

Milieu-indicatie door vegetatie-opnames: een statistische evaluatie van modelsystemen Abiotiek.

Cajo J.F. ter Braak, Biometris, Wageningen UR, Wageningen

Versie 0.9, 7 mei 2015

Versie 1.0, 20 juli 2015

Rapport van een quick scan van vijf Nederlandse systemen om milieuomstandigheden af te leiden uit vegetatie-opnames, in opdracht van B12 (project Theoretische vergelijking modelsystemen Abiotiek)

1. Introductie

1.1 Context

B12 heeft mij gevraagd om in korte tijd een theoretische evaluatie uit te voeren van een aantal systemen (achtergrond, rekenregels en methoden) die milieufactoren afleiden uit vegetatieopnames. B12 heeft ook zeven specifieke vragen opgesteld en digitaal documentatie bijgeleverd (beschrijvingen, stroomdiagrammen, lijsten van indicatiegetallen die in de systemen gebruikt worden en verslagen van bijeenkomsten). De systemen zijn in alfabetische volgorde: Estar, Indica, Iteratio, SynBioSys Ellenberg and SynBioSysWamelink. Deze versie van het rapport is bijgewerkt na opmerkingen tijdens en na een bijeenkomst bij B12 op 29 juni 2015 met ontwerpers van de methoden.

1.2 Conflict of interest

There many potential biases in the evaluation. B12 and the authors of the systems are aware of this. Nevertheless I wish to list explicitly the following. In the period 1983-2000 I was author of several papers trying to statistically underpin the method of weighted averaging and correspondence analysis. I was a co-author of a paper describing an earlier version of Iteratio. I was a co-author of Wamelink on four papers that are not directly related to SynBioSysWamelink and I was a member of the PhD thesis evaluation committee (2007).

2. Algemeen

2.1 Algemene werkwijze

Kortgezegd is het doel van de systemen ten eerste om milieucondities af te leiden uit vegetatie opnames, en met name de planten (en soms mossen) die daarin voorkomen.

Dat is natuurlijk alleen mogelijk als er een, liefst causale, relatie bestaat. Vaak is er ook een mate van abundantie van voorkomen beschikbaar, bijvoorbeeld bedekking of een van der Maarel score, en is het een vraag of die maat wel of niet moet worden meegenomen. Een tweede, afgeleid doel is om veranderingen in het milieu te ontdekken door de vegetatie te monitoren en een derde doel is om kaarten te maken van milieucondities op basis van vegetatiekaarten.

Om deze doelen te verwezenlijken moet er een aantal stappen worden gezet.

Stap 1. Kennis verzamelen over de relatie tussen het voorkomen van planten soorten en milieucondities of milieufactoren ter plaatse.

Stap 2. De kennis gebruiken om uit vegetatieopnamen milieucondities of waarden van milieufactoren af te leiden, liefst met een aanduiding van de onzekerheid.

Het kennis verzamelen in Stap 1 kan op twee manieren, M1 en M2.

M1: De eerste manier is om relevante milieufactoren te definiëren en vervolgens een training set op te bouwen met vegetatieopnamen en bijbehorende waarden van milieufactoren. Een factor is hierbij veelal een kwantitatieve variabele (dit in tegenstelling tot het gebruik van het woord factor in de statistiek), maar kan ook een ordinale of categorische variabele zijn. Als de training set vanaf niets wordt opgebouwd is het verstandig een steekproefschema op te stellen en de wijze van bemonstering en opnemen goed vast te stellen. Vaak wordt voortgebouwd op of gebruik gemaakt van reeds bestaande databestanden. Vervolgens wordt op basis van de training set met een statistische methode de relatie tussen het voorkomen van plantensoorten en het milieu afgeleide. Als de relatie sterk is, is er meer vertrouwen in een bruikbare toepassing van die relatie in Stap 2, dan wanneer die relatie zwak is.

M2: De meest voorkomende manier is echter de kennis te verzamelen die experts hebben vastgelegd in de vakliteratuur, veelal via het aanleggen van lijsten van indicatiegetallen van plantensoorten ten opzichte van één of meerdere milieufactoren. Voorbeeld is de lijst met Ellenberg getallen. Hierbij heeft de milieufactoor vaak een globale omschrijving en daardoor is er geen bekende, nauwkeurige relatie met een fysische (bodem)parameter. Die kalibratie relatie (Stap 1M1K) moet dan in een opzet als in die in eerste manier M1 alsnog worden vast gesteld. De kwaliteit van die relatie bepaalt mede de onzekerheid van het eindresultaat in Stap 2.

In Stap 1 wordt ook bedacht of beslist of de relaties geacht worden algemeen geldig te zijn in een bepaald gebied of dat er een onderverdeling nodig is, bijvoorbeeld naar habitatype, omdat de relatie in het ene type verschilt van die in een ander type. Statistisch gezien gaat het hierbij om de vraag of er interactie is tussen de milieufactoor(en) en andere factoren, zoals habitatype. In praktijk worden hierbij bijvoorbeeld lijsten van indicatiegetallen opgesteld per habitatype.

In Stap 2 wordt de verzamelde kennis in Stap 1 gebruikt om op basis van een vegetatieopname uit een onbekend milieu de waarden van de milieufactoor(en) te schatten. Stap 1 (M1) en Stap 2 worden in de statistiek wel (niet-lineaire) multivariate kalibratie aangeduid. Zie voor een theoretisch raamwerk met specifieke methoden van aanpak ter Braak(1995b). Stap 1(M1) is een regressie probleem en Stap 2 is specifiek kalibratie (Jongman et al. 1995)(hoofdstuk 2 en 3).

De onderzochte systemen zijn nogal eenduidig in Stap 2. Alle systemen gebruiken een vorm van gewogen middelen van indicatiegetallen waarbij de gewichten vaak 0/1 zijn met 0 voor afwezigheid van een soort en 1 de aanwezigheid van een soort. Soms

worden gewichten gebruikt. Een gewicht kan zijn de mate van abundantie van de soort in een opname of een algemeen gewicht voor een soort (of in Estar, soort-klasse) die onafhankelijk van de opname is, maar wel specifiek voor een milieufactor kan zijn. Een soort met meer gewicht wordt als informatiever gezien voor de milieufactor dan een soort met minder gewicht. Er zijn twee uitzonderingen in de systemen waarbij iets anders wordt gebruikt dan gewogen middelen. (1) In INDICA wordt ook naar de hele empirische verdeling van de indicaties over indicatieklassen in een opname gekeken, zodat opnamen vergeleken kunnen worden via hun verdelingen en er daarna vervolgens bijvoorbeeld met de modus verder gerekend kan worden. (2) In het aan Estar gerelateerde paper van Witte en Runhaar (2000) worden het percentages van een soortsgroep uitgezet tegen een milieufactor, bijvoorbeeld het percentage natte soorten tegen de voorjaarsgrondwaterstand waarbij logischerwijze een sigmoïde curve aan de gegevens wordt aangepast. Later, in appendix 1 van Witte et al (2007) wordt weer met gewogen gemiddeldes gewerkt.

Stap 2 kunnen we uitvoeren per vegetatieopname of voor een set van vegetatieopnamen. In dat laatste geval kan getracht worden informatie te halen uit de samenhang tussen de soorten in de opnamen in Stap 2 (Brown 1982). De methode Iteratio is hiervan een voorbeeld. Samenhang tussen de opnamen (in ruimte en tijd) zou ook gebruikt kunnen worden, maar dat gebeurt in geen van de systemen.

Gegeven het wijdverspreide gebruik van gewogen middelen in de methoden wijd ik hier een aparte sectie aan.

Voor het maken van kaarten van milieucondities op basis van kaarten van vegetatietypen wordt de verdeling van de milieucondities per vegetatietype geschat door opnamen toe te wijzen aan vegetatietypen en dan Stap 2 uit te voeren. Als Stap 2 een gemiddelde en standaardfout voor elke opname geeft, kunnen we in principe de natuurlijk variatie in milieucondities onderscheiden van het onzekerheid daarin.

2.2 Gewogen middelen en ontkrimp-methoden

Ter Braak en Barendregt (1986) plaatsten de methode van gewogen middelen in Stap 2 in een statistische raamwerk, en wel dat van (niet-lineaire) multivariate kalibratie (ter Braak 1995b). Ter Braak en Barendregt (1986) laten zien dat daarin de indicatiegetallen centroiden (zwaartepunten) zijn van ééntoppige responsiecurves van het voorkomen (of abundantie) van soorten ten opzichte van een milieufactor. Ter Braak en Barendregt (1986) laten zien dat deze definitie noodzakelijk is voor de consistentie van het gewogen gemiddelde als schatter voor de milieufactor (voor grote aantal soorten en een uniforme verdeling van alle indicatiegetallen in de lijst). Het ligt kennelijk niet zo voor de hand om als indicatiegetal het optimum van de responsiecurve te nemen (zoals in de Wamelinkgetallen, naar ik meen, gebeurt). Als de responsiecurves symmetrisch zijn vallen optimum en centroïde samen. Ter Braak en Barendregt (1986) laten ook zien hoe de breedte van de responsiecurven (nichebreedte, amplitudo, tolerantie) gebruikt kan worden voor efficiëntere schatters voor het geval dat de curves Gaussisch zijn. Dit geeft 'tolerance down-weighted averaging'. Hierbij wordt de aanwezigheid of abundantie-maat eerst vermenigvuldigd met een gewicht alvorens het gewogen gemiddelde wordt berekend. Het gewicht dat asymptotische efficiëntie geeft is 1 gedeeld door de gekwadrateerde tolerantie.

Stap 1(M1) kan worden geïmplementeerd via het aanpassen van responsiecurven of oppervlakken aan data over soorten en milieufactoren (ter Braak and van Dam 1989, Wamelink et al. 2005, Wamelink et al. 2011) maar ook de methode van gewogen middelen wordt soms ook toegepast (Wamelink et al. 2005), zoals (of iets dat erop lijkt) in Iteratio. Het is daarom nuttig te kijken in het aanpalende vakgebied van de paleoecologie waar deze methoden worden toegepast voor paleomilieu-reconstructie.

Ter Braak en van Dam (1989) zijn een van de eersten die gewogen middelen voorstelden en toepasten in zowel Stap 1 (M1) als Stap 2. Zij merken ook op dat twee keer middelen een krimp veroorzaakt en zij stellen voor de gemeten milieufactoor te regresseren tegen het gewogen gemiddelde en de verkregen rechte lijn te gebruiken als oprekking of ont-krimping (deshrinkage). Dit heet ‘inverse deshrinking regression’(Birks et al. 1990). Dit geeft minder deshrinking en een kleiner gemiddelde kwadratische fout in de training set dan de omgekeerde regressie, ‘classical deshrinking regression’, dat is de regressie van het gewogen gemiddelde op de gemeten waarde (Birks et al. 1990). De ‘classical deshrinking regression’ wordt geacht iets beter te zijn aan de uiteinden van de schaal (Birks et al. 1990) en wordt daarom in Birks et al. (1990) toegepast. De deshrinking formule kan ook worden toegepast op de indicatiegetallen van de soorten, zeker als de deshrinking regressie lineair is. Gewogen middelen van de nieuw verkregen indicatiegetallen geeft dan direct schattingen voor de gekozen fysische grootte.

Een vernieuwend aspect in Birks et al. (1990) is dat opname-specifieke standaardfouten worden berekend met behulp van de bootstrap. De berekende fout bestaat uit twee delen. Eén deel komt voort uit het deshrinking regression (en is constant in hun aanpak) en het tweede deel komt voort uit de onzekerheid over de gewogen gemiddelden (en gewichten) van de soorten door beperktheid van de training set. Dit deel is opname-specifiek omdat het afhangt van hoeveel en welke soorten in de opname voorkomen. Deze aanpak om de fout aan te geven kan ook van nut zijn in de onderzochte systemen, vooral daar waar er gebieds- of type-specifieke lijsten van indicatiegetallen worden opgesteld en de training set relatief klein is.

Recente reviews van deze en concurrerende methoden voor indicatie op basis van soortensamenstellingen zijn Birks et al. (2010) en Juggins en Birks (2012). Over ‘tolerance down-weighted weighted averaging’ zeggen Juggins en Birks (2012) dat in recente studies (en na het verbeteren van een bug in het in dat vakgebied veel gebruikte programma WACALIB) het een bescheiden verbetering kan geven ten opzichte van standaard gewogen middelen. Een interessante nieuwe ontwikkeling heet ‘locally-weighted weighted averaging’. In deze techniek wordt een relatief kleine training set gekozen (30-50 opnamen) uit de gehele training set op basis van gelijkenis met de opname waarvoor een indicatie moet worden afgeleid. De methode van gewogen middelen met deshrinking wordt toegepast op deze kleine training set. Deze aanpak is een alternatief voor expert-gebaseerde opsplitsing van de training set, bijvoorbeeld in gebieds- of type-specifieke training sets.

3. De indicatie systemen

In deze sectie worden de systemen Estar, Indica, Iteratio, SynBioSys and SynBioSysWamelink besproken, elk in zijn eigen subsectie.

3.1 Documentatie algemeen

De mij toegeleverde documentatie was omvangrijk en divers. Behalve voor Estar en INDICA, was er niet één document dat de volledige werkwijze van het systeem, inclusief de gebruikte formules en rekenregels bevatte. De werkwijze heb ik proberen af te leiden uit de verschillende documenten per systeem, maar ik was niet in staat op basis van de geleverde documentatie met zekerheid te leren hoe elk systeem nu precies werkt, behalve voor INDICA en het eenvoudigste systeem in SysBioSys waarin alleen (ongewogen) gemiddelden van Ellenberg indicatiegetallen worden gebruikt met een omrekeningsformule naar een aantal fysische variabelen. Versienummers ontbraken, terwijl er in de artikelen soms wel van voortschrijdend inzicht sprake lijkt. Een beschrijving van de reikwijdte (mogelijkheden en beperkingen) van de toepassing van elk systeem ontbreekt in de documentatie. Er is wel wetenschappelijke discussie over en weer over bepaalde toepassingen (Runhaar and Witte 2010).

Ik heb mij niet verdiept in de milieucondities en milieufactoren die elk systeem indiceert. Daarin zitten mogelijk belangrijke verschillen tussen de systemen. Zie ook de discussie over conditionele en operationele factoren die van belang is of wel een factor wel of niet zinvol geïndiceerd kan worden.

Ik heb mij ook niet verdiept in de kwaliteit van de expertkennis noch in de kwaliteit van de training sets, voor zover van toepassing. Deze aspecten kan ik niet beoordelen.

Elk systeem heeft wel ten minste één document of studie waarin wordt aangetoond dat de werkwijze indicaties geeft die beter zijn dan die van een nul-model. Deze ‘validatiestudies’ zijn onderling moeilijk te vergelijken.

3.2 Estar

Estar is goed gedocumenteerd (Witte et al. 2014).

Aanvullende documenten: (Witte et al. 2007): Appendix 1 (Witte and Runhaar 2000, Käfer and Witte 2004, Bartholomeus et al. 2008), PROBE (2007), stroomschema.

Estar bouwt voort op het ecotopensysteem van Runhaar (Witte and Runhaar 2000, Runhaar et al. 2004), dat hieronder is weergegeven. Het bevat 25 klassen (ecotopen/standplaatstypen).

Tabel 1: Classificatie van standplaatstypen volgens het ecotopensysteem. Standplaatstypen (met cursieve code aangegeven) zijn gedefinieerd door combinatie van kenmerklassen (vette code). Voorbeeld: b40 is een brakke, vochtige standplaats.

		Zoet			brak		zilt	
		voedselarm		matig	zeer			
		zuur	zwak zuur	voedselrijk	voedselrijk			
		1	2	3	7	8	b	z
Water	1	11	12	13	17	18	b10	
Nat	2	21	22	23	27	28	b20	z20
Vochtig	4	41	42	43	47	48	b40	
Droog	6	61	62	63	67	68	b60	

In termen van standplaatsfactoren is het een vier-dimensioneel systeem (vier milieufactoren), dat in de tabel handig is weergegeven als een twee-dimensioneel geheel. Dit is altijd mogelijk, maar is hier zeer effectief door het feit dat volgens de auteurs niet alle combinaties van factorwaarden kunnen voorkomen. Elke soort is op basis van expertkennis toegewezen aan 1 tot 5 klassen. De toekenningen hebben een rangnummer (van hoog naar laag aandeel). Door een soort aan meer dan één klasse toe te kunnen kennen is het mogelijk iets over de nichebreedte van een soort aan te geven.

De rangnummers worden in Witte et al (2007) omgerekend in aandelen waarbij de som van aandelen gelijk is aan 1. De aandelen hebben de betekenis van (gemiddelde) relatieve abundantie gegeven het rangnummer. De aandelen worden gebruikt als gewichten (dus, als een vorm van abundantie) in het gewogen gemiddelde ten aanzien van een factor (ter Braak and Looman 1986). De factor kreeg hierbij niet de gehele getallen in de klassecode in de bovenstaande tabel maar oplopende waarden van 1, 2, ..., m , met m het aantal klassen van de factor.

Op deze manier, en dus met gewogen middelen in Stap 1 (Witte et al. 2007) worden de klasse-toekenningen omgerekend naar indicatiegetallen voor soorten voor zoutgraad, vocht regime en nutriënten beschikbaarheid (salinity, moisture regime, nutrient-availability). De informatie over niche-breedte speelt natuurlijkerwijze een rol hierbij, maar wordt niet gebruikt in de vervolgstap (een Stap 2 stap). De vervolgstap bestaat uit het ongewogen middelen van de indicatiegetallen van soorten die voorkomen in de vegetatieopname. De keuze om niet verder te wegen naar abundantie in de opname wordt gedaan op basis van empirisch onderzoek naar de eventuele meerwaarde hiervan (Käfer and Witte 2004). Die meerwaarde blijkt gering of afwezig.

Voor zuurgraad (acidity) wordt dezelfde manier toegepast voor soorten die volledig aan klassen zijn toegekend die een zuurgraad-kenmerk hebben. Soorten die ook aan klassen zijn toegekend zonder zuurgraad-kenmerk worden wel meegenomen in Stap 2, waarbij aan die klassen een zuurgraadgetal van 2.5 wordt toegekend (op een schaal van 1 tot en met 3) en een gewicht van 1/10 van die van klassen met een zuurgraad-kenmerk.

Witte et al. (2007) gebruikte alleen aan- en afwezigheid in het gewogen middelen, maar ESTAR bevat thans (Witte et al. 2014) twee mogelijke manieren om te wegen met bedekking.

De informatie over aandelen en resulterende indicatiewaarden voor soorten is voor mij beschikbaar in het bestand ESTAR_indicatiewaarden.xlsx. Daar in staan ook gewichten die doorgaans 1 zijn (behalve voor de zuurindicatie, zoals verwacht) maar soms ook kleiner dan 1, namelijk als een soort is toegedeeld aan meer klasse. Dit is een vorm 'tolerance down-weighted weighted averaging'.

De gepresenteerde formule in Appendix 1 van (Witte et al. 2007) voor de indicatie van zuurgraad kan worden geherformuleerd als een gewogen gemiddelde over soorten. Voor dit doel wordt elke soort in twee pseudosoorten verdeeld, zeg A en B. Pseudosoort A is de soort in elke klasse met een zuurgraad-kenmerk (met behoud van het rangnummer van toekenning van klassen), en de pseudosoort B is de soort in de overige klassen. Het totaal van de aandelen blijft zo 1 per soort. Vervolgens worden er voor alle pseudosoorten A indicatiegetallen berekend, gebruik makend van de aandelen (dus met gewogen middelen). De pseudosoorten B krijgen indicatiegetal 2.5.

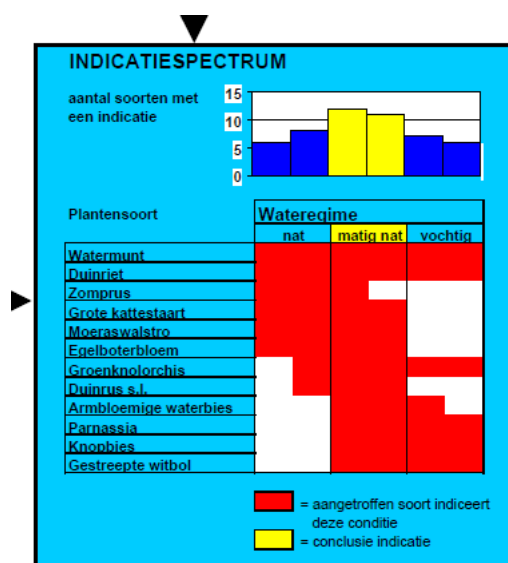
De indicatie voor een vegetatieopname is nu een gewogen gemiddelde van de pseudosoorten, waarbij het gewicht gelijk is aan (1 keer het aandeel) voor pseudosoorten A en (0.1 keer het aandeel) voor pseudosoorten B. Pseudospoorten A krijgen zo 10 keer meer gewicht dan pseudosoorten B.

In de kalibratie stap (Stap1M1K) wordt gekozen voor regressies van indicatiewaarden (response variabele) op gemeten fysische grootheid (verklarende variabele). Dit is dus inverse deshrinkage. De gebruikte regressieformule is soms niet-lineair. De indicatiewaarden in de formule is niet gewogen naar bedekking. De fysische grootheden zijn (Witte et al. 2014): gemiddelde voorjaars grondwaterstand (voor niet te droge standplaatsen), ademhalingsstress (als relevantere maat dan zuurstof stress), droogte stress, P mineralisatie snelheid en pH-KCl (met een vergelijking voor vochtige standplaatsen en een vergelijking voor droge standplaatsen). Voor elke factor wordt ook de RMSE (root mean squared error \approx gemiddelde voorspel fout) gegeven. Hier valt nog een kleine verbetering te behalen door de voorspelfout te laten afhangen van de indicatiewaarde. De voorspelfout is immers naar verwachting iets groter aan de rand dan in het centrum van de indicatiewaarden van de trainingset. Deze opmerking is ook van toepassing op de andere methoden die Stap1M1K gebruiken.

3.3 Indica

Indica is goed gedocumenteerd in twee technische 'levende documenten' met een overzicht in twee leaflets en in (Aggenbach et al. 2008).

In Indica kan elke plantensoort een indicatie voor een bepaalde klasse van een milieufactor geven (BTO 2003.056 Indica beschrijving van werking en gebruik.pdf). Indica werkt met een verzameling van indicatielijsten. Bij een gegeven vegetatieopname met gegeven geografische coördinaten wordt een indicatielijst geselecteerd uit de verzameling van lijsten. Hoe dit precies verloopt heb ik niet nagezocht. In de indicatielijst staan voor elke milieuklasse welke bedekkingseisen een soort moet hebben om als indicatie te kunnen gelden. Uit de vegetatieopname en de geselecteerde lijst worden alle indicaties verzameld in een indicatiespectrum, zoals in onderstaande grafiek (deel van Figuur 1 (Aggenbach et al. 2008))



De conclusie is dat de standplaats matig nat is, “Deze klasse wordt namelijk als enige door alle soorten geïndiceerd. INDICA bepaalt dus het milieutype op basis van de grootste gemene deler van de indicatiewaarden van de aangetroffen plantensoorten” (Aggenbach et al. 2008). Het is niet duidelijk wat “grootste gemene deler” in dit verband betekent. Is het de doorsnede van de sets van klassen die per soort zijn geïndiceerd? In het levende document staat een eenvoudiger, minder strenge regel: de klasse met de meeste indicaties. Dit is dus de modus in het indicatiespectrum. De geïndiceerde klasse wordt vervolgens vertaald naar een standaardklasse: “De standaardklassen maken de standplaatsklassificaties van de verschillende landschapstypen met elkaar vergelijkbaar.”

Een database met de indicatielijsten was bijgevoegd. INDICA werkt met een relatief klein aantal indicatiesoorten. Daardoor kan het voorkomen dat er in een opname geen indicatieve soort voorkomt, zodat er geen indicatie kan worden gegeven.

In INDICA is indicatiewaarde de mate waarin de soort een bepaalde milieuklasse indiceert en die betekenis moet niet verward worden met het indicatiegetal á la Ellenberg, dat vaak ook met indicatiewaarde wordt aangeduid.

3.4 Iteratio

De beschikbare documentatie voor Iteratio bestaat uit een artikel (Holtland et al. 2010), een korte beschrijving en een document over toekennen van indicatiegetallen en gewichten. In het artikel wordt uitgegaan van de indicatielijsten van Jalink et al die de basis van INDICA worden. De INDICA informatie van een soort wordt hierbij samengevat in een indicatiegetal (optimum ten opzichte van een factor) en een gewicht dat hoger is naarmate de niche breedte smaller is (details ontbreken). Deze indicatielijsten geven niet voor alle soorten waarden, voornamelijk omdat ze niet als indicatief worden beschouwd. Iteratio analyseert een set van opnamen simultaan, en voor elke van die opnamen wordt de waarde van milieufactor (op de schaal van de indicatielijsten) geschat. Het is aan de gebruiker te bepalen wat de set is opnamen is. Iteratie gebruikt een eenvoudig iteratief gewogen middelen algoritme, waarin simultaan met het schatten de milieuwaarde van de opnamen, ook voor de soorten zonder indicatie getal (maar met een eventueel gewicht) een indicatiegetal wordt berekent. Deze soorten dragen bij aan de indicatie van de opnamen. Dit gebeurt in de hoop dat zo een betere schatting wordt verkregen van de waarden van de milieufactor in de set opnamen. Hier is geen empirisch bewijs voor voorhanden, maar, naar Holtland in commentaar op de vorige versie van dit rapport laat weten “het is wel in veel gebieden toegepast en vervolgens vergeleken met het AHN (Digitale hoogtekarta van Nederland) en daarbij blijkt steeds weer dan typen met opnamen met alleen maar brede soorten toch goed geplaatst worden op de gradient van laag naar hoog (variabele GVG)”. Het geval zonder gewichten voor nichebreedte staan beschreven in een appendix (Holtland et al. 2010). Alle soorten krijgen een gewicht evenredig aan 1 gedeeld door de nichebreedte. Soorten waarvoor nog geen metingen beschikbaar zijn krijgen standaard een gewicht van 1/3 (33%).

Het document “korte beschrijving” geeft aan dat Iteratio ook gebruikt wordt om indicatiewaarden en gewichten aan soorten toe te kennen op basis van metingen aan milieufactoren op dezelfde locaties als de opnamen. Dit lijkt dan sterk op de situatie uit sectie 2.1. Maar Iteratio doet het misschien anders dan in sectie 2.2: “Het

programma brengt de amplitude van een soort op verschillende manieren grafisch in beeld. Soorten met een smalle amplitude krijgen een indicatiewaarde en alle soorten krijgen een gewicht afhankelijk van de breedte van hun amplitude voor een bepaalde factor, Het toegekende gewicht varieert van 3x (en in uitzonderingen 5x) voor soorten met een zeer smalle amplitudo tot 0,04x voor soorten met een zeer brede range.”

Het document over toekennen van indicatiegetallen en gewichten geeft voorbeelden van scatterplots van bedekking van een soort tegen de gemeten pH met conclusies over indicatiegetal en gewicht, maar precieze regels over hoe en wat ontbreken. Globale criteria op basis waarvan dit gebeurt staan er wel: ecologische amplitudo (niche breedte, tolerantie), karakteristieke bedekking en soortenrijkdom van de opnamen.

Er is speciale aandacht voor *Molinia caerulea*. Deze soort krijgt een laag indicatiegetal (ondanks zijn brede range van voorkomen) en laag gewicht voor pH, om er voor te zorgen dat de geïndiceerde pH laag is in vegetatieopnamen met (bijna) uitsluitend *Molinia caerulea*. Dit is een heuristische methode die lijkt te werken. Deze werkwijze wordt, naar Holtland laat weten, voor meer soorten toegepast en staat gepland voor nog meer soorten.

De korte beschrijving vermeldt: “Indien er voldoende metingen beschikbaar zijn, kan in betrekkelijk korte tijd een indicatorenlijst voor (delen van) Nederland of ecosysteemtypen opgesteld worden. Inmiddels zijn indicatorlijsten beschikbaar voor diverse milieufactoren, veelal met name voor pH per fysisch geografische regio van Nederland.” De lijsten zijn gemaakt op basis van metingen, behalve voor Trofie, die is georiënteerd op de Indicatorenreeks. Daardoor is Stap1M1K niet per se nodig. Iteratio past geen ontkrumping toe. Naar Holtland laat weten, is ontkrumping niet nodig in Iteratio omdat alleen soorten met een smalle nichebreedte een vast indicatiegetal krijgen. Dit argument overtuigt mij overigens niet, aangezien de geïndiceerde waarde voor een opname het gewogen gemiddelde is van (geschatte) indicatiewaarden van alle soorten. Wat wel helpt, is de indicatiewaarden van soorten vooraf ontkrumpen (zie sectie 2.2) en zoals ook bij *Molinia caerulea* gebeurt.

Ik had één gebied-specifieke indicatielijst tot mijn beschikking met 3620 soorten, waarvan 210 met een vast indicatiegetal voor pH-H2O en gewichten die lagen in de range 4-500. Er waren 41 soorten met gewicht 300 en 1 soort met gewicht 500.

In een studie (waarvan de details ontbreken in de documentatie) wordt de Iteratio indicaties voor zuurgraad vergeleken met de gemeten zuurgraad. Er wordt lineaire regressie toegepast die $R^2 = 0.67$ geeft.

3.5 SynBioSys Ellenberg

De rekenregels, die SynBioSys Ellenberg toepast, zijn eenvoudig: “Er wordt een gemiddelde indicatie berekend per opname over die soorten waarvoor een indicatiegetal gegeven is. De bedekking van soorten wordt niet meegenomen in de berekening.” [mail Hennekens]. Dit slaat naar ik aanneem op SynBioSys zonder de onderdelen INDICA en SysBioSys Wamelink, die in SysBioSys zijn opgenomen. De

indicatiegetallen zijn die van Ellenberg, misschien aangepast of aangevuld voor de Nederlands situatie.

Daarnaast is er een spreadsheet bestand waarmee het gemiddelde Ellenberg getal voor een opname (R, F en N) omgerekend kan worden naar fysische parameters. De kalibratiestudies waarop deze relaties zijn gebaseerd, worden niet in het bestand genoemd. Voor pH-H₂O gaat dit met de formule $y = 0.6363x + 2.4984$ ($R^2 = 0.5452$), met $y =$ voorspelde pH-H₂O en $x =$ gemiddelde Ellenberg R. Voor GVG gaat dit met de formule $y = -28.597x + 236.97$ ($R^2 = 0.5521$) met $x =$ gemiddelde Ellenberg F. Voor Ellenberg trophie (N), zijn er de omrekeningen

NO₃ (in CaCl₂ extract) $y = 0.2903x - 0.6678$ ($R^2 = 0.3121$)

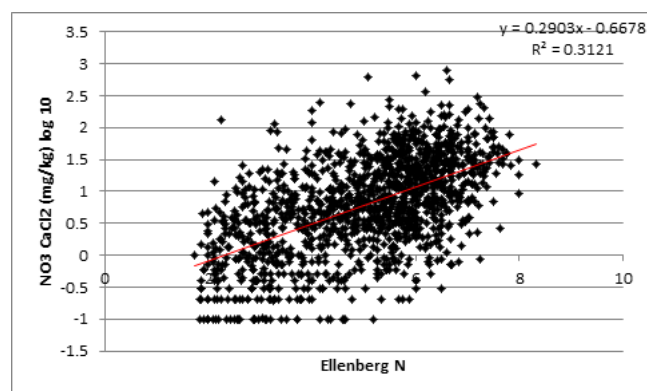
P totaal $y = 0.0828x + 2.1427$ ($R^2 = 0.0463$)

K totaal $y = 0.2651x + 1.7919$ ($R^2 = 0.2696$)

C/N $y = -0.0332x + 1.3538$ ($R^2 = 0.0747$)

maar die hebben alle een lage R^2 .

In een aparte mail van Wamelink (25 maart 2015) staat nog een kalibratiere relatie voor de ¹⁰logaritme van het NO₃ gehalte in de bodem na CaCl₂-extractie in mg/kg:



3.6 SynBioSys Wamelink

Er waren twee artikelen in de documentatie (Wamelink et al. 2011, Wamelink et al. 2012). Die verwezen naar Wamelink et al (2005) voor details. Wamelink et al (2005) gebruiken de opzet van sectie 2. Ze passen voor Stap 1 per soort een niet-lineaire responsiecurve aan data over voorkomen en waarde van een gemeten milieufactor. De responsiecurves zijn P-splines (Eilers and Marx 1996) met cubische splines en, vermoedelijk, een tweede graads 'difference penalty'. (Een derde graads 'difference penalty' had mijns inziens meer voor de hand gelegen omdat die als referentie een unimodale curve geeft). In stap 2 worden in Wamelink et al (2005) maximum likelihood calibratie (ter Braak 1995a) en variaties daarop toegepast. De methoden worden vergeleken met twee keer gewogen middelen (op 0/1 data), dat is de methode in sectie 2.2 zonder enige ontkrimping. Zelfs zonder ontkrimping, bleek de gewogen middelen methode kleinere voorspelfout op te leveren dan de methoden die splines en/of maximum likelihood calibratie toepasten. De wortel van de gemiddelde kwadratische fout (RMSE) voor pH is groot (in veel gevallen groter dan 0.8). In latere toepassingen van deze methode wordt wel een de-shrinking regressie toegepast (Wamelink et al. 2008, Wamelink et al. 2010).

Wamelink et al (2011) beogen ecologische ranges voor pH and NO₃ op te stellen voor syntaxa. Hiervoor passen ze twee methoden toe. De directe methode is die waarin splines worden aangepast aan gegevens over voorkomen van het syntaxon en de waarde van milieufactor ter plaatse (zoals voor soorten in de vorige paragraaf). De directe methode was maar beperkt bruikbaar omdat er vaak te weinig metingen van de milieufactor voor de betreffende syntaxon waren. In de indirecte methode werden eerst voor alle opnamen van een syntaxon de waarde van milieufactor geschat via gewogen middelen (Stap 2) waarbij de pH en nitraat optima uit Wamelink et al (2005) werden gebruikt voor de soorten. Ik merk op dat deze optima zijn grotendeels uit dezelfde data verkregen. Vervolgens wordt de spline methode toegepast onder gebruik making van de geschatte milieuwaarden voor de opnamen. Voor pH wordt er vervolgens ontkrimpt maar voor nitraat niet (om redenen die ik niet begreep).

4. Diverse observaties

INDICA levert een kwalitatieve indicatie op voor een te indiceren vegetatieopname (indicatie voor een klasse; de klassen zijn geordend). Estar zou ook een kwalitatieve indicatie kunnen opleveren maar doorgaans wordt toch kwantitatief gewerkt door met heel aandeel van soorten in een klasse te werken of met gewogen middelen ten opzichte van rangnummers van klassen. De overige systemen geven indicatie op een kwantitatieve schaal. De schaal is vrij arbitrair in Estar en SysBioSys Ellenberg.

De meeste systemen lijken me toegesneden op het produceren van indicaties over het milieu op basis van vegetatieopnamen en daar ben ik in deze notitie vanuit gegaan. INDICA is hierin misschien de uitzondering. Door een systeem te maken met weinig indicerende soorten, is het mogelijk een indicatie voor een terrein te geven door alleen die soorten op (mate van) aanwezigheid te scoren.

SynBioSysWamelink is gebaseerd op de visie dat expert kennis vervangen moet worden door metingen. De wetenschappelijke artikelen geven een aantal varianten van methoden voor milieuindicatie. Naar het zich laat aanzien wordt in toepassingen (Wamelink et al. 2008, Wamelink et al. 2010) de spline-methode voor responsecurven van soorten gebruikt om indicatiegetallen voor soorten op te stellen, de methode van gewogen middelen om die om te rekenen naar milieuindicaties en worden die ontkrimpt, maar niet als de ontkrimping een resultaat oplevert dat verder van de $y=x$ lijn aflight dan zonder ontkrimping (hetgeen ik concludeer uit een mail van Wamelink van 20 augustus 2015).

Het succes van een systeem wordt vaak aangeduid met een correlatie coefficient of een multi-pele correlatie (R^2). Als een fysische grootheid wordt geïndiceerd is het informatiever om de root mean squared error (RMSE) of standaard fout van een predictie aan te geven (Birks et al. 1990). Zie SysBioSys Wamelink en de ESTAR manual. RMSE speelt ook een rol in Bartholomeus et al. (2008, 2012) maar is daar voor op de schaal van de indicatiegetallen en niet op die van de fysische grootheid (mean spring ground water level). Zie ook sectie 5.5.

Aangezien de fysische grootheden ook niet precies bekend zijn, door fijnschalige variatie in tijd en/of ruimte, en/of meetfout, is het doel niet een RMSE van 0. De ondergrens is de standaard deviatie van deze 'natuurlijke' variatie en meetfout, zoals bijvoorbeeld bepaald in (Cirkel et al. 2014). Een andere ondergrens kan worden

afgeleid van de gemiddelde gekwadrateerde niche breedte over de soorten en het aantal soorten in de opnamen; zie formule (7.4) in (ter Braak and Barendregt 1986).

5. Opmerkingen bij gestelde specifiek vragen

B12 stelde mij een aantal specifieke vragen die ik hieronder weergeef en in subsecties bespreek.

Vragen:

1. Bestaat er een afhankelijkheid tussen model en data die gebruikt is om dataset vorm te geven (cirkelredenering)?
2. Hoe verloopt de berekening van vegetatieopnamen naar geïndiceerde opnamen (hoe worden de algoritmen toegepast)?
3. Waar zijn de indicatiewaarden op gebaseerd en hoe gaan deze systemen daar mee om?
4. Zijn de geïndiceerde opnamen bruikbaar voor een kaartenmodule?
5. Wat is de bandbreedte rond de geïndiceerde opnamen (onzekerheidsanalyse)?
6. Heeft de omrekening van ellenberg naar andere waarden invloed op de uitkomsten en hoe groot is deze? Is dit acceptabel?
7. Speelt bedekkingsgraad een rol bij voorspelling abiotiek? Zo niet, waarom niet? Zo ja, op welke wijze?

Toelichting op de vragen:

1. Dit punt specifiek als vraag naar boven voor Iteratio, maar graag een check hiervoor bij alle systemen. Is er een afhankelijkheid tussen de gebruikte (test) dataset en het modelsysteem – als de data uit de set gebruikt zijn om het modelsysteem mee vorm te geven dan zou het model ervan afhankelijk zijn.
2. Zie hiervoor ook bijgevoegde stroomdiagrammen en verslag paragraaf 2.2.
3. In hoeverre hebben de gebruikte indicatiewaarden effect op de uitkomsten?
4. Iteratio kan vlakdekkende kaarten maken, zijn de uitkomsten van de andere tools hier ook geschikt voor?
5. B.v. Wamelink corrigeert handmatig bepaalde uitkomsten om deze beter te laten overeenkomen met situatie, zie mail bij 'Beschrijvingen' en artikel JVS 2011.

5.1 Afhangelijkheid tussen model en data?

In alle systemen is er een grote afhankelijkheid van de training set, ook als de training set impliciet is door gebruik te maken van expert kennis. De kwaliteit van de training set kan ik niet beoordelen, er is geen sprake van kanssteekproeven uit gedefinieerde statistische populaties. Representativiteit is derhalve een claim en niet het gevolg van de gevolgde procedure.

Iteratio wijkt af van de overige systemen doordat het sets van opnamen simultaan indiceert op basis van indicatie-getallen en gewichten van relatief weinig soorten (Holtland et al. 2010). De geleverde indicaties voor opnamen zijn van elkaar afhankelijk geworden. Dat is anders dan in de andere systemen, maar verder is er veel hetzelfde.

Iteratie kan kennelijk ook zelf indicatiegetallen en/of gewichten afleiden als er een aantal gemeten waarden van milieufactoren zijn. Daarin lijkt het een variant van de methode in sectie 2.2 zonder ontkrimping, met een aantal (ad-hoc, maar slimme)

beslissingen over gewichten van soorten. Ik zie geen cirkelredenering, wel gevaar voor ad-hoc beslissingen, in geval de methode onvoldoende is gestandaardiseerd.

5.2 Hoe verloopt de berekening van vegetatieopnamen naar geïndiceerde opnamen (hoe worden de algoritmen toegepast)?

Zie sectie 3.

5.3 Waar zijn de indicatiewaarden op gebaseerd en hoe gaan deze systemen daar mee om?

Het is doorgaans niet geheel duidelijk waar de indicatiewaarden op gebaseerd zijn. SynBioSysWamelink is hierin een uitzondering en misschien ook INDICA. De indicatielijsten INDICA zijn alle gedocumenteerd in documenten die ik niet heb ingezien.

Een relevante vraag is wat het toepassingsbereik is van een systeem. Dit bereik wordt grotendeels door de aard van de training set bepaald. Het belang hiervan wordt onderkend, doorgaans in pogingen een indicatielijst aan te passen aan regionale omstandigheden.

5.4 Zijn de geïndiceerde opnamen bruikbaar voor een kaartenmodule?

Iteratie kan vlakdekkende kaarten maken. Naar mijn inzicht lenen de uitkomsten van de andere systemen zich hier ook voor; zie bijvoorbeeld sectie 3.2. Hierin verschillen de systemen niet essentieel. INDICA levert (geordende) klassen, hetgeen tot een kaart met minder kleurschakering leidt; dat is niet per se een nadeel.

5.5 Wat is de bandbreedte rond de geïndiceerde opnamen (onzekerheidsanalyse)?

De onzekerheid van indicatie van alle systemen zou meer aandacht moeten krijgen. In de opzet met een training set met gemeten waarden van milieufactoren (Stap1M1) kan dan de bootstrap (Birks et al. 1990) worden gebruikt.

Om iets over de onzekerheid te kunnen zeggen bij gebruik van expert indicatie getallen moet er op zijn minst iets bekend zijn over de gemiddelde nichebreedte van de soorten (ter Braak and Barendregt 1986). Maar belangrijker nog is dan het eventuele omrekenen naar een fysische grootheid met de daarmee geassocieerde fout (zie sectie 2.2 en sectie 3.5). Hier valt nog een verbetering te halen door niet alleen de overall RMSE te geven maar de voorspelfout ook te laten afhangen van de geïndiceerde waard. De voorspelfout is immers naar verwachting iets groter aan de rand dan in het centrum van de indicatiewaarden van de trainingset. Deze opmerking is van toepassing op alle methoden die Stap1M1K gebruiken. De relatie hoeft niet lineair te zijn; een (monotone) spline zou ook kunnen worden toegepast.

Als syntaxa worden geïndiceerd, is het misschien nuttig onderscheid te maken tussen de natuurlijke variatie in milieufactoren bij een gegeven syntaxon en de onzekerheid over de verdeling van die milieufactoren doordat de data sets beperkt zijn.

5.6 Heeft de omrekening van Ellenberg waarden naar andere waarden invloed op de uitkomsten en hoe groot is deze? Is dit acceptabel?

De omrekening van Ellenberg waarden naar fysische grootheden heeft grote invloed op de uitkomsten. De grootte van die invloed hangt overigens af van het doel. Als alleen een rangorde van belang is voor het doel, dan is de invloed beperkt. In kwantitatief opzicht is de omrekening een belangrijke bron van onzekerheid. Zie de vorige subsectie.

5.7 Speelt bedekkingsgraad een rol bij voorspelling abiotiek? Zo niet, waarom niet? Zo ja, op welke wijze?

Bedekkingsgraad speelt een rol in INDICA en kan een rol spelen in Estar en Iteratio. In INDICA moet een soort een bedekking hebben die in een aangegeven klasse valt om een indicatie te leveren aan het indicatiespectrum. In de methoden die gewogen middelen gebruiken kan bedekking een rol spelen. Vaak wordt dit niet gedaan omdat het in de praktijk weinig toevoegt (Käfer and Witte 2004). In Estar en Iteratio is het meenemen van bedekking een optie.

Als bedekkingen worden meegenomen, worden ze vaak eerst zodanig getransformeerd dat de verschillen in weging van soorten niet al te groot worden. Hiervoor bestaan handige vuistregels (Witte et al. 2014).

6. Indicaties voor vegetatietypen

Voor het indiceren van vegetatietypen is het nodig opnamen toe te kennen aan deze typen. Synbiosys gebruikt hiervoor een gestandaardiseerde methode, ASSOCIA (van Tongeren et al. 2008). De drie methoden die na toewijzing gebruikt worden lopen sterk uiteen. Het valt buiten deze quick scan om deze methoden in detail te evalueren/vergelijken. Hieronder een korte omschrijving van de drie methoden.

1. In Iteratio worden terreinconditiekaarten gemaakt uit vegetatiekaarten met voor elk (lokaal) vegetatietype tenminste één geïndiceerde vegetatieopname. Als er meer dan één geïndiceerde vegetatieopname per type is, worden gemiddelde en standaard deviatie gerekend. In Estar wordt naast het gemiddelde ook de 10% en 90% percentiel geschat, waarbij lineair wordt geïnterpoleerd bij een klein aantal opnamen per type (Runhaar et al. 2009):Bijlage 4.

2. In Estar wordt voor zuurgraad tevens een, wat de auteurs noemen, pH-responscurve per type berekend (Runhaar et al. 2009):Bijlage 4. De gehanteerde methode is een 'kernel density' schatting van de kansverdeling van pH van opnamen

met het gegeven type. Het is geen responscurve; dat is een curve die de kans op een type aangeeft gegeven de waarde van pH.

3. De methode van Wamelink et al (2011) geeft responscurven voor vegetatietype, dat wil zeggen de kans op voorkomen van een syntaxon bij een gegeven waarde van de milieufactor. Ik merk op dat hieruit niet direct kan worden afgeleid wat de verdeling is van de milieufactor gegeven het voorkomen van een gegeven syntaxon (in een gebied, bijvoorbeeld Nederland of een landschapstype). Daarvoor is ook de verdeling van de milieufactor nodig in het gebied.

7. Conclusie en aanbeveling

De systemen hebben meer overeenkomsten in methodologie dan verschillen. De overeenkomsten zitten in het raamwerk en grote delen van de uitwerking (sectie 2). De verschillen zitten in wat geïndiceerd kan worden (milieufactor op een systeemafhankelijk schaal of een (in principe) fysische meetbare milieufactor), in de expert kennis of trainingsets die zijn opgebouwd en in allerlei details.

Er moet eenduidige documentatie zijn, op zijn minst één kerndocument per systeem met appendices en verwijzingen. De onzekerheid van een indicatie zou meer aandacht moeten krijgen.

Het is een open vraag hoe het systeem met maar een paar vaste en overigens vrije indicatiegetallen (zoals in Iteratio) zich gedraagt ten opzichte van een systeem met alleen vaste indicatiegetallen wanneer het doel is verschuivingen in abiotiek over de tijd een bepaald gebied aan te tonen en in kaart te brengen. Hiervoor is meer onderzoek nodig.

Ik wil tenslotte nog aangeven dat het misschien niet verstandig is het beste systeem te selecteren. Onder de noemer “model averaging” en “super learner” worden voorspellingen van verschillende systemen gecombineerd tot een (vaak) betere voorspelling. Dat is mijns inziens ook hier een aantrekkelijke optie.

8. Literatuur

- Aggenbach, C. J. S., H. Hunneman, and M. J. Jalink. 2008. Indicatieve plantensoorten voor habitattypen : rapport in het kader van het WOT programma Informatievoorziening Natuur i.o. (WOT IN, Alterra 1707). Alterra, Wageningen.
- Bartholomeus, R. P., J.-P. M. Witte, P. M. van Bodegom, and R. Aerts. 2008. The need of data harmonization to derive robust empirical relationships between soil conditions and vegetation. *Journal of Vegetation Science* **19**:799-808.
- Bartholomeus, R. P., J.-P. M. Witte, P. M. van Bodegom, J. C. van Dam, P. de Becker, and R. Aerts. 2012. Process-based proxy of oxygen stress surpasses indirect ones in predicting vegetation characteristics. *Ecohydrology* **5**:746-758.
- Birks, H. J. B., O. Heiri, H. Seppä, and A. E. Bjune. 2010. Strengths and Weaknesses of Quantitative Climate Reconstructions Based on Late-Quaternary. *Open Ecology* **3**:68-110.

- Birks, H. J. B., J. M. Line, S. Juggins, A. C. Stevenson, and C. J. F. ter Braak. 1990. Diatoms and pH reconstruction. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B* **327**:263-278.
- Brown, P. J. 1982. Multivariate calibration. *J R. Statist. Soc. B* **44**:287-321.
- Cirkel, D. G., J.-P. M. Witte, P. M. van Bodegom, J. J. Nijp, and S. E. A. T. M. van der Zee. 2014. The influence of spatiotemporal variability and adaptations to hypoxia on empirical relationships between soil acidity and vegetation. *Ecohydrology* **7**:21-32.
- Eilers, P. H. C., and B. D. Marx. 1996. Flexible smoothing with B-splines and penalties. *Statistical Science* **11**:89-121.
- Holtland, W. J., C. J. F. Ter Braak, and M. G. C. Schouten. 2010. Iteratio: Calculating environmental indicator values for species and relevés. *Applied Vegetation Science* **13**:369-377.
- Jongman, R. H. G., C. J. F. ter Braak, and O. F. R. van Tongeren. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Juggins, S., and H. J. B. Birks. 2012. Quantitative environmental reconstructions from biological data. Pages 431-494 in H. J. B. Birks, A. F. Lotter, S. Juggins, and J. P. Smol, editors. *Tracking environmental change using lake sediments*. Springer, New York.
- Käfer, J., and J.-P. M. Witte. 2004. Cover-Weighted Averaging of Indicator Values in Vegetation Analyses. *Journal of Vegetation Science* **15**:647-652.
- Runhaar, H., and J. P. M. Witte. 2010. Indicatiewaarden afdoende voor bepaling milieutekorten? *De Levende Natuur* **111**:248-249.
- Runhaar, J., M. H. Jalink, H. Hunneman, J. P. M. Witte, and S. M. Hennekens. 2009. Ecologische vereisten habitattypen, KWR 09-018. KWR Watercycle Research Institute, Nieuwegein.
- Runhaar, J., W. van Landuyt, C. L. G. Groen, E. J. Weeda, and F. Verloove. 2004. Herziening van de indeling in ecologische soortengroepen voor Nederland en Vlaanderen [Revision of the classification in ecological species groups for the Netherlands and Flanders]. *Gorteria* **30**:12-26.
- ter Braak, C. J. F. 1995a. Calibration. Pages 78-90 in R. H. G. Jongman, C. J. F. ter Braak, and O. F. R. van Tongeren, editors. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ter Braak, C. J. F. 1995b. Non-linear methods for multivariate statistical calibration and their use in palaeoecology: a comparison of inverse (k-nearest neighbours, partial least squares and weighted averaging partial least squares) and classical approaches. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* **28**:165-180.
- ter Braak, C. J. F., and L. G. Barendregt. 1986. Weighted averaging of species indicator values: its efficiency in environmental calibration. *Mathematical Biosciences* **78**:57-72.
- ter Braak, C. J. F., and C. W. N. Looman. 1986. Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio* **65**:3-11.
- ter Braak, C. J. F., and H. van Dam. 1989. Inferring pH from diatoms: a comparison of old and new calibration methods. *Hydrobiologia* **178**:209-223.
- van Tongeren, O., N. Gremmen, and S. Hennekens. 2008. Assignment of relevés to pre-defined classes by supervised clustering of plant communities using a new composite index. *Journal of Vegetation Science* **19**:525-536.

- Wamelink, G. W. W., M. H. C. v. Adrichem, and L. J. v. d. Berg. 2010. Bepalen van milieutekortingen voor natuurgebieden in Gelderland : validatie en calibratie van het indicatorsysteem. Alterra. <http://edepot.wur.nl/176542>, Wageningen.
- Wamelink, G. W. W., M. H. C. v. Adrichem, and H. F. v. Dobben. 2008. Plan van aanpak voor het uitvoeren van een nulmeting bodemkwaliteit van het Natura 2000 gebieden in Gelderland. Alterra. <http://edepot.wur.nl/27405>, Wageningen.
- Wamelink, G. W. W., P. W. Goedhart, H. F. V. Dobben, and F. Berendse. 2005. Plant Species as Predictors of Soil pH: Replacing Expert Judgement with Measurements. *Journal of Vegetation Science* **16**:461-470.
- Wamelink, G. W. W., P. W. Goedhart, A. H. Malinowska, J. Y. Frissel, R. J. M. Wegman, P. A. Slim, and H. F. van Dobben. 2011. Ecological ranges for the pH and NO₃ of syntaxa: a new basis for the estimation of critical loads for acid and nitrogen deposition. *Journal of Vegetation Science* **22**:741-749.
- Wamelink, G. W. W., M. H. C. van Adrichem, H. F. van Dobben, J. Y. Frissel, M. den Held, V. Joosten, A. H. Malinowska, P. A. Slim, and R. M. A. Wegman. 2012. Vegetation relevés and soil measurements in the Netherlands: the Ecological Conditions Database (EC). *in* J. Dengler, Oldeland, J., Jansen, F., Chytrý, M., Ewald, J., Finckh, M., Glöckler, F., Lopez-Gonzalez, G., Peet, R.K., Schaminée, J.H.J., editor. *Vegetation databases for the 21st century. Biodiversity & Ecology* **4**: 125–132.
- Witte, J.-P. M., and H. Runhaar. 2000. Planten als indicatoren voor water. *Stromingen* **6**:5-21.
- Witte, J.-P. M., R. B. Wójcik, P. J. J. F. Torfs, M. W. H. de Haan, and S. Hennekens. 2007. Bayesian classification of vegetation types with Gaussian mixture density fitting to indicator values. *Journal of Vegetation Science* **18**:605-612.
- Witte, J. P. M., R. P. Bartholomeus, D. G. Cirkel, E. Doomernik, Y. Fujita, and J. Runhaar. 2014. Manual and description of ESTAR, version 01. A software tool to analyse vegetation plots, KWR 2014.054. Nieuwegein.