is breed onderzocht wat betreft natuurontwikkeling. Kemmers et al. (2003) laten met behulp van experimenteel onderzoek waarin bodems gedurende 30 dagen werden geïnundeerd zien dat de kwaliteit van het oppervlaktewater niet van belang is als het gaat om effecten van inundatie op de bodemchemische toestand (en daarmee vegetatieontwikkeling). Tijdens inundatie bleken vooral ijzeroxiden en sulfaten te worden gereduceerd, hetgeen tot oppervlakkige pyrietvorming leidde. Na een aanvankelijke stijging van de pH door denitrificatie daalt deze met voortdurende inundatieduur door pyrietoxidatie. Ongeacht het watertype werd aanvankelijk fosfaat gemobiliseerd, gevolgd door fosfaatimmobilisatie bij

aanwezigheid van hoge ijzergehalten in de bodem. Het experiment bevestigde dat onder reducerende omstandigheden fosfaatimmobilisatie op kan treden door vivianietvorming (Postma 1982, 1983). Alleen bij een ijzer- en pyrietarme zandgrond leidt sulfaathoudend water tot een sterkere fosfaatmobilisatie dan bij sulfaatloos water. Dat betekent dat de uitgangssituatie van de bodem die geïnundeerd raakt bepalend is voor, bijvoorbeeld, de fosfaatmobilisatie of immobilisatie.

Dat verschillende bodems in biogeochemische zin vergelijkbaar reageren is al eerder uit onderzoek gebleken. Kemmers en Nelemans (2007) laten in een met behulp van gecontroleerde experimenten bijvoorbeeld zien dat voor zowel klei, zand- als veengronden cyclische vernatting (wisselvochtigheid) leidt tot vergroting van de fosfaatadsorptiecapaciteit van de bodem. Dit omdat wisselvochtigheid in alle onderzochte bodems -dus ook veenbodems- leidt tot vorming van amorfe ijzeroxiden uit kristallijne ijzeroxides een proces dat toeneemt met inundatieduur. Wel neemt de bindingssterkte bij inundatie af met een toenemend gehalte aan organisch stof in de bodem. Echter, in veengronden neemt de bindingssterkte voor fosfor weliswaar minder toe met de inundatieduur (anaerobe omstandigheden) in vergelijking met klei- en zandgronden, maar tegelijkertijd hebben deze gronden het hoogste adsorptiemaximum. Dit hangt samen met het ijzergehalte (Fe_{ox}) in de bodem. Kortom: de verhouding amorf:kristallijn ijzer is relevant voor de (chemische) fosfaatbeschikbaarheid van de bodem en wordt beïnvloed door grondwaterstanden (wisselvochtigheid).

Voor inundatie -in beeld als maatregel voor behoud of ontwikkeling van natte graslanden (e.g. Aggenbach et al. 2020)- is bekend dat zuurstofloos worden van de bodem als gevolg van inundatie direct effect heeft op flora en fauna ten gevolge van verdrinking, zeker in het groeiseizoen. Hoe snel zuurstofloosheid optreedt hangt af van de temperatuur. Bij temperaturen boven de 5 oC nemen bacteriële afbraakprocessen en de wortelactiviteit van planten, en daarmee ook het zuurstofverbruik, snel toe (Runhaar en Schouwenaars 2004). De temperatuur is bovendien van invloed op de hoeveelheid zuurstof die maximaal kan zijn opgelost in water; in koud water is de hoeveelheid zuurstof die kan zijn opgelost groter dan in warm water. Dit ligt uiteraard mede ten grondslag aan de beperkte effecten van winterinundatie voor vegetatie als het gaat om verdrinking.

Kemmers et al. (2003) geeft aanleiding te vermoeden dat de kwaliteit van het slib dat wordt aangevoerd tijdens inundatie van doorslaggevend belang kan zijn op de ontwikkeling van de vegetatie. Sival et al. (2002, 2010) en Runhaar en Jansen (2004) onderschrijven dit. Zo vonden Runhaar en Jansen (2004) geen enkel verband tussen de productiviteit van de vegetatie en de oppervlaktewaterkwaliteit, maar des te meer verbanden met de kwaliteit van het aangevoerde slib. Sival et al. (2010) lieten zien dat wat betreft nutriënten zwevend organisch stof met name van belang is, maar ook dat in beekdalen met gericht beheer de nutriëntenlimitatie in stand gehouden kan worden na inundatie (Runhaar en Schouwenaars 2004).

Onder permanent natte omstandigheden is de afbraak van organisch materiaal laag als gevolg van de beperkte beschikbaarheid van zuurstof. Denitrificatie kan dan, onder anaerobe omstandigheden, verlopen via bijvoorbeeld ijzer- en zwavelverbindingen, een proces waarbij (organische) zuren vrijkomen. De lagere pH remt de afbraak van organisch materiaal verder. De inlaat van gebufferd water of een toename van de buffercapaciteit van toestromend grondwater kan dan ook leiden tot een versnelde afbraak van organisch materiaal via een verhoging van de pH, naast een toename van de buffercapaciteit. Voorwaarde is dan wel dat het inundatiewater ook in de bodem kan indringen (Cusell et al. 2013). Dat betekent dat zomerinundatie effectiever zou kunnen zijn, al lijkt dit op gespannen voet te staan met verdrinking van de vegetatie. Verdrinking van vegetatie is relevant in het licht van de kansrijkdom van vernatting voor soortenrijke vegetaties. Immers, afsterven van de vegetatie betekent dat de ontwikkeling telkens wordt teruggezet, al dan niet tot een vegetatieloos stadium. Ontwikkeling van Nat schraalland of Dotterbloemhoiland onder deze omstandigheden is uitgesloten.

De aanvoer van nitratrijk oppervlaktewater kan een direct eutrofiërend effect hebben voor vegetaties, maar kan ook de mobilisatie van P beperken. Door de aanvoer van nitratrijk oppervlaktewater wordt de redoxpotentiaal in de bodem hooggehouden, ondanks anaerobe condities. Hierdoor wordt de mobilisatie van Fe en P in met name gedegradeerde veenbodems voorkomen (Cabezas et al. 2013).

4.2.4 Synthese biogeochemie en vernatting

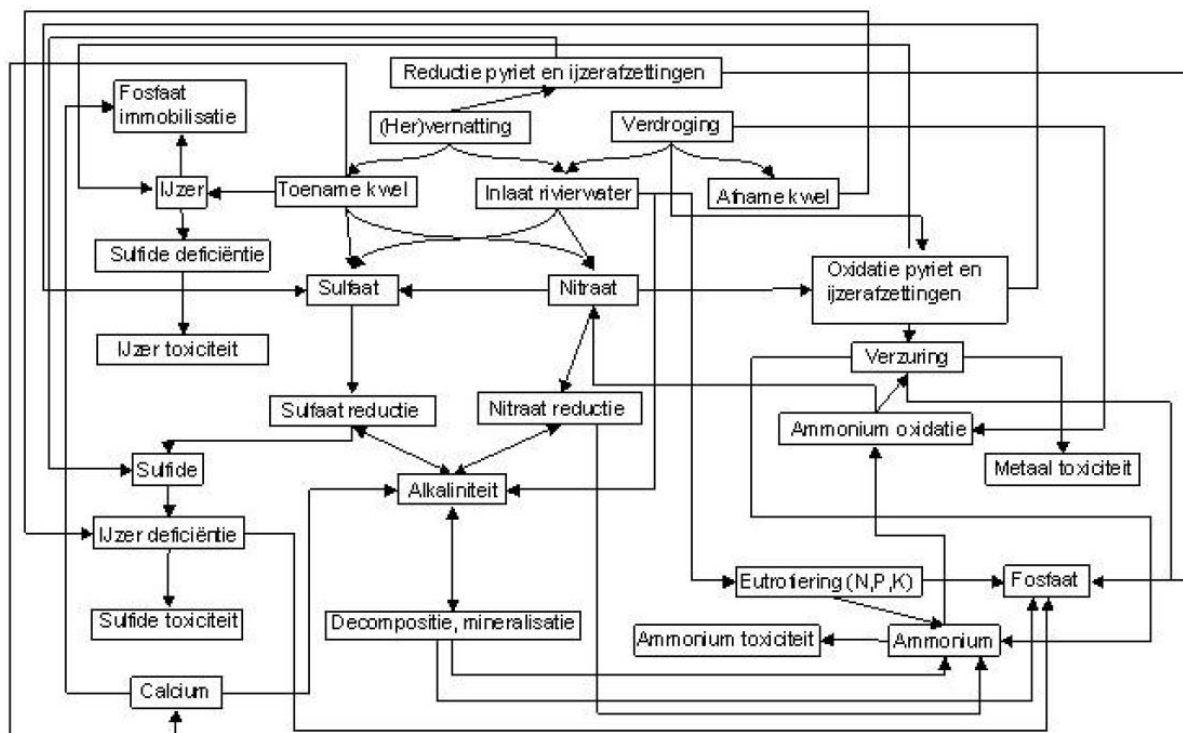
Bobbink et al. (2007) geven in één overzichtelijk schema de complexe samenhang tussen de hiervoor behandelde onderdelen in relatie tot vernatting weer (Figuur 4.5).

De hoofdpunten uit deze paragraaf zijn:

- De veelheid aan complexe interacties heeft één gemene deler: de uitkomst is afhankelijk van locatie specifieke omstandigheden, bijvoorbeeld de bodemgesteldheid. Daardoor is het niet mogelijk om de beschreven interacties te generaliseren naar betekenisvolle eenduidige stroomschema's. Eerder is het zaak de lokale situatie goed in de vingers te krijgen.
- Het samenspel van calcium, ijzer en fosfaat is zeer complex bij vernatting. Onderlinge verhoudingen van deze stoffen in de bodem en het grond- of oppervlaktewater zijn zeer bepalend voor de heersende processen en de uiteindelijke beschikbaarheid van fosfaat. Daarnaast oefenen de redoxtoestand, de pH, het type bodem, de degradatie van de bodem en de aanwezigheid van andere stoffen (zoals sulfaat) hier nog een essentiële invloed op uit. Hierdoor is ieder vernattingsproject anders.
- De beschikbaarheid van stikstof wordt net als de beschikbaarheid van fosfor voor een groot deel bepaald door de redoxtoestand en daaruit volgende microbiële processen.
- Inundatie kan grote effecten hebben op de nutriëntenhuishouding en ontwikkeling van vegetaties. Waterkwaliteit en timing van de inundatie zijn hierbij van groot belang.

Kennislacunes

- Onverwachte kennislacune is dat de resultaten tussen verschillende studies moeilijk te vergelijken zijn niet alleen omdat onvergelykbare eenheden worden gebruikt, maar ook omdat vaak niet helder wordt gemaakt wat wordt verstaan onder "arm" of "rijk". Hierdoor blijft onduidelijk of verschillende onderzoeken convergerende of divergerende resultaten rapporteren. Ook bemoeilijkt het de aggregatie naar algemeen geldende of minder locatiespecifieke mechanismen.
- In deze paragraaf kwamen met name interacties aan de orde. Juist omdat standplaatseisen het resultaat zijn van een samenspel van factoren (bodemgesteldheid, waterkwaliteit, -kwantiteit, -oorsprong et cetera) is ons begrip van de uitkomst van deze interacties beperkt. Dit heeft sterke samenhang met de onder hoofdstuk 3 geïdentificeerde kennislacune (ie. gebrek aan begrip van de referentiesituatie).
- Ondanks alle hierboven gepresenteerde kennis, blijft het complex om de uitkomst van vernatting ten bate van natuurontwikkeling te voorspellen. Dat komt omdat we lang niet alle relevante interacties kunnen voorspellen, zeker niet wanneer ook biota (inclusief de planten zelf) in het spel zijn.



Figuur 4.5. Invloed van waterkwaliteit en bodem/sedimentsamenstelling met betrekking tot verdroging en (her)vernatting. De pijlen geven aan welke factoren en/of processen worden verhoogd wanneer het voorafgaande overmatig wordt aangevoerd of optreedt. Uit: Bobbink et al. (2007).

Figure 4.5. Effect of water quality and soil/sediment composition on drying and rewetting of soils. Arrows indicate which factors or processes are upregulated in the presence of a given substance or process.

4.3 Wat nog meer relevant is voor vegetatieontwikkeling

In paragraaf 4.2 hebben we gezien dat de bodemprocessen samen met de vochthuishouding medebepalend zijn voor de beschikbaarheid van fosfor en/of stikstof. Dergelijke processen, die gaan over de relatie tussen standplaats en rhizosfeer, komen hieronder aan de orde.

4.3.1 Nutriëntenlimitatie

Bij herstel en ontwikkeling van natte natuur gaat doorgaans veel aandacht uit naar de beschikbaarheid van fosfor. Dat is niet verrassend, aangezien meerdere onderzoeken laten zien dat de het aandeel bedreigde soorten hoger is in fosfor-gelimiteerde systemen (Olde Venterink et al. 2003; Wassen et al. 2005; Emsens et al. 2017). Olde Venterink et al. (2003) en Wassen et al. (2005) vinden dat het aandeel bedreigde plantensoorten (rode lijst) hoger is in fosfor (co)-gelimiteerde systemen. Ook Emsens et al. (2017) vinden meer bedreigde plantensoorten in fosfor gelimiteerde systemen. De totale soortenrijkdom is echter niet afhankelijk van het type limitatie (Olde Venterink et al. 2003).

Toch is ook bekend dat soortenrijke mesotrofe natte natuur niet enkel kan bestaan bij fosforlimitatie. Het type limitatie kan voor eenzelfde vegetatie per systeem verschillen en kan naar verloop tijd veranderen. Verhoeven en Schmitz (1991), bijvoorbeeld, laten zien dat de vroege en midden successiestadia (drijftil en trilveen) in eerste instantie stikstof gelimiteerd zijn. Dit wordt ook door Wassen en Joosten (1996) gevonden in onderzoek in Polen. Door jarenlang maaibeheer worden N, P en K uit het systeem afgevoerd. Terwijl stikstof aangevoerd blijft worden, worden P en K steeds schaarser en treedt langzaam fosforlimitatie op. Dit wordt ook door de Mars et al.

(1996) gevonden. In een review door van Duren en Pegtel (2000) wordt gesteld dat relatief ongestoorde graslanden op veenbodems over het algemeen stikstof gelimiteerd zijn, terwijl fosforlimitatie juist optreedt in systemen die zijn blootgesteld aan hoge concentraties ijzer of calcium (passend bij de in paragraaf 4.1 en 4.2 beschreven mechanismen), of als gevolg van drainage of langdurig hooien. Zo vond recent OBN-onderzoek in hellingmoerassen ook voornamelijk stikstoflimitatie (De Mars et al. 2017). Dat betekent dat in beginsel mesotrofe vegetaties ook voor kunnen komen bij een "overmaat" aan fosfor.

Ook kan binnen een systeem vaak een limitatiegradiënt aanwezig zijn. Zo laten van der Hoek en Sykora (2006) in een blauwgrasland met een nat - matig droog - droog gradiënt de aanwezigheid van respectievelijk stikstof-, kalium-, en fosforlimitatie zien. Het type limitatie is verder afhankelijk van de hydrologische situatie. Maar ook de kwaliteit van het water is hier uiteraard van belang. Wassen en Joosten (1996) vinden in een gradiënt van een matig basenrijk tot extreem basenrijk veen een gradiënt van stikstoflimitatie tot N+P co-limitatie. Ook Pawlikowski et al. (2013) vinden een vergelijkbare gradiënt. Zij vergeleken twee trilvenen met stikstof- en fosforlimitatie en vonden dat fosforlimitatie veroorzaakt werd door een combinatie van stabiele waterstanden en aanwezigheid van veel calcium en ijzer en een hoge pH. Jabłońska et al. (2014) rapporteren fosforlimitatie in een overstromingstrilveen vanwege de stikstofaanvoer vanuit de rivier en fosforimmobilisatie door de - door het oxisch rivierwater verhoogde - redoxpotentiaal. Ook dit past goed op de in paragraaf 4.1 en 4.2 beschreven mechanismen, maar laat wederom het belang van hydrologie en waterkwaliteit zien.

Van den Broek (1998) vond in een dotterbloemhooiland met een gedraineerde veenbodem een hogere fosforconcentratie in de biomassa dan in het niet gedraineerde deel, aldaar leidend tot een N:P ratio die suggereert dat er sprake is van stikstoflimitatie terwijl de N:P ratio in de niet gedraineerde veenbodem op fosfaatlimitatie wijst. Van den Broek (1998) vond in deze gedraineerde veenbodem geen hogere fosfaatbeschikbaarheid dan in de niet gedraineerde bodem. Een incubatieonderzoek toonde echter aan dat in de gedraineerde bodem wel degelijk sprake was van een hogere fosfaatbeschikbaarheid. De vegetatie op de gedraineerde bodem nam blijkbaar de overmaat aan plant-beschikbare fractie gelijk op, wat resulteerde in de waargenomen hogere fosforconcentratie in de biomassa.

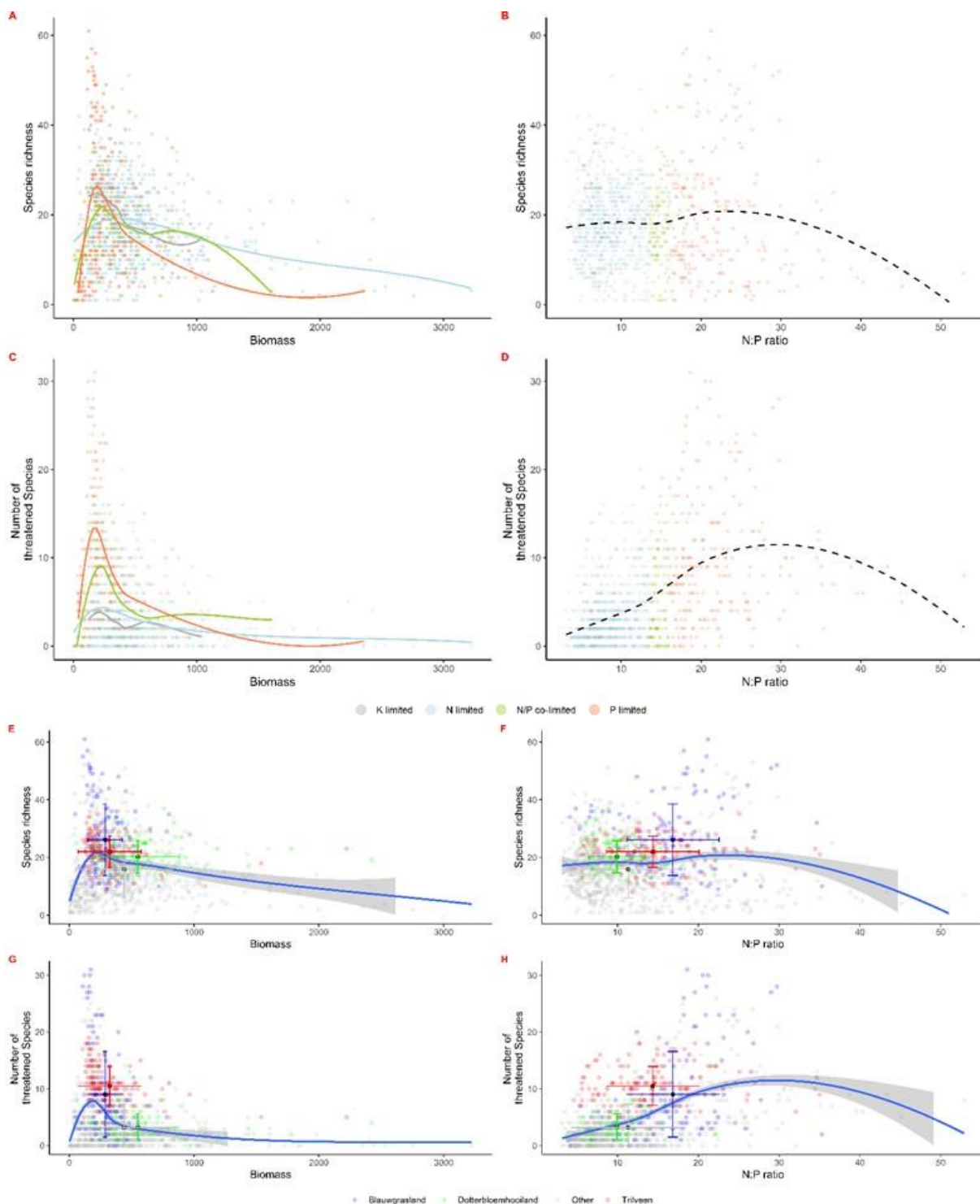
Om een indicatie van het nutriënt dat beperkend is voor de vegetatieontwikkeling wordt vaak een methode gehanteerd die gebruik maakt van de verhoudingen tussen nutriënten in de levende bovengrondse biomassa, gebaseerd op bemestingsexperimenten (Olde Venterink et al. 2003). Meest betrouwbaar zijn niet de enkelvoudige concentraties van N, P en K maar hun ratio's (Wassen et al. 1995). N- en P-gelimiteerde vegetaties werden onderscheiden op basis van N:P ratio's, waarbij hoge ratio's P-limitatie indiceren, terwijl lage ratio's N-limitatie indiceren. Een N:P ratio < 13,5 indiceert N-limitatie terwijl een ratio > 16 P-limitatie indiceert. N:P-verhoudingen tussen 13,5 en 16 duiden op N/P-co-beperking. Deze N/P co-beperking moet worden geïnterpreteerd als echte co-beperking door N en P samen, of tenminste als geen duidelijke enkelvoudige beperking door N of P (Wassen et al. 2005). Voor het onderscheiden van K (co)-beperkte ecosystemen wordt een kritische N:K-verhouding van 2,1 gebruikt en een kritische K:P-verhouding van 3,4, waarbij monsters met een N:K > 2,1 en een K:P < 3,4 K-limitatie indiceren (Olde Venterink et al. 2003). Het gebruik van deze grenzen is ondertussen een geaccepteerde methode gebleken voor het inschatten van het type nutriëntenbeperking in kruidachtige vegetaties, mits de bovengrondse levende biomassa wordt geknipt ongeveer op de top van het groeiseizoen.

Grenzen die nutriëntenbeperking definiëren op basis van nutriëntenconcentraties in bovengrondse biomassa zijn echter indicatief en geschikt voor het identificeren van brede patronen van variatie in nutriëntenbeperking tussen vegetaties en niet voor het bepalen van de nutriëntenbeperking van een enkele soort op een bepaald moment in ruimte en tijd (Wassen et al. 2021). Immers, men moet goed beseffen dat individuele soorten op een bepaalde plek planteigenschappen kunnen

hebben ontwikkeld die hen in staat stellen de limitatie op te heffen zoals symbiose met schimmels en exudatie van zuren of enzymen. Het zal duidelijk zijn dat tussen de rhizosfeer en het bovengrondse plantenweefsel nog een hele wereld aan fysiologische processen ligt, waardoor de relatie tussen bodembeschikbaarheid en concentratie in het weefsel van een individuele plant niet een-op-een te leggen is (Lambers et al. 1998; Larcher 2003).

Wassen et al. (2021) hebben recent specifiek gekeken naar nutriëntengehaltes en ratio's in levende bovengrondse biomassa van kruidachtige vegetaties. Op basis van 673 plots in graslanden, laag- en hoogvenen, moerassen, rietlanden, uiterwaarden, duinvalleien en duingraslanden in acht Europese landen / regio's , waarvan 287 in Nederland, laat dit onderzoek toe om voor 330 soorten, waarvan 118 bedreigd, de niche optima (mediaan) en de bandbreedtes daaromheen (\pm de gemiddelde kwadratische afwijking van het gemiddelde) te berekenen. Daaronder ook de soorten die kenmerkend zijn voor de hier relevante vegetatietypes.

Dit bestand is in de zomer van 2020 verder uitgebreid van 673 tot 990 waarnemingen, met name door met behulp van Nederlandse collega-onderzoekers nieuwe opnames en knipmonsters toe te voegen. Van de 990 plekken liggen er 607 in Nederland. In Figuur 4.6 zijn daarvan enige voorlopige resultaten opgenomen. In de linker panelen is de relatie tussen de biomassa (drooggewicht in g/m²) uitgezet tegen het aantal soorten (A, E) en het aantal bedreigde soorten (C, G). De rechterpanelen geven de relatie weer tussen N:P ratio en soortenrijkdom (B, F) en aantal bedreigde soorten (D, H). Tevens is in de panelen E t/m H het gemiddelde en de standaarddeviatie aangegeven van de totale dataset en die van trilvenen (gebaseerd op 140 locaties), blauwgraslanden (122 locaties) en dotterbloemhooilanden (98 locaties).



Figuur 4.6. In de linker panelen is de relatie tussen de biomassa (drooggewicht in g/m²) uitgezet tegen het aantal soorten (A, E) en het aantal bedreigde soorten (C, G). De rechterpanelen geven de relatie weer tussen N:P ratio en soortenrijkdom (B, F) en aantal bedreigde soorten (D, H). Tevens is in de panelen E, F, G en H het gemiddelde en de standaarddeviatie aangegeven van de totale dataset (grijs) en die van trilvenen (rood, gebaseerd op 140 locaties), blauwgraslanden (blauw, 122 locaties) en dotterbloemhooilanden (groen, 98 locaties).

Figure 4.6. Left: relationship between biomass (dry weight in g/cm²) and number of species (A, E) and the number of threatened species (C, G). Right: Relationship between N:P ratio and species richness (B, F) and the number of threatened species (D, H). Panels E, F, G and H also show the average and standard error for the total dataset (grey), for fen meadows (red, 140 locations), wet meadows (122, locations) and rich meadows (green, 98 locations).

Uit de linker panelen (A, E) blijkt het volgende: de soortenrijkdom neemt toe met de bovengrondse biomassa tot een optimum rond een biomassa van 250-300 g drooggewicht/m² en neemt daarna geleidelijk af met toenemende biomassa. De soortenaantallen zijn niet gecorrigeerd voor verschillen in oppervlakte van de opname, dit zijn dus geen aantallen per m². De patronen in de linker panelen (A, E) bevestigen de zogenaamde hump-backed curve van Grime (die eigenlijk geen curve maar een envelop is, die de puntenwolk omvat, maar in deze figuren zijn lijnen gefit door de puntenwolken). Het aantal bedreigde soorten toont een soortgelijk patroon als het totaal aantal soorten maar het optimum ligt bij een lagere biomassa (E, c. 150-200 g/m²) en de afvlakking na het optimum is steiler, hetgeen aangeeft dat bij toenemende biomassa er snel minder bedreigde soorten voorkomen.

De rechterpanelen geven de relatie weer tussen N:P ratio en de soorten. De soortenrijkdom vertoont geen duidelijk verband met de N:P verhouding (B, F). Dat wil zeggen dat N-gelimiteerde, P-gelimiteerde en N-P-co-gelimiteerde vegetaties allemaal een hoge soortenrijkdom kunnen herbergen. Het aantal rode lijst soorten stijgt gestaag met toenemende N:P, en laat zien dat gaande van N-limitatie (N:P<13,5), naar N- en P-co-limitatie (13,5<N:P<16), naar P-limitatie (N:P>16) het aantal bedreigde soorten toeneemt. Dit vlakt af bij N:P > c. 20 en < 30, en buigt bij nog hogere N:P ratio's af naar lagere aantallen bedreigde soorten.

Figuur 4 A laat ook zien dat relatief laag-productieve plekken N-, P-, of K-gelimiteerd kunnen zijn of co-limitatie van N en P kunnen ondervinden. Verreweg de meeste hoogproductieve plekken zijn N-gelimiteerd. P-gelimiteerde plekken zijn vrijwel altijd laag-productief, en bevatten de meeste bedreigde soorten (C) en voor wat betreft bedreigde soortenaantallen gevolgd door N- en P-co-limitatie-plekken. N-gelimiteerde en K-gelimiteerde plekken herbergen minder grote aantallen bedreigde soorten dan P-gelimiteerde en N- en P-co-limitatie plekken (C). Voor wat betreft het totaal aantal soorten ontlopen de verschillende limitatie-types elkaar niet veel (A). K-limitatie is relatief zeldzaam (slechts 80 van de 990 plekken) en de meeste K-gelimiteerde plekken zijn relatief laagproductief (A, C). Ter vergelijking 229 plekken zijn P-gelimiteerd, 579 plekken zijn N-gelimiteerd en op 102 plekken heerst N- en P-co-limitatie.

Blauwgraslanden hebben de hoogste soortenrijkdom (E), maar het aantal bedreigde soorten is het hoogste in trilvenen, gevolgd door blauwgraslanden (G). De soortenrijkdom van dotterbloemhooilanden is amper lager dan die van trilvenen (E), maar het aantal bedreigde soorten is duidelijk lager (G). Wat opvalt en relevant is in het kader van deze rapportage is dat de variatie binnen een vegetatietype aanzienlijk is, zowel in soortenrijkdom als in productie.

P-limitatie komt relatief het meeste voor in blauwgraslanden, terwijl er in de meeste trilvenen N- en P-co-limitatie heerst (F, H). Dotterbloemhooilanden zijn in de regel N-gelimiteerd (F, H). Wederom is het belangrijk om te constateren dat de spreiding in N:P ratio binnen de drie geselecteerde habitattypen groot is.

In grote lijnen bevestigt bovenstaande de conclusies van eerder onderzoek (Wassen et al. 2005, 2021; Fujita et al. 2014). Veel bedreigde soorten handhaven zich nog op laag-productieve plekken en vooral daar waar fosforlimitatie heerst, dus daar waar de beschikbaarheid van fosfor in vergelijking met stikstof en/of kalium laag is. Om bedreigde soorten te behouden zal het natuurbeheer zich derhalve behalve op het terugdringen van stikstof (Wassen et al. 2021), ook moeten richten op het terugdringen van de fosfaatbeschikbaarheid. Uit een gedachtenexperiment in (Wassen et al. 2021) blijkt zelfs dat het eenzijdig terugdringen van de stikstofbelasting, zonder tegelijkertijd ook de fosfaatbeschikbaarheid omlaag te brengen zelfs averechts kan werken en kan leiden tot verlies van bedreigde soorten. Een reden te meer om de in deze rapportage gegeneerde kennis over positionele, conditionele en operationele relaties voor zowel stikstof- als fosforprocessen te benutten.

Wat echter ook heel duidelijk wordt uit bovenstaande figuren is dat alhoewel er duidelijke algemene conclusies te trekken zijn, er ook een grote variatie aanwezig is. Dit geldt met name voor de biomassa van trilvenen en dotterbloemhooilanden en de N:P ratio van trilvenen en blauwgraslanden. Trilvenen bevinden zich bovendien het vaakst in het N- en P co-limitatie traject, waaruit blijkt dat het beheer van nutriënten in trilvenen zich op N en P zal moeten richten.

4.3.2 Fyto-toxiciteit

Fyto-toxische stoffen kunnen in belangrijke mate bepalend zijn voor de vegetatiesamenstelling. Zo kan ijzer in ijzerrijke venen ophopen tot fyto-toxische niveaus. Snowden en Wheeler (1993) hebben de ijzertolerantie van verschillende typische laagveensoorten bepaald en komen tot de conclusie dat monocotylen over het algemeen een hogere ijzertolerantie hebben dan dicotylen. Ook stellen ze dat een hoge ijzertolerantie negatief gecorreleerd is met groeisnelheid (RGR). In een studie van Aggenbach et al. (2013), waarin specifiek is gekeken naar vernatten van gedegradeerde veenbodems, worden ijzerconcentraties in het porievocht van ruim 100 $\mu\text{mol L}^{-1}$ gevonden en ontbreken inderdaad veel vaatplanten en mossen typisch voor veenvormende laagvenen. Dit wijkt uiteraard af van metingen gedaan in relatief ongestoorde systemen. Emsens et al. (2016a) concluderen dat ijzer bij lage concentraties in het porievocht (15-100 $\mu\text{mol L}^{-1}$) toxisch kan zijn voor plantensoorten van diverse kenmerkende mesotrafente mos- en zeggensorten van basenminnende slaapmos-kleine zeggensvegetaties. Sterkere toxiciteitseffecten treden volgens hen mogelijk op bij een Fe-concentratie vanaf 500-1000 $\mu\text{mol L}^{-1}$ in het porievocht; een drempelwaarde die in veel vernatte gedegradeerde beekdalvenen in Nederland wordt overschreden. Kooijman et al. (2020) suggereren dat hoge P-concentraties die vaak gepaard gaan met hoge Fe-concentraties het fyto-toxische effect van Fe kunnen opheffen in ijzerrijke venen. Ook speelt de pH hier weer een belangrijke rol. Zo zijn bepaalde trilveensoorten (e.g. Geel schorpioenmos en Groen schorpioenmos) tolerant voor hoge Fe-concentraties, maar alleen bij een hoge pH (Vicherová et al. 2015).

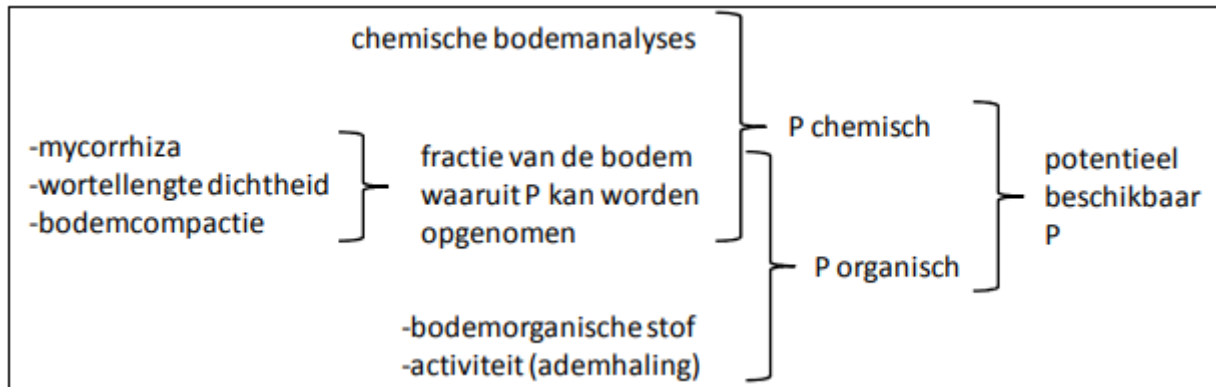
Dergelijke fyto-toxische ijzerconcentraties worden in het porievocht bereikt na het vernatten van veenbodems met een hoog ijzergehalte in de bodem (Emsens et al. 2016a). Tegelijkertijd worden hierbij ook mogelijk fyto-toxische concentraties NH_4^+ (>1 mmol/l) in het porievocht bereikt, met name in de ijzerrijke bodems. Dit komt doordat reductie van Fe(III), met organisch materiaal als elektrondonor, zorgt voor anaerobe N-mineralisatie en doordat nitrificatie onder anaerobe omstandigheden geremd is (Emsens et al. 2016a). Andere studies laten ook een flinke mobilisatie van NH_4^+ zien na het vernatten van gedegradeerde veenbodems (Zak en Gelbrecht 2007; Zak et al. 2010; Cabezas et al. 2012; Van De Riet et al. 2013; Emsens et al. 2016b). Van den Broek (1998) vond echter een afname van extraheerbaar stikstof. De aanvoer van sulfaatrijk water kan naast het eutrofiërende effect ook fytotoxische gevolgen hebben, door de ophoping van sulfide wanneer het onvoldoende aan Fe kan binden (Lamers et al. 2002).

4.3.3 Bodembiota

Bodembiota hebben via de interactie met onder meer organische stof een belangrijke rol in de fosfor- en stikstofcyclus. Die cycli zijn sterk bepalend voor fosfor- dan wel stikstof-limitatie van de bodem cf. Fujita et al. 2014) en voor vegetatieontwikkeling (Güsewell et al. 2003b; Lamers et al. 2012; De Mars et al. 2017). De relevantie van dit aspect is al vroeg onderkent (Reddy en Patrick 1975; Aerts et al. 1999), maar recent komen bodembiota nadrukkelijk naar voren als het gaat om natuurontwikkeling en -herstel (Kemmers et al. 2001; Lin et al. 2012; Knappová et al. 2016; van Bezouw et al. 2016; Koziol en Bever 2017), ook in Nederland (Van Dijk et al. 2009; Kemmers et al. 2010; De Mars et al. 2017).

In voorgaande paragrafen is een aantal keer aan de orde geweest dat zowel bacteriën als schimmels fosfor en stikstof beschikbaar maken uit organisch materiaal (Figuur 4.7), maar dat dit niet beschikbaar komt voor planten en door henzelf gebruikt wordt voor de eigen

energiehuishouding. Dat betekent dat ook tussen planten en bodembiota competitie plaatsvindt om beschikbaar stikstof en fosfor.



Figuur 4.7. Schematische weergaven van de factoren die invloed hebben op plantbeschikbaar fosfaat. Uit: Timmermans et al. (2012).

Figure 4.7. Factors affecting the amount of phosphate available for plants. From: Timmermans et al. (2012).

Van Dijk et al. (2009) en Lin et al. (2012) zien dat het bodemvoedselweb afhankelijk is van de grondwaterstand: bij hoge grondwaterstanden (\sim -7 (GVG) – 17 (GLG) cm-mv) is sprake van een door bacteriën gedomineerd bodemleven, terwijl onder droge omstandigheden (\sim -30 (GVG) – -40 (GLG) cm -mv) schimmels een belangrijkere rol innemen. Wat betreft de pH kunnen bacteriën in de hier relevante natte vegetaties ook dominant zijn bij lagere pH's (Winsborough en Basiliako 2010), al is uit droge bosbodems bekend dat de schimmel-bacterie verhouding afneemt bij stijgende pH (Bååth en Anderson 2003). Kemmers et al. (2001) laten in buitenlandse kalkmoerassen zien dat het bodemleven doorslaggevend kan zijn als het gaat om nutriëntenlimitatie, veel meer dan de fysisch-chemische processen uit paragraaf 4.2. Inderdaad vonden de Mars et al. (2017) in de natte basische Limburgse kalkmoerassen dat bacteriën bepalend zijn voor de beschikbaarheid van voedingsstoffen voor planten. Dominantie van bacteriën in het bodemvoedselweb leidt gemakkelijk tot stikstoflimitatie, vanwege de hoge stikstofbehoefte van bacteriën (Hassink et al. 1993). Mettrop et al. (2015) veronderstellen ook voor schorpioenmosveen een belangrijke rol voor bacteriën in de stikstofcyclus, al zijn destijds geen directe metingen aan het bodemleven verricht.

Kemmers et al. (2010) laten zien dat een actief bodemleven een randvoorwaarde is voor onder meer goed ontwikkelde blauwgraslanden. Het bodemleven, voor de door hen onderzochte blauwgraslanden regenwormen en bacteriën, vormen een zogenoemde stikstof-sink. In regenwormen en bacteriën wordt stikstof opgeslagen, als het ware, die voor de vegetatie niet meer beschikbaar is. Daarbij is in ieder geval van regenwormen bekend dat zij juist fosfaat voor planten beschikbaar maken uit organische bronnen (Sharpley en Syers 1977), maar in algemene zin lijkt microbiële activiteit belangrijk voor de fosfaatbeschikbaarheid in de bodem waarbij vooral beschikbaarheid in de organische fractie wordt onderschat (eg. Turner 2008; Steffens et al. 2010). Koziol en Bever (2017) laten zien dat de gewenste vegetatieontwikkeling in betekende mate afhankelijk is van de aanwezigheid van de juiste bodembiota, in het door hen onderzochte systeem schimmels (zie ook paragraaf 4.3.5), en dat de afwezigheid daarvan ten grondslag ligt aan het stagneren van de vegetatieontwikkeling. Hoewel het door Koziol en Bever (2017) onderzochte systeem geen mesotroof, nat grasland is, laten praktijkresultaten zien dat extrapolatie van een dergelijk mechanisme voor de hand ligt, in ieder geval voor Blauwgraslanden (Van Bezouw et al. 2016).

Vanwege hun belangrijke rol in het vrijmaken van nutriënten uit organisch materiaal (Figuur 4.7) krijgt bodemleven en het beheer daarvan veel aandacht in de (biologische) landbouw (eg. Timmermans et al. 2012 en referenties daarin; Bokhorst en Janmaat 2013).

Kortom: Bodembiota zijn uiterst gevoelig voor ook voor planten relevante standplaatsfactoren en kunnen in betekende mate bepalend zijn voor het type, maar ook het in standhouden van nutriëntenlimitatie zoals beschreven in paragraaf 4.3.1.

4.3.4 Het belang van organisch fosfor

In algemene zin wordt aangenomen dat anorganisch fosfor beschikbaar is voor plantengroei. De focus van paragraaf 4.2 ligt dan ook sterk op de fysisch-chemische aspecten (zie ook Figuur 4.5). Echter, ten aanzien van fosforbeschikbaarheid wordt een steeds belangrijker rol wordt toegekend aan organisch fosfor (Turner 2008), dat weliswaar zéér lastig te meten is (van Rotterdam-Los 2010), maar waarvan al langer bekend is dat het een groot deel van de fosforvoorraad in de bodem kan beslaan (Dalai 1977; Harrison 1987) en in beginsel voldoende kan zijn om te voorzien in de fosforbehoefte van planten (Cole et al. 1978; Steffens et al. 2010). Sterker, al wat ouder landbouwkundig onderzoek laat al zien dat planten in staat zijn om beide fracties even effectief te gebruiken (Tarafdar en Claassen 1988). Microbiële activiteit speelt de hoofdrol in het voor planten beschikbaar maken van deze fractie (Turner 2008), waarbij de processen zich concentreren in de rhizosfeer (eg. Lewis en Quirk 1967; Bhat en Nye 1974). Pas relatief recent is aandacht besteed aan het belang van organisch fosfor voor de fosforhuishouding in veen- en kalkrijke zandbodems (Chardon et al. 2007). Echter, belangrijke methodische beperkingen zoals het gebruiken van gedroogde grondmonsters, maken dat aan het onderzoek geen harde conclusies kunnen worden ontleend.

Vanuit het perspectief van de plant is de synthese en excretie van enzymen (fosfatase) naar de rhizosfeer het mechanisme om aan het organisch fosfor te komen, een mechanisme dat is aangetoond voor hogere planten, mossen en algen (eg. Tarafdar en Jungk 1987; Duff et al. 1994; Chen et al. 2000; Whitton et al. 2005). Dat het om een "universeel" mechanisme lijkt te gaan, onderstreept het belang van organisch fosfor in de nutriëntenhuishouding van natuurlijke vegetaties.

Toch lijkt er, ondanks voorgaande, maar weinig bekend over het belang van deze fosforbron in relatie tot natuurontwikkeling. Hoewel de organische fosforfractie in veengebieden een groot deel van de totale hoeveelheid P beslaat (Cusell et al. 2014; Kooijman et al. 2020a). Een mogelijke verklaring is dat hoewel veel verschillende methoden beschikbaar zijn om fosfor in de bodem te meten (Chang en Jackson 1958; van Rotterdam-Los 2010; Timmermans et al. 2012), die zonder uitzondering maar beperkt zeggingskracht hebben als het gaat om fosfaatbeschikbaarheid voor planten (Timmermans et al. 2012 en referenties daarin), het bijzonder moeilijk is om de opname van vrijkomend fosfor uit organische bron door planten te meten; het proces is beperkt tot de rhizosfeer (niet het hele bodemmonster) en bij de opname concurreert de plantenwortel met micro-organismen. In de standaard bodemanalyses worden al deze fracties niet onderscheiden.

Voorlopig resultaat is dan ook dat duidelijk is dat organisch fosfor van belang is voor natuurlijke vegetaties, maar dat de grip op de processen nog beperkt is en in algemene zin ook geen onderdeel vormt van het "standaard" bodemonderzoek (eg. Steffens et al. 2010; Timmermans et al. 2012).

4.3.5 Plantenfysiologie en mycorrhiza

De paragraaf hiervoor heeft laten zien dat de verhouding tussen voedingsstoffen in planten gebruikt kan worden om te bepalen welke van de belangrijkste voedingsstoffen (N, P, K) limiterend is voor de groei van planten en dat het bodemleven naast andere standplaatscondities als permanent hoge waterstanden maar ook beheer en historische uitnutting hierin een belangrijke rol kunnen spelen. Planten zelf beschikken daarbovenop ook nog over tal van manieren om de noodzakelijke voedingsstoffen uit de bodem (in dit geval de rhizosfeer, de zone direct rond de plantenwortel) te verkrijgen (Lambers et al. 1998; Larcher 2003; Robroek et al. 2009).

Van de vele strategieën om beperkt beschikbaar fosfor maximaal op te nemen (e.g. Zemunik et al. 2015), is van mycorrhiza algemeen bekend (Larcher 2003) dat ze daarin een belangrijke rol spelen (e.g. Jakobsen et al. 1994). Voor zover bekend maken de schimmels gebruik van dezelfde fosfaatbron als de planten (Read 1991), maar zorgen ze met hun fijn vertakte mycelium voor een enorm toename van het contactoppervlak met de bodem waardoor meer voedingsstoffen opgenomen kunnen worden (Jakobsen et al. 1994; Larcher 2003), maar ook de waterbeschikbaarheid wordt verhoogd (Ruiz-Lozano en Azcon 1995), al zal dat in de hier relevante vegetaties minder van belang zijn.

Echter, vrijwel alle mycorrhiza worden geacht obligaat aeroob te zijn (Mosse et al. 1981), terwijl Tabel 4.1 liet zien dat veel van de hier besproken vegetaties (in ieder geval Blauwgrasland, Trilvenen en Natte schraallanden) bijzonder nat zijn en in ieder geval in de winter en de vroege zomer waterstanden boven maaiveld kennen. Toch worden ook mycorrhiza aangetroffen in dergelijke (permanent) natte systemen (Anderson et al. 1984; Brown en Bledsoe 1996). Miller en Sharitz (2000) hebben gekeken naar de infectie door mycorrhiza onder verschillende bodemvochtomstandigheden, van permanent anaeroob tot permanent aeroob en wisselvochtigheid. In dat laatste maakte zij onderscheid tussen de situatie waarin een natte bodem uitdroogt of een initieel droge bodem nat werd. Zij vonden inderdaad dat onder permanent natte omstandigheden nauwelijks sprake is van infectie, iets dat ook gold voor een natte bodem die uitdroogt. Echter, in een droge bodem die permanent nat wordt was sprake van infectieniveaus vergelijkbaar met de permanent droge bodem. Ze concluderen dan ook dat vooral van belang is dat infectie plaats heeft kunnen vinden, maar dat de vochttoestand van de bodem daarna geen invloed meer heeft op het infectieniveau. Dat is relevant, omdat zoals Tabel 4.1 liet zien, vrijwel alle hier relevante vegetaties in de zomer grondwaterstanden kennen die meer dan een decimeter uitzakken. Anders gezegd, zuurstof kan doordringen tot de zone waarin vrijwel alle wortels zich bevinden (circa 20-30 centimeter beneden maaiveld in wetlands (Kohzu et al. 2003)). Ze laten ook zien dat alle geïnfecteerde planten onafhankelijk van de vochttoestand (dus ook die planten die tóch geïnfecteerd worden onder permanent natte condities) meer fosfor op konden nemen en hogere fosforgehaltes in hun weefsel hadden. Dat betekent dat ook in de hier relevante vegetatietypes een rol weggelegd kan zijn voor mycorrhiza (schimmels) als het gaat om zowel het beschikbaar maken van voedingsstoffen voor planten als het vastleggen van voedingsstoffen in voor planten niet beschikbare vorm (zie paragraaf 4.3.3).

Voor verschillende genera, waaronder *Carex*, is bekend dat ze niet of nauwelijks gebruik maken van mycorrhiza, (e.g. Ocampo et al. 1980; Larcher 2003), maar juist structuren ontwikkelen van waaruit zuren en enzymen uitgescheiden kunnen worden die helpen bij het beschikbaar maken van de voedingsstoffen rond de rhizosfeer (e.g. Larcher 2003; Güsewell 2017). Hiermee zijn ze in staat om ook onder permanent natte condities fosfaat vrij te spelen vanuit eerder niet beschikbare fracties, waar dat met behulp van mycorrhiza minder makkelijk kan (al laten Anderson et al. (1984) zien dat planten die gebruik maken van mycorrhiza en planten die gebruik maken van andere structuren ook in de natste terreindelen naast elkaar voorkomen). Recent onderzoek door Tveit et al. (2020) is in dit licht ook interessant. Zij laten zien dat mossen die behoren tot *Sphagnum* en *Amblystegiaceae* (en model staan voor geheel verschillende standplaatscondities) duidelijk verschillen in de met hen geassocieerde microbiologische levensgemeenschappen (taxon en standplaatsfactoren waren belangrijke voorspellers voor de microbiologische levensgemeenschap), nog steeds een klein, maar functioneel belangrijk deel hiervan delen.

Interessant is dat Pérez-Corona en Verhoeven (1996) laten zien dat drie zeggen -in Nederland kenmerkend voor P-arme, P-rijke en intermediaire standplaatsen- zonder uitzondering het best groeiden onder P-arme condities. In dezelfde lijn laten Güsewell en Schroth (2017) voor drie zeggensoorten zien dat het wel of niet hebben van specifieke structuren die helpen bij het beschikbaar maken van fosfor onder laboratoriumcondities geen verschil maakte voor de fosforopname. Samen roepen deze onderzoeken de vraag op, in tegenstelling tot mycorrhiza, in

hoeverre dergelijke structuren bij zeggen daadwerkelijk een functionele aanpassing is voor lage beschikbaarheid van voedingsstoffen (e.g. Güsewell en Schroth 2017) en bij gevolg voor vegetatieontwikkeling. Van belang is wel te onderkennen dat resultaten uit laboratorium experimenten zelden of nooit direct te vertalen zijn naar de situatie in het veld (Poorter et al. 2016). Pérez-Corona en Verhoeven (1996) concluderen dan ook dat het succes van zeggen -die van grote betekenis zijn in de hier relevante vegetatietypen, uitgezonderd Kruiden- en faunarijk grasland- onder nutriënt-arme omstandigheden niet (alleen) is toe te wijzen aan aanpassingen de efficiëntie waarmee nutriënten kunnen worden opgenomen, maar met name aan vochttoestand van de bodem, dan wel reproductie mogelijkheden of macro-ionen in de bodem of het bodemvocht.

Tegelijkertijd zien Pérez-Corona en Verhoeven (1996) ook dat de fosforbeschikbaarheid in de bodem gevolgen heeft voor de opname van stikstof door de drie door hen onderzochte soorten: de opname van stikstof was lager, wanneer fosfor nauwelijks beschikbaar was. Dat de opname van stikstof en fosfor door planten afhankelijk is van de beschikbaarheid van beide voedingsstoffen, maar ook andere standplaatsfactoren als licht (Edelkraut et al. 2000), komt vaker voor in de literatuur en houdt verband met, onder meer, het gegeven dat fosfor van belang is in tal van fysiologische processen, waaronder fotosynthese en hormoonhuishouding (Janssen 1998; Güsewell et al. 2002, 2003a; Larcher 2003; Epstein en Bloom 2005).

4.3.6 Synthese biotische aspecten

- Soortenrijke mesotrofe natte natuur kan zowel voorkomen in P- als in N-gelimiteerde situaties. Uitgangspunt moet zijn dat de productiviteit van het systeem laag genoeg is om een soortenrijke vegetatie te kunnen ontwikkelen. Inzicht in de huidige NPK-verhoudingen kan gebruikt worden om gerichte maatregelen te nemen om deze lage productiviteit te bereiken.
- Bij het vernatten van gedegradeerde veenbodems, met name ijzerrijke veenbodems, is er een groot risico op fytotoxische concentraties van ammonium en ijzer.
- Bodembiota zijn uiterst gevoelig voor de (veranderende) pH en redoxsituatie en kunnen in betekende mate bepalend zijn voor het type, maar ook het in standhouden van nutriëntenlimitatie.
- Organisch fosfor is van belang voor natuurlijke vegetaties, maar de grip op de processen rondom deze P-fractie is nog beperkt en in algemene zin ook geen onderdeel vormt van het "standaard" bodemonderzoek.
- Mycorrhiza spelen een belangrijke rol bij het beschikbaar maken niet (direct) beschikbare fosforbronnen, ook onder permanent natte condities. Voorwaarde is daarbij dat dan wel sprake is van wisselvochtigheid, dan wel van nat worden van een eerder droge bodem.
- Op basis van laboratoriumonderzoek is niet zeker of de structuren die zeggen hebben ontwikkeld om zuren en enzymen uit te scheiden daadwerkelijk een aanpassing zijn om onder natte omstandigheden fosfor op te nemen.

Kennislacunes

- Tussen de rhizosfeer en het bovengrondse plantenweefsel ligt een hele wereld aan fysiologische processen ligt, waardoor de relatie tussen voedselbeschikbaarheid in de bodem en de concentratie voedingsstoffen in het weefsel van een individuele plant nog niet een-op-een te leggen is. Wel zijn duidelijke patronen te onderscheiden, maar is de variatie groot.
- De rol van organisch fosfor in relatie tot vegetatieontwikkeling is vrijwel onbekend, ondanks het gegeven dat aan het belang van organisch fosfor in dat licht niet wordt getwijfeld. Dit hangt samen met de moeilijkheid om de opname van vrijkomend fosfor uit organische bron door planten te meten; het proces is beperkt tot de rhizosfeer (niet het

hele bodemmonster) en bij de opname concurreert de plantenwortel met micro-organismen. Voorlopig resultaat is dan ook dat duidelijk is dat organisch fosfor van belang is voor natuurlijke vegetaties, maar dat de grip op de processen nog beperkt is en in algemene zin ook geen onderdeel vormt van het "standaard" bodemonderzoek.

4.4 Kansen en risico's van vernatting voor waardevolle natuur

De bevindingen van het literatuuronderzoek zijn op 25 januari 2021 behandeld in een workshop met diverse experts uit het werkveld. Tijdens deze workshop is gebleken dat de bevindingen uit het literatuuronderzoek breed gedragen worden binnen het werkveld en dat hierover dus consensus is. Zaken waar geen consensus over is en waar verschillende opvattingen over heersen zijn in deze paragraaf als kennislacune gedefinieerd, bovenop de al aangehaalde lacunes.

4.4.1 Samenvatting van de bouwstenen

Hieronder worden ter referentie en omwille van de leesbaarheid de hoofdzaken uit paragrafen 4.1 tot en met 4.3.

Resumé redoxpotentiaal, pH en ionen

- Veel biogeochemische processen worden gedreven door redoxreacties die plaats kunnen vinden afhankelijk van de heersende redoxpotentiaal. Doordat de waterhuishouding direct invloed heeft op de redoxpotentiaal is de waterhuishouding zeer belangrijk voor de aanwezige verbindingen.
- Carbonaatbuffering, kationuitwisseling en aluminiumbuffering zijn het belangrijkste voor de zuurbuffering in een bodem en zijn van grote invloed op de pH.
- Fosfor kan in veel verschillende vormen gebonden zijn en daardoor minder beschikbaar zijn voor planten, zoals gebonden aan Ca, Fe, Al of Fe-OM complexen. En grote hoeveelheid van deze componenten in een bodem resulteren in een hoge bindingscapaciteit voor fosfor. Deze bindingen kunnen onder verschillende omstandigheden beschikbaar komen voor planten. P_{Ca} komt beschikbaar bij het verzuren van de bodem en P_{Fe,Al} komt beschikbaar bij het gereduceerd raken van de bodem. Ook kan een toevoeging van zwavel leiden tot het vrijkomen van fosfor.

Resumé biogeochemie en vernatting

- De veelheid aan complexe interacties heeft één gemene deler: de uitkomst is afhankelijk van locatie specifieke omstandigheden, bijvoorbeeld de bodemgesteldheid. Daardoor is het niet mogelijk om de beschreven interacties te generaliseren naar betekenisvolle eenduidige stroomschema's. Eerder is het zaak de lokale situatie goed in de vingers te krijgen.
- Het samenspel van calcium, ijzer en fosfaat is zeer complex bij vernatting. Onderlinge verhoudingen van deze stoffen in de bodem en het grond- of oppervlaktewater zijn zeer bepalend voor de heersende processen en de uiteindelijke beschikbaarheid van fosfaat. Daarnaast oefenen de redoxtoestand, de pH, het type bodem, de degradatie van de bodem en de aanwezigheid van andere stoffen (zoals sulfaat) hier nog een essentiële invloed op uit. Hierdoor is ieder vernattingsproject anders.
- De beschikbaarheid van stikstof wordt net als de beschikbaarheid van fosfor voor een groot deel bepaald door de redoxtoestand en daaruit volgende microbiële processen.
- Inundatie kan grote effecten hebben op de nutriëntenhuishouding en ontwikkeling van vegetaties. Waterkwaliteit en timing van de inundatie zijn hierbij van groot belang.

Resumé biotische aspecten

- Soortenrijke mesotrofe natte natuur kan zowel voorkomen in P- als in N-gelimiteerde situaties. Uitgangspunt moet zijn dat de productiviteit van het systeem laag genoeg is om een soortenrijke vegetatie te kunnen ontwikkelen. Inzicht in de huidige NPK-verhoudingen kan gebruikt worden om gerichte maatregelen te nemen om deze lage productiviteit te bereiken.
- Bij het vernatten van gedegradeerde veenbodems, met name ijzerrijke veenbodems, is er een groot risico op fytotoxische concentraties van ammonium en ijzer.
- Bodembiota zijn uiterst gevoelig voor de (veranderende) pH en redoxsituatie en kunnen in betekende mate bepalend zijn voor het type, maar ook het in standhouden van nutriëntenlimitatie.
- Organisch fosfor is van belang voor natuurlijke vegetaties, maar de grip op de processen rondom deze P-fractie is nog beperkt en in algemene zin ook geen onderdeel vormt van het "standaard" bodemonderzoek.
- Mycorrhiza spelen een belangrijke rol bij het beschikbaar maken niet (direct) beschikbare fosforbronnen, ook onder permanent natte condities. Voorwaarde is daarbij dat dan wel sprake is van wisselvochtigheid, dan wel van nat worden van een eerder droge bodem.
- Op basis van laboratoriumonderzoek is niet zeker of de structuren die zegen hebben ontwikkeld om zuren en enzymen uit te scheiden daadwerkelijk een aanpassing zijn om onder natte omstandigheden fosfor op te nemen.

Synthese standplaatscondities

Tabel 4.1. Referentiewaarden voor de Gemiddeld Voorjaars Grondwaterstand (GVG), Gemiddeld Laagste Grondwaterstand (GLG), Olsen-P ($\mu\text{mol L}^{-1}$) en Totaal-P (mmol L^{-1}) voor de nagestreefde natuurbeheertypen waar mogelijk en relevant toegespitst op het laagveengebied (Bal 2001; Hennekens et al. 2001; De Becker 2004; Ertsen et al. 2005; Bobbink et al. 2007; Runhaar et al. 2009; Aggenbach et al. 2017). GLG en GVG uitgedrukt in centimeter beneden maaiveld (cm -mv). Een negatieve waarde geeft daarmee een waterstand boven maaiveld.

Table 4.1. Reference values for the average water table in spring (GVG) and summer (GLG), Olsen-P ($\mu\text{mol L}^{-1}$) en Total-P (mmol L^{-1}) for the relevant meadow vegetations where possible specific for the fen regions (Bal 2001; Hennekens et al. 2001; De Becker 2004; Ertsen et al. 2005; Bobbink et al. 2007; Runhaar et al. 2009; Aggenbach et al. 2017). GLG and GVG in centimetre below surface level (cm -mv).

| Habitat- en beheertype | GVG (cm -mv) | GLG (cm -mv) | Grondwater invloed | pH-H ₂ O | Olsen-P ($\mu\text{mol L}^{-1}$) | Totaal-P (mmol L^{-1}) |
|--|--------------|--------------|-----------------------------------|---------------------|------------------------------------|-----------------------------------|
| Blauwgrasland (H6410) | 0-25 | 40-80 | Ja, (matig)basenrijk ¹ | 5,0-6,5 | 100 – 300 (500) | <5 |
| Nat schraalland (N10.01) | -5 - 20 | 20-60 | Ja, basenarm | 4,5-6,5 | 100 – 300 (500) | <5 |
| Overgangs- en trilveen (H7140) | -10 - 10 | | Ja, (zeer) basenrijk ¹ | 5,-7,5 | 100 – 300 | <5 |
| Vochtig hooiland (N10.02) | 5 -20 | < 80 | Ja, basenrijk ¹ | 5,0-7,0 | 300 - 800 | <8 |
| Kruiden- en faunarijck grasland (N12.02) | >40 | >60 | - | >5 | >1000 - < 2500 | >10 - <50 |

¹ Schoon, niet verrijkt oppervlaktewater kan deze functie onder voorwaarden overnemen (Mettrop et al. 2015), vergelijkbaar met de vroegere praktijk van bevoeiing (Baaijens et al. 2011).

4.4.2 Overzicht van kennislacunes

Uit hoofdstuk 3 volgde dat vaak onvoldoende bekend is was de context was waarin onze referentiesituatie zich voordeed om te kunnen begrijpen wat de bepalende factor was voor de bijbehorende standplaatsfactoren, maar dus ook wát de knoppen zijn waaraan gedraaid kan worden voor ontwikkeling en herstel op die locatie (beheer, stijghoogtedynamiek, biogeochemie, een combinatie?) en of er gegeven de vaak onomkeerbaar veranderde landschappelijke context überhaupt nog knoppen zijn om aan te draaien.

Paragraaf 4.1 liet zien dat voor wat betreft de hier behandelde individuele ionen, pH en redoxprocessen geen kennislacunes prominent op de voorgrond zijn getreden. Dit past bij het primair fysisch-chemische karakter, dat in algemene zin vaak goed doorgrond is.

Voor de overige drie onderdelen laten zich wel, deels samenhangende, kennislacunes identificeren.

Biogeochemie en vernatting

- Onverwachte kennislacune is dat de resultaten tussen verschillende studies moeilijk te vergelijken zijn niet alleen omdat onvergelykbare eenheden worden gebruikt, maar ook omdat vaak niet helder wordt gemaakt wat wordt verstaan onder "arm" of "rijk". Hierdoor blijft onduidelijk of verschillende onderzoeken convergerende of divergerende resultaten rapporteren. Ook bemoeilijkt het de aggregatie naar algemeen geldende of minder locatiespecifieke mechanismen.
- Juist omdat standplaatseisen het resultaat zijn van een samenspel van factoren (bodemgesteldheid, waterkwaliteit, -kwantiteit, -oorsprong et cetera) is ons begrip van de uitkomst van de interacties op verschillende niveaus (standplaats, rhizosfeer, positionele relatie) beperkt. Dit heeft sterke samenhang met de eerder (hoofdstuk 3 geïdentificeerde kennislacune (ie. gebrek aan begrip van de referentiesituatie).
- Het is complex om de uitkomst van vernatting ten bate van natuurontwikkeling te voorspellen. Dat komt omdat we lang niet alle relevante interacties kunnen voorspellen, zeker niet wanneer ook biota (inclusief de planten zelf) in het spel worden betrokken.

Biotische aspecten van vernatting

- Tussen de rhizosfeer en het bovengrondse plantenweefsel ligt een hele wereld aan fysiologische processen, waardoor de relatie tussen voedselbeschikbaarheid in de bodem en de concentratie voedingsstoffen in het weefsel van een individuele plant nog niet een-op-een te leggen is. Wel zijn duidelijke patronen te onderscheiden, maar is de variatie (nog) groot.
- De rol van organisch fosfor in relatie tot vegetatieontwikkeling is vrijwel onbekend, ondanks het gegeven dat aan het belang van organisch fosfor in dat licht niet wordt getwijfeld. Dit hangt samen met de moeilijkheid om de opname door planten van vrijkomend fosfor uit organische bron te meten; het proces is beperkt tot de rhizosfeer (niet het hele bodemmonster). Daarbij concurreert de plantenwortel met micro-organismen als het gaat om opname. Voorlopig resultaat is dan ook dat duidelijk is dat organisch fosfor van belang is voor natuurlijke vegetaties, maar dat de grip op de processen nog beperkt is en in algemene zin ook geen onderdeel vormt van het "standaard" bodemonderzoek.

5. Wat zegt het literatuuronderzoek over de kansrijkdom van vernatting?

De vraag die aan dit literatuuronderzoek is meegegeven was de volgende (paragraaf 1.2):

“Wat zijn de kansen en risico's van vernatting voor waardevolle natuur onder verschillende biogeochemische en hydrologische condities?”

Hoofdstuk 3 heeft laten zien dat uit ecohydrologisch, biogeochemisch en landbouwkundig onderzoek veel en (z  er) gedetailleerde informatie is verzameld als het gaat om de relatie tussen vochtuithouding, bodemchemie en vegetatie (of gewas-) ontwikkeling. Anders gezegd: een schat aan informatie is beschikbaar. Dat is prettig: we begrijpen veel.

Wat echter ook duidelijk wordt is dat de uitgangssituatie, de ontstaansgeschiedenis de landschapsecologische positie en de veranderingen daarin in hoge mate (mede)bepalend zijn voor de resultaten en perspectieven die onderzoeken opleveren. Zo laat hoofdstuk 3 zien dat elk van de hier relevante vegetatietypes in zekere mate afhankelijk is van uitnutting, bijvoorbeeld om de noodzakelijke nutri ntenlimitatie tot stand te brengen (cf. paragraaf 4.3.1). Deels is dat onvermijdelijk, zeker in Nederland, waar het goed zoeken is naar goed ontwikkelde voorbeelden van mesotrofe natte natuur, die we vervolgens vinden in verschillende fysisch geografische regio's, in verschillende landschapsecologische systemen, maar zeker in een volstrekt antropogeen be nvloed en veranderd landschap.

In zekere zin is elke gebied dus ook uniek. Niet voor niets zagen we in hoofdstuk 3 dat Blauwgrasland wat betreft het vegetatieaspect wezenlijk verschilt per fysisch-geografische regio en liet hoofdstuk 4 zien dat veel van de interacties sterk afhankelijk zijn van locatiespecifieke omstandigheden. Sterker: het was de gemene deler.

Daarbij verschillen de gemeten parameters, afhankelijk van de onderzoeksschool, tussen onderzoeken, waardoor resultaten moeilijk te vergelijken zijn. De resultaten van veel van de voor hoofdstuk 4 gebruikte veldonderzoeken -nationaal en internationaal- zijn daarmee moeilijk te extrapoleren naar andere gebieden. In zekere zin betreft het case-studies. Voorgaande leidt tot een risico als het gaat om de kansrijkdom van vernatting voor waardevolle natuur, dat Bobbink et al. (2007) zeer treffend verwoorden:

“Een kookboek voor vernatting (...) bestaat niet”.

Een valkuil om te vermijden.

Overigens past voorgaande goed bij de constatering uit het literatuuronderzoek dat het samenspel van calcium, ijzer en fosfaat bij vernatting zeer complex en omvangrijk en daardoor locatieafhankelijk is. Ieder vernattingsproject is anders.

5.1 Conclusies uit het literatuuronderzoek

Het literatuuronderzoek geeft dan ook belangrijke contouren als het gaat om het in kaart brengen van de kansrijkdom van vernatting, al zitten die niet primair op meer gedetailleerd biogeochemisch onderzoek of het streven naar een kookboek.

1. Breng de positionele relatie in kaart

Het literatuuronderzoek wijst onomstotelijk op de grote invloed van gebiedspecifieke omstandigheden als het gaat om de te verwachten uitkomst van vernatting in termen van vegetatieontwikkeling. Het is goed om hier terdege van bewust te zijn. Om de kansrijkdom van vernatting voor waardevolle mesotrofe natuur voor individuele gebieden te duiden, zal het altijd nodig zijn om vooraf goed inzicht te hebben in het (ecohydrologisch) functioneren van het systeem waarbinnen de te ontwikkelen of te herstellen terreinen zich bevinden. Daar hoort bij inzicht in de regionale en lokale hydrologie en veranderingen daarin, ontstaansgeschiedenis (zie kennislacune uit hoofdstuk 3, stijghoogteverloop en water- en bodemkwaliteit. We zagen in hoofdstuk 4 tenslotte dat de uitgangssituatie bepalend is voor bijvoorbeeld de redoxprocessen die (gaan) spelen, maar ook voor de uitkomst van het samenspel tussen ijzer, calcium, fosfor, sulfaat en zuurstof. Kortom: benader elk gebied of terrein in aanleg individueel (maatwerk) om ten minste goed grip te krijgen op de knoppen waaraan gedraaid moet en *kán* worden. Een realistische ambitie voorkomt teleurstellingen. Daarbij hoort niet alleen het definiëren van een referentiesituatie, maar ook vooraf bepalen wanneer we tevreden zijn.

2. Beantwoord eerste de vraag of de hydrologie, in combinatie met beheer, op orde kan worden gebracht?

Hoofdstuk 4 geeft niettemin veel bruikbare inzicht in de kansrijkdom van vernatting voor mesotrofe natte natuur. We zagen dat veel, zo niet alle, biogeochemische processen worden gedreven door redoxreacties en dat de waterhuishouding hier primair en direct op van invloed is.

In Tabel 4.1 zijn voor elk van de hier relevante vegetatietypes ranges gegeven waarbinnen de voorjaars- en zomergrondwaterstanden moeten liggen mag een optimale ontwikkeling verwacht worden. Dat zijn belangrijke handvatten, want in hoofdstuk 4 hebben we gezien dat de hydrologie bepalend is voor de redoxprocessen en daarmee voor de beschikbaarheid van fosfor en stikstof. Afhankelijk van (grond)waterkwaliteit en het stijghoogteregime kunnen voedingsstoffen juist beschikbaar komen of worden vastgelegd, bijvoorbeeld. Tegelijkertijd bepaalt het grondwaterregime ook in hoeverre andere processen, bijvoorbeeld mycorrhiza een rol spelen in zowel de fosfor- als de stikstofcyclus en daarmee ook in hoeverre planten die gebruik maken van dit mechanisme het moeilijker of makkelijker hebben. Veel van de kenmerkende soorten (e.g. *Carex*) maken geen gebruik van mycorrhiza, terwijl veel (vaak sneller groeiende) grassen dit wel doen. Zij beïnvloeden op hun beurt het lichtklimaat, waardoor kenmerkende mossen in de problemen kunnen komen.

Kortom: de kansrijkdom voor vernatting is alleen hoog, wanneer zicht is op de hydrologische omstandigheden die horen bij het lokale voorkomen van het gewenste vegetatietype. Daarbij is vervolgens het passende beheer essentieel om ontwikkeling en instandhouding te waarborgen.

3. Wat is de grondwaterkwaliteit?

In paragraaf 4.1 hebben we gezien dat carbonaatbuffering, kationuitwisseling en aluminiumbuffering het belangrijkste zijn voor de zuurbuffering in een bodem en daarmee van grote invloed zijn op de pH, maar ook dat de kwaliteit van het grondwater (naast de eigenschappen van de bodem) hierop grote invloed hebben. Wetende dat enkele van de hier relevante vegetatietypes onder meer afhankelijk zijn van kwel -al dan niet basenrijk- (Tabel 4.1; e.g. Bal (2001)).

Uit de praktijk weten we dat het grondwater in Nederland lang niet altijd schoon (meer) is (i.e. veel stikstof en sulfaat bevat) en/ of niet meer de grote hoeveelheid basen bevat omdat het diepe grondwater dat deze hoeveelheid bevat, niet langer tot in maaiveld dan wel in het oppervlaktewater reikt (als gevolg van onttrekking en drainage). In hoofdstuk 4 hebben we gezien dat dit risico's met zich meebrengt voor de kansrijkdom van vernatting voor de ontwikkeling van mesotrofe natuur. Dat geldt primair voor gronden die veel organisch stof bevatten. Bij ontoereikende grondwaterkwaliteit worden hieruit voedingsstoffen gemobiliseerd die de hier relevante vegetatietypes buiten bereik brengen. Dat geldt met name in het laagveengebied (en venige beekdalen) en in mindere mate in kleigebieden. In dergelijke gevallen is de kansrijkdom van vernatting laag. Onderzoek laat zien dat schoon en baserijk oppervlaktewater hier onder voorwaarden uitkomst kan bieden (e.g. Mettrop et al. 2015), maar dat hier (ook vanwege de vaak ontoereikende oppervlaktewaterkwaliteit of het daarmee aangevoerde slib (paragraaf 4.2.3 nadelen aan kleven. Langs beken en in het natte zandlandschap was dit, in de vorm van bevoeiing, overigens van oudsher een manier om de baserijkdom in percelen te verhogen. Tegelijkertijd is de kansrijkdom van vernatting hoog, wanneer de grondwaterkwaliteit nog goed is. Dat is doorgaans het geval daar waar diepe kwel nog van invloed is in het systeem. Het literatuuronderzoek geeft geen aanleiding op dit vlak grote kennislacunes te veronderstellen (ook vanwege de grote raakvlakken met biogeochemie).

Natuurontwikkeling op landbouwgronden

Voor grond die in landbouwkundig gebruik is geweest, is veelal elke relatie met het meer natuurlijke systeem verloren gegaan. Vaak permanent. Denk dan aan volledig veraard veen (onomkeerbaar), waaraan decennialang voedingsstoffen zijn toegevoegd. Vernatting van dergelijke gronden leidt vaak onvermijdelijk tot vrijkomen van grote hoeveelheden voedingsstoffen, onafhankelijk van de grondwaterkwaliteit. Primair in dergelijke situaties is de vraag in hoeverre het mogelijk en wenselijk is om de (eigenlijk zonder uitzondering) sterk verrijkte bouwvoor te verwijderen (in samenhang met de al genoemde hydrologische condities die dan ontstaan) (Emsens et al. 2017). De in Tabel 4.1 opgenomen referentiewaardes kunnen daarbij als richtgetallen dienen, al behoort zeker ook P-Al en Pw tot de mogelijke referentiewaarden (Sival et al. 2004; Aggenbach et al. 2017). Behoort dit om wat voor reden ook niet tot de mogelijkheden, dan is de kansrijkdom van vernatting voor mesotrofe natuurwaarden nihil en ligt het voor de hand een ander, bij de hydrologie passend maar rijker vegetatietype na te streven.

4. Kansrijkdom voor vernatting draait om limitatie

Het literatuuronderzoek geeft aanleiding te vermoeden dat "limitatie" het sleutelwoord is als het gaat om de kansrijkdom van vernatting voor mesotrofe natuurwaarden, onafhankelijk van het hier relevante vegetatietype. Overigens past dit goed bij de algemene ecologische theorie (e.g. gerealiseerde en potentiële niches). De hydrologische situatie, die uit het literatuuronderzoek naar voren komend als meest belangrijk, is in zichzelf zo'n vorm van limitatie, maar is ook bepalend voor andere vormen van limitatie, bijvoorbeeld in termen van voedingsstoffen (via redoxpotentiaal). Op hoofdlijnen is de kansrijkdom van vernatting dan ook hoog, wanneer de bij de hier relevante vegetatietypes horende (of functioneel vergelijkbare) limitatie in stand gehouden kan worden of tot stand kan worden gebracht.

Het type nutriënten-limitatie verschilt tussen de hier relevante vegetatietypes, zo zagen we in hoofdstuk 4, waarbij het belang van een lage beschikbaarheid van fosfor voor Blauwgraslanden evident is (zie ook Tabel 4.1), terwijl dat voor Trilvenen een lage stikstof- én fosforbeschikbaarheid is. De variatie tussen standplaatsen is echter groot, waardoor er geen *one size fits all* maatregelen aan te geven zijn en de relatie met biogeochemie is nog niet goed begrepen. Het ligt voor de hand om met behulp van veldonderzoek op nader te selecteren locaties vervolgonderzoek te doen naar de biogeochemische water- en bodemprocessen als wel het type nutriënten-limitatie vast te stellen middels knipproeven.

5.2 Wat is er nodig voor een succesvol vernattingsproject?

In het eerste hoofdstuk was aangegeven dat deze rapportage, op basis van literatuuronderzoek, toe werkt naar handvatten voor de beheerder die zich gesteld ziet voor de ontwikkeling of het behoud van mesotrofe natte graslanden. Datzelfde literatuuronderzoek heeft laten zien dat dergelijke schema's al bestaan, verschillend in detailniveau, maar zéér gelijkend (eg. Bal 2001; Bobbink et al. 2007; Emsens et al. 2016a; Aggenbach et al. 2017), maar ook ze in zekere zin al verankerd zijn in het hedendaagse natuurbeleid via het Subsidiestelsel Natuur en Landschap (BIJ12 2021). Daar is bijvoorbeeld voor elk van de hier relevante types vrij uitgebreid te vinden hoe ontwikkel- en herstelbeheer vormgegeven kan worden en wanneer hiertoe overgegaan dient te worden. Simpelweg bedoelde schema's in een andere vorm herhalen, zien wij dan ook niet als resultaat van dit onderzoek (maar zie Figuur 5.1).

Van belang is en blijft, zoals eerder al aangehaald en treffend verwoord in Bobbink et al. (2007), dat voorkomen moet worden dat het idee ontstaat dat "een kookboek voor succesvolle vernatting" kan worden samengesteld. Het literatuuronderzoek geeft ook geen aanleiding daartoe als we bedenken dat het resultaat van het onderzoek juist is dat de gemene deler van de verzamelde informatie is dat de uitwerking van een vernattingsproject in de gemeten doelvariabele (vegetatie) gebiedsspecifiek en dat ook de verzamelde kennis dienaangaande vaak voortkomt uit case-studies (gebiedsspecifiek), waarbij de kennislacunes duidelijk maken dat we nog niet goed in staat zijn om ons intieme begrip van de biogeochemie in de context van het ecologische systeem (biogeochemie, plantenfysiologie, bodembiota, positionele relatie, ontstaansgeschiedenis) te plaatsen zijn. Deze zaken ontbreken ook in voornoemde schema's en zijn daar ook lastig in te brengen (want kennislacune).

Toch is OBN in eerste aanleg bedoeld om onderzoek te verbinden met de beheerpraktijk. Een literatuuronderzoek, waarin bestaande kennis is samengebracht, leent zich daar in beginsel echter moeilijk voor. Op basis van de hierboven uitgewerkte belangrijkste resultaten, kennislacunes en aandachtspunten gaan we in op de omstandigheden waaronder vernatting niet zinvol is, wanneer het kansrijk is en wanneer vernatten tot de mogelijkheden behoort, gevat in een schema Figuur 5.2.

Voormalige landbouwgronden

Voor natuurontwikkeling op voormalige landbouwgronden geldt -zie ook bovenstaand kader "Natuurontwikkeling op landbouwgronden"- dat veelal elke relatie met het meer natuurlijke systeem vaak permanent verloren is gegaan. Het literatuuronderzoek heeft geen aanleiding gegeven om tot een ander schema te komen dan recent reeds door Aggenbach et al. (2017). Daarom is dat schema overgenomen in 5.1 (maar zie ook Emsens et al. (2016a)).

Wetende dat de relatie met het meer natuurlijke systeem doorgaans, maar niet altijd, verloren is gegaan, is het in deze situatie van belang bewust om te gaan met de hier gesignaleerde aandachtspunten:

- Breng de positionele relatie in kaart. Beantwoord hier de vraag hoe het ecohydrologisch systeem functioneerde ten tijde van de aanwezigheid van de doelvegetatie, maar daarmee ook de vraag welke doelvegetaties eventueel tot de mogelijkheden behoren.
- Bodemchemisch en hydrologisch (kwalitatief en kwantitatief) vooronderzoek moet vervolgens uitwijzen of de beoogde types ook daadwerkelijk tot de mogelijkheden behoren. Daarvoor is ook een blik op de omgeving nodig. Zijn regionale ingrepen nodig, of zijn lokale maatregelen voldoende.
- Maak een duidelijke keuze voor de doelvegetatie. Wees eerlijk in wanneer we tevreden zijn.

Ontwikkeling van mesotrofe natte natuur is kansloos wanneer:

- Sprake is van een zeer verrijkte bouwvoor, die niet verwijderd kan worden vanwege bijvoorbeeld de ontgravingsdiepte al dan niet in combinatie met hydrologie (de bekende bak water);
- De hydrologische situatie waar de gekozen doelvegetaties om vragen niet meer bereikbaar zijn vanwege permanente veranderingen in het systeem (grondwateronttrekking, oppervlaktewatersysteem, landgebruik).

Kanttekening is dat schaal hier een rol speelt. Wanneer grote arealen ingericht kunnen worden, waarbij de hydrologische situatie goeddeels kan worden hersteld, vrijwel altijd sprake zal zijn van gradiënten waarbinnen de nagestreefde doelvegetaties tot ontwikkeling kunnen komen en dat deze bovendien binnen het gebied onder invloed van weers- of klimaatinvloeden kunnen schuiven. Dit vraagt een meer open blik dan tegenwoordig gangbaar (niet alles is zo vooraf exact vastgelegd), maar door vooraf duidelijk te zijn in welke doelen worden nagestreefd ontstaat niettemin een meetbare situatie die kwantitatief geëvalueerd kan worden.

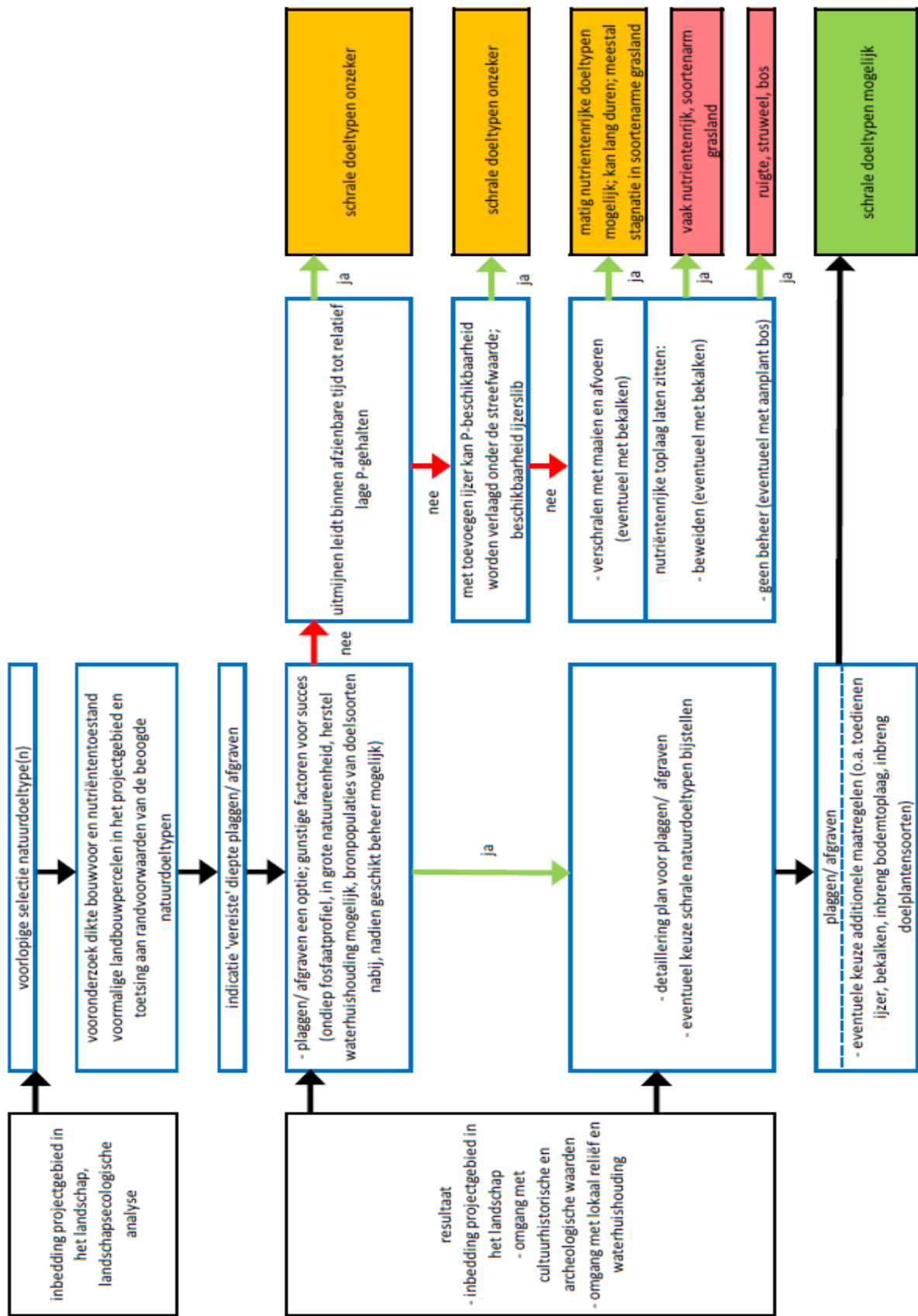
Ontwikkeling van mesotrofe natte is kansrijk wanneer:

- Met behulp van inrichtingsmaatregelen voldaan kan worden aan de abiotische uitgangssituatie waar de nagestreefde vegetaties om vragen (ie. afgraven verrijkte bouwvoor, herstel hydrologie et cetera);
- De hydrologische situatie waar de gekozen doelvegetaties om bereikbaar zijn ook in termen van de beschikbaarheid van grond- of oppervlaktewater van passende chemische kwaliteit.

Ontwikkeling van mesotrofe natte natuur

Voor ontwikkeling van mesotrofe natte natuur in bestaande natuurterreinen geldt in de eerste plaats dat een ecohydrologische systeemanalyse nodig is, om goed inzicht te krijgen in de mogelijkheden die de locatie biedt. Onderdeel hiervan is inzicht in:

- Bodemgesteldheid;
- Waterkwaliteit en -kwantiteit, als ook de herkomst (bijvoorbeeld bovenregionale, regionale of lokale kwel) van dat water;
- Ingrepen in het watersysteem;
- Vegetatieontwikkeling en bijpassend beheer;
- Inzicht in het type limitatie of beheer dat bepalend is voor de vegetatieontwikkeling.



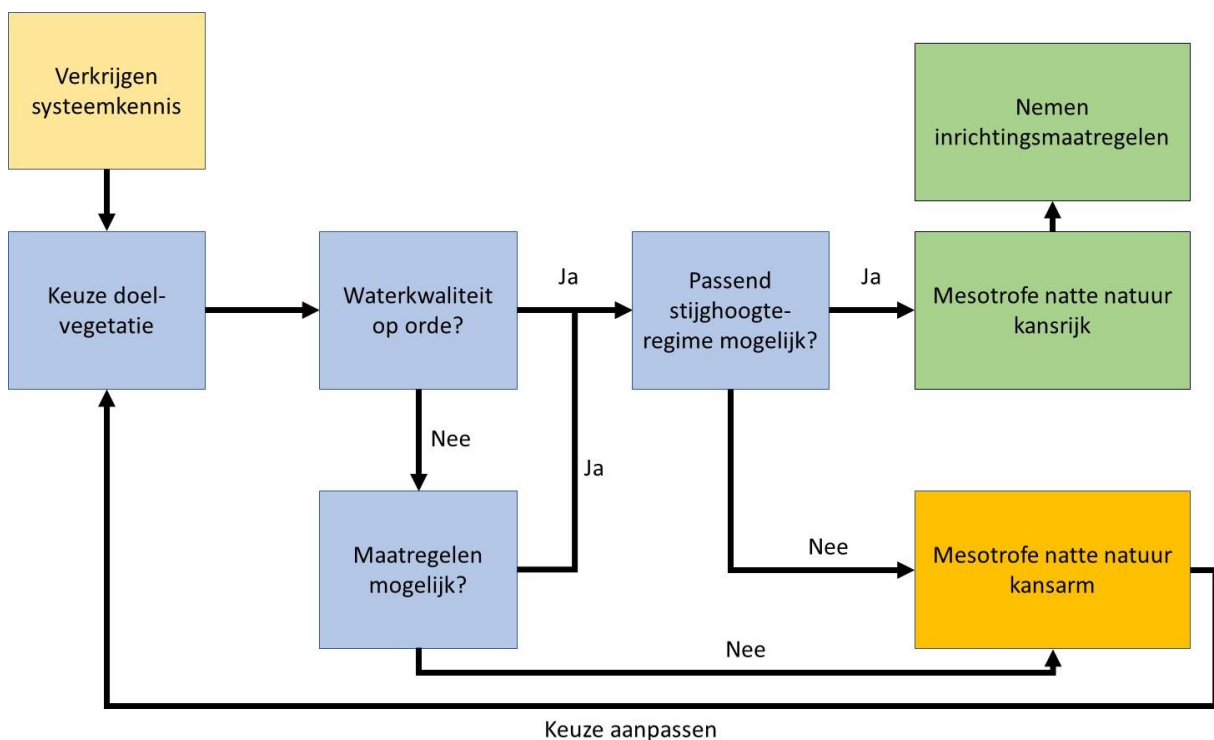
Figuur 5.1. Ontwikkeling van mesotrofe natte natuur op voormalige landbouwgronden. Uit Aggenbach et al. (2017).

Figure 5.1. Development of mesotrophic wet nature values on former agricultural land. From: Aggenbach et al. (2017).

- Vergelijkbaar met Figuur 5.1 bepaalt vervolgens de uitgangssituatie en zoals uit dit onderzoek blijkt met name het realiseerbare stijghoogteregime, wát de kansrijkdom van vernatting voor mesotrofe natte natuur is (Figuur 5.2). Dit is onafhankelijk van de fysisch-geografische regio waarin gewerkt wordt. Dat betekent dan ook dat vernatting voor mesotrofe natte natuur alleen dan kansrijk is wanneer: Het stijghoogteregime op orde kan worden gebracht (ie. het regime in overeenstemming gebracht kan worden met de eisen van de nagestreefde doelvegetatie.
- De kwaliteit van het toestromende (grond)water past bij de nagestreefde doelvegetaties. De belangrijkste eisen zijn opgenomen in Tabel 3.1.

Deze eisen zijn te spiegelen aan de goed ontwikkelde vegetaties die al in het gebied aanwezig zijn.

Is bovenstaande niet het geval, is vernatting voor mesotrofe natte natuur in beginsel niet kansrijk of vraagt om aanvullende maatregelen (bijvoorbeeld mogelijk maken van doorstroming van grondwater in geval van verrijking met voedingsstoffen in aanwezigheid van veel organisch materiaal of pyriet).



Figuur 5.2. Kansrijkdom ontwikkeling van mesotrofe natte natuur.

Figure 5.2. Factors affecting the success of developing mesotrophic nature values

5.3 Aanbevelingen vervolgonderzoek

Het literatuuronderzoek en de in paragraaf 4.4.2 samengebracht kennislacunes geven aanleiding tot voor praktijkgericht natuurbeheer relevant onderzoek. Hieronder worden deze aan de hand van vijf punten, die enige samenhang hebben, uitgewerkt.

1. Wat is "rijk" en wat is "arm"?

Een van de resultaten van het literatuuronderzoek is dat het nauwelijks mogelijk is om resultaten tussen onderzoeken te vergelijken. Niet alleen vanwege het gebiedspecifieke karakter, maar zeker ook vanwege de verschillende kijk op vegetatiekwaliteit, referentiesituatie én de definitie van "arm" of "rijk".

Opvallend in brede zin is dat de kwalificatie ijzerrijk, ijzerarm, calciumrijk, calciumarm in vrijwel elke van de aangehaalde onderzoeken wordt gebruikt, maar dat alleen bij uitzondering (vaak in laboratoriumonderzoek) *vooraf* is bepaald waar ijzer- en calciumarm ophouden en ijzer- en calciumrijk beginnen. Vrijwel uitsluitend wordt dit per onderzoek bepaald aan de hand van de verzamelde gegevens, waarbij ook speelt dat ranges en gemiddelden vaak weinig prominent zijn opgenomen.

Vraag hierbij is feitelijk wát is ijzer- en calciumrijk en wát is ijzer- en calciumarm en bestaat daarin, behoudens bijvoorbeeld de evident kalkrijke kalk- of hellingmoerassen, een oorzakelijk verband met de fysisch-chemische processen of gaat het om nuanceverschillen die per gebied anders zijn, waarbij ook de unieke wordingsgeschiedenis een rol speelt? In zekere zin maakt het gebrek aan grip op de begrippen "arm" en "rijk" het moeilijker om de relevante processen te duiden. Dat staat beter begrip van de achterliggende mechanismen in de weg.

Met andere woorden: betreft het een kennislacune op het vlak van biogeochemie of kennis van redoxprocessen of zijn de positionele relatie en eventueel plantenfysiologische processen (zoals beïnvloed door bijvoorbeeld beschaduwning) voldoende om verschillen tussen gebieden te verklaren?

Het is belangrijk om helder te krijgen of de tot nu toe uitgevoerde onderzoeken, bijvoorbeeld de OBN-onderzoeken die in dit kader zijn uitgevoerd, daadwerkelijk spreken over duidelijk gescheiden "arme" en "rijke" gebieden of dat sprake is van een continue schaal. In dat laatste geval is de koppeling naar achterliggende mechanismen nauwelijks te maken wanneer het doel is om aan te tonen dat in "rijke" systemen andere mechanismen een rol spelen in vergelijking met "arme" systemen. Eerder is dan sprake van case-studies. De kwalificatie kan betrekking hebben op elk van de relevante elementen (ie. Ca, Fe et cetera).

Aangezien er al een veelheid aan (OBN) onderzoeken beschikbaar is vraagt opheldering niet zozeer om nieuw onderzoek, maar is een goed begin het met dit doel (onderzoeksschool-overstijgend) analyseren van de al bestaande gegevens. De hier gebruikte "systematic literature review" is ook daarvoor een goed bruikbare en objectieve (navolgbaar) methode. Sterker: ze is voor dit soort vragen bedacht. Met de uitkomsten kan beter richting worden gegeven aan toekomstig fundamenteel (veld)onderzoek.

2. Verbeteren begrip vegetatieontwikkeling en biogeochemie

Al langer wordt de verhouding tussen nutriënten gebruikt om na te gaan onder welke vorm van nutriënten limitatie optimaal ontwikkelde voorbeelden van vegetatietypes voorkomen, meest recent door Wassen et al. (2021). Daaruit wordt duidelijk dat het type limitatie verschilt, ook tussen de hier relevante vegetatietypen (paragraaf 4.3.1.)

Vooralsnog is de oorzakelijke relatie met biogeochemische processen moeilijk te leggen. Samenhangend onderzoek waarin zowel het type limitatie, als de ecohydrologische toestand en de biogeochemie zijn onderzocht is schaars. Dergelijk discipline overstijgend onderzoek is wel nodig om beter grip te krijgen op deze verhouding. Dat is aantrekkelijk met het oog op de potentie van terreinen in geval van vernatting, omdat het een relatief eenvoudig te meten parameter is, die iets zegt over én hetgeen bepaalt of een ingreep succesvol was (vegetatie) én inzicht geeft in onderliggende processen en interacties (knoppen om aan te draaien) én aan het eind van de keten van alle hierboven beschreven interacties staat. Ofwel: De nutriëntenverhouding in de bovengrondse biomassa is interessant als een relatief eenvoudig meetbare eenheid die gebruikt kan worden als proxy voor de kansrijkdom van vernatting voor mesotrofe vegetatie.

Bedoeld onderzoek kan de volgende vorm krijgen: voor nader te selecteren locaties waar vernatting is toegepast of wordt overwogen worden aanvullend monsters genomen van de bovengrondse biomassa. Die worden geanalyseerd op N, P en K, in combinatie met relevante bodem- en hydrochemische parameters. Vergelijking van de gehalten op deze locaties met de niche optima en breedtes in ons databestand en de literatuur (eg. Wassen et al. 2021) van bepaalde doelsoorten waar de beheerders belang in stellen, geeft handvatten op welk(e) nutriënt(en) het beheer moet sturen en welke beheersmaatregelen overwogen kunnen worden om de zorgvuldig gekozen ambitie ook waar te maken. Zo is het tevens niet alleen fundamenteel onderzoek, maar is direct sprake van relevantie voor beheer.

3. Wat is het belang van bodembiota (niet beperkt tot schimmels) in het verkrijgen en behouden van limitatie voor plantengroei

Het literatuuronderzoek heeft laten zien dat bodembiota, daarmee niet alleen bedoeld schimmels of bacteriën maar ook regenwormen, springstaarten et cetera bepalend kunnen zijn voor de ontwikkelingsrichting van de vegetatie. Het literatuuronderzoek heeft ook laten zien dat dit vaak een relatie heeft met de limitatie (in termen van voedingsstoffen) die de vegetatie "ervaart". Veel van het voor deze rapportage gevonden onderzoek baseert zich op (Nederlandse) praktijkresultaten, maar de relatie met biogeochemische processen is, voor natuurlijke vegetaties, moeilijk te leggen. Dat verschil is belangrijk in die zin, dat vanuit landbouwkundig onderzoek zeker relevant onderzoek beschikbaar is, maar dat vertaling naar een natuurlijke omgeving wellicht niet een-op-een mogelijk is, gegeven dat voor landbouwgewassen in beginsel altijd gestreefd wordt naar zo optimaal mogelijke groeiomstandigheden en nauwelijks sprake is van concurrentie.

Paragraaf 4.3.4 liet zien dat organisch fosfor belangrijk is voor vegetatieontwikkeling, maar de grip op de processen rondom deze P-fractie is nog beperkt. Zo vormt deze -moeilijk te analyseren- fractie geen onderdeel van het "standaard" bodemonderzoek. Op het vlak van bodembiota, maar zeker de relatie tussen bodembiota, organisch fosfor en vegetatieontwikkeling lijkt sprake van een aanmerkelijke kennislacune. Hoewel het belang van deze fractie met name in de landbouw steeds breder wordt onderkent en onderzocht, lijkt vertaling van deze resultaten in het domein van natuurontwikkeling en herstel nog niet te zijn begonnen.

Voorlopige conclusie kan zijn, dat juist hier een sleutel ligt die ons beter in staat stelt om ons begrip van de kansrijkdom voor mesotrofe natte natuur met behulp van vernatting te vergroten, omdat het vraagt om meer integraal onderzoek (zie volgende paragraaf voor een mogelijke uitwerking). Overigens neemt het onder 2 geformuleerde onderzoek deze interactie mee door te kijken naar het eindresultaat in het veld, de N:P:K verhouding in de vegetatie.

4. Een breder perspectief?

Het literatuuronderzoek laat overtuigend zien dat heel veel kennis beschikbaar is, zeker in de "individuele" onderzoeksvelden. Niettegenstaande voorgaande valt ook op dat voor specifieke gebieden waargenomen fenomenen niet makkelijk te verklaren zijn vanuit een één van de

specifieke onderzoeksvelden. Of zoals in hoofdstuk 1 gezegd: we worden nog steeds verrast. Dat doet vermoeden dat in dergelijke gevallen winst te halen is met een meer integrale blik.

Het literatuuronderzoek laat in zekere zin zien dat hydrologie, biogeochemie en de biologische component elkaar in wisselwerking beïnvloeden en daarmee dat gebiedsspecifieke situaties een verklaring kunnen hebben die in die interactie ligt. Het lijkt de moeite om in geval van vernatting niet alleen naar biogeochemie te kijken, maar ook naar onder meer de biologische component. Gevaar is dat een verlamd groot aantal parameters gemeten moet worden. Daar is de beheerpraktijk niet mee gediend. Gestreefd moet worden naar overkoepelende, zo eenvoudig mogelijk te meten parameters met een zo hoog mogelijke duidingskracht. In beginsel vraagt ook dit niet om nieuw onderzoek. Gevoeligheidsanalyse (vergelijkbaar met bijvoorbeeld Possen et al. (2019)) van de gegevens uit bestaande (OBN) onderzoeken kan een goed en relatief eenvoudig middel zijn om een gevoel te krijgen bij de parameters met de meeste zeggingskracht. Open data, bijvoorbeeld uit eerdere OBN-onderzoeken, lijken een mooi startpunt. Deze kunnen vervolgens het startpunt zijn om een scherpere inschatting te maken voor de kansrijkdom bij vernatting.

5. Onderschat monitoring niet

Wat opvalt uit het literatuuronderzoek, is de beperkte aandacht voor monitoring, ook in natuurbeleid al zijn er uitzonderingen (e.g. Hacking et al. 2014). Als die er al is, gaat het vaak om twee meer of minder willekeurige momenten in de tijd waarop de situatie in het veld vergeleken wordt. Naar verwachting beschikken de betrokken onderzoekers over meer gegevens die ze uit professionele interesse wel verzamelen, maar die niet wereldkundig gemaakt (kunnen) worden. Dat merken we althans zelf.

Het gebrek aan publicaties die ingaan op evaluatie van uitgevoerde projecten (ze ontbreken bijna geheel in ons literatuuronderzoek, maar zie Sival et al. (2004), Aggenbach et al. (2017) en Nyström (2020)) bemoeilijkt de mogelijkheden om te leren en ons begrip van de voor ontwikkeling en behoud van mesotrofe natte graslanden relevante parameters te vergroten. Daarbij is ook van belang dat vegetatieontwikkeling een zaak van de langere termijn is. Na enkele jaren kiemen veel doelsoorten, zeker wanneer maaisel of zaad actief is ingebracht, maar redden ze het ook? Uit de praktijk weten we dat na een langere periode vaak weer sprake is van achteruitgang.

Een mooie illustratie van de meerwaarde van langdurige monitoring vinden we in Lejeune en Verbeke (2018) die laten zien dat veel ontwikkelingen in de vegetatie cyclisch zijn en deels berusten op bijvoorbeeld weersinvloeden. Zij concluderen dan ook dat "vergelijkingen tussen twee willekeurige jaren op zijn best een leuke oefening zijn, maar voor het nemen van beslissingen omtrent beheer of ontwikkeling van vegetatie erg onbetrouwbaar zijn". Hacking et al. (2014) illustreren dat dit óók geldt voor de abiotiek. Berendse et al (2021) laten overigens zien dat ook na verlaging van de atmosferische N-depositie waardoor er een sterkere N-limitatie optreedt, de soortenrijkdom weliswaar hersteld maar dat de soorten anders zijn en dat sommige soorten ook na decennia niet terugkomen. Er is geen reden om aan te nemen dat dit hysterese effect bij vernatting niet optreedt.

Kortom: Onze inschatting wat betreft de kansrijkdom van vernatting kan aanmerkelijk en zelfs betrekkelijk eenvoudig worden vergroot door monitoring van inrichtingsmaatregelen -met een goede nul-meting, uiteraard- serieus te nemen. In zekere zin is het onderzoek dat hard nodig is om onze grip op de kansrijkdom van vernatting betrekkelijk eenvoudig te vergroten. Het is geen weggegooid geld. Immers, niets is zo veranderlijk als natuur!

6. Literatuur

- Armbrust, E.V. (2009). The life of diatoms in the world's oceans. *Nature* 459: 185-192.
- Arts, G., R. Verdonshot, G. Maas, H. Massop, F. Ottburg en E. Weeda (2016). Herstel en ontwikkeling van laag-dynamische, aquatische systemen in het rivierengebied. Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren (VBNE), Driebergen. Rapport nr. 2016/OBN205-RI.
- Atkinson, C. L., van Ee, B. C., Lu, Y., & Zhong, W. (2019). Wetland floodplain flux: temporal and spatial availability of organic matter and dissolved nutrients in an unmodified river. *Biogeochemistry*, 142(3), 395-411.
- Aerts, R., J. T. A. Verhoeven, & D. F. Whigham. 1999. PLANT-MEDIATED CONTROLS ON NUTRIENT CYCLING IN TEMPERATE FENS AND BOGS. *Ecology*. 80(7):2170-2181.
- Aggenbach, C., M. Berg, J. Frouz, J. A. Hiemstra, L. Norda, J. Roymans, & R. van Diggelen. 2017. Evaluatie strategieën omgang met overmatige voedingsstoffen. Vereniging van Bos- en Natuureigenaren, Driebergen.
- Aggenbach, C., G. Cirkel, C. Cusell, G. V. Dijk, & A. Kooijman. 2020. Onderzoek naar bevoeiing als beheermaatregel voor behoud en herstel van basenrijke trilvenen. Online beschikbaar: <http://rgdoi.net/10.13140/RG.2.2.17431.60329>; Laatste bezocht February 18, 2021.
- Aggenbach, C. J. S., H. Backx, W. J. Emsens, A. P. Grootjans, L. P. M. Lamers, A. J. P. Smolders, P. J. Stuyfzand, L. Wolejko, & R. Van Diggelen. 2013. Do high iron concentrations in rewetted rich fens hamper restoration? *Preslia*. 85(3):405-420.
- Ambus, P., A. Mosier, & S. Christensen. 1992. Nitrogen turnover rates in a riparian fen determined by ¹⁵N dilution. *Biology and Fertility of Soils*. 14(4):230-236.
- Anderson, R. C., A. E. Liberta, & L. A. Dickman. 1984. Interaction of vascular plants and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi across a soil moisture-nutrient gradient. *Oecologia*. 64(1):111-117.
- Appelo, CA. J., & D. Postma. 2013. *Geochemistry, groundwater and pollution*. 2. ed., 10., corr. repr. CRC Press [u.a.], Boca Raton. 649 p.
- Baaijens, G., E. Brinckmann, P. Dauvellier, & P. van der Molen. 2011. Stromend landschap - Vloeiweidenstelsels in Nederland. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Bååth, E., & T.-H. Anderson. 2003. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biology and Biochemistry*. 35(7):955-963.
- Bal, D. 2001. Handboek natuurdoeltypen. Expertisecentrum LNV, Wageningen.
- Bax, I., & W. Schippers. 1998. Veldgids Ontwikkeling van botanisch waardevol grasland. Dienst Landelijk Gebied en Informatie- en KennisCentrum Natuurbeheer, Utrecht/Wageningen.
- Berendse, F., M. J. M. Oomes, H. J. Altena, & W. De Visser. 1994. A comparative study of nitrogen flows in two similar meadows affected by different groundwater levels. *Journal of Applied Ecology*. 31(1):40-48.
- van Bezouw, R., I. Wynhoff, F. van Langevelde, & M. Berg. 2016. Sprinstartgemeenschappen (Hexapoda: Collembola) als indicator voor blauwgraslandbodems rond de moerputten. *Entomologische berichten*. 76(2):69-79.
- Bhat, K. K. S., & P. H. Nye. 1974. Diffusion of phosphate to plant roots in soil: III. Depletion around onion roots without root hairs. *Plant Soil*. 41(2):383-394.
- BIJ12. 2021. De Index Natuur en Landschap. Online beschikbaar: <https://www.bij12.nl/onderwerpen/natuur-en-landschap/index-natuur-en-landschap/de-index-natuur-en-landschap/>; Laatste bezocht April 21, 2021.
- Bobbink, R., M. Hart, M. van Kempen, A. Smolders, & J. Roelofs. 2007. Grondwaterkwaliteitsaspecten bij vernatting van verdroogde natte natuurparels in Noord-Brabant. B-WARE, Nijmegen.
- Bokhorst, J., & L. Janmaat. 2013. Bio-landbouw toegerust voor fosfaatkringlopen. *Ekoland*. juli/augustus:22-23.
- van den Broek, T., & F. Smolders. 2018. Herfst- en winterinundatie als herstelmaatregel in blauwgraslanden Schraallanden langs de Meije - PAS-maatregel voor H6140 in Natura 2000-gebied Nieuwkoopse Plassen & De Haeck. Royal Haskoning en BWARE, Rotterdam.

- Brown, A. M., & C. Bledsoe. 1996. Spatial and Temporal Dynamics of Mycorrhizas in *Jaumea Carnosa*, A Tidal Saltmarsh Halophyte. *The Journal of Ecology*. 84(5):703.
- Burny, J. 1999. Bijdrage tot de historische ecologie van de Limburgse Kempen (1910-1950). Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht.
- Cabezas, A., J. Gelbrecht, & D. Zak. 2013. The effect of rewetting drained fens with nitrate-polluted water on dissolved organic carbon and phosphorus release. *Ecological Engineering*. 53:79–88.
- Cabezas, A., J. Gelbrecht, E. Zwirnmann, M. Barth, & D. Zak. 2012. Effects of degree of peat decomposition, loading rate and temperature on dissolved nitrogen turnover in rewetted fens. *Soil Biology and Biochemistry*. 48:182–191.
- Chang, S. C., & M. L. Jackson. 1958. SOIL PHOSPHORUS FRACTIONS IN SOME REPRESENTATIVE SOILS¹. *Journal of Soil Science*. 9(1):109–119.
- Chardon, W., G. Mol, C. van der Salm, & F. Sival. 2007. De sorptie van orthofosfaat in veengronden en kalkrijke zandgronden en het belang van organische gebonden fosfaat.. Kennislacunes met betrekking tot vastlegging en uitspoeling van fosfaat. Alterra, Wageningen.
- Chen, D. L., C. A. Delatorre, A. Bakker, & S. Abel. 2000. Conditional identification of phosphate-starvation-response mutants in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*. 211(1):13–22.
- Cirkel, D. G., J.-P. M. Witte, & S. E. A. T. M. van der Zee. 2010. Estimating seepage intensities from groundwater level time series by inverse modelling: A sensitivity analysis on wet meadow scenarios. *Journal of Hydrology*. 385(1–4):132–142.
- Cole, C. V., G. S. Innis, & J. W. B. Stewart. 1978. Simulation of Phosphorus Cycling in Semiarid Grasslands. P. 205–230 in *Grassland Simulation Model, Ecological Studies*. Innis, G.S. (ed.). Springer New York, New York, NY. Online beschikbaar: http://link.springer.com/10.1007/978-1-4612-9929-5_8; Laatste bezocht December 22, 2020.
- Crowley, K. F., & B. L. Bedford. 2011. Mosses influence phosphorus cycling in rich fens by driving redox conditions in shallow soils. *Oecologia*. 167(1):253–264.
- Cusell, C., A. Kooijman, F. Fernandez, G. van Wirdum, J. J. M. Geurts, E. E. van Loon, K. Kalbitz, & L. P. M. Lamers. 2014. Filtering fens: Mechanisms explaining phosphorus-limited hotspots of biodiversity in wetlands adjacent to heavily fertilized areas. *Science of The Total Environment*. 481:129–141.
- Cusell, C., A. Kooijman, I. Mettrop, & L. Lamers. 2013. Natura 2000 Kennislacunes in De Wieden & De Weerribben. Vereniging van Bos- en Natuureigenaren, Driebergen.
- Dalai, R. C. 1977. Soil Organic Phosphorus. P. 83–117 in *Advances in Agronomy*, Elsevier. Online beschikbaar: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065211308602163>; Laatste bezocht December 22, 2020.
- De Becker, P. 2004. Onderzoek naar de abiotische standplaatsvereisten van verschillende beekbegeleidende *Alno/Padion* en *Alnion incanae* gemeenschappen. Instituut voor Natuurbehoud, Brussel.
- van Diggelen, J., G. van Dijk, C. Cusell, J. van Belle, A. Kooijman, T. van den Broek, R. Bobbink, I. Mettrop, L. Lamers, & A. Smolders. 2018. Onderzoek naar de effecten van stikstof in overgangs- en trilvenen - Ten behoeve van het behoud en herstel van habitatype H7140 (Natura 2000). Vereniging van Bos- en Natuureigenaren, Driebergen.
- van Dijk, J. 2006. The effects of increased groundwater levels on biogeochemical and ecological characteristics of degraded peat meadows. PhD-thesis, Vrije Universiteit Amsterdam, Amsterdam.
- van Dijk, J., W. A. M. Didden, F. Kuenen, P. M. van Bodegom, H. A. Verhoef, & R. Aerts. 2009. Can differences in soil community composition after peat meadow restoration lead to different decomposition and mineralization rates? *Soil Biology and Biochemistry*. 41(8):1717–1725.
- van Dijk, J., B. Robroek, I. Kardel, & M. Wassen. 2012. Combined effects of nitrogen enrichment, sulphur pollution and climate change on fen meadow vegetation N:P stoichiometry and biomass. *Biogeochemistry*. 111(1–3):139–150.

- van Dijk, J., M. Stroetenga, P. M. Bodegom, & R. Aerts. 2007. The contribution of rewetting to vegetation restoration of degraded peat meadows. *Applied Vegetation Science*. 10(3):315–324.
- van Dobben, H., R. Bobbink, D. Bal, & A. van Hinsberg. 2012. Overzicht van kritische depositiewaarden voor stikstof, toegepast op habitattypen en leefgebieden van Natura 2000. Alterra, Wageningen.
- Duff, S. M. G., G. Sarath, & W. C. Plaxton. 1994. The role of acid phosphatases in plant phosphorus metabolism. *Physiol Plant*. 90(4):791–800.
- Edelkraut, K., D. Ramseier, & S. Güsewell. 2000. Research Project : Competition of wetland plants as affected by shade and nutrient supply. Online beschikbaar: <https://www.e-periodica.ch/digbib/view?pid=bgi-003:2000:66::117>; Laatste bezocht January 12, 2021.
- Ehlert, P., H. Pasterkamp, & P. Bolhuis. 2004. Effecten van organische bodemverbeterende middelen op de beschikbaarheid van fosfaat in de bodem op korte en lange termijn. Alterra, Wageningen.
- Emsens, W.-J. 2017. The restoration of degraded iron-rich fens - Het herstel van gedegradeerde ijzerrijke laagvenen. Doctoral Thesis, Antwerp University, Antwerpen.
- Emsens, W.-J., C. Aggenbach, D. Cirkel, A. Smolders, P. Stuyfzand, & R. van Diggelen. 2016a. Onderzoek aan biochemie en experimentele maatregelen voor het herstel van beekdalvenen - Eindrapport. Vereniging van Bos- en Natuureigenaren, Driebergen.
- Emsens, W.-J., C. J. S. Aggenbach, K. Schoutens, A. J. P. Smolders, D. Zak, & R. Van Diggelen. 2016b. Soil iron content as a predictor of carbon and nutrient mobilization in rewetted fens. *PLoS ONE*. 11(4) Online beschikbaar: <https://www.scopus.com/inward/record.uri?eid=2-s2.0-84962920810&doi=10.1371%2fjournal.pone.0153166&partnerID=40&md5=f21dc22eb63b5140975bf63792dd2a47>.
- Emsens, W.-J., C. J. S. Aggenbach, A. J. P. Smolders, D. Zak, & R. van Diggelen. 2017. Restoration of endangered fen communities: the ambiguity of iron–phosphorus binding and phosphorus limitation. *Journal of Applied Ecology*. 54(6):1755–1764.
- Epstein, E., & A. J. Bloom. 2005. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. 400 p.
- Ertsen, A., P. de Louw, & J. Buma. 2005. OGOR natuur in Brabant - Hydrologische randvoorwaarden voor Brabantse natuurdoeltypen. Provincie Noord-Brabant, 's-Hertogenbosch.
- Fujita, Y., H. O. Venterink, P. M. van Bodegom, J. C. Douma, G. W. Heil, N. Hölzel, E. Jabłońska, et al. 2014. Low investment in sexual reproduction threatens plants adapted to phosphorus limitation. *Nature*. 505(7481):82–86.
- Geerts, R., & M. Oomes. 2000. Kan de Spaanse ruiter het Wageningse Binneveld veroveren? *De Levende Natuur*. 101(3):71–75.
- Gerke, J. 1993. Solubilization of Fe (III) from humic-Fe complexes, humic/Fe-oxide mixtures and from poorly ordered Fe-oxide by organic acids - consequences for P adsorption. *Pflanzenernähr. Bodenk.* (156):253–257.
- Geurts, J. J. M., A. J. P. Smolders, J. T. A. Verhoeven, J. G. M. Roelofs, & L. P. M. Lamers. 2008. Sediment Fe:PO₄ ratio as a diagnostic and prognostic tool for the restoration of macrophyte biodiversity in fen waters. *Freshwater Biology*. 53(10):2101–2116.
- Gilbert, J., D. Gowing, & H. Wallace. 2009. Available soil phosphorus in semi-natural grasslands: Assessment methods and community tolerances. *Biological Conservation*. 142(5):1074–1083.
- Goldstein, K., Ł. Kozub, T. Wyszomirski, M. Wilk, K. Brzezińska, F. Jarzombkowski, E. Jabłońska, H. Bartoszek, & W. Kotowski. 2019. Plant functional traits reveal strong effects of anoxia and nutrient limitation on species pool filtering in a riverine rich fen system. *Plant Ecology & Diversity*. 12(5):457–474.

- Grames, E., A. Stillman, M. Tingley, & C. Elphick. 2019. An automated approach to identifying search terms for systematic reviews using keyword co-occurrence networks Freckleton, R. (ed.). *Methods Ecol Evol.* 10(10):1645–1654.
- Grames, E., A. Stillman, M. Tingley, & C. Elphicks. 2020. litsearchr: Automated Search Term Selection and Search Strategy for Systematic Reviews. R.
- van der Grift, B., T. Behrends, L. A. Osté, P. P. Schot, M. J. Wassen, & J. Griffioen. 2016. Fe hydroxyphosphate precipitation and Fe(II) oxidation kinetics upon aeration of Fe(II) and phosphate-containing synthetic and natural solutions. *Geochimica et Cosmochimica Acta.* 186:71–90.
- Grootjans, A. P., E. B. Adema, W. Bleuten, H. Joosten, M. Madaras, & M. Janáková. 2006. Hydrological Landscape Settings of Base-Rich Fen Mires and Fen Meadows: An Overview. *Applied Vegetation Science.* 9(2):175–184.
- Grootjans, A., P. Schipper, & H. Van der Windt. 1986. Influence of drainage on N-mineralization and vegetation response in wet meadows. II: Cirsio-Molinietum stands. *Acta oecologica. Oecologia plantarum.* 7(1):3–14.
- Güsewell, S. 2017. Regulation of dauciform root formation and root phosphatase activities of sedges (*Carex*) by nitrogen and phosphorus. *Plant Soil.* 415(1–2):57–72.
- Güsewell, S., U. Bollens, P. Ryser, & F. Klötzli. 2003a. Contrasting effects of nitrogen, phosphorus and water regime on first- and second-year growth of 16 wetland plant species: Effects of N, P and water on wetland plants. *Functional Ecology.* 17(6):754–765.
- Güsewell, S., W. Koerselman, & J. T. A. Verhoeven. 2003b. BIOMASS N:P RATIOS AS INDICATORS OF NUTRIENT LIMITATION FOR PLANT POPULATIONS IN WETLANDS. *Ecological Applications.* 13(2):372–384.
- Güsewell, S., W. Koerselman, & J. T. A. Verhoeven. 2002. Time-dependent effects of fertilization on plant biomass in floating fens. *Journal of Vegetation Science.* 13(5):705–718.
- Güsewell, S., & M. H. Schroth. 2017. How functional is a trait? Phosphorus mobilization through root exudates differs little between *Carex* species with and without specialized dauciform roots. *New Phytol.* 215(4):1438–1450.
- Hacking, J., L. Spoormakers, & R. van Thoor. 2014. Trendanalyse OGOR-meetnet. Trendanalyse eindoordelen kwaliteit en kwantiteit 2000-2012. Provincie Limburg, Maastricht.
- Hald, A. B., & P. M. Petersen. 1992. Soil and vegetation in two Danish fens following changes in water regime. *Nordic Journal of Botany.* 12(6):707–729.
- Harrison, A. F., ed. 1987. Soil organic phosphorus: a review of world literature. CAB International, Wallingford. 257 p.
- Hassink, J., L. A. Bouwman, K. B. Zwart, J. Bloem, & L. Brussaard. 1993. Relationships between soil texture, physical protection of organic matter, soil biota, and c and n mineralization in grassland soils. *Geoderma.* 57(1–2):105–128.
- Hennekens, S., J. Schaminée, & A. Stortelder. 2001. SynBioSys, een biologisch kennisstelsel ten behoeve van natuurbeheer, natuurbeleid en natuurontwikkeling.
- van der Hoek, D., & K. Sykora V. 2006. Fen-meadow succession in relation to spatial and temporal differences in hydrological and soil conditions. *APPLIED VEGETATION SCIENCE.* 9(2):185–194.
- Jabłońska, E., T. Falkowski, J. Chormański, F. Jarzombkowski, S. Kłosowski, T. Okruszko, P. Pawlikowski, M. Theuerkauf, M. J. Wassen, & W. Kotowski. 2014. Understanding the Long Term Ecosystem Stability of a Fen Mire by Analyzing Subsurface Geology, Eco-Hydrology and Nutrient Stoichiometry – Case Study of the Rospuda Valley (NE Poland). *Wetlands.* 34(4):815–828.
- Jakobsen, B. H. 1988. Accumulation of pyrite and Fe-rich carbonate and phosphate minerals in a lowland moor area. *Journal of Soil Science.* 39(3):447–455.
- Jakobsen, I., E. J. Jøner, & J. Larsen. 1994. Hyphal phosphorus transport, a keystone to mycorrhizal enhancement of plant growth. P. 133–146 in *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*, Gianinazzi, S., and H. Schüepp (eds.).

- Birkhäuser Basel, Basel. Online beschikbaar: http://link.springer.com/10.1007/978-3-0348-8504-1_11; Laatst bezocht January 12, 2021.
- Jalink, M. 2005. Ecosysteemanalyse Bossche Broek-Zuid - Pilot Quicksan Natte Natuurparels. KIWA, Nieuwegein.
- Janssen, B. H. 1998. Efficient use of nutrients: an art of balancing. *Field Crops Research*. 56(1-2):197-201.
- Kemmers, R., J. Bloem, & J. Faber. 2010. Bodembiota en stikstofstromen in schraalgraslanden - Effecten op vegetatie. Alterra, Wageningen.
- Kemmers, R., S. van Delft, F. Sival, & P. Jansen. 2003. Effecten van bevloeiing op de basen- en voedingstoestand van verzuurde en verdroogde beekdalgraslanden; mogelijkheden van bevloeiing als effectgerichte maatregel. Alterra, Wageningen.
- Kemmers, R. H., & J. Nelemans. 2007. Vergroting van de fosfaatadsorptiecapaciteit en afname van de chemische beschikbaarheid van fosfaat in gronden door wisselvochtigheid; resultaten van desorptie- en adsorptie-experimenten met zand-, klei en veengrond. Alterra, Wageningen.
- Kemmers, R. H., S. P. J. Van Delft, M. Madaras, M. Hoosbeek, J. Vos, & M. van Breemen. 2001. Ecopedological explorations of three calcareous rich fens in the Slovak Republic. Alterra, Wageningen.
- Kemmers, R., & P. Jansen. 1980. De invloed van chemische factoren in grondwater en bodem op enkele vegetatietypen in het CRM reservaat "Groot zandbrink." Instituut voor cultuurtechniek en waterhuishouding, Wageningen.
- Klimkowska, A., K. Goldstein, T. Wyszomirski, Ł. Kozub, M. Wilk, C. Aggenbach, J. P. Bakker, et al. 2019. Are we restoring functional fens? – The outcomes of restoration projects in fens re-analysed with plant functional traits Guo, X. (ed.). *PLoS ONE*. 14(4):e0215645.
- Knappová, J., H. Pánková, & Z. Münzbergová. 2016. Roles of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Soil Abiotic Conditions in the Establishment of a Dry Grassland Community Aroca, R. (ed.). *PLoS ONE*. 11(7):e0158925.
- Kohzu, A., K. Matsui, T. Yamada, A. Sugimoto, & N. Fujita. 2003. Significance of rooting depth in mire plants: Evidence from natural ^{15}N abundance: Rooting depth and $\delta^{15}\text{N}$ in mire plants. *Ecological Research*. 18(3):257-266.
- Kooijman, A. M., C. Cusell, L. Hedenäs, L. P. M. Lamers, I. S. Mettrop, & T. Neijmeijer. 2020a. Re-assessment of phosphorus availability in fens with varying contents of iron and calcium. *Plant and Soil*. 447(1-2):219-239.
- Kooijman, A. M., I. Lubbers, & M. van Til. 2009. Iron-rich dune grasslands: Relations between soil organic matter and sorption of Fe and P. *Environmental Pollution*. 157(11):3158-3165.
- Kooijman, A., I. Mettrop, T. Neijmeijer, C. Cusell, L. Hedenäs, & L. Lamers. 2020b. Nieuwe kijk op fosfaatbeschikbaarheid in kalkrijke en ijzerrijke venen. *Vakblad Natuur Bos Landschap*. 167:23-25.
- Koziol, L., & J. D. Bever. 2017. The missing link in grassland restoration: arbuscular mycorrhizal fungi inoculation increases plant diversity and accelerates succession Nuñez, M. (ed.). *J Appl Ecol*. 54(5):1301-1309.
- Kruijne, A., D. de Vries, & H. Mooi. 1967. Bijdrage tot de oecologie van de Nederlandse graslandplanten. Instituut voor Biologisch en Scheikundig onderzoek voor landbouwgewassen, Wageningen.
- Kügler, S., R. E. Cooper, C.-E. Wegner, J. F. Mohr, T. Wichard, & K. Küsel. 2019. Iron-organic matter complexes accelerate microbial iron cycling in an iron-rich fen. *Science of the Total Environment*. 646:972-988.
- Lambers, H., F. S. Chapin, & T. L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer, New York. 540 p.
- Lamers, L., E. C. H. E. T. Lucassen, A. Smolders, & J. Roelofs. 2005. Fosfaat als adder onder het gras bij nieuwe natuur. *H2O*. 17:28-30.
- Lamers, L. P. M., J. M. H. van Diggelen, H. J. M. Op den Camp, E. J. W. Visser, E. C. H. E. T. Lucassen, M. A. Vile, M. S. M. Jetten, A. J. P. Smolders, & J. G. M. Roelofs. 2012. Microbial

- Transformations of Nitrogen, Sulfur, and Iron Dictate Vegetation Composition in Wetlands: A Review. *Front. Microbio.* 3 Online beschikbaar: <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fmicb.2012.00156/abstract>; Laatste bezocht April 30, 2020.
- Lamers, L. P. M., G. E. T. Dolle, S. T. G. Van Den Berg, S. P. J. Van Delft, & J. G. M. Roelofs. 2001. Differential responses of freshwater wetland soils to sulphate pollution. *Biogeochemistry*. 55(1):87–101.
- Lamers, L. P. M., S.-J. Falla, E. M. Samborska, I. A. R. van Dulken, G. van Hengstum, & J. G. M. Roelofs. 2002. Factors controlling the extent of eutrophication and toxicity in sulfate-polluted freshwater wetlands. *Limnology and Oceanography*. 47(2):585–593.
- Lamers, L. P. M., C. Farhoush, J. M. Van Groenendael, & J. G. M. Roelofs. 1999. Calcareous groundwater raises bogs; the concept of ombrotrophy revisited. *Journal of Ecology*. 87(4):639–648.
- Lamers, L. P. M., H. B. M. Tomassen, & J. G. M. Roelofs. 1998a. Sulfate-induced eutrophication and phytotoxicity in freshwater wetlands. *Environmental Science and Technology*. 32(2):199–205.
- Lamers, L. P. M., S. M. E. Van Roozendaal, & J. G. M. Roelofs. 1998b. Acidification of Freshwater Wetlands: Combined Effects of Non-Airborne Sulfur Pollution and Desiccation. *Water, Air, and Soil Pollution*. 105(1/2):95–106.
- Lamers, L. P. M., M. A. Vile, A. P. Grootjans, M. C. Acreman, R. van Diggelen, M. G. Evans, C. J. Richardson, et al. 2015. Ecological restoration of rich fens in Europe and North America: from trial and error to an evidence-based approach. *Biol Rev.* 90(1):182–203.
- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 4th ed. Springer, Berlin ; New York. 513 p.
- Lejeune, M., & W. Verbeke. 2018. *De Thier de Lanaye op de Sint-Pietersberg: vegetatie-onderzoek op lange termijn*. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht.
- Lewis, D. G., & J. P. Quirk. 1967. Phosphate diffusion in soil and uptake by plants: I. Self-diffusion of phosphate in soils. *Plant Soil*. 26(1):99–118.
- Lin, X., S. Green, M. M. Tfaily, O. Prakash, K. T. Konstantinidis, J. E. Corbett, J. P. Chanton, W. T. Cooper, & J. E. Kostka. 2012. Microbial Community Structure and Activity Linked to Contrasting Biogeochemical Gradients in Bog and Fen Environments of the Glacial Lake Agassiz Peatland. *Appl. Environ. Microbiol.* 78(19):7023–7031.
- LNV. 2008a. Kalkmoerassen (H7230).
- LNV. 2008b. Profieldocument Overgangs- en trilvenen (H7140).
- Lucassen, E. C. H. E. T., & J. Roelofs. 2005. Vernatten met beleid: lessen uit het recente verleden. *Natuurhistorisch Maandblad*. 94:211–215.
- Lucassen, E. C. H. E. T., A. J. P. Smolders, L. P. M. Lamers, & J. G. M. Roelofs. 2005a. Water table fluctuations and groundwater supply are important in preventing phosphate-eutrophication in sulphate-rich fens: Consequences for wetland restoration. *Plant and Soil*. 269(1–2):109–115.
- Lucassen, E. C. H. E. T., A. J. P. Smolders, & J. G. M. Roelofs. 2005b. Effects of temporary desiccation on the mobility of phosphorus and metals in sulphur-rich fens: Differential responses of sediments and consequences for water table management. *Wetlands Ecology and Management*. 13(2):135–148.
- Lucassen, E. C. H. E. T., A. Smolders, & J. Roelofs. 2000. De effecten van verhoogde sulfaatgehalten op grondwatergevoede ecosystemen. *H2O*. 25:28–31.
- de Mars, H., B. Possen, E. Weeda, J. Schaminée, & M. Wallis de Vries. 2017. *Herstel van de Zuid-Limburgse hellingmoerassen, het Kalkmoeras in het bijzonder*. Vereniging van Bos- en Natuureigenaren, Driebergen.
- de Mars, H., M. J. Wassen, & W. H. M. Peeters. 1996. The effect of drainage and management on peat chemistry and nutrient deficiency in the former Jegrznia-floodplain (NE-Poland). *Vegetatio*. 126(1):59–72.

- de Mars, H., B. van der Weijden, G. van Dijk, A. Smolders, A. Grootjans, & L. Wolejko. 2016. Towards threshold values for nutrients; Petrifying springs in South-Limburg (NL) in a Northwest European context. Vereniging van Bos- en Natuureigenaren, Driebergen. Online beschikbaar: https://www.natuurkennis.nl/Uploaded_files/Publicaties/obn210-he-towards-threshold-values-for-nutrients-def.40759f.pdf; Laatste bezocht December 22, 2018.
- Mengist, W., T. Soromessa, & G. Legese. 2020. Method for conducting systematic literature review and meta-analysis for environmental science research. *MethodsX*. 7:100777.
- Mettrop, I., A. Kooijman, L. Lamers, & C. Cusell. 2015. Peilfluctuaties in het laagveenlandschap: relaties tussen hydrologie, ecosysteemdynamiek en Natura 2000-habitattypen - Rapportage Fase 2. Vereniging van Bos- en Natuureigenaren, Driebergen.
- Miller, S. P., & R. R. Sharitz. 2000. Manipulation of flooding and arbuscular mycorrhiza formation influences growth and nutrition of two semiaquatic grass species: AM fungal colonization and flooding. *Functional Ecology*. 14(6):738-748.
- Mosse, B., D. P. Stribley, & F. LeTacon. 1981. Ecology of Mycorrhizae and Mycorrhizal Fungi. P. 137-210 in *Advances in Microbial Ecology*, Advances in Microbial Ecology. Alexander, M. (ed.). Springer US, Boston, MA. Online beschikbaar: http://link.springer.com/10.1007/978-1-4615-8306-6_4; Laatste bezocht January 12, 2021.
- Nyström, E. 2020. The long term effect of restoration measures in fen, heathland and wet grassland in Drenthe Netherlands. Uppsala University, Uppsala.
- Ocampo, J. A., J. Martin, & D. S. Hayman. 1980. INFLUENCE OF PLANT INTERACTIONS ON VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAL INFECTIONS. I. HOST AND NON-HOST PLANTS GROWN TOGETHER. *New Phytol.* 84(1):27-35.
- Olde Venterink, H., M. J. Wassen, A. W. M. Verkroost, & P. C. De Ruiter. 2003. SPECIES RICHNESS-PRODUCTIVITY PATTERNS DIFFER BETWEEN N-, P-, AND K-LIMITED WETLANDS. *Ecology*. 84(8):2191-2199.
- Olsen, S. 1954. Estimation of available phosphorous in soils by extraction with sodium bicarbonate. Washington.
- Oomes, M., & A. van der Werf. 2003. Hooiland gebruik en botanische diversiteit: is bemesting altijd een bedreiging? *De Levende Natuur*. 104(5):192-196.
- van der Paauw, F. 1938. De waarde van dicalciumfosfaat als meststof. *Lanbouwkundig tijdschrift, Maandblad van het Ned. genootschap voor landbouwetenschap*. 50(608):1-14.
- Pärn, J., J. T. A. Verhoeven, K. Butterbach-Bahl, N. B. Dise, S. Ullah, A. Aasa, S. Egorov, et al. 2018. Nitrogen-rich organic soils under warm well-drained conditions are global nitrous oxide emission hotspots. *Nat Commun*. 9(1):1135.
- Patrick, W., & R. Khalid. 1974. Phospahte release and sorption by soils and sediments: effects of aerobic and anaerobic conditions. *Science*. 186:53-55.
- Paulissen, M. P. C. P., R. Bobbink, S. A. Robat, & J. T. A. Verhoeven. 2016. Effects of reduced and oxidised nitrogen on rich-fen mosses: A 4-year field experiment. *Water, Air, and Soil Pollution*. 227(1) Online beschikbaar: <https://www.scopus.com/inward/record.uri?eid=2-s2.0-85007247082&doi=10.1007%2fs11270-015-2713-y&partnerID=40&md5=cd0d7b92ce35dee304eb036ef93eddc7>.
- Pawlikowski, P., K. Abramczyk, A. Szczepaniuk, & L. Kozub. 2013. Nitrogen: Phosphorus ratio as the main ecological determinant of the differences in the species composition of brown-moss rich fens in north-eastern Poland. *Preslia*. 85(3):349-367.
- Pegtel, D. 1983. Ecological aspects of a nutrient-deficient wet grassland (*Cirsio-Molinietum*). *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*. 10:217-228.
- Pérez-Corona, M. E., & J. T. A. Verhoeven. 1996. Effects of soil P status on growth and P and N uptake of *Carex* species from fens differing in P-availability. *Acta Botanica Neerlandica*. 45(3):381-392.
- Poorter, H., F. Fiorani, R. Pieruschka, T. Wojciechowski, W. H. van der Putten, M. Kleyer, U. Schurr, & J. Postma. 2016. Pampered inside, pestered outside? Differences and similarities between plants growing in controlled conditions and in the field. *New Phytologist*. 212(4):838-855.

- Possen, B., J. van Diggelen, J. Groenenberg, J. Meijles, & T. van den Broek. 2019. Naar een sober en doelmatig meetnet bodem- en grondwaterkwaliteit voor grondwaterafhankelijke natuur in duingebieden. *Vakblad Natuur Bos Landschap*. 160:16–19.
- Postma, D. 1982. Pyrite and siderite formation in brackish and freshwater swamp sediments. *American Journal of Science*. 282(8):1151–1183.
- Postma, D. 1983. Pyrite and siderite oxidation in swamp sediments. *Journal of Soil Science*. 34(1):163–182.
- Postma, D. 1977. The Occurrence and Chemical Composition of Recent Fe-Rich Mixed Carbonates in a River Bog. *SEPM JSR*. Vol. 47 Online beschikbaar: <https://pubs.geoscienceworld.org/jsedres/article/47/3/1089-1098/97000>; Laatst bezocht December 21, 2020.
- Pullin, A. S., & T. M. Knight. 2001. Effectiveness in Conservation Practice: Pointers from Medicine and Public Health. *Conservation Biology*. 15(1):50–54.
- Pullin, A. S., & G. B. Stewart. 2006. Guidelines for Systematic Review in Conservation and Environmental Management. *Conservation Biology*. 20(6):1647–1656.
- Read, D. J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*. 47(4):376–391.
- Reddy, K., & W. Patrick. 1975. Effect of alternate aerobic and anaerobic conditions on redox potential. Organic matter decomposition and nitrogen loss in a flooded soil. *Soil biology and Biochemistry*. 7:87–94.
- Reddy, K. R., & R. D. DeLaune. 2008. *Biogeochemistry of Wetlands: Science and Applications*. CRC Press. Online beschikbaar: <https://www.taylorfrancis.com/books/9780429095764>; Laatst bezocht October 12, 2020.
- Robroek, B. J. M., E. B. Adema, H. O. Venterink, L. Leonardson, & M. J. Wassen. 2009. How nitrogen and sulphur addition, and a single drought event affect root phosphatase activity in *Phalaris arundinacea*. *Science of the Total Environment*. 407(7):2342–2348.
- Roden, E. E., & J. W. Edmonds. 1997. Phosphate mobilization in iron-rich anaerobic sediments: microbial Fe (III) oxide reduction versus iron-sulfide formation. *Archiv für Hydrobiologie*. :347–378.
- van Rotterdam-Los, D. 2010. The potential of soils to supply phosphorus and potassium; processes and predictions. Wageningen University, Wageningen.
- Ruiz-Lozano, J. M., & R. Azcon. 1995. Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiol Plant*. 95(3):472–478.
- Runhaar, H., M. Jalink, H. Hunneman, J. Witte, & S. Hennekens. 2009. *Ecologische vereisten Habitattypen*. KWR, Nieuwegein.
- Runhaar, H., & P. Jansen. 2004. Overstroming en vegetatie; vergelijkend onderzoek in vijf beekdallocalaties. *Alterra*, Wageningen.
- Runhaar, J., & J. M. Schouwenaars. 2004. *Waterberging en natuur: kennisoverzicht ten behoeve van regionale waterbeheerders*. STOWA; Hageman Fulfilment [distr., Utrecht; Zwijndrecht.
- Sah, R., & D. Mikkselsen. 1986. Effects of anaerobic decomposition of organic matter on sorption and transformations of phosphorus in drained soils: 2. effects on amorphous iron content and phosphate transformation. *Soil Science*. 142(6):346–350.
- Sah, R., D. Mikkselsen, & A. Hafez. 1989. Phosphorus behavior in flooded-drained soils. II. Iron transformation and phosphorus sorption. *Soil Science Society of America Journal*. 53:1723–1729.
- Schaminée, J., A. Stortelder, & V. Westhoff. 1995. *De vegetatie van Nederland*. Uppsala / Leiden.
- Schipper, A. M., R. Zeefat, F. Tanneberger, J. P. Van Zuidam, W. Hahne, S. A. Schep, S. Loos, et al. 2007. Vegetation characteristics and eco-hydrological processes in a pristine mire in the Ob River valley (Western Siberia). *Plant Ecology*. 193(1):131–145.
- Schouwman, O., P. Ehlert, & W. Chardon. 2004. *Evaluatie van methoden voor het karakteriseren van gronden die in aanmerking komen voor reparatiebemesting*. Alterra, Wageningen.
- Schwab, A., & W. Lindsay. 1983. Effect of redox on the solubility and availability of iron. *Soil Science Society of America Journal*. 47:201–205.

- Sharpley, A. N., & J. K. Syers. 1977. Seasonal variation in casting activity and in the amounts and release to solution of phosphorus forms in earthworm casts. *Soil Biology and Biochemistry*. 9(4):227–231.
- Sival, F., H. ten Beest, & R. Engelbertink. 2010. Sedimentatie en nutriënteninvoer in beekdalgraslanden. Alterra, Wageningen.
- Sival, F., & W. Chardon. 2002. Natuurontwikkeling op voormalige landbouwgronden in relatie tot de beschikbaarheid van fosfaat. Stichting Kennisontwikkeling Kennisoverdracht Bodem, Gouda.
- Sival, F., W. Chardon, & M. van der Werf. 2004. Natuurontwikkelig op voormalige landbouwgronden in relatie tot de beschikbaarheid van fosfaat: evaluatie van verschrappingsmaatregelen. Alterra, Wageningen.
- Sival, F., P. Jansen, B. Nijhof, & A. Heidema. 2002. Overstroming en vegetatie: literatuurstudie over de effecten van overstroming op voedselrijkdom en zuurgraad. Alterra, Wageningen.
- Smolders, A. J. P., L. P. M. Lamers, E. C. H. E. T. Lucassen, G. Van Der Velde, & J. G. M. Roelofs. 2006. Internal eutrophication: How it works and what to do about it—a review. *Chemistry and Ecology*. 22(2):93–111.
- Snowden, R. E. D., & B. D. Wheeler. 1993. Iron toxicity to fen plant species. *Journal of Ecology*. 81(1):35–46.
- Steffens, D., T. Leppin, N. Luschin-Ebengreuth, Z. Min Yang, & S. Schubert. 2010. Organic soil phosphorus considerably contributes to plant nutrition but is neglected by routine soil-testing methods. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 173(5):765–771.
- Stewart, G. B., C. F. Coles, & A. S. Pullin. 2005. Applying evidence-based practice in conservation management: Lessons from the first systematic review and dissemination projects. *Biological Conservation*. 126(2):270–278.
- Straub, K. L., M. Benz, B. Schink, & F. Widdel. 1996. Anaerobic, nitrate-dependent microbial oxidation of ferrous iron. *Appl Environ Microbiol.* 62(4):1458–1460.
- Tarafdar, J. C., & N. Claassen. 1988. Organic phosphorus compounds as a phosphorus source for higher plants through the activity of phosphatases produced by plant roots and microorganisms. *Biol Fert Soils*. 5(4) Online beschikbaar: <http://link.springer.com/10.1007/BF00262137>; Laatste bezocht December 22, 2020.
- Tarafdar, J. C., & A. Jungk. 1987. Phosphatase activity in the rhizosphere and its relation to the depletion of soil organic phosphorus. *Biol Fert Soils*. 3(4):199–204.
- Timmermans, B., W. Sukkel, & J. Bokhorst. 2012. Telen bij lage fosfaatniveaus in de biologische landbouw; achtergronden en literatuurstudie. Louis Bolk Instituut, Bunnik.
- Turner, B. L. 2008. Resource partitioning for soil phosphorus: a hypothesis. *Journal of Ecology*. 96(4):698–702.
- Tveit, A. T., A. Kiss, M. Winkel, F. Horn, T. Hájek, M. M. Svenning, D. Wagner, & S. Liebner. 2020. Environmental patterns of brown moss- and Sphagnum-associated microbial communities. *Sci Rep*. 10(1):22412.
- van Tweel, M., D. Bokeloh, C. Cusell, A. Kooijman, R. Martens, I. Mettrop, T. Neijmeijer, & L. Sparrius. 2015. Ontwikkeling van Geel schorpioenmos in de Meppelerdieplanden. *De Levende Natuur*. 116:158–162.
- van Tweel, M., & G. van Wirdum. 1999. *Scorpidium vernicosum* in de Meppelerdieplanden. *Buxbaumiella*. 48:21–23.
- Van Belle, J., A. Barendregt, P. P. Schot, & M. J. Wassen. 2006. The effects of groundwater discharge, mowing and eutrophication on fen vegetation evaluated over half a century. *Applied Vegetation Science*. 9(2):195–204.
- Van De Riet, B. P., M. M. Hefting, & J. T. A. Verhoeven. 2013. Rewetting drained peat meadows: Risks and benefits in terms of nutrient release and greenhouse gas exchange. *Water, Air, and Soil Pollution*. 224(4) Online beschikbaar: <https://www.scopus.com/inward/record.uri?eid=2-s2.0-84874603274&doi=10.1007%2fs11270-013-1440-5&partnerID=40&md5=b16a2adeedd724cef9e3b7450e405779>.

- Van Delft, S. P. J., R. H. Kemmers, & A. G. Jongmans. 2005. Pyrietvorming in relatie tot interne eutrofiëring en verzuring. *Alterra*, Wageningen.
- Van den Broek, T. 1998. Verdoging en fosfor-beschikbaarheid - Een klein verschil in maaiveldhoogte met grote gevolgen voor een natte schraallandvegetatie. *Landschap*. 15(3).
- Van Duren, I. 2000. Nutrient limitation in drained and rewetted fen meadows. Doctoral Thesis, Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- Van Duren, I. C., & D. M. Pegtel. 2000. Nutrient limitations in wet, drained and rewetted fen meadows: Evaluation of methods and results. *Plant and Soil*. 220(1-2):35-47.
- Veen, P., & T. Aavik, eds. 2009. Grasslands in Europe of high nature value. KNNV Pub, Zeist, The Netherlands. 319 p.
- Verdonk, H. 2016. Het vergeten landschap - Beekdale in de Kempen. Online beschikbaar: www.brabantslandschap.nl/assets/HET-VERGETEN-LANDSCHAP-160201.pdf; Laatste bezocht July 25, 2017.
- Verhoeven, J., A. Barendregt, & B. P. Riet. 2010. Kansen voor natuur in het veenweidegebied. *Landschap*. 27:157-165.
- Verhoeven, J. T. A., & M. B. Schmitz. 1991. Control of plant growth by nitrogen and phosphorus in mesotrophic fens. *Biogeochemistry*. 12(2):135-148.
- Verhoeven, J., M. J. Wassen, A. Meuleman, & W. Koerselman. 1994. Op zoek naar de bottleneck; N- en P-beperkingen in venen en duinvalleien. *Landschap*. 11(2):25-40.
- Vicherová, E., M. Hájek, & T. Hájek. 2015. Calcium intolerance of fen mosses: Physiological evidence, effects of nutrient availability and successional drivers. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 17(5):347-359.
- de Vries, D. 1953a. Ons grasland en zijn geschiedenis. *De Levende Natuur*. 56(2):24-31.
- de Vries, D. 1953b. Ons grasland en zijn geschiedenis. *De Levende Natuur*. 56(1):5-12.
- de Vries, D. 1953c. Ons grasland en zijn geschiedenis. *De Levende Natuur*. 56(12):235-240.
- Wassen, M. J., A. Barendregt, M. C. Bootsma, & P. P. Schot. 1989. Groundwater chemistry and vegetation of gradients from rich fen to poor fen in the Naardermeer (the Netherlands). *Vegetatio*. 79(3):117-132.
- Wassen, M. J., & J. H. J. Joosten. 1996. In search of a hydrological explanation for vegetation changes along a fen gradient in the Biebrza Upper Basin (Poland). *Vegetatio*. 124(2):191-209.
- Wassen, M. J., H. G. M. Olde Venterink, & E. O. A. M. Swart. 1995. Nutrient concentrations in mire vegetation as a measure of nutrient limitation in mire ecosystems. *Journal of Vegetation Science*. 6(1):5-16.
- Wassen, M. J., J. Schrader, J. van Dijk, & M. B. Eppinga. 2021. Phosphorus fertilization is eradicating the niche of northern Eurasia's threatened plant species. *Nat Ecol Evol*. 5(1):67-73.
- Wassen, M. J., H. O. Venterink, E. D. Lapshina, & F. Tanneberger. 2005. Endangered plants persist under phosphorus limitation. *Nature*. 437(7058):547-550.
- Westhoff, V., P. Bakker, C. van Leeuwen, E. van der Voo, & I. Zonneveld. 1973. Wilde planten - Flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Vereniging tot behoud van natuurmonumenten.
- Whitton, B. A., A. M. Al-Shehri, N. T. W. Ellwood, & B. L. Turner. 2005. Ecological aspects of phosphatase activity in cyanobacteria, eukaryotic algae and bryophytes. P. 205-241 in *Organic phosphorus in the environment*, Turner, B.L., E. Frossard, and D.S. Baldwin (eds.). CABI, Wallingford. Online beschikbaar: <http://www.cabi.org/cabebooks/ebook/20073011534>; Laatste bezocht December 22, 2020.
- Wienk, L. D. 2000. Peilbeheer en nutriënten: literatuurstudie naar de effecten van peildynamiek op de nutriëntenhuishouding van watersystemen. Online beschikbaar: <http://edepot.wur.nl/294909>; Laatste bezocht December 21, 2020.
- Wilson, K. A., & A. H. Fitter. 1984. The role of phosphorus in vegetational differentiation in a small valley mire. *Journal of Ecology*. 72(2):463-473.

- Winsborough, C., & N. Basiliko. 2010. Fungal and Bacterial Activity in Northern Peatlands. *Geomicrobiology Journal*. 27(4):315–320.
- van Wirdum, G. 1979. Dynamic aspects of thropic gradients in a mire complex.
- Wolf, R. 1992. *Ontstaansgeschiedenis en beheer van de Nederlandse elzen- en berkenbroekbossen*. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Zak, D., A. Cabezas, S. Rudnick, J. Hallermann, & J. Gelbrecht. 2012. A study case to evaluate the potential influence of top-soil removal on nitrate removal and phosphorus release at rewetted fens in the Kleiner Landgraben valley (Mecklenburg-Vorpommern). *Telma*. (42):81–102.
- Zak, D., & J. Gelbrecht. 2007. The mobilisation of phosphorus, organic carbon and ammonium in the initial stage of fen rewetting (a case study from NE Germany). *Biogeochemistry*. 85(2):141–151.
- Zak, D., J. Gelbrecht, C. Wagner, & C. E. W. Steinberg. 2008. Evaluation of phosphorus mobilization potential in rewetted fens by an improved sequential chemical extraction procedure. *European Journal of Soil Science*. 59(6):1191–1201.
- Zak, D., C. Wagner, B. Payer, J. Augustin, & J. Gelbrecht. 2010. Phosphorus mobilization in rewetted fens: The effect of altered peat properties and implications for their restoration. *Ecological Applications*. 20(5):1336–1349.
- Zemunik, G., B. L. Turner, H. Lambers, & E. Laliberté. 2015. Diversity of plant nutrient-acquisition strategies increases during long-term ecosystem development. *Nature Plants*. 1(5):15050.

ontwikkeling+beheer natuurkwaliteit

o+bn

Het Kennisnetwerk Ontwikkeling Beheer Natuurkwaliteit:

- is een onafhankelijk en innovatief platform waarin beheer, beleid en wetenschap op het gebied van natuurherstel en -beheer samenwerken;
- ontwikkelt en verspreidt kennis met als doel het structureel herstel en beheer van natuurkwaliteit.



vereniging van
bos- en natuurterreineigenaren

VBNE

**Kennisnetwerk OBN wordt gecoördineerd door de VBNE en gefinancierd door
het ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit en BIJ12**

Vereniging van bos- en natuurterreineigenaren (VBNE)

Princenhof Park 7
3972 NG Driebergen
0343-745250
info@vbne.nl

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

ontwikkeling+beheer natuurkwaliteit

o+bn



Ministerie van Landbouw,
Natuur en Voedselkwaliteit

