

Voorzichtigheid geboden bij het gebruik van Ellenbergs indicatorwaarden

G.W.W. Wamelink, H.F. van Dobben, R.M.A. Wegman & J.Y. Frissel

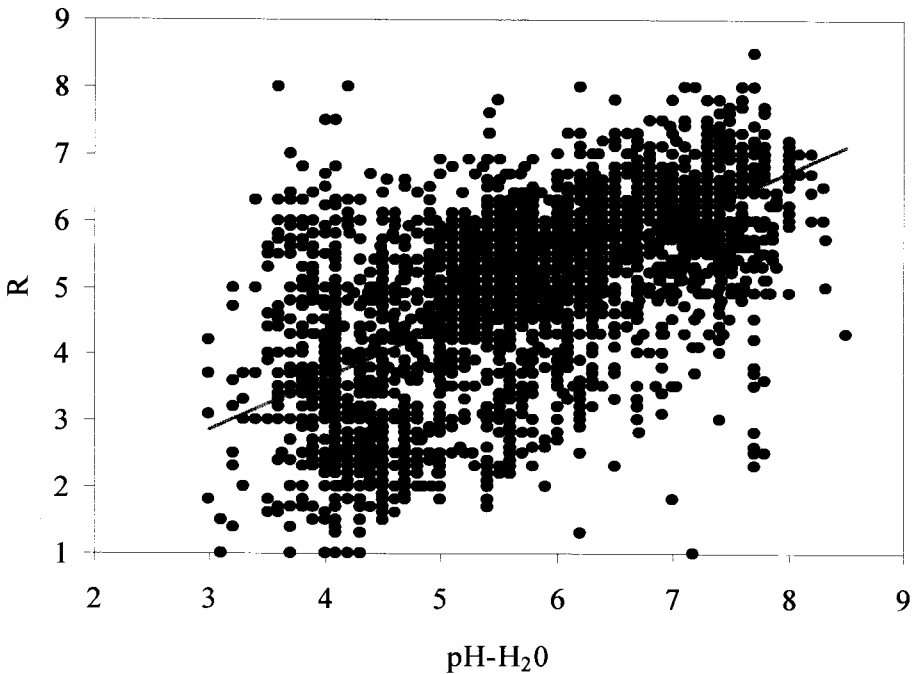
In vegetatiekundig onderzoek is het gebruik van indicatorwaarden wijd verbreid. Er zijn allerlei indicator-systemen beschikbaar (Kruijne et al. 1967, Grime et al. 1988, Ellenberg et al. 1991, Diekmann & Dupré 1997, Hawkes et al. 1997). Deze systemen worden gebruikt om op basis van vegetatie-opnamen uitspraken te doen over de abiotische omstandigheden. Het gebruik van deze systemen maakt het dikwijls overbodig om tegen hoge kosten langdurig omgevingsvariabelen zoals grondwaterstanden of bodemmonsters te verzamelen en analyseren. Hierbij wordt ervan uitgegaan dat de aanwezigheid van plantensoorten in opnamen niet willekeurig is, maar dat de soorten iets gemeenschappelijks hebben (hetgeen de basisgedachte is achter de plantensociologie) en dat de soorten een afspiegeling vormen van de omgeving waarin ze voorkomen.

De betrouwbaarheid van de af te leiden omgevingsvariabelen is natuurlijk afhankelijk van de kwaliteit van het indicatorsysteem. In Nederland en in grote delen van Europa wordt veel gebruik gemaakt van het indicatorsysteem van Ellenberg (Ellenberg 1979, Ellenberg et al. 1991). Het is een typisch expert-systeem, voor een groot deel gebaseerd op de uitgebreide veldkennis van een onderzoeker, slechts ten dele gebaseerd op metingen, en in zijn oorspronkelijke versie niet of nauwelijks gevalideerd. Een groot nadeel van het systeem van Ellenberg is dat het om relatieve waarden gaat, die niet rechtstreeks zijn te gebruiken in termen van fysische grootheden als bodem-pH, stikstof-

beschikbaarheid of grondwaterstand. In natuurontwikkelingsprojecten is vaak meer kwantitatieve informatie nodig. Het is niet genoeg om alleen de Ellenbergwaarden te kennen. Het is ook nodig om te weten hoe de situatie kan worden verbeterd, bijvoorbeeld in termen van grondwaterstandverandering. Dat vergt informatie over fysische grootheden. Daarnaast is een betrouwbare vertaling van Ellenbergs indicatorwaarden naar fysische grootheden nodig voor modellen zoals die gebruikt worden door het Milieu- en Natuurplanbureau. Een deel van de gebruikte modellen (SMART2-SUMO; Wamelink et al. 2000, Kros 2002) modelleert fysische grootheden als pH, stikstofbeschikbaarheid en biomassa, terwijl een ander deel is gebaseerd op Ellenbergs indicatorwaarden (MOVE, Latour et al. 1997, Bakkenes et al. 2002).

Metten is weten

In het verleden is er in Nederland door verschillende onderzoekers gewerkt aan een vertaling en aan de betrouwbaarheid van de Ellenbergwaarden voor zuurgraad (R), vochtbeschikbaarheid (F) en nutriëntenbeschikbaarheid (N) (Alkemade et al. 1996, Wamelink et al. 1996, Ertsen et al. 1998, Schaffers & Sykora 2000, Wamelink et al. 2002), waarbij tamelijk goede relaties zijn gevonden tussen R en bodem-pH, en tussen F en voorjaars-grondwaterstand. Veel lastiger bleek het om een relatie te schatten voor N, maar de gevonden relatie met biomassa geeft hoop dat ook hier een fysische vertaling te geven valt (Alkemade et al. 1996, Ertsen et al. 1998). Wat direct opvalt, is de grote



Figuur 1. Lineaire regressie voor de Ellenberg-indicatorwaarde voor zuurgraad (R) en bodem-pH-H₂O.

spreiding rond de regressielijnen (Figuur 1), hoewel de percentages verklaarde variantie voor ecologische data redelijk hoog zijn. Ondanks dit hoge percentage verklaarde variantie blijft de onzekerheid in de resultaten groot. Voor bijvoorbeeld de pH kan de onzekerheid meerdere eenheden bedragen. De vraag is waardoor deze onzekerheid wordt veroorzaakt. Wij onderzochten de stelling dat een deel van de onzekerheid wordt veroorzaakt door de manier waarop de indicatorwaarden zijn geschat. We hebben de hypothese getest dat er een *bias* (systematische afwijking) aanwezig is in de gemiddelde Ellenbergwaarden. Deze bias bestaat er dan uit dat bij een hoge pH voorkomen, een extra hoge Ellenberg-indicatie waarde voor zuurgraad hebben gekregen, terwijl soorten waarvan wordt gedacht dat ze bij een lage pH voorkomen, een extra lage Ellenberg-indicatie waarde kregen. Omdat de indicatie waarden relatief zijn geschat

binnen een vegetatietype wordt deze bias pas zichtbaar bij vergelijking tussen verschillende vegetatietypen. Dit zou tot de noodzaak van het gebruik van regressielijnen per vegetatietype leiden in plaats van een algemene regressielijn zoals nu het geval is. Om dit te onderzoeken is een grote dataset samengesteld met gemiddelde Ellenberg-waarden, gemeten pH en de syntaxonomische klasse (volgens Schaminée et al. 1995, 1996, 1998 en Stortelder et al. 1999). Er zijn regressies uitgevoerd van Ellenberg-R op gemeten pH voor de hele dataset, en voor de afzonderlijke syntaxonomische klassen. Vervolgens zijn er op basis van dezelfde dataset responsies van plantensoorten voor bodem-pH geschat. De optima per soort voor de pH zijn op een aantal onafhankelijke binnen- en buitenlandse datasets getest om te zien of deze optima kunnen worden gebruikt om de Ellenberg-indicatorwaarden te vervangen.

Dataset

Om het geldigheidsbereik van de Ellenberg-indicatiewaarden te onderzoeken hebben we een dataset samengesteld met vegetatieopnamen met daarin of direct in de buurt gemeten bodem pH-H₂O (Wamelink & Van Dobben 1996, Sanders et al. 2000). In totaal bevat de dataset 3631 vegetatieopnamen met gemeten pH. De spreiding van de waarnemingen over het pH-bereik is redelijk goed, al zijn de extremen ondervertegenwoordigd (Figuur II). Het traject van gemeten pH-waarden loopt van 2,3 tot 10,5. Aan elke opname is met het programma ASSOCIA (Van Tongeren 2000) een vegetatieklasse toegekend op basis van de in de opnamen aanwezige soorten en hun overeenkomst met de vegetatieklassen volgens Schaminée et al. (1995, 1996, 1998) en Stortelder et al. (1999). In totaal zijn 33 van de 38 terrestrische klassen vertegenwoordigd in de dataset. Aquatische klassen en metingen aan het grondwater zijn niet opgenomen in de dataset.

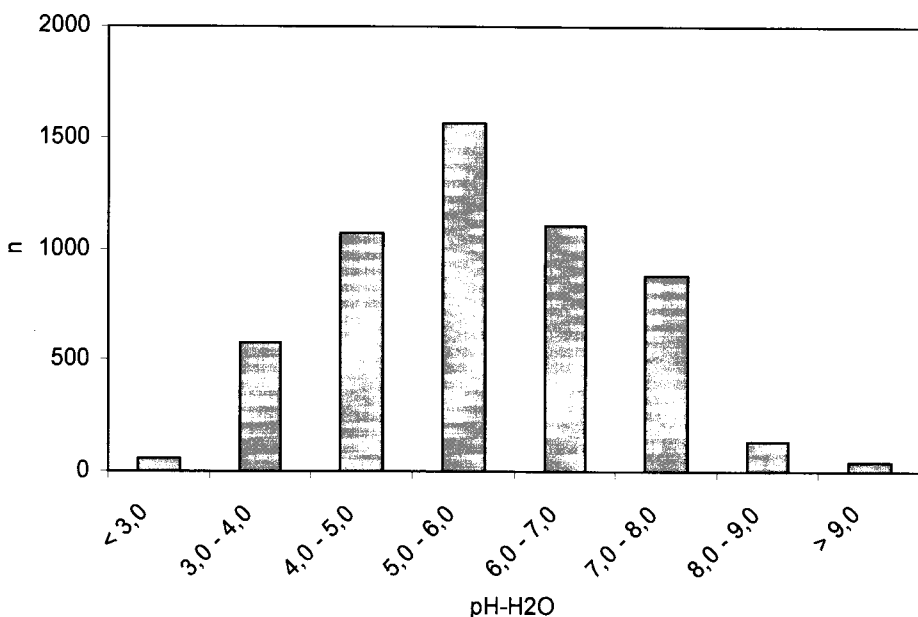
Regressieanalyse

Er is een lineaire regressie uitgevoerd van de Ellenberg-indicatiewaarde voor zuurgraad op de pH voor de hele dataset. Omdat eerder onderzoek had uitgewezen dat er mogelijk een niet-lineaire relatie aanwezig is tussen pH en Ellenbergs R-waarde (Ertsen et al. 1998), is gecontroleerd of een niet-lineaire regressie een beter resultaat gaf. Voor de hier gebruikte dataset is dat niet het geval en dus is verder met lineaire regressie gewerkt.

Om te testen of de vegetatieklasse van invloed is op de regressie zijn er interactietermen toegevoegd aan de regressieanalyse. Dit leidt tot twee regressiemodellen: vergelijking [1] geeft de 'gebruikelijke' lineaire regressie en vergelijking [2] de regressie rekening houdend met de vegetatieklasse. In formules:

$$y = \alpha + \beta x \quad [1]$$

$$y = \alpha_i + \beta_i x \quad [2]$$



Figuur 2. Aantal waarnemingen per pH-klasse voor de gebruikte dataset.

waarin y = Ellenberg-R, x = bodem-pH, α = intercept, β = regressiecoëfficiënt; het intercept en de regressiecoëfficiënt zijn constant in vergelijking [1], in vergelijking [2] indiceert de index i verschillende waarden per vegetatieklasse.

Om statistisch betrouwbare schattingen voor α_i en β_i te krijgen is een minimum aantal waarnemingen van 25 per vegetatieklasse gehanteerd. Hierdoor bleven 25 van de eerder genoemde 33 klassen over voor analyse.

Regressie per vegetatieklasse

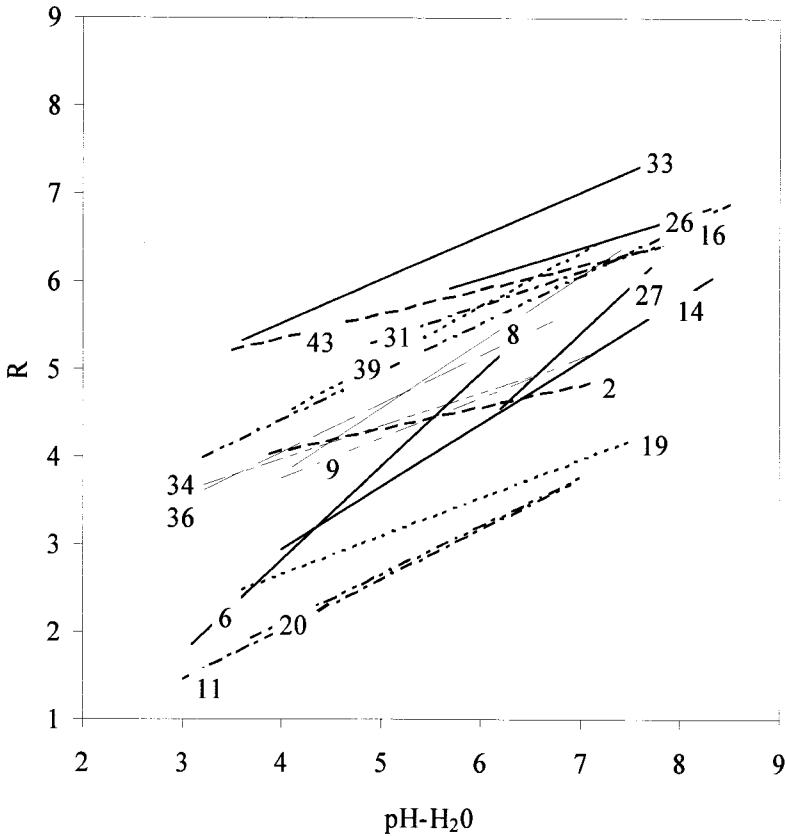
Het lineaire verband voor de hele dataset (Figuur 1) is significant en verklaart een behoorlijk deel van de variantie ($p < 0,001$; $R^2 = 44\%$). Wanneer de vegetatieklassen echter als extra variabele wordt toegevoegd, dan wordt de verklaarde variantie veel hoger ($p < 0,001$; $R^2 = 75\%$). Door deze toevoeging wordt de kans op een foute uitspraak door gebruik van de regressie dus veel kleiner. Met andere woorden: de vertaling van Ellenbergs R-waarde in de pH wordt veel betrouwbaarder. Dit geeft ook aan dat er in elk geval in onze dataset inderdaad een bias in de Ellenberg-indicatiewaarden aanwezig is. Om dit te illustreren zijn in Figuur 3 de afzonderlijke regressielijnen per vegetatieklasse weergegeven. Als er geen effect van de vegetatieklasse is, dan is de verwachting dat de regressielijnen van de afzonderlijke klassen min of meer samenvallen. Echter laat de figuur zien dat de lijnen ver uit elkaar liggen en dat er dus wat anders aan de hand is. Het betekent in ieder geval dat er per vegetatieklasse een aparte regressielijn moet worden gebruikt. Wanneer deze regressielijnen nader worden bekeken, dan valt het op dat klassen waarvan verwacht wordt dat ze bij hoge pH voorkomen, een relatief hoge R waarde kregen. Ze zitten boven in de figuur. Dit geldt vooral voor de vegetatieklassen *Galio-Urticetea* en *Quercus-Fagetea*. De *Galio-Urticetea* omvatten nitrofiële zoomgemeenschappen.

Ze worden gedomineerd door *Urtica dioica* en *Galium aparine*: soorten van rijke gronden zoals wegbermen en bosranden (Stortelder et al. 1999). De *Quercus-Fagetea* zijn bosgemeenschappen die worden gedomineerd door soorten als *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* en *Fraxinus excelsior* (Stortelder et al. 1999). Voor beide klassen geldt dat ze meestal voorkomen op rijke natte gronden (klei en leem) met een hoge pH.

Relatief lage R-waarden worden gevonden voor *Oxycocco-Sphagnetea* en *Littorelletea*: de desbetreffende lijnen zitten onder in Figuur 3. *Oxycocco-Sphagnetea*-gemeenschappen komen voor in hoogvenen en natte heiden en worden veelal gedomineerd door *Erica tetralix* of andere Ericaceae (Schaminée et al. 1995). Deze gemeenschappen komen voor op nutriëntenarme bodems met een soms erg lage pH. *Littorelletea*-gemeenschappen, komen van oorsprong voor op matig zure bodems van heidevennen en natte duinvalleien. Zij lijden echter onder de verzurende werking van atmosferische depositie, waardoor de pH in deze biotopen is gedaald.

Vergelijking van opnamen door middel van Ellenbergwaarden

Bovenstaande conclusie leidt tot beperkingen in het gebruik van Ellenbergs indicatiewaarden. Dit wordt geïllustreerd door het volgende voorbeeld. Op basis van de hierboven geschatte regressies is voor een pH van 5,0 de R-waarde voor de klassen *Calluno-Ulicetea* en *Galio-Urticetea* geschat. Het verschil tussen beide voorspellingen bedraagt maar liefst 3,8 Ellenberg eenheden. Dit betekent dat verschil in Ellenberg-indicatorwaarde bijna de halve Ellenberg-schaal beslaat (in totaal 9 eenheden). Het zal duidelijk zijn dat dit grote consequenties heeft voor het gebruik van Ellenbergs indicatorsysteem. Het vergelijken van gemiddelde Ellenbergwaarden voor vegetatieopnamen tussen verschillende vegetatieklassen wordt



Figuur 3. Relatie tussen bodem-pH en Ellenberg-indicatorwaarde voor zuurgraad (R) voor enkele syntaxonomische klassen. 6: Littorelletea, 8: Phragmitetea, 9: Parvocaricetea, 10: Scheuchzerietea, 11: Oxycocco-Sphagnetea, 12: Plantaginetea majoris, 14: Koelerio-Corynephoretea, 15: Festuco-Brometea, 16: Molinio-Arrhenatheretea, 17: Trifolio-Geranietea sanguinei, 19: Nardetea, 20: Calluno-Ulicetea, 26: Asteretea tripolii, 27: Saginetea maritimae, 28: Isoeto-Nanojuncetea, 29: Bidentetea tripartitae, 31: Artemisietea vulgaris, 33: Galio-Urticetea, 34: Epilobietea, 36: Franguletea, 39: Alnetea glutinosae, 43: Querco-Fagetea (volgens Schaminée et al. 1995, 1996, 1998 en Stortelder et al. 1999).

hierdoor eigenlijk onmogelijk. Wel kunnen Ellenbergwaarden binnen een reeks opnamen binnen dezelfde vegetatieklasse, bijvoorbeeld in een PQ-reeks, worden gebruikt. Wanneer echter binnen een PQ successie zou optreden, bijvoorbeeld van grasland naar bos, dan kunnen de Ellenberg-indicatorwaarden niet meer worden gebruikt. De successie zal geleidelijk plaats vinden: nieuwe soorten zullen één voor één in het PQ verschijnen en de oorspronkelijke soorten zullen

verdwijnen, waardoor een geleidelijke overgang ontstaat. De indicatiewaarde zal dan geleidelijk veranderen en dus geleidelijk een andere pH indiceren, terwijl dit in werkelijkheid een artefact kan zijn ten gevolge van de bias in de indicatorwaarden. De resultaten van ons onderzoek zijn vooral op basis van de door ons gebruikte methode bekritiseerd (Witte & Von Asmuth 2003). Wij menen echter dat de resultaten zoals hier beschreven, standhouden en dat er inderdaad een bias

aanwezig is in Ellenbergs indicatiewaarden. Alle auteurs zijn het er wel over eens dat er problemen zijn met het gebruik van Ellenbergs indicatiewaarden (zie Witte & Von Asmuth 2003, Wamelink et al. 2003, Smart & Scott 2004, Wamelink et al. 2004). Zoals we nu zullen uiteenzetten, ligt de oplossing voor dit serieuze probleem niet in een verdere aanpassing van de Ellenbergwaarden, maar een ander systeem, gebaseerd op werkelijke metingen.

Een oplossing: schatting van soort-responsies

De geschetste problemen met Ellenbergs indicatiewaarden geven aanleiding tot de ontwikkeling van een nieuw systeem. Dit systeem zou dan niet een nieuw expertsysteem moeten zijn, maar een systeem gebaseerd op werkelijk gemeten waarden, bijvoorbeeld de responsie van een plantensoort op de bodem-pH (Figuur IV). Hiervoor is het nodig de dataset van vegetatieopnamen met gemeten abiotische waarden verder uit te breiden. Een eerste aanzet hiertoe is reeds gemaakt (Wamelink et al. 2005). Op basis van de hierboven genoemde dataset zijn responsies van soorten geschat voor een groot aantal abiotische randvoorwaarden zoals pH, grondwaterstand, nitraatconcentratie en fosfaatgehalte in de bodem. Figuur 4 geeft als voorbeeld de respons van *Anthoxanthum odoratum* op bovenstaande variabelen. De responsiecurven van de plantensoorten zijn getest op hun voorspellende kracht voor pH, door de gemeten pH te vergelijken met de voorspelde pH op basis van de soortensamenstelling van de vegetatieopnamen. Verschillende technieken zijn gebruikt om de pH te voorspellen, waaronder het gebruik van de totale responsie curve. De simpelste methode bleek de beste resultaten te geven. Alleen het gebruik van het optimum per soort bleek voldoende om een goede voorspelling te doen. Vooral voor oudere, meer stabiele vegetatietypen bleek de pH goed

voorspeld te kunnen worden. Ook voor een groot deel van de Europese bossen bleek een goede voorspelling mogelijk, vooral voor de bossen in het noorden van Europa (Figuur 5).

De kwaliteit van de voorspellingen is vergeleken met de kwaliteit van Ellenbergs indicatorwaarde voor zuurgraad. Het bleek dat de onzekerheid in de met Ellenbergs indicatorwaarden voorspelde pH groter was dan in de hier gepresenteerde methode (Wamelink et al. 2005). De in totaal ongeveer 600 optima die konden worden geschat voor de pH, zijn getest op vegetatieopnamen uit de Landelijke Vegetatiebank (Hennekens & Schaminée 2001). Hierbij werd als eis gesteld dat er minimaal drie indicerende soorten in een opname moesten voorkomen voordat een gemiddelde pH-waarde of Ellenberg-indicatorwaarde geschat werd. Het aantal opnamen waarvoor een gemiddelde pH-waarde kon worden geschat, bleek groter dan het aantal waarvan een gemiddelde Ellenberg-waarde was te bepalen. Dit geeft aan dat het nieuwe indicatorsysteem in de plaats kan komen van Ellenbergs indicatorsysteem. Voor een aantal combinaties van soort en abiotisch milieu zijn onverwachte responsies gevonden. Dit kan deels zijn veroorzaakt door de samenstelling van de dataset. De set vertegenwoordigt weliswaar een doorsnee van de Nederlandse natuur, maar het reflecteert ook de belangstelling van vegetatie-ecologen. Zo zijn soortenarme akkergemeenschappen en de meer intensief bewerkte soortenarme weilanden waar ook bodembepalingen zijn uitgevoerd, sterk ondervertegenwoordigd in de dataset. Hierdoor kunnen niet-realistische responsies worden geschat, omdat een belangrijk deel van het voorkomen van de soort wordt gemist. Voorbeelden zijn *Taraxacum officinale* (s. lat.) en *Cardamine pratensis* (die beide ook nog eens een grote genetische variatie kennen). Een andere oorzaak van onzekerheid in de responsies van plantensoorten is de variatie in de bodem. Bodemonsters worden genomen op verschillende diepten en

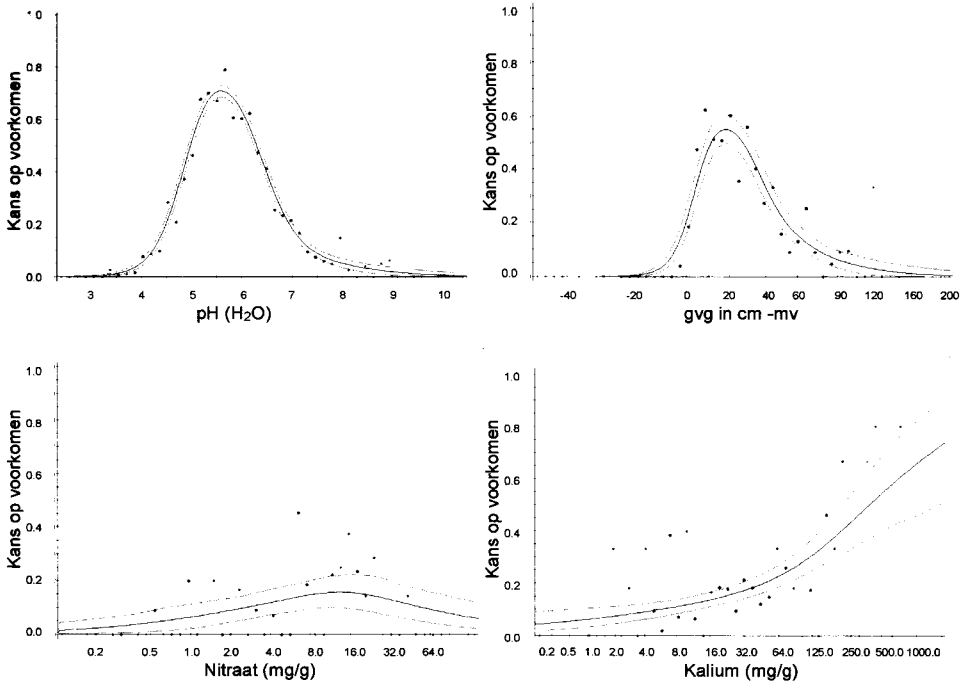


Fig. 4. De kans op voorkomen van *Anthoxanthum odoratum* voor bodem-pH-H₂O, gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand (gvg), nitraatgehalte in de bodem en kaliumgehalte in de bodem. De middelste lijn geeft de responsie, de beide lijnen er omheen de onzekerheid in de schatting van de responsie. De punten geven de kans op voorkomen. Hoe groter de punt, hoe meer waarnemingen zijn gebruikt voor het berekenen van de kans.

bestaan uit een mengmonster dat representatief is voor de vegetatie-opname. Naarmate de variatie in de bodem binnen de opname groter is (horizontaal en verticaal), zal ook de onzekerheid in de geschatte responsies toenemen. Daarnaast speelt de variatie in meetmethoden een niet te onderschatten rol in het vergroten van de onzekerheid. Standaardisatie van de meetmethoden kan dit voorkomen en het belang hiervan wordt daarom door ons van harte onderschreven (Van Dobben et al. 2005).

Geen van de soorten in onze dataset komt uitsluitend in Nederland voor. De schatting van responsies van soorten op basis van alleen Nederlandse waarnemingen is daarom per definitie een beperking van de werkelijke responsie van de soorten. Hoewel de resultaten

laten zien dat de responsies ook voor een groot deel van de rest van Europa bruikbaar zijn, kunnen mogelijk betere schattingen worden gemaakt door ook buitenlandse data te gebruiken. Responsies kunnen dan worden geschat voor het hele areaal van de soort. Nader onderzoek zal moeten uitwijzen of dit inderdaad betere responsies oplevert.

In de toekomst zullen de responsies van de soorten ontsloten worden via Symbiosis en zullen de optima opgenomen worden in het programma TURBOVEG (Hennekens & Schaminée 2001). Op gelijke wijze als nu met de Ellenberg-indicatorwaarden kunnen dan abiotische omstandigheden worden geschat op basis van de aanwezige soorten in een vegetatieopname. Om dit voor meer abiotische omstandigheden

dan alleen de pH te kunnen doen moet de database nog wel uitgebreid worden. Vooral metingen van nutriënten zijn nog ondervertegenwoordigd.

Op het ogenblik wordt gewerkt aan het controleren en verder vullen van de database, waarvoor opnamen met gemeten abiotische randvoorwaarden welkom zijn. Daarnaast worden de komende jaren bij bestaande PQ's bodemonsters genomen, welke op een gestandaardiseerde manier worden geanalyseerd. Hieruit moet onder andere blijken hoe groot de onderlinge interactie is tussen verschillende abiotische randvoorwaarden.

Dankwoord

De auteurs bedanken Pieter Slim voor commentaar op het manuscript. Speciale

dank gaat uit naar Veronique Joosten en Marlies Sanders voor het invoeren en controleren van de vele data. Dit onderzoek werd mede gefinancierd door het ministerie van LNV.

Caution needed in the use Ellenberg indicator values

The use of expert-based indicator values, as the Ellenberg indicator system, to derive abiotic conditions from vegetation is widespread. However regression of Ellenberg's indicator values on field measurements show always a large spread. We tested the hypothesis that this variation is caused by a vegetation-class dependent bias. To test the hypothesis we collected data containing vegetation relevés and measured pH or mean spring groundwater level. The relevés were

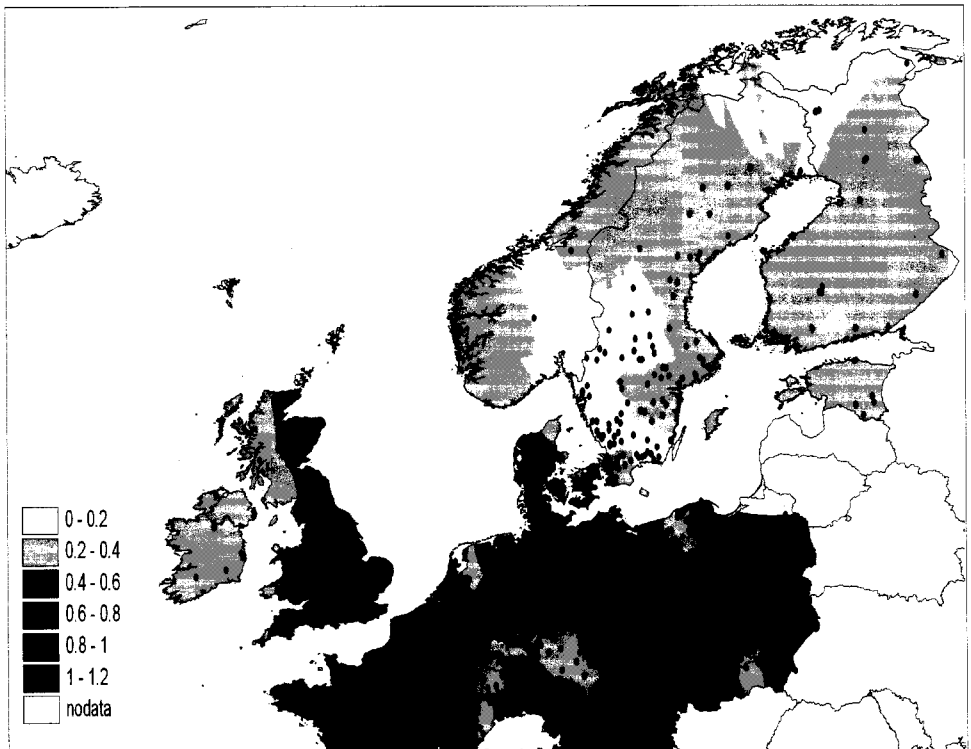


Fig 5. *Verskil tussen voorspelde en gemeten bodem-pH voor sites in Noordwest-Europa. Hoe donkerder de kleur, hoe groter het verschil. De punten geven de sites weer waar een voorspelling is gedaan. De kleuren zijn met Arc-view gesmoothed op basis van de verschillen in pH.*

assigned to a vegetation type by an automatized procedure. Regression of R against pH yielded a percentages explained variance comparable to values found in literature. When the vegetation class was added as an explanatory factor the explained variance increased dramatically. Many of the regression lines per vegetation type were significantly different from each other, usually in their intercepts but sometimes in their slopes as well. We concluded that Ellenberg indicator values for acidity show a bias towards the values that experts would expect for the respective classes.

To overcome this problem we developed a method to estimate species response based on measured physical data. Using these responses the abiotic conditions for vegetation relevés could well be predicted. We have tested this method for soil pH.

We were able to estimate the pH response of 556 species of the Dutch flora. Although we tested several statistical methods, the simplest one yielded the best prediction of pH:

1. The indicator value of a species is the average of the soil pH-values of the sites where it was observed.
2. The predicted pH of a new site is the average of the indicator values of the species occurring there.

The estimated species responses were validated on independent Dutch and European data sets, giving similar results inside and outside The Netherlands. We compared our method with the Ellenberg indicator system, which showed that our method performed better. We foresee that, if more data become available on a European scale (also on other abiotic factors than pH, e.g. water availability), our method will be suited to replace the Ellenberg system.

Literatuur

- Alkemade J.R.M., J. Wiertz & J.B. Latour (1996). Kalibratie van Ellenbergs milieu-indicatiegetallen aan werkelijk gemeten bodem factoren. Rapport nr. 711901016. RIVM, Bilthoven.
- Bakkenes M.D., D. de Zwart & J.R.M. Alkemade (2002). MOVE nationaal Model voor de Vegetatie, versie 3.2. Achtergronden en analyse van modelvarianten. RIVM rapport 408675006, Bilthoven.
- Diekmann, M. & C. Dupré (1997). Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis. *Journal of Vegetation Science* 8 (6): 855-864.
- Dobben, H.F. van, G.W.W. Wamelink & R.M.A. Wegman (2005). Schatting van de beschikbaarheid van nutriënten uit de productie en soortensamenstelling van de vegetatie. Een verkennende studie. WOT rapport 16. Alterra, Wageningen.
- Ellenberg, H. (1979). Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas, 2. Auflage. *Scripta Geobotanica* 9: 9-97.
- Ellenberg, H., H.E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner & D. Paulißen (1991). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 9-166.
- Ertsen, A.C.D., J.R.M. Alkemade & M.J. Wassen (1998). Calibrating Ellenberg indicator values for moisture, acidity, nutrient availability and salinity in the Netherlands. *Plant Ecology* 135: 113-124.
- Grime, J.P., J.G. Hodgson & R. Hunt (1988). *Comparative plant ecology, a functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London.
- Hawkes, J.C., D.G. Pyatt, & I.M.S. White (1997). Using Ellenberg indicator values to assess soil quality in British forests from groundvegetation: a pilot study. *Journal of Applied Ecology* 34: 375-387.
- Hennekens, S.M. & J.H.J. Schaminée (2001). TURBOVEG, a comprehensive database management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 12: 589-591.

- Kros, J. (2002). Evaluation of biogeochemical models at local and regional scale. Dissertatie. Alterra Scientific Contributions 7. Alterra, Wageningen.
- Kruijne, A.A., D.M. de Vries & H. Mooi (1967). Bijdrage tot de oecologie van de Nederlandse graslandplanten. Pudoc, Wageningen.
- Latour, J.B., I.G. Staritsky, J.R.M. Alkemade & J. Wiertz (1997). De natuurplanner; Decision Support Systeem natuur en milieu. Versie 1.1. RIVM Rapport 711901019, Bilthoven.
- Sanders, M.E., H.F. van Dobben, B.W. Raterman, J. Kros & C.M.A. Hendriks (2000). Op weg naar een kennissysteem natuurgerichte randvoorwaarden. Alterra report 148. Alterra, Wageningen.
- Schaffers, A.P. & K.V. Sýkora (2000). Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction, comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science* 11: 225-244.
- Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff (1995, red.). De vegetatie van Nederland. 2. Opulus Press, Uppsala.
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda (1996, red.). De vegetatie van Nederland. 3. Opulus Press, Uppsala.
- Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff (1998, red.). De vegetatie van Nederland. 4. Opulus Press, Uppsala.
- Smart, S.M. & W.A. Scott (2004). Bias in indicator values – problems with the detection of the effect of vegetation type. *Journal of Vegetation Science* 15: 843-846.
- Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel (1999, red.). De vegetatie van Nederland. 5. Opulus Press, Uppsala.
- Tongeren, O. van (2000). Programma ASSOCIA gebruikershandleiding en voorwaarden. Data-analyse Ecologie, Wageningen, Nederland.
- Wamelink, G.W.W. & H.F. van Dobben (1996). Schatting van responsies van soorten op de milieufactoren vocht, pH en macronutriënten: een aanzet tot calibratie van Ellenberg's indicatiegetallen. IBN rapport nr. 233. IBN, Wageningen.
- Wamelink, G.W.W., C.J.P. Mol-Dijkstra, H.F. van Dobben, J. Kros & F. Berendse (2000). Eerste fase van de ontwikkeling van het Successie Model SUMO 1. Verbetering van de vegetatiemodellering in de Natuurplanner. Rapport 045. Alterra, Wageningen.
- Wamelink, G.W.W., V. Joosten, H.F. van Dobben & F. Berendse (2002). Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical fieldmeasurements. *Journal of Vegetation Science* 13: 269-278.
- Wamelink, G.W.W. & H.F. van Dobben. (2003). Validity and uncertainty of Ellenberg indicator values. *Basic and Applied Ecology* 4: 515 - 523.
- Wamelink, G.W.W., H.F. van Dobben & F. Berendse (2003). Apparently we do need phytosociological classes to calibrate Ellenberg indicator values! *Journal of Vegetation Science* 14: 619-620.
- Wamelink, G.W.W., P.W. Goedhart & H.F. van Dobben (2004). Measurement errors and regression to the mean cannot explain bias in average Ellenberg indicator values. *Journal of Vegetation Science* 15: 847-851.
- Witte, J.P.M. & J.R. von Asmuth (2003). Do we really need phytosociological classes to calibrate Ellenberg indicator values? *Journal of Vegetation Science* 14: 615-618.