

Daling stikstofdepositie duinen: aanzet tot herstel vegetatie

SAMENVATTING

In de duinen is de stikstofdepositie sinds het begin van de jaren negentig van de vorige eeuw gedaald van ongeveer 25 naar 15 kg per ha per jaar. Deze studie laat zien dat dit heeft geleid tot verminderde productiviteit van de duingraslanden. De soortenrijkdom is echter nog niet hersteld. Verzuring en de hoeveelheid organische stof in de bodem beïnvloeden de effecten van stikstofdepositie. Stimulering van kleinschalige verstuiving biedt mogelijkheden om het duinecosysteem te herstellen.

Tekst **Annemieke Kooijman en Mark van Til**



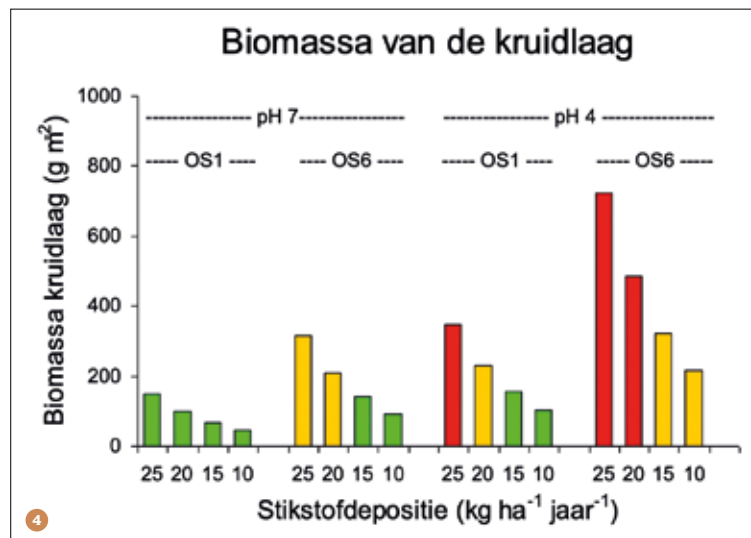
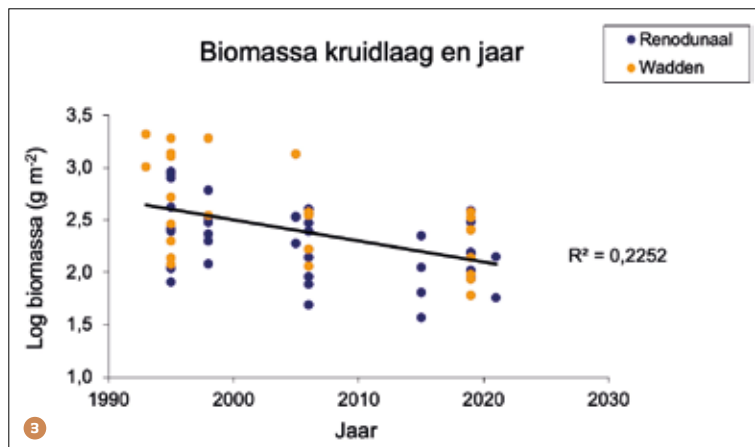
Duingraslanden, ook wel grijze duinen genoemd, behoorden vroeger tot de soortenrijkste vegetaties van Nederland. In de jaren negentig van de vorige eeuw is de biodiversiteit sterk achteruitgegaan door een te hoge stikstofdepositie, verzuring van de bodem en vergrassing van de vegetatie (Ten Harkel & van der Meulen, 1996). In vergraste vegetaties is de bovengrondse biomassa zo hoog dat er te weinig zonlicht overblijft voor de typische planten en dieren die bij dit habitatype horen.

In de afgelopen decennia is de stikstofdepositie in de kuststrook gedaald van ongeveer 25 naar 15 kg per ha per jaar. Om te achterhalen of de natuur zich enigszins heeft hersteld, hebben we elf van de door ons tussen 1992 en 2021 uitgevoerde onderzoeken in het prioritaire habitatype Grijze duinen (H2130) opnieuw bekeken ². In die onderzoeken hebben we gegevens verzameld in zowel open als gesloten - vaak vergraste - duingraslanden, en in gebieden met verschillende kalkrijkdom en ouderdom. Voor alle gebieden hebben we gegevens verzameld over pH en organische stof in de bodem, en vaak ook over boven-

¹ Duinvioltjes in de duinen van Zuid-Kennemerland. (Foto: Jan Dirk Bol).

² Bemonsteringslocaties langs de Nederlandse kust.





grondse biomassa van de kruidlaag of de soortenrijkdom van de vegetatie. Ook hebben we gekeken naar de relatie tussen biomassa en daglicht in de vegetatie. De meeste onderzoeken zijn afzonderlijk gepubliceerd (o.a. Kooijman et al., 1998, 2005, 2017, 2020, 2021). Om een zuiver effect van de verlaagde stikstofdepositie te onderzoeken, hebben we een selectie gemaakt van gebieden die niet door grootvee zoals runderen of paarden werden begraaasd. Waar mogelijk hebben we gebruikt gemaakt van (tijdelijke) exclusures om ook konijnen en damherten buiten te houden. Voor de rest hebben we met gegevens uit het landelijk meetnet bepaald of de aanwezigheid van konijnen de verschillen in biomassa kon verklaren - wat niet het geval was. De stikstofdepositie in de verschillende gebieden en jaren tot 2016 is gebaseerd op een dataset van het Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieu (RIVM), die ook gebruikt is in eerder onderzoek (Kooijman et al., 2021). Voor 2019 en 2021 zijn gegevens gebruikt van het Aerial-model. De kritische depositiewaarde (KDW) is toegewezen op grond van de locatie: 15 kg per ha per jaar voor kalkrijke duinen in het zogeheten Renodunaal district - de kalkrijke duinen tussen Bergen en Cadzand - en tien kg per ha per jaar voor gebieden in het kalkarme Waddendistrict en gedeeltelijk ontkalkte duinen in het Renodunaal district. Omdat het aantal monsters voor een bepaalde situatie tussen de verschillende studies nogal uiteenliep, hebben we de ruim vierhonderd plots uit de oorspronkelijke onderzoeken samengevoegd tot 77 gemiddelde plots.

Afname biomassa kruidlaag

De bovengrondse biomassa van de kruidlaag nam tussen 1992 en 2021 af van gemiddeld 540 naar 130 g drooggewicht per m² ³. Ook bij lagere stikstofdepositie en lagere overschrijding van de KDW nam de bio-

³ Relatie tussen bovengrondse biomassa van de kruidlaag (log g per m²) in onbegraasde grijze duinen. Bovenstaande grafiek geeft het jaar van bemonstering weer. Online zijn ook de relaties te zien met de overschrijding van de kritische depositiewaarde (kg N per ha per jaar), de pH in de toplaag van de bodem (0-10 cm) en de totale hoeveelheid organische stof (OS) (inclusief de strooisellaag). Alle correlaties zijn significant (n = 64; p < 0.05).

⁴ De gemiddelde bovengrondse biomassa van de kruidlaag (g per m²) in onbegraasde grijze duinen in verschillende scenario's voor stikstofdepositie, pH en totale hoeveelheid organische stof (OS) in de bodem (inclusief strooisellaag). OS1 = 1 kg OS per m²; OS6 = 6 kg OS per m². De biomassa voor ieder scenario is berekend via een meervoudige lineaire regressie (zie box digitale versie). Groen = gunstig (biomassa < 166 g per m²; licht op bodem > 25% daglicht), rood = zeer ongunstig (biomassa > 330 g per m²; licht op bodem < 10% daglicht); oranje = matig ongunstig, met tussenliggende waarden.

massa significant af. Daarnaast werd de biomassa van de kruidlaag ook beïnvloed door de pH en het organisch stofgehalte van de bodem. Hoe hoger de pH van de bodem, hoe lager de productiviteit van de kruidlaag. Dit werd ook al eerder gezien (Stevens et al., 2015). Bij organische stof was het juist andersom: hoe meer organische stof in de bodem, hoe hoger de biomassa. De kalkarme grijze duinen hebben een lagere KDW en zijn gevoeliger voor hoge stikstofdepositie dan kalkrijke grijze duinen, maar behalve pH blijkt dus ook organische stof van belang te zijn.

Een hoge stikstofdepositie leidt vaak tot verlaging van de pH en meer ophoping van organische stof in de bodem. Met meervoudige lineaire regressies is het mogelijk de afzonderlijke invloed van stikstofdepositie, pH en het gehalte organische stof op de biomassa van de kruidlaag te analyseren, om vervolgens een scenario-analyse uit te voeren ⁴. Hoewel er een forse spreiding zit in de gegevens en enige voorzichtigheid bij de interpretatie is gewenst, is een aantal patronen heel duidelijk. Hoge stikstofdepositie leidt vooral tot een hoge bovengrondse biomassa in oudere duingraslanden met een zuurdere bodem en meer organische stof. Voor kalkrijke pioniersvegetaties is hoge stikstofdepositie wat betreft bovengrondse biomassa minder bedreigend, zolang de pH hoog blijft. Te hoge biomassa kan in duingrasland leiden tot verminderde lichtbeschikbaarheid voor kleine planten in de vegetatie. Om aan te geven wanneer de biomassa te hoog is, hebben we gekeken naar het verband tussen biomassa en lichtbeschikbaarheid op de bodem ⁵. Zoals verwacht nam de lichtbeschikbaarheid bij hoge biomassa sterk af. Bij een biomassa van 1.000 g per m², wat in de jaren negentig nog voorkwam, valt er geen licht meer op de bodem. Als grenswaarden kunnen 10 en 25 % daglicht op de bodem worden gehanteerd, vastgesteld op basis van veldervaring. Hier



Bovengrondse biomassa (g per m ²)	Licht op de bodem (% daglicht)	Licht op 10 cm hoogte (% daglicht)
25	65	93
50	51	80
100	36	66
166	25	56
200	21	52
300	12	44
330	10	42
400	6	39
500	1	34
1000	0	21

5

horen grenswaarden voor de biomassa bij van 330 en 166 g per m². Ook deze moeten met enige voorzichtigheid gebruikt worden, maar biomassawaarden boven 330 g per m² kunnen worden gezien als zeer ongunstig (rood in 5), tussen 330 en 166 g per m² als matig ongunstig (oranje) en beneden 166 g per m² als gunstig (groen).

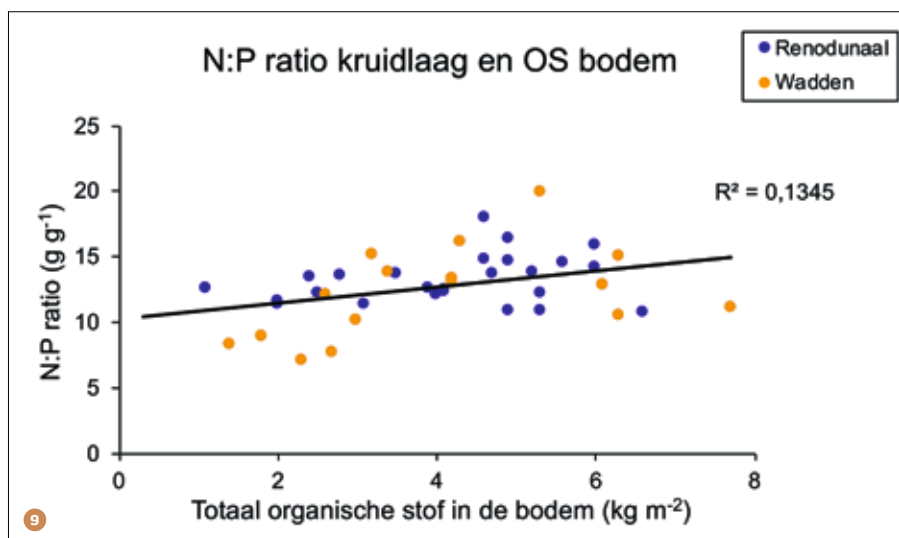
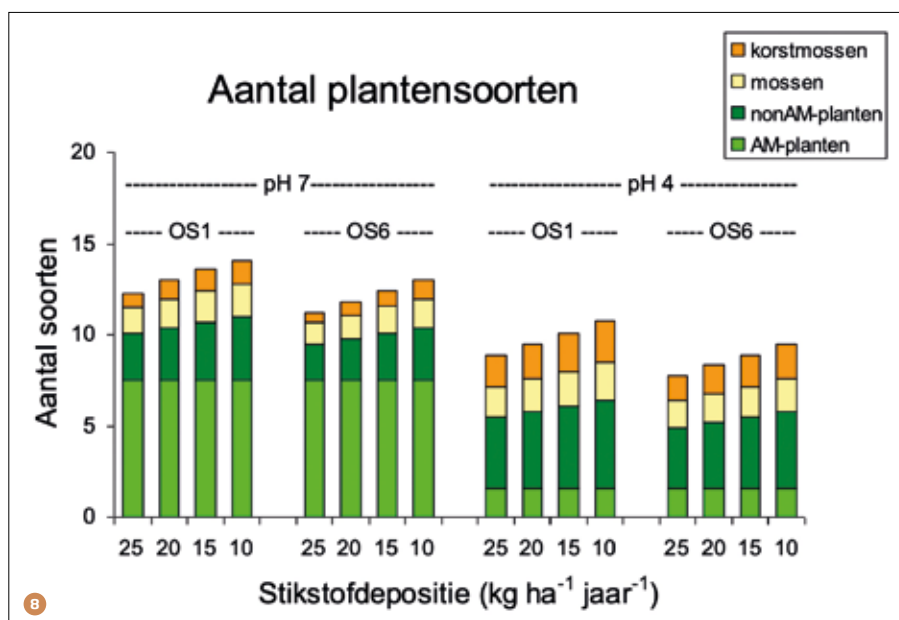
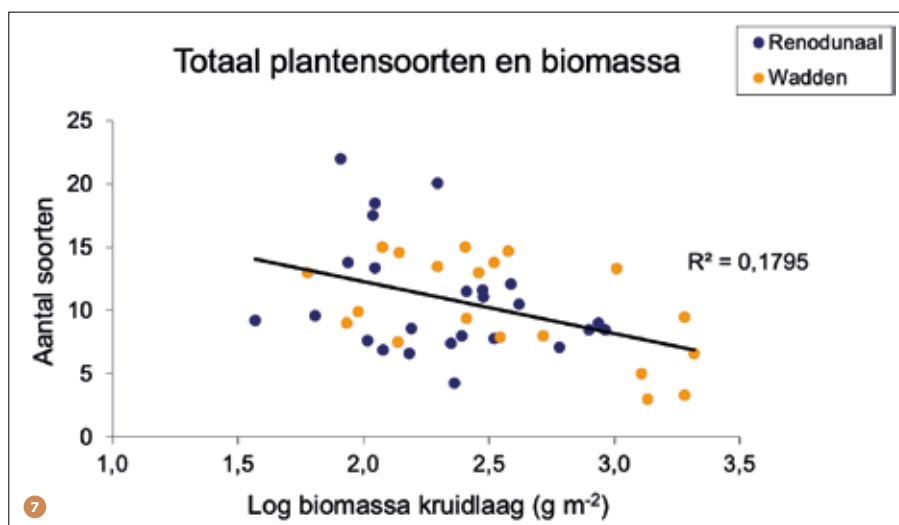
5 De beschikbaarheid van daglicht op de bodem en op 10 cm hoogte in de vegetatie in relatie tot de bovengrondse biomassa van de kruidlaag. De gegevens zijn gebaseerd op een logaritmische regressie (zie box digitale versie). De grenswaarden tussen gunstig (groen), matig ongunstig (oranje) en zeer ongunstig (rood) zijn gesteld op 25% en 10% van het daglicht op de bodem.

6 Een soortenrijk duingrasland in de Amsterdamse Waterleidingduinen. (Foto: Jan Dirk Bol)

Voor duingraslanden met een hoge pH en laag organisch stofgehalte, zoals pioniersstadia in de kalkrijke duinen, is de biomassa van de kruidlaag eigenlijk steeds vrij laag geweest, zelfs bij de hoge stikstofdepositie van de jaren negentig. Voor oudere duingraslanden met lage pH en veel organische stof in de bodem was de situatie veel ongunstiger. Bij hoge stikstofdepositie was de staat van instandhouding wat betreft biomassa zeer ongunstig. Bij een stikstofdepositie van tien kg per ha per jaar, oftewel de KDW voor kalkarme grijze duinen, zou deze nog steeds matig ongunstig zijn. In situaties waar alleen de pH laag was (pioniersvegetaties in kalkarme duinen) of alleen een hoog gehalte organische stof werd aangetroffen (oudere duingraslanden in kalkrijke duinen), waren de effecten vaak minder erg. Voor deze situaties was de staat van instandhouding wat betreft biomassa matig tot zeer ongunstig bij hoge stikstofdepositie, maar gunstig bij het huidige niveau van 15 kg per ha per jaar.

Soortenrijkdom van de vegetatie

Voor de soortenrijkdom van de vegetatie was de afname van de stikstofdepositie minder gunstig. Het aantal plantensoorten was laag vergeleken met goed ont-



7 De correlatie tussen het totaal aantal plantensoorten in onbegraasde grijze duinen en de biomassa van de kruidlaag ($n = 45$). Online is ook de correlatie te zien met de pH in de toplaag van de bodem (0-10 cm; $n = 52$). Renodunaal = kalkrijke Renodunaal district; Wadden = kalkarme Waddendistrict. Correlaties zijn significant ($p < 0.05$).

8 Gemiddeld aantal soorten voor verschillende plantgroepen in onbegraasde grijze duinen in verschillende scenario's voor stikstofdepositie, pH en totale hoeveelheid organische stof (OS) in de bodem (inclusief strooisellaag). OS1 = 1 kg OS per m^2 ; OS6 = 6 kg OS per m^2 . Het aantal soorten is voor iedere groep en scenario bere-

kend via meervoudige lineaire regressie (zie online box) met biomassa van de kruidlaag (uit figuur 3) en pH als verklarende factoren ($n = 45$). AM-planten = met arbusculaire mycorrhiza, nonAM-planten = zonder arbusculaire mycorrhiza. Alle modellen zijn significant ($p < 0.05$), behalve voor het aantal mossen.

9 Correlatie tussen de N:P ratio van kruidlaag ($n = 41$) in onbegraasde grijze duinen en totale hoeveelheid organische stof (OS) (inclusief de strooisellaag). Online staat ook de correlatie met pH in toplaag van de bodem. Renodunaal = kalkrijke Renodunaal district; Wadden = kalkarme Waddendistrict. De correlatie met organische stof is significant ($p < 0.05$).

wikkelde (duin)graslanden, waar 25 soorten in een proefvlak van enkele m^2 vrij normaal is (Jones et al., 2004, Stevens et al., 2010, Kooijman et al., 2017). Ook nam het aantal soorten bij lagere stikstofdepositie niet significant toe, hoewel dit wel het geval was bij lagere biomassa van de kruidlaag 7. Het aantal plantensoorten nam vooral toe bij hoge pH.

Ook voor de soortenrijkdom van de vegetatie hebben we het gecombineerde effect van stikstofdepositie, pH en organische stof met meervoudige lineaire regressie in beeld gebracht. Dit hebben we gedaan voor verschillende plantgroepen als mossen, korstmossen en vaatplanten. Verschillende vaatplanten reageren verschillend op de beschikbaarheid van fosfor in de bodem (Hoeksema et al., 2010, Kooijman et al., 2020, 2021), die weer van belang is voor de gevoeligheid voor hoge stikstofdepositie. We hebben de vaatplanten daarom verdeeld in twee groepen met verschillende manieren om fosfor op te nemen: planten met en zonder samenlevende schimmels (arbusculaire mycorrhiza) in en rond hun wortels. De planten met mycorrhiza (AM) zoals duinviooltje en geel walstro, kunnen via hun schimmeln netwerk gebruik maken van calciumfosfaat. Dit is volop aanwezig in kalkrijke bodems, maar slecht oplosbaar bij hoge pH. Planten zoals zandzegge, schapenzuring en kraaihei hebben geen arbusculaire mycorrhiza (nonAM) en benutten vooral zwakgebonden of organisch fosfor. Dit zijn de dominante vormen van fosfor bij lage pH, als calciumfosfaat is opgelost (Kooijman et al., 2020, 2021). Het effect van stikstofdepositie op het aantal soorten



was dus relatief klein ⁸. Dit gold ook voor organische stof. Het aantal soorten was iets hoger bij lagere stikstofdepositie of lagere organisch stofgehaltes, maar dit was vooral het gevolg van de lagere biomassa. De pH van de bodem was echter een zeer belangrijke factor. De soortenrijkdom van de vegetatie was het hoogst bij hoge pH, hoewel het totaal aantal soorten ook bij lage stikstofdepositie relatief laag was (Jones et al., 2004, Stevens et al., 2010).

De relatief hoge soortenrijkdom bij hoge pH is vooral het gevolg van het grote aantal planten met arbusculaire mycorrhiza. Calciumfosfaat in de bodem is vanwege de slechte oplosbaarheid vooral toegankelijk voor planten met dit schimmeln netwerk. Dit netwerk moet echter wel worden onderhouden, waardoor een deel van de fotosyntheseproducten naar de schimmels gaat, en de biomassa van de planten vrij laag blijft (Hoeksema et al., 2010). Het aantal planten zonder arbusculaire mycorrhiza was juist hoger bij lage pH, door de hogere beschikbaarheid van fosfor in de bodem. Ook het aantal korstmossen was hoger bij

¹⁰ Een stuifvlakte in de duinen van Zuid-Kennemerland. (Foto: Jan Dirk Bol)

lage pH, maar niet genoeg om het verschil in planten met arbusculaire mycorrhiza te compenseren.

Nutriënten in de vegetatie

De daling van de stikstofdepositie had geen invloed op de stikstof- en fosforconcentraties in de bovengrondse biomassa van de kruidlaag. Die werden wel beïnvloed door de pH. Over de pH-gradiënt van vier naar zeven nam de stikstofconcentratie toe van 12 naar 17 mg/g, en de fosforconcentratie van 1,0 naar 1,4 mg/g. Die toename is vooral het gevolg van de dominantie van planten met arbusculaire mycorrhiza bij hoge pH. De planten nemen met hun schimmeln netwerk behalve fosfaat ook stikstof uit de bodem op, wat leidt tot een hogere voedselkwaliteit voor het konijn, maar ook voor insecten. De N:P ratio van de vegetatie, die aangeeft of stikstof dan wel fosfor een beperkende factor kan zijn voor de plantengroei, werd door pH echter niet beïnvloed ⁹.

Het gehalte aan organische stof van de bodem was vooral van belang voor de fosforconcentratie van de

vegetatie. De stikstofconcentratie bleef gemiddeld 15 mg/g, maar de fosforconcentratie nam bij hogere organisch stofgehalten af van 1,4 naar 1,0 mg/g. De N:P-ratio van de vegetatie nam hierbij toe van 10 naar 15 g/g. Dat geeft aan dat stikstof bij lage organische stofgehalten een beperkende factor is (Olde Venterink et al., 2003). Bij hogere gehalten aan organische stof zijn stikstof en fosfor meer in balans, waarschijnlijk door de hogere stikstofmineralisatie. Als stikstof bij lage gehalten aan organische stof echter een beperkende factor is, dan zijn pioniersvegetaties ondanks hun relatief lage biomassa-productie toch gevoelig voor hoge stikstofdepositie. Dit geldt voor zowel kalkrijke als kalkarme grijze duinen.

Aanbevelingen voor het beheer

Het goede nieuws is dat verlaging van de stikstofdepositie in onbegraasde duingraslanden heeft geleid tot afname van de biomassa van de kruidlaag en tot herstel van de vegetatiestructuur, wanneer de KDW niet meer werd overschreden. Herstel van de soortenrijkdom is echter nog niet bereikt, en kan ook nog even duren (Stevens et al., 2016). Ook volgens Berendse et al. (2021) nam het aantal plantensoorten sinds de daling van de stikstofdepositie rond 1990 wel toe, maar niet genoeg om de afname in de voorgaande decennia te compenseren. Ook is de bodem in veel duingraslanden door de hoge stikstofdepositie sterker verzuurd, en is de hoeveelheid organische stof toegevoegd, waardoor de biomassa toch weer hoger kan zijn. Daarnaast zijn ook pioniersvegetaties door hun stikstoflimitatie gevoelig voor hoge stikstofdepositie. De perspectieven voor herstel zijn beter voor kalkrijke dan voor kalkarme grijze duinen, tenminste zolang ze nog kalk bevatten. In kalkrijke grijze duinen kan de pH hooggehouden worden via kleinschalige verstuing. De dominantie van planten met arbusculaire mycorrhiza zorgt voor een relatief lage biomassa-productie, hoge soortenrijkdom en hoge voedselkwaliteit van de vegetatie. Als er weinig konijnen zijn kan de biomassa laag worden gehouden via begrazing door grootvee. Als de pH hoog genoeg blijft, is het ook niet nodig om organische stof uit de bodem te verwijderen door te plaggen of chopperen. Oudere kalkrijke duingraslanden kunnen juist heel waardevol zijn, en zeldzame soorten bevatten als kruisbladgentiaan en liggend bergvlas. Wel kan het nog even duren voor de soortenrijkdom zich heeft hersteld.

In kalkarme grijze duinen is de situatie veel ongunstiger, hoewel ook hier de biomassa van de kruidlaag afnam met de daling in stikstofdepositie. Door de verzuring is de beschikbaarheid van fosfor hoger dan in kalkrijke grijze duinen, waardoor de gevoeligheid voor stikstofdepositie groter is, en de biomassa van de kruidlaag nog steeds matig ongunstig kan zijn. Begrazing door grootvee kan helpen om deze te verlagen,

maar korstmossen kunnen niet goed tegen vertrapping. Ook wordt in kalkarme grijze duinen vaak met een hoge veedichtheid begraasd, die negatief kan uitpakken voor bloembezoekende insecten en grondbroedende vogels (Nijssen et al., 2014). Het is misschien beter het beheer te richten op het beperken van organische stof in de bodem, door plaggen en chopperen van vergraste vegetaties, of door kleinschalige verstuing. De echte oplossing is en blijft echter een verdere reductie van de stikstofdepositie. Voor een duurzaam herstel van de biodiversiteit zijn brongerichte maatregelen onmisbaar om de stikstofdepositie verder te beperken.

Dankwoord

Het is onmogelijk de tientallen terreinmedewerkers, collega's, studenten, familieleden en andere vrijwilligers apart te bedanken. Zonder hun inzet en betrokkenheid was deze overzichtsstudie niet mogelijk. Het onderzoek is voor een deel gefinancierd door OBN en de voorlopers hiervan. ■

Annemieke Kooijman

Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteemdynamica,
Universiteit van Amsterdam
a.m.kooijman@uva.nl

Mark van Til

Waternet Amsterdam

SUMMARY

Effects of lower N-deposition in Dutch dunes

Atmospheric N deposition in Dutch dune grasslands decreased between 1992 and 2021 from 25 to 15 kg/ha/yr. We combined 11 separate studies to test whether this was associated with improvements in the vegetation. Although species richness was not affected, average aboveground biomass indeed decreased from 540 to 130 g/m². However, sensitivity to high N deposition could be mitigated or enlarged by pH and soil organic matter content (SOM). Sensitivity would decrease with high pH and/or low SOM, but increase with low pH and high SOM, associated with changes in P-availability. High pH and low P availability also increased species richness, especially through plants that live together with arbuscular mycorrhiza.

Literatuur

De literatuurlijst van dit artikel vindt u door deze QR-code te scannen, of bij de online versie van dit artikel, die te vinden is op <https://delevendenatuurmagazine.nl/de-levende-natuur-nummer-03-2023/samenvatting-daling-stikstofdepositie-duinen/>



Kooijman, A. & Til, M. van, 2023. Daling stikstofdepositie duinen: aanzet tot herstel vegetatie *De Levende Natuur* 124 (3), 105-110.

SUMMARY

Effects of lower N-deposition in Dutch dunes

Atmospheric N deposition in Dutch dune grasslands decreased between 1992 and 2021 from 25 to 15 kg/ha/yr. We combined 11 separate studies to test whether this was associated with improvements in the vegetation. Although species richness was not affected, average aboveground biomass indeed decreased from 540 to 130 g/m². However, sensitivity to high N deposition could be mitigated or enlarged by pH and soil organic matter content (SOM). Sensitivity would decrease with high pH and/or low SOM, but increase with low pH and high SOM, associated with changes in P-availability. High pH and low P availability also increased species richness, especially through plants that live together with arbuscular mycorrhiza.

Literatuurlijst

- Berendse, F., R.H.E.M. Geerts, W.T. Elberse, T.M. Bezemer, P.W. Goedhart, W. Xues, E. Noordijk, C.J.F. ter Braak & H. Korevaar, 2021.** A matter of time: Recovery of plant species diversity in wild plant communities at declining nitrogen deposition. *Diversity and Distributions* 27: 1180-1193.
- Harkel, M.J. ten & F. van der Meulen, 1996.** Impact of grazing and atmospheric nitrogen deposition on the vegetation of dry coastal dune grasslands. *Journal of Vegetation Science* 6: 445-452.
- Hoeksema, J.D., B.V. Chaudhary, C.A. Gehring, N.C. Johnson, J. Karst, R.T. Koide, A. Pringle, C. Zabinski, J.D. Bever, J.C. Moore, G.W.T. Wilson, J.N. Klironomos & J. Umbanhowar, 2010.** A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 13: 394-407.
- Jones, M.L.M., H.L. Wallace, D. Norris, S.A. Brittain, S. Haria, R.E. Jones, P.M. Rhind, B.R. Reynolds & B.A. Emmett, 2004.** Changes in vegetation and soil characteristics in coastal sand dunes along a gradient of atmospheric nitrogen deposition. *Plant Biology* 6: 598-605.
- Kooijman, A.M., J.C.R. Dopheide, J. Sevink, I. Takken & J.M. Verstraten, 1998.** Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes; lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands. *Journal of Ecology* 86: 511-526.
- Kooijman, A.M., M. Besse, M. & R. Haak, 2005.** Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiering in open droge duinen. Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, rapport DK 2005/dk008-O.
- Kooijman, A.M., M. van Til, E. Noordijk, E. Remke & K. Kalbitz, 2017.** N-deposition and grass-encroachment in calcareous and acidic Grey Dunes (H2130) in NW-Europe. *Biological Conservation* 212: 406-415.
- Kooijman, A.M., E. Morriën, G. Jagers op Akkerhuis, A. Missong, R. Bol, E. Klumpp, R. van Hall, M. van Til, K. Kalbitz & J. Bloem, 2020.** Resilience in coastal dune grasslands: pH and SOM effects on P nutrition, plant strategies and soil communities. *Ecosphere* 11: 5.
- Kooijman, A.M., S.M. Arens, A.E.L. Postema, B.R. van Dalen & L.H. Cammeraat, 2021.** Lime-rich and lime-poor coastal dunes: natural blowout activity differs with sensitivity to high N deposition through differences in P availability to the vegetation. *Science of the Total Environment* 779: 146461.
- Nijssen, M., B. Wouters, J. Vogels, A.M. Kooijman, H. van Oosten, C. van Turnhout, M. Wallis de Vries, J. Dekker & I. Janssen, 2014.** Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van

faunagemeenschappen in droge duingraslanden. Eindrapportage 2009-2013. Rapport nr. 2014/OBN 190-DK. Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken.

Olde Venterink, H., M.J. Wassen, A.W.M. Verkroost & P.C de Ruiter, 2003. Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. *Ecology* 84: 2191-2199.

Stevens C.J., C. Duprè, E. Dorland, C. Gaudnik, D.J.G. Gowing, A. Bleeker, M. Diekmann, D. Alard, R. Bobbink, D. Fowler, E. Corcket, J.O. Mountford, V. Vandvik, P.A. Aarrestad, S. Muller, & N.B. Dise, 2010. Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands 1 across Europe. *Environmental Pollution* 158: 2940–2945.

Stevens, C.J., 2016. How long do ecosystems take to recover from atmospheric nitrogen deposition? *Biological Conservation* 200: 160–167.

Stevens, C.J., E.M. Lind, Y. Hautier, W.S. Harpole, E.T. Borer, S. Hobbie, et al., 2015. Anthropogenic nitrogen deposition predicts local grassland primary production worldwide. *Ecology* 96: 1459–1465.