

Onderzoek aan biochemie en experimentele maatregelen voor het herstel van beekdalvenen

Eindrapport

W.-J. Emsens
C.J.S. Aggenbach
D.G. Cirkel
A.J.P. Smolders
P.J. Stuyfzand
R. van Diggelen



ontwikkeling+beheer natuurkwaliteit



© 2016 VBNE, Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren

Rapport nr. 2016/OBN204-BE
Driebergen, 2016

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van BIJ12 en het Ministerie van Economische Zaken

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij de VBNE onder vermelding van code 2016/OBN204-BE. Een PDF is beschikbaar op <http://www.natuurkennis.nl>

Foto

Voorkant *Equisetum fluviatile* bij de Zwarte beek. Fotograaf
C. Aggenbach

Oplage 60 exemplaren

Samenstelling W.-J. Emsens (Universiteit Antwerpen)
C.J.S. Aggenbach, (Universiteit Antwerpen)
D.G. Cirkel, (KWR)
A.J.P. Smolders, (B-Ware)
P.J. Stuyfzand, (KWR)
R. van Diggelen (Universiteit Antwerpen)

Druk KNNV Uitgeverij/Publishing

Productie Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren (VBNE)
Adres : Princenhof Park 9, 3972 NG Driebergen
Telefoon : 0343-745250
E-mail : info@vbne.nl

Voorwoord

Het doel van het Kennisnetwerk Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit (OBN) is het ontwikkelen, verspreiden en benutten van kennis voor terreinbeheerders over natuurherstel, Natura 2000, PAS, leefgebiedenbenadering en ontwikkeling van nieuwe natuur.

In het kader van Natura 2000 worden in Europees perspectief zeldzame soorten en vegetatietypen in Nederland beschermd. In dit rapport staat het habitatype O vergangs- en trilvenen (H 7140) centraal.

Dit onderzoek richt zich op beekdaltrilvenen welke sterk zijn gelink met het habitatype H 7140 O vergangs- en trilvenen. Beekdaltrilven zijn moerassen die door lithoclien grondwater worden gevoed en waar vroeger en/of momenteel veenvorming optreedt. Het doel van dit onderzoek is om te kijken of extra maatregelen (aanvullend op de vernatting van beekdalen) helpen bij het herstel van basenrijke kleine zeggen-slaapmos-vegetaties. Deze maatregelen omvatten het afgraven van een gedegradeerde toplaag en gerichte introducties van kenmerkende soorten van kleine zeggen- en slaapmosvegetaties.

Het uitgevoerde onderzoek laat zien dat sterke hydrogeochemische en fysische veranderingen in beekdalvenen ten gevolge van drainage een grote hypotheek leggen op de herstelbaarheid ervan. In hoeverre een gedegraderd veen herstelbaar is, hangt onder andere af van de mate (intensiteit en duur) van degradatie en initiële ijzer- en fosforvoorraad.

Op bladzijde 233 vindt u een prachtig keuze-diagram met beheermaatregelen voor het herstel van kleine zeggenvegetaties

Ik wens u veel leesplezier

Drs. T.J. Wams

Voorzitter van de OBN Adviescommissie

Leeswijzer

Dit rapport betreft het OBN-onderzoek aan biochemie en experimentele maatregelen voor het herstel van beekdalvenen. Beekdalvenen zijn moerassen die door lithoclien grondwater worden gevoed en waar vroeger en/of momenteel veenvorming optreedt. Het doel van dit onderzoek is om te kijken of extra maatregelen (aanvullend op de vernatting van beekdalen) helpen bij het herstel van basenrijke kleine zeggen-slaapmos-vegetaties. Het gehele project bestaat uit een combinatie van literatuuronderzoek, beschrijvend veldonderzoek en experimenten. De literatuurreviews gaan in op de rol van ijzertoxiciteit in beekdalvenen (H3), de ervaringen met introductie van plantensoorten in laagveenmoerassen (H4), de effecten van plaggen in laagveenmoerassen (H5) en de invloed van microtopografie op de standplaatscondities in laagveenmoerassen (H6). Het correlatief veldonderzoek concentreert zich op de chemische stratificatie in beekdalvenen (H7) en de ruimtelijke differentiatie in de chemie als gevolg van microtopografie (H8). In beide veldonderzoeken wordt daarbij de koppeling gelegd met de vegetatie en ligt de nadruk op de invloed van ijzer en fosfaat. Tenslotte wordt de potentiële effectiviteit van herstelmaatregelen geëvalueerd op basis van experimenteel veldonderzoek. Hierbij is gekeken naar de effecten van vernatting van ijzerarme en ijzerrijke veenbodems (H9), het afgraven van een gedegradeerde toplaag (H10), en tenslotte gerichte introducties van kenmerkende soorten van kleine zeggen- en slaapmosvegetaties (H11). Het voorlaatste hoofdstuk (H12) betreft een synthese waarin de antwoorden op de onderzoeksvragen worden samengevat. Tenslotte worden de onderzoeksresultaten vertaald naar concrete mogelijkheden voor herstel en beheer van beekdalvenen (H13).

Dankwoord

Dit onderzoek is tot stand gekomen in samenwerking met diverse instituten en personen. Gezien het internationale karakter van dit onderzoek was ondersteuning in Vlaanderen en Polen cruciaal voor het slagen van dit project. Toestemming en ondersteuning werd verschaft door Natuurpunt (Chris Dictus), het Agentschap voor Natuur en Bos (Lucas Briesen), Natuurmonumenten (o.a. Jacob de Bruijn, Roel Douwes) Staatsbosbeheer (o.a. Wolter Winter, Harry Offringa, Pauline Arends, Rein Zwaan, Frank Klinge, Alexander Mörzer Bruijns, Theo Bakker), en het Landschap Overijssel (o.a. Loekie van Tweel, Hans Dijkstra). Via Lesław en Alma Wołejko (Universiteit Szczecin) was het mogelijk om de venen in West-Polen te onderzoeken. Biebrza NP werd bemonsterd met goedkeuring van Helena Bartoszek. Het laboratoriumwerk is grotendeels uitgevoerd door verschillende mensen van B-Ware en de UA (o.a. Tom van der Spiet, Anne Cools, Jeroen Graafland). Diverse mensen hebben enthousiast, en vaak vrijwillig, geholpen met onderdelen van het praktische (veld-)werk: Siegfried van Ballaert, Reinhardt Strubbe, Bernard Raterman, Stijn de Brucker, Ken Schoutens, Nilton Emmerick Oliveira, Noor de Laat en Guy Emsens. Lenze Hofstee faciliteerde meermalen een verblijf in Noord Nederland. Het opkweken van kleine zeggen en slaapmossen vond plaats in een serre van de stad Antwerpen. Het deskundigenteam Beekdallandschap begeleidde het onderzoek. Diverse beheerders gaven tenslotte vanuit hun praktijkervaring een waardevolle inbreng via een veldwerkplaats.

Nederlandse samenvatting

Inleiding en vraagstelling

Het OBN deskundigenteam Beekdallandschap heeft afgelopen jaren onderzoek laten uitvoeren gericht op herstel van veenvormende beekdalvenen. Een verkennende studie was gericht op het verkrijgen van een eerste inzicht in de biogeochemie en vegetatie van vernatte, grondwatergevoede beekdalvenen in vergelijking met de condities in ongestoorde, veenvormende venen met kleine zeggen-slaapmosvegetatie (Aagjenbach et al. 2010). In deze studie is tevens gekeken naar het voorkomen van aquatische en terrestrische entomofauna op herstellocaties. In een tweede studie is gekeken naar de invloed van het actuele beheer en beheerhistorie (maaien en duur van niet maaien) op de vegetatie (structuur), microtopografie en de insecten/spinnenfauna (Aagjenbach et al. 2014). De huidige studie richt zich op onderstaande hoofdvragen die in het uitgevoerde OBN-onderzoek nog weinig aandacht gekregen. Dit betreffen:

- In hoeverre zijn grondwatergevoede overgangs- en trilvenen (habitattypen H7140) en hun abiotische condities herstelbaar in verdroogde en intensief gebruikte beekdalen?
- Welke aanvullende maatregelen naast vernatting zijn effectief voor herstel van Overgangs- en trilvenen van een goede kwaliteit?

Tabel A geeft de nader gespecificeerde onderzoeksvragen weer. In deze tabel is tevens aangegeven in welke hoofdstukken de vragen worden beantwoord.

Tabel A: Onderzoeksvragen met indicatie van het type onderzoek. 1=literatuuronderzoek, 2=beschrijvend veldonderzoek, 3=experimenteel onderzoek.

Onderzoeksvraag	Hfdst.	Onderzoek		
		1	2	3
1. Welke hogere planten en mossoorten zijn gevoelig voor ijzertoxiciteit?	H3, H11	●		●
2. Bij welke concentraties wordt ijzer toxisch?	H3	●		
3. Welke functionele planteigenschappen en -kenmerken zijn gerelateerd aan ijzertolerantie?	H3	●		
4. In welke mate zou ijzertoxiciteit een rol kunnen spelen in beekdalvenen?	H3, H7, H11	●	●	●
5. Draagt de introductie van kenmerkende zeggen- en mossoorten bij tot soortvestiging en een sneller herstel van kenmerkende vegetaties?	H4, H11	●		●
6. Met welke techniek kunnen soorten worden geïntroduceerd?	H4, H11	●		●
7. Welke bijkomende maatregelen moeten worden genomen voor succesvolle introductie?	H4, H11	●		●
8. Leidt plaggen van de toplaag die rijk is aan ijzer, stikstof en fosfaat tot een gunstiger ijzer- en nutriëntenhuishouding voor voedselarme trilvenen?	H5, H7, H10	●	●	●

9. Leidt plaggen van de toplaag tot herstel van kleine zegge-slaapmosvegetatie?	H5, H10	●		●
10. Draagt vorming van mosbulten in ijzerrijke veenbodems bij aan gunstiger hydrologische en chemische condities voor kenmerkende plantensoorten van grondwatergevoede beekdalvenen?	H6, H8	●	●	
11. Hebben ijzer, anorganisch stikstof, en anorganisch fosfaat in beekdalen met een ijzerrijke bodem alleen in de toplaag een hoog gehalte of ook dieper in het veenprofiel?	H7		●	
12. Leidt vernatting van beekdalen met een ijzerarme bodem tot een betere uitgangssituatie voor veenherstel?	H9			●

Literatuurstudie ijzertoxiciteit van plantensoorten in laagvenen (H3)

IJzertoxiciteit voor plantensoorten in grondwatergevoede beekdalvenen is onderzocht op basis van een review van wetenschappelijke literatuur en een correlatieve analyse van eigen datasets. Daar zijn de volgende vragen onderzocht: ***wat is de gevoeligheid van hogere plant- en mossoorten voor ijzertoxiciteit, bij welke concentraties is ijzer toxisch, welke functionele eigenschappen en kenmerken van plantensoorten zijn gerelateerd aan ijzertolerantie en in welke mate speelt ijzertoxiciteit in beekdalvenen.***

Beekdalvenen zijn ijzerhoudend door de aanvoer van ijzer via het grondwater en variëren sterk in hun ijzergehalte. IJzertoxiciteit wordt veroorzaakt door gereduceerd ijzer (Fe^{2+}) in het porievocht. Met correlatief veldonderzoek zijn aanwijzingen voor toxiciteitseffecten opgespoord. Er zijn aanwijzingen dat ijzer bij lage concentraties in het porievocht ($15\text{--}100\ \mu\text{mol L}^{-1}$) toxisch kan zijn voor plantensoorten van diverse kenmerkende mesotrafente mos- en zeggensoorten van basenminnende slaapmos-kleine zeggenvegetaties. Sterkere toxiciteitseffecten treden mogelijk op bij een Fe-concentratie vanaf $500\text{--}1000\ \mu\text{mol L}^{-1}$. Gedegradeerde beekdalvenen in Nederland en Vlaanderen die vernat zijn hebben regelmatig Fe-gehalten in de range van $1000\text{--}4000\ \mu\text{mol L}^{-1}$. Het is daarom aannemelijk dat toxiciteitseffecten van ijzer een grote invloed hebben op de soortensamenstelling van de vegetatie.

Soorten met zuurstofverlies uit de wortels kunnen mogelijk de effecten van ijzertoxiciteit tegengaan of verminderen. Vooral soorten die zuurstof afgeven in de wortel punten zijn beter aangepast. Voorts zou dat ook kunnen gelden voor grote, eutrafente soorten die doorgaans meer luchtweefsel hebben en daardoor meer zuurstof naar hun wortels kunnen transporteren. Daarnaast kunnen bepaalde soorten met een aangepast metabolisme beter aangepast zijn aan hoge ijzergehalten.

Er is een positieve relatie gevonden tussen de potentiële ijzertolerantie van soorten en de indicatorwaarden voor voedselrijkdom en zuurgraad. Resultaten uit veld- en labexperimenten zijn hierin echter niet eenduidig. In beekdalvenen is het ijzergehalte tevens gecorreleerd met nutriëntenrijkdom en zuurgraad. Mede door deze correlaties kan op basis van literatuurstudie geen eenduidig antwoord gegeven worden op de vraag of gereduceerd ijzer toxisch is voor kenmerkende soorten: het niet-voorkomen van soorten kan immers ook het gevolg zijn van een te eutroof of verzurend (vb. bij wegzakkende waterstanden) milieu in ijzerrijke venen.

Literatuuronderzoek herintroductie plantensoorten in laagvenen (H4)

Veel kenmerkende plantensoorten van beekdalvenen zijn verdwenen of alleen nog aanwezig als kleine, niet-vitale relictpopulaties. Bij een gebrek aan bronpopulaties, een kortlevende zaadbank en een geringe dispersie is een spontane terugkeer van veel kenmerkende plantensoorten van mesotrofe, basenrijke slaapmos-kleine zeggenvegetaties onwaarschijnlijk. Met een review van wetenschappelijke literatuur over introductie-experimenten in laagveenmoerassen en natte schraallanden zijn de ervaringen met inbreng van vaatplanten en mossen in beeld gebracht.

Daarbij zijn de volgende vragen onderzocht: **zorgt introductie van kenmerkende zeggen- en mossoorten voor herstel van kleine zegge-slaapmos vegetatie, welke techniek voor soortintroductie zijn geschikt en welke bijkomende maatregelen zijn zinvol voor soortintroductie.** Voor mossen is ook nog gekeken naar literatuur over her-introducties van veenmosses in hoogvenen. De weinige experimentele studies in laagveenmoerassen en een groter aantal studies in natte schraallanden laten zien dat introducties van mossen en vaatplanten op de kortere termijn (enkele jaren) vestiging van soorten kan opleveren. Er valt daarom potentieel veel winst te behalen met gerichte soortintroducties. Bij niet-succesvolle introducties liggen ongeschikte abiotische condities vaak aan de basis: te lange inundatie, droogtestress, en lichtstress ten gevolge van een hoogproductieve kruidlaag wordt regelmatig genoemd. Introductietechnieken voor vaatplanten bestaan uit uitzaaien, transplantatie van individuele planten of bodemkolommen met vegetatie. Alle technieken kunnen succesvol zijn. Bij introductie van mossen gaat de voorkeur uit naar de transplantatie van mosfragmenten en mosmatjes. Additionele maatregelen als het lokaal verwijderen van de huidige vegetatie stimuleert vestiging en/of ontkieming door het wegnemen van concurrentie om licht in de vestigingsfase. Bij gevoelige soorten kan bescherming tegen weerextremen met behulp van mulching en afscherming met fijn gaas een positief effect hebben. De review laat zien dat ervaringen met introducties van soorten van voedselarme kleine zeggen- en slaapmosvegetaties zeer weinig zijn gedocumenteerd. Daarnaast is het succes van introducties op de langere termijn (> ca. 5 jaar) nauwelijks onderzocht. Er is ook nauwelijks onderzoek gedaan naar de effecten van introductie van plantensoorten op ecosysteemfunctioneren.

Literatuuroverzicht plaggen in laagvenen (H5)

De effecten van plaggen op herstel van de vegetatie in laagveenmoerassen zijn geëvalueerd op basis van enkele monitoringstudies in beekdalvenen, een metastudie in Nederland en buitenlandse wetenschappelijke artikelen. Hierbij staat de vraag centraal of **plaggen in Fe-, N- en P-rijke beekdalvenen leidt tot herstel Fe- en nutriëntenarme condities en voor herstel van kleine zegge-slaapmosvegetatie.** Het aantal publicaties bleek te gering om met een meta-analyse de invloed van plaggen op veenbodems in beekdalvenen structureel in beeld te brengen. De gevonden publicaties zijn daarom op basis van anekdotische informatie geïnterpreteerd naar effecten op de bodemchemie en vegetatie. Bovendien betreft een groot deel van de gebruikte literatuur het plaggen van natte schraallanden op een minerale bodem, of plaggen waarbij een minerale bodem ontstaat. Het gebrek aan studies laat niet toe om vergaande conclusies te trekken over het effect van plaggen op de nutriëntenchemie van de toplaag in beekdalvenen. Plaggen lijkt alleen zinvol wanneer een waterstand vlakbij of rond maaiveld wordt gerealiseerd en basenrijk grondwater de toplaag bereikt. Dit is ook belangrijk wanneer een pyrietlaag wordt blootgelegd en dus verzuring kan optreden onder zuurstofrijke condities. Er moet tevens voorkomen worden dat een diepe waterlaag op maaiveld wordt gecreëerd na plaggen. Het effect van plaggen op de nutriëntenchemie is variabel. Verlaging van nutriënten treedt alleen op als de bulk daarvan in de toplaag zit. Om deze redenen is het zinvol om een verkennende analyse te doen van de waterhuishouding en de chemische toestand van de onderliggende bodemlagen alvorens wordt overgegaan op plaggen. Door plaggen worden competitieve soorten verwijderd en treedt (beperkt) herstel op van doelsoorten van slaapmos-kleine zeggenvegetaties. Plaggen heeft het risico dat ook de zaadbank van doelsoorten wordt verwijderd. Introductie van soorten in combinatie met plaggen en vernatten verbetert het herstelsucces.

Literatuuronderzoek patronen in hydrologie, chemie en vegetatie in laagvenen met microtopografie (H6)

Op basis van wetenschappelijke literatuur en eerder uitgevoerd OBN-onderzoek aan de microtopografie is onderzocht of **de vorming van mosbulten in ijzerrijke veenbodems bijdraagt aan gunstiger (biogeochemische) condities voor kenmerkende plantensoorten van trilvenen.** Hiervoor is geanalyseerd op welke wijze microtopografie van bulten en slenken de hydrologie, biogeochemie en lichtcondities beïnvloedt. We concluderen dat met de microtopografie die in grondwatergevoede beekdalvenen wordt aangetroffen het goed mogelijk is dat in bulten gunstigere biogeochemische condities kunnen optreden voor betreffende soorten. Microtopografische verschillen in beekdalvenen zijn voldoende groot om grote ruimtelijke verschillen in chemie (o.a. pH, redox en basenverzadiging) te veroorzaken. Deze verschillen worden veroorzaakt door subtiele verschillen in stromingspatronen en vochtgehalten als gevolg van de maaiveldshoogteverschillen en verschillen in bodemfysische eigenschappen tussen bult en

slenk. Bulten hebben doorgaans lagere Fe^{2+} -gehalten hebben door de aanwezigheid van een dikkere geoxideerde zone. Als Fe-toxiciteit een rol speelt, dan zouden Fe-gevoelige soorten zich dus op bulten kunnen vestigen om toxiciteit te ontlopen. Deze hypothese zou echter met veldonderzoek moeten worden getoetst. Veenvormende mossen hebben in bulten betere groei-condities door betere drainage waardoor gasdiffusie (CO_2 , O_2) minder wordt beperkt door waterfilms op de planten. Bovendien blijken bulten gunstigere lichtcondities te verschaffen voor lichtminnende soorten zoals doelsoorten van slaapmos-kleine zeggen vegetatie.

Of bulten door oxidatie van tweewaardig ijzer kunnen dienen als refugium voor plantensoorten in ijzerrijke venen is van meer zaken afhankelijk dan alleen ijzertoxiciteit. De oxidatie van ijzer kan bijvoorbeeld sterk verzurend werken en daardoor basenminnende soorten benadelen. Daarnaast kan meer structurele verzuring van bulten optreden als deze hydrologisch steeds meer geïsoleerd raken van basenrijk grondwater. Of bultvorming in gedegradeerde, grondwatergevoede venen een risico vormt voor basofiele plantensoorten kan worden onderzocht door de verzuringspotentie van de bulten te onderzoeken.

Naast bovengenoemde effecten op microschaal kunnen bult/slenk structuren op systeem-schaal een stabiliserend effect hebben op de waterstanddynamiek. Zulke structuren zouden van extra belang kunnen zijn voor de waterhuishouding in gedegradeerde venen zonder acrotelm die de waterstanddynamiek kan beperken.

Beschrijvend onderzoek chemische stratificatie en vegetatie in beekdalvenen (H7)

De vraagstelling voor dit deelonderzoek was : **hebben ijzer, anorganisch stikstof, en anorganisch fosfaat in beekdalen met een ijzerrijke bodem alleen in de toplaag een hoog gehalte of ook dieper in het veenprofiel?** Op basis van veronderstellingen over de chemische stratificatie en processen in ongestoorde en vernatte gedegradeerde venen en de variatie in het ijzergehalte van het toestromende grondwater is deze vraag breed opgepakt met onderzoek aan chemieprofielen in beekdalvenen in Nederland, Vlaanderen en Polen. Allereerst kan de vraag bevestigend worden beantwoord. Sterk gedegradeerde venen die ijzerhoudend grondwater ontvangen hebben inderdaad vaak hogere gehalten aan Fe-totaal, P-totaal, N-totaal en mineraal N in de bodem. Dit gaat samen met een sterke humificatie en grotere bulkdichtheid van het gedegradeerde veen. Betreffende venen onderscheiden zich met hun chemisch diepte-profiel scherp van die van ongestoorde en zwak gedegradeerde venen. De meest onderscheidende bulkvariabele in de bodemtoplaag is het totaal-Fe gehalte. Echter de gehalten aan genoemde andere variabelen overlappen sterk met die van ongestoorde venen en hierbij spelen ook andere factoren een rol.

Vernatte, sterk gedegradeerde venen met toestroming van ijzerhoudend grondwater hebben in de bovenste 50 cm van het profiel doorgaans hogere Fe-gehalten dan de diepere delen van het veenprofiel. Deze gehalten zijn ook veel hoger dan in de toplaag van ongestoorde venen. Het aandeel van geoxideerd ijzer in de ijzerpool van de toplaag is hoog en veel hoger dan in de diepere lagen. Het gehalte van Fe in het porievocht is het hoogst in de toplaag en neemt naar beneden toe snel af. In toplaag van de venen die goed vernat zijn, is porievocht-Fe ook veel hoger dan in de ongestoorde venen. De TIC ($\text{HCO}_3^- + \text{CO}_2$) en opgelost organisch materiaal (DOC) zijn vaak ook het hoogst in de toplaag. Dit is een gevolg van anaerobe afbraak van organische stof door ijzerreductie nadat de toplaag is vernat. De totaal-P gehalten en Fe-gebonden P zijn in de toplaag hoger dan in de diepere lagen. Deze zijn ook weer hoger dan die in de ongestoorde venen. De chemische stratificatie in sterk gedegradeerde venen wordt gerelateerd aan langdurige ontwatering en vervolgens vernatting. Naast de degradatie- en vernattingshistorie lijkt ook de ijzerrijkdom van het toestromende grondwater een rol te spelen. Zeer lage ijzergehalten van het porievocht in de diepere veenlaag en onderliggende minerale pakket is in de onderzochte Nederlandse en Vlaamse venen niet aangetroffen. Dit zou ook kunnen verklaren waarom in een deel van de sterk gedegradeerde venen ook dieper in het profiel hoge ijzergehalten in het substraat worden gemeten. Zowel het zeer hoge ijzergehalte als de hoge ijzergebonden fosfaatfractie in de bodem en het hoge Fe gehalte in het porievocht van de toplaag lijken een grote invloed te hebben op de soortensamenstelling van de vegetatie van de sterk gedegradeerde beekdalvenen. De onderzochte venen onderscheiden zich met een meer productieve kruidlaag (gedomineerd door grotere helofyten) van de ijzerarme ongestoorde venen. Vele kenmerkende soorten van basenrijke, mesotrafente slaapmos-kleine zeggen vegetaties ontbreken in Fe-rijke gedegradeerde venen. We concluderen daarom dat de ijzerrijke en fosfaatrijke toplaag een

belangrijke bottleneck vormt voor herstel van slaapmos-kleine zeggen vegetatie door ijzertoxiciteit en/of te eutrofe omstandigheden.

Een relatief hoge ijzerrijkdom is ook aangetroffen in ongestoorde venen en zwak gedegradeerde venen. De toplaag vertoonde hier ook verhoogde Fe-gehalte in de bodem en het porievocht. De ijzergehalten bereiken hier echter niet de extreem hoge waarden die in de sterk gedegradeerde venen worden gemeten, hetgeen geweten wordt aan het ontbreken van een langdurige periode van ontwatering. De kruidlaag in deze venen kan net als in de gedegradeerde venen relatief productief zijn. De soortensamenstelling is intermediair aan deze van sterk gedegradeerde, ijzerrijke venen en ijzerarme ongestoorde venen. De hogere ijzerrijkdom hangt samen met toestroming van relatief ijzerrijk grondwater. In één van de onderzochte venen lijkt extreme accumulatie van fosfaat in de toplaag samen te hangen met een relatief hoog fosfaatgehalte van het grondwater. Doorstroomvenen kunnen zich blijkbaar gedurende millennia ontwikkelen bij een relatief hoge ijzer- en fosfaatrijkdom. De hoge ijzer- en fosfaatrijkdom uit zich dan ook in de soortensamenstelling van de vegetatie. De ijzerrijkdom in het porievocht van de toplaag bevindt zich daarbij in een bereik waarbij toxiciteitseffecten op slaapmossen en kleine zeggensoorten aannemelijk zijn.

Er bestaan ook *ongestoorde zeer ijzer- en fosfaatarme venen*. Deze venen worden gevoed door zeer ijzerarm en fosfaatarm grondwater. Het veenprofiel kenmerkt zich door een lage humificatiegraad en een hoog aandeel van slaapmossen en kleine zeggen. De bodemchemie kenmerkt zich door lage gehalten van N-totaal, P-totaal en Fe-totaal. Het reduceerbare ijzergehalte van de bodem en het Fe-gehalte van het porievocht heeft in het hele veenprofiel lage waarden. Hierdoor kan sowieso geen ijzertoxiciteit optreden. Een ander opvallend verschijnsel is dat de NH_4^+/K^+ -ratio in het porievocht in de ongestoorde venen lager is dan dat van de meeste gedegradeerde venen. De gunstige waarden van deze ratio voor slaapmossen wordt veroorzaakt door hogere K-gehalte in de ongestoorde venen en hangt vermoedelijk samen met het ontbreken van uitloging van kalium uit de toplaag in de ongestoorde venen (geen ontwatering). Het lage nutriëntengehalte en een laag Fe-gehalte in het porievocht gaat samen met een vegetatie die doorgaans zeer rijk is aan slaapmossen en kleine zeggen. Een ander belangrijk aspect is dat deze vegetaties rijk zijn aan soorten die bekend staan als kalkmoerassoorten. Dit hangt mogelijk samen met de geringe verzuringscapaciteit van het substraat.

In Nederland bestaan ook *relatief ijzerarme, sterk gedegradeerde venen* waarvan de vegetatie vrij goed aansluit op die van ongestoorde, ijzerarme en ijzerrijke venen in Polen. Deze overeenkomsten zijn deels te danken aan een lage ijzer- en fosforrijkdom van de bodemtoplaag. Verder is (deels) in de venen sprake van een fluctuerend grondwaterregime waarbij de bodem in de zomer enkele decimeters droogvalt. Ondanks dat dit niet optimaal is voor veenvormende slaapmos-kleine zeggenvegetatie, kan dit in de zomer wel bijdragen tot lagere Fe-gehalten in het porievocht. IJzertoxiciteit treedt daardoor vermoedelijk niet op. Daarnaast zorgt een lagere zomer-grondwaterstand ook voor meer sorbtie van fosfaat door oxidatie van ijzer. Keerzijde is dat deze venen ook meer verzuurd zijn en in de zomer door oxidatieprocessen een relatief lage pH hebben. Op termijn zou daardoor ook de zuurbuffercapaciteit verder kunnen dalen, waardoor het toekomstperspectief voor basenminnende soorten geringer wordt.

Beschrijvend onderzoek van patronen in chemie en vegetatie in microstructuren (H8)

De vraagstelling voor dit deelonderzoek is: ***draagt vorming van mosbulten in ijzerrijke veenbodems bij aan gunstiger biogeochemische condities voor kenmerkende plantensoorten van trilvenen?*** Het onderzoek bestond uit metingen aan de chemie van bodem en water in de toplaag van vijf venen met een bult-slenk patroon in Nederland en Polen. Tevens is in transecten op de vegetatie op microschaal beschreven. De vraagstelling houdt verband met het ontwijken van toxische effecten van gereduceerde verbindingen (vooral Fe) ten gevolge van een hogere redoxpotentiaal in de bulten (aeratie). Mosbulten in beekdalvenen worden inderdaad gekenmerkt door lagere Fe-concentraties in bodem- en porievocht. Met name in gedegradeerde venen waar het ijzergehalte van de bodem in de toplaag hoog is, treedt dit effect sterk op. Lage en smalle bulten die recent (< 10 j) zijn ontstaan, zoals in Drentse Aa het geval is, lijken veelal nog een hoger Fe-gehalte te hebben. Hogere en bredere bulten van een grotere ouderdom (> 10 - 20 j) leveren wel lage porievocht Fe-gehalte op. Naast verschillen in porievocht Fe-gehalte verschillen ook andere chemische variabelen. In de bulten zou de beschikbaarheid van P geringer kunnen zijn en die van K juist beter. De betere K-beschikbaarheid kan ook een gunstig effect hebben op slaapmossen.

In ongestoorde ijzerarme venen heeft microtopografie ook een invloed op verschillen in porievocht Fe, maar deze invloed is (absoluut) kleiner. De mossoorten die in de ijzerrijke venen gebonden zijn aan de bulten, komen in de ijzerarme venen juist voor in de slenken én deels ook in bulten. Dit duidt op dat de zonatie van deze soorten niet direct door de waterstand wordt bepaald, maar door de interactie van waterstand (en dus redoxcondities) en de ijzerrijkdom van de veenbodem. Ondanks het kleinere absolute belang van variatie in ijzergehalten kenmerken de ijzerarme venen zich juist door een sterkere invloed van de microtopografie op de soortensamenstelling. Dit effect op soortensamenstelling is groter bij een groter hoogteverschil tussen bulten en slenken en een grotere breedte van de bulten. Ruimtelijke differentie in de zuurgraad is daarin een belangrijke factor. Grote bulten van *Sphagna* vormen zure microhabitats, waarvoor diverse acidofiele soorten een voorkeur hebben. Deze bulten zijn zo zuur dat diverse basenminnende mos- en vaatplantsoorten alleen in de basenrijke slenken voorkomen. Wanneer de bulten minder hoog en zuur (zwak zuur-neutraal) zijn, bestaan ze uit slaapmossen. In die situatie kunnen de basenminnende mossoorten wel in de bulten groeien. Naast verschillen in zuurgraad differentiëren ook enkele andere chemische variabelen. In de bulten zijn de K-gehalten hoger.

Soorten die gevoelig zijn voor opgelost ijzer zouden zich dus in de ijzerrijke locaties mogelijk makkelijker kunnen vestigen op de bulten. Desondanks blijkt dat de hoogteligging hier slechts een beperkte verklarende variabele is voor variatie in soortensamenstelling op microschaal. Vooral in de ijzerrijke locaties zijn er maar weinig uitgesproken voorkeuren gevonden van soorten voor groei in bulten of slenken. De beperkte differentiatie in de ijzerrijke beekdalvenen kan te maken hebben met nog te hoge Fe-gehalten in het porievocht van bulten, een te kleine omvang van bulten, de afwezigheid/zeldzaamheid van ijzergevoelige soorten in de lokale soortenpool en een geringe microdifferentiatie in zuurgraad. Verder heeft de microtopografie in sterk gedegradeerde venen zo'n kleine schaal dat een deel van de ruimtelijke differentiatie mogelijk niet kon worden getraceerd met de gebruikte opnamemethode.

Experiment met het vernatten van ijzerarme en ijzerrijke beekdalvenen (H9)

In dit hoofdstuk is experimenteel onderzocht of **vernatting van beekdalen met een ijzerarme bodem tot een betere uitgangssituatie voor veenherstel leidt?**

Deze vraag is onderzocht met behulp van een gecontroleerd kolomexperiment. In dit experiment zijn veenkolommen verzameld in vier verdroogde beekdalvenen, waarvan twee ijzerrijke en twee ijzerarme venen. Vervolgens werd de helft van alle kolommen vernat tot aan maaiveld; de overige helft bleef verdroogd. Porievochtstalen zijn meerdere keren verzameld gedurende 4,5 maanden om veranderingen in chemie te kunnen duiden. In de verdroogde kolommen werden na verloop van tijd hoge concentraties nitraat NO_3^- gemeten ($> 1 \text{ mmol L}^{-1}$) in het porievocht. Dit kan verklaard worden door de oxidatie (met zuurstof) van organisch stof (veen) gedurende langdurige verdroging waarbij anorganisch stikstof vrijkomt. Ammonium wordt onder aerobe omstandigheden omgezet tot nitraat (nitrificatie). Nitraat accumuleert niet in het porievocht van vernatte veenbodems, hier spelen andere processen een rol. Na vernatting wordt driewaardig ijzer in veenbodems gereduceerd met organische stof als electrondonor. Hierbij wordt onder andere bicarbonaat gevormd waardoor de pH – licht- toeneemt. Vernatting leidt daarmee in eerste instantie tot verdere afbraak van het veen, met name in ijzerrijke verdroogde venen. Deze bevinding wordt verder gestaafd door de buitenproportioneel sterke mobilisatie van opgelost organisch koolstof (DOC) in het porievocht van de vernatte ijzerrijke venen. Wanneer waterstanden in de droge periode niet tot maaiveld reiken wordt dit ijzer door zuurstof weer geoxideerd, waarna het in de natte periode weer met behulp van organische stof wordt gereduceerd, etc. (het zgn. "ijzerwiel"). Bij fluctuerende waterstanden in voorheen ontwaterde venen is het daarom maar de vraag of er sprake is van netto accumulatie van organische stof. Verder is gebleken dat vernatting leidt tot de mobilisatie van fosfaat en minerale stikstof (vrijwel uitsluitend NH_4^+) in het porievocht, wat daarmee beschikbaar komt voor plantengroei. De hoeveelheid P die accumuleert in het porievocht is relatief beperkt, de hoeveelheid NH_4^+ neemt echter veel sterker toe (tot potentieel fytoxische concentraties van $> 1 \text{ mmol L}^{-1}$), en dan vooral in de ijzerrijke veenkolommen. Ammonium komt hier wellicht vrij door anaerobe N-mineralisatie, wat rechtstreeks gekoppeld is aan de hierboven genoemde ijzerreductie en afbraak van veen na vernatting. Deze mobilisatie van nutriënten zal, naar verwachting, de productiviteit verhogen van de vegetatie in (met name) ijzerrijke venen. Concentraties opgelost ijzer bereikten potentieel

fytotoxische grenswaarden in de ijzerrijke vernatte kolommen ($> 1 \text{ mmol L}^{-1}$), maar bleven lager in de ijzerarme vernatte kolommen. Bij vernatting van ontwaterde ijzerarme venen is er een significant kleinere toename in de hoeveelheid beschikbaar fosfaat, bicarbonaat en ammonium gemeten. De toename in productiviteit na vernatting blijft in ijzerarme venen dan ook naar verwachting meer bescheiden. Hier liggen dan ook de beste kansen voor de ontwikkeling van kleine zeggen-mos vegetaties. Een voor de hand liggende voorwaarde is dan wel een relatief lage voorraad aan zwavel- en fosforverbindingen in Fe-arme bodems, zodat interne eutrofiëring geen rol zal spelen.

Evaluatie bestaande plagexperimenten (H10)

De vraagstelling voor dit hoofdstuk is: ***Leidt plaggen van de toplaag die rijk is aan ijzer, stikstof en fosfaat tot een gunstiger ijzer- en nutriëntenhuishouding voor voedselarme trilvenen en leidt het tot het herstel van kleine zeggen- en slaapmosvegetatie?***

Zes verschillende beekdalvenen waar in het verleden de sterk gedegradeerde toplaag was afgegraven (3-18 jaar geleden) en een "verse" onderliggende veenlaag werd blootgelegd, werden bemonsterd in de zomer van 2013. Bemonstering werd per gebied gepaard uitgevoerd in afgegraven delen en niet-afgegraven delen (= controle). Bodem- en porievochtstalen werden geanalyseerd in combinatie met vegetatie-opnamen en metingen van lichtprofielen in de vegetatie. Het uitgevoerde veldonderzoek laat zien dat plaggen of afgraven van gedegradeerde veenbodems leidt tot duidelijke verschillen tussen wel- en niet-afgegraven plots. De door afgraven blootgelegde veenlaag wordt doorgaans gekarakteriseerd door een lagere bulkdichtheid en kleinere voorraden aan P en NH_4^+ terwijl de hoeveelheid organische stof per gewichtseenheid en de C:N ratio hoger zijn, hetgeen duidt op een lagere N-beschikbaarheid. Porievocht concentraties van NO_3^- en NH_4^+ zijn lager in de afgegraven delen, de concentraties van de basische kationen Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ en K^+ zijn daarentegen hoger, evenals de concentratie van HCO_3^- . De lagere nutriëntengehaltes leiden tot een lagere productiviteit waardoor de lichtbeschikbaarheid op de bodem toeneemt. Hierdoor worden de omstandigheden gunstiger voor schaduwmijdende hogere planten en mossen (vaak rode lijst-soorten). De bedekking van kenmerkende soorten was inderdaad toegenomen in de afgegraven plots, in elk geval binnen de studieduur van 3-18 jaren. Een multivariate analyse liet zien dat de grootste verschillen tussen wel- en niet-afgegraven delen gecorreleerd zijn met verschillen in grondwaterstanden (door afgraven wordt de bodem verlaagd, met vernatting als gevolg), op de voet gevolgd door de factoren hogere lichtbeschikbaarheid op de bodem, lagere porievochtconcentraties van NH_4^+ en hogere concentraties van basische kationen. De onderzoeksvraag kan dus bevestigend worden beantwoord.

Veldexperiment met introductie van kleine zeggen- en mossoorten in beekdalvenen (H11)

In dit hoofdstuk is onderzocht of ***de introductie van kenmerkende zeggen- en mossoorten bijdraagt tot soortvestiging en een sneller herstel van beekdaltrilveenvegetaties?***

Voor dit onderzoek werden in totaal 680 individuele plantjes van kenmerkende mossen (6 soorten) en kleine zeggen (10 soorten) in april 2014 experimenteel verspreid over vier vernatte beekdalvenen, waarvan twee ijzerarme en twee ijzerrijke venen. Mossen werden getransplanteerd als mosfragmenten, zeggen werden getransplanteerd als zaailingen en volwassen planten. Elke individuele plant werd vervolgens afzonderlijk opgevolgd tot en met augustus 2015. Overleving en vitaliteit werd gekoppeld aan lokale abiotische condities (o.a. hydrochemie, waterstanden, lichtbeschikbaarheid).

Het experiment laat zien dat de overlevingspercentages van kenmerkende soorten na (her-)introductie gemiddeld hoog zijn, zeker gedurende het eerste jaar. Dergelijke resultaten suggereren heel sterk dat dispersie-limitatie een belangrijk knelpunt is en wijzen ook op de potentieel grote winst die gehaald kan worden met herintroducties. Zeker op korte termijn lijkt het mogelijk de biodiversiteit te vergroten door soorten te introduceren. Op middellange en lange termijn is dit sterk afhankelijk van de omstandigheden. Op korte termijn (1 jaar) is geen verschil in overleving van de ingebrachte soorten tussen Fe-arme en Fe-rijke locaties, althans onder de veldcondities op de introductiesites. Aangezien mortaliteit ten gevolge van Fe-toxiciteit snel op zou moeten treden, lijkt Fe-toxiciteit weinig relevant voor de doelsoorten. Op langere termijn

(vanaf het 2^e jaar) is er een significant lagere overleving van de doelsoorten in Fe-rijke locaties. Tegelijkertijd is de productiviteit in Fe-rijke plekken veel hoger en daarmee de competitie tussen soorten om licht en nutriënten. Dat lichtbeperking een rol speelt in de Fe-rijke venen, werd inderdaad vastgesteld m.b.v. lichtmetingen gedurende het tweede groeiseizoen. Onder dergelijke omstandigheden zijn het vooral de middelgrote en grote zeggen die profiteren, terwijl kleine zeggen en vooral mossen het moeilijk hebben cq. verdwijnen. De introductie-experimenten suggereren dat Fe-rijke venen in mindere mate geschikt zijn voor het herstel van laagproductieve kleine zeggen- en slaapmossenvegetaties, wat gekoppeld is aan een doorgaans overmatig hoge productiviteit.

Synthese (H12)

De antwoorden op de onderzoeksvragen en de daaraan gerelateerde kennislacunes zijn beknopt samengevat in tabel B.

Tabel B: Beknopt antwoord op de onderzoeksvragen en geconstateerde kennislacunes.

Onderzoeksvraag	Hfdst	Antwoord	Kennislacunes
1. gevoeligheid plantensoorten voor ijzertoxiciteit?	H3, H11	Ondanks de afwezigheid van vele kenmerkende soorten kleine zeggen en slaapmossen in Fe-rijke venen (H3), lijkt Fe-toxiciteit weinig relevant te zijn voor doelsoorten (H11).	- Methode experimentele toetsing Fe-toxiciteit vaak gebrekkig - Geen scheiding effect Fe-toxiciteit en verzuring rhizosfeer
2. welke Fe-concentraties toxisch?	H3, H11	Gereduceerd ijzer (Fe^{2+}) kan bij lage concentraties ($< 15\text{-}100\ \mu\text{mol L}^{-1}$) in het porievocht al differentiërend zijn. Gehalten vanaf $500\text{-}1000\ \mu\text{mol L}^{-1}$ (sterk) toxisch voor diverse plantsoorten. Fe-toxiciteit lijkt echter geen directe rol te spelen voor kenmerkende soorten slaapmossen en kleine zeggen.	- Fe-gehalte vaak gecorreleerd met andere milieuv variabelen (vb. nutriënten). - Introductie-experiment op basis van zaailingen en volwassen planten: onduidelijk of Fe-toxiciteit een rol speelt bij kieming.
3. koppeling functionele eigenschappen en – kenmerken van planten aan ijzertolerantie?	H3	Grote, eutrafente helofyten overheersen in ijzerrijke venen.	- Over mossen niets bekend - Fe-gehalte vaak gecorreleerd met andere milieuv variabelen (Nutriënten, productiviteit)
4. in welke mate invloed van Fe-toxiciteit in beekdalvenen?	H3, H7, H11	Veel vernatte beekdalvenen met zeer hoge Fe-concentraties ($> 1000\ \mu\text{mol L}^{-1}$). Fe^{2+} -toxiciteit heeft mogelijk grote invloed op samenstelling vegetatie als geheel, maar is wellicht minder relevant voor kenmerkende doelsoorten.	- Onduidelijk of zeer hoge Fe-gehalten productiviteit van kruidlaag en moslaag onderdrukt. - Onduidelijk of hoge Fe-gehalten kieming kunnen onderdrukken.
5. door introductie van kenmerkende zeggen- en mossoorten sneller herstel van kenmerkende vegetatie?	H4, H11	Uitzaaien, transplantatie van individuele planten of bodemkolommen blijkt effectief voor vaatplanten. Overleving volwassen planten hoger dan zaailingen. Bij mossen voorkeur naar transplantatie van mosplukken. Overleving op korte termijn (2 jaar) blijkt hoog na introductie; dispersie lijkt dus een knelpunt. Gerichte introductie kan bijdragen aan sneller herstel van vegetatie.	- Geen evaluatie van succes op langere termijn (> 5 jaar) - Nauwelijks onderzoek naar effecten van soortintroducties op ecosysteem functioneren
6. welke techniek voor soortintroductie?	H4, H11		
7. welke bijkomende maatregelen voor soortintroductie?	H4, H11	Stabiele (grond-)waterstanden rond maaiveld. Lokaal verwijderen van de bestaande vegetatie. Eventueel in combinatie met afgraven gedegradeerde toplaag. Eventueel bescherming met mulching.	
8. afgraven toplaag in Fe-, N- en P-rijke beekdalvenen gunstig voor herstel Fe- en nutriëntenarme condities?	H5, H7, H10	Verlaging van Fe- en nutriëntengehalten (P, N) alleen mogelijk wanneer voorraad vooral in toplaag zit. In dat geval leidt afgraven tot gunstigere condities: afname P, Fe en N in bodem, afname productiviteit kruidlaag en toename lichtinval. Toename grondwaterstand, basen en HCO_3^- .	- Literatuur: nauwelijks geëvalueerde experimenten in basenrijke laagvenen - Interactie van plagen met soortintroducties nauwelijks in venen onderzocht - Risico is verwijdering zaadbank van doelsoorten

9. plaggen van de toplaag gunstig voor herstel kleine zegge-slaapmosvegetatie?	H5, H10	Gunstig indien grondwaterstand vlakbij of rond maaiveld wordt gerealiseerd. Beter lichtmilieu leidt tot toename mosbedekking en (lichtminnende) doelsoorten.	
10. mosbulten in ijzerrijke veenbodems gunstige hydrologische en biogeochemische condities voor kenmerkende plantensoorten?	H6, H8	Microtopografische verschillen in beekdalvenen voldoende groot voor grote ruimtelijke verschillen in chemie. In microtopografie ruimtelijke variatie Fe-porievocht gemeten binnen de range van Fe-gevoelige soorten tot de range met sterke toxiciteitseffecten.	- Bulten als refugium voor ijzergevoelige basenminnende soorten mogelijk risicovol i.v.m. met verzuring - Invloed van ouderdom en dimensies bulten op het verlagen van porievocht Fe - Invloed van waterstandsdynamiek op de fluctuatie van porievocht Fe-gehalte in bulten
11. in Fe-rijke beekdalvenen alleen in de toplaag hoge gehalte Fe, N en P?	H7	Sterk gedegradeerde venen met langdurig ontwatering veel hogere waarden van Fe-totaal, Fe-porievocht, P-totaal, anorganisch P (vooral Fe-gebonden), N-totaal en mineraal N in de toplaag. Sterke accumulatie van ijzer in sterk gedegradeerde venen door de degradatiehistorie plus hoog Fe-gehalte van het toestromende grondwater. Bij hoge ijzerrijkdom toplaag soortenarme, relatief productieve vegetatie van <i>Carex rostrata</i> , <i>Equisetum fluviatile</i> en puntmossen. In ijzerrijke zwak gedegradeerde venen en ongestoorde venen ook hogere door toestroming van relatief Fe-rijk grondwater, maar lager dan sterk gedegradeerde venen. Er bestaan ook zeer soortenrijke, ongestoorde venen met voeding van zeer Fe- en P-arm grondwater en met dito veenprofiel.	
12. vernatting van Fe-arme bodem gunstig voor herstel kleine zeggen en slaapmossen vegetatie?	H9	Vernatting van Fe-arme bodems meer kansrijk. Vernatting van Fe-rijke bodems leidt tot (mogelijk tijdelijke) verdere veenafbraak gekoppeld aan mobilisatie van DOC, TIC en NH_4^+ in porievocht.	

Herstelstrategieën en aanbevelingen voor beheermaatregelen (H13)

Het uitgevoerde onderzoek heeft laten zien dat sterke hydrogeochemische en fysische veranderingen in beekdalvenen ten gevolge van drainage een grote hypotheek leggen op de herstelbaarheid ervan. In hoeverre een gedegradéerd veen herstelbaar is, hangt onder andere af van de mate (intensiteiten duur) van degradatie en initiële ijzer- en fosforvoorraad. Onder weinig gestoorde omstandigheden is het opheffen van enkel drainage (door vernatting met minerotroof grondwater) mogelijk al voldoende. Vernatting van ijzerarme venen lijkt meer kansrijk dan vernatting van ijzerrijke venen: nutriënten (P , NH_4^+) worden tijdens vernatting sterker gemobiliseerd in ijzerrijke venen ten gevolge van anaerobe Fe-gestuurde veenafbraak. Bij sterkere veraarding en accumulatie van ijzer en anorganische nutriënten in de toplaag moet – behalve vernatting – ook de gestoorde toplaag middels afgraven volledig

worden verwijderd. De gerichte inbreng van doelsoorten kan tenslotte sterk bijdragen aan het vergroten van de soortenpool van kenmerkende soorten: dispersielimitatie maakt het onwaarschijnlijk dat deze soorten vanzelf de herstelde venen zullen (her-)koloniseren. Introducties zijn het meest succesvol in de minst productieve venen (productie kruidlaag $< 3 - 4$ ton droge stof ha^{-1} jaar $^{-1}$); doorgaans zijn dit ook de ijzerarmere venen. Na uitvoering van de voorgenoemde primaire herstelmaatregelen kan gekozen worden voor een aanvullend maaibeheer. Een maaibeheer is echter een onnatuurlijke ingreep in beekdalvenen en leidt tot de onderdrukking microtopografie-ontwikkeling (bult-slenk structuren). Als overmatige boomopslag of overmatige productiviteit van de kruidlaag geen rol speelt, is het meer voor de hand liggend om maaibeheer achterwege te laten.

English summary

Introduction and research questions

Recently, the expert group "Beekdallandschap" initiated a research program to improve our knowledge on the restoration perspectives of degraded groundwater-fed fens (= rich fens), which are characterized by the dominance of small sedges (*Carex* spp.) and brown mosses. The present study is part of this program and consists of three parts: (1) a desktop study to obtain an overview of existing knowledge on the biogeochemistry and vegetation in rewetted and undisturbed fen systems; (2) a descriptive study on the biogeochemistry and vegetation of rewetted and undisturbed systems; (3) experimental studies on the effects of topsoil removal, species introductions and rewetting of drained fens. This study focusses on two main questions:

- To what extent can we restore groundwater-fed fens in drained and intensively used river valleys?
- What additional measures, apart from rewetting, can be used to restore heavily degraded fens?

The research questions are summarized in table A.

Table A. Research questions and associated chapters. Research: 1 = literature, 2 = field study, 3 = experimental research.

Research question	Chap.	Research		
		1	2	3
1. Which species of vascular plants and mosses are sensitive to iron toxicity?	3, 11	●		●
2. At what concentrations is iron phytotoxic?	3	●		
3. Which functional traits and plant characteristics are related to iron tolerance?	3	●		
4. To what extent could iron toxicity play a role in rich fens?	3, 7, 11	●	●	●
5. Does the introduction of species of small sedges and brown mosses lead to species establishment and a faster recovery of a typical fen vegetation?	4, 11	●		●
6. How to (technically) introduce target species?	4, 11	●		●
7. What additional measures should be taken for successful introduction?	4, 11	●		●

8. Does topsoil removal of a top layer rich in iron, nitrogen and phosphate lead to more favorable conditions for low-productive fens?	5, 7, 10	●	●	●
9. Does topsoil removal lead to the re-development of a small-sedge brown moss vegetation?	5, 10	●		●
10. Do moss hummocks in iron-rich fens contribute to more favorable hydrological and biogeochemical conditions for characteristic plant species of groundwater-fed fens?	6, 8	●	●	
11. Has iron, phosphorus and nitrogen accumulated in the top soil of degraded iron-rich fens?	7		●	
12. Does rewetting of degraded sites with an iron-poor soil lead to more favorable conditions for rich fen development?	9			●

Literature review on iron toxicity effects on plant species in fens (Ch3)

This chapter consists of (1) a literature review on iron toxicity to fen species, and (2) a correlative analysis of data on potential Fe-toxicity.

Soil iron content varies greatly between different fens. Upon fen rewetting (Fe^{3+}), ferric iron is reduced to potentially phytotoxic ferrous iron (Fe^{2+}). Iron toxicity can either be investigated in laboratory experiments, or in correlative field studies. Dissolved iron may already be phytotoxic to (certain) plant species at low concentrations ($15\text{--}100\ \mu\text{mol L}^{-1}$). At high concentrations ($> 500\text{--}1000\ \mu\text{mol L}^{-1}$), strong toxicity effects are likely to affect the survival of individual species and thus vegetation composition. Species with Radial Oxygen Loss (ROL) in the rhizosphere can prevent or reduce such iron toxicity effects. For instance, large eutrophic species with ample aerenchymatic tissue are often capable of transporting large amounts of oxygen to their roots.

In the Netherlands and Belgium, rewetted fens are often characterized by high pore water Fe-concentrations ($1000\text{--}4000\ \mu\text{mol L}^{-1}$). Under such conditions, many (or sometimes all) typical rich fen species of brown mosses and small sedges are lacking. Therefore, it is likely that toxicity effects can have a major impact on target species survival. However, these results are only based on a correlative field study. In rich fens, iron content is usually positively correlated with soil fertility and acidity. Therefore, interaction effects between iron toxicity, nutrient availability and acidity (rather than Fe-toxicity alone) may affect species composition of the vegetation.

Literature review on the reintroduction of fen plant species (Ch4)

Many target species have disappeared from fens in the Netherlands, or are only present in small non-viable relict populations. With a lack of source populations, a short-lived seed bank and a low dispersal capacity, a spontaneous return of many characteristic plant species is very unlikely. We reviewed scientific literature on introduction experiments in fens and wet fen meadows for vascular plants and mosses. For mosses, we also included literature on introductions of *Sphagna* in bogs. Overall, only few publications were found. From these publications, it can be concluded that introduction experiments are usually successful (at least in the short term (several years)). Therefore, the introduction of species is a very promising restoration measure. Unsuccessful introductions are often due to adverse abiotic conditions such as excessive flooding, drought stress and low light availability (due to a high, dense herb layer).

Introduction techniques for vascular plants include sowing, transplantation of individual plants or transplantation of soil columns with vegetation. For mosses, the most successful technique is to transplant fragments or patches of moss. Additional measures, such as removal of the surrounding vegetation, can increase introduction success through a reduction of competition for light during the establishment phase. For sensitive (moss) species, protection against weather extremes can have a positive effect. Unfortunately, introduction experiments are rarely monitored for longer periods of time (> 5 years approx). Finally, little is known about the effects of species introductions on ecosystem functioning.

Literature review on the effect of topsoil removal in fens (Ch5)

The effect of topsoil removal on fen restoration was evaluated. However, due to a limited number of publications, a reliable meta-analysis was impossible. Moreover, almost all publications on topsoil removal dealt with fen meadow restoration on mineral soils, rather than topsoil removal on groundwater-fed peatlands. (Limited) existing knowledge suggests that topsoil removal is only feasible if (base-rich) groundwater reaches the soil surface of the fen after topsoil removal. This is especially important if a pyrite-rich layer is exposed after topsoil removal (risking acidification under oxygen-rich conditions).

The effect of topsoil removal on nutrient availability varies between sites. A reduction of soil fertility occurs only if the bulk of the nutrients are stored within the top layer. A preliminary analysis of water regime and soil chemistry is therefore advisable before topsoil removal is considered. The risk of removal of the seed bank (of target species) needs to be considered. Generally, restoration success after topsoil removal can be increased by introductions of target species, in combination with hydrological restoration.

Literature review on patterns in hydrology, chemistry and vegetation in fens with micro-topography (Ch6)

We reviewed existing literature on micro-topography to assess whether the formation of hummocks in (iron-rich) fens can improve the (biogeochemical) conditions for target species. It seems likely that the typical micro-topography of undisturbed groundwater-fed fens is favourable for endangered target species. Micro-topographic variation in rich fens is sufficiently large to cause large differences in pH, redox conditions and base saturation. Hummocks often have much lower Fe^{2+} -concentrations due to hummock aeration, so that plant species growing on the hummocks can escape from potential Fe-toxicity. However, this hypothesis lacks proper testing. Moreover, peat-forming mosses should do relatively well on hummocks since gas diffusion (CO_2 , O_2) is less limited (no waterlogged conditions). Moreover, light availability is higher in hummocks, thus improving the growth conditions for many low-stature target species. Whether hummocks can act as refugia for threatened target species in iron-rich fens does not solely depend on iron toxicity. Oxidation of iron in the topsoil not only reduces the concentration of toxic Fe^{2+} , but it also causes strong acidification. This may be disadvantageous for species that require a high pH and base saturation. In addition, a more structural acidification occurs when hummocks become increasingly isolated from base-rich groundwater. Whether hummock development in rewetted degraded fens poses a risk to basophilous plant species can only be estimated by measuring the acidification potential in these hummocks.

In addition to the abovementioned effects at the micro scale, hummock structures can have a stabilizing effect on water dynamics at system level.

Descriptive study on the chemical stratification and vegetation patterns in groundwater-fed fens (Ch7)

Here, we answer the question whether degraded (previously drained) rewetted iron-rich fens are characterized by excess accumulation of iron, inorganic nitrogen, and inorganic phosphate in the top soil.

Results indicate that the chemical peat profile of degraded fens indeed differs markedly from the peat profile of (more) pristine fens. Degraded peatlands that are characterized by a high input of iron-rich groundwater have relatively high contents of total Fe, total P, inorganic P, total N and mineral N in the top soil. Moreover, the peat of degraded fens is strongly humified and has a high bulk density.

Rewetted degraded peatlands with a strong influx of iron-rich groundwater are characterized by higher Fe_{total} -soil contents and pore water Fe-concentrations in the upper 50 cm (in comparison with deeper layers). Fe-concentrations are also much higher than those found in undisturbed, pristine fens. Pore water concentrations of total inorganic carbon (TIC: $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_2$) and dissolved organic matter (DOC) are usually highest in the top layer. We link this to iron-mediated anaerobic decomposition of organic substances in the top soil after fen rewetting.

Apart from the degradation and drainage history of the fen, iron concentrations of the inflowing groundwater also affect the magnitude of iron accumulation in the top soil. For instance, underlying mineral soils of all of the Dutch and Flemish fens are characterized by intermediate to relatively high concentrations of iron. In some of the pristine Polish fens however, iron concentrations in the incoming groundwater were very low.

The high iron content of the top soil, which correlates with a large iron-bound phosphate pool and high Fe concentrations of the pore water, clearly has a significant impact on plant species composition. Fe- and P-rich degraded fens are generally characterized by a more productive herb layer (large helophytes): many characteristic species of brown mosses and small sedges are absent. We, therefore, conclude that the iron- and phosphate-rich top layer of many degraded fens is a major bottleneck for the restoration of the target vegetation.

Some (more) undisturbed fens are iron-rich as well, which is due to a relatively high inflow of iron-rich groundwater. Here the top layer is also characterized by relatively high Fe contents, although Fe-concentrations remain well below the extremely high values measured in severely degraded Fe-rich fens. This may be due to the lack of past (prolonged) drainage. The herb layer in these fens can be rather productive (as in degraded peatlands), whereas species composition of the vegetation is usually intermediate to those of highly degraded iron-rich fens and undisturbed iron-poor fens.

Undisturbed iron- and phosphate-poor fens are fed by groundwater that is, evidently, very poor in iron and phosphates. In such systems, the peat profile is characterized by low levels of peat humification, and the vegetation consists of many typical species of brown mosses and small sedges. Here, the peat soil is chemically characterized by low contents of N, total P and total Fe. Iron toxicity is highly unlikely in these systems. Interestingly, the $\text{NH}_4^+ / \text{K}^+$ ratio of the pore water is lower than in most degraded fens, which is positive for the growth and development of brown mosses. The low pore water nutrient and Fe concentrations result in a vegetation that is rich in brown mosses and small sedges. The presence of many calcophile plant species can be linked to the limited acidification capacity of the substrate.

In the Netherlands, some heavily degraded fens are dominated by a vegetation that is relatively similar to the vegetation that is typically found in more undisturbed fens in Poland. This similarity is partly due to a relatively low iron and phosphorus content of the topsoil. Moreover, temporal topsoil desiccation in most of these fens during dry summers can lead to low pore water Fe concentrations and increased phosphate-sorption. The downside is that topsoil desiccation can trigger acidification and base leaching. Long-term perspectives for target fen species are therefore not optimal in these fens.

Descriptive study of spatial patterns in chemistry and vegetation composition in microstructures (Ch8)

In this chapter, we investigate whether the formation of hummocks improves the biogeochemical conditions for characteristic fen species. Hummocks are characterized by higher redox potentials (in comparison with hollows) as well as lower Fe concentrations in the pore water. Such conditions are potentially more favourable for

many characteristic species. For instance, (non-rooting) brown mosses can hypothetically avoid potential iron toxicity effects.

Low and small hummocks that have developed only recently (<10 yr), e.g. the Drentse Aa, still have high iron contents. Higher, wider and older hummocks (> 10-20 yr) are characterized by much lower Fe concentrations in the pore water. Besides Fe, P-availability is generally lower in hummocks while K-availability is generally higher. An increased K-availability may have a beneficial effect on brown mosses.

In some undisturbed iron-poor fens, spatial differentiation in acidity seems to be an important factor for the distribution of species. For example, large hummocks of *Sphagnum* form acidic microhabitats on which various acidophilic species are found. These hummocks are too acidic for typical fen species, which then only occur in the base-rich hollows. Whenever hummocks are lower and less acidic, they usually consist of brown mosses.

In iron-rich fens, species that are sensitive to dissolved iron will presumably settle on hummocks. Nevertheless, data analysis shows that elevation only has a limited explanatory power for variation in species composition at the micro scale. Especially in iron-rich sites, very few or no species have a strong preference for either hummocks or hollows.

Experimental rewetting of iron-poor and iron-rich drained fens (Ch9)

We investigated the hypothesis that ***rewetting of iron-poor fens (in contrast to iron-rich fens) results in better conditions for peat accumulation and the establishment of typical fen species.***

Forty peat cores were collected in a total of four drained fens (two iron-poor and two iron-rich fens). Half of the peat cores (= mesocosms) were kept drained while the other half was artificially rewetted (water at surface level). Pore water samples were collected at several occasions in each mesocosm throughout the 4.5 month study period. In the drained peat cores, pore water nitrate reached high concentrations (> 1 mmol L⁻¹). Nitrate accumulation is a direct result of the rapid mineralization of organic matter under aerated conditions, coupled with high rates of nitrification. In the rewetted peat cores, nitrate concentrations remained (very) low, and different processes became dominant. Upon rewetting of drained peat soils, ferric iron (Fe³⁺) is reduced to ferrous iron (Fe²⁺) with organic carbon as electron donor. During this reduction process HCO₃⁻ is produced, which increases the pH. This also implies that rewetting of drained peat soils primarily triggers further (anaerobic) decomposition of peat, especially in the iron-rich peat cores. Indeed, we found a disproportionate mobilization of dissolved organic carbon (DOC) and inorganic carbon (TIC) in the rewetted iron-rich peat cores, while such disproportionate mobilization did not occur in the iron-poor peat cores. Fluctuating water levels in peatlands could thus activate the "iron-redox-wheel", in which aerobic decomposition is followed by anaerobic (mainly Fe-induced) decomposition. In theory, such iron-wheel could effectively hamper peat accumulation in Fe-rich peatlands. Additionally, our experiments have shown that inorganic nutrients (mainly dissolved P and NH₄⁺) were also released into the pore water of the rewetted peat cores. Whereas P-mobilization remained below acceptable levels (< 4.5 µmol L⁻¹), ammonium concentrations in the pore water rose sharply. This was particularly the case in the rewetted iron-rich peat cores: here, ammonium accumulated to potentially phytotoxic thresholds (> 1 mmol L⁻¹). Disproportionate ammonium accumulation upon rewetting in the Fe-rich peat cores, which did not occur in the Fe-poor peat cores, is most likely also linked to the iron-induced anaerobic decomposition of organic matter. Such mass mobilization of inorganic nutrients in the iron-rich peat cores after rewetting will presumably increase the overall productivity of the system, potentially hampering the establishment of low-competitive target species (small sedges and brown mosses) in Fe-rich fens. We conclude that the restoration prospects of rewetted iron-poor fens are significantly better than those of rewetted iron-rich fens.

Evaluation of the effectiveness of topsoil removal as a fen restoration measure (Ch10)

In this chapter, we aim to answer the question whether **removal of a degraded top (peat) layer can improve the prospects for fen restoration.**

We studied long-term (3–18 years) effects of past topsoil removal in six rich fens in Belgium and the Netherlands. Here, we compared topsoil removal plots with (non-topsoil removal) “control” plots. In each plot, we sampled soil and pore water, and we made a vegetation relevée. We only included study sites in which an underlying peat layer had been exposed after topsoil removal (so not mineral soil). We found that topsoil removal plots were characterized by lower bulk densities and nutrient pools of P and NH_4^+ . Moreover, soil organic matter contents and C:N ratios were higher in topsoil removal plots. Pore water analysis revealed that concentrations of nitrate and ammonium were lower in the topsoil removal plots, whereas concentrations of the main base cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+) increased.

These lower nutrient levels in the topsoil removal plots restricted herb biomass production, and the concomitant optimal light conditions facilitated the establishment of fen target species as well as an increase in bryophyte cover. CCA-analysis revealed that most variation in vegetation assembly was a result of higher groundwater levels in the topsoil removal plots, but also of a higher relative light intensity at surface level, lower pore water nutrient concentrations, and higher concentrations of base cations. These results suggest that the removal of a degraded top peat layer can indeed significantly improve the prospects for fen restoration.

Field experiment: the introduction of small sedges (*Carex* spp.) and bryophytes in rewetted fens (Ch11)

We investigated the hypothesis that the **(re-)introduction of typical fen species (small sedges and mosses) improves the restoration prospects of fens.**

A total of 680 individual plants (= seedlings and adult plants of 10 species of *Carex* and fragments of 6 species of bryophyte) was transplanted in four rewetted fens in April 2014. Two of these fens were iron-rich, and two were relatively iron-poor. After the transplantation, we followed each individual plant through time (survival and vitality) until August 2015. Survival of the introduced species was very high in all areas, particularly during the first year (> 90%). These results suggest that a limited dispersal capacity of most typical fen species may hamper their return to rewetted and restored fens. Throughout the first year of transplantation, we found no significant difference in total survival between plants transplanted in iron-poor and iron-rich fens. These results suggest that the introduced species are not sensitive to high concentrations of dissolved iron, as potential negative effects of iron toxicity should have become clear within a short time span (< several weeks).

However, second-year survival was lower in the iron-rich fens compared to the iron-poor fens. This lower survivability can be related to a more productive herb layer in the iron-rich fens: here, the introduced (low-competitive) small sedges and mosses are probably outcompeted by the surrounding tall vegetation due to light limitation. We relate this relatively high herb productivity in the iron-rich fens to the generally higher reactivity and nutrient availability of iron-rich peat soils (see chapter 1).

Restoration strategies: from theory to practice (Chapter 13)

Our research has shown that prolonged and deep drainage of groundwater-fed fens has led to irreversible biogeochemical shifts in the degraded top peat layer. Whether or not a fen can be restored primarily depends on the level of degradation (duration and intensity of past drainage) as well as on the size of the iron and phosphorus pool in the top peat soil. In slightly degraded peatlands, rewetting with minerotrophic groundwater can be sufficient for successful fen restoration. In this respect, rewetting of iron-poor fens generally leads to more feasible results than rewetting of iron-rich fens. Indeed, iron-rich fens, much more than iron-poor fens, are characterized by a disproportionate mobilization of ammonium and dissolved carbon upon rewetting. If the intensity and duration of fen drainage has been too severe, then the highly

degraded top layer needs to be removed before rewetting. Topsoil removal drastically decreases the Fe, P and NH_4^+ pools of the top peat soil, which creates better conditions for target species establishment. Finally, if the target species have gone locally extinct, it is advisable to combine species introductions with topsoil removal and/or rewetting. Introductions of small sedges and (brown) mosses are only feasible if the (herb) productivity of the system is sufficiently low ($< 3\text{--}4\text{ ton ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$). In heavily degraded and rewetted fens, such low productivity is primarily found in iron-poor fens. In addition, it may be feasible to implement annual mowing (with hay removal) as a restoration strategy as mowing prevents the establishment of (wet) forest (alder, willow) on the degraded peat soil. However, it is important to understand that pristine groundwater-fed fens are fully natural systems and are never mowed. Moreover, mowing (by using heavy machinery) destroys all microtopography in fens, which is not feasible. Therefore, we argue that a mowing regime should be implemented with caution.

Inhoudsopgave

Leeswijzer	4
Dankwoord	5
Nederlandse samenvatting	6
English summary	17
Inhoudsopgave	24
1 Inleiding	29
1.1 Probleemstelling	29
1.2 Vraagstelling	30
1.3 Fasering onderzoek	32
1.4 Afbakening beekdalvenen in het onderzoek	32
2 Inleiding beekdalvenen in NW-Europa	35
2.1 Typering van grondwatergevoede venen	35
2.2 Verspreiding van beekdalvenen	37
2.3 Veensoorten en humificatiegraad	38
2.4 Waterregime	38
2.5 Chemie	39
2.6 Menselijk gebruik van beekdalvenen	45
3 Literatuurstudie ijzertoxiciteit van plantensoorten in laagvenen	48
3.1 Samenvatting	48
3.2 Probleem- en vraagstelling	48
3.3 IJzer in beekdalvenen	49
3.4 Wat is ijzertoxiciteit?	51
3.5 Soortspecifieke ijzergevoeligheid	52
3.6 Bij welke concentraties wordt ijzer toxisch?	54
3.7 IJzergevoeligheid en planteigenschappen	61
3.7.1 Radiaal zuurstofverlies uit de wortels	61
3.7.2 Interne mechanismen	62
3.7.3 Relatie soorteigenschappen en ijzertolerantie	62
3.8 Conclusies	64

4	Literatuurstudie herintroductie plantensoorten in laagvenen	66
4.1	Samenvatting	66
4.2	Probleem- en vraagstelling	67
4.3	Praktijk en houding ten opzichte van introducties	68
4.4	Introductie van plantensoorten in moerassen en natte schraallanden in Nederland	69
4.5	Evaluatie internationale introductie-experimenten	70
4.6	Introductietechnieken	71
4.7	Conclusies	73
5	Literatuurstudie plaggen in laagvenen	75
5.1	Samenvatting	75
5.2	Probleem- en vraagstelling	75
5.3	Evaluatie plagexperimenten in Nederlandse en Vlaamse beekdalvenen	77
5.4	Evaluatie plagexperimenten in Holocene laanveenmoerassen van Nederland	78
5.5	Evaluatie internationale plagexperimenten	79
5.6	Conclusies	80
6	Literatuurstudie patronen in hydrologie, chemie en vegetatie in laagvenen met microtopografie	81
6.1	Samenvatting	81
6.2	Probleem- en vraagstelling	82
6.3	Microtopografie	83
6.3.1	Kwantitatieve maten voor microtopografie	83
6.3.2	Metten van microtopografie in beekdalvenen	84
6.3.3	Ontstaan van microtopografie in beekdalvenen	85
6.3.4	Vorm en schaal van bulten in grondwatergevoede beekdalvenen	89
6.4	Lichtcondities en microtopografie	91
6.5	Waterstroming en microtopografie	91
6.5.1	Achtergrond	92
6.5.2	Microtopografie en hydrologie in natte ecosystemen	92
6.5.3	Terugkoppeling tussen veenvormende vegetatie en hydrologie	95
6.6	Microtopografie en biogeochemische processen	96
6.6.1	Achtergrond	96
6.6.2	pH en basenverzadiging	97
6.6.3	Redox processen	98
6.7	Conclusies	101
7	Beschrijvend onderzoek chemische stratificatie en vegetatie in beekdalvenen	103
7.1	Samenvatting	103
7.2	Probleem- en vraagstelling	104
7.3	Methoden	109

7.3.1	Keuze van de onderzoekslocaties	109
7.3.2	Meetontwerp	111
7.3.3	Beschrijving bodemprofiel	111
7.3.4	Bemonstering porievocht	112
7.3.5	Bemonstering bodem	113
7.3.6	Vegetatie-opnamen	113
7.3.7	Uitwerking chemieprofielen en opnamen	113
7.4	Chemische analyse en berekeningen	114
7.4.1	Analyse porievocht	114
7.4.2	Controleberekeningen porievocht	115
7.4.3	Berekeningen verzadiging voor mineralen	117
7.4.4	Analyse bodem	117
7.5	Resultaten	117
7.5.1	Veenprofielen en substraateigenschappen	117
7.5.2	Chemische stratificatie van de bodem	120
7.5.3	Chemische stratificatie van het porievocht	131
7.5.4	Chemie van de toplaag (0-50 cm)	135
7.5.1	Abiotiek en vegetatie	138
7.6	Discussie en conclusie	143
8	Beschrijvend onderzoek van patronen in chemie en vegetatie in microstructuren	147
8.1	Samenvatting	147
8.2	Probleem- en vraagstelling	148
8.3	Methoden	149
8.3.1	Keuze van de onderzoekslocaties	149
8.3.2	Meetontwerp	149
8.3.3	Vegetatie-opnamen	150
8.3.4	Bemonstering porievocht en bodem	150
8.3.5	Uitwerking	150
8.4	Resultaten	151
8.4.1	Kwantitatieve beschrijving microtopografie	151
8.4.2	Samenhang bodem-pH en microtopografie	152
8.4.3	Abiotiek van bulten en slenken	153
8.4.4	Beschrijving van de vegetatie in bulten en slenken	156
8.5	Discussie en conclusie	166
9	Experiment met het vernatten van ijzerarme en ijzerrijke beekdalvenen	168
9.1	Inleiding	168
9.2	Methoden	169
9.2.1	Selectie van locaties en verzameling van veenkolommen	169
9.2.2	Experimentele opzet en bemonstering	170
9.2.3	Chemische analyse	171
9.2.4	Data analyse	171
9.3	Resultaten	171
9.3.1	pH en EGV	172
9.3.2	Mobilisatie van ijzer, koolstof en nutriënten	175
9.4	Discussie	179
9.4.1	Mobilisatie van ijzer, nutriënten, TIC en DOC	179
9.4.2	Mogelijkheden van vernatting voor vegetatie en veenvorming	180

10	Evaluatie bestaande plagexperimenten	181
10.1	Inleiding	181
10.2	Methoden	182
10.2.1	Selectie van locaties	182
10.2.2	Bemonstering	182
10.2.3	Chemische analyses	183
10.2.4	Data analyse	183
10.3	Resultaten	184
10.3.1	Chemische veranderingen in veen en porievocht	184
10.3.2	Respons van de vegetatie op afgraven	186
10.4	Discussie	189
10.4.1	Chemische veranderingen na afgraven	190
10.4.2	Respons van de vegetatie op afgraven	191
10.4.3	Verschillen tussen sites	191
10.4.4	Afgraven van een veraarde toplaag als herstelmaatregel in beekdalvenen	191
11	Veldexperiment met introductie van kleine zeggen- en mossoorten in beekdalvenen	193
11.1	Inleiding	193
11.2	Methoden	194
11.2.1	Selectie van locaties	194
11.2.2	Verzameling en voorbereiding van het plantmateriaal	194
11.2.3	Veldexperiment	197
11.2.4	Chemische analyse	200
11.3	Resultaten	200
11.3.1	Abiotiek	200
11.3.2	Overleving	203
11.4	Discussie	216
11.4.1	IJzertoxiciteit en kenmerkende soorten	216
11.4.2	Beschikbaarheid van nutriënten en licht	216
11.4.3	Overige knelpunten	217
11.4.4	Perspectief op lange termijn en mogelijkheden voor beheer	217
12	Synthese	219
12.1	IJzertoxiciteit	219
12.2	Chemische samenstelling van veenprofielen	220
12.3	Chemische effecten van vermatting	221
12.4	Effecten van microtopografie	222
12.5	Effecten van afgraven van een gedegradeerde toplaag	224
12.6	Effecten van introductie van kenmerkende soorten	225
12.7	Slotconclusie	226
13	Herstelstrategieën en beheer in beekdalvenen	228
13.1	Vernatten	228
13.2	Afgraven gedegradeerde toplaag	229

13.3	(Her-)introducties	230
13.4	Aanvullende beheermaatregelen	231
13.5	Herstelopties samengevat	232
14	Literatuur	234

1 Inleiding

1.1 Probleemstelling

In beekdalen van het laagland waren veenvormende moerassen wijdverbreid en zeer bepalend in de ontwikkeling van de beekdalen, vooral voordat menselijke invloed een grote stempel ging drukken op het landschap. Veelal vond veenvorming plaats onder mesotrofe of zwak eutrofe omstandigheden en bestond veenvormende vegetatie vooral uit zeggen en slaapmossen. Daarnaast waren broekbossen belangrijk. Door ontginning en ontwatering zijn zulke begroeiingen vanaf de Middeleeuwen vervangen door hooilanden. Afgelopen decennia richtte het natuurbeheer in beekdalen zich sterk op herstellen behoud van matig voedselrijke en voedselarme, vochtige en natte hooilanden. Inmiddels vindt in bepaalde beekdalgebieden gedurende de afgelopen 10-20 jaar vernatting plaats en treedt ontwikkeling op naar moerassen van Holpijpen Snavelzegge, kleine zeggenvegetaties, en deels ook grote zeggenvegetaties. Hier en der is al sprake van veelbelovende ontwikkelingen. Met het recent uitgevoerde OBN-onderzoek 'Pilotstudie herstel veenvormende zeggenbegroeiingen in beekdalen' (Aggenbach et al. 2010) is veel inzicht verkregen in de geo- en hydrochemie van herstellocaties en de relatie daarvan met veenvorming en vegetatie. Belangrijke bevindingen van deze studie waren:

1. Hoge ijzergehalten in gedegradeerde beekdalvenen hebben vermoedelijk een sterk negatief effect op herstel van doelvegetaties en veenvorming. Het hoge ijzergehalte in het porievocht van vernatte veenbodems kan sterk toxisch zijn voor kenmerkende soorten van doelvegetatietypen. Daarnaast kan een hoog ijzergehalte door redoxreacties zorgen voor een verhoogde afbraak van organisch materiaal.
2. Vernatting van ijzerarme, verdroogde beekdalvenen heeft weinig plaatsgevonden en daarmee is inzicht in de herstelmogelijkheden hier gering. In de verkennende studie zijn geen ijzerarme venen onderzocht die sterk vernat zijn. Hierdoor zijn de effecten op de ontwikkeling van de biogeochemie en vegetatie in zulke venen niet goed bekend.
3. Sterk gedegradeerde venen zijn veel rijker aan de macronutriënten N en P. Een hogere beschikbaarheid aan N en P voor de vegetatie kan herstel van voedselarme doeltypen belemmeren.
4. De interactie van de microtopografie (bult-slenk patronen) en biogeochemie is onbekend alsmede de effecten daarvan op de vegetatie. Mogelijk kunnen geringe verschillen in waterstand als gevolg van microreliëf van belang zijn in het vermijden van ijzertoxiciteit voor plantensoorten. Daarnaast kan microreliëf kleinschalige verschillen in andere chemische factoren veroorzaken en daarmee bijdragen aan de biodiversiteit van beekdalvenen. Onduidelijk is of de microtopografie die in grondwatergevoede venen voorkomt hiervoor kan zorgen.
5. De effectiviteit van maatregelen die aanvullend zijn op vematting is onbekend. Naast vematting zou de beheerder aanvullende maatregelen kunnen nemen die bijdragen aan ecosysteemfuncties en de biodiversiteit. Mogelijkheden waarover de beheerder beschikt zijn ingrijpen in de bodem door plagen of ondiep afgraven, wel of geen vegetatiebeheer en daarmee sturen op ontwikkeling van microtopografie en de vegetatiestructuur, en (her)introductie van plantensoorten voor herstel van biodiversiteit en ecosysteemfunctioneren.
6. De aanwezigheid van kenmerkende en veenvormende plantensoorten in de lokale en regionale soortenpools van Nederlandse beekdalvenen is gering. Dit

zal de herstelpotentie beperken, ook in de situaties waar abiotisch herstel succesvol is.

Bij het herstel van beekdalvenen is het belangrijk om onderscheid te maken tussen ijzerrijke en ijzerarme bodems gezien de grote invloed van ijzer. Vervolgonderzoek naar de patronen en rol van de biogeochemie en de effectiviteit van potentiële herstelmaatregelen is nodig om herstelkennis verder te ontwikkelen en toepasbaar te maken in de praktijk van inrichting en beheer. Dit onderzoek dient daarom bij te dragen aan de verdere ontwikkeling van herstel- en beheerstrategieën in beekdalvenen.

1.2 Vraagstelling

Het OBN deskundigenteam Beekdallandschap heeft afgelopen jaren onderzoek laten uitvoeren gericht op herstel van veenvormende beekdalvenen. In 2008-2009 is een verkennende studie uitgevoerd (Aggenbach et al. 2010). Deze was sterk gericht op het verkrijgen van een eerste inzicht in de biogeochemie en vegetatie van vernatte, grondwatergevoede beekdalvenen in vergelijking met de condities in ongestoorde, veenvormende venen met kleine zeggen-slaapmosvegetatie. In deze studie is tevens gekeken naar het voorkomen van aquatische en terrestrische entomofauna op herstellocaties. Ook is in de studie gekeken naar de aanwezigheid van kenmerkende plantensoorten in lokale en regionale soortenpools. Deze studie heeft een aantal belangrijke inzichten en hypothesen gegenereerd (zie paragraaf 1.1). In een tweede studie (Aggenbach et al. 2014) is gekeken naar de invloed van het actuele beheer en beheerhistorie (maaïen en duur van niet maaïen) op de vegetatie(structuur), microtopografie en de insecten/spinnenfauna. Deze studie heeft inzicht gegeven in de insecten/spinnenfauna van natuurlijke referenties voor Noordwest- en Midden-Europa en van gedegradeerde venen in relatie tot beheerhistorie en degradatiegraad. Ook geeft dit onderzoek kwantitatief inzicht in de microtopografie van grondwatergevoede laagveenmoerassen, in samenhang met degradatiegraad en beheerhistorie. Beheerhistorie en microtopografie zijn ook gerelateerd aan de soortensamenstelling en structuur van de vegetatie.

Een aantal belangrijke thema's van de situatie van Nederlandse beekdalvenen heeft momenteel in het uitgevoerde en lopende OBN-onderzoek nog weinig aandacht gekregen. Dit betreffen:

1. Een scherper, meer kwantitatief beeld van beperkingen in de biogeochemie voor herstel van veenvorming en de biodiversiteit van beekdaltrilvenen.
2. Meer kwantitatief inzicht in de actuele veenvorming en afbraak in vernatte beekdalvenen.
3. Inzicht in de effectiviteit van herstelmaatregelen voor herstel van veenvorming en biodiversiteit in venen.
4. Kwantitatief inzicht in de dispersie- en vestigingsmogelijkheden van kenmerkende flora en fauna.

De opdrachtgever vraagt in dit OBN-onderzoek antwoorden op de volgende hoofdvragen die voortkomen uit thema 1 en 3:

- In hoeverre zijn grondwatergevoede Overgangs- en trilvenen en hun abiotische condities herstelbaar in verdroogde en intensief gebruikte beekdalen?
- Welke aanvullende maatregelen naast vernatting zijn effectief voor herstel van Overgangs- en trilvenen van een goede kwaliteit?

Thema 2 en 4 zijn geen onderdeel van het gevraagde onderzoek. Het gevraagde onderzoek onder thema 3 heeft wel een link met thema 4 omdat specifiek gevraagd wordt om te kijken of met het inbrengen van plantensoorten belemmeringen in dispersie en vestiging zijn te omzeilen.

Tabel 1 geeft de nader gespecificeerde onderzoeksvragen. Tevens wordt een indicatie gegeven van het type onderzoek waarmee de vragen benaderd worden. De aanleiding en uitwerking van deze onderzoeksvragen wordt nader toegelicht in vervolghoofdstukken met de resultaten (H 3-11). Dit geldt ook voor de onderzoeksmethoden.

Tabel 1: Onderzoeksvragen met indicatie van het type onderzoek. Onderzoek: 1=literatuuronderzoek, 2=veldonderzoek, 3=experimenteel onderzoek.

Table 1: Research questions. Onderzoek: 1 = literature, 2 = field study, 3 = experimental research.

Onderzoeksvraag	Hfdst.	Onderzoek		
		1	2	3
1. Welke hogere planten en mossoorten zijn gevoelig voor ijzertoxiciteit?	H3, H11	●		●
2. Bij welke concentraties wordt ijzer toxisch?	H3	●		
3. Welke functionele planteigenschappen en -kenmerken zijn gerelateerd aan ijzertolerantie?	H3	●		
4. In welke mate zou ijzertoxiciteit een rol kunnen spelen in beekdalvenen?	H3,H7, H11	●	●	●
5. Draagt de introductie van kenmerkende zeggen- en mossoorten bij tot soortvestiging en een sneller herstel van kenmerkende vegetaties?	H4, H11	●		●
6. Met welke techniek kunnen soorten worden geïntroduceerd?	H4, H11	●		●
7. Welke bijkomende maatregelen moeten worden genomen voor succesvolle introductie?	H4, H11	●		●
8. Leidt plaggen van de toplaag die rijk is aan ijzer, stikstof en fosfaat tot een gunstiger ijzer- en nutriëntenhuishouding voor voedselarme trilvenen?	H5,H7, H10	●	●	●
9. Leidt plaggen van de toplaag tot herstel van kleine zegge-slaapmosvegetatie?	H5, H10	●		●
10. Draagt vorming van mosbulten in ijzerrijke veenbodems bij aan gunstiger hydrologische en chemische condities voor kenmerkende plantensoorten van grondwatergevoede beekdalvenen?	H6,H8	●	●	
11. Hebben ijzer, anorganisch stikstof, en anorganisch fosfaat in beekdalen met een ijzerrijke bodem alleen in de toplaag een hoog gehalte of ook dieper in het veenprofiel?	H7		●	
12. Leidt vernatting van beekdalen met een ijzerarme bodem tot een betere uitgangssituatie voor veenherstel?	H9			●

1.3 Fasering onderzoek

Dit OBN-onderzoek bestaat uit drie fasen:

1. Met literatuuronderzoek wordt bestaande kennis in beeld gebracht en wordt vastgesteld waar belangrijke kennislacunes spelen die relevant zijn voor het herstel van grondwatergevoede beekdalvenen. Het literatuuronderzoek behandelt de potentiële invloed van ijzertoxiciteit op plantensoorten in laagveenmoerassen, de effecten van plaggen op de biogeochemie en vegetatie in grondwatergevoede beekdalvenen, de effectiviteit van introducties van plantensoorten in laagveenmoerassen en de invloed van microtopografie in grondwatergevoede laagvenen op de biogeochemie van de toplaag.
2. Veldonderzoek aan de bodem- en hydrochemie en de relatie daarvan met de vegetatie in grondwatergevoede beekdalvenen. Het onderzoek richt zich op de chemische stratificatie en op de differentiatie van de biogeochemie en vegetatie in microtopografie van grondwatergevoede beekdalvenen. De nadruk in dit veldonderzoek ligt op de rol van ijzer en nutriënten. Dit wordt onderzocht in uiteenlopende grondwatergevoede beekdalvenen die met elkaar worden vergeleken. De onderzoeksgebieden variëren in degradatiegraad (duur van ontwatering en hooilandgebruik) en ijzerrijkdom van de bodem en het toestromende grondwater.
3. Experimenten met vernatting in ijzerarme beekdalgebieden en evaluatie van de effecten van plaggen in ijzerrijke en -arme beekdalen, en introductie van plantensoorten in vernatte beekdalvenen.

De drie stappen gezamenlijk leiden tot een synthese over de rol van ijzer en nutriënten in het herstel van biodiversiteit en ecosysteemfunctioneren van gedegradeerde beekdalvenen en de consequenties daarvan voor herstel- en beheerstrategieën.

1.4 Afbakening beekdalvenen in het onderzoek

Het bestek van dit OBN-onderzoek richt zich op herstel van beekdaltrilvenen en legt daarbij een sterke link met het habitatype H7140 *Overgangs- en trilvenen* dat onder de habitatrichtlijn binnen de Europese Gemeenschap bescherming geniet. Nederland heeft onder deze richtlijn de verplichting het habitatype in een goede staat van instandhouding te brengen. Herstel van gedegradeerde beekdalvenen is daarbij cruciaal omdat het beekdallandschap naast het laagveenlandschap in de Holocene delen van Nederland de beste mogelijkheden biedt voor herstel van betreffend habitatype. Het onderzoek richt zich daarom op beekdalvenen met het voorkomen van of potenties voor habitatype H7140 *Overgangs- en trilvenen*. Hieronder geven we aan hoe we dit nader begrenzen.

Landschap en veensystemen

Door de permanent natte omstandigheden in laagtes van het pleistocene landschap trad in het verleden veenvorming op. Op landschapsniveau richten we ons op 'beek'dalen met actuele veenvoorkomens, met een actuele of herstelbare voeding van grondwater naar het maaiveld. Dit betreft zowel dalen met een beek als ook grondwatergevoede laagten in het Pleistocene landschap zonder beek. De laatste decennia is overigens in veel ontgonnen laagten het veen als gevolg van mineralisatie

verdwenen. Bij herstel van de waterhuishouding op landschapsschaal kunnen zulke laagten weer veenvormend worden. In relatie tot hydro-ecologische typering van 'levende' veensystemen richten we ons op vermorsingsvenen, doorstroomvenen en hellingvenen (Succow & Joosten 2001; zie hoofdstuk 2). Zulke veensysteemtypen gelden als een referentiekader voor goed ontwikkelde venen op landschapsschaal. Verlandingsvenen laten we buiten beschouwing omdat in het Laat-Holocene beekdallandschap nauwelijks nog meren voorkomen. Petgatverlandingen laten we ook buiten beschouwing omdat in de Nederlandse beekdalen weinig secundaire verlanding heeft plaatsgevonden als gevolg van verving. Bovendien wordt herstel van petgatverlandingen binnen het OBN-onderzoeksprogramma momenteel uitgebreid onderzocht in de laagveenmoerassen van laag Nederland.

Abiotisch bereik en doelvegetatietypen

De grondwatervoeding in beekdalvenen zorgt in veel gevallen voor basenrijke omstandigheden. In bepaalde gevallen is het echter mogelijk dat de omstandigheden minder basenrijk zijn door ofwel aanvoer van matig basenhoudend grondwater of door de aanwezigheid van neerslaglenzen. Venen en veentjes die gevoed worden door basenarm grondwater, en daardoor een vegetatie hebben die sterk verwant is aan die van hoogvenen, worden niet onderzocht. De aanvoer van grondwater is van belang voor het realiseren van een stabiel grondwaterpeil rond maaiveld. Aanvoer van grondwater in de zomer en het najaar voorkomt namelijk het (sterk) uitzakken van de grondwaterstand onder maaiveld als gevolg van evapotranspiratie die in laagveenmoerassen gedurende het groeiseizoen hoog is. Om deze reden richten we ons op situaties waar actueel of in potentie voldoende aanvoer van basenhoudend grondwater optreedt.

De grootste aandacht krijgt het herstel van zeer natte tot 's winters inunderende (met stabiele tot weinig fluctuerende grondwaterstand), relatief voedselarme (oligotrofe tot mesotrofe) en relatief basenrijke (zwak zure tot neutrale) omstandigheden. In dit standplaatsbereik vallen goed ontwikkelde vormen van grondwatergevoede venen van habitatype H7140A *Overgangs- en trilvenen*, subtype trilvenen. Deze bestaan uit de vegetatietypen van de Associatie van Moerasstruisgras en Zompzegge (typische subassociatie+ subassociatie met Ronde zegge) en de Associatie van Schorpioenmos en Ronde zegge. Het betreffen vegetatietypen waarin kleine zeggensoorten en slaapmossen de overhand hebben en in veenvormende systemen sterk bijdragen aan accumulatie van organisch materiaal. De studie richt zich daarom op situaties waarin veenvorming kan optreden. Situaties waarin sterke kalkaccumulatie optreedt of hersteld kan worden zijn geen hoofdonderwerp. Kalkafzetting kan wel een rol spelen in bepaalde beekdalvenen. We nemen ook relatief zure (matig zure tot zure) en oligotrofe omstandigheden mee die kunnen optreden in de bulten van goed ontwikkelde laagvenen met een sterk ontwikkelde microtopografie van slenken en bulten. Voorts zullen we zowel ijzerarme als ijzerrijke standplaatsen bekijken aangezien uit de Pilotstudie van Aggenbach et al. (2010) blijkt dat grote verschillen in ijzergehalte van de toplaag in gedegradeerde venen een grote doorwerking heeft op de biogeochemie en ook de vegetatie.

De vraag is in hoeverre meer eutrofe standplaatsen als hersteldoel onderwerp van deze studie zijn. Dit betreft standplaatsen en vegetatietypen die binnen de Nederlandse invulling van het habitatype H7140 *Overgangs- en trilvenen* worden gerekend tot een matige kwaliteit (rompgemeenschappen met Snavelzegge en Holpijp) of zelfs buiten de definitie van dit habitatype vallen (zwak eutrafente Grote zeggen-vegetatie, Noordse zegge-vegetatie). In de Pilotstudie van Aggenbach et al. (2010) wordt aangegeven dat de potenties voor meer eutrofe vormen van beekdalvenen beter zijn dan ontwikkeling van voedselarme, soortenrijkere vormen.

Gezien het bovenstaande stellen we voor om de focus van deze OBN-studie te handhaven op herstel van relatief voedselarme, goed ontwikkelde vormen van habitatype H7140 *Overgangs- en trilvenen*. Reden daarvoor is dat het instandhoudingsdoel voor het habitatype in beekdalgebieden in belangrijke mate gerealiseerd moet worden met kwaliteitsverbetering (realiseren goede kwaliteit van het habitatype). In de evaluatie van de resultaten van het onderzoek zullen we echter ook de herstellpotenties van eutrofe vormen, zoals matig voedselrijke grote zeggenmoerassen en Snavelzegge-Holpijp-moerassen, wel in beeld houden. Immers,

als uit het onderzoek blijkt dat herstel van goed ontwikkelde en voedselarme vormen niet lukt, dan zou herstel van voor het natuurbehoud interessante eutrafente laagveenvegetatie wel succesvol kunnen blijken. Dat betekent dat met dezelfde onderzoeksinspanning met een brede blik wordt gekeken naar de herstelbaarheid van natuurdoelen in beekdalvenen.

Een ander punt is nog de aanwezigheid van struiken en bomen in beekdalvenen. De studie richt zich op korte begroeiingen van kleine zeggen en slaapmossen. Hierin komen struiken en bomen niet of weinig voor en leiden deze wegens de hoge waterstand en geringe voedselrijkdom in goed ontwikkelde venen een kwijnend bestaan. Beseft moet worden dat natuurlijke, relatief voedselarme veensystemen niet per definitie boomloos zijn. Kleine zeggen-slaapmos-begroeiingen kunnen een spaarzaam voorkomen hebben van Groveden, Berken en Jeneverbes en in geleidelijke overgangen of in mozaïek voorkomen met broekbossen. Onderscheidend is dat in goed ontwikkelde beekdaltrilvenen struiken en bomen niet de overhand krijgen. Zulke structuurvariatie op mesoschaal is van belang voor de faunadiversiteit (Aggenbach et al. 2014).

2 Inleiding beekdalvenen in NW-Europa

2.1 Typering van grondwatergevoede venen

Voor het beschrijven van de variatie in veenmoerassen bestaan uiteenlopende typologieën. Er zijn onder andere typeringen die gebaseerd zijn op basis van topografie en watervoeding en een combinatie van de (hydro)chemie en vegetatie. In deze paragraaf wordt een kort overzicht gegeven voor zover classificaties betrekking hebben op grondwatergevoede beekdalvenen.

Classificatie op basis van topografie en watervoeding

In het Nederlandse spraakgebruik is het onderscheid tussen laagveen en hoogveen het meest gangbaar. Laagveen zijn veensystemen die door grond- en/of oppervlaktewater worden gevoed en hoogveen door alleen regenwater. De terminologie suggereert dat dit ook met respectievelijk een lage en hoge landschappelijke positie te maken heeft. Juist op dit aspect is de terminologie misleidend. Nederland had voor de veenontginningen op grote schaal hoogveenvorming in de lage delen en laagveen hadden in het Pleistocene deel van Nederland vaak een hoge positie. Al met al zijn de begrippen laag- en hoogveen daarom weinig informatief.

Een veel beter toepasbare classificatie betreft de hydrologische typering van veensystemen die is ontwikkeld door Succow (Succow & Jeschke 1986). De typering is daarbij een combinatie van landschappelijke positie en het functioneren van de waterhuishouding. Omdat de typen goed herkenbaar zijn, wordt de typering door wetland-ecologen in NW-Europa veel gebruikt. In tekstbox 1 worden voor beekdalvenen de meest relevante typen toegelicht. Voor de beekdalvenen die in dit onderzoek worden beschouwd zijn vermorsings-, doorstroom- en hellingvenen het meest relevant.

Tekstbox 1: Hydrologische veentypen (naar Succow & Jeschke 1986)

Vermorsingsvenen ontstaan in depressies op een minerale ondergrond. Ze worden sterk door grondwater beïnvloed en gekenmerkt door een slechte afwatering. Er stagneert ook regenwater en vanuit andere delen van het landschap kan ook oppervlaktewater instromen. De waterstanden fluctueren waardoor doorgaans sterker veraard veen ontstaat. Typische vegetatie zijn rietvegetatie, grote zeggen vegetatie en elzenbroeken en de omstandigheden zijn voedselrijk. In het Nederlandse Pleistocene landschap waren vermorsingsvenen wijdverspreid.

Hellingvenen liggen in hellend terrein en hun positie is veelal gebonden aan het uittreden van grondwater via een watervoerende laag boven een slecht doorlatende laag. In Nederland kwamen en komen ze voor op stuwwallen, de voet van terrassen en in het heuvelland. Typisch voor hellingvenen is dat het uittredende grondwater over maaiveld omlaag stroomt. De waterstand fluctueert weinig tot matig. Wat betreft chemie en vegetatie is de variatie afhankelijk van de basenrijkdom van het toestromende grondwater. De vegetatie varieert van veenmosvegetatie tot basenrijke slaapmos-kleine zeggen vegetatie. Hellingvenen hebben meestal een dunne veenlaag.

Doorstroomvenen liggen aan de voet van plateauranden en in valleien met constante toevoer van grondwater vanuit een dik watervoerend pakket. Verondersteld wordt dat een groot deel van het voedende grondwater door het veen wordt afgevoerd. Recente inzichten in de hydrologie van venen gaan er vanuit dat in nattere perioden ook afvoer over maaiveld belangrijk is. Waterstanden zijn zeer stabiel waardoor sterke veenvorming kan optreden. De vegetatie bestaat vaak uit voedselarme kleine zeggen en slaapmossen. Ook kan meer eutrofe grote zeggenvegetatie voorkomen. De veendikte varieert van enkele meters tot ca. 10 m. Dit hangt samen met een langdurige (millennia) ontwikkeling van doorstroomvenen gedurende het Holoceen. Doorstroomvenen kwamen veel voor in de Pleistocene delen en op de overgangen van Pleistoceen naar Holoceen, maar zijn door vervening en ontginning als functionerende systemen verdwenen. Het grootschalig vernatten van Drentse beekdalen zou op termijn een ontwikkeling kunnen inzetten naar doorstroomvenen.

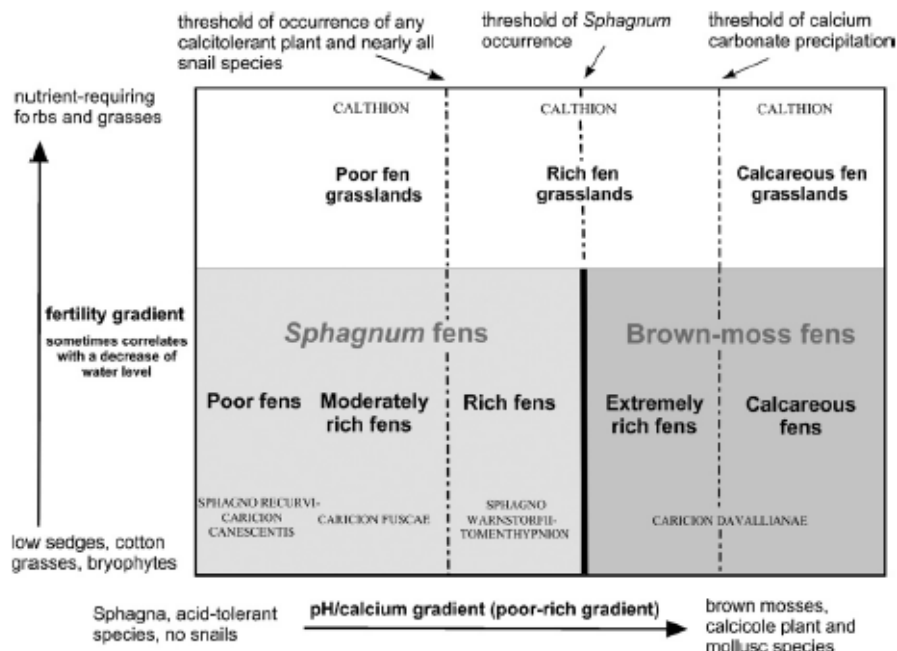
Kwelvenen liggen in geohydrologische situaties waar zeer sterke kwel van grondwater optreedt. Onder de zeer natte omstandigheden wordt sterk veraard veen geaccumuleerd. Door preferente stroombanen van grondwater wordt ook veel mineraal sediment naar de oppervlakte getransporteerd. Het kwelwater stroomt over maaiveld af, veelal via waterloopjes. Kwelvenen vormen vaak koepels met een sterk hellend maaiveld en met een grote fijnschalige heterogeniteit. Door verleggingen van grondwaterstroombanen en waterlopen aan de oppervlakte worden afwisselend venige en minerale algen afgezet. Daarmee kunnen kwelvenen ook als sterk dynamisch worden beschouwd. Er kan ook afhankelijk van de hydrochemie van het toestromende grondwater kalk en ijzer worden afgezet. De vegetatie is vaak eutroof en bestaat vaak uit elzenbroek of grote zeggen vegetatie. Vaak bevatten de bronmilieus en waterlopen ook de typische bronsoorten. Over het vroegere voorkomen van kwelvenen in Nederland is weinig bekend. Niet uitgesloten is dat deze geassocieerd met doorstroomvenen aanwezig zijn geweest in de erosiedalen. Grote kwelvenen komen momenteel niet voor.

Overstromingsvenen liggen in laagten die vanuit een stroomgebied afvoerpieken van oppervlaktewater ontvangen. De waterstand is fluctuerend en daardoor heeft het veen een hoge humificatiegraad. Er kan ook grondwatertoevoer plaatsvinden. Door aanvoer van sediment en de fluctuerende waterstand zijn de condities voedselrijk en bestaat de vegetatie uit grote zeggen, rietlanden en elzenbroeken. Overstromingsvenen kwamen wijdverbreid voor, maar komen actueel nog maar weinig voor door regulatie van het oppervlaktewater (diepe 'beken'; omleidingskanalen) en bekading.

Typering op basis van chemie en vegetatie

In de vegetatiekunde speelt de typering van grond- en oppervlaktewatergevoede venen op basis van chemie, en daarmee samenhangend de vegetatie, gedurende lange tijd een belangrijke rol. Reden hiervoor is dat de soortensamenstelling van de vegetatie een grote samenhang vertoont met de hydrochemie. De afgelopen decennia is in de literatuur veel discussie geweest over de exacte criteria voor het onderscheiden van typen. Deze discussie is sterk verhelderd door te onderkennen dat de gradiënten van basenrijkdom en nutriëntenrijkdom onafhankelijk van elkaar optreden. Voorheen werd verondersteld dat er alleen een gradiënt van basenarm&voedselarm naar basenrijk&voedselrijk bestond. Figuur 1 geeft een moderne indeling waarin criteria voor soortensamenstelling de typen onderscheiden, en de gradiënten voor basenrijkdom en nutriëntenrijkdom onafhankelijk van elkaar zijn toegepast. Opgemerkt kan worden dat het type 'rich fens' een vegetatietype bevat van bult- slenk microtopografie met ruimtelijke variatie in basenrijkdom.

Opvallend is dat in alle gepubliceerde indelingen op basis van chemie en vegetatie de ijzerrijkdom geen enkele rol speelt. De huidige Nederlandse ijzerrijke venen zijn daarom lastig te plaatsen binnen de gangbare typologieën.



Figuur 1: Classificatie van veenvegetatie op basis van chemie en soortensamenstelling (uit Hájek et al. 2006).

Figure 1: Classification of mire vegetation based on chemistry and species composition (after Hájek et al. 2006).

2.2 Verspreiding van beekdalvenen

Grondwatergevoede venen waaronder vermorsings-, helling- en doorstroomvenen hebben binnen het laagland van NW-Europa een wijde verspreiding. Door grondwatervoeding zijn zulke venen ook betrekkelijk azonaal. In Nederland kwamen grondwatergevoede venen ruim verspreid voor in het Pleistocene landschap op de overgang naar het Holocene landschap. Op grotere schaal kwamen ze voor aan de

voet van stuwwallen en in erosiedalen die aan het eind van de laatste ijstijd zijn ontstaan. Op het Drents-Fries keileemplateau, oost Nederland en Noord-Brabant kwamen met veen opgevulde dalen voor in het laat-Holoceen (Bazelmans & Van der Meulen 2011). In het Heuvelland en op de stuwwallen ontstonden zo ook venen op meer lokale schaal in delen met kwel. In de loop van het Holoceen zijn veel grondwatergevoede venen overgroeid met hoogvenen. In het Nederlandse klimaat werd de ontwikkeling van lenshoogvenen namelijk sterk bevorderd. Door ontginning en vervening is het overgrote deel van de grondwatergevoede venen verdwenen. In delen met dikkere veenlagen is niet al het veen verdwenen. Zo zijn op het Drents-Fries plateau nog veel dalen met veenbodems aanwezig. Dat geldt ook voor de overgangen van dit plateau naar het Holoceen. In Salland, Twente en Noord-Brabant zijn veel van de veenafzettingen verdwenen. De actuele beekdalvenen zijn hoofdzakelijk sterk gedegradeerde venen die recent vemat zijn.

2.3 Veensoorten en humificatiegraad

Veen ontstaat door plantenresten die als gevolg van anaerobe omstandigheden slechts in geringe mate afbreken. Veen in grondwatergevoede venen wordt in belangrijke mate gevormd door de wortels van helofyten (zeggen, riet), slaampossen en hout. Bladstrooisel draagt weinig bij aan veenvorming omdat dit sterk wordt afgebroken. In de grondwatergevoede venen is veenvorming door kleine zeggen, slaampossen + kleine zeggen en grote zeggen kwantitatief het belangrijkste. Lokaal hebben ook wilgen, elzen en riet bijgedragen aan veenvorming. Onder goede omstandigheden kan maximaal ca. 1 mm veen per jaar worden gevormd. Een vuistregel is daarom dat 1 m weinig gedegraderd veen minstens 1000 jaar vertegenwoordigt. In de Nederlandse beekdalvenen wordt zelden organische gyttja (zeer fijn tot grove organisch deeltjes) en kalkgyttja (zeer fijne kalkdeeltjes) onder het veen aangetroffen. Beide betreffen afzettingen die in oppervlaktewater worden gevormd. Omdat de meeste beekdalvenen door vermorsing in een terrestrische situatie zijn ontstaan komen gyttja-afzettingen nauwelijks voor. De vorming van terrestrisch afgezette kalk aan maaiveld (travertijn; korrelige structuur) is sporadisch waargenomen in veenprofielen (Drentse Aa, Zuid-Limburg). Travertijn ontstaat als grotere kalkkorsten- en fragmenten aan maaiveld op plantendelen. Actueel treedt travertijnvorming niet of nagenoeg niet op in Nederlandse beekdalvenen. Het wordt wel waargenomen in duinvalleien en bronnen en bronbeken.

De humificatiegraad van veen hangt op de eerste plaats af van het waterstandsregime. In venen met een fluctuerende waterstand zal het veen sterker worden afgebroken. Verder geldt dat in nutriëntenarme venen het veen doorgaans minder gehumificeerd is dan in nutriëntrijkere venen. Ook venen met toevoer van grondwater met een hoge alkaliniteit hebben een sterker gehumificeerd veen. Om deze reden zetten kalkmoerassen meer kalk af dan organisch materiaal. Ook een hoge ijzerrijkdom leidt tot een sterkere afbraak. Wat betreft grondwatergevoede hydrologische veentypen vormen doorstroomvenen het minst gehumificeerde veen.

2.4 Waterregime

Veenvormende vegetatie heeft een weinig fluctuerende waterstand rond maaiveld nodig. Diepe waterstanden onder maaiveld zorgen voor aeratie en daarmee afbraak van organisch materiaal. Langdurige en diepe inundatie is ook niet gunstig, zeker niet in het groeiseizoen, omdat dit de vaatplanten in hun groei beperkt. Dit geldt in sterke mate voor soorten van slaapmos kleine-zeggenvegetatie die een gering formaat hebben. Veel mossen kunnen helemaal niet goed tegen diepe inundatie. De moslaag vereist voor een goede groei een geringe marge (cm's tot enkele dm's) voor de waterstand. De waterstand mag niet te hoog zijn wegens een rem op fotosynthese.

Mossen kunnen slecht CO₂ opnemen als er een dikkere waterfilm op de planten aanwezig is. De waterstand mag ook niet te laag zijn omdat mossen een geringe capillaire opstijging hebben en dan uitdrogen.

2.5 Chemie

Calcium en bicarbonaat

Laagvenen zijn (groten)deels grondwatergevoed. Hierdoor vindt er buffering tegen verzuring plaats door de aanvoer van calcium en bicarbonaat dat in het grondwater aanwezig is als het gevolg van het oplossen van calciet. De calcium- en bicarbonaatrijkdom van het grondwater laat grote regionale verschillen zien als gevolg van een verschillende geologische opbouw van de ondergrond (kalkrijkdom) en het kalkoplossend vermogen van het infiltrerende water. In het algemeen geldt dat er meer kalk in het grondwater kan oplossen wanneer de input van zuur groter is (CO₂ afgifte door plantenwortels, depositie van sterke zuren SO_x en NO_x).

Het calcium dat via het grondwater wordt aangevoerd hoopt op in het veen. Deels gebeurt dit in de vorm van calciumcarbonaat, maar vanwege de hoge kooldioxide (CO₂) concentraties in het veenwater is de afzetting van calciumcarbonaat in het veen, met uitzondering van zeer kalkrijke venen, meestal beperkt en vindt er vooral adsorptie van calcium aan het bodemadsorptiecomplex plaats. De mate waarin calcium in de veenbodem kan ophopen hangt vooral af van de mate van het kationadsorptiecomplex. Met name het fijne organische materiaal dat vrijkomt bij de afbraak van het veen heeft een grote kationadsorptiecapaciteit. De ophoping van calcium kan doorgaan tot het kationadsorptiecomplex vrijwel volledig met calcium is bezet. Vooral aan de veenbasis is soms kalkgyttja (moeraskalk, organisch materiaal met een zeer hoog kalkgehalte (>60%)), aanwezig. Kalkgyttja is ontstaan in open water dat zeer rijk was aan calcium en bicarbonaat waarbij calciumcarbonaat precipitatie heeft plaatsgevonden onder invloed van CO₂-opname door algen en waterplanten.

Door de aanwezigheid van een grote voorraad calcium op het adsorptiecomplex en eventuele kalk hebben venen die gevoed worden door een calciumrijk grondwater een groot zuurbufferend vermogen.

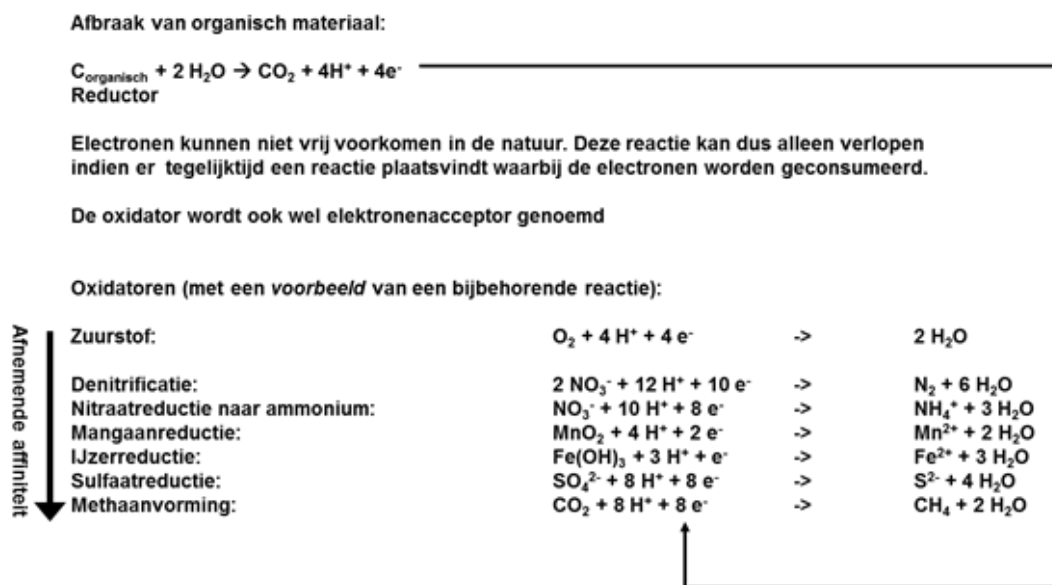
Naarmate het veen dikker wordt kan de invloed van grondwater afnemen waardoor ook de calciumconcentratie van het veen afneemt. De relatieve invloed van regenwater neemt hierdoor toe. Ook in hoge delen van microtopografie in het veen (bulten) kan de invloed van regenwater groter zijn dan de invloed van het grondwater waardoor deze ook zuurder kunnen zijn en minder gebufferd.

Redoxreacties en veenvorming

In weze is de afbraak van organisch materiaal een redoxreactie. Bij een redoxreactie vindt uitwisseling van elektronen plaats tussen een reductor die deze afstaat en een oxidator die ze opneemt. Een redoxreactie kan alleen plaatsvinden wanneer er zowel een oxidator als een reductor aanwezig is, omdat elektronen in tegenstelling tot protonen niet vrij in de natuur kunnen voorkomen. Welke oxidator met welke reductor een reactie aangaat hangt af van de mate waarin elektronen gebonden zijn. De energetisch meest gunstige reactie (waarbij het meeste energie vrijkomt) vindt als eerste plaats. In de natuur zijn het micro-organismen zoals bacteriën en schimmels die met behulp van redoxreacties stoffen omzetten. De energie die hierbij vrijkomt, gebruiken ze onder andere voor groei. Zuurstof (O₂) is een zeer sterke oxidator en zal daarom, indien het aanwezig is, vrijwel altijd als preferente elektronenacceptor optreden. De zuurstofbeschikbaarheid is in droge bodems erg hoog waardoor de afbraak van organisch materiaal hier erg goed verloopt. In zeer natte bodems dringt echter maar weinig zuurstof door. In dit soort permanent natte bodems kan

veenvorming optreden omdat de afbraak van het organisch materiaal onder permanent natte en zuurstofarme condities zeer traag verloopt.

Ondanks de lage beschikbaarheid van zuurstof vindt er in zeer natte veenbodems toch (enige) afbraak van organische materiaal plaats. Deels gebeurt dit in de toplaag van het veen waar zuurstof kan doordringen en waar plantenwortels actief zuurstof lekken. In het anaerobe deel van het veenpakket verloopt de afbraak via zogenaamde alternatieve electronenacceptoren. Dit zijn electronenacceptoren die energetische minder gunstig zijn dan zuurstof maar die door (facultatief) anaerobe micro-organismen gebruikt kunnen worden om organische verbindingen te oxideren. In afwezigheid van zuurstof zullen achtereenvolgens nitraat (NO_3^-), mangaan (Mn^{4+}), driewaardig ijzer (Fe^{3+}), sulfaat (SO_4^{2-}) en koolstofdioxide (CO_2) als zogenaamde 'alternatieve oxidatoren (elektronenacceptoren)' optreden. In deze sequentie komt steeds minder energie vrij. Hierbij worden ze gereduceerd (omgezet) tot respectievelijk stikstofgas (N_2), stikstofoxide (N_2O) of ammonium (NH_4^+), mangaan (Mn^{2+}), ijzer (Fe^{2+}), sulfide (S^{2-}) en methaan (CH_4) (Figuur 2). Doorgaans zijn deze alternatieve electronenacceptoren slechts in beperkte mate aanwezig en dragen ze daarom maar in beperkte mate bij aan de mineralisatie van het veen. De anaerobe afbraak kan vooral worden gestimuleerd wanneer het grondwater rijk is aan nitraat of sulfaat. CO_2 is vrijwel altijd voorhanden als electronenacceptor, waarbij methaan wordt gevormd (vergisting, een zeer langzaam proces waarbij maar zeer weinig energie vrijkomt). Dit verklaart waarom we in anaerobe organische bodems ook vrijwel altijd methaan vinden.



Figuur 2: Rol van oxidatoren (elektronenacceptoren) bij de afbraak van organische materiaal.

Figure 2: Role of oxidators (electron acceptors) in organic matter decomposition

Zwavel

Zwavel is een essentieel element voor levende organismen en onvolledig afgebroken organisch materiaal (veen) bevat dan ook altijd organisch (gebonden) zwavel. Bij de afbraak van het organisch materiaal komt dit zwavel vrij in de vorm sulfaat of sulfide. Sulfide is relatief slecht oplosbaar en precipiteert in anaerobe bodems met ijzer. Hierbij wordt ijzersulfide (FeS) gevormd waaruit uiteindelijk door reactie met elementair zwavel pyriet (FeS_2) kan worden gevormd. Door deze processen hebben gehumificeerde veenbodems ten opzichte van weinig gehumificeerd veen een

geringere organisch en een grotere anorganische S-voorraad. Als sulfiden oxideren wordt zuur gevormd (zie Tabel 2). In gedegradeerde veenbodems is de verzuringscapaciteit daarom groter dan in sulfidenarme niet ontwaterde veenbodems. Sulfide wordt ook gevormd uit sulfaat dat bijvoorbeeld via het grondwater wordt aangevoerd en als alternatieve electronenacceptor fungeert voor de afbraak van organisch materiaal. In veenbodems die voor langere tijd onder invloed hebben gestaan van zeer sulfaatrijk water kan er een situatie ontstaan dat niet meer alle sulfide kan binden aan ijzer. Dit is bijvoorbeeld het geval in veel West-Nederlandse venen (mede als gevolg van voormalige overstromingen door de zee). In dit soort venen hoopt dan sulfide op in het veenwater. Het sulfide geeft de veenbodems de geur van rotte eieren. In venen die onder invloed hebben gestaan van ijzerarm en sulfaatrijk grondwater door vermesting van grondwater kan dit ook het geval zijn. Deze venen hebben daardoor ook een (extreem) grote verzuringscapaciteit en kunnen dus bij uitdroging sterk verzuren.

IJzer

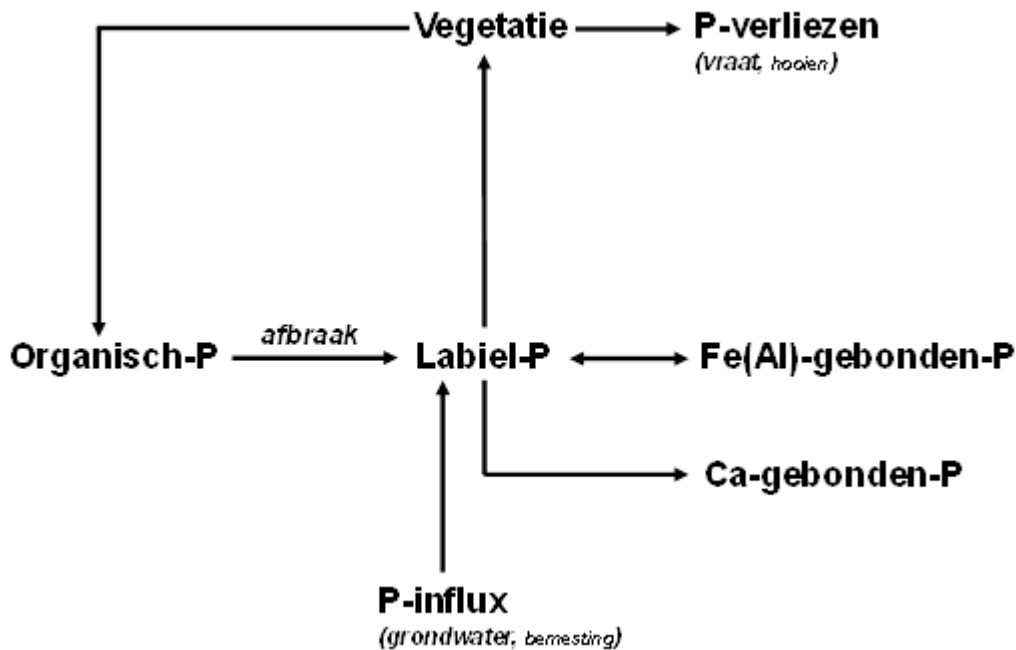
In de meeste continentale venen is er steeds sprake van een ijzeroverschot. Het ijzer komt in het veen terecht via de aanvoer van goed oplosbaar gereduceerd ijzer (Fe^{2+}) dat via het grondwater wordt aangevoerd. In de toplaag van het veen oxideert het uittredende ijzer waarbij in eerste instantie het amorf ferrihydriet ($\text{Fe}(\text{OH})_3$) wordt gevormd dat vervolgens kan worden omgevormd naar het kristallijne goethiet (FeOOH) en hematiet (Fe_2O_3). Naarmate het veen in dikte toeneemt worden de geoxideerde ijzervormen weer (deels) gereduceerd waarbij ook ijzer(hydr)oxides ontstaan die deels uit de tweewaardige gereduceerde en deels uit de driewaardige geoxideerde ijzervorm bestaan zoals magnetiet (Fe_3O_4) of groene roest. Daarnaast kan gereduceerd ijzer in de anaerobe veenbodem ophopen als sideriet (FeCO_3) of als Fe^{2+} geadsorbeerd aan het bodemadsorptiecomplex. Siderietvorming vindt vooral plaats in sterk reductieve organische bodems met lage sulfide concentraties. Het ontgassen van CO_2 kan leiden tot een pH verhoging waardoor de siderietvorming wordt versneld. In theorie zou in een veenpakket met een opwaartse grondwaterstroming CO_2 kunnen ontgassen door de drukverlaging op de stroombaan. Vivianiet [$\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$] wordt vaak samen met sideriet gevormd en aangetroffen.

De ijzerrijkdom van laagvenen kan enorm verschillen afhankelijk van de ijzerconcentraties van het uittredende grondwater. Vooral in venen die gevoed worden door (zeer) ijzerrijk grondwater kan er veel ijzer ophopen in het veenprofiel. Een groot deel van dit ijzer bevindt zich in de gereduceerde vorm (tweewaardig) ijzer. In principe kan de opbouw van de ijzerconcentratie in venen onbeperkt doorgaan. De ouderdom van een veen is daarom ook een factor voor de ijzervoorraad van een veen. In het anaerobe deel hoopt ijzer op in de gereduceerde vorm. In de geoxideerde toplaag wordt het gereduceerde ijzer uit het uittredende grondwater geoxideerd, waarna het als slecht oplosbaar ijzer(III)(hydr)oxide neerslaat. Wanneer er sprake is van een zeer grote aanvoer van ijzer kunnen er zogenaamde ijzeroerbanken ontstaan. Sinds de ijzertijd werd dit moerasijzererts gewonnen voor de productie van ijzer en de exploitatie zou in Nederland doorgaan tot in de jaren vijftig van de vorige eeuw. Hierdoor is van de oorspronkelijke Nederlandse ijzeroerbanken nog maar weinig overgebleven.

Fosfor

Door de afbraak van organisch materiaal komt er in de veenbodems fosfaat vrij. Dit labiele fosfaat kan opnieuw worden opgenomen door de planten maar het kan ook worden geïmmobiliseerd in de bodem als anorganisch gebonden fosfor. In zeer kalkrijke venen kunnen calciumfosfaatcomplexen, waaronder octacalciumfosfaat en apatiet, ontstaan die relatief slecht oplosbaar zijn zolang de bodem niet verzuurt. Meestal is echter de immobilisatie in de vorm van ijzer- en aluminiumcomplexen kwantitatief het belangrijkste. Fosfor kan worden vastgelegd in ijzer- en aluminiummineralen zoals strengiet [FePO_4], vivianiet [$\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$], varisciet [AlPO_4] en wavelliet [$\text{Al}_3(\text{PO}_4)_2(\text{OH})_3$]. Daarnaast wordt een deel van het fosfor in de bodem

geadsorbeerd aan ijzer(III)- en ijzer(II)(hydr)oxides. Vooral het geadsorbeerde fosfor kan door desorptie vrijkomen waarna het door planten kan worden opgenomen. De input van fosfor hangt vooral af van de P concentraties van het grondwater en van de depositie van fosfor bijvoorbeeld via pollen. Vaak is ijzerrijk grondwater ook rijker aan fosfor. Er kunnen ook P verliezen optreden door bijvoorbeeld vraat maar deze zijn meestal beperkt. In half-natuurlijke of sterk aangetaste systemen kan er ook sprake zijn van een P input door bemesting en een afvoer van P via een hooibeheer. Ook slibafzetting door overstroming kan zorgen voor extra P-input.



Figuur 3: Voorkomen en fluxen van fosfor in veenbodems

Figure 3: Forms and fluxes of phosphorus in peat soils

Stikstof

Het stikstof dat vrijkomt bij de afbraak van organisch materiaal zal deels worden opgenomen door de planten. In de toplaag van het veen kunnen stikstofverliezen optreden door gekoppelde nitrificatie/denitrificatie. Hierbij wordt het ammonium dat vrijkomt bij de decompositie door zuurstof geoxideerd tot nitraat. Het nitraat kan vervolgens in anaerobe delen van het veen worden gereduceerd tot stikstofgas waarna het verdwijnt naar de atmosfeer. Uitzakkende en sterk wisselende grondwaterstanden zullen stikstofverliezen als gevolg van gekoppelde nitrificatie/denitrificatie vergroten. In het anaerobe deel van het veen hoopt het stikstof dat vrijkomt bij de langzame anaerobe afbraak van het organische materiaal op in de vorm van ammonium. Dit ammonium is grotendeels gebonden aan het bodemadsorptiecomplex en voor een klein deel in oplossing in het bodemwater. De input van stikstof vindt plaats via grondwater, atmosferische depositie en stikstoffixatie door planten die in symbiose leven met stikstof-fixerende bacteriën. Daarnaast zijn er vele bodemmicro-organismen (zoals methanotrofe bacteriën) die ook in staat zijn om stikstof te fixeren. Zelfs in de meest schone gebieden hebben we te maken met atmosferische achtergronddepositie van enkele kilogrammen stikstof per hectare per jaar. In gebieden met een sterk verhoogde stikstofdepositie kan dit echter oplopen tot tientallen kilogrammen stikstof per hectare per jaar. Vooral voor venen waarin geen sprake is van P limitatie kan dit tot verhoogde productiviteit van de vegetatie leiden.

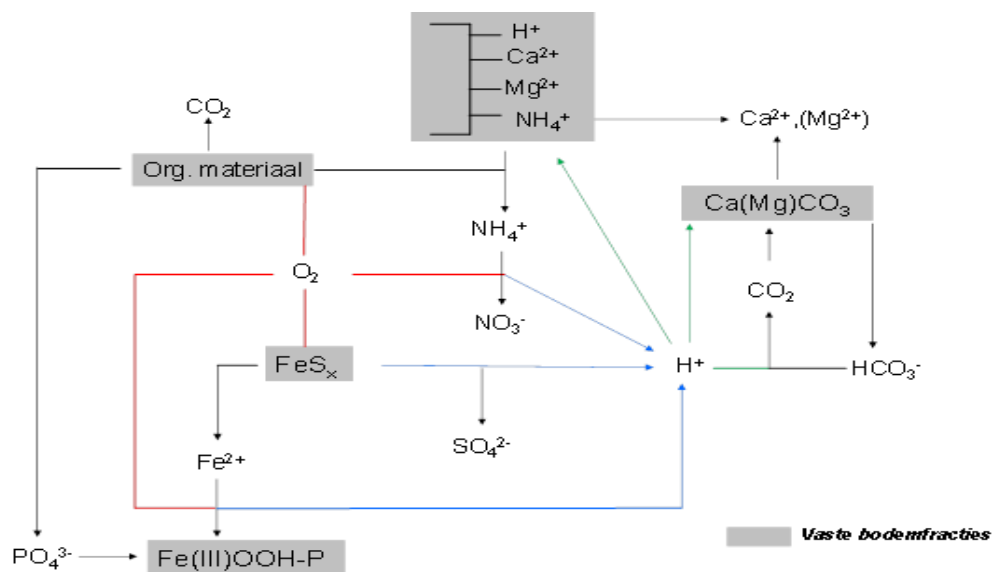
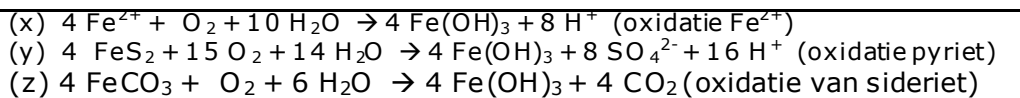
Veenoxidatie

Wanneer veen wordt ontwaterd treden allerlei reacties op (Figuur 4). Veen bestaat voor een groot deel uit water en koolstof. In venen die door menselijk ingrepen worden gedraineerd verdwijnt het water en kan lucht doordringen in de bodem. De veenbodem wordt nu blootgesteld aan zuurstof waardoor de afbraak van organisch materiaal enorm wordt aangejaagd. De koolstof in het organisch materiaal wordt omgezet in kooldioxide en verdwijnt naar de atmosfeer. De minerale fracties van het veen blijven achter.

IJzer wordt door oxidatie omgezet in slecht oplosbare ijzer(hydr)oxides. Gereduceerd zwavel (sulfide) wordt omgezet in sulfaat. Door de oxidatie van gereduceerd ijzer en zwavel wordt veel zuur gevormd (zie reactievergelijkingen in Tabel 2, blauwe pijlen in Figuur 4). Het zuur dat vrijkomt met oxidatie van Fe^{2+} en FeS_2 reageert met in de bodem aanwezig (bi)carbonaat en verdringt basische kationen van het adsorptiecomplex waardoor calcium en magnesium worden gemobiliseerd. Indien de voorraad aan gereduceerd ijzer en sulfiden groot is kan bij droogval (sterke) verzuring optreden. De oxidatie van sideriet is veel minder verzurend.

Tabel 2: Redoxreactie van zuurstof met ijzerverbindingen.

Table 2: Redox reaction of oxygen with iron compounds.



Figuur 4: Oxidatie in veenbodems. De rode lijnen geven de interacties weer met zuurstof; de blauwe lijnen de vorming van zuur (protonen); de groene lijnen de zuurbufferende reacties waarbij de protonen worden geconsumeerd.

Figure 4: Oxidation processes in peat soils. The red lines indicate interactions with oxygen; the blue lines acidification; the green lines buffer reactions that consume protons

Vanwege de zuurbuffering in veenbodems leidt oxidatie van laagveenbodems niet altijd tot een (forse) daling van de pH. Het als gevolg van de oxidatiereacties

gemobiliseerde calcium, magnesium en sulfaat kan uitspoelen uit de bodem. IJzer blijft wanneer de bodems niet extreem verzuren in de bodem achter als ijzer(hydr)oxide. De ijzerconcentratie zal door de veenafbraak dan ook verder toenemen omdat een zelfde hoeveelheid ijzer nu in een geringer bodemvolume wordt geconcentreerd of omdat het door een geringere accumulatie van veen minder wordt verdund. De geoxideerde veenbodems worden dan ook naar verhouding rijker aan ijzer en armer aan calcium, magnesium en zwavel. Ook het organisch stofgehalte van de bodems zal dalen. Het organische fosfor dat in de veenbodems aanwezig was komt door mineralisatie van het organische materiaal vrij. Dit fosfor bindt goed aan de ijzer(hydr)oxiden en wordt hierdoor tegen uitspoeling beschermt. In sterk gedegradeerde van nature ijzerrijke veenbodems kunnen door dit concentratie-effect extreem hoge concentraties ijzer en ook fosfor ophopen in de toplaag van de bodem. Wanneer de bodems niet alleen ontwaterd zijn maar ook in landbouwkundig gebruik zijn geweest kan als gevolg van bemesting de P concentratie van de toplaag nog verder oplopen. De top lagen van ontwaterde ijzerrijke venen kunnen dan ook extreem rijk zijn aan ijzer en fosfor.

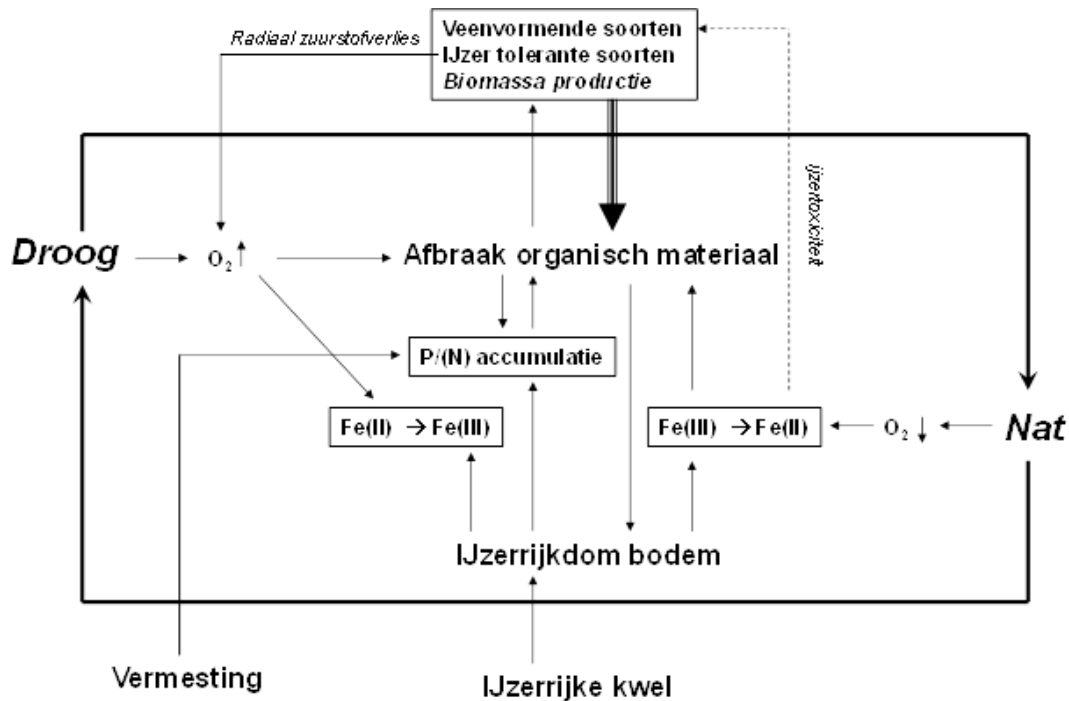
Redox-wiel

Bij droogval wordt gereduceerd ijzer geoxideerd en zal er tevens veenafbraak plaatsvinden door aerobe micro-organismen. Als er vervolgens vernatting optreedt vindt er afbraak van organisch materiaal plaats door ijzerreducerende bacteriën die de het driewaardige ijzer gebruiken als alternatieve electronenacceptor. Onder ijzerrijke omstandigheden kunnen afwisselend natte en droge omstandigheden dus leiden tot een sterke toename van de afbraak van organisch materiaal. Dit wordt het 'iron-wheel' mechanisme genoemd, ook wel het 'Fe(III)-Fe(II) redox wheel'. Het 'redox-wheel' heeft een grote invloed op de biogeochemische koolstof-, stikstof-, zwavel- en fosforcycli in bodems.

In ijzerrijke top lagen van veenbodems hebben we dus te maken met een zeer specifieke toestand die mogelijk ook de veenvorming in de weg kan staan. Zeker wanneer er sprake is van wisselende waterstanden. Daarnaast kunnen hoge concentraties van gereduceerd ijzer ook toxisch zijn voor (veenvormende) mossen en planten. Planten die juist goed tegen hoge ijzerconcentraties kunnen, lekken vaak veel zuurstof in de bodem waardoor ijzer in de wortelzone wordt geoxideerd. Vooral in veenbodems kan complexering met humuszuren er ook voor zorgen dat het geoxideerde ijzer deels weer in de anaerobe zone terecht komt waar het weer als alternatieve electronenacceptor kan dienen.

Naarmate de ijzerrijkdom van een veenbodem toeneemt neemt meestal ook de fractie anorganisch gebonden P toe. Als gevolg van de toename van de mineralisatie kan ook de stikstofconcentratie sterk toenemen. Hoewel slechts een zeer gering deel van het aan ijzergebonden P vrij in oplossing is, kunnen hogere planten die zuurstof uitscheiden via de wortels dit lokaal vrijmaken. Deze zuurstofuitscheiding leidt lokaal tot verzuring waardoor desorptie plaatsvindt van het fosfaat van het ijzercomplex. Na vernatting van verdroogde ijzerrijke venen 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. Een verhoogde P beschikbaarheid zal in combinatie met hoge concentraties gereduceerd ijzer leiden tot een toename van de biomassa productie waarbij de ijzertolerante soorten in abundantie toenemen en de ijzerintolerante soorten (dit zijn vaak ook de langzamer groeiende veenvormende soorten) in bedekking afnemen. De toename van de nutriëntenrijkdom van het veen zal ook leiden tot een toename van afbraaksnelheid. Voedselrijker veen breekt gemakkelijker af.

In Figuur 5 wordt dit schematische weergegeven. We zien dat er vele positieve terugkoppelingen zijn die allen leiden tot een verhoogde afbraak van organisch materiaal. Al met al kan in de toplaag van sterk aangetaste ijzerrijke veenbodems de turnover van organisch materiaal sterk toenemen waardoor de netto accumulatie van organisch materiaal (de veenvorming) afneemt.



Figuur 5: De invloed van ijzer op de afbraak van veen en accumulatie van N en P.

Figure 5: The effect of iron on organic matter decomposition and accumulation of N and P.

Kalium

Kalium is naast stikstof en fosfor een macronutriënt voor planten. Kaliumhoudende silicaten zijn in minerale bodems een belangrijke bron voor kalium. Dit element komt dan vrij bij verwerking van mineralen. Grondwatergevoede venen zonder overstroming en dus zonder sedimentatie van mineraal materiaal hebben een laag gehalte van silicaten. Hierdoor is de kaliumbeschikbaarheid in venen snel beperkt. Een groot deel van het kalium wordt geadsorbeerd aan het kationenadsorbtiecomplex. Deze binding is minder sterk van die van andere kationen zoals calcium en magnesium. Bij ontwatering van veenbodems met zuurvormende oxidatieprocessen treedt daarom snel uitloging van kalium op. Daarnaast zorgt langdurig hooilandbeheer ook voor sterke afvoer van kalium. In gedegradeerde venen met langdurige ontwatering en hooilandbeheer speelt daarom vaak (co-)limitatie door kalium op voor de plantengroei.

2.6 Menselijk gebruik van beekdalvenen

Grondwatergevoede venen waren sinds de mens is overgaan op landbouw belangrijk. Door voeding met basenhoudend grondwater konden ze strooisel en hooi leveren voor het vee. Bij lichte ontwatering kan de productie van hooi worden verbeterd. Bij sterkere ontwatering konden venen ook voor beweiding worden gebruikt. Vanaf de

Middeleeuwen is het gebruik van venen toegenomen. Gedurende die ontwikkeling is het afwateringspatroon ook verschoven van afwatering over maaiveld naar sloten en gegraven 'beken'. Deels werden beekdalvenen bevoeid met oppervlaktewater. Intensivering van de ontwatering (meestal gedurende 19^e en 20^e eeuw) heeft voor sterkere verdroging gezorgd. In de jaren '50 t/m '70 trad sterke verdroging op door verdieping van de hoofdafwatering en toename van detailontwatering. Verdroging heeft veelal geleid tot sterke afbraak van het veen op en een ontwikkeling naar soortenarme vochtige graslanden. Ook werd bezanding toegepast om de draagkracht van de bodem te bevorderen. Veel locaties zijn tenslotte ook bemest.

Veen- en ijzerwinning

In beekdalvenen zijn petgaten sporadisch verveend. Er zijn situaties bekend waar trilveen is ontstaan in oudere putten voor veen- en ijzerwinning. Voorbeelden zijn te vinden in de Peizermaden, de Harense wildernis in Gorecht (Van Diggelen et al. 1990) en de Hellen in de Gelderse Vallei waar redelijk ontwikkelde trilvenen aanwezig zijn. In de Zwarte Beekvallei in Vlaanderen zijn verlande petgaten aanwezig. Hier werd tot de jaren '50 lokaal veen gewonnen (Burny 1999). De petgaten in Zwarte Beek hebben momenteel een verlandingsvegetatie van vooral Snavelzegge en Holpijp. De snelle verlanding is hier sterk bepaald door het terugstorten van vulmateriaal (zand, strooisel en takken uit bos) teneinde snel hooiland te creëren (Burny 1999, bodemprofielen C. Aggenbach). In Nederland zijn ook kwelgevoede laagten verveend. Dit gebeurde bijvoorbeeld in de laagte bij Nijverdalen tot begin vorige eeuw. Grotere grondwatergevoede venen zijn door zulke vervening en daarop volgend landbouwkundig gebruik met ontwatering grotendeels verdwenen.

In een verder verleden heeft veen- en ijzerwinning ook gezorgd voor het verwijderen van de toplaag in beekdalvenen. Een voorbeeld is de Bennekomse Meent waar vervening voor WOII heeft plaatsgevonden en dit nog zichtbaar is aan het reliëf. IJzerwinning heeft in Drentse en Groningse beekdalen tot in de jaren '50 plaatsgevonden t.b.v. van ontzwaveling van kolengas (Booij 1986). De ijzerafzettingen in beekdalvenen waren goed bruikbaar voor dit proces. Daarbij werd perceelsgewijs de toplaag afgegraven. Ook in Kempense beekdalen in Vlaanderen zoals de Zwarte Beekvallei is op vrij grote schaal ijzer gewonnen. Daltrajecten in deze beekdalen hebben daardoor in een niet al te ver verleden te maken gehad met tamelijk grootschalige ontgronding. Vermoedelijk werd het onbruikbare materiaal teruggestort.

In laagveengebieden in laag-Nederland is regelmatig gebruik gemaakt van het opnieuw uitgraven van petgaten voor herstel van basenrijke slaupmos-kleine zeggen vegetatie in trilveenverlandingen (via drijftillen of kraggen). Gezien de diepte van uitgraven start veenvorming hier vanuit open water. Dit heeft veel tijd nodig en heeft voornamelijk zeer geringe resultaten opgeleverd (Sarnecki et al. 2011). Verlanding vanuit open water wordt nauwelijks toegepast voor herstel van trilvenen in beekdalvenen.

3 Literatuurstudie ijzertoxiciteit van plantensoorten in laagvenen

3.1 Samenvatting

IJzertoxiciteit voor plantensoorten in grondwatergevoede beekdalvenen is onderzocht op basis van een review van wetenschappelijke literatuur en een correlatieve analyse van eigen datasets.

Beekdalvenen zijn ijzerhoudend door de aanvoer van ijzer via het grondwater en variëren sterk in hun ijzergehalte. IJzertoxiciteit wordt veroorzaakt door hoge concentraties gereduceerd ijzer (Fe^{2+}) in het porievocht. IJzertoxiciteit wordt doorgaans vastgesteld met experimenten; met correlatief veldonderzoek kunnen aanwijzingen voor toxiciteit worden opgespoord. IJzer blijkt bij lage concentraties in het porievocht ($15\text{--}100\ \mu\text{mol L}^{-1}$) al toxisch te kunnen zijn. Sterkere toxiciteitseffecten treden op bij een Fe-concentratie vanaf $500\text{--}1000\ \mu\text{mol L}^{-1}$. Gedegradeerde beekdalvenen in Nederland en Vlaanderen die vernat zijn, hebben regelmatig Fe-concentraties in de range van $1000\text{--}4000\ \mu\text{mol L}^{-1}$. Het is daarom aannemelijk dat Fe-toxiciteitseffecten een grote invloed hebben op de soortensamenstelling van de vegetatie. Onduidelijk is nog of kenmerkende mesotrafente mos- en zeggensoorten van basenminnende slaamos-kleine zeggenvegetaties gevoelig zijn voor ijzer. Dit komt in ieder geval niet naar voren uit het literatuuronderzoek. Correlatief veldonderzoek laat echter wel zien dat vele kenmerkende soorten ontbreken bij hoge Fe-concentraties in het porievocht.

Soorten met zuurstofverlies uit de wortels kunnen effecten van ijzertoxiciteit tegengaan of verminderen. Vooral soorten die zuurstof afgeven in de wortelpunten zijn beter aangepast. Voorts zou dat ook kunnen gelden voor grote, eutrafente soorten die meer luchtweefsel hebben en daardoor meer zuurstof naar hun wortels kunnen transporteren. Daarnaast kunnen soorten met hun metabolisme beter aangepast zijn aan hoge ijzergehalten.

De gevonden relaties van ijzertolerantie van soorten met indicaties voor voedselrijkdom en zuurgraad zijn echter niet eenduidig op basis van veldstudies en labexperimenten. In beekdalvenen is het ijzergehalte tevens gecorreleerd met nutriëntenrijkdom en zuurgraad, waardoor de oorzaak voor het ontbreken van kenmerkende soorten niet duidelijk is. IJzer (toxiciteit) werkt daarom samen met de nutriëntenbeschikbaarheid en zuurgraad in op de soortensamenstelling van de vegetatie.

3.2 Probleem- en vraagstelling

Bij het herstel van gedegradeerde beekdalvenen ligt de nadruk op het herstel van de oorspronkelijke hydrologische toestand (vb. vernatting, stimuleren van basenrijke kwel waar mogelijk), het tegengaan van boomopslag, en het verminderen van de nutriëntenlading (Klimkowska *et al.* 2007). Minder aandacht wordt besteed aan het feit dat venen ook vaak rijk zijn aan fytotoxische stoffen zoals gereduceerd ijzer en mangaan. Uit de pilotstudie (Aaggenbach *et al.* 2010) kwam bijvoorbeeld naar voren dat ijzertoxiciteit mogelijk een sturende rol speelt in de vegetatie-ontwikkeling van grondwater-gevoede systemen. Vooral in de toplaag van gedegradeerde en vematte

beekdalvenen kunnen ijzergehaltes opvallend hoge waarden bereiken. Veldindrukken en metingen van Aggenbach *et al.* (2010) duiden ook op een lage mosbedekking in extreem ijzerrijke venen, en vele typische slaapmossoorten voor mesotrofe basenrijke kleine zeggenvegetatie zijn afwezig. Op dit moment is het echter onduidelijk in hoeverre ijzertoxiciteit een rol speelt in de vegetatie-ontwikkeling van beekdalvenen. Het is daarbij opmerkelijk dat zowel de nationale als internationale literatuur zeer weinig nadruk legt op de mogelijke rol van fytotoxische stoffen in venen hoewel het waarschijnlijk is dat sommige moerassen meer gereguleerd worden door fytotoxiciteit dan door macronutriënten (Lamers *et al.* 2002). Zo is bijvoorbeeld al lang bekend dat verschillende plantensoorten een verschillende respons hebben op gereduceerd ijzer (Snowden and Wheeler 1993). In het veld kan dit leiden tot veranderingen in concurrentieverhouding tussen soorten.

In dit hoofdstuk staan de volgende vragen centraal:

- Wat is ijzertoxiciteit?
- Hoe kan soortspecifieke 'ijzertolerantie' bepaald worden?
- Welke hogere plant- en mossoorten zijn gevoelig/tolerant voor ijzer?
- Bij welke concentraties wordt ijzer toxisch?
- Welke functionele planteigenschappen en -kenmerken zijn gerelateerd aan ijzertolerantie?
- In welke mate zou ijzertoxiciteit een rol kunnen spelen in beekdalvenen?

Tevens worden in relatie tot de deze vragen belangrijke kennislacunes vastgesteld.

Methoden

Er is een literatuuroverzicht gemaakt van studies over ijzertoxiciteit in wetlands. Hierbij werd in de eerste plaats beroep gedaan op peer-reviewed artikels uit de Web of Knowledge database en op rapporten. Alleen resultaten die duidelijk berusten op wetenschappelijk onderzoek zijn meegenomen. Speculaties of bevindingen die niet duidelijk gestaafd zijn, zijn niet gerapporteerd. Publicaties over dit onderwerp blijken schaars en slechts fragmentarisch beschikbaar.

Ter aanvulling op de literatuurstudie zijn velddata uit deze studie gecombineerd met de dataset van de pilotstudie in beekdalvenen van Aggenbach *et al.* (2010). Het doel is om een correlatieve ranking te creëren van ijzertoleranties van typische laagveensoorten (totaal = 36 meetsites). Hierbij is gekozen voor een aanpak van presentie-absentie van soorten uit vegetatie-opnamen in relatie tot gemeten ijzerconcentraties in het porievocht. Vaatplanten die op minder dan 5 meetsites zijn aangetroffen, zijn uit de dataset gelaten. Voor mossen is deze grens vanwege de zeldzaamheid van vele soorten noodgedwongen verlaagd naar het voorkomen in minstens 3 opnamen. Na het berekenen van de ijzer-ranges per soort (weergegeven in boxplots) zijn de soorten gerangschikt op basis van het derde kwartiel. Dit omdat het mediane voorkomen bij hogere ijzergehaltes (=derde kwartiel) meer indicatief is voor ijzertolerantie dan de mediaan.

3.3 IJzer in beekdalvenen

Onder natuurlijk omstandigheden komt ijzer voornamelijk voor als element in primaire en secundaire mineralen, wateroplosbaar ijzer, en ijzer dat rechtstreeks uitwisselbaar is met het kationenadsorptiecomplex. Globaal bestaat het als twee alternatieve vormen: geoxideerd ijzer (driewaardig, Fe^{3+}), wat voornamelijk in aerobe milieus voorkomt, en gereduceerd ijzer (tweewaardig, Fe^{2+}), wat voornamelijk in anaerobe milieus voorkomt (Todorova *et al.* 2005, Van Bodegom *et al.* 2005). Terwijl Fe^{3+} doorgaans immobiel is, kan Fe^{2+} zeer beweeglijk zijn op voorwaarde dat het niet gebonden wordt aan sulfiden, carbonaten, orthofosfaat of andere negatief geladen deeltjes in de bodem zoals klei of organisch materiaal (Xing and Liu 2011). De sterkte

en de aard van de bindingen is afhankelijk van andere variabelen waaronder pH en temperatuur.

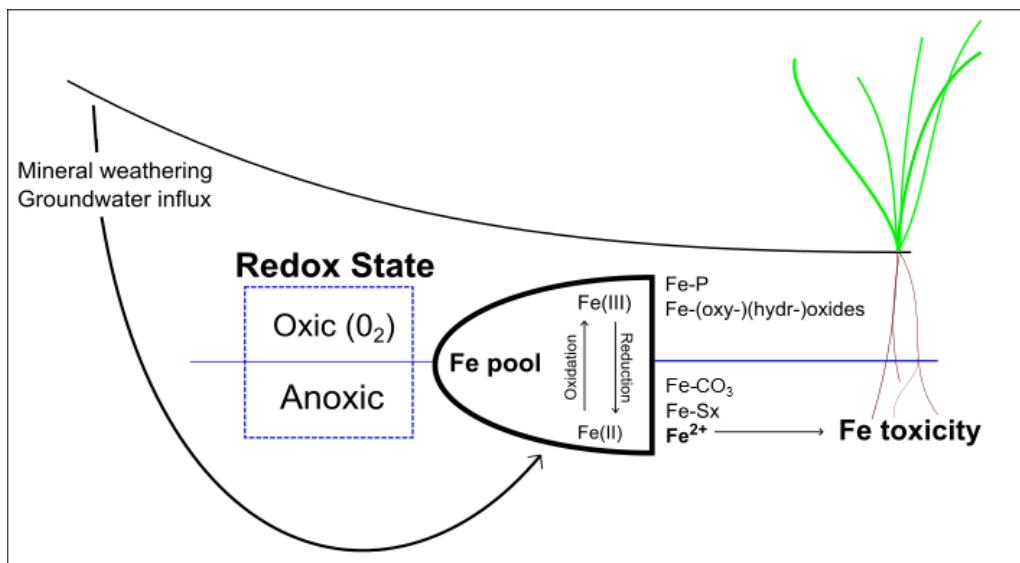
IJzer wordt opgelost in het grondwater en wordt in de tweewaardige vorm naar beekdalvenen aangevoerd. Afhankelijk van het ijzergehalte, zuurgraad en de redoxcapaciteit van het watervoerende pakket is grondwater van nature weinig of veel verrijkt met ijzer. Een lage pH en een hoge reductiecapaciteit van de bodem bevordert de oplossing van ijzer. Fe^{2+} oxideert in contact met zuurstof. Dit geeft het oppervlaktewater op maaiveld en ook drooggevalen bodems een typische rode kleur (Foto 1). Paragraaf 2.5 beschrijft de vormen waarin ijzer in beekdalvenen voorkomt. Tevens wordt hier beschreven welke processen bij de vorming van diverse ijzermaneralen en ook bij accumulatie van ijzer een rol spelen. Hoge ijzergehalten in het porievocht van beekdalvenen worden niet alleen bepaald door het ijzergehalte van het toestromende grondwater, maar juist ook in sterke mate door chemische processen in de toplaag. Reductie van geoxideerd ijzer vanuit een grote ijzerpool in de bodem kan leiden tot (zeer) hoge ijzergehalten in het porievocht (tot enkele mmol L^{-1}).

IJzer is een cruciale bouwstof voor plantengroei, maar planten hebben het slechts in minimale hoeveelheden nodig. Wanneer tweewaardig ijzer in de toplaag overmatig aanwezig is, dan kan dit snel leiden tot overmatige opname en fytotoxiciteit (Figuur 6). Dit geldt ook voor stoffen zoals mangaan (Mn^{2+}) en zwavel in de vorm van vrije sulfiden (S^{2-} , HS^- , S_2). In natte bodems en moerassen is Fe^{2+} - Fe^{3+} kwantitatief doorgaans het belangrijkste redoxkoppel (van Bodegom *et al.* 2003, Van Bodegom *et al.* 2005, Küsel *et al.* 2008). In open-water systemen zoals oceanen is ijzer daarentegen vaak een limiterend nutriënt (Pehkonen 1995).



Foto 1: IJzeroxidatie in de vallei van de Zwarte Beek (België).

Photo 1: Iron oxidation in the valley of the Zwarte Beek (Belgium)



Figuur 6: vereenvoudigde representatie van de belangrijkste processen omtrent ijzerchemie en -toxiciteit in grondwater-gevoede venen.

Figure 6: simplified representation of main iron-related processes in fens

3.4 Wat is ijzertoxiciteit?

Een schijnbaar negatieve invloed van ijzer op de vitaliteit van planten kan het gevolg zijn van "directe ijzertoxiciteit" (d.w.z., ijzer is bij overmatige opname rechtstreeks schadelijk voor de plant) of "indirecte ijzergevoeligheid" (d.w.z., de interacties van ijzer met de abiotische omgeving van de plant hebben een negatief effect op de vitaliteit van de plant). In deze literatuurstudie wordt enkel directe toxiciteit besproken.

De mate waarin een plant ijzer in het weefsel accumuleert hangt grotendeels af van de concentratie aan vrij of uitwisselbaar Fe^{2+} in de bodem, de transpiratiesnelheid van de plant en de mate waarin de plant ijzeropname kan tegengaan, bijvoorbeeld door oxidatie van de wortelzone (Laan *et al.* 1989a, Laan *et al.* 1989b). Een overmaat aan ijzeropname leidt tot een breed scala aan symptomen waaronder bladverkleuring, weefselnecrose, een gereduceerd wortelstelsel, of een verminderde groeisnelheid. Een overzicht van symptomen is te vinden in Snowden en Wheeler (1993, 1995).



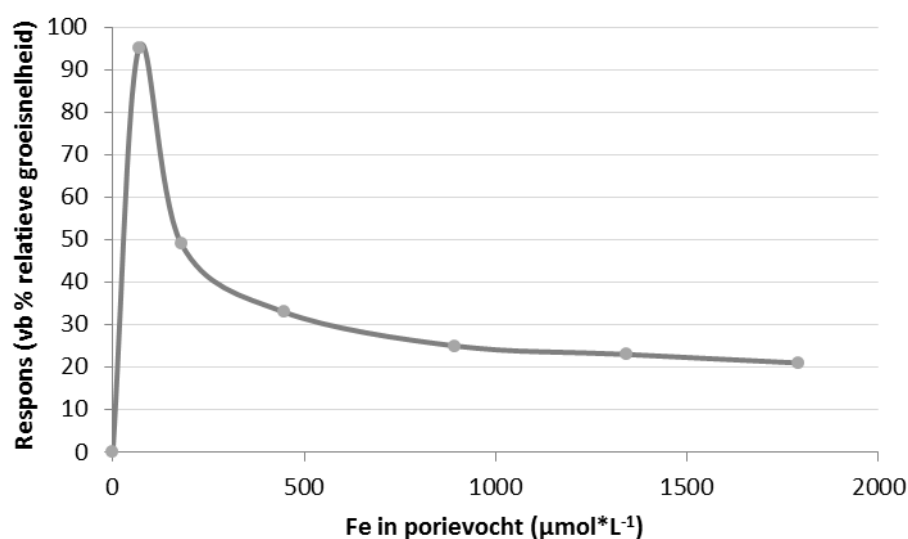
Foto 2: Necrose-verschijnselen (zwarte vlekken) op Gele Iis in een ijzerrijk beekdalveen (Zwarte Beek). Deze verschijnselen zijn mogelijk veroorzaakt door ijzertoxiciteit.

Photo 2: Necrosis (black spots) on the leaves of Iris pseudacorus in an iron-rich fen (Zwarte Beek). These effects are possibly caused by iron toxicity.

Uit experimentele proeven met ijzertoeiening is gebleken dat deze symptomen zich veelal snel ontwikkelen. Dit suggereert dat ijzer direct toxisch is (Wheeler *et al.* 1985, Snowden and Wheeler 1995). De precieze mechanismen achter directe ijzertoxiciteit hebben te maken met het verstoren van de eiwitsynthese en fotosynthese (effect op chlorofyl-vorming). Gezien de beperkte relevantie voor het ecosysteemniveau wordt verder niet ingegaan op deze interne plant-fysiologische processen.

3.5 Soortspecifieke ijzergevoeligheid

Elke plantsoort heeft een optimumcurve waarbij relatieve groeisnelheid een functie is van de concentratie beschikbaar Fe^{2+} . Bij te lage alsook te hoge concentraties is de groei vertraagd of kan de plant zelfs afsterven (respectievelijk Fe-deficiëntie en Fe-toxiciteit). Aangezien planten ijzer slechts nodig hebben in zeer kleine hoeveelheden, hebben dergelijke curves doorgaans een poisson-verdeling (Figuur 7, naar Snowden and Wheeler 1993). Het optimum treedt dan op bij een relatief laag ijzergehalte. In een ijzerrijk veen betekent dit dat zowel ijzertoxiciteit als interspecifieke concurrentie ervoor kunnen zorgen dat ijzergevoelige plantensoorten verdwijnen.



Figuur 7: Hypothetische groeirespons van matig ijzergevoelige soorten met toenemende ijzerconcentraties in het porievocht (Gebaseerd op Snowden en Wheeler 1993).

Figure 7: Hypothetical growth response curve of moderately iron-sensitive species at different iron concentrations in the pore water (based on Snowden and Wheeler 1993).

Methoden in het bepalen van soortspecifieke ijzergevoeligheid

IJzertoxiciteit is in de eerste plaats goed gedocumenteerd voor rijst (en de vele cultivars) in het kader van de globale voedselvoorziening (Fageria and Rabelo 1987, Audebert and Sahrawat 2000, Pathirana *et al.* 2002). Opvallend weinig studies daarentegen hebben zich gericht op het experimenteel screenen van individuele wetland-soorten op hun ijzergevoeligheid of -tolerantie (Rozema *et al.* 1985, Laan *et al.* 1991, Snowden and Wheeler 1993, 1995), ondanks het belang van ijzer in grondwater-gevoede wetlands. Voor West-Europese laagvenen is de studie van Snowden en Wheeler (1993) veruit het meest uitgebreid: 43 typische veensoorten werden hier experimenteel getest op hun ijzergevoeligheid. Het betreffende onderzoek is gebaseerd op het experimenteel toedienen van toenemende concentraties opgelost ijzer aan verschillende plantensoorten. Andere studies omtrent toxiciteit zijn eerder beschrijvend (Lucassen *et al.* 2000). Het klaarblijkelijke gebrek aan ijzertolerantie-studies is wellicht te verklaren door onderstaande problemen:

- Er bestaat geen universele standaard voor de bepaling en kwantificering van de mate van soortspecifieke ijzergevoeligheid.
- Experimenten met ijzertoediening worden gekenmerkt door verschillen in de vorm van het toegediende ijzer (bv. FeSO_4 , FeCl_2), wat dan weer een effect kan hebben op de plantrespons.
- Resultaten van experimenten met ijzertoediening (bijvoorbeeld via hydrocultuur) op soortniveau kunnen niet zomaar geëxtrapoleerd worden naar het voorkomen van de soort onder natuurlijke omstandigheden omdat andere factoren hier een rol spelen (vb. de aanwezigheid van fosfaten en sulfiden, in bodems wel oxidatie van de rhizosfeer door optreden door zuurstofafgifte uit wortels in wetlandbodems, in hydrocultuur geen oxidatie van de rhizosfeer door sterke menging van het water, verschillen in redoxpotentiaal, concurrentie met andere soorten).
- De classificatie van soorten in groepen van ijzergevoeligheid is afhankelijk van de lengte van de droog/nat gradiënt van de bestudeerde soorten. Bijvoorbeeld, soorten die als "ijzergevoelig" worden geclassificeerd in één studie binnen een pool van wetland soorten, worden al snel als "ijzertolerant" geclassificeerd in

een andere studie binnen een pool van alle soorten van de hele droog/nat gradiënt.

- Leeftijden van de experimentele units spelen een rol: zaailingen zijn doorgaans meer gevoelig voor opgeloste metalen dan oudere individuen (Foy *et al.* 1978).
- In het veld worden doorgaans totaalconcentraties aan ijzer in het porievocht bepaald. De concentraties worden dan gecorreleerd met het voorkomen van een soort. Totaalconcentraties hoeven echter niet gelijk te zijn aan voor planten beschikbare concentraties Fe^{2+} ; ook onder gereduceerde omstandigheden zal een deel van gemeten ijzer als Fe^{3+} aanwezig zijn. Dit laatste is vooral het geval in water met een lage pH. In water met een hogere pH is het vrije ijzer vooral als Fe^{2+} aanwezig (Appelo & Postma 2005).
- Directe toxiciteitseffecten kunnen niet zondermeer gescheiden worden van mogelijk indirecte effecten (vb. P-deficiëntie door Fe-P binding).

3.6 Bij welke concentraties wordt ijzer toxisch?

Toxiciteitseffecten kunnen al voorkomen bij relatief lage concentraties van opgelost ijzer. Tabel 3 geeft een overzicht van kritieke ijzerwaardes voor verschillende soorten hogere planten op basis van de literatuurstudie.

Tabel 3: Overzicht van soorten en kritieke ijzerconcentraties.

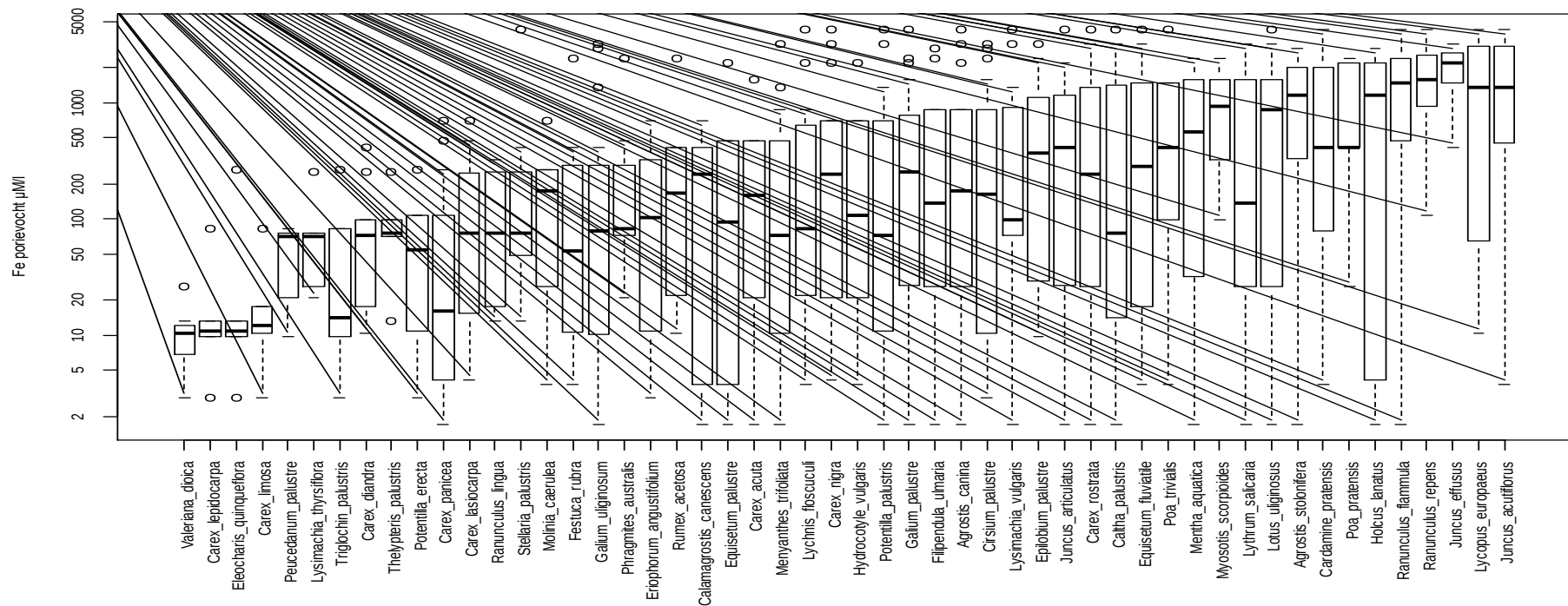
Table 3: Species and critical iron concentrations

Studie	Soorten	Kritieke concentratie opgelost Fe ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	Respons	Methode
Snowden en Wheeler 1993	43 laagveen-soorten + rijst	179 - 1790	Ijzergevoelige soorten tot 60% reductie in relatieve groeisnelheid al bij 179 $\mu\text{mol/l}$. Bijna alle 44 geteste soorten negatief beïnvloed bij 1790 $\mu\text{mol/l}$.	Experimentele screening van zaailingen in hydrocultuur. IJzertoediening (FeSO_4)
Rozema <i>et al.</i> 1985	13 zouttolerante-soorten	100 - 1000	Ijzergevoelige soorten al bij 100 $\mu\text{mol/l}$ beïnvloed. 1000 $\mu\text{mol/l}$ was sterk differentiërend.	Experimentele screening van zaailingen en stekken in hydrocultuur. IJzertoediening (Fe-EDTA)
Batty en Younger 2003	<i>Phragmites australis</i>	17.9 - 35.8	Groeisnelheid neemt significant af vanaf 17.9 $\mu\text{mol/l}$.	Experimentele screening van zaailingen in hydrocultuur. IJzertoediening ($\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$)
Van der Welle <i>et al.</i> 2006	<i>Potamogeton acutifolius</i>	127	127 $\mu\text{mol/l}$ leidt tot lager relatief drooggewicht.	Experimentele screening van getransplanteerde planten in sediment-containers. IJzertoediening (FeCl_2)
Lucassen <i>et al.</i> 2000	<i>Glyceria fluitans</i>	2616	2616 $\mu\text{mol/l}$ leidt tot necrose en sterfte.	Veldmonsters. Porievocht Fe-totaal-waardes met ICP.
Wheeler <i>et al.</i> 1985	<i>Epilobium hirsutum</i> , <i>Juncus subnodulosus</i>	68 - 895	68 - 895 $\mu\text{mol/l}$ resulteert in lagere drooggewichten bij beide soorten. 1790 - 3581 $\mu\text{mol/l}$ leidt tot necrose en sterfte.	Experimentele screening van zaailingen in hydrocultuur. IJzertoediening (FeSO_4)
Laan <i>et al.</i> 1991	3 <i>Rumex</i> -soorten	750	Een afname in biomassa en ontwikkeling van necrose vindt plaats vanaf 750 $\mu\text{mol/l}$ in hydrocultuur. Maar, geen afname in biomassa bij planten in sediment, wel necrotische plekken.	Experimentele screening van zaailingen in hydrocultuur en in sediment. IJzertoediening (FeCl_2)

Uit Tabel 3 blijkt dat ijzer al in vrij lage concentraties een toxische rol zou kunnen spelen in wetlands. Concentraties vanaf 17.9 $\mu\text{mol Fe L}^{-1}$ blijken voldoende om de vitaliteit van bepaalde wetland soorten te beperken. Concentraties vanaf 1000-2000 $\mu\text{M Fe L}^{-1}$ leiden tot necrose en sterfte, zelfs bij soorten die typisch zijn voor zeer natte milieus. Hier moet wel vermeld worden dat het effect van ijzer in hydrocultuur overschat kan worden omdat planten in deze omstandigheden mogelijk niet optimaal hun rhizosfeer kunnen oxideren (Laan *et al.* 1991).

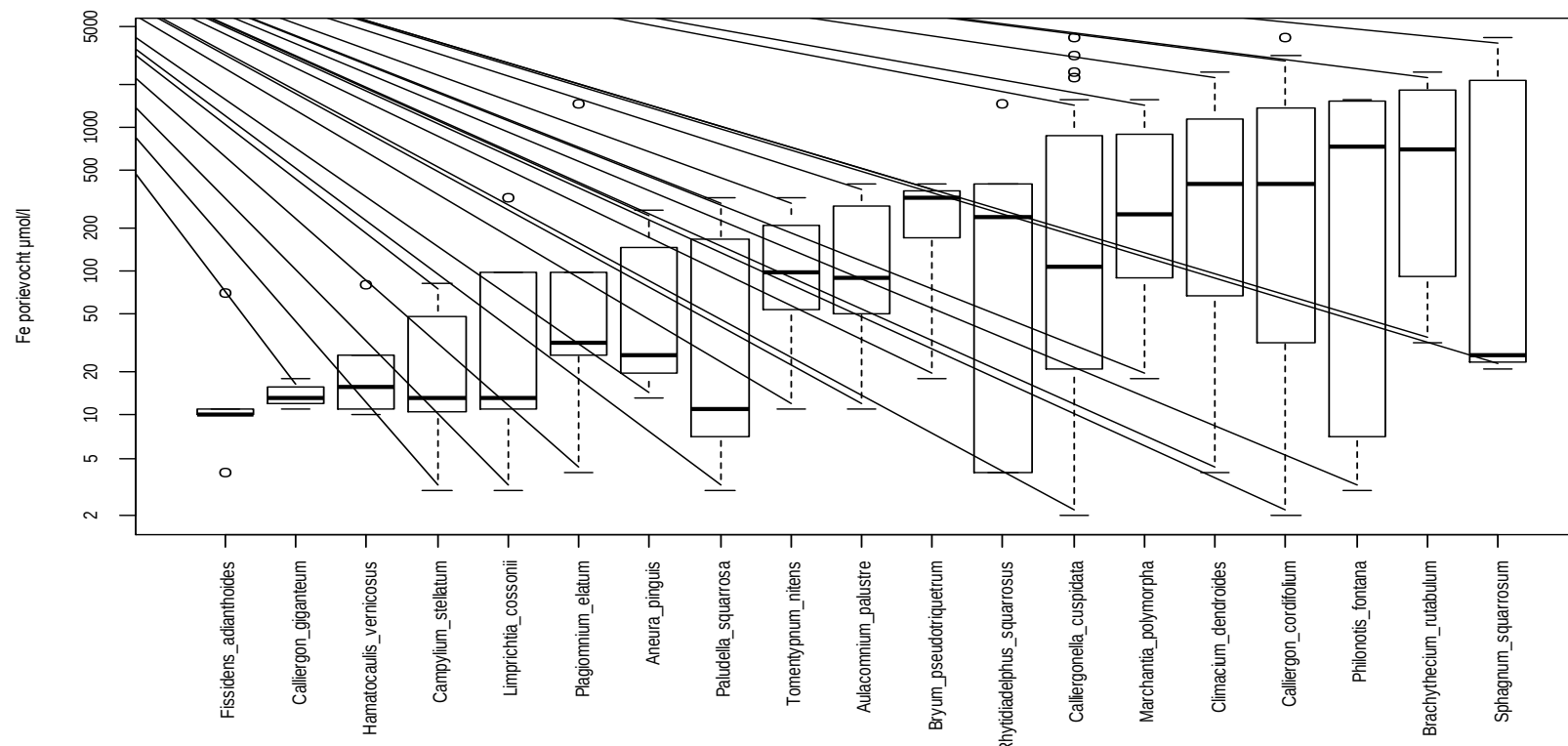
De correlatieve ranking op basis van soortvoorkomen in relatie tot ijzergehalten in onze eigen dataset laat tevens een sterke differentiatie tussen soorten zien (Figuur 8). Kleine zeggen-soorten waaronder *Carex limosa*, *Carex lepidocarpa* en *Carex panicea* zijn zelden of nooit gevonden in venen met hogere ijzerconcentraties in het porievocht ($> 100 \mu\text{mol L}^{-1}$). Soorten die wel vaak voorkomen bij hoge Fe concentraties, en hier zelfs hun optimum lijken te hebben, zijn *Carex rostrata*, *Juncus effuses*, *J. acutiflorus*, *J. articulatus*, en *Ranunculus*-soorten. Bij de mossen zijn *Brachythecium rutabulum*, *Climacium dendroides*, *Philonotis fontana*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata* en *Marchantia polymorpha* opvallend aanwezig bij hoge ijzergehalteconcentraties. Opvallend is ook de aanwezigheid van *Sphagnum squarrosum* in dit lijstje. Deze soort is onder andere in de ijzerrijke vallei van de zwarte beek gevonden. Zeldzamere doelsoorten waaronder *Hamatocaulis vernicosus*, *Campylium stellatum*, *Calliergon giganteum* en *Limprichtia cossonii* zijn bijna uitsluitend aangetroffen bij wat lagere Fe-gehalten (Optimum tussen $5-50 \mu\text{mol L}^{-1}$).

Voor mossen is betrouwbare literatuur over ijzertoxiciteit ontoereikend. Slechts sporadisch zijn correlaties vermeld tussen ijzergehalten en soortvoorkomen. In diverse studies naar het voorkomen van het zeldzame *Hamatocaulis vernicosus* komt bijvoorbeeld naar voren dat deze soort typisch is voor een range van lage ijzergehalten ($2-40 \mu\text{mol L}^{-1}$) (Hedenas and Eldenas 2007, Štechová *et al.* 2012). Dit komt overeen met het patroon in onze dataset.



Figuur 8: Voorkomen van hogere planten in relatie tot Fe-concentraties in het porievocht ($\mu\text{mol L}^{-1}$) op basis van de dataset van dit onderzoek en die van Aggenbach et al. (2010). De boxplots geven de volgende waarden weer: mediaan (zwarte lijn), 1^e en 3^e kwartiel (onder- en bovengrens van rechthoek), minimum en maximum (stippellijnen) en uitschieters (punten).

Figure 8: Occurrence of vascular plant species in relation to pore water iron concentrations ($\mu\text{mol L}^{-1}$), based on data from the present study and data from Aggenbach et al. (2010). The boxplots indicate the following: median (black line), 1st and 3rd quartile (upper and lower border of the rectangle), minimum and maximum (dotted lines) and extremes (points).

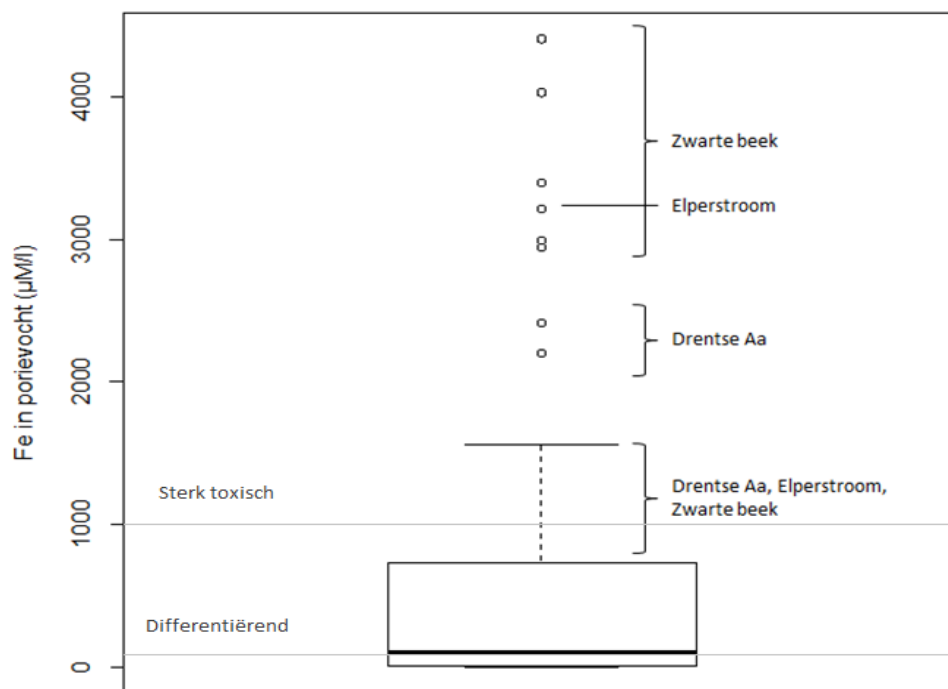


Figuur 9: Voorkomen van mossoorten in relatie tot Fe-concentraties ($\mu\text{mol L}^{-1}$) in het porievocht op basis van de dataset van dit onderzoek en die van Aggenbach et al. (2010). De boxplots geven de volgende waarden weer: mediaan (zwarte lijn), 1^e en 3^e kwartiel (onder- en bovengrens van rechthoek), minimum en maximum (stippellijnen), en uitschieters (punten).

Figure 9: Occurrence of mosses in relation to pore water iron concentrations ($\mu\text{mol L}^{-1}$), based on data from the present study and data from Aggenbach et al. (2010). The boxplots indicate the following: median (black line), 1st and 3rd quartile (upper and lower border of the rectangle), minimum and maximum (dotted lines) and extremes (points).

Op basis van de geraadpleegde literatuur en de eigen data kunnen we stellen dat relatief lage concentraties van ijzer in het porievocht van de wortelzone ($15 - 100 \mu\text{mol L}^{-1}$) al een differentiërend effect kunnen hebben, waarbij ijzergevoelige soorten nadeel ondervinden ten opzichte van meer ijzertolerante soorten. Bij hogere waarden vanaf $> 500 - 1000 \mu\text{mol Fe L}^{-1}$ speelt ijzertoxiciteit zo goed als zeker altijd een rol (o.a. necrose) en valt het te verwachten dat ijzergevoelige soorten nauwelijks nog voorkomen.

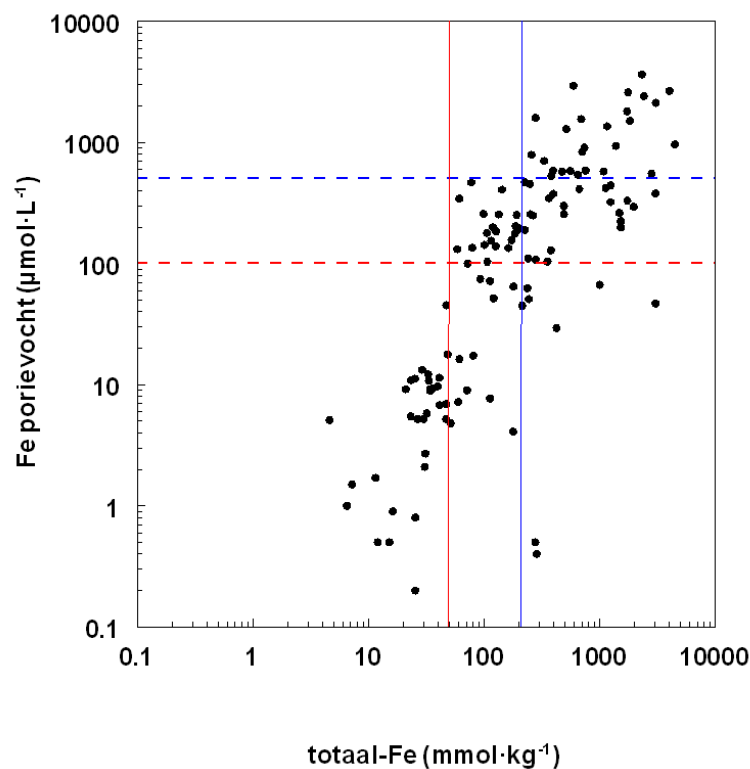
Als we de range ($>100 \mu\text{mol L}^{-1}$) vergelijken met porievochtwaarden in de toplaag van beekdalvenen die bemonsterd zijn in deze studie en in de pilotstudie van Aggenbach *et al.* (2010), dan lijkt het waarschijnlijk dat ijzertoxiciteit in diverse Nederlandse beekdalen een rol speelt. Dit betreft de vernatte delen van de Drentse Aa, de Elperstroom en in Vlaanderen is dat ook het geval in de zeer ijzerrijke Zwarte Beek vallei (Figuur 10). De ijzergehalten in het porievocht van de toplaag van ongestoorde referentiegebieden liggen allemaal binnen de range van 10 tot (maximaal) $250 \mu\text{mol L}^{-1}$.



Figuur 10: Boxplot van ijzerconcentraties in het porievocht ($\mu\text{mol L}^{-1}$) van de toplaag in grondwatergevoede venen in Nederland, België en Polen ($n = 58$). De range waarin ijzerconcentraties mogelijk sterk toxisch zijn, is weergegeven met een horizontale lijn. De boxplot geeft de volgende waarden weer: mediaan (zwarte lijn), 1^e en 3^e kwartiel (onder- en bovengrens van rechthoek), minimum en maximum (stippellijnen), en uitschieters (punten).

Figure 10. Boxplot of iron concentrations in the (top soil) pore water in groundwater-fed fens in the Netherlands, Belgium and Poland ($n=58$). The range in which iron concentrations may be toxic is indicated with a horizontal line. The boxplot indicates the following: median (black line), 1st and 3rd quartile (upper and lower border of the rectangle), minimum and maximum (dotted lines) and extremes (points).

In Figuur 11 zijn totaal-Fe-gehalten in de bodem van de toplaag uitgezet tegen Fe-concentraties in het bodemvocht van alle monsterplekken uit deze studie. Op deze manier kan worden geschat bij welke ijzerconcentraties in de bodem ijzertoxiciteit vermoedelijk een rol zal spelen bij vernatting. Fe-concentratie van het porievocht is sterk gecorreleerd met Fe_{totaal} in de bodem ($r = 0.81$, $p < 0.001$). Uit de gevonden relatie kan worden afgeleid dat (zeer) toxische ijzerconcentraties in het porievocht ($> 500\text{--}1000 \mu\text{mol L}^{-1}$) te verwachten zijn bij Fe-bodem gehalten $> 200 \text{ mmol kg}^{-1}$. IJzergehalten die differentiërend zijn ($> 100 \mu\text{mol L}^{-1}$) treden al op bij een totaal-Fe-gehalte van $> 50 \text{ mmol kg}^{-1}$. Er is echter wel een grote spreiding te zien van porievocht Fe-gehalte bij gelijke Fe_{totaal} . Deels kan dit verklaard worden door verschillen in waterstand tussen de locaties tijdens de bemonstering. Op een aantal locaties bevond de grondwaterstand zich toen enige decimeters onder maaiveld. Door oxidatie van gereduceerd ijzer in de toplaag konden deze locaties met een ijzerrijke bodem toch een laag Fe-gehalte in het porievocht hebben.



Figuur 11: IJzer in het porievocht in relatie tot ijzergehalten van de bodem. De blauwe lijn geeft de grens van ijzer in de bodem weer waarbij ijzertoxiciteit zeer waarschijnlijk een grote rol zal spelen bij vernatting. De rode lijn geeft de grens waarde waarboven ijzergehalte in de bodem waarbij ijzertoxiciteit differentiërend kan zijn voor de vegetatie.

Figure 11. Pore water iron concentration in relation to soil iron content. The blue vertical line indicates the threshold at which iron toxicity is likely to occur for most species. The red line indicates the threshold at which more sensitive species may disappear.

3.7 IJzergevoeligheid en planteigenschappen

Een belangrijke vraag in relatie tot ijzertoxiciteit is welke eigenschappen een plant in staat stellen om te overleven bij hoge ijzerconcentraties.

3.7.1 Radiaal zuurstofverlies uit de wortels

IJzertolerantie wordt al sinds langere tijd gerelateerd aan de vorming van Fe-oxiden op plantenwortels (Snowden and Wheeler 1993). Uit een studie op ijzerrijke locaties in een vernat hooiland bleek dat wortelplakken tot 9.4 keer hogere concentraties aan ijzer bevatten dan wortelplakken in minder ijzerrijke locaties. Dit wijst er op dat ijzer wordt neergeslagen op de wortels (Lucassen *et al.* 2000). Dergelijke wortelplakken bestaan voornamelijk uit ijzer(oxyhydr-)oxiden, wat het gevolg is van zuurstoftransport door de plant en radiaal zuurstofverlies via de wortels (Laan *et al.* 1989a, Laan *et al.* 1989b, Laan *et al.* 1991, Begg *et al.* 1994, Christensen *et al.* 1997). Bepaalde soorten zijn zelfs in staat om hun aerenchym, wortelporositeit en worteldiameter te vergroten bij blootstelling aan een gereduceerd milieu (Visser *et al.* 2000a, Visser *et al.* 2000b). Radiaal zuurstofverlies verklaart mogelijk waarom soorten met veel luchtwoefsel zoals *Equisetum fluvatile* en *Carex rostrata* vaak domineren op ijzerrijke locaties (Foto 3).



Foto 3: Een gedegradieerd ijzerrijk laagveen in de Drentse Aa. De kruidlaag wordt gedomineerd door *Carex rostrata*, *Equisetum fluvatile* en *Juncus* spp. De moslaag is een mix van *Calliergonella cuspidata*, *Calliergon cordifolium* en *Brachythecium rutabelum*.

Photo 3: A degraded iron-rich fen in the Drentse Aa. The herb layer is dominated by *Carex rostrata*, *Equisetum fluvatile* and *Juncus* spp. The moss layer is a mix of *Calliergonella cuspidata*, *Calliergon cordifolium* and *Brachythecium rutabelum*.

IJzeroxidatie op de wortels kan het gevolg zijn van directe chemische oxidatie, maar kan ook het gevolg zijn van oxidatie die gemedieerd wordt door micro-organismen (Emerson *et al.* 1999, Weiss *et al.* 2003, Armstrong *et al.* 2006). Verder blijkt dat de exacte locatie van het zuurstofverlies belangrijker is dan de kwantiteit: veel zuurstofverlies over de hele lengte van de wortel kan al snel leiden tot zuurstoftekort aan de worteltop waardoor de plant nog steeds toxische hoeveelheden ijzer kan opnemen (Visser *et al.* 2000b, Deng *et al.* 2009). De huidige hypothese is dat ijzertolerante soorten een barrière vormen tegen zuurstofverlies aan de basale kant van de wortel. Hierdoor wordt de zuurstof rechtstreeks geleid naar de apex (Deng *et al.* 2009), en kan de wortel dieper in de bodem penetreren (Moller and Sand-Jensen 2008).

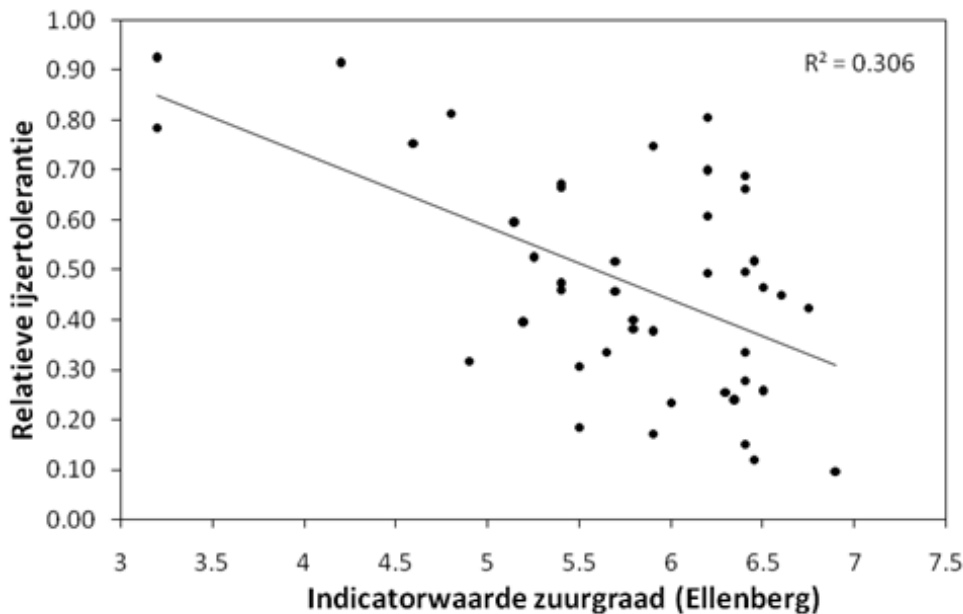
3.7.2 Interne mechanismen

Oxidatieve uitsluiting wordt vaak gezien als het belangrijkste mechanisme voor ijzertolerantie (Rozema *et al.* 1985, Begg *et al.* 1994, Batty and Younger 2003, van der Welle *et al.* 2007), maar dit proces is op zichzelf onvoldoende om ijzertolerantie compleet te verklaren. Sommige soorten kunnen beter dan andere soorten omgaan met hogere concentraties van ijzer in het weefsel (Snowden and Wheeler 1993). Dit wijst sterk in de richting van een bijkomend intern mechanisme dat detoxificatie toelaat (Deng *et al.* 2009). Dit wordt gestaafd door het feit dat een goed ontwikkelde wortelporositeit en aerenchym niet altijd leidt tot betere prestaties onder ijzerrijke omstandigheden (Rozema *et al.* 1985). Voor rijst is bijvoorbeeld ook bekend dat de mate van ijzertolerantie afhankelijk is van het genotype van de rijst; het ene ras is beter aangepast dan het andere ras (Sahrawat 2004). Deng *et al.* (2009) vonden daarbij dat metaaltolerante soorten ook hogere concentraties van lignine en suberine in de wortels hadden, met dicht op elkaar gestapelde cellen in de buitenste cortex. Dit zou op zichzelf ook een barrière kunnen vormen voor metaalopname, met name langs de basale zijde van de wortels.

3.7.3 Relatie soorteigenschappen en ijzertolerantie

De SynBioSys-database (Hennekens *et al.* 2010) laat toe om soort-specifieke Ellenberg indicatorwaarden te extraheren (vocht, voedselrijkdom, zuurgraad). Deze waarden kunnen vervolgens gecorreleerd worden met de ijzertolerantie-indices van Snowden en Wheeler (1993). Op deze manier kan een globaal beeld geschetst worden van het 'profiel' van een ijzertolerante soort.

Twee parameters blijken significant negatief gecorreleerd met de ijzertolerantie-indices van Snowden en Wheeler: voedselrijkdom ($r = -0.42$, $df = 41$, $p < 0.01$) en zuurgraad ($r = -0.62$, $df = 41$, $p < 0.001$). De negatieve correlatie tussen de Ellenberg-waarde voor voedselrijkdom en ijzertolerantie komt overeen met de bevinding van Snowden en Wheeler dat traag groeiende (oligo- en mesotrofe) soorten het minst ijzergevoelig zijn (Snowden and Wheeler 1993). Interessant is de negatieve correlatie tussen de ijzertolerantie van een soort en de indicatorwaarde voor zuurgraad van de bodem. Zuurtolerante soorten lijken hier doorgaans ook meer tolerant tegen hogere concentraties aan opgelost ijzer (Figuur 12). In een lineair regressiemodel met voorwaartse selectie van variabelen wordt zuurgraad geselecteerd als verklarende variabele voor ijzertolerantie ($R^2 = 0.3$). Een mogelijke verklaring is dan de oxidatie van ijzer door zuurstofuitscheiding. Tijdens deze oxidatiereactie komen H^+ ionen vrij waardoor de rhizosfeer verzuurt. Dit vereist mogelijk een hogere zuurtolerantie van de betreffende soorten.



Figuur 12: Soortspecifieke indices voor ijzertolerantie (Snowden and Wheeler 1993) uitgezet tegen Ellenberg indicatorwaardes voor zuurgraad.

Figure 12: Species-specific indices for iron tolerance (Snowden and Wheeler 1993) in relation to Ellenberg indicator values for acidity.

Eenzelfde analyse is gedaan op basis van de correlatieve ranking op onze eigen dataset. Hier komt echter een positieve correlatie naar voren tussen de Fe-tolerantie van een soort (= Fe-waarde van derde kwartiel) en de indicatie voor voedselrijkdom ($r = 0.53$, $df = 50$, $p < 0.001$). Een positieve, lage correlatie is ook gevonden voor de Fe-tolerantie van een soort en de indicatie voor pH ($r = 0.33$, $df = 50$, $p < 0.05$). Dit betekent dat eutrafente soorten die typisch zijn voor basische milieus meer ijzertolerant zijn. Deze resultaten staan dus in contrast met de resultaten van Snowden en Wheeler, en geven aan dat er mogelijk grote verschillen bestaan tussen ijzertoleranties op basis van hydrocultuur en werkelijk soortvoorkomen in het veld. Het is echter goed mogelijk dat grote helofyten een groter zuurstoftransport kunnen realiseren dan kleine helofyten en daarmee beter bestand zijn tegen hoge porievocht ijzerconcentraties. Omdat grote helofyten doorgaans bestaan uit eutrafente soorten en kleine helofyten een voorkeur hebben voor nutriëntenarme bodems, zou ijzertolerantie samen kunnen hangen met de indicatie voor voedselrijkdom. Een andere voor de hand liggende verklaring voor de positieve correlatie tussen Fe-tolerantie en indicatie voor voedselrijkdom kan zijn dat in beekdalvenen de ijzerrijkdom gecorreleerd is met de nutriëntenrijkdom. In de dataset van de pilotstudie (Aggenbach *et al.* 2010) is dat het geval voor anorganisch P en N. Het patroon van de Fe-tolerantie met de zuurgraadindicatie kan te maken hebben met alkalinisatie die geassocieerd is met hoge Fe-concentraties van het porievocht. Uit de studie van Aggenbach *et al.* (2010) blijkt dat de gemeten alkaliniteit in ijzerrijke venen hoger is dan de carbonaat-alkaliniteit (berekend als $2 \times (Ca + Mg)$; concentraties in $\mu\text{mol L}^{-1}$). Dit 'overschot' aan alkaliniteit is gecorreleerd met het ijzergehalte in het porievocht en kan verklaard worden door alkalinisatie die optreedt bij de reductie van Fe^{3+} .

3.8 Conclusies

Planten hebben ijzer slechts in kleine hoeveelheden nodig waardoor in grondwatergevoede venen een ijzertekort voor planten niet speelt. Lage concentraties opgelost ijzer in het porievocht vanaf $15\text{--}100\ \mu\text{mol L}^{-1}$ lijken al voldoende hoog om een negatief effect te hebben op de groei en het voorkomen van ijzergevoelige soorten, en concentraties vanaf $500\text{--}1000\ \mu\text{mol L}^{-1}$ blijken sterk fytotoxisch voor een range soorten. Enige voorzichtigheid is wel geboden bij de interpretatie van deze resultaten omdat deze grenswaarden deels zijn bepaald met experimenten in hydrocultuur. Experimenten kunnen de grenswaarden overschatten omdat planten in hydroculturen niet of minder goed in staat zijn hun rhizosfeer te oxideren zodat Fe^{2+} neerslaat naar Fe^{3+} .

Uit de correlatieve analyse van de eigen velddataset is gebleken dat doelsoorten van mesotrafente, basenrijke slaapmos-kleine zeggen vegetaties (o.a. *Carex limosa*, *Carex lepidocarpa*, *Carex panicea*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Campyllum stellatum*, *Calliergon giganteum* en *Limprichtia cossonii*) zelden tot nooit gevonden zijn bij hoge ijzerconcentraties ($> 100\ \mu\text{mol L}^{-1}$) in het porievocht. Dit geeft aan dat Fe-toxiciteit mogelijk een limiterende factor is voor de vestiging van kenmerkende soorten. Deze hypothese kan echter alleen maar met zekerheid worden getest a.d.h.v. inbrengexperimenten (zie hoofdstuk 1.1). Vooral in de ijzerrijke locaties van de Drentse Aa en Elperstroom in Nederland en de Zwarte Beek in Vlaanderen, bereiken ijzerconcentraties in het porievocht vaak extreem hoge waarden ($1000\text{--}4000\ \mu\text{mol L}^{-1}$). Dit is ver boven de grenswaarde waar sterke toxiciteit optreedt. IJzertoxiciteit voor planten speelt daarom in deze venen een grote rol.

Soorten met zuurstofverlies uit de wortels kunnen ijzertoxiciteitseffecten tegengaan of verminderen. Vooral soorten die zuurstof afgeven in de wortelpunten zijn beter aangepast. Voorts zou dat ook kunnen gelden voor grote, eutrafente soorten die meer luchtweefsel hebben en daardoor meer zuurstof naar hun wortels kunnen transporteren. Daarnaast kunnen soorten met hun metabolisme beter aangepast zijn aan hoge ijzergehalten.

De gevonden relaties van ijzertolerantie van soorten met indicaties voor voedselrijkdom en zuurgraad zijn niet eenduidig op basis van veld- en labstudies. In beekdalvenen is het ijzergehalte gecorreleerd met nutriëntenrijkdom en alkaliniteit. IJzertoxiciteit werkt daarom samen met de nutriëntenbeschikbaarheid en alkaliniteit in op de soortensamenstelling van de vegetatie.

Verder is uit de literatuurstudie ook gebleken dat er nog behoorlijk veel kennislacunes zijn omtrent ijzertoxiciteit:

- Er bestaat geen standaardmethode voor de bepaling van ijzertolerantie van plantensoorten. Hierdoor zijn resultaten van verschillende studies lastig met elkaar te vergelijken.
- Er is een gebrek aan betrouwbare (lab-)experimenten. Hydrocultuur is mogelijk beperkt betrouwbaar, omdat soorten met zuurstofverlies van de wortels de rhizosfeer dan niet of beperkt kunnen oxideren. In hydroculturen zou daardoor toxiciteitseffecten bij lager Fe-gehalten kunnen worden vastgesteld dan experimenten met planten in een bodem en bij veldmetingen.
- Veldmetingen geven alleen correlatieve verbanden tussen het voorkomen van plantensoorten en ijzergehalte. Door correlatie van nutriëntengehalten met ijzergehalten is de invloed van ijzertoxiciteit en nutriëntenrijkdom moeilijk van elkaar te scheiden.
- Verzuringseffecten in de rhizosfeer als gevolg van zuurstofuitscheiding door wortels en ijzeroxidatie kunnen zorgen voor een indirect negatief effect op plantensoorten dat lastig te scheiden is van directe toxiciteitseffecten.
- Fe-toxiciteit kan zowel een effect hebben op soortvestiging, als op de groei van reeds gevestigde soorten. Zo zijn volwassen planten vaak meer tolerant. Dit onderscheid wordt in experimentele studies zelden gemaakt.

- Experimenten met Fe-toxiciteit en mossen ontbreken. Er is weinig tot geen fysiologische en ecologische kennis over ijzertoleranties in typische mossoorten.
- IJzer heeft diverse interacties met de abiotische omgeving, waaronder indirecte effecten zoals fosfaatbinding door ijzer en sterke verzuringseffecten in de rhizosfeer met eventuele mobilisatie van fosfaat.
- IJzer- en mangaangehalten zijn in beekdalvenen met elkaar gecorreleerd. Er zijn geen studies uitgevoerd die Fe-toxiciteitseffecten scheiden van die van mangaan.
- Er zijn geen studies die gekeken hebben naar de invloed van ijzergehalten op de productiviteit van de vegetatie. Onduidelijk is daarom of hoge ijzergehalten de productiviteit onder nutriëntenrijke omstandigheden beperkt.
- In correlatieve veldstudies wordt het voorkomen van soorten vaak bepaald aan de hand van totaal Fe-gehaltes in het porievocht. Deze concentraties hoeven echter niet gelijk te zijn aan voor planten opneembaar Fe^{2+} . Dit speelt in geringe mate in venen met een hoge pH, maar speelt meer in relatief zure venen waar het aandeel Fe^{3+} in het totale Fe-gehalte aanzienlijk kan zijn.

4 Literatuurstudie herintroductie plantensoorten in laagvenen

4.1 Samenvatting

Veel kenmerkende plantensoorten van beekdalvenen (o.a. kleine zeggen, slaapmossen) zijn verdwenen of alleen nog aanwezig als kleine, weinig-vitale relictpopulaties. Bij een gebrek aan bronpopulaties, een kortlevende zaadbank en een geringe dispersie is een spontane terugkeer van veel kenmerkende plantensoorten van mesotrofe, basenrijke slaapmos-kleine zeggenvegetaties onwaarschijnlijk. Met behulp van een literatuurstudie zijn de ervaringen met inbreng van vaatplanten en mossen in laagveenmoerassen en natte schraallanden in beeld gebracht. Voor mossen is tevens nog gekeken naar literatuur over introducties van veenmossen in hoogvenen. De enkele experimentele studies in laagveenmoerassen en een groter aantal studies in natte schraallanden laten zien dat introductie van mossen en vaatplanten op de kortere termijn (enkele jaren) vestiging van soorten kan opleveren. Er valt daarom potentieel veel winst te behalen met gerichte soortintroducties. Bij niet-succesvolle introducties liggen ongeschikte abiotische condities aan de basis: met name te lange inundatie, droogtestress in droge perioden en te weinig licht als gevolg van een hoge, dichte kruidlaag. Introductietechnieken voor zaadplanten bestaan uit uitzaaien, transplantatie van individuele planten of bodemkolommen met vegetatie. Alle methoden kunnen succesvol zijn. Bij introductie van mossen worden voornamelijk volledige mosplakken en mosfragmenten getransplanteerd. Additionele maatregelen als het lokaal verwijderen van de huidige vegetatie stimuleert vestiging en/of ontkieming door het wegnemen van concurrentie om licht tijdens de vestigingsfase. Bij gevoelige soorten kan bescherming tegen weersextremen met behulp van mulching en afscherming met fijn gaas een positief effect hebben. De studie laat tevens zien dat ervaringen met introducties van soorten van voedselarme kleine zeggen- en slaapmosvegetaties zeer weinig zijn gedocumenteerd. Daarnaast is het succes van introducties op de langere termijn (> ca. 5 jaar) nauwelijks onderzocht. Er is ook nauwelijks onderzoek gedaan naar de effecten van introducties van plantensoorten op ecosysteemfunctioneren. Onduidelijk is of een bestaand mostapijt, of bulten van mos, kunnen dienen als matrix voor in te brengen mossoorten.

4.2 Probleem- en vraagstelling

Herstelprojecten kunnen leiden tot een verbetering van de standplaatscondities voor doelsorten. Toch is de vestiging van typische slaapmos- en zeggensoorten in vernalle beekdalvenen vaak marginaal, met als gevolg dat goed ontwikkelde kleine zeggen-vegetaties (Parvocaricetea, zoals het Scirpidio-Caricetum diandrae) nauwelijks nog voorkomen in Pleistoceen Nederland en Vlaanderen. Wanneer de abiotiek op orde is, kan het ontbreken van doelsorten een gevolg zijn van het ontbreken van bronpopulaties en een zaadbank, alsook de geringe vestigingskans via diasporen door een geringe dispersie en/of genetische verarming van relictpopulaties.

In Nederland en Vlaanderen is de aanwezigheid van kenmerkende plantensoorten van mesotrafente beekdalmoerassen in de lokale en regionale soortenpool van beekdalvenen gering (Aagjenbach *et al.* 2010). Uit experimenteel onderzoek is gebleken dat het gebrek aan donorpulaties zeker een beperkende factor kan zijn voor het herstel van vegetatie in gedegradeerde venen (Cobbaert *et al.* 2004). In gebieden waar relictpopulaties nog wel aanwezig zijn (vb. *Carex appropinquata* en *C. diandra* in Drenthe), kan genetische verarming en afname in vitaliteit mogelijk een rol spelen (Honnay and Jacquemyn 2007). Het verlies aan soortdiversiteit in West Europa is deels te herleiden tot de beperkte dispersiemogelijkheden van planten die afhankelijk zijn van dispersie via water of dieren (Ozinga *et al.* 2009). Fragmentatie en habitatdestructie hebben niet alleen geleid tot het verdwijnen van bronpopulaties, maar ook tot het verdwijnen van de belangrijkste dispersievectoren (vb. bekading en verdieping van beken limiteert de vrije waterloop en overstromingen). Aangezien zaadverspreiding door water een belangrijke manier van dispersie is voor vele moerassoorten, kan een gebrek aan dispersie relevant zijn in beekdalvenen. Pfdenhauer en Grootjans (1999) geven in dit verband aan dat enkel soorten die zich voornamelijk verspreiden via wind of waterwild weinig gehinderd worden door fragmentatie, en dus vaak erg algemeen worden (vb. *Typha*, *Eriophorum*). Niet alle vaatplantsoorten hebben een langlevende zaadbank. Dit betekent dat de hele zaadbank van een soort (of soorten) gedurende enkele jaren van verstoring en degradatie verloren kan gaan (Bekker *et al.* 1997). Een deel van de kenmerkende vaatplantsoorten van trilvenen heeft geen overblijvende zaadbank (Sarneel 2010).

Om bovengenoemde beperkingen in de vestiging van plantensoorten te omzeilen kan inbreng van plantenmateriaal uit donorgebieden een manier zijn om in gedegradeerde beekdalvenen vitale populaties van doelsorten te ontwikkelen.

Het doel van deze literatuurstudie is om een overzicht te maken van (her-)introductie-experimenten in laagvenen. Het onderscheid tussen herintroductie (soort kwam vroeger voor maar is verdwenen) en introductie (soort kwam vroeger niet voor) is niet te maken. In dit overzicht zal over dit aspect verder geen uitsluitend worden gegeven omdat dit veel tijd zou kosten (intensief onderzoek historische vegetatiegegevens, paleontologische analyse van veenprofielen). In veel gevallen is het vroegere voorkomen van soorten niet te achterhalen door gebrek aan historische gegevens (het lokale uitsterven van kenmerkende soorten begon vermoedelijk al vanaf de late Middeleeuwen) en sterke veraarding van het veen (het paleontologische archief verliest informatie). Dit overzicht zal zich uitsluitend richten op de technische mogelijkheid van inbreng van kenmerkende soorten en de effectiviteit daarvan voor herstel van biodiversiteit en ecosysteemfunctioneren. Beheerders kunnen die inzichten dan gebruiken bij de afweging van (her)introductie van soorten. Als hieronder het begrip introductie wordt gebruikt, wordt daarmee het inbrengen van een soort bedoeld ongeacht of die nu wel of niet vroeger lokaal voorkwam.

De volgende vragen staan centraal:

- Draagt de introductie van kenmerkende zeggen- en mossoorten bij tot soortvestiging en een sneller herstel van kenmerkende vegetaties?
- Met welke techniek kunnen soorten worden geïntroduceerd?
- Welke bijkomende maatregelen moeten worden genomen voor succesvolle introductie?

Tevens worden in relatie tot de deze vragen belangrijke kennislacunes vastgesteld.

Methoden

Er is een literatuuroverzicht gemaakt van studies over introductie-experimenten in laagvenen. Hierbij werd in de eerste plaats beroep gedaan op peer-reviewed artikelen uit de Web of Knowledge database en op rapporten. Alleen resultaten die duidelijk berusten op wetenschappelijk onderzoek zijn meegenomen. Omwille van het beperkt aantal relevante artikelen is ook een evaluatie gemaakt van introductie-experimenten in andere typen nat schraalland.

4.3 Praktijk en houding ten opzichte van introducties

Het opzettelijk (her-)introduceren van soorten in natuurgebieden is een controversieel onderwerp in Nederland en Vlaanderen. Globaal heerst er de "nee, tenzij..." mentaliteit. Argumenten tegen herintroducties zijn met name gebaseerd op ideeën van autochtoniteit en genetische vervuiling (Zedler 2000, Van Uytvanck and Decler 2004). Met andere woorden: er is vrees voor het verdwijnen van lokale ecotypes die zijn aangepast aan het lokale milieu. Een ander argument heeft betrekking op de maakbaarheid van de natuur. Dit argument is ontstaan uit het idee dat de natuur zichzelf moet kunnen redden (Smulders *et al.* 2006). De vraag is dan in hoeverre het "zichzelf redden" en "natuurlijkheid" nog van toepassing is in ons sterk versnipperde en gecultiveerde landschap. In de internationale literatuur worden introducties veel meer erkend als een belangrijke herstelmaatregel (Pfadenhauer and Grootjans 1999, Roth *et al.* 1999, Zedler 2000, Poschlod and Biewer 2005, Klimkowska *et al.* 2007, Kiehl *et al.* 2010, Hedberg *et al.* 2012).

Ondanks het beperkte draagvlak wordt in de Nederlandstalige literatuur ook erkend dat introducties een zekere meerwaarde kunnen bieden (Van Uytvanck and Decler 2004, Smulders *et al.* 2006). Zo kan het bijdragen aan soortbescherming (in het kader van genetisch verarming) en wetenschappelijk onderzoek. Vooral voor de "instandhouding en uitbreiding van kleine, lokale restpopulaties van soorten met weinig kansen voor spontane uitbreiding", kan introductie een uitkomst bieden (Van Uytvanck and Decler 2004). Het is bijvoorbeeld gebleken dat vele Rode lijst-soorten die typisch zijn voor kleine-zeggenmoerassen en vochtige, mesotrofe graslanden vaak een kortlevende zaadbank hebben en zich moeizaam verspreiden (Jansen *et al.* 2010). Een spontane terugkeer is in deze gevallen zeer onwaarschijnlijk. Tevens mag niet vergeten worden dat genetische verarming en drift, inteelt, hybridisatie, en dispersielimitatie, een rol kan spelen bij het verdwijnen van soorten (Lamers *et al.* 2002, Smulders *et al.* 2006, Honnay and Jacquemyn 2007, Antheunis *et al.* 2008). Zo is het met name voor veel *Carex*-soorten uit relictpopulaties niet ongewoon dat ze niet tot bloei of zaadzetting komen en gehybridiseerd zijn.

Al dan niet opzettelijke introducties van planten gebeurt al in zekere mate in het Nederlandse natuurbeheer maar is vaak amper wettelijk geregeld (Smulders *et al.* 2006). Vaak gaat het bijvoorbeeld om strooiseloverdracht tussen percelen of het (onbewust) gebruik van "vervulde" maaibalken (Strykstra and Verweij 1995). Bij dit laatste worden eerst soortenrijke hooilanden (met doelsoorten) gemaaid, en daarna nabijgelegen hooilanden waarin doelsoorten ontbreken. Dit zorgt voor passieve zaadverspreiding omdat de zaden vaak deels aan de maaibalk blijven hangen. Het

sprekt voor zich dat deze methode niet erg selectief is, evenals het eventuele gebruik van commerciële zaadmengels (bv. voor akkeronkruiden).

Smulders *et al.* (2006) geven enkele voorbeelden van meer actieve en soortgerichte herintroductieprogramma's in Nederland. Deze programma's betreffen o.a. de herintroductie van jeneverbes (*Juniperus communis*), zwarte populier (*Populus nigra*), groot zeegras (*Zostera marina*), en valkruid (*Arnica montana*). In open laagveenwateren is geëxperimenteerd met krabbescheer (Lamers *et al.* 2006).

4.4 Introductie van plantensoorten in moerassen en natte schraallanden in Nederland

Een gerichte studie van de literatuur levert weinig op met betrekking tot de introductie van slaapmossen of vaatplantensoorten in laagvenen in Nederland. Dit wijst erop dat hier nog nauwelijks mee is geëxperimenteerd of dat het zelden wordt gedocumenteerd. Uitzondering hierop is de introductie van *Scorpidium scorpioides* in de Mosbeek te Overijssel, in de jaren '90 (Kooijman *et al.* 1994). In deze studie werd duidelijk dat deze soort was verdwenen in de jaren '50, mogelijk door verdroging, maar zich daarna niet meer had gevestigd ondanks ogenschijnlijk geschikte abiotische condities. De herintroductie van deze soort bleek succesvol en de soort heeft tot nu toe stand gehouden.

In het kader van OBN "herstel en beheer van Nederlandse hoogvenen" is succes behaald met de introductie van *Sphagna* (Tomassen *et al.* 2003). Het succes van deze experimenten kan niet zomaar geëxtrapoleerd worden naar de slaagkansen van introducties in laagveen. Er zijn substantiële verschillen tussen hoog- en laagveen. Wel kunnen trends afgeleid worden: zo werd duidelijk dat een gebrekkige vestiging en uitbreiding belangrijke redenen zijn voor het beperkte voorkomen van sleutelsoorten in hoogvenen. De geïntroduceerde soorten konden zich vestigen en zelfs uitbreiden na introductie (*S. magellanicum*, *S. papillosum*). Introducties vanuit volledige mosplaggen waren het meest succesvol. Kleine mosfragmenten konden zich ook uitbreiden op kaalveen. Wanneer mosfragmenten rechtstreeks werden geïntroduceerd in pakketten van *S. cuspidatum* en *S. fallax*, dan was uitbreiding niet succesvol. In dit geval was het waarschijnlijk dat te natte omstandigheden leidden tot verdringing door *S. cuspidatum*. Anderzijds is het belangrijk dat de waterstand steeds voldoende hoog is om uitdroging tijdens perioden meteorologisch droge perioden te voorkomen. Ook blijft de vraag hoe de situatie op langere termijn zich zal ontwikkelen.

Het is daarom belangrijk om korte-termijn successen niet te extrapoleren naar successen op langere termijn. Introductie-experimenten in vergraven Canadese hoogvenen zijn op de langere termijn mislukt als gevolg van een te geringe vochtvoorziening in droge jaren (mondelinge mededeling P. Potschloed). Dit betrof wel hoogveen waarvan de veenbodem t.b.v. van de veenwinning gemalen was. De bodem heeft hierdoor bij lagere waterstanden een gering capillaire opstijgvermogen. Ook de introductie van *Carex hostiana*, *C. panicea* en *Cirsium dissectum* in een gedegradeerd blauwgrasland in Friesland leek in eerste instantie succesvol gedurende het eerste jaar, terwijl alle soorten gedurende het tweede en derde jaar verdwenen (van Duren *et al.* 1998, Grootjans *et al.* 2004). In de betreffende studie was dit hoogstwaarschijnlijk te wijten aan ongeschikte abiotische omstandigheden.

Verder wordt duidelijk dat introductie-experimenten worden aangewezen als een belangrijk speerpunt voor toekomstig onderzoek in Nederlandse laagvenen (Lamers *et al.* 2002, Antheunisse *et al.* 2008).

4.5 Evaluatie internationale introductie-experimenten

Studies die specifiek onderzoek hebben verricht naar soortintroducties in laagvenen zijn ook in de internationale literatuur schaars. Zo is er bijvoorbeeld succesvol geëxperimenteerd met het uitspreiden van donormateriaal (zaden, mosfragmenten en rhizomen) in venen in Canada (Cobbaert *et al.* 2004) en Duitsland (Schächtele and Kiehl 2005). Meer recente studies met succesvolle introducties van *Scorpidium scorpioides*, *Scorpidium cossonii*, *Pseudocalliergon trifarium* en *Campylium stellatum* (Malson and Rydin 2007), of diverse soorten laagveen-*Sphagna* en *Carex aquatilis* (Chimner 2011), laten opnieuw zien dat introducties een meerwaarde kunnen bieden voor het herstel van gedegradeerde laagvenen. Dezelfde trend komt ook unaniem naar voren bij soortintroducties in diverse natte schraallanden: introducties zijn doorgaans altijd succesvol op soortniveau (Patzelt *et al.* 2001, Tallowin and Smith 2001, Holzel and Otte 2003, Vécrin and Muller 2003, Poschlod and Biewer 2005, Klimkowska *et al.* 2007, Rasran *et al.* 2007b, Fraser and Madson 2008, Kiehl *et al.* 2010, Klimkowska *et al.* 2010).

Een belangrijke beperking van deze introductie-studies is dat de nadruk steeds ligt op soortvestiging en overleving op korte termijn of op een evaluatie van de effectiviteit van verschillende introductietechnieken. Evaluaties van soortvestiging op lange termijn en de invloed van introducties op ecosysteem-functioneren ontbreken doorgaans (Maunder 1992, Lamers *et al.* 2002). Uitzondering hierop zijn experimenten met soorten die op een korte termijn een sterk effect kunnen hebben op vegetatiestructuur en -samenstelling. De introductie van de hemiparasiet *Pedicularis palustris* in *Carex acuta*-gedomineerde vegetatie leidde binnen een termijn van 6 jaar tot een omslag een sterke afname van totale biomassa, en een toename van mosbedekking en totale soortenrijkdom (Decleer *et al.* 2012).



Foto 4: Introductie van Pedicularis palustris leidt tot een snelle omslag in de structuur en soortensamenstelling van de vegetatie (Decleer et al. 2013).

Photo 4: Introduction of Pedicularis palustris leads to fast changes in the structure and composition of the vegetation (Decleer et al., 2013)

4.6 Introductietechnieken

Introducties zouden enkel moeten worden overwogen als de abiotische condities op orde zijn (Lamers *et al.* 2002). Stabiele waterniveaus zijn belangrijk: met name mossen hebben hier belang bij. Door een gebrek aan wortels zijn deze extra gevoelig voor droogtestress waardoor ze snel afsterven tijdens droge perioden (Graf and Rochefort 2010). Doorgaans geldt dat zowel te nat als te droog leidt tot lagere vestigingspercentages in vergelijking met grondwaterstand net onder maaiveld (Roth *et al.* 1999). De transplantatie van oligo- of mesotrafente soorten naar te eutrofe systemen is niet succesvol omwille van overmatige competitie om licht (Kotowski *et al.* 2006).

Soortintroducties vinden plaats op verschillende manieren, en meestal in combinatie met aanvullende maatregelen om vestigingskansen te maximaliseren. In Tabel 4 wordt een overzicht gegeven van de meest gebruikte methoden. "Succes" wordt hier beoordeeld als de vestiging van een soort aan het einde van de betreffende studie. De geëvalueerde studies lopen doorgaans maximaal enkele jaren. Of soorten zich op de langere termijn ook handhaven, is meestal niet te beoordelen door een latent gebrek aan langdurige monitoring. Omdat er zeer weinig geëxperimenteerd is in

laagveenmoerassen is er in deze tabel ook literatuur uit natte schraallanden meegenomen.

Globaal zijn er drie methoden om soorten te introduceren: (1) via de inbreng van zaden (rechtstreeks of met strooisel), (2) de transplantatie van individuele planten, mosfragmenten of mosplaggen, en (3) de transplantatie van volledige (begroeide) bodemkolommen. Vaak worden deze introducties gecombineerd met andere maatregelen waaronder het verwijderen van vegetatie (meestal door ondiep te plaggen, te chopperen of te "beschadigen") en het bedekken met bijvoorbeeld strooisel ("mulching") of fijn gaas als buffer tegen weersextremen. Vernatten, bekalken of bemesten hebben ook vaak een effect op soortvestiging, maar zijn hier niet verder geëvalueerd.

Tabel 4: Methodologie van introductie-experimenten en hun succes.

Table 4: Methodology of introduction techniques and introcution success.

	Inbreng zaden (rechtstreeks of via strooisel)		Transplantatie individuen, rhizomen of mosfragmenten			Transplantatie volledige bodemkolom
	zonder extra maatregelen	+ verwijderen vegetatie	zonder extra maatregelen	+ verwijderen vegetatie	+ "mulching"	zonder extra maatregelen
Succesvol	12;19	1;7;8;9;10;11;13;16;17;18;20	4;17	3;8;13	3;5;8;14	2
Deels succesvol	2;7;9;20		5			
Niet succesvol				6		15

1: Patzelt et al. 2001, 2: Vécrin en Muller 2003, 3: Chimner 2011, 4: Kooijman et al. 1994, 5: Malson and Rydin 2007, 6: van Duren 1998, 7: Kiehl et al. 2007, 8: Cobbaert et al. 2004, 9: Klimkowska et al. 2010, 10: Rasran et al. 2007, 11: Hölzel en Otte 2003, 12: Fraser and Madson 2008, 13: Tallowin and Smith 2001, 14: Graf en Rochefort 2010, 15: Kotowski et al. 2006, 16: Poschlod and Biewer 2005, 17: Roth et al. 1999, 18: Schächtele and Kiehl 2005, 19: Decler et al. 2013, 20: Isselstein et al. 2002

Tabel 4 laat een aantal trends zien. Allereerst blijkt dat soortintroducties doorgaans succesvol zijn binnen het verloop van de betreffende studies. Wanneer soorten zich niet vestigen of niet lang stand houden (van Duren et al. 1998, Kotowski et al. 2006), heeft dit veelal te maken met ongeschikte abiotische condities. Verder lijkt het erop dat het voor vaatplanten van ondergeschikt belang is of soorten worden uitgezaaid of getransplanteerd: beide methoden hebben veelal positieve resultaten. Voorwaarde is uiteraard wel dat er gewerkt wordt met levensvatbaar zaad (Graf and Rochefort 2008). Daarbij komt dat veel soorten pas kiemen na koude-stratificatie (zaden ondergaan een koude periode), temperatuurfuctuaties en scarificatie (beschadiging van het harde zaadomhulsel). Dit geldt vooral voor *Carex*-soorten (Roth et al. 1999, Schutz and Rave 1999). Wanneer met zaad wordt gewerkt is het mogelijk dat ontkieming pas na enkele jaren plaatsvindt. Verder komt naar voren dat soorten kunnen worden ingebracht of uitgezaaid zonder daarbij bijkomende maatregelen te nemen. Globaal leidt dit wel tot lagere vestigingspercentages. Door de vegetatie te verwijderen of de toplaag af te graven of te plaggen, kan concurrentie gedurende de eerste jaren worden geminimaliseerd (Isselstein et al. 2002). Dit is van belang voor introducties vanuit zaad omdat licht vaak een belangrijke factor is om tot ontkieming te komen (Rasran et al. 2007a). Sterke concurrentie in het zaad- of zaailingstadium kan tot overmatige sterfte leiden.

Wanneer wordt geïntroduceerd vanuit zaailingen of mosfragmenten wordt vaak een beschermende strooisellaag of gaas rondom de soorten aangebracht (Cobbaert *et al.* 2004, Malsen and Rydin 2007). Ook een mosmat zou kunnen dienen als vestigingsmatrix voor het introduceren van mos- of vaatplantsoorten (pers. mededeling H. Rydin). Deze optie is echter nog niet onderzocht in laagvenen, maar succes met mos als "nursing plant" is wel behaald in andere systeemtypen (Rochefort 2000, Ren *et al.* 2010). Tenslotte hebben weinig studies geëxperimenteerd met het overbrengen van volledige bodemkolommen. De reden is de kostprijs en arbeidsintensiteit. Een belangrijk voordeel van deze methode is dat niet alleen de soorten, maar ook de bijhorende bodemleven (o.a. symbiotische mycorrhiza's) worden overgebracht (Hedberg and Kotowski 2010). Dit voordeel gaat verloren wanneer alleen met zaad wordt gewerkt.

De uiteindelijke keuze voor introductiemethode is altijd situatie-afhankelijk. Zo is het verspreiden van zaad (rechtstreeks of via strooisel) zonder bijkomende maatregelen relatief goedkoop, simpel, en daarom ook het meest toegepast, maar dit is niet altijd de meest aangewezen methode (bijvoorbeeld wanneer zaad schaars is). In dat geval wordt geopteerd voor het opkweken van zaailingen onder gecontroleerde omstandigheden omdat hier de per capita mortaliteit lager is (Roth *et al.* 1999). Een andere methode is het rechtstreeks transplanteren van individuen vanuit donorlocaties. Dat laatste heeft dan weer het nadeel dat er mogelijk schade kan worden berokkend aan de donorph populatie en -gebieden. Zeker bij zeldzame of Rode lijst-soorten is dit niet gewenst. Mossen worden doorgaans vanuit fragmenten of plakken geïntroduceerd, en niet vanuit sporen.

4.7 Conclusies

Veel kenmerkende soorten van beekdalvenen zijn verdwenen of alleen nog aanwezig in als kleine weinig-vitale relictpopulaties. Bij een gebrek aan bronpopulaties, een kortlevende zaadbank en een geringe dispersie is een spontane terugkeer van veel kenmerkende plantensoorten van mesotrofe, basenrijke slaapmos-kleine zeggenvoetplant onwaarschijnlijk. De spaarzame experimentele studies in laagveenmoerassen en een groter aantal studies in natte schraallanden laten zien dat introductie van mossen en vaatplanten op de kortere termijn (enkele jaren) vestiging van soorten kan opleveren. Er valt daarom potentieel veel winst te behalen met gerichte soortintroducties. Bij niet-succesvolle introducties liggen ongeschikte abiotische condities vaak aan de basis waaronder te lange inundatie, droogtestress in droge perioden en te weinig licht als gevolg van een hoge, dichte kruidlaag.

De volgende introductietechnieken worden gebruikt:

- Zaadplanten: uitzaaien, transplantatie van individuele planten of bodemkolommen. Al deze methoden kunnen succesvol zijn. Bij een overvloed aan vitaal zaad wordt meestal uitgezaaid vanwege de lage kostprijs en weinig arbeidsintensiteit. Bij een geringe beschikbaarheid wordt opgekweekt vanuit zaad. Transplantaties van individuen of bodemkolommen is arbeidsintensief, leidt tot introductie van andere organismen en heeft grotere impact op de donorsites.
- Mossen: transplantatie vanuit mosfragmenten (1-2 cm) en -plukken. Transplantatie met mosplukken is daarbij succesvoller.

Aanvullende maatregelen kunnen de slaagkans van de introductie vergroten:

- Het creëren van een stabiele waterstand rond of net onder maaiveld die zorgt voor een gunstige vochtvoorziening: niet te droog (geen droogtestress), niet te nat (zonder langdurige inundatie). Dit is vooral belangrijk voor mossen.
- Het lokaal verwijderen van de huidige vegetatie stimuleert vestiging en/of ontkieming door het wegnemen van concurrentie om licht in de vestigingsfase.

- Bij gevoelige soorten kan bescherming tegen weerextremen (vrieskou, uitdroging,...) een positief effect hebben. Opties zijn het bedekken van zaden, zaailingen of mosfragmenten met een fijn gaas of strooisel ("mulching").

Huidige kennislacunes over introducties in beekdalvenen zijn de volgende:

- Er is zeer weinig ervaring met introducties van soorten van voedselarme kleine zeggen- en slaapmosvegetaties.
- Het succes van introducties op de langere termijn (> ca. 5 jaar) is nauwelijks onderzocht. In het gros van de studies worden soorten maximaal enkele jaren gemonitord.
- De nadruk ligt op effectieve soortvestiging en introductietechnieken, maar zelden op de effecten op factoren en processen op ecosysteemschaal (o.a. veenvorming, retentie van nutriënten, vegetatiestructuur, lichtcondities, microtopografie).
- Onduidelijk is of bestaande tapijten of bulten van mos kunnen dienen als matrix voor in te brengen mossoorten.

5 Literatuurstudie plaggen in laagvenen

5.1 Samenvatting

Het effect van plaggen of afgraven op het herstel van de vegetatie in laagveenmoerassen is geëvalueerd op basis van enkele monitoringstudies in beekdalvenen, een metastudie in Nederland en internationale wetenschappelijke literatuur. Het aantal publicaties was te gering om met een meta-analyse de invloed van plaggen op veenbodems in beekdalvenen structureel in beeld te brengen. De gevonden publicaties zijn daarom op basis van anekdotische informatie geïnterpreteerd naar effecten op de bodemchemie en vegetatie. Bovendien betreft een groot deel van de gebruikte literatuur het plaggen van natte schraallanden op een minerale bodem, of plaggen waarbij een minerale bodem ontstaat. Het gebrek aan studies laat bijgevolg niet toe om vergaande conclusies te trekken over het effect van plaggen of afgraven op de nutriëntenchemie van de toplaag in beekdalvenen. Plaggen is alleen zinvol wanneer een waterstand vlakbij of rond maaiveld wordt gerealiseerd en basenrijk grondwater de toplaag bereikt. Dit is ook belangrijk wanneer een pyrietlaag wordt blootgelegd en dus verzuring kan optreden onder zuurstofrijke condities. Er moet tevens voorkomen worden dat een diepe waterlaag op maaiveld wordt gecreëerd na plaggen. Het effect van plaggen op de nutriëntenchemie is variabel. Verlaging van nutriënten treedt alleen op als de bulk daarvan in de toplaag zit. Om deze redenen is het zinvol om een verkennende analyse te doen van de waterhuishouding en de chemische toestand van de onderliggende bodemlagen alvorens wordt overgegaan op plaggen. Door plaggen worden competitieve soorten verwijderd en treedt (beperkt) herstel op van doelsoorten van slaapmos-kleine zeggenvegetaties. Plaggen heeft het risico dat ook de zaadbank van doelsoorten wordt verwijderd. Introductie van soorten in combinatie met plaggen en vematten verbetert het herstelsucces. De belangrijkste kennislacune met betrekking tot plaggen in laagveen is in de eerste plaats dat geëvalueerde plagexperimenten in beekdalvenen zeer schaars zijn. Verder is in de huidige plagexperimenten niet gekeken naar de invloed van voor planten toxische ijzer wegens het ontbreken van metingen van ijzer in porievocht. De invloed van plaggen van ijzerrijke veenbodems op ijzertoxiciteit blijft daardoor onduidelijk.

5.2 Probleem- en vraagstelling

Plaggen (of wanneer dieper: afgraven) is een veel toegepaste maatregel met als doel voedselarme ecosysteemttypen te herstellen. Plaggen heeft een aantal belangrijke positieve effecten: (1) de bodemtoplaag waarin veel nutriënten zijn opgehoopt (en die eventueel verzuurd is) wordt verwijderd en een minder nutriëntenrijke, basenrijkere bodemlaag gaat dagzomen, (2) de gedegradeerde vegetatie met veelal competitieve plantensoorten wordt verwijderd, (3) de diepere zaadbank met de mogelijke aanwezigheid van doelsoorten wordt geactiveerd waardoor doelsoorten kunnen terugkeren, (4) een kale bodem zonder vegetatie en de spaarzame vegetatie in de eerste periode na plaggen geeft kansen voor doelplantensoorten om zich te vestigen. Gezien genoemde effecten heeft plaggen voor pioniersoorten op korte termijn vaak een sterk positief effect dat gedurende de successie weer afneemt. Het lange-termijn succes hangt af van de mate waarin overblijvende soorten zich

vestigen, kunnen handhaven en niet worden weggeconcentreerd door meer competitieve soorten.

In het geval van beekdalvenen met een ijzerrijke veenbodem zal door het verwijderen van de ijzerrijke toplaag actuele (na vernatten) of potentiële toxiciteit voor plantensoorten worden verminderd. Dit is uiteraard alleen het geval wanneer het meeste in de bodem opgeslagen ijzer zich in de toplaag bevindt. Hetzelfde geldt voor mangaantoxiciteit. Plaggen van ijzerrijke veenbodems zou daarom moeten worden afgestemd op het diepteprofiel van ijzer en eventueel mangaan. In ijzerarme veenbodems is plaggen niet nodig om ijzertoxiciteit tegen te gaan. In ijzerarme veenbodems zou plaggen juist kunnen leiden tot het dagzomen van een bodemlaag met te weinig ijzer. In die bodemlaag zou anorganisch fosfaat weinig worden geadsorbeerd, zeker als het veen gevoed wordt door sulfaatrijk grondwater. Plaggen van sterk gedegradeerde veenbodems kan zorgen voor het blootleggen van pyrietrijke horizonten. Wanneer dergelijke horizont droogvalt, kan er sterke verzuring optreden door oxidatie van ijzersulfiden die de vestiging van basenminnende doelsoorten belemmert (Grootjans *et al.* 2004). Het herstelsucces hangt dus niet alleen af van de chemische eigenschappen van de toplaag die verwijderd wordt, maar ook van de bodemlaag die wordt blootgelegd. Geconcludeerd kan worden dat voor het begrijpen van de oorzaken voor falen en succes van plaggen inzicht nodig is in de biogeochemie van de toplaag na het plaggen. Plaggen alleen is vaak niet voldoende voor herstel.

In dit literatuuroverzicht staat de volgende vraag centraal:

- Leidt plaggen van de toplaag die rijk is aan ijzer, stikstof en fosfaat tot een gunstiger ijzer- en nutriëntenhuishouding voor voedselarme trilvenen?
- Leidt plaggen van de toplaag tot herstel van kleine zegge-slaapmosvegetatie?

Tevens worden in relatie tot de deze vragen belangrijke kennislacunes vastgesteld.

Methoden

Een eerste stap is het consulteren van natuurbeheerders en inrichters in Nederland en Vlaanderen, met als doel de locaties van huidige of voorbijgeplagde experimenten in laagveen te achterhalen. Als belangrijke ingang wordt de database gebruikt die is opgesteld ten behoeve van de analyse van herstelsucces van de Regeling Effectgerichte Maatregelen (EGM) voor Rode Lijst-soorten (Jansen *et al.* 2010). Naast het zoeken naar gebieden met plagervaring in Nederland en Vlaanderen is ook gezocht in de internationale literatuur en rapporten omtrent plagexperimenten in laagveen. De voorgenomen aanpak was het selecteren van studies die aan onderstaande criteria diende te voldoen en daarop een meta-analyse uit te voeren:

- aanwezigheid van een veenbodem of venige bodem na het plaggen;
- de locaties hebben een hoge grondwaterstand rond of dicht aan maaiveld en worden gevoed door relatief basenrijk grondwater;
- ligging in laagland (hoogte < 600 m);
- beschikbaarheid van informatie van de plag- en overige maatregelen (plagdiepte, grootte, eventuele maatregelen in de waterhuishouding, vegetatiebeheer);

Uit de screening van plagmaatregelen in Nederlandse en Vlaamse beekdalgebieden blijkt dat er weinig locaties zijn die voldoen aan de criteria. Raadpleging van de database van het onderzoek van Jansen *et al.* (2010) leverde echter slechts een gering aantal locaties met plaggen op veenbodem. Een groot deel van gemonitorde plagexperimenten in Nederland vallen af omdat ze niet nat genoeg zijn en/of geen veen hebben. De meeste van deze plagprojecten waren gericht op herstel van vochtige en natte schraallanden. Daarnaast zijn er een aantal plaglocaties op veen die nat en grondwatergevoed zijn maar niet gemonitord worden. De zoektocht in de internationale literatuur leverde slechts een beperkt aantal gebieden op. Het aantal publicaties is zo beperkt dat ook inzichten uit een aantal experimenten op natte

minerale bodems zijn meegenomen. Wegens deze geringe 'oogst' was een meta-analyse niet zinvol. De beschikbare gegevens zijn daarvoor te gefragmenteerd. In plaats daarvan zijn resultaten uit geselecteerde publicaties en monitoringrapporten vertaald naar inzichten met betrekking tot de vraagstelling. Omdat in de meeste gedocumenteerde plagexperimenten niet naar de ijzerchemie is gekeken zijn alleen uitspraken mogelijk over de invloed op de nutriëntenvoorraden. Slechts in twee studies is gekeken naar effecten op de ijzer/zwavelchemie en de invloed daarvan op de zuurgraad en vegetatie-ontwikkeling. Het is wel mogelijk om op basis van de gereviewde literatuur trends met betrekking tot vegetatieontwikkeling te geven.

5.3 Evaluatie plagexperimenten in Nederlandse en Vlaamse beekdalvenen

Het rapport m.b.t. de evaluatie van effectgerichte maatregelen in Nederland van Jansen *et al.* (2010) is gebruikt als eerste ingangspunt voor de evaluatie. De klasse der kleine zeggen (typisch voor beekdalvenen) is in het betreffende rapport gegroepeerd in het systeemtype "Matig voedselrijke, vochtige en natte graslanden en kleine-zeggenmoerassen". Hier blijkt dat afvoer van nutriënten via plaggen, voornamelijk in combinatie met hydrologische herstelmaatregelen, vaak leidt tot herstelsucces in dit systeemtype. Soorten zoals Dwerg-, Vlo- en Draadzegge, Gevlekte en Brede orchis, Geelhartje, Aambloemige waterbies en Moeraswolfsklauw halen voordeel uit plaggen. Een belangrijke kanttekening is dat plaggen vooral wordt toegepast op locaties waar de bodemtoplaag verdroogd, verzuurd en vermist is, en dan wordt geplagd in een mineraal profiel of tot de minerale ondergrond. In deze gevallen leidt plaggen tot mesotrofe en deels relatief zure pionierssituaties. Dit verklaart het succes van uitgesproken pionierssoorten zoals Dwergzegge en Moeraswolfsklauw. Resultaten uit dergelijke studies kunnen echter onmogelijk geëxtrapoleerd worden naar plaggen van veenbodems in beekdalen waar nog een veenbodem overblijft.

Plag- of graafexperimenten die voldoen aan de criteria blijken zeer beperkt te hebben plaatsgevonden in Nederland en Vlaanderen. Verder blijkt uit de literatuurstudie dat plaggen vaker gebeurt in andere typen nat schraalland, bijvoorbeeld blauwgrasland en heischraal grasland, op grotendeels minerale bodems met klei of zand. Op andere locaties is de veenlaag zeer dun en wordt deze al snel volledig verwijderd (Boeye and Verhagen 1997). De enige goed gedocumenteerde plagexperimenten die op veenbodems zijn uitgevoerd en die voldoen aan de selectiecriteria betreffen die in van de Lage Maden en De Barten (Grootjans *et al.* 2004).

In de Barten in de Lindevallei zijn eutrofe verlandingsvegetaties in 1991 en 1993 geplagd. Deze ingreep is gecombineerd met hydrologische herstelmaatregelen waaronder slootdemping en afdamming in 1990/1991. Het resultaat was een tijdelijke verhoging van de basenverzadiging en de pH in de periode 1992-1996, met nadien een stabilisatie op het initiële niveau. Nutriëtniveaus bleven relatief stabiel met enkel een beperkte verlaging van totale N-gehaltes. Door het plaggen werd een veenlaag met een hoger fosfaatgehalte dan de oorspronkelijke toplaag blootgelegd en werd ook een hogere beschikbaarheid van fosfaat gemeten. Soorten zoals Snavelzegge, Blauwe zegge, Moeraskartelblad, Waterdrieblad, Noordse zegge en Geelgroene zegge namen toe op bepaalde locaties. Dit geeft aan dat de vegetatie zich snel kan herstellen tot mesotroof en zwak eutroof zeggenmoeras. Andere locaties in het onderzoeksgebied hadden te kampen met verzuring, met name door te lage grondwaterstanden en een gebrekkige aanvoer van basenrijk grondwater. Dit zorgt voor een stagnatie in de vegetatie-ontwikkeling.

In de Lage Maden is in 1995 een groot stuk veen tot op 20 cm afgegraven met daarnaast nog een strook tot 40 cm diepte. Enkele jaren later zijn ook sloten gedempt, o.a. in het infiltratiegebied, waardoor de grondwaterstand en kweldruk werd verhoogd. Met het plaggen werd een grote voorraad fosfor verwijderd, waardoor de fosforvoorraad en -beschikbaarheid lager was in de dagzomende

toplaag. Het organisch stofgehalte van de toplaag van de geplagde delen was hoger dan in de niet geplagde delen, wat aangeeft dat een minder verteerde veenlaag werd blootgelegd. In de plagplekken die droogvielen trad echter stikstofmineralisatie op met als gevolg hoge nitraatwaarden. Dit proces trad voornamelijk op in de ondiepere (verdroogde) plagplekken. In de ondiep geplagde delen nemen mossen, Holpijp, Geelgroene zegge en Moeraszoutgras toe. De kenmerkende soorten van het Dotterbloemhooiland nemen in de droge stukken pas in een vrij laat stadium toe. In het laatste jaar is Gewoon puntmos sterk in bedekking toegenomen. In de diep geplagde delen werd een pyrietrijke laag blootgelegd die werd geoxideerd. Dit proces genereert veel zuur en daardoor trad in het eerste jaar sterke verzuring en trad toen nauwelijks vegetatieontwikkeling op. Enkele jaren later herstelde de pH naar een hoog niveau door vernatting en bijgevolg reductie van sulfaat en geoxideerd ijzer. De vegetatie ontwikkelde zich na verloop van tijd redelijk positief, vooral na het implementeren van de hydrologische herstelmaatregelen, en doelsoorten van het dotterbloemhooiland gingen zich vestigen. Deze trend was het best zichtbaar in de ondiep geplagde delen, wellicht als gevolg van het pyrietprobleem in de diep geplagde delen. De laatste jaren (veldbezoeken in 2009 en 2012) bevat de vegetatie een groot aandeel aan Holpijpen Snavelzegge en komt er een grote populatie van Brede orchis/ Rietorchis voor. Ook is Moeraskartelblad verschenen. Deze experimenten geven aan dat voorkennis van de bodemchemische stratificatie belangrijk is alvorens over te gaan op plaggen. Het geeft ook aan dat plaggen voordat vemat wordt risico geeft op verzuring en mineralisatie. In de eerste jaren was door een geringe vegetatie de draagkracht van de bodem gering en kon er daardoor niet gemaaid worden. Daarna nam met de vegetatie-ontwikkeling de draagkracht van de veenbodem toe en kon er wel worden gemaaid.

5.4 Evaluatie plagexperimenten in Holocene laanveenmoerassen van Nederland

Er zijn ook plagexperimenten uitgevoerd in laagveenmoerassen in het Holocene deel van Nederland. Deze gebieden hebben een ontstaansgeschiedenis en cultuurhistorische ontwikkeling gehad die sterk afwijkt van die in beekdalvenen. In de meeste gevallen zijn de locaties hier momenteel gestuurd door oppervlaktewater en neerslag en zijn veel van de experimenten uitgevoerd in secundaire verlandingen na vervening (petgaten). Globaal geldt dat plaggen voor herstel van trilveen- en overgangsveenvegetaties in laagveen geen reguliere maatregel is. Vooral in echte trilvenen in secundaire verlandingen is deze ingreep weinig gangbaar omdat de kraggen vaak bewegen op het waterpeil en dus omhoog kunnen komen wanneer veen wordt afgevoerd (Barendregt *et al.* 2004). In het kader van OBN is geëxperimenteerd in de natte schraallanden van het IJperveld (veenmosrietland), de Weerribben en enkele locaties in de Vechtstreek (Barendregt *et al.* 2004, Beltman and Barendregt 2007). Globaal had alleen plaggen geen duidelijk positief effect op de nutriënteniveaus of op bovengrondse biomassa. In het IJperveld leken enkel stikstofgehalten minimaal af te zijn genomen. Op beide locaties was de vegetatie-ontwikkeling na plaggen op langere termijn niet opvallend succesvol, vooral omdat snelle verzuring zijn intrede deed o.a. door het opveren van de kragge. In combinatie met het hoge pyrietgehalte in de toplaag zorgde dit voor snelle verzuring. In combinatie met een verbeterde waterhuishouding, voornamelijk langs de sloten met aanvoer van basenrijk oppervlaktewater, kan plaggen wel een (lokaal) positief effect hebben voor herstel van basenminnende trilveensoorten. Deze locaties hebben langdurige aanvoer van basenrijk oppervlaktewater. Dit zorgt voor de buffering van een hoge bodem pH. Ook uit dit onderzoek blijkt dat voor herstel van basenminnende trilveenvegetatie door middel van plaggen een zuurgraadbuffering noodzakelijk is en aeratie van de bodemtoplaag moet worden voorkomen.

5.5 Evaluatie internationale plagexperimenten

Internationale plagexperimenten in laagvenen, waarbij een veenbodem overblijft na plaggen, zijn opnieuw erg schaars gedocumenteerd. Plaggen in natte schraallanden (vb. blauwgrasland) is ook hier meer gangbaar. Hier geldt doorgaans dat de bodem vaak eerder zanderig of kleiig is, of er wordt wederom geplagd tot op de minerale ondergrond (Tallowin and Smith 2001, Holzel and Otte 2003, Evasdotter 2011, Fritsch 2012). Plaggen tot aan de minerale ondergrond leidt globaal tot een afname van macronutriënten (K, P en vooral N) in de bodem door het volledig verwijderen van de organisch laag.

Een bijkomend probleem is dat plaggen van veenbodems duur is (Pfadenhauer and Grootjans 1999, Klimkowska *et al.* 2010a). Wanneer er wel geld is om de beheeringreep te doen, dan is er vervolgens vaak geen geld meer om de ontwikkelingen nauwkeurig op te volgen en te beschrijven. Zo hebben er bijvoorbeeld enkele jaren geleden op grote schaal plagexperimenten plaatsgevonden in diverse laagvenen van de "Uckermärkische Seen" en nabij Neubrandenburg in Oost Duitsland (o.a. Götzkendorf, Schreiber Müle, Schäferwiese, Krügerwiese,...). De resultaten zijn tot nog toe niet gedocumenteerd. De verwachting is dat dit voor de meeste andere plaglocaties ook het geval is, en dit maakt het onmogelijk om deze te evalueren.

Plag- en graafexperimenten in grondwatergevoed laagveen (waarna een veenlaag overblijft) zijn zoals vermeld zeer schaars. Uit vier studies die gevonden zijn, kwamen de volgende trends naar voren (Patzelt *et al.* 2001, Cobbaert *et al.* 2004, Schächtele and Kiehl 2005, Klimkowska *et al.* 2010b):

- Plaggen kan leiden tot een verbetering van de basenvoorziening in de wortelzone door een verlaging van het maaiveld en dus meer contact met grondwater of het blootleggen van een niet-uitgeloopte bodemhorizont met een hogere basenverzadiging.
- Concentraties macronutriënten in de bodem blijven na plaggen soms onveranderd (Cobbaert *et al.* 2004), of nemen af: totaal P en K (Patzelt *et al.* 2001), A1-uitwisselbaar P en K (Schächtele and Kiehl 2005), K₂SO₄-extraheerbaar NO₃⁻ en P-totaal (Klimkowska *et al.* 2010b).
- Competitieve soorten worden verwijderd, doorgaans met zaadbank (Patzelt *et al.* 2001). Het risico bestaat dat ook de zaadbank van gewenste soorten wordt verwijderd (Pfadenhauer and Grootjans 1999).
- Doelsoorten worden bevorderd, maar voornamelijk in combinatie met de overdracht van zaad of mosfragmenten van de gewenste soorten op de geplagde delen (Patzelt *et al.* 2001, Cobbaert *et al.* 2004, Klimkowska *et al.* 2010b).
- Door dieper af te graven (> 20 cm) kunnen effecten versterkt worden: er is meer afvoer van nutriënten en meer contact met grondwater (omdat naar het grondwater toe wordt gegraven). Dit contact met basenrijk grondwater blijkt belangrijk voor succesvol herstel. Echter, te diep afgraven kan tot gevolg hebben dat open water wordt gecreëerd waardoor typisch "natte" helofyten gaan domineren (Schächtele and Kiehl 2005).
- Een minder verteerde organisch laag met lagere bulkdichtheid en hoger organisch stofgehalte wordt blootgelegd na plaggen (Schächtele and Kiehl 2005). Het al dan niet dagzomen van dergelijke laag is afhankelijk van de diepte van en stratificatie van veendeградatie.

Een metastudie van Klimkowska *et al.* (2007) van herstelprojecten in Groot-Britannie, Nederlanden Duitsland voor natte schraallanden liet zien dat verwijderen van de sterk gestoorde toplaag in combinatie met inbrengen van plantensoorten en vernatten tot betere resultaten leidt dan afzonderlijke maatregelen alleen.

5.6 Conclusies

In deze review staan onderstaande vragen centraal:

- Leidt plaggen van de toplaag die rijk is aan ijzer, stikstof en fosfaat tot een gunstiger ijzer- en nutriëntenhuishouding voor voedselarme trilvenen?
- Leidt plaggen van de toplaag tot herstel van kleine zegge-slaapmosvegetatie?

Hoewel plaggen een reguliere maatregel is in natte schraallanden met minerale bodem, blijkt dat plaggen in laagveen (waarbij een veenbodem overblijft) zelden is gedocumenteerd. Dit gebrek aan studies laat niet toe om vergaande conclusies te trekken over het effect van plaggen op de nutriëntenchemie van de toplaag. Voorzichtigheid is dus geboden. Op de eerste vraag kunnen we een beperkt antwoord geven. Op de tweede vraag niet door een gebrek aan studies. De volgende trends kunnen worden afgeleid uit de gebruikte literatuur:

- Plaggen is alleen zinvol wanneer een waterstand vlakbij of rond maaiveld wordt gerealiseerd en basenrijk grondwater de toplaag bereikt. Dit is ook belangrijk wanneer een pyrietlaag wordt blootgelegd en dus verzuring kan optreden onder zuurstofrijke condities. Er moet tevens voorkomen worden dat diep open water wordt gecreëerd na plaggen.
- Het effect van plaggen op de nutriëntenchemie lijkt onvoorspelbaar. Het kan geen effect hebben, maar ook de macronutriëntenvoorraad (P, K, of N) verlagen of juist verhogen (P, N).
- Competitieve soorten worden verwijderd door te plaggen, maar een risico is ook dat een potentiële zaadbank van doelsoorten wordt verwijderd (indien aanwezig).

Kortom het effect van plaggen in laagveen is sterk afhankelijk van de waterhuishouding en de chemie van de bodemlaag die gaat dagzomen. Om die reden is het zinvol om een verkennende analyse te doen van de waterhuishouding en de chemische toestand van de onderliggende bodemlagen alvorens wordt overgegaan op plaggen. Globaal kan plaggen zinvol zijn wanneer:

- Stabiele waterstanden rond het nieuwe maaiveldniveau kunnen worden gerealiseerd.
- Toestroming van basenrijk grondwater naar de wortelzone optreedt.
- De bulk van de nutriënten zich in de toplaag bevindt, en dus kan worden afgevoerd. De stratificatie van nutriënten kan worden gebruikt om de plagdiepte op af te stemmen.
- De huidige vegetatiesamenstelling in mindere mate interessant is en gedomineerd wordt door competitieve soorten.

Introductie van soorten in combinatie met plaggen en vernatten verbetert het herstelsucces.

De belangrijkste kennislacune met betrekking tot plaggen in laagveen is in de eerste plaats dat geëvalueerde plagexperimenten in beekdalvenen zeer schaars zijn. Indien wel uitgevoerd is het belangrijk om de resultaten te monitoren over langere termijn en ook te rapporteren. Verder is in plagexperimenten niet gekeken naar de invloed van voor planten toxisch ijzer wegens het ontbreken van metingen van ijzer in porievocht. De invloed van plaggen van ijzerrijke veenbodems op ijsertoxiciteit blijft daardoor onduidelijk.

6 Literatuurstudie patronen in hydrologie, chemie en vegetatie in laagvenen met microtopografie

6.1 Samenvatting

Op basis van wetenschappelijke literatuur en eerder uitgevoerd OBN-onderzoek aan de microtopografie is onderzocht of de vorming van mosbulten in ijzerrijke veenbodems bijdraagt aan gunstiger (biogeochemische) condities voor kenmerkende plantensoorten van trilvenen. Hiervoor is geanalyseerd op welke wijze microtopografie van bulten en slenken de hydrologie, biogeochemie en lichtcondities beïnvloedt. We concluderen dat met de microtopografie die in grondwatergevoede beekdalvenen wordt aangetroffen het goed mogelijk is dat in bulten gunstige biogeochemische condities kunnen optreden voor betreffende soorten. Microtopografische verschillen in beekdalvenen zijn voldoende groot om grote ruimtelijke verschillen in chemie (o.a. pH, redox en basenverzadiging) te veroorzaken. Deze verschillen worden veroorzaakt door subtiele verschillen in stromingspatronen en vochtgehalten als gevolg van de maaiveldshoogteverschillen en verschillen in bodemfysische eigenschappen tussen bult en slenk. Bulten kunnen lagere Fe^{2+} -gehalten hebben door de aanwezigheid van een dikkere geoxideerde zone. Plantensoorten in bulten zouden daardoor minder te maken hebben met toxiciteitseffecten door Fe^{2+} . Deze hypothese zou met veldonderzoek moeten worden getoetst. Veenvormende mossen hebben in bulten betere groeicondities door betere drainage waardoor gasdiffusie (CO_2 , O_2) minder wordt beperkt door waterfilms op de planten. Bovendien blijken bulten gunstige lichtcondities te verschaffen voor lichtminnende soorten zoals doelsoorten van slaapmos-kleine zeggen vegetatie.

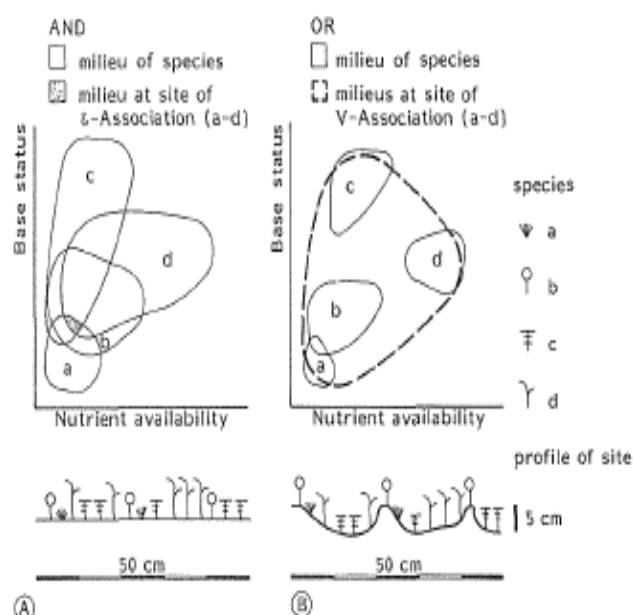
Of bulten door oxidatie van tweewaardig ijzer kunnen dienen als refugium voor plantensoorten in ijzerrijke venen is van meer zaken afhankelijk dan alleen ijzertoxiciteit. De oxidatie van ijzer kan bijvoorbeeld sterk verzurend werken en daardoor basenminnende soorten benadelen. Daarnaast kan meer structurele verzuring van bulten optreden als deze hydrologisch steeds meer geïsoleerd raken van basenrijk grondwater. Of bultvorming in gedegradeerde, grondwatergevoede venen een risico vormt voor basofiele plantensoorten kan worden onderzocht door de verzuringspotentie van de bulten te onderzoeken.

Ondanks dat er sterke aanwijzingen zijn voor de invloed van microtopografie op biochemische condities in beekdaltrilvenen, is nog veel onduidelijk over de ruimtelijke differentiatie in biochemie en zeker wat betreft toxische gereduceerde stoffen. Op basis van experimenteel onderzoek is het aannemelijk dat microtopografie een positieve bijdrage levert aan biodiversiteit van vegetaties. In de literatuur wordt dit toegeschreven aan verschillen in redoxtoestand en zuurgraad en daarmee samenhangende verschillen in milieutoxiciteit en nutriëntenbeschikbaarheid. Hoewel lastig aan te tonen in veldonderzoek lijkt ook in verschillende veldstudies een positief verband te bestaan.

Naast bovengenoemde effecten op microschaal kunnen bult/slenk structuren op systeemchaal een stabiliserend effect hebben op de waterstanddynamiek. Zulke structuren zouden van extra belang kunnen zijn voor de waterhuishouding in gedegradeerde venen zonder acrotelm die de waterstandsdynamiek kan beperken.

6.2 Probleem- en vraagstelling

Een van de eerste die het ecologisch belang inzag van microtopografie in laagvenen is de bekende Nederlandse ecohydroloog Geert van Wirdum. In 1991 schreef hij dat de vegetatiesamenstelling van een zekere associatie mogelijk niet altijd gekenmerkt wordt door overlap van milieueisen van verschillende soorten, maar dat de plantensamenstelling van een associatie ook een weerspiegeling kan zijn van heterogeniteit van abiotische factoren op microschaal. In Figuur 13 zijn beide principes nader toegelicht. In de linker figuur overlappen de standplaatsen van de soorten ('AND'-principe) en bepalen zaken als competitie en dispersie de samenstelling. In de rechter figuur stellen de planten duidelijk verschillende eisen aan de standplaats en bezetten planten verschillende niches ('OR'-principe). Zo neemt soorten a en b (soorten van basenarme standplaatsen) de bultjes in en nemen c en d de meer basenrijke slenken in. Uitgaande van het 'OR'-principe impliceert dit dat microtopografie bepalend kan zijn voor de plantensamenstelling en biodiversiteit van een vegetatie.



Figuur 13: Microtopografie en micromilieus binnen een zekere associatie van soorten (Van Wirdum 1991).

Figure 13. Micro-topography and micro-environments within a certain species assemblage (Van Wirdum 1991).

Hoewel gebaseerd op veldervaring heeft Van Wirdum bovenstaande hypothese niet systematisch getoetst. Een eerste aanzet is hiervoor gegeven door Vivian-Smith (1997) met een experimentele opzet waarin het effect van microtopografie op de samenstelling van een moerasvegetatie op een veenbodem is onderzocht. Uit deze studie blijkt dat kleinschalige hoogtevariatie, in de orde van grootte 1-3 cm, kan resulteren in significante verschillen in plantensamenstelling. De diversiteit uitgedrukt in soortenrijkdom en Shannon evenness indices was consistent hoger in de varianten met een heterogeen maaiveld. Uit de studie blijkt verder dat er duidelijke soortspecifieke voorkeuren bestonden voor bult of slenk microhabitats. Vivian-Smith schrijft de habitatvariatie toe aan verschillen in redoxtoestand en hiermee samenhangende ruimtelijke en temporele dynamiek in beschikbaarheid van o.a. bodemnutriënten en concentratie van voor planten toxische stoffen.

De aanwezigheid van microtopografie gerelateerde microhabitats is in het veld onderzocht door Hajkova & Hajek (2004) en Peach & Zedler (2006). Hajkova & Hajek laten zien dat vegetatiepatronen van slenk naar bult sterk gecorreleerd zijn met hoogte en vooral pH. In de slenken (pH >7) groeien slaapmossen als *Drepanocladus cossonii* en *Campylium stellatum* terwijl op de bulten (pH 3-4) soorten als *Sphagnum rubellum* voorkomen. De flanken van de bulten worden gekarakteriseerd door soorten van overgangsmilieus zoals *Sphagnum teres*.

Peach & Zedler onderzochten de invloed die pollen van *Carex stricta* hebben op het ontstaan van microhabitats en soortenrijkdom. Uit de studie blijkt dat de aanwezigheid van de pollen de soortenrijkdom op verschillende manieren positief beïnvloedt door ondermeer het ontstaan van verschillen in lichtpenetratie, temperatuur en vochtgehalte en inundatieduur.

Concluderend kan gesteld worden dat microtopografische verschillen een positieve invloed kunnen hebben op de soortenrijkdom van natte natuurgebieden. Er is echter weinig specifiek inzicht in de relatie tussen het voorkomen van kenmerkende plantensoorten van grondwatergevoede beekdalvenen en kleinschalige patronen in de waterhuishouding en chemie als gevolg van microtopografie. Deze review tracht daarom antwoord te geven op de volgende centrale onderzoeksvraag:

- Draagt vorming van mosbulten in ijzerrijke veenbodems bij aan gunstiger hydrologische en biogeochemische condities voor kenmerkende plantensoorten van grondwatergevoede beekdalvenen?

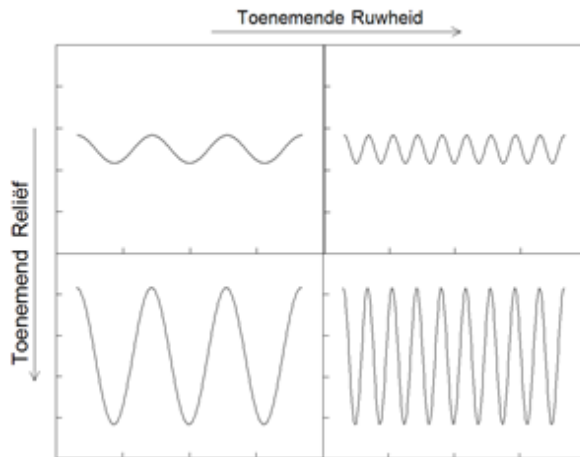
Tevens worden in relatie tot de deze vragen belangrijke kennislacunes vastgesteld.

6.3 Microtopografie

6.3.1 Kwantitatieve maten voor microtopografie

Microtopografie kan grofweg worden gedefinieerd als topografische variabiliteit op de schaal van individuele planten (Moser et al, 2007). Microtopografie beschrijft variaties in maaiveldhoogte van ca 1 – 100 cm en omvat zowel verticaal reliëf als ruwheid van het oppervlak. In de ecologische literatuur wordt microtopografie over het algemeen kwalitatief beschreven in (Engelse) termen als 'hummock' / 'hollow' / 'flat' / 'lawn' etc. (Eldridge et al, 1991). Voordeel hiervan is dat snel een beeld wordt verkregen over de lokale omstandigheden. Nadeel van het kwalitatief uitdrukken van microtopografie is dat studies moeilijk onderling vergeleken kunnen worden. Wat is bijvoorbeeld de definitie van een 'hummock'? In sommige studies wordt een zekere kwantitatieve beschrijving gegeven van 'hummocks' en 'hollows'. Eldridge et al (1991) beschrijft een 'hummock' bijvoorbeeld als een object met een diameter van 0.5 tot 1 m met een hoogte groter dan 25 cm. Dergelijke beschrijvingen zijn echter spaarzaam, onvolledig en locatiespecifiek. Het ontbreken van een kwantitatieve beschrijving van microtopografie maakt het moeilijk om relaties op te stellen tussen microtopografie enerzijds en (a) biotische factoren anderzijds. Het kwalitatief uitdrukken wordt deels veroorzaakt omdat microtopografie een lastig meetbare en kwantificeerbare grootheid is. Kwantitatieve maten voor microtopografie zijn derhalve gewenst. Daarbij kan onderscheid worden gemaakt in reliëf, de ruwheid en schaal waarop patronen in de topografie optreden. Reliëf is het verticale bereik van een topografisch profiel, terwijl ruwheid een maat is voor de ruimtelijke variatie in topografie (Moser et al, 2007). Ruwheid wordt echter ook wel als term gebruikt voor de combinatie van reliëf en ruwheid. In Figuur 14 is een illustratie van de twee elementen opgenomen. Schaal heeft te maken met de afstanden in het verticale vlak waarop hoogteverschillen optreden. Bijlage 1 geeft een aantal methoden die reliëf, ruwheid en schaal kwantificeren.

6.3.2 Meten van microtopografie in beekdalvenen



Figuur 14: Verschillen tussen reliëf en ruwheid (naar Moser et al. 2007).

Figure 14: Differences between relief and roughness (after Moser et al. 2007).

Voor het meten van microtopografie wordt voor bodem - landbouwkundige toepassingen gebruik gemaakt van geavanceerde laser scanners en stereo fotografie (Darboux & Huang, 2003). Echter voor begroeide oppervlakken zijn deze technieken niet geschikt omdat de begroeiing de bodem afschermt van de scanner. Bij natuurlijke vegetaties, en dan in het bijzonder veenbodems, is het lastig vast te stellen waar het bodemoppervlak ophoudt en de vegetatie begint. Een frame met vallende pinnen is onder dergelijke omstandigheden nog de beste methode, maar wel arbeidsintensief. Vanuit een exact horizontaal af te stellen frame worden pinnen met gelijke lengte en een klein voetje neergelaten tot op het bodemoppervlak. Boven het frame ontstaat op deze wijze een precies beeld van de variatie in bodemhoogte. Door het frame te verplaatsen kan een exact grid worden bemeten en zo een 2D of 3D microtopografisch beeld worden verkregen (Foto 5).

Voor het kunnen relateren van verschillende metingen binnen een veld is het noodzakelijk dat de exacte positie (xyz) van het frame bekend is. Door gebruik te maken van moderne GPS technieken met basisstation is dit zeer nauwkeurig mogelijk.



Foto 5: Bepaling van microtopografie met een 3D-pinframe (boven) en een 2D-pinframe (onder).

Photo 5: Measuring micro-topography with a 3D-pinframe (upper picture) and a 2D-pinframe (below).

6.3.3 Ontstaan van microtopografie in beekdalvenen

Over het ontstaan van microtopografie in grondwatergevoede venen is zeer weinig literatuur voorhanden. Internationale literatuur richt zich vooral op bult en slenk patronen in hoogvenen op macroschaal (e.g. Eppinga & Rietkerk, 2009) en gebieden met een minerale bodem. In de beschikbare literatuur komen een aantal theorieën voor het ontstaan van microtopografie naar voren. De meest gangbare theorieën zijn dat de lokale hoogteverschillen ontstaan door verschillen in vorstheffing als gevolg van textuurverschillen (Grab 2005; Van Vliet-Lanoë 1991) en verschillen in accumulatiesnelheid van plantaardige biomassa als gevolg van verschillen in productie en afbreekbaarheid. Andere deels overlappende theorieën omvatten verschillen in hydrostatische (water) en cryostatische (vorst) druk (Lundqvist 1969; Tarnocai and Zoltai 1978), effecten van ijs lenzen (Mackay 1980), betreding door vee en bultvorming door mieren Lesica & Kanno (1998).

Vorstheffing en ijslenzen

Een belangrijke theorie voor het ontstaan van microtopografische hoogteverschillen is vorstheffing (Grab 2005; Van Vliet-Lanoë 1991). Vorstheffing wordt veroorzaakt

door bevroering van porievocht. De hiermee gepaard gaande volumetoename van de grond resulteert in opheffing van het maaiveld. Daarnaast kunnen ijslenzen ontstaan door transport van water naar het bevroren deel van de bodem. Dit versterkt de volumetoename. Lokale verschillen in watergehalte van de bodem en bodemtemperatuur zullen leiden tot verschillen in de vorming van ijs en de hiermee gepaard gaande opheffing van het maaiveld door het uitzettende ijs (Grab 1997; Mark 1994; Scott *et al.* 2008). Smith *et al.* (2012) laten zien dat de kans op voorkomen van bulten toeneemt met een daling van de jaargemiddelde temperatuur en toename van de neerslag. De combinatie van lage temperaturen en overvloedige aanvoer van water is gunstig voor het ontstaan van bulten (Smith *et al.* 2012). Uit civiel-technisch onderzoek blijkt dat vorstheffing in de Nederlandse klimaatzone optreedt in gebieden met ondiepe grondwaterstanden en voldoende capillaire aanvoer van water (fijnkorrelige gronden). Volledige bedekking met sneeuw kan isolerend werken en daarmee bevroering van de bodem vertragen. Bij een dunne sneeuwbedekking, waarbij de slenken bedekt zijn en de bulten niet of nauwelijks, zal vooral vorstheffing optreden in de bulten (Smith *et al.*, 2012) waardoor de hoogteverschillen tussen bulten en slenken verder toenemen.



Foto 6: Verschillen in sneeuwbedekking tussen bulten en slenken.

Photo 6: Differences in snow cover between hummocks and hollows.

Bulten in ongestoorde beekdalvenen bestaan uit mossen. Slaapmossen vormen daarbij lage bulten terwijl hogere en bredere bulten hier alleen door *Sphagna* worden gevormd (Foto 7, Foto 8). In gedegradeerde venen die meer dan 2 decennia niet meer worden gemaaid kunnen, indien voldoende vernat en niet te eutrofe omstandigheden heersen, ook weer mosbulten ontstaan. Maaibeheer en dan zeker machinaal maaibeheer belemmeren bultvorming (Aggenbach *et al.* 2014). In hoogvenen karakteriseren bulten zich door een dikkere laag aerob veen. Slenken hebben een dunnere of afwezige aerobe laag (Holden & Burt 2003). De groeisnelheid van mossen en planten in het veen wordt beperkt door waterstress (Ridolfi *et al.* 2006). Onder (te) natte omstandigheden wordt de groei van mossen beperkt doordat een dunne waterfilm op het mosoppervlak de aanvoer van CO₂ en O₂ en daarmee fotosynthese sterk beperkt (Glime, 2007), terwijl bij een te lage waterstand de mossen verdrogen. Bultvormende mossoorten blijken beter bestand tegen droogte en kunnen hierdoor hoger boven het grondwater uitgroeien, waardoor groei-limitatie door waterstress wordt beperkt. Omdat plantproductie bepalend is voor de input aan organische stof naar de veenlaag, is veengroei optimaal bij een middelmatige dikte van de aerobe laag, waarbij voldoende water beschikbaar is en de aanvoer van CO₂ en O₂ niet geremd wordt. Dit betekent dat onder de optimale dikte van de aerobe laag voor plantengroei er een positieve feedback optreedt tussen de snelheid van veenvorming en de dikte van de aerobe laag, vooral door de toenemende productie van vaatplanten (Eppinga *et al.*, 2009; Wallen *et al.* 1988; Belyea and Clymo 2001). Boven de optimale dikte wordt de aanvoer van water beperkend en zal de groei

worden geremd. Vaatplanten bieden een intern skelet voor de mossen. Daarnaast vormen vaatplanten, in het bijzonder *Cyperaceae* beschaduwde locaties waar mosgroei kan starten (Pouliot *et al.*, 2011). De groei van vaatplanten kan echter ook negatieve gevolgen hebben voor de mosgroei door competitie voor nutriënten (Opdekamp *et al.* 2012) en licht (Aggenbach *et al.* 2014).

Een ander aspect is dat door bultvorming verschillen ontstaan in het lichtprofiel, waarbij bulten meer licht ontvangen dan slenken (Shen *et al.*, 2006; Aggenbach *et al.* 2014). Dit kan resulteren in een positieve feedback voor de mossen in de bulten ten opzichte van mossen in de slenken. In hoeverre bovenstaande processen van toepassing zijn op door slaapmosses gedomineerde beekdalvenen is voornamelijk onbekend. Wel blijken verschillende slaapmossoorten (e.g. *Campylium stellatum* and *Drepanocladus revolvens* var. *Intermed*) net als *Sphagnum* soorten in staat de pH van hun milieu te verlagen en uit te groeien tot lage bulten tussen vaatplanten zoals het in de VS inheemse *Potentilla fruticosa* (Glime *et al.* 1982). Deze lage zuurdere bulten boven het basische grondwater kunnen vervolgens dienen als vestigingsplaats voor *Sphagnum* soorten waardoor uiteindelijk hogere bulten kunnen ontstaan (Hajkova & Hajec, 2004; Foto 8).

Bultvorming door vaatplanten

In laagvenen kunnen polvormende plantensoorten de microtopografie beïnvloeden door de productie van grote hoeveelheden slecht afbreekbaar materiaal. Vooral grassen en grasachtigen met Caespitose groeivorm, waarbij een groot aantal stengels vanuit een wortelstok groeien, kunnen forse pollen vormen tot 1 meter hoogte en 1 meter in diameter (Peach & Zedler, 2006). Een dergelijke polvorming met bijvoorbeeld *Carex elata*, *Carex cespitosa*, *Carex appropinquata*, *Molinea caerulea* en soms ook *Carex nigra* treedt op in gedegradeerde, nutriëntenrijkere beekdaltrilvenen als maaien achterwege blijft (Aggenbach *et al.* 2014). Een dergelijke polvorming door eutrafente soorten hoeft niet altijd nadelig te zijn voor de rijkdom aan plantensoorten. Door de gradiënt die ontstaat van hogere pol naar lagere slenk ontstaan microhabitats waar planten zich kunnen vestigen met verschillende ecologische voorkeuren (Peach & Zedler, 2006). Volgens Smith *et al.* (2012) kan relatief lage bultvorming (tot ca. 15 cm) mogelijk ook ontstaan door sterk wortelstok vormende planten die op de bulten in een hogere bedekking voorkwamen. Vergelijkbare patronen zijn aangetroffen in het Nederlandse reservaat het Meeuwenkampje (Van der Ploeg *et al.*, 2012). Het is hierbij echter de vraag of de bult een gevolg is van de plantengroei, of de plantengroei een gevolg van de aanwezigheid van een bult (Smith *et al.*, 2012; van der Ploeg *et al.*, 2012). In de natste delen van het Meeuwenkampje treedt tevens bultvorming op door *Carex elata* pollen. In vernatte daltrajecten in het Drentse Aa gebied treedt juist na het stoppen van maaien geen polvorming op. Mogelijk komt dit hier door de afwezigheid van polvormende soorten (Aggenbach *et al.* 2014).



*Foto 7. Boven: bult-slenk structuur in een hoogveen (Männikjärve, Estland).
Onder: lage en kleine bult in een laagveen (Lubon, Polen).*

*Photo 7. Upper: hummock-hollow structure in a bog (Männikjärve, Estland).
Lower: small and low hummock in a fen (Lubon, Poland).*

Bultvorming door mieren

Een slechts zeer beperkt onderzocht mechanisme voor bultvorming in veenge bieden is activiteit van mieren. Lesica & Kannowski (1998) laten voor een door slaapmossen gedomineerd veen in Montana zien dat activiteit van mieren een grote rol kan spelen in de vorming van microtopografie. De door de mieren opgeworpen heuvels ontstaan door vestiging van een kolonie in polvormende planten en kunnen uitgroeien tot 10-15 cm hoogte en een diameter tot 60 cm. Ook blijkt uit deze studie dat de bodem van de mierenheuvels hogere gehalten fosfaat, kalium, natrium en magnesium bevat dan de omliggende bodem wat mogelijk veroorzaakt wordt door de luizenhouderij van de mieren.



Foto 8: Een hoge en brede bult van veenmossen in een grondwatergevoed beekdalveen (Lubon, Polen).

Photo 8: A large *Sphagnum* hummock in a groundwater-fed fen (Lubon, Poland)

Effecten van betreding en bewerking

Maaien en afvoeren zal biotische bultvorming door mossen en vaatplanten onderdrukken (Dijkstra *et al.* 2010; Aggenbach *et al.*, 2014). In gestoorde venen kan wel microtopografie ontstaan door het beheer. Machines en betreding zal leiden tot compressie van delen van de zachte ondergrond. Ook (extensieve) beweiding met vee kan leiden tot kleinschalige microtopografische patronen door vertrapping, vooral wanneer de veenlaag niet dik is. Een voorbeeld hiervan was het bronnengebied van de Mosbeek in Twente gedurende de periode dat dit gebied extensief werd beweide (mondelinge mededeling A. Jansen).

6.3.4 Vorm en schaal van bulten in grondwatergevoede beekdalvenen

Kwantitatieve informatie over microtopografische patronen blijkt uitermate schaars. In totaal is van drie studies kwantitatieve informatie over microtopografie in grondwatergevoede ecosystemen beschikbaar. In de studie van Smith *et al.* (2012) varieert de bulthoogte tussen 15 en 25 cm op basis van 40 meetlocaties in grondwatergevoede wetlands in Colorado. De maximale diameter van de bulten varieert tussen ca. 50 en 110 cm. De 'bultdichtheid' varieerde in deze studie tussen 0.75 tot 2.1 bult per vierkante meter. Opgemerkt dient te worden dat de door Smith *et al.* (2012) onderzochte dataset niet uit enkel veenbodems bestaat en ook de vegetatie sterk verschilt tussen de sites. De oorzaken voor de bultvorming bleken divers (o.a. accumulatie van organisch materiaal en vorstheffing). Door Cirkel *et al.* (2012) zijn een beperkt aantal gedetailleerde hoogtemetingen uitgevoerd in natuurreservaat het Meeuwenkampje. De vegetatie van het onderzochte perceel bestaat uit een gradiënt van blauwgrasland, via een door slaapmossen en kleine zeggen gedomineerde vegetatie, naar een moerasvegetatie gedomineerd door *Carex elata* en *Ranunculus lingua*. Het perceel wordt jaarlijks gemaaid waardoor zowel bultvorming door mossen als polvorming door zeggen en pijpestrootje wordt onderdrukt. In deze studie is de microtopografie uitgedrukt in kwantitatieve maten zoals beschreven in bijlage 1. Tekstbox 2 geeft hiervan de resultaten.

In recent OBN-onderzoek (Aggenbach *et al.* 2014) is langs 5 transecten van 10 m, om de 5 cm de maaiveldhoogte gemeten in grondwatergevoede venen. De metingen

zijn uitgevoerd in zowel gedegradateerde als ongedegradateerde venen en gecorrigeerd voor macroreliëf. In deze studie is de microtopografie beschreven aan de hand van percentielen (0.1-0.9 en 0.25-0.75) en wavelet-analyse. Uit de studie kwam naar voren dat de hoogteverschillen tussen het 0.1 en 0.9 percentiel ongeveer 15 cm bedragen in ongestoorde venen en 10 cm in sterk verstoorde venen. In sterk verstoorde venen bestaat de microtopografie vooral uit pol-slenk patronen of is afwezig. In de ongestoorde venen bestaat de microtopografie vooral uit mosbult-slenk patronen.

Tekstbox 2: Kwantificering van microtopografie in het Meeuwenkampje.

In vier 3D-plots van 2 bij 2 m is de microtopografie van de vegetatie opgemeten en geanalyseerd met de indices die in bijlage 1 worden beschreven (Cirkel et al. 2012).

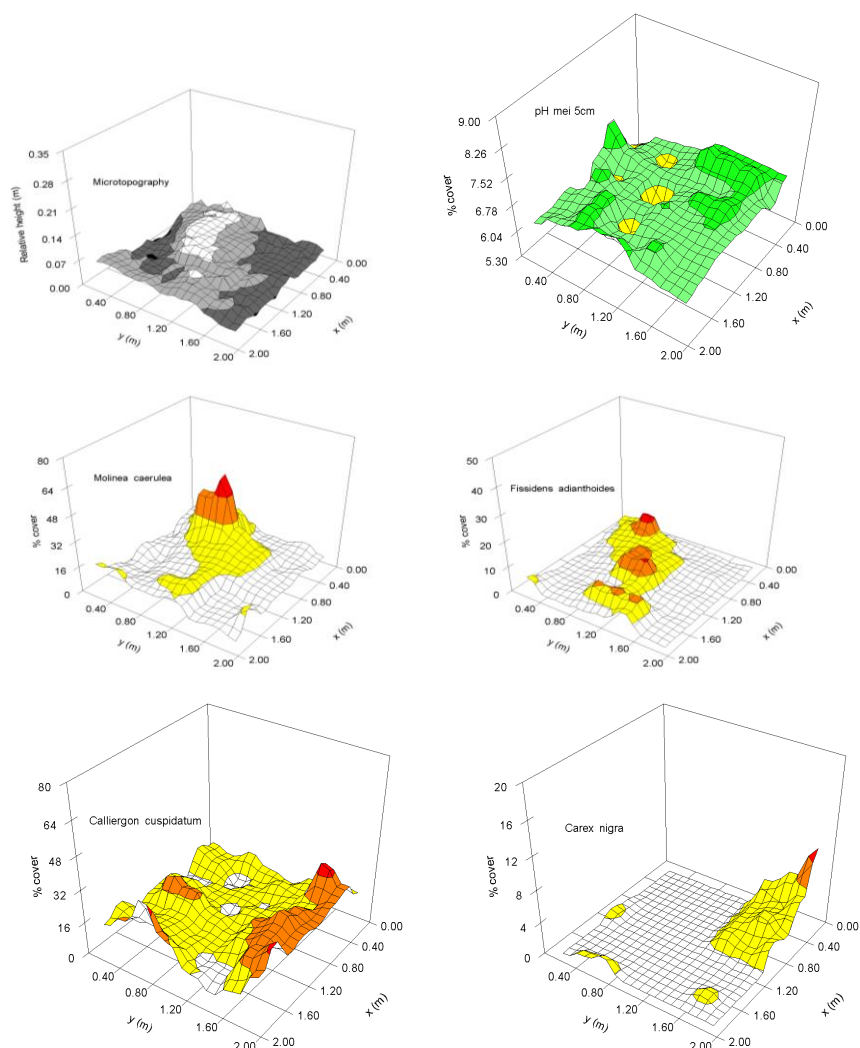
De structurele variatie van de hoogtemetingen is hoog en de nugget (c_0) is laag. Hieraan kan ontleend worden dat de metingen zich kenmerken door sterke autocorrelatie en dat de metingen zijn uitgevoerd op een geschikte schaal. De schaal van de patronen (bulten) is op de laaggelegen natte plots 1, 3 en 4 met een PCR (maat voor schaal) van ongeveer 1 meter vergelijkbaar. De grootste waarde voor de PCR is gemeten op de relatief hoog gelegen plot 2 die tevens gekenmerkt wordt door een dun veraard veendek op zand en afwezigheid van kwelinvloed. Reliëf varieert tussen 0.09 en 0.16 m is het hoogst in plot 4. De hogere waarde voor Reliëf in plot 4 wordt veroorzaakt door aanwezigheid van *Carex elata* pollen. Random Roughness is duidelijk hoger in de weinig gedraineerde plots 3 en 4.

Tabel: Generieke hoogte karakteristieken, Reliëf en Random Roughness (RR) per plot in het Meeuwenkampje. Daarnaast zijn enkele gefitte semi-variogram parameters (zie bijlage 1) weergegeven (Cirkel et al., 2012).

Plot	gem. hoogte (m+NAP)	stdev	min (m+NAP)	max (m+NAP)	Reliëf (m)	RR (m)	c_0	$c+c_0$	PCR (m)	$c/c+c_0$
1	5.545	0.016	5.50	5.59	0.09	0.0121	$3.19 \cdot 10^{-5}$	$3.13 \cdot 10^{-4}$	1.03	0.90
2	5.772	0.020	5.72	5.82	0.10	0.0123	$2.50 \cdot 10^{-5}$	$5.79 \cdot 10^{-4}$	3.94	0.96
3	5.664	0.019	5.61	5.72	0.11	0.0188	$2.96 \cdot 10^{-5}$	$4.36 \cdot 10^{-4}$	1.00	0.93
4	5.59	0.026	5.53	5.64	0.16	0.0220	$9.38 \cdot 10^{-6}$	$7.18 \cdot 10^{-4}$	1.17	0.99

In de figuur is als voorbeeld de hoogteverdeling van plot 3 ruimtelijk weergegeven. Tevens zijn in deze figuur gedetailleerde pH metingen en enkele karakteristieke vegetatiekenmerken weergegeven van de plot.

Vervolg tekstbox 2



*Hoogteverdeling, bodem pH en de bedekking van enkele planten en mossorten per 25*25 gridcel (Cirkel et al. 2012; Van der Ploeg et al. 2012.).*

6.4 Lichtcondities en microtopografie

Uit eerder OBN-onderzoek (A ggenbach *et al.* 2014) is gebleken dat in bult/slenk patronen van beekdalvenen grote verschillen in lichtcondities aanwezig zijn. In goed ontwikkelde venen hebben de bulten vlak boven het mosoppervlakte geen lichtbeperking voor plantengroei. In de slenken treedt wel lichtbeperking op. Ook in pol/slenk patronen ontvangen pollen meer licht dan de slenken. Daar treedt dan zowel in de lage als hoge delen al lichtbeperking op vlak boven de bodem.

6.5 Waterstroming en microtopografie

6.5.1 Achtergrond

Microtopografie kan, in gebieden met een ondiepe grondwaterstand, een grote invloed hebben op de stroming van water op en vlak onder het maaiveldoppervlak (van der Ploeg *et al.* 2012). Een zeer belangrijk aspect hierbij is oppervlakkige afstroming. Deze vrije afstroming over het bodemoppervlak is een belangrijke maar vaak onderschatte term in de hydrologische kringloop (Beven, 2000). Oppervlakkige afstroming treedt op als neerslag niet kan infiltreren, ofwel omdat de neerslag de maximale infiltratiecapaciteit van de bodem overschrijdt, ofwel omdat de bergingscapaciteit van de onverzadigde zone wordt overschreden, ofwel omdat toestroming van grondwater exfiltratie (kwel) van water aan maaiveld optreedt. De bergingscapaciteit van de bodem wordt vooral bepaald door de diepte van de freatische grondwaterspiegel, terwijl korstvorming, hydrofobie van de bodemmatrix en compactie de infiltratiecapaciteit beïnvloeden (Locher & De Bakker, 1990). Oppervlakkige afstroming door overschrijding van de bergingscapaciteit en overschrijding van de infiltratiecapaciteit zijn bekend als respectievelijk Dunne en Horton runoff. Oppervlakkige afstroming kan daarnaast optreden in kwelgebieden waarbij kwelwater aan maaiveld uittreedt (Dunne & Black, 1970). Veel aspecten van oppervlakkige afstroming zoals hoeveelheden, frequentie van optreden en de route over maaiveld zijn echter zeer slecht te voorspellen (Sophocleous, 2002).

Onderzoek naar interactie tussen oppervlakkige afstroming en topografie heeft zich vooral gericht op hellende gebieden, wat zich uit in een groot aantal modelconcepten voor het gedistribueerd modelleren (e.g. SHE (Abbott *et al.*, 1986) and TOPMODEL (Beven *et al.*, 1996)). De oorzaak hiervan kan worden gevonden in het feit dat oppervlakkige afstroming in hellende gebieden gepaard gaat met risico op bodemerosie. Oppervlakkige afstroming heeft in vlakke gebieden veel minder aandacht gekregen en wordt in hydrologische studies veelal verwaarloosd. Dit is begrijpelijk vanuit kwantitatief oogpunt, omdat de hoeveelheid oppervlakkige afstroming op stroomgebiedschaal beperkt is in deze gebieden. Negeren is echter onverstandig omdat oppervlakkige afvoer een flinke bijdrage kan leveren aan piekafvoeren op stroomgebiedschaal en kan leiden tot inundatie en plasvorming op veldschaal. Daarnaast faciliteert oppervlakkige afstroming transport van stoffen zoals macro-ionen, nutriënten, pesticiden en andere verontreinigingen naar oppervlaktewater (Van der Velde *et al.*, 2009, 2010). In het bijzonder sterk sorberende stoffen zoals fosfaat kunnen via deze route worden getransporteerd naar oppervlaktewater. In venen en moerassen met grondwaterstanden aan maaiveld is oppervlakkige afstroming een belangrijke component in de waterbalans.

6.5.2 Microtopografie en hydrologie in natte ecosystemen

Microtopografie en oppervlakkige afstroming

In ecosystemen in vlakke gebieden met ondiepe grondwaterstanden treedt oppervlakkige afstroming, afhankelijk van de lokale microtopografie, op als een stromende waterfilm en/of als stroming via microkanaaltjes. Hierbij is het vollopen en overstromen van lokale depressies een belangrijk aspect (Darboux *et al.*, 2002). Het stromingspatroon wordt hierdoor zeer complex doordat volgelopen depressies (plassen) door verdere vernatting kunnen samenvloeien of juist splitsen tijdens opdrogen (Appels *et al.*, 2011). De hoeveelheid oppervlakkige afstroming vanaf een perceel wordt hierdoor sterk bepaald door de tijdelijke berging van water in depressies aan het maaiveld oppervlak. Zulke oppervlakkige afstroming kan gemodelleerd worden (Appels *et al.*, 2011; Beven, 2002; Fiedler & Ramirez, 2000; Van der Ploeg *et al.*, 2012).

Microtopografie en grondwaterdynamiek

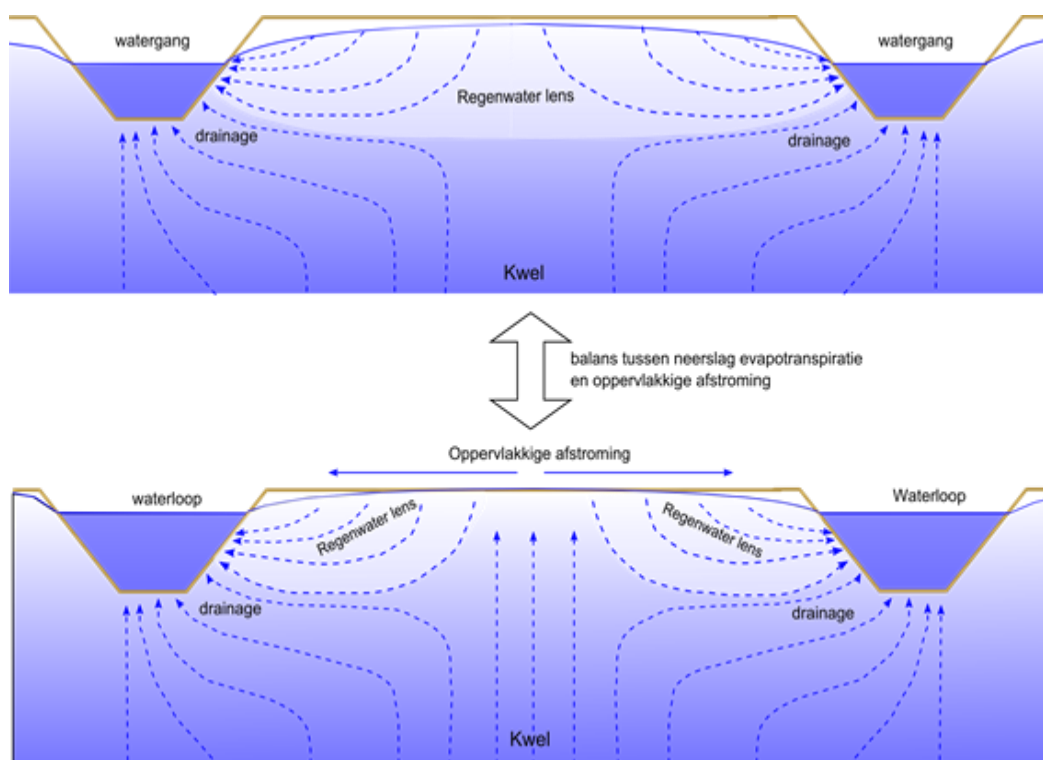
Voor het verklaren van waterstandsdynamiek en stromingspatronen in venen zijn verschillende concepten ontwikkeld. De concepten onderscheiden zich in de manier waarop afvoer van water wordt beschreven. Belangrijke concepten zijn het Acrotelm-

Catotelm concept waarbij de afvoer van water wordt beschreven als grondwaterstroming (Romanov, 1968; Ivanov, 1981) en meer recent concepten waarbij de afvoer van water voor een belangrijk deel wordt beschreven als oppervlakkige afvoer over het veenoppervlak (runoff-concept). Bij de laatste benadering wordt het oppervlak van natuurlijke wetlands gezien als een complex patroon van tijdelijk watervoerende microkanaaltjes en stroompjes en tussenliggende hogere delen (Larsen & Harvey 2011). Hoewel beide concepten veelal zijn ontwikkeld voor hoogvenen zijn ze ook relevant voor grondwatergevoede beekdalen met doorstroomvenen (Succow & Joosten 2001). Beide concepten impliceren een feedback van de waterstand in het veen op de afvoer van water. Bij hoge waterstanden is de afvoer groot door ofwel grondwaterstroming door de goed doorlatende toplaag (Acrotelm-Catotelm concept), dan wel een kleine afstand tussen drainerende stroompjes en een langzame reactie van de waterstand op grondwateraanvulling (runoff-concept). Bij een lage grondwaterstand is de afvoer gering door een trage stroming in de minder goed doorlatende diepere veenlaag (Acrotelm-Catotelm concept) of een grote afstand tussen drainerende stroompjes en een snelle reactie van de waterstand op grondwateraanvulling (runoff-concept). De aanwezigheid van microtopografie kan daarom een belangrijke bijdrage leveren aan een hydrologische feedback die zorgt voor stabiele vochtcondities. Een veen zonder microtopografie zou daardoor grotere waterstandfluctuaties hebben en meer afhankelijk zijn van de feedback door verschillen in bodemfysische eigenschappen van de onder- en bovengrond (Acrotelm-Catotelm-concept).

Grondwaterstromingspatronen

De hydrologische respons van grondwatersystemen in natte natuurgebieden wordt sterk beïnvloed door het geneste stelsel van al dan niet tijdelijk watervoerende stroompjes. Naast deze niet-lineaire respons van de grondwaterstanden op neerslag (Von Asmuth, 2012) worden ook de grondwaterstromingspatronen beïnvloed door de oppervlakkige afstroming. We lichten dit proces toe aan de hand van een doorsnede op perceelschaal om vervolgens nader in te gaan op het effect van topografische verschillen binnen een perceel. In gebieden met opwaartse grondwaterstroming en een neerslagoverschot ontmoet infiltrerend regenwater grondwater met een andere chemische signatuur, en stroomt vervolgens af naar een watergang. In Figuur 15A is dit schematisch weergegeven.

Het volume water afkomstig van neerslag is lensvormig en wordt om deze reden een neerslaglens genoemd. Het grensvlak tussen geïnfiltreerd regenwater en grondwater ligt het diepste op de waterscheiding en neemt monotoon af in de richting van de drainerende waterlopen. Dit generieke patroon op perceelniveau zoals beschreven door Cirkel (2003), Schot *et al.* (2004) en Dekker *et al.* (2005) wordt complexer als de grondwaterstand aan maaiveld komt en oppervlakkige afstroming optreedt. Door de als gevolg hiervan veranderende lokale waterbalans kan opwellend grondwater tot in de wortelzone doordringen (Figuur 15B).

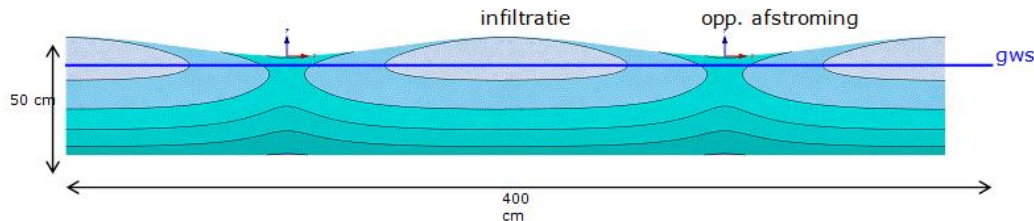


Figuur 15: Generieke neerslaglens patronen, met (A) en zonder (B) oppervlakkige afstroming.

Figure 15. Generic precipitation lense pattern, with (A) and without (B) superficial flow.

In Figuur 15 is uitgegaan van een vlak maaiveld. Echter juist in situatie B heeft microtopografie een flinke invloed op ondiepe grondwaterstromingspatronen. Hydrologische berekeningen door Frei *et al.* (2010;2012) van een beekbegeleidend veentje laten zien dat door lokale hoogteverschillen van enkele cm tot dm en een grondwaterstand aan maaiveld resulteren in een complex patroon van microlensjes onder bulten en uittredend grondwater in slenken. Net als bij de neerslaglensen op perceelschaal is de mate van infiltratie bepalend voor de omvang van de neerslaglens. Gedurende een natte periode wordt in de slenken neerslag en uittredend grondwater oppervlakkig afgevoerd, terwijl op de bulten water kan blijven infiltreren. Hierdoor ontstaan ter plaatse van de bulten kleine neerslaglensen. In Figuur 16 is een voorbeeldberekening van dergelijke lensjes met Hydrus-2D weergegeven, waaruit blijkt dat een hoogteverschil van enkele cm al een forse impact kan hebben op ondiepe grondwaterstromingspatronen. Voorwaarde hierbij is een grondwaterstand nabij het gemiddelde maaiveld en oppervlakkige afstroming. Bij te diepe grondwaterstanden verdwijnen de patronen en ontstaat een grotere lens vergelijkbaar met Figuur 15A. Bij voldoende hoge grondwaterstanden en kwelflux kan microtopografie in grondwatergevoede venen grote invloed hebben op ruimtelijke variatie van voor de vegetatie belangrijke chemische variabelen (ph, basenrijkdom, ijzer, nutriënten).

Bovenstaande heeft ook nog een belangrijke implicatie. Begreppeling verlaagt de grondwaterstand tot onder het gemiddelde maaiveld en verminderd de oppervlakkige afstroming. Begreppeling van kwelgebieden bevordert daarom de vorming van grotere neerslaglenzen. Dit is tegengesteld aan het wijdverspreide vooroordeel dat begreppeling helpt tegen verzuring door afvoer van neerslagwater.



Figuur 16: Momentopname van micro-neerslaglenzen als gevolg van kleine maaiveldhoogte verschillen (10 cm). Wit is > 75% neerslagwater, donkerblauw is >75% kwelwater. Bij deze conceptuele Hydrus 2D berekening is uitgegaan van een vaste stijghoogte op de onderrand en een doorlatendheid van 1 m/d.

Figure 16: Snapshot of micro-precipitation lenses caused by small differences in soil elevation (10 cm). White indicates > 75% rainwater, dark blue > 75% groundwater. This conceptual Hydrus 2D calculation assumes a fixed hydraulic head at the lower edge and a conductivity of 1 m/d.

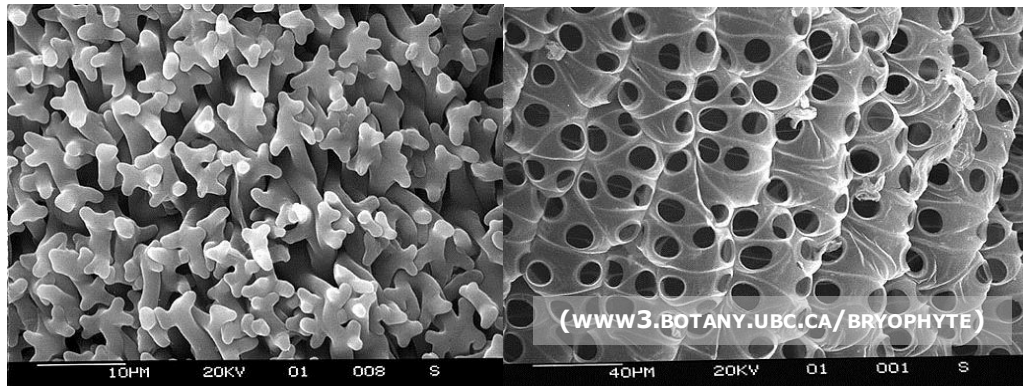
6.5.3 Terugkoppeling tussen veenvormende vegetatie en hydrologie

Bij de beschouwingen in de vorige paragraaf is de invloed van de vegetatie op de hydrologie buiten beschouwing gelaten. Wortelopname door op verschillende dieptes wortelende planten kan bijvoorbeeld het beeld van Figuur 16 verstoren. Zeker bij venen is de invloed van de begroeiing complex en vaak indirect. Verschillen in vegetatie tussen bulten en slenken kan resulteren in ruimtelijke variatie in hydraulische eigenschappen van het veen. De relatie tussen doorlatendheid en waterverzadiging, $K(\theta)$, van onverzadigd veen is bijvoorbeeld sterk afhankelijk van het veentype (i.e. de planten waaruit het veen is ontstaan) en de humificatiegraad (Gnatowski et al, 2011). De hydraulische eigenschappen van de levende moslaag hangen sterk af van de anatomie van mossoorten en de dikte van de levende moslaag (Schouwenaars & Goossens, 2007). De hydraulische eigenschappen van zowel het veen als de levende toplaag zijn bepalend voor vochtcondities en stromingspatronen op standplaatsniveau, maar ook voor de waterhuishouding op veldschaal. Daarnaast kan de verandering van hydraulische eigenschappen resulteren in een positieve feedback op de groeicondities van de soorten. Ruimtelijke structuren in microtopografie en hydraulische eigenschappen worden hierdoor versterkt.

Onderzoek aan de hydraulische eigenschappen van veenen en veenvormende vegetaties is echter zeer schaars en nagenoeg beperkt tot hoogveensoorten. Uit onderzoek aan de hydraulische eigenschappen van veenmossen (Schouwenaars & Goossens, 2007; Price et al., 2008) en recent onderzoek aan mossoorten van droge standplaatsen (Voortman et al., in prep) blijkt dat de moslaag een zeer hoge verzadigde doorlatendheid heeft (20 - 160 m/d, Price et al. (2008)) en een groot percentage makkelijk te draineren poriën en open ruimtes (40-50% >300 µm en 20-30% >1000 µm), waardoor nagenoeg geen vol capillaire zone kan ontstaan (Hayward and Clymo 1982). Infiltrerend regenwater kan hierdoor snel door een mosbult afstromen naar lokale laagtes, wat zich hydrologisch vertaalt in een geringe reactie van de grondwaterstand op grondwateraanvulling. De snelle drainage van overtollig water tijdens natte omstandigheden (Boelter, 1969) is cruciaal voor de groei van mossen, omdat een waterfilm op mossen de diffusie van CO₂ sterk beperkt en daarmee hun groei (Glime, 2007). Het snel afvoeren van water uit mosbulten is dus gunstig voor de daar groeiende soorten, e.g. *Sphagnum fuscum* (Granath et al., 2010).

Als de toplaag van mossen uitdroogt neemt de doorlatendheid sterk af. Pryce et al. (2008) observeerden bij een drukafname van 35 cm een daling van de

doorlatendheid, $K(\theta)$ met 5 log eenheden voor *Sphagnum rubellum*. Deze sterke daling wordt veroorzaakt door de snelle afname van de dikte van de waterfilm rond de mossen. Het residuele water wordt vastgehouden in een dunne film tussen de zogenaamde papillae aan de buitenzijde van het mos. *Sphagna* verschillen van andere mossoorten doordat ze tevens cellen bevatten zonder celinhoud en poriën in de celwand (hyaline cellen) waar water in opgeslagen kan worden (Ingram 1983, Figuur 17).



Figuur 17: Electronenmicroscop-opnamen van mosbladjes. Links: papillae bij *Tortula* (Duinsterretje). Rechts: hyaline cellen met poriën bij *Sphagnum* (veenmos).

Figure 17. Electron microscope pictures of moss leaves. Left: papillae in *Tortula*. Right: hyaline cells with pores in *Sphagnum*.

De mate waarin mossen in staat zijn water vast te houden en te transporteren naar de capitula (top van de levende moslaag) verschilt sterk tussen soorten. Zo blijken bultvormende *Sphagnum* soorten beter in staat te zijn om water vast te houden en te transporteren naar de capitula dan aquatische en lawn-vormende veenmossen (Rydín 1985, Wagner & Titus, 1984). Deze eigenschappen maken de bultvormende veenmossen relatief goed bestand tegen droogte (Overbeek & Happach 1957, Hayward & Clymo, 1982). Al hoewel over de bodemfysische en hydrologische eigenschappen van venen de laatste jaren meer publicaties verschijnen, is nog weinig bekend over de hydraulische eigenschappen en eisen van de relevante mossoorten van grondwatergevoede beekdalvenen. Daardoor bestaat tevens weinig inzicht in de hydrologische effecten op systeemsgeschaal van ruimtelijke differentiatie van mossoorten in microtopografie.

6.6 Microtopografie en biogeochemische processen

6.6.1 Achtergrond

Subtiële verschillen in de afstand tussen maaiveldhoogte en freatische grondwaterstand zijn direct, via de beschikbaarheid van zuurstof voor wortel respiratie (Bartholomeus *et al.*, 2008), en indirect via redox processen (Hinsinger *et al.* 2009; Koch *et al.* 1990; van der Welle *et al.* 2008) en mineralisatie (Koerselman *et al.*, 1993) van invloed op de chemische samenstelling van het bodemvocht. Daarnaast zal alleen al het verschil in infiltratie van regenwater tussen bulten en slenken in kwelgebieden zorgen voor zonatie in ondiepe waterkwaliteit (Cirkel *et al.* 2012; Van der Ploeg *et al.*, 2012).

Hoewel het duidelijk is dat microtopografie de grondwaterstroming en waterkwaliteit in kwelgevoede systemen in theorie significant kan beïnvloeden (Frei *et al.*, 2010, 2012; Van der Ploeg *et al.*, 2012), blijkt het moeilijk om exact aan te geven welke factoren sturend zijn voor de distributie van plantensoorten over een (micro)hoogtegradiënt (Peach and Zedler, 2006). Dit wordt veroorzaakt door de sterke correlatie tussen microtopografie en andere factoren zoals het bodemvochtgehalte, redoxstatus, pH, nutriëntenbeschikbaarheid en lichtcondities. Daarnaast zijn gedetailleerde metingen aan de biochemie van bult en slenk patronen zeer schaars.

6.6.2 pH en basenverzadiging

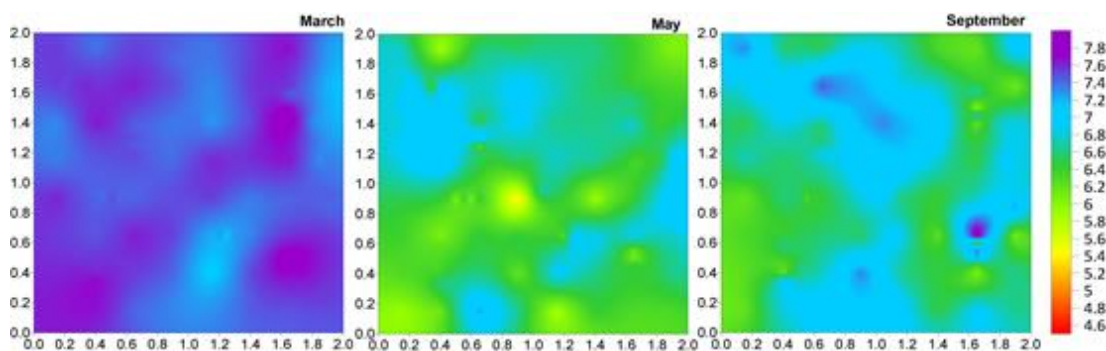
Hoewel de beschikbare literatuur beperkt is, blijkt uit de meeste studies een duidelijk verschil in de pH tussen bulten en slenken (Bragazza *et al.*, 1998; Karlin & Bliss, 1984; Cirkel *et al.*, 2012; Hajkova & Hajec, 2004). Karlin & Bliss (1984) laten tevens verschillen zien in basenverzadiging tussen bulten en slenken. In deze uitgebreide studie zijn de onderzochte venen onderverdeeld in drie brede klassen ten aanzien van pH en basenverzadiging van het grondwater: zwak minerotroof (pH 3-4.5; C_{ads} 10 ~ 40 meq/100g), minerotroof (pH 4-5.5; C_{ads} 35 ~ 65 meq/100g), en sterk minerotroof (pH 7-8.5; $C_{ads} \geq 60$ meq/100g). In twee als sterk minerotroof geclassificeerde venen bleken steile gradiënten op te treden in pH en C_{ads} concentraties tussen bulten en slenken (hoogteverschil bult-slenk 12 ~ 20 cm). Terwijl de slenk substraten C_{ads} gehalten van meer dan 100 meq/100g dw bevatten bleken de C_{ads} gehalten van de bulten te variëren tussen 8.6 en 36 meq/100g dw. pH verschillen komen vooral tot uiting in de minimale waarde van de pH. Deze bleek te variëren tussen 7.3 voor de slenken en 3.7 voor de hogere bulten. De maximale pH varieerde tussen 7.8 voor de slenken en 5.6 voor de bulten. Substraatvormende mossen in de bulten waren *Sphagnum fuscum* en *Pleurozium schreberi*, terwijl in de slenken *Campyllum stellatum* domineerde. In de zwak minerotrofe venen bleken de verschillen in waterkwaliteit veel minder uitgesproken. Ook in de studie van Bragazza *et al.*, 1998 in een ombrotroof veen in de Alpen bleken geen duidelijke verschillen in C_{ads} aantoonbaar, terwijl zeer geringe verschillen aantoonbaar waren in pH. Verschillen in pH en basenverzadiging tussen bulten en slenken treden dus vooral op in venen met instroming van grondwater uit een minerale ondergrond.

Over de oorzaak van de verzuring van de bulten zijn in de literatuur verschillende theorieën te vinden. Plantenecologen kennen de lage pH in bulten typisch toe aan biotische factoren, zoals bijvoorbeeld afgifte van protonen door *Sphagnum* in ruil voor basische kationen uit het bodemvocht (Soudzilovskaia *et al.*, 2010) en uitstoot van organische zuren (Verhoeven and Liefveld, 1997, Vitt *et al.* 2000). Hydrologen zoeken de oorzaak echter vaak in de grotere invloed van regenwater in de bulten en de invloed van opkwellend basenrijk grondwater in de slenken (Glaser *et al.* 2004a; Van der Ploeg *et al.*, 2012). Uiteraard sluiten beide concepten elkaar niet uit en kunnen elkaar mogelijk zelfs versterken.

Wat betreft de afgifte van protonen is vaak verondersteld dat proton-uitwisseling van het kationadsorbtiecomplex van *Sphagnum* een belangrijke verzurende werking heeft en daardoor een belangrijke rol speelt in de successie van basenrijk laagveen naar hoogveen. De beschikbaarheid aan basische kationen in hoogvenen is echter te laag om tot onder pH 5 te verzuren (Hemond, 1980). Vitt *et al.* (2000) laten zien dat de productie van organische zuren als gevolg van langzame afbraak van *Sphagnum* een belangrijke verzurende rol heeft. Soudzilovskaja *et al.* (2010) laten zien dat er geen significante verschillen zijn tussen slaapmossen en *Sphagnum* wat betreft kationadsorbtiecomplex en verzurende werking door protonafgifte. Slaapmossen bleken net zo goed als *Sphagnum* in staat hun milieu te verzuren. Wat echter wel bleek te verschillen was de buffercapaciteit van de standplaatsen van de mossen. Bij verdergaande accumulatie van veen neemt het adsorptiecomplex tevens toe. Om de basenverzadiging op peil te houden is aanvoer van basische kationen nodig. Hydrologische isolatie van een bult t.o.v. het basenrijke grondwater (alleen instroom van regenwater) kan dus leiden tot sterke verzuring door te geringe aanvoer van basische kationen en daardoor een te geringe zuurbuffering van organische zuren die

door de mossen intern worden geproduceerd. Verzuring van slaapmosbulten, waarna invasie van *Sphagna* optrad, is geobserveerd door Glime *et al.* (1982). De productie van organische zuren werkt niet alleen verzurend, maar het geproduceerde (fenol) zuur bindt ook voor bacteriegroei belangrijke metalen en ammonium en vertraagt hiermee de afbraak van organisch materiaal (Painter 1998, Børsheim *et al.* 2001). Hierdoor ontstaat een positieve feedback, waardoor de bult verder kan groeien

Uit studies van ondermeer Bragazza *et al.* (1998) blijkt dat chemische samenstelling van het bodemvocht in vooral de bulten sterk kan variëren over tijd en ruimte. Deze dynamiek en ruimtelijke heterogeniteit blijkt ook uit gedetailleerde pH metingen in het Meeuwenkampje (Cirkel *et al.*, 2012, Figuur 18). In dit door calcium en bicarbonaatrijk grondwater gevoede veentje treedt een sterke variatie in pH op over de tijd. In maart staat het grondwater aan maaiveld en zijn de hoogste pH's gemeten. In het relatief droge voorjaar daalde de grondwaterstand en trad een scherpe daling van de pH in de bulten op. Mogelijk wordt dit naast regenwaterinvloed vooral veroorzaakt door de verzurende werking van ijzeroxidatie. Later in het seizoen lijkt door verdamping weer een grotere invloed van basisch grondwater in de bult op te treden.



Figuur 18: De dynamiek van de pH in microtopografie in het Meeuwenkampje (Cirkel *et al.* 2012). De bultstructuur loopt globaal van de linker onderhoek naar de rechter bovenhoek.

Figure 18: pH dynamics over time in the area Meeuwenkampje (after Cirkel *et al.* 2012). The hummock is situated approximately between the lower left and the upper right corner.

6.6.3 Redox processen

Gezien de verschillen in waterverzadiging van het substraat tussen bulten en slenken zijn verschillen in redoxchemie eveneens voor de hand liggend. In de bulten is contact met atmosferisch zuurstof mogelijk terwijl zuurstofindringing in natte slenken sterk wordt beperkt. Uit conceptuele berekeningen van Frei *et al.* (2012) aan een (regenwater-gevoed) beekbegeleidend veen met microtopografie blijkt dat er scherpe redoxgrenzen ontstaan, met relatief oxische zones gesuperponeerd op een sulfaatreducerend systeem.

Gerichte metingen aan redoxgevoelige parameters in bult-slenk structuren zijn echter zeer schaars. Branfireun (2004) gebruikt methykwik (MeHg) concentraties als indicator voor verschillen in sulfaatreductie tussen bulten en slenken. Uit zijn studie blijkt dat verschillen optreden in de bovenste 25 cm van de veenbodem. De MeHg concentraties vertonen in deze studie de volgende afnemende trend: ondiepe slenk > vlak > bult > diepe slenk. Het feit dat in de diepe slenken de laagste MeHg concentraties zijn gemeten heeft mogelijk te maken met instroom van dieper sulfaatarm grondwater. Deze metingen komen overeen met de situatie beschreven door Frei *et al.* (2012) waarbij sulfaathoudend water (atmosferische depositie) infiltreert in de bult, vervolgens reduceert naar sulfiden en draineert naar de ondiepe slenken. In de slenken kan hierdoor een voor planten toxisch milieu door vrije sulfiden ontstaan waardoor groei geremd wordt. Een Nederlands voorbeeld waarbij

sulfiderijk grondwater uittreedt in slenken is te vinden op de Brunsummerheide (van Dijk *et al.*, 2009). De zwavel is in dit gebied echter afkomstig van geoxideerde mineralen in bruinkoolafzettingen. Een vergelijkbaar proces kan afhankelijk van grondwaterstand en reactiviteit van organische stof optreden op ten aanzien van nitraat. De hogere zuurstofconcentratie in de bulten faciliteert omzetting van ammonium naar nitraat door nitrificatie. Het mobiele nitraat draineert vervolgens naar de meer zuurstofarme slenken waar het kan worden verwijderd als stikstofgas via denitrificatie (Bruland *et al.*, 2006; Wolf *et al.*, 2011).

Microtopografische structuren in venen blijken van grote invloed op de ruimtelijke variabiliteit van CO₂ opname en methaanemissies. Uit onderzoek van Waddington & Roulet (1996; 2008) blijkt dat er tussen bulten en slenken grote verschillen bestaan in methaanproductie, oxidatie en emissie. Slenken kenmerken zich door hogere emissies van methaan en lagere opname van CO₂. Metingen van Sundh *et al.* (1995) laten een positieve correlatie zien tussen methaanoxidatie-capaciteit en de dikte van de oxische veenlaag.

In venen hebben hogere ijzerconcentraties invloed op de vegetatie. IJzer in gereduceerde vorm (Fe²⁺) is al in lage concentraties toxisch voor planten (zie hoofdstuk 3). In de relatief oxische bulten zal ijzer vooral in driewaardige (Fe³⁺) en geoxideerde vorm (FeOOH) aanwezig zijn, waardoor de bulten kunnen dienen als toevluchtsoord voor soorten die niet of beperkt zijn aangepast aan hoge Fe²⁺ concentraties. Zover wij kunnen overzien is er in de literatuur geen gedetailleerde informatie beschikbaar over de relatie tussen microtopografische patronen en patronen in gereduceerd en opgelost ijzer in de wortelzone. Veldobservaties van patronen slaapmossen in bult-slenk structuren zouden daarop kunnen duiden (Foto 9).



Foto 9: Lage bulten van slaapmossen en cyperacaeën met een ijzerrijke slenk zonder slaapmossen in een grondwatergevoed veen (Store Mosse, Zuid-Zweden). Mogelijk worden mossen in de slenk beperkt door ijzertoxiciteit.

Photo 9: Low hummocks of brown mosses and Cyperaceae with an iron-rich hollow without brown mosses in a groundwater-fed mire (Store Mosse, South Sweden). The occurrence of mosses in the hollow may be limited due to iron toxicity.

6.7 Conclusies

Op basis van de geanalyseerde literatuur kan de hoofdvraag - *Draagt vorming van mosbulten in ijzerrijke veenbodems bij aan gunstiger (biogeochemische) condities voor kenmerkende plantensoorten van trilvenen?* - positief worden beantwoord.

Dit blijkt ondermeer uit het volgende:

- Microtopografische verschillen in beekdalvenen zijn voldoende groot om grote ruimtelijke verschillen in chemie (o.a. pH, redox en basenverzadiging) te veroorzaken. Dit wordt veroorzaakt door subtiele verschillen in stromingspatronen en vochtgehalten als gevolg van de maaiveldshoogteverschillen en verschillen in bodemfysische eigenschappen tussen bulten en slenk. Dit blijkt uit veldonderzoek en modellering.
- Bulten kunnen lagere Fe^{2+} -gehalten hebben door de aanwezigheid van een dikkere geoxideerde zone en daarmee de aanwezigheid van een reactieve zone ijzer(hydr)oxiden. Plantensoorten in bulten zouden daardoor minder te maken hebben met toxiciteitseffecten door Fe^{2+} in het porievocht. Deze hypothese zou met veldonderzoek moeten worden getoetst.
- Gehalten aan vrije sulfiden zijn laag in het wortelmilieu door de dikkere geoxideerde zone. Deze hypothese zou met veldonderzoek moeten worden getoetst.
- Veenvormende mossen hebben in bulten betere groeicondities door betere drainage waardoor gasdiffusie (CO_2 , O_2) minder wordt beperkt door waterfilm vorming. (Status: empirisch onderzoek)

Bovendien:

- Bulten blijken gunstige lichtcondities te verschaffen voor lichtminnende soorten zoals doelsoorten van slaapmos-kleine zeggen vegetatie. Dit blijkt uit veldmetingen.
- Bulten/slenk structuren hebben een stabiliserend effect op de waterstanddynamiek op systeemsschaal. In natte periodes wordt water snel afgevoerd, terwijl in droge situaties water wordt vastgehouden. Dit is met modellering aannemelijk gemaakt, maar heeft nog empirische bevestiging.
- Bult/slenk structuren zouden in gedegradeerde venen de nog ontbrekende regulerende werking van een acrotelm op de waterstanddynamiek op kunnen vangen.
- Op basis van experimenteel onderzoek is het aannemelijk dat microtopografie een positieve bijdrage levert aan biodiversiteit van vegetaties. In de literatuur wordt dit toegeschreven aan verschillen in redoxtoestand en zuurgraad en daarmee samenhangende verschillen in milieutoxiciteit en nutriëntenbeschikbaarheid. Hoewel lastig aan te tonen in veldonderzoek lijkt ook in verschillende veldstudies een positief verband te bestaan.

Of bulten door oxidatie van tweewaardig ijzer kunnen dienen als refugium voor plantensoorten in ijzerrijke venen is van meer zaken afhankelijk dan ijzertoxiciteit. De oxidatie van ijzer kan bijvoorbeeld sterk verzurend werken en daardoor basenminnende soorten benadelen. Daarnaast kan meer structurele verzuring van bulten optreden als deze hydrologisch meer en meer geïsoleerd raken van basisch grondwater. Of bultvorming in gedegradeerde maar grondwatergevoede venen een risico vormt voor basofiele plantensoorten kan worden onderzocht door de verzuringspotentie van de bulten te onderzoeken en te kijken of op de hoogtegradiënt zich omstandigheden met een laag Fe^{2+} -gehalte en voldoende hoge basenrijkdom kunnen ontwikkelen.

Kennislacunes

Ondanks dat er sterke aanwijzingen zijn voor de invloed van microtopografie op biochemische condities in beekdaltrilvenen, is nog veel onduidelijk.

- Informatie over bodemchemie in relatie tot microtopografische structuren is schaars en vaak anekdotisch van aard. Gedetailleerde informatie over de invloed van microtopografie op toxische gereduceerde stoffen is in het geheel niet beschikbaar.
- De ruimtelijke variatie van bodemchemische eigenschappen - anders dan pH en basenverzadiging - is in grondwatergevoede beekdalvenen met slaapmos-kleine zeggenvegetatie met microtopografie nagenoeg onbekend.
- Meer inzicht is gewenst in de ruimtelijke patronen van nutriëntenpools en nutriëntenbeschikbaarheid in beekdalvenen en de invloed van microtopografie daarop.
- Hoewel voor het ontstaan van microtopografie meerdere hypothesen beschikbaar zijn, is het onbekend hoe het ontstaan van microtopografie (bult-slenk structuren) kan worden bevorderd in gedegradeerde beekdalvenen. Het is van belang om te onderzoeken of en hoe beheerders microtopografie kunnen bevorderen met andere ingrepen dan alleen het stoppen met maaien.

7 Beschrijvend onderzoek chemische stratificatie en vegetatie in beekdalvenen

7.1 Samenvatting

De vraagstelling voor dit deelonderzoek was: *Hebben ijzer, anorganisch stikstof, en anorganisch fosfaat in beekdalen met een ijzerrijke bodem alleen in de toplaag een hoog gehalte of ook dieper in het veenprofiel?* Op basis van veronderstellingen over de chemische stratificatie en processen in ongestoorde en vernatte gedegradeerde venen en de variatie in het ijzergehalte van het toestromende grondwater is deze vraag breed opgepakt met onderzoek aan chemieprofielen in beekdalvenen. Allereerst kan de vraag bevestigend worden beantwoord. Sterk gedegradeerde venen die ijzerhoudend grondwater ontvangen hebben inderdaad vaak hogere gehalten aan Fe-totaal, P-totaal, anorganisch P, N-totaal en mineraal N in de bodem. Dit gaat ook samen met een sterke humificatie en grotere bulkdichtheid van het veen. Betreffende venen onderscheiden zich met hun chemisch diepteprofiel scherp van die van ongestoorde en zwak gedegradeerde venen. De meest onderscheidende bulkvariabel in de bodem toplaag is het totaal-Fe gehalte. Echter de gehalten aan genoemde andere variabelen overlappen sterk met die van ongestoorde venen en hierbij spelen ook andere factoren een rol.

Vernatte, sterk gedegradeerde venen met toestroming van ijzerhoudend grondwater hebben in de bovenste 50 cm van het profiel een hoger Fe-gehalte dan de diepere delen van het veenprofiel. Deze gehalten zijn ook veel hoger dan in de toplaag van ongestoorde venen. Het aandeel van geoxideerd ijzer in de ijzerpool van de toplaag is hoog en veel hoger dan in de diepere lagen. Fe-concentraties in het porievocht zijn het hoogst in de toplaag en nemen naar beneden toe snel af. In toplaag van de venen die goed vernat zijn, is porievocht Fe ook veel hoger dan in de ongestoorde venen. De TIC ($\text{HCO}_3^- + \text{CO}_2$) en opgelost organisch materiaal (DOC) zijn het hoogst in de toplaag. Dit is een gevolg van anaerobe afbraak van organisch stof door ijzerreductie nadat de toplaag door vernatting permanent zuurstofloos is geworden. De gehalten P-totaal en Fe-gebonden P zijn in de toplaag hoger dan in de diepere lagen. Deze zijn ook weer hoger dan die in de ongestoorde venen. De chemische stratificatie in sterk gedegradeerde venen wordt veroorzaakt door langdurige ontwatering en vervolgens vernatting. Naast de degradatie- en vernattingshistorie lijkt ook de ijzerrijkdom van het toestromende grondwater nog een rol te spelen. Zeer lage ijzergehalten van het porievocht in de diepere veenlaag en onderliggende minerale pakket is in de onderzochte Nederlandse en Vlaamse venen niet aangetroffen. Dit zou ook de verklaring kunnen zijn waarom in een deel van de sterk gedegradeerde venen ook dieper in het profiel hoge ijzergehalten in het substraat worden gemeten. Zowel het zeer hoge ijzergehalte als de hoge ijzergebonden fosfaatfractie in de bodem en het hoge Fe gehalte in het porievocht van de toplaag hebben een grote invloed op de soortensamenstelling van de vegetatie van de sterk gedegradeerde beekdalvenen. De onderzochte venen onderscheiden zich met een meer productieve kruidlaag van grotere helofyten van de ijzerarme ongestoorde venen. Vele kenmerkende soorten van basenrijke, mesotrafente slaapmos-kleine zeggen vegetaties ontbreken. We concluderen daarom dat de ijzerrijke en fosfaatrijke toplaag een belangrijke bottleneck vormt voor herstel

voor herstel van slaapmos- kleine zeggen vegetatie door ijzertoxiciteit en/of door te eutrofe omstandigheden.

Een hoge ijzerrijkdom in beekdalvenen is aangetroffen in ongestoorde venen en zwak gedegradеerde venen. De toplaag vertoonde hier ook verhoogde Fe-gehalte in de bodem en het porievocht. De ijzergehalten bereiken hier echter niet de extreem hoge waarden die in de sterk gedegradеerde venen worden gemeten hetgeen geweten wordt aan het ontbreken van een langdurige periode van ontwatering. De kruidlaag in deze venen kan net als in de gedegradеerde venen relatief productief zijn en wat betreft soortensamenstelling kan het intermediair zijn aan deze van sterk gedegradеerde, ijzerrijke venen en ijzerarme ongestoorde venen. De hogere ijzerrijkdom hangt samen met toestroming van relatief ijzerrijk grondwater. In één van de onderzochte venen lijkt extreme accumulatie van fosfaat in de toplaag samen te hangen met een relatief hoog fosfaatgehalte van het grondwater. Doorstroomvenen kunnen zich blijkbaar gedurende millennia ontwikkelen bij een relatief hoge ijzer- en fosfaatrijkdom. De hoge ijzer- en fosfaatrijkdom uit zich dan ook in de soortensamenstelling van de vegetatie. De ijzerrijkdom in het porievocht van de toplaag bevindt zich daarbij in een bereik waarbij toxiciteitseffecten op slaapmossen en kleine zeggensoorten aannemelijk zijn.

Er bestaan ook **ongestoorde zeer ijzer- en fosfaatarme venen**. Deze venen worden gevoed door zeer ijzerarm en fosfaatarm grondwater. Het veenprofiel kenmerkt zich door een lage humificatiegraad en een hoog aandeel van slaapmossen en kleine zeggen. De bodemchemie kenmerkt zich door lage N-totaal, P-totaal en Fe-totaal gehalten. Het reduceerbare ijzergehalte van de bodem en het Fe-gehalte van het porievocht heeft in het hele veenprofiel zeer lage waarden. Hierdoor kan geen ijzertoxiciteit optreden. Een ander opvallend verschijnsel is dat de NH_4^+/K^+ -ratio in het porievocht in de ongestoorde venen lager is dan dat van de meeste gedegradеerde venen. De gunstige waarden van deze ratio voor slaapmossen wordt veroorzaakt door hogere K-gehalte in de ongestoorde venen en hangt vermoedelijk samen met het ontbreken van uitloging van kalium uit de toplaag in de ongestoorde venen (geen ontwatering). Het lage nutriëntengehalte en een laag Fe-gehalte in het porievocht gaat samen met een vegetatie die rijk is aan slaapmossen en kleine zeggen. Een ander belangrijk aspect is dat deze vegetaties rijk zijn aan soorten die bekend staan als kalkmoerassoorten. Dit hangt mogelijk samen met de geringe verzuringscapaciteit van het substraat.

In Nederland bestaan ook **relatief ijzerarme, sterk gedegradеerde venen** waarvan de vegetaties vrij goed aansluiten op die van ongestoorde, ijzerarme en ijzerrijke venen in Polen. Deze overeenkomsten liggen deels aan een lage ijzerrijkdom van de bodemtoplaag. Verder is (deels) in de venen sprake van een fluctuerend grondwaterregime waarbij de bodem in de zomer enkele decimeters droogvalt. Al hoewel niet optimaal voor veenvormende slaapmos-kleine zeggenvegetatie, kan dit in de zomer wel bijdragen tot lage Fe-gehalten in het porievocht en dus ook toxiciteitseffecten voorkomen. IJzertoxiciteit treedt daardoor vermoedelijk niet op en zou de aanwezigheid van diverse mesotrafente kleine zeggen en mossen kunnen verklaren. Daarnaast zorgt een lagere zomerstand ook voor meer sorbtie van fosfaat door oxidatie van ijzer. Keerzijde is dat deze venen ook meer verzuurd zijn en in de zomer door oxidatieprocessen een relatief lage pH hebben. Op termijn zou daardoor ook de zuurbuffercapaciteit verder kunnen dalen, waardoor het toekomstperspectief voor basenminnende soorten geringer is.

7.2 Probleem- en vraagstelling

Uit de pilotstudie van Aggenbach *et al.* (2010) blijkt dat sterke ijzeraccumulatie in gedegradеerde beekdalvenen vermoedelijk een grote rol heeft op de biogeochemie van vernalle locaties. De bevindingen hierover zijn:

- Veel gedegradеerde, vernalle herstelsites hebben een zeer ijzerrijke toplaag en een zeer hoog gehalte aan gereduceerd ijzer in het bodemvocht.

- De ijzergehalten zijn hier zo hoog dat het voorkomen van karakteristieke zeggen- en mossoorten van trilvenen mogelijk door ijzertoxiciteit wordt beperkt. Diverse veenvormende slaapmossoorten zijn mogelijk juist gevoelig voor hoge ijzergehalten.
- In natte ijzerrijke venen wordt de vegetatie gedomineerd door grotere helofyten, o.a. Snavelzegge en Holpijp.
- Hoge ijzergehalte kunnen mede daardoor het vermogen om veen te vormen beperken.
- De toplaag is rijk aan anorganisch stikstof (NH_4^+) en anorganisch P (vooral gebonden aan ijzer).

Ook werden in genoemd onderzoek een aantal hypothesen opgesteld:

- Op veel herstelsites treedt een sterke afbraak van organisch materiaal op als gevolg van hoge ijzergehalten. Zowel een grote voorraad geoxideerd ijzer als gevolg van de vroegere langdurige verdroging als zwak wisselende grondwaterstanden zorgen voor een hoge afbraak. Afwisselende oxidatie en reductie van ijzer draagt sterk bij aan de anaerobe oxidatie van het veen. Het is daarom ook de vraag of momenteel netto accumulatie van organisch materiaal optreedt. Vorming van weinig gehumificeerd veen ijkt onder ijzerrijke omstandigheden niet op te treden.
- Grote helofyten kunnen door uitscheiding van zuurstof in het wortel milieu de afbraak van organische stof sterk bevorderen. Omdat zuurstofuitscheiding in een milieu met veel gereduceerd ijzer leidt tot verzuring van het wortelmilieu, kan mogelijk ook veel anorganisch fosfaat en ammonium voor deze helofyten in het wortelmilieu beschikbaar zijn.
- Hoge ijzergehalten in de toplaag van gedegradeerde beekdalvenen lijken vooral een gevolg te zijn van de degradatie als gevolg van langdurige ontwatering en vervolgens vernatting. Door afbraak van het veen tijdens ontwatering treedt voor ijzer een concentratie-effect op. IJzer dat in gereduceerde vorm was afgezet zal in de (periodiek) aerobe toplaag oxideren. Tevens wordt in ontwaterde venen waar wel nog (periodiek) aanvoer van ijzerhoudend grondwater plaatsvindt, in de toplaag ijzer door oxidatie afgezet. Wanneer de toplaag met een grote geoxideerde ijzerpool permanent anaeroob wordt door vernatting, zal reductie van ijzer gaan optreden en hoge Fe^{2+} -concentraties in het porievocht veroorzaken.
- Sommige beekdalvenen hebben toestroming van relatief ijzerrijk grondwater waarvan het ijzergehalte hoger lijkt te zijn dan grenswaarden waarbij kenmerkende, oligo- en mesotrafente zeggen- en mossoorten van trilvenen toxiciteitseffecten zouden kunnen ervaren. Naast een historie van degradatie en vernatting lijken daarom ook de achtergrondwaarden van ijzer in het toestromende grondwater van belang te zijn. Het relatieve belang van de degradatie en achtergrondwaarden voor de ijzerrijkdom van beekdalvenen zijn nu niet duidelijk.

Deze inzichten en hypothesen duiden er op dat in gedegradeerde beekdalvenen met ijzeraccumulatie het herstelperspectief voor mesotrafente slaapmos-kleine zeggenvegetatie mogelijk belemmerd kan worden door ijzertoxiciteit en/of te eutrofe condities. Daarnaast zijn er aanwijzingen dat accumulatie van weinig veraard veen ook belemmerd wordt door een hoge afbraak. Voor het overwegen van plagen of ondiep afgraven als herstelmaatregelen is het van belang om te weten of de overmatige accumulatie van ijzer en nutriënten zich beperkt tot de toplaag. Als dat zo is dan zouden de nadelige biogeochemische effecten van een hoog ijzer- en nutriëntengehalte kunnen worden weggenomen met het verwijderen van de toplaag. Omdat in de genoemde pilotstudie alleen in de toplaag van 0-10 cm onder maaiveld is gemeten, wordt de veronderstelde sterke chemische stratificatie niet bevestigd door metingen in diepteprofielen. Aanvullend onderzoek waarbij gekeken wordt naar de diepteverdeling van ijzer en macronutriënten is daarom zinvol. Hieronder werken we op basis van veronderstelde opgetreden en actuele hydrologische en chemische processen een verwachting uit ten aanzien van de chemische stratificatie in grondwatergevoede venen. Omdat het zinvol is de chemische toestand van gedegradeerde beekdalvenen af te zetten tegen ongestoorde referenties, doen we dit voor zowel gedegradeerde venen die weer vernat zijn als ongestoorde venen die

nooit zijn ontwaterd. Deze verwachtingen zijn gebruikt om de aanpak van het onderzoek nader uit te werken.

Gedegradeerde venen met toestroming van ijzerrijk grondwater die zijn vernat

Een nadere analyse van de dataset van de Pilotstudie gaf aan dat in de toplaag van gedegradeerde venen de gehalten van Fe en Mn veel hoger zijn dan in ongestoorde venen, terwijl de gehalten aan basen (Ca en Mg) en zwavel juist lager zijn. Concentraties van ijzer en mangaan door afbraak van veen kunnen niet het verlies verklaren van Ca, Mg en S. Dit patroon kan wel worden verklaard door langdurige afwisselende oxidatie en reductie in gedegradeerde venen. Veel beekdalvenen zijn langdurig licht ontwaterd met als gevolg van een seizoensmatig fluctuerende grondwaterstand met in de winter standen aan maaiveld en 's zomers uitzakkende standen. In de zomer treedt bij lage grondwaterstanden oxidatie op van ijzer en mangaan. De gevormde (oxi)hydroxiden zijn weinig mobiel. Ijzersulfiden oxideren ook en daarbij wordt sulfaat gevormd. De oxidatie van gereduceerd ijzer en ijzersulfiden leidt tot verzuring. De gevormde H^+ -ionen wisselen uit met calcium en magnesium op het adsorbtiecomplex. In de winterperiode treden door hoge waterstanden anaerobe omstandigheden op. Het geoxideerde ijzer reduceert waarbij organisch materiaal als reductor fungeert. Door de toegenomen alkaliniteit treedt weer kationuitwisseling op. H^+ -ionen desorberen en worden geneutraliseerd door HCO_3^- en de metalen in het porievocht worden geadsorbeerd aan het kationenadsorbtiecomplex. Gedurende de vele oxidatie-reductiecycli treedt uitloging op van calcium en magnesium door afvoer van drainagewater in sloten en greppels en ook via water dat in natte perioden aan maaiveld exfiltreert en via runoff wordt afgevoerd. Het ijzer spoelt minder goed uit omdat dit beter gebonden wordt in de bodem. Hierdoor kan het aandeel ijzer op het adsorbtiecomplex groter worden ten koste van calcium en magnesium. Dit geldt ook voor mangaan. Een ander effect is dat de toplaag sulfaat verliest door uitloging. Deze processen kunnen verklaren waarom gedegradeerde beekdalvenen tegelijk een verhoogd ijzer- en mangaangehalte hebben en een lager calcium- en magnesiumgehalte. Met zwavel kan nog een extra effect optreden. Een deel van het sulfaat dat in oxidatieperioden ontstaat zal naar een diepere bodemlaag worden getransporteerd op momenten met wegzijging van water. In die diepere bodemlaag kan het sulfaat reduceren en met ijzer neerslaan als ijzersulfiden.

Accumulatie van anorganisch fosfaat in gedegradeerde venen kan optreden wanneer door afbraak van veen door aeratie P in organisch stof mineraliseert. Het meeste van dit anorganische fosfaat wordt in de toplaag vastgelegd en dan vooral door binding aan Fe-(oxi)hydroxiden. Vooral met een grote pool geoxideerd ijzer kan veel fosfaat worden gebonden in de toplaag. Extra fosfaat kan ook zijn aangevoerd door bemesting, indien dat plaatsvond. Mineraal stikstof kan ook vrij zijn gekomen door mineralisatie uit organisch materiaal. Bij vorming van NH_4^+ wordt dit geadsorbeerd op het adsorbtiecomplex.

Resumerend levert dit een volgende verwachting op over het chemisch diepteprofiel van gedegradeerde beekdalvenen met toevoer van ijzerhoudend grondwater:

- De toplaag heeft een hoger Fe- en Mn-gehalte dan de diepere delen van het veenprofiel. Deze gehalten zijn ook hoger dan in de toplaag van ongestoorde venen.
- Het aandeel van geoxideerd ijzer in de ijzerpool van de toplaag is hoog en veel hoger dan van die in de diepere lagen. In de diepere veenlagen wordt de ijzerpool gedomineerd door gereduceerde ijzermineralen.
- Het gehalte van Fe in het porievocht is het hoogst in de toplaag en neemt naar beneden toe snel af.
- De gehalten van totaal Ca en Mg en geadsorbeerd Ca en Mg zijn in de toplaag kleiner dan in de diepere veenlagen.
- Het aandeel van Ca en Mg in de hoeveelheid kationen in het porievocht is in de diepere lagen hoger.

- De totaal P gehalten en Fe-gebonden P zijn in de toplaag hoger dan in de diepere lagen.
- Het gehalte aan geadsorbeerd NH_4^+ is in de toplaag hoger dan in de diepere veenlagen.
- De alkaliniteit, de gehalten CO_2 , CH_4 en opgelost organisch materiaal (DOC) zijn het hoogst in de toplaag als gevolg van anaerobe afbraak door ijzerreductie nadat de toplaag door vernatting permanent anaeroob is geworden.

Ongestoorde venen met toestroming van ijzerhoudend en -rijk grondwater

Ongestoorde venen die nooit zijn ontwaterd ontvangen ook ijzerhoudend grondwater en kunnen dit in het gevormde veen accumuleren. Omdat ijzer ook in anaerobe vorm mineralen kan vormen (zie hoofdstuk 2.5), wordt onderin en vermoedelijk ook hoger in het profiel ijzer opgehoopt. In de toplaag van het profiel kunnen daarbij ook (oxi)hydroxiden van geoxideerd ijzer ontstaan, omdat door periodiek (iets lagere grondwaterstanden in natuurlijke droogteperioden) aeratie optreedt. Wellicht leidt dit ook tot enigszins hogere ijzerconcentraties in de toplaag. Daarnaast kunnen helofyten ijzer oxideren door zuurstofafgifte van de wortels en kan ijzer aan het maaiveld in slenken oxideren op momenten dat daar grondwater uittreedt. De mate waarin accumulatie in het veen optreedt, hangt van een aantal factoren af. De ijzerrijkdom van het toestromende grondwater is vooral van belang: hoe ijzerrijker, hoe meer ijzer in potentie kan accumuleren. Daarnaast speelt de ouderdom van het veen een rol. Hoe ouder, hoe groter de ijzerflux naar het veen is geweest. Daarnaast speelt de snelheid van veenvorming een rol in de ontwikkeling van het ijzergehalte. Bij een hogere accumulatiesnelheid van organisch materiaal zal het instromende ijzer meer 'verdund' worden. Is de snelheid van veenvorming geringer dan zal het ijzergehalte sneller verlopen. Deze hele redenatie geldt ook voor mangaan. Verder zal ook fosfaat dat met het grondwater wordt aangevoerd onderin en hoger op in het profiel kunnen worden vastgelegd (anaerobe mineralen, sorbtie aan anionen-uitwissingscomplex, binding aan Ca). Omdat mineralisatie van P in de toplaag gering is door een weinig fluctuerende waterstand rond maaiveld, zal er weinig anorganisch P in de toplaag zijn opgehoopt. Ook voor mineraal N geldt dit wegens een geringe N-mineralisatie en ook door een hoge denitrificatie onder natte condities.

Dit levert de volgende verwachting op ten aanzien van het chemisch diepteprofiel:

- Geen duidelijke ophoping van Fe en Mn in de toplaag.
- Dieper in het profiel overheersen in de Fe-pool anaerobe mineralen. Wellicht hopen deze het sterkst op onderin het veenprofiel.
- Bovenin het profiel is de totaal-Fe pool en het aandeel geoxideerde Fe-mineralen geringer dan in de gedegradeerde venen. Hetzelfde geldt ook voor Fe-gehalte in het porievocht wegens een geringere omvang van de reduceerbare Fe-pool.
- De opgebouwde Fe-voorraad in het profiel en daarmee samenhangend het Fe-gehalte van het veen vertoont een samenhang met het ijzergehalte van het toestromende grondwater. Deze samenhang is vermoedelijk niet zeer eenduidig, omdat de grondwaterflux, ouderdom van het veen en accumulatiesnelheid van het veen ook van invloed zijn geweest op de opgebouwde ijzerconcentratie.
- Geen uitgesproken verhoogde gehalten van anorganisch P en NH_4^+ in de toplaag.
- Geen verhoogde alkaliniteit en geen uitgesproken verhoogde gehalte aan CO_2 , CH_4 en DOC in de toplaag.

Uiteraard geldt dat vernatte, gedegradeerde venen gedurende hun bestaan ijzerrijk grondwater hebben ontvangen. Voor deze venen is dan de verwachting dat ze zowel onderin als bovenin hoge ijzergehalten hebben. Ze zouden zich met de toplaag onderscheiden van ongestoorde venen door een hoger totaal-Fe- en P-gehalte, een hogere geoxideerde Fe-fractie en ook een hoger Fe-gehalte in het porievocht.

Met het onderzoek aan chemische diepteprofielen zullen bovenstaande verwachtingen worden getoetst. Daarbij staat de volgende vraag centraal:

- Hebben ijzer, anorganisch stikstof, en anorganisch fosfaat in beekdalen met een ijzerrijke bodem alleen in de toplaag een hoog gehalte of ook dieper in het veenprofiel?

7.3 Methoden

7.3.1 Keuze van de onderzoekslocaties

Onderzoekslocaties zijn geselecteerd op basis van de volgende criteria:

- Sterk gedegradeerde, zwak gedegradeerde en niet gedegradeerde venen. Om een goed overzicht te krijgen van de herstelpotenties van gedegradeerde venen, is het ook noodzakelijk om niet gedegradeerde venen mee te nemen ter referentie. Sterk gedegradeerde venen zijn langdurig ontwaterd en gebruikt als hooiland. Zwak gedegradeerde venen zijn minder lang ontwaterd en hebben een vegetatie die nog veel overeenkomsten heeft met die van ongestoorde venen. Ongestoorde venen zijn nooit of nauwelijks ontwaterd geweest of als hooiland gebruikt.
- Gedegradeerde venen zijn vernat.
- IJzerrijke en ijzerarme toplaag. Hiermee kan onderscheid gemaakt worden in de chemische 'problematiek' van beide veentypen.
- IJzerrijk en ijzerarm toestromend grondwater. Dit geeft inzicht in welke mate beekdalvenen van nature verschillen in ijzergehalte.

Op basis van de voorgenoemde criteria en de ervaring uit de pilotstudie van Aggenbach *et al.* (2010) werden, in samenspraak met terreinbeheerders en het DT Beekdallandschap, 17 locaties geselecteerd (Tabel 5, Figuur 19). Sterk gedegradeerde herstelsites werden geselecteerd in Nederland en Vlaanderen, zwak gedegradeerde en ongestoorde referentiesites werden gevonden in Polen. Ongestoorde sites in Nederland en België ontbreken. Op vijf van de locaties (Tabel 5, "intensief") is de bodemchemie intensief bemonsterd, en zijn patronen in microstructuur beschreven en bemonsterd. Het was niet mogelijk om alle combinaties van mate van degradatie en ijzerrijkdom te vinden. Gedegradeerde venen met toestroming van ijzerarm grondwater ($< 10 \mu\text{mol L}^{-1}$) zijn niet geselecteerd. Dit ligt mogelijk aan een gebrek aan vernattingsmaatregelen in venen met ijzerarme voeding. Ongestoorde venen met toestroming van ijzerrijk grondwater ($> 200 \mu\text{mol L}^{-1}$) zijn ook niet aangetroffen. In Polen is gezocht naar de meest ijzerrijke venen, maar dat leverde venen met voeding van hooguit matig ijzerrijk grondwater op.

Tabel 5: Overzicht van de onderzoekslocaties.

Table 5: Characteristics of the research sites.

	Code	Locatie	Land	Latitude	Longitude	Intensief	IJzergehalte toplaag (Fe-arm < 200 mmol/kg, Fe-rijk > 300 mmol/kg)	IJzergehalte grondwater (Fe- arm < 10 µmol/L, Fe- rijk > 200 µmol/L)
Gedegrad	BM	Bennekomse Meent	NI	52.007194	5.596750	0	ijzerarm	matig ijzerrijk
	LH	Leijer Hooilanden	NI	52.642389	6.277111	0	ijzerarm	matig ijzerrijk
	ES1	Elperstroom	NI	52.874778	6.659222	0	ijzerrijk	matig ijzerrijk
	ES2	Elperstroom	NI	52.873056	6.659500	0	matig ijzerrijk	matig ijzerrijk
	DA5	Drentse Aa	NI	53.013917	6.628028	0	ijzerrijk	matig ijzerrijk
	DA6	Drentse Aa	NI	53.020556	6.667806	1	ijzerrijk	matig ijzerrijk
	ZB8	Zwarte beek	Be	51.091694	5.325222	0	ijzerrijk	ijzerrijk
	ZB9	Zwarte beek	Be	51.079778	5.285917	0	ijzerrijk	matig ijzerrijk
	DE	Dentgenbacherbos	NI	50.870972	6.045750	0	ijzerrijk	matig ijzerrijk
	KL	Klitserbeek	NI	50.780056	5.934389	0	ijzerrijk	matig ijzerrijk
Zwak gedegrad	DZ	Dobrzyńka	PI	53.524444	16.989333	1	ijzerrijk	ijzerrijk
	LB2	Lubon	PI	54.023528	17.560111	1	ijzerarm	matig ijzerrijk
Ongestoord	BZ1	Biebrza	PI	53.286500	22.608861	0	ijzerarm	matig ijzerrijk
	BZ2	Biebrza	PI	53.715333	23.354139	0	ijzerarm	ijzerarm
	BS	Bagno Stawek	PI	53.896139	17.552167	1	ijzerarm	ijzerarm
	LB1	Lubon	PI	54.022194	17.496778	1	ijzerarm	ijzerarm
	RS1	Rospuda	PI	53.904167	22.953667	0	matig ijzerrijk	matig ijzerrijk

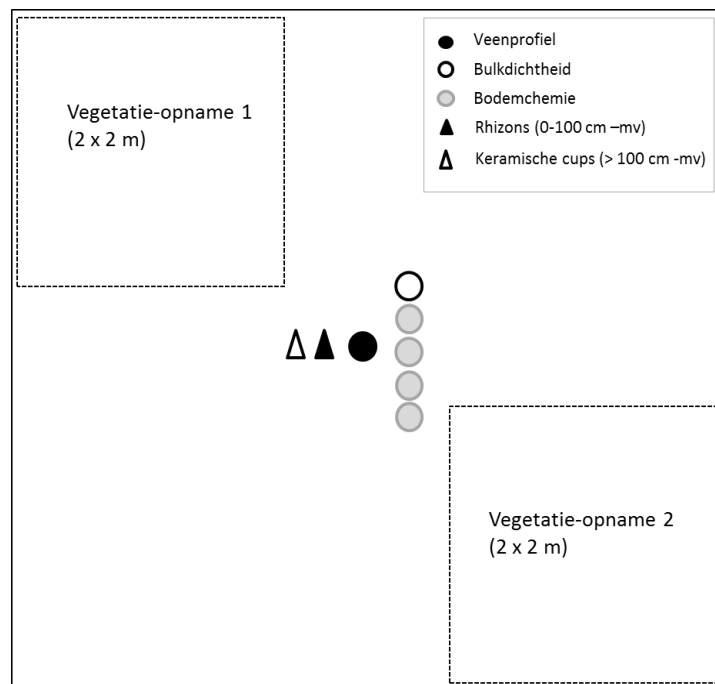


Figuur 19: Ligging van de onderzoekslocaties.

Figure 19: Position of the research sites

7.3.2 Meetontwerp

In Figuur 20 wordt aangegeven op welke wijze de sites zijn bemonsterd. Een site bestaat uit een vlak van ca. 5x5 m. Bij de selectie van de exacte locatie in een gebied is gekeken naar de omliggende vegetatie. Deze was bij voorkeur gedomineerd door een goed ontwikkelde kleine zeggen- en/of slaapmosvegetatie. In het midden van het vlak is een bodemprofiel uitgestoken en zijn bodem en bodemvocht bemonsterd op gestandaardiseerde dieptes. Tenslotte zijn binnen dit vlak, zo dicht mogelijk naast het bemonsterde profiel, twee vegetatie-opnamen (2x2 m) gemaakt.



Figuur 20: Bemonsteringsstrategie in een onderzoeks site (5x5 m).

Figure 20: Sampling strategy at a research site (5x5 m)

7.3.3 Beschrijving bodemprofiel

In het centrum van elke locatie zijn veenprofielen uitgestoken met een veenguts of Russische veenboor (Foto 10). Er werd bemonsterd tot aan de ondoordringbare ondergrond (vb. mineraal) of tot een dik pakket gyttja. De textuur is beschreven en veen is - indien niet te sterk veraard - getypeerd op basis van kleur en macrostructuur volgens Succow en Joosten (Succow and Joosten 2001). De humificatiegraad is beschreven met de schaal van VonPost. Vervolgens is met een bodem-pH electrode de pH gemeten van het profiel. In de bovenste meter is dat vanaf 2.5 cm onder maaiveld om de 5 cm gedaan, en vanaf 102.5 cm onder maaiveld om de 10 cm. Met 10 % zoutzuur is het profiel ook gescreend op kalkgehalte. Daarbij is onderscheid gemaakt in geen bruis (code 0), lichte bruis (code 1) en sterke bruis (code 2).



Foto 10: Met de Russische veenboor kunnen relatief intacte veenprofielen worden uitgestoken tot op vele meters diepte.

Photo 10: A "Russian peat corer" is used to collect relatively intact peat samples.

7.3.4 Bemonstering porievocht

Op elke site werd het bodemvocht éénmalig bemonsterd met macro-rhizons (verlengd met PVC buis) op de dieptes van 0-10, 15-25, 40-50 en 90-100 cm onder maaiveld zijdelings langs het eerder gestoken bodemprofiel. Rhizons werden onder een hoek van 45° ingebracht en dusdanig gepositioneerd dat de filters verticaal onder elkaar uitkwamen. Diepere veenbodems (> 2 m -mv) werden vervolgens nog bemonsterd op 190 – 200 cm – mv, met telkens één meter dieper (290 – 300, 390 – 400,..., cm – mv) met behulp van keramische cups bevestigd op pvc-buis. Deze werden verticaal ingebracht. Dit bemonsteringspatroon werd voortgezet tot uiteindelijk een stevige minerale ondergrond of een dikke laag gyttja werd bereikt. Bij meer dan één keramische cup stonden deze enkele dm' uit elkaar op ca 0.5 m afstand van de rhizons. De keramische cups zaten daardoor niet precies onder elkaar en ook niet exact onder de rhizons. Voor de bemonstering van een verticaal profiel is dat geen groot bezwaar omdat dieper in het profiel de verticale verschillen op een horizontale afstand van < 2 m gering zullen zijn. Vervolgens werd het grondwater uit de minerale ondergrond of gyttja nog minimaal 1 x bemonsterd met keramische cups (> 2 m -mv) of vanuit een peilbuis (< 2 m -mv). Rhizons en cups zijn bemonsterd op de dag van plaatsing en, in geval van trage doorstroom, de volgende dag. Voor de eigenlijke bemonstering zijn de rhizons en de cups eerst voorgespoeld met bodemvocht met een volume dat gelijk is aan 3x het volume van de monsterset.

Voorbehandeling van deelmonsters en analysemethoden worden beschreven in paragraaf 7.4.1.

7.3.5 Bemonstering bodem

Per locatie en diepte zijn monsters genomen voor bulkdichtheid (1x) en voor bodemchemie (mengmonster van 4 deelmonsters), telkens op dezelfde dieptes als de watermonsters. Voor bulkdichtheid is de toplaag en tweede laag (15-25 cm -mv) waar mogelijk bemonsterd d.m.v. uitsnijden van een veenblok van 10*10*10 cm ($V = 1\,000\text{ cm}^3$). De diepere monsters zijn genomen met een Russische veenboor over een lengte van 10 cm, overeenkomstig met het diepteprofiel ($V = 79.5\text{ cm}^3$).

Voorbehandeling van deelmonsters en analysemethoden worden beschreven in paragraaf 7.4.3.

7.3.6 Vegetatie-opnamen

Per locatie zijn telkens twee vegetatie-opnamen gemaakt (2 x 2 m) zo dicht mogelijk aan weerszijde van het bemonsterde profiel. De schaal van Londo is gebruikt om de abundantie van soorten weer te geven. Er is ook telkens een schatting gemaakt van de bedekking van mos- en kruidlaag en de gemiddelde hoogte van de kruidlaag. Deze opnamen zijn vervolgens gebruikt om verbanden te leggen tussen de vegetatie en de abiotiek van het veen. Mossoorten die niet onmiddellijk op naam konden worden gebracht, zijn in het lab gedetermineerd. Op één locatie (DE) zijn geen opnamen gemaakt omdat hier gemaaid was ten tijde van bemonstering.

7.3.7 Uitwerking chemieprofielen en opnamen

De chemieprofielen voor bodem en water zijn weergegeven in Excel tot en met 3 m onder maaiveld, en zijn gegroepeerd per degradatieklasse (ongestoord, zwak of sterk gedegradieerd). Waar nodig zijn relevante correlaties uitgevoerd: deze worden verder toegelicht in de tekst.

Voor de ordinatie van de vegetatie-opnamen in relatie tot abiotische condities zijn multivariabele analysetechnieken gebruikt m.b.v. CANOCO (Ter Braack and Smilauer 1998). Chemische variabelen zijn voor deze analyses $\log(x)$ of $\log(x+1)$ getransformeerd. De lengte van de langste gradiënt is altijd eerst bepaald m.b.v. een DCA om een keuze te maken tussen lineaire (gradiënt < 3) en unimodale (gradiënt > 4) methoden. Waar nodig zijn de gebruikte technieken in detail toegelicht bij de resultaten.

7.4 Chemische analyse en berekeningen

7.4.1 Analyse porievocht

Deelmonsters voor de bepaling van waterstofsulfide- en methaangas werden onmiddellijk opgeslagen in glazen buisjes (reeds gevuld met 1 ml 1 M HCl en geflushed met N₂-gas). Deelmonsters voor ICP-analyse zijn aangezuurd met 0.7 ml 65% suprapuur HNO₃ per 100 ml. Deelmonsters voor DOC, CO₂, HCO₃⁻, NO₃⁻ en NH₄⁺ zijn zonder voorbehandeling opgeslagen. Op dezelfde dag werden pH, EGV en alkaliniteit bepaald. De monsters werden onmiddellijk na monsternamen gekoeld en zijn zo snel mogelijk aangeleverd in het lab. Tabel 7 geeft een overzicht van de geanalyseerde variabelen en methoden weer en Tabel 6 geeft de rapportagegrenzen weer.

Tabel 6: Rapportagegrenzen voor variabelen in het porievocht

Table 6: Detection limits for variables in the pore water.

Variabele	Rapportagegrens	Variabele	Rapportagegrens
totaal Al	0,05 µmol/L	totaal Sr	0,05 µmol/L
totaal Fe	0,05 µmol/L	totaal Zn	0,05 µmol/L
totaal Ca	0,1 µmol/L	totaal Cr	0,05 µmol/L
totaal Cl	1 µmol/L	totaal B	0,05 µmol/L
totaal K	0,5 µmol/L	totaal Ni	0,05 µmol/L
totaal Mg	0,05 µmol/L	NH ₄ ⁺	0,1 µmol/L
totaal Mn	0,05 µmol/L	NO ₃ ⁻	0,05 µmol/L
totaal Na	0,5 µmol/L	TIC	10 µmol C/L
totaal P	0,05 µmol/L	H ₂ S	0,05 µmol/L
totaal S	0,5 µmol/L	CH ₄	0,01 µmol/L
totaal Si	0,1 µmol/L	DOC	0,5 mg C/L

Tabel 7: Variabelen en meetmethoden in porievochtmonsters.

Table 7: Parameters and analytical techniques for pore water samples

Variabele	Meetmethode
pH en alkaliniteit	pH electrode, titratie met 0.01 M HCl
EGV	EGV electrode
Totaalanalysen van: P, Cl, Al, Fe, Ca, Mg, Mn, S, Si, Sr, Zn, Cr, B, Ni	ICP
K ⁺ , Na ⁺	Vlamfotometrisch met auto-analyzer voor watermonsters
Cl ⁻ , NH ₄ ⁺ , NO ₃ ⁻	Colorimetrisch met auto-analyzer
CO ₂ , CO ₃ ²⁻ , en HCO ₃ ⁻ (TIC)	Bepaling TIC met infraroodsensor: berekening CO ₂ , CO ₃ ²⁻ en HCO ₃ ⁻ uit TIC en pH
H ₂ S en CH ₄	gemeten in headspace met gaschromatograaf
DOC	Meting met niet Dispersieve Infrarood sensor na katalytische oxidatie van organisch materiaal

7.4.2 Controleberekeningen porievocht

De ionbalans van de watermonsters is gecontroleerd door de fout te berekenen op de balans van kationen en anionen volgens de formule:

$$\text{ionbalans} = 100 * (\sum \text{kationen} - \sum \text{anionen}) / (\sum \text{kationen} + \sum \text{anionen}) \quad (\text{in } \%)$$

Kationen en anionen zijn in meq/L. Een positieve waarde duidt op een overschot aan kationen en een negatieve waarde op overschot aan anionen.

Tabel 8 geeft de verdeling van het aantal monsters voor ranges van de ionbalans. In porievochtmonsters uit veenbodems wordt een ionbalans tussen -20 en 20 % nog acceptabel geacht. Dit is een grotere marge die doorgaans voor hydrochemisch onderzoek in organisch stof-arme watervoerende pakketten wordt gehanteerd. Porievochtmonsters uit chemische reactieve bodems als veen vertonen echter sneller grotere afwijkingen. Een groot deel van de monsters zit binnen deze range. In de monsters van de diepteprofielen valt een groot deel ook binnen de range van -10 tot 10 %. Afwijkingen van >20% treden vooral op in de sterk gedegradeerde venen en het zwak gedegradeerde veen LB2. Deze hoge waarden vertonen geen voorkeur voor de diepte in het profiel en komen af en toe in de diepteprofielen voor. Voor de monsters uit de microtopografie transecten (gebruikt voor hoofdstuk 8) valt een geringer deel binnen de range van -20 tot 20 %. Deze laatste monsterset bevat alleen porievochtmonsters van de bovenste 5 cm van het profiel. Omdat een deel van deze monsters in een onverzadigde zone van veen en levende mossen is genomen is er meer kans op grote fouten in de balans. Waarden van >20% treden vaker op in bulten met een onverzadigde zone (locaties DA6, LB1, LB2, BS). Op locatie DA6 hebben overigens ook de meeste waterverzadigde slenken waarden van >20%.

DOC kan op het kationadsorbtiecomplex kationen binden. Deze worden met de ICP-analyse samen met de opgeloste kationen geanalyseerd. Hierdoor kunnen er meer kationen worden geanalyseerd dan anionen. Er is daarom gekeken of de ionbalans

Tabel 8: Ionbalansen van de porievocht monsters in de profielen en microtopografie transecten.

Table 8: Charge balances of pore water samples in the measured profiles and micro-topography transects.

afwijking ionbalans (%)	n in profielen	n in microtopografie transecten
<-20	0	2
-20 tot -10	2	2
-10 tot 10	70	13
10 tot 20	19	11
>20	13	12

een correlatie vertoont met het DOC-gehalte. Er blijkt een zwakke, positieve correlatie te bestaan voor de monsters van de hele dataset (Spearman rho = 0.29, p<0.01). Geadsorbeerde kationen kunnen daarom slechts in geringe mate de ionbalans verklaren. Een andere mogelijke oorzaak voor een positieve ionbalans kan de aanwezigheid zijn van zeer kleine vaste deeltjes van Fe(oxi)hydroxiden die door de poriën van de rhizons en keramische cups zijn gestroomd. Zulke hydroxiden kunnen meer aanwezig zijn in ijzerrijke porievochtmonsters. De correlatie tussen totaal-Fe in het porievocht met de ionbalans is gering (Spearman rho = 0.19, p=0.039). IJzerhydroxiden kunnen daarom slechts in (zeer) geringe mate bijdragen aan een kationenoverschot.

Geconcludeerd kan worden dat voor de diepteprofielen grote fouten in de ionbalans weinig invloed zullen hebben op het beeld van de chemische stratificatie. Voor de microtopografie transecten dient meer behoedzaam worden omgesprongen met de gevonden patronen en vooral met verschillen in gehalten tussen bulten en slenken.

Tabel 9: Geanalyseerde bodemparameters en gebruikte meetmethodes in relatie tot het gebruikte meetprogramma.

Table 9: Soil parameters and analytical techniques.

Parameters	Meetmethode	Meetprogramma			
		exten- sief	toplaag exten- sief	inten- sief	micro- top
bulkdichtheid (BD)	gravimetrisch	●	●	●	●
organisch stofgehalte (OM _{550-4h})	thermogravimetrisch (4 uur gloeien bij 550°C)	●	●	●	●
N-totaal, C-totaal	pyrolyse met CN-analyser	●	●	●	●
totaalanalysen van: Al, As, B, Ca, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Hg, K, Mg, Mn, Mo, Ni, P, Pb, S, Si, Sr, Zn	destructie met salpeterzuur en waterstofperoxide, analyse elementen met ICP	●	●	●	●
in 1 M KCl-extract: pH, NH ₄ , NO ₃	bepaling elementen in waterextract met ICP		●	●	●
in Cl ₂ Sr-extract: Al, Ca, Fe, Mg, Mn, NH ₄ , H, K, Na	extractie met 0.1 M ScCl ₂ ; bepaling elementen met ICP; NH ₄ -bepaling colorimetrisch met auto-analyzer; H-bepaling met titratie met 0.01 M NaOH tot pH 8.35			●	
in ammonium-oxalaat-extract: Al, Fe, Mn, P	extractie met NH ₄ -oxalaat (16.1 g/L) en oxaalzuur (10.9 g/L); bepaling elementen met ICP			●	
in natriumdithioniet-extract: Al, Fe, Mn, P	extractie met natriumdithionite (50 g/L), 0.35 M azijnzuur en 0.2 M natriumcitraat; bepaling elementen met ICP			●	

7.4.3 Berekeningen verzadiging voor mineralen

Met het hydrochemisch programma PhreeqC zijn verzadigingsindexen voor diverse mineralen berekend. De berekende indexen geven een alleen een indicatie of een mineraal kan ontstaan dan wel oplossen onder de gemeten hydrochemische condities. Of dat werkelijk het geval is kan met deze indexen niet worden vastgesteld. In principe geeft een verzadigingsindex van > 0 aan dat het monster oververzadigd is voor betreffend mineraal. Of het mineraal dan werkelijke gevormd wordt is de vraag. Zo wordt bij calciet vaak een range van > 0.3 aangehouden voor de vorming dit mineraal. Bij oververzadiging is het niet waarschijnlijk dat een mineraal oplost. Bij waarden < 0 zal een mineraal niet gevormd kunnen worden.

7.4.4 Analyse bodem

De monsters voor bodemchemie zijn gekoeld bewaard en binnen één of enkele dagen afgeleverd in het lab. Op de meeste locaties is enkel een "extensief" meetprogramma gevolgd, waarbij de bulkchemie is bepaald van de monsters (Tabel 9). Voor een deel van de locaties zijn milde extracties uitgevoerd op alle monsters in het diepteprofiel om meer inzicht te krijgen in de chemische processen ("intensief"). De monsters waarop deze extracties zijn uitgevoerd, werden tevens onmiddellijk na monsterneming verpakt in aluminiumfolie om oxidatie te voorkomen en het monster zoveel mogelijk vers te houden. Tabel 9 geeft de parameters en methoden weer.

7.5 Resultaten

7.5.1 Veenprofielen en substraateigenschappen

In bijlage 2 zijn de volledige bodemprofielen weergegeven van alle locaties. Bij elk profiel is de graad van veraarding (Von Post humificatie), bodem pH, veentype en kalkprofiel (HCl-bruistest) weergegeven (indien kalk aanwezig). Een samenvattende tabel van de stratificatie is weergegeven in Tabel 10.

Profielopbouw

De dikte van het veenpakket varieert sterk tussen de locaties, maar is niet duidelijk gebonden aan een regionale trend. Ondiepe (< 200 cm) en diepe (> 200 cm) veenpakketten zijn zowel aangetroffen in Polen als in Nederland en Vlaanderen. Opvallend bij de ongestoorde venen is dat de graad van veraarding in het hele pakket doorgaans laag blijft, zelfs tot op vele meters onder maaiveld. In deze venen stond het waterpeil steeds aan maaiveld tijdens de bemonstering.

De gedegradeerde herstellocaties zijn gekenmerkt door sterk veraard amorf materiaal zonder herkenbare macroresten (Von Post humificatie > 8), met name in de toplaag (Foto 11). Op zulke locaties zijn enkel de levende wortels, met hier en daar een groter stukje hout, nog herkenbaar. De dominante oorzaak is langdurige verdroging wegens hooilandgebruik en op een deel van de locaties nog steeds het wegzakken van het waterpeil in de zomer. Dit laatste was tentijde van bemonstering nog in hoge mate het geval voor de locaties ES2 en LH en in mindere mate voor de locaties ES1, ZB8, DE en KL. Bij de gedegradeerde locaties was minder veraard veen alleen nog te vinden in de diepere veenlagen, met uitzondering van BM waar een dun minder gehumificeerd veenlaagje bovenop het sterk veraarde pakket laag. De zwak gedegradeerde venen nemen een intermediaire positie in.



Foto 11: Boven: weinig veraard veen bestaande uit slaapmossen en kleine zeggen (locatie LB1), onder: sterk veraard onherkenbaar veen met levende wortels (locatie LH).

Photo 11. Upper: High quality peat with remnants of brown mosses and small sedges (location LB1), lower: heavily mineralised peat without distinct plant remnants (only living roots) (location LH).

In de stratificatie van enkele locaties valt op dat sedimentlagen (zand, löss) sporadisch het veenprofiel onderbreken. Bijmenging van zand in het veenpakket (ZB8, LB2, DZ, BZ1) wijst op overstroming of runoff (en dus sedimentatie) in het verleden. Een lösspakket in het veen is voornamelijk teruggevonden in de veentjes van Zuid-Limburg (KL, DE). Tijdens vroegere ontginningen (vooral Romeinse tijd en vroege Middeleeuwen) is hier veel löss geërodeerd en als colluvium in de dalen afgezet. Op deze locaties is löss dermate aanwezig in de bodem dat hier wellicht andere processen spelen in vergelijking met het gros van de andere venen in Pleistoceen Nederland.

Een belangrijk regionaal verschil is het feit dat vele veenpakketten van ongestoorde referentielocaties (behalve BZ1 en BZ2) rusten op een pakket (kalk-)gyttja of detritus. Gytja wijst op verlanding vanuit open water (vb. kragge) of op het uitzakken van detritus tot onder het veenpakket (Foto 12). Op een enkele locatie (RS1) loopt deze laag zelfs door tot > 10 m diepte. Deze gyttja-lagen zijn niet aangetroffen in de Nederlandse en Vlaamse locaties (m.u.v. ES1). Deze venen zijn dus ontstaan vanuit een semi-terrestrische situatie op een minerale ondergrond. Ook kalk ontbreekt altijd in de stratificatie van de bemonsterde Nederlandse en Vlaamse venen. In de Poolse profielen is uiteraard veel kalk aanwezig in de kalkgyttja. In twee van de zeven bemonsterde venen (DZ en BS) werd hier met de zoutzuur-bruistest in een deel van het veenprofiel kalk aangetroffen. Bij locatie BS was dat alleen onderin het geval. Bij locatie DZ was kalk ook hoger in het profiel aanwezig met zichtbare kalkconcreties.

Tabel 10: Profielopbouw van ongestoorde, zwak en sterk gedegradeerde venen.

Table 10: Profile description of un-, little and highly disturbed mires.

		Veendiepte (cm)	Onderliggend pakket	Bijzonderheden profiel	Von Post toplaag (0-20 cm)	Von Post onderliggende lagen (> 20 cm)	Waterpeil (cm + mv)
Gedegradeerd	BM	52	zand	/	5-10	6-9	1
	LH	52	zand	/	8	8	-25
	ES1	78	(gyttja?)-zand	/	10	8	-5
	ES2	34	zand	/	8-9	8	> -30
	DA5	90	zand	/	10	7	0
	DA6	257	zand	/	10	5-9	1
	ZB8	> 535	?	zand (0-25 cm, 352-410 cm), vivianiet (297-327 cm, 436-460 cm)	10	4-9	-5
	ZB9	175	zand	vivianiet (133-150 cm)	10	6-9	0
	DE	100	kiesel	löss (22-100 cm)	10	8-10	-7
	KL	109	löss, kiesel	löss (20-60 cm, 82-100 cm)	8	8-10	-3
Zwak gedegradeerd	DZ	69	organisch+kalkgyttja	zand (20-22 cm), kalk	3-4	4	0
	LB2	201	organisch+kalkgyttja	zand (18-25 cm)	4	4-6	0
Ongestoord	BZ1	157	zand	/	2	2-5(-8)	0
	BZ2	603	(gyttja)-zand	zand (532-548 cm)	3	3-4	0
	BS	239	organisch+kalkgyttja	gyttja (176-219), kalk	3	3-4	0
	LB1	140	organisch+kalkgyttja	/	2	2-3	-2
	RS1	290	organisch+kalkgyttja	/	3	3-5(-8)	0



Foto 12: Overgang van een kalkgyttjalaag naar een veenlaag, typisch voor veel Poolse venen.

Photo 12: Transition from a chalk gyttja layer to a peat layer, typical for many Polish fens.

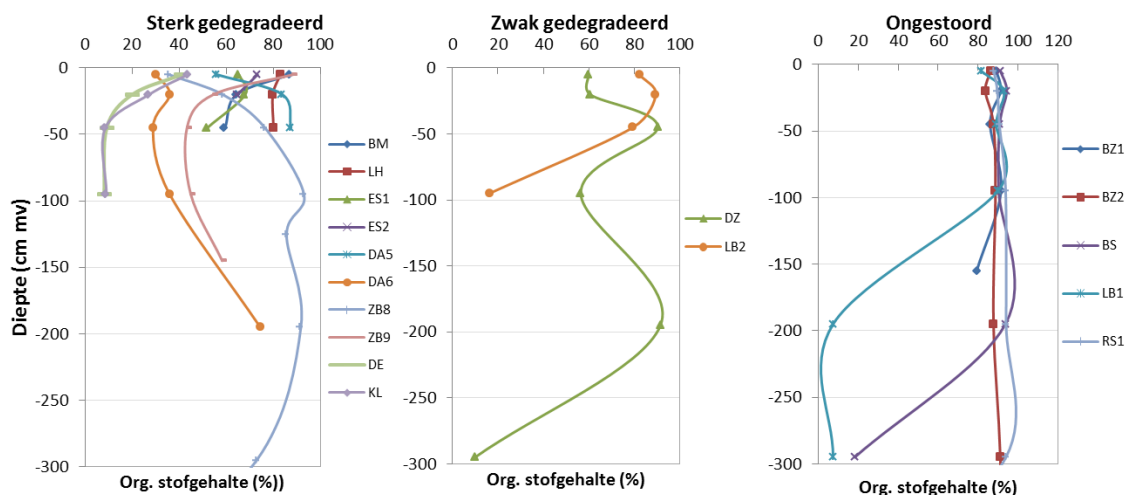
Bodem pH

De bodem pH van de toplaag bevindt zich voor de meeste locaties in de range 6.00 - 7.30 (bijlage 2). Een lagere pH (5.00-6.00) van de toplaag treedt op waar ten tijde van bemonstering de grondwaterspiegel enkele decimeters onder maaiveld was gezakt. Deze locaties worden echter wel allen gekenmerkt door hoge pH's (6.00 - 7.90) lager in het profiel. De lage bodem-pH in de toplaag kan worden veroorzaakt door (1) eerder opgetreden uitloging van basen als gevolg van infiltrerend regenwater en (2) een tijdelijk effect van verzurende oxidatieprocessen in droge perioden met een lage grondwaterstand. Sterk gedegradeerde locaties hebben vaak hogere pH's dan ongestoorde referentielocaties (vb. DA6), op voorwaarde dat het veen tijdens de meting niet geaereerd was.

7.5.2 Chemische stratificatie van de bodem

Organisch stofgehaltes en stikstof

Figuur 21 laat zien dat de veenprofielen van de gedegradeerde venen gekenmerkt zijn door lagere en met de diepte sterk variabele organische stofgehaltes. Op de locaties KL en DE is dit deels te verklaren door sterke bijmenging met löss, vooral in de diepere lagen (>20 cm-mv). Een aantal sterk gedegradeerde venen hebben een toplaag die relatief arm is aan organisch stof. Voor de goed ontwikkelde ongestoorde referentiegebieden geldt dat het hele veenprofiel steeds bestaat uit een volledig organische bodem met een hoog organisch stofgehalte. De zwak gedegradeerde sites nemen een intermediaire positie in. In de onderliggende gyttjalagen (BS, LB1, RS1, DZ, LB2) nemen organische stofgehaltes sterk af.

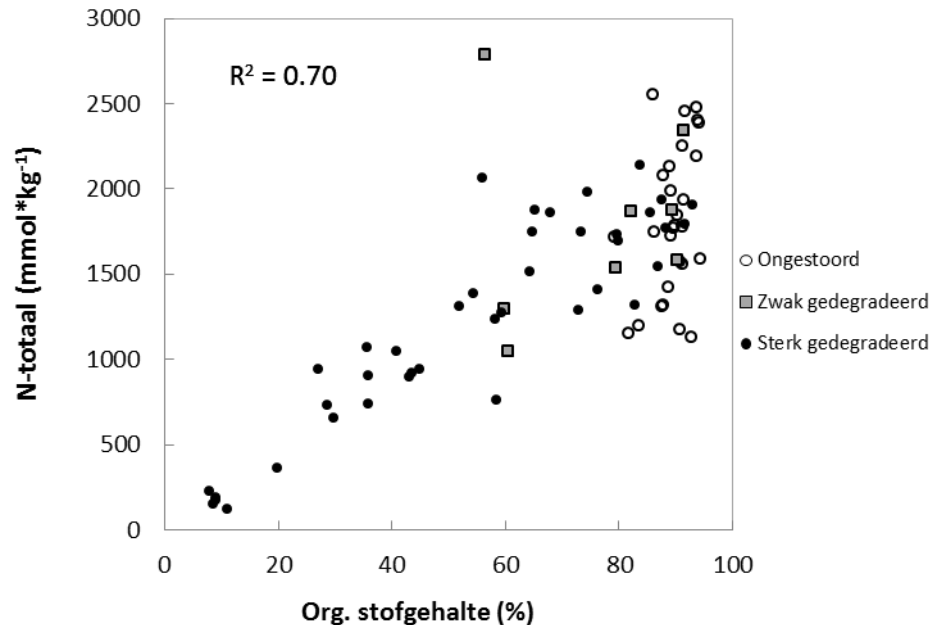


Figuur 21: Organisch stofgehalte (%) in relatie tot diepte. Alleen de bovenste 300 cm van het profiel is weergegeven.

Figure 21: Vertical distribution of organic matter content (%). Only the upper 300 cm of the profile is shown.

Stikstof in de vaste fractie van een veen zit bijna volledig opgeslagen in het organisch materiaal (N_{OM}). Daarnaast is een (kwantitatief) verwaarloosbare fractie aan het adsorptiecomplex gebonden NH_4^+ aanwezig. Het verband tussen organisch stofgehalte en N-totaal is daarom ook sterk ($r = 0.84$, Figuur 22). De ongestoorde en zwak gedegradeerde sites hebben relatief lage waarden van N_{OM} in de bovenste 25 cm van het profiel ($N_{OM} = 2 - 3.2\%$) (Figuur 23). In de sterk gedegradeerde locaties

is N_{OM} meer variabel: in de toplaag van ZB8, DA5 en ES1 worden relatief hogere concentraties N_{OM} bereikt ($N_{OM} = 4 - 5.1 \%$). Concreet hebben gedegradeerde venen doorgaans lagere en meer fluctuerende organische stofgehaltes (en dus een hoger aandeel mineralen), al dan niet in combinatie met lichtverhoogde N-fracties van het organisch materiaal.

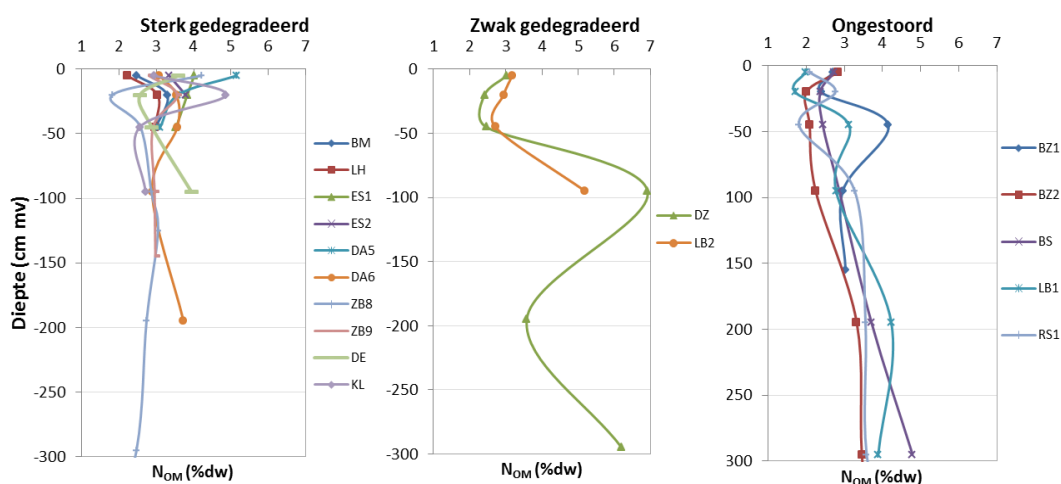


Figuur 22: Totaal stikstofgehaltes (mmol kg^{-1}) uitgezet tegen organisch stofgehalte (%) (alle bemonsteringsdieptes, exclusief gyttja).

Figure 22: Total Nitrogen content in relation to organic matter content (all depths, gyttja excluded)

Fosfor- en ijzergehaltes in de bodem

Totaalconcentraties fosfor in de vaste fractie van de bodem bestaan uit een organische component (P opgeslagen in organisch materiaal) en een anorganische component (P geadsorbeerd en gebonden in mineralen). In grondwatergevoede venen zijn voornamelijk calcium en ijzer van belang: in ijzer- of calciumrijke locaties blijft de P-beschikbaarheid voor planten doorgaans laag. Daarnaast kan anorganisch P ook geadsorbeerd worden aan organisch stof en klei. Door deze sterke binding in de bodem spoelt P maar weinig uit. Hierdoor is het relatief immobiel en dan vooral onder geoxideerde omstandigheden. In gereduceerde milieus kan fosfaat echter wel getransporteerd worden. Globaal betekent deze relatieve immobiliteit dat P gemakkelijk accumuleert vooral in ijzerrijke bodems. Uiteerder onderzoek met fosfaatfractionering in laagveen is gebleken dat vanaf P-concentraties hoger dan 30 mmol kg^{-1} (droge stof) elke toename in P volledig kan worden toegeschreven aan anorganisch gebonden P. Het grootste deel van de anorganische pool was daarbij gebonden aan ijzer (Aggenbach *et al.* 2010).



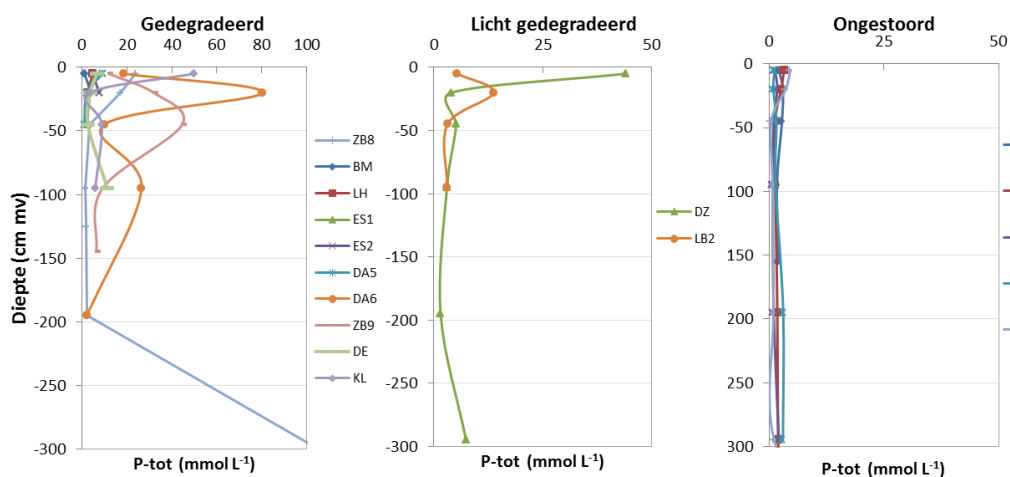
Figuur 23: Stikstofconcentratie (% drooggewicht) in het organisch materiaal in relatie tot diepte. Enkel de bovenste 300 cm van het profiel is weergegeven.

Figure 23: Vertical distribution of Nitrogen content (% dry weight) in the organic matter (N_{OM}). Only the upper 300 cm of the profile is shown.

In Figuur 24 zijn totaal P-voorraden weergegeven in de bodemprofielen (uitgedrukt in kg L^{-1} veenbodem). Locaties ZB8, ZB9, DA5, DA6, en KL worden gekenmerkt door duidelijk hogere P-waarden ($> 9 - 10 \text{ mmol L}^{-1}$). Wellicht is P hier grotendeels anorganisch geaccumuleerd. Dit valt onder andere af te leiden uit het gebrek aan correlatie tussen organisch stofgehalte en P-totaal in de bodem (Figuur 25). De locaties met een hoge mate van P-accumulatie zijn tegelijkertijd ook opvallend ijzerrijke locaties: het is dus zeer waarschijnlijk dat fosfaat hier sterk gebonden wordt door ijzer. Dit wordt ondersteund door de relatief sterke correlatie tussen Fe-totaal en P-totaal in de bodem (Figuur 26). Daarbij valt op dat de meeste punten van de ongestoorde en zwak gedegradеerde venen boven die van de sterk gedegradеerde venen liggen. Dit kan duiden op een groter belang van binding van P door calcium in de ongestoorde en zwak gedegradеerde venen.

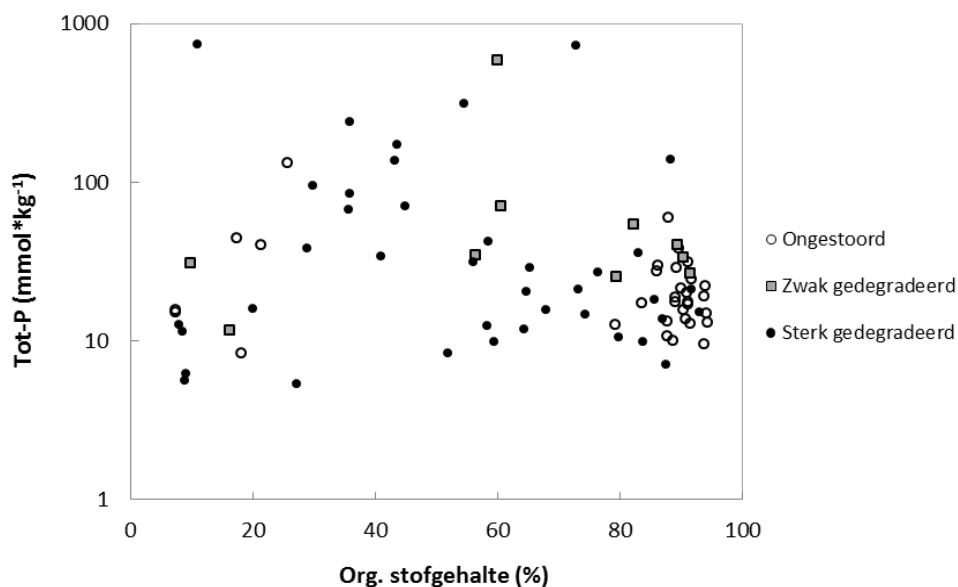
Wat verder opvalt is dat de accumulatie van fosfor in de gedegradеerde venen voornamelijk heeft plaatsgevonden hoger in de toplaag (bovenste 30 cm). De exacte diepte met de meeste accumulatie varieert daarbij iets: op locaties DA6, BM, en ES2 is de accumulatie het hoogst op 15-25 cm -mv, in ZB9 op 40-50 cm, en in LH, ZB8, DA5, ES1 en KL in de toplaag van 0-10 cm-mv. Een anomalie met verhoogde waarden op grotere diepte is aanwezig bij locatie ZB8 waar op 3 en 4 m diepte het mineraal vivianiet is gevonden op basis van visuele verschijnselen (snelle verkleuring van lichte kleur naar donker bij blootstelling aan de lucht). Vivianiet is een gehydrateerde ijzerfosfaat-verbinding ($\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8(\text{H}_2\text{O})$) die anaeroob wordt afgezet, dus met hoge P- en Fe-gehalten als gevolg ($\text{P} > 100 \text{ mmol L}^{-1}$).

In de ongestoorde venen zijn de P-voorraden laag (en stabiel) in het hele profiel ($< 5 \text{ mmol L}^{-1}$). Uitzondering hierop is de relatief ijzerrijke locatie RS1 waar P toeneemt in de toplaag, wat ook wijst op de accumulatie van Fe- gebonden P. In de ijzerrijke zwak gedegradеerde locatie DZ bereikt P in de toplaag een zeer hoge waarde van 44 mmol L^{-1} . Op deze locatie wordt tevens veel opgelost P en Fe aangevoerd met het grondwater. Daarnaast wijst kalk in het profiel er op dat hier mogelijk ook calciumfosfaatcomplexen gevormd worden.



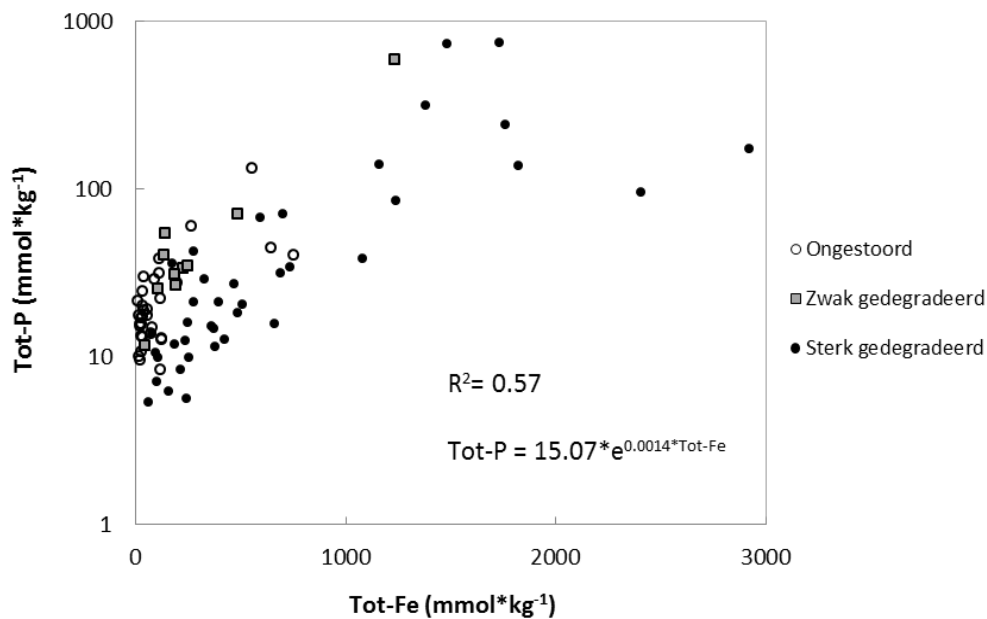
Figuur 24: Totale fosforvoorraad van de bodem (mmol L^{-1}) in relatie tot diepte. Enkel de bovenste 300 cm van het profiel is weergegeven. Let op de verschillende weergaven van de x-as.

Figure 24: Vertical distribution of phosphorus content of the soil. Only the upper 300 cm of the profile is shown.



Figuur 25: Totaal fosforgehalte van veenbodems (mmol kg^{-1}) uitgezet tegen organisch stofgehalte (alle bemonsteringsdieptes).

Figure 25: Total Phosphorus content in relation to organic matter content (all sampling depths).

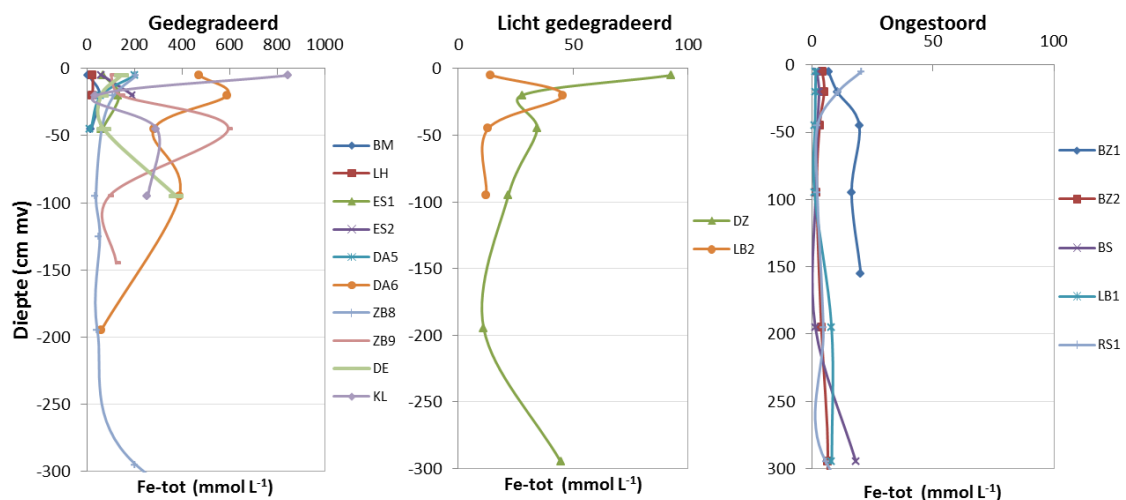


Figuur 26: Totaal fosforgehalte van veenbodems uitgezet tegen totaal ijzergehalte (alle bemonsteringsdieptes) (mmol kg⁻¹).

Figure 26: Total Phosphorus content in relation to total iron content of the soil (all sampling depths).

De ijzervoorraden in de bodem vertonen een stratificatiepatroon dat veel overeenkomsten vertoont met de fosforvoorraden (Figuur 27). Op de relatief ijzerarme en met name de ongestoorde locaties blijven ijzervoorraden in de bodem relatief stabiel doorheen het profiel. Uitzondering is de ijzerrijke locatie RS1 waar Fe-voorraden (zwak) toenemen in de toplaag. De ijzervoorraden van de gedegradeerde en ijzerrijke locaties vertonen grotere verschillen met de diepte en nemen, net zoals fosfor, doorgaans toe in de bovenste veenlagen. De locaties LH, DA5, KL en ZB8 hebben de hoogste waarde in de toplaag op 0-10 cm-mv. De locaties ES1, BM, DA6 en ES2 hebben de hoogste waarde net onder de toplaag (15-25 cm), ZB9 heeft deze op 40-50 cm.

Verder valt op dat er grote verschillen zijn in de ijzerrijkdom van de diepere veenlagen. De onderzochte venen in Nederland en België hebben doorgaans hogere ijzergehaltes in de bodem (ook) dieper in het profiel terwijl de Poolse venen globaal ijzerarmer zijn. Uitzondering hierop is het zwak gedegradeerde veen DZ dat dieper in het profiel ijzergehaltes heeft binnen de range van de sterk gedegradeerde venen in Nederland en Vlaanderen. Deze regionale trend in ijzergehaltes is in mindere mate ook zichtbaar in Fe-concentraties van het toestromende grondwater (zie paragraaf 7.5.3).



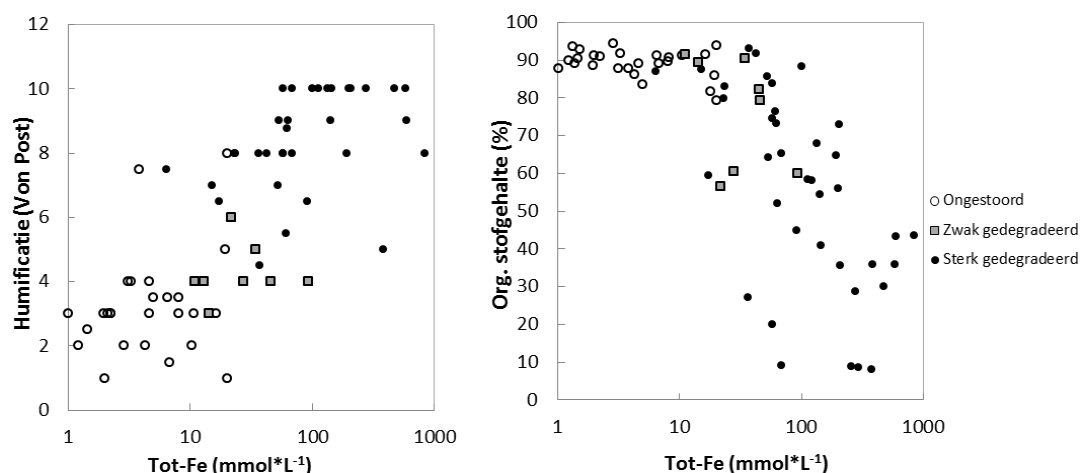
Figuur 27: Totale ijzervoorraad van de bodem (mmol L^{-1}) in relatie tot diepte. Enkel de bovenste 300 cm van het profiel is weergegeven. Let op de verschillende weergaven van de x-as.

Figure 27: Vertical distribution of total iron content of the soil. Only the upper 300 cm of the profile is shown.

Er is een positief verband tussen ijzergehaltes (per liter bodemvolume) in de bodem en humificatiegraad van het veen, en een negatief verband tussen ijzergehaltes en organisch stofgehalte (Figuur 28). Dit is logisch omdat voor de ijzerrijke gebieden de ijzerrijkdom van de bodem per liter bodemvolume sterk bepaald wordt door het organische stofgehalte en dus door de mate waarin ophoping van organisch stof (verdundingseffect) of afbraak (concentratie-effect) plaatsvindt. Minder opbouw van organisch stof betekent dus minder verdunding van ijzer en een toename van de ijzerconcentratie per liter bodemvolume, en netto afbraak van organische materiaal betekent netto accumulatie van ijzer in de bodem omdat ijzer relatief slecht oplosbaar is en in slechts geringe mate uitspoelt uit de bodem. Daarbij komt dat een fluctuerende waterstand veenafbraak kan stimuleren in ijzerrijke gebieden (door reductie van Fe^{3+} naar Fe^{2+}), waardoor dergelijk "indikkingsproces" wordt versterkt (door nog meer veenafbraak) en de veenbodem de potentie heeft om almaar reactiever te worden. Een opvallend fenomeen is dat bij lage ijzerrijkdom de relatie van totaal-Fe gehalte met de humificatiegraad en organisch stofgehalte afwezig is. Dit is vooral het geval in de ongestoorde venen.

IJzerfracties in de bodem

IJzerfracties zijn bepaald met strontiumchloride-extracties (Fe-SrCl_2), labiele ijzer(III)oxiden met oxalaat-extracties (Fe-oxalaat), en meer stabiele ijzer(III)oxiden met natriumdithioniet-citraat-extracties (Fe-Dithioniet-citraat). Uit deze extracties zijn de ijzerfracties uitwisselbaar ijzer, amorf ijzer(oxi)hydroxiden, kristallijne ijzer(oxi)hydroxiden en een restfractie af te leiden (zie tekstbox 3).



Figuur 28: Humificatie en organisch stofgehalte van het veen uitgezet tegen totaal ijzergehaltenes (mmol L^{-1}) in de bodem (alle bemonsteringsdieptes, zonder gyttja).

Figure 28: Humification degree and organic matter content of the peat in relation to total iron content of the soil (all sampling depths, gyttja excluded)

In Figuur 30 (bovenste rij) zijn de verschillende Fe-fracties uitgezet voor de vijf intensief bemonsterde locaties. Op alle locaties nemen de verschillende ijzerfracties toe in de toplaag. Locatie DA6 heeft het hoogste Fe-totaal gehalte, daarna volgt locatie DZ. De locaties LB2, LB1 en BS hebben lagere waarden. Het aandeel van ijzer op het adsorptiecomplex (Fe-SrCl_2) is overal zeer laag t.o.v. de andere fracties.

De sterk gedegreerde, ijzerrijke locatie DA6 heeft (kwantitatief) de hoogste waarden van amorfe en labiel ijzer in de toplaag (787 mmol kg^{-1} , Fe-oxalaat). Daarbovenop is in het hele veenprofiel een grote fractie ijzer aanwezig in de vorm van slecht reduceerbare kristallijne vormen (verschil Dithioniet-citraat en Oxalaat). Opvallend bij locatie DA6 is het ontbreken van een restfractie (verschil ijzer-totaal en dithioniet-citraat), waaruit af te leiden is dat ijzer voornamelijk aanwezig is als ijzer(hydr)oxiden. Dit laatste geldt ook voor een groot deel van het profiel van de ijzerrijke locatie DZ.

Bij de locaties DZ, LB1, LB2 en BS is de fractie amorfe ijzer relatief groot in vergelijking met de kristallijne vormen. Op twee locaties (BS en LB2) is het aandeel kristallijn ijzer verwaarloosbaar. Dit kan betekenen dat het meeste ijzer op deze locaties aanwezig is als labiel ijzer, met uitzondering van de restfractie. Maar, het is ook bekend dat Fe^{2+} katalyserend kan werken op de reductie van kristallijne ijzeroxides door oxalaat, waardoor meer dan alleen amorf ijzeroxides kunnen worden opgelost tijdens de oxalaatextractie (Poulton and Canfield 2005). De meest adequate interpretatie is op basis van deze resultaten niet te achterhalen. Belangrijk is dat in de locaties LB1, LB2 en BS ondanks het hoge relatieve aandeel van labiel ijzer, wel de absolute waarden van labiel ijzer veel lager zijn dan die in de ijzerrijke locaties DA6 en DZ.

Tekstbox 3: afleiden van ijzerfracties uit verschillende extracties

IJzerfracties van bodemonsters

Voor vijf intensief bemonsterde locaties is de speciatie van ijzer bepaald op basis van extracties.

Met oxalaat-extracties wordt voornamelijk opgelost, uitwisselbaar en amorf ijzer bepaald. Deze fracties zijn relatief goed reduceerbaar. Met dithioniet-citraat extracties worden dezelfde fracties bepaald met daarnaast nog ongeveer 50-100% van de kristallijne fracties, welke zeer slecht reduceerbaar zijn (van Bodegom et al. 2003). Slecht reduceerbare ijzersilicaten, maar ook magnetiet, sideriet en ijzersulfiden, kunnen niet goed worden bepaald met deze methoden. De grootte van deze restfractie kan wel worden afgeleid op basis van het verschil tussen totaal-ijzer en dithioniet-citraat extraheerbaar ijzer.

De volgende sequentie wordt aangehouden voor het interpreteren van de ijzer extracties.

Bodemvocht	=> opgelost ijzer
[SrCl ₂]-[bodemvocht]	=> uitwisselbaar ijzer op het kationadsorbtiecomplex
[Oxalaat]-[SrCl]	=> amorf ijzeroxides
[Dithioniet-Citraat]-[Oxalaat]	=> kristallijne ijzeroxides
[Totaalanalyse]-[Dithioniet-Citraat]	=> restfractie (o.a. ijzersulfiden, sideriet, sommige moeilijk oplosbare kristallijne ijzeroxiden, ijzersilicaten)

De volgende mogelijke artefacten kunnen hierbij optreden:

- Oxalaat-extractie lost door de pH-verlaging mogelijk ook een deel van de sideriet op.
- Bij Oxalaat- en dithioniet-citraat-extracties treedt mogelijk gedeeltelijke oplossing van FeS op.
- Fe²⁺ kan katalyserend werken op de reductie van kristallijne ijzeroxides door Oxalaat. Hierdoor kan Oxalaat meer dan alleen amorf ijzeroxides oplossen

De reduceerbare ijzerfractie bestaat uit amorf ijzeroxiden, een deel van de kristallijne ijzeroxiden en mogelijk sideriet. De fractie reduceerbaar ijzer is bepaald aan de hand van onderstaande formule (van Bodegom et al. 2003):

Reduceerbaar Fe = $0.19 * Fe_{ox} - 0.028 * (Fe_{dith-cit} - Fe_{ox})$ (eenheid: mmol Fe/kg dw)

Waarbij Fe_{ox} het oxalaat geëxtraheerde ijzer is en Fe_{dith-cit} het met dithioniet-citraat geëxtraheerde ijzer.

In Figuur 29 zijn de berekende reduceerbare ijzerfracties voor alle locaties uitgezet tegen de diepte (zie tekstbox 3). De hoogste fracties reduceerbaar ijzer zijn op alle locaties te vinden in de toplaag. De meest ijzerrijke locaties DA6 en DZ hebben de hoogste concentraties aan reduceerbaar ijzer (> 70 mmol*kg⁻¹ in de toplaag), gevolgd door LB2. De ongestoorde ijzerarme locaties hebben slechts weinig reduceerbaar ijzer (< 10 mmol*kg⁻¹). Een hoge reduceerbaarheid van ijzer in de

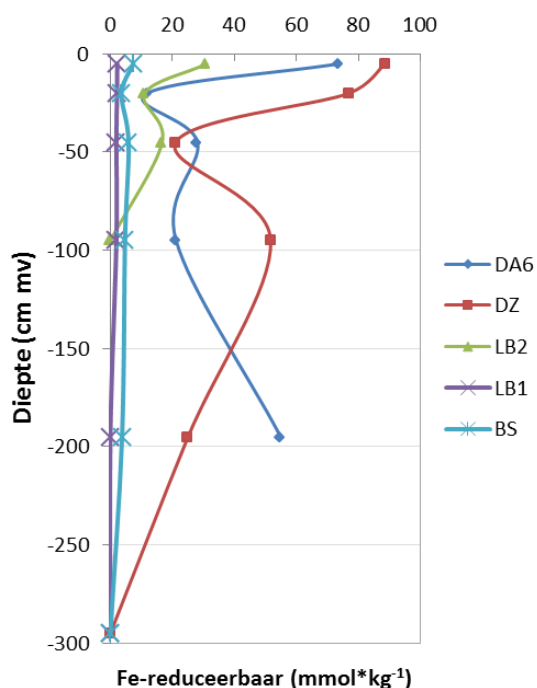
bodem duidt op een groot potentieel voor anaerobe afbraak van organisch materiaal bij reductie van Fe^{3+} .

Afen toe is de Fe-totaal waarde veel hoger dan Fe-dithioniet-citraat (toplaag DZ en LB1). Dit is een artefact van de extracties en geeft aan het gebruik van de dithioniet-citraat-extractie zijn beperkingen heeft.

Fosfaatfracties in de bodem

Met behulp van de verschillende extracties zijn de volgende fracties te meten:

- P-oxalaat: P gebonden aan amorphe Fe- en Al hydroxiden
- P-dithioniet-citraat - P-oxalaat: P gebonden in kristallijne Fe-oxiden
- P-totaal - P-dithioniet-citraat : restfractie die doorgaans voornamelijk uit organisch gebonden P

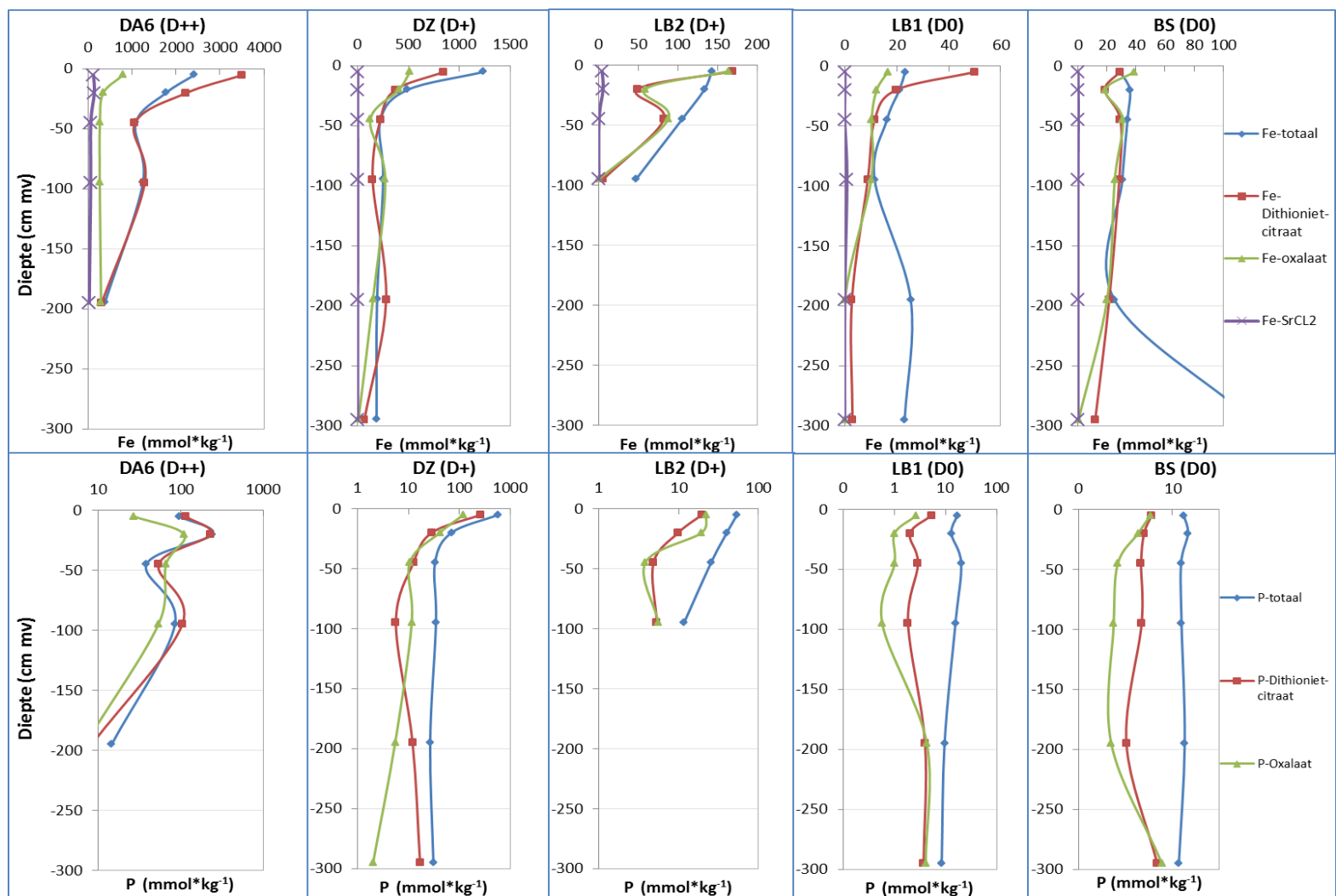


Figuur 29: Verticale verdeling van reduceerbaar ijzer in de bodem.

Figure 29: Vertical distribution of reducible iron in the soil

Bij de stratificatie van fosforfracties valt op dat fosfor in de ongestoorde locaties LB1 en BS en de zwak gedegradereerde locatie LB2 voornamelijk aanwezig is als de restfractie, dus voornamelijk als organisch materiaal (Figuur 30). Dit is af te leiden uit een relatief grote fractie totaal-fosfor in vergelijking met een kleine fractie fosfor gebonden aan amorphe en kristallijn mineralen. In de ijzerrijke, sterk gedegradereerde locatie DA6 is fosfor grotendeels aanwezig als amorphe en kristallijne vormen: het totaal-P gehalte is vrijwel gelijk aan P-dithioniet-citraat. Van de sterk gedegradereerde locaties heeft DA6 de hoogste totaal-P gehalten (zie Figuur 30). Locatie DZ heeft in de toplaag een hoog gehalte van P gebonden aan amorphe en kristallijn mineralen en hoge restfractie van P. De grote restfractie kan samenhangen met een grote fractie van Ca-gebonden P aangezien in het veen ook kalk is afgezet. Dieper in het veenprofiel zijn de waarden vergelijkbaar met die van locatie LB2, LB1 en BS. In de toplaag van de ijzerrijke locaties DA6 en DZ is de oxalaat-extraheerbare P-fractie enkele orden van grootte hoger dan in de toplaag van ijzerarme ongestoorde venen

(LB1 en BS) en de het zwak gedegradeerde, relatief ijzerrijke veen LB2. Bij de locaties DA6 en DZ in de oxalaat-extractie en het Fe-gehalte veel hoger dan het Al-gehalte. Dit duidt erop dat de P-fractie bepaald met de oxalaat-extractie hier vooral aan Fe- (oxi)hydroxiden is geadsorbeerd. In de meest ijzerrijke venen is daardoor een grote fractie redox-gevoelige P-fractie geadsorbeerd die relatief gemakkelijk beschikbaar kan komen voor de vegetatie.



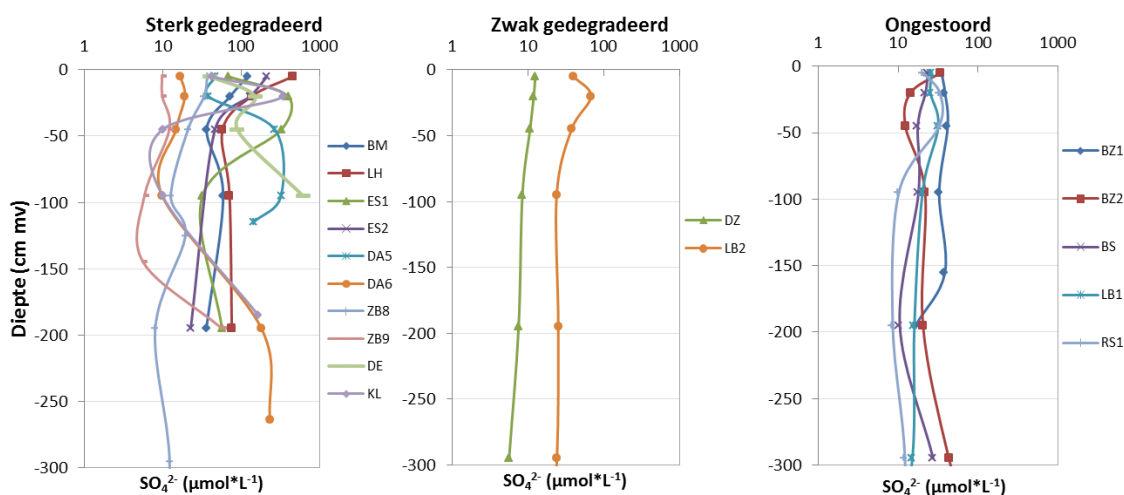
Figuur 30: Verticale verdeling van ijzer en fosfor op vijf locaties op basis van totaalanalyse (-totaal), strontiumchloride extracties (-SrCl₂), ammoniumdithioniet-citraat-extracties (-Dithioniet-citraat), en ammoniumoxalaat-extracties (-oxalaat).

Figure 30: Vertical distribution of iron and phosphorus in five locations based upon a total analysis (-totaal), strontiumchloride extractions (-SrCl₂), ammoniumdithionite-citrate-extractions (-Dithioniet-citraat), and ammoniumoxalate-extractions (-oxalaat).

7.5.3 Chemische stratificatie van het porievocht

Sulfaat, anorganisch stikstof en fosfor

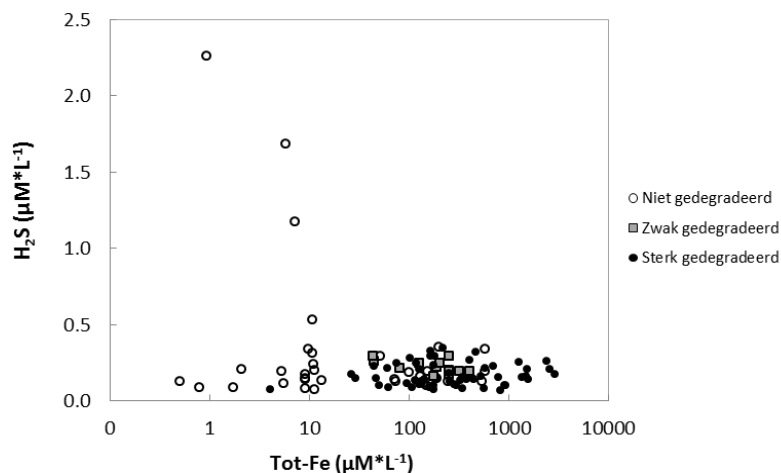
Allereerst is gekeken naar de sulfaatconcentraties in het porievocht teneinde een beeld te krijgen of sulfaatvervuiling een rol kan spelen in de bemonsterde venen. In de ongestoorde venen zijn sulfaatconcentraties doorgaans relatief laag in het hele profiel $< 40 \mu\text{mol L}^{-1}$ (Figuur 31). In de sterk gedegradeerde venen ES2 en LH zijn sulfaatconcentraties opvallend hoog in de toplaag (> 200 en $> 400 \mu\text{mol L}^{-1}$ respectievelijk). Opvallend aan deze locaties was dat het grondwaterpeil enkele decimeters onder maaiveld was gezakt tijdens de bemonstering. In combinatie met het gegeven dat de pH ook verlaagd was in de toplaag ($\text{pH} < 5.5$), duidt dit op pyrietoxidatie in de drooggevalen bodemhorizont. Bij dit proces wordt sulfaat en zuur gevormd. Bij de sterk gedegradeerde locaties ES1, KL, DE en DA5 is tevens een piek in sulfaatconcentraties te zien enkele decimeters onder maaiveld. Bij locaties ZB9 en DA6 lopen de concentratie in het profiel op. Mogelijk vindt hier instroom van sulfaatrijk grondwater plaats. Instroom van nitratrijk water, wat ook kan leiden tot het vrijkomen van sulfaat uit pyriet, lijkt geen verklaring omwille van de zeer lage nitraatgehaltes in alle profielen ($< 4 \mu\text{mol L}^{-1}$).



Figuur 31: Sulfaatconcentraties ($\mu\text{mol L}^{-1}$) in het porievocht in relatie tot diepte. Enkel de bovenste 300 cm van het profiel is weergegeven.

Figure 31: Vertical distribution of sulphate concentrations in the pore water. Only the upper 300 cm of the profile are shown.

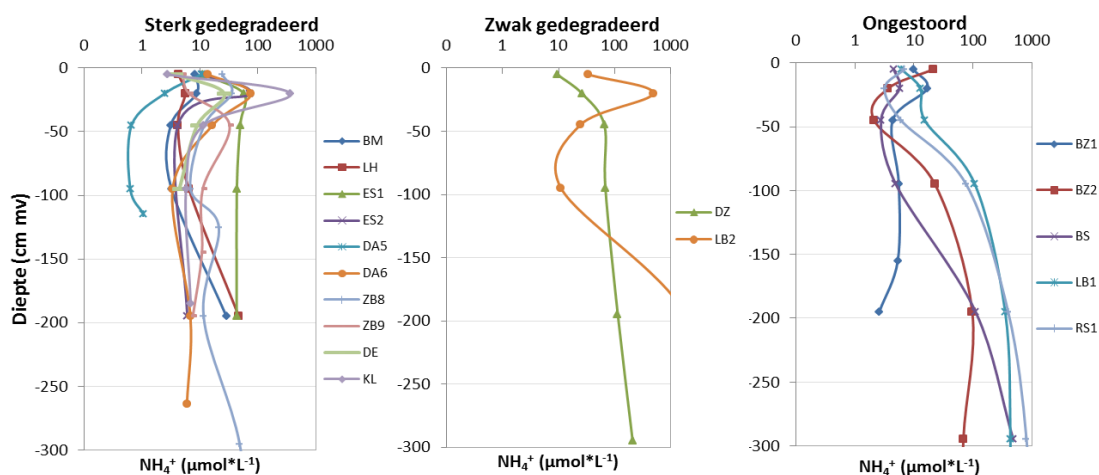
In Figuur 32 zijn sulfideconcentraties uitgezet tegen ijzergehaltes in het porievocht. Hier is te zien dat sulfideconcentraties laag zijn in alle venen en op alle dieptes ($< 2.5 \mu\text{mol L}^{-1}$), dit geeft aan dat er steeds voldoende vrij ijzer in de bodem aanwezig is om sulfide vast te leggen als pyriet.



Figuur 32: Sulfideconcentraties uitgezet tegen ijzerconcentraties in het porievocht (alle bemonsteringsdieptes) ($\mu\text{mol L}^{-1}$).

Figure 32. Sulphide concentrations in relation to total iron concentrations in the pore water (all sampling depths).

Nitraatconcentraties variëren met de diepte in alle profielen, maar blijven overal zeer laag ($< 4 \mu\text{mol L}^{-1}$) wat te wijten is aan een snelle nitraatreductie en denitrificatie in waterverzadigde bodems (resultaten niet weergegeven). De concentraties ammonium (NH_4^+) zijn weergegeven in Figuur 33. Ammoniumconcentraties zijn hoger omdat ammonium onder gereduceerde omstandigheden de dominante vorm is van stikstof. Desondanks blijven N-mineraalconcentraties in de toplaag ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) relatief laag ($< 25 \mu\text{mol L}^{-1}$). Uitzondering hierop zijn LB2 en KL waar de concentraties sterk verhoogd zijn op 15-25 cm onder maaiveld. Ammonium kan hier toxisch zijn voor gevoelige plantsoorten. In de laag op 15-25 cm-mv zijn de ammoniumgehalten in sterk gedegradieerde venen vaak hoger dan die in ongestoorde venen. Opvallend bij een deel van de ongestoorde locaties zijn ook de NH_4 -pieken in de diepere lagen. Deze pieken bevinden zich allemaal in het sterk gereduceerde kalkgyttja onder het veen, waar blijkbaar ammoniumaccumulatie plaatsvindt. Mogelijk zorgt de zeer trage stroming door het gyttja, in combinatie met de sterk gereduceerde omstandigheden, voor deze accumulatie.



Figuur 33: Ammoniumconcentraties ($\mu\text{mol L}^{-1}$) in het porievocht in relatie tot diepte. Alleen de bovenste 300 cm van het profiel is weergegeven.

Figure 33: Vertical distribution of ammonium concentrations in the pore water. Only the upper 300 cm of the profile are shown.

Totaalconcentraties van opgelost fosfor in het porievocht zijn relatief laag in de meeste profielen (resultaten niet weergegeven), maar bereiken vaak hogere (eutrofe) concentraties in de toplaag ($P > 10 - 100 \mu\text{M L}^{-1}$) van vooral de ijzerrijke venen. Ook in de kalkgyttja van ongestoorde venen komen hoge waarden voor.

Tabel 11: IJzerconcentraties van het toestromende grondwater in relatie tot degradatiegraad (++ = sterk gedegradiseerd, + = zwak gedegradiseerd, 0 = ongestoord). IJzer in het toestromend grondwater is gedefinieerd als het gemiddelde Fe-gehalte van de porievochtmonsters uit alle lagen < 50 cm onder maaiveld, exclusief gyttja.

Table 11: Iron concentration of the inflowing groundwater in relation to soil degradation (++ = highly degraded, + = weakly degraded, 0 = undisturbed). Iron in the inflowing groundwater is defined as the average of the pore water Fe-concentration of all layers < 50 cm below soil surface, except gyttja.

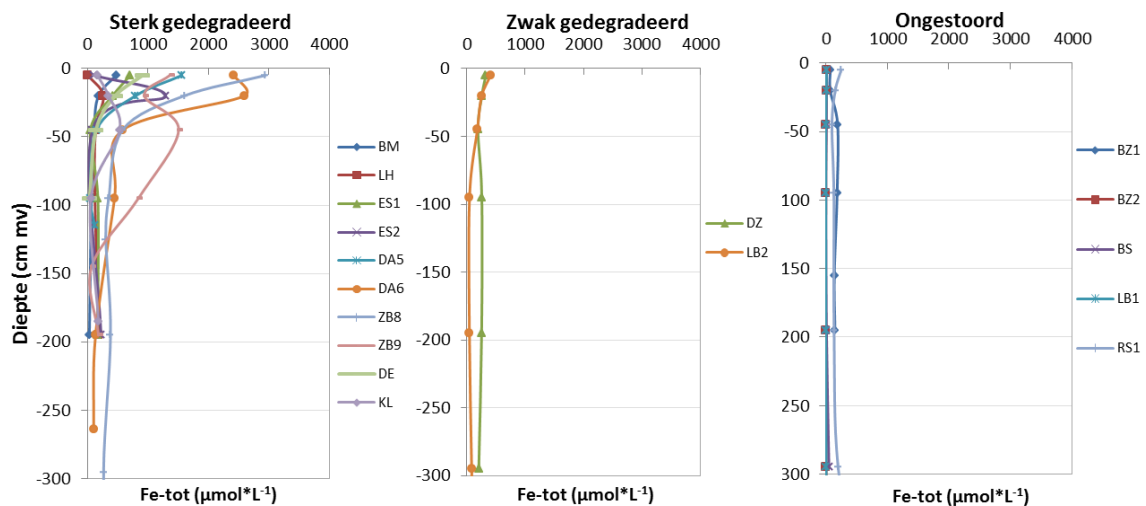
Degradatie	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+	+	0	0	0	0	0
Locatie	BM	LH	ES1	ES2	DA5	DA6	ZB8	ZB9	DE	KL	DZ	LB2	BZ1	BZ2	BS	LB1	RS1
Fe-gemiddeld ($\mu\text{mol/L}$)	43.8	151.7	166.1	218.8	81.1	222.6	309.5	358.9	29.3	114.3	254.0	178.8	157.7	5.0	2.1	1.7	133.3
SD	17.3	32.5	1.2	/	34.1	156.3	40.2	340.9	/	63.4	1.5	/	19.6	4.3	/	/	1.8

IJzer, TIC en DOC

Uit Figuur 34 valt af te leiden dat de meeste sterk gedegradeerde venen hogere ijzerconcentraties in het porievocht van de toplaag hebben dan in de diepere horizonten (ES1, ZB8, ZB9, DA5, DA6, DE, BM), overeenkomstig met het ijzerpatroon in de bodem. In de zwak en ongestoorde venen is doorgaans een vergelijkbaar patroon te zien, maar minder extreem: de absolute Fe-waarden in de toplaag zijn hier beduidend lager. Deze hoge Fe-concentraties in de toplaag van de sterk gedegradeerde gebieden kunnen slechts deels verklaard worden door verschillen in

natuurlijke ijzerrijkdom van het toestromend grondwater: in Tabel 11 is te zien dat drie ongestoorde locaties (LB1, BS en BZ2) inderdaad ook zeer lage ijzerconcentraties van het toestromende grondwater hebben ($< 5 \mu\text{mol L}^{-1}$), maar dit geldt niet voor de Fe-gehalten in het grondwater van de overige ongestoorde en zwak gedegradeerde locaties: deze vallen binnen de range van de sterk gedegradeerde venen. Fe-gehalten van het toestromende grondwater zijn hier gedefinieerd als de gemiddelde Fe-porievochtwaardes van alle horizonten vanaf 50 cm onder maaiveld, m.u.v. de gyttja-monsters.

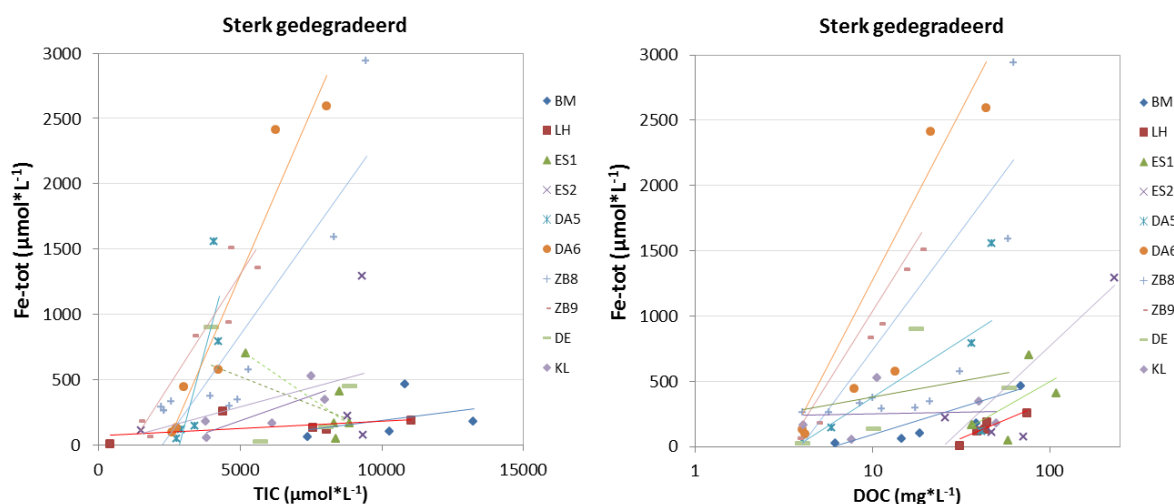
Een toename van opgelost ijzer aan maaiveld kan verklaard worden door de vorm waarin ijzer in de bodem aanwezig is. In de permanent anaerobe delen van de bodem kan gereduceerd ijzer vastgelegd zijn als ijzersulfiden (FeS_x) of ijzercarbonaat (FeCO_3). Omdat de totaal-zwavelconcentratie in de meeste bodems veel lager is dan de totaal-ijzerconcentratie zijn ijzersulfiden voor de onderzochte bodems waarschijnlijk van ondergeschikt belang. Daarnaast kan een deel van het ijzer als driewaardig ijzer (ijzer(III)hydroxide) in de bodem aanwezig zijn. De hoge concentraties opgelost ijzer in de toplaag suggereren een verband met de beschikbaarheid van afbreekbaar organisch materiaal. Dit zal vooral in de toplaag van de bodems beschikbaar zijn, waar het wordt gevormd door de groei en decompositie van planten. Driewaardig ijzer kan in de toplaag van de bodem reageren met reactieve organische verbindingen waarbij het veel beter oplosbare gereduceerde ijzer vrijkomt.



Figuur 34: IJzerconcentraties ($\mu\text{mol L}^{-1}$) in het porievocht in relatie tot diepte. Enkel de bovenste 300 cm van het profiel is weergegeven.

Figure 34: Vertical distribution of iron concentrations in the pore water. Only the upper 300 cm of the profile are shown.

Figuur 35 laat zien dat de concentratie opgelost ijzer is gecorreleerd met de concentratie opgelost anorganisch koolstof (TIC, kooldioxide plus bicarbonaat). Een deel van de TIC wordt gevormd bij de mineralisatie van organisch materiaal. De gevonden relatie suggereert dat driewaardig ijzer hierbij optreedt als alternatieve elektronenacceptor waarbij gereduceerd ijzer wordt gevormd. Een soortgelijke relatie wordt gevonden met de concentratie DOC (opgelost organisch koolstof). Het DOC komt vrij bij de afbraak van organisch materiaal, en het is tevens het reactieve deel van het DOC dat als electronendonor dient voor de ijzerreductie. Deze positieve verbanden zijn het sterkst in de ijzerrijke locaties van DA5/6 en ZB8/9.



Figuur 35: IJzerconcentraties in het porievocht van sterk gedegradeerde locaties in relatie tot TIC en DOC (alle bemonsteringsdieptes) ($\mu\text{mol L}^{-1}$).

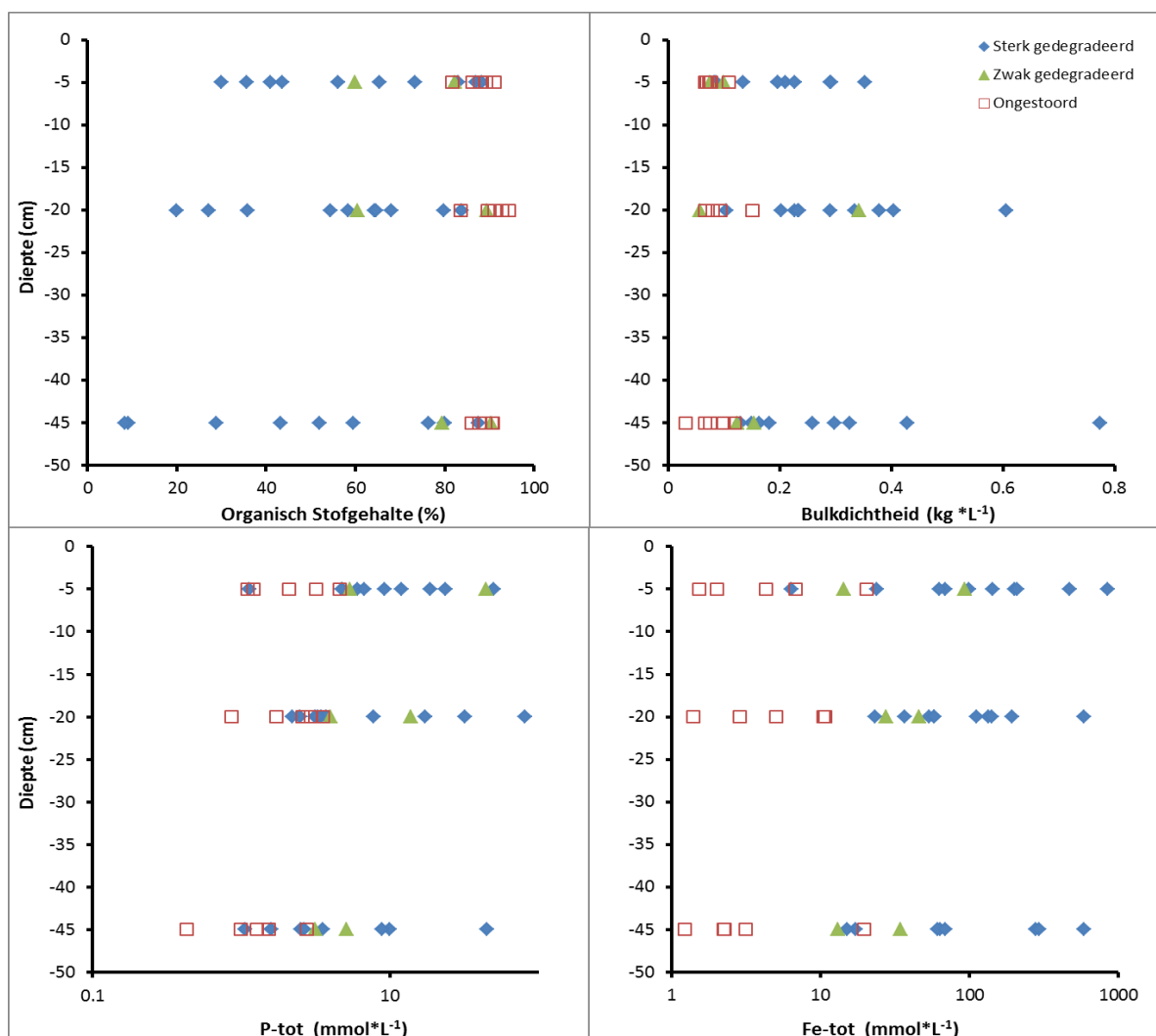
Figuur 35: Iron pore water concentration in highly degraded locations in relation to TIC and DOC (all sampling depths).

Deze resultaten suggereren dat de opgeloste concentratie ijzer niet alleen afhankelijk is van de totale ijzervoorraad van de bodem maar ook van de mate waarin reductie van ijzer plaatsvindt onder invloed van de aanwezigheid van reactief organisch materiaal. Daarnaast zou ook FeCO_3 (sideriet) vorming een rol kunnen spelen. Dieper in de permanent anaerobe delen van de bodem kan gereduceerd ijzer accumuleren als sideriet. Als gevolg van tijdelijk oxidatieprocessen in de toplaag kan dit sideriet worden geoxideerd tot driewaardig ijzer en anorganisch koolstof. Vervolgens kan het driewaardige ijzer onder nattere condities weer worden gereduceerd tot tweewaardig ijzer.

7.5.4 Chemie van de toplaag (0-50 cm)

Drainage en degradatie heeft het meeste invloed gehad op de verstoorde toplaag (0 - 50 cm onder maaiveld). Deze laag is tevens het meest van belang voor vegetatiestructuur en -samenstelling, en dus is een meer gedetailleerde vergelijkende studie noodzakelijk voor het inschatten van de herstelpotentie.

In Figuur 36 worden enkele bodemeigenschappen gegeven voor de toplaag (5, 20 en 45 cm onder maaiveld) van sterk en zwak gedegradeerde en ongestoorde venen. We zien dat de ongestoorde referentielocaties worden gekenmerkt door een hoog organisch stofgehalte en een lage bulkdichtheid, wat aansluit bij bevindingen uit hoofdstuk 7.5.2. Ook de ijzer- en de fosforconcentratie zijn consequent laag in de bodems van de ongestoorde locaties, maar laten grote verschillen zien in de bodems van de zwak en sterk gedegradeerde locaties.

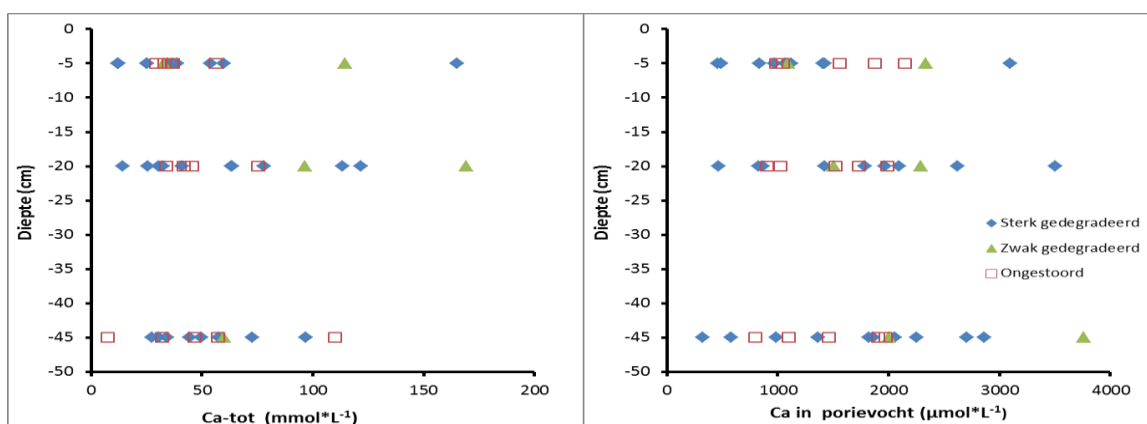


Figuur 36: Chemische eigenschappen van de bodemtoplaag van ongestoorde en gedegradéerde locaties op verschillende dieptes. Weergegeven zijn organisch stofgehalte, bulkdichtheid, P- en Fe-totaal van de bodem (mmol L⁻¹).

Figure 36: Chemical characteristics of the top layer of both undisturbed and degraded sites at several depths. Indicated are organic matter content, bulk density, P- and Fe-total of the soil.

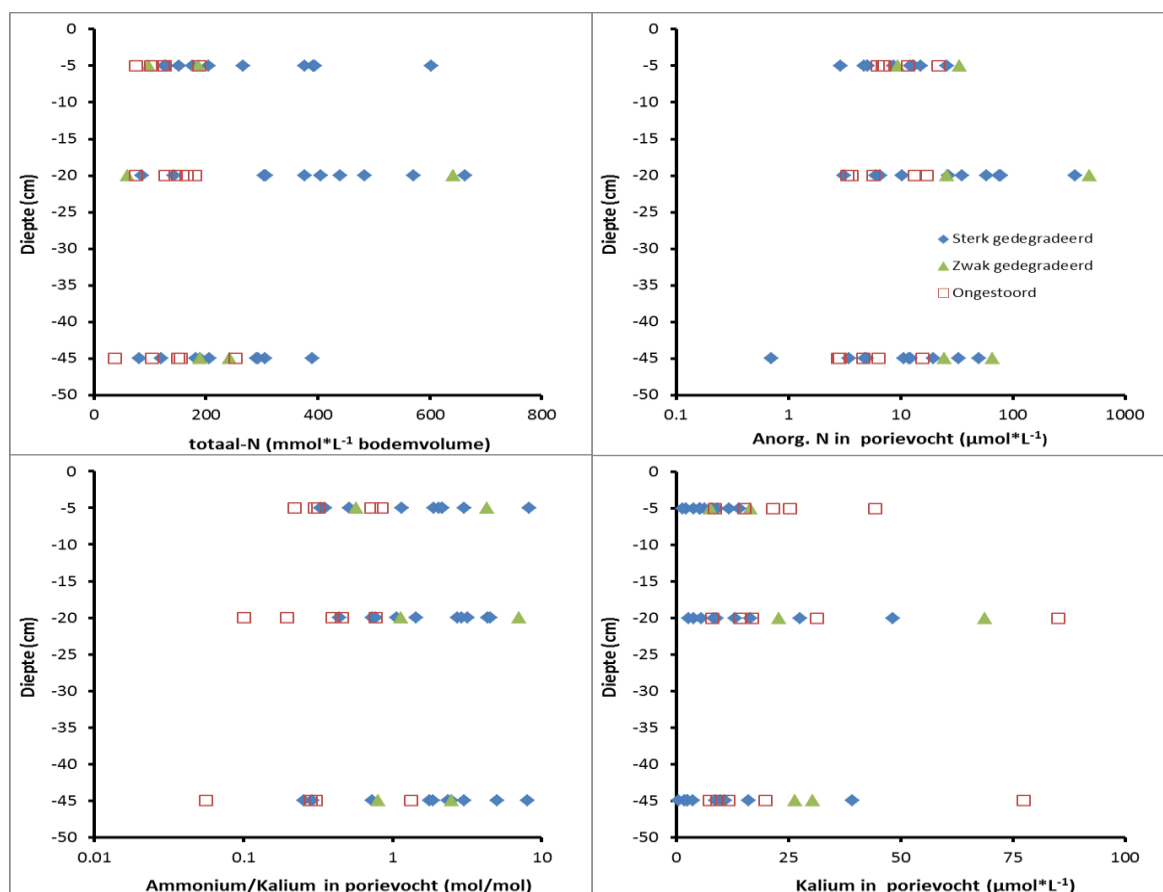
In Figuur 37 zien we dat de totaal-calciumconcentratie van de bodem en calciumconcentratie van het poriewater een grote overlap vertoont tussen de niet-, zwak- en sterk gedegradéerde locaties. Wel is de spreiding in de sterk gedegradéerde sites groter.

Als we kijken naar de overige nutriënten, kalium en stikstof, dan zien we dat de totale N-concentratie per liter bodemvolume over het algemeen hoger is in de (zwak) gedegradéerde sites (Figuur 38). Dit gaat vooral op voor de diepten 5 en 20 cm. De concentratie opgelost anorganisch stikstof ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ in het porievocht) laten vooral op 20 cm en 45 cm diepte hogere concentraties zien in de (zwak)gedegradéerde gebieden. De ammonium/kalium ratio van het poriewater is voor een groot deel van de (zwak) gedegradéerde site hoger dan voor de niet gedegradéerde sites.



Figuur 37: Calciumgehalten van de bodem per liter bodemvolume (links) en porievocht (rechts) van de toplaag van ongestoorde en gedegradieerde locaties.

Figure 37: Calcium content of the soil per litres soil (left) and in the pore water of the top layer in undisturbed and degraded sites.



Figuur 38: Chemische eigenschappen van de toplaag van ongestoorde en gedegradieerde locaties. Weergegeven zijn totaal stikstofgehalte van de bodem (mmol L^{-1}), anorganisch stikstof ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) en kalium in het porievocht, en ammonium/kalium ratio.

Figure 38. Chemical characteristics of the top layer in undisturbed and degraded sites. Indicated are total Nitrogen content of the soil, anorganic Nitrogen ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) and Potassium in the pore water, and the ammonium/sodium ratio.

7.5.5 Abiotiek en vegetatie

Abiotiek en vegetatiestructuur

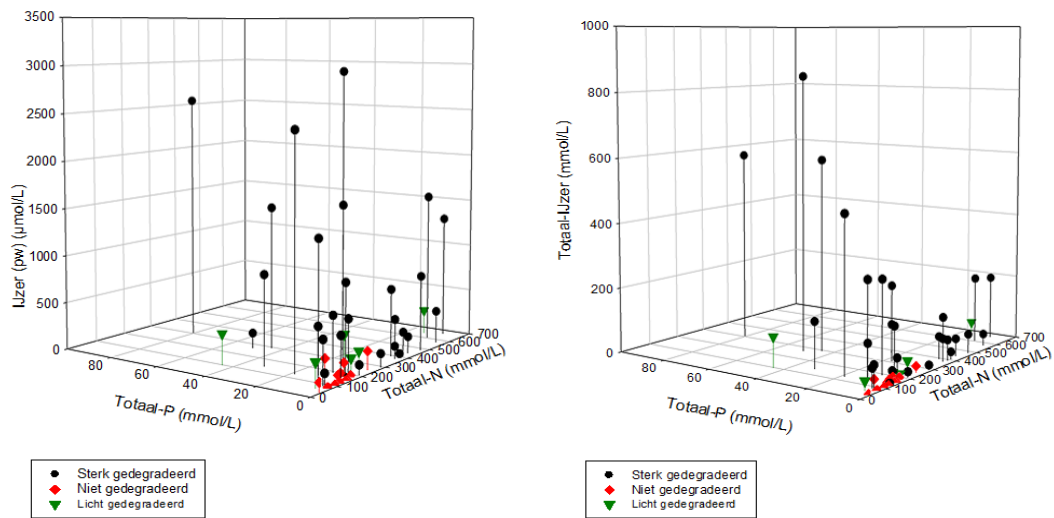
In Figuur 39 worden drie belangrijke factoren die de vegetatieontwikkeling kunnen bepalen tegen elkaar uitgezet. Hierin zijn de dieptes 5, 20 en 45 cm onder maaiveld meegenomen omdat deze het meest van belang zijn voor (wortelende) soorten. Zoals we hebben gezien worden de bodems van de niet gedegradeerde locaties gekenmerkt door relatief lage totaal-P en totaal-N concentraties en relatief lage ijzerconcentraties in het poriewater en totaal ijzerconcentraties in de bodem. Voor de bodems van de gedegradeerde sites zijn er grote verschillen zichtbaar tussen de locaties. Vaak zijn echter een of meerdere van de factoren (veel) hoger in de bodems van de gedegradeerde sites. Voor een paar gedegradeerde locaties wijkt de bodemchemie nauwelijks af van die van de referentiesites.

Het is in ieder geval duidelijk dat het resultaat van degradatie niet perse eenduidig is. Wel lijkt verdroging (in het verleden) met als gevolg hiervan netto veenafbraak een belangrijke rol te spelen. Als gevolg hiervan neemt het organisch stofgehalte af en de bodemdichtheid toe. Dit leidt tot hogere concentraties ijzer en fosfor en/of stikstof in de bodem. De ijzer- en fosforrijkdom van de oorspronkelijk veenbodem alsmede de hoge stikstofdeposities (in het verleden) kunnen een rol hebben gespeeld bij de resulterende ijzer-, fosfor- en stikstofconcentraties.

De ijzerrijke condities alsmede de voedselrijkere omstandigheden zullen het herstel van veenvormende vegetaties bemoeilijken. Bij wisselende waterstanden kan driewaardig ijzer, dat als gevolg van oxidatieprocessen in de bodem wordt gevormd, de anaerobe afbraak sterk verhogen. Daarnaast kunnen de hogere N en P concentraties leiden tot een verhoogde afbraak onder zowel anaerobe als aerobe bodemcondities. Tenslotte kan ijzertoxiciteit en een verhoogde beschikbaarheid van N en/of P ook leiden tot een competitief voordeel voor snelgroeiende hogere planten t.o.v. mossoorten en kleine zeggesoorten.

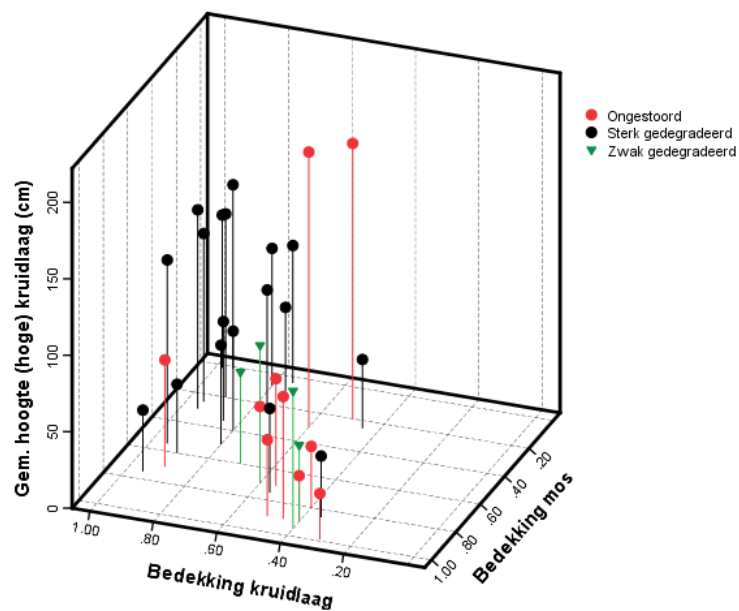
In Figuur 40 zijn drie belangrijke parameters die vegetatiestructuur bepalen weergegeven, met onderscheid op basis van degradatiegraad. Allereerst valt op dat de ongestoorde venen globaal gekenmerkt worden door een lagere kruidbedekking, een hogere mosbedekking en een lagere gemiddelde hoogte van de kruidlaag. Desondanks is de spreiding groot: in twee opnamen uit de ongestoorde locatie BZ1 was de vegetatie het hoogst van alle sites (= 180 cm: met *Phragmites* (Foto 13)), terwijl in de ongestoorde locatie RS1 de kruidlaag een zeer hoge bedekking haalde (> 80%). De sterk gedegradeerde locaties vertonen een grote spreiding, maar gemiddeld genomen is de mosbedekking lager en de kruidbedekking en hoogte hoger dan in de ongestoorde venen. Twee opnamen uit de ijzerrijke, sterk gedegradeerde locatie DA6 vallen wat betreft structuur binnen de range van de ongestoorde gebieden. De zwak gedegradeerde venen nemen een intermediaire positie in.

Correlatietests laten tevens zien dat een hoge mosbedekking enerzijds gepaard gaat met een lage bedekking van de kruidlaag ($r = -0.628$, $df = 32$, $p < 0.001$) en anderzijds met een lage gemiddelde hoogte van de kruidlaag ($r = -0.559$, $df = 32$, $p < 0.001$). Voor mossen impliceert dit dat competitie (o.a. lichtbeperking) mogelijk een beperkende rol speelt bij een overmatig productieve kruidlaag.



Figuur 39: 3D-plot van de belangrijkste parameters voor vegetatie-ontwikkeling (totaal stikstof bodem, totaal fosfor bodem, en ijzer). Links = ijzer in porievocht, rechts = ijzer in bodem.

Figure 39: 3D-plot of the most important parameters for vegetation development (total soil-N, total soil-P and iron). Left: iron in porewater, right: iron in the soil.



Figuur 40: 3D-plot van de vegetatiestructuur in gedegreerde en ongestoorde venen.

Figure 40: 3D-plot of the vegetation structure in degraded and undisturbed mires.



Foto 13: Hoge vegetatie met *Phragmites* met relatief lage mosbedekking op de ongestoorde locatie BZ1.

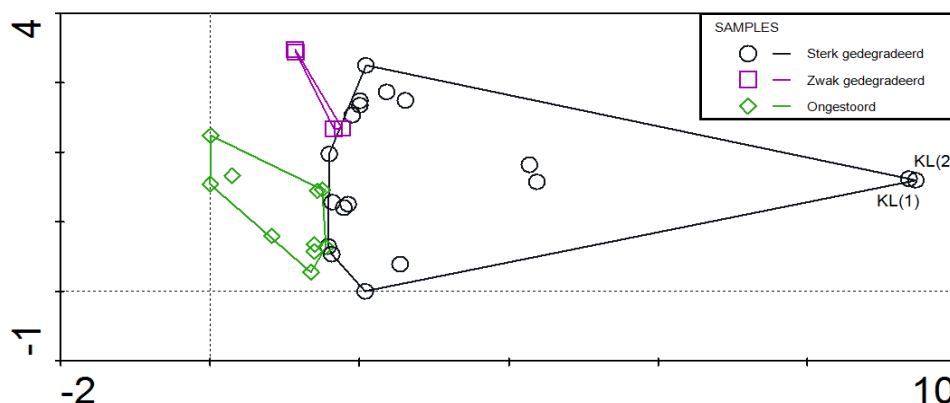
Photo 13: High vegetation with *Phragmites* with relative low moss cover at the undisturbed location BZ1.

Abiotiek en soortensamenstelling

Een Detrended Correspondence Analyse (DCA) geeft de patronen weer in de soortensamenstelling van de bemonsterde venen (Mossen en kruiden, Figuur 4.1). De opnamen uit locatie KL (Z-Limburg) vallen duidelijk buiten het cluster. Deze locatie was gekenmerkt door een soortarme productieve vegetatie met dominantie (90%) van *Carex acutiformis*. Mede door deze sterke afwijking en het feit dat het veen sterk doormengd was met löss (en dus de beperkte relevantie), wordt deze locatie weggelaten voor verdere analyse.

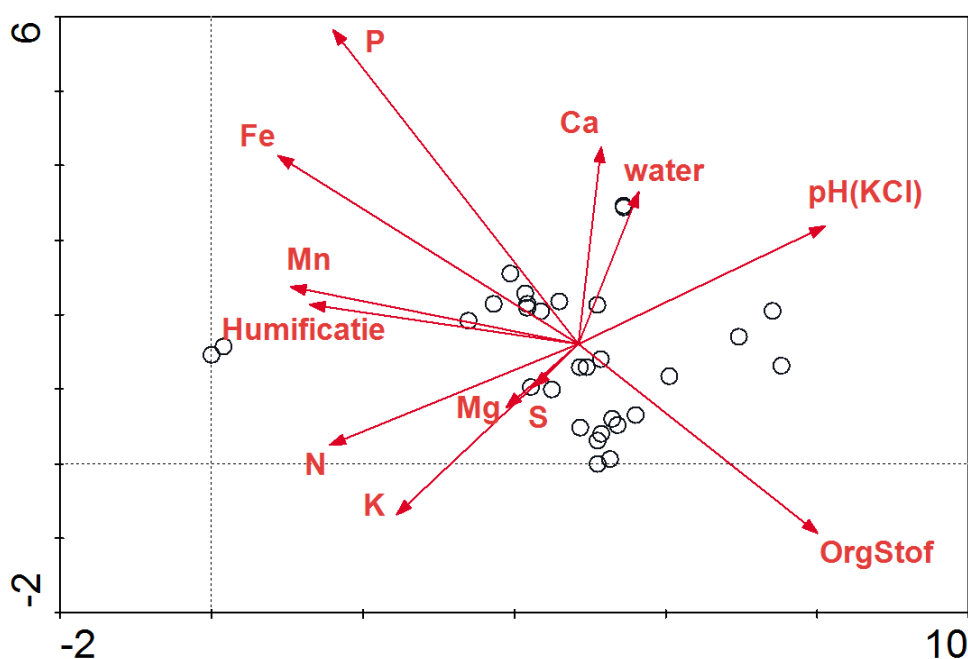
In een tweede DCA (zonder locatie KL) verklaart de eerste as 12.6% van de variatie in soortensamenstelling, wat oploopt tot 20.1% met de tweede as.

In Figuur 4.2 zijn de geordineerde sites weergegeven in combinatie met de gemeten bodemvariabelen (in mmol per L bodemvolume). De bodemvariabelen zijn zeer sterk gecorreleerd met de eerste twee assen ($r = 0.99$ en $r = 0.93$ respectievelijk). De twee bodemvariabelen die het sterkst gecorreleerd zijn met de eerste as zijn totaal ijzer ($r = -0.68$) en totaal mangaan ($r = -0.65$). De variabele die het sterkst gecorreleerd is met de tweede as is totaal fosfor ($r = 0.67$). Opvallend is dat organisch stofgehalte van de bodem sterk negatief gecorreleerd is met Fe- en P-totaal ($r = -0.80$ en $r = -0.71$ respectievelijk). Dit sluit aan bij eerdere bevindingen uit de chemische profielen.



Figuur 41: Ordinatie (DCA) van de bemonsterde sites op basis van soorten in de kruid- en moslaag, geclassificeerd op basis van degradatiegraad.

Figure 41: DCA ordination of the sampled sites on the basis of all species in the forb and moss layer, classified cf. degree of degradation.

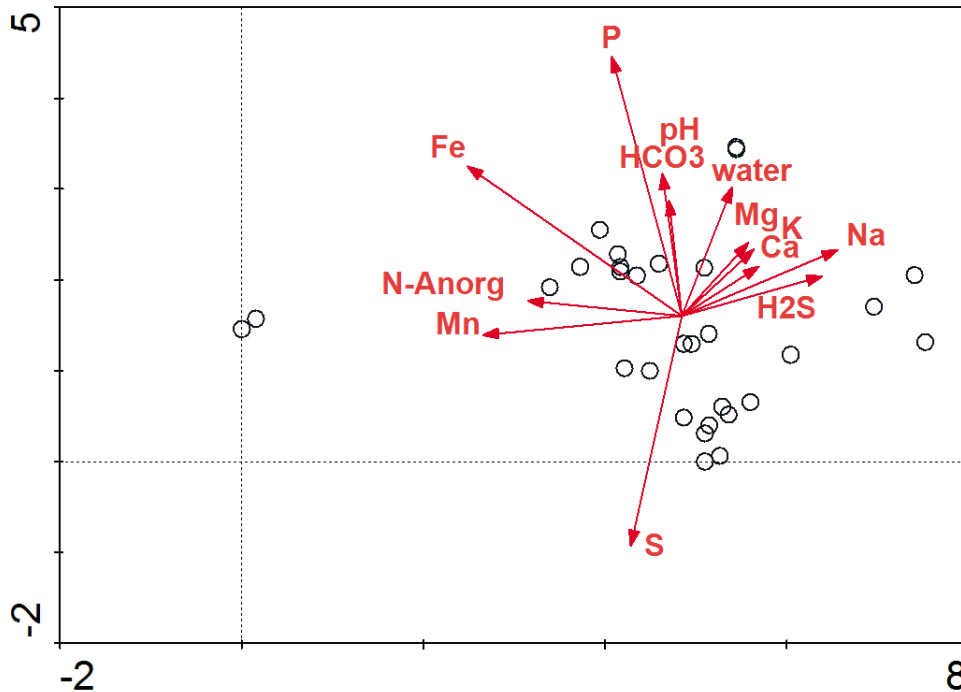


Figuur 42: Ordinatie (DCA) van de bemonsterde sites op basis van soorten in de kruid- en moslaag. De rode pijlen geven bodemvariabelen weer.

Figure 42: DCA ordination of the sampled sites on the basis of all species in the forb and moss layer. The red arrows indicate soil parameters.

In Figuur 43 zijn de geordineerde sites weergegeven in combinatie met de porievochtvariabelen. De porievochtvariabelen zijn ook sterk gecorreleerd met de eerste twee assen ($r = 0.99$ en $r = 0.93$ respectievelijk). De twee porievochtvariabelen die het sterkst gecorreleerd zijn met de eerste as zijn opnieuw ijzer ($r = -0.58$) en mangaan ($r = -0.53$), conform de resultaten van de bodemvariabelen. De variabele die het sterkst gecorreleerd is met de tweede as is opnieuw fosfor ($r = 0.64$), nauw gevolgd door zwavel ($r = -0.56$). De grondwaterstand (uitgedrukt in negatieve

waarden t.o.v. maaiveld, dus hoe hoger, hoe natter) tijdens bemonstering (variabele "water") is sterk gecorreleerd met de kationen Mg, K, Ca en Na, en verder ook met pH, bicarbonaat en P. IJzer in het porievocht was ook zwak positief gecorreleerd met waterstand ($r = 0.25$).



Figuur 43: Ordinatie (DCA) van de bemonsterde sites op basis van soorten in de kruid- en moslaag. De rode pijlen geven porievochtvariabelen weer.

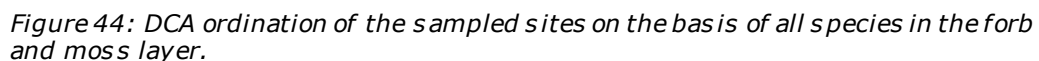
Figure 43: DCA ordination of the sampled sites on the basis of all species in the forb and moss layer. The red arrows indicate pore water parameters.

Vegetatieclusters: "ijzervenen"?

In Figuur 44 zijn vegetatieclusters weergegeven op basis van onderlinge afstanden tussen de opnamen. Opvallend hierin is het zwarte cluster dat getypeerd wordt door een Fe- en P-rijke bodem en porievocht. Dit cluster bevat voornamelijk de sterk gedegradеerde ijzerrijke venen (DA5, DA6, ZB9, ES1) en het zwak gedegradеerde veen LB2, en kan geclassificeerd worden als een typisch "ijzerveen". Kenmerkend is het veelvuldig voorkomen van soorten zoals *Carex rostrata*, *Equisetum fluviale*, *Juncus spp*, *Lotus uliginosus*, *Calliergonella cuspidata* en *Calliergon cordifolium*. ZB8 en DZ hebben ook een ijzer- en fosforrijke bodem, maar de vegetatie wijkt relatief sterk af waardoor ze in een apart cluster zijn gegroepeerd. De locatie DZ wordt tevens gekenmerkt door hoge calciumwaarden met kalk in het profiel (Figuur 42) en kan geclassificeerd worden als ijzerrijk kalkmoeras. ZB8 heeft hogere concentraties van mangaan en anorganisch stikstof ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$). Vooral deze hogere concentraties van anorganisch stikstof zouden kunnen verklaren waarom deze locatie afwijkt (gekenmerkt door een eutrofe verzuuringsvegetatie met o.a. *Scirpus sylvaticus*, *Heracleum sphondylium*, en *Polygonum hydropiper*).

Verder is ook uit de figuur af te leiden dat de overige sterk gedegradеerde locaties relatief grote overeenkomsten vertonen met ongestoorde referenties. Vooral de soortsaamenstelling in de Bennekomse Meent (BM) is behoorlijk gelijkaardig aan deze in de Biebrza (BZ1 en BZ2), met hogere bedekking van *Carex lasiocarpa*, *C. panicea* en *C. nigra*. De locaties ES2 en LH sluiten hier ook redelijk nauw bij aan, en vertonen tevens ook overeenkomsten met de ongestoorde referentie RS1 die gedomineerd was door *Carex lasiocarpa* en *Menyanthes trifoliata*. Opvallend is dat zowel in ES2 alsook in

Tenslotte vertonen de ongestoorde locaties BS en LB1 relatief veel overeenkomsten. Kenmerkend zijn de lage concentraties ijzer en fosfor en een hoge fractie organisch materiaal (= lage humificatie-index). Uit vorige hoofdstukken weten we ook dat deze locaties gevoed worden door zeer Fe- en P-arm grondwater. De soortenrijkdom van deze venen was het meest indrukwekkend. Zeldzame soorten waren goed vertegenwoordigd met onder andere *Carex lepidocarpa*, *C. limosa*, *C. lasiocarpa*, *Eleocharis quinqueflora*, *Valeriana dioica*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Paludella squarrosa*, *Limprichtia cossonii* en *Calliergon giganteum*.



143

Fe-totaal, P-totaal, anorganisch P, N-totaal en mineraal N in de bodem. Dit gaat ook samen met een sterke humificatie en grotere bulkdichtheid van het veen. Betreffende venen onderscheiden zich met hun chemisch diepteprofiel scherp van die van ongestoorde en zwak gedegradeerde venen. De meest onderscheidende bulkvariabel in de bodem toplaag is het totaal-Fe gehalte. Echter de gehalten aan genoemde andere variabelen overlappen sterk met die van ongestoorde venen en hierbij spelen ook andere factoren een rol. Daarnaast blijken een deel van de sterk gedegradeerde venen ook dieper in het profiel veel hogere totaal-Fe gehalten in het substraat te hebben dan ongestoorde venen.

Chemische stratificatie in vernatte gedegradeerde venen met toestroming van ijzerhoudend grondwater

De bovenste 50 cm van het profiel heeft een hoger Fe-gehalte dan de diepere delen van het veenprofiel. Deze gehalten zijn ook veel hoger dan in de toplaag van ongestoorde venen. Het aandeel van geoxideerd ijzer in de ijzerpool van de toplaag is hoog en veel hoger dan van die in de diepere lagen. Het ijzer in deze toplaag bestaat voor een groot deel uit kristallijnen en amorf ijzer(oxi)hydroxiden. In de diepere delen is ijzer vermoedelijk vooral aanwezig in de vorm van mineralen van gereduceerd ijzer. De saturatieindex van sideriet geeft aan dat dit mineraal zou kunnen worden gevormd in het veenprofiel. Dit blijkt ook uit mineralogisch onderzoek in soortgelijke venen (Landuydt 1990; Postma 1982). In de toplaag is ook is de fractie reduceerbaar ijzer veel hoger dan in ongestoorde venen. Het gehalte van Fe in het porievocht is het hoogst in de toplaag en neemt naar beneden toe snel af. In toplaag van de venen die goed vernat zijn, is porievocht Fe ook veel hoger dan in de ongestoorde venen. De TIC ($\text{HCO}_3^- + \text{CO}_2$) en opgelost organisch materiaal (DOC) zijn het hoogst in de toplaag. Dit is een gevolg van aerobe afbraak van organisch stof door ijzerreductie nadat de toplaag door vernatting permanent anaeroob is geworden. Deze gehalten zijn ook veel hoger dan in de toplaag van ongestoorde venen. De aanwezige reduceerbare ijzerfractie zorgt ook voor sterke afbraak van organisch materiaal onder anaerobe condities. Het gereduceerde ijzer zou ook nog kunnen worden omgezet in sideriet, omdat de verzadigingsindex in de toplaag duidt op oververzadiging voor dit mineraal. De totaal-P gehalten en Fe-gebonden P zijn in de toplaag hoger dan in de diepere lagen. Deze zijn ook weer hoger dan die in de ongestoorde venen. Naast de degradatie en vernattingshistorie lijkt ook de ijzerrijkdom van het toestromende grondwater nog een rol te spelen. Zeer lage ijzergehalten van het porievocht in de diepere veenlaag en onderliggende minerale pakket zijn in de onderzochte Nederlandse en Vlaamse venen niet aangetroffen. Dit zit in het bereik van 30-360 $\mu\text{mol/L}$. Dit betekent dat deze venen ijzerrijker grondwater ontvangen dan de ongestoorde, ijzerarme venen in Polen. Grosso modo kunnen de Nederlandse venen dus in potentie sneller ijzer accumuleren dan de ijzerarme referenties in Polen. Dit zou ook de verklaring kunnen zijn waarom in een deel van de sterk gedegradeerde venen ook dieper in het profiel hoge ijzergehalten in het substraat worden gemeten.

Bovengenoemde chemische stratificatie in sterk gedegradeerde venen wordt veroorzaakt door langdurige ontwatering en vervolgens vernatting. De langdurige ontwatering zorgt voor aerobe afbraak van veen waardoor de bulkdichtheid toeneemt en ijzer in het veen geconcentreerd wordt. De oxidatie van de toplaag zorgt ook voor een omzetting van anaerobe ijzervormen naar geoxideerde vormen. Door mineralisatie neemt de anorganische P-pool toe en deze bindt goed aan de ijzer(oxi)hydroxiden. Daardoor wordt Fe-gebonden fosfaat de dominante anorganische P-fractie. Deze P-fractie is deels zwak gebonden en kan bij reductie van ijzerhydroxiden relatief makkelijk desorberen.

Zowel het zeer hoge ijzergehalte als de hoge ijzergebonden fosfaatfractie in de bodem, alsook het hoge Fe gehalte in het porievocht van de toplaag hebben een grote invloed op de soortensamenstelling van de vegetatie van de sterk gedegradeerde beekdalvenen. Beide factoren gaan ook samen met een groter Mn- en NH_4^+ gehalte in het porievocht en een groter Mn-gehalte in de bodem.

De onderzochte venen onderscheiden zich met een meer productieve kruidlaag van grotere helofyten van de ijzerarme ongestoorde venen. Vele kenmerkende soorten van basenrijke, mesotrafente slaapmos-kleine zeggen vegetatie ontbreken. We

concluderen daarom dat de ijzerrijke en fosfaatrijke toplaag een belangrijke bottleneck vormt voor herstel van slaapmos-kleine zeggenvegetatie door ijzertoxiciteit en door te eutrofe omstandigheden. IJzergehalte in het porievocht (500-3000 $\mu\text{mol/L}$) liggen daarbij in het bereik waarbij sterke toxiciteitseffecten voor moerasplanten zijn vastgesteld en boven het bereik waarin de ijzerconcentratie differentiërend is voor kenmerkende soorten van basenrijke slaapmos-kleine zeggenvegetatie (hoofdstuk 3). Omdat het mangaangehalte gecorreleerd is met die van ijzer, is niet uitgesloten dat ook mangaantoxiciteit een rol speelt. Hierover is zeer weinig bekend.

Natuurlijke hoge ijzerrijkdom in beekdalvenen

Onder de onderzochte ongestoorde venen en zwak gedegradeerde venen bevonden zich ook relatief ijzerrijke venen. De toplaag vertoonde hier ook verhoogde Fe-gehalte in de bodem en het porievocht. De ijzergehalten bereiken hier echter niet de extreem hoge waarden die in de sterk gedegradeerde venen worden gemeten hetgeen geweten wordt aan het ontbreken van een langdurige periode van ontwatering. Een chemisch profiel in één veen duidt erop dat in de toplaag de ijzerfractie voornamelijk uit amorfe en kristallijne (oxi)hydroxiden bestaat. We sluiten niet uit dat juist in deze venen ijzer vooral wordt vastgelegd in aerobe mineralen als sideriet en vivianiet (Landuyt 1990; Postma 1982).

De kruidlaag in deze venen kan net als in de gedegradeerde venen relatief productief zijn en wat betreft soortensamenstelling kan het intermediair zijn aan die van sterk gedegradeerde, ijzerrijke venen en ijzerarme ongestoorde venen. De hogere ijzerrijkdom hangt samen met toestroming van relatief ijzerrijk grondwater (130-250 $\mu\text{mol/L}$). Een relatief hoge ijzerrijkdom was ook in het ongestoorde veen Rospuda gevonden en dat ging samen met een relatief soortenarme, productieve kleine zeggenvegetatie. Dit veen staat voor NW- en Midden-Europa bekend als het meest natuurlijke doorstroomveen. Daarnaast lijken ook verschillen in de fosfaatrijkdom van het instromende grondwater een rol te spelen. In één van de venen (DZ) lijkt extreme accumulatie van fosfaat in de toplaag samen te hangen met relatief hoog fosfaatgehalte van het grondwater. Vermoedelijk draagt in dit veen een grote kwelflux van het grondwater ook bij tot een hoge P-input naar het veensysteem. Naast degradatie zijn dus concentraties in het toestromende grondwater en de grondwaterflux ook bepalende factoren in de ijzer- en fosfaatrijkdom. Daarbij lijken doorstroomvenen zich gedurende millennia te kunnen ontwikkelen bij een relatief hoge ijzer- en fosfaatrijkdom (zie ook Schipper *et al.* 2007). De hoge ijzer- en fosfaatrijkdom uit zich dan ook in de soortensamenstelling van de vegetatie. De ijzerrijkdom in het porievocht van de toplaag (250-400 $\mu\text{mol/L}$) bevindt zich daarbij in een bereik waarbij toxiciteitseffecten op slaapmossen en kleine zeggensoorten aannemelijk zijn (zie hoofdstuk 3). Omdat zulke venen van nature al hogere ijzergehalten opbouwen, zullen ze bij sterke degradatie zeer hoge ijzergehalten in de toplaag opbouwen. De Zwarte Beek vallei is daar een voorbeeld van.

Ongestoorde ijzer- en fosfaatarme venen

Tegenover ijzerrijke gedegradeerde en ongestoorde ijzerrijke venen staan ongestoorde, ijzerarme venen. Deze venen worden gevoed door zeer ijzerarm en fosfaatarm grondwater. Het veenprofiel kenmerkt zich door een lage humificatiegraad en een hoog aandeel van slaapmossen en kleine zeggen. De bulkdichtheid van de bodem is laag. De bodemchemie kenmerkt zich door lage N-totaal, P-totaal Fe-totaal gehalten. Het reduceerbare ijzergehalte van de bodem en het Fe-gehalte van het porievocht heeft in hele veenprofiel zeer lage waarden (Fe in porievocht <15 $\mu\text{mol/L}$). Hierdoor kan geen ijzertoxiciteit optreden (zie hoofdstuk 3). Ook is dit een factor die bijdraagt aan een lage humificatiegraad van het veen. Een ander opvallend verschijnsel is dat de NH_4^+/K^+ -ratio in het porievocht in de ongestoorde venen lager is dan dat van de meeste gedegradeerde venen. Het is bekend dat ammonium kan interfereren met de opname van kalium. Een hoge $\text{NH}_4^+:\text{K}^+$ ratio zou kunnen leiden tot kalium tekorten in slaapmossen (Paulissen *et al.* 2005). De gunstige waarden van de ratio wordt veroorzaakt door hogere K-gehalte in de ongestoorde venen en hangt vermoedelijk samen met het ontbreken van uitloging van kalium uit de toplaag in de ongestoorde venen (geen ontwatering). Lage nutriëntengehalten en een laag Fe-

gehalte in het porievocht gaat samen met een vegetatie die rijk is aan slaapmossen en kleine zeggen. Een ander belangrijk aspect is dat deze vegetaties rijk zijn aan soorten die bekend staan als kalkmoerassoorten. Betreffende veensystemen hebben een hoge pH, maar lijken op basis van de waarnemingen aan kalk en kalksaturatie-index niet kalkvormend te zijn. Door de geringe ijzertoevoer en geringe mineralisatie van zwavel hebben ze een geringe voorraad aan oxideerbare ijzerhydroxiden en ijzersulfiden. De verzuringscapaciteit is daardoor laag waardoor er bij (incidentele) aeratie van de toplaag grondwaterstanden in droge perioden geen sterke verzuring kan optreden.

Relatief ijzerarme, sterk gedegradeerde venen

We hebben in Nederland ook venen bemonsterd die niet ijzerrijk zijn. Opvallend is dat deze venen wat betreft vegetatie vrij goed aansluiten op die van ongestoorde, ijzerarme en ijzerrijke venen in Polen. Deze overeenkomsten liggen deels aan een lage ijzerrijkdom van de bodemtoplaag. Hierdoor zal ook de fractie reduceerbaar ijzer laag zijn en bijgevolg ook het Fe-gehalte in het porievocht. IJzertoxiciteit treedt daardoor vermoedelijk niet op. Dit zou de aanwezigheid van diverse mesotrafente kleine zeggen en mossoorten kunnen verklaren. Verder is (deels) in de venen sprake van een fluctuerend grondwaterregime waarbij de bodem in de zomer enkele decimeters droogvalt. Al hoewel niet optimaal voor veenvormende slaapmos-kleine zeggenvegetaties, kan dit in de zomer wel bijdragen tot lage Fe-gehalten in het porievocht wat dus ook toxiciteitseffecten kan voorkomen. Daarnaast kan dit sorbtie van fosfaat sterk verhogen door oxidatie van ijzer. Keerzijde is dat deze venen ook meer verzuurd zijn en in de zomer door oxidatieprocessen een relatief lage pH hebben. Op termijn zou daardoor ook de zuurbuffercapaciteit verder kunnen dalen, waardoor het toekomstperspectief voor basenminnende soorten geringer is.

8 Beschrijvend onderzoek van patronen in chemie en vegetatie in microstructuren

8.1 Samenvatting

De vraagstelling voor dit deelonderzoek is: *draagt vorming van mosbulten in ijzerrijke veenbodems bij aan gunstiger biogeochemische condities voor kenmerkende plantensoorten van trilvenen?* Deze vraagstelling houdt verband met het ontwijken van toxische effecten van gereduceerde verbindingen (vooral Fe) als gevolg van een hogere redoxpotentiaal in de bulten door aeratie. Het antwoord op deze vraag is dat inderdaad in bulten van ijzerrijke venen zulke gunstigere condities kunnen optreden en dit van belang is voor diverse slaapmossoorten. Het blijkt namelijk dat diverse kenmerkende mossoorten van basenrijke slaapmos-kleine zeggenvegetatie in sommige venen een voorkeur hebben of zelfs beperkt zijn tot bulten met relatief lage Fe-gehalten in het porievocht. In venen waar het ijzergehalte van de bodem in de toplaag hoog is, kan dit effect optreden. Voorwaarden is dat in de bulten het porievocht Fe-gehalte voldoende laag is ($< 70\text{--}110\text{ }\mu\text{mol/L}$). Dit is het bereik waarin het Fe-gehalte differentiërend is voor het voorkomen van de kenmerkende soorten. Lage en smalle bulten die recent ($< 10\text{ j}$) zijn ontstaan, zoals in Drentse Aa het geval is, lijken veelal nog een te hoog Fe-gehalte te hebben. Hogere en bredere bulten van een grotere ouderdom ($> 10\text{--}20\text{ j}$) leveren wel lage porievocht Fe-gehalte op. Naast verschillen in porievocht Fe-gehalte verschillen ook andere chemische variabelen. In de bulten zou de beschikbaarheid van P geringer kunnen zijn en die van K juist beter. De betere K-beschikbaarheid kan ook een gunstig effect hebben op slaapmossen.

In ongestoorde ijzerarme venen heeft microtopografie ook een invloed op verschillen in porievocht Fe, maar deze invloed is (absoluut) kleiner. De mossoorten die in de ijzerrijke venen gebonden zijn aan de bulten, komen in de ijzerarme venen juist voor in de slenken én deels ook in bulten. Dit duidt er op dat de zonatie van deze soorten niet direct door de waterstand wordt bepaald, maar door de interactie van waterstand (en dus redoxcondities) en de ijzerrijkdom van de veenbodem. Ondanks het kleinere absolute belang van variatie in ijzergehalten kenmerken de ijzerarme venen zich juist door een sterkere invloed van de microtopografie op de soortensamenstelling. Dit effect op soortensamenstelling is groter bij een groter hoogteverschil tussen bulten en slenken en een grotere breedte van de bulten. Ruimtelijke differentie in de zuurgraad is daarin een belangrijke factor. Grote bulten van *Sphagna* vormen zure microhabitats, waarvoor diverse acidofiele soorten een voorkeur hebben. Deze bulten zijn zo zuur dat diverse basenminnende mos- en vaatplantsoorten alleen in de basenrijke slenken voorkomen. Wanneer de bulten minder hoog en zuur (zwak zuur-neutraal) zijn, bestaan ze uit slaapmossen. In die situatie kunnen de basenminnende mossoorten wel in de bulten groeien. Naast verschillen in zuurgraad differentiëren ook enkele andere chemische variabelen. In de bulten zijn de K-gehalten hoger.

Soorten die gevoelig zijn voor opgelost ijzer zouden zich dus in de ijzerrijke locaties mogelijk makkelijker kunnen vestigen op de bulten. Desondanks blijkt dat de hoogteligging hier slechts een beperkte verklarende variabele is voor variatie in soortensamenstelling op microschaal. Vooral in de ijzerrijke locaties zijn er maar weinig uitgesproken voorkeuren gevonden van soorten voor groei in bulten of slenken.

De beperkte differentiatie in de ijzerrijke beekdalvenen kan te maken hebben met nog te hoge Fe-gehalten in het porievocht van bulten, een te kleine omvang van bulten, de afwezigheid/zeldzaamheid van ijzergevoelige soorten in de lokale soortenpool en een geringe microdifferentiatie in zuurgraad. Verder heeft de microtopografie in sterk gedegradeerde venen zo'n kleine schaal dat een deel van de ruimtelijke differentiatie mogelijk niet kon worden getraceerd met de gebruikte opnamemethode.

8.2 Probleem- en vraagstelling

Op basis van de review over de invloed van microtopografie in beekdalvenen (hoofdstuk 6) concluderen we dat met de microtopografie die in grondwatergevoede beekdalvenen wordt aangetroffen, het goed mogelijk is dat in bulten gunstige biogeochemische condities kunnen optreden voor kenmerkende soorten van basenrijke slaapmos- kleine zeggenvegetatie. Microtopografische verschillen in beekdalvenen zijn voldoende groot om grote ruimtelijke verschillen in chemie (o.a. pH, redox en basenverzadiging) te veroorzaken. Bulten kunnen lagere Fe^{2+} -gehalten hebben door de aanwezigheid van een dikkere geoxideerde zone. Plantensoorten in bulten zouden daardoor minder te maken hebben met toxiciteitseffecten door Fe^{2+} . Tegelijk werd ook geconstateerd dat nog er veel onduidelijk bestaat over de ruimtelijke differentiatie in biochemie op microschaal in grondwatergevoede beekdalvenen, zeker wat betreft toxische gereduceerde stoffen. Reden hiervoor is dat in bult-slenk patronen van beekdalvenen nog betrekkelijk weinig aan de bodem- en hydrochemie is gemeten. De hypothese dat toxiciteit van gereduceerde stoffen in bulten kan worden vermeden, is daarom nog niet bevestigd met bestaand onderzoek.

Uit de review over microtopografie blijkt ook dat het aannemelijk is dat microtopografie een positieve bijdrage levert aan biodiversiteit van vegetaties. In de literatuur wordt dit toegeschreven aan verschillen in redoxtoestand en zuurgraad en daarmee samenhangende verschillen in milieutoxiciteit en nutriëntenbeschikbaarheid. Hoewel lastig aan te tonen in veldonderzoek, lijkt ook in verschillende veldstudies een positief verband te bestaan tussen microtopografie en diversiteit van plantensoorten. Het is daarbij moeilijk om exact aan te geven welke factoren sturend zijn voor de distributie van plantensoorten over een (micro)hoogtegradiënt (Peach and Zedler 2006). Dit wordt veroorzaakt door de sterke correlatie tussen microtopografie en andere factoren zoals het bodemvochtgehalte, redoxstatus, pH, nutriëntenbeschikbaarheid en CO_2 -voorziening van mossen voor fotosynthese. De vraagstelling of mosbulten leiden tot gunstigere biogeochemische omstandigheden moet daarom in een bredere chemische context worden bekeken.

In dit onderzoek staat de volgende vraag centraal:

- Draagt vorming van mosbulten in ijzerrijke veenbodems bij aan gunstiger biogeochemische condities voor kenmerkende plantensoorten van trilvenen?

Deze vraag zullen we beantwoorden met veldonderzoek waarbij naast chemie ook gekeken wordt naar de invloed van waterstand.

8.3 Methoden

8.3.1 Keuze van de onderzoekslocaties

Vijf van de in hoofdstuk 7 onderzochte venen zijn bijkomend intensief bemonsterd om inzicht te krijgen in het belang van microtopografie op abiotiek en soortssamenstelling (Tabel 5: "intensief").

Voor selectie van de locaties werden onderstaande criteria gehanteerd:

- De locaties zijn minstens enkele jaren (> 3) niet meer gemaaid. Het is namelijk zinloos om (zeer zwakke) microstructuren vergaand te onderzoeken als die jaarlijks worden verstoord. Uit eerder OBN-onderzoek blijkt dat maaibeheer sterk nivellerend effect heeft op de microtopografie (Aggenbach *et al.* 2014).
- De locaties bestaan zowel uit referentievenen die nooit of hooguit in een ver verleden gemaaid of beheerd zijn (locatie LB1 en BS), als uit zwak gedegradeerde venen met maaibeheer in een recenter verleden (LB2 en DZ) en een sterk gedegradéerd veen (DA6) waarin zich na het stoppen van beheer secundaire microstructuren hebben ontwikkeld. De gedegradeerde venen zijn door het opheffen c.q. verwaarlozen van de ontwatering weer vernat.
- De chemische patronen in microstructuren worden onderzocht in venen met een (zeer) ijzerrijke toplaag (LB2, DZ en DA6) en een ijzerarme toplaag (LB1, BS) (zie paragraaf 7.3.1); reden hiervoor is dat in ijzerrijke venen de microtopografie wel een differentiërend effect kan hebben op Fe-toxiciteit en in ijzerarme venen niet.

Helaas was het niet mogelijk bult/slenk-structuur in een ongestoord, ijzerrijk veen te onderzoeken. Bij de opzet van het onderzoek was ook de vraag of zulke venen bestaan en ondanks onze zoektocht leverde de selectie niet de betreffende combinatie op.

Met betrekking tot microtopografie werd uitsluitend gekeken naar microtopografie-structuren waarin de bulten door mossen (ogenschijnlijk) worden gevormd en niet door polvormende vasculaire soorten. Dit is gedaan omdat mosbult-slenk patronen de meest voorkomende en karakteristieke structuurkenmerken zijn van goed ontwikkelde en voedselarme beekdalvenen (Aggenbach *et al.* 2014). Polvormende grassen en zeggen zijn hier schaarser en zijn typisch voor meer eutrofe standplaatsen zoals rivierbegeleidende overstromingsvenen.

8.3.2 Meetontwerp

Op elke site werd één recht transect uitgelegd waarin minimaal 4 mosbulten en 4 laagten te onderscheiden waren. Bodem en water in deze acht microstructuurelementen werden vervolgens bemonsterd. De lengte van het totaaltransect varieerde tussen 5-10 m, afhankelijk van de gemiddelde afstanden tussen bulten en slenken. Een waterpas-pinframe met een horizontale resolutie van 5 cm en een verticale nauwkeurigheid van 2 mm werd vervolgens op het transect geplaatst. Op deze manier werden de relatieve hoogtes elke 5 cm ingemeten (Zie ook hoofdstuk 6.3.2, Foto 14). De mediane hoogte werd hierbij als nulwaarde genomen. In het midden van elke opname werd de bodem pH gemeten op 5 cm onder maaiveld met een bodem-pH electrode.



Foto 14: Een pinframe met 5 cm horizontale resolutie werd gebruikt om hoogteverschillen binnen het transect in te meten.

Photo 14: A pinframe with a horizontal resolution of 5 cm was used to measure elevation differences within the transect.

8.3.3 Vegetatie-opnamen

In elk transect werden aaneengesloten vegetatie-opnamen gemaakt in grids (25x25 cm). Op deze manier kan geëvalueerd worden of bepaalde soorten een voorkeur hebben voor groei op bulten of in slenken. De schaal van Londo is gebruikt om de abundantie van soorten weer te geven.

8.3.4 Bemonstering porievocht en bodem

In elk transect werd in telkens 4 mosbulten en 4 slenken de bovenste 5 cm van de bodem bemonsterd door met een broodmes twee blokken 10x10x5 cm uit te snijden. De horizontale positie en hoogte van deze locaties werd afgelezen in het pinframe. Van elke monsterlocatie werd één monster gebruikt voor bepaling van de bulkdichtheid en het andere voor chemische analyses. Porievocht werd onttrokken met macro-rhizons die schuin werden ingebracht, zodat een horizont van 0 tot ca. 5 cm diepte werd bemonsterd.

Voor monsterprocedures, voorbehandeling van monsters en het analysepakket wordt verder verwezen naar de methodebeschrijving in hoofdstuk 7.4.

8.3.5 Uitwerking

Voor de ordinatie van de vegetatie-opnamen en de abiotische condities in bulten en slenken zijn multivariabele analysetechnieken gebruikt m.b.v. CANOCO (Ter Braack and Smilauer 1998). Berekeningen van correlaties tussen hoogten in het topografietransect en chemische variabelen zijn uitgevoerd met R 2.15.2 (R core team 2013). Chemische variabelen zijn eerst $\log(x)$ of $\log(x+1)$ getransformeerd om een meer normale verdeling te bekomen. Waar nodig zijn de gebruikte technieken meer in detail toegelicht bij de resultaten.

8.4 Resultaten

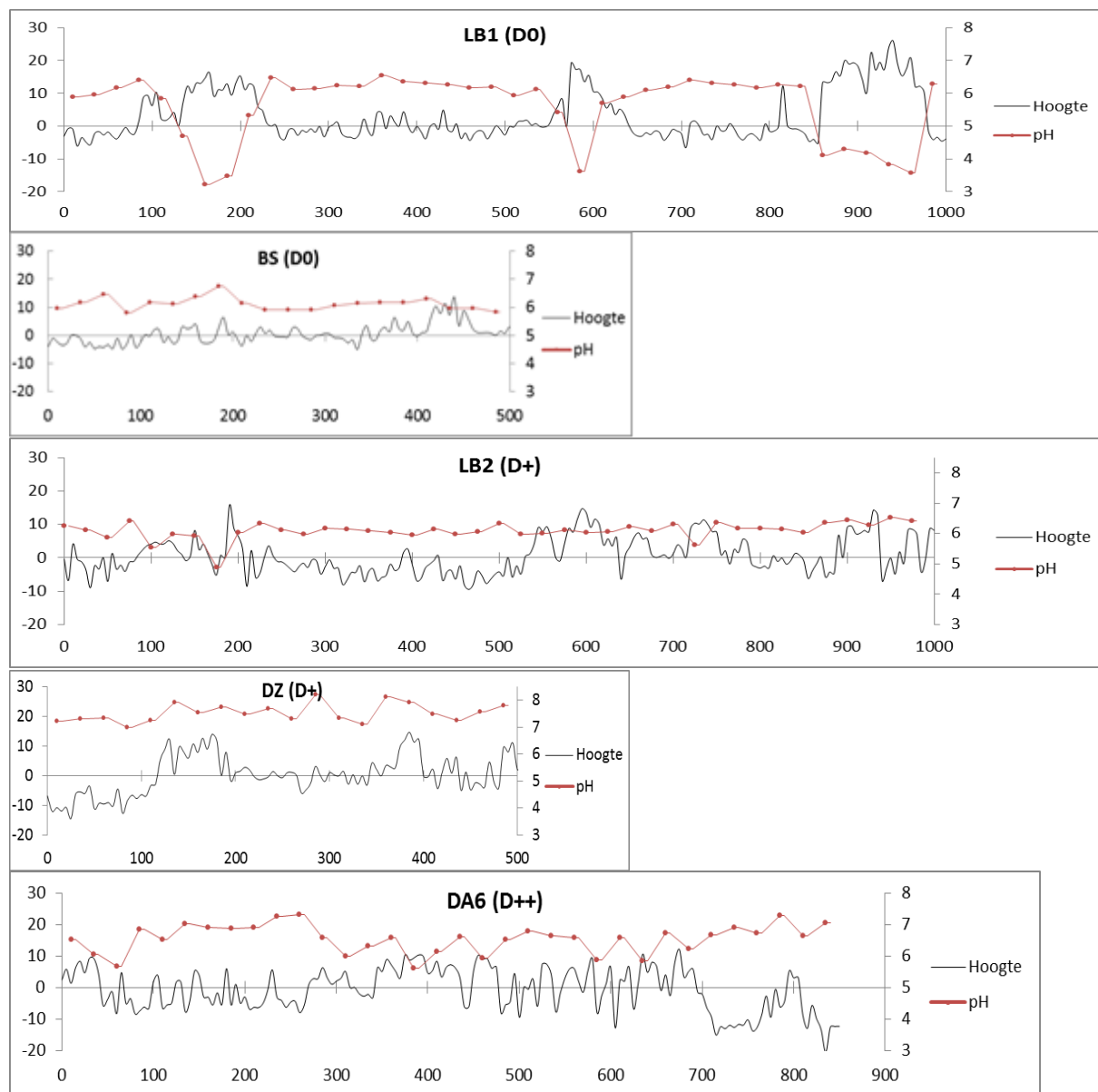
8.4.1 Kwantitatieve beschrijving microtopografie

Bultvormers

Verschillen in bultvorming tussen de locaties waren groot (Figuur 45). De meest uitgesproken mosbulten wat betreft hoogte en breedte (30 cm hoog en >1 m breed) werden gevonden in de ongestoorde locatie LB1. Deze bulten worden hier hoofdzakelijk gevormd door *Sphagna* (vooral *S. fuscum* en daarnaast ook *S. warnstorfii*). Bultvorming door slaapmossen was hier minimaal. Op de overige locaties werden bulten gevormd vooral door slaapmossen: in de Drentse Aa (DA6) en Dobrzienka (DZ) voornamelijk door puntmossen (*Calliergonella cuspidata* en *Calliergon cordifolium*) en in LB2 en BS voornamelijk door *C. cuspidata* maar in mindere mate ook *Sphagnum teres*. Opvallend was dat bultvorming door slaapmossen (en *S. teres*) veelal lijkt te resulteren in lagere en voornamelijk ook smallere bulten. In de Drentse Aa (DA6) en Bagno Stawek (BS) zijn de bultjes soms niet meer dan enkele centimeters breed en hoog. Deze patroon komen overeen met bevindingen van eerder OBN-onderzoek aan microtopografie (Aggenbach *et al.* 2014).

8.4.2 Samenhang bodem-pH en microtopografie

Significante correlaties van bodem pH met hoogte werden gevonden voor drie locaties : in de locaties LB1 en DA6 waren de bulten zuurder (DA6: $r = -0.60$, $t_{32} = -4.28$, $p < 0.001$; en locatie LB1: $r = -0.88$, $t_{38} = -11.25$, $p < 0.001$), maar in locatie DZ werd in de bulten een iets hogere bodem pH gemeten dan in de slenken (DZ: $r = 0.63$, $t_{18} = 3.41$, $p < 0.01$).



Figuur 45: Hoogteprofielen en bodem-pH op 5 cm diepte van de transecten. De x en y assen zijn weergegeven in cm (D0 = niet gedegradieerd, D+ = zwak gedegradieerd en D++ = sterk gedegradieerd). De hoogten zijn geplote op basis van de mediane hoogte ($y=0$).

Figure 45: Elevation profiles and soil-pH at 5 cm depth in all transects. X- and Y-axes are in cm. Soil degradation categories : D0 = not degraded, D+ = weakly degraded, D++ = highly degraded. Elevation is presented relative to median value ($y=0$)

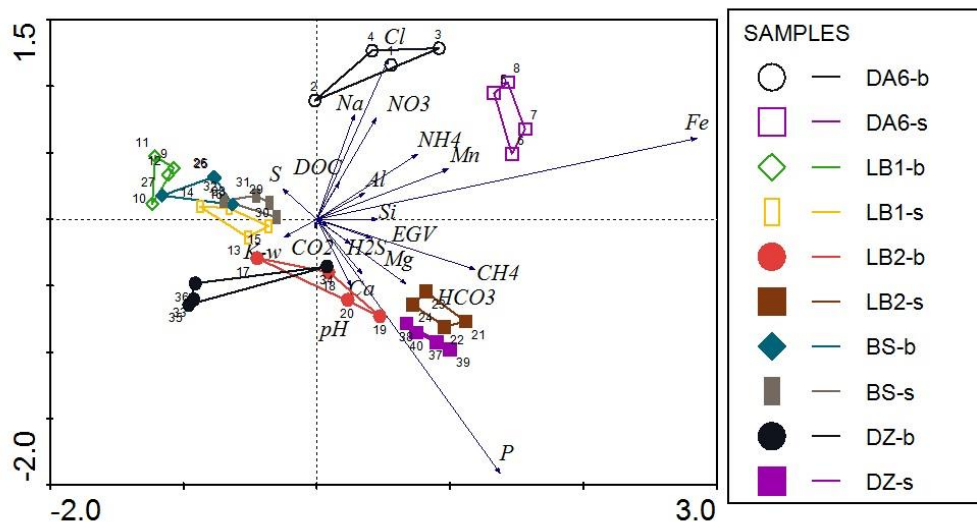
8.4.3 Abiotiek van bulten en slenken

Hydrochemische variatie in bult-slenkstructuren

In Figuur 46 is een ordinatie (PCA) met de bulten en slenken van alle transecten als meetpunten weergegeven. Deze ordinatie vond plaats op basis van chemische variabelen in het porievocht. De classificatie van de groepen meetpunten is per locatie en per structuurtype (bult of slenk). Deze analyse maakt het mogelijk om te beoordelen in hoeverre hydrochemische omstandigheden in bulten en slenken per locatie van elkaar verschillen, en wat de verbanden zijn tussen de locaties en de variabelen onderling.

Allereerst is te zien dat de hydrochemische karakteristieken van zowel bulten als slenken in de ongestoorde referentielocaties (LB1 en BS) dicht bij elkaar liggen op de assen. Dit houdt in dat deze microtopografie-elementen dus (relatief) weinig van elkaar verschillen in vergelijking met de verschillen tussen de microtopografie elementen in andere sites. Opvallend echter zijn de relatief grote abiotische verschillen tussen bulten en slenken in de zwak (LB2 en DZ) en sterk (DA6) gedegradeerde locaties ondanks de vaak geringe hoogteverschillen en de geringe doorsnede van bulten. Voor de zwak gedegradeerde locaties geldt dat de bulten meer overeenkomsten vertonen met ongestoorde referentielocaties dan de slenken. Verder is te zien dat de concentraties van ijzer en fosfor in het porievocht het meest differentiërend zijn in de ordinatie met afnemende concentraties in bulten. Opvallend is verder dat de gradiënten van ijzer sterk met de eerste as is gecorreleerd en die van fosfor sterker met de 2e as. Genoemde patronen worden verder besproken in de volgende paragrafen.

Universele patronen in bult-slenkstructuren



Figuur 46: Ordinatie (PCA) van porievochtmonsters in bulten (-b) en slenken (-s) op basis van een selectie van chemische variabelen. Monsters zijn genomen in telkens 4 bulten en 4 slenken in 5 microtopografie-transecten.

Figure 46: PCA ordination of pore water samples in hummocks (-b) and hollows (-s) on the basis of selected chemical variables. Samples are taken in 4 hummocks and 4 hollows in each of the 5 transects

In Tabel 12 zijn alle correlaties weergegeven tussen hoogten in de topografie - transecten en de overeenkomstige chemische variabelen in de bodem en het porievocht. Hiervoor zijn eerst de vijf afzonderlijke correlatiecoëfficiënten (voor elk transect) tussen hoogten en de gemeten variabelen berekend. Omwille van de kleine steekproefgrootte per transect ($n=8$) is hierbij gekozen voor niet-parametrische correlatie (Spearman correlatie). Vervolgens zijn deze correlatiecoëfficiënten gepoold, en met een 1-sample t-test is getest of deze 5 correlatiecoëfficiënten samen significant groter of kleiner zijn dan 0. Op deze manier kunnen universele trends in de biochemie van bulten en slenken gedestilleerd worden (trends die dus dezelfde richting hebben in alle locaties). Dat betekent ook dat wanneer één transect een sterk afwijkend patroon vertoont (vb. pH neemt op één locatie toe met hoogte in plaats van af), de uitkomst van de t-test doorgaans niet significant is: een pH afname in de bulten is dan geen universele trend.

Allereerst valt op dat chemische variabelen in het porievocht vaker dan bodemvariabelen gecorreleerd zijn met hoogte. Dit kan in de eerste plaats verklaard worden door het hogere redoxpotentiaal van de bulten. Het actuele redoxpotentiaal kan dan sterke invloed kan hebben op de redoxgevoelige variabelen in het porievocht. Bodemvariabelen en zeker de bulkvariabelen worden niet alleen bepaald door het actuele redoxpotentiaal, maar ook door accumulatie en omzettingsprocessen die in het verleden zijn opgetreden.

Bodemvariabelen die universeel afnemen met hoogte zijn bulkdichtheid, totaal Al, totaal N, en totaal-S. De totaal-Fe concentraties in de bodem laten ook een dalende trend zien met hoogte, maar deze trend is niet significant ($p = 0.05$). Opvallend is ook de toename in totaal-K gehalten en C:N ratio met hoogte.

Belangrijke porievochtvariabelen die universeel afnemen met hoogte zijn Fe, Mn, CH_4 , CO_2 , H_2S , Ca, HCO_3^- , EGV en P. Het K-gehalte in het porievocht neemt toe met hoogte, conform totaal-K in de bodem. Het Al-gehalte heeft een afnemende trend met de hoogte, conform totaal-Al in de bodem. De lagere waarden van Fe, Mn, CH_4 en vrije sulfiden in de bulten kunnen grotendeels verklaard worden door het hogere redoxpotentiaal in de bulten. Vooral voor opgelost ijzer waren de verschillen tussen bulten en slenken zeer groot: de meest Fe-arme bult in locatie DZ was bijvoorbeeld maar liefst $>2300\times$ ijzerarmer dan de meest ijzerrijke slenk ($0.2\mu\text{mol/L}$ in de bult tegenover $420\mu\text{mol/L}$ in de slenk). Voor alle drie de ijzerrijke locaties (LB2, DZ en DA6) geldt dat de concentraties aan de toxische stoffen (Fe, Mn en vrije sulfiden) in de bulten afnemen tot concentraties vergelijkbaar met die van ijzerarme ongestoorde venen (voor Fe $< 50\mu\text{mol/l}$).

De lagere CH_4 , H_2S en CO_2 concentraties in de bulten kunnen ook mede bepaald worden door ontgassing, door opname van CO_2 door de levende moslaag met een grote fotosynthetische activiteit, en oxidatie van CH_4 door bacteriën. De lagere concentraties van Ca en HCO_3^- in de bulten kan bepaald worden door 1) meer invloed van regenwater en minder invloed van grondwater, 2) verschillen in vorming van humuszuren of 3) verschillen in de balans van accumulatie van organisch materiaal en de aanvoer van basische kationen door grondwater. Het proces achter de sterk significante toename van kalium met hoogte is niet geheel duidelijk, maar kante maken hebben met de retentie van K door de vegetatie.

De variabelen pH(KCl) van de bodem en DOC, NH_4^+ en NO_3^- in het porievocht zijn niet universeel gecorreleerd met hoogte.

Tabel 12: Correlaties tussen microtopografie en een selectie van chemische variabelen per transect. Met een t-test is gekeken of de afzonderlijke correlatiecoëfficiënten van de transecten dezelfde richting hebben. De toevoeging (w) geeft aan dat de variabele in een watermonster is gemeten.

Table 12: Correlation between microtopography and chemical parameters per transect. We used a t-test to analyse whether the individual correlation coefficients of the individual transects have the same direction. The addition (w) means that the parameter is measured in a water sample

Variable	Eenheid	teststatistiek (t _i)	Spearman's rho (gemiddeld)	Standaard-afwijking	Standaard-fout	P-waarde
C	mmol/kg	1.83	0.34	0.42	0.19	0.14
N	mmol/kg	-4.44	-0.50	0.25	0.11	0.01
Al	mmol/kg	-6.77	-0.70	0.23	0.10	0.00
Al(w)	μmol/L	-2.28	-0.51	0.50	0.23	0.08
Tot. anorganisch N(w)	μmol/L	-2.42	-0.40	0.37	0.16	0.07
Bulkdichtheid	kg/L	-5.02	-0.58	0.26	0.12	0.01
C/N	g/g	4.29	0.60	0.31	0.14	0.01
C/P	g/g	1.81	0.40	0.49	0.22	0.14
C/S	g/g	11.38	0.76	0.15	0.07	0.00
Ca	mmol/kg	-0.91	-0.24	0.60	0.27	0.41
Ca(w)	μmol/L	-9.09	-0.78	0.19	0.09	0.00
CH ₄ (w)	μmol/L	-21.46	-0.82	0.09	0.04	0.00
Cl(w)	μmol/L	0.14	0.04	0.61	0.27	0.90
CO ₂ (w)	μmol/L	-12.43	-0.58	0.10	0.05	0.00
CO ₃ ²⁻ (w)	μmol/L	-2.35	-0.45	0.43	0.19	0.08
DOC (w)	mg/L	0.39	0.10	0.55	0.25	0.72
EGV (w)	μS/cm	-10.28	-0.74	0.16	0.07	0.00
Fe	mmol/kg	-2.74	-0.57	0.46	0.21	0.05
Fe(w)	μmol/L	-13.26	-0.74	0.13	0.06	0.00
H ₂ S(w)	μmol/L	-8.88	-0.56	0.14	0.06	0.00
HCO ₃ ⁻ (w)	μmol/L	-5.27	-0.71	0.30	0.14	0.01
K	mmol/kg	32.61	0.83	0.06	0.03	0.00
K(w)	μmol/L	6.46	0.60	0.21	0.09	0.00
Mg	mmol/kg	1.77	0.42	0.53	0.24	0.15
Mg(w)	μmol/L	-1.46	-0.40	0.61	0.27	0.22
Mn	mmol/kg	0.67	0.17	0.56	0.25	0.54
Mn(w)	μmol/L	-5.36	-0.47	0.20	0.09	0.01
N/P	g/g	-0.33	-0.11	0.78	0.35	0.76
Na(w)	μmol/L	0.62	0.12	0.43	0.19	0.57
NH ₄ ⁺ (w)	μmol/L	-2.54	-0.41	0.36	0.16	0.06
NO ₃ ⁻ (w)	μmol/L	-1.96	-0.25	0.29	0.13	0.12
Org. Stof	%	2.63	0.38	0.32	0.14	0.06
P	mmol/kg	-1.91	-0.42	0.50	0.22	0.13
P(w)	μmol/L	-4.54	-0.52	0.26	0.12	0.01
pH	/	1.57	0.33	0.48	0.21	0.19
pH (KCl)	/	0.11	0.03	0.58	0.26	0.92
S	mmol/kg	-6.15	-0.62	0.23	0.10	0.00
S(w)	μmol/L	0.74	0.18	0.53	0.24	0.50
Si	mmol/kg	1.58	0.36	0.51	0.23	0.19
Si(w)	μmol/L	-1.16	-0.36	0.69	0.31	0.31
Som kationen(w)	μmol/L	-26.05	-0.86	0.07	0.03	0.00
Sr(w)	μmol/L	-12.09	-0.81	0.15	0.07	-0.62

8.4.4 Beschrijving van de vegetatie in bulten en slenken

Een verkennende indirecte gradiëntanalyse van alle 154 opnamen in de vijf onderzochte locaties laat geen duidelijke correlatieve trend zien van soortvoorkomen in relatie tot hoogte (Figuur 47). Een voor de hand liggende verklaring is dat verschillen tussen de sites groter zijn (en meer verklaren) dan de verschillen in soortvoorkomen op basis van hoogteligging in het transect binnen een site. Ook kunnen verschillen in vegetatie tussen bulten en slenken afhankelijk zijn van de chemische toestand van de toplaag. Aangezien de vijf sites intrinsiek sterk verschillen in abiotische groeiplaatscondities (vb. ijzer- en fosfaatgehaltes) (zie ook hoofdstuk 7), is dit zeer aannemelijk.

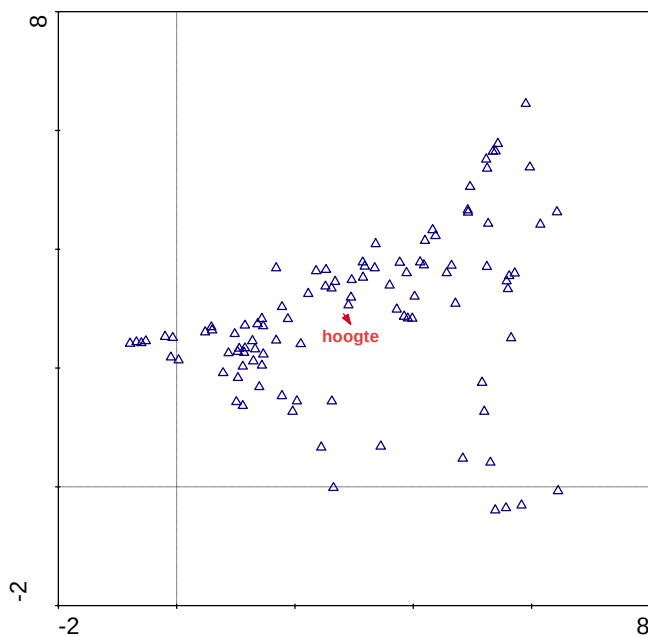
Dit patroon komt verder ook naar voren in Figuur 48, waaruit ook blijkt dat er tussen de sites grote verschillen bestaan in interne variatie in vegetatiesamenstelling. De variatie tussen de vegetatieopnamen in de ongestoorde referentiesite LB1 is bijvoorbeeld vele malen hoger dan de variatie in de opnamen van de sterk gestoorde locatie DA6. Een mogelijke verklaring is dat degradatie (en maaiverleden) in de Drentse Aa hebben geleid tot homogenisatie van de vegetatie op kleine schaal. Ook zijn de bult-slenkstructuren hier relatief jong (< 5 jaar), waardoor eventuele differentiatie wellicht nog gering is. Een andere verklaring is dat dit patroon een artefact is van de bemonsteringsmethode: de gemiddelde bultgrootte in sites met weinig variatie (o.a. dus DA6) is vaak kleiner dan de grootte van de opname (25x25 cm). Hierdoor is het mogelijk dat micro-variaties in plantvoorkomen met de gebruikte methoden niet meer te onderscheiden zijn omdat zowel bulten als slenken binnen één opname vallen. Veldindrukken wijzen echter voornamelijk op zeer weinig soortdifferentiatie met hoogte, en dus homogene transectopnamen, in locatie DA6.

Uit Figuur 48 blijkt ook dat de variatie in hoogte een sterke invloed heeft op de soortensamenstelling op locatie LB1 die de meest uitgesproken microtopografie (hoge brede bulten) heeft. Bij locatie LB2 lijkt er ook nog enigszins een invloed van hoogte te zijn door de aanwezigheid van kleine bulten. Bij locatie DZ en BS is de invloed van de hoogte op de soortensamenstelling gering en bij locatie DA6 nagenoeg afwezig.

Er wordt verder niet gezocht naar algemene patronen in de vegetatie in relatie tot de microtopografie. De locatie-effecten zijn namelijk veel groter dan lokale effecten van microtopografie. Het is echter wel zinvol om elke locatie afzonderlijk te analyseren en micropatronen in de vegetatie te analyseren.

In Tabel 13 zijn de uitkomsten van een directe ordinatie per locatie (DCCA of RDA, afhankelijk van de lengte van de langste gradiënt) weergegeven. In deze techniek wordt de ordinatie van de vegetatie-opnamen "gebonden" op basis van de verklarende variabelen (in dit geval alleen hoogteligging in het transect). Regressie wordt dan tijdens de ordinatie toegepast (Katwijk and Ter Braack 2008).

Op één locatie na (LB2) blijkt de hoogteligging een significante verklarende in de ordinatie van de vegetatieopnamen (Tabel 13). De fractie canonische eigenwaarde/alle eigenwaardes geeft een indicatie van hoeveel variatie in de opnamen verklaard wordt door de hoogte. De canonische eigenwaarde is echter op alle locaties relatief laag t.o.v. de totaalsom. Dit geeft aan dat hoogteligging (en dus bijhorende parameters) slechts beperkt van belang is in de ordinatie, en dat andere variabelen een belangrijkere rol spelen.



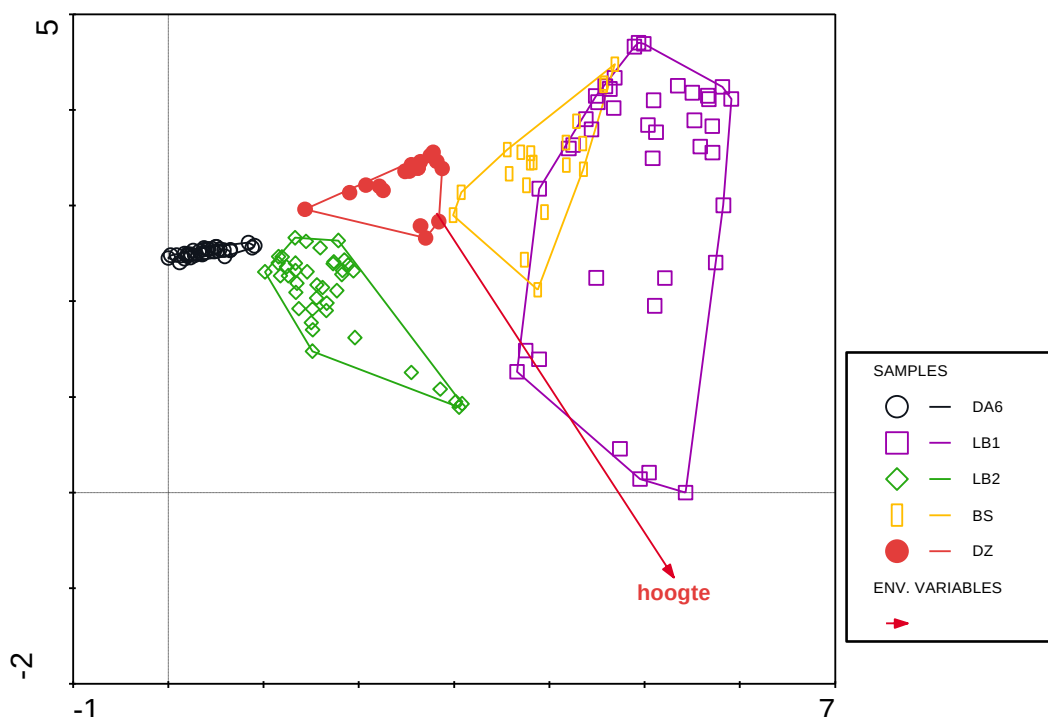
Figuur 47: Ordinatie van individuele plantensoorten en correlatie met hoogte (DCA).

Figure 47: DCA ordination of individual plant species in relation to elevation

Tabel 13: Som van alle eigenwaardes per transect en de canonische eigenwaarde van de door hoogte verklaarde variantie.

Table 13: Sum of all eigenvalues per transect and the canonical eigenvalue of the variance explained by elevation.

Locatie	Som van alle eigenwaarden	Canonische eigenwaarde
LB1	4.394 (DCCA)	0.461 ($p < 0.002$)
BS	1.000 (RDA)	0.302 ($p < 0.002$)
LB2	1.000 (RDA)	0.032 ($p < 0.25$)
DZ	1.000 (RDA)	0.193 ($p > 0.002$)
DA 6	1.000 (RDA)	0.238 ($p < 0.002$)



Figuur 48: Ordinatie van de vegetatie-opnamen op basis van soortensamenstelling (DCA) in relatie tot hoogte.

Figure 48: DCA ordination of vegetation relevés on the basis of species composition in relation to elevation

Lubon 1 (LB1) en Bagno Stawek (BS)

De eerste twee locaties (LB1 en BS) betreffen ijzerarme, ongestoorde venen. Beide locaties worden tot in de toplaag door grondwater gevoed zoals af te leiden is uit de chloride-gehalten die een tamelijk homogeen diepteprofiel vertoont. In beide venen is er een dominantie van *Carex limosa*, *Carex lepidocarpa*, *Carex lasiocarpa* en *Eleocharis quinqueflora* in de kruidlaag en dominantie van diverse (laagveen-) *Sphagna*, *hamatocaulis vernicosus*, *Limprichtia cossonii*, *Calliergonella* en *Paludella squarrosa* in de moslaag.

De situatie in LB1 was uniek omdat voornamelijk *Sphagna* (*S. fuscum*) bijdroegen aan bultvorming (Foto 15). De mosbulten in LB1 waren ook zondermeer het meest uitgesproken van alle onderzochte locaties. De bodem-pH is hier sterk gecorreleerd met de hoogte (Figuur 49). Vanaf een hoogte van 10 cm neemt de pH af. De pH bovenop de bulten valthier binnen de range van hoogveen (pH < 3.5). De biodiversiteit was het hoogst van alle locaties, met 55 plantsoorten op slechts 2.5 m² (opp. transect = 0.25x10 m). Dit komt niet alleen door een grote rijkdom aan basenminnende soorten maar ook door de aanwezigheid van acidofiele hoogveensoorten. Het porievocht Fe-gehalte is zowel in de bulten als slenken laag (<17 µmol/L) en dat ligt beneden de range waarin het ijzergehalte differentiërend is op slaamplassen en kleine zeggen.

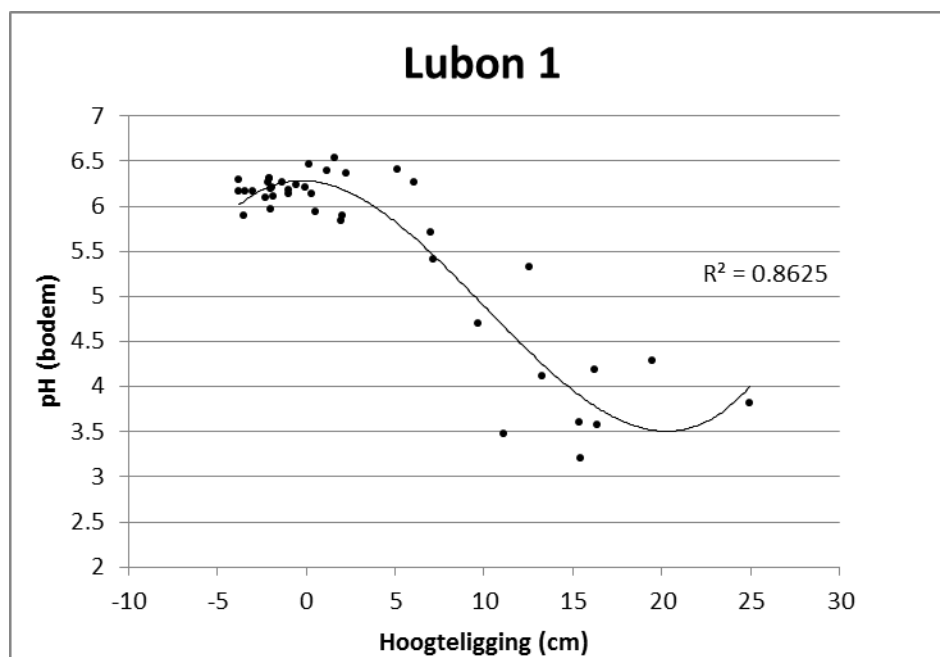
Door de unieke combinatie van alkalische slenken en zuurdere bulten is het niet verwonderlijk dat meer zuurtolerante soorten zich in LB1 ook bovenop de bulten hadden gevestigd. Mede door deze variatie was de lengte van de gradiënt het grootst op deze locatie (> 4). Met een directe gradiëntanalyse (DCCA) zijn patronen in vegetatiesamenstelling op basis van hoogteverschillen geordineerd (Figuur 50). Hier is te zien dat soorten zoals *Vaccinium oxycoccus*, *Potentilla erecta*, *Carex dioica*, *Sphagnum fuscum*, *Sph. quinquefarium*, *Sph. warnstorffii* en ook *Frangula alnus* (=

Rhamnus frangula) een opvallend hogere bedekking bereiken op de bulten. De meeste van genoemde soorten staan bekend als acidofiele soorten. De hogere bedekking van *Carex dioica* is opvallend op dat deze soort basenminnend is. Basenminnende soorten zoals *Bryum pseudotriquetrum*, *Calliergon giganteum*, *Campylium stellatum*, *Carex lepidocarpa*, *Epipactis palustris*, *Fissidens adianthoides*, *Parnassia palustris*, *Hamatocaulis vernicosus* en *Limprichtia cossonii* zijn volledig aan de slenken gebonden. Andere soorten zoals *Carex lasiocarpa*, *Drosera anglica*, *Eleocharis quinqueflora* en *Paludella squarrosa* hebben ook een voorkeur voor slenken. Indifferent voor de hoogte zijn *Carex limosa*, *Drosera rotundifolia*, *D. x obovata*. en *Menyanthes trifoliata*. Opvallend is dat soorten die in Nederland bekend staan als zuurminnend (*Drosera anglica*, *D. rotundifolia*, *D. x obovata*, *Vaccinium oxycoccus*, *Carex limosa*) ook in de slenken bij hoge pH's voorkomen.



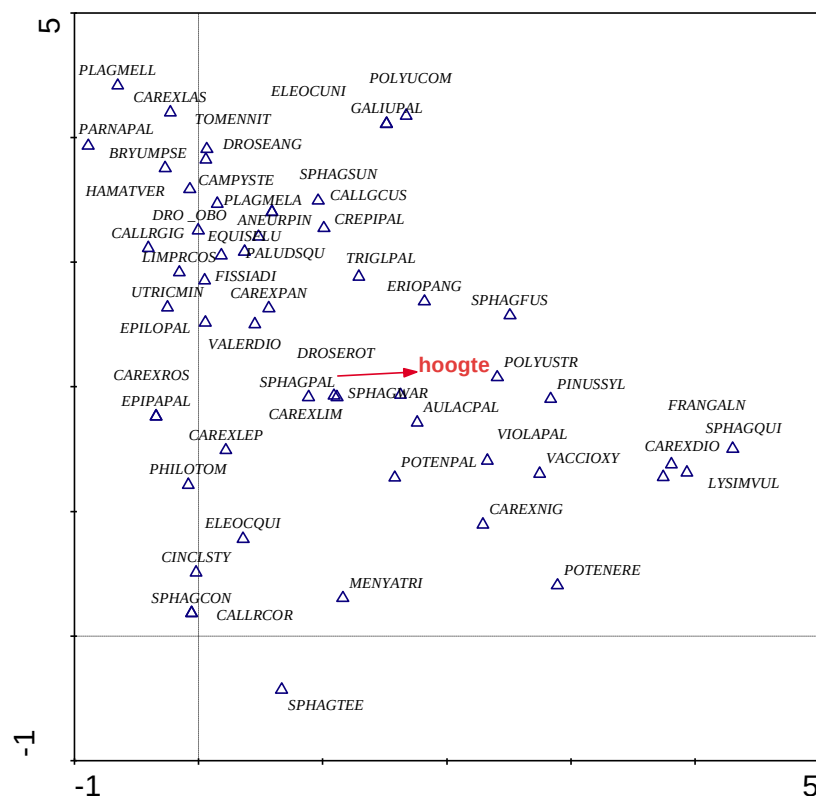
Foto 15: Bultvorming door *Sphagnum fuscum* in een ongestoord grondwater-gevoed laagveen zorgt voor een uniek micro-milieu (locatie LB1).

Photo 15: Hummock development by *Sphagnum fuscum* in an undisturbed groundwater-fed fen leads to a unique micro-environment (LB1).



Figuur 49: pH van de bodem uitgezet tegen de hoogte. De regressielijn volgt een polynomiale trend.

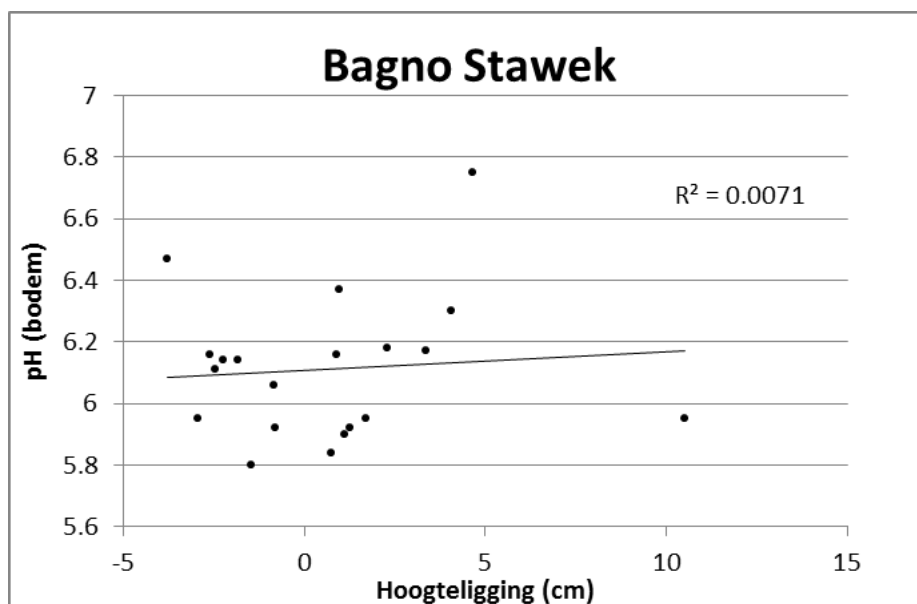
Figure 49: soil pH in relation to elevation. The regression line is of the polynomial type.



Figuur 50: Directe ordinatie van soorten (DCCA) in relatie tot hoogte in het microtopografie-transsect in LB1.

Figure 50: DCCA ordination of species in relation to elevation in site LB1.

De locatie BS was zeer gelijkaardig aan LB1 (Figuur 46, Figuur 48), maar het transect bevatte geen hoge bulten van *Sphagnum fuscum* maar in plaats daarvan kleinere bulten van *Sphagnum teres* en *Calliergonella cuspidata*. De gradiëntlengte was hierdoor ook korter dan die van locatie LB1, alsook de pH range (Figuur 51). Porievocht Fe-concentraties zijn zowel in de bulten als slenken laag (<19 µmol/L) en dat ligt beneden de range waarin het ijzergehalte differentiërend kan zijn op slaapmossen en kleine zeggen soorten. Soorten die hier doorgaans hoger op de bultjes voorkomen zijn *Aulacomnium palustre*, *Drosera rotundifolia*, *Galium uliginosum*, en *Valeriana dioica*. Soorten typisch voor de slenken zijn o.a. *Bryum pseudotriquetrum*. Indifferent zijn *Calliergonella cuspidata*, *Campylium stellatum*, *Carex lasiocarpa*, *Carex lepidocarpa*, *Eleocharis quinquaeflora*, *Eriophorum angustifolium*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Limprichtia cossonii*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum teres* en *Vaccinium oxycoccus*.



Figuur 51: pH van de bodem uitgezet tegen de hoogte.

Figure 51: soil pH in relation to elevation

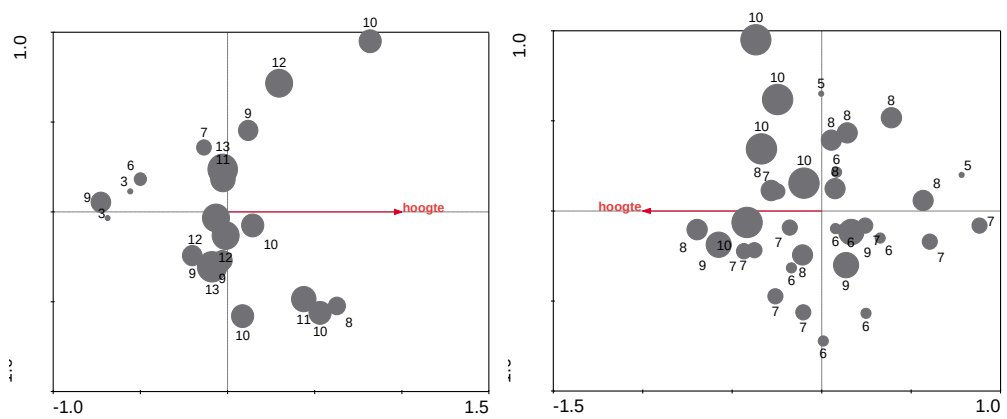
Dobrzienka (DZ), Lubon 2 (LB2) en Drentse Aa (DA6)

De overige drie locaties betreffen een sterk gedegradeerde (DA6) en twee zwak gedegradeerde (LB2, DZ) relatief ijzerrijke locaties met bultvorming door slaapmossen (Foto 16). Voor deze locaties geldt dat er weinig uitgesproken voorkeuren gevonden zijn van soorten wat betreft groei op bulten of in slenken. In locatie LB2 was de hoogteligging zelfs geen significante variabele in de ordinatie van de vegetatiesamenstelling. Om die reden wordt de ordinatie van deze locatie niet verder toegelicht. Opvallend in locatie DZ en DA6 was dat veel van de (vaak heel smalle) ijzerrijke slenkjes geen begroeiing hadden (Foto 17). Verder zijn de diepste slenken doorgaans ook wat soortarmer (Figuur 52).



Foto 16: Bultvorming door slaapmossen (veelal *Calliergonella cuspidata*) is vaak erg beperkt, met relatief kleine bulten als gevolg.

Photo 16: Hummock formation by Brown mosses (often *C. Cuspidata*) is often limited and leads to rather small hummocks



Figuur 52: Soortenrijkdom van de opnamen (25x25 cm) in relatie tot hoogte (pijl). Links DZ, rechts DA6. De soortenrijkdom wordt aangegeven met de grootte van het bolletje en een getal.

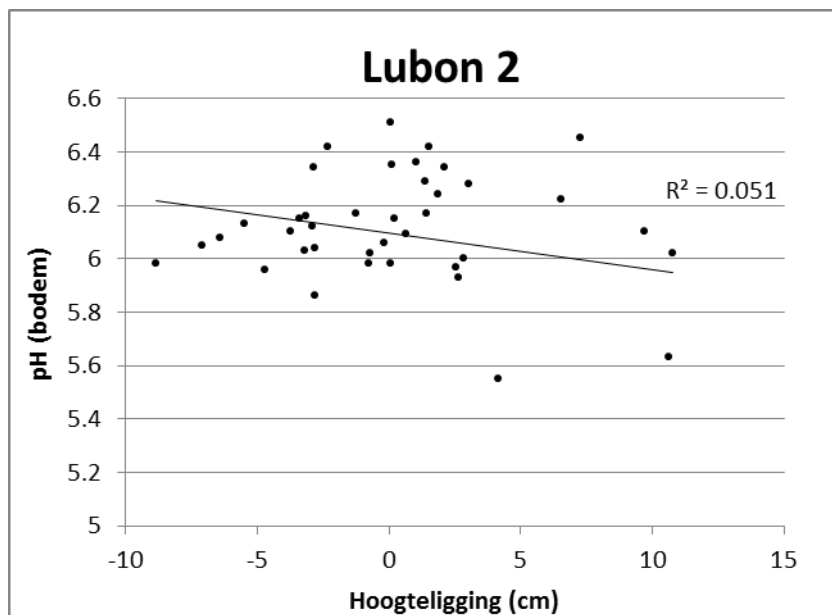
Figure 52: Species richness of the 25 x 25 cm relevés in relation to elevation (arrow). Left DZ, right DA6. Species richness is indicated by the size of the circle and a number



Foto 17: IJzerrijke en potentieel fytotoxische mosloze slenkjes (rode deel in centrum) in Dobzienka (DZ).

Photo 17: Iron-rich and possibly phytotoxic hollow (red part in centre) in Dobzienka (DZ).

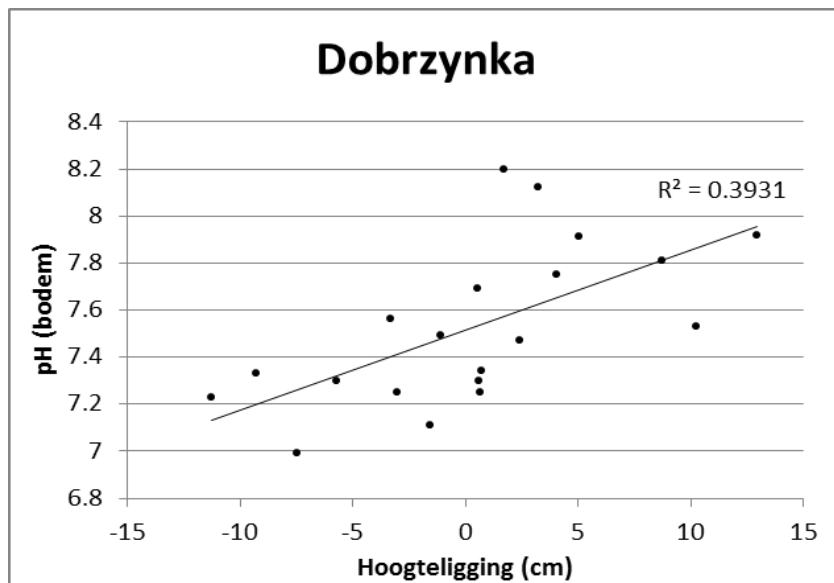
Op locatie LB2 zijn weinig soorten gebonden aan de bulten (alleen *Cirsium palustre*, *Pseudoscleropodium purum*) of slenken (*Drepanocladus spec.*). De bodem-pH van bulten en slenken laat geen duidelijke trend zien (Figuur 53). Porevocht Fe verschilt voor slenken en bulten: in de slenken van 190 tot 600 $\mu\text{mol/L}$ maar in de bulten duidelijke lager, van 9 tot 110 $\mu\text{mol/L}$. Dit betekent dat mogelijke Fe-toxiciteit in de slenken wellicht sterker speelt dan in de bulten (zie ook hoofdstuk 3).



Figuur 53: pH van de bodem uitgezet tegen de hoogte.

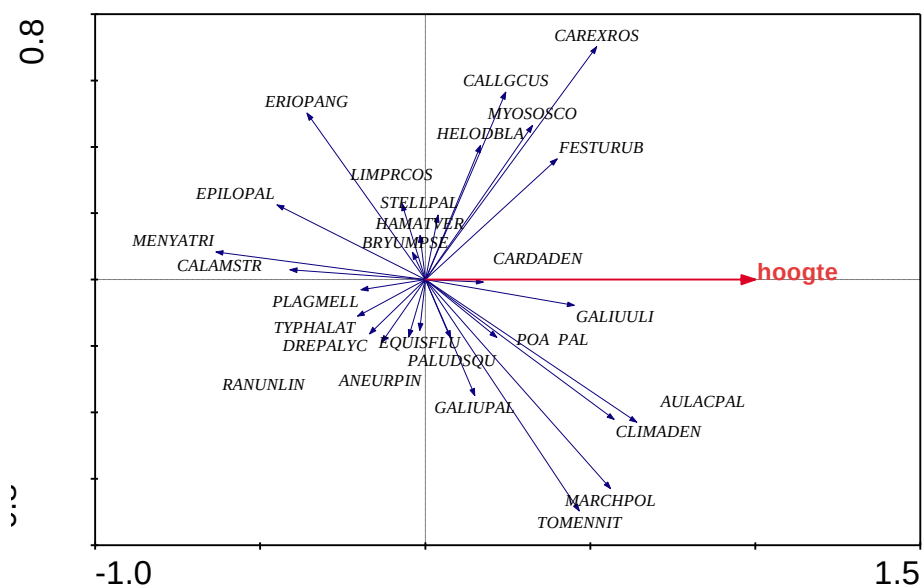
Figure 53: Soil pH in relation to elevation

Voor locatie Dobrzyńska (DZ) valt op dat de bulten een hogere pH hebben (Figuur 55). Poriëvocht Fe verschilt sterk: in de slenken zit dat in de range van 200-300 µmol/L en in de bulten veel lager in de range van 0.2-69 µmol/L. Dit betekent dat Fe-toxiteit in de slenken mogelijk een rol speelt en niet in de bulten (zie hoofdstuk 3). Soorten zoals *Menyanthes trifoliata* en *Epilobium palustre* waren algemener in de lage delen (Figuur 54). *Aulacomnium palustre*, *Carex rostrata*, *Cardamine dentata*, *Climacium dendroides*, *Galium uliginosum*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Marchantia polymorpha*, *Tomentypnum nitens* daarentegen hadden op deze locatie een voorkeur voor de hogere plekken. *Limprichtia cossonii* en *Paludella squarrosa* hadden minder uitgesproken voorkeur voor hoogte, al ontbraken ze wel in de laagst gelegen delen van het transect.



Figuur 55: pH van de bodem uitgezet tegen de hoogte.

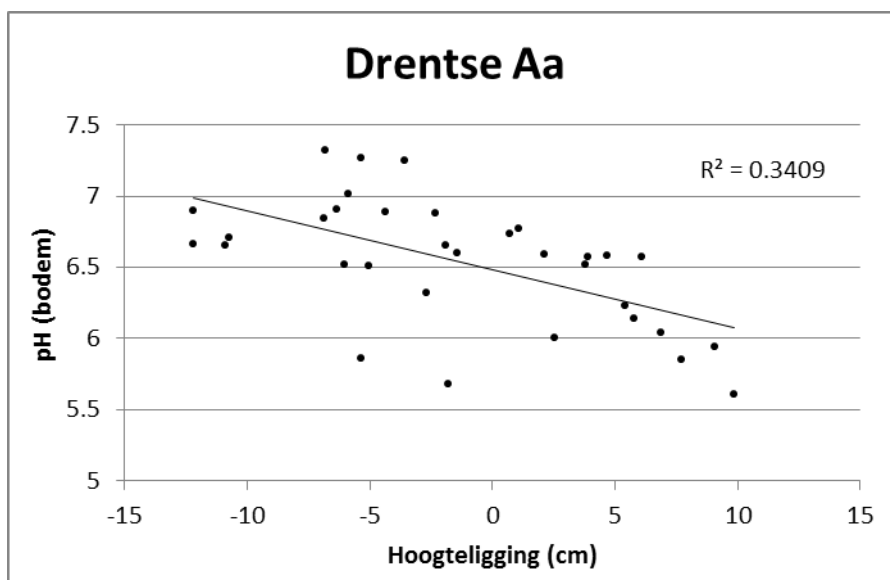
Figure 54: Soil pH in relation to elevation



Figuur 54: Directe ordinatie (RDA) van soorten in relatie tot hoogte.

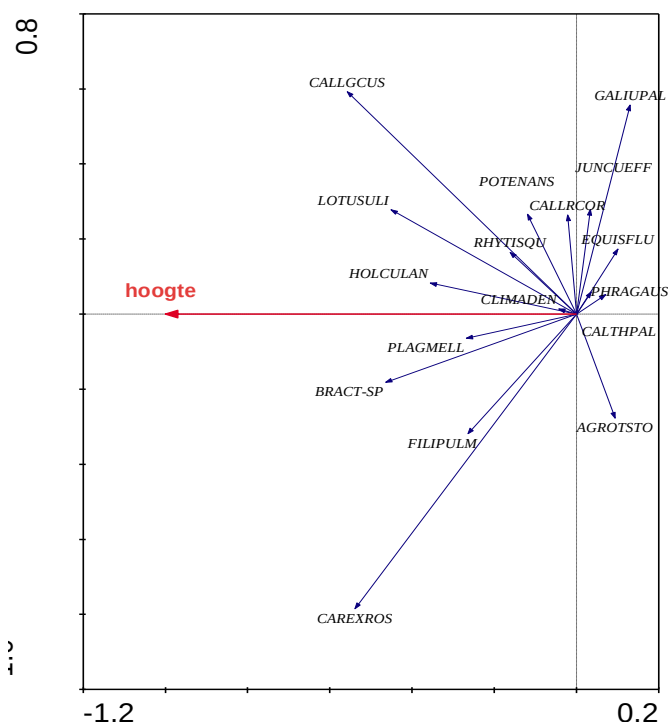
Figure 55: RDA ordination of species in relation to elevation

Ook in de Drentse Aa (DA6) was betrekkelijk weinig variatie te zien in soortdifferentiatie met hoogte. *Brachytecium rutabulum*, *Lotus uliginosus*, *Filipendula ulmaria* en *Carex rostrata* hadden een lichte voorkeur voor de hogere plekken, terwijl *Phragmites australis*, *Caltha palustris* en *Equisetum fluviatile* doorgaans hun zwaartepunt wat lager in de hoogtegradiënt hadden (Figuur 57). Poriëvocht Fe was in de slenken zeer hoog (1800-3600 µmol/L) en in de bulten lager maar sterk variabel (50-1000 µmol/L). Dit betekent dat Fe-toxiteit in de bulten weinig tot in sterke mate optreedt, maar extreem is in de slenken (zie hoofdstuk 3). Tenslotte neemt de pH nam af in de bulten (Figuur 56).



Figuur 56: pH van de bodem uitgezet tegen de hoogte.

Figure 56: Soil pH in relation to elevation



Figuur 57: Directe ordinatie (RDA) van soorten in relatie tot hoogte.

Figure 57: RDA ordination of species in relation to elevation

8.5 Discussie en conclusie

De vraagstelling voor dit deelonderzoek was : *draagt vorming van mosbulten in ijzerrijke veenbodems bij aan gunstiger biogeochemische condities voor kenmerkende plantensoorten van trilvenen?* Deze vraagstelling hield verband met het ontwijken van toxische effecten van gereduceerde verbindingen (vooral Fe) als gevolg van een hogere redoxpotentiaal in de bulten door aeratie. Het antwoord op deze vraag is dat inderdaad in bulten van ijzerrijke venen zulke gunstigere condities kunnen optreden. Het blijkt namelijk dat diverse kenmerkende soorten van basenrijke slaap mos-kleine zeggenvegetatie in sommige venen een voorkeur hebben of zelfs beperkt zijn tot bulten met relatief lage Fe-gehalten in het porievocht. Dit effect hangt deels af van de ijzerrijkdom van het veen.

In venen waar het ijzergehalte van de bodem in de toplaag hoog is kan dit effect het duidelijkst optreden. Voorwaarden is dat in de bulten het porievocht Fe-gehalte voldoende laag is ($< 70 - 110 \mu\text{mol/L}$). Dit is het bereik waarin het Fe-gehalte differentiërend is voor het voorkomen van de kenmerkende soorten (zie hoofdstuk 3). Welke factoren doorslaggevend zijn voor de lage porievocht-gehalten is niet geheel duidelijk. Lage en smalle bulten die recent (< 10 j) ontstaan zijn, zoals in de Drentse Aa het geval is, lijken veelal nog een relatief hoog Fe-gehalte te hebben. Hogere en bredere bulten van een grotere ouderdom ($> 10 - 20$ j) leveren duidelijk lagere porievocht Fe-gehalte op. Kenmerkende soorten die in ijzerrijke venen gebonden zijn aan bulten met een laag porievocht Fe-gehalte zijn de mossoorten *Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Limprichtia cossonii*, *Paludella squarrosa* en *Tomentypnum nitens*. We hebben zo'n patroon niet gevonden voor de kenmerkende kleine zeggensoorten. Dit kan liggen aan het feit dat zulke soorten in de onderzochte ijzerrijke venen sowieso niet of zeer weinig voorkomen. Naast verschillen in porievocht Fe-gehalte verschillen ook andere chemische

variabelen: in de bulten zijn P^- , HCO_3^- en Ca^{2+} -gehalten in het porievocht en totaal-P en totaal-N gehalten in de bodem lager. K is juist hoger in het porievocht en in de bodem van de bulten. Verschillen in de nutriëntenchemie kunnen daarmee ook een rol spelen. In de bulten zou de beschikbaarheid van P geringer kunnen zijn en die van K juist beter. Verschillen in N-totaal gehalte komen niet eenduidig tot uiting in verschillen voor NO_3^+ en NH_4^+ in het porievocht. Grotere K-gehalten in de bulten dragen ook bij tot een hogere en daarmee gunstiger $K^+:NH_4^+$ -ratio voor slaapmossen (Paulissen *et al.* 2005). Al hoewel de alkaliniteit en basenrijkdom in de bulten iets geringer is, vormt dit blijkbaar geen belemmering voor het voorkomen van basofiele soorten.

In ongestoorde ijzerarme venen heeft microtopografie slechts een beperkte invloed op absolute verschillen in porievocht Fe. Diverse ijzergevoelige soorten kunnen hier ook in de slenken voorkomen. De mossoorten die in de ijzerrijke venen gebonden zijn aan de bulten, komen in de ijzerarme venen juist voor in de slenken én deels ook in bulten. Dit duidt er op dat de zonatie van deze soorten niet direct door de waterstand wordt bepaald, maar door de interactie van waterstand (en dus redoxcondities) en de ijzerrijkdom van de veenbodem. In de ijzerarme veenbodem is zo weinig reduceerbaar ijzer aanwezig dat bij anaerobe omstandigheden in de slenken het porievocht Fe-gehalte laag blijft. Desondanks kenmerken de ijzerarme venen zich juist door een sterkere invloed van de microtopografie op soortensamenstelling op microniveau. Dit effect op soortensamenstelling is groter bij een groter hoogteverschil tussen bulten en slenken en een grotere breedte van de bulten. Ruimtelijke differentie in de zuurgraad lijkt daarmee een belangrijke factor te zijn voor de microvariatie in soortensamenstelling. Grote bulten van *Sphagna* vormen zure microhabitats waarvoor diverse acidofiele soorten (deels kenmerkend voor hoogvenen) een voorkeur hebben. Deze bulten zijn zo zuur dat diverse basenminnende mos- en vaatplantsoorten alleen in de basenrijke slenken voorkomen. Wanneer bulten minder hoog en zuur zijn, bestaan ze veelal uit slaapmossen. In die situatie kunnen basenminnende mossoorten wel in de bulten groeien.

Soorten die gevoelig zijn voor opgelost ijzer zouden zich dus in de ijzerrijke venen mogelijk makkelijker kunnen vestigen op de bulten. Desondanks blijkt dat de hoogteligging slechts een beperkte verklarende variabele is voor variatie op microschaal. Vooral in de ijzerrijke locaties zijn er maar weinig uitgesproken voorkeuren gevonden van soorten voor groei op bulten of in slenken. De beperkte differentiatie in de ijzerrijke beekdalvenen kan te maken hebben met de volgende factoren:

- In een deel van de venen zit het Fe-gehalte in het porievocht van de bulten nog steeds in de range waarbij toxiciteitseffecten spelen.
- De veelal kleine (slaapmos-) bultjes zijn niet voldoende groot en stevig. Mogelijk bieden ze geen goede vestigingsmatrix voor andere soorten, of zijn ze te klein om gevoelige soorten volledig aan toxiciteitseffecten te laten ontsnappen. In lage bulten van slecht enkele cm's hoogte met een ijzerrijke bodem bestaat in natte periode met een laag redoxpotentiaal nog steeds het risico op hoog oplopende Fe-gehalten in het porievocht.
- Een reeks ijzergevoelige soorten die zich zouden kunnen vestigen op de bultjes zijn afwezig in de gedegradeerde beekdalvenen of alleen aanwezig met kleine relict populatie (dispersieprobleem? Geringe vitaliteit restpopulaties?).
- De vegetatie-opnamen waren groot (25x25 cm) in verhouding tot de grootte van bulten in venen met een geringe microtopografie, waardoor mogelijke differentiatie op microschaal niet is getraceerd. Het zou dus kunnen dat potentiële differentiatieprocessen op (veel) kleinere schaal spelen.
- De ruimtelijke differentiatie in zuurgraad van de bodem is gering waardoor micropatronen in de vegetatie nauwelijks door verschillen in zuurgraad kunnen worden bepaald.

9 Experiment met het vernatten van ijzerarme en ijzerrijke beekdalvenen

9.1 Inleiding

Een groot deel van de vernatte beekdalvenen in Nederland is relatief ijzerrijk. Vernatte, ijzerarme beekdalvenen zijn relatief schaars. Enerzijds heeft dat laatste te maken met het beperkte voorkomen hiervan, maar anderzijds ook met het feit dat ijzerarme veengebieden na vernatting snel kunnen eutrofiëren door interacties met zwavelverbindingen. Het is in dit kader bekend dat bodems met hoge Fe:P en Fe:S ratios minder vatbaar zijn voor dergelijke (interne) eutrofiëring, aangezien ijzer beide elementen kan binden (Smolders et al. 2006). Vernatting van ijzerrijke (veen-)bodems lijkt dan ook minder risicovol dan vernatting van ijzerarme (veen-)bodems. Echter, potentieel negatieve effecten van grote ijzervoorraden in organische bodems worden hierbij vaak genegeerd. In niet-vervuilde grondwatergevoede venen en wetlands vormt ijzer (Fe^{2+} - Fe^{3+}) doorgaans een dominant reductie-oxidatiekoppel (Clement et al. 2005). Het "ijzer-redox-wiel" waarbij ijzer continu fluctueert tussen de twee- en driewaardige vorm, is voornamelijk actief onder fluctuerende waterstanden en is rechtstreeks gekoppeld aan de cycli van nutriënten en koolstof omdat (labiel) organisch materiaal fungeert als electrondonor in de microbieel gestuurde reductiereactie van Fe^{3+} (Li et al. 2012). Aangezien vele herstelde vernatte beekdalvenen nog te lijden hebben onder wegzakkende waterstanden tijdens droge perioden, kan dergelijk ijzerwiel actief zijn in deze gebieden. Daarnaast kan ijzer ook onrechtstreeks een invloed uitoefenen op veen-afbraakprocessen. Zo is bijvoorbeeld vastgesteld dat ijzer de productie en activiteit van het enzym fenoloxidase kan stimuleren (Fenner et al. 2011), wat vervolgens de afbraak van recalcitrant organisch materiaal stimuleert. Daarnaast is in eerder onderzoek aangetoond dat een groot deel van de alkaliniteit die wordt geproduceerd in vernatte ijzerrijke beekdalvenen rechtstreeks gekoppeld is met de reductie van ijzer (Aggenbach et al. 2013), wat op zijn beurt de externe omstandigheden voor veenafbraak optimaliseert door een gekoppelde pH stijging (snellere afbraak bij hogere pH). In dit deelonderzoek staat de volgende vraagstelling centraal:

- Leidt vernatting van beekdalen met een ijzerarme bodem tot een betere uitgangssituatie voor veenherstel?

Deze vraag is onderzocht met behulp van een gecontroleerd kolomexperiment. In dit experiment werden in totaal 40 veenkolommen verzameld verspreid over 4 verdroogde beekdalvenen. Twee van deze beekdalvenen werden geclassificeerd als relatief ijzerarm, en de twee andere beekdalvenen als (zeer) ijzerrijk. Vervolgens werd de helft van alle veenkolommen vernat tot aan maaiveld, de andere helft bleef verdroogd. De chemische samenstelling van het porievocht is vervolgens op verschillende momenten in de tijd bepaald om zo chemische veranderingen te kwantificeren, en tenslotte te relateren aan de ijzervoorraden van de bodem.

9.2 Methoden

9.2.1 Selectie van locaties en verzameling van veenkolommen

Er werd een selectie gemaakt van vier beekdalvenen die sterk variëren in ijzerrijkdom (Tabel 14): twee locaties (BM en LH) hebben relatief lage ijzerconcentraties in de bodem (respectievelijk 31.5 en 18.3 mmol L⁻¹ bodem) en twee locaties (ES en ZB) hebben relatief hoge ijzerconcentraties in de bodem (respectievelijk 72.6 en 525.1 mmol L⁻¹ bodem).

Tabel 14: Bulkdichtheid (kg L⁻¹), organische stofgehalte (%), en totaal Fe and P gehaltes van de bodem (mmol L⁻¹ bodem) van de vier studiegebieden. Gemiddelde waarden (± standaarddeviatie) zijn gebaseerd op stalen (0-25 cm) die post-hoc verzameld zijn in elke kolom.

Table 14: Soil bulk density (kg L⁻¹), organic matter content (%), and total Fe and P contents (mmol L⁻¹) of the four study sites. Values (means ± SD) are based on samples (0-25 cm) collected post-hoc in each of the 40 cores.

Locatie	Code	Coördinaten	Bulkdichtheid (kg L ⁻¹)	Organische stofgehalte (%)	Fe-gehalte (mmol L ⁻¹)	P-gehalte (mmol L ⁻¹)
Bennekomse Meent	BM	52° 0'25.98"N; 5°35'48.80"E	0.13 ± 0.02	42.1 ± 8.6	31.5 ± 5.7	2.5 ± 0.3
Leijer Hooilanden	LH	52°38'32.71"N; 6°16'37.50"E	0.07 ± 0.01	81.3 ± 1.7	18.3 ± 4.5	3.1 ± 0.6
Elperstroom	ES	52°52'26.01"N; 6°39'32.96"E	0.15 ± 0.05	42.7 ± 14.1	72.6 ± 14.6	3.9 ± 0.7
Zwarte Beek	ZB	51° 5'23.91"N; 5°19'10.69"E	0.27 ± 0.04	22.4 ± 3.5	525.1 ± 93.4	39.0 ± 6.2

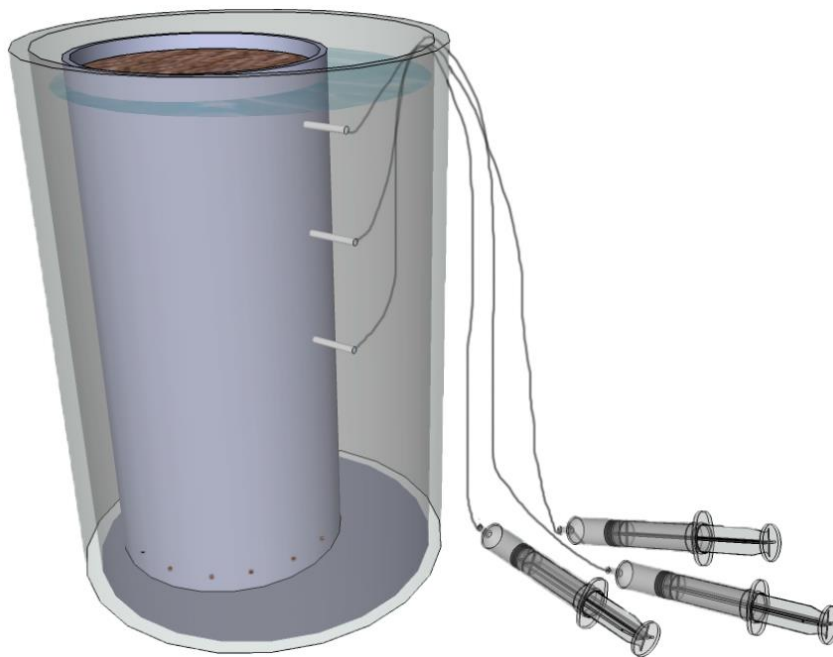
Door verschillen in de geochemie van onderliggende aquifers is het grondwater van ES en ZB (zeer) ijzerrijk terwijl het grondwater van BM en LH ijzerarmer is, wat deels ook de verschillen in ijzerrijkdom van de bovenliggende veenbodem verklaart. Alle gebieden hebben een verleden van drainage, met sterke degradatie van de veen-toplaag tot gevolg (V on Post Humificatie toplaag > 8). Voor dit deelonderzoek werd expliciet gezocht naar locaties in de deelgebieden die duidelijk nog te lijden hadden onder deze verdroging, met winter-waterstanden > 15-20 cm onder maaiveld en géén ontwikkeling naar typische kleine-zeggevegetaties (die hogere waterstanden indiceren). De vegetatie werd gekenmerkt door een hoge bedekking van soorten die typisch zijn voor vochtige graslanden of licht verdroogde moerassen, met o.a. *Carex panicea*, *Cirsium palustre*, *Galium palustre*, *Juncus spp.*, *Lotus uliginosus*, and *Holcus lanatus* in de kruidlaag en *Calliargon(ella) spp.*, *Brachythecium spp.* en *Climacium dendroides* in de moslaag.

Vervolgens werden beginfebruari 2014 veenkolommen verzameld op plekken waar de veenlaag ongeveer 50 cm diep was. Per studiegebied werden in totaal 10 kolommen verzameld van 45 x 12.5 cm (diepte x diameter) in een 2 x 4 m grid. Dit werd gedaan door PVC-buizen met aangescherpte onderkant voorzichtig in het veen te draaien. Eventuele vegetatie werd voorzichtig verwijderd. De PVC-buizen (met veenkolommen) werden vervolgens uit het veen getrokken en aan beide kanten dichtgemaakt voor transport. In totaal werden met deze opzet dus 40 veenkolommen verzameld verspreid over de 4 gebieden.

9.2.2 Experimentele opzet en bemonstering

De veenkolommen werden in een onverwarmde kas geplaatst waar ze werden afgeschermd van direct zonlicht. Vervolgens werden rhizon-samplers (filtergrootte = $0.15\ \mu\text{m}$, Rhizosphere Research Products, Nederland) horizontaal ingebracht in de kolommen op telkens drie verschillende dieptes: 5, 15 en 25 cm onder het bodemoppervlak. Elke rhizon-sampler werd vervolgens aangesloten op een spuit zodat porievocht verzameld kon worden onder een vacuüm. Vervolgens werd de helft van de kolommen permanent vernatt tot aan maaiveld, terwijl de overige helft permanent werd verdroogd (waterstand = 27 cm onder maaiveld). Vernatting werd gesimuleerd door de PVC-buizen met veenkolommen onderin te perforeren en in een grotere mantelkolom te plaatsen: in deze mantelkolom kon vervolgens de waterstand worden aangepast (Figuur 58).

De bovenkant van de veenkolom werd vervolgens afgedekt met folie om overmatige evaporatie vanuit de veenkolom te voorkomen. De waterstand werd stabiel gehouden en, mits nodig, 1 x per week manueel bijgevuld t.g.v. evaporatieverliezen. Dit water werd niet actief rondgepompt door de kolommen; vernatting was dus een passief proces door verzadiging van de poriën met stagnerend water. Het water in de mantelkolom was artificieel samengesteld en had de volgende chemische eigenschappen (concentraties in $\mu\text{mol L}^{-1}$): $\text{pH} = 7.0 \pm 0.04$, $\text{EGV} = 147.7 \pm 15.9$, $\text{HCO}_3^- = 988.3 \pm 73.2$, $\text{Ca}^{2+} = 608.3 \pm 57.6$, $\text{K}^+ = 18.1 \pm 0.9$, $\text{Na}^+ = 198.6 \pm 40.5$, $\text{Mg}^{2+} = 4.9 \pm 0.7$, $\text{Cl}^- = 145.1 \pm 25.6$, $\text{Fe}^{2+} = 0.2 \pm 0.07$. Het water was op voorhand behandeld met N_2 -gas om alle zuurstof te verdrijven.



Figuur 58: Experimentele opzet van het vernattingsexperiment. 40 intacte verticale veenkolommen (45 cm diepte x 12.5 cm diameter) werden verzameld in 4 gedraineerde venen. Vernatting of verdroging werd gesimuleerd door de veenkolommen onderin te perforeren en in een grotere mantelkolom te plaatsen, de waterstand werd manueel in deze mantelkolom geregeld. Rhizon-samplers werden geplaatst op 5, 15 en 25 cm onder maaiveld en werden aangesloten op vacuüm-sputen.

Figure 58: Experimental set-up. 40 intact vertical soil cores were collected in 4 drained fens using sharpened PVC tubes (45 x 12.5 cm), and were then placed in individual containers filled with stagnant de-oxygenized artificial groundwater. Tubes were perforated at the bottom to allow water inflow. Rhizons were placed at 5, 15 and 25 cm below the soil surface, and connected to vacuum-syringes. Half of the cores were rewetted to peat surface level, while the other half was kept moderately drained (water level 27 cm below peat surface level).

Het experiment is midden-februari 2014 van start gegaan en werd eind juni 2014 beëindigd. Onmiddellijk na inbreng van de veenkolommen in de mantelkolommen lieten we het experiment stabiliseren gedurende drie dagen. Op dag vier werd de eerste set van 120 porievochtmonsters verzameld: deze dag wordt beschouwd als het startpunt ($t = 0$). Vervolgens werden porievochtstalen elke twee weken verzameld. pH en EGV (= Elektrisch geleidingsvermogen) werd onmiddellijk gemeten met een multimeter, en een volledige chemische analyse van het porievocht vond plaats op $t = 0$, $t = 30$ en $t = 127$ dagen.

9.2.3 Chemische analyse

Totaal inorganisch koolstof (TIC) is in het lab bepaald op een Infrared Gas Analyzer (ABB Advance Optima). Concentraties NH_4^+ en NO_3^- werden bepaald op een Auto Analyzer systeem. Porevocht-submonsters (gefilterd door de rhizons, $0.15 \mu\text{m}$) werden aangezuurd met 0.7 ml 65 % suprapuur HNO_3 per 100 ml monster en vervolgens geanalyseerd met ICP (IRIS Intrepid II). De volgende elementen werden hierin bepaald: Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ , Fe_t , Mn_t , P_t , S_t and Al_t . Opgelost organisch koolstof (DOC) werd geanalyseerd met een Shimadzu TOC-VCPH Total Organic Carbon Analyser (Shimadzu Scientific Instruments, USA). Concentraties CH_4 and H_2S werden bepaald in de luchtruimte van een anaerobe 12 ml vacuum-glastube tube voorgevuld met 0.5 ml 4 % HCl waaraan 5 ml porievochtstaal werd toegevoegd.

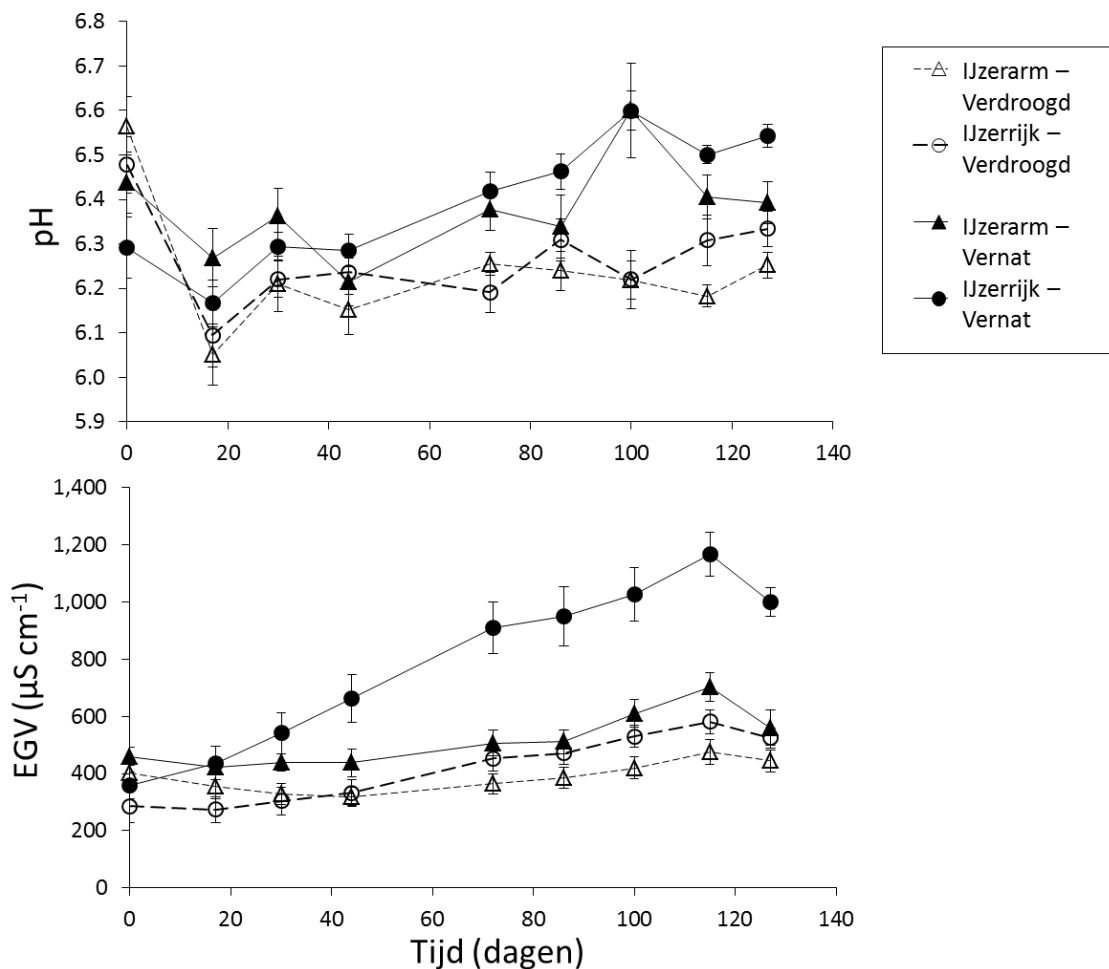
9.2.4 Data analyse

Een Linear Mixed-Effect model werd uitgevoerd in SPSS (IBM SPSS Statistics 20). Hierin werd bepaald of ijzergehaltes van de bodem gecombineerd met waterstandsregime een effect hebben op porievochtconcentraties van opgelost Fe, koolstof (TIC, DOC en CH_4) en macronutriënten (NH_4^+ , NO_3^- , totaal opgelost P). In het LME-model werden twee "fixed" groepen onderscheiden. De eerste groep was gebaseerd op Fe-gehaltes van de bodem (groep = "IJzerrijkdom"), waarin locatie ES en ZB samen geclusterd werden als Fe-rijk en LH en BM als Fe-arm. Een tweede groep was gebaseerd op waterstandsregime (groep = "Waterstandsregime": verdroogd of vernet). Omdat willekeurige variatie tussen verschillende sites ook in rekening moet worden gebracht, werd studielocatie (ES, ZB, LH of BM) als "random" factor toegevoegd in het model. Ondanks het feit dat we op verschillende momenten in de tijd hebben gemeten, hebben we "Tijd" niet toegevoegd aan het model. Dit is in de eerste plaats om onnodige complexiteit (3-voudige interacties) te voorkomen. Het effect van tijd werd in rekening gebracht door twee verschillende modellen met elkaar te vergelijken ($t = 0$) en ($t = 127$) om zo veranderingen in de tijd te kunnen weergeven. Telkens werd getest voor mogelijke interacties tussen de factoren "IJzerrijkdom" en "Waterstandsregime". De verwachting hierbij is dat het effect van experimenteel vernatten op hydrochemie anders is in de ijzerrijke dan in de ijzerarme veenkolommen. In theorie is het namelijk zo dat een grote geoxideerde Fe-pool de reactiviteit van de bodem kan vergroten door te dienen als electronacceptor na vernatting: de verwachting is dus meer veenafbraak in de Fe-rijke kolommen en dus een hogere mobilisatie van koolstof en nutriënten. Voor deze analyse hebben we de drie submonsters (verzameld met de drie verschillende rhizons op verschillende dieptes) per kolom gemiddeld om pseudo-replicatie te voorkomen. Om verder na te gaan of hoge ijzergehaltes een effect kunnen hebben op de mobilisatie van TIC, DOC en nutriënten na vernatting, hebben we concentraties van opgelost Fe aan het einde van het experiment gecorreleerd met concentraties van TIC, DOC en NH_4^+ (= dominante vorm van stikstof onder anaerobe omstandigheden). De verwachting hierbij is een positieve correlatie.

9.3 Resultaten

9.3.1 pH en EGV

De gemiddelde pH van het porievocht in de veenkolommen bleef gedurende het experiment relatief stabiel tussen 6.0 en 6.7 eenheden (Figuur 59). De pH in de vernatte kolommen nam gedurende het experiment lichtjes toe in vergelijking met de verdroogde kolommen, en dit verschil was na 127 dagen significant (Tabel 15, Tabel 16). We vonden geen effect van ijzerrijkdom van de bodem op pH-waarden (Tabel 15, Tabel 16). Het elektrisch geleidingsvermogen (EGV) bleef relatief stabiel tussen 200 en 600 $\mu\text{S cm}^{-1}$ in zowel de verdroogde kolommen als de vernatte ijzerarme kolommen (Figuur 59). Het EGV van het porievocht in de vernatte ijzerrijke kolommen daarentegen steeg sterk en bereikte uiteindelijk hoge waarden van 1000 $\mu\text{S cm}^{-1}$. Een significant interactie-effect werd bijgevolg gevonden tussen ijzerrijkdom en waterstandsregime, met significant hogere EGV-waarden in de vernatte, ijzerrijke veenkolommen (Tabel 16).



Figuur 59: Veranderingen in gemiddelde pH en elektrisch geleidingsvermogen (EGV) van het porievocht in de 40 veenkolommen. Kolommen werden geclusterd in 4 groepen (telkens met 10 kolommen verspreid over 2 sites): vernatte-ijzerarme kolommen, verdroogde-ijzerarme kolommen, vernatte-ijzerrijke kolommen en verdroogde-ijzerrijke kolommen. De punten geven groeps gemiddelden weer $\pm$ standaardfout.

Figure 59: Changes in pore water pH and conductivity (EC) in 40 soil cores that differ in experimental water level treatment (rewetted or desiccated) and initial soil iron content (high or low). Soil cores were classified into 4 groups: rewetted iron-poor fens (n=10 cores from 2 sites), desiccated iron-poor fens (n=10 cores from 2 sites), rewetted iron-rich fens (n=10 cores from 2 sites), and desiccated iron-rich fens (n=10 cores from 2 sites). Dots represent group averages $\pm$ SE.

Tabel 15: Porievochtchemie na $t = 127$ dagen in de verdroogde en vernatte ijzerrijke en ijzerarme kolommen. Gemiddelden zijn weergegeven met standaardafwijking.

Table 15: Pore water characteristics after $t = 127$ days in the drained and rewetted iron-poor and iron-rich fens (averages $\pm$ standard deviation).

		Verdroogd				Vernat			
Variabele	Eenheid	IJzerarm		IJzerrijk		IJzerarm		IJzerrijk	
		Gem.	Stdev	Gem.	Stdev	Gem.	Stdev	Gem.	Stdev
pH		6.25	0.09	6.33	0.15	6.39	0.12	6.54	0.08
EGV	$\mu\text{S cm}^{-1}$	444	120	524	196	560	115	999	157
Fe		46.5	39.6	164.1	142.4	248.1	83.9	1764.3	749.5
CH₄⁺		21.7	12.4	21.9	46.1	42.5	7.9	45.1	24.2
TIC		3096	911	3901	1129	8294	1628	13265	2127
DOC	$\mu\text{mol L}^{-1}$	4458	1272	5281	2895	8071	2915	16373	5805
P_t		0.34	0.27	0.77	0.19	1.27	0.96	2.04	0.95
NO₃⁻		1115.8	536.7	1415.1	1135.5	5.9	11.1	3.5	1.9
NH₄⁺		82.3	85.3	71.1	51.9	274.5	242.9	977.0	376.4

Tabel 16: LME-output met twee "fixed"factoren "Waterstandsregime (vernat of verdroogd)" en "IJzerrijkdom (hoog of laag)", gecorrigeerd voor de "random" factor "Studiegebied" (ZB, ES, BM or LH), met tests voor interacties. Afhankelijke porievocht-variabelen zijn gemiddelde pH, EGV, en concentraties van totaal opgelost ijzer (Fe), totaal inorganisch koolstof (TIC), opgelost organisch koolstof (DOC), methaangas (CH₄), ammonium (NH₄⁺), nitraat (NO₃⁻) en totaal opgelost koolstof (P) gemeten aan de start (t = 0 dagen) en het einde (t = 127 dagen) van het experiment.

Table 16: Output of the linear mixed-effect models with two fixed factors "Water level (rewetted or drained)" and "Iron content (low or high)", corrected for the random factor "Site ID" (ZB, ES, BM or LH), with tests for interactions between soil iron content and water level. Dependent variables are mean pore water pH, EC, and concentrations of total dissolved iron (Fe), total inorganic carbon (TIC), dissolved organic carbon (DOC), methane gas (CH₄), ammonium (NH₄⁺), nitrate (NO₃⁻) and total dissolved phosphorus (P) measured at the start (t = 0 days) and at the end of the experiment (t = 127 days).

Afhankelijke variabele	"Fixed" factor	Tijd (t = 0 d)			Tijd (t = 127 d)		
		df	F	P	df	F	P
pH (μmol L ⁻¹)	Intercept	1,2	8695.24	0.000	1,2	26675.84	0.000
	Waterstandsregime	1,34	6.65	0.014	1,34	28.92	0.000
	IJzerrijkdom	1,2	0.71	0.488	1,2	2.21	0.276
	Waterstandsregime * IJzerrijkdom	1,34	0.23	0.633	1,34	1.10	0.301
EC (μS cm ⁻¹)	Intercept	1,2	21.74	0.043	1,2	145.52	0.007
	Waterstandsregime	1,34	8.00	0.008	1,34	49.94	0.000
	IJzerrijkdom	1,2	0.46	0.569	1,2	6.12	0.132
	Waterstandsregime * IJzerrijkdom	1,34	0.10	0.754	1,34	18.42	0.000
Fe (μmol L ⁻¹)	Intercept	1,2	26.71	0.035	1,2	38.04	0.025
	Waterstandsregime	1,34	0.94	0.339	1,34	58.80	0.000
	IJzerrijkdom	1,2	0.13	0.752	1,2	20.68	0.045
	Waterstandsregime * IJzerrijkdom	1,34	0.00	0.979	1,34	35.71	0.000
TIC (μmol L ⁻¹)	Intercept	1,2	25.29	0.037	1,2	142.81	0.007
	Waterstandsregime	1,34	6.84	0.013	1,34	374.36	0.000
	IJzerrijkdom	1,2	0.75	0.479	1,2	6.33	0.128
	Waterstandsregime * IJzerrijkdom	1,34	1.56	0.220	1,34	34.53	0.000
DOC (μmol L ⁻¹)	Intercept	1,2	10.14	0.086	1,2	20.59	0.045
	Waterstandsregime	1,34	0.31	0.580	1,34	96.52	0.000
	IJzerrijkdom	1,2	0.01	0.943	1,2	1.48	0.347
	Waterstandsregime * IJzerrijkdom	1,34	0.26	0.612	1,34	25.37	0.000
CH ₄ (μmol L ⁻¹)	Intercept	1,2	158.13	0.000	1,2	58.76	0.000
	Waterstandsregime	1,34	0.48	0.494	1,34	6.61	0.014
	IJzerrijkdom	1,2	127.78	0.000	1,2	0.03	0.872
	Waterstandsregime * IJzerrijkdom	1,34	1.22	0.276	1,34	0.02	0.889
NH ₄ ⁺ (μmol L ⁻¹)	Intercept	1,2	7.28	0.114	1,2	23.56	0.040
	Waterstandsregime	1,34	1.45	0.237	1,34	69.69	0.000
	IJzerrijkdom	1,2	3.26	0.213	1,2	5.68	0.140
	Waterstandsregime * IJzerrijkdom	1,34	1.00	0.324	1,34	29.33	0.000
NO ₃ ⁻ (μmol L ⁻¹)	Intercept	1,2	32.15	0.030	1,2	377.95	0.003

	Waterstandsregime	1,34	7.47	0.010	1,34	314.32	0.000
	IJzerrijkdom	1,2	8.00	0.106	1,2	0.11	0.772
	Waterstandsregime * IJzerrijkdom	1,34	9.04	0.005	1,34	0.29	0.591
P _t (μmol L ⁻¹)	Intercept	1,2	3.10	0.220	1,2	13.13	0.068
	Waterstandsregime	1,34	0.30	0.587	1,34	40.98	0.000
	IJzerrijkdom	1,2	1.40	0.359	1,2	0.96	0.430
	Waterstandsregime * IJzerrijkdom	1,34	0.23	0.632	1,34	0.98	0.329

9.3.2 Mobilisatie van ijzer, koolstof en nutriënten

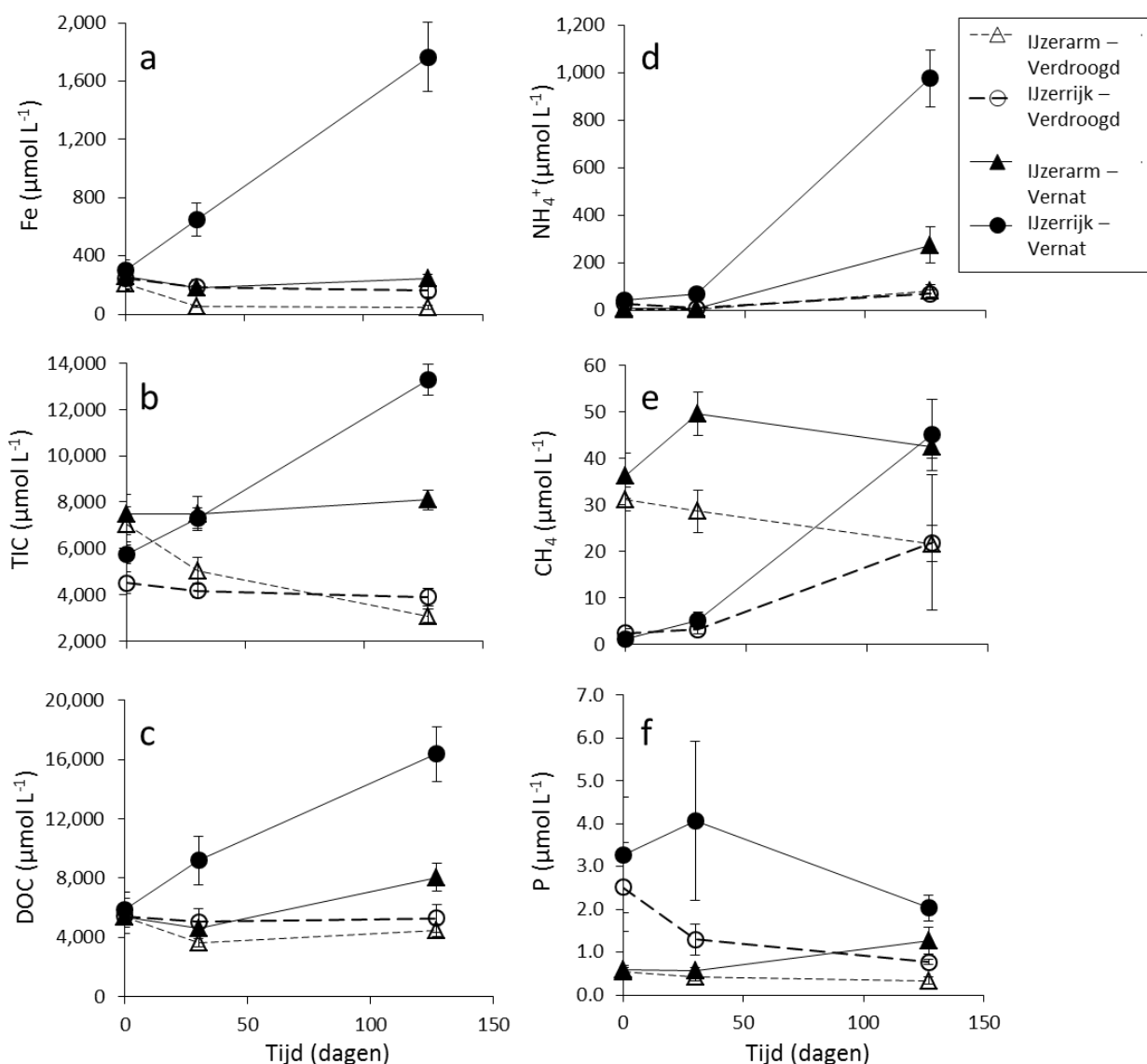
Aan de start van het experiment ($t = 0$) hadden de factoren "Waterstandsregime" en "IJzerrijkdom" geen significant effect op porievochtconcentraties van opgelost Fe, DOC, NH_4^+ en P (Tabel 16, Figuur 60). De ijzerrijke kolommen waren initieel gekenmerkt door respectievelijk lagere en (lichtjes) hogere concentraties van CH_4 en NO_3^- , terwijl we in de vernatte kolommen initieel verhoogde waarden van TIC, pH en EGV maten. Dit laatste is mogelijk te verklaren door het onmiddellijke effect van vernatting met artificieel grondwater.

De grootste verschillen tussen de behandelingen werden zichtbaar aan het einde van het experiment ($t = 127$) (Tabel 15). De gedraineerde bodemkolommen reageerden allemaal vergelijkbaar op verdroging (

Figuur 60), en het meest opvallende resultaat van langdurige verdroging was de mobilisatie van hoge concentraties van NO_3^- ($> 1 \text{ mmol L}^{-1}$) in het porievocht van nagenoeg alle kolommen (Figuur 61). Dit effect was onafhankelijk van de ijzerrijkdom van de veenbodems.

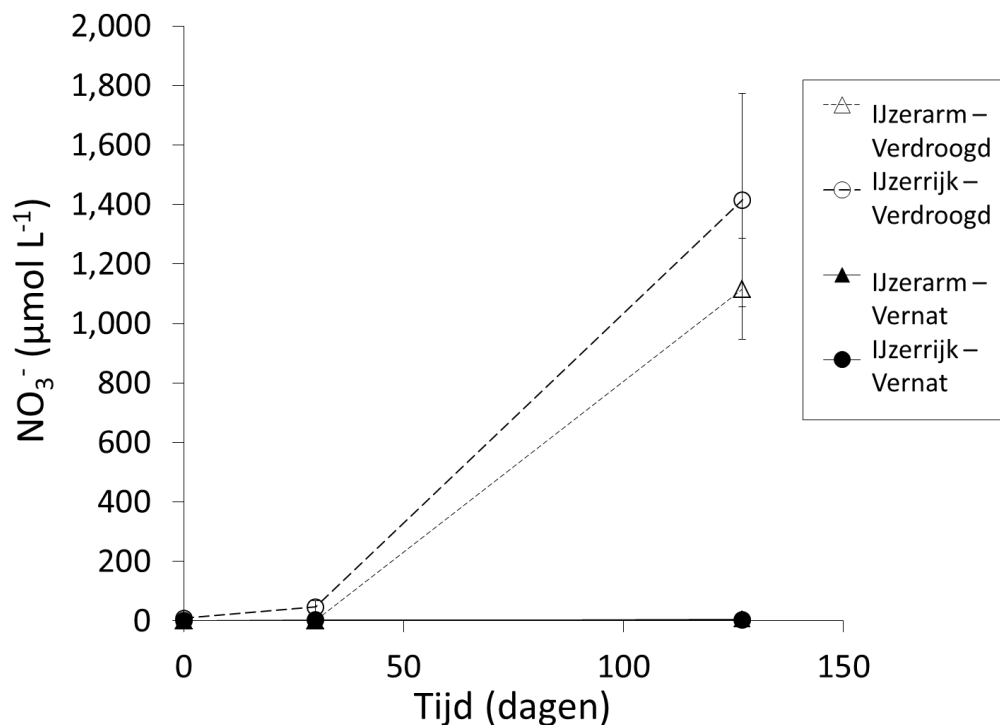
Vernatting leidde tot een significante toename van concentraties van opgelost Fe, TIC, DOC, NH_4^+ , P en CH_4 in het porievocht (Tabel 16, Figuur 60). Voor de variabelen Fe, TIC, DOC, en NH_4^+ vonden we overigens positieve interactie-effecten tussen waterstandsregime en ijzerrijkdom: de concentraties namen overall toe na vernatting, maar de sterkte van dit vernattingseffect was groter in de ijzerrijke kolommen. Concentraties van opgelost Fe en NH_4^+ bereikten meer dan 1 mmol L^{-1} in de vernatte ijzerrijke kolommen, terwijl de accumulatie van TIC en DOC bijna verdubbelde ten opzichte van de ijzerarme vernatte kolommen. Gemiddelde concentraties van TIC en DOC in de vernatte ijzerrijke kolommen haalden uiteindelijk $> 13 \text{ mmol L}^{-1}$ en $> 15 \text{ mmol L}^{-1}$ respectievelijk. De accumulatie van methaangas in het porievocht nam ook toe na vernatting, maar een duidelijke vertraging was zichtbaar in de ijzerrijke kolommen (Figuur 60e).

Uiteindelijke concentraties van opgelost fosfor (P) waren ook hoger in de vernatte veenbodems, maar er was geen interactie met ijzerrijkdom van de bodem. Initiële ($t = 0$ days) concentraties van totaal opgelost zwavel (S_t) waren laag in alle kolommen ($< 9 \text{ μmol L}^{-1}$, resultaten niet weergegeven), en sulfide-concentraties bleven steeds onder detectielimiet ($< 0.1 \text{ μmol L}^{-1}$). Deze resultaten geven aan dat zwavelverbindingen wellicht een onbelangrijke rol spelen in de onderzochte veengebieden.



Figuur 60: Mobilisatie van (a) opgelost ijzer, (b) totaal inorganisch koolstof (TIC), (c) opgelost organisch koolstof (DOC), (d) ammonium, (e) methaangas en (f) totaal opgelost fosfor (P) over de tijd ($t = 0, 30$ en 127 dagen) in het porievocht van 40 veenkolommen (gemiddelden van alle dieptes). Kolommen werden geclusterd in 4 groepen (telkens met 10 kolommen verspreid over 2 sites): vernatte-ijzerarme kolommen, verdroogde-ijzerarme kolommen, vernatte-ijzerrijke kolommen en verdroogde-ijzerrijke kolommen. De punten geven groeps gemiddelden weer $\pm$ standaardfout.

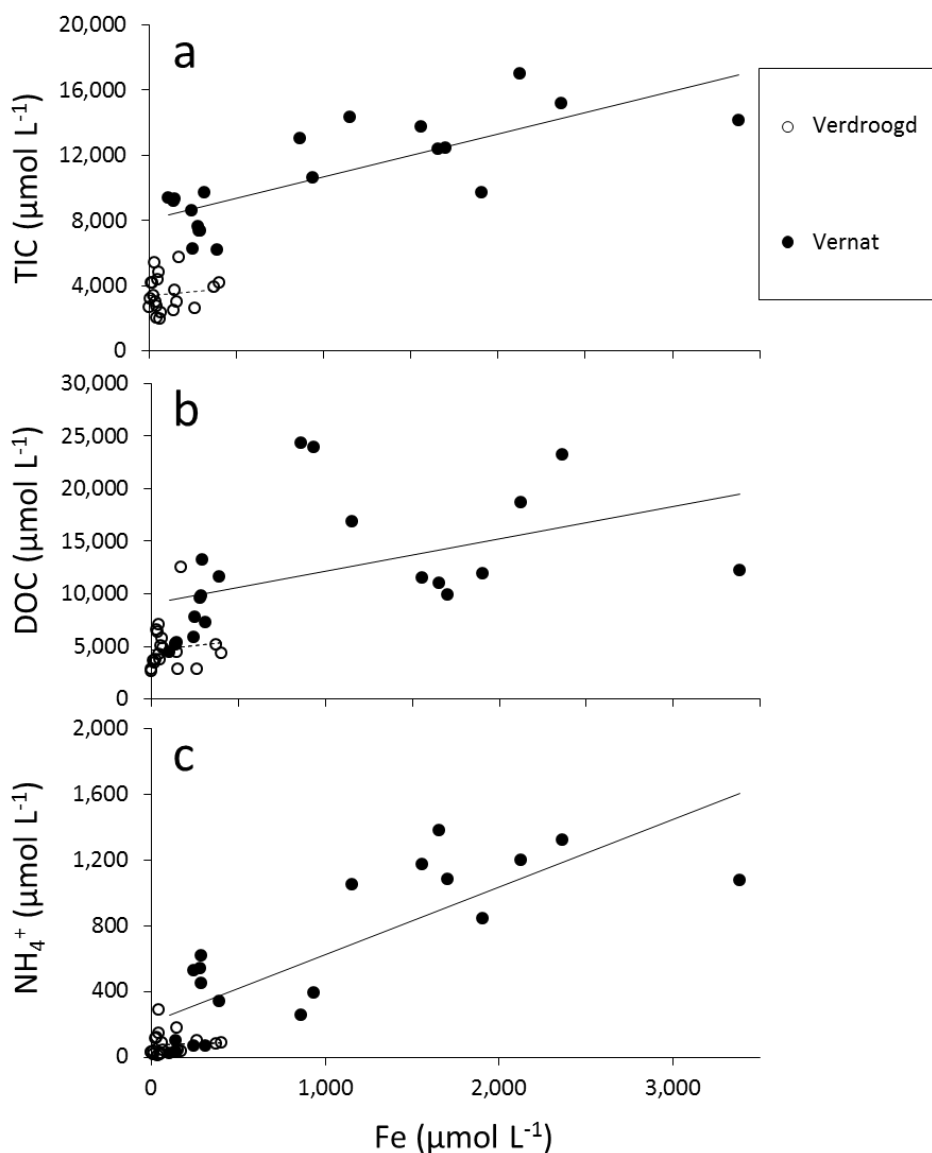
Figure 60: Mobilization of (a) dissolved iron, (b) total inorganic carbon, (c) dissolved organic carbon, (d) ammonium, (e) methane gas and (f) total dissolved phosphorus over time ($t = 0, 30$ and 127 days) in the pore water of 40 soil cores that differ in experimental water level treatment (rewetted or desiccated) and initial soil iron content (high or low). Soil cores were classified into 4 groups: rewetted iron-poor fens ($n=10$ cores from 2 sites), drained iron-poor fens ($n=10$ cores from 2 sites), rewetted iron-rich fens ($n=10$ cores from 2 sites), and drained iron-rich fens ($n=10$ cores from 2 sites). Dots represent group averages $\pm$ SE.



Figuur 61: Mobilisatie van nitraat (NO_3^-) met de tijd ($t = 0, 30$ en 127 dagen) in het porievocht van 40 veenkolommen (gemiddelden van alle dieptes). Kolommen werden geclusterd in 4 groepen (telkens met 10 kolommen verspreid over 2 sites): vernatte-ijzerarme kolommen, verdroogde-ijzerarme kolommen, vernatte-ijzerrijke kolommen en verdroogde-ijzerrijke kolommen. De punten geven groeps gemiddelden weer $\pm$ standaardfout.

Figure 61: Mobilization of nitrate (NO_3^-) over time ($t = 0, 30$ and 127 days) in the pore water of 40 soil cores that differ in experimental water level treatment (rewetted or drained) and initial soil iron content (high or low). Soil cores were classified into 4 groups: rewetted iron-poor fens ($n=10$ cores from 2 sites), drained iron-poor fens ($n=10$ cores from 2 sites), rewetted iron-rich fens ($n=10$ cores from 2 sites), and drained iron-rich fens ($n=10$ cores from 2 sites). Dots represent group averages $\pm$ SE.

Gemiddelde concentraties opgelost ijzer (Fe) aan het einde van het experiment ($t = 127$ d) in de vernatte veenkolommen correleren positief met concentraties TIC ($\rho = 0.740$, $df = 18$, $p < 0.001$, Figuur 62a), DOC ($\rho = 0.738$, $df = 18$, $p < 0.001$, Figuur 62b), en NH_4^+ ($\rho = 0.826$, $df = 18$, $p < 0.001$, Figuur 62c). In de verdroogde veenkolommen vonden we geen verband tussen Fe en TIC ($\rho = 0.026$, $df = 18$, $p = 0.915$, Figuur 62a), DOC ($\rho = 0.275$, $df = 18$, $p = 0.240$, Figuur 62b), of NH_4^+ ($\rho = 0.287$, $df = 18$, $p = 0.220$, Figuur 62c).



Figuur 62: Correlaties tussen ijzerconcentraties in het porievocht (Fe) en concentraties van (a) totaal inorganisch koolstof, (b) opgelost organisch koolstof en (c) ammonium (in $\mu\text{mol L}^{-1}$) in 20 experimenteel vernatte en 20 verdroogde veenkolommen verzameld in 4 verschillende sites. De waarden zijn gemiddelden per veenkolom aan het einde van het experiment ($t = 127$ dagen).

Figure 62: Correlations between pore water Fe concentrations and concentrations of (a) total inorganic carbon (TIC), (b) dissolved organic carbon (DOC) and (c) ammonium (NH_4^+) (in $\mu\text{mol L}^{-1}$) in 20 rewetted and 20 drained soil cores at $t = 127$ days ($n = 4$ sites).

9.4 Discussie

Uit het kolomexperiment blijkt dat de vernatting van ontwaterde veenbodems leidt tot een toename van ijzer (Fe), ammonium (NH_4^+), anorganisch koolstof (TIC) en organisch koolstof (DOC) in het porievocht. Dit vernattingseffect was buitenproportioneel sterk in de ijzerrijke kolommen, wat suggereert dat er een link is tussen hoge ijzergehalten en versnelde afbraak van organisch materiaal.

9.4.1 Mobilisatie van ijzer, nutriënten, TIC en DOC

De veenkolommen die verder werden verdroogd gedurende het experiment werden gekenmerkt door de toename van nitraat in het porievocht ($> 1 \text{ mmol L}^{-1}$), en de mate van nitraataccumulatie was gelijkwaardig in de ijzerrijke en ijzerarme kolommen. Deze accumulatie is rechtstreeks gekoppeld aan de aerobe afbraak van organisch materiaal (veen) en nitrificatie waarbij ammonium wordt geoxideerd tot nitriet en nitraat. Ondanks het feit dat dergelijke accumulatie van nitraat niet kan plaatsvinden onder anaerobe omstandigheden, leidt vernatting van verdroogde veenbodems niet per se tot de immobilisatie van nutriënten. Vernatting leidde in alle bestudeerde veenbodems tot (licht) hogere concentraties opgelost fosfor in het porievocht, alsook een forse toename van ammonium. Een toename van opgelost fosfor (als fosfaat) in het porievocht is een bekend effect van vernatting, en is in beekdalvenen voornamelijk gerelateerd aan het oplossen van Fe-P mineralen onder gereduceerde omstandigheden. De P-concentraties bleven echter betrekkelijk laag gedurende het experiment ($\text{max} = 4.5 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$), en namen zelfs weer af naar het einde van het experiment ($t = 127$ dagen). De reden voor deze afname kan niet met zekerheid worden vastgesteld, maar suggereert een "P-sink" in de vernatte bodems (mogelijk binding aan gereduceerde Fe-P mineralen). Ammoniumconcentraties daarentegen stegen tot zeer hoge waarden: in de ijzerrijke kolommen werd de potentieel fytotoxische grens van 1 mmol L^{-1} overschreden. Ammoniumconcentraties in de ijzerarme kolommen stegen ook maar bleven veel lager ($< 0.3 \text{ mmol L}^{-1}$). Een dergelijke mobilisatie van ammonium na vernatting kan deels verklaard worden door het vrijkomen van ammonium dat reeds gebonden was aan het adsorptiecomplex van de bodem. Een tweede, en mogelijk beter passende verklaring, is een ijzer-gestuurde afbraak van organisch materiaal na vernatting. Dit verklaart ook waarom de mobilisatie sterker is in de Fe-rijke kolommen. De positieve correlatie tussen opgelost Fe en NH_4^+ , maar ook tussen Fe en anorganisch koolstof (TIC, bij een $\text{pH} < 6.5$ is dit voornamelijk bicarbonaat en koolstofdioxide) en opgelost organisch koolstof (DOC), wijzen alle in deze richting. Zowel TIC als DOC zijn producten van de afbraak van organisch materiaal. Aggenbach et al. (2013) hebben in dit kader reeds aangetoond dat ijzerreductie na vernatting een groot deel van de productie van bicarbonaat voor zijn rekening neemt. Een buitenproportioneel sterke toename van TIC in de Fe-rijke kolommen kan dus deels door dit zelfde proces verklaard worden. Opgelost organisch koolstof (DOC) is net zoals TIC een (tussen-)product van de afbraak van organisch materiaal. Een relatief sterke toename van DOC in het porievocht van de ijzerrijke kolommen heeft echter minstens twee verklaringen. Enerzijds kan het rechtstreeks gekoppeld zijn aan de verhoogde afbraak o.i.v. ijzerreductie, anderzijds is het zo dat opgelost organisch materiaal geadsorbeerd kan zijn aan ijzer(III)(hydr)oxiden onder aerobe omstandigheden (Riedel et al. 2013). Door vernatting valt vervolgens deze "zuurstof-barrière" weg, waardoor DOC wordt gemobiliseerd. Tenslotte bereikten de concentraties van opgelost ijzer potentieel fytotoxische waarden ($> 1 \text{ mmol L}^{-1}$) in de Fe-rijke, maar niet de Fe-arme, veenkolommen. Als kenmerkende trilveensoorten inderdaad gevoelig zijn voor Fe-toxiciteit (zie ook hoofdstuk 11), dan heeft dit uiteraard een weerslag op het herstelperspectief voor kleine zeggen- en slaapmosgemeenschappen.

9.4.2 Mogelijkheden van vernatting voor vegetatie en veenvorming

Uit het kolomexperiment blijkt dat bij de vernatting van Fe-arme veenkolommen betrekkelijk minder ijzer, nutriënten (vnl. NH_4^+) en koolstof worden gemobiliseerd in het porievocht in vergelijking met Fe-rijke veenkolommen. Dit betekent concreet dat verdroogde (maar niet S- of P-vervuilde) Fe-arme veenbodems het beste herstelperspectief hebben. Herstelmaatregelen zouden zich dus primair moeten richten op dergelijke systemen, maar het is de vraag of deze überhaupt nog (op grotere schaal) te vinden zijn in Nederland. Het (her-)starten van veenvorming op relatief ijzerarme minerale bodems met een grote kwelflux is dan een (nog niet nader bestudeerde) mogelijke optie.

In Fe-rijke venen daarentegen zal de buitenproportionele mobilisatie van ammonium tijdens vernatting ongetwijfeld een weerslag hebben op de productiviteit van de vegetatie (die doorgaans N-gelimeerd is). Aangezien door vernatting ook fosfor nog makkelijker beschikbaar wordt voor planten en Fe-rijke venen een grote fosforvoorraad hebben, is de verwachting dat (zeer) ijzerrijke vernatte venen vaak relatief productief zullen zijn omdat sterke nutriëntlimitatie deels wordt opgeheven. Kenmerkende soorten van kleine zeggen- en slaapmosgemeenschappen zijn doorgaans zeer gevoelig voor lichtbeperking en weinig competitief in meer eutrofe milieus (Kotowski and van Diggelen 2004), en zullen daarom in Fe-rijke gebieden wellicht verdwijnen door lichtbeperking.

Verder is het zo dat de ijzer-gestuurde effecten op de afbraak van organisch materiaal het sterkst aanwezig zullen zijn onder fluctuerende waterstanden. Onder deze omstandigheden kan het ijzerwiel effectief in werking treden, waarbij de oxidatie van ijzer telkens wordt opgevolgd door de reductie van ijzer (gekoppeld aan de verdere afbraak van organisch materiaal), en vice versa. Dat betekent dat het verkrijgen van stabiele waterstanden aanmaaiveld een primair streven moet zijn, met name in Fe-rijke venen. Uiteindelijk kan het zo zijn dat de ontwikkeling van (goed-ontwikkelde) kleine zeggen- en slaapmosvegetatie in zeer Fe-rijke venen geen realistisch scenario is. Wellicht is het dan beter om zich te richten op vegetaties van middelgrote (vb. *Carex rostrata*) en grote zeggen (vb. *Carex aquatilis*). Dergelijke vegetaties zijn zeer waardevol, en kunnen ook veenvormend zijn.

Tenslotte wordt vermeld dat het behoud van een (licht) ontwaterde toestand geen optie is omdat zuurstof nog steeds de sterkste oxidator is. Concreet betekent dit dat de afbraaksnelheid van organisch materiaal (veen) maximaal is onder aerobe omstandigheden, en veenvorming wordt hierdoor onmogelijk. Daarnaast kan nitraat accumuleren in de bodem en het porievocht (zoals aangetoond in dit onderzoek), wat als nog tot de ontwikkeling van meer eutrafente vegetaties kan leiden. Tevens ontwikkelen kleine zeggen- en slaapmosvegetaties zich nooit optimaal onder (licht) ontwaterde omstandigheden; in het allerbeste geval krijgt men dan blauwgrasland, dotterverbonden, of rompgemeenschappen hiervan.

10 Evaluatie bestaande plagexperimenten

10.1 Inleiding

Uit hoofdstuk 7 is gebleken dat de toplaag van vernatte venen vaak relatief rijk is aan nutriënten (vnl. fosfor) en ijzer, wat gerelateerd werd aan mineralisatie en inklinking van het veen ten gevolge van langdurige drainage. Tijdens de oxidatie van veen wordt organische stof grotendeels omgezet naar koolstofdioxide, terwijl gereduceerd ijzer in het bodemvocht (Fe^{2+}) wordt geoxideerd tot (immobiel) driewaardig ijzer (Fe^{3+}). Daarnaast leidt een versnelde veenmineralisatie tot het vrijkomen van, voornamelijk, organisch-gebonden nutriënten (vb. NH_4^+). Wanneer een verdroogd veen vervolgens wordt vernat, zou de omzetting van Fe^{3+} naar Fe^{2+} in theorie opnieuw kunnen leiden tot verder verlies van organisch materiaal omdat driewaardig ijzer dan optreedt als electronacceptor in de anaerobe afbraakreactie van organische stof. Fosfor, wat sterk wordt gebonden aan ijzer, lijkt onder dergelijke omstandigheden mee te accumuleren in de toplaag. Deze gekoppelde Fe-P accumulatie bleek verder ook uit de positieve correlatie tussen ijzer- en fosforvoorraden in het bodemprofiel van beekdalvenen. Een buitenproportionele accumulatie van nutriënten en ijzer is echter nauwelijks of niet zichtbaar in de toplaag van ongestoorde referentievenen. Deze bevindingen wijzen erop dat de biogeochemische en wellicht ook fysische eigenschappen van een veenlaag in sterke mate kunnen veranderen onder invloed van langdurige drainage, zodat vernatting alleen mogelijk onvoldoende is om het veen weer te laten omslaan naar de oorspronkelijke (voedsel- en ijzerarme) situatie. Afgraven van dergelijke veraarde toplaag, waarbij een onderliggende minder veraarde veenlaag wordt blootgelegd, kan wellicht een uitkomst bieden. De uitgebreide literatuurstudie naar de effecten van plaggen en afgraven op (laag-)veenbodems liet in eerste instantie zien dat hierover erg weinig bekend is (Hoofdstuk 5). Dit bevestigt de noodzaak van de huidige studie waarin het lange termijn (> 3 - 18 jaar) effect van veen-afgraving op biogeochemie en vegetatie is onderzocht. De volgende vraagstelling staat hierin centraal:

- Leidt afgraven van een toplaag die rijk is aan ijzer, stikstof en fosfaat tot een gunstiger ijzer- en nutriëntenhuishouding voor voedselarme trilvenen?
- Leidt afgraven van de toplaag tot het herstel van kleine zeggen – en slaapmosvegetatie?

In dit deelonderzoek is ervoor gekozen om een evaluatie te maken van bestaande plagexperimenten, d.w.z. de studie van bestaande locaties waar afgraven/plaggen van de veraarde toplaag in het verleden plaats heeft gevonden. Het grote voordeel van deze aanpak is dat de lange-termijn effecten van afgraven kunnen worden geëvalueerd, wat binnen het tijdsbestek van deze studie niet mogelijk was geweest wanneer een nieuw plagexperiment zou zijn opgestart.

10.2 Methoden

10.2.1 Selectie van locaties

Het afgraven van een veenlaag, waarbij een onderliggende veenlaag wordt blootgelegd, is duur en gebeurt daarbij maar zelden in het Nederlandse laagveenlandschap. Om deze reden waren we afhankelijk van de beschikbaarheid van locaties waar afgraving in het verleden heeft plaatsgevonden. Locaties werden enkel geselecteerd wanneer ze voldeden aan de volgende criteria: (1) de veenlaag ligt bovenop een mineraal pakket (dus geen trilveen boven open water), (2) het veen wordt van oorsprong gevoed door basenrijk grondwater, (3) de toplaag van het veen is sterk gedegradieerd door drainage (al dan niet in het verleden), (4) afgraven heeft minstens 3 jaar geleden plaatsgevonden zodat nieuwe vegetatie zich reeds heeft ontwikkeld, en (5) na afgraven is een nieuwe veenlaag blootgelegd, dus er is niet afgegraven tot op de kale minerale ondergrond. Omdat we omwille van voor de hand liggende redenen het effect van veenafgraving op biogeochemie niet meer kunnen vergelijken met de oorspronkelijke situatie (voor afgraven), zochten we in de nabijheid van de afgegraven plekken ook naar niet-afgegraven plekken. Deze werden dan beschouwd als "controle" om een vergelijking mogelijk te maken, en werden geselecteerd in samenspraak met de beheerders teneinde een zo goed mogelijke referentie te bekomen. In totaal voldeden zes locaties aan bovenstaande criteria (Tabel 17). Alle locaties worden momenteel beheerd als natuurgebied maar hebben een geschiedenis van landbouwkundig gebruik.

Tabel 17: Studiegebieden waar veenafgraving heeft plaatsgevonden.

Table 17: Study sites with topsoil removal

Locatie	Coördinaten	Tijd sinds afgraven (jr)	Geschatte diepte van afgraven (cm)
Vledder en Leijer Hooilanden (LH)	52°38'33.73"N ; 6°16'43.23"E	10	15
De Hellen (HE)	52° 0'33.94"N ; 5°34'48.93"E	10	30
Drentsche Aa , Lage Maden (DA)	53° 0'49.65"N ; 6°37'45.88"E	18	20
Holmers/Halkenbroek (HO)	52°54'12.41"N ; 6°37'45.83"E	11	30
Peizermade, Onlanden (PE)	53°10'19.33"N ; 6°30'12.19"E	3	30
Malendriesbeekvallei (MA)	50°50'56.48"N ; 4°52'24.39"E	5	25

10.2.2 Bemonstering

Alle gebieden werden bemonsterd in juni 2013. Per locatie werden telkens acht plots (2 x 2 m) uitgezet: vier plots werden willekeurig in het afgegraven deel geplaatst en vier plots werden willekeurig in het niet-afgegraven controlegebied geplaatst. Deze opzet resulteert in een totaal van 48 plots. Per plot werden onderstaande handelingen verricht:

- Vegetatie-opname (Londo-schaal)
- 4x opeenvolgende meting van fotosynthetisch actieve straling (met behulp van een Accupar LP-80 ceptometer) onder de vegetatie op maaiveldhoogte. Deze waarden werden gerefereerd ten opzichte van een referentie-electrode boven de vegetatie. Hieruit werd de relatieve lichtintensiteit (RLI) aan maaiveld

berekend (in %). Voor de analyse is gebruik gemaakt van het gemiddelde van de vier metingen per plot.

- Afknippen van bovengrondse biomassa (40 x 40 cm) voor biomassa-bepaling (ton ha^{-1}).
- Bodemstaalname van 10 cm toplaag (mengmonster van 4 sub-monsters).
- Bodemvochtstaalname van 10 cm toplaag met macro-rhizons (Rhizosphere Research Products, Nederland). Poriëvochtstalen werden koel bewaard voor analyse.

10.2.3 Chemische analyses

pH en EGv van de porievochtstalen werden onmiddellijk in het veld gemeten met een multimeter (WTW multi 340i). Totaal anorganisch koolstof (TIC) werd bepaald met een Infrared Gas Analyzer (ABB Advance Optima): hieruit werden vervolgens HCO_3^- concentraties berekend op basis van pH. NH_4^+ en NO_3^- werden gemeten met een Auto Analyzer 3 systeem. Totaalconcentraties van Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, P, S, en Al werden met ICP bepaald op aangezuurde en gefilterde ($0.15 \mu\text{m}$) porievochtmonsters (0.7 ml 65 % suprapuur HNO_3 per 100 ml monster). Op gedroogde bodemstalen werd een totaaldestructie toegepast (4 mL HNO_3 (65%) and 1 mL H_2O_2 (30%) per 200 mg bodem) voor de bepaling van totaal Ca, Mg, K, P, S, Fe, Al, en Mn met ICP. C en N gehalten (%) werden bepaald met een Carlo Erba CN-analyzer (Thermo Fisher Scientific). Vervolgens werden KCl en ammonium-oxalaat extracties uitgevoerd op vochtige veenbodem conform standaard labmethodologie. Hieruit werden respectievelijk pH-KCl, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NH}_4\text{-N}$ en P-oxalaat en Fe-oxalaat bepaald. Aparte veenstalen met standaard volume 1L werden genomen voor de bepaling van bulkdichtheid en droge stofgehalte (72 uur drogen bij 105°C). Organisch stofgehalte (%) werd bepaald door middel van loss-on-ignition door 4 u verwarming bij 550°C . Tenslotte werden de vegetatiestalen gedroogd (48 u bij 70°C) voor de bepaling van productiviteit.

10.2.4 Data analyse

Bodemchemische parameters werden omgezet van mmol/kg naar mmol/L bodem, dit omdat (1) er grote verschillen zijn in bulkdichtheid van het veen tussen de verschillende locaties en (2) voorraden per liter in veenbodems vaak meer zeggen over beschikbaarheid voor planten dan concentraties uitgedrukt per kg droge stof. $\text{NO}_3\text{-N}$ waarden bepaald met de KCl-extracties lagen grotendeels beneden detectielimiet en zijn daarom niet verder meegenomen in de analyse. Voor statistische analyse werden de omgevingsvariabelen gecontroleerd op normaliteit op basis van Q-Q plots; waar nodig werden data-transformaties toegepast. Vegetatie-data werden opgeslagen in Turboveg 2.75, soortbedekkingen werden naar percentages geconverteerd.

Het effect van afgraven op abiotische variabelen en vegetatie werd statistisch geanalyseerd met behulp van een mixed-effect model in SPSS (IBM SPSS inc.). Hierin werd de factor "afgraven" (nee = 0 en ja = 1) behandeld als fixed-effect, en de factor "locatie" werd behandeld als random-effect. Hierbij moet expliciet vermeld worden dat we met name geïnteresseerd zijn in universele trends (dus trends die gelden op alle locaties). Om die reden worden mogelijke verschillen tussen afzonderlijke locaties niet nader toegelicht. Twee variabelen werden gebruikt als proxy voor restauratiesucces van de vegetatie: (1) het voorkomen van soorten uit de rode lijst van Nederland (van der Meijden et al. 2000) of Vlaanderen (van Landuyt et al. 2006), en (2) het voorkomen van soorten die kenmerkend zijn voor kleine zeggen-vegetaties in West-Europa. Deze lijst is samengesteld op basis van een evaluatie van typische laagveen-opnamen waarbij soorten met een frequentie $>20\%$ werden toegevoegd alsook zeldzamere soorten die kenmerkend zijn voor laagveen- en kleine zeggevegetaties (Schaminee et al. 1995). Soorten die voldeden aan minstens één van bovenstaande criteria werden beschouwd als doelsoorten.

De relatie tussen vegetatiegemeenschappen en abiotiek werd geëvalueerd in een directe ordinatie-analyse (CCA) in CANOCO (ter Braak and Šmilauer 2002) waarin

“locatie” werd behandeld als “blocking factor”. Porievochtvariabelen werden toegevoegd als verklarende variabelen (pH, EGV, opgelost HCO_3^- , Al, Ca, Fe, K, Mg, Na, Mn, P, S, NH_4^+ en NO_3^-), aangevuld met lichtbeschikbaarheid (RLI) en grondwaterniveaus. Enkel significante variabelen werden toegevoegd (op basis van permutaties).

10.3 Resultaten

10.3.1 Chemische veranderingen in veen en porievocht

Bodemchemische variabelen zijn sterk verschillend tussen afgegraven en niet-afgegraven plots. Globaal is het organisch stofgehalte en de bulkdichtheid in de afgegraven plots respectievelijk hoger en lager (Tabel 18). Deze afname in bulkdichtheid correleert met een lagere voorraad (in mmol/L) van alle gemeten elementen, dus ook totaal ijzer en oxalaat-extraheerbaar ijzer, met uitzondering van totaal Ca, K en S welke onveranderd blijven. Afgraven heeft verder een duidelijk effect op totale nutriëntenvoorraden: de voorraad totaal-P en oxalaat-P is tot zes keer lager in de afgegraven plots, C:N ratios van de bodem nemen toe, en de voorraad KCl-extraheerbaar ammonium neemt af.

Terwijl minerale voorraden doorgaans gelijk of lager zijn in de afgegraven plots, laten porievochtconcentraties een omgekeerde trend zien (Tabel 19). Concentraties van basische kationen (Ca^{2+} , Mg^{2+} , N^+ en K^+) en bicarbonaat (HCO_3^-) zijn hoger in de afgegraven plots. Concentraties opgelost ijzer zijn ook hoger in de afgegraven plots, ondanks de afname van de totale ijzervoorraad in de bodem. Deze patronen correleren met hogere grondwaterniveaus en een hogere pH in de afgegraven plots. De concentraties anorganisch stikstof (NO_3^- and NH_4^+) in het porievocht zijn ook lager in de afgegraven plots, maar concentraties totaal opgelost fosfor zijn niet significant verschillend.

*Tabel 18: Resultaten van de mixed-effect analyse voor het effect van afgraven op bodemchemie van de toplaag (mmol/L), gecorrigeerd voor locatie. NS = Niet significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, en, -- = afname in alle locaties, - = afname in de meeste locaties, 0 = geen duidelijke verandering, + toename in de meeste locaties, ++ = toename in alle locaties.*

*Table 18: Results of the mixed-effect model, testing for the effect of topsoil removal on topsoil chemistry (mmol/L), corrected for study site. NS = Not significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, and, -- = decrease at all sites, - = decrease at most sites, 0 = no decrease or increase, + = increase at most sites, ++ = increase at all sites.*

Effect	Afhankelijke variabele	d.f.	F-waarde	P-waarde	Richting
Afgraven	pH _{KCl}	1,41	18.55	***	+
	NH ₄ -N	1,41	13.82	***	-
	P-tot	1,41	141.9	***	--
	Poxalaat	1, 41	118.4	***	--
	Fe _{oxalaat}	1,41	15.9	***	-
	C:N	1,41	71.52	***	++
	S	1,41	0.10	NS	0
	K	1,41	2.16	NS	0
	Ca	1,41	0.46	NS	0
	Mg	1,41	8.15	**	-
	Fe	1,41	29.66	***	-
	Al	1,41	14.92	***	-
	Mn	1,41	47.18	***	--
	Bulkdichtheid	1,41	30.26	***	-
	Organische stof	1,41	36.94	***	++

Tabel 19: Resultaten van de mixed-effect analyse voor het effect van afgraven op porievocht-chemie van de toplaag ($\mu\text{mol/L}$), gecorrigeerd voor locatie. NS = Niet significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, en, -- = afname in alle locaties, - = afname in de meeste locaties, 0 = geen duidelijke verandering, + toename in de meeste locaties, ++ = toename in alle locaties.

Table 19: Results of the mixed-effect model, testing for the effect of topsoil removal on pore water chemistry ($\mu\text{mol/L}$), corrected for study site. NS = Not significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, and, -- = decrease at all sites, - = decrease at most sites, 0 = no decrease or increase, + = increase at most sites, ++ = increase at all sites.

Effect	Afhankelijke variabele	d.f.	F-waarde	P-waarde	Richting
Afgraven	pH	1, 41	15.79	***	+
	HCO_3^-	1, 41	34.58	***	+
	NH_4^+	1, 41	16.75	***	-
	NO_3^-	1, 41	27.71	***	-
	P	1, 41	2.52	NS	0/-
	S	1, 41	29.54	***	--
	Na	1, 41	58.47	***	+
	K	1, 41	10.25	**	+
	Ca	1, 41	20.77	***	++
	Mg	1, 41	15.85	***	++
	Fe	1, 41	4.98	*	+
	Al	1, 41	5.52	*	-
	Mn	1, 41	0.59	NS	0
	Grondwaterniveau	1, 41	116.85	***	++

10.3.2 Respons van de vegetatie op afgraven

In totaal zijn 116 soorten vaatplanten en 16 soorten mossen gevonden. 37 van deze soorten werden beschouwd als typisch voor laagveenmoerassen, en 15 soorten waren rode lijst-soorten. Omdat de meeste van de rode lijst-soorten ook typische laagveensoorten zijn (vb. *Carex diandra* (Foto 18), *Menyanthes trifoliata*,...) kwam het aantal doelsoorten in totaal uit op 38. De overige soorten zijn voornamelijk algemene moerassoorten (vb. *Juncus effusus*, *Mentha aquatica*), of hooilandsoorten (vb. *Holcus lanatus*).

In vergelijking met de controleplots zijn de afgegraven plots gekarakteriseerd door een lagere productiviteit van de kruidlaag (Tabel 20), wat correleert met een hogere relatieve lichtintensiteit (RLI) aan maaiveld (Pearson's r : -0.842, $df = 10$, $p < 0.001$, Figuur 63). Verder is de mosbedekking doorgaans hoger in de afgegraven plots, neemt het totaal aantal soorten toe, en is er een grotere fractie doelsoorten aanwezig (Foto 19).



Foto 18: *Carex diandra* is in de Malendriesbeekvallei (MA) spontaan verschenen na afgraven van de gedegradeerde toplaag.

Photo 18: *Carex diandra* appeared after topsoil removal in the Malendriesbeekvallei (MA).

Tabel 20: Resultaten van de mixed-effect analyse voor het effect van afgraven op de vegetatie, gecorrigeerd voor locatie. NS = Niet significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, en, -- = afname in alle locaties, - = afname in de meeste locaties, 0 = geen duidelijke verandering, + toename in de meeste locaties, ++ = toename in alle locaties.

Table 20: Results of the mixed-effect model, testing for the effect of topsoil removal on the vegetation, corrected for study site. NS = Not significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, and, -- = decrease at all sites, - = decrease at most sites, 0 = no decrease or increase, + = increase at most sites, ++ = increase at all sites.

Effect	Afhankelijke variabele	d.f.	F-waarde	P-waarde	Richting
Afgraven	Productiviteit kruidlaag (ton/ha)	1, 41	72.54	***	--
	N° soorten	1, 41	45.59	***	++
	Mosbedekking (%)	1, 41	19.58	***	+
	Doelsoorten (%)	1, 41	37.63	***	++

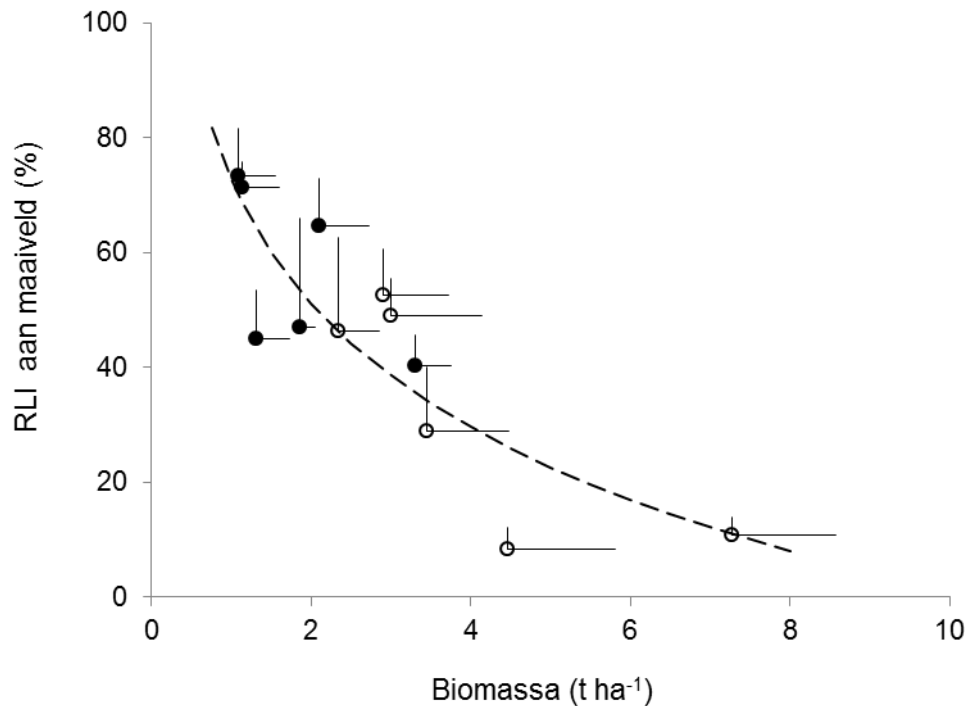


Foto 19: In de Hellen (HE) heeft afgraven geleid tot de ontwikkeling van een soortenrijke en lichtrijke laagveenvegetatie, met een hoge presentie van *Menyanthes trifoliata*, *Caltha palustris*, *Carex lasiocarpa* en *Pedicularis palustris*. De moslaag is voornamelijk gedomineerd door (nerf-)puntmossen (o.a. *Calliergonella cuspidata*, *Calliergon cordifolium* en *C. giganteum*).

Photo 19: In the "Hellen" (HE), topsoil removal led to the development of an open, species-rich vegetation characterized by the presence of *Menyanthes trifoliata*, *Caltha palustris*, *Carex lasiocarpa* and *Pedicularis palustris* amongst others. The moss layer was characterized by a high presence of *Calliergonella cuspidata*, *Calliergon cordifolium* and *Calliergon giganteum*.

De CCA (Figuur 64) resulteert in een totaal van acht significante variabelen die deels de variatie in de vegetatiesamenstelling verklaren (Figuur 64): grondwaterniveau (water level), lichtintensiteit aan maaiveld (RLI), en porievochtconcentraties van NH_4^+ , S, Ca, K, Al en Mn. IJzergehaltes in het porievocht correleren met deze van mangaan, maar werden niet geselecteerd als significant verklarend.

De eerste en tweede as verklaren 42.1% van de soort-omgeving relatie. Controleplots en afgegraven plots zijn grotendeels gescheiden langs de horizontale as. Deze as correleert met grondwaterniveau ($r = -0.88$), RLI ($r = -0.50$) en porievocht-concentraties van NH_4^+ ($r = 0.60$), S ($r = 0.54$), Ca ($r = -0.43$), Al ($r = 0.35$) en Mn ($r = -0.26$). Enige scheiding is ook te zien over de verticale as welke het sterkst correleert met K ($r = -0.74$).



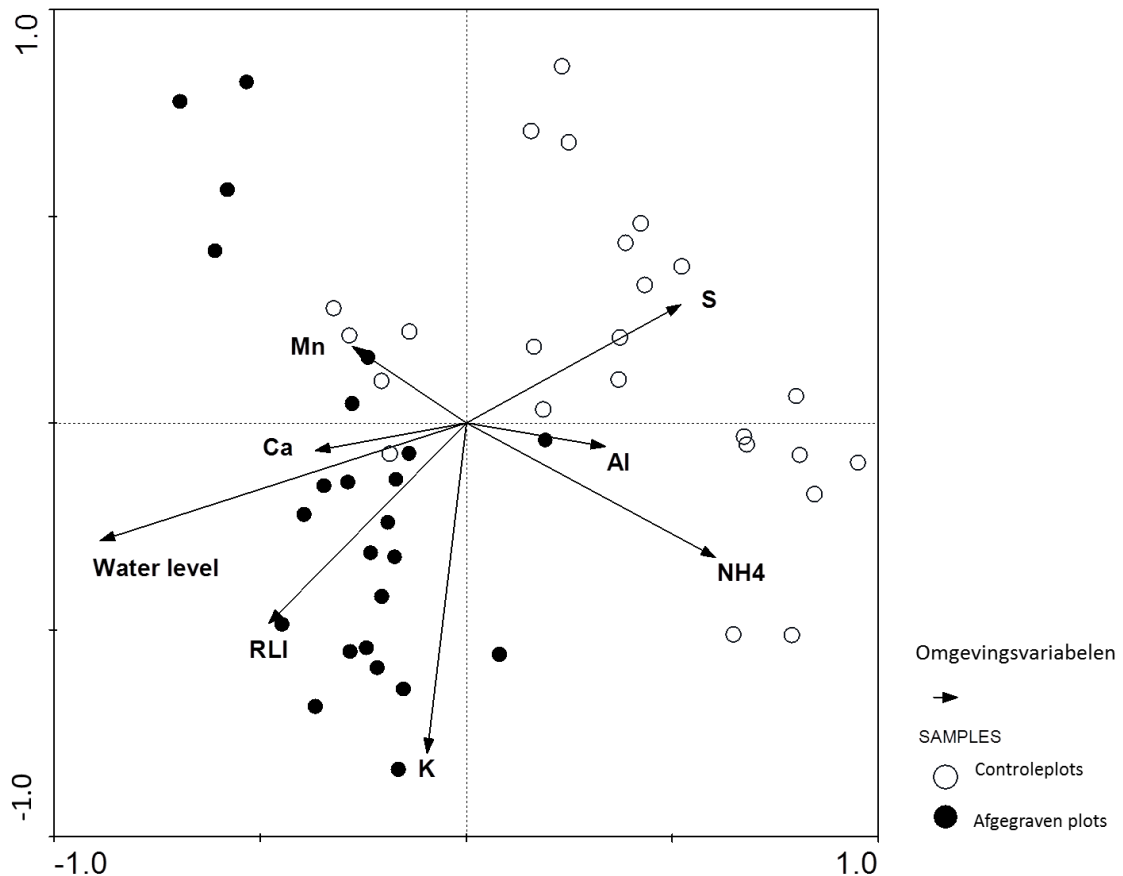
Figuur 63: Verband tussen biomassa van de kruidlaag (ton drooggewicht ha⁻¹) en relatieve lichtintensiteit aan maaiveld (RLI, %), gegroepeerd voor afgegraven en niet-afgegraven plots. Zwarte punten ($\pm$ standaarderror) zijn gemiddelden van de afgegraven plots per locatie, witte punten ($\pm$ standaarderror) zijn gemiddelden van de niet-afgegraven plots per locatie.

Figure 63: Relationship between average herb biomass (ton ha⁻¹) and relative light intensity at the soil surface (%), grouped for plots with and without topsoil removal. Dots represent averages per site and treatment, bars represent standard deviations.

10.4 Discussie

In dit deelonderzoek is gekeken naar verschillen in abiotiek en vegetatie tussen plots met en zonder afgraving (= controle) van de veraarde veenlaag, verspreid over zes verschillende beekdalvenen.

Uit deze analyse blijkt dat het afgraven van een gedegradeerde en verrijkte veenlaag doorgaans leidt tot betere condities voor de vestiging van kenmerkende plantensoorten van beekdalvenen alsook het aandeel rode-lijstsoorten. Nutriëntenvoorraden (N, P of allebei) nemen doorgaans af in het wortelmilieu en het porievocht, terwijl grondwaterstanden en concentraties van opgeloste basische kationen en bicarbonaat in het porievocht toenemen. Deze abiotische verandering zijn op hun beurt gecorreleerd met een lagere biomassa van de kruidlaag, wat leidt tot een hogere lichtbeschikbaarheid en een groter aandeel lichtminnende kruiden en mossen.



Figuur 64: CCA-biplot met significant verklarende ($p < 0.05$) omgevingsvariabelen in relatie tot vegetatiesamenstelling op 48 studieplots. Chemische variabelen zijn gemeten in het porievocht. Plots zijn gegroepeerd in niet-afgegraven controleplots en afgegraven plots. Locatie was in de CCA-analyse toegevoegd als "blocking factor" (locatie-blokken niet weergegeven). RLI = Relatieve lichtintensiteit aan maaiveld.

Figure 64: CCA-biplot showing significant ($p < 0.05$) explanatory environmental variables (vectors) in relation to species composition in the 48 study plots (dots). Chemical variables were measured in the pore water, "Water level" = groundwater level and "RLI" = relative light intensity at surface level. Plots are grouped into topsoil removal or no topsoil removal (= "Control"). Study site was included as a blocking factor in the analysis (site blocks not shown in figure).

10.4.1 Chemische veranderingen na afgraven

Afgraven van een veraarde veenlaag is per definitie gekoppeld aan een verlaging van het maaiveld, en leidt tot hogere grondwaterstanden en dus een grotere invloed van basenrijk water. Verder kan het ook zo zijn dat de onderliggende veenlaag die wordt blootgelegd, getypeerd wordt door een hogere basenverzadiging omdat verdroging en verzuring in mindere mate invloed heeft gehad op diepere lagen. Hoewel de basenverzadiging van afgegraven en niet-afgegraven plots niet is bepaald in dit deelonderzoek, worden de afgegraven plots doorgaans wel gekenmerkt door een hogere pH en hogere concentraties van basische kationen (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^{+} , K^{+}) en bicarbonaat (HCO_3^-) in het porievocht. Verder blijkt dat de afgegraven plots gekenmerkt zijn door lagere nutriëntenvoorraden en – beschikbaarheid in de bodem (lagere voorraad NH_4^+-N , P_{tot} en P_{ox} , hogere C:N ratio) en lagere (anorganische) stikstofconcentraties in het porievocht (NH_4^+ , NO_3^-). Bij de bodemvoorraden moet wel de kanttekening gemaakt worden dat deze zijn uitgedrukt per volume bodem en niet per gram droge stof. Dit betekent dat de afname in bulkdichtheid van de veenbodems in de afgegraven plots een relatief grote invloed heeft op de absolute waarden.

In tegenstelling tot de bodemvoorraden is de concentratie totaal opgelost fosfor (P_t) in het porievocht in de afgegraven plots niet lager. Dit kan verklaard worden door een gelijktijdige afname van redoxpotentiaal na afgraven (want natter door hogere grondwaterstanden) waardoor fosfaat makkelijker wordt vrijgemaakt van amorfe (ijzer-) mineralen. Eenzelfde discrepantie is zichtbaar bij ijzer: afgraven leidt doorgaans tot een lagere ijzervoorraad in de toplaag, terwijl de concentraties opgelost ijzer in het porievocht toenemen. Ook hier wordt de verklaring gezocht in een afname van redoxpotentiaal na afgraven: driewaardig ijzer wordt onder gereduceerde omstandigheden gereduceerd tot (oplosbaar) tweewaardig ijzer.

10.4.2 Respons van de vegetatie op afgraven

In de afgegraven plots is het totaal aantal plantensoorten alsook de fractie doelsoorten (= kenmerkende beekdalveen- en rode-lijst soorten) hoger dan in de niet-afgegraven controleplots, en dit patroon is consistent in alle zes studiegebieden. De fractie doelsoorten in de afgegraven plots varieert echter tussen 24 en 52%, wat nog steeds betrekkelijk laag is. Met name de totale diversiteit aan (slaap-)mossen is laag, en de algemene (nerf-)puntmossen (*Calliergon sp.*, *Calliergonella sp.*) zijn doorgaans dominant. Dit geeft aan dat dispersie-limitatie een potentieel knelpunt is. Mogelijk kunnen betere resultaten behaald worden met gerichte (her-)introductions rechtstreeks gekoppeld aan afgraven.

De totale bovengrondse biomassa is telkens lager in de afgegraven plots, wat leidt tot een hogere relatieve lichtintensiteit (RLI) aan maaiveld en een hogere mosbedekking. Uit de multivariate analyse (CCA) blijkt verder dat veranderingen in vegetatiesamenstelling na afgraven in eerste instantie worden bepaald door hogere grondwaterstanden, lagere concentraties van NH_4^+ in het porievocht, en een hogere lichtbeschikbaarheid (d.w.z. een verminderde concurrentie voor licht). Concentraties opgelost ijzer (Fe^{2+}) in het porievocht werden in de CCA niet geselecteerd als verklarende factor, waaruit geconcludeerd kan worden dat opgelost ijzer geen duidelijke sturende invloed heeft op de vegetatiesamenstelling in deze dataset.

10.4.3 Verschillen tussen sites

In de huidige analyse ligt de nadruk op het beschrijven van algemene effecten van afgraven van de veraarde toplaag op bodemchemie en vegetatie, d.w.z. het herkennen van algemene patronen. Hierbij is geen aandacht besteed aan patronen binnen afzonderlijke sites, of aan verschillen tussen verschillende sites (vb. diepte van afgraven, tijd sinds afgraven, mate van degradatie en verdroging,...). Uiteraard is het zo dat de grootte van het effect van afgraven varieert per site: in sommige sites is het effect van afgraven zeer groot (vb. Holmers, Malendriesbeekvallei), terwijl het effect in andere sites minder groot is (vb. Drentsche Aa, Peizermade). Door de beperkte dataset (slechts zes gebieden) is het niet mogelijk om een uitgebreide meta-analyse te doen om dergelijke site-verschillen in kaart te brengen. Globaal kan wel gesteld worden dat afgraven van de toplaag het grootste effect heeft gehad in gebieden met een (voorheen) sterk verdroogde en sterk veraarde of gemineraliseerde toplaag. Gebieden met hogere grondwaterstanden, alsook gebieden met een minder sterk gedegradeerde toplaag, hebben minder sterk op afgraven gereageerd (maar wel positief).

10.4.4 Afgraven van een veraarde toplaag als herstelmaatregel in beekdalvenen

Afgraven van een sterk gedegradeerde veenlaag kan positieve resultaten opleveren. Toch moet deze ingreep met de nodige terughoudendheid worden toegepast. Allereerst is afgraven niet zinvol als het gebied reeds een waardevolle vegetatie heeft; deze gaat immers verloren met afgraven, meestal ook tezamen met de (potentiële) zaadbank. Afgraven leidt altijd tot relatieve vernatting door een daling van het maaiveld. In

gebieden die reeds zijn vernat, kan afgraven dan leiden tot open water: dergelijke situatie is niet wenselijk. Verder is afgraven alleen maar interessant als nutriëntengehaltes in de toplaag zo hoog zijn dat het herstel van mesotrafente kleine zeggenvoegplanten onmogelijk is. Met name de P-voorraad (gekoppeld aan de Fe-voorraad), maar ook de voorraad van ammonium, kan drastisch verlaagd worden door afgraven. Op voorhand moet dus worden vastgesteld of er sprake is van overmatige accumulatie van nutriënten in de toplaag, en tot op welke diepte deze overmatige accumulatie heeft plaatsgevonden. Tenslotte moet rekening gehouden worden met de algemene hydrologie van het beekdalveengebied: afgraven mag zoals gezegd nooit leiden tot de creatie van stagnerend open water in het afgegraven gebied, en men moet rekening houden met mogelijke negatieve effecten op nabijgelegen gebieden (vb. verdroging).

11 Veldexperiment met introductie van kleine zeggen- en mossoorten in beekdalvenen

11.1 Inleiding

Uit het OBN-onderzoek 'Pilotstudie herstel veenvormende zeggenbegroeiingen in beekdalen' (Aagtenbach et al. 2010) is gebleken dat de aanwezigheid van kenmerkende soorten van beekdaltrilvenen in de lokale en regionale soortenpools van in en rond Nederlandse beekdalveengebieden gering is. Na vernatting van verdroogde beekdalvenen nemen vooral de algemenere moerasplantensoorten toe, die een brede ecologische amplitude hebben en vaak ook nog (marginaal) aanwezig waren in de verdroogde toestand. Dit zou mogelijk kunnen betekenen dat dispersielimitatie een belangrijke rol speelt; veel kenmerkende soorten zijn enerzijds grotendeels uitgestorven in Nederland, of komen anderzijds enkel nog voor in een paar relictpopulaties. Daarnaast is gebleken dat met name de meest Fe-rijke vernatte venen vaak evolueren naar een relatief soortenarme vegetatie gekenmerkt door de dominantie van o.a. snavelzegge en holpijp. Uit de literatuurstudie (Hoofdstuk 3) en het correlatieve veldonderzoek (Hoofdstuk 7) werd de hypothetische grenszone van 500-1000 μmol (opgelost) Fe L^{-1} beschouwd als potentieel fytotoxisch voor kenmerkende soorten. Echter, deze waarden zijn voornamelijk gebaseerd op correlatieve, maar niet experimentele, data. Dit onderstreept de noodzaak van het experimenteel (her-)introduceren van kenmerkende beekdalveensoorten in Fe-arme en Fe-rijke vernatte venen; enkel zo kan een beter gefundeerde inschatting gemaakt worden omtrent mogelijke Fe-toxiciteit voor doelsoorten. Naast mogelijke dispersielimitaties of Fe-toxiciteitseffecten kan het namelijk ook zijn dat andere factoren aan de basis liggen van het ontbreken van kenmerkende soorten in vernatte (Fe-rijke) venen. Dit zijn met name stabiele grondwaterstanden aan maaiveld, een voldoende hoge basenrijkdom, en een voldoende lage nutriëntenrijkdom (de kenmerkende beekdalveensoorten zijn weinig competitief onder een hoge nutriëntenbeschikbaarheid). Het deelonderzoek is zo opgezet dat het toelaat om een inschatting te maken welke factoren het meest limiterend zijn voor het succesvol herstel van kleine zeggen- en slaapmosvegetatie. Er is allereerst een selectie gemaakt van twee ijzerrijke vernatte beekdalvenen en twee ijzerarme vernatte beekdalvenen. Belangrijk hierbij was om gebieden te selecteren met zo gering mogelijke waterschommelingen, een grote variatie in Fe-gehalten van bodem en porievocht, een voldoende basenrijke bodem met pH tussen 5.5 en 7, en een zo laag mogelijke productiviteit. Vervolgens is een zo groot mogelijke pool van kenmerkende beekdalveensoorten (kleine zeggen en mossen) experimenteel ingebracht in de vier gebieden, waarna overleving gedurende de tijd is opgevolgd. Bij dit deelonderzoek moet expliciet vermeld worden dat we in veel gevallen niet zeker weten of de soorten oorspronkelijk ook effectief voorkwamen in de betreffende beekdalvenen. Dit vereist immers zeer uitgebreid onderzoek met paleo-ecologische analyse van veenprofielen gekoppeld aan het uitspitten van historische vegetatiegegevens. Dit onderzoek richt zeer daarom uitsluitend op het experimenteel aantonen van mogelijke knelpunten voor de vestiging van kleine zeggen en slaapmossen.

De volgende onderzoeksvraag wordt hierbij beantwoord:

- Draagt (her)introductie van kenmerkende zeggen- en mossoorten bij tot een sneller herstel van veenvorming en vegetatie van trilvenen?

11.2 Methoden

11.2.1 Selectie van locaties

Er werd een selectie gemaakt van vier beekdalvenen die sterk variëren in ijzerrijkdom (Tabel 21): twee locaties (LS en HO) zijn relatief ijzerarm (respectievelijk 180 en 331 $\mu\text{mol Fe L}^{-1}$ porievocht in het voorjaar) en twee locaties (DA en PE) zijn relatief ijzerrijk (respectievelijk 2858 en 3085 $\mu\text{mol Fe L}^{-1}$ porievocht in het voorjaar). Fe-concentraties in de ijzerarme venen liggen beneden de hypothetische waarden waarin Fe-toxiciteit een mogelijk sterk differentiërende rol zou kunnen spelen (500 $\mu\text{mol L}^{-1}$), terwijl Fe-concentraties in de ijzerrijke venen ruim boven deze grenswaarde liggen. Drie venen hebben een bovenliggende veenlaag van minstens 10-15 cm diepte (DA, PE en HO) en één veen (LS) werd gekarakteriseerd door weinig zand. Alle gebieden zijn in het verleden vernat door enerzijds de demping van sloten (DA, PE) of anderzijds het verlagen van het maaiveld door afgraven (LS, HO). Het huidige beheer is 1x per jaar maaien en afvoeren, met uitzondering van de plots in DA die zich in een zone bevinden die recent uit maaibeheer is genomen.

Tabel 21: Coördinaten van de vier studiegebieden met Fe-gehalten in het porievocht, gemeten in het voorjaar van 2014. Gemiddelde waarden zijn weergegeven $\pm$ standaardafwijking.

Table 21: Coordinates of the four study areas, with indication of Fe-concentrations in the pore water (measured in spring 2014, averages $\pm$ standard deviation).

Locatie	Code	Coördinaten	Fe in porievocht ($\mu\text{mol L}^{-1}$)
Langstraat	LS	51°41'1.06"N; 4°58'27.53"E	180 $\pm$ 56
Holmers	HO	52°54'9.85"N; 6°37'47.32"E	331 $\pm$ 99
Drentsche Aa- Gasterensche Diep	DA	53°1'13.88"N; 6°40'10.28"E	2858 $\pm$ 483
Peizermade – Onlanden	PE	53°10'5.26"N; 6°30'18.43"E	3085 $\pm$ 592

11.2.2 Verzameling en voorbereiding van het plantmateriaal

Het doel van het experiment was om een zo groot mogelijke diversiteit aan vaatplant- en mossorten typisch voor kleine zeggen (*Carex* spp) – slaapmosvegetaties in te brengen vanuit vitale bronpopulaties. Mede om die reden is er voor gekozen om plantmateriaal grotendeels te verzamelen in relatief grote bronpopulaties in het buitenland. Een andere reden voor het gebruik van buitenlands materiaal is dat vele van de verzamelde soorten reeds zijn uitgestorven in Nederland, of hier zeer zeldzaam zijn geworden en enkel nog voorkomen in één of enkele weinig-vitale relictpopulaties. Een belangrijke kanttekening die hierbij gemaakt moet worden is dat het een tijdelijk inbrengexperiment betreft, en dus géén effectieve (her-)introductie van soorten. Aan dat laatste zou uitvoerig onderzoek naar het (vroeger) voorkomen van mogelijke doelsoorten alsook de (genetische) keuze van de eventuele bronpopulatie vooraf moeten gaan. Om de mogelijke schade aan bronpopulaties verder zoveel mogelijk te beperken, is er voor gekozen om *Carex*-soorten te verzamelen door middel van het oogsten van een beperkte hoeveelheid zaad. Omdat mossen zeer moeilijk op te kweken zijn vanuit sporen, zijn kleine mosmatjes (15 x 15 cm per soort) verzameld. Dit materiaal werd vervolgens in een kas verder opgekweekt.

Zeggen (*Carex spp.*).

Carex-zaad van 10 soorten (

Tabel 22) werd systematisch verzameld in de loop van 2012-2013 en werd vervolgens koud (4 °C), vochtig en donker opgeslagen. Voor het inbrengexperiment is geopteerd om zowel nieuwe zaailingen alsook adulte planten te transplanteren, maar het ter plekke uitstrooien van zaad is niet gebeurd. Voor dat laatste zijn twee belangrijke redenen:

- Zaad is in het veld niet nauwkeurig te markeren en de zaailingen die daaruit voortkomen zijn nagenoeg niet individueel op te volgen: het experiment wordt dan dus nauwelijks controleerbaar.
- Vanwege de zeldzaamheid en kwetsbaarheid van de doelsoorten werd per soort relatief weinig zaad verzameld. Om voldoende kieming te hebben in het veld zouden veel grotere hoeveelheden zaad nodig zijn. Daarnaast zou het zaad verspreid moeten worden over meerdere jaren: het is namelijk niet op voorhand te voorspellen of de omstandigheden ten tijde van uitzaaien voldoende goed zijn om kieming toe te laten. Het experimenteel kiemen van (weinig) zaad onder ideale omstandigheden daarentegen maximaliseert het aantal plantjes (= replica's).

Een kanttekening die gemaakt moet worden bij het gebruik van zaailingen in plaats van zaad is dat men enkel iets kan zeggen over het succes van de vestiging van zaailingen in het veld, maar dus niet over kiemingssucces.

Een deel van het zaad werd reeds in 2013 ontkiemd door het uit te strooien in petri-schaaltjes bedekt met vochtig tissue. Deze schaaltes werden vervolgens in een incubator geplaatst met fluctuerende temperaturen (25-15°C) over een dag-nachtregime (12:12u). Kieming vond doorgaans plaats na 10-50 dagen, en was voor nagenoeg alle soorten zeer succesvol (m.u.v. *Carex lasiocarpa* en *C. chordorrhiza*). Na kieming werden de zaailingen uitgeplant in met potgrond gevulde bakjes die vervolgens op een vloedtafel in een verwarmde kas werden geplaatst, teneinde een optimale groei te garanderen (Foto 20). De planten die in 2013 werden opgekweekt (label "volwassen"), waren volgroeid aan de start van het experiment in april 2014. Naast adulte planten werden ook verse zaailingen ingebracht (label "zaailing"). Deze werden op dezelfde manier uit zaad opgekweekt maar dan pas in het voorjaar van 2014, enkele weken voor de start van het experiment. Het doel was om van elk soort 8 adulte planten en 8 zaailingen in te brengen per locatie, wat neerkomt op een totaal van 64 individuen per soort (

Tabel 22). Dit aantal werd gehaald voor alle soorten m.u.v. *Carex flava*, *C. chordorrhiza* en *C. lasiocarpa*.



Foto 20: Opkweek van volwassen *Carex*-planten, met *C. lepidocarpa* op de voorgrond.

Photo 20: *Carex* nursery.

Tabel 22: Overzicht van soorten en aantal ingebrachte zeggen (*Carex* spp), met land van bronpopulatie.

Table 22: Overview of the species and number of sedges (*Carex* spp) used in the introduction experiments, with information on country of source population.

Soort	Aantal volwassen planten	Aantal zaailingen	Bronpopulatie(s)
<i>Carex pulicaris</i> (Vlozegge)	32	32	Z-Zweden
<i>Carex davalliana</i> (Veenzegge)	32	32	Polen, Slowakije
<i>Carex dioica</i> (Tweehuizige zegge)	32	32	Z-Zweden
<i>Carex limosa</i> (Slijkzegge)	32	32	Z-Zweden
<i>Carex appropinquata</i> (Paardenhaarzegge)	32	32	Polen
<i>Carex diandra</i> (Ronde zegge)	32	32	Spanje
<i>Carex lepidocarpa</i> (Schubzegge)	32	32	Spanje, Slowakije
<i>Carex flava</i> (Gele zegge)	0	32	Slowakije, Polen
<i>Carex chordorrhiza</i>	12	12	Z-Zweden
<i>Carex lasiocarpa</i> (Draadzegge)	4	0	Z-Zweden

Mossen

Mosmatjes bestaande uit gametofyten (6 soorten, Tabel 23) werden verzameld in het najaar van 2013, en werden vervolgens overgebracht naar licht-doorlatende kweekbakjes. Deze kweekbakjes waren gevuld met een (demi-)waterverzadigd mengsel van schoon speelzand en een kleine hoeveelheid kalk, en werden vervolgens in een onverwarmde kas geplaatst. De mossen waren in staat om zich geleidelijk uit te breiden in deze bakjes, of, in het geval van *Paludella squarrosa*, tijdelijk stand te houden. Aan de start van het eigenlijke inbrengexperiment werden de mosmatjes vervolgens opgesplitst in kleinere (minimaal $\pm 3 \times 3$ cm) matjes bestaande uit

meerdere gametofyt-fragmenten. Deze matjes werden vervolgens rechtstreeks ingebracht in het veld. Van alle soorten, m.u.v. *Paludella squarrosa*, was voldoende materiaal opgekweekt om 8 matjes per soort per locatie in te brengen. Dit komt neer op een totaal van 32 matjes per soort (12 voor *Paludella squarrosa*).

Tabel 23: Overzicht van soorten en aantal ingebrachte mosmatjes, met land van bronpopulatie.

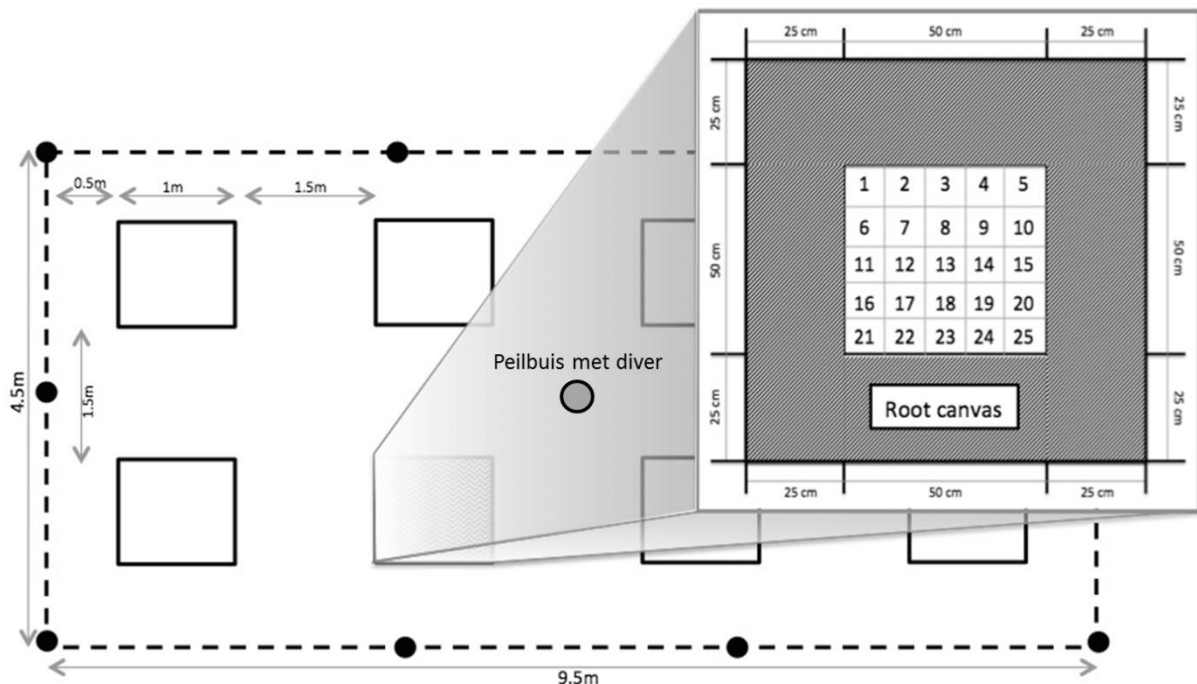
Table 23: Overview of the species and number of bryophyte-mats used in the introduction experiments, with information on country of source population.

Soort	Aantal matjes	Bronpopulatie(s)
<i>Scorpidium scorpioides</i> (Rood schorpioenmos)	32	Nederland
<i>Calliergon giganteum</i> (Reuzenpuntmos)	32	Z-Zweden, Slowakije
<i>Drepanocladus revolvens</i> (Purper schorpioenmos)	32	Z-Zweden
<i>Campylium stellatum</i> (Sterrengoudmos)	32	Nederland
<i>Tomentypnum nitens</i> (Viltnerfmos)	32	Z-Zweden, Slowakije
<i>Paludella squarrosa</i> (Harlekijnmos)	12	Z-Zweden

11.2.3 Veldexperiment

Experimentele opzet

Eind april 2014 werd het totaal van 172 mosmatjes en 508 individuele zeggen (waarvan 240 volwassenen en 268 zaailingen) evenredig verspreid over de 4 studiegebieden. Alvorens de doelsoorten werden ingebracht, werden per locatie 8 experimentele plots (1 x 1 m) aangelegd. De ruimtelijke opzet is weergegeven in Figuur 65. Om het onderzoeksgebied af te schermen tegen maaien (het experiment werd niet gemaaid, dit zou immers een bijkomende gevoeligheid introduceren), werden alle plots binnenin een met palen afgeschermd sub-gebied (4.5 – 9.5 m) geplaatst. In het midden van dit sub-gebied werd telkens een peilbuis (filter 0-50 cm onder maaiveld) geplaatst, deze werd vervolgens voorzien van een CTD-diver die minstens 2 x per dag de grondwaterstanden opneemt (Eijkelpark Agrisearch Equipment, Giesbeek, the Netherlands).



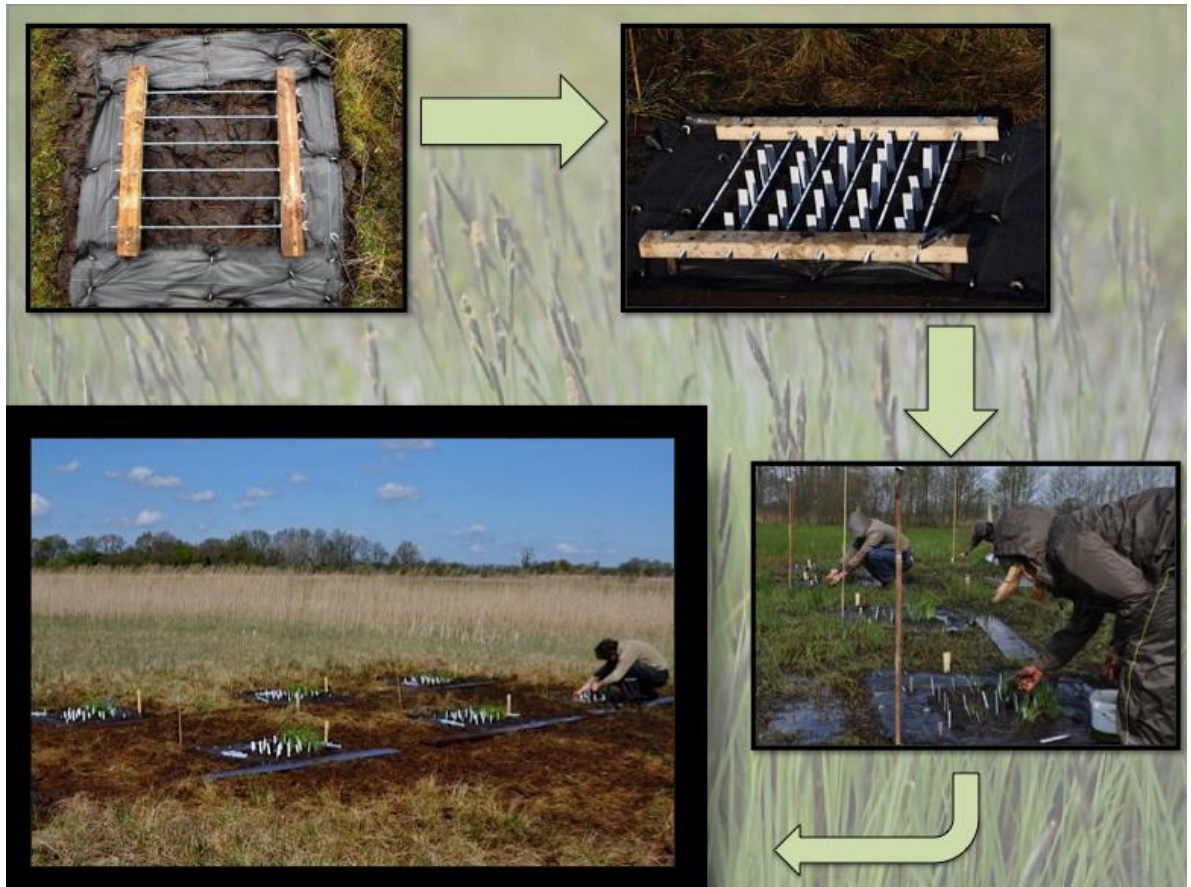
Figuur 65: Experimentele opzet van de inbrengexperimenten. Deze opzet werd gerepliceerd in de vier verschillende studiegebieden.

Figure 65: Experimental design of the introduction experiments. The design was replicated in all four study areas.

Omdat we in eerste instantie de vraag willen beantwoorden of hoge ijzerconcentraties fytotoxisch zijn voor doelsoorten, was het noodzakelijk om mogelijke andere voor de hand liggende knelpunten (tijdelijk) te elimineren. Eén van die mogelijke knelpunten is een overmatige productiviteit van de vegetatie in het veensysteem en de daarmee bijhorende concurrentie voor licht. Dit knelpunt werd omzeild door de toplaag (10 cm) van het veen uit te graven en vervolgens de plaggen om te keren en terug te leggen, zodat de startsituatie voor inbreng een kale venige bodem (zonder onmiddellijke competitie) was. Om diezelfde reden werd de uiterste 25 cm van elk plot bedekt met worteldoek. Omdat ijzertoxiciteit zich onder gereduceerde omstandigheden zeer snel manifesteert in zaailingen en wellicht ook in mosfragmenten, was de verwachting dat de vestiging van doelsoorten in de ijzerrijke gebieden weinig succesvol zou zijn door onmiddellijke Fe-geïnduceerde necrose. Met deze opzet van "uitgestelde competitie" zou dergelijk toxiciteitseffect dus aantoonbaar zijn omdat initiële sterfte dan losgekoppeld wordt van mogelijke negatieve effecten van competitie met bestaande vegetatie. Na verloop van tijd zouden de plots naar verwachting opnieuw gekoloniseerd worden door soorten uit de onmiddellijke omgeving, waarna andere factoren (zoals concurrentie voor licht) een toenemende rol zullen spelen voor de overleving.

Het centrum van elk 1 x 1 m plot werd met behulp van een frame onderverdeeld in 25 hokjes van 10 x 10 cm. In elk hokje werd vervolgens willekeurig één individueel mos- of vaatplantje ingebracht. Zegges werden rechtstreeks ingeplant, mosmatjes werden los neergelegd op de kale bodem. Naast elke plant werd een houten labeltje geplaatst; op deze manier kon elke individuele plant doorheen de tijd worden opgevolgd (Figuur 66).

Het experiment werd in totaal 4x gemonitord: mei 2014 (t = 19 d), augustus 2014 (t = 111 d), mei 2015 (t = 378 d) en augustus 2015 (t = 476 d).



Figuur 66: Experimentele opzet. In elk studiegebied werden 8 experimentele plots van 1 x 1 m aangelegd. Vervolgens werd een frame gebruikt om nauwkeurig elke 10 cm één mos- of vaatplant in te brengen. Elke plant werd individueel gelabeld om langdurige monitoring mogelijk te maken.

Figure 66: Experimental design. In each study area, 8 experimental plots of 1 x 1 m were installed and individual Carex-plants and mosses were introduced in a grid (one plant every 10 cm). Each individual plant was labeled to allow long-term monitoring.

Biotische metingen

Bij ieder veldbezoek werden voor iedere individuele zegge de volgende parameters gemonitord:

- Overleving (ja of nee). Als maat voor overleving was het al dan niet nog aanwezig zijn van herkenbaar en levend (groen) weefsel.
- Hoogte plant (cm)
- Aantal bladeren

Voor de individuele mosmatjes werden onderstaande parameters gemonitord:

- Overleving (ja of nee).
- Lengte mosmat in langste richting (cm)
- Breedte mosmat dwars op de lengterichting (cm)
- Relatieve uitbreiding/inkrimping van de mosmat werd berekend met de volgende formule: $\text{lengte mosmat } t_{476} * \text{breedte mosmat } t_{476} / (\text{lengte mosmat } t_0 * \text{breedte mosmat } t_0)$, waarbij waarden >1 relatieve uitbreiding en waarden < 1 relatieve inkrimping aangeven over de periode 0 -476 dagen.

In augustus 2014 en augustus 2015 werd tenslotte de bovengrondse biomassa van de kruidlaag verzameld in 5 willekeurige plots (0.4 x 0.4 m) in de nabijheid van de experimentele plots. Na drogen bij 70°C werd hieruit de productiviteit van de vegetatie in het lokale veensysteem berekend (gemiddelden van twee seizoenen in ton droge stof ha⁻¹).

Abiotische metingen

Waterstanden werden gedurende het hele experiment in elk van de vier studiegebieden gelogd met een CTD-diver in een peilbuis. In de gebieden HO en LS zijn (delen van) de data verloren gegaan door abrupt falende divers, deze divers werden vervolgens vervangen. Drukveranderingen werden na afloop gecorrigeerd voor luchtdrukschommelingen op basis van data uit nabijgelegen weerstations.

In april 2014 werden porievochtstalen verzameld met Macrorhizon-samplers (Filtergrootte = 0.15 µm, Rhizosphere Research Products, Nederland). Drie samplers werden per experimenteel plot geïnstalleerd, en hieruit werd vervolgens één mengmonster per plot gemaakt. pH, EGV en alkaliniteit (door titratie met 0.01M HCl tot pH 4.2) werden diezelfde dag bepaald met behulp van een multi-meter. Het overige deel van de porievochtmonsters werd koel (4 °C) bewaard tot verdere analyse.

Verticale lichtprofielen van de vegetatie in de experimentele plots (% fotosynthetisch actieve straling t.o.v. een referentie-electrode boven de vegetatie) werden in augustus 2015 bepaald met een Accupar LP-80 ceptometer (Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA). Lichtprofielen werden ook bepaald in omliggende plots waarin niets was ingebracht (= "referentie"), teneinde een beeld te krijgen van de lichtprofielen van de "natuurlijke" omliggende vegetatie. Tenslotte werd bij elk veldbezoek de bodem-pH gemeten met behulp van een draagbare bodem-pH meter door middel van 5 willekeurig metingen per experimenteel plot. Deze metingen werden vervolgens gemiddeld per plot.

11.2.4 Chemische analyse

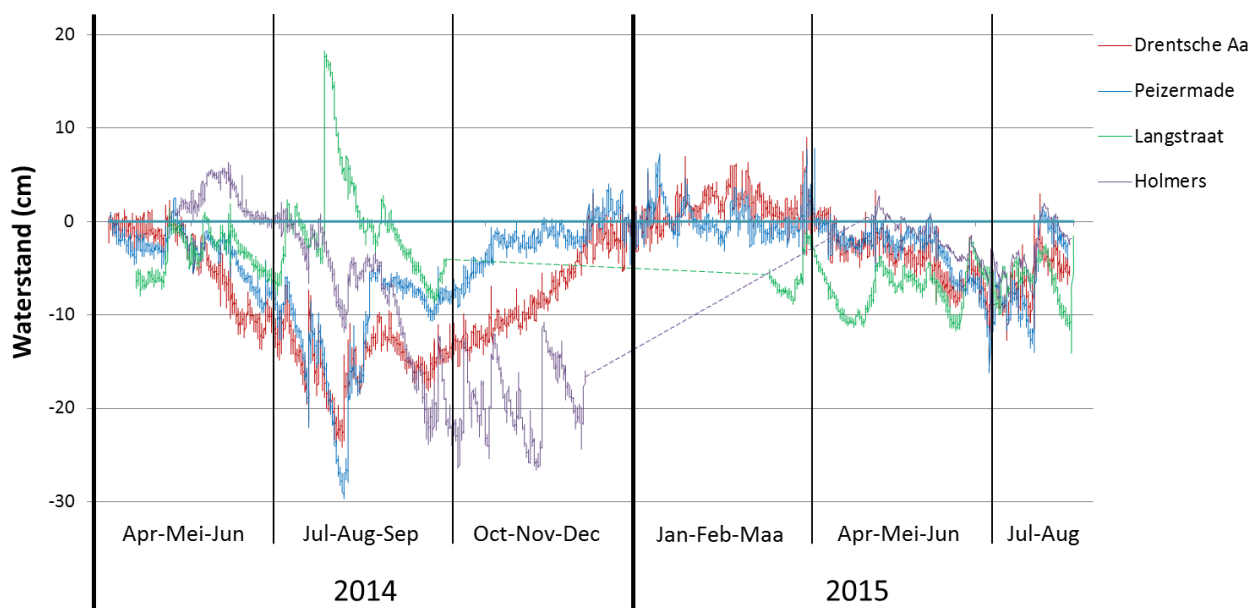
Totaal inorganisch koolstof (TIC) is in het lab bepaald op een Infrared Gas Analyzer (A BB Advance Optima). Concentraties NH_4^+ en NO_3^- werden bepaald op een Auto Analyzer systeem. Gefilterde porevocht-submonsters werden aangezuurd met 0.7 ml 65 % suprapuur HNO_3 per 100 ml monster en vervolgens geanalyseerd met ICP (IRIS Intrepid II). De volgende elementen werden bepaald: Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ , Fe_t , Mn_t , P_t , S_t , and Al_t .

11.3 Resultaten

11.3.1 Abiotiek

Waterstanden

De waterstanden in de verschillende studiegebieden fluctueerden (maximaal) tussen 18 cm boven en (minimaal) 30 cm onder maaiveld, met het grootste aantal meetpunten tussen 5 cm boven en 15 cm onder maaiveld (Figuur 67). Dit valt binnen de range die acceptabel is voor kleine-zeggengemeenschappen, waardoor overmatige stress door langdurige droogte of inundatie met enige zekerheid kan worden uitgesloten. Doorgaans gingen de waterstanden lichtjes omlaag gedurende het zomerseizoen, om weer te stijgen tot aan of boven maaiveld gedurende de winter en het vroege voorjaar. Alle plekken werden meerdere keren zwak geïnundeerd gedurende de studieperiode.

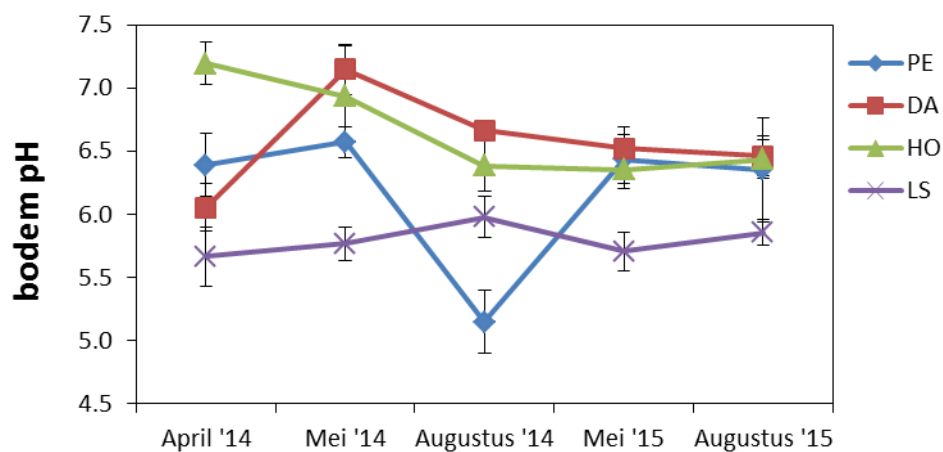


Figuur 67: Waterstanden in de vier studiegebieden gedurende de studieperiode. Ontbrekende data (gebieden HO en LS) zijn aangegeven met stippellijn.

Figure 67: Water levels at the four study sites throughout the study period. Missing data (sites HO and LS) are indicated with the dotted lines.

bodem pH

Gedurende het groeiseizoen schommelde de bodem-pH tussen 5.5 en 7.5 eenheden in alle gebieden, wat binnen de range valt waarin kleine zeggenvegetaties doorgaans worden aangetroffen. Een enkele uitschieter tot pH 5.0 is te zien in Peizermade (PE) in augustus 2014: deze pH daling was gekoppeld aan een droge zomer met lokaal wegzakende waterstanden en was van korte duur.



Figuur 68: Veranderingen in bodem-pH gedurende de groeiseizoenen van de onderzoeksperiode in de vier studiegebieden. Punten zijn gemiddelden $\pm$ standaardafwijking van de acht plots per gebied.

Figure 68: Evolution of soil pH throughout the experiment in each of the four study areas. Dots represent averages $\pm$ standard deviation of the eight plots per area.

Porievocht-chemie

Tabel 24 geeft een overzicht van de chemische parameters gemeten in het porievocht van de studiegebieden aan de start van het groeiseizoen in april 2014. Globaal valt op dat de concentraties opgelost anorganisch stikstof (nitraat (NO_3^-) en ammonium (NH_4^+)) relatief laag zijn in alle gebieden, wat wijst op een lage N-beschikbaarheid.

Een belangrijke kanttekening hierbij is wel dat N-concentraties in het porievocht zeer variabel kunnen zijn in de tijd, dergelijke (potentiële) variabiliteit is niet vast te stellen met een eenmalige meting. Voor opgelost fosfor (P_t) werden, ten opzichte van de andere locaties, verhoogde waarden gemeten in de ijzerrijke locatie PE ($41 \mu\text{mol L}^{-1}$). De basenrijkdom van het porievocht was relatief hoog voor alle locaties, met $\text{Ca}^{2+} > 1800 \mu\text{mol L}^{-1}$, $\text{Mg}^{2+} > 300 \mu\text{mol L}^{-1}$, $\text{Na}^+ > 400 \mu\text{mol L}^{-1}$ en $\text{K}^+ > 95 \mu\text{mol L}^{-1}$, wat binnen de range valt van ongestoorde basenrijke referentievenen in Polen. De relatief lage concentraties totaal opgelost zwavel ($S_t < 100 \mu\text{mol L}^{-1}$) suggereren dat vervuiling met zwavelverbindingen wellicht in mindere mate van belang is in de onderzochte gebieden. Echter, ook hier geldt een mogelijk sterk temporele (o.a. redox-gevoelige) variabiliteit.

Tabel 24: Chemische parameters (porievocht) van de vier onderzoekslocaties, gemeten in April 2014. Weergegeven zijn gemiddelden van de acht plots (1 mengmonster van 3 sub-monsters per plot) per locatie met standaardafwijking.

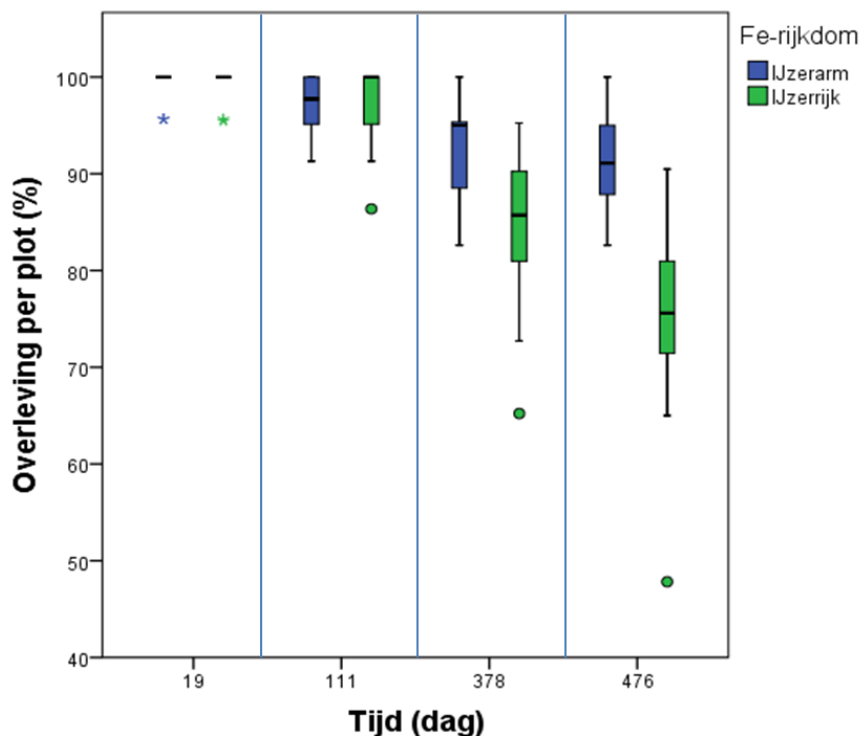
Table 24: Chemical parameters (pore water) of the four study areas, measured in April 2014. Data represent averages $\pm$ standard deviation of the eight plots per study area.

Parameter	Eenheid	PE		DA		HO		LS	
		Gem.	Stdev	Gem.	Stdev	Gem.	Stdev	Gem.	Stdev
Alkal.	meq	11.06	2.79	9.40	1.07	9.76	1.62	5.16	0.83
TIC		10064	2256	6357	869	8973	1248	6577	789
EGV		919	202	870	92	962	177	631	99
pH		6.34	0.08	6.47	0.03	6.70	0.05	6.25	0.03
NO_3^-		1.61	1.57	0.85	0.48	0.24	0.04	0.44	0.06
NH_4^+		80	58	55	41	29	23	104	24
Cl^-		197	67	563	29	610	82	1104	149
Al_t		9.3	1.7	4.8	0.7	0.8	0.2	5.3	1.0
Fe_t	$\mu\text{mol L}^{-1}$	3086	592	2858	483	331	99	180	56
Mn_t		57	23	32	13	23	9	20	6
Ca^{2+}		2853	683	1879	136	4436	964	2291	327
Na^+		417	46	633	49	614	40	1161	125
K^+		95	98	117	50	144	70	335	80
Mg^{2+}		307	97	344	51	487	105	545	89
P_t		41.2	29.3	2.9	1.4	5.8	4.3	1.9	0.6
S_t		78	15	25	6	25	4	49	8

11.3.2 Overleving

Overleving totaal

De initiële vestiging van de ingebrachte soorten (= eerste 19 dagen na start van het experiment) was zeer succesvol (Figuur 69): slechts 4 van de 680 ingebrachte plantjes en mosfragmenten waren binnen deze periode verdwenen of afgestorven. Hieruit kan veilig geconcludeerd worden dat de eigenlijke transplantatie geen negatieve invloed heeft gehad op de overleving. Aan het einde van het eerste groeiseizoen (Augustus 2014, $t = 111$), was de overleving nog steeds hoog (gemiddeld $> 90\%$ overleving per plot, Foto 21), met geen significante verschillen tussen de ijzerrijke en ijzerarme gebieden (Mann Whitney U-test, $p = 0.867$). Aangezien effecten van ijzertoxiciteit doorgaans zichtbaar zijn binnen een termijn van enkele weken, is het onwaarschijnlijk dat Fe-toxiciteit van direct belang is voor de overleving van de ingebrachte kenmerkende soorten. Vanaf het tweede groeiseizoen in 2015 ($t = 378$ en $t = 476$) lag de totale overleving significant lager in de ijzerrijke gebieden (Mann Whitney U-test, $p < 0.001$).



Figuur 69: Totale overleving van de ingebrachte planten met de tijd, uitgedrukt als het percentage overlevende individuen van zeggen + mossen per experimenteel 1x1 m plot. Plots van de twee ijzerarme (LS en HO, n -totaal = 16) en ijzerrijke (DA en PE, n -totaal = 16) gebieden zijn samengevoegd.

Figure 69: Total survival of the introduced plants (Sedges + bryophytes) throughout the experiment, expressed as percentage of surviving plants per 1x1 m experimental pot. Plots of the iron-poor (LS and HO, n -total = 16) and iron-rich (DA and PE, n -total = 16) study areas are pooled.

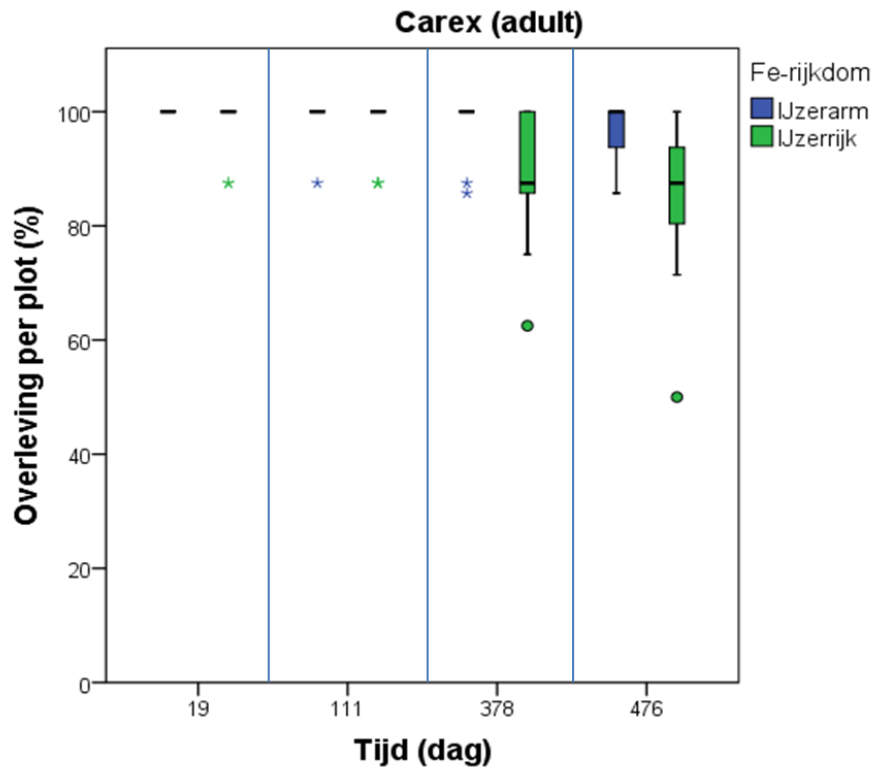


Foto 21: Carex davalliana, een van de vele soorten die zich succesvol heeft gevestigd gedurende de studieperiode.

Photo 21: Carex davalliana, one of the species that established successfully throughout the study period.

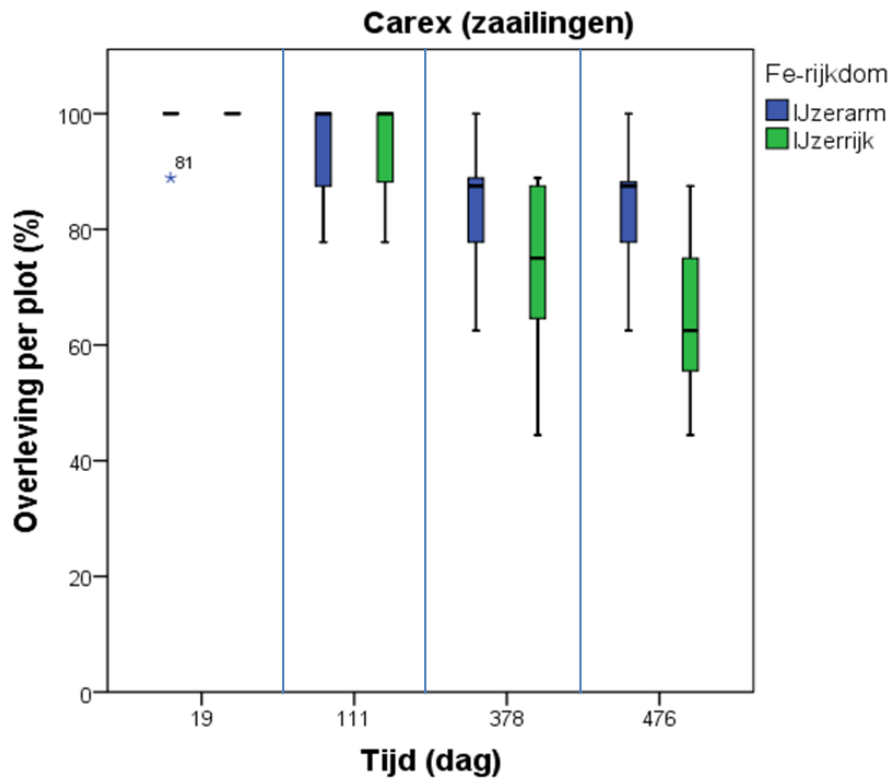
Overleving per groep

Wanneer de verschillende groepen (*Carex*-volwassen planten, *Carex*-zaailingen en mosfragmenten) uit elkaar worden gehaald (Figuur 70, Figuur 71 en Figuur 72 respectievelijk), dan blijft het patroon gehandhaafd met geen duidelijke verschillen in overleving tussen ijzerarme en ijzerrijke gebieden gedurende het eerste jaar ($t = 19$ en $t = 111$) en een lagere overleving in de ijzerrijke gebieden gedurende het tweede jaar ($t = 378$ en $t = 476$). Opvallend is de sterke achteruitgang bij de mossen in de ijzerrijke gebieden vanaf augustus 2015 ($t = 476$). Observaties uit het veld wijzen in de richting van overmatige competitie om licht in de ijzerrijke gebieden (Zie ook hoofdstuk 11.3.2).



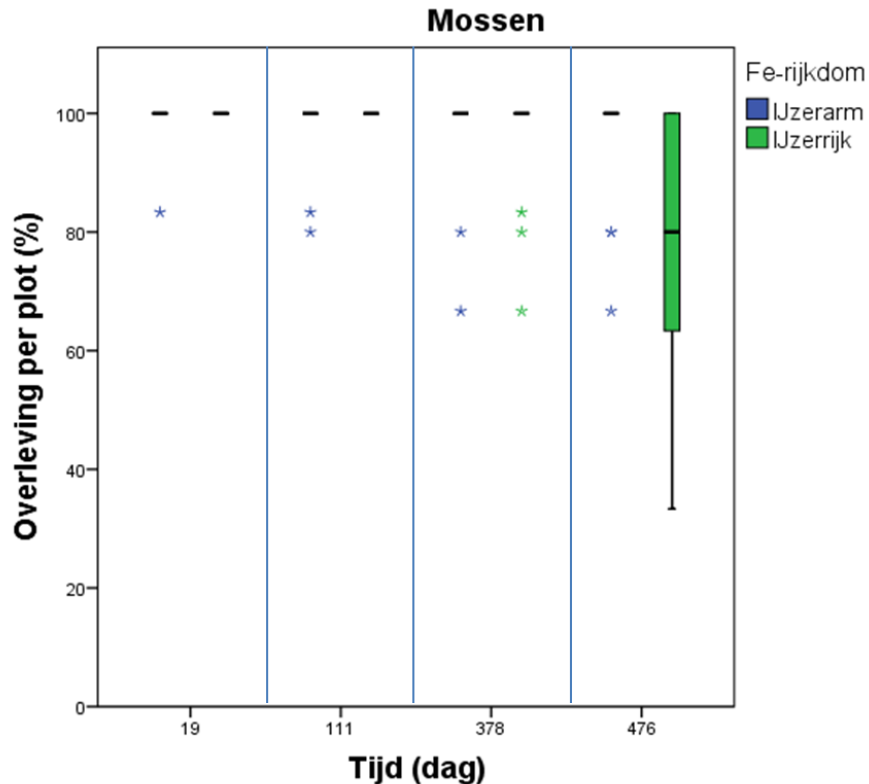
Figuur 70: Overleving van de ingebrachte volwassen *Carex*-planten met de tijd, uitgedrukt als het percentage overlevende individuen per experimenteel 1x1 m plot. Plots van de twee ijzerarme (LS en HO, n-totaal = 16) en ijzerrijke (DA en PE, n-totaal = 16) gebieden zijn samengevoegd.

Figure 70: Survival of the introduced adult sedges (*Carex* spp.) throughout the experiment, expressed as percentage of surviving plants per 1x1 m experimental pot. Plots of the iron-poor (LS and HO, n-total = 16) and iron-rich (DA and PE, n-total = 16) study areas are pooled.



Figuur 71: Overleving van de ingebrachte Carex-zaailingen met de tijd, uitgedrukt als het percentage overlevende individuen per experimenteel 1x1 m plot. Plots van de twee ijzerarme (LS en HO, n-totaal = 16) en ijzerrijke (DA en PE, n-totaal = 16) gebieden zijn samengevoegd.

Figure 71: Survival of the introduced seedlings (Carex spp) throughout the experiment, expressed as percentage of surviving plants per 1x1 m experimental pot. Plots of the iron-poor (LS and HO, n-total = 16) and iron-rich (DA and PE, n-total = 16) study areas are pooled.



Figuur 72: Overleving van de ingebrachte mosfragmenten met de tijd, uitgedrukt als het percentage overlevende mosmatjes per experimenteel 1x1 m plot. Plots van de twee ijzerarme (LS en HO, n-totaal = 16) en ijzerrijke (DA en PE, n-totaal = 16) gebieden zijn samengevoegd.

Figure 72: Survival of the introduced bryophytes throughout the experiment, expressed as percentage of surviving bryophyte-mats per 1x1 m experimental pot. Plots of the iron-poor (LS and HO, n-total = 16) and iron-rich (DA and PE, n-total = 16) study areas are pooled.

Overleving per soort

Overlevingspercentages na afloop van de onderzoeksperiode ($t = 476$) verschilden sterk per soort en per gebied (Tabel 25). Soorten die het lastig hadden op alle locaties waren met name *Carex chordorrhiza* en *Carex pulicaris*. Bij de mossen was er een sterke terugval te zien bij *Campylium stellatum* (Foto 22) en *Scorpidium scorpioides*, maar dan enkel in de ijzerrijke gebieden. Verder waren er ook soorten met 100% overleving in alle gebieden: *Carex diandra* en *Carex lasiocarpa* bij de zeggen en *Tomentypnum nitens* bij de mossen.

Tabel 25: Overlevingspercentages van de ingebrachte zeggen- en mossorten in augustus 2015 (t = 476 dagen) per gebied.

Table 25: Percentages of survival of the introduced sedge (*Carex spp.*) and bryophyte species of in August 2015 (t = 476 days) per study area.

Soort	% overleving per gebied			
	IJzerrijk		IJzerarm	
	DA	PE	HO	LS
<i>Carex appropinquata</i>	100	100	94	100
<i>Carex chordorrhiza</i>	17	50	71	67
<i>Carex davalliana</i>	81	88	88	100
<i>Carex diandra</i>	100	100	100	100
<i>Carex dioica</i>	44	73	75	100
<i>Carex flava</i>	75	100	100	100
<i>Carex lasiocarpa</i>	100	100	100	100
<i>Carex lepidocarpa</i>	100	94	100	100
<i>Carex limosa</i>	31	63	94	94
<i>Carex pulicaris</i>	31	44	56	56
<i>Calliergon giganteum</i>	100	100	100	88
<i>Campylium stellatum</i>	75	50	100	100
<i>Drepanocladus revolvens</i>	88	100	88	100
<i>Paludella squarrosa</i>	67	67	67	100
<i>Scorpidium scorpioides</i>	38	50	88	100
<i>Tomentypnum nitens</i>	100	100	100	100

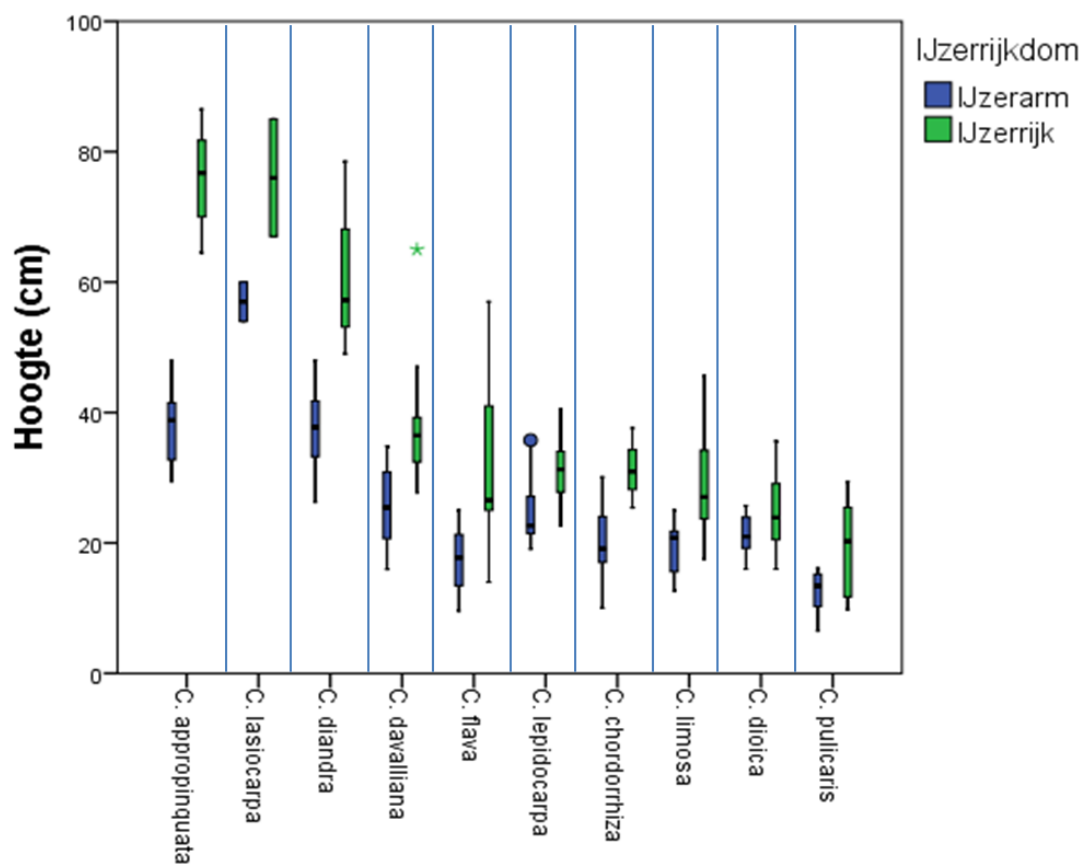


Foto 22: Graduele uitbreiding van *Campylium stellatum* in de Fe-arme locatie HO. Deze soort heeft het lastiger in de Fe-rijke locaties.

Photo 22: Gradual expansion of *Campylium stellatum* in the Fe-poor study site HO. This species is having trouble to survive and expand in the Fe-rich sites.

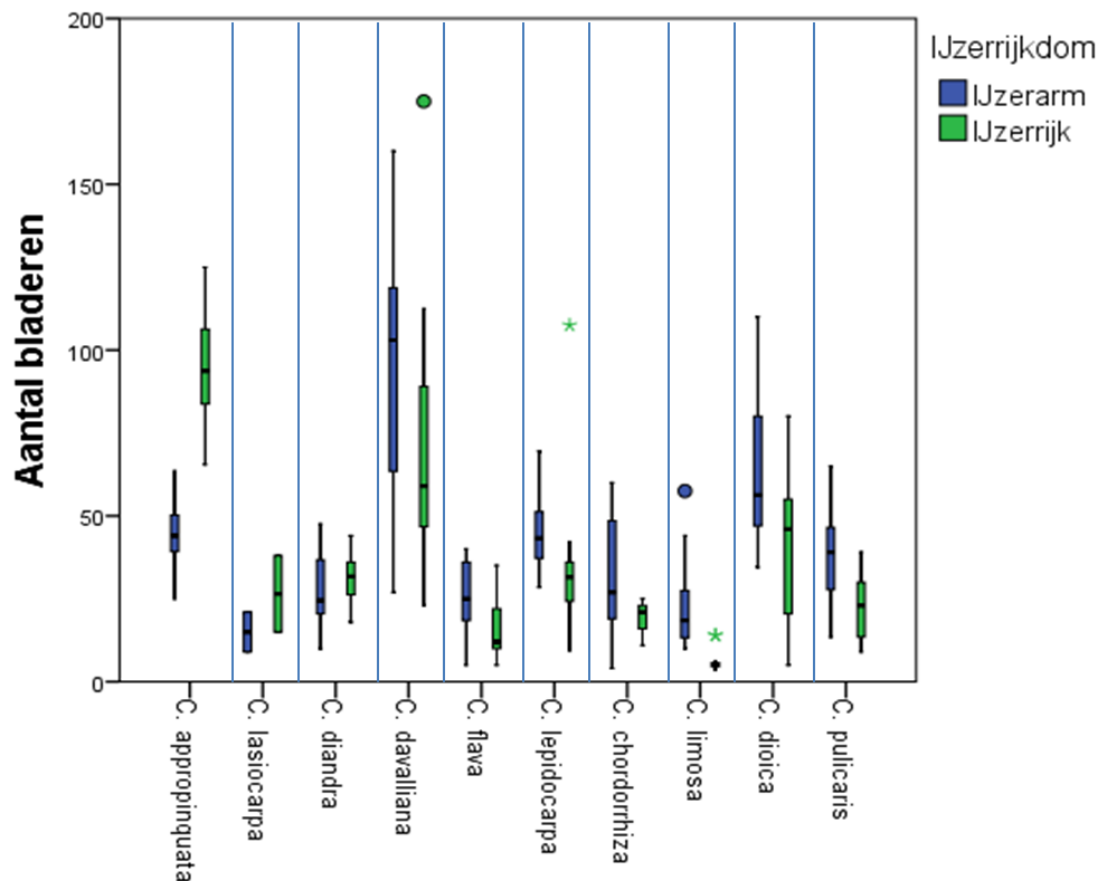
Vitaliteit

Naast overleving is ook de algehele vitaliteit van de plant van belang om een voorspelling te kunnen maken voor overleving op langere termijn. In Figuur 73 is te zien dat alle zeggensoorten in augustus 2015 ($t = 476$) gemiddeld een grotere hoogte hadden bereikt in de ijzerrijke gebieden dan in de ijzerarme gebieden. Het verschil in grootte is vooral opvallend voor de drie grootste en meest competitieve soorten: *Carex appropinquata*, *C. lasiocarpa* en *C. diandra*. Echter, wanneer ook het aantal bladeren in beschouwing wordt genomen (Figuur 74), zien we een omgekeerd patroon: met uitzondering van de twee meest competitieve soorten (*C. appropinquata* en *C. lasiocarpa*) hebben alle soorten beduidend minder bladeren kunnen aanmaken in de ijzerrijke gebieden. Deze patronen wijzen op sterke competitie om licht in de ijzerrijke gebieden, waarbij het noodzakelijk is om eerst de hoogte in te groeien alvorens kan worden geïnvesteerd in radiale uitbreiding (en dus extra bladbiomassa). Dergelijk groeipatroon suggereert dus dat de ijzerrijke standplaatsen mogelijk te productief zijn voor de minder competitieve soorten, die naar verwachting de volgende jaren zullen worden weggeconcentreerd onder invloed van natuurlijke selectie.



Figuur 73: Gemiddelde hoogtes van de (nog levende) ingebrachte *Carex*-soorten (zaailingen + volwassen planten) in augustus 2015 ($t = 476$). Data van de twee ijzerarme (LS en HO) en ijzerrijke (DA en PE) gebieden zijn samengevoegd.

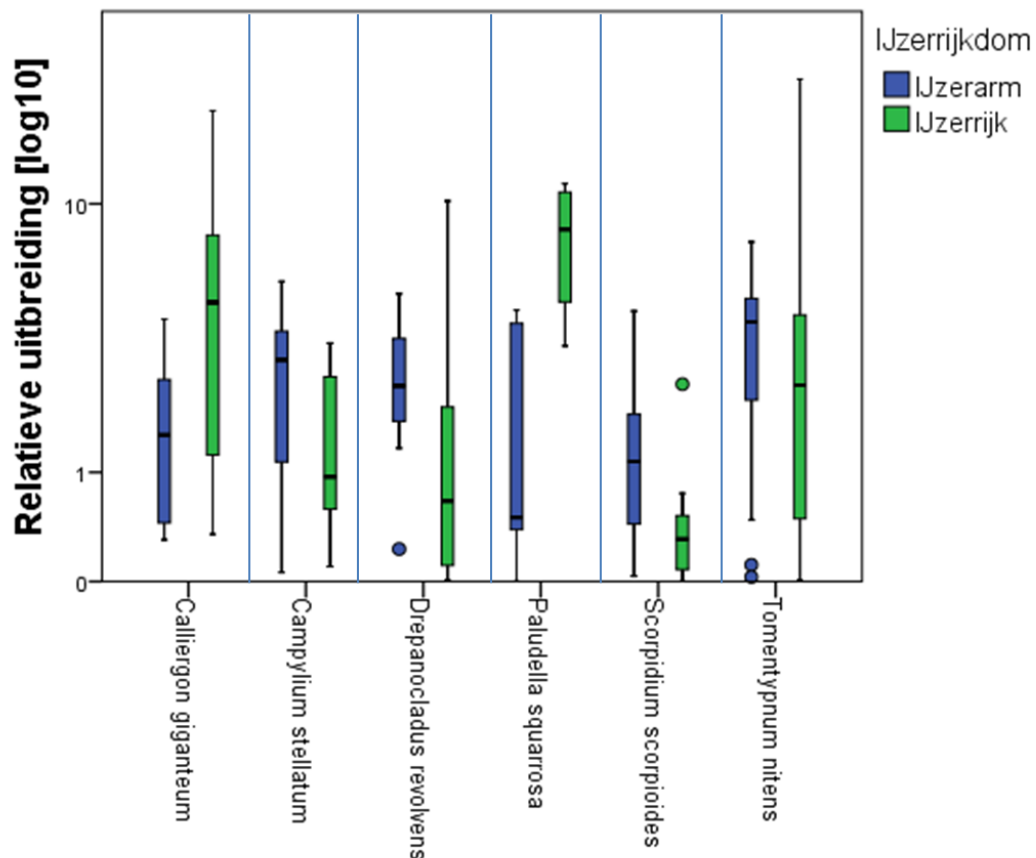
Figure 73: Average heights of the (surviving) species of *Carex* (seedlings + adult plants) in august 2015 ($t = 476$). Data of the two iron-poor (LS and HO) and two iron-rich (DA and PE) study areas are pooled.



Figuur 74: Gemiddeld aantal bladeren van de (nog levende) ingebrachte *Carex*-soorten (zaailingen + volwassen planten) in augustus 2015 ($t = 476$). Data van de twee ijzerarme (LS en HO) en ijzerrijke (DA en PE) gebieden zijn samengevoegd.

Figure 74: Average number of leaves of the (surviving) species of *Carex* (seedlings + adult plants) in august 2015 ($t = 476$). Data of the two iron-poor (LS and HO) and two iron-rich (DA and PE) study areas are pooled.

Bij de mossen die de onderzoeksperiode hebben overleefd is doorgaans een uitbreiding in oppervlakte waar te nemen, met uitzondering van *Scorpidium scorpioides* die nergens goed gedijt (Figuur 75). *Calliergon giganteum* en *Paludella squarrosa* (Foto 23) gedijen relatief beter in de ijzerrijke gebieden (Figuur 74), terwijl *Drepanocladus revolvens* maar ook *Scorpidium scorpioides* het dan weer relatief beter doen in de ijzerarme gebieden. De verschillen tussen de overige soorten zijn minder opvallend.



Figuur 75: Relatieve uitbreiding van de (nog levende) ingebrachte mossorten in augustus 2015 ($t = 476$) ten opzicht van April 2014 ($t = 0$). Relatieve uitbreiding is berekend als: $(\text{lengte mosfragment } t_{476} * \text{breedte mosfragment } t_{476}) / (\text{lengte mosfragment } t_0 * \text{breedte mosfragment } t_0)$, waarbij waarden >1 uitbreiding en waarden < 1 inkrimping indiceren. Data van de twee ijzerarme (LS en HO) en ijzerrijke (DA en PE) gebieden zijn samengevoegd.

Figure 75: Relative expansion of the (surviving) bryophyte species from April 2014 ($t = 0$) to august 2015 ($t = 476$). Relative expansion was calculated as: $(\text{length mosmat } t_{476} * \text{width mosmat } t_{476}) / (\text{length mosmat } t_0 * \text{width mosmat } t_0)$, in which values > 1 indicate expansion and values < 1 indicate a decrease in cover. Data of the two iron-poor (LS and HO) and two iron-rich (DA and PE) study areas are pooled.

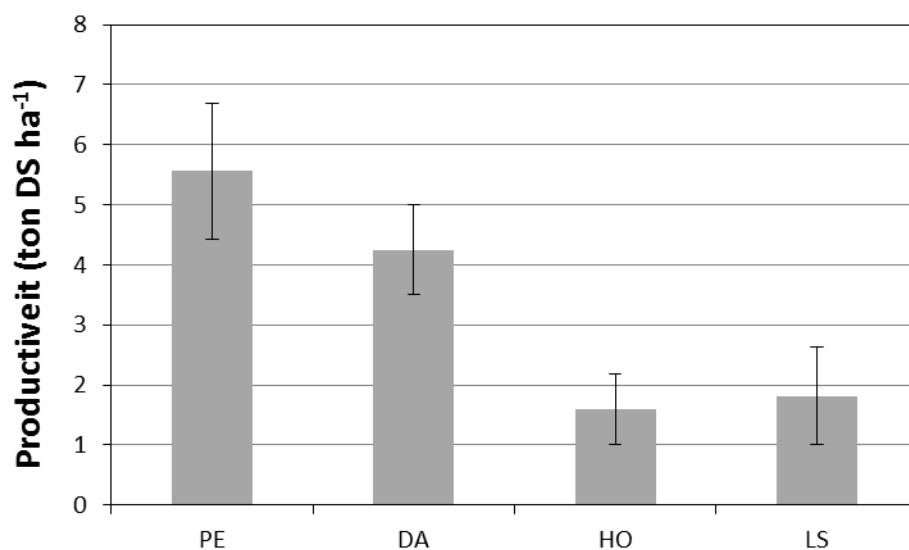


Foto 23: *Paludella squarrosa*, een zeer zeldzame soort die is uitgestorven in Nederland maar zich weet te handhaven in enkele van de experimentele plots.

Photo 23: The species *Paludella squarrosa* has gone extinct in the Netherlands, but is holding its ground in some of the plots after introduction.

Productiviteit en lichtprofielen

In Figuur 76 is te zien dat de twee ijzerrijke locaties (PE en DA) gekenmerkt worden door een productievere kruidlaag, wat wijst op een hogere nutriëntenbeschikbaarheid in het groeis seizoen. Deze bevindingen komen overeen met de eerdere observatie dat de ingebrachte *Carex*-planten groter worden in de Fe-rijke gebieden. Het is waarschijnlijk dat deze hogere nutriëntenbeschikbaarheid o.a. gekoppeld is aan de hogere Fe-gehalten (zie ook hoofdstukken 7 en 9).

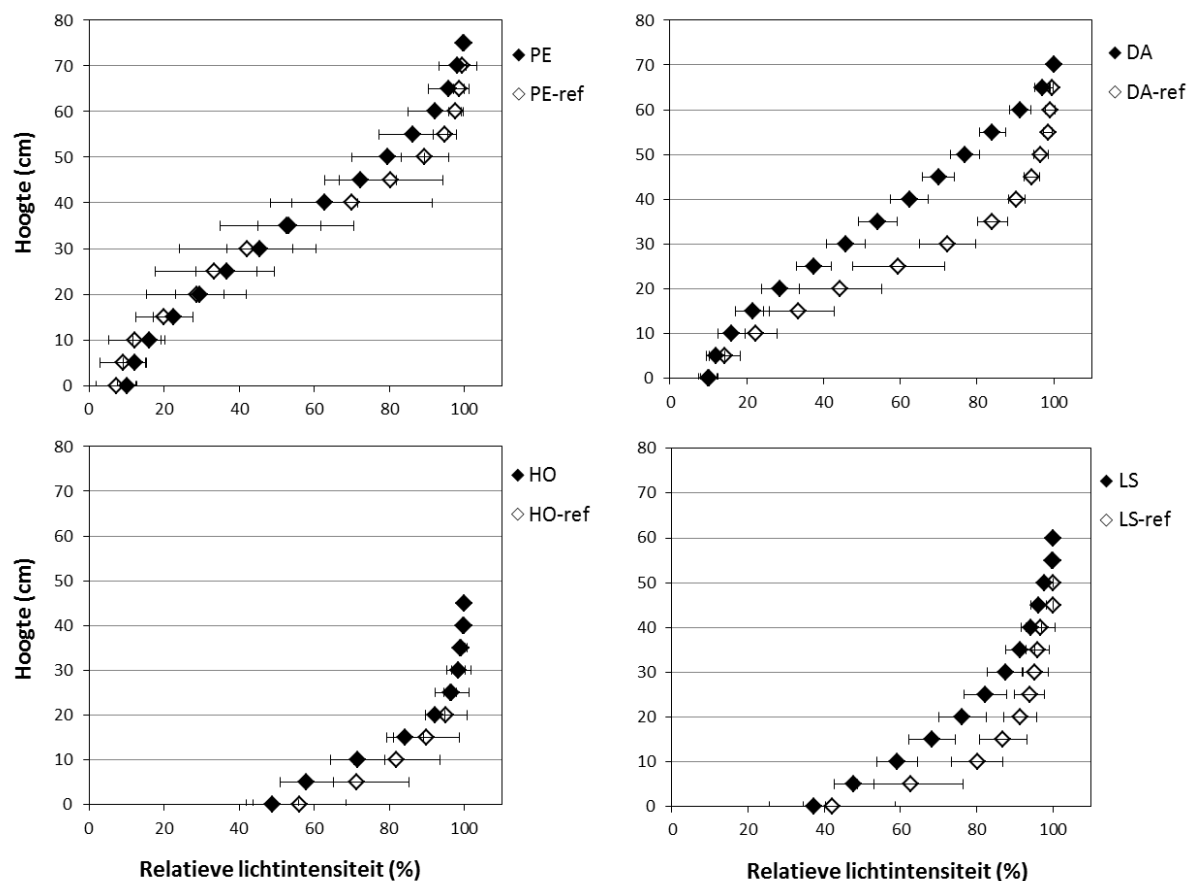


Figuur 76: Productiviteit van de kruidlaag in de vier onderzoeksgebieden, bepaald in de nabijheid van de experimentele plots. Productiviteit (in ton droge stof per ha) is

gemeten wanneer de vegetatie een maximale hoogte had bereikt (mid-augustus 2014 en 2015).

Figure 76: Productivity (peak standing crop) of the herb layer of the four study areas, determined in the direct vicinity of the experimental plots. Productivity was measured in August 2014 and 2015, and is expressed in ton dry matter per ha.

De hogere productiviteit van de ijzerrijke gebieden is ook zichtbaar in de lichtprofielen van de vegetatie die zijn bepaald in augustus 2015: zowel in PE alsook in DA bereikt minder dan 20% van de inkomende fotosynthetisch actieve straling (PAR) het maaiveld (Figuur 77). In de ijzerarme locaties daarentegen bereikt 35-60% van de PAR het maaiveld (Foto 24). Opvallend is ook de verminderde lichtbeschikbaarheid in de experimentele plots t.o.v. de referentieplots in de nabije omgeving (m.u.v. locatie PE). Allereerst betekent dit dat de plaatselijke vegetatie zich al na één jaar heeft hersteld aangezien het startpunt van de inbrengexperimenten een kale bodem was waarop de planten zijn ingeplant (met dus een veel hogere lichtinval dan de omringende vegetatie). Een verklaring voor dergelijk patroon kan zijn dat de experimentele plots zich ten tijde van bemonstering in een fase bevinden van, voor die locatie, overmatige competitie. In dat geval zouden de lichtprofielen van de experimentele plots na enkele jaren en na het verdwijnen van meerdere soorten weer moeten convergeren met deze van de omringende vegetatie. Een andere verklaring is dat de experimentele plots gekenmerkt worden door een hogere soortendiversiteit als gevolg van de introducties, waardoor meerdere niches kunnen worden ingenomen door een hoger aantal soorten. Dit leidt vervolgens tot een hogere productiviteit. Hoe dan ook is het zo dat de lichtprofielen van de locaties PE en DA niet meer binnen de lichtrijke range vallen die typisch is voor kleine-zeggen en slaamosvegetaties, wat het zeer waarschijnlijk maakt dat het geobserveerde verlies aan soorten in de ijzerrijke gebieden in de loop van 2015 rechtstreeks te wijten is aan overmatige concurrentie om licht. Van alle ingebrachte soorten, m.u.v. *Carex appropinquata* die het wel goed doet in de Fe-rijke locaties, is bekend dat ze weinig competitief zijn onder toenemende nutriëntenbeschikbaarheid.



*Figuur 77: Lichtprofielen van de vegetatie (augustus 2015) in de vier onderzoeksgebieden. De zwarte punten geven lichtprofielen in de experimentele plots weer, de witte punten geven lichtprofielen in de omliggende vegetatie weer (suffix "-ref"). Relatieve lichtintensiteit = fotosynthetisch actieve straling op een gegeven hoogte in de vegetatie / totaal inkomende fotosynthetisch actieve straling boven het vegetatiedek * 100.*

*Figure 77: Vertical light profiles of the vegetation (August 2015) of the four study areas. Black dots represent light profiles in the experimental plots, white dots represent light profiles in the surrounding vegetation (suffix "-ref"). Relative light intensity = photosynthetically active radiation at height X / total incoming photosynthetically active radiation above the vegetation canopy * 100.*



Foto 24: Bovenaanzicht van een experimenteel plot in de Fe-arme locatie "HO" (boven) en de ijzerrijke locatie "PE" (onder) aan het einde van het experiment ($t = 476$ d). Opvallend is de veel hogere productiviteit van de kruidlaag in de Fe-rijke locaties.

Photo 24: Top view of an experimental plot in the Fe-poor site "HO" (top) and the Fe-rich site "PE" (bottom) at the end of the experiment ($t = 476$ d). The Fe-rich site has a more productive herb layer.

11.4 Discussie

11.4.1 IJzertoxiciteit en kenmerkende soorten

Vanuit de wetenschappelijke literatuur is bekend dat planten, en dan voornamelijk zaailingen, doorgaans relatief snel (< enkele weken) reageren op negatieve effecten van Fe-toxiciteit (Snowden and Wheeler 1993). Als opgelost ijzer bij hoge concentraties ($> 1 \text{ mmol L}^{-1}$) inderdaad fytotoxisch is voor de ingebrachte soorten, dan betekent dit dat toxiciteitseffecten gedurende het eerste jaar na introductie zichtbaar hadden moeten worden. Zichtbare symptomen ten gevolge van Fe-toxiciteit zijn o.a. volledige sterfte van de plant, overmatige necrose van bladweefsel, of een algeheel sterk verminderde vitaliteit. Echter, een belangrijke voorwaarde voor het optreden van Fe-toxiciteit is een gereduceerd milieu (= hoge waterstanden) zodat ijzer ook effectief in oplossing gaat en kan worden opgenomen door de plant. Aangezien de waterstanden tijdens de eerste maand na de start van het inbrengexperiment (april-mei 2014) op alle plekken grotendeels rondom maaiveld lagen, en daarnaast ook zeer hoge waarden opgelost Fe werden gemeten in het porievocht van de Fe-rijke gebieden ($> 2.8 \text{ mmol L}^{-1}$), kunnen we aannemen dat aan de bovengenoemde voorwaarde was voldaan. Echter, de overleving van individuele planten en mossen was bijzonder hoog gedurende het eerste jaar (gemiddelde $> 90\%$) en was niet significant verschillend tussen Fe-rijke en Fe-arme venen. Gedurende het eerste jaar hebben we daarnaast ook nooit symptomen van necrose of verminderde vitaliteit waargenomen bij planten in de Fe-rijke gebieden. Deze constatering maken het dus onwaarschijnlijk dat ijzertoxiciteit een directe rol speelt voor de overleving van kenmerkende soorten van kleine zeggen en mossen: ze lijken dus wél Fe-tolerant te zijn.

11.4.2 Beschikbaarheid van nutriënten en licht

Vanaf het tweede onderzoeksjaar (2015) werd een relatief sterke achteruitgang geconstateerd van de zeggen en mossen in de Fe-rijke venen, en deze achteruitgang was significant sterker dan in de Fe-arme venen. Meerdere patronen wijzen erop dat lichtbeperking ten gevolge van een productieve kruidlaag hier een cruciale rol speelt. Terwijl concurrentie om licht gedurende het eerste jaar nog werd uitgeschakeld omdat de introducties werden uitgevoerd op een initieel kale bodem, was dit gedurende het tweede jaar niet meer het geval: de dichtheid van de kruidlaag had zich in het tweede jaar immers volledig hersteld. Dit werd bevestigd door een vergelijking van lichtprofielen in de vegetatie van de experimentele plots met lichtprofielen in de vegetatie van willekeurige plots uit de nabije omgeving: op alle locaties waren deze profielen vergelijkbaar. Tevens werd er geconstateerd dat de zeggen in de Fe-rijke locaties een ander groeipatroon hadden dan de zeggen in de Fe-arme locaties. In de Fe-rijke locaties groeiden de kleine zeggen voornamelijk de hoogte in ten koste van bladbiomassa, en in de Fe-arme locaties bleven deze zeggen betrekkelijk lager met een relatief grotere investering in bladbiomassa. Het eerste groeipatroon (hoog, weinig radiale bladvorming) suggereert sterke concurrentie om licht, en het is bekend dat kleine zeggen in dergelijke concurrentiestrijd op langere termijn het onderspit delven (Kotowski et al. 2006). Voor mossen is lichtconcurrentie doorgaans nog funester, aangezien zij door hun groeiwijze überhaupt niet kunnen concurreren om licht. Het feit dat lichtconcurrentie (wat rechtstreeks is gekoppeld aan het verdwijnen van kenmerkende soorten) met name in de Fe-rijke venen plaatsvindt, sluit aan bij voorgaande resultaten: overmatige lichtconcurrentie is een rechtstreeks gevolg van een hoge(re) nutriëntenrijkdom. De positieve correlatie tussen ijzer- en

fosforvoorraden in beekdalvenen (P-limitatie is onwaarschijnlijk in vernatte Fe-rijke venen) in combinatie met de positieve relatie tussen de ijzervoorraad en mineralisatie van organisch materiaal (redoxwiel waarbij ammonium wordt vrijgemaakt), kan leiden tot een algeheel hogere reactiviteit en productiviteit van gedegradeerde, vernatte ijzerrijke veenbodems. Dergelijke systemen lijken vaak simpelweg (te) productief voor de ontwikkeling van een mesotrafente kleine zeggen- en slaapmosvegetatie.

11.4.3 Overige knelpunten

Behalve hoge ijzerconcentraties en overmatige concurrentie om licht kunnen er nog andere potentiële knelpunten zijn voor de vestiging van kenmerkende soorten. De belangrijkste hierbij zijn (basische) kationbeschikbaarheid, pH en waterstanden. Hoewel de basenverzadiging van de verschillende bodems in dit deelonderzoek niet werd bepaald, vallen de concentraties basische kationen (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+) in het porievocht ruim binnen de te verwachten range van ongestoorde referentiesystemen. De bodem pH (gemeten in het veld) lag op alle plekken tussen 5 en 7, zodat sterke verzuring (wat funest is voor de doelsoorten) ook geen rol heeft gespeeld tijdens deze studie. Tenslotte bleven de grondwaterstanden in alle gebieden binnen een range die acceptabel is voor kleine zeggen- en slaapmosgemeenschappen: elk gebied werd minstens één keer per jaar (vaak) kortstondig enkele cm overstroomd, en grondwaterstanden zakten nooit verder uit dan 30 cm onder maaiveld. Gemiddeld fluctueerden de grondwaterstanden tussen 5 cm boven en 20 cm onder maaiveld.

11.4.4 Perspectief op lange termijn en mogelijkheden voor beheer

Het ligt voor de hand dat het succes van (her-)introducties op korte termijn geen garantie biedt voor succes op lange termijn. Het is dan ook waarschijnlijk dat er de volgende jaren nog grotere veranderingen plaats zullen vinden in de experimentele plots. Desondanks wordt uit dit deelonderzoek duidelijk dat er potentieel wel een grote winst te behalen valt met (gerichte) herintroducties van kenmerkende soorten, zowel voor vaatplanten als voor mossen. Hiermee sluit het huidige onderzoek wat betreft herintroductie ook aan bij onderzoek op minerale bodems. Dispersielimitatie lijkt voor veel (met name zeldzame rode lijst-) soorten een niet te onderschatten knelpunt. Veel kenmerkende soorten van kleine zeggen en slaapmossen zijn uitgestorven in Nederland, of, overleven in niet meer dan een handvol relictpopulaties. Dergelijke relictpopulaties hebben vaak ook nog problemen met hybridisatie, afname van vitaliteit en genetische drift, of het niet vormen van zaad of sporen. Met name voor kleine zeggen blijft het daarnaast nog de vraag via welk mechanisme ze zich nog (natuurlijk) zouden kunnen verspreiden, aangezien het zaad dat ze vormen relatief zwaar is en dit vereist doorgaans een verspreidingsvector zoals (vrij bewegend) oppervlaktewater of fauna. Beide laatste vectoren zijn sterk aan banden gelegd in het versnipperde en ingedijkte moderne landschap. Re-activatie vanuit een zaadbank is voor vaatplanten mogelijk een optie, maar is in de praktijk alleen maar relevant wanneer het systeem relatief kort geleden is gedegradéerd. Daarnaast bevinden de zaden zich waarschijnlijk grotendeels in de verdroogde en gedegradéerde toplaag.

Hoewel de ethische kant van herintroducties buiten de reikwijdte van deze studie valt, kan er wel een afwegingskader worden voorgesteld met minimale vereisten waaraan voldaan moet zijn voor herintroductie:

- De abiotische omstandigheden zijn hersteld (Grondwaterstand, basenrijkdom en pH zijn voldoende hoog. Nutriëntenbeschikbaarheid is voldoende laag).
- De te introduceren soorten kwamen vroeger voor in het gebied (studie van paleo-ecologie, historische vegetatiedata).

- De te introduceren soorten komen niet vanzelf terug (de termijn waarop dit dan zou moeten gebeuren is uiteraard discutabel), of dit is zeer onwaarschijnlijk (geen bronpopulatie in de nabijheid, geen zaadbank).
- Goede beargumentering voor de herkomst van het materiaal ter herintroductie (genetica, vitaliteit bronpopulatie,...)

12 Synthese

In onderstaande tekst worden de resultaten van het onderzoek naar het herstel van beekdalvenen samengevat en in een context gezet. Hierbij wordt gebruik gemaakt van de resultaten van de diverse deelonderzoeken.

12.1 IJzertoxiciteit

Onderzoeksvragen

- Welke hogere planten en mossoorten zijn gevoelig voor ijzertoxiciteit?
- Bij welke concentraties wordt ijzer toxisch?

Resultaten en interpretatie

Uit de literatuurstudie (Hoofdstuk 3) is gebleken dat gereduceerd ijzer (Fe^{2+}) al bij relatief lage concentraties ($15\text{--}100\ \mu\text{mol L}^{-1}$) in het porievocht differentiërend kan zijn voor het voorkomen van plantensoorten, en wellicht toxisch vanaf concentraties tussen $500\text{--}1000\ \mu\text{mol L}^{-1}$. Correlatief veldonderzoek laat daarnaast zien dat diverse karakteristieke slaamos- en kleine zeggensoorten van basenrijke trilveenvegetatie niet voorkomen onder hoge concentraties opgelost ijzer. Het betreft de zeggensoorten *Carex diandra*, *C. limosa*, *C. lepidocarpa*, *C. panicea* en de mossoorten *Calliergon giganteum*, *Campyllum stellatum*, *Fissidens adianthoides*, *Hamatocaulis vernicosus*, en *Limprichtia cossonii*. Mettrop (2015) vindt daarnaast dat ook *Scorpidium scorpioides* en *Scorpidium cossonii* beperkt zijn tot groeiplaatsen met zeer lage ijzerconcentraties in het porievocht (Mettrop 2015). *Hamatocaulis vernicosus* komt in die studie ook voor op plekken met iets hogere ijzerconcentraties. Een studie naar het voorkomen van *H. vernicosus* in Tsjechische venen leidde eveneens tot de conclusie dat deze soort het optimum heeft bij hogere ijzerconcentraties (Stechova et al. 2012). In vergelijking met de ijzerconcentraties in de ijzerrijke standplaatsen van de huidige studie zijn dergelijke standplaatsen echter nog steeds als zeer ijzerarm te classificeren.

De voor de hand liggende conclusie op basis van het literatuuronderzoek en de correlatieve veldstudie is dan dat kenmerkende trilveensoorten gevoelig zijn voor Fe-toxiciteit. Echter, of dit daadwerkelijk het geval is, is zeer de vraag. De korte termijn overleving (< 1 jaar) in het herintroductie-experiment is voor alle soorten erg hoog, ook in de ijzerrijke gebieden met concentraties van $> 2000\ \mu\text{mol L}^{-1}$ in het porievocht. Dit is zowel het geval voor soorten die geacht worden tolerant te zijn voor ijzer als voor soorten die als gevoelig voor ijzertoxiciteit worden ingeschat. Nader onderzoek suggereert dat kenmerkende soorten wellicht niet direct gevoelig zijn voor rechtstreekse effecten van ijzertoxiciteit, maar wellicht wél gevoelig zijn voor andere aan verhoogde ijzerconcentraties gecorreleerde factoren (zie hoofdstuk 12.3 en 12.6).

- 1) Het aantal experimentele studies naar directe Fe^{2+} toxiciteit is zeer beperkt voor soorten van beekdalvenen. Meer inzicht is nodig in de directe en indirecte effecten van ijzer, bij voorkeur met behulp van anaerobe bodems in een gecontroleerde labomgeving. Specifieke aandacht zou dan tevens moeten gaan naar de effecten van ijzer op pH en met ijzer gecorreleerde variabelen (met name P en NH_4^+). Dergelijke aan ijzer gekoppelde variabelen kunnen ook een sterk effect hebben op soortvoorkomen en -overleving.
- 2) Ten aanzien van de effecten van ijzer op de ontkieming is in het geheel nog geen informatie beschikbaar, en dit aspect werd ook niet meegenomen in dit onderzoek. Het is aanbevolen om deze aspecten nader te onderzoeken.

12.2 Chemische samenstelling van veenprofielen

Onderzoeks vraag

- Hebben ijzer, anorganisch stikstof, en anorganisch fosfaat in beekdalen met een ijzerrijke bodem alleen in de toplaag een hoog gehalte of ook dieper in het veenprofiel?

Resultaten en interpretatie

Twee processen lijken het ijzergehalte van bodem en porievocht in venen te bepalen. Allereerst is er de samenstelling van het toestromende grondwater. Zowel in de ongestoorde als de gedegradeerde venen is er een duidelijke scheiding tussen venen waar het toestromende grondwater ijzerarm is en venen waar dit relatief ijzerrijk is. Venen van de tweede groep hebben, in de lijn der verwachting, hogere ijzergehalten in de bodem dan die van de eerste groep. Dit geldt niet alleen voor de toplaag, maar ook voor de rest van het (diepere) veenprofiel. Een belangrijke kanttekening hierbij is wel dat het toestromende grondwater van de Fe-rijke venen nooit extreem ijzerrijk is, en dieper in het profiel worden nooit de extreem hoge Fe-concentraties gemeten zoals die kunnen voorkomen in de gedegradeerde toplaag. Daarnaast is het zo dat niet alleen ijzer accumuleert in dergelijke Fe-rijke venen: ze zijn over het algemeen ook rijker aan (aan ijzer geadsorbeerd) fosfor, en vertonen een hogere productiviteit dan systemen die gevoed worden door ijzer- en fosfaatarm grondwater.

Een proces dat een nog grotere invloed heeft dan de kwaliteit van het toestromende grondwater is de mate van degradatie van het veen. In sterk ontwaterde venen wordt een groot deel van de organische stof in de bovenste lagen afgebroken en uiteindelijk als CO_2 naar de atmosfeer afgevoerd. IJzer, daarentegen, wordt na ontwatering geoxideerd. De Fe-mineralen die hierbij worden gevormd zijn sterk immobiel. Daarnaast kan het ook zo zijn dat in ontwaterde venen grondwater via verdamping het profiel verlaat, waardoor gereduceerd ijzer naar boven wordt gestuwd en zo uiteindelijk als ijzerhydroxiden wordt vastgelegd in de geaëreerde toplaag. Daarbij leidt verdroging van veen tot inklinking van de toplaag, waardoor de bulkdichtheid van de bodem toeneemt en daarmee ook de (volumetrische) voorraden van ijzer. In ontwaterde ijzerrijke venen neemt daarom het ijzergehalte van de toplaag sterk toe ten opzichte van niet ontwaterde venen. Een zelfde accumulatie in de gedegradeerde toplaag is te zien voor de voorraden van N en P. Dergelijke accumulatie van nutriënten in de toplaag kan meerdere oorzaken hebben. Enerzijds leidt veenoxidatie tot mineralisatie en dus het vrijkomen van nutriënten, anderzijds vormen ijzer(hydr)oxiden een groot adsorptieoppervlak waardoor meer (P-)binding optreedt.

Tenslotte, hoewel niet nader bestudeerd in dit onderzoek, kan een verleden van bemesting ook dergelijk nutriëntprofiel veroorzaken of versterken.

In ontwaterde ijzerrijke venen neemt daarom het ijzergehalte in de toplaag sterk toe ten opzichte van de niet-ontwaterde situatie, en het ijzergehalte is duidelijk hoger dan in de diepere lagen van het profiel. Ook de voorraden N en P in de bodem zijn veel hoger in ontwaterde dan in niet-ontwaterde venen.

Kennislacunes

- 1) In het huidige onderzoek is in eerste instantie gekeken naar totaalvoorraden in het veenprofiel (met name Fe en P), en in mindere mate naar de vorm waarin deze voorraden voorkomen. In ongestoorde venen met permanent natte omstandigheden is het waarschijnlijk dat ijzer voornamelijk voorkomt als Fe(II)mineralen (vb sideriet (FeCO_3), vivianiet ($\text{Fe(II)}_3(\text{PO}_4)_2$)). In sterk gedegradeerde en ontwaterde venen verwachten we een afname van gereduceerde ijzermineralen en een toename van amorfe ijzer(hydr)oxiden. De effectieve beschikbaarheid van fosfor (voor planten) blijft in dit verband ook onduidelijk, en hangt steeds af van een combinatie van factoren (pH, redoxpotentiaal, concentraties van andere stoffen, structuur waarin P is gebonden of ingebouwd).

12.3 Chemische effecten van vernatting

Onderzoeks vraag

- Leidt vernatting van beekdalen met een ijzerarme bodem tot een betere uitgangssituatie voor veenherstel?

Resultaten en interpretatie

Na vernatting wordt driewaardig ijzer in veenbodems gereduceerd met organische stof als electrondonor. Hierbij wordt onder andere bicarbonaat gevormd waardoor de pH – licht- toeneemt. Vernatting leidt daarmee in eerste instantie tot verdere afbraak van het veen, met name in de ijzerrijke venen! Deze bevinding wordt verder gestaafd door de buitenproportioneel sterke mobilisatie van opgelost organisch koolstof (DOC) in het porievocht van de vernatte ijzerrijke venen. Wanneer waterstanden in de droge periode niet tot maaiveld reiken wordt dit ijzer door zuurstof weer geoxideerd, waarna het in de natte periode weer met behulp van organische stof wordt gereduceerd, etc. (het zgn. "ijzerwiel"). Bij fluctuerende waterstanden in voorheen ontwaterde venen is het daarom maar de vraag of er überhaupt sprake is van accumulatie van organische stof.

Verder is gebleken dat vernatting leidt tot de mobilisatie van fosfaat en minerale stikstof (vrijwel uitsluitend NH_4^+) in het porievocht, wat daarmee beschikbaar komt voor plantengroei. De hoeveelheid P die accumuleert in het porievocht is relatief beperkt, de hoeveelheid NH_4^+ neemt echter veel sterker toe (tot potentieel fytotoxische concentraties van $> 1 \text{ mmol L}^{-1}$), en dan vooral in de ijzerrijke veenkolommen. Ammonium komt hier wellicht vrij door anaerobe N-mineralisatie, wat rechtstreeks gekoppeld is aan de hierboven genoemde ijzerreductie en afbraak van veen na vernatting. Echter, dergelijke extreem hoge ammoniumconcentraties zijn nooit in het veld gemeten. Mogelijk wordt ammonium daar veel sneller uit het systeem gehaald, bijvoorbeeld via opname door planten of door uitspoeling (beiden eventueel gekoppeld aan nitrificatie in geoxideerde micro-milieus). Als ammonium na productie inderdaad snel door planten op wordt genomen, betekent dit dat deze weg een belangrijke N-bron kan zijn in Fe-rijke veensystemen (wat daarmee kan leiden tot een verhoogde biomassa-productie).

Bij vernatting van ontwaterde ijzerarme venen is er een kleinere toename in de hoeveelheid beschikbaar fosfaat, bicarbonaat en ammonium. De toename in productiviteit na vernatting blijft in ijzerarme venen dan ook naar verwachting meer bescheiden. Hier liggen dan ook de beste kansen voor de ontwikkeling van kleine zeggen-mos vegetaties.

Kennislacunes

- 1) De ontwikkelingen in de kolommen suggereren dat de concentratie P in het porievocht na een relatief korte tijd van enkele maanden niet meer toeneemt en zelfs afneemt. De reden voor deze afname is onduidelijk, en het is ook onduidelijk of een dergelijke trend zich doorzet over een (veel) langere tijdsperiode. Het is niet ondenkbaar dat langdurige reductie van de geoxideerde ijzerpool alsnog zal leiden tot grotere mobilisatie van P. Daarnaast zegt P-accumulatie in het porievocht weinig over de feitelijke P-beschikbaarheid voor planten, dat laatste is in het huidige onderzoek niet gemeten. Het is aannemelijk dat de aan ijzer gebonden P-fractie in (vernatte) venen wél beschikbaar is voor (bepaalde) planten.
- 2) De chemische effecten bij vernatting van ijzerrijke venen zorgen voor sterke anaerobe afbraak. Dit werpt de vraag op of en in hoeverre vernatte ijzerrijke venen weer netto veenvormend kunnen worden. Om deze kennislacune op te lossen zijn metingen nodig aan de gasuitwisseling in vernatte beekdalvenen.

12.4 Effecten van microtopografie

Onderzoeks vraag

- Draagt vorming van mosbulten in ijzerrijke veenbodems bij aan gunstiger hydrologische en biogeochemische condities voor kenmerkende plantensoorten van grondwatergevoede beekdalvenen?

Resultaten en interpretatie

In beekdalvenen met een meer uitgesproken microtopografie worden duidelijke bult-slenk gerelateerde verschillen in de chemie van het porievocht gemeten. Microtopografische verschillen in beekdalvenen zijn dus voldoende groot om grote ruimtelijke verschillen in chemie (o.a. pH, redox en basenverzadiging) te veroorzaken. Deze verschillen worden veroorzaakt door subtiele verschillen in stromingspatronen en vochtgehalten als gevolg van de maaiveldshoogteverschillen en verschillen in bodemfysische eigenschappen tussen bult en slenk. Bulten hebben o.a. lagere Fe^{2+} -concentraties, wellicht door de aanwezigheid van een diepere geoxideerde zone. Plantensoorten die gevoelig zijn voor Fe^{2+} zouden daardoor mogelijk minder te maken hebben negatieve effecten wanneer ze voornamelijk op deze bulten groeien. Veenvormende mossen hebben in bulten betere groeicondities door betere drainage waardoor gasdiffusie (CO_2 , O_2) minder wordt beperkt door waterfilms op de planten. Bovendien blijken bulten gunstige lichtcondities te verschaffen voor lichtminnende soorten zoals doelsoorten van slaamos-kleine zeggen vegetatie. Verder zijn pH en basenbeschikbaarheid meestal lager in de bulten, met uitzondering van K. Tenslotte kan meer structurele verzuring van bulten optreden als deze hydrologisch steeds meer geïsoleerd raken van basenrijk grondwater. Dit kan een risico vormen voor basenminnende plantensoorten.

Kennislacunes

- 1) Het is onduidelijk of ijzergevoelige soorten zich effectief ook vestigen op de bulten om te ontsnappen aan Fe-toxiciteit. Het is mogelijk dat deze Fe-gevoelige soorten niet per se de kenmerkende soorten van trilveenvegetaties zijn, maar wel algemenere ("drogere") soorten.
- 2) Het is niet goed bekend welke maatregelen bultvorming in laagveen stimuleren. Stoppen met maaibeheer is zondermeer een essentiële voorwaarde in mesotrofe venen (Aggenbach et al. 2014).

12.5 Effecten van afgraven van een gedegradeerde toplaag

Onderzoeksvragen

- Leidt afgraven van de toplaag die rijk is aan ijzer, stikstof en fosfaat tot een gunstiger ijzer- en nutriëntenhuishouding voor voedselarme trilvenen?
- Leidt afgraven van de toplaag tot het herstel van kleine zeggen- en slaapmosvegetatie?

Resultaten en Interpretatie

Een analyse van de beschikbare literatuur laat allereerst het gebrek aan gegevens zien. Geëvalueerde plag- en afgraafexperimenten in basenrijke laagvenen zijn uiterst schaars. Meestal is er daarnaast slechts alleen sprake van monitoring op korte termijn (< 5 jaar). Wellicht mede daardoor lijkt het effect van plaggen op de nutriëntenchemie sterk variabel te zijn. Verlaging van ijzer en nutriëntengehalten lijkt daarbij alleen op te treden wanneer het overgrote deel van de beschikbare nutriënten zich in de toplaag bevindt.

Het uitgevoerde veldonderzoek laat zien dat plaggen of afgraven van gedegradeerde veenbodems, waarbij een "verse" onderliggende veenbodem wordt blootgelegd, inderdaad leidt tot duidelijke verschillen tussen wel- en niet-afgegraven plots. De door afgraven blootgelegde veenlaag wordt doorgaans gekarakteriseerd door een lagere bulkdichtheid en kleinere voorraden aan P en NH_4^+ terwijl de hoeveelheid organische stof per gewichtseenheid en de C:N ratio hoger zijn, hetgeen duidt op een lagere N-beschikbaarheid. Poriëvochtconcentraties van NO_3^- en NH_4^+ zijn lager in de afgegraven delen, de concentraties van de basische kationen Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ en K^+ zijn daarentegen hoger, evenals de concentratie van HCO_3^- . De lagere nutriëntengehaltes leiden tot een lagere productiviteit waardoor de lichtbeschikbaarheid op de bodem toeneemt. Hierdoor worden de omstandigheden gunstiger voor schaduwmijdende hogere planten en mossen (vaak rode lijst-soorten). De bedekking van kenmerkende soorten was inderdaad toegenomen in de afgegraven plots, in elk geval binnen de studieduur van 3-18 jaren. Een multivariate analyse liet zien dat de grootste verschillen tussen wel- en niet-afgegraven delen gecorreleerd zijn met verschillen in grondwaterstanden (door afgraven wordt de bodem verlaagd, met vermatting als gevolg), op de voet gevolgd door de factoren hogere lichtbeschikbaarheid op de bodem, lagere poriëvochtconcentraties van NH_4^+ en hogere concentraties van basische kationen.

Kennislacunes

- 1) Het onderzoek naar het effect van afgraven is niet gecombineerd met gerichte herintroducties van kenmerkende soorten van kleine zeggen- en slaapmosvegetatie. Ondanks een relatieve toename van kenmerkende soorten in de afgegraven plots, ligt de fractie doelsoorten (= typische laagveen- + rode lijstsoorten) op alle plekken tussen 24-52 %. Het is onduidelijk of betere resultaten gehaald kunnen worden wanneer afgraven wordt gecombineerd met gerichte (her-)introducties via inbreng van zaden, maaisel, zaailingen of mosfragmenten. De positieve resultaten uit hoofdstuk 11, alsook de wetenschappelijke literatuur, suggereren dat dit wellicht wel het geval is.

12.6 Effecten van introductie van kenmerkende soorten

Onderzoeksvragen

- Draagt de introductie van kenmerkende zeggen- en mossoorten bij tot soortvestiging en een sneller herstel van kenmerkende vegetaties?

Resultaten en Interpretatie

In de bestaande literatuur bestaan zeer weinig publicaties waarin introducties van soorten van voedselarme kleine zeggen- en slaapmosvegetaties worden beschreven en geëvalueerd. De weinige studies die er zijn, betreffen vooral korte termijn evaluaties van introducties. Echter, de spaarzame experimentele studies in laagveenmoerassen en een groter aantal studies in natte schraallanden laten zien dat introductie van mossen en vaatplanten op de korter termijn (enkele jaren) vestiging van soorten kan opleveren. Er valt daarom potentieel veel winst te behalen met gerichte soortintroducties. Bij niet-succesvolle introducties liggen doorgaans ongeschikte abiotische condities aan de basis waaronder te lange inundatie, droogtestress in droge perioden en te weinig licht als gevolg van een hoge, dichte kruidlaag.

Het uitgevoerde veldexperiment waarbij een aantal karakteristieke soorten werden geïntroduceerd, laat zien dat de overlevingspercentages gemiddeld hoog zijn, zeker gedurende het eerste jaar (> 90%). Dergelijke resultaten suggereren heel sterk dat dispersie-limitatie een belangrijk knelpunt is en wijzen ook op de potentieel grote winst die gehaald kan worden met herintroducties. Zeker op korte termijn lijkt het mogelijk de biodiversiteit te vergroten door soorten te introduceren. Op middellange en lange termijn is dit sterk afhankelijk van de omstandigheden. Op korte termijn (1 jaar) is geen verschil in overleving van de ingebrachte soorten tussen Fe-arme en Fe-rijke locaties, althans onder de veldcondities op de introductiesites. Aangezien Fe-toxiciteit snel op zou moeten treden, lijkt Fe-toxiciteit minder relevant voor de doelsoorten. Op langere termijn (vanaf het 2^e jaar) is er een significant lagere overleving van de doelsoorten op Fe-rijke locaties. Tegelijkertijd is de productiviteit in Fe-rijke plekken veel hoger en daarmee de competitie tussen soorten om licht en nutriënten. Dat lichtbeperking een rol speelt in de Fe-rijke venen, werd inderdaad vastgesteld m.b.v. lichtmetingen gedurende het tweede groeiseizoen. Onder dergelijke omstandigheden zijn het vooral de middelgrote en grote zeggen die profiteren, terwijl kleine zeggen en vooral mossen het moeilijk hebben c.q. verdwijnen.

De introductie-experimenten sluiten aan bij de resultaten van de kolomexperimenten: vernatte Fe-rijke venen zijn doorgaans reactiever en productiever en daarmee in mindere mate geschikt voor het herstel van laagproductieve kleine zeggen- en slaapmosvegetaties. Herstel c.q. ontwikkeling van eutrofe moerassen lijkt hier een betere optie. Ook bestaat er een positieve correlatie tussen Fe en P, waarbij P na vernatting niet meer limiterend is en in ijzerrijke venen in grotere hoeveelheden beschikbaar komt en daarmee een relatief hogere productiviteit mogelijk maakt t.o.v. vernatte ijzerarme venen of ongestoorde referentievenen.

Kennislacunes

- 1) Het inbrengexperiment is slechts kort opgevolgd (2 jaar). Een belangrijke vraag is of de ontwikkelingen zich ook na de onderzoeksperiode van 2 jaar zullen voortzetten. Een langere opvolging van de plots is daarom

essentieel; naar verwachting zullen nog veel geïntroduceerde soorten gedurende de volgende jaren verdwijnen.

- 2) Voor de inbrengexperimenten is gebruik gemaakt van mosfragmenten, zaailingen en volwassen planten. Er zijn echter geen tests gedaan met zaden en sporen, en het is onduidelijk of kieming en/of zaadkwaliteit een knelpunt is. Het is in ieder geval zo dat natuurlijke relictpopulaties van bepaalde kleine zeggensoorten (vb. *C. dioica*, *C. pulicaris*) in Nederland zich in vernalle gebieden doorgaans nauwelijks of niet lijken uit te verbreiden.
- 3) Het is onduidelijk in hoeverre bestaande tapijten of bulten van mos kunnen dienen als een veiligere plaats/betere micromilieu voor in te brengen mossen.
- 4) Het effect van gerichte introducties van kenmerkende soorten op ecosysteem-functioneren blijft onbekend. Het is mogelijk dat bepaalde aan deze kenmerkende soorten gekoppelde eigenschappen omschakelingen veroorzaken, bijvoorbeeld veenvorming of immobilisatie van nutriënten door een relatief slechtere afbreekbaarheid van weefsel.

12.7 Slotconclusie

Het uitgevoerde onderzoek heeft laten zien dat sterke hydrogeochemische en fysische veranderingen in beekdalvenen ten gevolge van drainage een grote hypotheek leggen op de herstelbaarheid ervan. In hoeverre een gedegradeerd veen herstelbaar is, hangt onder andere af van de mate (intensiteit en duur) van degradatie en initiële ijzer- en fosforvoorraad. Onder weinig gestoorde omstandigheden is het opheffen van enkel drainage (door vernatting met minerotroof water) mogelijk al voldoende. Bij sterkere veraarding (en/of vroegere bemesting) moet – behalve vernatting – ook de gestoorde toplaag middels afgraven worden verwijderd. Daarbovenop zou de gerichte inbreng van doelsoorten overwogen kunnen worden.

Onder ijzerrijke omstandigheden lijkt herstel van een gedraineerd veen (nog) veel moeilijker. De vraag blijft of het überhaupt mogelijk is om laagproductieve omstandigheden te ontwikkelen in zeer ijzerrijke (ver)nalte venen. Van paleoecologische studies weten we dat dergelijke situaties ooit hebben bestaan, maar dat was in een landschap dat niet of in veel mindere mate was gedraineerd en waar dus naar verwachting ook geen sprake was van overmatige concentratie van ijzer en nutriënten in de toplaag. Duidelijk is dat in elk geval waterstanden en vooral waterregime een essentiële rol spelen, maar het uitgevoerde onderzoek suggereert nadrukkelijk dat bij voorkeur ook de sterk verstoorde toplaag moet worden verwijderd, eventueel in combinatie met het inbrengen van doelsoorten. Duidelijk is dat de korte termijn perspectieven voor het herstel van laagproductieve venen (gedomineerd door kleine zeggen en slaadmossen) veel beter zijn onder ijzerarme condities. Ook hier zijn stabiele hoge grondwaterstanden (aan maaiveld) van groot belang. Een alternatief doel in sterk gedegradeerde en veelal ijzerrijke venen kan dan de ontwikkeling van meer eutrofe moerassen zijn, gedomineerd door matig productieve (middel-)grote zeggenvegetaties. Dergelijke vegetaties kunnen ook veenvormend en zeker ook waardevol zijn. Verder is het zo dat bultvorming gestimuleerd zou moeten worden aangezien dit leidt tot een hogere mate van hydrochemische micro-variatie in het veen, wat belangrijk is voor niche-differentiatie.

Tenslotte mag niet vergeten worden dat beekdalveensystemen van nature enorm oude systemen zijn, die zich over de loop van honderden tot meestal duizenden jaren hebben ontwikkeld. Geduld, in termen van meerdere generaties, is waarschijnlijk een sleutelwoord.

13 Herstelstrategieën en beheer in beekdalvenen

Dit hoofdstuk betreft een synthese tenaanzien van de doorwerking van de resultaten op herstel- en beheerstrategieën. Praktische aanbevelingen voor omvorming tot en beheer van kleine zeggenvegetatie staan hierin centraal. Dit hoofdstuk richt zich echter niet op de praktische uitwerking van beheeringrepen in het veld, m.a.w. zullen er geen uitspraken gedaan worden over de manier waarop beheeringrepen precies moeten worden uitgevoerd (vb. hoe vernatten, hoe afgraven,...). Wél zullen in dit hoofdstuk persoonlijke bevindingen uit het veld (verkregen uit workshops, veldwerkplaatsen of veldwerk) en uit de literatuur worden meegenomen, teneinde de aanbevelingen zo goed mogelijk te onderbouwen.

Uit voorgaande hoofdstukken is duidelijk geworden dat het herstel van een veenvormende beekdaltrilveenvegetatie (met kleine zeggen en slaapmossen; habitatype H7140 O vergangs- en trilvenen) uiterst moeilijk is, en wellicht één van de grootste uitdagingen binnen het moderne natuurbeheer. Er is immers gebleken dat sterke hydrogeochemische en fysische veranderingen in beekdalvenen ten gevolge van drainage een grote hypotheek hebben gelegd op de herstelbaarheid ervan. Met name hoge ijzergehalten in de gedegradeerde toplaag lijken hierin bepalend, welke correleren met hoge fosfor- en anorganisch stikstofgehalten. Desondanks bestaan er actieve beheeringrepen die de kansen op succesvol herstel significant beïnvloeden: vernatten, afgraven toplaag, gerichte (her-)introducties, maaibeheer.

Deze beheeringrepen worden hieronder afzonderlijk kort besproken en vervolgens gekoppeld aan praktische aanbevelingen. Tenslotte is een keuze-diagram toegevoegd waarin de beheeringrepen nogmaals worden samenvat.

13.1 Vernatten

Vernatting van verdroogde veenbodems is altijd een cruciale stap om een omschakeling naar een veenvormend systeem te verkrijgen. Hoge waterstanden (aan maaiveld) zijn dan noodzakelijk. (Licht) verdroogde laagvenen, of venen waarvan de grondwaterstand gedurende de droge periode meerdere maanden wegzakt, kunnen daarom nooit veenvormend zijn (m.u.v. verzuurd *Sphagna*-veen dat regenwater vasthoudt). Dit heeft rechtstreeks te maken met de snelle afbraak van organisch materiaal onder vochtige maar zuurstofrijke omstandigheden. Blauw- of dottergraslanden (gekenmerkt door tijdelijk wegzakkende waterstanden) zijn om die reden bijvoorbeeld geen veenvormende systemen. Daarnaast is het huidige onderzoek gebleken dat zelfs in vernatte venen (anaerobe) veenafbraak plaats kan vinden, dit speelt dan met name in venen waar alternatieve electronacceptoren niet limiterend zijn (vb. driewaardig ijzer in ijzerrijke venen). Echter, het is mogelijk dat dergelijke effecten van anaerobe veenafbraak tijdelijk zijn aangezien het "ijzerwiel" (zie hoofdstuk 12.3) in theorie enkel actief is onder fluctuerende waterstanden. Dit geeft tevens aan dat niet alleen hoge waterstanden (aan maaiveld), maar ook stabiele waterstanden cruciaal zijn.

Daarnaast is het ene water het andere niet. Met andere woorden, het is goed bekend dat de meeste kenmerkende soorten van beekdaltrilvenen (o.a. kleine

zeggen en slaapmossen) enkel duurzaam kunnen voorkomen onder een voldoende hoge basenbeschikbaarheid en pH ($> 5.5 - 6$). In de praktijk betekent dit vernatting met lithoclien grondwater. Vernatting in combinatie met een sterke wegzijging van regenwater leidt op den duur tot verzuring, en daarmee ook tot het verdwijnen van basenminnende soorten. Ondiepe begreppeling is in het verleden regelmatig toegepast om basenarm regenwater af te voeren van maaiveld, maar werkt altijd contraproductief omdat (1) het leidt tot versterkte wegzijging van regenwater in de delen tussen de greppel, (2) het leidt tot te lage grondwaterstanden voor veenvormende ecosystemen, (3) in de uitvoeringspraktijk greppels vaak veel te diep worden aangelegd of opgeschoond. Tenslotte is het belangrijk dat grondwater na vernatting voldoende "beweegt" (= kwelflux en afvoer over maaiveld) en niet stagneert in een depressie: stagnerend water gaat vaak gepaard met (interne) eutrofiëring.

Kort samengevat voldoet een beekdalveen na vernatting idealiter aan de volgende voorwaarden:

- Vernatting met lithoclien, maar voedselarm, grondwater (pH > 5.5)
- Grondwaterstand het hele jaar hoog (aan maaiveld) en stabiel (geen of beperkte (< 10 cm) fluctuatie). Zowel langdurige ($>$ enkele weken) diepe verdroging als langdurige diepe inundatie is niet wenselijk.
- Grondwater is "beweeglijk", d.w.z. voldoende kwelflux met afvoer over maaiveld (geen stagnatie). Het neerslagoverschot stroomt in een dunne laag over maaiveld af. In geval van een microtopografie van bulten en slenken stroomt het wateroverschot via de slenken weg.

13.2 Afgraven gedegradeerde toplaag

Afgraven van een veraarde veenlaag is geen algemene ingreep in het Nederlandse natuurbeheer, ondanks het feit dat deze ingreep veelvuldig wordt toegepast op minerale, met nutriënten verrijkte bodems. Omdat de fysische en hydrogeochemische eigenschappen van de bovenste toplaag onomkeerbaar veranderen ten gevolge van langdurige drainage, kan het weghalen van dergelijke veraarde veenlaag wel mooie resultaten opleveren. Dat laatste is ook uit het huidige onderzoek gebleken. Desondanks zou deze ingreep steeds met de nodige terughoudendheid moeten gebeuren; de volgende risico's zijn immers steeds aan afgraven verbonden:

- Afvoer potentiële zaadbank (en huidige vegetatie)
- Creatie van langdurige, diepe inundatie of zelfs permanent open water op plek van afgraven
- Negatieve, drainerende effecten op nabijgelegen percelen
- Compactie van onderliggende veenbodem door gebruik zware graafmachines (dit kan uiteraard voorkomen worden door het gebruik van juiste technieken)

Het spreekt voor zich dat afgraven steeds moet worden voorafgegaan door een veldstudie waarin de dikte van de af te graven toplaag wordt bepaald.

Op basis van de in dit rapport voorgestelde data, is een eenvoudige vuistregel om veenbodems met een totaal Fe-gehalte van $> 200 \text{ mmol Fe kg}^{-1}$ te verwijderen. Hiermee wordt tevens de bulk van (Fe-gebonden) P-voorraad afgevoerd (richtlijn $< 5 \text{ mmol P}_{\text{totaal}} \text{ L}^{-1}$ bodem). Voor het gros van de sterk gedegradeerde beekdalvenen

betekent dit het afgraven van enkele dm's veenbodem, maar in de Fe-rijke venen betekent dit vaak meerdere dm's of zelfs het complete veenprofiel. In Fe-rijke venen kan daarom de keuze gemaakt worden om minder diep af te graven (richtlijn $< 10 \text{ mmol P}_{\text{totaal}} \text{ L}^{-1}$ bodem). Het weggraven van het volledige veenprofiel tot op minerale bodem kan (vegetatiekundig) ook een potentieel interessante optie zijn, maar dan duurt het honderden jaren voor een nieuwe veenlaag zich heeft ontwikkeld. Men kan dan niet meer spreken over een beekdalveen. Tevens dient zo'n rigoureuze ingreep geen belemmering te vormen voor natuurherstel op schaal van het hele beekdallandschap en aangrenzende plateaus.

Na afgraven voldoet een beekdalveen idealiter aan de volgende voorwaarden:

- Bulk (anorganisch) fosforvoorraad is verwijderd (richtlijn $< 10 \text{ mmol P}_{\text{totaal}} \text{ L}^{-1}$ bodem, bij voorkeur $< 5 \text{ mmol P}_{\text{totaal}} \text{ L}^{-1}$ bodem)
- Lithoclien grondwater aan maaiveld, geen langdurige waterstagnatie in depressies, bij voorkeur is afstroming van het wateroverschot over maaiveld mogelijk
- Stijghoogten van de zandondergrond reiken aan of tot boven het nieuwe maaiveld

Tenslotte kan het afgegraven materiaal eventueel gebruikt worden voor het dempen van ontwatering.

13.3 (Her-)introductions

Gerichte (her-)introductions van kenmerkende of soorten zijn enkel zinvol wanneer aan de primaire voorwaarde van abiotisch herstel is voldaan. Uit dit rapport blijkt dat kenmerkende soorten mossen en kleine zeggen zich effectief kunnen vestigen na introductie in vernatte venen, maar het blijft onduidelijk of dit succes zich verder zal zetten op lange termijn, en of de geïntroduceerde soorten zich ook zullen uitbreiden. Deze resultaten geven wel aan dat dispersielimitatie mogelijk een belangrijk knelpunt is. Abiotisch herstel omvat minimaal de voorwaarden van (stabiele) vernatting met voedselarm lithoclien grondwater (gekoppeld aan een pH tussen, idealiter, 5.5 en 8 voor de meeste soorten) en een voldoende lage nutriëntenvoorraad in de toplaag. Het is in dit kader niet per se noodzakelijk om dure bodemanalysen uit te laten voeren om de nutriëntenvorraden, en daarmee ook de slaagkansen voor een succesvolle herintroductie, in te schatten. Het is immers bekend dat natuurlijke kleine zeggenvegetaties gekenmerkt worden door een lage primaire productie en dus een hoge lichtbeschikbaarheid (Kotowski and van Diggelen 2004, Kotowski et al. 2006), wat in beekdalvenen altijd correleert met een lage nutriëntenbeschikbaarheid. Hoewel kenmerkende soorten vaak prima wat hogere nutriëntenconcentraties kunnen hanteren, zijn ze onder dergelijke omstandigheden echter weinig concurrentiekrachtig t.o.v. snelgroeiende eutrafente soorten, waardoor ze op langere termijn zullen verdwijnen. Lichtbeschikbaarheid (fotosynthetisch actieve straling) aan maaiveld ligt in kleine zeggenvegetaties doorgaans boven 30-40% van het invallende licht (Kotowski and van Diggelen 2004); uit Figuur 63 is af te leiden dat dit overeen komt met een bovengrondse (kruid-)biomassa van maximaal 3-4 ton droge stof ha^{-1} . Wanneer de biomassa van de kruidlaag wordt bepaald aan het einde van het primaire groeiseizoen (eind augustus) (= "peak standing crop"), dan kan deze eenvoudige maat gebruikt worden om de geschiktheid voor introductie te beoordelen.

Aan de volgende abiotische voorwaarden moet minimaal voldaan zijn alvorens (her-)introductions worden overwogen:

- Lithoclien grondwater treedt uit aan maaiveld, bodem-pH zwak zuur tot basisch (5.5-8).

- Relatief voedselarme omstandigheden: vuistregel = productie kruidlaag < 3-4 ton droge stof ha⁻¹ jaar⁻¹.

Naast introductie in bestaande laagproductieve vegetatie kan introductie ook worden uitgevoerd op plagplekken. Uit de literatuur is bekend dat (her-)introducties de grootste kans van slagen hebben wanneer ze gecombineerd worden met afgraven van de toplaag. Dit is omdat de bestaande vegetatie dan wordt "gereset", waardoor de nieuw ingebrachte soorten een betere vestigingskans krijgen door het tijdelijk ontbreken van directe concurrentie gedurende de vestigingsfase. Dat betekent dat wanneer (her-)introducties overwogen worden, ze in de praktijk altijd best rechtstreeks gekoppeld worden aan eventueel afgraven. Verder kan een introductie op diverse manieren worden uitgevoerd, d.w.z. door selectief uitzaaien, het gebruik van "vervulde" maaibalken of strooiseloverdracht vanuit een brongebied, of het gericht uitplanten van zorgvuldig opgekweekte planten of mosfragmenten (zoals in deze studie). De effectiviteit van de diverse maatregelen is in dit onderzoek niet aan bod gekomen, maar gericht opkweken zal vaak praktisch noodzakelijk blijken omwille van de grote zeldzaamheid van de meeste kenmerkende soorten (gebrek aan voldoende grote bronpopulaties) alsook hun ecologische strategie (productie van weinig en relatief zwaar zaad in het geval van kleine zeggeng).

Tenslotte is er in dit rapport geen onderzoek verricht naar de ethische en genetische kant van herintroducties. Deze overwegingen zouden in de toekomst nader moeten worden uitgewerkt.

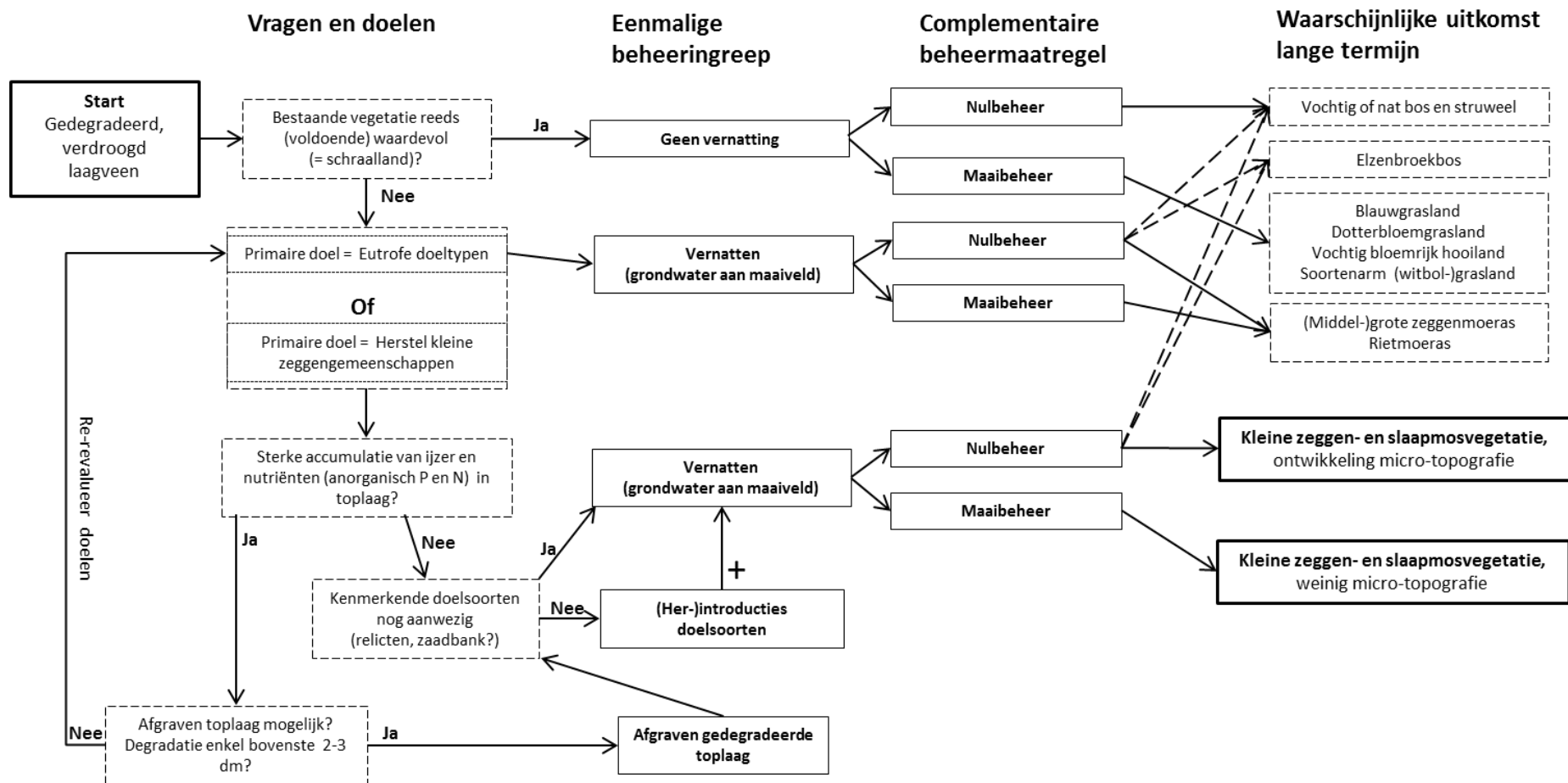
13.4 Aanvullende beheermaatregelen

De voorgaande beheeringrepen zijn in principe eenmalige ingrepen teneinde goede randvoorwaarden voor beekdalveenherstel te creëren. Daarnaast kunnen eventueel complementaire en terugkomende beheermaatregelen worden uitgevoerd. De meest gangbare complementaire maatregelen zijn begrazing, maaien (en afvoeren) of nulbeheer (niets doen). Begrazing is sowieso een nadelige maatregel in beekdalvenen als gevolg van sterke bodembeschadiging door betreding. Begrazing is dus niet gewenst. De meeste beekdalvenen in Nederland staan momenteel onder een maaibeheer, waarbij doorgaans 1x per jaar wordt gemaaid en afgevoerd. Belangrijk is om te beseffen dat beekdalvenen in theorie 100% natuurlijke systemen zijn die gedurende duizenden jaren een (half-)open vegetatie zonder enige vorm van (maai)beheer hebben gehad. Maaibeheer in een veen moet daarom altijd met het nodige scepticisme geëvalueerd worden. Echter, een vaak aangehaald argument voor maaibeheer door terreinbeheerders is dat een veen zonder maaibeheer snel zal evolueren naar nat bos (wilg, els). Opslag van bomen en struiken in vernatte beekdalvenen zonder maaibeheer is zeer variabel (geen tot veel). Naast nabijheid van zaadbronnen speelt vermoedelijk het waterstandsregime daarin een rol. Bij aanwezigheid van elzen en wilgen in de nabijheid zal de zaadval groter zijn. In venen met een te lage grondwaterstand lijkt de kans op opslag ook groter te zijn. Naast maaibeheer kan opslag ook onder controle worden gehouden met gericht handmatig beheer. Van belang is ook dat natuurlijke beekdalveensystemen niet altijd volledig boomvrij zijn. Wel is het zo dat een ongestoord grondwatergevoed veen een (half-)open karakter blijft behouden en bomen door de geringe draagkracht van het veen niet groot en vitaal kunnen worden. Het effect van wel of niet maaien in beekdalvenen is uitvoerig besproken in het OBN-rapport "Effecten van maaibeheer op kleine zeggengmoerassen in beekdalen" (Aagenaar et al. 2014). Uit die studie is gebleken dat de microtopografie (bult-slenk structuur) in ongestoorde en langdurig niet-gemaaide venen zich beter heeft ontwikkeld dan in venen met een frequent maaibeheer. Aangezien uit de huidige studie is gebleken dat een grote variatie in microtopografie ook leidt tot een grote variatie in hydrochemie (en dus een grotere

variatie aan mogelijke niches), kan dat belangrijke consequenties hebben voor het wel of niet voorkomen van (doel-)soorten in frequent gemaaide venen. Echter, uit de OBN-studie naar het effect van maaien is ook gebleken dat de lichtbeschikbaarheid globaal hoger wordt wanneer sterk gedegradeerde venen wel worden gemaaid. Dit betekent dat in sterk gedegradeerde venen met een nutriëntrijkere toplaag, licht sneller limiterend zal worden voor kenmerkende soorten wanneer niet wordt gemaaid. Daarnaast leidt overmatige lichtbeperking tot een lagere mosbedekking, waardoor bultvorming door mossen weer minder snel zal optreden. Bij een overmatig productieve kruidlaag ($> 3-4$ ton droge stof ha^{-1} jaar $^{-1}$) geldt dus dat wél maaien mogelijk betere resultaten oplevert.

13.5 Herstelopties samengevat

Bovenstaande beheermaatregelen worden samengevat in een vereenvoudigd keuze-diagram (Figuur 78). In dit diagram wordt een onderscheid gemaakt tussen twee primaire doelen: enerzijds het herstel van eutrofe vegetatietypen, en anderzijds het herstel van mesotrofe kleine zeggen- en slaapmosvegetaties. Tenslotte wordt ook aangegeven in welke richting (vegetatie) een beekdalveen waarschijnlijk zal evolueren bij verschillende ingrepen. Bij niet vernatten in een sterk verdroogde situatie zal sterke afbraak van het veen voortschrijden en treedt verdere verlaging van het maaiveld op. Wat betreft vegetatie levert dit doorgaans soortenarme graslanden of bos/struwelen op. Het niet ingrijpen in sterk verdroogde beekdalvenen is daarom een niet duurzame oplossing.



Figuur 78: Keuze-diagram met beheermaatregelen voor het herstel van kleine zeggenvegetaties

Figure 78: Flowchart with management strategies for the restoration of small sedge vegetation

14 Literatuur

- Abbott, M. B., J. C. Bathurst, J. A. Cunge, P. E. O'Connell, and J. Rasmussen. 1986. An introduction to the European Hydrological System — Systeme Hydrologique Europeen, "SHE", 1: History and philosophy of a physically-based, distributed modelling system. *Journal of Hydrology* 87:45-59.
- Aggenbach, C. J. S., R. van Diggelen, A. P. Grootjans, H. H. Kleef, L. P. M. Lamers, and A. J. P. Smolders. 2010. Pilotstudie herstel veenvormende zeggenbegroeiingen in beekdalen. Den Haag.
- 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, and R. Van Diggelen. 2013a. Do high iron concentrations in rewetted rich fens hamper restoration? *Preslia* 85:405-420.
- Aggenbach, C. J. S., R. C. M. Verdonschot, H. H. de Vries, D. Groenendijk, J. P. Dijkstra, and R. van Diggelen. 2014. Effecten van maaibeheer op kleine zeggenmoerassen in beekdalen. *Boschap, bedrijfschap voor bos en natuur*. Den Haag.
- Antheunisse, A. M., W. C. E. P. Verberk, J. M. Schouwenaars, J. Limpens, and J. T. A. Verhoeven. 2008. Preadvies laagveen- en zeekleilandschap. Ede.
- Antoine, M., M. Javaux, and C. Bielders. 2009. What indicators can capture runoff-relevant connectivity properties of the micro-topography at the plotscale? *Advances in Water Resources* 32:1297-1310.
- Appelo, C. A. J. and D. Postma. 2005. *Geochemistry, groundwater and pollution*, CRC Press, Amsterdam.
- Appels, W. M., P. W. Bogaart, and S. E. A. T. M. van der Zee. 2011. Influence of spatial variations of microtopography and infiltration on surface runoff and field scale hydrological connectivity. *Advances in Water Resources* 34:303-313.
- Armstrong, J., R. E. Jones, and W. Armstrong. 2006. Rhizome phyllosphere oxygenation in *Phragmites* and other species in relation to redox potential, convective gas flow, submergence and aeration pathways. *New Phytologist* 172:719-731.
- Audebert, A. and K. L. Sahrawat. 2000. Mechanisms for iron toxicity tolerance in lowland rice. *Journal of Plant Nutrition* 23:1877-1885.
- Barendregt, A., B. Beltman, E. Schouwenberg, and G. v. Wirdum. 2004. Effectgerichte maatregelen tegen verdroging, verzuring en stikstofdepositie op trilvenen (Noord-Holland, Utrecht en Noordwest-Overijssel). Ede.
- Bartholomeus, R. P., J. P. M. Witte, P. M. Van Bodegom, J. C. Van Dam, and R. Aerts. 2008. Critical soil conditions for oxygen stress to plant roots: substituting the Feddes-function by a process-based model. *Journal of Hydrology* 360:147-165.
- Batty, L. C. and P. L. Younger. 2003. Effects of external iron concentration upon seedling growth and uptake of Fe and phosphate by the common reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex. Steudel. *Annals of Botany* 92:801-806.
- Begg, C. B. M., G. J. D. Kirk, A. F. Mackenzie, and H. U. Neue. 1994. Root-induced iron oxidation and pH changes in the lowland rice rhizosphere. *New Phytologist* 128:469-477.
- Bekker, R. M., G. L. Verweij, R. E. N. Smith, R. Reine, J. P. Bakker, and S. Schneider. 1997. Soil seed banks in European grasslands: does land use affect regeneration perspectives? *Journal of Applied Ecology* 34:1293-1310.
- Beltman, B. and A. Barendregt. 2007. Herstelmaatregelen in verzuurde schraallanden in laag-Nederland. *De levende natuur* 108:87-92.
- Belyea, L. R. and R. S. Clymo. 2001. Feedback control of the rate of peat formation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268:1315-1321.

- Beven, K. and J. Freer. 2001. Equifinality, data assimilation, and uncertainty estimation in mechanistic modelling of complex environmental systems using the GLUE methodology. *Journal of Hydrology* 249:11-29.
- Beven, K., R. Lamb, P. Quinn, R. Romanowicz, and J. Freer. 1995. Topmodel. Pages 627-668 in V. P. Singh, editor. *Computer models of watershed hydrology*. Water Resources Publications Colorado, USA.
- Beven, K. J. 2002. *Rainfall-runoff modelling, the primer*. Wiley, Chichester, U.K.
- Bierkens, M. F. P. and B. J. J. M. van den Hurk. 2007. Groundwater convergence as a possible mechanism for multi-year persistence in rainfall. *Geophysical Research Letters* 34:L02402.
- Boelter, D. H. 1969. Physical Properties of Peats as Related to Degree of Decomposition. *Soil Science Society of America Journal* 33:606-609.
- Boeye, D. and B. Verhagen. 1997. Plaggen in een beekbegeleidend laagveen. *De levende natuur* 98:273-277.
- Booij, A. H. 1986. IJzeroer in Drenthe: Ontstaan, voorkomen, winning en gebruik. *Nieuwe Drentse volksalmanak* 103:67-74.
- Børshiem, K. Y., B. E. Christensen, and T. J. Painter. 2001. Preservation of fish by embedment in Sphagnum moss, peat or holocellulose: experimental proof of the oxopolysaccharidic nature of the preservative substance and of its antimicrobial and tanning action. *Innovative Food Science & Emerging Technologies* 2:63-74.
- Bouma, J. 1990. Hoofdstuk 10: Stroming van water. in W. P. Locher and H. de Bakker, editors. *Bodemkunde van Nederland*. Malmberg, Den Bosch.
- Bragazza, L., R. Alber, and R. Gerdol. 1998. Seasonal chemistry of pore water in hummocks and hollows in a poor mire in the southern Alps (Italy). *Wetlands* 18:320-328.
- Bragazza, L. and R. Gerdol. 1999. Hydrology, groundwater chemistry and peat chemistry in relation to habitat conditions in a mire on the South – eastern Alps of Italy. *Plant Ecology* 144:243-256.
- Branfireun, B. 2004. Does microtopography influence subsurface pore-water chemistry? Implications for the study of methylmercury in peatlands. *Wetlands* 24:207-211.
- Bruland, G. L. and C. J. Richardson. 2005. Hydrologic, Edaphic, and Vegetative Responses to Microtopographic Reestablishment in a Restored Wetland. *Restoration Ecology* 13:515-523.
- Burny, J. 1999. Bijdrage tot de historische ecologie van de Limburgse kempen (1910-1950). Publicaties van het Natuurhistorisch genootschap XLII, Maastricht.
- Chason, D. B. and D. I. Siegel. 1986. Hydraulic Conductivity and Related Physical Properties of Peat, Lost River Peatland, Northern Minnesota. *Soil Science* 142:91-99.
- Chimner, R. A. 2011. Restoring sedges and mosses into frost heaving iron fens, San Juan Mountains, Colorado. *Mires and peat* 8:1-9.
- Christensen, K. K., F. O. Andersen, and H. S. Jensen. 1997. Comparison of iron, manganese, and phosphorus retention in freshwater littoral sediment with growth of *Littorella uniflora* and benthic microalgae. *Biogeochemistry* 38:149-171.
- Cirkel, D. G., J. P. M. Witte, P. M. van Bodegom, J. J. Nijp, and S. E. A. T. M. van der Zee. 2012. The influence of spatiotemporal variability and adaptations to hypoxia on empirical relationships between soil acidity and vegetation. *Ecohydrology*:n/a-n/a.
- Cirkel, D. G., J. P. M. Witte, and 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* 385:132-142.
- Clement, J. C., J. Shrestha, J. G. Ehrenfeld, and P. R. Jaffe. 2005. Ammonium oxidation coupled to dissimilatory reduction of iron under anaerobic conditions in wetland soils. *Soil Biology & Biochemistry* 37:2323-2328.
- Cobbaert, D., L. Rochefort, and J. S. Price. 2004. Experimental restoration of a fen plant community after peat mining. *Applied Vegetation Science* 7:209-220.
- Darboux, F., P. Davy, C. Gascuel-Oudoux, and C. Huang. 2002. Evolution of soil surface roughness and flowpath connectivity in overland flow experiments. *CATENA* 46:125-139.

- Darboux, F. and C.-h. Huang. 2003. An Instantaneous-Profile Laser Scanner to Measure Soil Surface Microtopography. *Soil Science Society of America Journal* 67:92-99.
- Decleer, K., D. Bonte, and R. van Diggelen. 2013. The hemiparasite *Pedicularis palustris*: 'Ecosystem engineer' for fen-meadow restoration. *Journal for Nature Conservation* 21:65-71.
- Dekker, S. C., A. Barendregt, M. C. Bootsma, and P. P. Schot. 2005. Modelling hydrological management for the restoration of acidified floating fens. *Hydrological Processes* 19:3973-3984.
- Deng, H., Z. H. Ye, and M. H. Wong. 2009. Lead, zinc and iron (Fe(2+)) tolerances in wetland plants and relation to root anatomy and spatial pattern of ROL. *Environmental and Experimental Botany* 65:353-362.
- Dijkstra, J. P., H. Backx, M. Schoenmaekers, J. E. van der Heide, W. Opdekamp & R. van Diggelen. 2009. Experimentele monitoring: niet maaien in moerasdelen van de Drentse Aa. Tussenrapportage gegevens Vegetatie en Maaiveldhoogte voor het jaar 2009. Rapportnummer: ECOBE 10-R001JD, Onderzoeksgroep Ecosysteembeheer Universiteit Antwerpen, Antwerpen.
- Dunne, T. and R. D. Black. 1970. An Experimental Investigation of Runoff Production in Permeable Soils. *Water Resources Research* 6:478-490.
- Eldridge, D. J., M. Westoby, and K. G. Holbrook. 1991. Soil-surface characteristics, microtopography and proximity to mature shrubs: effects on survival of several cohorts of *Atropa vesicaria* seedlings. *The Journal of Ecology*:357-364.
- Emerson, D., J. V. Weiss, and J. P. Megonigal. 1999. Iron-oxidizing bacteria are associated with ferric hydroxide precipitates (Fe-plaque) on the roots of wetland plants. *Applied and Environmental Microbiology* 65:2758-2761.
- Eppinga, M. B., P. C. de Ruiter, M. J. Wassen, and M. Rietkerk. 2009. Nutrients and hydrology indicate the driving mechanisms of peatland surface patterning. *The American Naturalist* 173:803-818.
- Evasdotter, L. 2011. Restoration of a rich fen by topsoil removal. MSc thesis. Uppsala university.
- Fageria, N. K. and N. A. Rabelo. 1987. Tolerance of Rice Cultivars to Iron Toxicity. *Journal of Plant Nutrition* 10:653-661.
- Fenner, N., R. Williams, H. Toberman, S. Hughes, B. Reynolds, and C. Freeman. 2011. Decomposition 'hotspots' in a rewetted peatland: implications for water quality and carbon cycling. *Hydrobiologia* 674:51-66.
- Fiedler, F. R. and J. A. Ramirez. 2000. A numerical method for simulating discontinuous shallow flow over an infiltrating surface. *International Journal for Numerical Methods in Fluids* 32:219-239.
- Foy, C. D., R. L. Chaney, and M. C. White. 1978. Physiology of Metal Toxicity in Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 29:511-566.
- Fraser, L. H. and E. B. Madson. 2008. The interacting effects of herbivore exclosures and seed addition in a wet meadow. *Oikos* 117:1057-1063.
- Frei, S., K. H. Knorr, S. Peiffer, and J. H. Fleckenstein. 2012. Surface micro-topography causes hot spots of biogeochemical activity in wetland systems: A virtual modeling experiment. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 117.
- Frei, S., G. Lischheid, and J. H. Fleckenstein. 2010. Effects of micro-topography on surface-subsurface exchange and runoff generation in a virtual riparian wetland — A modeling study. *Advances in Water Resources* 33:1388-1401.
- Fritsch, M. 2012. Vegetationsökologische Untersuchungen zum Management und zur Restitution von Feuchtgrünland. PhD thesis. Technischen Universität Darmstadt, Darmstadt.
- Glaser, P. H., B. C. S. Hansen, D. I. Siegel, A. S. Reeve, and P. J. Morin. 2004. Rates, pathways and drivers for peatland development in the Hudson Bay Lowlands, northern Ontario, Canada. *Journal of Ecology* 92:1036-1053.
- Glime, J. M. 2007. Bryophyte ecology, vol 1. Physiological ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.
- Glime, J. M., R. G. Wetzel, and B. J. Kennedy. 1982. The Effects of Bryophytes on Succession from Alkaline Marsh to Sphagnum Bog. *American Midland Naturalist* 108:209-223.

- Gnatowski, T., J. Szatyłowicz, T. Brandyk, and C. Kechavarzi. 2010. Hydraulic properties of fen peat soils in Poland. *Geoderma* 154:188-195.
- Grab, S. 2005. Aspects of the geomorphology, genesis and environmental significance of earth hummocks (thufur, pounus): miniature cryogenic mounds. *Progress in physical geography* 29:139-155.
- Graf, M. D. and L. Rochefort. 2008. Techniques for restoring fen vegetation on cut-away peatlands in North America. *Applied Vegetation Science* 11:521-528.
- Graf, M. D. and L. Rochefort. 2010. Moss regeneration for fen restoration: Field and greenhouse experiments. *Restoration Ecology* 18:121-130.
- Grootjans, A. P., E. B. Adema, and F. H. Everts. 2004. Effectgerichte maatregelen tegen verdroging, verzuring en stikstofdepositie in boezemlanden en beekdalen (Friesland en Drenthe). Ede.
- Hajek, M., M. Horsak, P. Hajkova, and D. Dite. 2006. Habitat diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardise fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 8:97-114.
- Hayward, P. M. and R. S. Clymo. 1982. Profiles of Water Content and Pore Size in Sphagnum and Peat, and their Relation to Peat Bog Ecology. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 215:299-325.
- Hedberg, P. and W. Kotowski. 2010. New nature by sowing? The current state of species introduction in grassland restoration, and the road ahead. *Journal for Nature Conservation* 18:304-308.
- Hedberg, P., W. Kotowski, P. Saetre, K. Mälson, H. Rydin, and S. Sundberg. 2012. Vegetation recovery after multiple-site experimental fen restorations. *Biological Conservation* 147:60-67.
- Hedenas, L. and P. Eldenas. 2007. Cryptic speciation, habitat differentiation, and geography in *Hamatocaulis vernicosus* (Calliergonaceae, Bryophyta). *Plant Systematics and Evolution* 268:131-145.
- Hemond, H. F. 1980. Biogeochemistry of Thoreau's Bog, Concord, Massachusetts. *Ecological Monographs* 50:507-526.
- Hennekens, S. M., N. A. C. Smits, and J. H. J. Schaminée. 2010. SynBioSys Nederland. Alterra, Wageningen.
- Hinsinger, P., A. G. Bengough, D. Vetterlein, and I. M. Young. 2009. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil* 321:117-152.
- Holden, J. and T. P. Burt. 2003. Hydraulic conductivity in upland blanket peat: measurement and variability. *Hydrological Processes* 17:1227-1237.
- Holzel, N. and N. Otte. 2003. Restoration of a species-rich flood meadow by topsoil removal and diaspore transfer with plant material. *Applied Vegetation Science* 6:131-140.
- Honnay, O. and H. Jacquemyn. 2007. Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* 21:823-831.
- Ingram, H. A. P. 1978. SOIL LAYERS IN MIRES: FUNCTION AND TERMINOLOGY. *Journal of Soil Science* 29:224-227.
- Ingram, H. A. P. 1983. Hydrology. Pages 67-158 in A. J. P. Gore, editor. *Ecosystems of the World, Volume 4A, Mires: Swamp, Bog, Fen, and Moor, General Studies*. Elsevier, New York, USA.
- Isselstein, J., J. R. B. Tallowin, and R. E. N. Smith. 2002. Factors affecting seed germination and seedling establishment of fen-meadow species. *Restoration Ecology* 10:173-184.
- Ivanov, K. E. 1981. Water movement in mirelands. Academic press, London.
- Jansen, A. J. M., R. M. Bekker, R. Bobbink, J. H. Bouwman, R. Loeb, H. van Dobben, G. A. van Duinen, and M. F. Wallis de Vries. 2010. De effectiviteit van de regeling Effectgerichte Maatregelen (EGM) voor Rode-lijstsoorten. Ede.
- Journel, A. and C. Huijbregts. 1978. Mining Geostatistics. Academic Press, London.
- Kamphorst, E. C., V. Jetten, J. Gueârif, J. Pitkaânen, B. V. Iversen, J. T. Douglas, and A. Paz. 2000. Predicting Depressional Storage from Soil Surface Roughness. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64:1749-1758.
- Karlin, E. F. and L. C. Bliss. 1984. Variation in substrate chemistry along microtopographical and water-chemistry gradients in peatlands. *Canadian Journal of Botany* 62:142-153.

- Katwijk, M. M. and C. J. F. Ter Braack. 2008. Handleiding voor het gebruik van multivariate analysetechnieken in de ecologie. Ecoscience, Universiteit Nijmegen (Versie 1.1).
- Kiehl, K., A. Kirmer, T. W. Donath, L. Rasran, and N. Holzel. 2010. Species introduction in restoration projects - Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic and Applied Ecology* 11:285-299.
- Klimkowska, A., P. Dzierza, K. Brzezinska, W. Kotowski, and P. Medrzycki. 2010a. Can we balance the high costs of nature restoration with the method of topsoil removal? Case study from Poland. *Journal for Nature Conservation* 18:202-205.
- Klimkowska, A., W. Kotowski, R. van Diggelen, A. P. Grootjans, P. Dzierza, and K. Brzezinska. 2010b. Vegetation redevelopment after fen meadow restoration by topsoil removal and hay transfer. *Restoration Ecology* 18:924-933.
- Klimkowska, A., R. Van Diggelen, J. P. Bakker, and A. P. Grootjans. 2007. Wet meadow restoration in Western Europe: A quantitative assessment of the effectiveness of several techniques. *Biological Conservation* 140:318-328.
- Koch, M. S., I. A. Mendelssohn, and K. L. McKee. 1990. Mechanism for the Hydrogen Sulfide-induced growth limitation in wetland macrophytes. *Limnology and Oceanography* 35:399-408.
- Koerselman, W., M. B. V ankerkhoven, and J. T. A. Verhoeven. 1993b. Release of inorganic N, P and K in peat Soils - Effect of temperature, water chemistry and water-level. *Biogeochemistry* 20:63-81.
- Kooijman, A. M., B. Beltman, and V. Westhoff. 1994. Extinction and reintroduction of the bryophyte *Scorpidium scorpioides* in a rich-fen spring site in the Netherlands. *Biological Conservation* 69:87-96.
- Kotowski, W., W. Thorig, R. van Diggelen, and M. J. Wassen. 2006. Competition as a factor structuring species zonation in riparian fens - a transplantation experiment. *Applied Vegetation Science* 9:231-240.
- Kotowski, W. and R. van Diggelen. 2004. Light as an environmental filter in fen vegetation. *Journal of Vegetation Science* 15:583-594.
- Kraijenhoff van de Leur, D. 1958. A study of non-steady groundwater flow with special reference to a reservoir coefficient. *De Ingenieur* 70.
- Küsel, K., M. Blöthe, D. Schulz, M. Reiche, and H. L. Drake. 2008. Microbial reduction of iron and porewater biogeochemistry in acidic peatlands. *Biogeosciences* 5:1537-1549.
- Laan, P., M. J. Berrevoets, S. Lythe, W. Armstrong, and C. W. P. M. Blom. 1989a. Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood-tolerance of *Rumex* species. *Journal of Ecology* 77:693-703.
- Laan, P., A. Smolders, and C. W. P. M. Blom. 1991. The relative importance of anaerobiosis and high iron levels in the flood tolerance of *Rumex* species. *Plant and Soil* 136:153-161.
- Laan, P., A. Smolders, C. W. P. M. Blom, and W. Armstrong. 1989b. The relative roles of internal aeration, radial oxygen losses, iron exclusion and nutrient balances in flood tolerance of *Rumex* species. *Acta Botanica Neerlandica* 38:131-145.
- Lamers, L., J. Geurts, B. Bontes, J. Sarneel, H. Pijnappel, H. Boonstra, J. Schouwenaars, M. Klinge, J. Verhoeven, B. Ibelings, E. van Donk, W. Verberk, B. Kuijper, H. Esselink, and J. Roelofs. 2006. Onderzoeken behoeve van het herstellen en beheer van Nederlandse laagveenwateren. Ede.
- Lamers, L. P. M., A. J. P. Smolders, and J. G. M. Roelofs. 2002. The restoration of fens in the Netherlands. *Hydrobiologia* 478:107-130.
- Landuydt, C. J. 1990. Micromorphology of iron minerals from bog ores of the Belgian campine area. *Developments in Soil Science* 19:289-294.
- Larsen, L. G. and J. W. Harvey. 2011. Modeling of hydroecological feedbacks predicts distinct classes of landscape pattern, process, and restoration potential in shallow aquatic ecosystems. *Geomorphology* 126:279-296.
- Lesica, P. and P. B. Kanno. 1998. Ants Create Hummocks and Alter Structure and Vegetation of a Montana Fen. *The American Midland Naturalist* 139:58-68.
- Li, Y. C., S. Yu, J. Strong, and H. L. Wang. 2012. Are the biogeochemical cycles of carbon, nitrogen, sulfur, and phosphorus driven by the "Fe-III-Fe-II redox wheel" in dynamic redox environments? *Journal of Soils and Sediments* 12:683-693.

- Linden, D. and D. Van Doren. 1986. Parameters for characterizing tillage-induced soil surface roughness. *Soil Science Society of America Journal* 50:1560-1565.
- Lucassen, E. C. H. E. T., A. J. P. Smolders, and J. G. M. Roelofs. 2000. Increased groundwater levels cause iron toxicity in *Glyceria fluitans* (L.). *Aquatic Botany* 66:321-327.
- Mackay, J. R. 1993. Air temperature, snow cover, creep of frozen ground, and the time of ice-wedge cracking, western Arctic coast. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30:1720-1729.
- Malson, K. and H. Rydin. 2007. The regeneration capabilities of bryophytes for rich fen restoration. *Biological Conservation* 135:435-442.
- Mark, A. F. 1994. Patterned Ground Activity in a Southern New Zealand High-Alpine Cushionfield. *Arctic and Alpine Research* 26:270-280.
- Maunder, M. 1992. Plant reintroduction - an overview. *Biodiversity and Conservation* 1:51-61.
- Mettrop, I. S. 2015. Water level fluctuations in rich fens: an assessment of ecological benefits and drawbacks.
- Moller, C. L. and K. Sand-Jensen. 2008. Iron plaques improve the oxygen supply to root meristems of the freshwater plant, *Lobelia dortmanna*. *New Phytologist* 179:848-856.
- Morris, P. J., J. M. Waddington, B. W. Benscoter, and M. R. Turetsky. 2011. Conceptual frameworks in peatland ecohydrology: looking beyond the two-layered (acrotelm-catotelm) model. *Ecohydrology* 4:1-11.
- Moser, K., C. Ahn, and G. Noe. 2007. Characterization of microtopography and its influence on vegetation patterns in created wetlands. *Wetlands* 27:1081-1097.
- Olea, R. 2006. A six-step practical approach to semivariogram modeling. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment* 20:307-318.
- Overbeck, F. and H. Happach. 1957. Über das Wachstum und den Wasserhaushalt einiger Hochmoorsphagnum. *Flora* 144:335-402.
- Ozinga, W. A., C. Romermann, R. M. Bekker, A. Prinzing, W. L. M. Tamis, J. H. J. Schaminee, S. M. Hennekens, K. Thompson, P. Poschlod, M. Kleyer, J. P. Bakker, and J. M. van Groenendael. 2009. Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology Letters* 12:66-74.
- Painter, T. J. 1998. Carbohydrate polymers in food preservation: an integrated view of the Maillard reaction with special reference to discoveries of preserved foods in Sphagnum-dominated peat bogs. *Carbohydrate Polymers* 36:335-347.
- Pathirana, R., W. A. Wijithawama, K. Jagoda, and A. L. Ranawaka. 2002. Selection of rice for iron toxicity tolerance through irradiated caryopsis culture. *Plant Cell Tissue and Organ Culture* 70:83-90.
- Patzelt, A., U. Wild, and J. Pfadenhauer. 2001. Restoration of wet fen meadows by topsoil removal: Vegetation development and germination biology of fen species. *Restoration Ecology* 9:127-136.
- Paulissen, M. P. C. P., L. E. Besalu, H. De Bruijn, P. J. M. Van der Ven, and R. Bobbink. 2005. Contrasting effects of ammonium enrichment on fen bryophytes. *Journal of Bryology* 27:109-117.
- Peach, M. and J. B. Zedler. 2006. How tussocks structure sedge meadow vegetation. *Wetlands* 26:322-335.
- Pehkonen, S. 1995. Determination of the oxidation-states of iron in natural waters - a Review. *Analyst* 120:2655-2663.
- Pfadenhauer, J. and A. Grootjans. 1999. Wetland restoration in Central Europe: aims and methods. *Applied Vegetation Science* 2:95-106.
- Poschlod, P. and H. Biewer. 2005. Diaspore and gap availability are limiting species richness in wet meadows. *Folia Geobotanica* 40:13-34.
- Postma, D. 1982. Pyrite and siderite formation in brackish and fresh-water swamp sediments. *American Journal of Science* 282:1151-1183.
- Pouliot, R., L. Rochefort, and E. Karofeld. 2011. Initiation of microtopography in revegetated cutover peatlands. *Applied Vegetation Science* 14:158-171.
- Poulton, S. W. and D. E. Canfield. 2005. Development of a sequential extraction procedure for iron: implications for iron partitioning in continentally derived particulates. *Chemical Geology* 214:209-221.
- Price, J. S., P. N. Whittington, D. E. Elrick, M. Strack, N. Brunet, and E. Faux. 2008. A Method to Determine Unsaturated Hydraulic Conductivity in Living and Undecomposed Sphagnum Moss. *Soil Science Society of America Journal* 72:487-491.

- Rasran, L., K. Vogt, and K. Jensen. 2007a. Effects of litter removal and mowing on germination and establishment of two fen-grassland species along a productivity gradient. *Folia Geobotanica* 42:271-288.
- Rasran, L., K. Vogt, and K. Jensen. 2007b. Effects of topsoil removal, seed transfer with plant material and moderate grazing on restoration of riparian fen grasslands. *Applied Vegetation Science* 10:451-460.
- R core team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.
- Reeve, A. S., D. I. Siegel, and P. H. Glaser. 2000. Simulating vertical flow in large peatlands. *Journal of Hydrology* 227:207-217.
- Ren, H., G. H. Ma, Q. M. Zhang, Q. F. Guo, J. Wang, and Z. F. Wang. 2010. Moss is a key nurse plant for reintroduction of the endangered herb, *Primulina tabacum* Hance. *Plant Ecology* 209:313-320.
- Ridolfi, L., P. D'Odorico, and F. Laio. 2006. Effect of vegetation-water table feedbacks on the stability and resilience of plant ecosystems. *Water Resources Research* 42.
- Riedel, T., D. Zak, H. Biester, and T. Dittmar. 2013. Iron traps terrestrially derived dissolved organic matter at redox interfaces. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110:10101-10105.
- Rocheftort, L. 2000. New frontiers in bryology and lichenology - *Sphagnum* - A keystone genus in habitat restoration. *Bryologist* 103:503-508.
- Romanov, V. V. 1968. *Hydrophysics of bogs* (translated). Israel Programme for Scientific Translations, Jerusalem.
- Ronkanen, A.-K. and B. Kløve. 2007. Use of stable isotopes and tracers to detect preferential flow patterns in a peatland treating municipal wastewater. *Journal of Hydrology* 347:418-429.
- Roth, S., T. Seeger, P. Poschlod, J. Pfadenhauer, and M. Succow. 1999. Establishment of helophytes in the course of fen restoration. *Applied Vegetation Science* 2:131-136.
- Rozema, J., E. Luppens, and R. Broekman. 1985. Differential response of salt-marsh species to variation of iron and manganese. *Vegetatio* 62:293-301.
- Rycroft, D. W., D. J. A. Williams, and H. A. P. Ingram. 1975. The Transmission of Water Through Peat: II. Field Experiments. *Journal of Ecology* 63:557-568.
- Rydin, H. and A. J. S. McDonald. 1985. Tolerance of *Sphagnum* to water level. *Journal of Bryology* 13:571-578.
- Sahrawat, K. L. 2004. Iron toxicity in wetland rice and the role of other nutrients. *Journal of Plant Nutrition* 27:1471-1504.
- Sarneel, J. 2010. Colonisation processes in riparian fen vegetation. Utrecht University, PhD Thesis. Utrecht.
- Sarneel, J. M., M. B. Soons, J. J. M. Geurts, B. Beltman, and J. T. A. Verhoeven. 2011. Multiple effects of land-use changes impede the colonization of open water in fen ponds. *Journal of Vegetation Science* 22:551-563.
- Schächtele, M. and K. Kiehl. 2005. Einfluss von Bodenabtrag und Mähgutübertragung auf die langfristige Vegetationsentwicklung neu angelegter Magerwiesen. In: Pfadenhauer, J. & Heinz, S. (2005): Renaturierung von niedermoor typischen Lebensräumen - 10 Jahre Niedermoormanagement im Donaumoos. *Naturschutz und Biologische Vielfalt* 9:105-126.
- Schaminee, J. H. J., E. J. Weeda, and V. Westhoff. 1995. *De vegetatie van Nederland 2: Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden*, Opulus Press, Uppsala/Leiden. 358 pp.
- Schipper, A. M., R. Zeefat, F. Tanneberger, J. P. van Zuidam, W. Hahne, S. A. Schep, S. Loos, W. Bleuten, H. Joosten, E. D. Lapshina, and M. J. Wassen. 2007. Vegetation characteristics and eco-hydrological processes in a pristine mire in the Ob River valley (Western Siberia). *Plant Ecology* 193:131-145.
- Schot, P. P., S. C. Dekker, and A. Poot. 2004. The dynamic form of rainwater lenses in drained fens. *Journal of Hydrology* 293:74-84.
- Schouwenaars, J. M. and A. M. Gosen. 2007. The sensitivity of *Sphagnum* to surface layer conditions in a re-wetted bog: a simulation study of water stress. *Mires and peat* 2:1-19.
- Schutz, W. and G. Rave. 1999. The effect of cold stratification and light on the seed germination of temperate sedges (*Carex*) from various habitats and implications for regenerative strategies. *Plant Ecology* 144:215-230.

- Scott, M. B., K. J. M. Dickinson, B. I. P. Barratt, and B. J. Sinclair. 2008. Temperature and moisture trends in non-sorted earth hummocks and stripes on the Old Man Range, New Zealand: implications for mechanisms of maintenance. *Permafrost and Periglacial Processes* 19:305-314.
- Shen, H., Y. Tang, and I. Washitani. 2006. Morphological plasticity of *Primula nutans* to hummock-and-hollow microsites in an alpine wetland. *Journal of Plant Research* 119:257-264.
- Smith, M., P. Meiman, and J. Brummer. 2012. Characteristics of hummocked and non-hummocked Colorado riparian areas and wetlands. *Wetlands Ecology and Management* 20:409-418.
- Smulders, M. J. M., P. F. P. Arens, H. A. H. Jansman, J. Buiteveld, G. W. T. A. Groot Bruinderink, and H. P. Koelewijn. 2006. Herintroduceren van soorten, bijplaatsen of verplaatsen: een afwegingskader. Alterra, Wageningen.
- Smolders, A. J. P., L. P. M. Lamers, E. C. H. E. T. Lucassen, G. Van der Velde, and J. G. M. Roelofs. 2006. Internal eutrophication: How it works and what to do about it - a review. *Chemistry and Ecology* 22:93-111.
- Snowden, R. E. D. and B. D. Wheeler. 1993. Iron toxicity to fen plant species. *Journal of Ecology* 81:35-46.
- Snowden, R. E. D. and B. D. Wheeler. 1995. Chemical changes in selected wetland plant species with increasing Fe supply, with specific reference to root precipitates and Fe tolerance. *New Phytologist* 131:503-520.
- Sophocleous, M. 2002. Interactions between groundwater and surface water: the state of the science. *Hydrogeology Journal* 10:52-67.
- Soudzilovskaia, N. A., J. H. C. Cornelissen, H. J. During, R. S. P. van Logtestijn, S. I. Lang, and R. Aerts. 2010. Similar cation exchange capacities among bryophyte species refute a presumed mechanism of peatland acidification. *Ecology* 91:2716-2726.
- Štechová, T., J. Kučera, and P. Smilauer. 2012. Factors affecting population size and vitality of *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenas (Calliergonaceae, Musci). *Wetlands Ecology and Management* 20:329-339.
- Strykstra, R. J. and G. L. Verweij. 1995. Maaimachines zijn ook zaaimachines! *De levende natuur* 96:6-10.
- Succow, M. and L. Jeschke. 1986. Moore in der Landschaft. Entstehung, Haushalt, Lebewelt, Verbreitung, Nutzung und Erhaltung der Moore. Urania-Verlag Leipzig-Jena-Berlin.
- Succow, M. and H. Joosten. 2001a. Landschaftsökologische Moorkunde. Schweizerbart Science publishers, Stuttgart, Germany.
- Succow, M. and H. Joosten. 2001b. Landschaftsökologische Moorkunde, E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 622 pp.
- Sundh, I., C. Mikkilä, M. Nilsson, and B. H. Svensson. 1995. Potential aerobic methane oxidation in a Sphagnum-dominated peatland—Controlling factors and relation to methane emission. *Soil Biology and Biochemistry* 27:829-837.
- Tallowin, J. R. B. and R. E. N. Smith. 2001. Restoration of a *Cirsio*-*Molinietum* fen meadow on an agriculturally improved pasture. *Restoration Ecology* 9:167-178.
- Tarnocai, C. and S. C. Zoltai. 1978. Earth Hummocks of the Canadian Arctic and Subarctic. *Arctic and Alpine Research* 10:581-594.
- Ter Braack, C. J. F. and P. Smilauer. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to CANOCO for Windows: Software for canonical community ordination, Microcomputer Power. Ithaca, NY.
- Todorova, S. G., D. I. Siegel, and A. M. Costello. 2005. Microbial Fe(III) reduction in a minerotrophic wetland - geochemical controls and involvement in organic matter decomposition. *Applied Geochemistry* 20:1120-1130.
- Tomassen, H., A. Smolders, J. Limpens, S. van der Schaaf, G.-J. van Duinen, G. van Wirdum, H. Esselink, and J. Roelofs. 2003a. Onderzoek ten behoeve van herstellen en beheer van Nederlandse hoogvenen. Den Haag.
- Tomassen, H. B. M., A. J. P. Smolders, L. P. M. Lamers, and J. G. M. Roelofs. 2003b. Stimulated growth of *Betula pubescens* and *Molinia caerulea* on ombrotrophic bogs: role of high levels of atmospheric nitrogen deposition. *Journal of Ecology* 91:357-370.
- Van Bodegom, P. M., R. Broekman, J. Van Dijk, C. Bakker, and R. Aerts. 2005. Ferrous iron stimulates phenol oxidase activity and organic matter decomposition in waterlogged wetlands. *Biogeochemistry* 76:69-83.

- van Bodegom, P. M., J. van Reeve, H. A. C. Denier, and H. A. C. D. van der Gon. 2003. Prediction of reducible soil iron content from iron extraction data. *Biogeochemistry* 64:231-245.
- van der Meijden, R., B. O dé, C. L. G. Groen, F. J. Witte, and D. Bal. 2000. Bedreigde en kwetsbare vaatplanten in Nederland. Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. *Gorteria* 26:85-208.
- Van der Ploeg, M. J., W. M. Appels, D. G. Cirkel, M. R. Oosterwoud, J.-P. M. Witte, and S. E. A. T. M. van der Zee. 2012. Microtopography as a Driving Mechanism for Ecohydrological Processes in Shallow Groundwater Systems. *Vadose Zone Journal* 11.
- van der Schaaf, S. 2004. A single well pumping and recovery test to measure in situ acrotelm transmissivity in raised bogs. *Journal of Hydrology* 290:152-160.
- van der Velde, Y., G. H. de Rooij, and P. J. J. F. Torfs. 2009. Catchment-scale non-linear groundwater-surface water interactions in densely drained lowland catchments. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* 13:1867-1885.
- van der Velde, Y., J. C. Rozemeijer, G. H. de Rooij, F. C. van Geer, and H. P. Broers. 2010. Field-Scale Measurements for Separation of Catchment Discharge into Flow Route Contributions. *Vadose Zone Journal* 9:25-35.
- Van der Welle, M. E. W., K. Niggebrugge, L. P. M. Lamers, and J. G. M. Roelofs. 2007. Differential responses of the freshwater wetland species *Juncus effusus* L. and *Caltha palustris* L. to iron supply in sulfidic environments. *Environmental Pollution* 147:222-230.
- van der Welle, M. E. W., J. G. M. Roelofs, and L. P. M. Lamers. 2008. Multi-level effects of sulphur-iron interactions in freshwater wetlands in The Netherlands. *Science of the Total Environment* 406:426-429.
- Van Diggelen, R., A. P. Grootjans, W. Molenaar, R. Burkunk, J. Hoogendoorn, and E. Koole. 1990. Hydro-ecologisch onderzoek Gorecht. Rijksuniversiteit Groningen.
- van Duren, I. C., R. J. Strykstra, A. Grootjans, G. N. J. ter Heerdt, and D. M. Pegtel. 1998. A multidisciplinary evaluation of restoration measures in a degraded *Cirsio-molinietum* fen meadow. *Applied Vegetation Science* 1:115-130.
- van Landuyt, W., L. Vanhecke, and I. Hoste. 2006. Rode lijst van de vaatplanten van vlaanderen en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest. In: van Landuyt, W. et al. *Atlas van de Flora van Vlaanderen en het Brussels Gewest*. INBO en de nationale plantentuin van België, Brussel.
- Van Uytvanck, J. and K. Decler. 2004. Natuurontwikkeling in Vlaanderen: Een stand van zaken en vuistregels voor de praktijk. Instituut voor natuurbehoud.
- Van Vliet-Lanoë, B. 1991. Differential frost heave, load casting and convection: Converging mechanisms; a discussion of the origin of cryoturbations. *Permafrost and Periglacial Processes* 2:123-139.
- Van Wirdum, G. 1991. Vegetation and hydrology of floating rich-fens. University of Amsterdam, the Netherlands.
- Vecrin, M. P. and S. Muller. 2003. Top-soil translocation as a technique in the re-creation of species-rich meadows. *Applied Vegetation Science* 6:271-278.
- Verhoeven, J. T. A. and H. M. Liefveld. 1997. The ecological significance of organochemical compounds in Sphagnum. *Acta Botanica Neerlandica* 46:117-130.
- Visser, E. J. W., G. M. Bogemann, H. M. Van de Steeg, R. Pierik, and C. W. P. M. Blom. 2000a. Flooding tolerance of *Carex* species in relation to field distribution and aerenchyma formation. *New Phytologist* 148:93-103.
- Visser, E. J. W., T. D. Colmer, C. W. P. M. Blom, and L. A. C. J. Voesenek. 2000b. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. *Plant Cell and Environment* 23:1237-1245.
- Vitt, D. H. 2000. Peatlands: ecosystems dominated by bryophyte. Pages 312-343 in A. J. Shaw and B. Goffinet, editors. *Bryophyte biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vivian-Smith, G. 1997. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology* 85:71-82.
- Waddington, J. M., E. Kellner, M. Strack, and J. S. Price. 2010. Differential peat deformation, compressibility, and water storage between peatland microforms: Implications for ecosystem function and development. *Water Resources Research* 46:W07538.

- Waddington, J. M. and N. T. Roulet. 1996. Atmosphere-wetland carbon exchanges: Scale dependency of CO₂ and CH₄ exchange on the developmental topography of a peatland. *Global Biogeochemical Cycles* 10:233-245.
- Wagner, D. and J. Titus. 1984. Comparative desiccation tolerance of two *Sphagnum* mosses. *Oecologia* 62:182-187.
- Wallén, B., U. Falkengren-Grerup, and N. Malmer. 1988. Biomass, productivity and relative rate of photosynthesis of *Sphagnum* at different water levels on a South Swedish peat bog. *Ecography* 11:70-76.
- Webster, R. and M. A. Oliver. 1992. Sample adequately to estimate variograms of soil properties. *Journal of Soil Science* 43:177-192.
- Webster, R. and M. A. Oliver. 2001. *Geostatistics for Environmental Scientists*. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester.
- Weiss, J. V., D. Emerson, S. M. Backer, and J. P. Megonigal. 2003. Enumeration of Fe(II)-oxidizing and Fe(III)-reducing bacteria in the root zone of wetland plants: Implications for a rhizosphere iron cycle. *Biogeochemistry* 64:77-96.
- Wheeler, B. D., M. M. Alfarraj, and R. E. D. Cook. 1985. Iron toxicity to plants in base-rich wetlands - comparative effects on the distribution and growth of *Epilobium hirsutum* and *Juncus subnodulosus*. *New Phytologist* 100:653-669.
- Wolf, K. L., C. Ahn, and G. B. Noe. 2011. Microtopography enhances nitrogen cycling and removal in created mitigation wetlands. *Ecological Engineering* 37:1398-1406.
- Xing, W. and G. H. Liu. 2011. Iron Biogeochemistry and Its Environmental Impacts in Freshwater Lakes. *Fresenius Environmental Bulletin* 20:1339-1345.
- Zedler, J. B. 2000. Progress in wetland restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 15:402-407.

BIJLAGES

Bijlage 1: Overzicht van indices voor het kwantificeren van microtopografie

Kwantificeren van reliëf en ruwheid

Voor het kwantitatief beschrijven van microtopografie wordt in de literatuur (Linden & Van Doren, 1986; Moser et al, 2007; Kamphorst et al, 2000) gebruik gemaakt van verschillende indices. Bekende voorbeelden hiervan zijn:

- Tortuosity, T (-). Veel gebruikt voor 2D doorsneden, uitgedrukt als de ratio van de over het oppervlak afgelegde weg en de hemelsbrede afstand (Kamphorst et al, 2000). Deze dimensieloze maat is een simpele indicator voor microtopografie, maar is ongeschikt om verschillen inzichtelijk te maken tussen oppervlakken met een groot reliëf en lage ruwheid en oppervlakken met een laag reliëf en hoge ruwheid. Daarnaast is de maat erg gevoelig voor meetpuntsafstand (Kamphorst et al, 2000).
- Reliëf, R (m), is gedefinieerd als het verschil tussen minimum en maximum gemeten hoogte.
- Random Roughness, RR (m). Deze index beschrijft het random deel van terrein ruwheid en wordt berekend als de standaarddeviatie van hoogtemetingen, gecorrigeerd voor significante trends op grotere schaalniveaus (Kamphorst et al, 2000). RR geeft inzicht in de complexiteit van een terrein, maar beschrijft enkel de verticale component. De maat geeft hierdoor geen inzicht in de ruimtelijke structuur van hoge en lage punten.

$$RR = \left[\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (Z_i - \bar{Z})^2 \right]^{\frac{1}{2}}$$

Waarin:

N = aantal metingen

Z_i = afwijkingen van het verwachte gemiddelde, ontdaan van trends

$\bar{Z}$ = gemiddelde van afwijkingen.

- Limiting elevation distance, LD (m) en Limiting slope, LS (-). Deze indices worden afgeleid uit het variogram van hoogteveranderingen versus het meetpunt interval, h (m) (Linden & Van Doren, 1986; Moser et al, 2007). De LD index is een uitdrukking voor de limiet van hoogteveranderingen bereikt bij grotere intervallen en is hiermee een uitdrukking voor reliëf. LS is een maat voor hoogteverandering bij zeer kleine meetintervallen en hiermee een uitdrukking voor roughness (Moser et al., 2007).

$$LD = \frac{1}{a} \text{ en } LS = \frac{1}{b}$$

$$\frac{1}{\Delta Z_h} = a + b \frac{1}{h}$$

Waarin:

ΔZ_h = eerste orde variantie

h = meetpunt interval oftewel lag

Voor andere dan bovengenoemde indices wordt verwezen naar Kamphorst et al (2000).

Kwantitatief van schaal middels semivariogrammen

Bovengenoemde indices geven geen inzicht in de schaal van patronen binnen een bemeten oppervlak. Juist dit inzicht in patronen is van belang voor het kunnen leggen van relaties tussen microtopografie en biotische en abiotische processen. Voor het verkrijgen van inzicht in de schaal van patronen kan gebruik worden gemaakt van semivariogrammen. Door gebruik te maken van de aanwezigheid van autocorrelatie, kan de ongelijkheid van observaties op onderlinge afstand (lag) h worden uitgedrukt door de semivariantie, $\gamma(h)$. Door de semivariantie van de observaties uit te zetten tegen de lag wordt een experimenteel semivariogram $\hat{\gamma}(h)$ verkregen. Voor een dataset $z(x_i)$, met x_i = locatie en N = aantal observaties onderling gescheiden door lag afstand h , kan het experimentele semivariogram worden opgesteld volgens (Journel & Huijbregts, 1978):

$$\hat{\gamma}(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} \{z(x_i) - z(x_i + h)\}^2$$

Experimentele semivariogrammen zijn extreme gevoelig voor uitbijters, omdat zij bijdragen aan de semivariantie op verschillende lag afstanden. Een zorgvuldige inspectie van de data op uitbijters, voorafgaand aan het opstellen van semivariogrammen is dan ook cruciaal. Op de data van een experimenteel variogram kan vervolgens een model worden gefit. Enkele voorbeelden van semivariogram modellen zijn weergegeven in tabel 1. De gefitte parameters van de modellen zijn bruikbare maten om ruimtelijke patronen in de observaties te beschrijven. De nugget variance c_0 is een maat voor, random, niet ruimtelijk gestructureerde variantie. De relatieve structurele variantie $c/(c + c_0)$ is een indicator of observaties ruimtelijk gestructureerd zijn ofwel dat random processen domineren. Een belangrijkste parameter is de correlatie afstand, r (m). Deze parameter representeert de limiet waarbinnen autocorrelatie (ruimtelijke afhankelijkheid tussen dataparen) optreedt (Webster & Oliver 2001). Het kan worden vergeleken met de radius van een vlak met homogene condities. Omdat bij exponentiële en gaussische modellen geen asymptotische waarde wordt bereikt, wordt een practical correlation range (PCR) aangehouden. Deze waarde komt overeen met de afstand waarbij 95% van de sill is bereikt. Voor exponentiële en gaussische modellen wordt de PCR berekend als respectievelijk $3r$ en $r\sqrt{3}$ (Webster & Oliver 2001).

Tabel 1 Semivariogram modellen

Model	Equation
Spherical	$\gamma(h) = \begin{cases} c \left\{ \frac{3h}{2a} - \frac{1}{2} \left(\frac{h}{a} \right)^3 \right\} + c_0 & \text{For } h < a \\ c + c_0 & \text{For } h > a \end{cases}$
Exponential	$\gamma(h) = c \left\{ 1 - \exp \left(-\frac{h}{r} \right) \right\} + c_0$
Gaussian	$\gamma(h) = c \left\{ 1 - \exp \left(-\frac{h^2}{r^2} \right) \right\} + c_0$
Pure nugget	$\gamma(h) = c_0$
c	(Partial) Sill
c_0	Nugget
r	Correlation range (m)

De voor een semivariogram gebruikte observaties zijn in alle gevallen slechts een deel van een populatie. Het exacte semivariogram is hierdoor niet bekend. Daarnaast is een empirisch semivariogram afhankelijk van de observatiedichtheid. Door Webster en Oliver (1992) is afgeleid dat 100 observaties in veel gevallen een adequaat aantal is. De lag afstand dient zo goed mogelijk aan te sluiten bij de te onderzoeken topografische patronen. Daarnaast is een minimum van 30-50 data paren voor elke lag afstand noodzakelijk (Olea, 2006). In figuur 1 is als voorbeeld het meetschema

weergegeven zoals toegepast in natuurgebied 'het Meeuwenkampje'. In dit schema is gebruik gemaakt van een regelmatig grid met 800 datapunten verdeeld over 4 m². Hiermee is ruimschoots voldaan aan de bovengenoemde eisen.

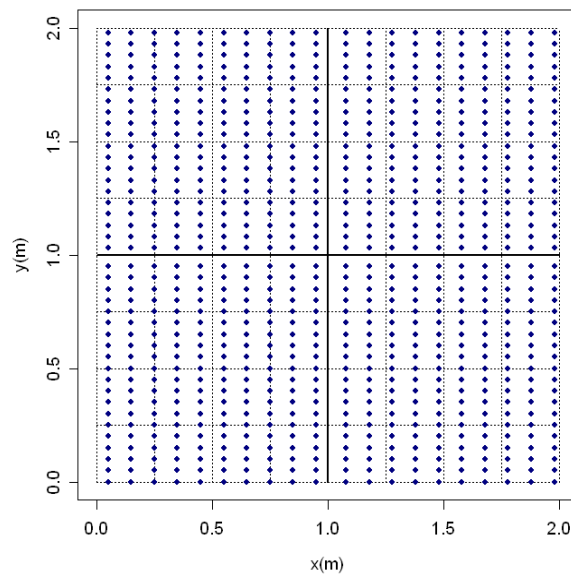


Fig 1 Voorbeeld van een meetschema voor het kwantitatief bepalen van microtopografische patronen

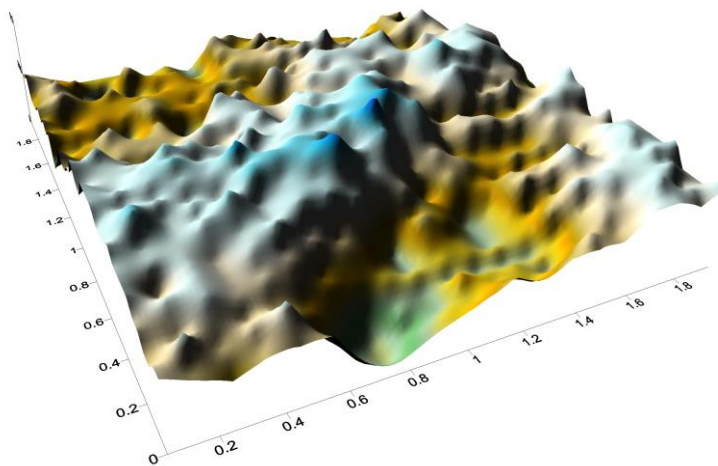
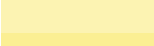


Fig. 2 Resultaat van een microtopografie meting in 'het Meeuwenkampje'

Bijlage 2: Bodem-diepteprofielen

Humificatie- graad (Hg)	Beschrijving	Veentype (Vt)	
	Levende moslaag	gz	Grote zeggen
	1 (Von Post)	kz	Kleine zeggen
	2 (Von Post)	z	Zeggen
	3 (Von Post)	h	Hout
	4 (Von Post)	r	Riet
	5 (Von Post)	sm	Slaapmossen
	6 (Von Post)	-	Geen macroresten herkenbaar
	7 (Von Post)		
	8 (Von Post)		
	9 (Von Post)		
	10 (Von Post)		
	Kalkgyttja	Kalkgehalte (bruistest)	
	Organisch Gytja	geen	kalkarm (geen bruis)
	Zand	code	(1) kalkhoudend (zwakke bruis)
	Vivianiet (vv)	(2)	kalkrijk (sterke bruis)
	Löss/lutum		
	Kiezel		

Waterpeil zomer (indicatief)

Site	ES2			LH			BM			ES1			DA5		
Degradatieklasse	D++			D++			D++			D++			D++		
	pH	Hg	Vt	pH	Hg	Vt	pH	Hg	Vt	pH	Hg	Vt	pH	Hg	Vt
Diepte (cm - mv)															
0	5.29	9/10	-	5.16	8	-	6.74	5	-	5.8	10	-	6.58	10	-
	5.53	8	-	5.35	8	-	6.87	10	-	5.93	10	-	6.59	10	-
10	5.88	8	-	5.55	8	-	6.71	7	+h	6.3	10	-	7.14	10	-
	6.3	8	-	5.78	8	-	6.68	9	-	6.96	10	-	7.4	10	-
20	6.42	8	-	5.93	8	-	6.9	9	-	6.45	10	-	7.33	10	-
	6.27	8	-	5.91	8	-	6.59	9	-	6.57	10	-	7.37	10	-
30	5.95	8	-	6.15	8	-	6.55	9	-	6.04	10	-	7.51	10	-
				6.16	8	-	6.73	6/7	kz	6.41	10	-	7.26	7	+h
40				6.28	8	-	6.98	6/7	kz	6.65	10	-	7.08	7	+h
				6.23	8	+h	6.89	6/7	kz	6.48	8	+h	7.04	7	+h
50				5.52			6.8			6.61	8	+h	6.93	7	+h
										6.54	8	+h	7.1	7	+h
60										6.28	8	+h	7.09	7	+h
										6.12	8	+h	7.03	7	+h
70										6.11	8	+h	7.1	7	+h
										6.66			6.94	7	-
80										6.38			6.41	7	-
										6.57			6.32	7	-
90										6.46					-
100															

Site	DE			KL			ZB9			DA6		
Degradatieklasse	D++			D++			D++			D++		
	pH	Hg	Vt	pH	Hg	Vt	pH	Hg	Vt	pH	Hg	Vt
Diepte (cm - mv)												
0	6.09	10	-	6.6	8	-	6.48	10	-	7.39	10	-
	5.96	10	-	6.46	8	-	6.27	10	-	7.02	10	-
10	6.16	10	-	6.41	8	-	6.22	10	-	7.17	10	-
	6.25	10	-	6.47	8	-	6.22	10	-	7.24	10	-
20	6.06	10	-	6.39	8	-	6.36	8	-	7.03	10	-
	6.39	10	+löss	6.44	-	-	6.38	8	-	7	10	-
30	6.39	10	+löss	6.47	-	-	6.46	9	-	7.02	10	-
	6.48	10	+löss	6.5	-	-	6.47	9	-	7.16	10	-
40	6.49	8	+h/löss	6.48	-	-	6.47	9	-	7.21	10	-
	6.56	8	+h/löss	6.46	-	-	6.46	9	-	7.11	10	-
50	6.81	8	+h/löss	6.51	10	-	6.44	7	-	7.1	9	-
	6.78	8	+h/löss	6.43	10	-	6.34	9	-	7.21	9	-
60	6.93	8	+h/löss	6.46	9	-	6.42	9	-	7.21	9	-
	6.96	8	+h/löss	6.45	9	-	6.45	9	-	7.02	9	-
70	6.84	8	+h/löss	6.43	9	-	6.43	9	-	7.1	9	-
	6.81	8	+h/löss	6.46	8	-	6.38	6/7	-	7.18	9	-
80	6.97	8	-	6.62	8/9	+h	6.53	6/7	-	7.11	5	kz
	7.06	8	-	6.61	8/9	+h	6.53	6/7	-	7.11	5	kz
90	7.12	8	-	6.7	8/9	+h	6.54	6/7	-	7.03	5	kz
	7.04	8	+kiesel	6.73	8/9	+h	6.61	6/7	-	7.05	5	kz
100				6.75	8	+h	6.27	6/7	-	7.08	5	kz
				6.77	8	+h		6/7	-	7.11	5	kz
110				6.84			6.77	6/7	-	7.28	5	kz
				6.86				6/7	-	7.25	5	kz
120				6.8			6.73	6/7	-	7.41	5	kz
				6.77				6/7	-	7.64	5	kz
130				6.9			6.58	6/7	-	7.46	5	kz
								+löss?		7.55	5	kz
140				6.83			6.86	+löss?		7.51	5	kz
								+löss?		7.43	5	kz
150				6.85			6.87	7		7.28	5	kz
								7		7.49	5	kz
160				6.8			6.73	7		7.6	5	kz
								7		7.36	8	-
170							6.77	7		7.27	8	-
										7.23	8	-
180										7.31	8	-
										7.3	8	-
190										7.2	8	-
										7.72	8	-
200										7.87	8	-
										7.64	8	-
210										7.33	8	-
										7.45	8	-
220										7.24	8	-
										7.68	8	-
230										7.25	8	-
										7.31	7	-
240										7.35	7	-
										7.04	7	-
250										7.03	7	-
										7	7	-
260												
270												

Site	ZB8				ZB8 vervolg		
Degradatieklasse	D++				pH	Hg	Vt
	pH	Hg	Vt				
Diepte (cm - mv)				Diepte (cm - mv)			
0	5.96	10		230	7.14	8	-
	6.31	10			8	-	
10	6.51	10		240	7.04	8	-
	6.25	10			8	-	
20	6.23	10		250	6.94	8	-
	6.21	5/6	z/h		8	-	
30	6.11	5/6	z/h	260	7.07	8	-
	6.07	5/6	z/h		8	-	
40	6.2	5/6	z/h	270	3.5	8	-
	6.15	5/6	z/h		8	-	
50	6.14	5/6	z/h	280	7.05	8	-
	6.15	5/6	z/h		8	-	
60	6.13	5/6	z/h	290	7.45	8	-
	6.16	5/6	z/h				
70	6.13	5/6	z/h	300	6.68		
	6.1	5/6	z/h				
80	6.3	5/6	z/h	310	6.7		
	6.01	5/6	z/h				
90	6.19	4/5	z/h	320	6.84	7/8	
	6.05	4/5	z/h		7/8		
100	6.07	4/5	z/h	330	6.64	7/8	
		4/5	z/h		7/8		
110	6.3	7	+h	340	6.64	9	
		7	+h		9		
120	6.2	7	+h	350	7.37	9	
		7	+h			+ vv + veen ?	
130	6.28	7	+h	360	7.38		+ vv + veen ?
		7	+h			+ vv + veen ?	
140	6.14	7	+h	370	7.48		+ vv + veen ?
		7	+h			+ vv + veen ?	
150	6.45	7	+h	380	7.35		+ vv + veen ?
		7	+h			+ vv + veen ?	
160	6.64	8	+h	390	7.5		+ vv + veen ?
		8	+h			+ vv + veen ?	
170	6.78	8	+h	400	7.04		+ vv + veen ?
		8	+h			+ vv + veen ?	
180	6.78	8	+h	410	7.02	6/7	-
		8	-		6/7	-	
190	6.79	8	-	420	7.35	6/7	-
		8	-		6/7	-	
200	6.7	8	-	430	7	6/7	
		8	-				
210	6.88	8	-	440	6.8		
		8	-				
220	7.14	8	-	450	6.17		
		8	-				

Site	LB2			DZ			BZ1			LB1		
Degradatieklasse	D+			D+			D0			D0		
	pH	Hg	Vt	pH	Hg	Vt	pH	Hg	Vt	pH	Hg	Vt
Diepte (cm - mv)												
0	6.84	3	kz/sm	7.29	4	sm/kz			sm	6.69		sm
		3	kz/sm	7.25	4	sm/kz		2	z	6.11		sm
10	5.98	4	kz/sm	7.03	4	sm/kz	6.54	2	kz	5.38	2	kz/sm
	6.04	4	kz/sm	6.85	4	sm/kz	6.38	2	kz	6.1	2	kz/sm
20	6.04	4	kz/sm	6.88	4	sm/kz(2)	6.28	2	kz	6.14	2	kz/sm
	6.18	4	kz/sm	6.8	4	sm/kz(2)	6.34	3	kz	6.2	2	kz/sm
30	6.37	4	kz/sm	6.73	5	sm/kz(2)	6.2	3	kz	6.32	2	kz/sm
	6.49	4	kz/sm	6.7	5	sm/kz(2)	6.22	5	kz	6.32	3	kz/sm
40	6.53	4	kz/sm	6.77	5	sm/kz(2)	6.22	5	kz	6.23	3	kz/sm
		4	kz/sm	6.84	5	sm/kz(2)	6.21	5	kz	6.33	3	kz/sm
50	6.53	4	kz/sm	6.84	6	kz	6.23	5	kz	6.25	3	kz/sm
	6.48	4	kz/sm	6.74	6	kz	6.3	5	kz	6.29	3	kz/sm
60	6.46	4	kz/sm	6.8	6	kz(2)	6.36	5	kz	6.25	3	kz/sm
	6.47	4	kz/sm	6.72	6	kz(2)	6.35	5	kz	6.24	3	kz/sm
70	6.55		+ kz	6.75	6	kz(2)	6.36	3	kz/sm	6.3	3	kz/sm
	6.44		+ kz	6.71	6	kz(2)	6.35	3	kz/sm	6.22	3	kz/sm
80	6.45		+ kz	6.71	6	kz(2)	6.32	3	kz/sm	6.21	3	kz/sm
	6.74		+kz(2)	6.6	6	kz	6.29	3	kz/sm	6.3	2	kz/sm
90	6.63		+kz(2)	6.72	6	kz	6.39	3	kz/sm	6.3	2	kz/sm
	6.76		+kz(2)	6.71	6	kz	6.55	3	kz/r/hout	6.32	3	sm
100	6.5		+kz(2)	6.82	6	Kz(1)	6.41	4	kz/hout	6.41	3	kz/sm
	6.43		(2)		6	kz		4	kz/hout		3	kz/sm
110	6.55		(2)	6.68	6	kz(1)	6.2	4	kz/hout	6.45	3	kz/sm/r
	6.39		(2)		6	kz	6.37	4	kz/hout		3	kz/sm/r
120	6.39		(2)	6.74	6	kz	6.28	4	kz/hout	6.42	3	kz/sm/r
	6.48		(2)		6	kz	6.34	4	kz/hout		3	kz/sm/r
130	6.52		(2)	6.8	6	kz	6.27	8	-	6.52	3	kz/sm/r
	6.46		(2)		6	kz	6.23	5	kz/hout		3	kz/sm/r
140	6.52		(2)	6.77	6	kz	6.45	8	-	6.57		+kz
	6.64		(2)		6	kz	6.32	8	-			+kz
150				6.89	4	kz(1)	6.38	8	-	6.7		(2)
					4	kz						(2)
160				6.75	4	kz	6.37			6.66		(2)
					4	kz						(2)
170				6.81	4	kz				6.75		(2)
					4	kz						(2)
180				6.79	4	kz(1)				6.62		(2)
					4	kz						(2)
190				6.89	4	kz				6.66		(2)
					4	kz						(2)
200				6.91	4	kz				6.84		(2)
					4	kz						(2)
210				6.89		(2)				6.8		(2)
						(2)						(2)
220				6.99		(2)				6.73		(2)
						(2)						(2)

Site	BS			BZ2				BZ2 vervolg		
Degradatieklasse	D0			D0						
	pH	Hg	Vt	pH	Hg	Vt		pH	Hg	Vt
Diepte (cm - mv)							Diepte (cm - mv)			
0			sm sm	7.25 6.69		sm kz/sm	320	7.22	4 4	kz/r kz/r
10			(te los) (te los)	6.47 6.5	3 3	kz/sm kz/sm	330	7.3	4 4	kz/r kz/r
20			(te los) (te los)	6.46 6.46	4 4	kz/sm kz/sm	340	7.29	4 4	kz/r kz/r
30			(te los)	6.36	4	kz/sm/h	350	7.34	5	kz/r
	5.92	3	sm/kz	6.42	4	kz/sm			5	kz/r
40	5.93 5.95	3 3	sm/kz/h sm/kz	6.46 6.45	4 4	kz/sm kz/sm	360	7.35	5 5	kz/r kz/r
50	5.83 5.93	3 3	sm/kz sm/kz/h	6.45 6.47	4 4	kz/sm/h kz/sm	370	7.32	4 4	kz/r kz/r
60	5.9 5.78	3 3	sm/kz sm/kz	6.43 6.47	4 4	kz/sm kz/sm	380	7.32	4 4	kz/r kz/r
70	5.95 5.98	3 3	sm/kz gz/kz	6.54 6.64	3 3	kz/sm/r kz/sm/r	390	7.32	4 4	kz/r kz/r
80	5.91 5.98	3 3	gz/kz kz	6.55 6.57	3 3	kz/sm/r kz/sm/r	400	7.26	5 4	kz gz/r
90	5.87 5.84	3 4	kz kz	6.51 6.69	3 3	kz/sm/r kz/sm/r	410	7.41	4 4	gz/r gz/r
100	5.82	3 3	Kz(1) kz(1)	6.34	3 3	kz/sm/r kz/sm/r	420	7.38	4 4	gz/r gz/r
110	5.96	3 3	sm/kz(1) sm/kz(1)	6.73	3 3	kz/sm/r kz/sm/r	430	7.43	4 4	gz/r gz/r
120	5.93	3 3	sm/kz(1) sm/kz(1)	6.79	3 4	kz/sm/r kz/gz/r	440	7.45	4 4	gz/r gz/r
130	6	3 3	sm/kz(1) sm/kz(1)	6.92	4 4	kz/gz/r kz/gz/r	450	7.29	4 4	gz/r kz/r
140	6.08	3 3	sm/kz(1) sm/kz(1)	6.9	4 4	kz/gz/r kz/gz/r	460	7.13	4 4	kz/r kz/r
150	6.18	3 3	sm/kz(1) sm/kz(1)	7	4 4	kz/gz/r kz/gz/r	470	6.97	4 4	kz/r kz/r
160	6.11	3 4	sm/kz(1) sm/kz(1)	7.04	4 4	kz/gz/r kz/gz/r	480	6.81	4 4	kz/r kz/r
170	6.12	4	sm/kz(1) +kz(1)	7.03	4 4	kz/gz/r kz/gz/r	490	6.65	4 4	kz/r kz/r
180	6.18		+kz(1) +kz(1)	7.09	4 4	kz/gz/r kz/gz/r	500	6.49	4 4	gz/r gz/r
190	6.18		+kz(1) +kz(1)	7.02	8 7	z z/h	510	6.33	4 4	gz/r gz/r
200	6.19		+kz(1) +kz(1)	7.06	5 5	kz/r kz/r	520	6.17	4 4	kz kz
210	6.36		+kz(1) +kz(1)	7.07	5 5	kz/r kz/r	530	6.01		
220	6.61	3 3	kz(1) kz(1)	7.13	5 5	kz/r kz/r	540	5.85	8 6	
230	6.67	3 3	kz(1) kz(1)	7.16	5 5	kz/r kz/r	550	5.69	6 6	kz/sm kz/sm
240	6.66		(2) (2)	7.1	5 5	kz/r kz/r	560	5.53	6 6	kz/sm kz/sm
250	6.58		(2) (2)	7.25	4 4	kz/r kz/r	570	5.37	6 6	kz/sm kz/sm
260	6.7		(2) (2)	7.23	4 4	kz/r kz/r	580	5.21	6 6	kz/sm kz/sm
270	6.71		(2) (2)	7.23	4 4	kz/r kz/r	590	5.05	6 6	kz/sm kz/sm
280	6.62		(2) (2)	7.25	4 4	kz/r kz/r	600	4.89	6 6	kz/sm kz/sm
290	6.63		(2) (2)	7.25	4 3	kz/r kz/sm	610	4.73		
300			(2) (2)	7.25	3 4	kz/sm kz/r	620	4.57		
310				7.2	4 4	kz/r kz/r	630	4.41		

Site	RS1				RS1 vervolg		
Degradatieklasse	D0						
	pH	Hg	Vt		pH	Hg	Vt
Diepte (cm - mv)				Diepte (cm - mv)			
0	6.96 6.45		sm sm	300	6.66 6.62		
10	6.43 6.37	3 3	kz+sm kz+sm	310	6.61 6.63		
20	6.34 6.45	3 3	kz+sm kz+sm	320	6.64 6.69		(2)
30		3 3	kz+sm kz+sm	330	6.73 6.75		(2) (2)
40	6.4 6.35	3 3	kz+sm kz+sm	340	6.7 6.76		(2) (2)
50	6.22 3	3 3	kz+sm kz+sm	350	6.81 6.76		(2) (2)
60	6.22 6.15	3 3	kz+sm kz+sm	360	6.74 6.8		(2) (2)
70		3 3	kz+sm kz+sm	370	6.73 6.77		(2) (2)
80	6.16 3	3 3	kz+sm kz+sm	380	6.74 6.71		(2) (2)
90	6.18 6.25	3 3	kz+sm kz+sm	390	6.79 6.74		(2) (2)
100	6.45 6.4	3 3	kz+sm kz+sm	400	6.8 6.76		(2) (2)
110	6.43 6.51	3 3	kz+sm kz+sm	410	6.75 6.73		(2) (2)
120	6.48 6.39	3 3	kz+sm kz+sm	420	6.74 6.72		(2) (2)
130	6.52 6.48	3 3	kz+sm kz+sm	430	6.74 6.71		(2) (2)
140	6.54 6.51	3 3	kz+sm kz+sm	440	6.77 6.71		(2) (2)
150	6.59 6.54	3 3	kz+gz+sm kz+gz+sm	450	6.76 6.73		(2) (2)
160	6.57 6.56	3 3	kz+gz+sm kz+gz+sm	460	6.73 6.72		(2) (2)
170	6.6 6.58	3 3	kz+gz+sm kz+gz+sm	470	6.72 6.72		(2) (2)
180	6.63 6.63	3 3	kz+gz+sm kz+gz+sm	480	6.73 6.75		(2) (2)
190	6.74 6.61	3 3	kz+gz+sm kz+gz+sm	490	6.8 6.81		(2) (2)
200	6.73 6.68	3 3	kz+gz+sm kz+gz+sm	500	6.81 6.92		(2) (2)
210	6.65 6.64	3 3	kz+gz+sm kz+gz+sm	510	6.91 6.88		(2) (2)
220	6.61 6.62	3 3	kz+gz+sm kz+gz+sm	520	6.9 6.9		(2) (2)
230	6.56 6.5	3 4	kz+gz+sm kz+sm	530	6.91 6.87		(2) (2)
240	6.5 6.52	4 4	kz+sm kz+sm	540	6.88 6.82		(2) (2)
250	6.54 6.5	4 4	kz+sm kz+sm	550	6.85 6.88		(2) (2)
260	6.66 6.61	4 4	kz+sm kz	560	6.9 7		(2) (2)
270	6.61 6.67	4 4	kz kz	570	7 6.96		(2) (2)
280	6.55 6.62	4 4	kz kz	580	6.92 6.91		(2) (2)
290	6.6 6.61		+kz +kz	590	6.88		(2) (2)

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.