

Indicatorsoorten voor verdroging,
verzuring en eutrofiëring van
plantengemeenschappen in
duinvalleien van het Waddendistrict

C.S.J. Aggenbach en M.H. Jalink
Bewerkt door M.J. Nooren

6 Duinvalleien (kalkarme duinen)



kiwa



staatsbosbeheer

Indicatorsoorten voor verdroging,
verzuring en eutrofiëring van
plantengemeenschappen in
duinvalleien van het Waddendistrict

C.S.J. Aggenbach en M.H. Jalink
Bewerkt door M.J. Nooren

6 Duinvalleien (kalkarme duinen)

COLOFON

Indicatorsoorten voor verdroging,
verzuring en eutrofiëring van planten-
gemeenschappen in duinvalleien van
het Waddendistrict

Deel 6 uit de serie 'Indicatorsoorten'

Auteurs:

C.S.J. Aggenbach en M.H. Jalink

Bewerkt door:

M.J. Nooren

Foto's:

M.H. Jalink

Vormgeving:

Ineke Oerlemans

© **Staatsbosbeheer Driebergen**

1e druk, 2001

ISSN 0926-4558 1995-4

De grootste uitdaging die het natuurbeheer heeft, is het duurzaam in stand houden en herstellen van de levensgemeenschappen die ons land rijk is. Zowel de soortendiversiteit als het areaal van veel plantengemeenschappen zijn de laatste decennia sterk afgenomen. Zelfs in de natuur- en bosterreinen worden de plantengemeenschappen sterk bedreigd. De belangrijkste oorzaken van de achteruitgang van grondwaterafhankelijke levensgemeenschappen zijn de veranderingen in de waterhuishouding (waterstanden en waterkwaliteit), zuurgraad en trofiegraad.

Kwaliteitsbewaking van de terreinen vormt een essentieel onderdeel van het beheer om de veranderingen die in de terreinen optreden, te kunnen waarnemen en maatregelen te kunnen nemen om de achteruitgang en het verdwijnen van levensgemeenschappen te voorkomen. Om de kwaliteitsbewaking van de terreinen vorm te geven, heeft Staatsbosbeheer in samenwerking met IKC natuurbeheer een onderzoek laten uitvoeren door KIWA NV Onderzoek en Advies. Het doel van het onderzoek was het bepalen van de indicatiewaarde van plantensoorten voor waterstand, waterkwaliteit, zuurgraad en trofiegraad binnen verschillende plantengemeenschappen. In het kader van het meerjaren onderzoeksprogramma stelde VEWIN hiervoor additioneel middelen ter beschikking. Het resultaat van dit onderzoek is weergegeven in het voorliggende boek.

Dit boek kon alleen tot stand komen dankzij de medewerking van een groot aantal mensen en diverse instanties. De gebruikte gegevens zijn afkomstig van vegetatiekarteringen, hydrologisch onderzoek, inventarisaties en losse terreinbeschrijvingen. De gegevens zijn ter beschikking gesteld door Staatsbosbeheer (Hans Vink en Marion Bilius), door Ab Grootjans (Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen) en Evert-Jan Lammerts (Directie Natuur Noord). Evert-Jan Lammerts leverde ook commentaar op de indicatorsoorten binnen de Knopbies-associatie.

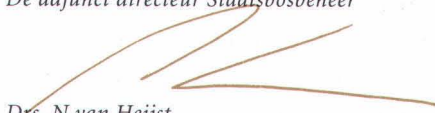
Ab Grootjans becommentarieerde de concept-tekst van dit boek (de gecomprimeerde versie van het basisrapport) dat door de inspanning van Matthijs Schouten tot stand is gekomen.

Dit boek laat zien hoe onderzoeksresultaten direct toepasbaar gemaakt kunnen worden voor de praktijk. De onderzoekers hebben, met behoud van hun wetenschappelijke integriteit, nieuwe wegen gezocht om uitspraken te doen die breed toepasbaar zijn. Vanuit het terreinbeheer gezien is dit een ideale vorm van samenwerking.

Ik hoop dat dit boek behulpzaam kan zijn bij het beheer en de kwaliteitsbewaking van de terreinen.

Driebergen, 2001

De adjunct directeur Staatsbosbeheer



Drs. N van Heijst

1	<i>Inleiding</i>	9
1.1	De basis van het indicatorsoortensysteem	10
1.2	Het gebruik van indicatorsoorten	12
1.3	Beperkingen en randvoorwaarden	18
1.4	Werkmethode voor het onderzoek	23
1.5	Lijst van de belangrijkste vegetatietypen van duinvalleien (kalkarme duinen)	25
2	<i>Duinvalleien (kalkarme duinen)</i>	27
2.1	Het systeem	30
2.2	Plantengemeenschappen van duinvalleien in ruimte en tijd	50
2.3	De plantengemeenschappen en de indicatorsoorten (met tabellen 6.1 t/m 6.7)	60
	groep: vegetaties van open water en vegetaties van voedselarme, humusarme, periodiek overstromde of kale vochtige standplaatsen	61
6.1	Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid, Associatie van Waterpunge & Oeverkruid en Associatie van Veelstengelige waterbies	76
6.2	Draadgentiaan-associatie en Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia	78
	groep: vegetaties van voedselrijke moerassen	66
6.3	Rompgemeenschap van Riet [Riet-klasse] en Associatie van Waterscheerling en Hoge cyperzegge	80
	groep: vegetaties van voedselarme tot matig voedselrijke moerassen en vochtige grazige vlakten	67
6.4	Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge	82
6.5	Knopbies-associatie	84
6.6	Rompgemeenschap van Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]	86
	groep: vochtige duinheiden	73
6.7	Associatie van Kraaihei & Gewone dophei	88
	aanvulling voor brakwatervalleien	90
3	<i>Indicatorsoorten: noten bij de tabellen</i>	93
4	<i>Referentiestudies</i>	129
4.1	Griltjesplak	130
4.2	Koegelwieck en Ijsbaantje van Hoorn	151
4.3	Dazenplak en Mierenplak	164
5	<i>Literatuurlijst</i>	171
6	<i>Soortenlijst</i>	181

Sinds 1988 verricht Kiwa N.V. onderzoek naar de indicatiewaarde van plantensoorten. Dit wordt uitgevoerd in het kader van een gezamenlijk project van Staatsbosbeheer, de Directie Natuur van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij en de Vereniging van Exploitanten van Waterleidingbedrijven in Nederland (VEWIN). In de komende jaren zal het onderzoek worden voortgezet en afgerond. Het doel van het indicatorenproject is de ontwikkeling van een systeem van indicatorsoorten, dat gebruikt kan worden voor het volgen, dat wil zeggen 'monitoren' van veranderingen in milieuomstandigheden van natuurreservaten (ZIE FIG. B

PAG. 13).

In het kader van het indicatorenproject worden de belangrijkste landschapstypen van Nederland één voor één afgewerkt en in afzonderlijke rapporten behandeld (bijvoorbeeld beekdalen, laagveenmoerassen, droge duinen).

De valleien van kalkarme duinen zijn beschreven in: Aggenbach, C.J.S., Jalink, M.H. (1997): Indicatorsoorten voor verdroging, verzuring en eutrofiëring van plantengemeenschappen in duinvalleien van het Waddendistrict (kalkarme duinen). SWE 92.039 Kiwa N.V. Onderzoek en Advies, Nieuwegein. De voor u liggende publicatie is een bewerking van dit rapport; ze vormt een samenvatting, bestemd voor gebruik door reservaatbeheerders. De inleiding is beknopt gehouden omdat het de bedoeling is in een aparte publicatie (deel 1 van de serie) nader in te gaan op achtergrond en methode.

Waar rook is, is vuur; waar brandnetels staan, is mest! Zo wijst iedere plant of plantengroep op de milieuomstandigheden van de plek waarop zij groeit en kan zij als melder worden gebruikt. Voor reservaatbeheerders zijn de meest geschikte melders de plantengemeenschappen én bepaalde indicatorsoorten: soorten die precieze informatie geven, vooral over verdroging, verzuring en eutrofiëring.

De indicatiewaarden van plantengemeenschappen en soorten, samengevat in tabellen, zijn het voornaamste gereedschap dat deze publicatie biedt. Om verkeerde interpretaties te voorkomen, is het gebruik van de indicatiewaarden gebonden aan enige voorwaarden. Bovendien is er ook een zekere voorkennis nodig. Hoe meer men al van het landschap en de processen daarin weet, des te meer inzichten kunnen worden ontwikkeld bij een analyse van een gebied op basis van indicatorsoorten. Het overige van deze publicatie - tekst en figuren - wordt ter raadpleging aangeboden.

1

INLEIDING

1.1 De basis van het indicatorsoortensysteem

De plant als milieumelder (indicator)

Planten zijn gebonden aan een standplaats. Planten kunnen alleen kiemen, groeien, bloeien en zaad zetten op een plek die voor hen geschikt is, een standplaats waaraan zij zijn aangepast. Planten die behoren tot dezelfde soort hebben dezelfde aanpassingen en komen op hetzelfde type standplaats voor. Deze zinnen zullen vermoedelijk worden ervaren als 'het intrappen van open deuren', maar zij zijn hier toch opgenomen om te benadrukken dat het indicatorsoortensysteem op deze welhaast vanzelfsprekende kennis gebouwd is. Vanuit een ander oogpunt bekeken kan het voorgaande ook zo worden samengevat: de standplaats van een soort moet aan bepaalde voorwaarden voldoen. Als men menselijke begrippen gaat hanteren wordt gezegd: de soort stelt eisen aan haar standplaats. De standplaatseisen van een soort kunnen door onderzoek worden opgespoord. De meeste plantensoorten zijn gebonden aan bepaalde bodemtypen, aan kalkrijke ofwel zure omstandigheden, of ze 'houden van' natte of droge 'voeten'. Als de eisen van de soort bekend zijn, dan is een plant door haar aanwezigheid een melder: een indicator van bepaalde milieumomstandigheden van de groeiplaats. De milieuv variabelen (zuurgraad bijvoorbeeld) kan men omgekeerd ook als factoren (parameters) beschouwen die op de plant inwerken. Als een soort vooral gevoelig is voor één enkele factor, geeft zij een hele duidelijke indicatie. Goede, geschikte melders voor het beheer en beleid zijn soorten die tamelijk scherpe voorwaarden stellen: soorten met een beperkt bereik (bandbreedte) voor bepaalde factoren (bijvoorbeeld: 'matig zuur tot zwak zuur')

FIG. A

Sturende factoren in een landschap (uit Den Hoed, 1985).

Zie ook Van Wirdum, 1979).

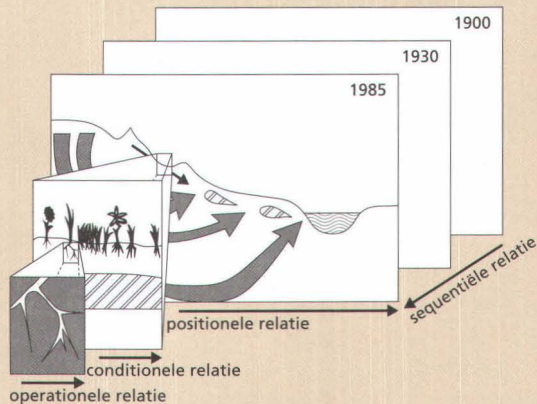
In de landschapsecologie wordt onderscheid gemaakt in een viertal 'schaalniveaus' van standplaatsfactoren. Operationele factoren werken rechtstreeks in op de plant, de andere factoren min of meer indirect.

1. Operationele factoren

Deze standplaatsfactoren die direct inwerken op de plant, spelen een rol op het laagste schaalniveau: het doorwortelde deel van de bodem (of het water) en de lucht waarin de plant groeit. Rechtstreeks werkzame factoren zijn in de bodem: water, zuurstof, voedingsstoffen (stikstof, fosfor e.d.) en de aanwezigheid van essentiële sporenelementen of giftige stoffen. Ook boven de grond zijn er rechtstreeks werkzame factoren. De plant heeft licht nodig voor de fotosynthese. De luchtvochtigheid en temperatuur moeten zodanig zijn dat de plant niet uitdroogt. Verder kan mechanische beschadiging, door overstuiving, overstroming of harde wind e.d., een rechtstreekse rol spelen.

2. Conditionele factoren

In de nabije omgeving van de plant, op een schaal van enkele m², zijn factoren werkzaam die de rechtstreeks op de plant inwerkende (operationele) factoren sturen. De zuurgraad bijvoorbeeld stuurt de oplosbaarheid van fosfaat. Het zuurstofgehalte in de bodem is van invloed op het vrijkomen van voedings-



stoffen door mineralisatie, maar ook op de vorm waarin elementen voorkomen (NH_4^+ of NO_3^- e.d.). Het grondwaterregime beïnvloedt het zuurstofgehalte in de bodem, maar ook de basenverzadiging (van het adsorptiecomplex) en daarmee de zuurgraad. Bovengronds is bijvoorbeeld de vegetatiestructuur (bos, heide e.d.) van invloed op de beschikbaarheid van licht voor kleine planten en op de luchtvochtigheid binnen de vegetatie. De scheiding tussen de factoren van de eerste twee schaalniveaus is niet altijd even duidelijk. Dit komt door onderlinge beïnvloeding, maar ook doordat verschillende naast elkaar groeiende plantensoorten soms op verschillende factoren reageren.

3. Positionele factoren

De werking van de factoren van het tweede schaalniveau wordt op haar beurt weer gestuurd door factoren die samenhangen met de positie van de standplaats in het landschap. Toestroming van grondwater - kwel - kan alleen optreden als ergens in de omgeving water wegzakt (infiltrert). Het toestromende grondwater kan alleen baserijk zijn als het tijdens zijn weg door de bodem basen heeft kunnen opnemen of al baserijk was toen het infiltrerde (als oppervlaktewater). Het reliëf

en ter ontwatering aangebrachte sloten zijn omgevingsfactoren die sturend werken op het grondwaterstandverloop. Bovengrondse positionele factoren zijn bijvoorbeeld het klimaat, aanvoer van stuifzand en zout door de wind of zure en stikstofrijke regen. De schaal waarop de positionele factoren werken, varieert. Grondwaterstromingen bijvoorbeeld kunnen zowel worden gestuurd op perceelschaal als hele beekdalstelsels omvatten.

4. Sequentiële factoren

De invloed van het verleden wordt samengevat onder deze noemer. Bemesting of overstrooming in het verleden kan tientallen jaren later nog doorwerken in de voedingsstoffen- en basenhuishouding van de standplaats. Bodemvorming in het verleden heeft geleid tot de bodem die er nu ligt. Het grondwater dat nu opwelt in kwelgebieden, is tientallen of honderden jaren geleden ergens geïnfiltrerd. De omstandigheden in de toenmalige infiltratiegebieden zijn natuurlijk van invloed geweest op kwaliteit en hoeveelheid van het in de pakketten aanwezige water. Ook het vroeger toegepaste beheer kan nog steeds van invloed zijn op de huidige vegetatie.

Een soort zegt niet alleen iets door haar aanwezigheid op een bepaalde plaats. Het verdwijnen of het verschijnen in een gebied geeft belangrijke informatie over veranderingen in standplaatsfactoren. Specifieke eigenschappen van een soort kunnen een belangrijke bijdrage leveren aan de interpretatie van een indicatie

(ZIE PAR. 1.3).

Factoren die de standplaats bepalen en sturen

Allerlei eigenschappen van de omgeving en allerlei hydrologische en ecologische processen beïnvloeden de standplaats van een soort. Men kan een groot aantal meer of minder belangrijke milieufactoren onderscheiden. Het is niet altijd mogelijk om een rechtstreeks verband te leggen tussen het voorkomen van een soort en bepaalde factoren. Onderlinge beïnvloeding van factoren en wisselwerkingen spelen vaak een rol. In de vegetatiekunde en de hydro-ecologie worden de invloeden meestal herleid tot drie belangrijke, sturende factoren: het grondwaterregime, de zuurgraad (of pH) en de mate van voedselrijkdom (of trofiegraad). Een verandering van de vegetatie gaat vrijwel altijd samen met een verandering van de invloed van deze factoren. In de landschapsecologie wordt onderscheid gemaakt tussen een viertal 'schaalniveaus' van standplaatsfactoren

(ZIE FIG. A).

1.2 Het gebruik van indicatorsoorten

Het gebruik van indicatorsoorten heeft het lokale natuurbeheer een aantal mogelijkheden te bieden: bijvoorbeeld voor het krijgen van een beeld van de patronen en processen in een landschap, voor kwaliteitsbewaking, voor effectvoorspellingen en voor het vaststellen van eventuele maatregelen tegen verdroging. De belangrijkste aspecten worden hier kort behandeld, voor het overige wordt verwezen naar andere publicaties van Staatsbosbeheer (o.a. de Hullu et al., 1993).

Voor een effectief beheer zal elke reservaatbeheerder zich zelf - steeds opnieuw - een beeld vormen van de patronen en processen in het reservaat. Dit denkproces wordt 'systeemanalyse' genoemd (ZIE HIERONDER). Een dergelijke systeemanalyse moet steeds gekoppeld zijn aan het specifieke landschapstype en aan de specifieke plantengemeenschappen die in het gebied voorkomen. De tabellen van deze publicatie met indicaties, de noten, de algemene (landschaps-) systeemanalyse (of de analyses van de referentiegebieden) kunnen dit werk makkelijker maken door te dienen als basis- en vergelijkingsmateriaal (ZIE FIG. B). De voorkennis betreffende de werking van ecosystemen kan met een goed gebruik van het aangeboden gereedschap - dat wil zeggen met inachtneming van de randvoorwaarden - worden verdiept (ZIE PAR. 1.3).

De indicatorsoorten kunnen als fijnmazig, van nature aanwezig, meetnet worden gebruikt. Dit heeft duidelijke voordelen in vergelijking met hydrologische of hydrochemische meetnetten, waarvoor buizen moeten worden geplaatst. De twee meetnetten (van plantensoorten of buizen)

FIG. B

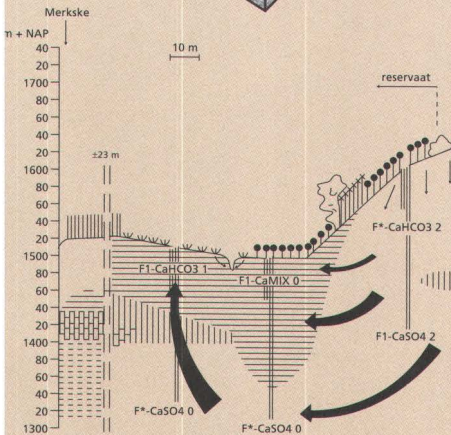
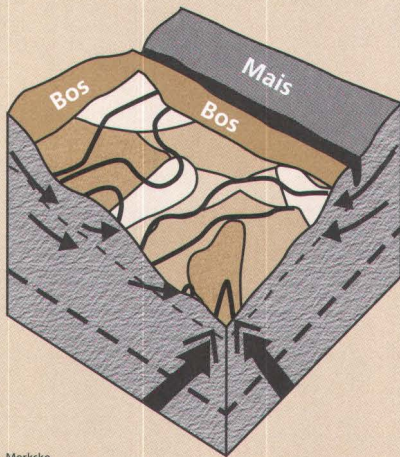
Schema voor het gebruik van indicatorsoorten ten behoeve van systeemanalyse



FIG. C

Modellen van landschapssystemen

Tweedimensionale doorsneden kunnen worden gecombineerd tot een driedimensionaal model. Geologische, hydrologische, hydrochemische en vegetatiekundige gegevens kunnen gezamenlijk worden geïnterpreteerd en worden verwerkt tot een beeld van de opbouw van het landschap. In het model kunnen stromingen van grond- en oppervlaktewater worden aangegeven en verspreidingspatronen van vegetatietypen en plantensoorten.



kunnen ook naast elkaar gebruikt worden. Zo kan men de gegevens aan elkaar toetsen of de inzichten verfijnen (vooral op ‘problematische’ plekken).

Indicatorsoorten en systeemanalyse

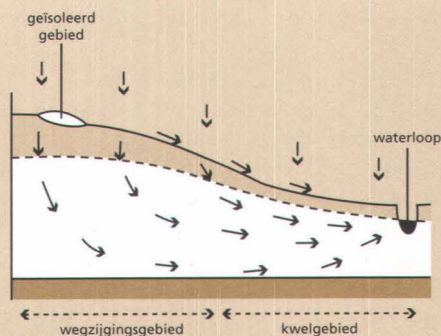
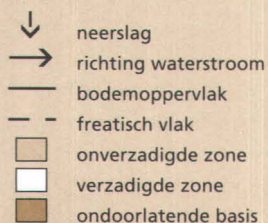
Op basis van verspreidingspatronen van plantengemeenschappen en van soorten kan geprobeerd worden de werking van een gebied als systeem te verklaren (ZIE FIG. c). Vegetatie- en soortverspreidingskaarten dienen hierbij als informatiebron. Daarbij moet rekening gehouden worden met het feit dat de resultaten afhankelijk kunnen zijn van de schaal van de gebruikte kaarten (ZIE PAR. 1.3). Nuttig zijn tevens kaarten/gegevens over beheer, hoogteligging, grondwaterstand etc.

De indicaties van de vegetatietypen en plantensoorten kunnen worden overgedragen op de deelgebieden waarin ze voorkomen. Daardoor ontstaat een gedetailleerd beeld van de standplaatscondities die op de verschillende plekken in het landschap optreden. Schijnbaar tegenstrijdige indicaties, zoals het samen voorkomen van zuur- en basenminnende soorten, vragen om een verklaring (oorzaken zijn gelaagdheid van de bodem en karteringsschaal, ZIE PAR. 1.3.)

Vervolgens kan naar verbanden worden gezocht tussen de standplaatscondities van de verschillende deelgebieden, de opbouw van het landschap en hydro-ecologische processen en factoren (ZIE FIG. d). Geologische, hydrologische en hydrochemische gegevens kunnen worden gebruikt voor het aanvullen of toetsen van het beeld van het systeem. Men geeft het geheel van de verklarende ideeën (de systeemanalyse) gewoonlijk vorm in een model of een landschapsschets (ZIE FIG. c). Het is in principe mogelijk op grond van ‘de biotische’ en

FIG. D

Waterkringloop en hydrochemie
(doorsnede gewijzigd naar van
Beusekom et al. '90)



De chemische samenstelling van het water, de waterkwaliteit, is van rechtstreeks belang voor de plantengroei, want voedingszouten zijn voor de planten alleen in opgeloste vorm opneembaar. De waterkwaliteit beïnvloedt tevens veel processen in de bodem en heeft zo ook een indirecte invloed op de vegetatie. De chemische samenstelling van het water verandert tijdens de waterkringloop.

De waterkringloop laat men meestal beginnen met de neerslag die op het bodemoppervlak valt. Een deel van dit water verdampt direct weer. De rest wordt uiteindelijk naar de zee afgevoerd, ten dele als oppervlaktewater via beken en rivieren, maar een ander gedeelte verblijft een tijdlang in de bodem. Infiltratie (het wegzakken of inzijgen van water), stroming van het grondwater en exfiltratie (het uittreden van grondwater) hangen samen met het reliëf van een landschap.

De waterkwaliteit wordt bepaald door de opname van stoffen tijdens de hydrologische kringloop. Het neerslagwater is doorgaans zuur, nauwelijks gebufferd en mineralenarm. Infiltratiewater neemt uit de bodem minerale voedingsstoffen op. Door opname van calcium (Ca^{2+}) en bicarbonaat (HCO_3^-) wordt het water geleidelijk minder zuur en de pH neemt toe. Op den duur daalt het zuurstofgehalte van het water, waardoor ijzer (Fe) in oplossing kan gaan. Naarmate de weg die het water in de bodem aflegt langer is, wordt de kans op het passeren van mineralenrijke bodemlagen groter, en dan kan het water meer opnemen. De chemische samenstelling van het water in de wortelzone van de plant kan dus in wegzigtigings- en kwelgebieden sterk verschillen. In duinsystemen infiltreert regenwater en er vormt zich een zoetwaterbel op het zoute grondwater (ZIE FIG. O, PAG. 38). Er kunnen bovendien lokale grondwatersystemen voorkomen. Water kan bijvoorbeeld infiltreren in een duin en vervolgens uitstromen in een nabij gelegen vallei.

pH, buffers, basenverzadiging en verzuring

De zuurgraad of pH van grondwater en bodem reguleren diverse processen in de wortelzone. De oplosbaarheid van allerlei stoffen varieert met de pH. Ook de mineralisatie van organische stof is afhankelijk van de pH. De pH is dus een belangrijke standplaatsfactor, die bepaalt welke en hoeveel voedingsstoffen voor de plant beschikbaar zijn, en ook aan welke en hoeveel giftige stoffen de plant wordt blootgesteld.

In de bodem spelen drie bufferende mechanismen een grote rol. Wanneer een bufferend mechanisme werkzaam is, verandert de pH (een tijdlang) niet wanneer zuur (regen)water toestroomt. Als in de bodem kalk (CaCO_3) aanwezig is, dan wordt de pH gebufferd doordat de kalk in oplossing gaat. In kalkarme bodems wordt een relatief hoge pH vooral bepaald door de bufferende werking van het 'adsorptiecomplex' en eventueel door toestromend grondwater dat rijk is aan bicarbonaat (HCO_3^-) en Ca^{2+} . Het adsorptiecomplex

heeft betrekking op bodemdeeltjes (vooral humus en klei) waaraan kationen (positieve ionen) gebonden worden. Het percentage bindingsplaatsen dat is bezet door tweewaardige kationen (Ca^{2+} , Mg^{2+} etc.) noemt men de basenverzadiging. Het adsorptiecomplex werkt als een buffer doordat de tweewaardige kationen (vooral Ca^{2+}) bij toevoer van zuur uitgewisseld worden tegen waterstofionen (H^+). Als de basenverzadiging heel laag wordt, dan kan geen waterstof meer aan het adsorptiecomplex worden gebonden. Daarom is voor een blijvende bufferende werking van het adsorptiecomplex tenminste periodieke toestroming (kwel of capillaire opstijging) van baserijk water noodzakelijk. Door de hoge concentratie tweewaardige kationen wordt dan namelijk de waterstof uit het adsorptiecomplex verdrongen en neemt de basenverzadiging weer toe. In af en toe door baserijke kwel gevoede moerassen blijven in de wortelzone de omstandigheden dan ook neutraal.

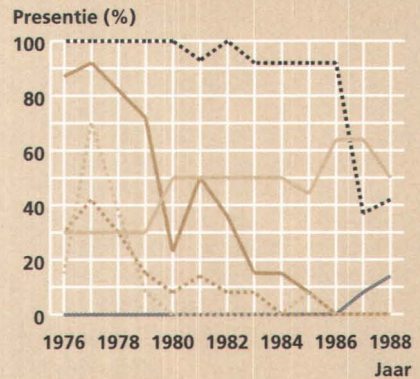
'abiotische' benaderingen afzonderlijk een model van een landschapssysteem te maken. Meestal worden ideeën en inzichten uit de verschillende vakgebieden gecombineerd. Dan is namelijk een verfijning en toetsing van het model mogelijk.

Indicatorsoorten, kwaliteitsbewaking en beheer

Door de analyse van veranderingen in het voorkomen van indicatorsoorten kunnen veranderingen in standplaatscondities worden opgemerkt (ZIE FIG. E). Zo kunnen indicatorsoorten worden gebruikt voor de kwaliteitsbewaking van natuurterreinen. Als informatiebron kunnen dienen: soort-verspreidingskaarten uit verschillende jaren, vegetatiekaarten, tijdreeks-opnamen van permanente kwadraten en regelmatig herhaalde beschrijvingen van dezelfde proefvlakken. Men moet vooral bij vegetatiekaarten letten op een goede vergelijkbaarheid van de gegevens.

Veranderingen in soortensamenstelling leiden tot vragen naar de oorzaak en tot veronderstellingen over veranderingen die in het milieu zijn opgetreden (aan de hand van een systeemanalyse). Deze veronderstellingen kunnen vervolgens worden getoetst aan inzichten in de effecten van ingrepen die in het landschap hebben plaatsgevonden. Op basis daarvan kan men eventueel overgaan tot het nemen van compenserende beheersmaatregelen.

FIG. E



- Moerasvaren
- Veelbloemige veldbies
- - - - Veenpluis
- Moeraswederik
- Padderus
- Gewone dopheide

Een illustratie van het gebruik van indicatorsoorten ten behoeve van kwaliteitsbewaking. Het verloop van enkele soorten in een 14-tal proefvlakken in de Weerribben (naar Jalink, 1991).

1.3 Beperkingen of randvoorwaarden

Bij het gebruik van indicatorsoorten dient aan een aantal randvoorwaarden te worden voldaan. Het rekening houden met deze voorwaarden lijkt in eerste instantie een beperking, maar het levert in de praktijk een meerwaarde op doordat er extra inzicht in de ecosystemen verschaft wordt.

Wil men misverstanden voorkomen, dan is de eerste voorwaarde voor het gebruik, dat de indicatiewaarden in principe alleen toegepast worden op het landschapstype en het vegetatietype waarvoor ze zijn vastgesteld. Voor het gebruik van de indicatiewaarden van de tabellen in de voorliggende publicatie betekent dat: toepassing alleen in het landschapstype en in het vegetatietype dat bij de tabel vermeld is. Overgangen naar onvolledige, soortenarme gemeenschappen zijn bij het onderzoek betrokken. Meestal zijn deze verwerkt bij de gemeenschap waaruit zij zijn ontstaan, of waarvan zij een pioniersfase vormen, maar sommige zijn apart behandeld. In enkele gevallen zijn de indicatorsoorten niet voor één associatie beschreven. Dit is gedaan wanneer overgangen tussen, of fijnschalige mozaïeken van deze vegetatietypen vaak in het veld optreden. Het gebruik van het systeem wordt zo vereenvoudigd. Het systeem is gedistilleerd uit een ruim opgezet onderzoek (ZIE PAR. 1.4) en omvat de belangrijkste vegetatietypen die in het landschapstype voorkomen. Helaas kan geen enkel systeem helemaal volledig zijn (wellicht zijn aanvullingen in de toekomst mogelijk).

Om goede conclusies te kunnen trekken, moet verder nog rekening gehouden worden met de invloed van de karteringsschaal en specifieke eigenschappen van plantensoorten (levensduur, bewortelingsdiepte, levensstrategie). Voor informatie over de specifieke soortgebonden eigenschappen van indicatorsoorten ZIE HOOFDSTUK 3.

In algemene zin worden de belangrijkste van de randvoorwaarden hieronder kort toegelicht.

Afhankelijkheid van landschapstype en vegetatietype

Standplaatsen van planten van dezelfde soort komen in het algemeen tamelijk goed overeen met betrekking tot zuurgraad, vochtigheid en voedselrijkdom. Daarom worden deze standplaatseisen van een soort vaak beschouwd als absoluut of onveranderlijk: 'Dotterbloem: zuurgraadbereik neutraal tot basisch, vochtigheidsbereik zeer nat tot nat' enzovoorts. Maar het is gebleken dat lijsten met zulke indicaties toch slechts beperkte geldigheid kunnen hebben. Een voorbeeld ter illustratie. Bitterzoet is algemeen in de voedselrijke moerassen in Nederland en de conclusie dat Bitterzoet gebonden is aan natte tot zeer natte standplaatsen ligt voor de hand. Maar wanneer men een kijkje gaat nemen in de (kalkrijke) duinen, ziet men dat Bitterzoet daar ook op droge standplaatsen voorkomt. Buiten de duinen komt Bitterzoet niet op droge standplaatsen voor omdat die niet voldoende kalk bevatten.

Verrassingen zoals bij Bitterzoet (ZIE OOK FIG. F) zijn vrij zeldzaam, maar laten bijzonder duidelijk zien dat de eisen die een soort stelt, relatief zijn en niet absoluut. Algemeener is de beperkte geldigheid van indicaties betreffende milieufactoren die indirect op de plant inwerken. Bijvoorbeeld, in de zandgebieden van het hogere zuidoostelijke

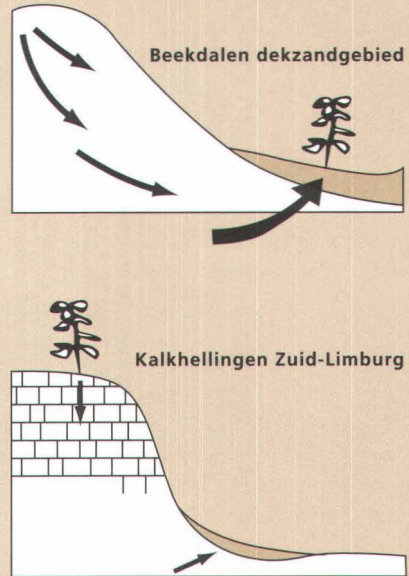
deel van Nederland is de verspreiding van bepaalde soorten goed te koppelen aan 'basenrijke kwel' die in beekdalen optreedt. In andere landschapstypen, o.a. laagveen-gebieden, vertonen dezelfde soorten veelal geen duidelijke relatie met kwel. Door de overheersende invloed van het oppervlakte-water zijn de omstandigheden daar namelijk nagenoeg overal voldoende basenrijk voor deze soorten. De betrokken soorten kunnen dus in het ene gebied wel als kwelindicatoren gebruikt worden, maar in het andere niet. Met andere woorden, de operationele factor (beschikbaarheid van basen) is in deze twee gevallen wel hetzelfde, maar de positionele factor (die deze beschikbaarheid stuurt) is in de twee landschapstypen verschillend (ZIE FIG. A).

Door de indicaties van plantensoorten te beperken tot een bepaald landschapstype dat geomorfologisch homogeen is, wordt de betrouwbaarheid en duidelijkheid aanzienlijk bevorderd. De verdere beperking van de indicaties tot een bepaald vegetatietype - of enkele sterk op elkaar lijkende vegetatietypen - bevordert de betrouwbaarheid en duidelijkheid in nog sterkere mate. Daardoor kan bovendien het indicatiebereik scherper worden begrensd. Verschillen en veranderingen kunnen op het laagste niveau, binnen de gemeenschap, nauwkeurig worden verklaard. (Klokjesgentiaan kan dienen als voorbeeld ter illustratie, ZIE FIG. G).

De indicaties die in deze publicatie worden gepresenteerd, zijn gedestilleerd uit onderzoek. Dat onderzoek is vooral gebaseerd op goed ontwikkelde voorbeelden van vegetatietypen. Zeer onvolledige gemeenschappen die het gevolg zijn van zeer sterke menselijke invloed, zijn weggelaten. Met betrekking tot indicaties hebben zij namelijk nauwelijks informatiewaarde en kunnen zij voeren tot verkeerde interpretaties.

FIG. F

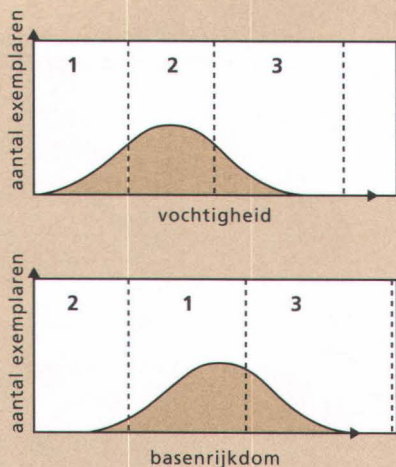
Voorbeeld van de samenhang tussen de indicatie van een soort en het landschap waarin zij voorkomt.



Zeegroene zegge (*Carex flacca*) is in het kalkarme dekzandgebied van het Drents plateau gebonden aan toestroming van basenrijk grondwater (kwelindicator), terwijl deze soort op de krijtplateaus in Zuid-Limburg op vrij droge plaatsen voorkomt.

FIG. G

De 'eisen' van Klokjesgentiaan ten aanzien van vocht en basenrijkdom (fictieve curven)



- 1: Borstelgras-associatie
- 2: Dopheide-associatie
- 3: Blauwgrasland

Het figuur illustreert dat verschillen tussen milieufactoren nauwkeurig kunnen worden verklaard op het niveau van de laagste vegetatietypen. Klokjesgentiaan komt onder andere voor in de Dopheide-associatie en in Blauwgrasland. Als Klokjesgentiaan in een gemeenschap voorkomt die behoort tot de Dopheide-associatie, betekent dat dat de standplaats relatief basenrijk is voor de Dopheide-associatie. De standplaatsen van dat vegetatietype zijn namelijk veelal te zuur voor de soort. Als Klokjesgentiaan in een Blauwgrasland gevonden wordt, is de standplaats relatief droog en basenarm voor een Blauwgrasland. De standplaatsen van dat vegetatietype zijn namelijk veelal te nat en te basisch voor de soort.

De invloed van de mens, de cultuurdruk, is althans in intensieve landbouwgebieden zo sterk dat deze alles overschaduwet. De vegetatie wijst daar slechts op de cultuurinvloed.

Indicatie en karteringsschaal

De schaal die gebruikt is bij verzameling en weergave van de gegevens over verspreiding van soorten, kan een grote rol spelen bij het interpreteren van de indicaties. In principe dient de schaal van een indicatorsoortenkartering af te hangen van de vraagstelling ter plekke en van de gewenste gedetailleerdheid van het antwoord. Wanneer in een gebied een combinatie van soorten met een tegenstrijdige indicatie gevonden wordt, kan dit het gevolg zijn van ofwel de aanwezigheid van een kleinschalig complex van verschillende standplaatsen ofwel een gelaagdheid in het ecosysteem. Daarom kan het voor een goed inzicht in sturende factoren nodig zijn om over te schakelen op een fijnere kaartschaal (bijvoorbeeld 1 : 500), vooral in natuurgebieden met belangrijke natuurwaarden en met een kleinschalige afwisseling van het milieu.

Eigenschappen van plantensoorten in relatie tot indicaties

De meeste plantensoorten hebben duidelijke, specifieke eigenschappen ontwikkeld in aanpassing aan een bepaald type milieu. Het is nodig met deze eigenschappen rekening te houden wanneer men gebruik maakt van een indicatorsoortensysteem. Om bijvoorbeeld verkeerde interpretaties door het optreden van 'naijlen' of door effecten van het beheer te voorkomen, dient men bij het opstellen van een plaatselijk monitorprogramma te zorgen dat de soortenlijst zowel eenjarige als meerjarige (snel of langzaam reagerende) soorten en diverse beheersindicatoren bevat (ZIE HIERONDER).

Daarnaast is het vooral van belang dat men bij de lokale interpretatie van de verspreiding van indicatorsoorten, of van veranderingen daarin, let op verschillen in bewortelingsdiepte. Om veranderingen op tijd te kunnen herkennen, is het nodig om in de lijst van een plaatselijk monitorproject ook een aantal ondiep wortelende indicatorsoorten op te nemen.

Levensduur en snel of langzaam reagerende, 'naijlende' soorten

Om in een terrein aanwezig te blijven, moeten soorten hun levenscyclus regelmatig kunnen doorlopen. Het terrein moet dus voor de plant geschikt zijn en blijven. Ze moet kunnen kiemen, groeien, bloeien en zaad zetten. Als op een bepaalde plek milieufactoren veranderen, kunnen daar nieuwe soorten verschijnen. Als de standplaats ongeschikt wordt voor bepaalde soorten, zullen deze uiteindelijk verdwijnen. Eén- en tweejarige soorten moeten zich steeds opnieuw vestigen (kiemen en opgroeien). Zolang ze aanwezig zijn, voldoet het milieu aan hun standplaatseisen, is dat niet meer het geval dan verdwijnen ze binnen enkele jaren. Door de snelle reactie zijn deze soorten met een korte levensduur zeer geschikt in monitorprojecten.

Meerjarige soorten reageren veel minder snel. Ze zijn daardoor ook minder geschikt om veranderingen op korte termijn op te sporen. Als ze zich eenmaal gevestigd hebben, kunnen ze het vaak jarenlang volhouden, ook al zouden ze zich niet opnieuw meer kunnen vestigen. Dit noemt men 'naijlen'. In gedegradeerde (afgetakelde) systemen geven sommige van deze naijlende soorten als erflaters (overblijfsels, relictten) een indicatie over de vroegere situatie. Dit is van belang voor het reconstrueren van het verleden.

Soorten die 'naijlen' zijn dus de langlevende soorten die overblijven na een verandering. Vaak zijn dat de grote planten, die het beeld van de vegetatie bepalen. Dan lijkt het in eerste instantie of er weinig veranderd is. Bekijkt men echter de gehele soortensamenstelling van de vegetatie, dan blijkt dat er wel degelijk veranderingen zijn opgetreden, dat namelijk bepaalde kortlevende soorten zijn verdwenen en eventueel andere zijn verschenen. De vegetatie als geheel ijlt dus niet na, alleen de meerjarige soorten doen dat.

Bewortelingsdiepte en gelaagdheid (stratificatie)

Op veel standplaatsen treedt in de bodem een gelaagdheid op van zuur water op neutraal water, van kalkarme op kalkrijke, of voedselarme op voedselrijke lagen. Zulke standplaatsen worden gekenmerkt door het gezamenlijk voorkomen van soorten met tegenstrijdige indicatiewaarden (basenminnende soorten samen met zuurminnende, of soorten van voedselrijke omstandigheden samen met soorten van voedselarme standplaatsen). Deze planten kunnen op dergelijke plekken naast elkaar voorkomen doordat zij op verschillende diepte wortelen. Het lijkt alleen maar zo - bovengronds - alsof zij in hetzelfde milieu voorkomen. Overigens zijn diepwortelende soorten vaak gróte planten en langlevende (meerjarige) soorten.

Levensstrategie en vegetatiebeheer

Veel waardevolle vegetatietypen zijn voor hun voortbestaan afhankelijk van een bepaald vegetatiebeheer. Bepaalde gemeenschappen moeten bijvoorbeeld periodiek gemaaid en gehooid of begraasd worden. Dit vegetatiebeheer kan de concurrentieverhoudingen in een gemeenschap verschuiven en werkt (vooral) op drie manieren in op de vegetatie (ZIE FIG. H).

FIG. H

De relatie tussen vegetatiebeheer en de vegetatie

beheers- vorm:	tijdstip/ frequentie/ dichtheid:	mogelijk effect op standplaats:	verandering in factor:*	proces in vegetatie:
maaien	te vroeg (te nat)	bodemverdich- ting, verstoring bodemprofiel	trofiegraad vochtvoor- ziening	verruiging verzuring
maaien	niet jaarlijks	strooiselophoping	trofiegraad of zuurgraad	verruiging verzuring
begrazen	te lage dichtheid	strooiselophoping	trofiegraad of zuurgraad	verruiging verzuring
begrazen	te hoge dichtheid	vertrapping/ bodemverdichting bemesting	trofiegraad vochtvoor- ziening	degradatie verzuring
niets doen	jaarlijks	strooiselophoping	trofiegraad of zuurgraad	verzuring verruiging bosvorming

De invloed van de verschillende hoofdbeheersvormen van het vegetatiebeheer hangt sterk af van het tijdstip van ingrijpen. De effecten kunnen worden beschreven als veranderingen in abiotische omstandigheden. Het schema geeft in grote lijnen een 'vertaling' van het vegetatiebeheer naar zulke parameters. Daarmee kan dit beheer aan andere beheersvormen worden gekoppeld. Als het toegepaste vegetatiebeheer niet het gewenste resultaat (doeltype) oplevert, kan het zijn dat het tijdstip moet worden bijgesteld. Het is ook mogelijk dat een rechtstreekse abiotische ingreep nodig is (bijvoorbeeld een wijziging van de afwatering van de duinvallei). Het optreden van verandering in de zuurgraad of trofiegraad (zie *) bij strooiselophoping is afhankelijk van het grondwaterregime. Bij hoge constante grondwaterstanden leidt strooiselophoping tot verzuring; bij schommelende waterstanden leidt strooiselophoping tot een grotere beschikbaarheid van voedingsstoffen en daarmee tot extra verruiging.

Ten eerste worden (meestal) voedingsstoffen afgevoerd en wordt de standplaats voedselarmer of treedt tenminste een minder snelle ophoping van voedingsstoffen op. Verder wordt door maaien, hooien of begrazen de structuur van de vegetatie veranderd, hetgeen invloed heeft op concurrentieverhoudingen met betrekking tot de factor licht. Door het ontstaan van openingen in de vegetatie worden mogelijkheden geschapen voor kieming en vestiging. Ten derde grijpt het beheer direct in op de levenscyclus van plantensoorten. De invloed van het beheer hangt dus sterk af van het tijdstip van ingrijpen. Dit tijdstip kan een reden zijn waarom een bepaalde soort achteruitgaat of ontbreekt. Als de periode waarin gemaaid wordt bijvoorbeeld samenvalt met de periode waarin een soort bloeit of waarin het zaad rijpt, dan zal deze soort daardoor niet in staat zijn rijpe zaden te vormen.

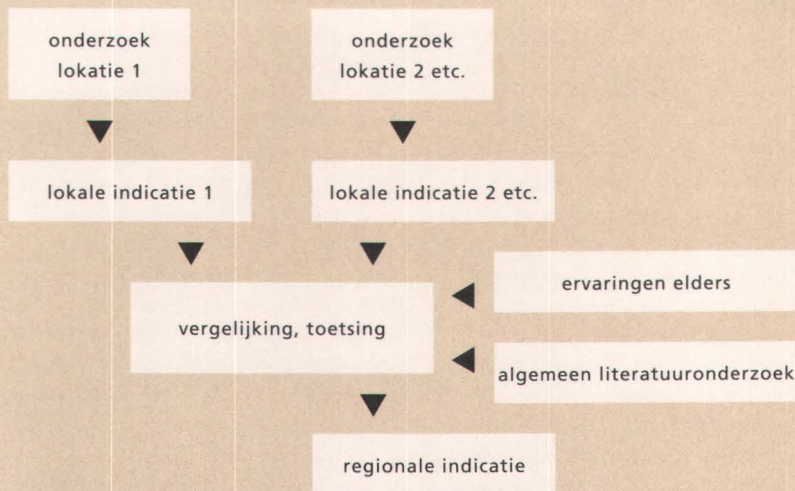
1.4 Werkmethode voor het onderzoek

De werkmethode voor het onderzoek naar indicatorsoorten zal hier in grote lijnen worden beschreven (ZIE 'PROJECT EN OPDRACHT' EN FIG. 1). Er wordt uitgegaan van een aantal concrete locaties, die voldoende representatief geacht worden voor een bepaald landschapstype. Deze locaties zijn bovendien zoveel mogelijk gespreid over de floradistricten (voor floradistricten: zie Van der Meyden et al., 1990). Van de locaties wordt de bestaande vegetatiekundige informatie verzameld en de variatie in de vegetatie beschreven en geanalyseerd en vervolgens in verband gebracht met bestaande geohydrologische, geohydrochemische, bodemkundige en beheersmatige gegevens. De interpretatie leidt tot een beeld van de indicatie van de aanwezige plantengemeenschappen ten aanzien van de beschreven standplaatsfactoren en geeft inzicht in de indicatie van de soorten binnen deze gemeenschappen. Het concrete resultaat van deze fase van het onderzoek is, voor iedere afzonderlijke locatie, onder andere een lijst met de indicaties van aanwezige vegetatietypen en (meestal) van afzonderlijke soorten die daarin voorkomen. De aldus bepaalde indicatiewaarden hebben een strikt lokale geldigheid.

In de volgende fase, de regionalisering, worden de resultaten van de verschillende locaties met elkaar vergeleken en daarna getoetst aan kennis over andere, vergelijkbare natuurgebieden (enerzijds via een algemene literatuurstudie, anderzijds op basis van ervaringen van de auteurs in andere terreinen). Het concrete resultaat van deze fase in het onderzoek is een (eventueel voor ieder afzonderlijk floradistrict) opgestelde beschouwing van de

FIG. 1

Schema van de werkmethode voor het onderzoek naar indicatorsoorten.



vegetatiekundige variatie in het betreffende systeemtype en van de daaraan verbonden milieuomstandigheden; ook wordt voor ieder afzonderlijk vegetatietype een aantal soorten met duidelijke indicatie geselecteerd.

Bij de bewerking van het oorspronkelijke rapport (ZIE 'PROJECT EN OPDRACHT') werd de tekst sterk samengevat en werden de onderzoeksresultaten in gestandaardiseerde tabellen en lijsten verwerkt. Daarbij zijn enige wijzigingen aangebracht: vooral in de naamgeving van vegetatietypen, ter overeenstemming met de Landelijke vegetatietypologie van Staatsbosbeheer (juli 2000) (ZIE PAR. 1.5).

Voor de valleien van kalkarme duinen zijn enkele door zoet grond- of oppervlaktewater beïnvloede locaties van het Waddendistrict bestudeerd. In de tekst van deze publicatie verwijst een * naar de onderzochte locaties. Voor brakke valleien zijn

geen locatiestudies gedaan. Daarom wordt een samenvattende beschrijving gegeven van gemeenschappen en indicatorsoorten van brakke standplaatsen op basis van algemene literatuur (ZIE PAG. 90, AANVULLING VOOR BRAKWATERGEBIEDEN). Waar informatie over de invloed van de saliniteit op het voorkomen van soorten in de geraadpleegde literatuur vermeld werd, is deze informatie in hoofdstuk 3 (noten) opgenomen. De gemeenschappen van valleien van kalkrijke duinen (Renodunaal district), van droge duinen en van zandige laagten buiten de duinen van de kust worden behandeld in andere delen van de 'serie indicatorsoorten' (deel 7 Duinvalleien kalkrijke duinen, deel 8 Droge duinen en deel 5 Vennen).

1.5 Lijst van de belangrijkste vegetatietypen (hiërarchisch)

De indeling volgt de landelijke vegetatietypologie van Staatsbosbeheer.¹

AS= associatie RG= rompgemeenschap DG= derivaatgemeenschap

Oeverkruid-klasse (Littorelletea)

*1 RG Knolrus/Veenmos² en *1 RG Oeverkruid

Verbond van Ongelijkbladig fonteinkruid (*Potamion graminei*)

*1 AS van Ongelijkbladig fonteinkruid (*Echinodoro-Potametum graminei*)

Verbond van Waternavel & Stijve moerasweegbree (*Hydrocotylo-Baldellion*)

*1 AS van Waterpunge & Oeverkruid (*Samolo-Littorelletum*)

*1 AS van Veelstengelige waterbies (*Eleocharitetum multicaulis*)

Dwergbiezen-klasse (*Isoeto-Nanojuncetea*)

Dwergbiezen-verbond (*Nanocyperion flavescens*)

*2 Draadgentiaan-AS (*Cicendietum filiformis*)

Zeevetmuur-klasse (*Saginetea maritimae*)

Zeevetmuur-verbond (*Saginion maritimae*)

*2 AS van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia (*Centaurio-Saginetum*)

Riet-klasse (*Phragmitetea*)

*3 RG Riet

Verbond der grote Zeggen (*Magnocaricion*)

*3 AS van Waterscheerling & Hoge cyperzegge (*Cicuto-Caricetum pseudocyperi*)

Klasse der kleine Zeggen (*Parvocaricetea*)

*6 RG Addertong/Duinriet

Verbond van Zwarte zegge (*Caricion nigrae*)

*4 AS van Drienvervige zegge & Zwarte zegge (*Caricetum trinervi-nigrae*)

Knobbies-verbond (*Caricion davallianae*)

*5 Knobbies-AS (*Junco baltici-Schoenetum nigricantis*)

Klasse der hoogveenbulten en natte heiden (*Oxycocco-Sphagnetetea*)

Dophei-verbond (*Ericion tetralicis*)

*7 AS van Kraaihei & Gewone dophei (*Empetro-Ericetum*)

Klasse der wilgenbroekstruwelen (*Franguletea*)

Verbond der wilgenbroekstruwelen (*Salicion cinereae*)

¹ en ² Noten zie pagina 26

NOTEN BIJ PAGINA 25:

- 1 Catalogus Vegetatietypen, Staatsbosbeheer, juli 2000 (dit is de recente bewerking van 'Staat der terreinen plus', afgekort SDT+ catalogus.) Deze typologie sluit in principe aan bij het project 'De vegetatie van Nederland' van het IBN (Schaminée et al.). De resultaten van dit project zijn in vijf delen gepubliceerd in 1995-1999. Omdat de serie 'Indicatorsoorten' het werk van Schaminée et al. is blijven volgen, kunnen sommige namen van plantengemeenschappen in de later verschenen delen van de indicatorserie iets verschillen van die welke gebruikt werden in de eerder verschenen delen. De vegetatietypologie van Staatsbosbeheer wijkt op enkele punten af van de inzichten in deel 2 (1995) en deel 3 (1996) van 'De vegetatie van Nederland':
 - In de vegetatietypologie van Staatsbosbeheer worden meer rompgemeenschappen onderscheiden dan bij Schaminée et al.
 - Schaminée et al. (1995) onderscheiden de drie verbonden *Cicution virosae*, *Caricion gracilis* en *Caricion elatae*. De vegetatietypologie van Staatsbosbeheer vat deze samen in één verbond, het *Magnocaricion*.
 - Schaminée et al. (1995) noemen het *Parnassio-Juncetum atricapilli* als associatie binnen het *Caricion davalliana*. De vegetatietypologie van Staatsbosbeheer beschrijft deze gemeenschap niet als associatie, maar als subassociatie *-juncetosum atricapilli* van *Junco baltici-Schoenetum nigricantis* (subassociatie van *Parnassia* & Duinrus van de Knopbies-associatie).
- 2 verbindt met de Klasse van hoogveenslenken

2

DUINVALLEIEN (KALKARME DUINEN)

FIG. J

Definities voor valleien van kalkarme duinen

In deze publicatie en bijbehorende tabellen zijn de volgende definities voor de absolute standplaatsindicaties gehanteerd ('kalkgehalte', 'hardheid' en alkaliteit' alleen in de tekst. Zie ook de legenda op de invouwflap).

WATERREGIME	1A	1B	2	3	4	5	6
gem. waterstand in cm onder het maaiveld	0	0	0-20 cm	20-40 cm	40-60 cm	60-80 cm	>80 cm
inundatieduur & waterdiepte boven het maaiveld 100% = 12 maanden	12 mnd. >10 cm	6-12 mnd. 0-40 cm	3-6 mnd. 0-20 cm	0-3 mnd. 0-20 cm	ca. 0	0	0
duur/diepte van relatief hoge waterstanden onder het maaiveld		0-6 mnd. 0-30 cm	6-9 mnd. 0-50 cm	3-6 mnd. 0-20 cm	3-6 mnd. ca. 40 cm	3-6 mnd. ca. 60 cm	
laagste waterstand + = boven het maaiveld - = onder het maaiveld	+10 cm	max. -30 cm	max. -50 cm	max. -65 cm	max. -80 cm	max. -100 cm	altijd dieper dan -60 cm
duur waterverzadiging in wortelzone	12 mnd.	>11 mnd.	7-11 mnd.	3,5-7 mnd.	0-3,5 mnd.	ca. 0	ca. 0
capillaire opstijging in de onverzadigde wortelzone	nooit, (altijd verzadigd)	permanent*	permanent*	permanent*	soms afwezig of onderbroken	langdurig onderbroken	nooit

permanent*: indien de bodem niet met water verzadigd is

In de bovenstaande tabel worden de duur en de hoogte van de waterstanden, de duur van waterverzadiging van de bodem en de capillaire opstijging voor de verschillende klassen van waterregime voor valleien van kalkarme duinen weergegeven. De inundatie(duur) wordt gewoonlijk uit-

gedrukt in een jaarpercentage (het deel van een jaar dat het maaiveld onder water staat). In de tabel wordt de inundatieduur echter in maanden (mnd) opgegeven. Met inundatie is bedoeld: waterstand boven het maaiveld. De wortelzone is de grondlaag waarin de levende wortels aanwezig zijn.

WATERREGIME

- 1A** **aquatisch:** waterspiegel permanent boven het bodemoppervlak; waterdiepte 10 cm of meer
- 1B** **zeer nat:** waterspiegel gemiddeld 0 - 10 cm boven maaiveld
- 2** **nat:** waterspiegel gemiddeld 0 - 20 cm onder maaiveld
- 3** **matig nat:** waterspiegel gemiddeld 20 - 40 cm onder maaiveld
- 4** **vochtig:** waterspiegel gemiddeld 40 - 60 cm onder maaiveld
- 5** **matig droog:** waterspiegel gemiddeld 60 - 80 cm onder maaiveld
- 6** **droog:** waterspiegel gemiddeld > 80 cm onder maaiveld

TROFIEGRAAD

- 1** **oligotroof/zeer voedselarm:** stikstof en fosfaat zijn nauwelijks beschikbaar voor de planten
- 2** **mesotroof/voedselarm:** stikstofarm en/of fosfaatarm
- 3** **zwak eutroof/zwak voedselrijk:** licht stikstof- en fosfaathoudend
- 4** **matig eutroof/matig voedselrijk:** matig stikstofrijk en matig fosfaatrijk
- 5** **eutroof/voedselrijk:** rijk aan stikstof en rijk aan fosfaat
- 6** **zeer eutroof/zeer voedselrijk/vervuild:** zeer rijk aan stikstof en (vooral) fosfaat

De trofiegraad is een maat voor de beschikbaarheid van voedingsstoffen op een standplaats en wordt (in eerste instantie) afgeleid uit de productie van biomassa. De klassen gaan geleidelijk in elkaar over.

INUNDATIE

langdurig tot permanent	>70%
matig lange duur	30 - <70%
korte duur	>0 - <30%
inundatie afwezig	

ZUURGRAAD

1 basisch	pH >7,5
2 neutraal	pH 6,5 - 7,5
3 zwak zuur	pH 5,5 - 6,5
4 matig zuur	pH 4,5 - 5,5
5 zuur	pH <4,5

KALKGEHALTE

	% CaCO ₃
kalkrijk	> 1,0
kalkhoudend	0,25 - 1,0
kalkarm	< 0,25

ALKALITEIT

	HCO ₃ ⁻ en CO ₃ ²⁻ in meq/l
hoog	8,0 - 16,0
matig hoog	4,0 - 8,0
middelmatig	2,0 - 4,0
matig laag	1,0 - 2,0
laag	0,5 - 1,0
zeer laag	0 - 0,5

HARDHEID

	Ca ²⁺ en Mg ²⁺ in mmol/l
extreem hard	8,0 - 16,0
zeer hard	4,0 - 8,0
hard	2,0 - 4,0
matig hard	1,0 - 2,0
zacht	0,5 - 1,0
zeer zacht	0 - 0,5

2.1 Het systeem

VOOR EEN TOELICHTING VAN BEGRIPPEN ZIE FIG. J.

De stranden en duinen van de Nederlandse kuststrook vormen samen de Duindistricten: het Waddendistrict in het noorden en het Renodunaal district in het zuiden. De grens tussen beide districten ('kalkgrensgebied') ligt bij Bergen (NH). Het Renodunaal district onderscheidt zich van het Waddendistrict door het voorkomen van een aantal 'stroomdalplanten' en het algemeen voorkomen van soorten van het Duinsterretjes-verbond.³ Het Waddendistrict wordt ten opzichte van het Renodunaal district gekenmerkt door het voorkomen van een heideflora. De beide Duindistricten verschillen ten aanzien van het kalkgehalte van het strand- en duinzand, en dit uit zich in die floristische verschillen.⁴ Het kalkgehalte (CaCO_3) van vers aangevoerd zand bedraagt in het Waddendistrict meestal 0,1 % tot 2,5%. In het Renodunaal district is het kalkgehalte van vers aangevoerd zand over het algemeen veel hoger en bedraagt het meestal 3 tot 10 %. Het vers aangevoerde zand is in het Waddendistrict dus relatief kalkarm ten opzichte van het Renodunaal district, maar het hoeft niet kalkarm te zijn in de zin van de standaardklassen (kalkarm $< 0,25\% \text{ CaCO}_3$ ⁵; kalkhoudend 0,25-1,0 % CaCO_3 en kalkrijk $> 1,0\% \text{ CaCO}_3$). Het vers aangevoerde zand in het Renodunaal district is zowel relatief als absoluut gezien kalkrijk. Overigens is het zand van het Waddendistrict over het algemeen ook armer aan ijzer dan het zand van het Renodunaal district, en daardoor kan het zand in het Waddendistrict gemakkelijker verstuiven.

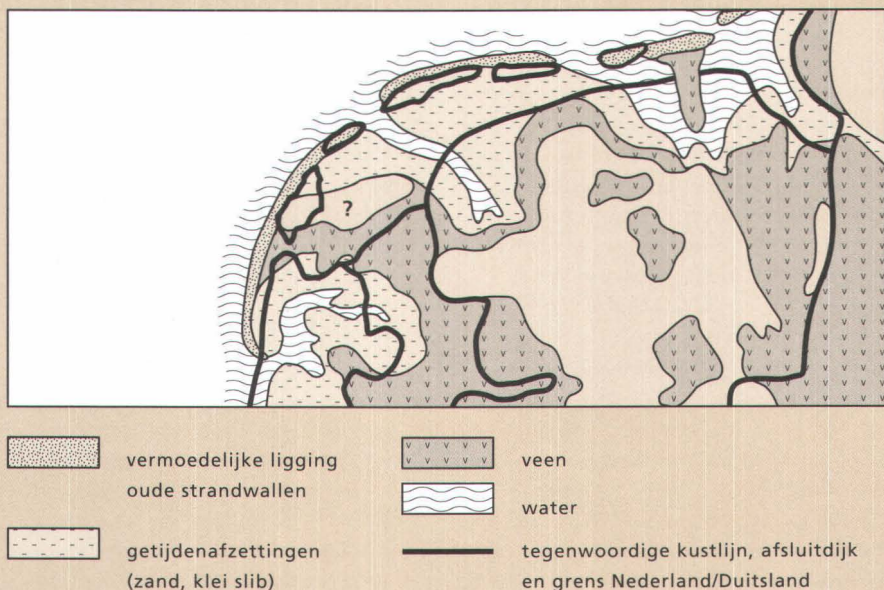
Het bovenbeschreven beeld geldt voor de districten als geheel en de vermelde kalkgehalten hebben alleen betrekking op het vers aangevoerde zand van het strand en op heel jonge bodems (zie vervolg). In het Waddendistrict kunnen plaatselijk, vooral in strandafzettingen, soms even hoge kalkgehalten ($> 1,5\% \text{ CaCO}_3$) als in het Renodunaal district worden aangetroffen. De Nederlandse duinsystemen zijn landschappelijk en geologisch gezien relatief jong, maar aanzienlijke gedeelten van het duinlandschap zijn toch al ongeveer honderd jaar of nog langer gestabiliseerd. In deze duingebieden is het zand vaak aan de oppervlakte ontkalkt en verzuurd (zie vervolg). In het Waddendistrict waar de primaire kalkgehalten over het algemeen laag zijn, bevat zand van gestabiliseerde bodems meestal nog maar heel weinig kalk ($< 0,25\% \text{ CaCO}_3$).

De lokale verschillen van het kalkgehalte in het aangevoerde zand die binnen het Waddendistrict optreden, lijken voor de vegetaties van valleien minder belangrijk te zijn dan verschillen in de ouderdom van de bodem, d.w.z. in de mate van verzuring en de gehalten aan organische stof.⁶

Onder **duinvalleien** is in deze publicatie te verstaan: de duingebieden die binnen de invloedssfeer van zoet grond- of oppervlaktewater liggen.⁷ Zoute en sterk brakke strandvlakten en duinvalleien (ZIE PAG. 90) en droge gedeelten van duinvalleien worden niet in deze publicatie behandeld (zie daarvoor Indicatorenserie deel 8 Droge duinen). De vorm en grootte van de valleien variëren; ze kunnen een paar meter tot enkele honderden meters lang of breed zijn. Over het algemeen is de bodem van de vallei min of meer vlak, maar meestal is er een zwak glooiend reliëf en zijn er kleine lokale hoogteverschillen. De laagste gedeelten van de vallei kunnen periodiek of per-

FIG. K

Ligging van strandwallen (en getijdenafzettingen) in Noord-Nederland omstreeks 2300 v.Chr. (naar Zagwijn, 1975).



manent met water gevuld zijn. Deze duinplassen zijn meestal niet dieper dan ca. 40 cm. In heel jonge duinlandschappen bestaat een groot deel van de begroeiing uit pioniervegetaties, d.w.z. een open, primaire begroeiing van planten die zich vestigen op kale bodem (of in vegetatieloos water). Onder invloed van duinbeheer, stabilisatie van de bodem en successie zijn in de 20ste eeuw de pioniervegetaties in de Nederlandse kustduingebieden sterk achteruitgegaan of verdwenen.

De vorming van duinen en duinvalleien⁸

Zee, wind, zand, mens, dier en vegetatie vormen de sleutelfactoren voor duinvorming. De zee kan zowel zand aan- als afvoeren. De verstuiving van zand en de plantengroei beïnvloeden elkaar wederzijds.

- 3 De stroomdalsoorten hebben hun hoofdverspreiding langs de grote rivieren.
- 4 Bakker et al., 1979; Westhoff & Van Oosten, 1991
- 5 Als grens wordt in de literatuur soms 0,25 % en soms 0,30 % aangegeven.
- 6 Westhoff & Van Oosten (1991)
- 7 hieronder vallen dus ook sommige strandvlakten en stuifkuilen. Strikt genomen is een duinvallei een door duinen ingesloten vlakte en is een strandvlakte geen duinvallei; een strandvlakte is immers niet, of niet geheel door duinen omgeven.
- 8 Informatie is vooral ontleend aan Bakker et al., 1979 en Doing, 1988.

De intensiteit van verstuiving bepaalt hoeveel zand verplaatst wordt en welke plantensoorten en vegetatietypen kunnen voorkomen. In welke mate zand wordt ingevangen en welk reliëf de kuststrook krijgt, wordt omgekeerd sterk bepaald door de vegetatie. De kuststrook bestaat uit een landschap van strandvlakten, duinen, stuifkuilen (ook wel windkuilen genoemd) en valleien. Vegetatiesuccessie kan uiteindelijk leiden tot stabilisatie van de duinen. De verstuiving kan door de mens worden beïnvloed: door exploitatie van de duinstreek kan ze worden bevorderd of door vastleggingsbeheer juist worden tegengegaan (ZIE PAG. 47). Het Nederlandse duin gebied is voor een groot deel diverse malen verstoven. Als duinvorming of de vorming van duinvalleien bij een aangroeiende kust optreden, dan spreekt men van primaire duinvorming, primaire duinen en primaire valleien (ZIE FIG. 1). Hernieuwde verstuiving bij een afslagkust leidt tot zogenaamde secundaire duinvorming (ZIE OOK FIG. M).

Het samenspel van zee, wind en vegetatie zorgt voor uiteenlopende processen en laat verschillende typen van duinen en laagten ontstaan, die naar de vorm en ontstaanswijze worden onderscheiden (bijvoorbeeld paraboolduin, loopduin, stuifkuil of secundaire duinvallei). Vaak is in Nederland een typering van de elementen in het veld niet eenvoudig, bijvoorbeeld omdat herhaaldelijk verstuiving is opgetreden. De ontstaanswijze van veel valleien is complex.

Aan de Nederlandse kust vond duinvorming tijdens een aantal perioden van het Holoceen plaats. Veranderingen van de zeespiegel, kustafslag, klimaatschommelingen en menselijke activiteiten hebben grote invloed op het duinlandschap gehad. De oudste strandwallen (beginnend met door de branding opgeworpen zandbanken)

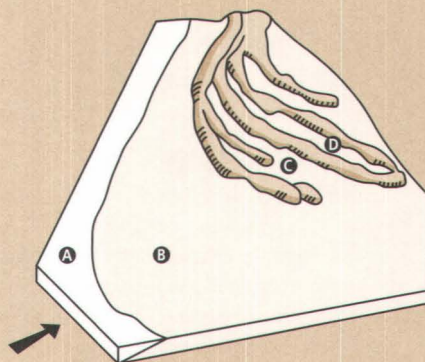
ontstonden ca. 5500-3000 v. Chr. Duincomplexen die vóór 700 v. Chr. zijn gevormd, worden in de geologie aangeduid met de naam Oude duinen (met een hoofdletter). Alle duinen die later zijn ontstaan, zijn -geologisch gezien - Jonge duinen. Aan de Zeeuwse en Hollandse kust resulteerden drie perioden van vorming van Jonge duinen in samenhang met parabolisering van de zeereep (ZIE OOK FIG. M) en aanvoer van vers kalkrijk zand uit de zee, in een vegetatie- en landschapszoneringsloodrecht op de kust. In het huidige wadengebied kunnen geen zonaties van landschappen in samenhang met verschillende perioden van vorming van Jonge duinen worden onderscheiden. Het waddenlandschap is in eerste instantie het gevolg van doorbraken van de oude strandwallen (ZIE FIG. K). Door kustafslag, verstuiving en 'vergroeien' van zandplaten veranderden de eilanden in de loop van de tijd sterk van vorm. Aan de Nederlandse kust wordt over het geheel genomen tegenwoordig meer kust afgeslagen dan er aangroeit. Op sommige plaatsen, met name op de waddeneilanden, vindt nog wel primaire duinvorming plaats. Op de meeste waddeneilanden treedt deels kustafslag op en deels kustaangroei. Bij de vorming van het huidige landschap heeft de bevordering van verstuiving door de mens als gevolg van duinexploitatie (ZIE OOK FIG. M) een bijzonder grote rol gespeeld. Men heeft in de 20ste eeuw op verschillende eilanden stuifdijken aangelegd om de verstuiving te reguleren. Vergeleken met de Zeeuwse en Hollandse duinen zijn de duinen van de waddeneilanden over het algemeen in mindere mate gestabiliseerd.

Salt-spray

De nabijheid van de zee - of de zoute zee-lucht - oefent een zekere invloed uit op duinterreinen. Men noemt deze invloed 'salt-spray'. Het neerslagwater bevat aan de kust hogere gehalten aan Mg, Na, Cl, K, Ca en SO₄ dan in het binnenland. Dit is voor een aanzienlijk deel een gevolg van aanvoer vanuit de zee. Door aanvoer van zout (NaCl) en basen heeft 'salt-spray' zowel een verzoutend effect als een bufferend effect tegen verzuring. Het verzoutende effect kan bij planten voor directe stress zorgen (verdroging). Het 'salt-spray' effect varieert aan de kust sterk, en is afhankelijk van de overheersende windrichting en de oriëntatie van de kustlijn. Aan de Hollandse kust vertonen Mg, Ca, Na, Cl en K in de richting van de zeereep gaande over het algemeen oplopende concentraties. Dit hangt samen met de loodrechte hoek die de overheersende westenwind met de kust maakt. Doordat de waddenkust een andere oriëntatie heeft en de waddeneilanden aan alle kanten omgeven zijn door de zee, is het verloop van door salt-spray aangevoerde stoffen in het Waddendistrict complex. In de lage vegetaties van duinvalleien zijn de ecologische effecten van 'salt-spray' vermoedelijk gering. Er is voorsnog echter tamelijk weinig bekend over deze effecten.⁹ De aanvoer van zout (NaCl) door 'salt-spray' heeft wel een duidelijk effect op bomen en struiken: de groei wordt namelijk geremd.

FIG. L

Primair duinlandschap
(naar Bakker et al., 1979).

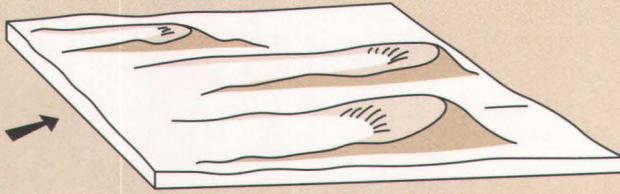


Bij zandaanvoer vanuit zee (A) en kust-aangroei ontstaat een zwak hellende, brede, aangroeiende strandvlakte (B). Duinvorming start op de strandvlakte daar waar planten (vooral Biestarwegras en Helm) zand invangen. Er ontwikkelen zich primaire duintjes die op den duur een gesloten strook langs de zee gaan vormen: een zeereep. Dit proces van duinvorming kan zich diverse malen herhalen, waardoor een min of meer door duinen ingesloten strandvlakte (C) ontstaat, of een reeks van parallelle duinen en vlakten. Bij volledige afsnoering spreekt men niet meer van een strandvlakte maar van een primaire vallei (D). Tijdens de vorming van dit primaire duinlandschap treedt verzoeiting en, in de lage delen, vernatting op (door stijging van de grondwaterspiegel in verband met vergroting van de zoetwaterbel). Het grondwater kan zo ver stijgen dat soms in het laagste deel van de vallei een duinplas ontstaat.

⁹ Er is een recente literatuurstudie: Vertegaal, 1998 (mededeling Q.L. Slings)

FIG. M

Secundair duinlandschap: stuifkuilen en valleien, paraboolduinen en loopduinen (naar Bakker et al., 1979).



Waar kustafslag plaatsvindt en de kust loodrecht op de richting van de overheersende (en voldoende krachtige) wind ligt zoals aan de Hollandse en Zeeuwse kust, kan de wind zoveel zand landinwaarts verplaatsen dat parabolisering van de zeereep optreedt. Een groot deel van het huidige Nederlandse duinlandschap is in het verleden gevormd door parabolisering en grootschalige secundaire duinvorming. Vaak heeft exploitatie van de duinen door de mens bij de vorming van de huidige duinlandschappen een rol gespeeld. Daarbij werd verstuiwing bevorderd doordat de vegetatie min of meer beschadigd werd of vernietigd. Inmiddels zijn de duinen door de mens vastgelegd en grotendeels

begroeid geraakt. Tegenwoordig treedt in Nederland parabolisering van de zeereep nauwelijks meer op. Echte loopduinen bestaan hier niet meer. Op de waddeneilanden bevinden zich de het laatst vastgelegde duingebieden. Op Vlieland, Ameland en Terschelling speelden verstuiwingen van duinen in de vorige eeuw nog een grote rol. In deze duingebieden kunnen daarom secundaire duinvalleien aangetroffen worden die nog niet zo lang geleden zijn gevormd. Afgezien van enkele nog verstuivende paraboolduinen is verstuiwing in de Nederlandse duinsystemen tegenwoordig vrijwel beperkt tot stuifkuilen in die duinlandschappen waar geen vastleggingsbeheer plaatsvindt.

Overstroming met zeewater

Op strandvlakten heeft de zee vrije toegang en in sommige duinvalleien kunnen overstromingen met zeewater optreden bij stormvloed. Vooral de zeer dichtbij de zee gelegen valleien kunnen incidenteel door zeewater worden overspoeld. Vegetaties van zoute en sterk brakke milieus vertonen in het geheel geen overeenkomst met de vegetaties van zoete milieus. Anders uitgedrukt: in zoute en sterk brakke milieus speelt de zoutfactor een alles overheersende rol. In verzoetende strandvlakten en verzoetende valleien (systeemtype *brakwatervallei*, zie

PAR. 2.2) hebben verschillen in de inundatie met zeewater grote invloed op de vegetatiesamenstelling. De frequentie, de hoogte en het tijdstip van de overspoeling (in de winter of in de zomer) zijn van belang. Het zoutgehalte van de bodem fluctueert van jaar tot jaar en van seizoen tot seizoen in samenhang met de verdamping, inundatie en neerslagverschillen en eventuele invloed van zoet grondwater. In de bodems van brakke duinvalleien kan het zoutgehalte door de indamping in droge, warme zomers bijzonder sterk oplopen (ZIE 'AANVULLING VOOR BRAKWATERGEBIEDEN', PAG. 90).

Waar droog zand niet of nauwelijks is begroeid, gaat het gemakkelijk (opnieuw) verwaaien. Door uitstuiving kunnen in duincomplexen stuifkuilen ontstaan (die zijn altijd secundair). Het uitgeblazen zand wordt aan de lijzijde van de kuil afgezet zodat daar een laag duintje kan ontstaan. Stuifkuilen breiden zich uit aan de zijde van waaruit de wind afkomstig is (loefzijde).

Paraboolduinen (hier afgebeeld) zijn secundaire U-vormige duinen met een uitblazingsvallei tussen de 'armen' van de U. Ze kunnen zich met de wind mee verplaatsen. Als de holte zo diep wordt dat het grondwater bijna bereikt is, houdt het - dan vochtige - zand op met stuiven. De bodem wordt dan vlak en men spreekt dan niet meer van een stuifkuil maar van een secundaire duinvallei. Als in een droge zomer het grondwater lager dan gewoonlijk staat, dan kan verder uitstuiving plaatsvinden en wordt de kuil dieper. Stijgt de grondwaterspiegel daarna weer, dan ontstaat een duinplas. Bij de vorming van het secundaire duinlandschap spelen een aantal planten en pioniervegetaties een rol. Ze vestigen zich op het opstuivende zand of in

de zich op den duur stabiliserende stuifkuilen en houden het zand vast (o.a. Helm, Duinzwenkgras, Buntgras, (korst)mossen en algen). Paraboolduinen danken hun typische vorm aan verstuiving en aan de aanwezigheid van enige vegetatie op het duin. In duingebieden waar het plantendek als gevolg van exploitatie geheel of grotendeels is vernietigd, ontstaan loopduinen (niet afgebeeld). Loopduinen danken hun vorm alleen aan de wind. Op het actieve loopduin is de instuiving zo sterk dat er geen planten kunnen groeien. Loopduinen hebben een sikkelvormig grondvlak. De loefzijde bestaat uit een flauw oplopende helling en de lijzijde uit een steile helling (de punten van de sikkel wijzen de richting aan waar de wind heen gaat). Loopduinen verplaatsen zich mee met de overheersende wind en laten daarbij grote secundaire valleien achter die ook wel loopduinvlakten genoemd worden.

Verstuiving en verjonging

Men kan zeggen dat door verstuiving (uit- en op/overstuiving) verjonging van de bodem - en daarmee ook van de vegetatie - plaatsvindt. Bij uitstuiving verschijnt het dieper liggende zand aan de oppervlakte. Dat dieper liggende zand is vaak minder ontkalkt of verzuurd, bevat geen organische stof en wordt als 'jong' beschouwd omdat bodemvormende processen er geen invloed op gehad hebben. Verjonging van de bodem kan ook plaatsvinden doordat van elders, vanuit de zeereep bijvoorbeeld, met op- en overstuivend zand, kalk (calciumcarbonaat)

wordt aangevoerd. In verband met de algehele stabilisatie van de duingebieden (zie ook PAG. 47) speelt tegenwoordig verstuiving en zandverplaatsing in duinvalleien meestal een geringe rol; en het gaat dan in het algemeen om op- of overstuiving en niet om uitstuiving. Er ontstaan nauwelijks nieuwe secundaire duinvalleien. Valleien met jonge bodems zonder organische stof zijn schaars geworden. Om pioniersituaties te creëren, verwijderen beheerders in oude valleien soms de organische bovenste bodemlaag door deze af te plaggen of machinaal weg te schuiven.

Op/overstuiving vanaf het strand kan in de duinvalleien van het Waddendistrict vooral een rol spelen als deze in nabijheid van de zeereep liggen of op plaatsen waar de kust aangroeit. In duinvalleien die in, of in de omgeving van verstuivende duincomplexen liggen, kan zand vanuit die verstuivingen inwaaien.

Over het algemeen is instabiliteit, zowel de op/overstuiving als uitstuiving, voor planten een grote stressfactor. Veel plantensoorten zijn niet in staat om te kiemen of om zich te handhaven op de instabiele zandbodems. De op/overstuiving kan gepaard gaan met stress omdat de plant met stuifzand bedekt wordt of omdat bij op-hoging van de bodem de vochtvoorziening minder gunstig wordt. Sommige planten kunnen zich bij de op/overstuiving in duinvalleien goed handhaven (bijvoorbeeld Kruiwilg en Duinriet; Kraaihei kan dat alleen als het overstuivende zand kalkarm is; ZIE OOK HOOFDSTUK 3).

Met het aanwaaiende zand kan kalk (calciumcarbonaat) worden aangevoerd in een duinvallei, en dit kan resulteren in een verhoging van het kalkgehalte en een buffering van de bodem. Ook kunnen in duinvalleien extra voedingsstoffen beschikbaar komen in verband met op/overstuiving. Inwaaiend vers strandzand bevat namelijk waarschijnlijk meestal meer voedingsstoffen dan oud duinzand. Tevens kan overstuiving van organisch materiaal resulteren in een hogere beschikbaarheid van voedingsstoffen. Op plaatsen waar organische stof door zand is overstoven, komen meestal veel voedingsstoffen vrij als gevolg van een snelle mineralisatie van het overdekte materiaal.¹⁰

Hydrologische processen en hydrochemie van duinvalleien¹¹

Omdat het Nederlandse klimaat een neerslagoverschot vertoont en zoet water lichter is dan zout water, is in de duinmassieven van de Nederlandse kust een regionaal zoetwatersysteem aanwezig. Men noemt dit grondwatersysteem ook wel de zoetwaterbel. De bovenkant van de bel kan zich op enkele meters hoogte boven zeeniveau bevinden en de onderkant van de bel kan het zoute grondwater tot op grote diepte (tientallen meters diep) wegdrücken (ZIE OOK FIG. 10 EN FIG. 11). Langs de bolle bovenkant van de zoetwaterbel treedt een stroming van grondwater op, vanaf het hoogste punt van de bel naar opzij en ook naar beneden (ZIE OOK FIG. 10). Het regionale grondwater kan plaatselijk de wortelzone van de vegetatie bereiken of uittreden als kwelwater, vooral in laaggelegen duinvalleien die in het buitenste deel van het duingebied liggen. Het infiltrerende regenwater is doorgaans zuur, mineralenarm en arm aan HCO₃⁻ (ZIE OOK FIG. 12). In de gestabiliseerde duingebieden van het Waddendistrict bestaat de bovenste bodemlaag meestal uit kalkarm zand (ZIE BOVEN). Het diepere zand is vaak wel kalkhoudend of kalkrijk. Als het grondwater door deze diepere zandlagen stroomt, kan het kalk oplossen en kan het gehalte aan Ca²⁺ en HCO₃⁻ toenemen.¹² Via de hydrologische kringloop verandert het zure, bicarbonaatarme regenwater dus in min of meer basisch, bicarbonaatrijk grondwater (zulk grondwater wordt ook wel 'basenrijk' of 'basenhoudend' genoemd zonder daarvoor een exacte definitie te geven).

10 Drost & Muis, 1988

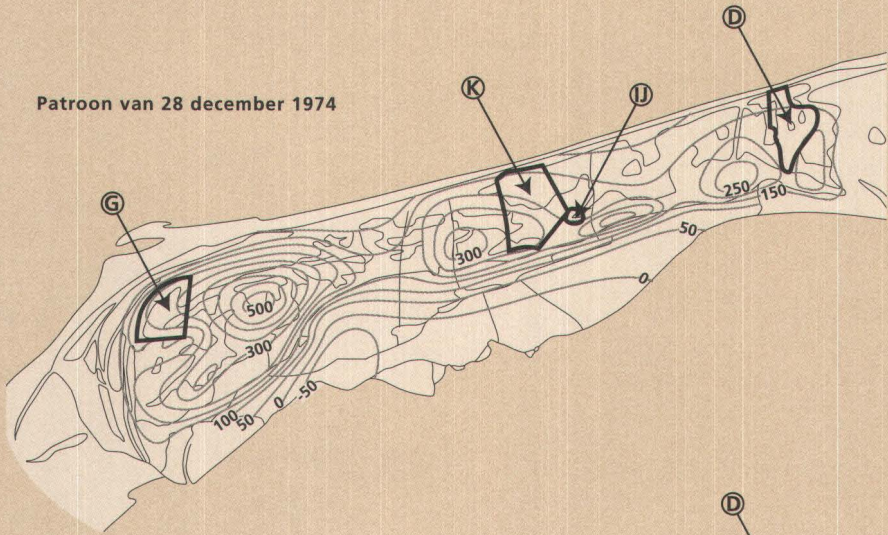
11 De inhoud van deze paragraaf is grotendeels ontleend aan Stuyfzand & Mobergs, 1987; Stuyfzand, 1993; Bakker et al., 1981; Grootjans et al., 1995;

12 Infiltratiewater bevat CO₂ en daardoor kan calciumcarbonaat (CaCO₃) in oplossing gaan.

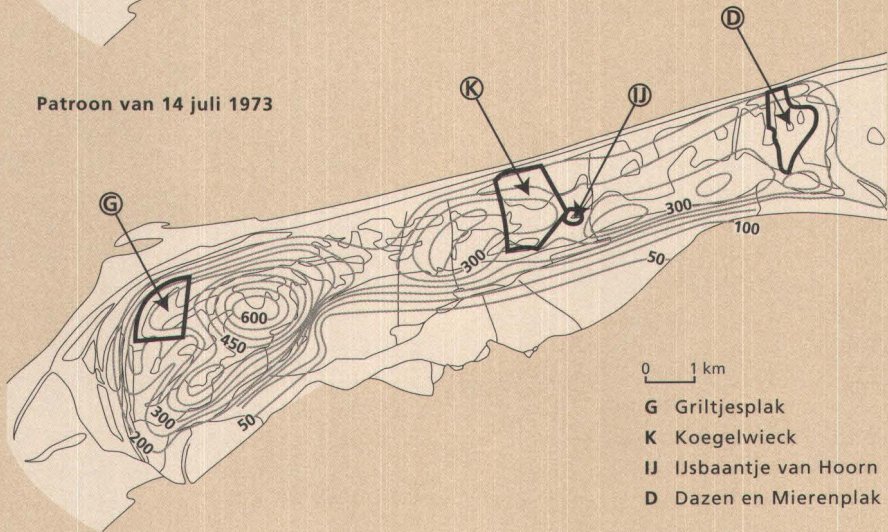
FIG. N

**Isohypsenpatronen van het freatisch grondwater op Terschelling
(naar Beukeboom, 1976).**

Patroon van 28 december 1974



Patroon van 14 juli 1973



0 1 km

- G Giltjesplak
- K Koegelwiek
- IJ Ijsbaantje van Hoorn
- D Dazen en Mierenplak

Een isohypse is een lijn die plaatsen met gelijke stijghoogten van het grondwater met elkaar verbindt (de cijfers geven de hoogte boven het NAP in cm aan). Duide-lijk zichtbaar zijn diverse opbollingen van

het freatische vlak. Dit zijn de toppen van de zoetwaterbel.

In het figuur is de ligging aangegeven van de referentielocaties (ZIE HOOFDSTUK 4).

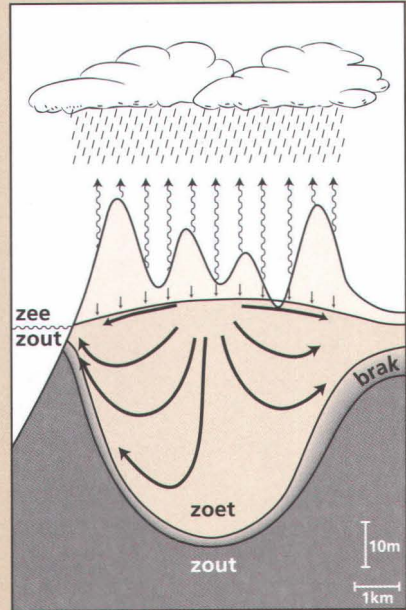
Grondwater dat uit regionale systemen van de waddeneilanden plaatselijk opwelt, is doorgaans neutraal tot basisch; het kan rijk zijn aan bicarbonaat en calcium. Naast de regionale zoetwaterbel kan ook een lokaal grondwatersysteem (een grondwatersysteem dat zich vormt in een klein, geïsoleerd duinsysteem of in één duin) van belang zijn voor de vegetatie van duinvalleien (ZIE FIG. P). Ook bij een lokaal systeem wordt grondwater vaak aangerijkt met bicarbonaat en calcium.

In het centrale gedeelte van kalkarme duingebieden - op de top van de zoetwaterbel (ZIE OOK FIG. Q) - bevinden zich vooral zure valleien (van het systeemtype *zure vallei*, ZIE PAR. 2.2). Deze valleien zijn met betrekking tot hun watervoorziening aangewezen op basenarm, met regenwater vermengd grondwater. Duinvalleien die worden beïnvloed door met bicarbonaat en calcium aangerijkt grondwater (van het systeemtype *kwelvallei*, ZIE PAR. 2.2), bevinden zich voornamelijk in het buitenste gedeelte van een kalkarm duinmassief. Vooral daar kan immers het regionale grondwater uittreeden, waardoor basen kunnen worden aangevoerd. In valleien die in het centrale deel van een duinmassief liggen - nabij of op de top van de regionale zoetwaterbel - kunnen alleen basenminnende vegetaties voorkomen als er sprake is van aanvoer van calcium- en bicarbonaatrijk grondwater uit een lokaal grondwatersysteem. Dit type van *kwelvallei* is bijzonder gevoelig voor variaties in het neerslagoverschot én voor ingrepen in de waterhuishouding van de directe omgeving.¹³ Wanneer het basenrijke grondwater het maaiveld of de wortelzone niet meer kan bereiken, kan verzuring optreden en kunnen basenminnende planten verdwijnen.

¹³ Grootjans et al., 1995

FIG. O

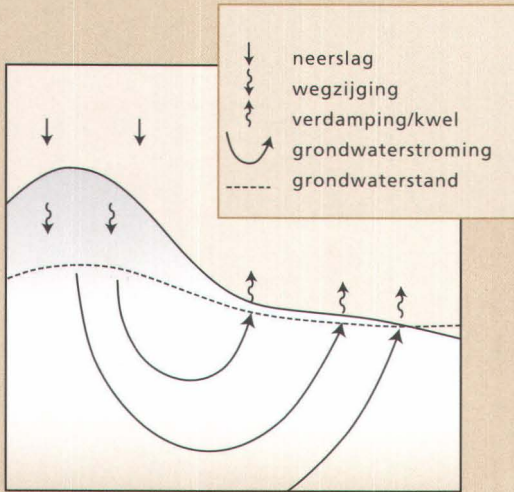
Schematische doorsnede van de zoetwaterbel in een duinmassief van de kust (naar Grootjans et al., 1995).



De pijlen geven de richting van grondwaterstromingen aan: langs de bolle bovenkant van de zoetwaterbel, vanaf het hoogste punt naar opzij en ook naar beneden. Het regionale grondwater kan plaatselijk de wortelzone van de vegetatie bereiken of uittreeden als kwelwater, vooral in laaggelegen duinvalleien langs het buitenste deel van het duingebied.

FIG. P

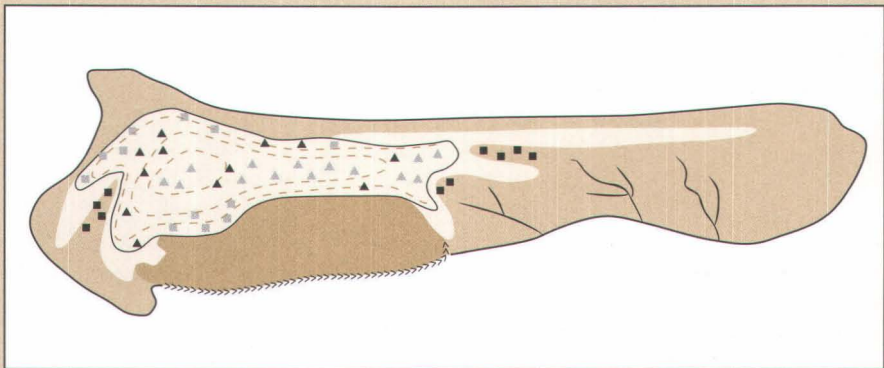
Schematische doorsnede van een lokaal grondwatersysteem in een duincomplex.



Regenwater infiltreert in een duin(complex) en het water stroomt vervolgens naar een nabij gelegen vallei (pijlen geven de richting van de stroombanen aan). In de vallei treedt het water uit als kwelwater of het komt via capillaire opstijging door de onverzadigde zone naar de oppervlakte waar het verdamppt (deels via de vegetatie). Als het onderweg calcium en bicarbonaat opneemt, kunnen in de vallei basenminnende vegetaties voorkomen.

FIG. Q

De verspreiding van de verschillende typen van duinvalleien op een schematisch waddeneiland (naar Lammerts et al., 1992; Doing, 1980 en Grootjans et al., 1995).



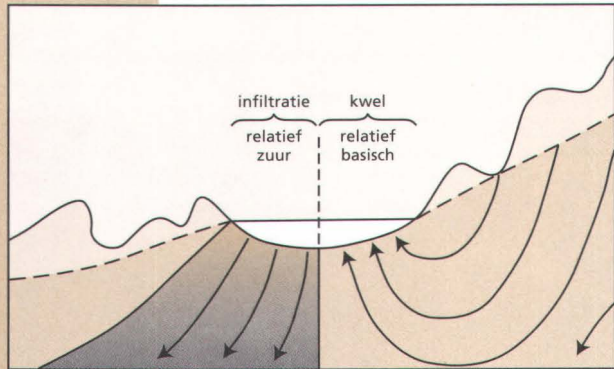
- brakwatervallei
- kalkrijke vallei
- ▲ kwelvallei
- ▲ zure vallei

- »»» dijk
- polder
- kwelder/strandvlakte
- duinen
- zee

- afgrenzing van de opbolling van de zoetwaterbel
- - - isohypse
- ~ geul met getijdenstrooming

FIG. R

Schema van een kwelplassysteem in een duinvallei (doorsnede naar Grootjans et al., 1995 en Stuyfzand & Moberts, 1987)



Grondwater dat zuurstofloze bodem van de duinplas is gepasseerd



Grondwater dat niet in contact is geweest met zuurstofloze bodem van de duinplas

De pijlen geven de richting van waterstromingen aan. Een kwelplassysteem ligt in een deel van een duingebied waar de grondwaterspiegel (het freatische vlak) helt. De waterspiegel van een plas is altijd horizontaal. Daarom vormt een duinplas in een gebied met een hellende grondwaterspiegel een getrapte onderbreking in die helling. In het hoger gelegen deel van een kwelplassysteem treedt kwel op, omdat er water toestroomt vanuit een (meestal lokaal) grondwatersysteem in de aangrenzende duinen. In het lagere deel treedt echter alleen infiltratie van oppervlakte- en regenwater op, geen kwel. Het deel van plas dat bepaald wordt door infiltratie is basenarm, d.w.z. arm aan bicarbonaat en calcium, het andere deel waar (periodiek) kwel optreedt, is aangerijkt met bicarbonaat en calcium.

Als in een gebied duinplassen aanwezig zijn, kunnen deze plassen grondwaterstromingen beïnvloeden; men spreekt dan wel van een *kwelplassysteem* (ZIE FIG. R).

De variatie in de vegetatie van o.a. het Kapenglop op Schiermonnikoog en de Koegelwiek op Terschelling (ZIE PAR. 4.1) is in verband gebracht met verschillen in hydrochemische omstandigheden die kunnen ontstaan in zo'n kwelplassysteem. Het ene deel van de plas dat bepaald wordt door infiltratie is arm aan bicarbonaat en calcium, het andere deel waar kwel optreedt, is aangerijkt met bicarbonaat en calcium.¹⁴

Waterregime

Het waterregime, ofwel de vochtigheidsgraad van de bodem in de loop van de seizoenen, heeft direct en indirect invloed op de vegetatie. Direct, omdat het de vochtvoorziening van de plant bepaalt. Indirect, omdat het waterregime bijvoorbeeld invloed uitoefent op de trofiegraad en de zuurgraad van een standplaats. Voor vegetaties van duinvalleien lijken met name de inundatieduur en de duur van hoge grondwaterstanden (0-20 cm onder het maaiveld) van belang te zijn. De laagste grondwaterstand van het jaar heeft ook wel invloed op de vegetatie, maar is minder bepalend dan de inundatieduur of de duur van hoge grondwaterstanden.¹⁵

Hoge (grond)waterstanden gaan in duinvalleien van nature haast altijd samen met stikstofarme omstandigheden. Ze remmen de mineralisatieprocessen en ze bemoeilijken zodoende de groei van die plantensoorten die veel biomassa produceren en veel voedingsstoffen nodig hebben. Ook kunnen hoge grondwaterstanden de groei van plantensoorten beperken omdat de bodems dan zuurstofarm of zuurstofloos zijn. Onder zuurstofloze omstandigheden kunnen alleen speciaal aan deze omstandigheden aangepaste plantensoorten groeien (bijvoorbeeld soorten die luchtkanalen in de wortels hebben). Verder kunnen (tijdelijk) hoge grondwaterstanden samengaan met een toevoer van bicarbonaat en calcium (ZIE BOVEN), gevolgd door gebufferde omstandigheden en de aanwezigheid van basenminnende plantensoorten.

In duinvalleien is de grond- en oppervlaktewaterstand in sterke mate afhankelijk van schommelingen in het neerslagoverschot. De neerslag is over het algemeen vrij regelmatig verdeeld over het jaar. Toch treden in duinvalleien betrekkelijk grote fluctuaties van de grondwaterstand op. Deze fluctuaties worden vooral veroorzaakt doordat in de warme zomerperiode een grotere verdamping plaatsvindt dan in de andere seizoenen. De binnen de periode van het jaar optredende seizoensbepaalde fluctuatie wordt in deze publicatie **seizoensfluctuatie** genoemd. Voor duinvalleien (door grond- of oppervlaktewater beïnvloede duingebieden) zijn seizoensfluctuaties van 30 tot 60 cm binnen een jaarcyclus vermeld.¹⁴ Wanneer gedurende een deel van het jaar in, of in de directe omgeving van een vallei open water aanwezig is, is de seizoensfluctuatie van de grondwaterstand in deze vallei kleiner dan in een vallei zonder zulke invloed van open water. In droge perioden stroomt in een

vallei met een plas namelijk water vanuit de plas naar het grondwater, omdat het grondwaterpeil sneller zakt dan het peil van het oppervlaktewater.¹⁷

Het neerslagoverschot wisselt niet alleen binnen één jaar, maar ook van jaar tot jaar. Het neerslagoverschot kan binnen decennia variëren van 30 tot 115 cm¹⁸ en men kan daarom (relatief) natte en (relatief) droge jaren onderscheiden. Vooral soorten die groeien op basische of neutrale standplaatsen die 's winters inunderen, verdragen geen inundatie in de zomer. Alleen wanneer het maaiveld niet onder water staat, kiemen hun zaden of lopen hun wortels en knollen uit (ZIE OOK PAG. 52). Veel duinvalleien vertonen een van jaar tot jaar sterk variërende vegetatiesamenstelling als gevolg van verschillen in jaarlijkse neerslag.¹⁹ In valleien met zeewaterinvloed (*brakwatervallei*) zorgen zulke neerslagverschillen tevens voor fluctuatie van het zoutgehalte in de bodem, wat bijzonder grote invloed heeft op de vegetatie.

Daar waar een duinvallei in de winter onder water staat en in de zomer niet, vindt in de zomer in versterkte mate mineralisatie van organische stof plaats. Bovendien wordt er meestal, omdat de vallei immers voedselarm is, op zich ook al weinig organische stof geproduceerd. In de droge periode kan organisch materiaal ook nog door de wind worden

14 Grootjans et al., 1995; Lammerts et al., 1995

15 Grootjans et al., 1995

16 Bakker et al., 1981

17 De freatische bergingscoëfficiënt van een plas is 1,0 en van de valleibodem ca. 0,1.

18 Bakker et al., 1981

19 Sykora, 1978b; Van der Laan, 1978, 1979a+b; Van Tooren et al. 1983; Grootjans et al. 1988 en 1991

weggeblazen. In een duinvallei die periodieke inundatie vertoont en jaarlijks langere tijd niet onder water staat, wordt dus in de loop der jaren minder organische stof opgebouwd, dan in een duinplas waar de bodem nooit droogvalt.

Verdroging en vernatting als gevolg van natuurlijke processen

In gebieden waar kustaangroei ten gevolge van zandverplaatsingen plaatsvindt, kunnen oude valleien vernatten terwijl een nieuwe zeereep en nieuwe primaire valleien gevormd worden. Doordat de zoetwaterbel dan namelijk groter wordt, kan in het oude duingebied de grondwaterspiegel stijgen. Waar kustafslag plaatsvindt, wordt daarentegen de zoetwaterbel veelal kleiner. Als gevolg daarvan kunnen duinvalleien verdrogen (ZIE OOK FIG. L EN FIG. M).

In duinvalleien die in, of in de omgeving van verstuivende duincomplexen liggen, kan zand vanuit die verstuivingen inwaaien (zie boven). Als gevolg daarvan treedt in die duinvalleien een ophoging van het maaiveld op die samengaat met een droger worden van het terrein.

Veranderingen in het waterregime kunnen in duinvalleien dus het gevolg zijn van natuurlijke processen (kustaangroei, kustafslag en op/overstuiwing). Vaak is verdroging en vernatting echter een gevolg van menselijk ingrijpen in de lokale of regionale waterhuishouding, dat wil zeggen van ontwatering of opstuwung van water (ZIE VERVOLG EN HOOFDSTUK 4, BIJVOORBEELD GRILTJES-PLAK*).

Zuurgraad, verzuring en buffering

In de bodem beïnvloeden het bicarbonaatgehalte van het bodemwater en het kalkgehalte (meestal calciumcarbonaat, CaCO_3) van het bodemmateriaal de zuurgraad.

Alkaliteit, pH, basengehalte en bufferingsgraad zijn daarmee sterk aan elkaar gekoppelde variabelen. Voor duinvalleien is de pH meestal als indicatieve variabele van dit factorencomplex gebruikt. Jonge duinbodems hebben vaak een hoge pH (ze zijn dan basisch of neutraal) en daarbij spelen diverse bufferingsmechanismen een rol. Het infiltrerende regenwater lost schelpkalk (calciumcarbonaat) op. Op plaatsen met infiltratie vindt via het in de grond wegzakkende water afvoer van basen (bicarbonaat) en calcium uit de duinbodemplaat. Omdat op korte of lange duur de buffers uitgeput raken, treedt een natuurlijke verzuring op. Sterke verzuring gaat veelal gepaard met afnemende mineralisatie en met opbouw van organische stof. Er ontstaat daarbij een dikke humushoudende of venige bodemlaag. Bij de verzuring kunnen onder meer de vorming van humuszuren en nitrificatie een rol spelen of productie van koolzuur en waterstofionen die door plantenwortels worden uitgescheiden (of als gevolg van luchtvervuiling extra worden aangevoerd vanuit de atmosfeer; ZIE PAG. 49). Voor een blijvende bufferende werking (ZIE OOK FIG. D, PAG. 15) moet af en toe een aanvulling van bufferende stoffen plaatsvinden. Een aantal mechanismen kan de buffering tegen verzuring (tijdelijk) in stand houden. De bufferende werking van salt-spray en verstuiwing is hierboven al genoemd.

In infiltratiegebieden begint de verzuring aan het maaiveld en in het bovenste bodemlaagje, waardoor in de bodem een gelaagdheid met betrekking tot de zuurgraad (eventueel samengaan met een gelaagdheid in de mate van ontkalking) kan ontstaan. Soms kan zulk een gelaagdheid worden omgekeerd (ZIE PAG. 69).

Buffering door bodemkalk

In kalkrijke duingebieden speelt vooral buffering door (bodem)kalk een rol, dat wil zeggen een buffering door het oplossen van carbonaten (vooral CaCO_3 en in mindere mate ook MgCO_3) die in de bodem aanwezig zijn (ZIE OOK PAR. 2). Calciumcarbonaat, ook wel calciet of kalk genoemd, is in duinzand aanwezig als schelpenfragmenten. Zolang het CaCO_3 -gehalte meer dan 0,25 - 0,30 % bedraagt, buffert calciumcarbonaat de pH.²⁰ Als het kalkgehalte beneden de grenswaarde van 0,25 - 0,30 % is gedaald, kan de buffering door het adsorptiecomplex van de bodem worden overgenomen (en in mindere mate ook door oplossing van veldspaat).²¹

In kalkhoudende bodems in infiltratiegebieden gaan ontkalking en verzuring hand in hand. In zulke bodems ontstaat in de bodem een scherpe horizontale grens tussen al dan niet ontkalkte en verzuurde lagen.

Buffering door bicarbonaat, toegevoerd met grondwater

In kalkarme duinvalleien (kalkgehalte minder dan 0,25 %), kan buffering door grondwater ook een belangrijke rol spelen. Grondwater kan tijdens zijn weg in de bodem, aangerijkt worden met bicarbonaat en calcium (ZIE BOVEN). In duinvalleien die door zulk grondwater worden gevoed, is het gehalte aan basen en bicarbonaat en calcium relatief hoog. Hoe meer bicarbonaat aanwezig is, hoe meer zuur (H^+) kan worden neutraliseerd, dus hoe hoger de buffercapaciteit tegen verzuring is.²² De toestroming van grondwater (eventueel in samenhang met het adsorptiecomplex van de bodem) kan de buffering in duinvalleien langdurig op peil houden.

Als gevolg van toestroming van bicarbonaatrijk grondwater (afkomstig uit regionale of lokale grondwatersystemen;

ZIE BOVEN) hebben zich in sommige duinvalleien min of meer basenminnende plantengemeenschappen decennia lang kunnen handhaven (bijvoorbeeld vegetaties behorend tot de Knopbies-associatie of de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid, ZIE PARAGRAAF 2.2 EN 2.3). Wanneer met het grondwater zoveel bicarbonaat en calcium wordt aangevoerd dat een evenwicht tussen aanvoer en uitloging van mineralen en basen ontstaat, blijft de buffering voor onbeperkte tijd werkzaam (ZIE OOK VERVOLG). Meestal echter treedt tenslotte verzuring op. In kalkarme (maar niet te zure) bodems van duinvalleien kan het gehalte aan organische stof een cruciale invloed uitoefenen op de buffering van de pH omdat de aanwezige organische stof de capaciteit van het adsorptiecomplex in de bodem vergroot (ZIE FIG. D PAG. 15). Voor langdurige handhaving van de buffering is in een situatie met afwezigheid van organische stof een constante of betrekkelijk vaak herhaalde toevoer van bufferende stoffen noodzakelijk; een geringe hoeveelheid is dan echter voldoende om het adsorptiecomplex aan te vullen. De humeuze zandbodems van duinvalleien neutraliseren veelal meer zuur dan de humusarme zandbodems en in humeuze bodems is dan ook minder vaak een toevoer van basen nodig voor het handhaven van de buffering. Als echter eenmaal een lage basenverzadigings-

-
- 20 Boerboom, 1963; Leertouwer, 1967; Rozema et al., 1985; Grootjans et al., 1988 en 1990. Bij kalkbuffering treedt in de humusarme zandbodems van duinvalleien een pH op van gemiddeld 8,0 en in humeuze zandbodems van 6,7 (Grootjans et al., 1991).
- 21 Bij buffering door het adsorptiecomplex is de gemiddelde pH 6,5 - 4,5 (Stuyfzand, 1993).
- 22 De chemische reactie verloopt bij buffering door bicarbonaat als volgt: $\text{HCO}_3^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$.

toestand is ontstaan, hebben de humeuze zandbodems echter een grotere hoeveelheid basen nodig om het adsorptiecomplex aan te vullen dan de dan humusarme bodems.

Wanneer een vegetatie beïnvloed wordt door toevoer van bufferend grondwater, hoeft dat niet altijd te betekenen dat er uitreding van grondwater aan het maaiveld (kwel) optreedt of dat er inundatie van het maaiveld (vorming van een -tijdelijke-zoetwaterplas) plaatsvindt. Het grondwater kan ook invloed uitoefenen op de vegetatie als de grondwaterstand zich onder het maaiveld bevindt. Zelfs bij een grondwaterstand onder de wortelzone kan een gedeelte van het grondwater - en dus ook basen en opgelost bicarbonaat en calcium - de planten bereiken. De invloed van het grondwater treedt dan op na **capillaire opstijging**. Het gaat dan om een beperkte invloed, want de hoeveelheid basen die de planten bereikt is gering. Bovendien mag de grondwaterspiegel zich niet té diep onder de wortelzone bevinden. Capillaire opstijging vindt alleen in de zogenoemde onverzadigde zone van de bodem plaats (ZIE OOK FIG. D). Het is een (zwakke) opwaartse stroming van grondwater via fijne openingen tussen bodemdeeltjes (capillairen).²³

23 TNO, 1986

24 Grootjans et al., 1995

25 Grootjans et al., 1995

26 Studies in duinvalleien wijzen erop dat soms N bepalend is en soms N en P **samen** beperkend zijn: Grootjans et al., 1995; Koerselman, 1992; Koerselman & Meuleman, 1994. Volgens Lammerts en Grootjans (1997) lijken op standplaatsen van de Knopbies-associatie N en P meestal samen beperkend op te treden (ZIE OOK KNOPBIES-ASSOCIATIE, PAG. 69).

Het merendeel van het water verdwijnt door verdamping aan het maaiveld en door transpiratie van de vegetatie. In duinbodems wordt de capillaire opstijging in een onverzadigde wortelzone onderbroken (ZIE OOK FIG. J) zodra de grondwaterstand dieper dan 65 cm beneden het maaiveld zakt.²⁴

Buffering door bicarbonaat, toegevoerd met zeewater

Op strandvlakten die nog niet geheel van zee zijn afgesloten en in primaire valleien die dicht bij de zee liggen, kan overstroming met zeewater of brak water plaatsvinden (ZIE OOK FIG. L). Het zoute of brakke water voert onder andere bicarbonaat, calcium en magnesium aan en het is zo alkalisch dat het in de duinvalleien zorgt voor een buffering rond een pH van gemiddeld 7 tot 8.²⁵

Alkalisering

Soms wordt in een relatief basenarme duinvallei een trendmatige alkalisering waargenomen waarbij over een reeks van jaren gezien de pH hoger wordt en het gehalte aan calcium en bicarbonaat toeneemt. Deze veranderingen kunnen optreden als gevolg van kustaan groei. Die kustaan groei zorgt dan voor een stijging van de grondwaterspiegel en voor het ontstaan van een nieuw kwelgebied in een verzuurde vallei waar voorheen infiltratie de hydrochemie bepaalde.

Voedingsstoffen, vorming van organische stof en mineralisatie

Voor de vegetatie speelt de hoeveelheid beschikbare voedingsstoffen in de bodem altijd een grote rol. Gebrek aan voedingsstoffen beperkt de groei. In het algemeen is vooral beschikbare stikstof (N), fosfor (P) en kalium (K) van belang (mineralen in complexe of niet-opgeloste vorm zijn niet beschikbaar voor de planten). In duin-

bodems is de aanwezigheid beschikbare stikstof en/of fosfor bepalend voor de trofiegraad (ZIE FIG. 1).²⁶

In kustduinen is namelijk aan K geen gebrek²⁷; de zee ('salt-spray') zorgt voor constante aanvoer van K. Jonge bodems zijn meestal voedselarm. Wanneer zich in duinvalleisystemen organisch materiaal vormt en een bodemontwikkeling plaatsvindt, kunnen via mineralisatieprocessen meer voedingsstoffen beschikbaar komen. Verder kunnen in duinvalleien voedingsstoffen beschikbaar komen via (zie voorgaande tekst) op/overstuiving, via 'salt-spray' en via slibafzetting bij overstromingen met zeewater en ook door invloed van de mens (ZIE VERVOLG).

De literatuur vermeldt voor humusarme zandbodems in duinvalleien met jonge vegetatiestadia (jong ten aanzien van de lokale successiereeksen) dat de hoeveelheid stikstof die door mineralisatie vrijkomt 0,4 - 5,0 kg N/ha per jaar bedraagt, en voor humeuze zandbodems met oudere vegetatiestadia een hoeveelheid van 5 - 120 kg N/ha.²⁸ In bodems met extreem lage waarden (0,4 kg N/ha²⁹) is waarschijnlijk sprake van enige afvoer van stikstof uit de bodem als gevolg van denitrificatie.³⁰ Humusvorming en afbraak van humus worden beïnvloed door het kalkgehalte en de zuurgraad van de bodem. In kalkrijke, basische bodems verloopt de afbraak van organisch materiaal sneller dan in kalkarme bodems.

De begrippen 'organische stof' en 'humus' worden veelal als synoniemen gebruikt. In deze publicatie over indicatorsoorten van duinvalleien wordt aan de term 'organische stof' de voorkeur gegeven en daaronder wordt dan zowel humus, als strooisel en veen verstaan. Humus is dan alleen die substantie die ontstaat als gevolg van afbraak van organisch materiaal.

Zodra de bodem van de duinvallei begroeid raakt en opbouw van strooisel en wortels plaats gaat vinden, neemt het gehalte aan organische stof in de bodem toe. Het duurt echter een poos voordat de bodemvorming goed op gang komt. De organische stof bouwt zich geleidelijk op in de bovenste bodemlaag (A1-horizont). Verstuiving, zeer snelle afbraak of verwijdering van organische stof kan de vorming van een A1-horizont verhinderen of teniet doen. De toename van het gehalte aan organische stof is samen met ontkalking en verzuring een belangrijke sleutelfactor in de vegetatiesuccessie in duingebieden. In de zandbodems van de kalkarme duinvalleien is de voedingsstoffenhuishouding veelal afhankelijk van het gehalte aan organische stof en de mineralisatie daarvan. Er kan tevens sprake zijn van een invloed van organische stof op de bufferingscapaciteit (ZIE PAG. 43). Organische stof waarin afbraakprocessen

27 Willis & Yemm, 1961; Willis, 1963; Atkinson, 1973; Pemadasa & Lovell, 1974, Kachi & Herose, 1983; Olff et al., 1992.

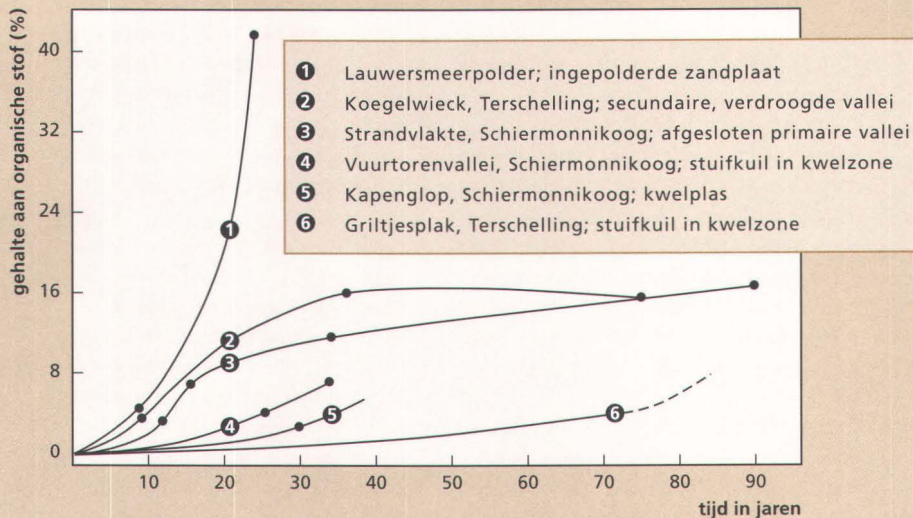
28 Albers et al., 1989 en Grootjans et al., 1995. Om welke vegetatietypen het daarbij gaat, is niet geheel duidelijk, maar bos hoort er niet bij. In de oudere stadia van de vegetatie wordt de productie van biomassa echter in mindere mate bepaald door de beschikbaarheid van voedingsstoffen, omdat de competitie ten aanzien van licht een belangrijke rol gaat spelen (Lammerts et al., 1999).

29 zoals gemeten in de Koegelwieck, in een vegetatie behorend tot het *Junco baltici-Schoenentum nigricantis* Grootjans et al., 1995.

30 In de grond komen nitraten in opgeloste vorm voor. Denitrificatie is de afbraak van deze nitraten door anaërobe bacteriën, die vooral voorkomen in een slecht doorluchte bodem. Daarbij ontwijkt stikstof als gas uit de grond en gaat daardoor als voedingsstof voor de planten verloren.

FIG. 5

De snelheid waarmee organische stof in duinvalleien wordt opgebouwd (naar Grootjans et al., 1995).



De hoeveelheid organische stof (in % van de bovenste bodemlaag) is op verschillende plaatsen op diverse tijdstippen gemeten (zwarte punten) en verder via interpolatie ingevuld of ingeschat aan de hand van

oude beschrijvingen (doorgetrokken lijnen en streepjes). Met 'stuifkuil in kwelzone' is een in een kwelgebied liggende stuifkuil bedoeld die is uitgestoven tot op het niveau van de grondwaterspiegel.

plaatsvinden, is niet alleen een bron van humuszuren, maar ook een bron van stikstof (N) en fosfor (P). De mineralisatiesnelheid neemt met toenemende verzuring op den duur af, en dan gaat organische stof zich in versnelde mate ophopen.

De snelheid waarmee ophoping van organische stof in duinvalleien plaatsvindt varieert sterk (zie fig. 5). De opbouw kan worden vertraagd door een afvoer van biomassa, dus bijvoorbeeld door een beheer van maaien en afvoeren. In veel duinvalleien grazen konijnen een aanzienlijk deel van de biomassa weg.

In min of meer permanente duinplassen, dus op plaatsen waar de grondwaterstand heel hoog is, kan zich soms geleidelijk biomassa ophopen terwijl de omstandigheden relatief alkalisch blijven. Na verloop van tijd vormt zich dan een modderlaag (sapropelium) en ontstaan voedselrijke condities in samenhang met mineralisatieprocessen. Eutrafente soorten zoals Riet kunnen zich onder deze omstandigheden vestigen en gaan domineren.

*Invloed van mens en dier op het duinlandschap*³¹

Het landschap van de Oude duinen is op de waddeneilanden grotendeels verloren gegaan door **ontginning** (voorzover het niet al eerder was weggeslagen door de zee of bedolven onder Jonge duinen). In het landschap van de Jonge duinen hebben vanaf het eind van de 17de eeuw in de valleien ook ontginningsactiviteiten plaatsgevonden. Meestal werden daarbij kleine stukken land in cultuur genomen. Een uitzondering hierop vormt Ameland. Op dit eiland werd in de jaren '50 een tweede³² ruilverkaveling uitgevoerd. Bij deze ruilverkaveling zijn vrij grote delen van de binnenduinrand geëgaliseerd ten behoeve van de landbouw. Op Terschelling en Vlieland werden in het begin van deze eeuw enkele valleien ontgonnen om landbouwgrond die verloren ging als gevolg van bosaanplant te vervangen.

In duinvalleien op Terschelling is Grote veenbes (*Oxycoccus macrocarpos*) een opvallende verschijning. Het is een Noord-Amerikaanse soort die ook wel Cranberry genoemd wordt en die zich rond 1840 op het eiland gevestigd heeft. Het in het wild verzamelen van bessen groeide op den duur uit tot een zekere **Cranberry-cultuur**. Ten behoeve van deze cultuur werden delen van duinvalleien met heideachtige vegetaties ontgonnen. Dat wil zeggen op deze plaatsen werden de valleien geëgaliseerd, en daarna werd op de 'akker' de waterstand gereguleerd en Wilde gagel en Kruipwilg geweid.³³

Van oudsher vond overal in het duinlandschap **beweidings** plaats. Ook werd 'ruigt' verzameld, dat wil zeggen houtige planten zoals Wilde gagel en Duindoorn en stevige planten zoals Helm en Zandzegge. Dat materiaal diende in de dorpen als brand-

stof en afdek materiaal. Vooral op de waddeneilanden werden in de duinen ook wel plaggen gestoken. Om de zich aldoor uitbreidende verstuiwingen tegen te gaan, verbood men eind vorige eeuw/begin deze eeuw in veel gebieden de beweiding. Op Texel werd de vrije toegang tot de duinen al heel vroeg, rond 1650, beëindigd. Al in de late Middeleeuwen plantte men overigens plaatselijk Helm om verstuiwing tegen te gaan.

Onder invloed van de mens is in duin-gebieden in recente tijd een algemene ontwikkeling opgetreden van een **dynamisch naar een stabiel duinlandschap**. In de oude tijd hadden de duinen veel meer een instabiel karakter als gevolg van het intensieve gebruik door de mens. Zware exploitatie leidde haast overal tot sterke verstuiwingen en daarmee tot regelmatige verjonging van de bodem. Een vegetatieontwikkeling, dat wil zeggen een successie als gevolg van stabilisatie van de zandbodem en bodemontwikkeling (vorming van organische stof, ontkalking en verzuring) trad hierdoor weinig op. De vegetatie had een open structuur en bleef in een pionierstadium steken.

Sinds het begin van deze eeuw is het agrarisch gebruik van de duinen afgenomen en daarna is een **vastleggingsbeheer** gevoerd, dat (vooral) is gericht op stabilisatie van de bodem en het voorkomen van verstuiwing.

31 De beschrijving van de activiteiten van de mens in de duinen is gebaseerd op Van Dieren (1934), Boerboom (1957, 1958) en Bakker et al. (1979).

32 Aan het begin van deze eeuw is op Ameland de eerste ruilverkaveling van Nederland uitgevoerd.

33 Westhoff & Van Oosten, 1991

Dit beheer komt vooral neer op het op grote schaal aanplanten van Helm en ook wel van bos, en verder op het afdekken van stuivend zand met takken, windschermen, stro en dergelijke. Deze omslag van exploitatie naar beheer heeft op grote schaal geleid tot bodemontwikkeling en de vorming van een meer gesloten vegetatie. Een dichtere vegetatiestructuur verminderde de kans op verstuiwing, waardoor een zichzelf versterkend proces op gang werd gebracht. Pioniervegetaties zijn veelal achteruitgegaan, maar het eindstadium van de successie is nog niet bereikt. Ten behoeve van het **natuurbeheer**, dat gericht is op behoud van de diversiteit, is overigens in verschillende duingebieden recentelijk het vastleggingsbeheer gestopt. Daar is de beweiding weer ingesteld en wordt plaatselijk verstuiwing actief bevorderd. Soms worden nieuwe pionierssituaties gecreëerd door een organische laag af te plaggen. Waar duingebieden niet meer worden vastgelegd door Rijkswaterstaat, worden de zeereep en de kust nu beschermd door zandsuppleties op de vooroever of op het strand.

Naast het op stabilisatie gerichte duinbeheer hebben enkele andere veranderingen bijgedragen aan het dichtgroeien van de duinen. Struweelvorming en verruiging werd bijvoorbeeld bevorderd door de drastische **afname van de konijnenstand** halverwege de jaren '50 als gevolg van de ziekte myxomatose. Konijnen zijn belangrijk voor de handhaving van duingras-

landen. Zij houden de vegetatie kort en voorkomen struweelvorming. Bij later herstel van de konijnenpopulatie werd niet meer de vroegere stand bereikt, omdat veel van de voor konijnen meest geschikte duingraslanden in de tussentijd met struweel begroeid waren geraakt. In de '90er jaren is de konijnenstand door de nieuwe ziekte VHS wederom afgenomen.³⁴

Recente hydrologische en hydrochemische veranderingen

In recente tijd hebben onder invloed van activiteiten van de mens in veel duingebieden veranderingen in het waterregime plaatsgevonden. Rond het begin van de 20ste eeuw werd op de waddeneilanden een aantal duinvalleien ontwaterd ten behoeve van ontginning. Dat had vooral lokale invloed op de waterstand. In het begin van de 20ste eeuw is echter ook een lang aanhoudende **regionale verdroging** van de duinstreek begonnen (ZIE O.A. HOOFDSTUK 4) waarbij in veel duinvalleien de grondwaterstand duidelijk is gedaald en langdurige inundatie er een zeldzaam verschijnsel is geworden. Valleien kunnen verdrogen in verband met kustafslag, maar de regionale verdroging van duingebieden in de 20ste eeuw is waarschijnlijk vooral het gevolg van een verlaging van de freatische grondwaterspiegel als gevolg van de **winning van grondwater** voor de drinkwatervoorziening (zulke winning vindt of vond zowel op de waddeneilanden plaats als in de duin-systemen van het vasteland).³⁵ Andere factoren die een bijdrage leveren aan de (regionale) verdroging in de 20ste eeuw zijn peilverlagingen in aan duinen grenzende gebieden (in verband met de aanleg van landbouwpolders) en het aanplanten van bossen (de bomen verdampen veel water waardoor minder water in de grond infiltreert). Tegenwoordig worden hier en daar ten behoeve van het natuurbeheer

34 mededeling Q.L. Slings

35 In de Hollandse en Zeeuwse duingebieden was die daling zo fors, dat daar voor de voortzetting van de waterwinning vanaf de jaren '50 infiltratie van oppervlaktewater in de valleien werd toegepast. Een aantal van de valleien is daar inmiddels weer vernet. Zie indicatorenserie deel 8 (Droge duinen).

activiteiten ondernomen om de verdroging van duingebieden terug te dringen en duinvalleien weer te vernatten. Op Terschelling heeft men enkele valleien vernat door regen- en oppervlaktewater op te stuwen (ZIE HOOFDSTUK 4). Op Schiermonnikoog en Vlieland worden projecten voor een integraal waterbeheer ontwikkeld en uitgevoerd.

In de 20ste eeuw veranderde het waterregime niet alleen ten aanzien van de grondwaterstand, maar ook met betrekking tot het stromingspatroon van het grondwater. Een wijziging in het stromingspatroon van het grondwater kan de vegetatie welhaast in even grote mate beïnvloeden als een daling van de grondwaterstand. In een aantal duinvalleien (bijvoorbeeld het Kapenglop en het Groenglop of Grienglop op Schiermonnikoog) zijn basenminnende vegetaties achteruit gegaan doordat er minder of geen grondwater meer naar de vallei stroomt; daardoor is de invloed van regenwater toegenomen en is verzuring opgetreden.³⁶

In die valleien waar men water heeft opgestuwd om verdroging tegen te gaan, bijvoorbeeld in het Grijtjesplak* op Terschelling, trad veelal een onbedoeld versneld verzuringsproces op, omdat door het opstuwen vooral zuur water werd vastgehouden.

Verrijking door verhoogde atmosferische depositie

Luchtvervuiling zorgt tegenwoordig in Nederland voor een hoge depositie van H, NH₄, NO₃ en SO₄.³⁷ Het gevolg kan een eutrofiërende en verzurende invloed op een ecosysteem zijn. De verzurende invloed van de hoge atmosferische depositie versterkt de in de duinen van nature plaatsvindende ontkalkings- en verzuringsprocessen.

De toename van atmosferische toevoer van de voedingsstof stikstof heeft vooral effect op oligotrofe tot mesotrofe bodems, zoals bijvoorbeeld in duinvalleien³⁸ waar voedingsstoffen worden aangevoerd door stuifzand en salt-spray of waar nog maar weinig organische stof in de bodem aanwezig is. In de duinen is het verrijkende effect dus vooral op jonge humusarme zandbodems groot, maar ook op oudere duinbodems is een effect van de verhoogde depositie te verwachten. Daar komt weliswaar meer stikstof vrij door mineralisatie, maar ten opzichte van de hoeveelheid die daarbij vrijkomt, is de aanvoer via de atmosfeer toch hoog te noemen.

Zowel het eutrofiërende als het verzurende aspect van de luchtvervuiling dragen bij aan de veranderingen die in de laatste eeuw in de duinen zijn gaan plaatsvinden: de verschuivingen in de soortensamenstelling en de versnelling van successie/verdichting van de vegetatie (ZIE BOVEN). Hogere en ruigere vegetaties vangen meer atmosferische depositie op, zodat bovendien een zichzelf versterkend proces op gang is gebracht. Van de verhoogde stikstoftoevoer profiteren vooral sommige grassen - met name Helm en Duinriet. De vergassing die tegenwoordig in diverse duingebieden optreedt, wordt ten dele toegeschreven aan de

36 Grootjans et al., 1995

37 Vroeger bedroeg de natuurlijke depositie voor stikstof 1,4 kg N/ha/j. Aan de Hollandse kust bedraagt de N-depositie volgens Schneider & Bresser (1987) ± 40 kg N/ha/j. Gerlach et al. (1989) vermelden voor de Oost-Friese waddeneilanden in Duitsland 15 kg N/ha/j. Ten Harkel (1998) geeft voor de Hollandse kust ook ca. 15 kg N/ha/j op.

38 E.J. Lammerts verwijst naar informatie van Francesca Sival over stikstofdepositie in de Koegelwiek: Sival, 1997 en Lammerts, 1999

toegenomen stikstofdepositie.³⁹ De lage konijnenstand ten gevolge van de ziekte VHS speelt waarschijnlijk ook een rol.⁴⁰

Verrijking door beweiding en overige aanvoer van organisch materiaal

Zoals boven al is vermeld werden duingebieden vroeger gewoonlijk beweïd. Deze extensieve beweïding kan in duinvalleien leiden tot een lichte eutrofiëring.⁴¹ Andere in duingebieden 'gebruikelijke' menselijke activiteiten, zoals de aanvoer van strobalen ten behoeve van vastleggingsbeheer, kunnen eveneens tot eutrofiëring leiden. Omdat duinbodems van nature relatief voedselarm zijn, kan een zwakke voedselverrijking (in het verleden of heden) in duinvalleien al zorgen voor een afwijkende vegetatie of voor een vestiging van speciale plantensoorten.

Sommige duinplassen zijn in het verleden verrijkt door instroming van vervuild oppervlaktewater of rioolwater. Het gevolg was een afzetting van slib in de plas en een toename van voedingsstoffen (N, P, K). Vaak komen op zulke plekken nu nog steeds eutrafente vegetatietypen voor. Voorbeelden zijn de Doodemanskisten en het Badhuisplak op Terschelling. Hier en daar zijn er duinvalleien ook verrijkt door vogels.

³⁹ Heil et al., 1990; Stuyfzand, 1993; Goossens, 1993

⁴⁰ mededeling Q.L. Slings. Zie ook Veer (1998) en Ten Harkel (1998).

⁴¹ Slings, 1994

2.2 Plantengemeenschappen van duinvalleien in ruimte en tijd

De duinvalleien als systeemtypen

Duinvalleien vertonen veel variatie in geomorfologische ontstaanswijze, in hydrologie, in exploitatie en beheer en in vegetatie. Om de variatie en de patronen van de vegetatie van het Nederlandse duingebied in beeld te brengen, wordt vaak de typologie van duinlandschappen van Doing (1988) gebruikt (ZIE INDICATORENSERIE, DEEL 8, DROGE DUINEN). Die typologie geeft echter vooral informatie over droge duinen en is minder geschikt voor het klassificeren van vochtige of natte terreinen. Lammerts et al. (1992, ZIE OOK GROOTJANS ET AL., 1995) hebben speciaal voor de duinvalleien van het Waddendistrict een systeemtypologie gemaakt. Deze eenvoudige typologie is hoofdzakelijk gebaseerd op verschillen in mechanismen die voor buffering van de zuurgraad zorgen en omvat vier systeemtypen (ZIE FIG. 1): *brakwatervallei* (buffering door overstroming met zout of brak water), *kalkrijke vallei* (buffering door kalk in de bodem), *kwelvallei* (buffering door toestroming van grondwater dat rijk is aan calcium en bicarbonaat) en *zure vallei* (er vindt geen buffering door een van de drie bovengenoemde mechanismen plaats). Voor een beschrijving van het verzuringsproces en de verschillende buffermechanismen ZIE PAR. 2.1.

Valleien (of delen van valleien) van het systeemtype *brakwatervallei* zijn aanwezig op plaatsen die door de zee bereikt kunnen worden. Zulke plekken komen voor daar waar de kust aangroeit of de zeekering is doorbroken, (bijvoorbeeld de Noordvaarder op Texel en 'de' strandvlakte op Schiermonnikoog). Valleien van het type *kalkrijke vallei* komen voor in jonge duincomplexen

FIG. T**Typen van duinvalleien**

(naar Lammerts et al., 1992 en Grootjans et al., 1995).



De indeling is hiërarchisch. Als het Cl-gehalte van het water in en vlakbij de wortelzone hoger is dan ca. 200 mg/l, dan is er sprake van een *brakwatervallei*. In valleien waar overstroming met zeewater niet optreedt (en het Cl-gehalte lager is dan ca. 200 mg/l), is het kalkgehalte van de bodem in de wortelzone van belang.

Als dit gehalte hoger is dan 0,20 % CaCO₃ (kalkhoudende of kalkrijke bodem volgens de definities van Fig. J) wordt de vallei getypeerd als een kalkrijke vallei. Is de bodem kalkarm (kalkgehalte lager dan 0,20 %), dan is bepalend of *basenrijk* grondwater (aangerijkt met calcium en HCO₃, waarbij het gehalte aan Ca²⁺ hoger is dan 40 mg/l) de wortelzone kan bereiken. Als dit het geval is, kunnen basenminnende soorten voorkomen en hebben we te maken met een kwelvallei (er hoeft dan geen, of niet altijd, basenrijk grondwater

uit te treden; het is voldoende als het de wortelzone via capillaire opstijging bereikt). Als dit niet het geval is, wordt de vallei getypeerd als *zure vallei*. De vier valleitypen kunnen in verbinding worden gebracht met de geomorfologie en hydrologie van waddeneilanden (ZIE FIG. Q).

De grenswaarde van 40 mg Ca²⁺/l berust op een schatting van Grootjans et al. (1995) en is te beschouwen als een gemiddelde grenswaarde voor het voorkomen van basenminnende plantensoorten. Bij een relatief sterke kwelintensiteit kunnen basenminnende soorten ook bij lagere concentraties dan 40 mg Ca²⁺/l groeien; bij een relatief hoog humusgehalte van de bodem (ZIE OOK PAR. 2.1, PAG. 43) kan voor de aanwezigheid van basenminnende soorten een hogere concentratie noodzakelijk zijn.

waar vers kalkrijk of kalkhoudend zand is aangevoerd en de bodem nog niet is ontkalkt. Valleien van het type *kwelvallei* bevinden zich vooral aan de binnenduinrand of aan de Noordzee-zijde van de duincomplexen van de waddeneilanden, dus daar waar toevoer van grondwater optreedt vanuit het regionale hydrologische systeem (de Arnicavallei op Schiermonnikoog). Ze zijn soms ook aanwezig in het centrale deel van het duinmassief op plekken waar (periodieke) toestroming van basenrijk of basenhoudend grondwater vanuit lokale grondwatersystemen optreedt (bijvoorbeeld het Kapenglop op Schiermonnikoog en het noordelijke deel van de Koegelwieck op Terschelling). Valleien die behoren tot het type *zure vallei* liggen vooral in kalkarme/ontkalkte duincomplexen in centrale delen van de eilanden, daar waar infiltratie van regenwater overheerst of het toestromende grondwater van lokale systemen basenarm is (bijvoorbeeld het zuidelijk deel van de Koegelwieck). In de duinen van het Waddendistrict die zijn gelegen op het vasteland, komen *zure vallei*-systemen ook dicht bij zee voor.

Vegetatiepatronen

Duinvalleien zijn veelal complexe ecosystemen. Zelfs in een kleine vallei is vaak sprake van een mozaïek van vegetaties of een meer of minder duidelijk zonering van vegetatietypen en plantensoorten. Het patroon van de vegetatie is veelal gekoppeld aan lokale verschillen in waterstanden ten opzichte van het maaiveld. Ook als het reliëf in een vallei vrij gering is, kunnen deze het patroon van de vegetatie bepalen. Kleine hoogteverschillen, het verloop van de hellingen in de valleien en de aanwezige bulten en kuilen spelen overigens ook een rol bij de jaarlijkse schommelingen in presenties en abundanties van plantensoorten.

In samenhang met de fluctuatie van het waterpeil van een duinvallei kan een zonatie van milieutypen onderscheiden worden. Er zijn drie hoofdtypen te noemen. De *terrestrische zone* is de hoge oeverzone of randzone waar nooit inundatie optreedt. De *amfibische zone* is de het deel dat gedurende een deel van het jaar wordt geïnundeerd en dat bij het wegzakken van het water in neerslagarme periodes droogvalt. Er kan een onderverdeling worden gemaakt in een hoog deel en een laag deel, waarbij het hoge deel maximaal de helft van het jaar geïnundeerd is en de lage zone langer onder water staat (50% van het jaar tot bijna permanent). De *aquatische zone* is een synoniem voor permanent open water (deze zone ontbreekt in veel duinvalleien).

Schommelingen in presenties en abundanties van soorten

In duinvalleien kan de vegetatie van jaar tot jaar aanzienlijke verschillen vertonen in presenties en abundanties van soorten. Soorten die in het ene jaar op de voorgrond treden, kunnen in twee daarop volgende jaren zo goed als geheel ontbreken en vervolgens in een vierde jaar opnieuw opvallend talrijk aanwezig zijn, enzovoorts. Zulke schommelende presenties en abundanties worden veroorzaakt door van jaar tot jaar variërende milieumomstandigheden (bijvoorbeeld natte en droge jaren; ZIE PAG. 41) en zijn niet verbonden met een aanhoudende, trendmatige verandering in de soortensamenstelling van vegetaties (successie of degradatie van gemeenschappen zoals die bijvoorbeeld bij verlanding van een laagveenplas of bij geleidelijke verdroging van een vensysteem optreden). Om de aanhoudende veranderingen van de meer kortstondige te kunnen onderscheiden, moet men in duinvalleien het voorkomen van soorten (en van vegetatietypen) altijd over een reeks van jaren bekijken.

Bij blijvende verdroging of vernatting kunnen vegetatiezones blijvend naar beneden (in de richting van de laagstgelegen laagten) respectievelijk naar boven verschuiven. Als 'handvat' voor het herkennen van soorten die zeer snel op milieuveranderingen reageren is in de indicatie-tabellen gebruik gemaakt van een extra toevoegingsteken (F) bij vernatting en verdroging.

Zoals gezegd kunnen de in duinvalleien optredende niet-trendmatige veranderingen in vegetatiepatronen en soortensamenstelling vaak in verband worden gebracht met fluctuaties in de waterstanden. Die fluctuaties zijn in sterke mate afhankelijk van verschillen in de jaarlijkse neerslag (ZIE PAG. 41). In een *brakwatervallei* kunnen deze neerslagverschillen tevens de variaties in het zoutgehalte van een standplaats sturen (ZIE PAG. 34). Verder kan de van jaar tot jaar variërende soortensamenstelling in duinvalleien ook het gevolg zijn van verschillen in de mate van verstuiving, in de konijnenstand, in het vegetatiebeheer (o.a. frequentie, intensiteit, tijdstip van maaien; ZIE OOK FIG. H) en in de mate van overstroming met zeewater.

Verschillen in inundatieduur en in bepaalde beheersactiviteiten die invloed uitoefenen op het ontstaan van open plekken (begrazing, tred), kunnen verantwoordelijk zijn voor het al of niet voorkomen van hele gemeenschappen in bepaalde jaren. Dit geldt vooral voor vegetaties die behoren tot het Dwergbiezen-verbond of tot de Oeverkruid-klasse.

Verschillen in het jaarlijks neerslagoverschot hebben vooral grote invloed op het voorkomen van een- en tweejarige plantensoorten, omdat deze soorten zich steeds weer via kieming uit zaad opnieuw moeten vestigen. In duinvalleien spelen wisselingen

in de hoogte van de waterspiegel en van de lengte van de inundatieperioden een rol bij het wel of niet kiemen of uitlopen van een soort. Voor sommige kortlevende soorten is de waterstand in het voorjaar erg belangrijk, omdat die de kieming van de soorten bepaalt. Een groep van soorten kiemt vooral in jaren met relatief natte voorjaarsperioden (soorten van de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia zoals Geelhartje en Duizendguldenkruid), een andere groep kiemt vooral in jaren met relatief droge voorjaarsperioden (soorten van de Draadgentiaan-associatie zoals Draadgentiaan en Dwergrus; zij kunnen zich dan vaak vestigen in vegetaties van de Oeverkruid-klasse).

Veel van de een- of tweejarige pioniersoorten kunnen zich over de jaren heen handhaven door zich iets te verplaatsen in aanpassing aan het actuele waterstandsregime. Ze lijken dan gebruik te maken van de kleine hoogteverschillen in de duinvalleien (hellingen, bulten en kuilen) en naar boven of beneden te 'pendelen', omdat ze alleen op plekken met het voor hen precies juiste waterregime kiemen of uitlopen.⁴² Slanke gentiaan (*Gentianella amarella*) en Strandduizendguldenkruid (*Centaureum littorale*) verschuiven bijvoorbeeld in droge jaren naar een lagere plek in een vallei en in natte jaren naar een hogere plek.⁴³ Dit pendelen kan echter alleen gebeuren als er hoogteverschillen in de vallei zijn en als de fluctuaties in de waterstand niet te groot worden.

⁴² Van Tooren et al., 1983; Schat & Van Beckhoven, 1991

⁴³ Oostermeijer, 1987; Grootjans et al., 1995

De meeste amfibische pioniersoorten van duinvalleien (het merendeel van de soorten van de Oeverkruid-klasse⁴⁴) zijn heel gevoelig voor jaarlijkse verschillen in waterstanden. Ze kunnen zich alleen handhaven bij hoge grondwaterstanden in de zomerperiode (geen inundatie, wel een met water verzadigde bodem) en niet te lang durende inundatie in de winterperiode. Als op een standplaats te langdurige winterinundatie gaat plaatsvinden of in de zomer de grondwaterstand overal tot enkele decimeters onder het maaiveld gaat wegzakken, gaan deze amfibische soorten achteruit en na een aantal jaren verdwijnen ze.⁴⁵ Als de omstandigheden op de (voormalige) standplaats weer gunstiger voor hen worden, gaan ze vooruit of ze vestigen zich opnieuw. Tussen de amfibische soorten kunnen waterplanten aanwezig zijn. In natte jaren treden de waterplanten op de voorgrond. In het Griltjesplak* op Terschelling werd een amfibische vegetatie behorend tot de Associatie van Waterpunge en Oeverkruid in een periode van natte jaren tijdelijk vervangen door een (zeldzame) aquatische vegetatie met Ongelijkbladig fonteinkruid.

Overblijvende, dus langlevende (terrestrische) soorten worden over het algemeen minder sterk door weersfluctuaties beïnvloed dan kortlevende (amfibische) soorten. *Parnassia*, grasachtige soorten zoals

44 Visser, 1973; Sykora, 1978b; Van der Laan, 1978, 1979a+b

45 Schoof-Van Pelt, 1973

46 Schat & Van Beckhoven, 1991

47 Schat & Van Beckhoven, 1991

48 Grootjans et al., 1988

49 Onderstaande bespreking is vooral gebaseerd op Westhoff & Van Oosten (1991) en verder op Westhoff (1947), Westhoff et al. (1970) en het referentie-onderzoek (zie hoofdstuk 4).

Russen en Zeggen, en de Weegbree-soorten kunnen in een droge zomer bovengronds afsterven, maar dan in een daaropvolgend nat jaar weer uitschieten vanuit ondergrondse wortelstokken die de droge zomer hebben overleefd.⁴⁶ Het lijkt dus alsof deze soorten in droge jaren verdwijnen en in natte jaren weer verschijnen. Andere overblijvende soorten kunnen zich in duinvalleien alleen vestigen onder uitzonderlijke omstandigheden, bijvoorbeeld in een extreem droog jaar. Als zulke soorten zich echter eenmaal gevestigd hebben, kunnen ze zich vaak lang handhaven. Het is dus mogelijk dat alle individuen van zo'n soort in een vallei even oud zijn, omdat ze zich allemaal in hetzelfde jaar gevestigd hebben.⁴⁷ Weer andere overblijvende soorten reageren op de jaarlijks verschillende weersomstandigheden alleen met verschillen in bloeigedrag. Knopbies bloeit bijvoorbeeld niet in droge jaren.⁴⁸

*Successie en degradatie in duinvalleisystemen*⁴⁹

In duinvalleien vindt op den duur een natuurlijke ontwikkeling plaats waarbij een kale zandvlakte of maagdelijk open water begroeid raakt, en plantengemeenschappen ontstaan die vervolgens weer in andere overgaan (het geheel van zulke opeenvolgende veranderingen in de vegetatie wordt successie genoemd). De onbegroeide zandvlakte of het vegetatieloze open water van duinvalleien ontstaat ten gevolge van het spel van zee en wind, of wordt door de mens gemaakt. Vaak start de reeks van plantengemeenschappen secundair: met een pioniervegetatie op stuifvlakten, of op geplagde of afgegraven gedeelten van valleien. De bodem is op dat moment dan meestal zoet en neutraal tot basisch en gebufferd, omdat er sprake is van invloed van bicarbonaatrijk grondwater (*kwelvallei*) of bodemkalk (*kalkrijke vallei*).

Als de reeks start op een strandvlakte of in een primaire vallei, dan kan het milieu (nog) zout of brak zijn. Er kunnen dan pioniervegetaties van brakke milieus tot ontwikkeling komen (ZIE OOK PAG. 90). Wanneer het milieu verzoet, gaan deze over in de pioniervegetaties van zoete standplaatsen, dat wil zeggen van de *kwelvallei* of de *kalkrijke vallei*.

In de duinvalleien gaat de successie van nature vaak met verzuring gepaard. De buffers van de standplaatsen van de vegetatie raken namelijk op korte of lange termijn uitgeput (ZIE PAR. 2.1) en er vindt bodemontwikkeling, d.w.z. opbouw van organische stof (humus of veen) plaats. Een *kwelvallei* of *kalkrijke vallei* verandert dan in een *zure vallei*. Figuur U geeft een vereenvoudigd schema van successiereeksen onder invloed van bodemontwikkeling en verzuring en een eventueel tegelijkertijd optredende verdroging of vernatting van de standplaats (andere successie-stappen dan die van het figuur zijn mogelijk en hangen af van de lokale situatie).⁵⁰ Vooral in valleien die vlak achter de zeereep liggen, kan de successie worden beïnvloed door verstuiwingsprocessen en een daarmee samenhangende ophoging en verdroging van de standplaats (ZIE FIG. 2A, REEKS 4). Het is ook mogelijk dat een verdroging van het systeem door ingrepen in de waterhuishouding of door kustafslag (d.w.z. door verlaging van de freatische grondwaterspiegel, ZIE PAG. 42) invloed uitoefent op het verloop van de successie. Soms gaat in duinvalleien successie daarentegen gepaard met een vernatting. Vernatting kan plaatsvinden in samenhang met verstuiwingsprocessen en kustaangroei, of als gevolg van ingrepen in de waterhuishouding waarbij water wordt opgestuwd (ZIE OOK PAG. 48). In het eerste geval is het water dat de vernatting veroorzaakt basenrijk (stijging van de grond-

waterspiegel), in het laatste geval is het basenarm en zuur (door vasthouden van regenwater) en deze verschillen beïnvloeden de ontwikkeling (ZIE FIG. U, REEKS 3).

Als geen vegetatiebeheer wordt toegepast, zullen alle successiereeksen in duinvalleien behalve die op de meest natte plaatsen waarschijnlijk uiteindelijk uitmonden in struweel of bos. Vegetaties die behoren tot de Knopbies-associatie kunnen in de droogste gedeelten van duinvalleien worden vervangen door dwergstruweel van Kruipwilg (de Rompgemeenschap van Kruipwilg en Wintergroen⁵¹ met o.a. Rond wintergroen en Grote muggenorchis (ZIE OOK PAG. 60)).⁵² Uiteindelijk, na lange tijd, zou op verzuurde standplaatsen in de droogste gedeelten van duinvalleien bos

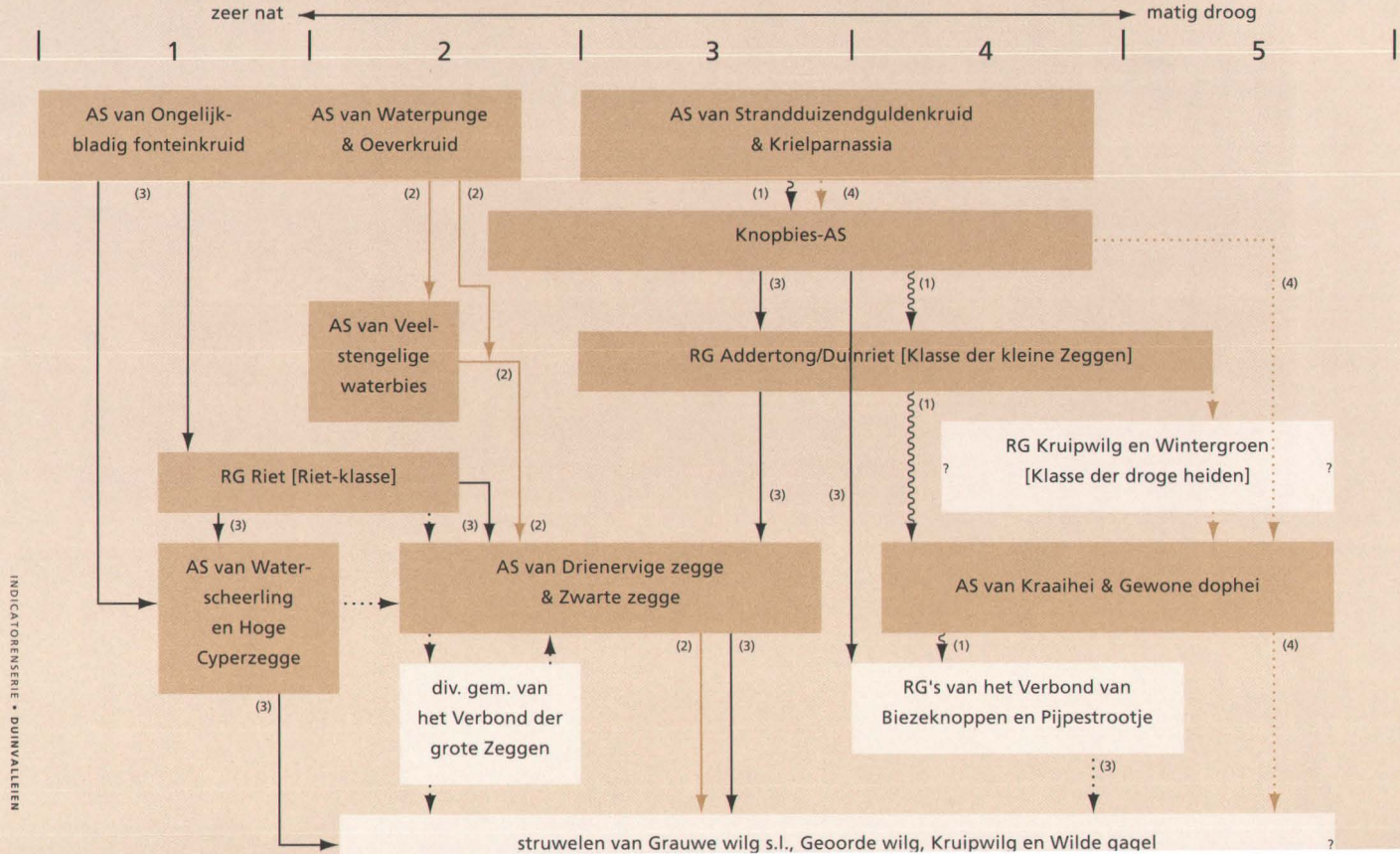
50 E.J. Lammerts verwijst voor de nieuwste inzichten naar het onderzoek van Jorg Petersen

51 behorend tot de Klasse der droge heiden volgens de Catalogus Vegetatietypen van Staatsbosbeheer. In deze publicatie wordt een andere onderverdeling van de droge heiden gegeven dan in Schaminée et al. (1996). Schaminée et al. vatten deze gemeenschap op als een associatie binnen het *Empetrium nigri*, het *Pyrolo-Salicetum*.

52 De RG Kruipwilg en Wintergroen is in het Dazen- en Mierenplak* en de Koegelwiek* aangetroffen. Deze gemeenschap was daar echter vooral in de jaren '30-'50 verbreid en is mogelijk op Terschelling zeldzaam geworden. Volgens Westhoff (1947) wordt het *Pyrolo-Salicetum* (zie vorige voetnoot) bevorderd door verdroging en duinstabilisatie zoals die in de eerste helft van deze eeuw plaatsvonden en de opbloei van de gemeenschap in deze periode kan daarmee worden verklaard. Westhoff en van Oosten (1991) noemen ook instuiving als een voorwaarde voor successie van het *Junco baltici Schoenetum nigricantis* naar het *Pyrolo-Salicetum*.

FIG. U

Vereenvoudigd schema van de voornaamste ontwikkelingen in vegetaties van duinvalleien (naar Westhoff & Van Oosten, 1991).



De vegetatietypen zijn van links naar rechts gerangschikt van nat naar droog en van boven naar onder van pionier naar eindstadium van de successie. In duinvalleien treedt op korte of lange termijn een natuurlijke verzuring en successie op, omdat de buffers uitgeput raken (ZIE PAG. 42) en opbouw van organische stof (humus of veen) plaatsvindt. Vaak speelt tegelijkertijd verdroging of vernatting een rol bij de successie. Er kunnen (bij vereenvoudiging) vier hoofdreksen van ontwikkeling worden onderscheiden (zie de cijfers naast de pijlen die de ontwikkelingsrichting aangeven). Op de lange termijn kan (waarschijnlijk) elke reeks uiteindelijk uitmonden in struweel of bos. De lichtgekleurde vakken hebben betrekking op gemeenschappen die in dit boek niet in detail worden behandeld (geen indicatietabellen opgenomen).

Bij een successie die gepaard gaat met verzuring kunnen op natte en vochtige standplaatsen gemeenschappen van AS van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia, Knopbies-AS en AS van Kraaihei & Gewone dophei elkaar opvolgen (**reeks (1)**) en op zeer natte en natte standplaatsen vegetaties van de AS van Ongelijkbladig fonteinkruid of de AS van Waterpunge & Oeverkruid en de AS van Drienervige zegge & Zwarte zegge, eventueel via de AS van Veelstengelige waterbies (**reeks (2)**).

Op natte en vochtige standplaatsen die opstuiven en/of verdrogen, kan successie plaatsvinden van vegetaties van de AS van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia, de Knopbies-AS en de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] **reeks (4)**). Vegetaties van de Knopbies-AS kunnen bij verdroging en opstuiving ook worden vervangen door struwelen van Kruiwilg en Wintergroen (van de Klasse der droge heiden).

Op zeer natte en natte standplaatsen kan successie gepaard gaan met vernatting, of met vernatting en verzuring (**reeks 3**). Bij een successie onder vernattende en verzurende omstandigheden (afwezigheid van kwel) worden vegetaties die behoren tot de Knopbies-AS vervangen door zulke van de AS van Drienervige zegge & Zwarte zegge. Bij vernatting van standplaatsen van de AS van Waterpunge & Oeverkruid, waarbij de bodem permanent onder water komt te staan en geen verzuring optreedt, ontstaat een gemeenschap die behoort tot de AS van Ongelijkbladig fonteinkruid. Als zich op de standplaats van de AS van Waterpunge & Oeverkruid of de AS van Ongelijkbladig fonteinkruid organisch materiaal ophoopt, gaat dit samen met een successie in de richting van de Riet-klasse. Op standplaatsen waar (door invloed van kwel) verzuring achterwege blijft, kan op den duur een ontwikkeling naar vegetaties van het Verbond der grote Zeggen optreden. Als later verzuring plaatsvindt, verloopt de successie vanuit de Riet-klasse of het Verbond der grote Zeggen in de richting van de AS van Drienervige zegge & Zwarte zegge.

van Zachte berk (*Betula pubescens*) kunnen ontstaan.⁵³ In de overige delen van duinvalleien zouden zich op de duur struwelen van Grauwe wilg s.l. (*Salix cinerea*) en Geoorde wilg (*Salix aurita*) (Verbond der wilgenbroekstruwelen) kunnen ontwikkelen zoals die plaatselijk voorkomen in Dazen en Mierenplak* en Griltjesplak*. Ook kan een laag struweel van Wilde gageel met Kruipwilg of van Wilde gageel (RG Wilde gageel [Klasse der kleine Zeggen]) voorkomen (zoals in Griltjesplak*).

In verzoetende strandvlakten of in valleien die heel dicht bij de zee liggen, kan een incidentele overstroming met zout of brak water de successie 'terug zetten' naar een brak vegetatietype. Het successieproces kan bovendien door het toegepaste vegetatiebeheer worden beïnvloed. Door een maai-beheer kan struweel- en bosvorming worden verhinderd. Plagbeheer kan een secundaire, nieuwe start van de successie inluiden.

De snelheid waarmee plantengemeenschappen elkaar opvolgen, kan sterk variëren. Hoe lang zich pioniervegetaties in de loop der jaren kunnen handhaven, hangt bij basenminnende vegetaties o.a. af van het gehalte aan kalk in de bodem in de uitgangssituatie en van de hydrologie (ZIE PAR. 2.1). De basenminnende (pionier)vegetaties zijn soortenrijke en daarom waardevolle vegetaties. Ze vormen vaak de spil van het natuurbeheer in duinvalleien. Daarom is speciaal over de tijdperiode waarin deze gemeenschappen zich handhaven informatie over duinvalleien beschikbaar (ZIE FIG. V). In kalkarme valleien waar infiltratie van regenwater overheerst, bestaan deze pioniervegetaties niet lang. De verzuring van de standplaatsen kan worden vertraagd door een invloed van basenrijk en bicarbonaatrijk grondwater. De Knopbies-associatie was in het Griltjesplak* op Terschelling minstens 80 jaar aanwezig voor ze als gevolg van ingrepen in de waterhuishouding verdween (ZIE PAR. 4.1).

⁵³ Westhoff & Van Oosten (1991)

FIG. V

De handhaving van diverse basenminnende pioniervegetaties in een aantal duinvalleien (Waddendistrict en Renodunaal district. Naar Grootjans et al., 1995).

In valleien waar infiltratie van regenwater overheerst, bestaan deze basenminnende pioniervegetaties niet zo lang.

PLANTENGEMEENSCHAP

AANWEZIG	VERVOLGENS OVERGEGAAN IN	PLAATS	REFERENTIE
KNOPBIES-AS (OP RELATIEF NATTE STANDPLAATS; PRIMAIR KALKGEHALTE <1%)			
12 jaar	RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]	Terschelling	Westhoff (1947)
KNOPBIES-AS (OP RELATIEF NATTE STANDPLAATS)			
13 en 20 jaar	AS van Drienvrige & Zwarte zegge met soorten van Biezeknoppen-Pijpestrootjes-verbond	Schiermonnikoog: Kapenglop	Grootjans et al. (1988)
KNOPBIES-AS EN AS VAN WATERPUNGE & OEVERKRUID			
> 80 jaar	RG Riet [Riet-klasse] en AS van Drienvrige & Zwarte zegge	Terschelling: *Giltjesplak	zie hoofdstuk 4
KNOPBIES-AS			
> 65 jaar (nog aanwezig)	-	Vlieland: 1e Kroon's Polder	Grootjans et al. (1995)
KNOPBIES-AS			
28-30 jaar	AS van Kraaihei & Gewone dophei	Vlieland	De Vries (1961)
AS VAN STRANDDUIZENDGULDENKRUID & KRIELPARNASSIA			
15 jaar	onbekend	Schiermonnikoog: Strandvlakte	Olf et al. (1992)
AS VAN STRANDDUIZENDGULDENKRUID & KRIELPARNASSIA			
4-8 jaar	onbekend	Texel: afgesnoerde strandvlakte	Grootjans et al. (1995)
KNOPBIES-AS (PRIMAIR KALKGEHALTE 3-5%)			
22 jaar	onbekend	Noord-Holland	Pruyt (1984)
KNOPBIES-AS (OP RELATIEF ZURE STANDPLAATS)			
30 jaar	dominantie van Pijpestrootje	Noord-Hollands Duinreservaat	Slings (1986)
VEGETATIE MET OEVERKRUID			
25 jaar	AS van Drienvrige & Zwarte zegge	Voorne	Van Dorp et al. (1985)

2.3 De plantengemeenschappen en de indicatorsoorten

In deze paragraaf ligt de nadruk vooral op de beschrijving van de algemene synecologie van elk vegetatietype, het milieu dat zij indiceren en de veranderingen die in de loop der tijd in de vegetatie van duinvalleien kunnen optreden. Er wordt per groep van tabellen een korte beschrijving van de vegetatiesamenstelling van de verschillende gemeenschappen gegeven zodat de gebruiker van het boek de juiste tabel makkelijker kan opzoeken. Voor meer informatie over de vegetatie zie de *Catalogus Vegetatietypen van Staatsbosbeheer*⁵⁴ en 'De vegetatie van Nederland'.⁵⁵ De indicaties voor plantengemeenschappen/plantensoorten (ZIE TABEL 6.1 T/M 6.7) zijn vooral vastgesteld op basis van locatiestudies waarbij de relatie tussen plantengemeenschappen en plantensoorten en hun standplaatsfactoren onderzocht werden (ZIE HOOFDSTUK 4). De locatiestudies (aangeduid met een locatienaam en *) bestrijken een aanzienlijk deel van de vegetatiekundige variatie van het kalkarme Nederlandse duingebied, maar geven geen beeld van standplaatsen met brakwaterinvloed (hiervoor wordt verwezen naar PAG. 90). Ook leverden de locatiestudies onvoldoende onderzoeksmateriaal van struwelen en bossen en van enkele andere aangetroffen gemeenschappen (zoals vegetaties behorend tot het Biezeknoppen-Pijpestrootjes-verbond en de RG Kruiwilg en Wintergroen [Klasse der droge heiden]) zodat voor deze vegetaties geen tabellen met regionale indicatorsoorten konden worden gemaakt.

De bestudeerde vegetatie-opnamen vertoonden niet altijd voldoende variatie binnen een associatie, rompgemeenschap of derivaatgemeenschap. Om indicaties dan

beter te kunnen begrenzen, zijn de gegevens van zo'n vegetatietype samengevoegd met die van een of meerdere daarmee vergelijkbare vegetatietypen en zijn regionale indicatorsoorten voor deze groep gezamenlijk beschreven. Bij de toetsing van de via de onderzoekslocaties verkregen gegevens (ZIE PAR. 1.4) en bij het opstellen van de regionale indicatorsoorten-tabellen is bovendien gebruik gemaakt van algemene vakliteratuur, literatuur over vegetaties van duinvalleien en de onderzoeksresultaten van het Laboratorium voor Plantenecologie van de R.U. Groningen (ZIE DE VOETNOTEN EN DE NOTEN VAN HOOFDSTUK 3).

Er zijn nauwelijks meetgegevens over de productie van biomassa beschikbaar. Voor de vaststelling van het trofieniveau is daarom uitgegaan van wat daarover in de algemene vegetatiekundige literatuur vermeld is. Zowel voor gemeenschappen (ZIE PAR. 2.3) als voor soorten (ZIE HOOFDSTUK 3 NOTEN) wordt aangegeven welke omstandigheden of processen de trofiegraad en de eventuele buffering van de standplaats bepalen (ZIE OOK PAR. 2.1 EN FIG. J).

Een deel van de aangehaalde meetgegevens van Grootjans et al. (1995) heeft betrekking op een 'toplaag van de bodem'. Het gaat daarbij om de organische bovenlaag.⁵⁶ De pH-waarden die de diverse auteurs opgeven, zijn met enig voorbehoud opgenomen: ze zijn veelal niet goed vergelijkbaar omdat de toegepaste meetmethoden verschillen. Bij recente metingen wordt vaak onderscheid gemaakt tussen pH(H₂O) en pH(KCl), bij oudere metingen niet.

⁵⁴ zie voetnoot 1 op pag. 26.

⁵⁵ Schaminée et al., 1995, 1996 etc.

⁵⁶ mededeling Ab Grootjans.

Vegetaties van het open water en vegetaties van voedselarme, humusarme, periodiek overstromde of kale vochtige standplaatsen

In duinplassen in het Waddendistrict kunnen begroeiingen tot ontwikkeling komen die bestaan uit lang uitgestrekte, smalbladige, losjes wortelende planten. De kenmerkende soort is Ongelijkbladig fonteinkruid en een goed ontwikkelde gemeenschap behoort tot de Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid (ZIE TABEL 6.1). Een aantal vegetaties van korte plantjes die behoren tot de Oeverkruid-klasse vindt vooral een plek op de natte kale zandbodems van duinvalleien die gedurende een groot deel van het jaar onder water staan (ZIE OOK TABEL 6.1). Het zijn meestal gemeenschappen met Waterpunge, Oeverkruid en Stijve moerasweegbree die behoren tot de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid of soortenarme vegetaties waarin vooral Oeverkruid of Knolrus s.l. en Veenmos (vaak ook met wat Oeverkruid) aanwezig zijn die behoren tot diverse rompgemeenschappen van de Oeverkruid-klasse.

Op natte tot vochtige zandbodems kan de Draadgentiaan-associatie of de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia vertegenwoordigd zijn (ZIE TABEL 6.2). Dit zijn vegetaties met onder meer Dwergglas, Draadgentiaan, Dwergbloem, Moerasdroogbloem, respectievelijk Sierlijke vetmuur en Strandduizendguldenkruid (*Centaurium littorale*). Vegetaties die behoren tot de Draadgentiaan-associatie komen veelal in mozaïek of zonatie voor met vegetaties behorend tot de bovengenoemde gemeenschappen met Oeverkruid.

De meeste van de vegetaties van deze groep vertonen op hun standplaatsen van jaar tot jaar en zelfs binnen een enkel vegetatie-seizoen (vanaf het begin van het voorjaar tot aan het einde van de zomer) grote verschillen in aanwezigheid en abundanties van soorten.

Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid, Associatie van Waterpunge & Oeverkruid en Associatie van Veelstengelige waterbies⁵⁷

De gemeenschappen die behoren tot de Oeverkruid-klasse komen in duingebieden vooral voor in jonge duinvalleien en meestal op geplagde plekken.⁵⁸ Ze zijn afhankelijk van kale humusarme zandbodems. De gemeenschappen worden in de valleien op plaatsen aangetroffen die permanent tot matig langdurig geïnundeerd worden (waterregime: aquatisch tot nat), bij basische tot matig zure en oligotrofe of mesotrofe omstandigheden.⁵⁹ Sommige van de rompgemeenschappen van de Oeverkruid-klasse, en enkele van de overgangen van deze rompgemeenschappen naar gemeenschappen van andere klassen, komen ook wel in zwak eutrofe milieu's voor. De inundaties treden op vanaf het najaar tot in het voorjaar. Het waterstandsregime varieert enigszins per gemeenschap. De standplaatsen van de gemeenschappen van

⁵⁷ en rompgemeenschappen van de Oeverkruid-klasse: RG Knolrus/Veenmos, RG Oeverkruid en RG Veelstengelige waterbies/Veenmos. Bij Veenmos gaat het vooral om Groot veenmos (of Waterveenmos) en deze rompgemeenschappen met Veenmos zijn op te vatten als verbindingen met de Klasse van hoogveen-slenken (mededeling Piet Schipper). In de referentiegebieden is de RG Veelstengelige waterbies/Veenmos niet aangetroffen.

⁵⁸ Westhoff & Van Oosten, 1991

⁵⁹ Westhoff, 1947; Westhoff & Den Held, 1969; Schoof-Van Pelt, 1973; Grootjans et al., 1995

⁶⁰ Westhoff, 1947; Visser, 1973

⁶¹ Schoof-Van Pelt, 1973; Schaminée et al., 1995

de Oeverkruid-klasse vertonen vaak wisselingen in de waterstand en in de zomer valt het maaveld meestal voor korte of langere tijd droog. Van jaar tot jaar kan de lengte van de periode waarin de bodem droogvalt verschillen, als gevolg van verschillen in de hoeveelheid jaarlijkse neerslag. Op de standplaatsen van de gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse wordt nauwelijks organische stof opgebouwd: er vindt meestal snelle mineralisatie van organische stof plaats, of snelle mechanische vertering, en er wordt weinig biomassa geproduceerd. Op de meeste standplaatsen treedt af en toe, namelijk als in droge jaren een relatief groot bodemoppervlak opdroogt, een extra intensieve afbraak van organische stof op.

Vegetaties die behoren tot de **Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid** komen in zoete en licht brakke duinplassen voor. Gewoonlijk is het water in deze plassen ook in de zomer enkele decimeters diep.⁶⁰ Op zeer natte tot natte standplaatsen die langdurig tot matig langdurig onder water staan (en het waterpeil een seizoensfluctuatie vertoont van 0,6 - 1,3 m) kunnen in duinvalleien vegetaties worden aangetroffen die behoren tot de **Associatie van Waterpunge & Oeverkruid**. Op de standplaatsen van de beide gemeenschappen is het oppervlaktewater zoet of licht brak, basisch tot neutraal, zeer zacht tot zeer hard en het heeft een EGV van 250 tot 500 $\mu\text{S}/\text{cm}$.⁶¹

De **RG Oeverkruid** [Oeverkruid-klasse] die in de Koegelwieck* (ZIE PAR. 4.2) is aangetroffen, ontwikkelt zich op zoete en licht brakke standplaatsen met een matig lange tot lange inundatieduur en een relatief hoge pH. De **RG Knolrus/Veenmos** [Oeverkruid-klasse] heeft een relatief zure, basenarme, zoete of licht brakke standplaats nodig (ZIE IJSBAANTJE VAN HOORN*, PAR. 4.2).

Deze gemeenschap komt voor bij een permanente tot matig langdurige inundatie en kan, behalve op kaal zand, ook op zandbodems met een organische laag worden aangetroffen. Vegetaties behorend tot de **Associatie van Veelstengelige waterbies** komen in duinvalleien voor op zoete of licht brakke, natte standplaatsen met een matig langdurige inundatie⁶². Het oppervlaktewater is er neutraal tot matig zuur, zeer zacht en heeft een lage EGV ($< 70 \mu\text{S/cm}$).⁶³

De gemeenschappen die behoren tot de **Associatie van Waterpunge & Oeverkruid** of de **Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid** komen in duinvalleien alleen onder relatief alkalische en relatief basenrijke omstandigheden voor (systeemtypen: *kwelvallei*, *kalkrijke vallei*). Vegetaties behorend tot de **Associatie van Veelstengelige waterbies** en de **RG Knolrus/Veenmos** [Oeverkruid-klasse] komen (vooral) voor onder relatief zure omstandigheden (systeemtype: *zure vallei*).

De **Associatie van Waterpunge & Oeverkruid** en de **Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid** (en de **RG Oeverkruid** [Oeverkruid-klasse]) kunnen onder relatief basische omstandigheden als pionierge-meenschappen optreden. Waar de omstandigheden basisch of neutraal blijven (ZIE PAR. 2.1), zijn deze gemeenschappen langdurig, soms decennia lang, elk groeiseizoen opnieuw waar te nemen (ZIE FIG. V).

Bij een ophoping van organisch materiaal en verzuring verdwijnen gemeenschappen die behoren tot de **Associatie van Waterpunge & Oeverkruid** en ontstaan vegetaties die behoren tot de **Associatie van Driener-vige zegge & Zwarte zegge**. Deze successie kan, maar hoeft daarbij niet altijd via de **Associatie van Veelstengelige waterbies** te verlopen.⁶⁴

Bij een vernatting van de standplaats van de **Associatie van Waterpunge & Oeverkruid**, waarbij de inundatieduur toeneemt terwijl de seizoensfluctuatie afneemt, kan een modderlaag ontstaan. Dan ontwikkelen zich vervolgens gemeenschappen met veel Riet of met andere soorten van de Riet-klasse. Een invasie van Riet treedt echter ook wel op via vegetatieve uitbreiding vanuit aangrenzende vegetaties (dan hoeft daaraan geen vernatting vooraf te gaan).⁶⁵ Bij een lichte verdroging van de standplaats waarbij verzuring achterwege blijft, is het mogelijk dat op standplaatsen van de **Associatie van Waterpunge & Oeverkruid** een successie naar de **Knopbies-associatie** plaatsvindt.⁶⁶ Vanuit gemeenschappen die behoren tot de **Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid** kan waarschijnlijk - bij een toename van beschikbare voedingsstoffen - ook successie optreden in de richting van **RG Riet** [Riet-klasse] (locatiestudie *Griltjesplak**).

Als de inundatieduur gaat afnemen, bijvoorbeeld in een reeks van droge jaren, kunnen soorten en vegetaties van tabel 6.1 worden vervangen door soorten en vegetaties van de **Draadgentiaan-associatie**.

⁶² In Twente komt deze associatie in vennen voor bij een inundatieduur van 2,5 tot 7 maanden (gemiddeld 4 maanden) (De Haan, 1992).

⁶³ Westhoff 1947; Schoof-Van Pelt, 1973; Giesen & Geurts, 1990

⁶⁴ Schaminée et al., 1995; Westhoff & Van Oosten, 1991

⁶⁵ Westhoff, 1947

⁶⁶ Schaminée et al., 1995; Westhoff & Van Oosten, 1991

Draadgentiaan-associatie en Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia

Deze beide vegetatietypen komen als pioniergemeenschappen in jonge primaire, zoete valleien voor, en wel op kale plekken die zijn ontstaan door verstuiwing of door plagwerkzaamheden.⁶⁷ Verder kunnen beide gemeenschappen als kortstondige begroeiing in oude valleien verschijnen op plaatsen waar tijdelijk plekken met een kale zandbodem zijn ontstaan, bijvoorbeeld door het opdrogen van plassen, of door tred en beweiding.⁶⁸ Vegetaties behorend tot de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia zijn vooral als gordels langs de duinvoet en langs stuifdijken aangetroffen⁶⁹ en ze kunnen bovendien in bijna afgesnoerde, brakke strandvlakten aanwezig zijn.

De standplaatsen van de Draadgentiaan-associatie en de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia vertonen een humusarme zandbodem of een zandbodem met een heel dunne humeuze laag en ze zijn mesotroof.

Vertegenwoordigers van de Draadgentiaan-associatie zijn in duinvalleien aangetroffen op natte tot matig natte, zoete of licht brakke, kalkarme standplaatsen, meestal met matig langdurige tot kortdurige inundatie in de winterperiode, soms ook op plaatsen zonder inundatie.⁷⁰ De standplaats is verder doorgaans zwak zuur (tot matig zuur)⁷¹ (systeemtype: meestal *kwelvallei*). Tegenwoordig lijkt de gemeenschap zich alleen nog te vestigen op relatief basische, hooguit zwak zure bodems.⁷²

Dat zou betekenen dat het verschijnen van de gemeenschap na het plaggen in secundaire valleien alleen moet worden verwacht op plekken waar de zuurgraad gebufferd wordt door periodieke kwel en capillaire opstijging van grondwater, of door inundaties met oppervlaktewater (systeemtype: *kwelvallei*). Er kunnen in duinvalleien enkele subassociaties worden onderscheiden. De standplaats van de subassociatie met Rus (*-juncetosum* of *-juncetosum mutabilis*) is nat en vertoont een relatief lange inundatieduur terwijl de standplaats van de subassociatie met Dwergbloem (*-isolepidetosum* of *-centunculetosum*) matig nat is en geen of nauwelijks inundatie vertoont.⁷³

Vegetaties die behoren tot de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia komen meestal op vochtige standplaatsen voor. Ze zijn ook wel aanwezig op matig droge standplaatsen⁷⁴, maar bij gebrek aan gegevens daarover worden in dit boek alleen de indicaties voor de vertegenwoordigers op vochtige standplaatsen beschreven. De standplaatsen worden niet of slechts kort geïnundeerd. De bodem van de standplaats is zwak zuur tot basisch, kalkarm tot kalkrijk en zoet of brak.⁷⁵ Er vindt buffering plaats door periodieke inundatie met zeewater (systeemtype: *brakwatervallei*), door kalk (*kalkrijke vallei*) of, op kalkarme bodem, door toevoer van basenrijk en bicarbonaatrijk grondwater (*kwelvallei*).

De gemeenschappen die behoren tot de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia kunnen in valleien van het systeemtype *kwelvallei* op den duur worden opgevolgd door vegetaties die behoren tot de Knopbies-associatie. De gemeenschappen behorend tot de Draadgentiaan-associatie worden vaak aangetroffen in zonatie of in mozaïek met

(romp)gemeenschappen van het Verbond van Waternavel & Stijve moerasweegbree.⁷⁶ Soorten die deel uitmaken van de Draadgentiaan-associatie vestigen zich vaak in droge jaren in de vegetaties van dit verbond, en wel als de in de winter overstromde delen van valleien relatief vroeg in het voorjaar droogvallen.⁷⁷ Voor de vegetaties in deze tabelgroep is weinig bekend over successie en degradatie. Bij verzuring kunnen de gemeenschappen van het Verbond van Waternavel & Stijve moerasweegbree worden vervangen door Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge.

67 Schaminée et al. (1998) noemen voor duinvalleien nog een andere gemeenschap van het Dwergbiezen-verbond: de Associatie van Borstelbies & Moerasmuur (*Isolepido-Stellarietum uliginosae*). Deze gemeenschap is op Texel aangetroffen en komt volgens Piet Schipper ook voor op Terschelling; de Noordsvaarder en (fragmentair) de Koegelwieck.

68 Westhoff, 1947; Westhoff & Van Oosten, 1991

69 Westhoff & Den Held, 1969

70 In Twentse vennen wordt deze gemeenschap daar aangetroffen waar in de winter een inundatie van 2 tot 5 maanden optreedt en in de zomer het grondwater tot 70-90 cm diep onder het maaiveld wegzakt (De Haan, 1992).

71 Vertegenwoordigers van de subassociatie *isolepidetosum* zijn af en toe op zure bodems gevonden (Westhoff, 1947; During, 1973; Oostermeijer, 1987; Giesen & Geurts, 1990).

72 Beijersbergen (1991) meldt dat soorten van het Dwergbiezen-verbond zich op Schouwen alleen bij pH > 6 vestigen. Voor Terschelling merkt Kapteyn (1988) op, dat soorten van het Dwergbiezen-verbond alleen verschijnen op geplagde delen van de buitenrand van de duinen waar het moeder materiaal nog niet verzuurd is. De Draadgentiaan-AS wordt op dit eiland echter ook wel vermeld voor het centrale duingebied (Sterneplak; schriftelijke mededeling E.J. Lammerts). In Twentse vennen verschijnt de gemeenschap alleen op plagplekken waar door kwel en capillaire opstijging van basenrijk grondwater de basenverzadiging gebufferd wordt rond de 50-60 % (Giessen & Geurts, 1990; Jansen & Aggenbach, 1990; Jansen, 1992).

73 Schaminée et al. (1998) noemen ze *juncetosum* en *centunculetosum*. Westhoff, 1947; Westhoff & Den Held, 1969 en During, 1973 spreken van *juncetosum mutabilis* en *isolepidetosum*. Westhoff vermeldt voor de subassociatie *juncetosum mutabilis* een inundatieduur van 5 tot 8 maanden. Beijersbergen (1991) merkt echter op, dat in een vallei op Schouwen alle soorten van het Dwergbiezen-verbond verdwenen waren na een inundatie die tot in de zomer aanhield. Waarschijnlijk bedraagt de inundatieduur op de standplaatsen van de subassociatie *juncetosum mutabilis* meestal 2 tot 5 maanden.

74 In de literatuur worden standplaatsen genoemd waar de grondwaterspiegel tot hooguit 1 m diep wegzakt en zich in het groeiseizoen tussen 50 en 90 cm onder het maaiveld bevindt (Freijzen, 1967; During, 1973).

75 Cl-gehalte tot 550 mg/l; During, 1973; Westhoff, 1947; Oostermeijer, 1987; Giesen & Geurts, 1992

76 vgl. Westhoff, 1947; Westhoff & Den Held, 1969; Westhoff & Van Oosten, 1991; dit onderzoek

77 Visser, 1973

Vegetaties van voedselrijke moerassen

n of langs de oevers van voedselrijke duinplassen met een organische modderlaag kunnen dichte vegetaties van meestal hoog opschietende moerasplanten voorkomen (TABEL 6.3). Over het algemeen domineert Riet in deze vegetaties, ze behoren dan tot de RG Riet [Riet-klasse]. Soms treden grote Zeggen op de voorgrond en dan behoren de vegetaties tot de Associatie van Waterscheerling & Hoge cyperzegge. In sommige duinvalleien is de Galigaan-associatie aanwezig. Hier worden alleen die gemeenschappen beschreven die in de referentiegebieden van het Waddendistrict (alleen in het Griltjesplak*, ZIE PAR. 4.1) voldoende vertegenwoordigd zijn.

Rompgemeenschap van Riet [Riet-klasse] en Associatie van Waterscheerling & Hoge cyperzegge

Gemeenschappen die te plaatsen zijn binnen de Riet-klasse, zijn vermeld van de laagste en natste delen van oude duinvalleien, dat wil zeggen langs de oevers van of in oude duinplassen.⁷⁸

De standplaatsen van de goed ontwikkelde Riet- of grote Zeggen-gemeenschappen zijn zoet of brak, nat tot zeer nat (ze staan langdurig tot permanent onder water⁷⁹), ze zijn matig eutroof tot eutroof en kalkarm tot kalkrijk. Er is een organische bodemlaag aanwezig (sapropelium). In het algemeen komen de vegetaties van de hier besproken groep van gemeenschappen voor onder neutrale tot basische omstandigheden. Deze omstandigheden kunnen worden veroorzaakt (ZIE PAG. 42) door invloed van baserijk grondwater of door invloed van baserijk, zoet of brak oppervlaktewater (systeemtalen: *brakwatervallei* en *kwelvallei*, niet *zure vallei*). Er kan op de standplaatsen van rietvegetaties daarnaast wel een beperkte stagnatie van regenwater optreden, die wordt gevolgd door een oppervlakkige verzuring⁸⁰ leidend tot zwak zure omstandigheden. In het Griltjesplak* zijn vegetaties met o.a. Hoge cyperzegge, Ronde zegge, Waterdrieblad en Loos blaasjeskruid aangetroffen die te classificeren zijn als soortenarme vertegenwoordigers van de Associatie van Waterscheerling & Hoge cyperzegge. De standplaatsen van deze vegetaties zijn basisch of neutraal en staan onder invloed van toestroming van baserijk grondwater (oppervlakkige verzuring heeft daar niet plaatsgevonden).

Vegetaties die beschouwd moeten worden als RG Riet [Riet-klasse] kunnen ontstaan vanuit vegetaties die behoren tot de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid of de Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid (ZIE DE TEKST BIJ TABEL 6.1). Op den duur kan deze Rietgemeenschap worden vervangen door vegetaties van het Verbond der grote Zeggen of door struweel. Als standplaatsen van de Rompgemeenschap van Riet [Riet-klasse] of (de soortenarme vorm van de) Associatie van Waterscheerling & Hoge cyperzegge verzuren als gevolg van toenemende invloed van regenwater, gaan ze meestal over in vegetaties van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge.⁸¹

Vegetaties van voedselarme tot matig voedselrijke moerassen en vochtige grazige vlakten

In voedselarme tot matig voedselrijke duinvalleien van het Waddendistrict kan op een humusarme of humeuze zandbodem of op een aantal matig hoge en/of matig dichte vegetatietypen worden aangetroffen. Op (zeer) natte en matig natte standplaatsen zijn dit de vegetaties waarin kleine Zegge-soorten zoals Drienervige zegge overheersen (TABEL 6.4). Op de matig natte tot vochtige, humusarme of humeuze zandbodems komen vegetaties voor die vooral bestaan uit Knopbies (TABEL 6.5), of, op plekken met invloed van op/overstuiving, gedomineerd worden door Duinriet (TABEL 6.6).

⁷⁸ Westhoff & Van Oosten, 1991; Hartog et al., 1991

⁷⁹ Westhoff & Van Oosten, 1991; Hartog et al., 1991; Schaminée et al., 1995

⁸⁰ Hartog et al., 1991

⁸¹ Voor een gedetailleerde beschrijving van de successie en degradatie van gemeenschappen van het Verbond der grote Zeggen en de Riet-klasse zie Hartog et al. (1991).

Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge

In verzurende of verzuurde valleien (systeemtype: *zure vallei*) van de kalkarme duingebieden in het Waddendistrict kunnen vertegenwoordigers van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge aanwezig zijn.⁸² De standplaats is zoet, meestal nat tot matig nat⁸³ en er vinden meestal kortdurende tot matig langdurende inundaties plaats. Het grond- en oppervlaktewater is ter plekke relatief basenarm⁸⁴ en de bodem is zwak zuur of matig zuur.⁸⁵ De standplaats is mesotroof.⁸⁶ In verband met de relatief zure en natte omstandigheden is de mineralisatiesnelheid laag en wordt er betrekkelijk veel organisch materiaal opgehoopt. Onder zeer natte omstandigheden kan een 20 tot 30 cm dikke veenlaag worden gevormd.⁸⁷

Vegetaties van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge kunnen zich ontwikkelen uit vegetaties van de Knopbies-associatie, de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid, de Associatie van Veelstengelige waterbies of de RG Riet [Riet-klasse] (zie de tekst bij de betreffende tabellen). Bij voortgezette ophoping van organische stof en een daaraan gekoppelde toename van beschikbare voedingsstoffen ('interne eutrofiëring') kan vanuit de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge een ontwikkeling optreden naar rompgemeenschappen van het Verbond der grote Zeggen of naar struwelen van Wilde gagele, Kruiwilg, Grauwe wilg s.l. (*Salix cinerea*) en/of Geoorde wilg (*Salix aurita*).

82 Westhoff & Den Held, 1969

83 Grootjans et al. (1995) geven voor het Waddendistrict een inundatieduur op van gemiddeld 3 (0,3-7,5) maanden/jaar; hoge grondwaterstanden (0-20 cm onder het maaiveld) gedurende gemiddeld 7,4 (4,0-10,5) maanden/jaar en laagste grondwaterstanden van gemiddeld 61 (37-88) cm onder het maaiveld. Zie ook Westhoff, 1947; Westhoff & Den Held, 1969.

84 Westhoff, 1947

85 Westhoff (1947) geeft een pH van gemiddeld 5,0 (4,5-5,9). Grootjans et al. (1995; voor waddeneilanden) vermelden voor de topplaag een pH(H₂O) van gemiddeld 5,8 (5,7-6,0) en een pH(KCl) van gemiddeld 5,4 (5,2-5,6).

86 Het trofiegraadbereik van de associatie is in het Renodunaal district ruimer dan in het Waddendistrict. In het Renodunaal district kan de associatie ook op relatief eutrofe standplaatsen voorkomen. Het gaat dan om standplaatsen waar de bodem een gelaagdheid ten aanzien van de waterkwaliteit vertoont.

87 Westhoff & Den Held, 1969

Knopbies-associatie⁸⁸

Vegetaties die behoren tot de Knopbies-associatie komen in Nederland hoofdzakelijk op de waddeneilanden voor en vooral in jonge duinvalleien⁸⁹, dat wil zeggen in gedeeltelijk afgesnoerde strandvlakten of primaire duinvalleien. De gemeenschap kan ook na secundaire verstuiwing verschijnen, of na het plaggen of afgraven van de bovenste bodemlaag in oudere valleien, maar de bodem mag dan niet te diep verzuurd zijn. De best ontwikkelde vertegenwoordigers van de Knopbies-vegetaties staan onder een maaibeheer. Soms wordt de gemeenschap beweide, maar ze gaat dan achteruit als gevolg van vertrapping (mededeling E.J. Lammerts).

De standplaatsen van de associatie zijn zoet of licht brak, meestal matig nat tot vochtig⁹⁰ en er treden geen inundaties of kortdurende inundaties op.⁹¹ Vegetaties met Knopbies komen ook wel op natte standplaatsen voor: op venige bodems en in overgangssituaties met de Associatie van Drienvrige zegge & Zwarte zegge (ruimtelijk en in de tijd) en met de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid (ruimtelijk). Variatie in inundatieduur⁹² (van ± 2 maanden tot geen inundatie) of in N- en P-gehalten⁹³ kunnen voor variatie in de soortensamenstelling zorgen. Om zich te kunnen vestigen, heeft de gemeenschap een mesotrofe, neutrale tot basische⁹⁴, kalkrijke tot kalkarme standplaats nodig (systeemtypen: *kwelvallei*, *brakwatervallei*, *kalkrijke vallei*). In valleien van de (kalkarme) duingebieden in het Waddendistrict zijn neutrale of basische omstandigheden aan het maaiveld of in de wortelzone

meestal gebonden aan een toevoer van basen via grond- of oppervlaktewater (ZIE OOK PAG. 2.1). Deze toestroming treedt veelal in het winterseizoen op, tijdens periodieke hoge grondwaterstanden of inundatie (ZIE OOK PAG. 43). In gebieden met kalkrijke of kalkhoudende bodem kunnen basenrijke omstandigheden ook door kalk in de bodem worden bepaald.⁹⁵ Wanneer in samenhang met infiltratie van regenwater verzuring gaat plaatsvinden, veranderen de condities op de standplaats van de Knopbies-associatie: de bovenste bodemlaag wordt zwak zuur of matig zuur, terwijl het diepere deel van de wortelzone nog neutraal of basisch is. Op plaatsen waar een vegetatie van de Knopbies-associatie na plagwerkzaamheden in duinvalleien tot ontwikkeling is gekomen, heeft men echter soms een omgekeerde gelaagdheid aangetroffen (mededeling E.J. Lammerts). Daar is dan de bovenste laag van de bodem relatief basisch en de laag eronder relatief zuur. Vermoedelijk ontstaat deze situatie doordat het basengehalte en de pH van de bovenste bodemlaag zeer snel stijgen tijdens een (kortdurende) periodieke inundatie met basenrijk oppervlaktewater, terwijl in de bodemlaag eronder niets veranderd (mededeling E.J. Lammerts). Een al dan niet 'omgekeerde' gelaagdheid ten aanzien van de zuurgraad heeft invloed op de soortensamenstelling van deze min of meer basenminnende plantengemeenschap. De verschillen in worteldiepte van de soorten spelen dan een rol (ZIE OOK PAG. 21).

De gemeenschap komt doorgaans voor op zandbodems met een humusarme of humeuze bovenlaag.⁹⁶ De laag is ongeveer tien cm dik of dunner en bevat hooguit 10 % (meestal minder) organische stof.

⁸⁸ t/m ⁹⁶ noten zie pagina 71

De gemeenschap wordt wel eens 'de eerste echte humusvormer van de successiereeks' genoemd.⁹⁷ Soms kan ze op venige bodems met meer dan 30 % organische stof voorkomen. Dat kan echter alleen als naar verhouding veel baserijk grondwater toestroomt, de grondwaterstanden hoog zijn en een maaibeheer wordt toegepast. Een gedeelte van het organische materiaal wordt door mineralisatie afgebroken en zo komt een zekere hoeveelheid aan voedingsstoffen vrij. Vermoedelijk gaat op de standplaatsen van de gemeenschap een gedeelte van de minerale bodemstikstof voor de planten verloren, doordat deze als gevolg van hoge waterstanden (anaërobie) en relatief basische omstandigheden naar de lucht ontwijkt (denitrificatie). Al met al zijn de standplaatsen van de optimaal ontwikkelde Knopbies-associatie mesotroof. Vegetaties met oude pollen van Knopbies, die beschouwd kunnen worden als associatiefragmenten, komen ook wel in relatief eutrofe milieu's voor. De standplaats is dan ooit mesotroof geweest.

Vegetaties die behoren tot de Knopbies-associatie hebben meestal een open structuur en zijn als pioniergemeenschappen op te vatten⁹⁸. De gemeenschap staat dicht bij het begin van de successiereeks⁹⁹, maar ze is een opvolger van andere pioniervegetaties en ze kan soms een hoge leeftijd bereiken. In brakke valleien die verzoeten, vangt ze meestal vegetaties die behoren tot de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia. Ze ontwikkelt zich ook wel uit vegetaties die behoren tot de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid (ZIE OOK FIG. U). Op standplaatsen waar baserijk grondwater toestroomt en een maaibeheer wordt toegepast kan de Knopbies-associatie zich lang handhaven (tot minstens acht decennia; ZIE FIG. V). Als de gemeenschap zich ontwikkelt na plagwerk-

zaamheden in oude valleien, gaan vaak bepaalde soorten overheersen. Van deze soorten waren dan grote hoeveelheden zaden in de zaadbank aanwezig (mededeling E.J. Lammerts).

Bij een verzuring gecombineerd met vernatting verdwijnt de Knopbies-vegetatie en kan zich een gemeenschap ontwikkelen die behoort tot de Associatie van Drienvrige zegge & Zwarte zegge. Bij een verzuring in relatief droge situaties wordt de Knopbies-associatie vervangen door de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei. Wanneer de verzuring gecombineerd gaat met opstuiving, een toename van beschikbare voedingsstoffen en een verdroging door ophoging van het maaiveld (ZIE OOK PAR. 2.1) treedt een ontwikkeling op naar de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen].¹⁰⁰ Deze ontwikkeling kan ook plaatsvinden onder invloed van verdroging ten gevolge van ontwatering of kustafslag. Vegetaties die behoren tot de Knopbies-associatie kunnen eventueel ook worden vervangen door vegetaties die tot de RG Kruiwilg en Wintergroen [Klasse der droge heiden] behoren (ZIE VOETNOOT 1 OP PAG. 26). Waarschijnlijk wordt deze ontwikkeling veroorzaakt door een sterke verdroging van de standplaats gepaard aan een lichte verzuring, of door een verzuring van relatief droge situaties en op/overstuiving. Op standplaatsen die langzaam verzuren en gemaaid worden, kan Pijpestrootje gaan domineren en is successie waargenomen naar gemeenschappen van het Biezeknoppen-Pijpestrootjesverbond: Grootjans (1988) vermeldt voor Schiermonnikoog successie van de Knopbies-associatie naar een vegetatie waarin Pijpestrootje (met een hoge bedekking) en Spaanse ruiter voorkomen. Deze gemeenschap heeft een sterke affiniteit met de Associatie van Drienvrige zegge & Zwarte

zegge en wordt waarschijnlijk bevorderd door maaien.¹⁰¹

Het lijkt erop dat de soortensamenstelling van de Knopbies-associatie meestal wordt beïnvloed door een gebrek aan zowel N als P (Lammerts & Grootjans, 1997). Uit bemestingsexperimenten blijkt dat bij toename van de beschikbare stikstof zeggen, russen en overblijvende grassoorten (*Carex*, *Juncus*, Fioringras en Duinriet) toenemen. Bij gelijktijdige toename van de beschikbare stikstof en fosfor gaan alleen de grassen domineren terwijl basenminnende soorten verdwijnen of afnemen.¹⁰²

NOTEN BIJ PAGINA 69 T/M 71:

- 88 inclusief associatiefragmenten en overgangen naar A5 van Drienerve zegge & Zwarte zegge
- 89 Westhoff, 1947; Westhoff & Den Held, 1969; Grootjans et al., 1995
- 90 Grootjans et al. (1995) geven voor waddeneilanden op: inundatieduur gemiddeld ca. 12 (0-52) dagen per jaar, hoge grondwaterstanden (0-20 cm onder het maaiveld) gedurende gemiddeld ca. 4 (1-7) maanden, en laagste grondwaterstand gemiddeld 65.5 (48-83) cm onder het maaiveld.
- 91 Beijersbergen (1991) meldt dat in een vallei op Schouwen de kenmerkende soorten van deze gemeenschap verdwenen waren na een inundatie die tot in de zomer aanhield.
- 92 zie locatiestudies
- 93 Volgens Lammerts en Grootjans (1997) lijkt op standplaatsen van de Knopbies-associatie (op de waddeneilanden) meestal een co-limitatie van N en P op te treden. Verschillen in gehalten van N en P lijken enige invloed te hebben op de soortensamenstelling van de gemeenschap, maar hebben weinig effect op de hoeveelheid biomassa die de gemeenschap produceert.

- 94 opgaven van Grootjans et al. (1995) voor de 'toelaag van de bodem': pH(H₂O) gemiddeld ca. 7,0 (6,0-7,8) en pH(KCl) gemiddeld ca. 6,5 (5,2-7,3). Westhoff (1947) geeft voor Terschelling en Vlieland pH-metingen van verschillende bodemhorizonten. In de A0-laag (= strooisellaag) mat hij ± 6.8, in de A1-laag 6,4-6,8 en in de G-laag (=moedermateriaal) 7,0-7,2. Van Knopbies afkomstige humus toont pH waarden van 6,8-7,9 (Westhoff, 1947; De Vries, 1961). Dierssen (1982) geeft een pH-bereik van 6,5 tot 8,0. Volgens Beijersbergen (1991) vestigt de gemeenschap zich op Schouwen alleen bij pH > 6.
- 95 In het Renodunaal district zijn zulke gebieden algemeen. Uit langdurige meetreeksen van de waterstand op Schouwen en Goeree (Renodunaal district) blijkt dat de Knopbies-associatie daar op natte tot matig droge standplaatsen vertegenwoordigd is (Den Ouden, 1995).
- 96 Grootjans et al., 1995
- 97 Westhoff & Den Held, 1969
- 98 pioniervegetatie: open jonge begroeiing op voorheen kale bodem (Westhoff et al., 1973)
- 99 Informatie over successie is ontleend aan: Westhoff (1947), Westhoff & Van Oosten (1991) en resultaten van de locatiestudies (hoofdstuk 4)
- 100 Westhoff & Van Oosten, 1991. Op standplaatsen van de Knopbies-associatie is successie naar de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] waargenomen bij een daling van de pH beneden 6,4 en op plekken waar het kalkgehalte < 0,2 % is (Westhoff, 1947).
- 101 mededeling Piet Schipper
- 102 Lammerts & Grootjans, 1997

Rompgemeenschap van Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]

Vegetaties die behoren tot de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] worden aangetroffen in vrij oude valleien van het Waddendistrict waar op- en overstuiving plaatsvindt of tot kort geleden heeft plaatsgevonden. Zulke valleien liggen doorgaans direct achter de zeereep. De vegetaties hebben vaak een dichte structuur en ze vormen veel strooisel. Dit strooisel dat op de bodem ligt, vormt een belemmering voor de vestiging van een aantal soorten. De bovenste bodemlaag bestaat uit een mengsel van strooisel, ruwe humus en stuifzand.¹⁰³

Op de standplaatsen van de rompgemeenschap treedt geen inundatie op en ze zijn - in het Waddendistrict- vochtig tot matig droog¹⁰⁴. De bodem, of de bovenste laag van de bodem (enkele decimeters dik) is in dit district meestal zwak zuur of matig zuur¹⁰⁵ en kalkarm (systeemtype meestal: *zure vallei*). In het Renodunaal district is de standplaats meestal neutraal of zwak zuur; dit hangt samen met het daar meestal hogere kalkgehalte van de bodem. In het Renodunaal district komt de rompgemeenschap ook op natte standplaatsen voor; waarom ze in het Waddendistrict niet op natte plaatsen is aangetroffen, is vooralsnog onduidelijk.

Als gebufferd zand op/overstuift, kan dat verzuring tegenhouden. Waarschijnlijk kan de standplaats in licht verzuurde valleien in het Waddendistrict (nog) een gelaagdheid ten aanzien van de zuurgraad en het kalkgehalte vertonen, en dan kunnen die-

per in de bodem neutrale omstandigheden heersen. Op relatief natte standplaatsen kan capillaire opstijging van basenrijk grondwater zorgen voor het handhaven van een relatief hoge pH (dan is het systeemtype: *kwelvallei*).

Op de standplaatsen van deze gemeenschap wordt door ophoping van strooisel van Duinriet in de bovenste (minstens tien cm dikke) bodemlaag veel humus opgebouwd. Deze organische stof¹⁰⁶ en de versterkte mineralisatie als gevolg van overstuiving zorgt voor zwak eutrofe tot matig eutrofe omstandigheden.¹⁰⁷

Lokaal kunnen varianten binnen de gemeenschap worden onderscheiden (Koegelwieck*, ZIE PAR. 4.2). Op vrij natte standplaatsen van de gemeenschap kunnen Knopbies, Moeraswespenorchis en Parnassia voorkomen, terwijl deze soorten op relatief droge standplaatsen ontbreken. Duinriet kan ook dusdanig op de voorgrond treden dat sprake is van zeer soortenarme rompgemeenschappen. Bij zulke vegetaties (zonder Addertong) gaat het vaak om overgangen naar struweel¹⁰⁸ (ZIE DAZENPLAK* EN MIERENPLAK*, PAR. 4.3). Duinriet kan ook domineren op plekken die buiten de invloed van het grondwater liggen.

Vegetaties die te klassificeren zijn als RG Addertong/Duinriet kunnen zich ontwikkelen uit vegetaties van de Knopbies-associatie. De rompgemeenschap handhaaft zich in de Koegelwieck* en het Mierenplak* reeds minstens vier of vijf decennia (ZIE PAR. 4.2 EN 4.3). Op den duur, bij toename van o.a. Duindoorn, Kruiwilg en Grauwe wilg s.l., kan de gemeenschap worden vervangen door struweel behorend tot het Verbond der wilgenbroekstruwelen.¹⁰⁹

-
- 103 Westhoff, 1947; Westhoff & Van Oosten, 1991
- 104 Grootjans et al. (1995) geven voor de Waddeneilanden: 2,7 (0-4) maanden hoge grondwaterstanden (0-20 cm onder het maaiveld), een laagste grondwaterstand van 76 (68-84) cm onder het maaiveld en afwezigheid van inundatie.
- 105 Westhoff (1947) noemt voor Terschelling en Vlieland voor de bodem een pH van 5,7 tot 6,4 en een pH < 6,0 voor het strooisel. Grootjans et al. (1995) vermelden voor de Waddeneilanden in de toplaag een pH(H₂O) van 5,1 (4,8-5,4) en een pH(KCl) van 4,6 (4,4-4,9).
- 106 Grootjans et al. (1995) vermelden voor de toplaag van de bodem op de standplaatsen van de rompgemeenschap (op de Waddeneilanden) een gehalte aan organische stof van 15 tot 22 %. Volgens C.J.S. Aggenbach (mondelijke mededeling) bevat de bodem op de standplaatsen van deze rompgemeenschap ten minste viermaal zoveel organische stof dan de bodem op de standplaatsen van de Knobbies-associatie.
- 107 Schaminée et al., 1995; Grootjans et al., 1995
- 108 mededeling Piet Schipper. Naast Duinriet komt dan veelal wilg voor (o.a. Kruiwilg, Grauwe wilg s.l., Geoorde wilg). In de Catalogus vegetatietypen van Staatsbosbeheer vallen deze gemeenschappen onder DG Wilg [Klasse der kleine Zeggen].
- 109 Westhoff & Van Oosten, 1991

Vochtige duinheiden

In de vochtige heiden van de duinvalleien van het Waddendistrict overheersen meestal Gewone dophei, Kraaihei of Grote veenbes. Deze vegetaties behoren tot de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei (ze kunnen lokaal overgaan in droge heiden met Struikhei en Kraaihei).

Associatie van Kraaihei & Gewone dophei¹¹⁰

Gemeenschappen met Kraaihei zijn vooral aan te treffen in het Waddendistrict, en wel in oude, verzuurde valleien. In valleien met duinplassen of natte gedeelten komen ze alleen voor in de drogere randzones van de vallei, in minder natte valleien ook in het centrale gedeelte.

De standplaatsen zijn matig nat tot matig droog.¹¹¹ Inundatie treedt niet, of waarschijnlijk hooguit kortstondig en zeer incidenteel op. Verder zijn de omstandigheden op de standplaats van de associatie overwegend matig zuur tot zuur¹¹² (systeemtype: *zure vallei*), kalkarm en voedselarm. Er is een dunne strooisellaag aanwezig en daaronder ligt een 4-5 cm dikke zandlaag met een hoog gehalte (meestal 15-20 %, soms 30 %) aan organische stof. Waarschijnlijk is op de standplaats van oude stadia van de gemeenschap de bovenste bodemlaag zuurder dan de daaronder gelegen laag. Op relatief droge standplaatsen van Kraaihei-gemeenschappen van het Waddendistrict wordt tegenwoordig een beginnende vorming van podzolgrond¹¹³ waargenomen.¹¹⁴ Deze bodemvorming hangt waarschijnlijk samen met een verdere en dieper reikende verzuring.

De vegetaties die tot deze associatie behoren, bestaan gewoonlijk voor een groot deel uit Gewone dophei, Kraaihei, Drienvrige zegge en Kruiwilg.¹¹⁵ De standplaatsen van de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei¹¹⁶ liggen vaak op de overgang van duinvalleien naar droge duinen. De gemeenschap komt voor op

plekken die gedurende een korte periode van het jaar onder de invloed staan van grondwater (door capillaire opstijging). Als er weinig Gewone Dophei en Drienervige zegge in de vegetatie voorkomt (veelal zijn dan Gewone eikvaren of korstmossen aanwezig), kan ze beschouwd worden als een overgang naar de Kraaihei-gemeenschappen van de Klasse der droge heiden. De standplaats is dan meestal oligotroof. Kraaihei is gedurende de laatste decennia in duinheiden toegenomen door het stoppen van begrazing, plaggen en branden. Deze menselijke activiteiten bevorderen namelijk Struikhei en door het opgeven van deze activiteiten is Struikhei achteruit gegaan ten gunste van Kraaihei.¹¹⁷

In de successiereeks kan de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei volgen op de Knopbies-associatie. Bij vernatting is een ontwikkeling mogelijk waarbij de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei wordt vervangen door de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. Op de lange termijn kan een vegetatie van de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei overgaan in een struweel van Wilde gabel of (dwerg)bos met Zachte berk.¹¹⁸

-
- 110 en overgangen naar Kraaihei-gemeenschappen van de Klasse der droge heiden (*Calluno-Ulicetea*)
 - 111 Grootjans et al. (1995) vermelden voor de Waddeneilanden hoge grondwaterstanden (0-20 cm onder het maaiveld) gedurende 0,7 (0-3) maanden/jaar en laagste grondwaterstanden van 87 (57-106) cm onder het maaiveld. Reijnders noemt voor de associatie een waterstand van 40-65 cm onder het maaiveld en afwezigheid van inundatie. Volgens Westhoff en Den Held (1969) staat het water in de winter boven het maaiveld.
 - 112 Westhoff (1947) geeft voor Terschelling en Vlieland een pH van 3,9-5,4; Westhoff & Van Oosten (1991) voor de Waddeneilanden en de humeuze bodemlaag een pH van 4,1-4,5. Grootjans et al. (1995) geven recente pH-metingen voor de humeuze toplaag in relatief jonge stadia van de gemeenschap; een pH(H₂O) van 5,1 (4,6-6,2) en een pH(KCl) van 4,3 (3,7-5,5).
 - 113 een podzolgrond wordt gevormd door uitloging van de bovenlaag van de bodem (A₂) en inspoeling van humus en vaak ook ijzer en aluminium in de daaronder liggende laag (B)
 - 114 Westhoff & Van Oosten, 1991
 - 115 De Catalogus vegetatietypen van Staatsbosbeheer onderscheidt de subassociatie met Riet en de subassociatie met Broedkelkje. Het onderzoeksmateriaal van de referentie-locaties (Grijtjesplak* en Koegelwieck*, zie hoofdstuk 4) is (vanwege de aanwezigheid van Grote veenbes) voor een groot deel te rekenen tot de SA met Broedkelkje. In het Dazen- en Mierenplak* blijkt plaatselijk de SA met Riet voor te komen.
 - 116 en overgangen naar Kraaihei-gemeenschappen van de Klasse der droge heiden (*Calluno-Ulicetea*)
 - 117 Westhoff, 1947 en 1990; Weeda et al., 1988; Westhoff & Van Oosten, 1991
 - 118 Westhoff & Van Oosten, 1991

* SOORT	TERREINCONDITIES											
	WATERREGIME			ZUURGRAAD				TROFIEGRAAD				
	1A	1B	2	1	2	3	4	1	2	3		
1 Ongelijkbladig fonteinkruid												
2 Bronmos												
3 Oeverkruid												
4 Gewone/Slanke waterbies			>					>				>
5 Duizendknoopfonteinkruid												
6 Waterpunge			>									
7 Stijve moerasweegbree												
8 Ondergedoken moerasscherm												
9 Waterpostelein												
10 Gewone waternavel			>					>				>
11 Egelboterbloem			>									>
12 Grote kattestaart			>									>
13 Watermunt			>									>
14 Moeraswalstro			>									>
15 Fioringras			>									>
16 Dwergzegge			>									>
17 Duinrus s.s.			>									>
18 Draadgentiaan			>		?		?					>
19 Dwergrus			>		?							>
20 Riet			>									>
21 Ruwe bies							?					>
22 Grote egelskop s.l.												>
23 Grote lisdodde												>
24 Drienvervige zegge			>									>
25 Wateraardbei			>									>
26 Knolrus s.l.			>					>				>
27 Groot veenmos								>				>
28 Veelstengelige waterbies												>
29 Wilde gagele			>									>

* zie noten hoofdstuk 3

BUFFERING
REACTIE OP:
VERZURING
VERNATTING
VERDROGING
VERRIJKING
BEHEERSEFFECT
SUCCESSIE NAAR

SOORT

B		-	+F	-			+1	Potamogeton gramineus	1	
B			+F	+				Fontinalis antipyretica	2	
			-	+F	-		+1	Littorella uniflora	3	
				+F			+1	Eleocharis palustris/uniglumis	4	
			++F	-				Potamogeton polygonifolius	5	
B		-	-	+F	-		+1	Samolus valerandi	6	
B				+/-F				Echinodorus ranunculoides	7	
B								Apium inundatum	8	
								Lythrum portula	9	
				+F				Hydrocotyle vulgaris	10	
				+F				Ranunculus flammula	11	
							+1	Lythrum salicaria	12	
B				+F			+1	Mentha aquatica	13	
B								Galium palustre	14	
				-	+F	+		Agrostis stolonifera	15	
				+/-F	+/-F		+1	Carex oederi ssp.oederi	16	
							+1	Juncus alp.-art.ssp.atricap.	17	
				++F	-	+1/2	+6	Cicendia filiformis	18	
				-?	++F	-	+1/2	+6	Juncus pygmaeus	19
							+	Phragmites australis	20	
B			++F	-	++		+7	Schoenoplect. tabernaem.	21	
B					++		+7	Sparganium erectum	22	
					++		+7	Typha latifolia	23	
			+		+F			Carex trinervis	24	
N			+					Potentilla palustris	25	
N			+		+F	+		Juncus bulbosus	26	
N			++					Sphagnum denticulatum	27	
N			++		+F		++	3/9	Eleocharis multicaulis	28
N							+3	Myrica gale	29	

ALGEMENE KARAKTERISTIEK

vegetaties van het open water en vegetaties van voedselarme, humusarme, periodiek overstroomde standplaatsen

INDICATIES VAN DEZE GEMEENSCHAPPEN

SAMENGENOMEN

waterregime

aquatisch, zeer nat of nat; inundatieduur 100% tot 30%

zuurgraad

basisch tot zwak zuur (varieert per type)

trofiegraad

oligotroof tot mesotroof (soms ook in zwak eutroof milieu)

watertype

regen- en oppervlaktewater al dan niet gemengd met grondwater

buffering

meestal buffermechanisme aanwezig (verschilt per gemeenschap)

6.2

(*Cicendietum filiformis* en *Centaurio-Saginetum*)

* SOORT	TERREINCONDITIES											
	WATERREGIME			ZUURGRAAD				TROFIEGRAAD				
	2	3	4	1	2	3	4	2	3	4	5	
1 Dwergvlas												
2 Draadgentiaan					?					?		
3 Dwergrus						?						
4 Moerasdroogbloem						?				?		>
5 Dwergbloem												
6 Parnassia												
7 Sierlijke vetmuur												
8 Waterpunge	<											
9 Stijve moerasweegbree	<											<
10 Oeverkruid	<											<
11 Gewone/Slanke waterbies	<											>
12 Waterpostelein	<											
13 Egelboterbloem	<											>
14 Grote kattestaart	<											>
15 Watermunt	<											>
16 Duinrus s.s.	<											
17 Dwergzegge	<											
18 Drienvrige zegge	<				>							>
19 Knolrus s.l.	<											>

* zie noten hoofdstuk 3

BUFFERING
 REACTIE OP:
 VERZURING
 VERNATTING
 VERDROGGING
 VERRIJKING
 BEHEERSEFFECT
 SUCCESSE NAAR

SOORT

		-		-?	-	+1				Radiola linoides										1	
		-			-	+1/2				Cicendia filiformis											2
		-?			-	+1/2				Juncus pygmaeus											3
		-				+1				Gnaphalium uliginosum											4
B		-?				+1/2				Anagallis minima											5
B				++F	-F	-				Parnassia palustris											6
B				-F		-	+1			Sagina nodosa											7
B		-			-?	-	+1			Samolus valerandi											8
B		-			-?	-	+1			Echinodorus ranunculoides											9
					-?	-	+1			Littorella uniflora											10
							+1			Eleocharis palustris/uniglumis											11
		-					+1			Lythrum portula											12
								+1		Ranunculus flammula											13
								+1		Lythrum salicaria											14
B								+1		Mentha aquatica											15
				++F	-F		+1			Juncus alp.-art.ssp.atricap.											16
						-	+1			Carex oederi ssp.oederi											17
STN		+						+9		Carex trinervis											18
N		+				+				Juncus bulbosus											19

ALGEMENE KARAKTERISTIEK

vegetaties van voedselarme, humusarme, periodiek overstromende of kale vochtige standplaatsen

INDICATIES VAN DEZE GEMEENSCHAPPEN

SAMENGENOMEN

waterregime

matig nat tot vochtig (soms natter); inundatieduur <70% tot >0%

zuurgraad

basisch tot zwak zuur, soms matig zuur

trofiegraad

mesotroof

watertype

meestal grondwater; ook oppervlaktewater gemengd met grondwater

buffering

meestal buffermechanisme aanwezig (verschilt per gemeenschap)

6.3

(*Phragmitetea en Cicuto-Caricetum pseudocyperi*)

* SOORT	TERREINCONDITIES							
	WATERREGIME		ZUURGRAAD			TROFIEGRAAD		
	1B	2	1	2	3	3	4	
1 Hoge cyperzegge								
2 Holpijp		>				<		
3 Grote egelskop s.l.	<							>
4 Grote boterbloem								
5 Grote waterweegbree								
6 Waterdrieblad						<		
7 Ronde zegge						<		
8 Ongelijkbladig fonteinkruid	<					<		
9 Loos blaasjeskruid						>>		
10 Wateraardbei		>				>>		
11 Wilde gagele		>				>>		

* zie noten hoofdstuk 3

BUFFERING

REACTIE OP:

VERZURING

SUCCESSIE NAAR

SOORT

B					Carex pseudocyperus	1
B					Equisetum fluviatile	2
B					Sparganium erectum	3
B					Ranunculus lingua	4
B					Alisma plantago-aquatica	5
B					Menyanthes trifoliata	6
B					Carex diandra	7
B					Potamogeton gramineus	8
					Utricularia australis	9
STN	+	+9			Potentilla palustris	10
STN	+	+9			Myrica gale	11

ALGEMENE KARAKTERISTIEK

vegetaties van voedselrijke moerassen

INDICATIES VAN DEZE GEMEENSCHAPPEN

SAMENGENOMEN

waterregime

zeer nat tot nat; inundatieduur lang tot kort (<70% tot >0%)

zuurgraad

basisch tot zwak zuur

trofiegraad

zwak eutroof of matig eutroof

watertype

oppervlaktewater gemengd met grondwater

buffering

buffermechanisme aanwezig; soms enige stagnatie van regenwater

6.4

(*Caricetum trinervi-nigrae*)

* SOORT	TERREINCONDITIES									
	WATERREGIME			ZUURGRAAD			TROFIEGRAAD			
	1B	2	3	3	4	2				
1 Grote veenbes							>		>>	>
2 Kruipwilg							>>			>
3 Wateraardbei							<			>
4 Riet							>>			>
5 Duizendknoopfonteinkruid	<						<			
6 Moeraskartelblad							<			
7 Egelboterbloem							<			>
8 Moerasbasterdwederik							<			
9 Duinriet							>>		>	>
10 Zilverschoon							>>			>
11 Knopbies							>>			
12 Parnassia							>>			
13 Wilde gagel										>
14 Gewone dophei							>		>>	

* zie noten hoofdstuk 3

BUFFERING
 REACTIE OP:
 VERZURING
 ALKALISERING
 VERNATTING
 VERDROGING
 VERRIJKING
 BEHEERSEFFECT

SOORT

										Oxycoccus macrocarpos	1
										Salix repens	2
										Potentilla palustris	3
										Phragmites australis	4
										Potamogeton polygonifolius	5
B										Pedicularis palustris	6
										Ranunculus flammula	7
B										Epilobium palustre	8
										Calamagrostis epigejos	9
										Potentilla anserina	10
										Schoenus nigricantis	11
B										Parnassia palustris	12
										Myrica gale	13
										Erica tetralix	14

ALGEMENE KARAKTERISTIEK

vegetaties van voedselarme
moerassen

INDICATIES VAN DEZE GEMEENSCHAPPEN

waterregime

nat tot matig nat (soms zeer
nat); inundatieduur lang tot
kort (<70 tot >0%)

zuurgraad

zwak zuur tot matig zuur

trofiegraad

mesotroof

watertype

oppervlaktewater gemengd
met grondwater

buffering

meestal geen buffermecha-
nisme aanwezig; vaak stagna-
tie van regenwater

6.5

Knobbies-associatie

(*Junco baltici-Schoenetum nigricantis*)

* SOORT	TERREINCONDITIES								
	WATERREGIME			ZUURGRAAD			TROFIEGRAAD		
	2	3	4	1	2	3	2	3	
1 Duinrus s.s.							>		
2 Knobbies									
3 Duindoorn				>				>	
4 Stijve ogentroost									
5 Zeegroene zegge				>					
6 Moeraswespenorchis									
7 Armbloemige waterbies									
8 Parnassia									
9 Grote muggenorchis									
10 Geelhartje									
11 Groenkolorchis									
12 Vleeskleurige orchis									
13 Sierlijke vetmuur									
14 Waterpunge	<								
15 Oeverkruid	<						<		
16 Stijve moerasweegbree	<						<		
17 Dwergzegge	<						>		
18 Egelboterbloem	<							>	
19 Zomprus							>	>	
20 Watermunt	<							>	
21 Grote kattestaart	<						>	>	
22 Gewone/Slanke waterbies	<						>	>	
23 Fioringras	<			>			>	>	
24 Gestreepte witbol				>			>	>	
25 Duinriet				>			>	>	
26 Addertong							>	>	
27 Moeraswalstro	<							>	
28 Moeraskartelblad	<								
29 Zwarte zegge-GROEP**	<			>			>		
30 Grote veenbes	<						>>		
31 Knolrus s.l.	<						>		
32 Dwergglas									
33 Wateraardbei	<						>		
34 Moerasstruisgras							>		
35 Veenpluis	<						>>		
36 Wilde gagel							>		
37 Tormentil				>			>		
38 Kraaihei				>			>>		
39 Gewone dophei				>			>>		

BUFFERING
REACTIE OP:
VERZURING
VERNATTING
VERDROGING
VERRIJKING
BEHEERSEFFECT
SUCCESSIE NAAR

SOORT

B					+1	-0	Juncus alp.-art.ssp.atricap.	1
B	-Y	-A	-Y		+4		Schoenus nigricans	2
B		-					Hippophae rhamnoides	3
B	-/-	-A		-			Euphrasia stricta	4
B		-			+1		Carex flacca	5
B		-A			+4		Epipactis palustris	6
B		-	-	-			Eleocharis quinqueflora	7
B	-/-	-A?	+F	-	+4		Parnassia palustris	8
KB/ BB		-	-	-	+4		Gymnadenia conopsea	9
B		-A?	+F				Linum catharticum	10
KB/ BB		-	-	-	+4		Liparis loeselii	11
KB/ BB		-	-A		+4		Dactylorhiza incarnata	12
ZB/ BB		-	-A				Sagina nodosa	13
B		-	-7		+1		Samolus valerandi	14
			-7				Littorella uniflora	15
B		-	-7				Echinodorus ranunculoides	16
		-A		-	+1	-0	Carex oederi ssp.oederi	17
			-				Ranunculus flammula	18
		-			+1		Juncus articulatus	19
B			-		+1		Mentha aquatica	20
					+1		Lythrum salicaria	21
					+1		Eleocharis palustris/uniglumis	22
			-			+	Agrostis stolonifera	23
						+	Holcus lanatus	24
		+	-	+	+		Calamagrostis epigejos	25
							Ophioglossum vulgatum	26
							Galium palustre	27
KB		-	-				Pedicularis palustris	28
STN	+/+	+			+9		Carex nigra-GROEP**	29
N	++						Oxycoccus macrocarpos	30
N							Juncus bulbosus	31
			-7				Radiola linoides	32
STN	+	+			+9		Potentilla palustris	33
STN	++			+			Agrostis canina	34
STN	++	++			+9		Eriophorum angustifolium	35
STN	+	+			+3	+9	Myrica gale	36
N	++		++		++	11/12	Potentilla erecta	37
N	++				+12		Empetrum nigrum	38
N	++				+12		Erica tetralix	39

* zie noten hoofdstuk 3
 ** voor de groepsoorten zie soortenlijst hoofdstuk 6 of noten hoofdstuk 3

ALGEMENE KARAKTERISTIEK

vegetaties van vooral voedsel-
 arme moerassen en vochtige
 stuifvlakten

INDICATIES VAN DEZE GEMEENSCHAPPEN

waterregime

matig nat tot vochtig (soms
 natter); geen inundatie of
 inundatieduur minder dan
 <30%

zuurgraad

basisch tot neutraal; bij
 gelaagdheid ook zwak zuur

trofiegraad

mesotroof (soms ook in zwak
 eutroof milieu)

watertype

oppervlaktewater gemengd
 met grondwater

buffering

gelaagdheid is mogelijk, dan
 meestal onderlaag met buffe-
 ring door grondwater of door
 kalk en bovenlaag met stagna-
 tie van regenwater

6.6

RG Addertong en Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]

(Parvocaricetea)

SOORT	TERREINCONDITIES								
	WATERREGIME			ZUURGRAAD			TROFIEGRAAD		
	3	4	5	2	3	4	3	4	
1 Addertong							<		
2 Duinriet	<			>>			>>		>
3 Watermunt	<			<			<		>
4 Moeraswalstro	<			<			<		>
5 Egelboterbloem	<			<			<		
6 Zeegroene zegge	<			<			<		
7 Knopbies	<			<			<		
8 Riet	<			<					>
9 Pinksterbloem	<			<			<		>
10 Grote kattestaart	<			<			<		
11 Gewone/Slanke waterbies	<			<			<		>
12 Moeraskartelblad	<			<			<		
13 Moeraswespenorchis				<			<		
14 Parnassia				<			<		
15 Holpijp	<			<			<		
16 Moerasbasterdwederik	<						<		
17 Grote veenbes	<						>>		
18 Kleine leeuwetand				>			<		?
19 Gewone rolklaver				>			<		
20 Gewone veldbies				>			>>		
21 Schermhavikskruid				>			<		
22 Rond wintergroen							<		
23 Vertakte leeuwetand				>					
24 Kraaihei				>			>>		
25 Gewone dophei							>>		

* zie noten hoofdstuk 3

BUFFERING

REACTIE OP:

VERZURING

VERDROGING

SOORT

*

		-	-	Ophioglossum vulgatum	1
			+	Calamagrostis epigejos	2
KB		-/-	-	Mentha aquatica	3
KB		-	-	Galium palustre	4
		-		Ranunculus flammula	5
KB		-Y		Carex flacca	6
KB				Schoenus nigricans	7
				Phragmites australis	8
KB		-	-	Cardamine pratense	9
				Lythrum salicaria	10
			-	Eleocharis palustris/uniglumis	11
KB		-	-	Pedicularis palustris	12
KB		-/-Y	-Y	Epipactis palustris	13
KB		-	-	Parnassia palustris	14
KB			-	Equisetum fluviatile	15
KB		-	-	Epilobium palustre	16
		+/+		Oxycoccus macrocarpos	17
				Leontodon saxatilis	18
				Lotus cornicul. var. corn.	19
				Luzula campestris	20
				Hieracium umbellatum	21
				Pyrola rotundifolia	22
				Leontodon autumnalis	23
				Empetrum nigrum	24
		++?		Erica tetralix	25

ALGEMENE KARAKTERISTIEK

vegetaties van vochtige stuif-
vlakten

INDICATIES VAN DEZE GEMEENSCHAPPEN

waterregime

matig nat tot matig droog;
geen inundatie

zuurgraad

zwak zuur tot matig zuur
(soms neutraal en soms
mogelijk gelaagd)

trofiegraad

zwak eutroof of matig eutroof

watertype

grondwater

buffering

geen of mogelijk door
instuivend kalkhoudend zand
of capillaire opstijging van
grondwater

6.7

Associatie van Kraaihei & Dophei

(Empetro-Ericetum)

SOORT	TERREINCONDITIES								
	WATERREGIME			ZUURGRAAD			TROFIEGRAAD		
	3	4	5	3	4	5	1***	2	
1 Kraaihei				>					>
2 Gewone dophei									
3 Grote veenbes	<								>
4 Zegge-GROEP **	<			<					>
5 Gewone waternavel	<			<					>
6 Ronde zonnedauw									
7 Moeraswolfsklauw									
8 Wilde gagel	<								>
9 Wateraardbei	<			<					>
10 Grote kattestaart	<			<					>
11 Moeraswalstro	<			<					>
12 Duinriet	<			>>					>
13 Fioringras	<			<					>
14 Biezeknoppen						?			>
15 Struikhei				>					>
16 Gewone veldbies				>					>
17 Gevlekte orchis					?				>
18 Heidekartelblad					?				>
19 Rond wintergroen									>
20 Stekelbrem									>
21 Verfbrem				>					>
22 Gewone eikvaren				>					>
23 Schermhavikskruid				>>					>
24 Gewoon biggekruid				>>					>
25 Zandblauwtje				>>					>
26 Gewone rolklaver				>>					>
27 Helm				>>					>
28 Buntgras				>>					>
29 Schapezuring				>					>

* zie noten hoofdstuk 3

** voor de groepsoorten zie soortenlijst hoofdstuk 6 of noten hoofdstuk 3

*** Het is onduidelijk hoever het bereik zich voortzet in de oligotrofe richting

REACTIE OP:

VERZURING

VERRIJKING

BEHEERSEFFECT

SOORT

*

			+3	Empetrum nigrum	1
		-	+1.5 -3	Erica tetralix	2
			+3	Oxycoccus macrocarpos	3
				Carex-GROEP**	4
				Hydrocotyle vulgaris	5
				Drosera rotundifolia	6
		-	++	Lycopodium inundatum	7
			++	Myrica gale	8
				Potentilla palustris	9
				Lythrum salicaria	10
				Galium palustre	11
			+7	Calamagrostis epigejos	12
			++	Agrostis stolonifera	13
				Juncus conglomeratus	14
		-	+1.5 -3	Calluna vulgaris	15
				Luzula campestris	16
		-		Dactylorhiza maculata	17
		-7		Pedicularis sylvatica	18
				Pyrola rotundifolia	19
			++	Genista anglica	20
		-7		Genista tinctoria	21
				Polypodium vulgare	22
				Hieracium umbellatum	23
		-7		Hypochaeris radicata	24
				Jasione montana	25
				Lotus cornicul. var.corn	26
				Ammophila arenaria	27
				Corynephorus canescens	28
				Rumex acetosella	29

ALGEMENE KARAKTERISTIEK

vochtige duinheiden

INDICATIES VAN DEZE

GEMEENSCHAPPEN SAMENGENOMEN

waterregime

matig nat tot matig droog;
geen inundatie (of inundatie-
duur minder dan 30%)

zuurgraad

matig zuur tot zuur
(soms zwak zuur)

trofiegraad

oligotroof of mesotroof

watertype

grondwater

buffering

geen

In sommige valleien speelt de aan- of afwezigheid van brak water een rol bij het al dan niet voorkomen van plantensoorten en vegetatietypen. In duinvalleien is een brak milieu het gevolg van een incidentele overspoeling door al dan niet verdund zee-water (ZIE PAR. 2.1). Zonder zulke overspoeling verzoeten strandvlakten en duinvalleien (type *brakwatervallei*) op de duur. Omdat een brakwatergebied in de referentielocaties niet aanwezig is, volgt hier een korte beschrijving van de vegetatie van brakke valleien van het Waddendistrict. Het brakwaterbereik wordt gekenmerkt door een (beperkt) aantal brakwatersoorten. Een aantal van de water- en moerasplanten die op standplaatsen met zoet water voorkomen, ontbreekt op zeer brakke standplaatsen, maar komt op matig brakke (mesohaliene) standplaatsen wel voor. Andere zoetwatersoorten komen uitsluitend in het zoete bereik voor of in het zoete en hooguit zwak brakke (oligohaliene) bereik. Of een standplaats onder invloed staat van zwak brak water dan wel zoet, sterk gebufferd, heel hard water is veelal niet goed vast te stellen. Bij verzoeting treedt een (althans tijdelijk) naast elkaar voorkomen

van zout- brak- en zoetwatersoorten op, waardoor vooral zwak brakke gebieden relatief soortenrijk zijn. Bossen, struwelen en heiden komen nauwelijks op standplaatsen met brakwaterinvloed voor.

Sommige soorten vertonen op brakke standplaatsen binnen een reeks van jaren aanzienlijke verschillen in presentie.¹²⁰ De eenjarigen van de voor een brak milieu typische soorten (bijvoorbeeld Strand-duizendguldenkruid en Fraai duizendguldenkruid) kunnen op relatief zoute strandvlakten na een nat voorjaar veel voorkomen, terwijl ze na een droog voorjaar nauwelijks aanwezig zijn. Dit verschil in presentie is het gevolg van de grootte van het neerslagtekort. Een droog voorjaar kan in strandvlakten niet alleen leiden tot een relatief laag vochtgehalte van de bodem, maar ook tot een relatief hoog zoutgehalte in het bodemvocht door sterke verdamping. De eenjarige soorten die zijn gebonden aan een matig brak of zwak brak milieu, onderkennen dan problemen bij de kieming of vestiging.

Meestal groeien in brak open water karakteristieke vegetaties van Snavelruppia (*Ruppia maritima*) en Spiraalruppia (*Ruppia cirrhosa*), d.w.z. gemeenschappen die behoren tot de Ruppia-klasse. Soms kunnen Kranswieren overheersen (gemeenschappen van de Kranswieren-klasse). In (matig ?) brakke duinplassen kan bijv. de Associatie van Brakwater kransblad vertegenwoordigd zijn. De gemeenschappen van het Verbond van Gesteelde zannichellia (Fonteinkruid-klasse), o.a. de Associatie van Zilte waterranonkel, kunnen in zwak brak water voorkomen.

Kleine plassen met matig brak tot zwak brak water kunnen spoedig dichtgroeien met Heen (*Bolboschoenus maritimus*) en Ruwe bies (*Schoenoplectus tabernaemontani*) die de Associatie van Heen en Grote waterweegbree (Riet-verbond) karakteriseren. Zijn de plassen nog betrekkelijk zout, dan groeien tussen de biezen vaak nog andere plantensoorten die zowel in zout als brak water kunnen voorkomen, zoals bijvoorbeeld Zulte (*Aster tripolium*). Bij verzoeting vestigt zich meestal spoedig Riet en verdwijnen de biezen en andere zoutminnende soorten. Vervolgens kan Riet toenemen en er ontstaat dan een zeer soortenarm rietland (RG Riet [Riet-klasse]). Ook kunnen geleidelijk andere zoetwater-moerasplanten verschijnen en eventueel gaan overheersen. Enkele associaties van de Riet-klasse, de Galigaan-associatie, de Riet-associatie en de Lidsteng-associatie, zijn behalve van een zoet milieu ook bekend van een zwak brak milieu. In zwak brakke en mogelijk ook matig brakke milieus kunnen tevens vegetaties groeien die worden gedomineerd door Slanke waterbies of Gewone waterbies o.a. RG Gewone waterbies [Riet-klasse], die verbindt met het Zilver schoon-verbond (*Lolio-Potentillion*).

Op de wisselvochtige brakke standplaatsen worden onder meer pioniergemeenschappen van het Zeevetmuur-verbond of het Dwergbiezen-verbond aangetroffen: met name de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia (matig brak of zwak brak; soms ook zoet) en de Draadgentiaan-associatie (zwak brak of zoet).

De op afwisselend overstromde en droogvallende plaatsen groeiende vegetaties van de Oeverkruid-klasse staan over het algemeen niet onder invloed van brak water.

De Associatie met Waterpunge en Oeverkruid en diverse rompgemeenschappen van de Oeverkruid-klasse komen echter behalve op zoete ook op zwak brakke standplaatsen voor. Het is niet uitgesloten dat sommige van de andere gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse ook in zwak brak milieu kunnen voorkomen.

De plantengemeenschap die zich in duinvalleien bij verzuring ontwikkelt, de Associatie van Drienerfve zegge & Zwarte zegge, is zoutmijdend, maar kan na een overstroming met zout water snel regenereren. De Typische subassociatie van de Knopbies-associatie is gebonden aan zoete standplaatsen, maar de Subassociatie van Parnassia & Duinrus kan in min of meer brakke milieus voorkomen.¹²¹ Deze tweede gemeenschap kan zich bij verzoeting uit een vegetatie behorend tot de Kwelderzegge-associatie (*Junco-Caricetum extensae*) ontwikkelen en bevat dan veelal nog zoutplanten. Op strandvlakten en in duinvalleien waar de verzoeting pas is begonnen, kunnen eventueel nog een aantal andere gemeenschappen van vooral zoute milieus vertegenwoordigd zijn (*Asteretea en Saginetea maritimi*; vooral Verbond van Engels gras of het Zeevetmuur-verbond).

119 naar Westhoff & Van Oosten, 1991 en Schaminée et al., 1995

120 Olff et al. (1993), Rozema (1976), Schat (1982) en Van Tooren et al. (1983) in Grootjans et al. (1995)

121 ZIE OOK VOETNOOT BIJ PAR. 1.5

Hiernaast volgt een opsomming van soorten die in brakke duinvalleien kunnen worden aangetroffen. Zowel het matig brakke als het zwak brakke traject is ruim genomen. Als in een terrein het zoutgehalte binnen dit bereik verandert, verschijnen of verdwijnen meestal een beperkt aantal soorten; niet alle soorten van de lijst die in het terrein voorkomen hoeven dan te reageren. Het specifieke bereik van iedere soort is echter nog onvoldoende bekend.

Kenmerkend voor matig brak en zwak brak milieu

Engels gras	<i>Armeria maritima</i>
Zeealsem	<i>Artemisia maritima</i>
Zulte	<i>Aster tripolium</i>
Rode bies	<i>Blysmus rufus</i>
Heen	<i>Bolboschoenus maritimus</i>
Stomphoekig sterrekroos	<i>Callitriche obtusangula</i>
Zilte zegge	<i>Carex distans</i>
Kwelderzegge	<i>Carex extensa</i>
Strandduizendguldenkruid	<i>Centaurium littorale</i>
Fraaiduizendguldenkruid	<i>Centaurium pulchellum</i>
Fijn hoornblad	<i>Ceratophyllum submersum</i>
Deens lepelblad	<i>Cochlearia danica</i>
Duinzwenkgras	<i>Festuca arenaria</i>
Melkkruid	<i>Glaux maritima</i>
Lidsteng*	<i>Hippuris vulgaris*</i> (zwak brak)
Duinrus s.s.	<i>Juncus alpinoarticulatus</i> ssp.
Zilte rus	<i>Juncus gerardi</i>
Zeerus	<i>Juncus maritimus</i>
Groot nimfkruid	<i>Najas marina</i>
Addertong*	<i>Ophioglossum vulg.*</i> (zwak brak)
Weegbreefonteinkruid*	<i>Potamogeton col.*</i> (zwak brak)
Bleek kweldergras	<i>Puccinellia distans</i> ssp. borealis
Zilte watterranonkel(?)	<i>Ranunculus baudotii</i> (?)
Waterpunge	<i>Samolus valerandi</i>
Ruwe bies	<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i>
Zilte schijnspurrie	<i>Spergularia marina</i>
Gerande schijnspurrie	<i>Spergularia media</i>
Aardbeiklaver(?)	<i>Trifolium fragiferum</i> (?)
Schorrezoutgras	<i>Triglochin maritima</i>
Gesteelde zannichellia	<i>Zanichellia palustris</i> ssp. <i>pedicellata</i>
Groenwieren van het geslacht <i>Enteromorpha</i>	<i>Enteromorpha spec.</i>

Tolerant voor matig brak en zwak brak milieu

Tweerijige zegge	<i>Carex disticha</i>
Dwergzegge	<i>Carex oederi</i> ssp. <i>oederi</i>
Oeverzegge	<i>Carex riparia</i>
Grof hoornblad	<i>Ceratophyllum demersum</i>
Gewone waterbies	<i>Eleocharis palustris</i>
Slanke waterbies	<i>Eleocharis uniglumis</i>
Moerasdroogbloem	<i>Gnaphalium uliginosum</i>
Bultkroos	<i>Lemna gibba</i>
Klein kroos	<i>Lemna minor</i>
Puntkroos	<i>Lemna trisulca</i>
Kleine leeuwetand	<i>Leontodon saxatilis</i>
Aarvederkruid	<i>Myriophyllum spicatum</i>
Parnassia	<i>Parnassia palustris</i>
Riet	<i>Phragmites australis</i>
Puntig fonteinkruid	<i>Potamogeton mucronatus</i>
Schedefonteinkruid	<i>Potamogeton pectinatus</i>
Tenger fonteinkruid	<i>Potamogeton pusillus</i>
Zilverschoon	<i>Potentilla anserina</i>
Stijve watterranonkel (?)	<i>Ranunculus circinatus</i> (?)
Zittende zannichellia	<i>Zanichellia palustris</i> ssp. <i>pal</i>

* In sterk gebufferd of zwak brak milieu voorkomend; de soort zou in plaats van tot de eerste groep ook tot de laatste groep kunnen worden gerekend

? Plaatsing onzeker

3

INDICATORSOORTEN: NOTEN BIJ DE TABELLEN

Per vegetatietype of groep van vegetatietypen van de duinvalleien zijn plantensoorten geselecteerd waarvan de lokale indicatiewaarde is getoetst en omgewerkt naar een regionaal geldige aanduiding. De soorten zijn uitgekozen op basis van criteria met betrekking tot herkenbaarheid, het ecologisch bereik, gevoeligheid voor veranderingen en regionale verspreiding. Ze zijn genummerd in de volgorde waarin zij zijn opgenomen in de indicatorsoortentabellen. Opmerkingen over eventuele districtsgebonden bijzonderheden van soorten zijn voor iedere afzonderlijke soort opgenomen in de noten. De basisinformatie voor de indicaties werd verkregen via locatiestudies (ook referentiegebieden genoemd, zie hoofdstuk 4); in de noten worden de referentielocaties aangeduid met een locatiennaam en een *. Deze basisinformatie werd getoetst (ZIE PAR. 1.4) aan literatuur en mondeling overgedragen kennis van vegetatiekundigen: in de noten worden die bronnen aangegeven met een auteursnaam en (eventueel) jaar van publicatie. In de beschrijving van indicatorsoorten binnen de Knopbies-associatie zijn tevens recente inzichten uit het onderzoek van E.J. Lammerts verwerkt. Voor een deel van de soorten is geen indicatie met betrekking op successie of reactie op een verandering van standplaatscondities opgenomen in de tabellen, omdat geen relevante vegetatiegegevens of abiotische metingen over een langere periode achtereen beschikbaar waren. Bodemkalkgehalte, verstuiving of op- of overstuiving en salt-spray zijn voor de vegetatie en plantensoorten van duinvalleien van het Waddendistrict belangrijke factoren; ze zijn echter in een samenspel met andere factoren werkzaam (ZIE PAR. 2.1).

Daarom zijn ze niet in aparte kolommen behandeld in de indicatorsoorten-tabellen. Eventuele opmerkingen ten aanzien van deze factoren zijn opgenomen in de noten. Met de 'toplaag van de bodem' bedoelen het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen en Grootjans et al. (1995) de organische (zwarte) bovenlaag; die laag is dus niet altijd even dik.¹²²

Bij de eerste soort van een tabel is steeds vermeld "(wijst) binnen de gemeenschappen van tabel 6.n op...". Deze beperking is voor alle soorten in de tabel van toepassing, zowel voor de beschrijving van standplaatsbereik als voor de beschrijving van de reactie van de soort op veranderingen in standplaatscondities, maar omwille van de betere leesbaarheid is deze vermelding verder meestal vervangen door een "(wijst) hier" of weggelaten. Relatieve omschrijvingen zoals 'relatief eutroof' of 'relatief droog' hebben in de noten bij de tabellen altijd betrekking op het standplaatsbereik van de hele groep van gemeenschappen waaronder de soort is opgenomen (de afzonderlijke gemeenschappen van de groep hoeven niet het gehele bereik te beslaan). De schuine scheidingsstreep / is soms gebruikt om combinaties van relatieve factoren op een eenvoudige manier op te sommen. Zo staat 'relatief basische/eutrofe/droge standplaatsen' voor 'relatief basische, relatief eutrofe en relatief droge standplaatsen'.

Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid, Associatie van Waterpunge & Oeverkruid en Associatie van Veelstengelige waterbies¹²³

1. Ongelijkbladig fonteinkruid: binnen deze groep van vegetatietypen wijst de soort op basische tot neutrale, oligotrofe tot mesotrofe omstandigheden. Optimaal groeit ze in ondiep water en ze kan ook amfibisch groeien op standplaatsen die langdurig worden geïnundeerd. In natte jaren wanneer permanente inundatie optreedt, neemt ze snel toe, en wanneer in droge jaren valleibodems 's zomers droogvallen, neemt ze snel af. Ze verdwijnt bij eutrofiëring en vermoedelijk ook bij verzuring (in vennen verdwijnt de soort bij verzuring; Aggenbach et al., 1997).

In de referentielocatie het Griltjesplak* groeide de soort optimaal op de standplaatsen van de Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid. Ze was er ook wel aanwezig in de andere gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse. Ongelijkbladig fonteinkruid is vermeld voor oppervlaktewater (o.a. van vennen) met een pH van 6,5-9,0 en een alkaliteit van 0,5-5,0 meq HCO₃/l (Arts et al., 1990)

2. Bronmos: wijst hier op relatief natte/basische, mesotrofe omstandigheden. Optimaal groeit ze aquatisch. In natte jaren wanneer permanente inundatie optreedt, neemt ze snel toe, en wanneer in droge jaren valleibodems 's zomers droogvallen neemt ze snel af.

In het Griltjesplak* is de soort binnen diverse gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse aangetroffen. In Nederlandse oppervlaktewateren komt de soort voornamelijk voor bij een pH van 6,5-8,0 en een alkaliteit van 0,2-2,5 meq HCO₃-/l (Arts, 1990).

3. Oeverkruid: komt optimaal (en met een hoge bedekking) voor op zeer natte tot natte standplaatsen die periodiek geïnundeerd worden. Ze groeit onder oligotrofe en mesotrofe omstandigheden en is indifferent ten aanzien van de pH. Ze reageert snel op veranderingen van het waterpeil; bij vernatting neemt ze af en wanneer in droge jaren valleibodems 's zomers droogvallen, neemt ze snel toe. Bij eutrofiëring verdwijnt ze. Ze wordt bevorderd door plaggen.

In het Griltjesplak* kwam de soort voor op standplaatsen van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid en van de soortenarme vegetaties met Gewone/Slanke waterbies die syntaxonomisch gezien moeilijk zijn te plaatsen. In het IJsbantje van Hoorn* komt ze -met een vrij hoge bedekking- in recentelijk afgeplagde gedeelten voor op een standplaats van de RG Knolrus/Veenmos [Oeverkruid-klasse]. In de Koegelwieck* groeit ze veel op standplaatsen van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid (onder neutrale omstandigheden). In vertegenwoordigers van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid in het Kapenglop op Schiermonnikoog nam Oeverkruid toe bij verdroging en af bij vernatting en verzuring (Grootjans et al., 1988). Volgens Schoof-Van Pelt (1973)

122 mededeling Ab Grootjans.

123 en rompgemeenschappen van de Oeverkruid-klasse: RG Knolrus/Veenmos en RG Oeverkruid

kan de soort zowel een droogvallen van de plasbodem als een zomerinundatie - tot een waterdiepte van 60 cm - goed doorstaan. In Nederlandse oppervlaktewateren komt de soort voornamelijk voor bij een pH van 3,5-9,5 en een alkaliteit van < 3,0 meq/l (Allebes & Thissen, 1979; De Lyon & Roelofs, 1986; Bloemendaal & Roelofs, 1988; Arts et al., 1990). Schoof-Van Pelt (1973) trof de soort meestal aan in oppervlaktewater van pH > 7, bij een EGV van > 200 µS/cm, een gehalte van 1-50 mg/l aan Ca en een gehalte van 5-1306 mg/l aan Cl.

4. Gewone/Slanke waterbies: zijn in deze publicatie samengenomen. De plant komt hier optimaal voor op zeer natte tot natte standplaatsen die periodiek geïnundeerd worden. Daarnaast groeit ze ook aquatisch. Ten aanzien van de zuurgraad en trofiegraad is ze indifferent. In droge jaren kan de plant snel toenemen op bodems die 's zomers droogvallen. Ze wordt bevorderd door plaggen.

In het Grltjesplak* was Gewone/Slanke waterbies algemeen in gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse. Ook in het Ijsbaantje van Hoorn* en de Koegelwiek* groeide de plant op standplaatsen van gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse. Volgens Grootjans et al. (1995) komt Gewone/Slanke waterbies in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal voor bij een pH(KCl) van 5,5-6,0 in de top laag van de bodem.

5. Duizendknoopfonteinkruid: komt hier optimaal voor op aquatische standplaatsen en op zeer natte standplaatsen die relatief langdurig geïnundeerd worden. De soort wijst er op neutrale tot matig zure, oligotrofe tot zwak eutrofe omstandigheden. Bij vernatting waarbij de inundatieduur gaat toenemen, neemt ze snel toe, bij verdroging neemt ze af.

In het Grltjesplak* groeide de soort binnen diverse vegetatietypen van deze groep. In het Ijsbaantje van Hoorn* groeide ze op een standplaats van de RG Knolrus/Veenmos [Oeverkruid-klasse]. In vennen komt de soort binnen gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse voor in ondiep water en amfibisch op standplaatsen die relatief langdurig geïnundeerd worden (Schoof-Van Pelt, 1973; Aggenbach et al., 1997). In het binnenland trof Schoof-Van Pelt (1973) deze soort aan in oppervlaktewater met een pH van 3,6-6,6, een EGV van 40-150 µS/cm, een gehalte van 1-10 mg/l aan Ca en een gehalte van 7-25 mg/l aan Cl. Volgens deze auteur komt Duizendknoopfonteinkruid op Terschelling bij hogere pH, hogere EGV en hogere gehalten aan Ca en Cl voor. In Nederland komt de soort voornamelijk voor in oppervlaktewater met een pH van 5,0-7,5 en een alkaliteit > 0 tot 2,5 meq/l (Allebes & Thissen, 1979; Cortenaar & Driessen, 1984; Arts et al., 1990).

6. Waterpunge: duidt hier op zeer natte tot natte, relatief basische, mesotrofe omstandigheden. In droge jaren kan de soort snel toenemen op standplaatsen die 's zomers droogvallen, en ze duidt dan op een ontwikkeling naar de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. Bij sterke vernatting en bij verzuring en ook bij eutrofiëring verdwijnt de soort. Waterpunge wordt bevorderd door plaggen.

In het Grltjesplak*, de Koegelwiek* en in het Ijsbaantje van Hoorn* werd de soort aangetroffen op standplaatsen van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. In het laatstgenoemde gebied verdween ze, waarschijnlijk door verzuring van de standplaats. Op standplaatsen van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid in het Kapenglop op Schiermonnikoog verdween de soort bij sterke vernatting en verzuring (Grootjans et al., 1988).

7. Stijve moerasweegbree: wijst hier op relatief basische, oligotrofe tot mesotrofe, zeer natte tot natte standplaatsen die relatief langdurig geïnundeerd worden. In droge jaren kan de soort toenemen op standplaatsen die 's zomers droogvallen. Bij verdroging waarbij de waterstand in de zomer diep in de bodem gaat wegzakken, neemt ze echter af. Bij verzuring en bij eutrofiëring verdwijnt de soort. In het Grijtjesplak* kwam de soort voor in de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. Toen er de waterstand in de zomer dieper dan 30-40 cm onder het maaiveld wegzakte, nam ze snel af. In het IJsbantje van Hoorn* verdween de soort op een standplaats van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid, waarschijnlijk als gevolg van verzuring. In Nederlandse oppervlaktewateren komt de soort voornamelijk voor bij een pH van 6,0-8,5 en een alkaliteit van 0,5-3,0 meq/l (Arts et al., 1990). Op Terschelling werd de soort aangetroffen in oppervlaktewater met een pH van 7,7, een EGV van 370 µS/cm, een gehalte van 80 mg/l aan Cl en van 57 mg/l aan Ca (Schoof-Van Pelt, 1973). In vennen verdwijnt de soort bij verzuring (Aggenbach et al., 1997).

8. Ondergedoken moerasscherm: wijst hier op ondiep open water of zeer natte tot natte omstandigheden die periodiek geïnundeerd worden. Verder is de standplaats van de soort relatief basisch en oligotroof of mesotroof. Ze verdwijnt bij verzuring en bij eutrofiëring.

De soort is in het IJsbantje van Hoorn* aangetroffen op standplaatsen van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. Hier verdween ze, waarschijnlijk als gevolg van verzuring van de standplaats. In het binnenland van Nederland komt de soort voornamelijk voor in oppervlaktewater met een pH van 6,0-8,5 en een alkaliteit

van 0,2-2,5 meq/l (Arts et al., 1990). In vennen verdwijnt de soort bij verzuring (Aggenbach et al., 1997).

9. Waterpostelein: wijst hier op zeer natte tot natte standplaatsen die periodiek geïnundeerd worden en op oligotrofe tot zwak eutrofe, basische tot matig zure omstandigheden. Ze mijdt de meest zure standplaatsen en verdwijnt bij verzuring. In het IJsbantje van Hoorn* groeide de soort vroeger op een standplaats van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. Ze ging hier waarschijnlijk achteruit als gevolg van verzuring. ZIE OOK TAB. 6.2 N.12.

10. Gewone waternavel: wijst hier op zeer natte tot natte omstandigheden en de plant is indifferent ten aanzien van de pH. In droge jaren neemt ze snel toe op standplaatsen die 's zomers droogvallen. In het IJsbantje van Hoorn* en het Grijtjesplak* was de soort algemeen in gemeenschappen van de Oeverkruidklasse. Op de laatstgenoemde locatie nam de soort op relatief natte standplaatsen snel toe toen de valleibodem in de zomers van droge jaren droog viel. In de Koegelwiek* is de soort aangetroffen op een standplaats van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. Volgens gegevens van het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen is de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden indifferent ten aanzien van de pH(H₂O) van de toplaag van de bodem; ze komt er voor bij een pH(H₂O) van 4,7 tot 7,8.

11. Egelboterbloem: wijst hier op zeer natte tot natte omstandigheden. Optimaal komt ze voor onder basische tot zwak zure condities. In droge jaren neemt ze snel toe op standplaatsen die 's zomers droogvallen. De soort is aangetroffen in het Griltjesplak*, in de Koegelwieck* en in het Ijsbaantje van Hoorn*; ze komt daar voor in vegetaties die behoren tot de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid, in andere gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse en in de soortenarme vegetaties met Gewone/Slanke waterbies. Volgens gegevens van het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen komt Egelboterbloem in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden voor bij een pH(KCl) van 5,3-6,2 in de toplaag van de bodem (optimaal bij pH 5,6-5,8). In Nederland is de soort voornamelijk aanwezig in oppervlaktewater met een pH van > 5,0 en een alkaliteit van < 3,0 meq/l (Arts et al., 1990). De soort verdwijnt bij een verzuring van vennen langzaam; ze verdraagt tijdelijk een pH van < 5,0 (Arts et al., 1990).

12. Grote kattestaart: wijst hier op zeer natte tot natte, mesotrofe tot zwak eutrofe omstandigheden. De soort wordt bevorderd door plaggen. De soort is aangetroffen in het Griltjesplak*, in het Ijsbaantje van Hoorn* en in de Koegelwieck*; ze komt daar voor in vertegenwoordigers van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid (in de Koegelwieck* constant), in de Associatie van Veelstengelige waterbies of de RG Knolrus/Veenmos [Oeverkruid-klasse] (af en toe) en ook in de soortenarme vegetaties met Gewone/Slanke waterbies. ZIE OOK TAB. 6.5 N.21.

13. Watermunt: wijst hier op zeer natte tot natte, basische tot zwak zure en mesotrofe tot zwak eutrofe omstandigheden. Optimaal komt de soort voor op relatief droge, relatief eutrofe, standplaatsen. Ze neemt snel toe bij verdroging waarbij de bodem 's zomers droog gaat vallen en wordt bevorderd door plaggen. In het Griltjesplak* kwam de soort voor in vertegenwoordigers van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid, in de Associatie van Veelstengelige waterbies en in de soortenarme vegetaties met Gewone/Slanke waterbies. In de Koegelwieck* werd de soort constant aangetroffen op standplaatsen van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. ZIE OOK TAB. 6.5 N.20.

14. Moeraswalstro: wijst hier op zeer natte tot natte, basische tot zwak zure en mesotrofe tot zwak eutrofe omstandigheden. In het Griltjesplak* was de soort aanwezig in diverse gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse. In de Koegelwieck* groeide de soort in vegetaties die behoorden tot de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. ZIE OOK TAB. 6.5 N.27.

15. Fioringras: groeit hier op zeer natte tot natte standplaatsen. Optimaal voorkomen wijst op relatief gezien: basische/eutrofe/droge standplaatsen die relatief kort geïnundeerd worden. De soort gaat snel achteruit bij vernatting waarbij de inundatieduur gaat toenemen, en gaat snel vooruit bij verdroging waarbij de inundatieduur afneemt. Ze neemt toe bij eutrofiëring. In het Griltjesplak* kwam de soort binnen diverse gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse voor. In de Koegelwieck* en het Ijsbaantje van Hoorn* werd ze vaak aangetroffen in gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse. ZIE OOK TAB. 6.5 N.23.

16. Dwergzegge: duidt hier op zeer natte tot natte omstandigheden. Optimale groei van de soort wijst op relatief basische/droge standplaatsen die relatief kort geïnundeerd worden. Bij afname van de inundatieduur als gevolg van verdroging neemt ze snel toe of kan ze verschijnen, bij een toename van de inundatieduur als gevolg van vernatting neemt ze af of verdwijnt ze. Bij eutrofiëring neemt ze ook af. De soort wordt bevorderd door plaggen.

ZIE OOK TAB. 6.5 N.17.

In het Grltjesplak* groeide de soort vooral in vertegenwoordigers van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. In de Koegelwieck* en het Ijsbaantje van Hoorn* werd de soort regelmatig aangetroffen in gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse. In een tot de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid behorende vegetatie in het Kapenglop op Schiermonnikoog verscheen de soort bij verdroging en verdween ze bij vernatting (Grootjans et al., 1988).

17. Duinrus s.s.: wijst hier op relatief droge omstandigheden. Optimale groei wijst op neutrale tot zwak zure, mesotrofe omstandigheden. De soort wordt bevorderd door plaggen.

In de Koegelwieck* groeide de soort in een vegetatie van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. ZIE OOK TAB. 6.5 N.1.

18. Draadgentiaan: duidt hier op relatief droge omstandigheden waarbij slechts gedurende korte tijd inundatie optreedt. In droge jaren waarin de standplaats voor langere tijd droogvalt, kan de soort verschijnen (en tijdelijk de Draadgentiaan-associatie aanwezig zijn). De soort verdwijnt bij verzuring en bij eutrofiëring en kan verschijnen op plekken waar plaggen is toegepast of op plekken met tred.

In het Ijsbaantje van Hoorn* verscheen de soort in een gemeenschap van de Oever-



Duinrus s.s. in proefvlak

kruid-klasse in droge jaren, waarin de valleibodem in de zomer droogviel, op betreden plekken. ZIE OOK TAB. 6.2 N.2.

19. Dwergrus: wijst hier op zwak zure tot mogelijk neutrale en relatief droge standplaatsen die relatief kort geïnundeerd worden. De soort verschijnt in deze gemeenschappen alleen in droge jaren en duidt dan op een successie naar de Draadgentiaan-associatie. De soort verdwijnt bij eutrofiëring en vermoedelijk tevens bij verzuring, en wordt bevorderd door plaggen en tred.

In het Ijsbaantje van Hoorn* verscheen de soort vroeger in gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse in droge jaren. Op plekken waar recentelijk plaggen is toegepast, is ze niet opnieuw verschenen, waarschijnlijk omdat het gebied is verzuurd.

20. Riet: kan hier in geringe mate aanwezig zijn. Optimaal voorkomen van de soort duidt hier op relatief eutrofe en pH-neutrale omstandigheden. Deze soort kan door middel van bovengrondse uitlopers vanaf de zijkant open vegetaties binnendringen. Eenmaal gevestigd, handhaaft Riet zich lang wegens het uitgebreide wortelstelsel.

Op den duur kan Riet gaan domineren als gevolg van een eutrofiëring door mineralisatie van organisch materiaal. Daarbij treedt een ontwikkeling op in de richting van de RG Riet [Riet-klasse].

Volgens gegevens van het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen komt de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden voor bij een pH(H₂O) van 5,5 tot 7,8 (in de toplaag van de bodem) en optimaal bij een pH van 6,5-7,2.

21. Ruwe bies: de soort duidt hier op relatief natte/basische/eutrofe omstandigheden. De soort kan verschijnen als gevolg van een eutrofiëring door mineralisatie van organisch materiaal. Daarbij treedt een ontwikkeling op in de richting van de Riet-klasse zoals waargenomen in het Griltjesplak*.

In een vegetatie behorend tot de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid in het Kapenglop op Schiermonnikoog verdween de soort bij verdroging en verscheen ze bij vernatting. Waarschijnlijk kan deze plant vanuit de wortels opnieuw uitgroeien wanneer na een droogteperiode de bodem weer vernat (Grootjans et al., 1988).

22. Grote egelskop s.l.: de soort is hier aanwezig bij relatief natte/basische/eutrofe omstandigheden. Ze kan verschijnen bij eutrofiëring door mineralisatie van organisch materiaal, en er treedt dan een ontwikkeling op in de richting van de Riet-klasse.

Referentielocatie is het Griltjesplak*, waar de soort in diverse gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse verscheen bij ophoping van organisch materiaal.

23. Grote lisdodde: duidt hier op relatief natte/eutrofe omstandigheden. De soort kan verschijnen bij eutrofiëring door mineralisatie van organisch materiaal, en er treedt dan een ontwikkeling op in de richting van de Riet-klasse.

Referentielocatie is het Griltjesplak*, waar de soort in diverse gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse verscheen bij ophoping van organisch materiaal.

24. Drienervige zegge: hoge presentie en/of hoge bedekking van de soort wijst hier op relatief zure omstandigheden. De soort neemt toe in bedekking bij verzuring en/of bij verdroging. Er ontwikkelt zich dan een vegetatie die behoort tot de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge.

In het Griltjesplak*, in de Koegelwiek* en in het Ijsbaantje van Hoorn* komt de soort voor in diverse gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse. In het Ijsbaantje van Hoorn* is de soort toegenomen in bedekking. ZIE OOK TAB. 6.5 N.29.

25. Wateraardbei: wijst hier op zeer natte tot natte, neutrale tot matig zure omstandigheden. Optimaal groeit ze op relatief zure standplaatsen. Het verschijnen van de soort wijst op verzuring.

In het Griltjesplak* kwam de soort vooral voor in soortenarme vegetaties met Gewone/Slanke waterbies en in vertegenwoordigers van de Associatie van Veelstengelige waterbies. In het Ijsbaantje van Hoorn* kwam de soort af en toe voor in vegetaties behorende tot de RG Knolrus/Veenmos [Oeverkruid-klasse]. ZIE OOK TAB. 6.4 N.3.

26. Knolrus s.l.: duidt hier op zeer natte tot natte omstandigheden. Optimaal komt de soort voor op relatief zure standplaatsen. Ze neemt toe bij een verzuring en lichte eutrofiëring (met een toename van

het gehalte aan NH_4). Dan kan zich een vegetatie ontwikkelen die behoort tot de RG Knolrus/Veenmos [Oeverkruid-klasse]. Ze neemt ook toe wanneer een valleibodem in droge zomers langdurig droogvalt. De soort kwam voor in diverse gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse in het Griltjesplak* (af en toe) en in het Ijsbaantje van Hoorn* (soms met een hoge bedekking). Schoof-Van Pelt (1973) trof de soort binnen gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse meestal aan in oppervlaktewater met een pH van < 6 , een EGV van $< 140 \mu\text{S}/\text{cm}$, een gehalte van $< 5 \text{ mg}/\text{l}$ aan Ca en van $< 20 \text{ mg}/\text{l}$ aan Cl. Ze vond de soort ook wel bij hogere pH's en hogere concentraties aan Ca en Cl. Voor standplaatsen van Knolrus s.l. in vennen vermeldt Arts (1990) een pH van het water van < 6 en een alkaliteit van $< 1 \text{ meq HCO}_3/\text{l}$. In zuur water dat rijk is aan CO_2 en NH_4 gaat de soort overheersen (Roelofs et al., 1984). In venwater kunnen hoge concentraties van NH_4 en (tijdelijk) van CO_2 optreden bij verzuring en eutrofiëring onder invloed van atmosferische depositie.

27. Groot veenmos: wijst hier op relatief zure omstandigheden. Het verschijnen van de soort wijst op verzuring, en het verdwijnen op eutrofiëring (toename van N en P). In het Ijsbaantje van Hoorn* groeide de soort in de RG Knolrus/Veenmos [Oeverkruid-klasse]. Plaatselijk kwam het mos hier met een hoge bedekking voor. In vennen is Groot veenmos aangetroffen in water met een pH 3,5-6,0 en een alkaliteit van $< 0,1 \text{ meq HCO}_3/\text{l}$ (Arts, 1990; Aggenbach et al., 1990; Barkman, 1992). Het mos verschijnt hier in gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse bij verzuring.

28. Veelstengelige waterbies: duidt hier op relatief zure en relatief droge omstandigheden waarbij slechts gedurende korte tijd inundatie optreedt. De plant neemt toe in droge jaren wanneer de standplaats's zomers droogvalt. Ze kan bij verzuring verschijnen en duidt dan op een ontwikkeling naar een gemeenschap die behoort tot de Associatie van Veelstengelige waterbies of tot de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge.

In het Griltjesplak* groeide de soort vooral in vertegenwoordigers van de Associatie van Veelstengelige waterbies. De soort is aanwezig op standplaatsen die periodiek worden overstroomd, maar ze verdraagt geen inundaties van meer dan 30 cm boven het maaiveld (Schoof-Van Pelt, 1973; De Haan, 1992; Eisses, 1997). Ze wordt meestal aangetroffen in oppervlaktewater met een laag gehalte aan Cl en Ca en een laag EGV (Schoof-Van Pelt, 1973). In vennen komt Veelstengelige waterbies voor bij een alkaliteit van $< 2,0 \text{ meq}/\text{l}$ in het water (Allebes & Thissen, 1979; Cortenaar & Driessen, 1984). De soort kan verschijnen wanneer als gevolg van verzuring de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid geleidelijk overgaat in de Associatie van Veelstengelige waterbies of de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge (Schaminée et al., 1995b, Westhoff & Van Oosten, 1991).

29. Wilde gagel: geeft hier relatief droge/zure omstandigheden aan. Onder relatief zure omstandigheden neemt de soort toe bij afwezigheid van beheer. In het Griltjesplak* kwam de soort voor in de soortenarme vegetaties met Gewone/Slanke waterbies en in vegetaties die behoren tot de Associatie van Veelstengelige waterbies.

Draadgentiaan-associatie en Associatie van Strandduizend- guldenkruid & Krielparnassia

1. Dwergglas: wijst binnen deze groep van vegetatietypen op relatief natte, neutrale of zwak zure en mesotrofe omstandigheden. De soort neemt af bij verzuring, verdwijnt bij eutrofiëring en verdwijnt tevens vermoedelijk bij verdroging. De soort wordt bevorderd door plaggen.

In de referentielocatie het IJsbantje van Hoorn* kwam de soort voor in vertegenwoordigers van de Draadgentiaan-associatie. Hier is ze vermoedelijk afgenomen als gevolg van verzuring van de standplaats. Volgens Daring (1973) komt deze soort alleen voor bij een pH van < 6,5 en ontbreekt ze in kalkrijke duinen. Op Schouwen is de soort aanwezig op standplaatsen met een pH-bereik van 6 tot 7 (Beijersbergen, 1991). Op Terschelling werd de soort binnen gemeenschappen van het (toen nog ruim opgevatte) Dwergbiezen-verbond aangetroffen bij een bodem-pH van 5,4-7,0 en ontbreekt ze op plaatsen met relatief hoge gehalten aan Cl (Oostermeijer, 1987). Kapteyn (1988) vond de soort in valleien op Terschelling en langs de Hollandse kust binnen gemeenschappen van het Dwergbiezen-verbond bij een bodem-pH van 5,0-7,0 (optimaal groeiend bij pH 6,0-6,5).

2. Draadgentiaan: duidt hier op natte tot matig natte, neutrale tot zwak zure (?) en mesotrofe omstandigheden. De soort verdwijnt bij verzuring en tevens bij eutrofiëring, en ze wordt bevorderd door plaggen en tred.

In het IJsbantje van Hoorn* kwam de soort vroeger voor in vertegenwoordigers van de Draadgentiaan-associatie. Op plekken waar recentelijk plaggen is toegepast, is ze niet opnieuw verschenen, waarschijnlijk omdat het gebied is verzuurd. Op Terschelling is de soort aangetroffen bij een bodem-pH van 5,5-6,7 en ontbreekt ze op plaatsen met relatief hoge gehalten aan Cl (Oostermeijer, 1987). In heideslenken is Draadgentiaan gebonden aan een inundatieduur van 15-45 % per jaar en een sterke fluctuatie van de waterstand (seriedeel 'vennen', De Haan, 1992). Op de standplaatsen van deze soort zakt de waterstand in de zomer niet dieper dan 8-10 dm onder het maaiveld weg. De soort is eenjarig en de standplaats kan in natte of droge jaren - van hoog naar laag of omgekeerd - in de valleien verschuiven (Eysink & De Bruin, 1994).

3. Dwerggrus: duidt hier op relatief natte, zwak zure tot mogelijk neutrale en mesotrofe omstandigheden. De plant verdwijnt bij eutrofiëring en vermoedelijk tevens bij verzuring, en ze wordt bevorderd door plaggen of tred.

In het IJsbantje van Hoorn* kwam de soort vroeger voor in vegetaties die behoorden tot de Draadgentiaan-associatie. Daar is ze niet teruggekeerd op plekken waar recentelijk plaggen is toegepast, waarschijnlijk omdat het gebied te zeer is verzuurd. Ab Grootjans deelt mee dat de soort in vrijwel alle andere geplagde duinvalleien algemeen optreedt.

4. Moerasdroogbloem: geeft hier relatief natte omstandigheden aan. De soort verdwijnt bij verzuring en wordt bevorderd door plaggen.

Referentielocatie is het Ijsbaantje van Hoorn* waar de soort is aangetroffen in vegetaties die behoorden tot de Draadgentiaan-associatie. In vensystemen komt ze zowel in relatief voedselarme als in geëutrofiëerde situaties voor (Weeda et al., 1991).

5. Dwergbloem: komt hier voor onder neutrale tot zwak zure, mesotrofe en relatief droge omstandigheden op standplaatsen die niet of relatief kort geïnuundeerd worden. De soort verdwijnt bij eutrofiëring en vermoedelijk ook bij verzuring, en ze wordt bevorderd door plaggen of tred. De soort werd aangetroffen in de Koegelwieck* in de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia en in het Ijsbaantje van Hoorn* in de Draadgentiaan-associatie. In het Ijsbaantje van Hoorn* verdween de soort vermoedelijk door verzuring van het gebied. Op Terschelling was de soort in vegetaties van het Dwergbiezen-verbond aanwezig bij een bodem-pH van 5,4-7,0 en ze ontbrak bij relatief hoge gehalten aan Cl (Oostermeijer, 1987). Kapteyn (1988) vermeld voor de soort in valleien op Terschelling en langs de Hollandse kust binnen het Dwergbiezen-verbond een bodem-pH > 6,0.

6. Parnassia: geeft hier relatief basische en mesotrofe standplaatsen aan die niet of relatief kort geïnuundeerd worden. De soort is binnen de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia gevoelig voor variatie in het neerslagoverschot en - in brakke situaties - gevoelig voor variatie in het zoutgehalte. In droge jaren (en bij een dan eventuele hoge saliniteit), verdwijnt ze snel. Ze verdwijnt ook bij eutrofiëring.



Parnassia (en Gewone waternavel en Kruipwilg)

In de Koegelwieck* werd de soort aangetroffen in een vegetatie behorende tot de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia. Wanneer op een droog jaar, waarin de soort niet is opgekomen, een nat jaar volgt, kan ze weer vanuit het wortelstelsel uitschieten (Van Tooren et al., 1983).

7. Sierlijke vetmuur: wijst hier op relatief basische en mesotrofe standplaatsen die niet of relatief kort geïnuundeerd worden. De soort verdwijnt snel bij vernatting (natte jaren) waarbij de inundatieduur gaat toenemen. Ze verdwijnt bij eutrofiëring en wordt bevorderd door plaggen. In de Koegelwieck* werd de soort aangetroffen in een tot de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia behorende vegetatie. Sierlijke vetmuur wortelt zeer ondiep in een waterverzadigde bodem, en de plant sterft af bij inundaties van 6-12 weken (Schat & Van Beckhoven, 1991). In de Kroon's Polders op Vlieland ontbrak de soort in extreem natte situaties waarbij langdurige inundaties plaatsvonden (De Vries, 1961).

8. Waterpunge: wijst hier op natte tot matig natte, relatief basische en mesotrofe omstandigheden. Optimaal groeit de soort onder relatief natte omstandigheden waarbij relatief langdurige inundaties optreden. Ze neemt vermoedelijk af bij verdroging en verdwijnt bij verzuring of bij eutrofiëring. De soort wordt bevorderd door plaggen. In de Koegelwieck* groeide de soort o.a. in een gemeenschap die behoorde tot de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia. Optimaal kwam de soort daar voor op relatief natte standplaatsen van gemeenschappen van de Oeverkruidklasse. ZIE OOK TAB. 6.1 N.6.

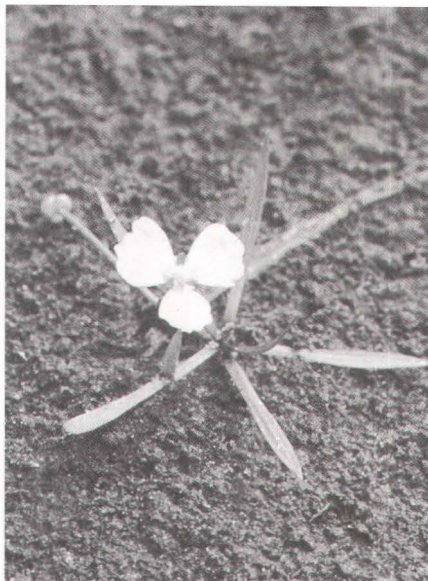
9. Stijve moerasweegbree: duidt hier op relatief natte standplaatsen die relatief langdurig geïnundeerd worden en op relatief basische en mesotrofe omstandigheden. De soort verdwijnt bij verzuring, bij eutrofiëring en vermoedelijk tevens bij verdroging. Ze wordt bevorderd door plaggen. In het IJsbantje van Hoorn* kwam de soort af en toe voor in een vegetatie die behoorde tot de Draadgentiaan-associatie. ZIE OOK TAB. 6.1 N.7.

10. Oeverkruid: wijst hier op mesotrofe en relatief natte standplaatsen die relatief langdurig geïnundeerd worden. Ten aanzien van de zuurgraad is de soort indifferent. Ze verdwijnt bij eutrofiëring en vermoedelijk bij verdroging. Plaggen bevordert de soort. In het IJsbantje van Hoorn* kwam de soort voor in een vertegenwoordiger van de Draadgentiaan-associatie (Subassociatie *-juncetosum*). ZIE OOK TAB. 6.1 N.3.

11. Gewone/Slanke waterbies: duidt hier op natte tot matig natte omstandigheden en is indifferent ten aanzien van de zuurgraad. Bij een hoge bedekking wijst de plant op relatief natte omstandigheden met een relatief lange inundatieduur. Ze wordt bevorderd door plaggen. In het IJsbantje van Hoorn* groeide de plant in een tot de Draadgentiaan-associatie behorende vegetatie. ZIE OOK TAB. 6.1 N.4.

12. Waterpostelein: wijst hier op relatief natte omstandigheden. Optimaal werd de soort aangetroffen op natte standplaatsen die relatief langdurig geïnundeerd worden. Ze ontbreekt op de meest zure standplaatsen. Ze verdwijnt bij verzuring en wordt bevorderd door plaggen. In het IJsbantje van Hoorn* groeide de soort vroeger in een tot de Draadgentiaan-associatie behorende vegetatie. Ze ging hier achteruit, waarschijnlijk als gevolg van een verzuring van het gebied. Op Terschelling werd de soort in gemeenschappen van het Dwergbiezen-verbond aangetroffen bij een bodem-pH van 5,5-6,4 (Oostermeijer, 1987). In wateren in Nederland komt de soort voornamelijk voor bij een pH 5,0-8,0 en een alkaliteit van 0 tot 2,0 meq/l van het oppervlaktewater (Arts et al., 1990). In vennen die verzuren en eutrofiëren door atmosferische depositie verdwijnt de soort langzaam (Arts et al., 1990).

13. Egelboterbloem: wijst hier op relatief natte omstandigheden. Voor optimale groei eist ze basische tot zwak zure standplaatsen. In het IJsbantje van Hoorn* is de soort aangetroffen in een vegetatie die behoorde tot de Draadgentiaan-associatie. ZIE OOK TAB. 6.1 N.11.



Stijve moerasweegbree op geplagde plek

14. Grote kattestaart: wijst hier op relatief natte omstandigheden en wordt bevorderd door plaggen.

In het Ijsbaantje van Hoorn* kwam de soort voor in een vertegenwoordiger van de Draadgentiaan-associatie (*Subassociatie -juncetosum*). ZIE OOK TAB. 6.5 N.21.

15. Watermunt: duidt hier op basische tot zwak zure omstandigheden. De soort wordt bevorderd door plaggen.

In het Ijsbaantje van Hoorn* groeide ze in de Draadgentiaan-associatie. ZIE OOK TAB. 6.5 N.20.

16. Duinrus s.s.: duidt hier op relatief natte omstandigheden. Ze vestigt zich - op kale bodem - alleen onder relatief basische omstandigheden. De soort is gevoelig voor variatie in het neerslagoverschot en - in brakke situaties (op standplaatsen van de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia) - gevoelig voor variatie in het zoutgehalte. In droge jaren en bij een hoge saliniteit verdwijnt ze snel. De soort wordt bevorderd door plaggen.

In het Ijsbaantje van Hoorn* kwam ze voor op een - waarschijnlijk enigszins gebufferde - standplaats van de Draadgentiaan-associatie. Wanneer op een droog jaar, waarin de soort niet is opgekomen, een nat jaar volgt, kan ze weer vanuit het wortelstelsel uitschieten (Van Tooren et al., 1983). ZIE OOK TAB. 6.5 N.1.

17. Dwergzegge: optimale groei van deze soort wijst hier op relatief droge/basische en mesotrofe standplaatsen. De soort neemt af bij eutrofiëring en wordt bevorderd door plaggen.

De soort werd in de Koegelwieck* aangetroffen in vertegenwoordigers van de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia en in het Ijsbaantje van Hoorn* in vegetaties behorend tot de Draadgentiaan-associatie. ZIE OOK TAB. 6.5 N.17.

18. Drienervige zegge: optimale groei wijst hier op relatief zure en relatief natte standplaatsen die relatief langdurig worden geïnundeerd en stagnatie van regenwater vertonen. Ze neemt toe bij verzuring, en geeft dan een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge aan.

In het Ijsbaantje van Hoorn* kwam de soort op een standplaats van de Draadgentiaan-associatie voor. ZIE OOK TAB. 6.5 N.29.

19. Knolrus s.l.: duidt hier op relatief natte, neutrale tot matig zure standplaatsen en, als ze optimaal aanwezig is, op relatief zure standplaatsen. Ze neemt toe bij verzuring en eutrofiëring (waarbij het gehalte aan NH_4 relatief hoog wordt). In het Ijsbaantje van Hoorn* kwam de soort voor in een vertegenwoordiger van de Draadgentiaan-associatie. In dit gebied groeide de soort optimaal op relatief zure geplagde plekken. ZIE OOK TAB. 6.1 N.26.

Rompgemeenschap van Riet [Riet-klasse] en Associatie van Waterscheerling en Hoge cyperzegge

1. Hoge cyperzegge: wijst binnen deze groep van vegetatietypen op relatief natte/basische/voedselarme omstandigheden. In de referentielocatie het Griltjesplak* werd de soort regelmatig aangetroffen op zeer natte standplaatsen van de Associatie van Waterscheerling en Hoge cyperzegge waar buffering plaatsvindt door toestroming van basenrijk grondwater.

2. Holpijp: komt hier optimaal voor op relatief natte/basische/voedselarme standplaatsen.

In het Griltjesplak* werd de soort regelmatig aangetroffen op zeer natte standplaatsen van de Associatie van Waterscheerling en Hoge cyperzegge, waar buffering plaatsvindt door toestroming van basenrijk grondwater. Ook in de Moksloot op Texel werd de soort aangetroffen op standplaatsen met kwel van basenrijk grondwater (Hartog et al., 1991).

3. Grote egelskop s.l. en 4. Grote boterbloem: geven hier relatief natte en relatief basische omstandigheden aan.

In het Griltjesplak* kwamen beide soorten voor op zeer natte standplaatsen waar buffering plaatsvindt door toestroming van basenrijk grondwater. In de Moksloot op Texel werd Grote boterbloem ook aangetroffen op standplaatsen met kwel van basenrijk grondwater (Hartog et al., 1991).

5. Grote waterweegbree: wijst hier op relatief natte/basische/eutrofe omstandigheden.

In het Griltjesplak* kwam de soort voor op een zeer natte standplaats die gebufferd wordt door toestroming van basenrijk grondwater.

6. Waterdrieblad en 7. Ronde zegge: wijzen hier op relatief natte/basische/voedselarme omstandigheden.

In het Griltjesplak* werden de soorten aangetroffen op een zeer natte standplaats van de Associatie van Waterscheerling en Hoge cyperzegge waar buffering plaatsvindt door toestroming van basenrijk grondwater. Waterdrieblad werd ook in de Moksloot op Texel aangetroffen op standplaatsen met kwel van basenrijk grondwater (Hartog et al., 1991). Ronde zegge komt vooral in laagveenmoerassen voor.

8. Ongelijkbladig fonteinkruid: wijst hier op relatief natte/voedselarme en basische tot zwak zure omstandigheden.

In het Griltjesplak* werd de soort aangetroffen op een zeer natte, relatief basenrijke standplaats van de Associatie van Waterscheerling en Hoge cyperzegge. De hoge basenrijkdom van de standplaats wordt daar mogelijk veroorzaakt door toestroming van basenrijk grondwater. ZIE OOK

TAB. 6.1 N.1.

9. Loos blaasjeskruid: wijst hier op relatief natte/voedselarme omstandigheden. In het Griltjesplak* werd de soort aangetroffen op een zeer natte standplaats van de Associatie van Waterscheerling en Hoge cyperzegge, waar buffering plaatsvindt door toestroming van basenrijk grondwater. Voor het binnenland van Nederland wordt voor de soort echter aanwezigheid vermeld in oppervlaktewater van een pH van 3,5-8,5 en met een alkaliteit van < 3,5 meq/l (Arts et al., 1990).

10. Wateraardbei: wijst hier op relatief zure omstandigheden door stagnatie van regenwater. De soort neemt toe bij verzuring en duidt dan op een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Driernervige zegge & Zwarte zegge.

In het Griltjesplak* nam de bedekking van de soort toe in vertegenwoordigers van de Associatie van Waterscheerling en Hoge cyperzegge als gevolg van een verzuring van het gebied. ZIE OOK TAB. 6.4 N.3.

11. Wilde gagele: wijst hier op relatief droge/zure/voedselarme omstandigheden en stagnatie van regenwater. De soort neemt toe bij verzuring en geeft (bij maai-beheer) dan waarschijnlijk een ontwikkeling aan in de richting van de Associatie van Driernervige zegge & Zwarte zegge. In het Griltjesplak* nam de soort toe in vertegenwoordigers van de Associatie van Waterscheerling en Hoge cyperzegge als gevolg van een verzuring van het gebied.

Associatie van Driernervige zegge & Zwarte zegge

1. Grote veenbes: binnen de Associatie van Driernervige zegge & Zwarte zegge duidt een hoge bedekking van deze soort op relatief zure omstandigheden en een natte tot matig natte standplaats (die niet of kort tot matig langdurig geïnundeerd wordt).

In de referentielocatie het Griltjesplak* groeide de soort binnen deze gemeenschap met een hoge bedekking op matig natte standplaatsen en kwam ze met hoge presentie voor op relatief droge standplaatsen.

ZIE OOK TAB. 6.7 N.3.

2. Kruipwilg: een hoge bedekking duidt hier op relatief droge/zure omstandigheden en wijst ook op een oude fase van de gemeenschap.

Referentielocatie is het Griltjesplak*. Daar bereikte de soort een hoge bedekking op matig natte en relatief zure standplaatsen van de associatie, en het ging daarbij om relatief droge standplaatsen die niet worden geïnundeerd. Volgens gegevens van het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen komt de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden voor bij een pH(H₂O) van 4,7 tot 7,8 (in de toplaag van de bodem), en groeit ze optimaal bij een relatief lage pH.

3. Wateraardbei: Een hoge bedekking duidt hier op relatief natte omstandigheden. De soort neemt vermoedelijk toe bij vernatting.

In het Griltjesplak* bereikte de soort een hoge bedekking op standplaatsen van de Associatie van Driernervige zegge & Zwarte

zegge. Volgens gegevens van het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen komt de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden voor bij een pH(H₂O) van 4,7 tot 6,2 (in de toplaag van de bodem), en groeit ze optimaal bij een relatief lage pH.

4. Riet: Een hoge bedekking duidt hier op relatief natte/basische/voedselrijke omstandigheden. Bij vernatting, bij alkalisering of bij eutrofiëring neemt de soort toe. In het Grltjesplak* bereikte de soort op standplaatsen van deze gemeenschap een vrij hoge bedekking. In verzuurde valleien die door kustaangroei vernatten en daardoor sterker onder de invloed van basenrijk grondwater komen te staan, kan de soort in deze gemeenschap in bedekking toenemen (Westhoff & Van Oosten, 1991).

ZIE OOK TAB. 6.1 N.20.

5. Duizendknoopfonteinkruid: wijst hier altijd op zeer natte tot natte omstandigheden. Een hoge presentie van de soort indiceert zeer natte standplaatsen die langdurig worden geïnundeerd. Ze neemt vermoedelijk af bij verdroging.

In het Grltjesplak* was de soort binnen deze gemeenschap optimaal aanwezig op de meest natte standplaatsen. ZIE OOK

TAB. 6.1 N.5.

6. Moeraskartelblad: wijst hier op relatief basische omstandigheden. De soort moet zich hebben gevestigd in een tot de Knopbies-associatie behorende vegetatie die vooraf ging aan de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. De soort neemt af bij verdroging en verdwijnt bij verzuuring.

In het Grltjesplak* groeide de soort op een zeer natte standplaats van een jonge fase van de gemeenschap. ZIE OOK TAB. 6.5 N.28.

7. Egelboterbloem: wijst hier op relatief basische omstandigheden; de soort neemt af bij verzuring.

In het Grltjesplak* kwam ze constant voor in een jonge fase van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge en af en toe in een oudere fase. ZIE OOK TAB. 6.1 N.11.

8. Moerasbasterdwederik: wijst hier op relatief basische omstandigheden. Referentielocatie is het Grltjesplak*.

9. Duinriet: wijst hier op relatief droge omstandigheden. De plant kan bij verdroging en/of bij eutrofiëring verschijnen; ze verdwijnt bij vernatting.

In het Grltjesplak* verscheen de soort in een droge periode op standplaatsen van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. In de zomer zakte de waterstand er diep weg, en de als gevolg van verdroging optredende mineralisatie veroorzaakte een lichte eutrofiëring van de standplaats. Voor de Moksloot op Texel is vermeld, dat de soort er voorkomt op relatief droge standplaatsen van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge (Hartog et al., 1991). In het Kapenglop op Schiermonnikoog verdween de soort bij vernatting van een deel van de standplaatsen (Grootjans et al., 1988). ZIE OOK TAB. 6.6 N.2.



Knopbies

10. Zilver schoon: wijst hier op relatief droge omstandigheden. Ze verdwijnt bij vernatting.

In het Griltjesplak* nam de soort binnen deze gemeenschap relatief droge standplaatsen in (matig nat en niet geïnundeerd). In het Kapenglop op Schiermonnikoog verdween de soort bij vernatting (Grootjans et al, 1988). Volgens gegevens van het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen komt de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden voor bij een pH(H₂O) van 5,0 tot 7,5 (in de toplaag van de bodem) en groeit ze optimaal bij een pH 5,8 tot 6,4.

11. Knopbies: wijst hier op relatief basische/droge standplaatsen die relatief kort geïnundeerd worden. De soort kan zich in de hier besproken zeggenvetaties niet vestigen, maar er wel groeien als overblijfsel van de Knopbies-associatie die in de successie aan de zeggengemeenschap voorafgaat. Bij verzuring kan de soort zich binnen de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge lang handhaven, tenzij gelijktijdig plaatsvindende vernatting optreedt; dan verdwijnt de soort snel.

In het Griltjesplak* heeft deze soort zich in een vertegenwoordiger van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge op een natte tot matig natte standplaats minstens 3 decennia kunnen handhaven. In het Kapenglop op Schiermonnikoog verdween de soort bij gelijktijdig plaatsvindende vernatting en verzuring (Grootjans et al, 1988). ZIE OOK TAB. 6.5 N.2.

12. Parnassia: wijst hier op relatief droge, relatief basische en mesotrofe omstandigheden. De soort is hier een overblijfsel van de Knopbies-associatie die in de successie aan de zeggengemeenschap voorafgaat. Ze verdwijnt bij vernatting, bij verzuring en/of bij eutrofiëring.

In het Griltjesplak* groeide de soort in een jonge fase van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge en ze verdween er door verzuring en vernatting van de standplaats. ZIE OOK TAB. 6.5 N.8.

13. Wilde gage! Een hoge bedekking wijst hier op relatief droge/zure omstandigheden. De soort neemt toe wanneer maai-beheer wordt stopgezet.

In het Griltjesplak* bereikte de soort een hoge bedekking op natte tot matig natte standplaatsen van de gemeenschap.

14. Gewone dophei: wijst hier op mesotrofe, relatief zure/droge (matig natte) standplaatsen die niet of kortdurend worden geïnundeerd. De soort verdwijnt bij eutrofiëring.

Referentielocatie is het Griltjesplak*. ZIE OOK TAB. 6.7 N.2.

Knopbies-associatie¹²⁴

1. *Duinrus s.s.*: wijst binnen de Knopbies-associatie op natte tot matig natte standplaatsen die relatief kort of niet geïnundeerd worden en op basische tot zwak zure omstandigheden. Met hoge presentie komt de soort voor op neutrale tot zwak zure, relatief voedselarme standplaatsen. De soort wordt tijdelijk bevorderd door plaggen (zie vervolg), maar de soort verschijnt niet wanneer verzuurde bodems worden afgeplagd.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwiek*. In het Griltjesplak* verdween de soort door vernatting en verzuring die gepaard gingen met een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienervege zegge & Zwarte zegge. Op standplaatsen in de Koegelwiek* komt ze vaak voor bij een $\text{pH}(\text{H}_2\text{O}) < 5,5$ (mondelinge mededeling E.J. Lammerts). Ze heeft zich daar gevestigd op kale bodems die door periodieke toestroming van baserijk grondwater werden gebufferd. In de Kroon's Polders op Vlieland groeide de soort optimaal op relatief droge plekken, ging ze achteruit bij sterke verdroging en ontbrak ze op plaatsen die langdurig werden geïnundeerd. (De Vries, 1961). Volgens gegevens van het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen komt de soort in de duinvaleien van de Nederlandse waddeneilanden voor bij een $\text{pH}(\text{H}_2\text{O})$ van 5,7 tot 7,6 -in de toplaag van de bodem- en groeit ze optimaal bij een pH van 6,0 tot 7,0. Daar waar de soort in

de zaadbank aanwezig is en de minerale bodem een pH van $>5,5$ heeft, wordt ze bevorderd door plaggen. Ze kan dan tijdelijk een hoge bedekking bereiken. Op den duur neemt de bedekking weer af, omdat concurrentie om licht de groei gaat beperken (Lammerts et al., 1999; mededeling E.J. Lammerts).

2. *Knopbies*: komt binnen de Knopbies-associatie optimaal en met een hoge bedekking voor op mesotrofe, relatief basische en relatief droge (matig natte tot vochtige) standplaatsen die niet of kort worden geïnundeerd. De soort groeit optimaal onder gebufferde omstandigheden (als gevolg van overstroming met brak water en/of sterke kwel van baserijk grondwater, kalk in de bodem of overstuiving met kalkrijk of kalkhoudend zand, zie onder). Ze neemt af bij vernatting, bij verzuring en vooral bij een verzuring die samengaat met vernatting, waarbij langdurige inundaties gaan optreden. Ook bij verdroging neemt de soort af. Uit de locatiestudies blijkt, dat de soort zich bij verandering van de standplaatsomstandigheden (bij verzuring en verdroging) nog lang (tot meerdere decennia) kan handhaven, wanneer een maai-beheer wordt toegepast (zie ook vervolg). Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwiek*. In het Griltjesplak* nam de soort in bedekking af door verzuring en vernatting die gepaard ging met een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienervege zegge & Zwarte zegge. Ook in het Kapenglop op Schiermonnikoog nam ze door een verzuring en vernatting sterk af. In droge perioden nam de soort daar echter licht toe. Deze toename ging waarschijnlijk samen met een vergroting van de baserijkdom als gevolg van een capillaire opstijging van baserijk grondwater (Grootjans et al., 1988 en 1990). In de Koegelwiek* vestigde de soort zich na

¹²⁴ inclusief associatiefragmenten en overgangen naar AS van Drienervege zegge & Zwarte zegge

enkele jaren op afgeplagde plaatsen; de pH werd daar door periodieke toestroming van baserijk grondwater gebufferd. De soort nam hier in bedekking af onder invloed van verzuring en humusophoping, die gepaard ging met een ontwikkeling in de richting van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]. In de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden zijn voor de soort pH(H₂O)-waarden van 6,0 tot 7,8 in de toplaag van de bodem gemeten (gegevens Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen). Volgens Grootjans et al. (1995) groeit ze optimaal bij een pH(KCl) van > 7,0, op standplaatsen die gebufferd worden door kalk in de bodem, inundatie met brak water of sterke kwel van baserijk grondwater (Grootjans et al., 1995). Voor de standplaatsen van de soort binnen de Knopbies-associatie vermeldt Lammerts (mondelinge mededeling): Strandvlakte op Schiermonnikoog en Noordvaarder op Terschelling, pH 6,5-7,5 en een buffering door bodemkalk en periodieke overstroming met brak water; Vuurtorenvallei op Schiermonnikoog, pH ca. 6,5 met invloed van periodieke kwel; NAM-vallei op Ameland, pH 7,5-8,0 met overstuiving met kalkrijk of kalkhoudend zand vanuit zeereep; Kroon's Polders op Vlieland, pH ca. 7,5 onder invloed van sterke kwel en Kammosvlakke op Texel, pH 7,5-8,5, vermoedelijk onder invloed van sterke kwel (met veel secundaire kalkafzetting door neerslag van CaCO₃ dat door het grondwater is aangevoerd).

De vegetatie van Knopbies bestaat veelal (maar zeker niet altijd; mededeling Ab Grootjans) uit één cohort (= groep individuen die in hetzelfde jaar gekiemd zijn) en de vestiging van de soort is dan in sterke mate afhankelijk geweest van bepaalde tijdelijk optredende omstandigheden (Schat & Beckhoven, 1991). Ernst en

Van der Ham (1988) noemen als voorwaarden voor vestiging van de soort een weinig begroeide bodem, een waterstand van iets boven het maaiveld in het late voorjaar, en een fluctuatie van de waterstand van minder dan 1 m. Volwassen planten van Knopbies verdragen droogte beter dan jonge planten (Schat & Beckhoven, 1991). Uit proeven blijkt dat Duinriet onder relatief droge omstandigheden concurrentiekrachtiger is dan Knopbies (van Beckhoven, 1995).

3. Duindoorn: hoge presentie van de soort wijst hier op relatief droge (matig natte tot vochtige) omstandigheden. De standplaats is gebufferd, maar de soort is binnen deze gemeenschap indifferent ten aanzien van de zuurgraad. Ze verdwijnt bij vernatting. Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In het Griltjesplak* verdween de soort door een vernatting en verzuring die gepaard gingen met een ontwikkeling van de Associatie van Drienerveze zegge & Zwarte zegge. Het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen vermeldt voor de toplaag van de bodem van standplaatsen van de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden pH(H₂O)-waarden van 5,5 tot 7,5. Bij het uitblijven van een maaibeheer kan duindoorn struweelvorming inleiden (Schaminée et al., 1995).

4. Stijve ogentroost: komt hier optimaal voor op relatief droge (matig natte tot vochtige) standplaatsen. De soort groeit onder basische tot zwak zure condities. Ze verdwijnt bij een vernatting waarbij langdurige inundatie gaat optreden, neemt af of verdwijnt bij verzuring en verdwijnt tevens bij eutrofiëring. Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In het Griltjesplak* verdween de soort door vernatting en

verzuring die gepaard gingen met een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. In de Koegelwiek* nam de soort af door verzuring/verdroging/op- of overstuiving die gepaard ging met een ontwikkeling in de richting van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]. In de Kroon's Polders op Vlieland had ze een voorkeur voor relatief droge standplaatsen (De Vries, 1961). Op Schouwen bleek de soort te verdwijnen toen langdurige, tot in de zomer aanhoudende inundaties optraden (Beijersbergen, 1991).

5. Zeegroene zegge: komt hier met hoge presentie voor onder relatief droge (matig natte tot vochtige)/basische/voedselarme omstandigheden. De standplaats kan tegen verzuring zijn gebufferd door overstroming met brak water, door kalk in de bodem of door toestromend grondwater. De soort verdwijnt alleen bij het gelijktijdig optreden van vernatting en verzuring, waarbij zich vegetaties van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge gaan vormen (zoals in het Griltjesplak*). De soort wordt bevorderd door plagen.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwiek*. In de Koegelwiek* vestigde de soort zich op kale zandbodem; vermoedelijk werd daar de pH door periodieke toestroming van basenrijk grondwater gebufferd. Bij de hier later opgetreden verzuring waarbij geen vernatting plaatsvond (vóór 1957) verdween de soort niet. In het Kammosvlakkie op Texel groeit de soort optimaal (en met een hoge bedekking) op relatief droge kopjes (mededeling E.J. Lammerts). In het Kapenglop op Schiermonnikoog ging de soort sterk achteruit bij gelijktijdig optredende vernatting en verzuring die gepaard ging met de ontwikkeling van een vegetatie behorende tot de Associatie van Drienervige

zегge & Zwarte zegge (Grootjans et al., 1991). Het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen heeft op standplaatsen van de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden pH(H₂O)-waarden van 6,0 tot 7,8 in de top laag van de bodem gemeten. Experimenteel onderzoek wees uit dat de soort op een gedeeltelijk met water verzadigde bodem beter groeit dan op een geheel met water verzadigde (Jones & Etherington, 1971). De plant verschijnt vaak na plagen doordat ze kiemt vanuit een zaadbank in de bodem (mondelinge mededeling E.J. Lammerts, Bekker, 1998).

6. Moeraswespenorchis: wijst hier op basische tot zwak zure, en relatief droge standplaatsen die niet of kort worden geïnundeerd. De buffering kan samengaan met overstroming met brak water, met in de bodem aanwezige kalk, en/of toestroming van basenrijk grondwater. Bij een vernatting waarbij langdurige inundatie gaat optreden, verdwijnt de soort. Bij verzuring verdwijnt ze als deze verzuring gepaard gaat met vernatting. De soort wordt bevorderd door maaibeheer. Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwiek*. In het Griltjesplak* verdween de soort door vernatting en verzuring die gepaard gingen met een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. In de Koegelwiek* werd de soort optimaal aangetroffen in jonge vegetaties, op plaatsen waar de pH door periodieke toestroming van grondwater werd gebufferd. In het Kapenglop op Schiermonnikoog bleef de soort in droge perioden constant aanwezig, hetgeen verklaard kan worden als een gevolg van capillaire opstijging van basenrijk grondwater. Bij vernatting en verzuring van de standplaatsen nam de soort daar echter sterk af (Grootjans et al., 1988 en 1991).

Op Schouwen verdween de soort bij een vernatting waarbij langdurige inundatie (tot in de zomer) ging optreden. Ze nam er daarentegen toe bij een vernatting die niet gepaard ging met langdurige inundatie. De soort komt daar voor bij pH > 6 (Beijersbergen, 1991). In de Kroon's Polders op Vlieland had de soort een voorkeur voor terreinen met een humeuze bodemlaag (De Vries, 1961).

Het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen vermeldt dat de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal groeit bij een relatief hoge pH en dat ze aanwezig is bij pH(H₂O)-waarden van 5,4 tot 7,8 in de toplaag van de bodem.

7. Armbloemige waterbies: wijst hier op mesotrofe en tegen verzuring gebufferde omstandigheden. De soort neemt af bij verdroging, bij verzuring en/of bij eutrofiëring.

In de Vuurtorenvallei op Schiermonnikoog groeit de plant binnen de Knobbies-associatie op een kalkarme bodem die vermoedelijk gebufferd wordt door periodieke kwel. In de Noordvaarder op Terschelling en in de Mokslootvallei op Texel komt ze voor op relatief basische standplaatsen die periodiek met brak water worden overstroomd. De soort heeft zijn optimum op matig natte tot vochtige, relatief basische standplaatsen (mondelinge mededeling E.J. Lammerts).

8. Parnassia: wijst hier op mesotrofe, tegen verzuring gebufferde standplaatsen die niet of kort worden geïnundeerd. Optimaal groeit de soort op relatief droge/basische standplaatsen. Ze verdwijnt snel bij gelijktijdig optredende vernatting en verzuring, en eveneens bij een vernatting waarbij de inundatieduur gaat toenemen. Ze neemt af bij verzuring, verdwijnt bij eutrofiëring en

neemt toe bij maaibeheer. De standplaats kan in natte of droge jaren verschuiven van relatief laag- naar relatief hooggelegen plekken of omgekeerd.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In het Griltjesplak* verdween de soort door vernatting en verzuring die gepaard gingen met een ontwikkeling in de richting van Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. In de Koegelwieck* kwam de soort met hoge presentie voor op matig natte tot vochtige, neutrale standplaatsen, die door periodieke toestroming van baserijk grondwater werden gebufferd. De soort nam er af onder invloed van een verzuring/humusophoping/verdroging/op- of overstuiving; veranderingen die leidden tot een ontwikkeling van de vegetatie in de richting van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]. In de Kroon's Polders op Vlieland mede de plant extreem natte omstandigheden, nam ze af bij sterke vernatting en was ze ongevoelig voor verdroging (De Vries, 1961). In het Kapenglop op Schiermonnikoog ging de soort achteruit bij vernatting en verzuring (Grootjans et al., 1988). Op Schouwen verdween de soort bij inundaties die tot in de zomer voortduren en verscheen ze alleen bij pH > 6 (Beijersbergen, 1991). Experimenteel onderzoek wees uit dat Parnassia zich handhaaft bij inundaties van 6-12 weken en dat ze in waterverzadigde bodems zeer ondiep wortelt (Schat & Beckhoven, 1991). Ze verdraagt inundatie in de winter maar geen inundatie in de lente (Weeda et al., 1985). In de Moksloot op Texel wordt de soort bevorderd door maaibeheer (Hartog et al., 1991). De soort komt in natte jaren op hoger gelegen plaatsen voor dan in droge jaren (E.J. Lammerts).

9. Grote muggenorchis: duidt hier op mesotrofe standplaatsen waar de zuurgraad gebufferd is door kalk in de bodem en/of door toestroming van basenrijk grondwater (niet door invloed van brak water). De soort groeit in de Knopbies-vegetaties optimaal bij matig natte, neutrale omstandigheden en ze neemt af bij vernatting, bij verdroging, bij verzuring en bij eutrofiëring; ze wordt bevorderd door maaibeheer. Binnen de Knopbies-associatie heeft de soort haar optimum op matig natte, neutrale standplaatsen (mededeling E.J. Lammerts).

In de Kroon's Polders op Vlieland groeide de plant op kalkrijke, relatief natte standplaatsen waar een kleine fluctuatie van de grondwaterstand werd waargenomen. In de Vuurtorenvallei op Schiermonnikoog kwam ze voor op relatief droge gedeelten waar de pH vermoedelijk gebufferd wordt door periodieke kwel (mededeling E.J. Lammerts). Volgens Ab Grootjans gaat het hierbij om relatief hoge pH-waarden.

10. Geelhartje: wijst hier op basische tot zwak zure en mesotrofe standplaatsen. De soort ontbreekt op natte standplaatsen die relatief langdurig geïnundeerd worden. Ze neemt snel toe bij een verdroging van relatief natte standplaatsen en neemt vermoedelijk af bij een vernatting waarbij de inundatieduur gaat toenemen.

Referentielocatie is de Koegelwieck*. Daar vestigde zich de soort op standplaatsen die door periodieke toestroming van basenrijk grondwater gebufferd werden. In de Kroon's Polders op Vlieland vestigde de soort zich niet in extreem natte gedeelten en nam ze toe bij verdroging van relatief natte standplaatsen (De Vries, 1961). In het Kammosvlakke op Texel nam ze toe in droge jaren (mededeling E.J. Lammerts).

11. Groenknolorchis: wijst hier op tegen verzuring gebufferde, mesotrofe en natte tot matig natte standplaatsen die niet of kort worden geïnundeerd. Optimaal groeit de soort op relatief basische standplaatsen. Ze verdwijnt bij gelijktijdig plaatsvindende vernatting en verzuring, ze verdwijnt tevens bij eutrofiëring, en ze neemt af bij verdroging. De soort wordt bevorderd door maaibeheer.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In het Griltjesplak* verdween de soort door vernatting en verzuring die gepaard gingen met een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienerfve zegge & Zwarte zegge. In de Koegelwieck* werd de soort af en toe aangetroffen op een matig natte, neutrale, mesotrofe standplaats waarvan de pH door periodieke toestroming van basenrijk grondwater werd gebufferd. In de Kroon's Polders op Vlieland kwam de plant niet voor op plaatsen die langdurig werden geïnundeerd. De soort nam daar toe bij ontwatering van relatief natte gedeelten; nieuwe vestiging vond er alleen plaats op plekken waar zich een dunne humeuze bodemlaag gevormd had (De Vries, 1961). Op Schouwen vestigt de soort zich alleen bij $pH > 7$ (Beijersbergen, 1991). Volgens Grootjans et al. (1995) komt de plant in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal voor bij een $pH(KCl)$ van > 7 ; waarbij de pH gebufferd wordt door kalk in de bodem, toestroming van basenrijk grondwater, inundatie met oppervlaktewater en/of overstuiving met kalkhoudend zand (mededeling E.J. Lammerts).

12. Vleeskleurige orchis: wijst hier op natte tot matig natte, basische tot zwak zure, mesotrofe standplaatsen die een relatief kortdurende inundatie of geen inundatie vertonen. De soort komt optimaal voor op relatief basische standplaatsen die door

kalk in de bodem of door toestroming van basenrijk grondwater worden gebufferd. Bij een vernatting waarbij langdurige inundatie gaat optreden, verdwijnt ze. Ze verdwijnt ook bij verzuring die samengaat met vernatting en tevens verdwijnt ze bij eutrofiëring. De soort wordt bevorderd door maaibeheer.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In het Griltjesplak* verdween de soort door vernatting en verzuring die gepaard gingen met een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienerfve zegge & Zwarte zegge. In de Koegelwieck* werd de soort af en toe aangetroffen op een matig natte, neutrale, mesotrofe standplaats waarvan de pH door periodieke toestroming van basenrijk grondwater werd gebufferd. In de Kroon's Polders op Vlieland kwam de soort niet voor op standplaatsen die langdurig werden geïnundeerd en vestigde ze zich pas op na de vorming van een humeuze bodemlaag (De Vries, 1961). Op Schouwen verdween de soort bij een vernatting waarbij langdurige inundatie (tot in de zomer) ging optreden (Beijersbergen, 1991). Ze is daar aangetroffen bij een pH-bereik van 5,0 - 8,7 (de lage waarden zijn van standplaatsen in vochtige heiden). Volgens Grootjans et al. (1995) komt de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal voor bij een pH(KCl) van > 7. De soort lijkt brakke omstandigheden te mijden (mededeling E.J. Lammerts).

13. Sierlijke vetmuur: wijst hier op relatief basische, mesotrofe omstandigheden. Ze ontbreekt op natte standplaatsen die relatief langdurig geïnundeerd worden en neemt (vermoedelijk) af bij een vernatting waarbij de inundatieduur gaat toenemen. Ze verdwijnt bij verzuring en/of bij eutrofiëring. Referentielocatie is de Koegelwieck*. De soort verdween hier door verzuring/



Groenknolorchis

humusophoping/verdroging/op- of overstuing, veranderingen die leiden tot een ontwikkeling van de vegetatie in de richting van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]. De soort komt op de waddeneilanden vooral voor op plekken die worden overstroomd met brak water of die kalk in de bodem bevatten (mededeling E.J. Lammerts).

14. Waterpunge: wijst hier op relatief basische, mesotrofe en natte tot matig natte standplaatsen die periodiek geïnundeerd worden. Optimale groei van de soort wijst hier op een relatief lange inundatieduur. De plant neemt vermoedelijk af bij verdroging en ze verdwijnt bij verzuring en/of bij eutrofiëring. De soort verschijnt vaak na plaggen (mededeling E.J. Lammerts).

Referentielocatie is de Koegelwieck*. Daar werd de soort aangetroffen in jonge vegetaties van de Knopbies-associatie op plaatsen waar de pH door periodieke toestroming van basenrijk grondwater werd gebufferd. Ze groeide in dit gebied optimaal in ver-tegenwoordigers van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. ZIE OOK

TAB. 6.1 N.6.

15. Oeverkruid: wijst hier op relatief natte standplaatsen die periodiek geïnundeerd worden en op relatief basische omstandigheden. Alhoewel de soort bij een breed pH-bereik kan voorkomen, is ze m.b.t. de Knopbies-associatie gebonden aan jonge vegetaties op een relatief basische, kale zandbodem (zonder ophoping van organisch materiaal). De soort verdwijnt bij eutrofiëring en vermoedelijk tevens bij verdroging.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. Daar groeide Oeverkruid vooral optimaal in vertegenwoordigers van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid of in de soortenarme vegetaties met Gewone/Slanke waterbies. ZIE OOK TAB. 6.1 N.3.

16. Stijve moerasweegbree: wijst hier op relatief basische/natte standplaatsen en op relatief langdurige inundatie. De soort verdwijnt bij verzuring en/of eutrofiëring en vermoedelijk tevens bij verdroging. Referentielocatie is het Griltjesplak*. Daar verdween de soort door verzuring die gepaard ging met een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. ZIE OOK TAB. 6.1 N.7.

17. Dwergzegge: optimale groei van deze soort duidt hier op relatief droge/basische en mesotrofe standplaatsen. Bij een vernatting waarbij de inundatieduur gaat toenemen, verdwijnt de soort, en bij eutrofiëring neemt ze af. De soort wordt bevorderd door plaggen. Bij een zich verdichtende vegetatie neemt ze ook (geleidelijk) af. Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In het Griltjesplak* verdween de soort door vernatting die gepaard ging met een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. In de Koegelwieck* werd de soort aangetroffen op matig natte tot vochtige en neutrale tot zwak zure

standplaatsen. Het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen vermeldt dat de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal groeit bij een vrij hoge pH en dat ze voorkomt bij pH(H₂O)-waarden van 5,5 tot 7,8 in de toplaag van de bodem. In de Kroon's Polders op Vlieland verdween de soort bij verzuiging, bij langdurige inundatie en eveneens bij sterke verdroging (De Vries, 1961). De soort verschijnt vaak - met een hoge bedekking - na plaggen doordat ze kiemt vanuit een zaadbank in de bodem (mededeling E.J. Lammerts; Bekker, 1998).

18. Egelboterbloem: wijst hier op basische tot zwak zure omstandigheden en op relatief natte standplaatsen die periodiek geïnundeerd worden. De soort neemt af bij verdroging.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In het Griltjesplak* nam de soort af door verzuring die gepaard ging met een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. In de Koegelwieck* nam de soort binnen de gemeenschap af door verzuuring/humusophoping/verdroging/op- of overstuiving; veranderingen die leidden tot een ontwikkeling van de vegetatie in de richting van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]. ZIE OOK TAB. 6.1 N.11.

19. Zomprus: komt hier optimaal groeiend alleen voor op relatief natte standplaatsen. De soort gaat achteruit bij verzuring en wordt bevorderd door plaggen. Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In het Griltjesplak* nam de soort af door een verzuring die gepaard ging met een ontwikkeling in de richting van Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. In de Koegelwieck* werd de soort vooral aangetroffen in jonge fasen

van de Knopbies-associatie. Ze vestigde zich hier op kale, neutrale, mesotrofe bodems die door periodieke toestroming van basenrijk grondwater werden gebufferd. Het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen vermeldt dat de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal groeit bij een vrij hoge pH en dat ze aanwezig is bij pH(H₂O)-waarden van 4,7 tot 7,8 in de toplaag van de bodem. Volgens E.J. Lammerts verschijnt de soort vaak met een hoge bedekking na plaggen, vooral op plekken met stagnerend water en een sliblaag. Ze kiemt dan vanuit een zaadbank in de bodem.

20. Watermunt: groeit hier onder natte tot vochtige, basische tot zwak zure en gebufferde omstandigheden. De soort neemt af bij verdroging en wordt bevorderd door plaggen.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In de Koegelwieck* nam de soort hier af bij verzuring/verdroging/humusophoping/op- of overstuiving, veranderingen die leidden tot een ontwikkeling van de vegetatie in de richting van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]. Het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen vermeldt dat de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal groeit bij pH(H₂O)-waarden van 6,3 tot 6,7 (in de toplaag van de bodem) en dat ze aanwezig is bij pH 5,5 tot 7,5. Volgens E.J. Lammerts verschijnt de soort vaak na plaggen en dan was ze in de zaadbank aanwezig.

21. Grote kattestaart: wijst hier op relatief natte standplaatsen. Binnen deze gemeenschap is de soort indifferent ten aanzien van de zuurgraad en trofiegraad. Ze wordt bevorderd door plaggen. Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. Weeda et al. (1987) vermeldt

voor de soort (in heel Nederland) basische tot relatief zure condities. Volgens E.J. Lammerts verschijnt de soort vaak na plaggen; ze kiemt dan vanuit een zaadbank in de bodem (Bekker, 1998).

22. Gewone/Slanke waterbies: wijst hier op relatief natte omstandigheden. De soort is binnen deze gemeenschap indifferent ten aanzien van de zuurgraad en trofiegraad. Ze wordt bevorderd door plaggen. Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. Volgens E.J. Lammerts verschijnt de soort vaak met een hoge bedekking na plaggen; ze kiemt dan vanuit een zaadbank in de bodem.

23. Fioringras: De soort neemt af bij vernatting en ze neemt toe bij eutrofiëring. Referentielocatie is het Griltjesplak*. Hier verdween de soort door vernatting. Het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen vermeldt dat de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal groeit bij pH(H₂O)-waarden van 6,0 tot 7,0 (in de toplaag van de bodem) en dat ze aanwezig is bij pH-waarden van 5,0 tot 7,5. De soort gaat vooruit bij een toename van de beschikbare N en P (Lammerts & Grootjans, 1997).

24. Gestreepte witbol: wijst hier op relatief droge omstandigheden. De soort wordt bevorderd door eutrofiëring onder invloed van toename van mineralisatie/opphoping van organisch materiaal/op- of overstuiving. Ze duidt dan op een ontwikkeling in de richting van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]. Referentielocatie is de Koegelwieck*.

25. Duinriet: komt hier geregeld voor, maar optimale groei vereist er relatief droge/zure omstandigheden. De soort neemt af bij vernatting en ze neemt toe bij verdroging en/of bij verzuring. Tevens neemt ze toe bij eutrofiëring onder invloed van toename van mineralisatie/ophoping van organisch materiaal/op- of overstuiving en ze duidt dan op een ontwikkeling in de richting van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen].

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In de Kroon's Polders op Vlieland vestigde deze soort zich op verzuurde humus (De Vries, 1961). De soort gaat vooruit bij een toename van de beschikbare N of de beschikbare N en P (Lammerts & Grootjans, 1997). Uit proeven blijkt dat Duinriet onder relatief droge omstandigheden concurrentiekrachtiger is dan Knopbies (van Beckhoven, 1995). ZIE OOK TAB. 6.6 N.2.

26. Addertong: is hier aanwezig op neutrale tot zwak zure standplaatsen. De soort ontbreekt op de standplaatsen die relatief langdurig geïnundeerd worden. Voor optimale groei vereist ze relatief zure en relatief voedselrijke omstandigheden, die in kalkarme bodems ontstaan bij verzuring/mineralisatie/ophoping van organisch materiaal. Een toename van de soort duidt op een ontwikkeling naar de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen].

Referentielocatie is de Koegelwieck*. In de Kroon's Polders op Vlieland meed de soort plaatsen die geïnundeerd worden en had ze een voorkeur voor relatief droge standplaatsen (De Vries, 1961). ZIE OOK TAB. 6.6 N.1.

27. Moeraswalstro: wijst hier op relatief natte standplaatsen. Optimale groei duidt op zwak zure omstandigheden.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en

Koegelwieck*. Volgens het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen groeit de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal bij pH(H₂O) 5,8 tot 6,6 en is ze aanwezig bij pH 5,0 tot 7,0 - gemeten in de toplaag van de bodem.

28. Moeraskartelblad: groeit hier onder relatief natte, basische tot zwak zure omstandigheden. De soort is meestal op standplaatsen gevonden die worden gebufferd door toestroming van basenrijk grondwater. Optimaal voor de soort zijn natte, neutrale tot zwak zure standplaatsen. De soort neemt af bij verdroging en bij verzuring.

Referentielocatie is het Griltjesplak*. In de Kroon's Polders op Vlieland had de soort een breed standplaatsbereik qua vochtigheid, en nam ze in een oude fase van de gemeenschap toe (De Vries, 1961). Volgens Grootjans et al. (1995 en 1990) reageert de soort op Schiermonnikoog negatief op een verzuring als gevolg van een toename van invloed van regenwater, en positief op een toename van de basenrijkdom als gevolg van toename van kwel van basenrijk grondwater. Voor duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden wordt voor optimale groei van de soort een pH van 6 tot 7 in de toplaag van de bodem opgegeven (Grootjans et al., 1995).

29. Drienervige zegge, Zwarte zegge en Drienervige zegge x Zwarte zegge: optimale groei van deze soorten wijst hier op relatief natte/zure standplaatsen. De bedekking neemt toe bij verzuring en vernatting door stagnatie van regenwater, waarbij zich een tot de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge behorende vegetatie gaat ontwikkelen. Zwarte zegge kan ook bij verzuring verschijnen.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en

Koegelwieck*. In het Griltjesplak* nam de bedekking toe en onder invloed van vernatting en verzuring lijkt Drienervige zegge vervangen te worden door Drienervige & Zwarte zegge. Het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen vermeldt voor duinvalleien van de Nederlandse wadeneilanden dat Zwarte zegge aanwezig is bij pH(H₂O) 5,5 tot 7,0 en dat ze optimaal groeit bij pH(H₂O) van 5,5 tot 6,5 - alles gemeten in de top laag van de bodem; terwijl Drienervige zegge aanwezig is bij pH 5,0 tot 6,0. In de Kroon's Polders op Vlieland reagereerde Drienervige zegge niet op verdroging en vestigde Zwarte zegge zich pas bij verzuring van de humeuze laag (De Vries, 1961).

30. Grote veenbes: wijst hier op relatief zure omstandigheden zonder buffermechanisme tegen verzuring. Optimaal komt de soort hier voor op natte tot matig natte standplaatsen met relatief kortdurende inundatie in de winter. Het verschijnen van de soort wijst op verzuring. Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. De soort komt er af en toe voor in vertegenwoordigers van de Knopbies-associatie; ze groeit optimaal in de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge en de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei. In de Koegelwieck* verscheen ze in de Knopbies-vegetatie bij verzuring/humusophoping/ontwikkeling naar de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]. In de Kroon's Polders op Vlieland vestigde de soort zich pas na verzuring van de humeuze laag (De Vries, 1961). ZIE OOK TAB. 6.7 N.3.

31. Knolrus s.l.: wijst hier op relatief natte/zure omstandigheden. Referentielocatie is de Koegelwieck*. Daar groeide de soort in een jonge fase van de Knopbies-associatie (op kalkarme bodem). ZIE OOK TAB. 6.1 N.26.

32. Dwergvlas: is hier aanwezig onder relatief natte, neutrale tot zwak zure en mesotrofe omstandigheden. De soort verdwijnt bij eutrofiëring en/of vermoedelijk bij verdroging.

Referentielocatie is de Koegelwieck*. Daar groeide de soort in jonge fasen van de Knopbies-associatie op een standplaats die wordt gebufferd door periodieke toestroming van baserijk grondwater.

ZIE OOK TAB. 6.2 N.1.

33. Wateraardbei: wijst hier op relatief natte/zure omstandigheden en stagnatie van regenwater. De soort neemt toe bij vernatting en verzuring en duidt dan op een ontwikkeling van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. Referentielocatie is het Griltjesplak*.

ZIE OOK TAB. 6.4 N.3.

34. Moerasstruisgras: komt hier onder relatief natte en neutrale tot zwak zure omstandigheden voor. Optimale groei wijst op relatief zure standplaatsen met stagnatie van regenwater. De soort kan verschijnen bij verzuring van een standplaats van de Knopbies-associatie, en op een kalkarme bodem al in een vroege fase. Bij eutrofiëring neemt ze toe. Referentielocatie is de Koegelwieck*.

35. Veenpluis: wijst hier op relatief natte/zure omstandigheden en stagnatie van regenwater. Verschijnen van de soort wijst op gelijktijdig optredende vernatting en verzuring en een daarmee samenhangende ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. Referentielocatie is het Griltjesplak*.

36. Wilde gage: wijst hier op relatief natte (natte tot matig natte)/zure standplaatsen met stagnatie van regenwater. Toename van de soort wijst op een gelijktijdig plaatsvindende vernatting en verzuring en een daarmee samenhangende ontwikkeling in de richting van de Associatie van Drienerfve zegge & Zwarte zegge. De soort neemt toe bij afwezigheid van beheer. Referentielocatie is het Griltjesplak*.

37. Tormentil: wijst hier op relatief droge/zure omstandigheden. De soort kan verschijnen bij verzuring en/of bij verdroging en duidt dan op een ontwikkeling naar de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] of de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei. Referentielocatie is de Koegelwiek*. Daar verscheen ze in de Knopbies-vegetatie bij verzuring/humusophoping/verdroging/aanvoer van stuifzand en een als gevolg daarvan optredende ontwikkeling in de richting van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]. In de Kroon's Polders op Vlieland vestigde de soort zich pas na verzuring van de humeuze laag en volledige ontkalking van de zandbodem (De Vries, 1961). In de Moksloot op Texel werd de soort aangetroffen in een fragmentair ontwikkelde Knopbies-associatie op een verdroogde en oppervlakkig verzuurde plek (Hartog et al., 1991). Volgens het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen groeit Tormentil optimaal bij een pH(H₂O) van 5,5 - gemeten in de toplaag van de bodem, in duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden. Op relatief zure, afgeplagde bodems kan de soort ook in jonge fasen van de Knopbies-associatie voorkomen (mededeling E.J. Lammerms).

38. Kraaihei: wijst hier op relatief droge/zure omstandigheden. De soort kan zowel vroeg als laat verschijnen in een vegetatie die behoort tot de Knopbies-associatie en ze duidt dan op verzuring en een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei. Referentielocatie is de Koegelwiek*. De soort kwam hier in een jonge fase van de Knopbies-associatie voor (op een kalkarme bodem). In de Berger Duinen kwam deze soort voor bij pH < 5,3-5,7 (Bijhouwer, 1926). Volgens Westhoff (1947) verschijnt de soort bij pH < 5,8. ZIE OOK TAB. 6.7 N.1.

39. Gewone dophei: wijst hier op relatief droge (matig natte tot vochtige) en relatief zure omstandigheden. De soort kan zowel vroeg als laat verschijnen in een vegetatie die behoort tot de Knopbies-associatie en ze duidt dan op verzuring en een ontwikkeling in de richting van de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei. Referentielocatie is de Koegelwiek*. De soort kwam hier voor in een jonge fase van de Knopbies-associatie (op een kalkarme bodem). In de Kroon's Polders op Vlieland vestigde de soort zich pas na verzuring van de humeuze laag (De Vries, 1961). ZIE OOK TAB. 6.7 N.2.

Rompgemeenschap van Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]

1. Addertong: wijst binnen de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] op relatief natte (matig natte tot vochtige), neutrale tot matig zure, zwak eutrofe of matig eutrofe omstandigheden. Optimale groei van de plant wijst op zwak zure standplaatsen. Ze verdwijnt bij verdroging en neemt af bij verzuring.

Referentielocaties zijn Koegelwiek* en Mierenplak*. In de Koegelwiek* nam de soort in deze gemeenschap waarschijnlijk af onder invloed van verzuring. In het Mierenplak* verdween ze binnen 11 jaar door verdroging.

2. Duinriet: komt hier met een hoge bedekking voor op relatief droge/zure standplaatsen. De soort neemt toe bij verdroging (waarbij Addertong en andere soorten verdwijnen) en is goed bestand tegen overstuiving met zand.

Referentielocaties zijn Koegelwiek*, Mierenplak* en Dazenplak*. In Mierenplak* en Dazenplak* domineerde de soort o.a. op voormalige akkers. In het Mierenplak* nam ze toe bij verdroging en verzuring. Volgens het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen groeit de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal bij een pH(H₂O) van 5,3 tot 6,0 en is ze aanwezig bij een pH van 5,0 tot 6,5 (gemeten in de toplaag van de bodem). In de Kroon's Polders op Vlieland nam de soort op ontkalkte bodem toe en vond vestiging plaats op verzuurde humus. De soort werd daar tevens aangetroffen bij pH 6,8-7,3 (De Vries, 1961).

3. Watermunt: wijst hier op relatief natte/basische omstandigheden; ze groeit op matig natte tot vochtige, neutrale tot zwak zure, zwak eutrofe of matig eutrofe standplaatsen. De soort neemt af of verdwijnt bij verzuring en ze verdwijnt (tevens) bij verdroging.

In de Koegelwiek* ging de soort in deze rompgemeenschap achteruit, waarschijnlijk onder invloed van verzuring. In het Mierenplak* verdween ze door verdroging en verzuring. ZIE OOK TAB. 6.5 N.20.

4. Moeraswalstro: wijst hier op relatief natte (matig natte)/basische omstandigheden. De soort verdwijnt bij verdroging en/of bij verzuring.

Referentielocaties zijn Koegelwiek* en Mierenplak*. In het Mierenplak* verdween de soort door verdroging en verzuring.

ZIE OOK TAB. 6.5 N.27.

5. Egelboterbloem: wijst hier op relatief natte (matig natte), neutrale tot matig zure (maar niet extreem zure) standplaatsen. Optimale groei van de soort vereist neutrale tot zwak zure standplaatsen. De soort neemt af bij verzuring.

Referentielocaties zijn Koegelwiek* en Mierenplak*. In de Koegelwiek* is Egelboterbloem in deze rompgemeenschap afgenomen, waarschijnlijk onder invloed van verzuring. ZIE OOK TAB. 6.1 N.11.

6. Zeegroene zegge: wijst hier op relatief basische omstandigheden; de soort groeit op matig natte tot matig droge standplaatsen en optimaal komt ze voor op relatief natte. De soort kan zich in een RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] lang handhaven als overblijfsel van een in de successie voorafgaande, tot de Knopbies-associatie behorende vegetatie. Bij verzuring neemt ze op den duur af. Referentielocaties zijn Koegelwiek* en

Mierenplak*. Op relatief natte standplaatsen in de Koegelwieck* heeft de soort zich minstens 5 decennia lang gehandhaafd: waarschijnlijk werden deze standplaatsen beïnvloed door basenrijk grondwater (capillaire opstijging gedurende de zomer).

ZIE OOK TAB. 6.5 N.5.

7. Knopbies: is hier aanwezig onder relatief natte (matig natte tot vochtige), relatief basische, zwak eutrofe of matig eutrofe omstandigheden. Optimale groei van de soort wijst hier op matig natte standplaatsen. De soort kan zich in een RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] lang handhaven als overblijfsel van een in de successie voorafgaande, tot de Knopbies-associatie behorende vegetatie. Referentielocaties zijn Koegelwieck* en Mierenplak*. In de Koegelwieck* heeft de soort zich op relatief natte standplaatsen minstens 5 decennia lang gehandhaafd: waarschijnlijk werden deze standplaatsen beïnvloed door basenrijk grondwater (capillaire opstijging gedurende de zomer).

8. Riet: wijst hier op relatief natte (matig natte tot vochtige) omstandigheden. Referentielocaties zijn Koegelwieck* en Mierenplak*. In de Moksloot op Texel wordt de soort genoemd voor relatief natte standplaatsen van Duinriet-vegetaties (Hartog et al., 1991). ZIE OOK TAB. 6.1 N.20.

9. Pinksterbloem: wijst hier op relatief natte (matig natte tot vochtige), relatief basische, zwak eutrofe of matig eutrofe omstandigheden. De soort neemt hier af bij verdroging en/of bij verzuring. Referentielocaties zijn Koegelwieck* en Mierenplak*.



Moeraswespenorchis

10. Grote kattestaart: wijst hier op relatief natte (matig natte) omstandigheden. Referentielocaties zijn Koegelwieck* en Mierenplak*.

11. Gewone/Slanke waterbies: groeit hier onder relatief natte (matig natte) omstandigheden en is indifferent ten aanzien van de zuurgraad en de trofiegraad. De soort verdwijnt bij verdroging. Referentielocaties zijn Koegelwieck* en Mierenplak*. ZIE OOK TAB. 6.1 N.4.

12. Moeraskartelblad: wijst hier op relatief natte (matig natte)/basische omstandigheden. Ze verdwijnt bij verdroging en/of verzuring. Referentielocatie is de Mierenplak*. ZIE OOK TAB. 6.5 N.28.

13. Moeraswespenorchis: wijst hier op matig natte of vochtige, neutrale of zwak zure, relatief voedselarme standplaatsen. Optimaal komt de soort voor op relatief natte/basische standplaatsen. De soort kan zich in een RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] lang handhaven als overblijfsel van een in de successie voorafgaande, tot de Knopbies-associatie

behorende vegetatie. Bij verdroging en/of verzuring verdwijnt ze op de lange termijn. Referentielocaties zijn Koegelwieck* en Mierenplak*. In de Koegelwieck* heeft de soort zich op relatief natte standplaatsen minstens 5 decennia lang gehandhaafd: waarschijnlijk werden deze standplaatsen beïnvloed door basenrijk grondwater (capillaire opstijging gedurende de zomer). Volgens Westhoff en Van Oosten (1991) kan Moeraswespenorchis zich in vergelijking met andere soorten van de Knopbies-associatie het langst handhaven. ZIE OOK

TAB. 6.5 N.6.

14. Parnassia: is hier aanwezig onder relatief natte, neutrale tot zwak zure, zwak eutrofe omstandigheden. Optimaal komt de soort voor op relatief basische standplaatsen. Ze verdwijnt bij verdroging en/of bij verzuring.

Referentielocaties zijn Koegelwieck* en Mierenplak*.

In de Koegelwieck* kwam de soort sporadisch voor in relatief jonge fasen (± 2 decennia oud) van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]: waarschijnlijk werden deze standplaatsen beïnvloed door basenrijk grondwater (capillaire opstijging gedurende de zomer). ZIE OOK

TAB. 6.5 N.8.

15. Holpijp: wijst hier op relatief natte (matig natte)/basische en zwak eutrofe omstandigheden. De soort verdwijnt bij verdroging.

Referentielocatie is de Mierenplak*.

16. Moerasbasterdwederik: wijst hier op relatief natte (matig natte)/basische en zwak eutrofe omstandigheden. De soort verdwijnt bij verdroging en/of bij verzuring.

Referentielocatie is de Mierenplak*.

17. Grote veenbes: wijst hier op matig natte tot vochtige, neutrale tot matig zure en zwak eutrofe omstandigheden. Optimaal en met een hoge bedekking groeit de soort op relatief natte/zure standplaatsen. Ze mijdt relatief basische standplaatsen. Ze kan bij verzuring verschijnen of toenemen. In de Koegelwieck* ging de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] plaatselijk over in vegetaties waarin Grote veenbes domineerde. Waarschijnlijk speelde verzuring daarbij een rol. ZIE OOK

TAB. 6.7 N.3.

18. Kleine leeuwetand en 19. Gewone rolklover: wijzen hier op relatief droge (vochtige tot matig droge) omstandigheden.

Referentielocatie is de Koegelwieck*. Volgens Aggenbach & Jalink (1996) komt Gewone rolklover in de droge duinen van het Waddendistrict voor op basische tot matig zure standplaatsen.

20. Gewone veldbies en 21. Schermhavikskruid: wijzen hier op relatief droge en zwak eutrofe omstandigheden. Gewone veldbies komt optimaal voor onder relatief zure omstandigheden.

Referentielocatie is de Koegelwieck*. In dit gebied waren beide soorten behalve in de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] ook vertegenwoordigd in de RG Kruiwilg en Wintergroen [Klasse der droge heiden]. Schermhavikskruid is in het Waddendistrict betrekkelijk indifferent ten aanzien van de zuurgraad; en de soort komt daar voor op relatief voedselarme standplaatsen (Aggenbach & Jalink, 1996).

ZIE OOK TAB. 6.7 N.23.

22. Rond wintergroen: is hier aanwezig op relatief droge/zure en zwak eutrofe standplaatsen.

Referentielocatie is de Koegelwieck*, waar de soort voorkomt in vegetaties die behoren tot de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] respectievelijk de RG Kruiwilg en Wintergroen [Klasse der droge heiden].

23. Vertakte leeuwetand: wijst hier op relatief droge en relatief zure omstandigheden.

Referentielocatie is de Koegelwieck*.

24. Kraaihei: wijst hier op relatief zure/voedselarme omstandigheden; de soort komt hier optimaal voor op relatief droge standplaatsen.

Referentielocatie is de Koegelwieck*, waar Kraaihei voorkomt in vegetaties die behoren tot de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] respectievelijk de RG Kruiwilg en Wintergroen [Klasse der droge heiden].

25. Gewone dophei: wijst hier op relatief zure, relatief voedselarme omstandigheden. Verschijnen van Gewone dophei wijst waarschijnlijk op verzuring. Voor Gewone dophei zie ook **TAB. 6.7 N.2.**

Associatie van Kraaihei & Gewone dophei¹²⁵

1. Kraaihei: Een hoge bedekking van deze soort wijst binnen deze associatie op relatief droge/zure/voedselarme omstandigheden. Ze neemt toe bij afwezigheid van een beheer.

Referentielocaties zijn Griltjesplak*, Koegelwieck* en Dazenplak*. De soort verdraagt overstuiving, maar alleen als het overstuivende zand kalkarm is (Weeda et al., 1988). Zie ook onder Gewone dophei.

2. Gewone dophei: wijst hier op matig zure tot zure omstandigheden en de soort kan een hoge bedekking bereiken op matig natte tot vochtige, zure en oligotrofe standplaatsen. Ze wordt bevorderd door plaggen en matige beweiding en verdwijnt bij stoppen van beheer en/of bij eutrofiëring. Referentielocaties zijn Griltjesplak*, Koegelwieck* en Dazenplak*. In de Berger Duinen is de soort aangetroffen bij een bodem-pH van < 5,6-6,1 (Bijhouwer, 1926). Volgens het Laboratorium voor Plantenecologie R.U. Groningen groeit de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal bij een relatief lage pH en is ze aanwezig bij een pH(H₂O) van 4,7 tot 7,8 (gemeten in de toplaag van de bodem). Struikhei en/of Gewone dophei kunnen na plaggen als pioniersoort verschijnen en na enige tijd een hoge abundantie bereiken. Op de heiden die behoren tot de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei treedt daarbij Gewone dophei op de

¹²⁵ en overgangen naar Kraaihei-gemeenschappen van de Klasse der droge heiden (*Callunetalia*)



**Gewone dophei en Gewone waternavel
(en Veenmos)**

voorground, en op de drogere heiden Struikhei. Beide soorten worden ook door matige beweiding bevorderd. Na beëindiging van het plaggen of de beweiding kan Kraaihei (waarschijnlijk binnen 5-10 jaar) op de voorground gaan treden in plaats van Gewone dophei en/of Struikhei (Westhoff, 1947, Westhoff & Van Oosten, 1991; Weeda et al., 1988; Westhoff, 1990).

3. Grote veenbes: wijst hier op relatief natte omstandigheden. De soort kan een hoge bedekking bereiken onder matig natte condities (met in de winter kortdurende inundatie waarbij het water ondiep is) op matig zure of zure en mesotrofe standplaatsen. Bij afwezigheid van een of andere vorm van beheer kan ze op den duur gaan domineren.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In Nederland is de soort een nieuwkomer. Zij vestigde zich op Terschelling omstreeks 1840 in duinvalleien. Daarna, o.a. vanuit 'Cranberry'-cultures, is zij via vogels verspreid over andere waddeneilanden. De groei van de soort wordt gestimuleerd door lichte overstuiving met kalkarm zand (Weeda et al., 1988).

4. Drienervige zegge en Drienervige zegge x Zwarte zegge: zijn hier aanwezig onder zwak zure of matig zure omstandigheden. De soorten groeien hier optimaal op relatief natte en mesotrofe standplaatsen. Referentielocaties zijn Griltjesplak*, Koegelwieck* en Dazenplak*. ZIE OOK TAB. 6.5 N.29.

5. Gewone waternavel: wijst hier op relatief natte omstandigheden. Optimale groei van de soort wijst hier op matig natte en mesotrofe standplaatsen. Ze is er indifferent ten aanzien van de zuurgraad. Referentielocatie is het Griltjesplak*. ZIE OOK TAB. 6.1 N.10.

6. Ronde zonnedauw en 7. Moeraswolfsklauw: wijzen hier op relatief zure/natte en oligotrofe omstandigheden. De soorten verdwijnen bij eutrofiëring en bij een beheer van niets doen. Referentielocatie is het Dazenplak* respectievelijk het Mierenplak*. De soorten kunnen na plaggen verschijnen in vegetaties die behoren tot de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei, maar als de vegetatie zich sluit verdwijnen ze (Westhoff, 1947).

8. Wilde gagel: wijst hier op relatief natte (matig natte of vochtige), relatief basische en mesotrofe standplaatsen. Referentielocatie is het Griltjesplak*.

9. Wateraardbei en 10. Grote kattenstaart: wijzen hier op relatief natte (matig natte)/basische en mesotrofe omstandigheden. Referentielocatie is het Griltjesplak*. VOOR WATERAARDBEI ZIE OOK TAB. 6.4 N.3.

11. Moeraswalstro: wijst hier op relatief natte/basische en mesotrofe omstandigheden.

Referentielocatie is het Griltjesplak*. ZIE OOK TAB. 6.5 N.27.

12. Duinriet: Een vrij hoge bedekking van deze soort wijst hier op relatief voedselrijke omstandigheden. De soort neemt vermoedelijk toe bij eutrofiëring.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwiek*. In de Koegelwiek* domineerde de soort op matig natte tot droge standplaatsen in het noordelijke deel, dat (onder invloed van op/overstuiving en humusophoping) waarschijnlijk minder sterk is verzuurd en voedselrijker is dan het overige deel. ZIE OOK TAB. 6.6 N.2.

13. Fioringras: wijst hier op relatief basische en mesotrofe omstandigheden; de soort kan optimaal en met een hoge bedekking voorkomen op relatief voedselrijke standplaatsen van de associatie die recentelijk zijn afgeplagd.

Referentielocatie is het Dazenplak*. ZIE OOK TAB. 6.5 N.23.

14. Biezeknoppen: wijst hier op vochtige tot matig droge en mesotrofe omstandigheden; de soort kan optimaal en met een hoge bedekking voorkomen op relatief voedselrijke standplaatsen.

Referentielocatie is het Dazenplak*. Daar bereikt de soort een hoge bedekking op een relatief voedselrijke (vroeger bemeste), recent afgeplagde standplaats. Gewoonlijk treedt geen toename op als een duinheide wordt geplagd.

15. Struikhei: wijst hier op vochtige tot matig droge en matig zure tot zure omstandigheden. De soort groeit er optimaal en met een hoge bedekking op relatief droge en relatief voedselarme standplaatsen.

Ze verdwijnt bij eutrofiëring, wordt bevorderd door plaggen en matige beweiding en neemt af bij een beheer van niets doen.

Referentielocaties zijn Griltjesplak*, Koegelwiek* en Mierenplak*. ZIE OOK ONDER GEWONE DOPHEI.

16. Gewone veldbies: wijst hier op relatief droge (vochtige tot matig droge) omstandigheden en de soort groeit hier optimaal op relatief zure standplaatsen.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Mierenplak*. Volgens Grootjans et al. (1995) groeit de soort in de duinvalleien van de Nederlandse waddeneilanden optimaal bij een relatief lage pH, maar kan ze er voorkomen bij een breed bereik van de pH(KCl) in de toplaag van de bodem (pH 3,5-7,5).

17. Gevlekte orchis: wijst hier op relatief droge (vochtige tot matig droge) en matig zure (en mogelijk zwak zure) omstandigheden. De plant verdwijnt bij verzuring. Referentielocaties zijn Griltjesplak*, Koegelwiek* en Dazenplak*.

18. Heidekartelblad: wijst hier op relatief droge (vochtige tot matig droge), matig zure (mogelijk ook zwak zure) en oligotrofe omstandigheden. De soort verdwijnt bij eutrofiëring en vermoedelijk tevens bij verzuring.

Referentielocatie is het Griltjesplak*.

19. Rond wintergroen: wijst hier op relatief droge, zwak zure of matig zure en mesotrofe omstandigheden.

Referentielocatie is de Koegelwiek*.



*Links RG Addertong/Duinriet
(rechts geplagde plek met Duinrus)*

20. Stekelbrem: wijst hier op relatief droge, matig zure en oligotrofe omstandigheden. De soort verdwijnt bij eutrofiëring. Referentielocaties zijn Koegelwieck* en Dazenplak*. De soort is bestand tegen maai-beheer (Weeda et al., 1987).

21. Verfbrem: wijst hier op relatief droge (matig droge), matig zure en oligotrofe standplaatsen. De soort verdwijnt bij eutrofiëring en gaat vermoedelijk tevens achteruit bij verzuring. Referentielocatie is het Dazenplak*. Volgens Westhoff en Van Oosten (1991) gaat de soort bij een verzuring van standplaatsen van de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei achteruit. De soort verdraagt matige beweiding en komt in Nederland vooral voor in heiden op droge tot iets vochthoudende zandgronden (Weeda et al., 1987).

22. Gewone eikvaren: wijst hier op relatief droge (matig droge), matig zure tot zure omstandigheden. Referentielocatie is de Koegelwieck*.

23. Schermhavikskruid: wijst hier op relatief droge (matig droge) en zwak zure of matig zure omstandigheden.

Referentielocatie is de Koegelwieck*. zie

OOK TAB. 6.6 N.21.

24. Gewoon biggekruid: wijst hier op relatief droge (matig droge) en zwak zure of matig zure omstandigheden.

Referentielocaties zijn Koegelwieck* en Dazenplak*. Volgens Westhoff en Van Oosten (1991) gaat de soort bij een verzuring van standplaatsen van de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei achteruit.

25. Zandblauwtje: wijst hier op relatief droge (matig droge), zwak zure of matig zure, oligotrofe tot mesotrofe omstandigheden.

Referentielocatie is het Griltjesplak*.

26. Gewone rolklaver: wijst hier op relatief droge (matig droge), zwak zure of matig zure en mesotrofe omstandigheden. Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In de droge duinen van het Waddendistrict komt de soort voor op basische tot matig zure bodems (Aggenbach & Jalink, 1996).

27. Helm en 28. Buntgras: wijzen hier op relatief droge omstandigheden.

Referentielocaties zijn Griltjesplak* en Koegelwieck*. In de droge duinen van het Waddendistrict zijn de soorten indifferenten aanzien van de zuurgraad (Aggenbach & Jalink, 1996).

29. Schapezuring: wijst hier op relatief droge standplaatsen.

Referentielocatie is het Griltjesplak*.

4

REFERENTIESTUDIES

4.1 Griltjesplak

Selectie en verwerking van gegevens

Fig. 4A geeft een overzicht van de gegevens die voor dit locatieonderzoek zijn gebruikt. De vegetatiegegevens zijn afkomstig uit verschillende perioden: 1938/46, 1957/59, 1970/71, 1976 en 1988.¹²⁶ In 1970/71 is bovendien een uitgebreide set aan hydrochemische gegevens verzameld. Op 48 locaties waar vegetatieopnamen zijn gemaakt, zijn toen vier maal grondwatermonsters genomen (20-27 juli 1970, 23 oktober 1970, januari 1971 en 20-27 juli 1971) en eenmaal oppervlaktewatermonsters (4 april 1971).¹²⁷ Hierbij moet echter worden opgemerkt, dat de meetgegevens wel in relatieve zin bruikbaar waren (aan de hand ervan konden ruimtelijke patronen worden vastgesteld), maar dat de absolute waarden van de metingen niet betrouwbaar zijn. De totale hoeveelheid en lading van respectievelijk kationen en anionen van de monsters bleek bij de meeste monsters meer dan 10% van elkaar af te wijken, terwijl deze een evenwicht zouden moeten vertonen.

Het locatieonderzoek begon met het opstellen van lokale typologieën. Er zijn drie aparte typologieën op basis van de vegetatieopnamen van verschillende

perioden gemaakt (voor 1938/59, 1970/71 en 1976). De oude gegevens van 1938/46 en 1957/59 zijn daarbij samengenomen, en 1988 is niet bij deze typologie betrokken omdat uit dat jaar slechts enkele opnamen beschikbaar waren. Voor de beschrijving van de situatie in 1988 is gebruik gemaakt van een kartering van vegetatietypen en plantensoorten. Verder zijn ter aanvulling vegetatiebeschrijvingen van Westhoff en Van Oosten (1991) gebruikt. De meeste vegetatieopnamen maken deel uit van een raai in het Griltjesplak, dat wil zeggen de opnamen zijn gesitueerd langs bepaalde lijnen in de vallei (zie fig. 4B). Deze opnamenreeksen geven op zich al een duidelijk beeld van de ruimtelijke variatie van de vegetatie in de vallei. Om de relatie tussen de vegetatie en de standplaats verder te onderzoeken, zijn op basis van de vegetatieopnamen en de hydrochemische data uit 1970 en 1971 statistisch-numerieke analyses (CANOCO, DCA en CCA) uitgevoerd.

Daarna is de ontwikkeling van de vegetatie geanalyseerd en geïnterpreteerd op basis van de gereconstrueerde verspreidingspatronen van vegetaties in de verschillende perioden van het onderzoek in de laatste 60 jaar. Uiteindelijk zijn lokale indicaties geformuleerd.

¹²⁶ Er zijn in 1988 nauwelijks opnamen in het Griltjesplak gemaakt (wel enkele bodemwatermonsters genomen). De in het vervolg opgenomen beschrijvingen van de lokale vegetatie in 1988 zijn alleen gebaseerd op een vegetatiekartering en een vegetatietypologie van 1988 (voor duinvalleien van de waddeneilanden). Ze zijn dus - anders dan voor de andere jaren - niet met ter plekke gemaakte opnamen onderbouwd.

¹²⁷ Bepaald zijn: pH, EGV, Cl⁻, HCO₃⁻, PO₄, P-totaal, NO₃, NO₂, NH₄, SO₄⁻, Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, K⁺ en COD. COD is het chemisch zuurstofverbruik, en een maat voor de totale hoeveelheid organische koolstof in het water. Op welke diepte in de bodem de grondwatermonsters zijn genomen, wordt niet vermeld (vermoedelijk varieert de diepte van bemonstering van net onder het maaiveld tot 1m onder het maaiveld; mededeling C.Aggenbach).

periode	vegetatie *1	waterstanden	hydrochemie/kalkgehalte v.d. bodem	bron
1938/46	26 opnamen in raai *2			archief INB-DLO (aanteekeningen van V. Westhoff)
1957/59	18 opnamen in raai			archief INB-DLO (aant. V. Westhoff en Th.Reijnders)
1970/71	96 opnamen (48 locaties in raaien 2x opgenomen) *3		op 48 locaties 4x analyse van grond- en 1x van oppervlaktewater-monsters in 1970 en 1971 *4	manuscript Van Gelder (1984)
1976	100 opn. in raaien *2			Markus (1977)
jaren '80	onderzoek aan waterplanten		onderzoek aan abiotische factoren in relatie tot "zure neerslag"	Gemert & Maessen (1987)
1988	kartering van vegetatietypen en plantensoorten		analyse van freatisch grondwater en van het kalkgehalte van de bodem op 3 punten in raai	Zonneveld (1989)
jaren '60		peilgegevens oppervlaktewater		gegevens Th. Reijnders
1968 tot jaren '80		peilgegevens v. buizen in freatisch pakke		IWACO (1989)
1973-74		isohypsenkaarten freatisch grondwater		IWACO (1989)

*1 voor de ligging van de raaien ZIE FIG. 4B.

*3 geen mossen en korstmossen opgenomen

*2 mossen en korstmossen deels op naam gebracht

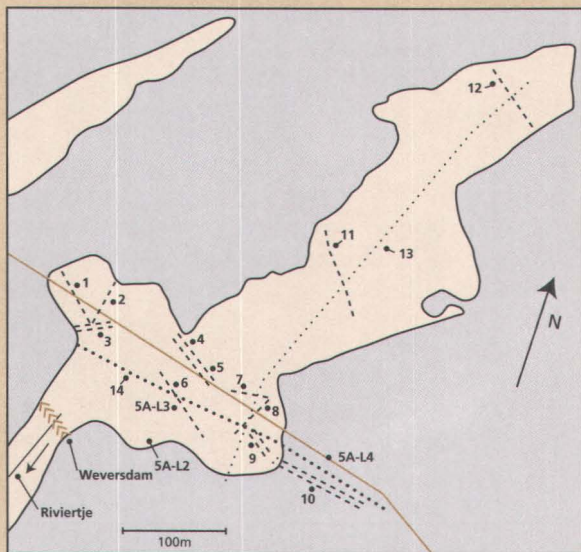
*4 voor de geanalyseerde parameters van de monsters en de monsterdata van 1970/71 zie de tekst par 4.1

FIG. 4B

Positie van de in onderzoek genomen raaien en van peilbuizen in het Griltjesplak.

De positie van drie freatische peilbuizen is aangeduid met 5A-L2, 5A-L3 en 5A-L4 (ZIE OOK FIG. 4D).

De nummers van de raaien zijn hetzelfde als in de beschrijvende tekst van paragraaf 4.1. De raaien hebben betrekking op:



- **dikke stippellijn**
vegetatie-opnamen uit
1957/59
(Reijnders en Westhoff)
- **streepjeslijnen**
vegetatie-opnamen en
hydrochemische monsters
uit 1970-71 (Van Gelder)
- ===== **dubbele streepjeslijne**
vegetatie-opnamen uit
1976 (Markus)
- **dunne stippellijn**
bodem- en grondwater-
monsters uit 1988 (Zonne-
veld; ZIE OOK FIG. 4C)

— ligging van de door-
snede van Fig. 4K



duinen
(schematisch)



vallei

Het gebied

Het Griltjesplak ligt nabij de westpunt van het eiland Terschelling (ZIE FIG. N, PAG. 37) en omvat het noordelijke deel van een grote vallei. Het zuidelijke deel van deze grote vallei is sinds ongeveer het begin van deze eeuw begroeid met een dennenbos dat zich tot Terschelling-West uitstrekt. Met uitzondering van een laagte van 2,9 m +NAP in het westen (met de raaien 1 en 2 in Fig. 4B) bevindt zich de valleibodem in het Griltjesplak tussen 3,2 tot 3,7 m +NAP. Er komen plaatselijk lage kopjes voor, ontstaan door opstuiving, en gedeelten van de valleivlakte worden onderbroken door

series van duintjes (tot 5 m +NAP).

Aan de west-, noord-, en oostkant is het Griltjesplak omgeven door een complex van duinen (meestal 10-11 m +NAP). Verder westelijk sluiten achter deze duinen de Kroonpolders aan. Het Griltjesplak is tussen 1800 en 1850 tot stand gekomen; hoe is niet geheel duidelijk. Het meest aannemelijk lijkt een ontstaan ten gevolge van uitstui-
ving van een oud duinencomplex, waarbij de uitgestoven laagte enige tijd tamelijk onbeschermd ten opzichte van de zee lag voordat ze uiteindelijk daarvan is afge-
scheiden door een nieuwe duinreeks.¹²⁸
De ondergrond bestaat uit fijn en grof

zand (Jonge en Oude duinafzettingen) van 25 m dikte op Eem-formatie (fijn en grof zand en kleilagen) en Formatie van Urk (fijn zand en lemig zand).¹²⁹

Rond 1900 was een groot deel van het Griltjesplak waarschijnlijk een *kwelvallei* (zie voor een beschrijving van de cursief aangegeven systeemtypen van duinvalleien **PARAGRAAF 2.2**). Het zuidelijk deel is verzuurd. Het gedeelte met raaien 5 t/m 9 in Fig. 4B is sinds de jaren '70 (mogelijk sinds de jaren '60) een *zure vallei*; het uiterste zuidoostdeel met raai 10 is dat al sinds de jaren '30. Het Griltjesplak maakt deel uit van het natuurreservaat 'De Noordvaarder'. Het interne beheer van de vallei kwam gedurende lange tijd neer op niets doen. In het najaar van 1991 is het gedeelte met de raaien 1, 2 en 3 in Fig. 4B en een plek ten zuiden hiervan met een dragline oppervlakkig uitgegraven (ZIE PAG. 148).

Hydrologie en wijzigingen in de waterhuishouding

Het Griltjesplak bevindt zich op de rand van de zoetwaterbel van Terschelling (FIG. N, PAG. 37), ongeveer anderhalf kilometer ten noordwesten van de 'kruin' van de bel.¹³⁰ Ten zuiden van het Griltjesplak is een langwerpige deuk in de bel aanwezig - dat wil zeggen een depressie in het freatisch vlak. Deze depressie wordt veroorzaakt door het afwateringssysteem en de hoge verdamping van het hier aanwezige dennenbos.¹³¹ In het westelijke en zuidelijke deel van de vallei (met de raaien 1 t/m 9 in Fig. 4B) is de freatische stand iets lager dan in het noordoostelijke deel (met de raaien 11 en 12). Ten gevolge van ingrepen door de mens

128 Bakker et al. (1979)

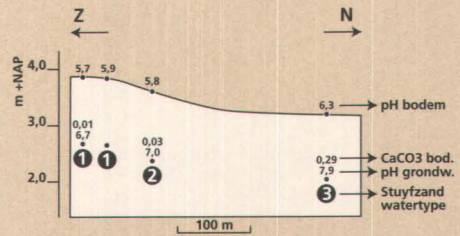
129 RGD (1977) en Bakker et al. (1979)

130 Beukeboom, 1976

131 IWACO, 1989

FIG. 4C

Een verticale doorsnede van het Griltjesplak ter illustratie van het hydro-ecologische systeem (naar gegevens van Zonneveld, 1989).



De ligging van de doorsnede is aangegeven in figuur 4B (raai nr. 13, dunne stippellijn).

Op de plekken waar monsters zijn genomen (•) is de pH van de bodem vermeld en, voor de op 1,20 m diepte genomen monsters, het gehalte aan CaCO₃ van de bodem (%) en/of het hydrochemische type van het grondwater naar Stuyfzand.

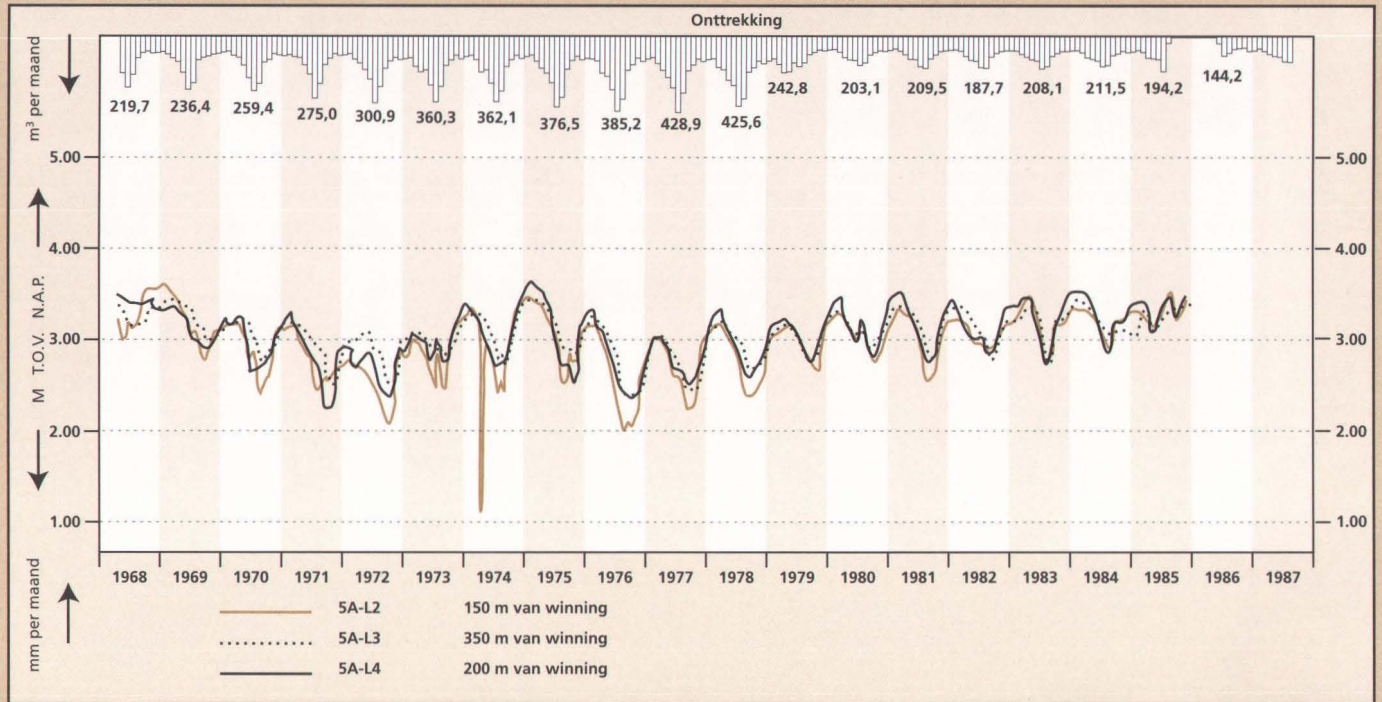
De aangetroffen grondwatertypen:

- ① F1-CaHCO₃
matig hard calcium/carbonaat water
- ② F2-CaHCO₃
hard calcium/carbonaat water
- ③ F3-CaHCO₃
zeer hard calcium/carbonaat water

FIG. 4 D

Tijd-stijghoogtelijnen van peilbuizen voor het freatische grondwater in het Giltjesplak (naar IWACO, 1989).

Het verloop van de stijghoogten van de drie buizen wordt weergegeven door drie verschillende lijnen. Daarnaast geeft het figuur ter vergelijking van het verloop ook staafdiagrammen van de hoeveelheden water die in de buurt zijn onttrokken. In figuur 4B is de ligging van de peilbuizen aangegeven.



zijn vanaf 1910 wijzigingen opgetreden in de waterhuishouding van het Griltjesplak en omgeving. Ontwatering en grondwateronttrekkingen gingen een rol spelen en vervolgens ging men de gevolgen bestrijden door opstuwning van regen- en oppervlaktewater. In 1910 werd een duinbeekje, het Riviertje, gekanaliseerd zodat het een ontwateringssloot werd¹³² en tijdens de eerste wereldoorlog legde men een ontwateringssloot aan in de vallei ten zuiden van het Griltjesplak, de Groene Pollen.¹³³ In 1920 construeerde men aan de zuidwestkant van het Griltjesplak een zanddam, de 'Weversdam', met een stuw en een duiker voor afvoer naar de sloot (ZIE FIG. 4B).¹³⁴ In 1930 werd deze stuw verhoogd. In de jaren '20 werden de Kroonpolders ten westen van het Griltjesplak aangelegd. Hierdoor steeg op de plek van de Kroonpolders de freatische grondwaterstand. De aanleg van de Kroonpolders (gevolgd door kustaangroei) en de aanleg van de dam met de stuw leidden vervolgens tot een stijging van de freatische grondwaterstand in de hele vallei en een vernatting. Deze vernatting die rond 1920 begon, zette zich tot in de jaren '50 voort.¹³⁵

In 1954 werd echter begonnen met een grondwateronttrekking¹³⁶ ten zuidoosten van het gebied, waardoor in de vallei, en vooral in het zuidelijke deel (met de raaien 1 t/m 10 in Fig. 4B), een verlaging van de grondwaterstand op ging treden. Ter compensatie werden er in 1960 twee stuwen geplaatst in het gekanaliseerde duinbeekje waarop het Griltjesplak afwatert.¹³⁷ In 1969 werden deze stuwen opgehoogd. Eerst werd 's winters via de duiker in de Weversdam nog wel water afgevoerd uit de vallei, maar later vond in het geheel geen afvoer meer plaats.¹³⁸ Het bovenstroomse deel van de sloot door de Groene Pollen is sedert 1979 vrijwel continu afgedamd.

In twee periodes, van 1938/49 tot 1960-69 en van 1979 tot aan het einde van de onderzoeksperiode in 1987, lijkt in hele vallei een trendmatige vernatting als gevolg van verhoogde grondwaterstanden en nivellering van de fluctuatie¹³⁹ van de waterstand te zijn opgetreden. Een uitzondering vormt het deel met de raaien 5 t/m 10 in Fig. 4B (zie vervolg). De relatief droge omstandigheden en grote fluctuatie van de waterstand in de tussenliggende periode 1971-79, hangen vermoedelijk samen met de bijzonder grote hoeveelheden grondwater die toen - vooral in de zomer - zijn gewonnen en met het extreem droge klimaat van die jaren. Met ingang van 1979 werd aan de duinen die aan de vallei grenzen minder water onttrokken dan in de voorgaande periode (ZIE OOK FIG. 4D).

In het zuidoostdeel van het Griltjesplak, met raai 5 t/m 10 in Fig. 4B, zijn de in de jaren 1960-1970 de wintergrondwaterstanden volgens Reijnders ongeveer gelijk gebleven, terwijl de grondwaterstanden in de zomer, onder invloed van de nabije grondwateronttrekkingen, zelfs enkele decimeters gedaald zijn. In de winter bleven de grondwaterstanden hier gelijk,

132 Westhoff & Van Oosten, 1991

133 Markus, 1977

134 Markus, 1977

135 Westhoff en Van Oosten, 1991

136 De winning nam daarna toe tot 425.000 m³/j tegen het eind van de jaren '70. Daarna werd de onttrekking terug gebracht naar 200.000 m³/j (IWACO, 1989).

137 Markus, 1977

138 Westhoff & Van Oosten, 1991

139 Voor de fluctuatie van het oppervlaktewaterpeil in de periode van de jaren 1937-49 vermeldt Visser, 1973 een gemiddelde van $\pm 0,80$ m, en voor 1950-56 en 1960-68 gemiddelden van $\pm 0,65$ m en $\pm 0,55$ m.

omdat ze dan werden bepaald door het opstuwen.¹⁴⁰ De drie in en naast het zuidelijk deel van het Grltjesplak geplaatste peilbuizen (ZIE FIG. 4B) tonen voor 1971-72 en 1976-77 wat lagere grondwaterstanden dan voor 1968 en 1973-75 (ZIE OOK FIG. 4D). Deze verschillen volgen echter de variaties in neerslagtekort en neerslagoverschot, en ze vertegenwoordigen dus verschillen tussen relatief droge en natte jaren. Vanaf 1977 tot aan het einde van de onderzoeksperiode treedt een geleidelijke algemene stijging van de grondwaterstanden op. Deze stijging is zowel een gevolg van een aantal relatief natte jaren, als een resultaat van de reductie van de wateronttrekking. Twee van de peilbuizen (5A-L2 en 5A-L4) tonen voor de periode van 1971 tot 1979 een grotere fluctuatie van het freatische grondwater (0,8-1,3 m) dan voor de volgende periode (een fluctuatie van 0,4-0,8 m).

Hydrochemie en waterhuishouding

Het oppervlaktewater van het Grltjesplak kan globaal worden gekarakteriseerd als zoet en neutraal water van een matige hardheid en matig lage alkaliteit (ZIE FIG. 1). De seizoensdynamiek van Ca, Na en Cl wijst op een sterke invloed van 'salt-spray': de vallei ligt dan ook dicht bij de zee. In de jaren 1970/71 en 1988 verschilt de hydrochemische samenstelling van oppervlakte- en grondwater in delen van de vallei (ZIE OOK FIG. 4C EN FIG. 4E). In een groot deel van de vallei is het basengehalte relatief laag als gevolg van de infiltratie van regenwater.

In 1988 is de bodem op 1,2 m diepte in het noordelijk deel van het Grltjesplak (rechts in de doorsnede van Fig. 4C) iets rijker aan CaCO₃ dan in het zuidelijk deel. De monsters van de bovenste bodemlaag geven voor het noordelijk deel van de vallei een hogere pH. Volgens de hydrochemische gegevens uit 1970/71 heeft het oppervlakte-

water bij de noordelijke delen van de raaien 12 en 11 (ZIE FIG. 4E BOVEN) een hoger calciumgehalte dan het oppervlaktewater in het zuidelijk deel van de vallei. Het ondiep grondwater (ZIE FIG. 4E ONDER) heeft in 1970/71 in de noordhelft, én bij een deel van de bemonsterde plekken in het uiterste zuidoosten en in het westen van de vallei (delen van de raaien 12, 11, 1, 2, 7 en 8) eveneens relatief hoge calciumgehalten.

De relatief hoge calciumgehalten in het Grltjesplak in 1970/71 en 1988 kunnen een gevolg zijn van een (periodieke) toestroming van baserijk grondwater in de betreffende gedeelten van de vallei vanuit de duincomplexen die om de vallei heen liggen. Het ruimtelijke patroon van de wassertypen in 1970/71 (ZIE FIG. 4E) weerspiegelt dan de invloed van de grondwaterwinning in die jaren. Vanuit de duincomplexen aan de zuidzijde van het Grltjesplak stroomde geen grondwater naar de vallei, maar naar de winning (ZIE OOK FIG. 4K VOOR DE HYDROLOGIE VAN 1970/71 EN 1988).

¹⁴⁰ volgens Reijnders (gegevens 1970);

Reijnders zegt verder dat in de andere delen van het Grltjesplak (vooral bij raai 11 en 12 in Fig. 4B) in de jaren '60 geen verlaging van de gemiddelde jaarlijkse grondwaterstand is opgetreden.

FIG. 4E

Het calciumgehalte van oppervlaktewater (boven) en ondiep grondwater (onder) in het Grittjesplak in 1970-1971 (naar gegevens van Van Gelder).

Monsters van de gebieden met dikke punten tonen in 1970-71 een relatief hoog calciumgehalte, de licht gestippelde een relatief laag calciumgehalte. De grenzen tussen de gebieden met verschillende watertypen (in vergelijking met elkaar relatief hoog/laag calciumgehalte) zijn aangegeven met een doorgetrokken of onderbroken (geschatte) lijn.

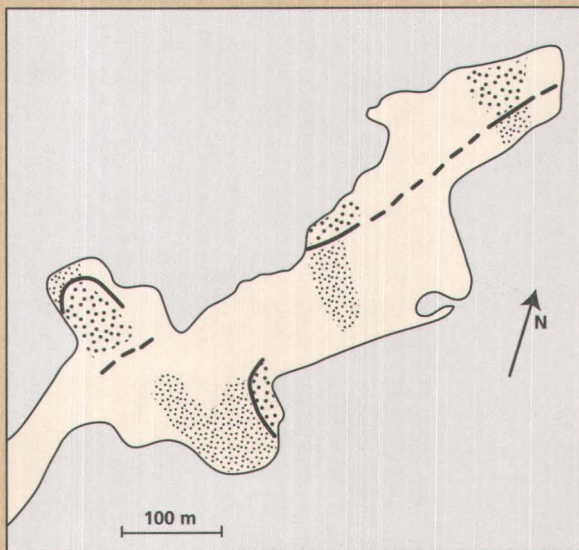
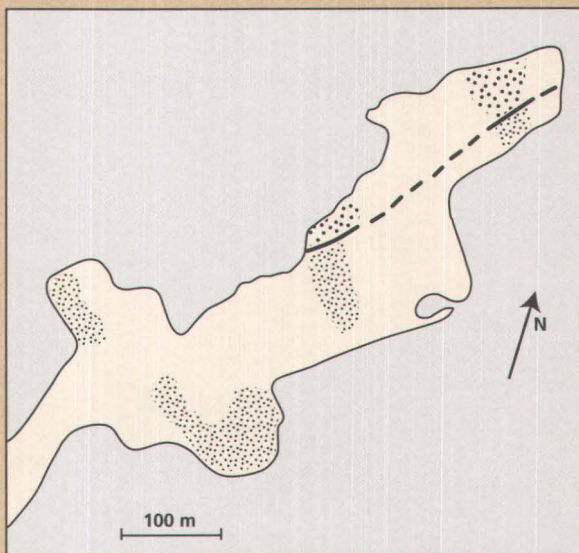


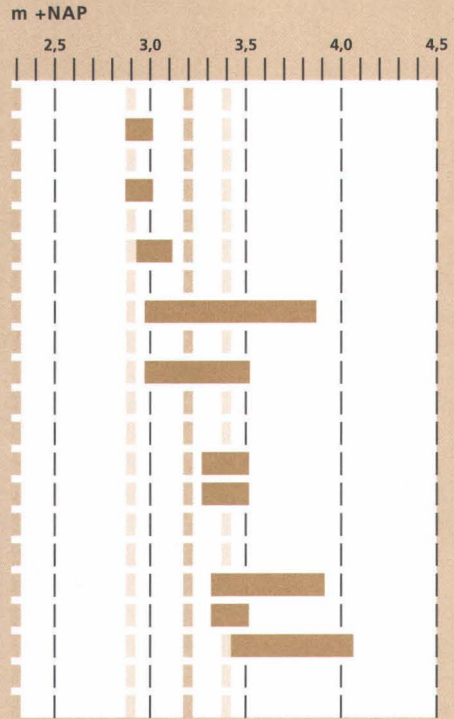
FIG. 4F

Vegetatiezonering in het Griltjesplak in 1970-71 ten opzichte van hoogteligging en waterstand in 1969 en 1970-71 (naar gegevens van Van Gelder).

De HG (hoogste grondwaterstand) en LG (laagste grondwaterstand) zijn gebaseerd op metingen in peilbuizen in het zuidelijke deel van het Griltjesplak. Over een lange tijdsperiode gezien, waren de jaren 1970 en 1971 tamelijk droge jaren. Daarom zijn ook de grondwaterstanden uit een natter voorgaand jaar (1969) in beschouwing ge-

nomen. Voor de relatie tussen standplaats en overige abiotische parameters zie ook Fig. 4H (de nummers achter de namen van de vegetatietypen verwijzen naar dat figuur). De Galigaan-AS is in fig.4F weggelaten, omdat ze maar op een enkele plek is aangetroffen.

- AS van Ongelijkbladig fonteinkruid (1)
- AS van Waterpunge & Oeverkruid (2)
- Lokale gemeenschap van Gewone/Slanke waterbies (3)
- AS van Veelstengelige waterbies (4)
- RG Riet [Riet-klasse] (5)
- AS van Waterscheerling en Hoge cyperzegge
 - typische variant (7)
 - variant met Waterdrieblad en Ronde zegge (8)
- AS van Drienervige & Zwarte zegge
 - var. met dominantie Wateraardbei (9)
 - var. met Veenpluis & Knopbies (10)
 - var. met dominantie van Kruiptwilg/Grote veenbes (11)

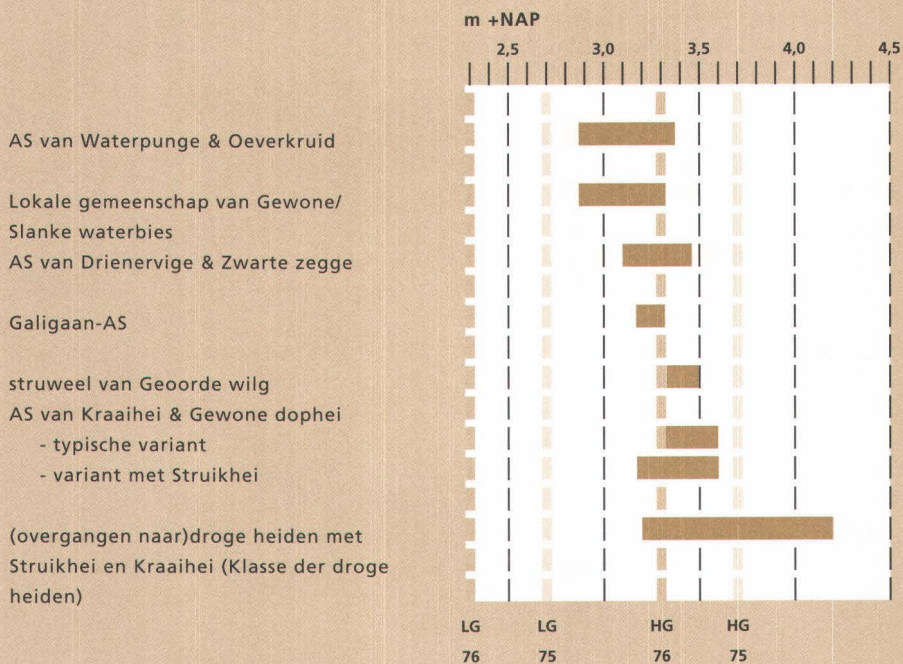


LG	LG	HG	HG
70/71	69	70/71	69

FIG. 4G

Vegetatiezoning in het Griltjesplak in 1976 ten opzichte van de hoogteligging en de waterstand in 1975 en 1976 (naar gegevens van Markus).

De HG (hoogste grondwaterstand) en LG (laagste grondwaterstand) zijn gebaseerd op metingen in peilbuizen in het zuidelijke deel van het Griltjesplak.



Volgens Ab Grootjans (commentaar op concepttekst) wijzen de hoge calciumgehalten van de peilbuizen-monsters op ca. 1 m diepte in het Griltjesplak in 1970/71 - 1988 echter niet op toestroming van baserijk grondwater, maar worden ze veroorzaakt door infiltratie van oppervlaktewater en ondiep in de bodem aanwezige kalk. Recent onderzoek o.a. in het Kapenglop laat zien, dat oppervlaktewater dat in contact heeft gestaan met een organische bodemlaag 'kalkagressief' wordt; kalk gaat erin in oplossing. Als dit water in de bodem wegzakt en een eronder gelegen kalkfront gepasseerd heeft, blijkt het veel calcium te bevatten. In voormalige kwelgebieden zoals het noordelijk deel van het Griltjesplak lijkt het erg waarschijnlijk dat er een ondiep kalkfront aanwezig is.

Er zijn geen aanwijzingen voor een duidelijke trendmatige wijziging van de chemische samenstelling van het oppervlaktewater tussen 1969 en 1985 in het Griltjesplak.¹⁴¹ In het relatief zure zuidelijk deel (met de raaien 5 t/m 9 van Fig. 4B) is de invloed van baserijk grondwater tussen 1938 (ZIE OOK FIG. 4K) en 1970 geleidelijk (nog verder) afgenomen; de veranderingen in de vegetatie, vooral het verdwijnen van de Knopbies-associatie tussen 1938 en 1970, worden daarmee verklaard (ZIE VERVOLG). Deze achteruitgang van grondwaterinvloed in dit zuidelijk deel gaat gepaard met een vernatting, een verhoogde invloed van regenwater en verzuring, en is het gevolg van de combinatie van hydrologische veranderingen in het gebied ten zuiden van het reservaat (grondwateronttrekkingen en

ontwatering) en in het reservaat zelf (opstuwung van water). Op grotere afstand van de grondwaterwinning en van de ontwaterde gebieden, dus bij de raaien 11, 12, 1 en 2, veranderde de hydrologie weinig en bleven de omstandigheden ongeveer gelijk. Een plas in het noordwestelijke deel van de vallei lijkt tussen jaren 1970/71 en 1987 niet of nauwelijks te zijn verzuurd.¹⁴² Overigens kunnen in het noordwestdeel bij raai 1 t/m 4 van Fig. 4B de kustaangroei en de aanleg van de Kroonpolders juist hebben geleid tot enige (compenserende) toename van invloed van baserijk grondwater.

Vegetatie in relatie tot de standplaatscondities

De relatie tussen vegetatie en milieu in het Griltjesplak wordt in deze paragraaf in eerste instantie beschreven aan de hand van de situatie van 1970/71, omdat toen een uitgebreide set aan abiotische gegevens is verzameld. De gegevens van 1976 geven een wat beperkter beeld (Fig. 4G), omdat de vijf raaien van Markus allen liggen in de zuidelijke helft van de vallei (Fig. 4B). De zeven raaien van Van Gelder (ZIE FIG. 4B) geven een gedetailleerd beeld van het vegetatiepatroon en de vegetatiezonering in 1970/71 ten opzichte van de hoogteligging van het maaiveld (ZIE FIG. 4F). Deze gegevens zijn gebruikt voor een hydrochemische klassificatie van de standplaatsen van de gemeenschappen op basis van CANOCO-analyses. Naast een CCA van parameters van grondwatermonsters en vegetatietypen is ook een CCA uitgevoerd met parameters van oppervlaktewatermonsters en vegetatietypen. De grafische voorstellingen van het resultaat (ZIE FIG. 4H EN FIG. 4I) blijken sterk overeen te komen als een van de twee figuren ondersteboven gekeerd wordt en gespiegeld wordt (deze verdraaiing heeft in dit verband nauwelijks betekenis). Voor

¹⁴¹ Zie het overzicht van vanaf 1969 verzamelde hydrochemische data (pH, elektrisch geleidingsvermogen en belangrijke ionen) van het Griltjesplak (Kersten, 1985).

¹⁴² metingen van Gemert & Maessen (1987)

vrijwel alle van de onderscheiden gemeenschappen kan in de beide voorstellingen een duidelijke eigen positie in een 'veld' worden aangegeven. Een aantal velden van de gemeenschappen grenzen aan elkaar of overlappen, en dat betekent dat er overgangen tussen de gemeenschappen voorkomen.

Uit de resultaten van de CCA-analyses van de plantensoorten en de abiotische parameters blijkt, dat indicaties voor de chemische samenstelling van grond- en oppervlaktewater ten dele goed samen te gaan. Zo zijn de soorten die in 1970/71 voorkomen op de plaatsen met het meest basenrijke/zoete grondwater van de vallei, tevens ook aanwezig op plaatsen met inundatie door basenrijk oppervlaktewater. Voor het middenbereik van de schalen basenrijk - basenarm en zoet/elektrolytarm - brak/elektrolytrijk zijn de indicaties van soorten voor grond- respectievelijk oppervlaktewater minder duidelijk.

Er hebben in het Griltjesplak veel veranderingen in de hydrologie plaatsgevonden die geresulteerd hebben in veranderingen in de vegetatie. Daarop wordt enkele pagina's verderop ingaan. Eerst worden hier de samenhangen tussen vegetatie en standplaats nader belicht aan hand van van de situatie in 1970/71. De hydrochemische gegevens laten alleen een beperkte interpretatie van de samenhangen toe; voor een meer gedetailleerd inzicht zijn specifieke metingen in de wortelzone van de bodem noodzakelijk.

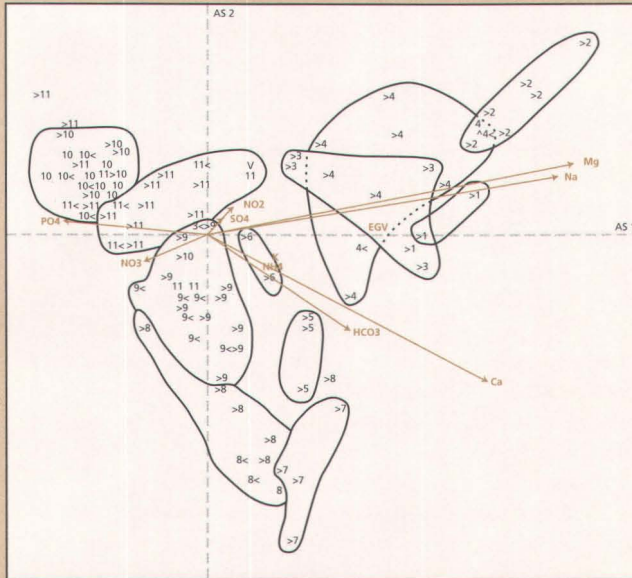
In 1970/71 waren de **Associatie van Ongelelijkbladig fonteinkruid**, de **Associatie van Waterpunge & Oeverkruid** vertegenwoordigd in het laagste en natste deel van de vallei met de raaien 1 en 2 in Fig. 4B. Ook kwam een soortenarme gemeenschap voor

met Gewone/Slanke waterbies (en Gewone waternavel, Oeverkruid of Knolrus) die syntaxonomisch gezien moeilijk is te plaatsen.¹⁴³ In de winter van '70 en '71 was dit deel van de vallei enkele maanden lang geïnundeerd. Vegetaties die behoren tot de **Associatie van Veelstengelige waterbies** kwamen net als de bovenbeschreven vegetaties vooral voor in het lage deel van de vallei met de raaien 1 en 2; ze blijken er echter een iets hogere positie in te nemen. Gedurende de winter van 1970 en '71 werd een aantal van de standplaatsen van de Associatie van Veelstengelige waterbies niet geïnundeerd. Ook in het nattere jaar 1969 trad niet op alle standplaatsen inundatie op. Het voorkomen van de bovengenoemde gemeenschappen gaat samen met een relatief hoge basenrijkdom van het grondwater (ZIE OOK FIG. 4H). Het oppervlaktewater had een relatief hoge EGV. De standplaatsen van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid blijken gebonden te zijn aan het meest basenrijke grondwater en het meest mineralenrijke oppervlaktewater (relatief hoge EGV).

143 De Catalogus Vegetatietypen van Staatsbosbeheer onderscheidt een RG Gewone waterbies [Riet-klasse] (verbindt met het Zilver-schoon-verbond), een DG Gewone waterbies [Klasse der hoogveenslenken] (de vegetatie bevat dan Veenmos) en een DG Gewone waterbies [Klasse der kleine zeggen].

FIG. 4H

Grafisch beeld (biplot) van de CANOCO-analyse van abiotische parameters van grondwatermonsters en vegetatietypen in het Grltjesplak (gegevens van Van Gelder, 1970-71; CCA van de hele set van vegetatie-opnamen en de grondwatermonsters van juli 1970 en juli 1971).



De vegetatietypen zijn met een nummer aangegeven (hetzelfde als in Fig. 4F). De eigenwaarden zijn 0,32 voor de 1ste as en 0,15 voor de 2e as, wat betekent dat de vegetatiekundige variatie in belangrijke mate wordt bepaald door de abiotische parameters van de analyse. In het figuur staan lange pijlen voor parameters die de variatie in de vegetatie sterk bepalen. De meest bepalende parameters zijn dus Ca, HCO₃, Na en Mg. De plantengemeenschappen die in het Grltjesplak gebonden zijn

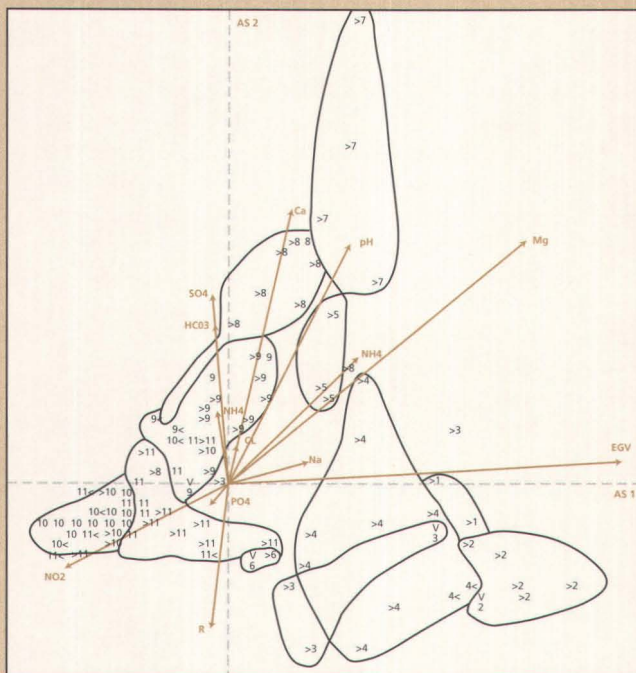
aan standplaatsen met relatief basenrijk en enigszins brak grondwater staan in de rechterhelft van het figuur, dicht bij de pijlpunten voor de parameters Ca en HCO₃ (basengehalte) en Na en Mg (enigszins brak water). Dit zijn: AS van Ongelijkbladig fonteinkruid (1), AS van Waterpunge & Oeverkruid (2), AS van Veelstengelige waterbies (4) en de Lokale gemeenschap van Gewone/Slanke waterbies (3). Gemeenschappen van standplaatsen met meer of minder basenrijk, maar zoet grondwater zijn de varian-

ten van de AS van Waterscheerling en Hoge cyperzegge (7 en 8), de RG Riet [Riet-klasse] (5) en de Galigaan-AS (6). In de linker bovenhoek van de grafiek staan gemeenschappen van de standplaatsen met het meest basenarme en het meest zoete grondwater van de vallei: AS van Drienervige zegge & Zwarte zegge, (9) variant met dominantie van Wateraardbei, (10) variant

met Veenpluis & Knopbies en (11) variant met dominantie van Kruiwilg/Grote veenbes. Verder lijken basenarme omstandigheden samen te gaan met iets voedselrijkere omstandigheden; met name hoge gehalten van NO₃ en PO₄ zijn gecorreleerd met een lage basenrijkdom. Dat een relatief hoog NH₄-gehalte in de vallei samengaat met een hoge basenrijkdom, is waarschijnlijk een gevolg van invloed van denitrificatie (ZIE OOK PAG. 45).

FIG. 41

Grafisch beeld (biplot) van de CANOCO-analyse van abiotische parameters van oppervlaktewatermonsters en vegetatietypen in het Griltjesplak (gegevens van Van Gelder, 1970-71; CCA van de hele set van vegetatie-opnamen en de oppervlaktewatermonsters van april 1971).



Na en Mg aangeven. De monsters die een plek hebben gekregen in dit gebied zijn elektrolytrijk (d.w.z. hebben een hoge EGV) en dat betekent dat ze enigszins brak zijn. De gemeenschappen die links onder in het figuur zijn geplaatst, zijn gebonden aan relatief basenarm, elektrolytarm en zoet oppervlaktewater. Dit zijn: twee varianten van de AS van Drienvervige zegge & Zwarte zegge (variant met Veenpluis en Knopbies (10) en variant

De vegetatietypen zijn met een nummer aangegeven (hetzelfde als in Fig. 4H en 4F). De eigenwaarden zijn 0,40 voor de 1ste as en 0,17 voor de 2e as, wat betekent dat de vegetatiekundige variatie in belangrijke mate wordt bepaald door de abiotische parameters van de analyse. De parameters die de variatie in de vegetatie sterk bepalen, staan vooral rechts in het figuur (lange pijlen). De plantengemeenschappen die in het

Griltjesplak gebonden zijn aan standplaatsen met relatief basenrijk oppervlaktewater, staan boven en rechtsboven in het figuur, dicht bij de pijlpunten voor de parameters Ca, pH, HCO₃ en SO₄. Dit zijn: de AS van Waterscheerling en Hoge cyperzegge (7 & 8) en de RG Riet [Riet-klasse] (5). In het rechter midden van de figuur bevindt zich de pijl van het elektrisch geleidingsvermogen (EGV), en de pijlen die de invloed van

met dominantie van Kruiwilg/Grote veenbes (11) en de Galigaan-AS (6). De gemeenschappen die behoren tot de AS van Ongelijkbladig fonteinkruid (1) of de AS van Waterpunge & Oeverkruid (2) zijn verbonden met elektrolytrijk oppervlaktewater. Deze grafische voorstelling komt sterk overeen met Fig. 4H, wat echter pas zichtbaar wordt bij verwisseling van boven/onder en rechts/links.

De soortenarme AS van Waterscheerling & Hoge cyperzegge was vertegenwoordigd in het zeer natte, noordoostelijke deel van de vallei (met de raaien 11 en 12 in Fig. 4B). In 1969 trad op deze plaats langdurige tot permanente inundatie op en in de droge jaren 1970/71 werd een deel ervan geïnundeerd. In dit deel van de vallei had het grond- en oppervlaktewater een relatief hoog gehalte aan Ca²⁺. Deze gemeenschap lijkt in het Griltjesplak gebonden te zijn aan de plekken met de sterkste invloed van basenrijk grondwater. De RG Riet [Rietklasse] en de Galigaan-associatie waren vertegenwoordigd in een laag gelegen zuidelijk valleideel (met raai 7). Dit deel werd gedurende de winter van '70 en '71 geheel overstroomd, en in '69 ten dele. Het basengehalte van het grondwater en van het oppervlaktewater was op de standplaatsen van deze gemeenschappen iets lager dan op die van de AS van Waterscheerling & Hoge cyperzegge, maar hoger dan op de meeste standplaatsen van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge.

Vegetaties die behoren tot de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge werden vooral aangetroffen in de buurt van de valleirand; in het zuidelijk deel (met de raaien 6 en 8) echter ook meer centraal in de vallei. Ten opzichte van de meeste hiervoor besproken gemeenschappen lagen de standplaatsen relatief hoog en ze waren daardoor minder nat. Het grond- en oppervlaktewater was relatief calciumarm en relatief zuur. Op de standplaatsen moet dus infiltratie van regenwater overheersen. Er konden drie lokale varianten binnen de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge worden onderscheiden, waarbij de standplaatsen verschilden in ruimtelijke verspreiding en hoogteligging (ZIE FIG. 4F). Een variant met dominantie van Wateraardbei was voornamelijk in de

noordelijke helft van het gebied (met raai 11) vertegenwoordigd, waar de standplaats in de jaren 1969-71 's winters waarschijnlijk voor een groot deel werd geïnundeerd. De standplaats is natter dan die van de andere varianten. Een variant met Veenpluis en Knopbies is alleen in het zuidelijke deel (met de raaien 6, 7 en 8) gevonden. Er trad hier in 1970 en 1971 geen inundatie op en in 1969 een gedeeltelijke inundatie. Een variant met dominantie van Kruiwilg/Grote veenbes kwam verspreid in het hele Griltjesplak met uitzondering van de noordelijke hoek voor. Deze variant ligt t.o.v. die van de andere twee varianten relatief hoog en in de jaren 1969-71 trad op de standplaats geen inundatie op. (De drie varianten zijn in deze beschrijving gerangschikt op volgorde van relatief basenrijke standplaats naar relatief basenarme standplaats). De wat hogere basenrijkdom (ZIE OOK FIG. 4H) en de iets hogere pH van het grond- en oppervlaktewater op de standplaats van de variant met Wateraardbei zal samenhangen met langdurigere overstroming met basenhoudend oppervlaktewater of een iets minder ver voortgeschreden verzuring.

Successie en degradatie

Op basis van de vegetatiepatronen van de verschillende onderzoeksperioden die samen 50 jaar beslaan en enkele oude beschrijvingen¹⁴⁴ is er een reconstructie gemaakt van de veranderingen in de vegetatie (ZIE OOK FIG. 4K). Van het westelijke en zuidelijke deel van de vallei (met de raaien 1 t/m 10) is van alle perioden voldoende informatie beschikbaar. Voor het noordelijke deel (met de raaien 11 en 12) konden alleen de veranderingen die plaatsvonden tussen 1970/71 en 1988 in beeld worden gebracht.

Rond 1870 behoorden de vegetaties van het Griltjesplak volgens Visser (1973) (vooral) tot de Knopbies-associatie en de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. Vertegenwoordigers van de eerstgenoemde associatie kwamen waarschijnlijk voor in hogere randzones van de vallei en van de laatstgenoemde in lager gelegen, meer centrale delen van de vallei.

De laaggelegen gedeelten van de vallei

In het westelijke deel van de vallei (deel met de raaien 1 en 2) ligt een meestal met water gevulde laagte waar een vegetatie behorend tot de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid, en daaraan nauw verwante gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse, van 1870 (zie boven) tot op heden kunnen worden aangetroffen. In 1938 waren zulke vegetaties ook nog aanwezig in andere laaggelegen plekken van het zuidelijke deel van het Griltjesplak. Westhoff vermeldde toen tevens dat op natte delen van de vallei Riet voorkwam, en dat de soort plaatselijk een bedekking van 10 % bereikte. In 1957/59 werd (nog) een vertegenwoordiger van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid zonder Riet aangetroffen in een laagte in de buurt van raai 8 in Fig. 4B, grenzend aan de vegetatie behorend tot de Knopbies-associatie (zie boven).¹⁴⁵ In 1970/71 was de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid bij raai 8 verdwenen en grotendeels vervangen door de RG Riet [Riet-klasse].

In en rond het plasje in de zuidwesthoek (met de raaien 1 en 2) veranderde de soortensamenstelling in de loop der jaren vaak. Tot in 1997 varieerde de samenstelling vooral in samenhang met de neerslag en werd ze mogelijk beïnvloed door enige verdroging als gevolg van wateronttrekking (ZIE BOVEN, ONDER HYDROLOGIE). In natte jaren

met een hoge, weinig fluctuerende waterstand, zoals die van het einde der jaren '60, overheersten Ongelijkbladig fonteinkruid en Bronmos. In minder natte jaren, bijvoorbeeld in 1970 en 1971, konden in de laagte soorten van periodiek droogvallende standplaatsen tot ontwikkeling komen, zoals Gewone/Slanke waterbies en soorten van de Oeverkruid-klasse (o.a. Oeverkruid, Stijve moerasweegbree, Waterpunge). In die jaren zakte in de zomer de waterstand hier tot 30 cm onder het maaiveld, en er werden voor deze laagte toen gemeenschappen vermeld die behoren tot de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid, de gemeenschap met Gewone/Slanke waterbies (ZIE BOVEN), de Associatie van Veelstengelige waterbies en de Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid. De afwisseling van inundatie en droogvallen van bodems in jaren met een gemiddelde vochthuishouding en drogere (maar niet al te droge) jaren zorgde ervoor, dat de pioniersoorten steeds weer opnieuw terugkwamen.

¹⁴⁴ van V. Westhoff (aantekeningen), Visser (1973) en Sykora (1978b). Sykora heeft in 1977 enige van de door Markus in 1976 gemaakte opnamen herhaald.

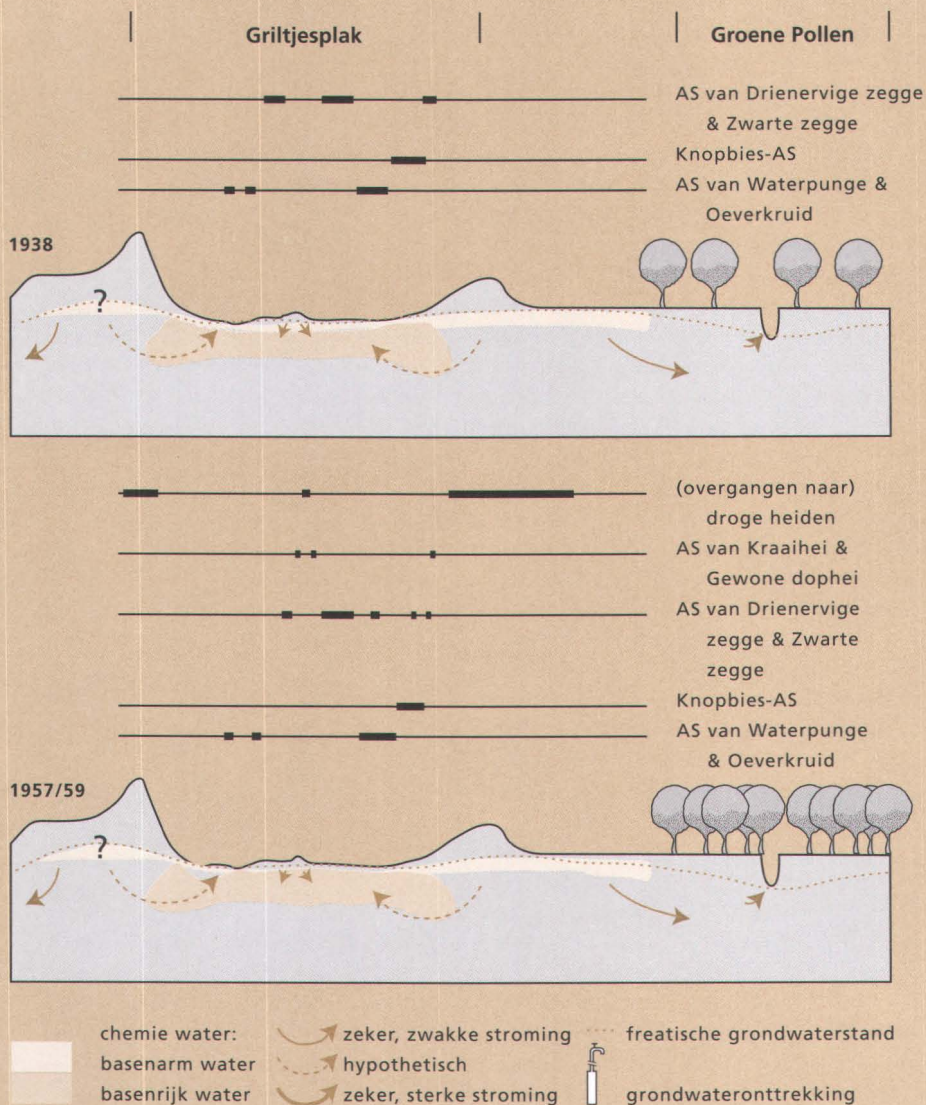
¹⁴⁵ een 'uitgestrekt Littorellion met wat *Cladium* en zonder *Phragmites*'

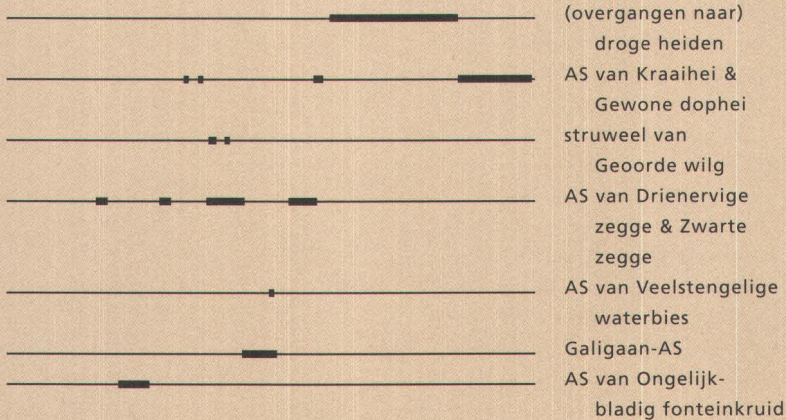
FIG. 4K

Verticale doorsneden van het Grltjesplak en de Groene Pollen ter illustratie van het hydro-ecologische systeem in 1938, 1957/59, 1970/1976, en 1988.

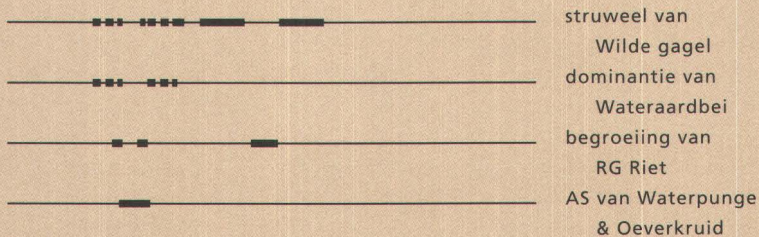
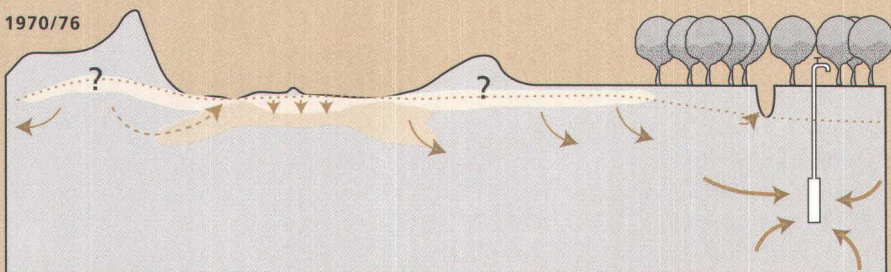
De ligging van de doorsnede door het Grltjesplak is aangegeven in Fig. 4B. De Groene Pollen liggen ten zuidoosten van

het Grltjesplak. De grondwateronttrekking werd in 1954 begonnen, maar is in 1957/59 nog buiten beschouwing gelaten.

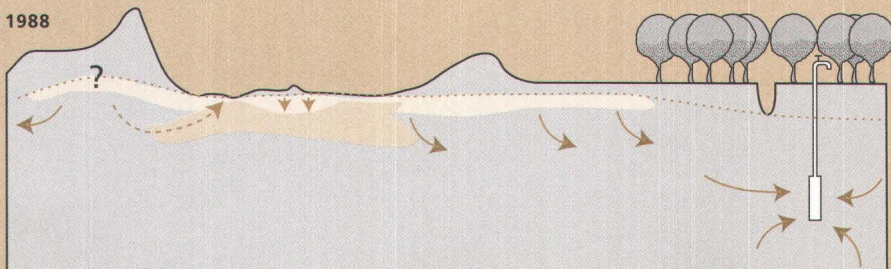




1970/76



1988



Vanaf 1970/71 veranderden de vegetaties in en rond het plasje (met de raaien 1 en 2) o.a. in samenhang met het optreden van droge perioden. Toen in 1972¹⁴⁶ het water in de zomer tot 40 cm beneden het maai-veld zakte, namen Stijve moerasweegbree en Waterpunge t.o.v. 1971 sterk af en namen Dwergzegge en Knolrus s.l. sterk toe. De zomer van 1976¹⁴⁷ was zo droog, dat de Associatie van Ongelijkbladig fonteinkruid in het plasje toen kennelijk helemaal niet vertegenwoordigd was. Gewone waternavel, Egelboterbloem, Gewone/Slanke waterbies, Watermunt, Drienvervige zegge en Fiorin-gras namen daarentegen toe en Duinriet was verschenen. Begin jaren '70 hadden zich o.a. Kleine lisdodde, Grote lisdodde, Grote egelskop s.l. gevestigd.

In de jaren '80 bleek een groot deel van het plasje inmiddels te zijn dicht gegroeid met Riet (RG Riet [Riet-klasse]). Het lijkt aannemelijk dat dit werd veroorzaakt doordat zich door de verhoging en nivellering van de waterstand vanaf 1979 (zie boven) in toenemende mate organisch materiaal ging ophopen. Er zijn nog wel vermeldingen van

aanwezigheid van soorten en gemeenschappen van de Oeverkruid-klasse (met o.a. Oeverkruid) in 1984¹⁴⁸ en 1989¹⁴⁹. In 1991 en 1992 was op een plekje dat enkele jaren daarvoor in dit deel van de vallei was geplagd, de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid vertegenwoordigd. In 1991 werd de vegetatie en de bovenste bodemlaag van het plasje, de plek met de raaien 1, 2 en 3 in Fig. 4B, en van een plek ten zuiden hiervan met een dragline verwijderd ('uitgeschoven'). In 1992 groeide er veel Knolrus s.l. en spaarzaam Oeverkruid, Stijve moerasweegbree en Waterpunge.¹⁵⁰

In 1970/71 is de vegetatie met Riet in het noordoosten van de vallei (deel met de raaien 11 en 12) geklassificeerd als soortenarme vorm van de AS van Waterscheerling & Hoge cyperzegge. Men heeft verondersteld dat Riet hier in de periode van 1938 (eerste vermelding, zie boven) tot 1971 is toegenomen of zich heeft gehandhaafd, omdat in dit deel van de vallei basenrijk grondwater is blijven toestromen vanuit de oostkant van het Gritjesplak. Op een diepte van 1,20 m (ZIE OOK FIG. 4C) is het grondwater relatief rijk aan calcium. Uit recent onderzoek komt naar voren dat dit misschien wel moet worden verklaard met infiltratie van oppervlaktewater en een ondiep in de bodem aanwezig kalkfront.¹⁵¹ Eind jaren '80¹⁵² blijkt, dat in dit rietland Grauwe wilg s.l., Kruiwilg of Wilde gage het aspect zijn gaan bepalen en dat in een aanzienlijk deel ervan struweelvorming is opgetreden (RG Wilde gage [Klasse der kleine zeggen] of DG Wilg [Klasse der kleine Zeggen]). Verder is vastgesteld dat Wateraardbei en Wilde gage zich hier en daar hebben uitgebreid als gevolg van enige verzuring.

146 Visser, 1973

147 Sykora, 1978b

148 Van Gemert & Maessen, 1987. Het oppervlaktewater was toen gedurende het hele jaar zoet, matig hard en laag tot matig laag alkalisch (zie voor deze klassificatie Fig. J). Volgens recente chemische bepalingen van het oppervlaktewater ter plaatse vertonen het basengehalte en de alkaliteit (tegenwoordig) seizoensschommelingen (gegevens M. Cals).

149 Westhoff & Van Oosten, 1991

150 veldbezoek van Camiel Aggenbach en Mark Jalink in 1991 en 1992.

151 Mededeling Ab Grootjans

152 Zonneveld, 1990; Westhoff & Van Oosten, 1991

De matig hoog gelegen gedeelten van de vallei (randzones)

In 1938 was een uitgestrekte, tot de Knopbies-associatie¹⁵³ behorende vegetatie (alleen) nog aan de zuidoostelijke rand van de vallei, in de buurt van de raaien 8 en 9 in Fig. 4B, aanwezig (ZIE OOK FIG. 4K). In het zuidelijk deel van de vallei was deze gemeenschap ten dele vervangen door een - in 1988 nog aanwezige - vegetatie behorende tot de Galigaan-associatie. Verder werd in 1938 een jong stadium¹⁵⁴ van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge vermeld; toen vooral voor standplaatsen centraal in de vallei, maar ook wel voor het noordelijke deel. In 1957/59 bleek de Knopbies-associatie nog vertegenwoordigd te zijn, maar in 1970 is wat er van deze gemeenschap was overgebleven geheel vervangen door de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. Er wordt in 1970/71, 1976 en 1988 nog wel melding gemaakt van 'wat pollen' of 'spaarzame' Knopbies in vegetaties die behoren tot de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge. In 1957/59 namen vegetaties behorende tot de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zeggen of tot de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei - dus vegetaties van verzuurde standplaatsen - het grootste deel van de vallei in.¹⁵⁵

De overgang van de Knopbies-associatie naar de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge wordt toegeschreven aan de verzuring en vernatting die een gevolg zijn van de ingrepen in de waterhuishouding (ZIE BOVEN). Aan de rand van het zuidoostelijke deel van Griltjesplak (bij de raaien 8 en 9) heeft de Knopbies-associatie zich minstens 80 jaar (van ca. 1870 tot 1957) kunnen handhaven. Het lijkt zeer waarschijnlijk, dat in 1938 plaatselijk al enige verzuring opgetreden was in de vallei, en dat vóór 1938 op de standplaatsen van de

Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge een vegetatie van de Knopbies-associatie groeide. De zuidoosthoek van de vallei (met de raaien 8 en 9 in Fig. 4B) moet tot omstreeks 1950-1960 ten dele gebufferd zijn gebleven door toestroming van basenrijk grondwater. Uitgaande van een kalkgehalte van de bodem van 0,4-0,5 % (het gemiddelde van Terschelling) rond 1850 en van infiltratie van regenwater, zou de standplaats van de Knopbies-associatie anders veel eerder zijn ontkalkt en verzuurd. Omstreeks 1950-1960 moet dan door de ingrepen in de waterhuishouding (ZIE PAG. 133) ook op deze laatste standplaats van de associatie in het Griltjesplak de verandering van kwelgebied naar infiltratiegebied zijn opgetreden, waarbij de verzuring gepaard ging met 'netto' vernatting vanwege opstuwung van water. Tijdens de vervanging van vertegenwoordigers van de Knopbies-associatie door die van de Associatie van Drienervige zegge & Zwarte zegge tussen 1938 en 1970, als gevolg van deze verandering, zijn in de onderzochte raaien van het Griltjesplak ongeveer 20 soorten verdwenen (o.a. Stijve moerasweegbree, Moeraswespenorchis, Parnassia) of achteruitgegaan (o.a. Egelboterbloem, Zomprus, Knopbies), terwijl er twee zijn verschenen of vooruit gegaan (Veenpluis, Wilde gage).

153 Westhoff beschrijft de gemeenschap als "dicht optimaal Schoenetum: grijs-bronskleurige zee. Met lichtgroene eilandjes (aspect: Carex oederi ssp. pulchella) van Littorellion". Op de laagste plekken stond het grondwater in augustus 1937 ongeveer aan het maaiveld.

154 Westhoff beschrijft de vegetatie als 'een beginnend Caricetum trinervi-nigrae'

155 Westhoff & Van Oosten, 1991

In de tot de Associatie van Drienvrige zegge & Zwarte zegge behorende vegetaties vonden van 1950 tot begin 1970 enige veranderingen in soortensamenstelling plaats, die waarschijnlijk samenhangen met een voortgezette vernatting en verdere verzuring door ingrepen in de waterhuishouding (ZIE BOVEN). Daarbij nemen tussen 1970/71 en 1976 in de opnamen van de raaien enkele soorten toe of verschijnen (o.a. Gewone/Slanke waterbies, Zwarte zegge, Hennegras, Duinriet en Moeraswalstro), terwijl andere afnemen of verdwijnen (Parnassia, Moeraskartelblad, Egelboterbloem). Deze veranderingen kunnen ten dele in verband worden gebracht met verdere verzuring, tijdelijke verdroging (de droge jaren tot 1979, zie boven), grote fluctuaties in de waterstand, ophoping van organisch materiaal en toename van mineralisatie. Vanaf 1970 ontwikkelde zich op de standplaatsen van de Associatie van Drienvrige zegge & Zwarte zegge plaatselijk struweel van Geoorde wilg. Vermoedelijk hangt deze ontwikkeling vooral samen met een 'gewone' successie, een geleidelijke ophoping van organisch materiaal en toename van mineralisatie.

De hoger gelegen duinheiden

Vegetaties behorend tot de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei worden in het Griltjesplak vermeld vanaf 1938. Ze zijn gebonden aan lage duintjes of vrij hooggelegen plekken in de valleivlakte zoals die met name in het zuidelijke deel van de vallei voorkomen. De standplaats is overwegend zuur of matig zuur. In het uiterste zuidelijke deel van de vallei, het deel met raai 10 in Fig. 4B, overheerst in 1938 t/m 1976 de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei in de vegetatie, en ze is ook op de laagste plekken vertegenwoordigd. Daaraan sluiten, op iets hoger gelegen plekken Kraaihei-gemeenschappen van de Klasse der droge heiden aan. Het is aan te nemen dat vanaf 1954 in dit gedeelte van de vallei de standplaatsen van de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei zijn gaan verdrogen. De grondwaterstanden moeten zijn gedaald ten gevolge van de externe, nabije ontwatering en grondwateronttrekking, terwijl de daling niet werd gecompenseerd door opstuwing van regenwater. Uit de raaien verdwijnen tussen 1938/59 en 1976 Gevlekte orchis, Ronde zonnedauw en Heidekartelblad en Gewone dophei neemt af, terwijl Blauwe zegge verschijnt en Kruiwilg en Zandzegge toenemen.

156 Voor de volgende locatiebeschrijving is buiten de bronnen van Fig. 4L, pag. 152 ook gebruik gemaakt van Grootjans et al., 1995, Bakker et al. (1979), Holkema (1870), Van Eeden (1886), Van Dieren (1934) en Westhoff & Van Oosten (1991).

157 Van Holkema (1870) en Van Eeden (1886). Volgens Van Dieren (1934) vond het uitsterven van de grote valleien plaats tussen 1825 en 1885.

158 Westhoff & Van Oosten, 1991

4.2 Koegelwieck en Ijsbaantje van Hoorn

Selectie en verwerking van gegevens

Figuur 4L geeft een overzicht van de gegevens die voor dit locatieonderzoek zijn gebruikt. De vegetatiegegevens hebben in hoofdzaak betrekking op drie perioden: van 1938/48, 1963/69 en 1987/91 (ZIE FIG. 4L EN FIG. 4M). Voor de Koegelwieck zijn de vegetatie patronen voor deze drie perioden ruimtelijk geanalyseerd. Dat wil zeggen, er werd per periode een lokale vegetatietypologie opgesteld, de verspreiding en zonatie van vegetatietypen werd in samenhang met de hydrologie, de bodem en het beheer van de standplaats geïnterpreteerd; vervolgens werden de beschrijvingen van de drie perioden met elkaar vergeleken. Voor het noordelijk deel van de Koegelwieck zijn aan de hand van de gereconstrueerde verspreidingspatronen van vegetatietypen de ontwikkelingen en veranderingen die tussen 1938/48, 1963/69 en 1987/91 hebben plaatsgevonden in detail geanalyseerd. Van het Ijsbaantje van Hoorn waren minder gegevens beschikbaar (ZIE DE VOETNOOT OP PAG. 161). De lokale indicaties van plantensoorten zijn voor de Koegelwieck en het Ijsbaantje van Hoorn gezamenlijk vastgesteld op basis van de ruimtelijke analyse en de analyse van de vegetatie-ontwikkeling.

*Het gebied*¹⁵⁶

De Koegelwieck en het Ijsbaantje van Hoorn liggen tussen de zeereep van Terschelling en de Terschellinger polder (ZIE OOK FIG. N, PAG. 37). Het zuidelijke deel van de Koegelwieck is een duinencomplex met verschillende kleine valleien (ZIE FIG. 4M). De noordelijke helft is één grote, uitgestoven, secundaire vallei met vele lage duinkoppen. Van noord naar zuid gemeten is de open noordelijke vallei ongeveer 300 m lang.

Aan de oost- en westzijde sluiten duinencomplexen aan, het Formerumse bos en het Hoornse bos. Het Ijsbaantje van Hoorn ligt ten oosten van de Koegelwieck en wordt grotendeels omgeven door het Hoornse bos. Het meest noordelijke deel van de Koegelwieck (1,9 tot 2,5 m +NAP) en het Ijsbaantje (met laagste delen 2,2 m +NAP) zijn relatief laag gelegen. Het overige deel ligt hoger (met 2,5-2,7 m +NAP in het westen, 3,2-3,5 m +NAP in het zuiden en 3,6-3,8 m +NAP in het centrale deel).

De valleien en de duinen van dit deel van Terschelling zijn gevormd tijdens de grote secundaire verstuiwingen in de 2de helft van de 19de eeuw. De verstuiwingen werden er beëindigd door beplanting, vastleggingsbeheer en het verbieden van de duinbeweiding. In het zuidelijke duincomplex eindigden de verstuiwingen rond 1850; in de noordelijke grote vallei van de Koegelwieck hielden de verstuiwingen minstens tot 1880 aan (ZIE OOK FIG. 4Q). Volgens ooggetuigenverslagen¹⁵⁷ was dit rond 1880 nog een grote stuivende woestenij (ZIE OOK 'DE CENTAURIK', PAG. 156). De smalle zeereep ten noorden van de Koegelwieck is sinds de vorming van de vallei eenmaal, in 1915, doorgebroken. Deze doorbraak werd spoedig gedicht en dit was de laatste maal dat de zee toegang had tot de vallei.¹⁵⁸ Het gebied maakt deel uit van een afslagkust (ZIE PAR. 2.1), waarbij tussen 1928 en ca. 1970 de kustlijn ca. 150 m landinwaarts is verschoven. Ten behoeve van de kustverdediging is de zeereep van dit deel van Terschelling verstevigd d.m.v. aanleg van zanddijken.

FIG. 4L

Overzicht van de bestudeerde gegevens van de Koegelwiek en het Ijsbaantje van Hoorn.

periode	vegetatie	waterstanden	hydrochemie/ kalkgehalte v.d. bodem
1938/46	30 opnamen van Koegelwiek/ Ijsbaantje (*m)		
1948	32 opnamen in Koegelwiek waarvan 16 in raai (*m)	7 metingen in/tijdens de raai-opnamen	7 pH-metingen en bodemprofiel-beschrijvingen in de opnamen uit de raai
1963	5 opnamen in Koegelwiek op geplagde plekken (*m)		
1969	27 opnamen in Koegelwiek (mm)		
1987	3 opnamen in Koegelwiek op geplagde plekken (om; L)		
1989	op geplagde plekken: 5 opnamen in Koegelwiek en 6 opnamen op Ijsbaantje (om)		
1989	18 opnamen en kartering van vegetatietypen en plantensoorten (om)		
1986/89	18 PQ-opnamen (in 4 PQ's) op te plaggen en afgeplagde plekken (om)		
1990/91	28 PQ-opnamen op te plaggen en afgeplagde plekken (om; L)	tussen 13-6-91 en 30-12-91 in peilbuizen bij PQ's*	
1954/9		in 2 peilbuizen in Koegelwiek en 1 peilbuis vlakbij Ijsbaantje**	

ron	(mm) alle mossen en korstmossen op naam gebracht
Archief IBN-DLO aantekeningen van J. Westhoff	(*m) mossen en korstmossen deels op naam gebracht
Mörzer-Bruijns (1948)	(om) geen mossen en korstmossen opgenomen (L) schaal van Londo gebruikt i.p.v. schaal van Braun-Blanquet
Gradstein (1963)	* metingen om de twee weken ** maandelijks gemeten
Van der Staak en Lenten (1969)	
Zumkehr & Peereboom (1987b)	
Draisma (1990)	
Zonneveld (1990)	
Peerenboom ('86); Zumkehr & Peerenboom ('87c) en Zumkehr & Kuiper ('89)	
(gegevens E.J. Lammerts)	
TNO	

- 159 Westhoff & Van Oosten, 1991
 160 Visser (1973)
 161 mededeling W. Schaap
 162 Informatie hierover is ontleend aan Beukeboom (1976), Grootjans et al. (1995) en Bakker et al. (1979).

In de valleien en duinen van het onderzoeksgebied bestaat de bodem vrijwel overal uit kalkarm, ontkalkt, leemarm of zwak lemig fijn zand. Alleen in het noordoostelijke deel van de Koegelwieck komen kalkhoudende afzettingen in de vallei voor. Ook de duinen van de zeereep bestaan uit kalkhoudend fijn zand.

Bij wijze van intern beheer zijn in de jaren '50 voor het eerst gedeelten van de noordelijke Koegelwieck afgeplagd (ZIE FIG. 4N). In 1990 zijn er bijzonder grote delen geplagd. Het Ijsbaantje van Hoorn is geen natuurlijke vallei, maar is omstreeks 1920/25 uitgegraven om er in de winter te kunnen schaatsen.¹⁵⁹ Het staat vast dat het Ijsbaantje af en toe geplagd werd, en bij lage waterstanden ook wel gemaaid¹⁶⁰, maar hoe vaak is onbekend. In 1987 is een derde deel ervan - aan de westzijde - geplagd en in 1980 een ander derde deel - aan de oostzijde. In 1989 is het Ijsbaantje aan de noordzijde door graafwerkzaamheden vergroot.¹⁶¹

Hydrologie en hydrochemie¹⁶²

De Koegelwieck ligt tussen twee duinmassieven (waarvan een iets ten noorden van Formerum en een iets ten noorden van Hoorn) waarin de grondwaterspiegel opbult (ZIE FIG. N, PAG. 37). Vanuit deze opbollingen treedt een stroming van grondwater in noordoostelijke, respectievelijk noordelijke richting op, dus naar de Koegelwieck en het Ijsbaantje van Hoorn. In de Koegelwieck is de bodem ontkalkt; dat wil zeggen (met uitzondering van een noordoostelijk deel van de vallei) is tenminste een bovenlaag van 1,5 m van de bodem kalkarm of slechts iets kalkhoudend (CaCO₃-gehalte <0,6 %). Toch zijn in de bovenste bodemlaag van plekken die in 1986 en in 1990 in het noordelijke deel van de vallei geplagd zijn (ZIE VERVOLG) soms hoge pH-waarden

FIG. 4M

Ligging van de raaien en de sloten in de Koegelwieck.

R1 raai van opnamen van Mörzer-Bruijns (1948)


R2 raai van opnamen en detail-vegetatiekartering van Van der Staak en Lenten (1969)


IJ Ijsbaantje van Hoorn


S1 dichtgestoven greppel die niet meer afwatert

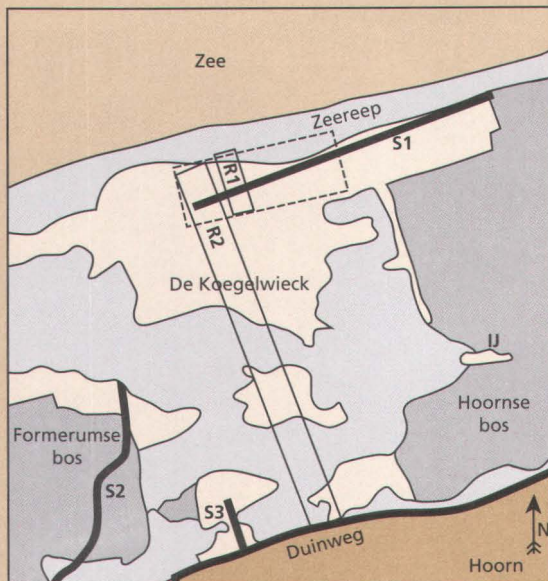
S2 sloot die nog afwatert

S3 sloot met opstuwing van water in oktober t/m februari (sinds 1972)

 gebied met afgeplagde terreinen (ZIE FIG. 4N)

 duinen (schematisch)

 vallei



gemeten. Op standplaatsen waar het gehalte aan organische stof laag is, kan periodieke toestroming van basenhoudend grondwater (vanuit een klein hydrologisch systeem) tijdens winterinundaties zorgen voor een handhaving van de buffering van de zuurgraad (ZIE FIG. 4O). Gedurende perioden van inundatie (die in de winter optreden) functioneert het noordelijke deel van de vallei als een *kwelplaatstelsel* (ZIE OOK PARAGRAAF 2.2 EN FIG. 4O PAG. 158).

Tijdens de inundaties kan het toestromende grondwater het adsorptiecomplex met basen verzadigen (ZIE FIG. D, PAG. 15), maar op standplaatsen met een dikke organische laag kan het dat niet. Voor gebufferde omstandigheden is de toestroming van basenrijk grondwater bijna overal in de noordelijke Koegelwieck cruciaal. Alleen in een

noordoostelijk deel kan kalk in de bovenste bodemlaag voor de buffering van de zuurgraad zorgen.

In hoeverre invloed van grondwater optreedt in het zuidelijke deel van de Koegelwieck, d.w.z. in de groep van valleien van het zuidelijke duincomplex, is niet duidelijk. Door de relatief hoge ligging van deze valleien overheerst er vermoedelijk infiltratie van regenwater, en zal een eventuele kwel hier zwakker zijn dan in het noordelijke deel van de Koegelwieck. Bovendien is het zuidelijk deel langduriger en daardoor sterker ontkalkt en verzuurd.

Veranderingen in waterstand

Het studiegebied is in de loop van de 20ste eeuw verdroogd. Rond 1910 was het zo nat dat men er in de winter overheen kon schaatsen.¹⁶³ De grondwaterstand is in de Koegelwieck in de 20ste eeuw - waarschijnlijk tussen 1910 en 1950 - flink (ZIE VERVOLG) gedaald en daarna laag gebleven.¹⁶⁴ De twee peilbuizen in het noordelijke deel van de Koegelwieck, waar het peil een of twee keer per maand gemeten werd/wordt vanaf 1954, laten geen duidelijke dalende trend van het freatisch vlak (meer) zien. Uit metingen via peilbuizen nabij de in de jaren '50, respectievelijk in 1986 afgeplagde terreinen, blijkt dat in 1962 en 1963 de freatische grondwaterstand relatief laag, en in 1986 en 1987 relatief hoog was t.o.v. andere jaren (30 cm hoger dan in de droge periode). Dit verschil kan het gevolg zijn geweest van variaties in neerslag.

Voor de tussen 1910 en 1950 veranderde grondwaterstand zijn verschillende oorzaken aan te wijzen.¹⁶⁵ Rond 1910 zijn in en om de Koegelwieck ontwateringssloten aangelegd (ZIE FIG. 4M) die deel uitmaakten van een nieuw, uitgebreid slotenstelsel. Vlak na de aanleg moeten deze sloten gezorgd hebben voor een plotselinge, sterke daling van de grondwaterstand. Tevens is de grondwaterstand in de duinvalleien ook gedaald tengevolge van de kustafslag die sinds 1928 is opgetreden.¹⁶⁶ Aan de veranderde grondwaterstand kan verder een toegenomen verdamping als gevolg van de bebossing van duingebieden met dennen en de verdichting van het vegetatiedek hebben bijgedragen.¹⁶⁷ Het effect van de verdamping is daarbij het grootst in en nabij het Formerumse en het Hoornse bos, o.a. in het IJsbantje van Hoorn. Tenslotte moet in verband met de verlaging van de grondwaterstand in de Koegelwieck de toegenomen wegzijging naar de Terschellinger

polder nog genoemd worden. In de jaren 1948/50 is deze polder verkaveld en is het polderpeil verlaagd. In het zuidelijk deel van het onderzoeksgebied dat grenst aan de polder is de invloed van het polderpeil uiteraard het grootst.¹⁶⁸

Vegetatie, standplaatscondities en successie en degradatie

In de Koegelwieck en in het IJsbantje van Hoorn bepaalt vooral het reliëf de variatie in de vegetatie en de ruimtelijke verspreiding van de vegetatie. In het IJsbantje speelt ook het vegetatiebeheer een belangrijke rol. De standplaatsen van de verschillende plantengemeenschappen kunnen van laag en aquatisch naar hoger en droger worden gerangschikt en behoren in het noordelijke deel van de Koegelwieck en in het IJsbantje tot de Oeverkruid-klasse, de Klasse der kleine Zeggen of - in het verleden - de Dwergbiezen-klasse en de Zeevetmuur-klasse. De binnen de invloed van het grondwater liggende delen van de kleine valleien in het zuidelijk deel van de

¹⁶³ Van Dieren, 1934

¹⁶⁴ Bakker et al., 1979

¹⁶⁵ Bakker et al., 1979

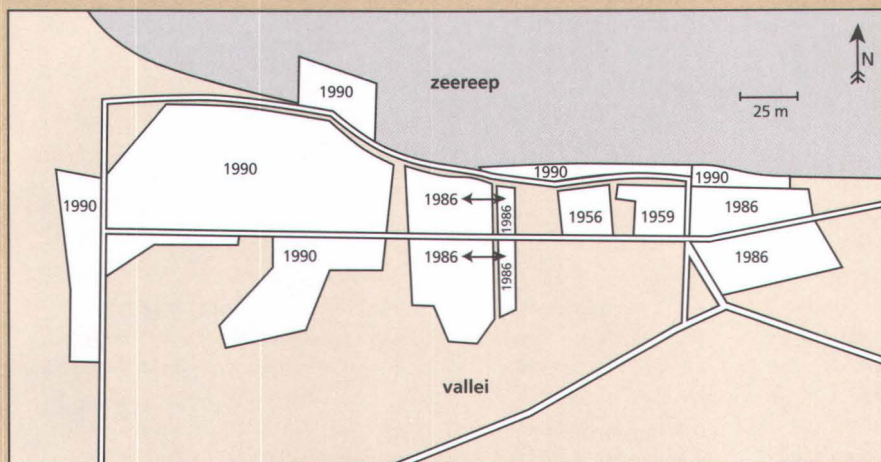
¹⁶⁶ De duinvoet en de hoogwaterlijn van de Noordzee zijn sinds 1928 150 m landinwaarts verschoven. Voor valleien direct achter de zeereep is de daling van de grondwaterstand als gevolg van deze kustafslag berekend op ongeveer 60 cm en voor meer landinwaarts gelegen valleien op 40-0 cm (Bakker et al., 1979).

¹⁶⁷ Bakker et al. (1979) berekenen de verlaging van de grondwaterstand door zulke toename van de begroeiing op minstens 10 tot 20 cm.

¹⁶⁸ Bakker et al. schatten de verlaging van het polderpeil in de winter als gevolg van deze verandering op 25 tot 50 cm. Als gevolg hiervan moet de grondwaterstand in de binnenduinen 25-50 cm zijn gedaald.

FIG. 4N

Kaart van enkele in de Koegelwiek afgeplagde terreinen
(naar gegevens van Lammerts).



De witte vlakken zijn afgeplagd in het aangegeven jaar. Voor de ligging van het terrein ZIE FIG. 4M.

Koegelwiek zijn begroeid met heiden, vooral behorende tot de Associatie van Kraaihei & Gewone dophei (ZIE FIG. 4Q). Het verschil tussen de vegetaties van het noord- en zuiddeel van de Koegelwiek hangt samen met de langere stabilisatie van de bodem in het zuidelijke deel (sterker verzuurd) en op/overstuiving en periodieke toestroming van basenhoudend grondwater in het noordelijke deel. De ontwikkeling in het zuidelijk deel kon door gebrek aan gegevens in beperkte mate worden bestudeerd. Voor de Koegelwiek is in 1938/48 en in 1989 - aan de voet van de

zeewering - de RG Kruiptwilg en Wintergroen [Klasse der droge heiden] (ZIE VOETNOOT 51, PAG. 55) vermeld, maar daarover was weinig informatie voorhanden. Volgens Westhoff komt deze gemeenschap op relatief droge gedeelten van duinvalleien op de waddeneilanden voor. Er kan op de standplaatsen overstuiving plaatsvinden en ze zijn waarschijnlijk vochtig tot matig droog¹⁶⁹, kalkarm, matig zuur tot zwak zuur¹⁷⁰ en zwak eutroof.

De eerste - fragmentaire - gegevens over de plantengemeenschappen in de Koegelwiek stammen uit de jaren '20 en '30. Uit de overlevering is bekend dat toendertijd 'de Centaurik' (plaatselijke benaming voor *Centaurium littorale*) er massaal groeide. Dit duidt erop dat hier toen een pioniervegetatie overheerste¹⁷¹ die behoorde tot de Associatie van Strandduizendguldenkruid

169 Westhoff (1947) vermeldt grondwaterstanden van 30-80 cm onder het maaiveld.

170 Westhoff (1947) noemt een pH van 4,5-5,8 voor de A0-horizont en voor de A1-horizont een pH van 3,8-5,3.

171 Westhoff & Van Oosten, 1991

& *Krielparnassia*. Deze vegetatie 'past' bij het gegeven dat de verstuiving toen nog niet lang voorbij was en dat nog korte tijd tevoren, in 1915, de zee de vallei voor een laatste keer was binnengedrongen.

In 1937/38 waren de pioniervegetaties met veel Strandduizendguldenkruid al weer verdwenen. In het noordelijk deel van de vallei is dan een uitgestrekte vegetatie aanwezig die behoort tot de **Knopbies-associatie**. Deze gemeenschap heeft waarschijnlijk de Associatie van Strandduizendguldenkruid & *Krielparnassia* opgevolgd. In 1948 bepaalde de Knopbies-associatie de laagste zone van de vallei - van noord naar zuid over een lengte van 110 m (ZIE FIG. 4P). De standplaats toonde een bodemprofiel met een 2 tot 3 cm dik laagje stuifzand op een 10 cm dikke, zwarte laag met veel organische stof. De grondwaterspiegel bevond zich - in de zomer - op 30 tot 60 cm beneden het maaiveld en het freatische grondwater had een pH van 6,6-6,7.

In de iets hoger gelegen delen van de valleivlakte, en dus op iets drogere standplaatsen, was in 1948 (ZIE FIG. 4P) de **RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]** vertegenwoordigd. Een variant daarvan, 'variant met Knopbies' genoemd, kwam voor op 30 cm hoger gelegen duintjes met een grondwaterspiegel van 90 cm onder het maaiveld. Het voorkomen van Knopbies wijst erop dat deze variant van de gemeenschap ontstaan is uit de Knopbies-associatie. De 'variant met Kraaihei (en Rond wintergroen)' van de rompgemeenschap was vertegenwoordigd op een relatief hoog gelegen deel van de vallei. Het bodemprofiel toonde daar een laag wit stuifzand op een 10 cm dikke donkere laag met veel organische stof. De grondwaterstand bevond zich hier - in de zomer - 70 tot meer dan 100 cm beneden het maaiveld. De pH van

het freatisch grondwater was weliswaar op 90 cm diepte relatief basisch (6,6-6,7), maar met zulk een lage grondwaterstand kan geen capillaire opstijging van dit grondwater naar de wortelzone plaatsvinden.

In de wortelzone zal de invloed van regenwater bepalend zijn geweest en de pH was daar waarschijnlijk lager.

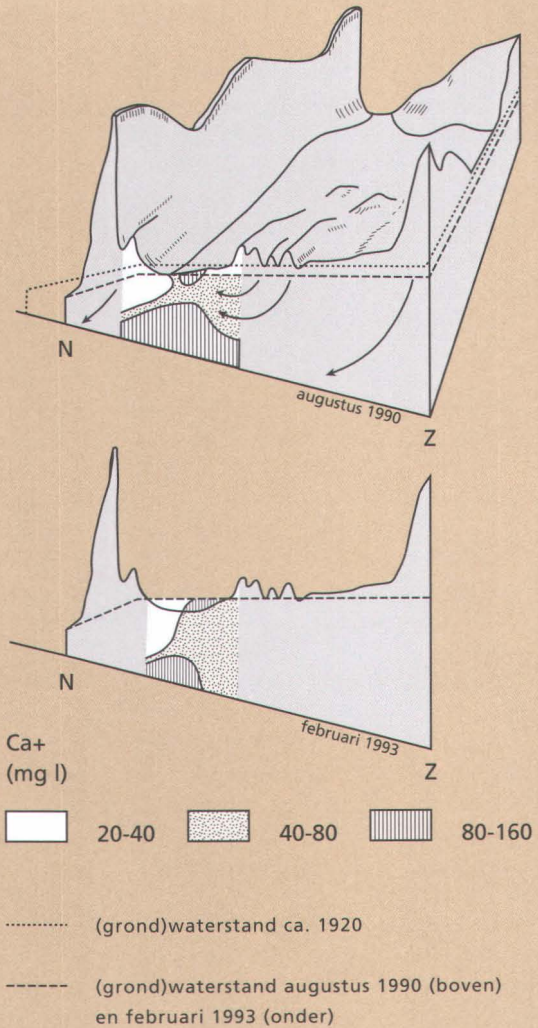
In 1969 waren de tot de Knopbies-associatie behorende vegetaties van de jaren '20 en 1948 geheel overgegaan in vertegenwoordigers van de **RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]**. Deze ontwikkeling moet hebben plaatsgevonden onder invloed van verzuring en ophoping van organisch materiaal. Mogelijk trad daarbij tevens een lichte verdroging op door een ophoging van het maaiveld (mede als gevolg van instuivend zand) en door een verlaging van de waterstand (ZIE PAR. 2.1). In deze periode van 1939/48 tot 1969 nemen Kruiwilg en Duinriet opvallend sterk toe en verdicht zich de vegetatie aanzienlijk.

Op de kaart van 1969 (FIG. 4Q) is het noordelijke deel van de vallei als 'Duinriet-vegetatie' weergegeven. Uit de overige informatie van 1963/69 blijkt dat deze Duinriet-vegetaties over het algemeen behoren tot de **RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]** en, vooral op iets hoger gelegen en drogere bodems, tot gemeenschappen zonder Addertong waarin Duinriet domineert en waarin verder Duindoorn voorkomt (overgangen naar struweel, ZIE PAG. 55-58). Grote delen van de in 1948 en 1969 aanwezige **RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]** handhaafden zich tot in 1991. Varianten van deze rompgemeenschap op relatief laaggelegen/natte/basische standplaatsen, met soorten die vooral thuishoren in de Knopbies-associatie (zoals Knopbies, Zeegroene zegge en Moeraswespenorchis) blijven in de vallei aanwezig tot in 1991.

FIG. 40

Het noordelijke deel van de Koegelwiek als kwelplassysteem
(schema naar Grootjans et al., 1995).

Op een diepte van 1,5 m onder het maaiveld is in de Koegelwiek het grondwater relatief rijk aan calcium-ionen. Dit wordt niet veroorzaakt door ter plekke aanwezig mineralenrijker bodem-materiaal, maar door basen die worden aangevoerd met toestromend grondwater. De stroming is vrij zwak, zodat in de bovenste bodemlaag het grondwater gewoonlijk vermengd wordt met neerslagwater. In februari 1993 was het noordelijke deel van de vallei geïnundeerd en er was een plas ontstaan. Toen bedroeg het calciumgehalte aan de zuidrand van de plas in de bovenste bodemlaag 40-80 mg/l, in het water van het zuidelijke deel van de plas 80-160 mg/l en in het water van het noordelijke deel van de plas 20-40 mg/l. Dit deel van de Koegelwiek functioneert als een *kwelplassysteem*: in een deel van zo'n plas treedt kwel op, en in het andere deel infiltratie van oppervlakte- en regenwater. Op standplaatsen waar het gehalte aan organische stof laag is, zorgt de periodieke toestroming van basenhoudend grondwater (vanuit een klein hydrologisch systeem) tijdens winterinundaties voor een handhaving van de buffering van de zuurgraad.



Op deze relatief natte standplaatsen van de rompgemeenschap (2,1-2,2 m +NAP) kan mogelijk gedurende de zomer capillaire opstijging van basenhoudend grondwater plaatsvinden. Op relatief droge standplaatsen (2,4-2,5 m +NAP) van de gemeenschap - waar bovengenoemde soorten niet voorkomen - bevindt de grondwaterstand zich tussen 13-6-91 en 30-12-91 op gemiddeld 57 cm onder het maaiveld, is de laagste stand 80 cm en hoogste stand 25 cm onder het maaiveld.

Voor een deel is de al in 1948 aanwezige RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] tussen 1969 en 1987/1991 veranderd in de RG Grote veenbes/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]. Het feit dat Grote veenbes op relatief natte/zure standplaatsen is gaan domineren (ZIE OOK FIG. 4R) zou kunnen samenhangen met enige vernatting in de jaren 1986/87 als gevolg van een hogere neerslag. In een ondiepe peilbuis op de standplaats bevindt zich tussen 13-6-91 en 30-12-91 de grondwaterstand gemiddeld op 40-45 cm onder het maaiveld, is de laagste stand 70-75 cm en de hoogste stand 5 cm onder het maaiveld.

Vanaf de jaren '50 zijn af en toe delen van het noordelijke valleigedeelte geplagd. Dit betekende dat op standplaatsen van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] (ZIE FIG. 4Q EN FIG. 4N) de vegetatie en de bovenste bodemlaag met veel organische stof werd verwijderd. Op zulke afgeplagde plekken kon de successie geheel opnieuw beginnen.

De in de jaren '50 afgeplagde terreinen lagen voor het plaggen op een hoogte van 2,1 m +NAP. Door de maaiveldverlaging als gevolg van het verwijderen van het organische materiaal zullen de zich nieuw ontwikkelende gemeenschappen iets lagere en dus iets nattere standplaatsen hebben dan de aangrenzende 'oude' gemeenschappen (behorend tot de RG Addertong/Duinriet). Op de afgeplagde laaggelegen plaatsen waar het gehalte aan organische stof laag is, kan periodieke toestroming van baserijk en bicarbonaatrijk grondwater (vanuit een zwak hydrologisch systeem) tijdens perioden met hoge waterstanden in de winter zorgen voor een buffering van de zuurgraad. De standplaatsen van de 'nieuwe' gemeenschappen zijn dus relatief voedselarm/nat/basisch ten opzichte van de standplaats van de 'oude' gemeenschappen.

Een vergelijking van de ontwikkeling van vegetaties op in de jaren '50 (1956, 1958/59) en meer recentelijk (in 1986 en 1990) geplagde plekken maakt het volgende duidelijk (FIG. 4R, PAG. 162/163). Na de plagwerkzaamheden zijn in beide gevallen op een deel van de bewerkte plekken na een of enkele jaren vegetaties ontstaan die behoren tot de Knopbies-associatie. Op het overige deel van de bewerkte plekken ontwikkelden zich vóór 1963 vertegenwoordigers van de **Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia**, en ná 1986 vertegenwoordigers van de **Associatie van Waterpunge & Oeverkruid** of een zeer soortenarme gemeenschap met Gewone/Slanke waterbies en/of Egelboterbloem die syntaxonomisch gezien moeilijk is te plaatsen. De standplaatsen van de Knopbies-associatie zijn iets droger en zullen over het algemeen iets hoger liggen dan die van de drie andere genoemde gemeenschappen.

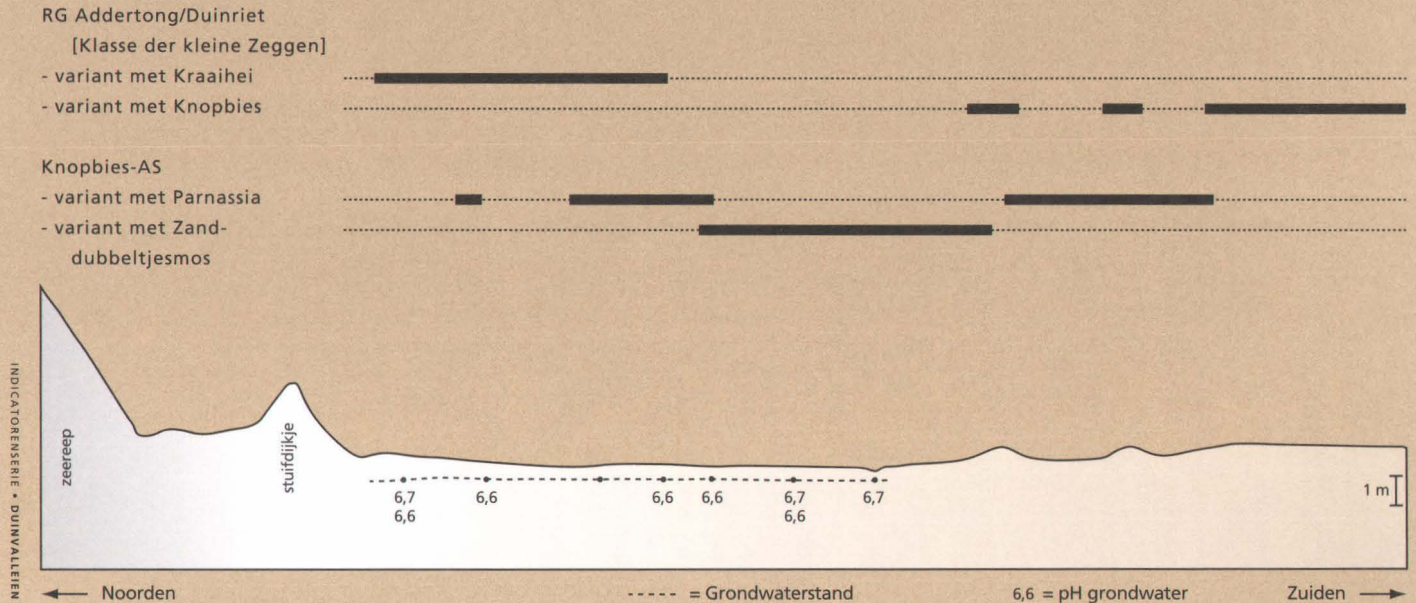
FIG. 4P

Doorsnede van het noordelijke deel van de Koegelwiek ter illustratie van het hydro-ecologisch systeem in 1948 (doorsnede naar Mörzer-Bruijns, 1948).

De rai van Mörzer-Bruijns (1948) beslaat slechts een klein deel van de Koegelwiek. De niet grondwaterafhankelijke vegetaties

zijn hier buiten beschouwing gelaten. De grondwaterafhankelijke vegetaties bevonden zich alle in een vlak valleigedeelte ten

zuiden van een laag stuifdijkje. ZIE FIG. 4M voor de ligging van deze doorsnede (R1).



Het verschil in ontwikkeling van de overige plantengemeenschappen tussen vóór respectievelijk ná 1963/1986 kon echter niet worden verklaard uit hoogteverschillen en de daarmee samenhangende waterstandsregimes van de terreinen. Toch lijkt een verband met verschillen in waterstandsregime aannemelijk: de vertegenwoordigers van de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia ontstonden in een periode met relatief lage grondwaterstanden, terwijl de vertegenwoordigers van de andere genoemde gemeenschappen zich ontwikkelden in een periode met relatief hoge grondwaterstanden (30 cm hoger dan in de droge periode) en inundatie in de winter. In de stukken die in 1986 geplagd werden, verscheen overigens in 1989 Knopbies en de plant bereikte in 1990-91 daar plaatselijk een hoge bedekking.

De vertegenwoordigers van de Associatie van Strandduizendguldenkruid & Krielparnassia en de Knopbies-associatie zijn op de plekken die in de jaren '50 in de noordelijke Koegelwiek afgeplagd zijn, tussen 1963/1969 en 1987/91 overgegaan in de RG Grote veenbes/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen].

In het IJsbantje zijn decennia lang vertegenwoordigers van de Draadgentiaan-associatie en de Oeverkruid-klasse aanwezig geweest. Af en toe plaggen en maaien en de betreding hebben deze langdurige aanwezigheid mogelijk gemaakt. Uit de beschikbare gegevens¹⁷² valt af te leiden, dat van 1938 tot ca. 1970 in droge jaren de soorten van de Draadgentiaan-associatie op de voorgrond treden, en in natte jaren de soorten van de Oeverkruid-klasse en met name die van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid. In de jaren '70 en '80 overheerst in het IJsbantje daarentegen

een vegetatie die behoort tot de Associatie van Drienerfve zegge & Zwarte zegge (met Drienerfve zegge en *Carex x timmiana*, de kruising tussen Zwarte en Drienerfve zegge). In 1987/91 heeft men in het IJsbantje nauwelijks nog kenmerkende soorten van de Draadgentiaan-associatie en van de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid waargenomen, ook niet op de plekken die men in 1987/89 heeft afgeplagd. Op de afgeplagde plekken ontwikkelden zich vegetaties met Oeverkruid, Knolrus en veelal Groot veenmos, behorend tot de RG Knolrus/Veenmos [Oeverkruid-klasse] of de RG Oeverkruid [Oeverkruid-klasse]. Vertegenwoordigers van de Draadgentiaan-associatie en de Associatie van Waterpunge & Oeverkruid keerden er niet terug. Vermoedelijk verdwenen deze gemeenschappen omdat het IJsbantje in de jaren '70 en '80 is verzuurd, terwijl van ca. 1920 tot 1970 buffering plaatsvond door een kalkhoudende bodemlaag of door met grondwater toegevoerde basen. Mogelijk is bij het uitgraven van het IJsbantje in de jaren '20 een kalkhoudende bodemlaag gaan dagzomen die rond 1970 was uitgeloozd, of hebben veranderingen in de hydrologie een rol gespeeld bij de verzuring. Ook kan zich door een lang uitblijven van plagbeheer in de jaren '70 - '80 organisch materiaal hebben opgehoopt waardoor de verzuring werd bevorderd.

172 Met betrekking tot het IJsbantje waren de beschikbare gegevens beperkt, de informatie over de vegetatie-ontwikkeling is vooral afkomstig van Visser (1973) en Westhoff & Van Oosten (1991).

FIG. 4Q

**Globale vegetatiekaart van een deel van de Koegelwieck in 1969
(naar Van der Staak en Lenten, 1969).**

Uit de fysiognomische kaart van Van der Staak en Lenten (hier vereenvoudigd weergegeven) kan enige informatie over de verspreiding van verschillende plantengemeenschappen worden afgeleid. De verspreiding hangt o.a. samen met een verschil ten aanzien van stabilisatieduur in het zuidelijke en noordelijke deel. In het zuidelijke deel van de Koegelwieck zijn in 1969 kleine duinvalleien aanwezig met heiden, en hoge duinen met vegetaties van droge duinen. Het noordelijke deel van de Koegelwieck bestaat uit één grote vallei en daar komen in 1969 geen droge duinen voor en geen heiden (behalve op één noordoostelijke plek). In het zuidelijke deel van de Koegelwieck eindigden de verstuivingen rond 1850, in het noordelijke hielden de verstuivingen minstens tot 1880 aan; op de globale grens tussen deze delen is een **dikke streepjes lijn** gezet. Nabij deze grens bevindt zich een zone van 'Duinrietvegetatie met Duindoorn'. De beperking van de heiden tot het meer zuidelijke deel kan in samenhang worden gebracht met

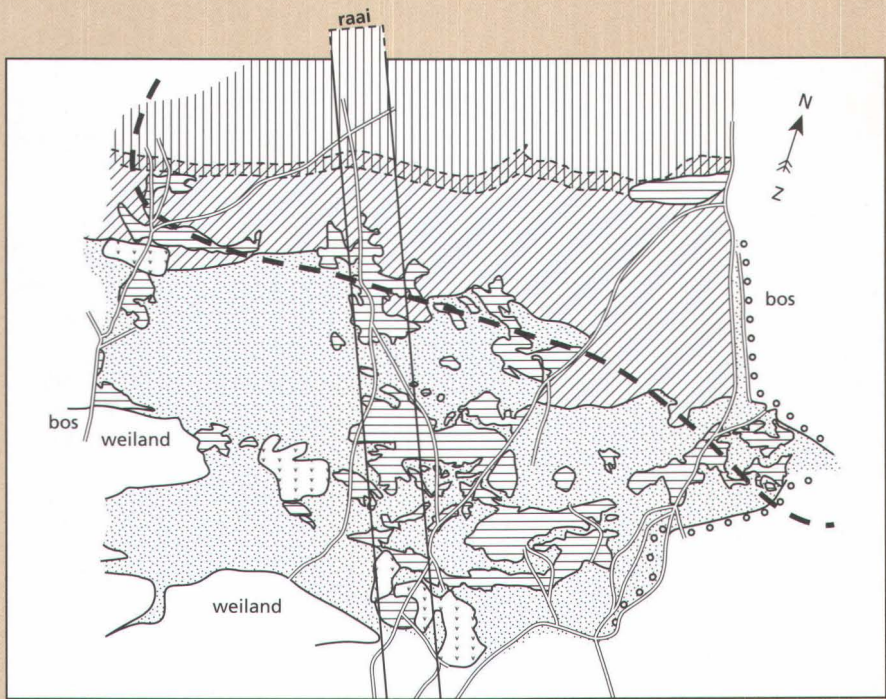
het feit dat daar langere tijd stabilisatie heeft plaatsgevonden en de bodems daar intensiever zijn ontkalkt en verzuurd. In het noordelijke deel heeft de langdurigere op/overstuiving, gepaard gaande met een aanvoer van basen en een versterkte mineralisatie van organisch materiaal, de ontkalking en verzuring, en daarmee de ontwikkeling van heiden vermoedelijk tegengehouden. Bovendien heeft in het noordelijk deel plaatselijk een buffering van de zuurgraad door grondwaterinvloed meegespeeld.

Voor de ligging van de raai ZIE OOK FIG. 4M.; in Fig. 4Q is het noordelijke uiteinde van de raai niet afgebeeld. Voor deze ca. 100 m brede strook hebben Van der Staak en Lenten ook een gedetailleerde vegetatiekaart gemaakt, waarbij de lokale plantengemeenschappen zijn onderscheiden op basis van opnamen (schaal 1:1.000, hier niet afgebeeld).

FIG. 4R

Het stikstofgehalte, de pH en de vegetaties van enkele in de Koegelwieck afgeplagde terreinen (naar Grootjans et al., 1995). Voor de ligging en beschrijving ZIE PAG. 159 EN FIG. 4N.

jaar van bewerking van het terrein	N-totaal in organische stof en dikte organische laag in 1991
afgeplagd in 1990	< 1 g/m ² en < 1 cm
afgeplagd in 1986	4 g/m ² en 2 cm
afgeplagd in 1956	16 g/m ² en 7 cm
nooit geplagd (minstens 80 jaar onbewerkt)	17 g/m ² en 10 cm



- | | |
|--|--|
| 
Duinriet-vegetatie zonder Duindoorn
---> vooral RG Addertong/Duinriet
[Klasse der kleine Zeggen] | 
Heide ---> vooral AS van Kraaihei & Gewone dophei |
| 
Duinriet-vegetatie met Duindoorn
---> vooral RG Addertong/Duinriet
[Klasse der kleine Zeggen] overgaand in struweel | 
Buntgras-vegetatie ---> vooral gemeenschappen van de Klasse der droge graslanden op zandgrond (<i>Koelerio-Coryneporetea</i>) |
| | 
afgegraven gedeelte met Helm |

gemiddelde pH(KCl) toplaag (juni 1991)	vegetatie
6,8	- Lokale gemeenschap met Gewone/Slanke waterbies en/of Egelboterbloem
6,3	- AS van Waterpunge & Oeverkruid - Knobbies-AS
4,6	- RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]
4,4	- RG Grote veenbes/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]

4.3 Dazenplak en Mierenplak

Selectie en verwerking van gegevens

Er waren ruim 50 vegetatieopnamen van Dazen- en Mierenplak beschikbaar, deels uit 1939/69 en deels uit 1987/89 (ZIE FIG. 45). Vanwege het voorkomen van Kleine knotszegge (*Carex hartmanii*) in het Mierenplak (enige plek in Nederland) zijn bovendien van deze vallei nog enkele aantekeningen van veldwaarnemingen beschikbaar.¹⁷³ Ook konden gegevens over het gevoerde beheer en beschrijvingen van de geologie, de geomorfologie en de hydrologie worden gebruikt¹⁷⁴ en een grondwaterisohypsenkaart¹⁷⁵ van het freatisch grondwater op 28-12-1974.¹⁷⁶ De beide valleitjes zijn minder intensief onderzocht dan het Griltjesplak en de Koegelwieck; en daarom moest een reconstructie van de vegetatiegeschiedenis beperkt blijven tot de veranderingen die zich in de RG Addertong/ Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] afspeelden tussen 1966 en 1989. Voor 1939/69 en voor 1987/89 zijn lokale vegetatietypologiën opgesteld. De ruimtelijke variatie van de vegetatie is geïnterpreteerd in relatie tot de hydrologie, de bodem en het beheer met behulp van deze typologiën, van de locatiebeschrijvingen van de opnamen van 1987/89 en van veldwaarnemingen van Aggenbach en Jalink in 1991. Voor het Dazen- en Mierenplak zijn lokale indicatiewaarden vastgesteld op basis van de ruimtelijke analyse voor de jaren '80 en een beperkte analyse van de vegetatie-ontwikkeling.

Het gebied

Het Dazen- en Mierenplak zijn valleien van het oostelijk deel van Terschelling (ZIE FIG. N, PAG. 37). Ze bevinden zich in een kustzone met kustafslag (ZIE OOK PAR. 2.1), worden niet beïnvloed door zout of brak water, liggen dicht bij elkaar en hebben een maaielhooft van 2,5 tot 3,5 m +NAP. Tussen het Dazen- en Mierenplak liggen enkele kleine duinen (toppen 10-15 m +NAP) en een pad (ZIE FIG. 47). De beide valleien zijn omgeven door duinen die deel uitmaken van een verstuiwingscomplex en de hoogste en grootste duinen (tot 20 m +NAP) liggen aan het uiteinde van dat complex, aan de oostzijde van Dazen- en Mierenplak. Dit gedeelte van Terschelling was rond 1880 een grote stuivende woestenij.¹⁷⁷ Loopduinen verplaatsten zich hier van west naar oost, en de stuifbanen van deze loopduinen werden vlakke valleien zoals het Dazen- en Mierenplak. In het begin van deze eeuw werd begonnen met het vastleggen en beplanten van de loopduinen. Tegenwoordig (in 1991) vindt er alleen nog bij de stuifdijken (ZIE VERVOLG) en in het centrum van het Parapluduin, ten oosten van de Dazenplak, enige verstuiwing plaats. De bodem van het Dazen- en Mierenplak en van het merendeel der omliggende duinen is in 1981 geklassificeerd als kalkarme zandgrond.¹⁷⁸ De duinen van de zeereep zijn kalkhoudend.

Het Mierenplak wordt door een oude stuifdijk, aangelegd tussen 1854 en 1927, verdeeld in een zuidelijke en noordelijke helft. Aan de noordelijke uiteinde van het Dazenplak bevindt zich een even oude stuifdijk. In beide valleien zijn graslandpercelen aanwezig die agrarisch werden, of worden gebruikt. Een in zuidelijke richting afwaterend slotenstelsel draineert deze graslanden (ZIE FIG. 47). In het begin van de 20ste eeuw werd het de boeren op Terschelling

FIG. 45

Overzicht van de bestudeerde gegevens van het Mierenplak en het Dazenplak.

periode	vegetatie	waterstanden	bron
1939/69	20 opnamen (*m)		archief IBN-DLO (aantekeningen V. Westhoff)
1974		isohypsenkaarten van freatisch grondwater (juli '73, dec.'74)	Beukeboom (1976)
1987	14 opnamen (om; L)		Zumkehr & Peerenboom (1987b)
1989	3 opnamen (om; L) van in 1986 afgeplagde plekken		Zumkehr (1989)
1989	19 opnamen (om; L) en kartering		Zonneveld (1990)

(*m) mossen en korstmossen
deels op naam ge-
bracht

(om) geen mossen en korstmossen
opgenomen

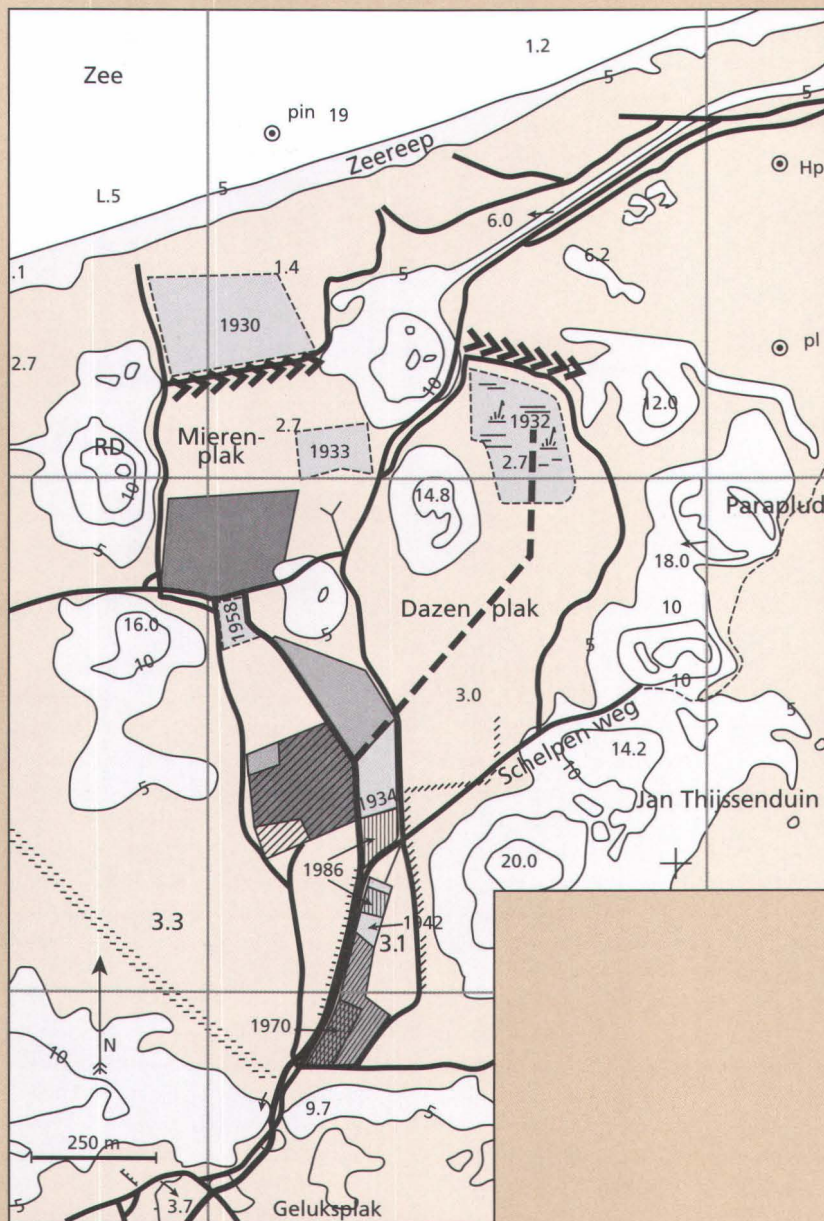
(L) schaal van Londo gebruikt
i.p.v. schaal van Braun-
Blanquet

verboden in de duinen vee te laten grazen. De landbouwpercelen en de sloten in het Dazen- en Mierenplak zijn tussen 1910 en 1930 aangelegd, bij wijze van compensatie voor de door het verbod weggevalen weidegronden. Een enkel perceel in het zuidelijk deel van het Mierenplak wordt tegenwoordig, of werd althans in 1991, nog beweïd en waarschijnlijk ook jaarlijks bemest.¹⁷⁹ Enkele van de graslandpercelen waren tot in 1973 als weilanden in agrarisch gebruik en worden sindsdien - zoals de overige, eerder door de boeren verlaten percelen - als natuurreservaat beheerd door Staatsbosbeheer. Sinds 1978 vindt in een deel van de graslanden een verschrallingsbeheer plaats. Kleine gedeelten van de percelen zijn afgeplagd in 1970 respectievelijk in 1986.

- 173 Westhoff & Ketner, 1967; Sykora, 1978a
- 174 Bakker et al. (1979), Westhoff & Van Oosten (1991), Beukeboom (1976). Over beheer: Engelberts (1973) en mededeling W. Schaap (SBB Terschelling).
- 175 hoogtelijn voor de grondwaterstand of voor de stijghoogte (TNO, 1986)
- 176 Beukeboom (1976). Deze isohypsenkaart is gebaseerd op gegevens van het TNO (en peilbuizen die gebruikt zijn voor landbouwdoelen).
- 177 van Holkema (1870) en Van Eeden (1886)
- 178 Volgens de bodemkaart van Terschelling, waarvan de opname in 1981 werd afgesloten, is $\text{CaCO}_3 < 0,3\%$ en zijn het "vlakvaaggronden" of "vlakvaagbodems" in "leemarm en zwak lemig fijn zand" (Stiboka, 1986)
- 179 Het perceel werd althans in 1973 voor een deel bemest met kunstmest (Engelberts, 1976).

FIG. 4T

Kaart van het Dazenplak en het Mierenplak in relatie tot het agrarisch beheer en natuurbeheer.



In het begin van de 20ste eeuw werd het de boeren op Terschelling verboden in de duinen vee te laten grazen. In het Dazen- en Mierenplak zijn tussen 1910 en 1930 enkele graslandpercelen en een slotenstelsel aangelegd bij wijze van compensatie van de door dat verbod weggefallen weidegronden. Op een enkel perceel na zijn deze graslandpercelen tegenwoordig (in 1991) in beheer bij Staatsbosbeheer.



Stuifdijk, aangelegd tussen 1854 en 1927



Particulier beweide tot in het aangegeven jaar



Particulier beweide tot ca. 1973 (en ook gehoid en bemest)



In 1991 nog particulier beweide (en ook gehoid en bemest)



Sinds 1978 in verschrallingsbeheer (eenmaal per jaar maaien en afvoeren)



Afgeplagd in het vermelde jaar



In 1991 nog onderhouden en afwaterende sloot



Niet meer onderhouden en niet meer afwaterende sloot



>5m + NAP



<5m + NAP

Hydrologie en hydrochemie

Het Dazen- en Mierenplak bevinden zich aan de oostelijke rand van een zoetwaterbel (ZIE FIG. N, PAG. 37). Aan de westrand van het Dazenplak bevindt zich de zoete grondwaterspiegel op een diepte van 40 m -NAP¹⁸⁰ en aan de zuidzijde ervan bevinden zich twee kleine opbollingen van het freatisch vlak. Mogelijk zijn er onder de omliggende duinen van het Dazen- en Mierenplak ook nog kleine lokale opbollingen van het freatisch systeem aanwezig. Vanuit de opbollingen van de grondwatersystemen zou aan de voet van de duincomplexen periodiek toestroming van basenhoudend of baserijk grondwater kunnen optreden. Vermoedelijk vond in het noordelijk deel van het Mierenplak bijvoorbeeld op 28-12-1974 toestroming van zulk grondwater vanuit het zuiden plaats. Het freatisch vlak lag toen dicht onder het maaiveld (FIG. 4U), ± 60 cm boven het gemiddelde van de periode 1968-77 zodat de vegetatie kan zijn beïnvloed door aanvoer van basen via capillair opstijgend grondwater.¹⁸¹ In het verleden zou in de Dazen- en Mierenplak ook aanvoer van basen via kwel een rol kunnen hebben gespeeld. Door de verdroging en verlaging van de grondwaterstand in het begin van de 20ste eeuw (zie vervolg) zal een eventuele grondwaterinvloed in de beide valleien zijn afgenomen, en dit kan tot verzuring geleid hebben. Mogelijk heeft enige toevoer van kalkhoudend zand, bij op- of overstuiving, deze verzuring geremd.

¹⁸⁰ Beukeboom (1976)

¹⁸¹ Bakker et al., 1979

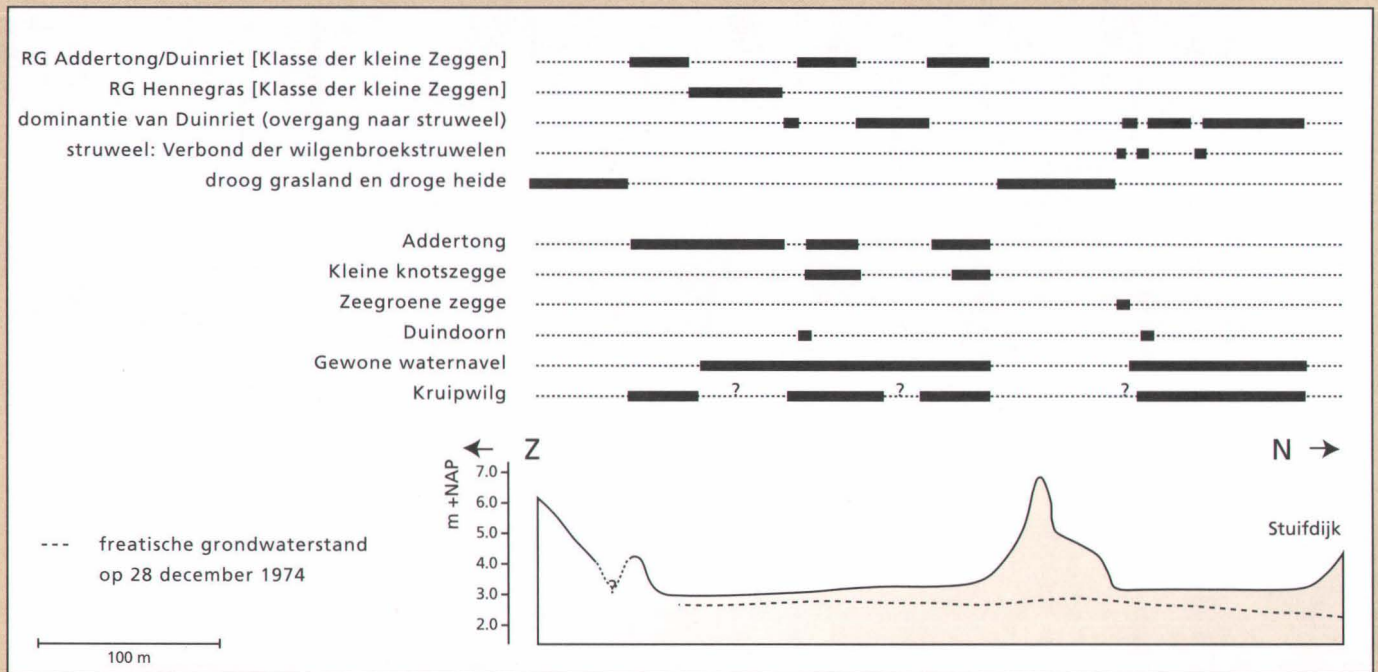
FIG. 4U

Doorsnede van het Mierenplak ter illustratie van het hydro-ecologisch systeem in 1989 (naar Zonneveld, 1990 en Beukeboom, 1976).

Dit figuur geeft de grondwaterstand op 28 december 1974 weer (Beukeboom, 1976), alsook de zonatie van plantengemeenschappen en plantensoorten in 1989

(Zonneveld, 1990). Ze is een resultaat van een recente interpretatie van de gegevens door Aggenbach en Jalink. Het struweel en de gemeenschappen van het noordelijke

deel van de Mierenplak (met o.a. Kruiwilg, Riet en/of Gewone waternavel) zijn niet nader belicht omdat daarover onvoldoende gegevens beschikbaar waren.



Veranderingen in waterstand

In het gebied ten oosten van paal 18, waar ook het Dazen- en Mierenplak zijn gesitueerd, is sinds de vorige eeuw de grondwaterstand met enkele decimeters tot een meter verlaagd.¹⁸² In het begin van deze eeuw heeft in het Mierenplak een vrij geleidelijke verlaging van de waterstand plaatsgevonden (tot 50 cm) die zich tot in de 2e helft van deze eeuw heeft voortgezet. In 1966 werd de bodem van de Mierenplak nog als 'drassig' omschreven, in 1977 is er 'geen sprake meer van drassige omstandigheden' en in 1981 is de bodem 'vochtig tot matig droog'.¹⁸³ Deze verandering was vooral een gevolg van de kustafslag.¹⁸⁴

In het Dazenplak is in het begin van deze eeuw een sterke, plotselinge verdroging opgetreden. Hierbij speelde vooral de aanleg van sloten (ZIE BOVEN) een rol. Die sloten waren zo diep¹⁸⁵ dat ze ook op grotere afstand een verlaging van het freatisch vlak bewerkstelligd moeten hebben. Omdat het Mierenplak echter dicht bij zee ligt, zal het effect daar niet zo groot zijn geweest. In droge perioden bevat tegenwoordig geen van de sloten water.¹⁸⁶ Mogelijk is in het noordoostelijk deel van het Dazenplak enige geleidelijke vernatting opgetreden omdat de oostelijke sloot niet meer wordt onderhouden. Aan de veranderde grondwaterstand in de valleien kan - naast de kustafslag en de aanleg van sloten - ook een toegenomen verdamping als gevolg van een verdichting van het vegetatiedek hebben bijgedragen (ZIE PAR. 4.2).

Vegetatie, standplaatscondities en successie en degradatie

In 1939/69 zijn voor het onderzoeksgebied vegetaties vermeld die o.a. behoren tot de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen], de Knopbies-associatie en de RG Kruiwilg en Wintergroen [Klasse der

droge heiden]. De aanwezigheid van Knopbies, Moeraswespenorchis, Moeraskartelblad, Zeegroene zegge en Parnassia in de vertegenwoordigers van de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen] en de RG Kruiwilg en Wintergroen van 1939/69 wijst erop dat deze gemeenschap uit vertegenwoordigers van de Knopbies-associatie ontstaan zijn.

In 1987/89 komen in het Mierenplak en het Dazenplak op niet of weinig door agrarische activiteiten beïnvloede delen (ZIE FIG. 4U) vooral vegetaties met Duinriet voor die behoren tot de RG Addertong/Duinriet [Klasse der kleine Zeggen]. De graslandpercelen die tussen 1930 en 1958 door de boeren (en hun vee) zijn verlaten¹⁸⁷ en waarop zich vervolgens rompgemeenschappen met Duinriet ontwikkelden, werden bemest met stalmest en waarschijnlijk licht met kunstmest¹⁸⁸. Het is mogelijk dat op de standplaatsen van de gemeenschap periodiek toestromend grondwater (kwel of capillaire opstijging) of kalkhoudend instuivend zand (vooral in het Mierenplak en de noordelijke helft van het Dazenplak) enige invloed kunnen uitoefenen.

¹⁸² Bakker et al., 1979

¹⁸³ Westhoff en Ketner, 1967; Sykora, 1978a; Stiboka, 1986

¹⁸⁴ Bakker et al. (1979) hebben berekend dat de grondwaterstand als gevolg van de kustafslag sinds 1928 in valleien direct achter de zeereep (zoals het Mierenplak) 50 cm en in valleien meer landinwaarts (zoals het Dazenplak) 30-0 cm is gedaald.

¹⁸⁵ De drainagediepte van de in 1910 aangelegde sloten in het Dazenplak was 1,0-1,5 m (veldbezoek Aggenbach & Jalink in 1991).

¹⁸⁶ mededeling W. Schaap

¹⁸⁷ Engelberts, 1976

¹⁸⁸ mededeling W. Schaap

De bovenste humushoudende laag kan verzuurd zijn. In de valleien blijkt vooral enige variatie in de waterstand voor verschillen in de vegetatie te zorgen.

In het noordelijke deel van het Mierenplak is Addertong tussen 1966 en 1977 verdwenen terwijl Duinriet is vooruit gegaan.¹⁸⁹ Later, tussen 1977 en 1989, is hier plaatselijk Duinriet vervangen door Hennegras (RG Hennegras [Klasse der kleine Zeggen]). Er bestaat waarschijnlijk een verband tussen deze ontwikkelingen en de geleidelijke verdroging - en mogelijke verzuring - van het Mierenplak in verband met kustafslag (zie boven) en met een ophoping van het maaiveld als gevolg van op/overstuiving en ophoping van organische stof. De verdroging kan ook hebben geleid tot het achteruitgaan van de hier in 1939/69 aanwezige Knopbies-associatie.

Op de in verband met particuliere agrarische activiteiten (bemesting, beweiding en hooibeheer) langdurig sterk bemeste percelen van het Mierenplak en het Dazenplak is Engels raaigras gaan domineren. Het werden typische soortenarme **cultuurgraslanden**. De in 1978 in verschrallingsbeheer genomen, voormalige agrarische percelen in de Dazenplak (ZIE FIG. 4T) zijn soortenrijker maar vertonen in 1987/89 nog een duidelijk bemestingseffect (voornamelijk cultuurgrassen). Drie van de voormalige landbouwgraslanden in het Dazenplak - op relatief droge, kalkarme, matig zure zandbodems - werden in 1986 afgeplagd (ZIE FIG. 4T). Een ervan is nooit als landbouwgrond gebruikt, de andere zijn door de boeren in 1942 respectievelijk in 1970 verlaten. Op alle drie de stukken vormde zich snel (binnen een tot 3 jaar na het afplaggen van het grasland) heide (vooral

Associatie van Kraaihei & Gewone dophei). Deze heiden liggen naast de ontwaterings-sloot, dus op plaatsen waar het grondwater in de zomer diep in de bodem zal wegzakken.

In 1987/89 is het natste deel van het onderzoeksgebied de noordoost-hoek van het Dazenplak, de plek die het verst is verwijderd van de drainerende sloot. Vermoedelijk is de plek vernat na het beëindigen van het landbouwbeheer en het sloot-onderhoud. In 1987/89 zijn daar **moerassgemeenschappen** aanwezig met o.a. Kruiwilg, Riet en/of Gewone waternavel en wilgenstruweel (**Verbond der wilgenbroekstruwelen**). In het noordelijk deel van het Mierenplak werd in 1987/89 ook wilgenstruweel aangetroffen. De standplaatscondities zijn min of meer vergelijkbaar met die van de standplaats in het Dazenplak: zwak eutroof tot matig eutroof en vermoedelijk matig zuur tot zwak zuur. Beide plekken zijn relatief voedselrijk in verband met een agrarisch gebruik in het verleden (tot 1930 of 1932, ZIE FIG. 4T) en met een ophoping van organisch materiaal die in de loop der jaren heeft plaatsgevonden.

¹⁸⁹ Westhoff en Ketner (1967) en Sykora (1978a)

5

LITERATUURLIJST (selectie)

- Aggenbach, C., Kolkman, S., Vegter, U., Bokeloh, D., m.m.v. Grootjans, A., Verlinden, A., Hoek, van der, D.** (1990). *Hydro-ecologie van de Zwarte Beek Vallei. Een mesotroof veen in de Belgische Kempen*. Laaglandbekenproject rapport nr. 21, Inst. voor Natuurbehoud Hasselt / L.U. Wageningen / R.U. Groningen.
- Aggenbach, C.J.S., Jalink, M.H., Jansen, A.J.M.** (1997). *Serie Indicatoren: Vennen Basisrapport. Indicatorsoorten voor verdroging, verzuring en eutrofiëring van vegetaties in vennen*. SWE 94.046 Kiwa N.V. Onderzoek en Advies, Nieuwegein.
- Aggenbach, C.J.S., Jalink, M.H. m.m.v. Hagen, van der, H.G.J.M., Leltz, G.M., Ketner-Oostra, R.** (1996). *Serie Indicatoren: Droge Duinen Basisrapport. Indicatorsoorten voor verzuring en eutrofiëring van vegetaties in droge duingebieden*. SWE 93.036 Kiwa N.V. Onderzoek en Advies, Nieuwegein.
- Albers, E., Broedlin, W., Gerlach, A.** (1989). *Development of the nitrogen cycle in dune soils on Spiekeroog, East Frisian Islands*. Proceedings Congres EUDC Sevilla 1989.
- Allebes, W.A., Thissen, P.P.M.** (1979). *Een onderzoek naar de verspreiding van aquatische macrofyten in relatie tot het abiotisch milieu in laag-alkaliene wateren in zuid-oost Nederland*. Rapport nr. 133 Laboratorium voor Aquatische oecologie, K.U. Nijmegen.
- Arts, G.H.P.** (1990). *Deterioration of atlantic soft-water systems and their flora, a historical account*. Proefschrift, K.U. Nijmegen.
- Arts, G.H.P., Velde, van der, G., Roelofs, J.G.M., Swaai, van der, C.A.M.** (1990). *Successional changes in the soft-water macrophyte vegetation of (sub)atlantic, sandy, lowland regions during this century*. Freshwater Biology 24.
- Atkinson, D.** (1973). *Observations on the phosphorus nutrition of two sand dune communities at Ross Links*. Journal of Ecology 61 p. 117-133.
- Bakker, T.W.M., Klijn, J.A., Zadelhoff, van, F.J.** (1981). *Nederlandse kustduinen: Landschaps-ecologie*. Dissertatie, Centrum voor landbouwpublicaties en landbouwdocumentatie, Wageningen.
- Bakker, T.W.M., Klijn, J.A., Zadelhoff, van, F.J. m.m.v. Haaf, ten, C., Hoek, D.M., Stevens, J.A.M.** (1979). *Basisrapport TNO Duinvalleien. Deel Terschelling en deel Algemene hoofdstukken*. Studie- en informatiecentrum TNO voor milieu-onderzoek.
- Barkman, J.J.** (1992). *Plantcommunities and synecology of bogs and heath pools in the Netherlands*. In Verhoeven, J.T.A. (ed.): Fens and bogs in the Netherlands: vegetation, history, nutrient dynamics and conservation, p. 173-235, Nederland.
- Bekker, R.M.** (1998). *The ecology in soil seed banks in grassland ecosystems*. Proefschrift R.U. Groningen. 192 pp.
- Beckhoven, van, K.** (1995). *Rewetting of coastal dune slacks: effects on plant growth and soil processes*. Dissertatie V.U. Amsterdam.
- Beusekom, C.F. van, J.M.J. Farjon, F. Foekema, B. Lammers, J.G. de Molenaar en W.P.C. Zeeman**, 1990: *Handboek grondwaterbeheer voor natuur, bos en landschap*. SWNBL, Driebergen.
- Beukeboom, Th.J.** (1976). *The hydrology of the Frisian islands*. Proefschrift V.U. Amsterdam. 121 pp.

- Beijersbergen, J.** (1991). *Grondwaterbeheer en regeneratie in de duinen van Schouwen*. In W. Koerselman, M.A. den Hoed, A.J.M. Jansen & W.H.O. Ernst, Natuurwaarden en waterwinning in de duinen; mogelijkheden voor behoud, herstel en ontwikkeling van natuurwaarden. Mededeling no. 114, Kiwa NV, Nieuwegein.
- Bijhouwer, J.P.T.** (1926). *Geobotanische studie van de Berger duinen*. Dissertatie, Wageningen.
- Bloemendaal, F.H.J.L., Roelofs, J.G.M. (red.)** (1988). *Waterplanten en Waterkwaliteit*. KNNV.
- Boerboom, J.H.A.** (1957). *Zonering van begroeiing en landschap in het Haagse duingebied*. De Levende Natuur 60 p. 247-259.
- Boerboom, J.H.A.** (1958). *Begroeiing en landschap van de duinen onder Scheveningen en Wassenaar van omstreeks 1300 tot heden*. Een historisch-vegetatiekundige studie. In: Bepanting en Recreatie in de Haagse duinen. Rapport van de Adviescommissie Duinbepanting. Instituut voor toegepast Biologisch Onderzoek in de Natuur, Mededeling p. 1-108, Arnhem.
- Boerboom, J.H.A.** (1963). *De relatie tussen bodem en vegetatie in de Wassenaarse duinen*. Boor en Spade 13 p. 120-155.
- Cortenraad, J., Driessen, O.** (1984). *Een onderzoek naar de verspreiding van waterplanten in relatie tot het abiotisch milieu in laag- en hoog-alkaliene wateren*. Rapport nr. 166 Laboratorium voor Aquatische oecologie, K.U. Nijmegen.
- Dieren, J.W., van** (1934). *Organogene Dünenbildung*. Dissertatie, 's Gravenhage.
- Dierssen, K.** (1982). *Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore Nord-West-Europas*. Conservatoire et Jardins Botaniques, Geneve. Dissertatie.
- Doing, H.** (1980). *Holistische Betrachtung einer Watteninsel*. In Wilmanns, O., Tüxen, R. (eds.): Epharmony, Berichte der Internationalen Symposien der IVfV (1979) p. 21-36.
- Doing, H.** (1988). *Landschapsoecologie van de Nederlandse kust*. Een landschapskartering op vegetatiekundige grondslag. Stichting Duinbehoud/Stichting Publicatiefonds Duinen, Leiden. 228 pp. + kaartbijlagen.
- Dorp, van, D. Boot, R., Maarel, van der, E.** (1985). *Vegetation succession on the dunes near Oostvoorne, The Netherlands, since 1934, interpreted from air photographs and vegetation maps*. Vegetatio 58 p. 123-136.
- Draisma, M.** (1990). *Oeverkruid op Terschelling*. Kruipnieuws 53:2 p. 32-36.
- Drost, H.J., Muis, A.** (1988). *Begrazing van Duinriet op 'de Rug' in de Lauwersmeer*. De Levende Natuur 1988:3 p. 82-88.
- During, H.** (1973). *Het Nanocyperion flavescens in de duinen, in atlantisch verband gezien*. Doctoraalscriptie Laboratorium voor Plantenoecologie R.U. Groningen.
- Eeden, van, F.W.** (1884; herdruk 1986). *Terschelling*. In Eeden, van, F.W.: Onkruid: Botanische wandelingen, deel 2, Haarlem.
- Eisses, R., m.m.v. Aggenbach, C.J.S., Jansen, A.J.M., Linden, van der M.G.A.M.** (1997). *De karakteristieken van duurlijnen van ven-vegetaties (Scheuchzerietea, Littorelletea en Oxycocco-Sphagneteta)*. SWE-97.105, Kiwa Onderzoek en Advies, Nieuwegein.

- Engelberts, H.C.A.** (1976). *Vegetatiekundig onderzoek van de duinweilanden op Terschelling*. Intern rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer Werkgroep begrazing.
- Ernst, W.H.O., Ham, van der, N.F.** (1988). *Population structure and rejuvenation potential of *Schoenus nigricans* in coastal wet dune slacks*. Acta Botanica Neerlandica 37:4 p. 451-456.
- Eysink, Th.A.W., Bruin, de, O.** (1994). *Kruipnieuws van de gradiënt... de Wijdbloeiende rus (*Juncus tenageia*) floreert weer in Twente*. Stratiotes 9 p. 62-103.
- Freijssen, A.H.J.** (1967). *A field study on the ecology of *Centaurium vulgare* Rafn.* Dissertatie R.U. Utrecht.
- Gelder, van, J.** (1984). *Voorlopige staat van gegevens van het vegetatiekundig onderzoek van J. van Gelder in het Gritjesplak te Terschelling 1969-1972*. Manuscript Vegetatiekundige en Experimentele Oecologie V.U. Amsterdam/ Rijksinstituut voor Natuurbeheer.
- Gemert, R.L.E.M., Maessen, J.A.A.R.** (1987). *Een onderzoek aan abiotische factoren en waterplanten in zes duinplassen op Terschelling in relatie tot "zure neerslag"*. No. 232, K.U. Nijmegen.
- Gerlach, A., Alberts, E., Broedlin, W.** (1989). *Nitrogen content and turnover in coastal dune succession on Spiekeroog, East Frisian Islands*. Congress Book EUDC Congress, Sevilla, Spain.
- Giesen & Geurts** (1990). *Bodemanalyse 1990 Punthuizen en Stroothuizen (prov. Overijssel)*. Giesen en Geurts Biologische Projecten, Gaanderen.
- Giesen & Geurts** (1992). *Grond- en grondwateranalyses uit de Lemselermaten, Middelduin en Reggers-Sandersvlak 1991/1992*. Giesen en Geurts Biologische Projecten, Gaanderen.
- Goosens, M.** (1993). *Relatie tussen de vegetatie en de bodem in vergraste en niet-vergraste droge duingraslanden*. Fysische Geografie en Bodemkunde U. van Amsterdam.
- Gradstein, R.** (1963?). *Vegetatieontwikkeling op de afgeplagde terreinen in de Koegelwiek, Terschelling*.
- Grootjans, A.P., Esselink, H., Diggelen, van, R., Hartog, P., Jager, T.D., Hees, van, B., Oude Munninck, J.** (1990). *Decline of rare calciphilous dune slack species in relation to decalcification and changes in local hydrological systems*. Proceedings Coastal Dune Congress 1989, Sevilla.
- Grootjans, A.P., Hartog, P.S., Fresco, L.F.M., Esselink, H.** (1991). *Succession and fluctuation in a wet dune slack in relation to hydrological changes*. Journal of vegetation science 2 p. 545-554.
- Grootjans, A.P., Hendriksma, P., Engelmoer, M., Westhoff, V.** (1988). *Vegetation dynamics in a wet dune slack I: rare species decline on the Waddenisland of Schiermonnikoog in The Netherlands*. Acta Botanica Neerlandica 37:2 p. 265-278.
- Grootjans, A.P., Lammerts, E.J., Beusekom, van, F.** (1995). *Kalkrijke duinvalleien op de waddeneilanden*. Ecologie en regeneratiemogelijkheden. Stichting Uitgeverij K.N.N.V., Utrecht.

- Haan, de, M.W.A.** (1992). De karakteristieken van duurlijnen van enige grondwaterafhankelijke plantengemeenschappen van Littorelletea, Isoeto-Nanojuncetea, Oxycocco-Sphagnetetea en Scheuchzerietetea. SWE-92.015, Kiwa Onderzoek en Advies, Nieuwegein.
- Hartog, P.S., Everts, F.H., Grootjans, A.P., Vries, de, N.P.J.** (1991). Vegetatiekartering van de Mokslootvallei (Texel). Rapport 91/8, Everts & De Vries Oecologisch advies- en onderzoeksbureau, Groningen.
- Harkel, ten, M.J.** (1998). Nutrient pools and fluxes in dry coastal dune grasslands. Universiteit van Amsterdam
- Heil, G.W., Meulen, van der, F., Harkel, ten, M.J.** (1990). Invloed van atmosferische depositie op de ontwikkeling van droge duingrasland vegetaties. K.N.A.G. Geografisch Tijdschrift XXIV:5 p. 427-432.
- Hoed, den, M.A.** (1985). De samenwerking tussen hydrologen en ecologen. Referaat voor de Hydrologische Kring. Kiwa, Nieuwegein.
- Holkema, F** (1870). De plantengroei der Nederlandse Noordzee-Eilanden Texel, Vlieland, Terschelling, Ameland, Schiermonnikoog en Rottum. Dissertatie Amsterdam.
- Hullu, P.C. de, R. van Leeuwen, B.Takman & J. Kleuver.** (1993) *Planning en monitoring bij Staatsbosbeheer*. In: A.J.M. Jansen (red.), *Van hydrologische ingreep naar ecologische effectvoorspelling*. Kiwa-mededeling nr. 122, Kiwa N.V., Nieuwegein
- IWACO** (1989). *Onderzoek grondwaterwinning Terschelling en Schiermonnikoog*. Deelrapport Terschelling. IWACO, Groningen.
- Jalink, M.H.** (1991) *Effectgerichte maatregelen tegen verzuring van natte schraallanden*. Prae-advies Wobberibben. Kiwa-rapport SWO-91.258, Nieuwegein
- Jansen, A.J.M.** (1992). *Verslag van de monitoring effectgerichte maatregelen tegen verzuring in 1991: Lemselermaten, Middelduinen en Reggers Sandersvlak*. SWO 92.205, Kiwa Onderzoek & Advies, Nieuwegein.
- Jansen, A.J.M., Aggenbach, C.J.S.** (1990). *Lokale hydrologische systeemanalyse van Stroothuizen in Twente*. Kiwa-rapport SWI-90.128, Nieuwegein.
- Jones, R., Etherington, J.R.** (1971). *Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging*. IV The growth of dune and dune slack plants. Journal of Ecology 59.
- Kachi, N., Hirose, T.** (1983). *Limiting nutrients for plant growth in dry coastal sand dune soils*. Journal of Ecology 71 p. 937-944.
- Kapteyn, K.** (1988). *Effecten van plaggen in vochtige duinvalleien (op Terschelling in het bijzonder)*. Intern rapport no. 258, Hugo de Vries-Laboratorium U. van Amsterdam.
- Kersten, H.L.M.** (1985). *Fysisch-chemische gegevens vanaf 1900 van zwak gebufferde wateren*. Scriptie 58, Laboratorium voor Aquatische Oecologie K.U.Nijmegen 278 pp.
- Koerselman, W.** (1992). *The nature of nutrient limitation in Dutch dune slacks*. In: Carter, R.W.G. Carter, Curtis, T.G.F., Sheehy-Skeffington, M.J., Coastal Dunes. Geomorfology, Ecology and Management for Conservation A.A. Balkema/ Rotterdam/ Brookfield.
- Koerselman, W., Meuleman, A.F.M.** (1994). *Groei beperkende voedingsstoffen in verschillende duinvalleitypen*. SWE 94.020 Kiwa N.V. Onderzoek en Advies, Nieuwegein.

- Laan, van der, D.** (1978). *Fluctuations and successional changes in the vegetation of wet dune slacks on Voorne*. Phytocoenosis Biuletyn Fitosocjologiczny 7.1/2/3/4 Warszawa-Bialowieza p. 105-117.
- Laan, van der, D.** (1979a). *Spatial and temporal variation in the vegetation of dune slacks in relation to the groundwater regime*. Vegetatio 39:1 p. 43-51.
- Laan, van der, D.** (1979b). *Gevolgen van extreme grondwaterstanden op vochtige duinvalleien*. De gevolgen van enkele jaren met extreme grondwaterstanden voor de vegetatie van vochtige duinvalleien op Voorne. Duin 2:1 p. 22-24.
- Lammerts, E.J.** (1999). *Basiphilous pionier vegetation in dune slacks on the Dutch Wadden Sea Islands*. Proefschrift R.U. Groningen
- Lammerts, E.J., Grootjans, A.P., Stuyfzand, P., Sival, F.** (1995). *Endangered dune slack plants: gastronomers in need of mineral water*. In: Salman, A.H.P.M., Berends, H., Bonazountas, M.: Coastal Management and Habitat Conservation. EUCC, Leiden.
- Lammerts, E.J., Grootjans, A.P.** (1997). *Nutrient deficiency in dune slack pioneer vegetation: a review*. Journal of Coastal Conservation 3 p. 87-94.
- Lammerts, E.J., Sival, F.P., Grootjans, A.P., Esselink, H.** (1992). *Hydrological conditions and soil buffering processes controlling the occurrence of dune slack species on the Dutch Wadden Sea islands*. In Carter, R.W.G., Curtis, T.G., Sheehy-Skeffinton, M.J. (eds.): Coastal dunes. Geomorphology, ecology and management. Proceedings of the third European dune congress Galway/ Ireland/ 17-21 June 1992.
- Lammerts, E.J., Pegtel, D.M., Grootjans, A.P., Veen, van der, A.** (1999). *Nutrient limitation and vegetation change during primary succession in a wet coastal dune slack*. Journal of Vegetation Science 10:111-122.
- Leertouwer, J.** (1967). *Macro- en microgradiënten in pH en kalkgehalte in relatie met de vegetatie op Schiermonnikoog*. Doctoraalverslag Laboratorium voor Plantenecologie R.U.Groningen, Haren.
- Lyon, de, M.J.H., Roelofs, J.G.M.** (1986). *Waterplanten in relatie tot waterkwaliteit en bodemgesteldheid*. Lab. voor Aquatische Oecologie, K.U.Nijmegen. Deel 1:106 pp. + Deel 2: bijlagen.
- Maarel, van der, E., Boot, R., Dorp, van, D., Rijntjes, J.** (1985). *Vegetation succession on the dunes near Oostvoorne, The Netherlands; a comparison of the vegetation in 1959 and 1980*. Vegetatio 58 p. 137-187.
- Markus, J.M.** (1977). *De vegetatie in en om het Griltjesplak, een duinplas in het staatsnatuurreservaat "Noordvaarder" op Terschelling*. Rijks Hogere Tuinbouwschool Utrecht/Rijksinstituut voor Natuurbeheer.
- Meuleman, A.F.M., Sinke, A.** (1990). *De rol van sulfaatreductie in de decompositie van organisch materiaal*. The Utrecht Plant Ecology News Report nr.10: Workshop interne eutrofiering. p. 23-38.
- Meijden, van der, R.** (1996): *Heukels' Flora van Nederland*. Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Mörzer Bruyns, M.F.** (1948?). *Verslag van bio-oecologisch onderzoek in een duinvallei op Terschelling*. Aanwezig in Natuurwetenschappelijk Archief SBB.

- Olf, H., Huisman, J., Tooren van, B.** (1992). *Species dynamics and nutrient accumulation during early primary succession in coastal sand dunes*. In Olf, H.: On the mechanisms of vegetation succession. Dissertatie R.U. Groningen p. 153-178.
- Oostermeijer Jr., J.G.B.** (1987). *Oecologie, syntaxonomie, verspreiding en beheer van het Nanocyperion flavescens op Terschelling*. Intern rapport Hugo de Vries-lab, U.v. Amsterdam nr. 227.
- Ouden, den, B., m.m.v. Jalink, M.H.** (1995). *Duurlijn-karakteristieken van enkele vegetatietypen uit duinvalleien in het Renodunaal district*. SWE 94.041, Kiwa Onderzoek en Advies, Nieuwegein.
- Pemadasa, M.A., Lovell, P.H.** (1974). *The mineral nutrition of some dune annuals*. *Journal of Ecology* 62 p. 647-657.
- Peerenboom, J.** (1986). *Vegetatie-opnamen in de Koegelwieck*. SBB, Terschelling.
- Pruyt, M.** (1984). *Vegetatie, waterhuishouding en bodem in twee vochtige duinvalleien in het Noord-Hollands duinreservaat*. Prov. Waterleidingbedrijf Noord Holland and V.U. Amsterdam.
- Ranwell, D.** (1960). *Newborough Warren, Anglesey*. II. Plant associations and succession cycles of the sand dune and dune slack vegetation. *Journal of Ecology* 48 p. 117-141.
- RGD, Rijks Geologische Dienst** (1977). *Geologisch onderzoek van het Waddengebied*. Rijks Geologische Dienst, Haarlem.
- Roelofs, J.G.M.** (1984). *Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters*. I. Field observations. *Aquatic Botany* 17, p. 139-155
- Rozema, J., Laan, P., Broekman, R., Ernst, W.H.O., Appelo, C.A.J.** (1985). *On the lime transition and decalcification in the coastal dunes of the province of North-Holland and the island of Schiermonnikoog*. *Acta Botanica Neerlandica* 34:4 p. 393-411.
- Schaminée, J.H.J. et al.**, (1995, 1996, 1998, 1999). *De vegetatie van Nederland*. Deel 1 t/m 5. Opulus Press, Uppsala/ Leiden.
- Schat, H. en van Beckhoven.** (1991). *Water as a stress factor in the coastal dune system*. In: Rozema, J., Verkleij, J.A.C. (eds.): *Ecological responses to environmental stresses*. Kluwer Academic Publishers. p. 76-89.
- Schoof-van Pelt, M.M.** (1973). *Littorelletea*. A study of the vegetation of some amphiphytic communities of western Europe. Dissertatie K.U. Nijmegen.
- Sival, F. P.** (1997). *Dune soil acidification threatening rare plant species*. Proefschrift R.U. Groningen, 150 pp.
- Slings, Q.L.** (1986). *Beheersgericht onderzoek in het Noordhollands duinreservaat*. Duin 9 p. 65-68.
- Slings, Q.R.** (1994). *De kalkgraslanden van de duinen. Het beheer van zeedorpenvegetaties in het Noordhollands Duinreservaat (NHD)*. *De Levende Natuur* 95:4 p. 120-128.

- Staaik, van der, T, Lenten, J.** (1969). *De vegetatie van het staatsnatuurreservaat "De Koegelwiek" op Terschelling*. Doctoraalverslag Instituut voor Systematische Plantkunde R.U. Utrecht/ RIN.
- Stiboka** (1986). *Bodemkaart van Waddeneilanden*. Blad Terschelling 1:50.000.
- Stuyfzand, P.J.** (1993). *Hydrochemistry and hydrology of the coastal dune area of the western Netherlands*. Proefschrift, V.U. Amsterdam.
- Stuyfzand, P.J., Moberts, F.M.L.** (1987). *De bijzondere hydrologie van kwelplassen in duinen met kunstmatige infiltratie*. H2O 3 p. 52-57 en 62.
- Sykora, K.V.** (1978a). *De achteruitgang van de Schellingerzegge (C. hartmanii)*. De Levende Natuur 81 p. 92-95.
- Sykora, K.V.** (1978b). *De invloed van de extreme droogte van 1976 op enkele vennen en op de duinvalleien van Terschelling*. Rapport botanisch laboratorium, Afdeling Geobotanie, K.U. Nijmegen.
- Tooren, van, B., Schat, H., Borg, ter, S.J.** (1983). *Succession and fluctuation in the vegetation of a Dutch beach plain*. Vegetatio 53 p. 139-153.
- Vertegaal, C.T.M.** (1998). *Effecten van saltspray (reductie) op natuurwaarden in de duinen: 1. Overzicht van de beschikbare literatuur en analyse van leemten in kennis*. Notitie Samenwerkingsverband Maasvlakte 2 Varianten.
- Visser, G.** (1973). *Chemische samenstelling, flora en fauna van binnendijks water op Terschelling, speciaal met betrekking tot duinplassen*. Rapport Biologisch Station Oosterend, Terschelling.
- Vries, de, V.** (1961). *Vegetatiestudie van de westpunt van Vlieland*. Proefschrift U.v. Amsterdam. 187 pp. + bijlagen.
- Weeda, E.J., Westra, R., Westra, Ch., Westra, T.** (1985/1987/1988/1991). *Nederlandse Oecologische Flora*. Wilde planten en hun relaties 1/2/3/4. IVN i.s.m. VARA en VEWIN. Amstelveen.
- Westhoff, V.** (1947). *The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel*. Proefschrift, R.U. Utrecht.
- Westhoff, V.** (1990). *Neuentwicklung von Vegetationstypen (Assoziationen in statu nascendi) an naturnahen neuen Standorten, erläutert am Beispiel der westfriesischen Inseln*. Ber.d.Rheinh.Tüxen-Ges. 2 p. 11-23, Hannover.
- Westhoff, V., Bakker, P.H., Leeuwen, van, C.G., Voo, van der, E.E.** (1970/1973). *Wilde Planten*. Flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Deel 1: algemene inleiding, duinen, zilte gronden. Deel 3: De hogere gronden. Vereniging tot behoud van natuurmonumenten in Nederland.
- Westhoff, V., Held, den, A.J.** (1969). *Plantengemeenschappen in Nederland*. Thieme, Zutphen. 324 pp.
- Westhoff, V., Ketner, P.** (1967). *Milieu en vegetatie van Carex hartmanii Caj. op Terschelling, in het kader van een oecologische vergelijking tussen deze soort en Carex buxbaumii Wahlb.* Gorteria 3:8 p. 119-126.
- Westhoff, V., Oosten, van, M.F.** (1991). *De plantengroei van de Waddeneilanden*. K.N.N.V. natuurhistorische bibliotheek nr. 53, Utrecht.

- Willis, A.J.** (1963). *Braunton Burrows: The effects on the vegetation of the addition of mineral nutrients to the dune soils*. *Journal of Ecology* 51 p. 353-374.
- Willis, A.J., Yemm, E.W.** (1961). *Braunton Burrows: Mineral nutrient status of dune soils*. *Journal of Ecology* 49 p. 377-390.
- Wirdum, van, G.** (1979). *Ecoterminologie en grondwaterregime*. *W.L.O.-mededelingen* 6:3 p. 19-24.
- Zagwijn, W.H.** (1975). *Paleogeografische ontwikkeling van Nederland in de laatste 3 miljoen jaar*. *Geografisch Tijdschrift* 9 p. 181-213.
- Zonneveld, L.M.L.** (1989). *Kartering Terschelling 1988 t.b.v. Onderzoek Grondwaterwinning Waddeneilanden*. Bureau L|B|&|P, Beilen.
- Zonneveld, L.M.L.** (1990). *Vegetatiekartering en oecologische beschrijving "Terschelling"*. Rapportnummer 89073. L|B|&|P, Beilen.
- Zonneveld, L.M.L.** (1993). *Duinvallei Giltjesplak per ongeluk verzuurd. De Levende Natuur* 94 p. 170-175.
- Zonneveld, L.M.L. & B.W.M. van Hees m.m.v. A.P. Grootjans** (1989). *Duinvallei-vegetatiekartering typologie*. Bureau L|B|&|P.
- Zumkehr, P.J.** (1989). *Een vervolgonderzoek naar de ontwikkeling van de vegetatie op de plagstukken te westen van het Jan Thijssenduin, Boschplaat, Terschelling*. SBB Terschelling.
- Zumkehr, P.J. & Kuiper, H.W.** (1989). *Vegetatie-opnamen op de geplagde delen van de Koegelwieck (Terschelling) 1989*. SBB Terschelling.
- Zumkehr, P. & J. Peerenboom** (1987a). *Vegetatieonderzoek in de omgeving van het Jan Thijssenduin Terschelling, 1987*. Opnames in de hooilanden en op de plagstukken in het westelijke gedeelte van de Boschplaat bij het Jan Thijssenduin. SBB Terschelling (intern verslag).
- Zumkehr, P. & J. Peerenboom** (1987b). *Een vegetatie-onderzoek op het Héddredersplak (de ijsbaan van Hoorn) op Terschelling*. SBB, Terschelling (intern verslag).
- Zumkehr, P. & J. Peerenboom** (1987c). *Vegetatie-opnamen op de geplagde delen van de Koegelwieck (Terschelling) in 1987*. SBB, Terschelling (intern verslag).

6

SOORTENLIJST ¹⁹⁰

¹⁹⁰ Naar CBS (1997) Namen en coderingen
flora en fauna. CBS Voorburg/Heerlen;
IKC-Natuurbeheer, Wageningen.

In deze lijst zijn alleen de indicatorsoorten opgenomen. In de tekst worden ook enkele andere soorten genoemd (dan daar steeds met Nederlandse en Wetenschappelijke naam).

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	komt voor in tabel en noot
HOGERE PLANTEN		
Addertong	Ophioglossum vulgatum	6.5 n.26, 6.6 n.1
Armbloemige waterbies	Eleocharis quinqueflora	6.5 n.7
Biezeknoppen	Juncus conglomeratus	6.7 n.14
Buntgras	Corynephorus canescens	6.7 n.28
Draadgentiaan	Cicendia filiformis	6.1 n.18, 6.2 n.2
Drienervige zegge	Carex trinervis	6.1 n.24, 6.2 n.18, 6.5 n.29•, 6.7 n.4•
Drienervige zegge X Zwarte zegge	Carex trinervis X nigra	6.5 n.29•, 6.7 n.4•
Duindoorn	Hippophae rhamnoides	6.5 n.3
Duinriet	Calamagrostis epigejos	6.4 n.9, 6.5 n.25, 6.6 n.2, 6.7 n.12
Duinrus s.s.	Juncus alpinoarticulatus ssp. atricapillus	6.5 n.1, 6.1 n.17, 6.2 n.16
Duizendknoop- fonteinkruid	Potamogeton polygonifolius	6.1 n.5, 6.4 n.5
Dwergbloem	Anagallis minima	6.2 n.5
Dwergrus	Juncus pygmaeus	6.1 n.19, 6.2 n.3
Dwergvlas	Radiola linoides	6.2 n.1, 6.5 n.32
Dwergzegge	Carex oederi ssp.oederi	6.1 n.16, 6.2 n.17, 6.5 n.17
Egelboterbloem	Ranunculus flammula	6.1 n.11, 6.2 n.13, 6.4 n.7, 6.5 n.18, 6.6 n.6
Fioringras	Agrostis stolonifera	6.5 n.23, 6.7 n.13, 6.1 n.15
Geelhartje	Linum catharticum	6.5 n.10
Gestreepte witbol	Holcus lanatus	6.5 n.24
Gevlekte orchis	Dactylorhiza maculata	6.7 n.17
Gewone dophei	Erica tetralix	6.4 n.14, 6.5 n.39, 6.6 n.25, 6.7 n.2
Gewone eikvaren	Polypodium vulgare	6.7 n.22
Gewone rolklaver	Lotus cornicul. var. corn.	6.6 n.19, 6.7 n.26
Gewone veldbies	Luzula campestris	6.6 n.20, 6.7 n.16
Gewone/ Slanke waterbies	Eleocharis palustris/uniglumis	6.1 n.4, 6.2 n.11, 6.5 n.22, 6.6 n.11
Gewone waternavel	Hydrocotyle vulgaris	6.7 n.7, 6.1 n.10
Gewoon biggekruid	Hypochaeris radicata	6.7 n.24
Groenknolorchis	Liparis loeselii	6.5 n.11
Grote boterbloem	Ranunculus lingua	6.3 n.4
Grote egelskop s.l.	Sparganium erectum	6.3 n.3, 6.1 n.22
Grote kattestaart	Lythrum salicaria	6.1 n.12, 6.2 n.14, 6.5 n.21, 6.6 n.10, 6.7 n.10
Grote lisdodde	Typha latifolia	6.1 n.23

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	komt voor in tabel en noot
Grote muggenorchis	<i>Gymnadenia conopsea</i>	6.5 n.9
Grote veenbes	<i>Oxycoccus macrocarpos</i>	6.4 n.1, 6.5 n.30, 6.6 n.17, 6.7 n.3
Grote waterweegbree	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	6.3 n.5
Heidekartelblad	<i>Pedicularis sylvatica</i>	6.7 n.18
Helm	<i>Ammophila arenaria</i>	6.7 n.27
Hoge cyperzegge	<i>Carex pseudocyperus</i>	6.3 n.1
Holpijp	<i>Equisetum fluviatile</i>	6.3 n.3, 6.6 n.15
Kleine leeuwetand	<i>Leontodon saxatilis</i>	6.6 n.18
Knolrus s.l.	<i>Juncus bulbosus</i>	6.1 n.26, 6.2 n.19, 6.5 n.31
Knobbies	<i>Schoenus nigricans</i>	6.5 n.2, 6.4 n.11, 6.6 n.7
Kraaihei	<i>Empetrum nigrum</i>	6.5 n.38, 6.6 n.24, 6.7 n.1
Kruipwilg	<i>Salix repens</i>	6.4 n.4
Loos blaasjeskruid	<i>Utricularia australis</i>	6.3 n.9
Moerasbasterdwederik	<i>Epilobium palustre</i>	6.4 n.8, 6.6 n.16
Moerasdroogbloem	<i>Gnaphalium uliginosum</i>	6.2 n.4
Moeraskartelblad	<i>Pedicularis palustris</i>	6.4 n.6, 6.5 n.28, 6.6 n.12
Moerasstruisgras	<i>Agrostis canina</i>	6.5 n.34
Moeraswalstro	<i>Galium palustre</i>	6.1 n.14, 6.5 n.27, 6.6 n.4, 6.7 n.11
Moeraswespenorchis	<i>Epipactis palustris</i>	6.5 n.6, 6.6 n.13
Moeraswolfsklauw	<i>Lycopodium inundatum</i>	6.7 n.7
Oeverkruid	<i>Littorella uniflora</i>	6.1 n.3, 6.2 n.10, 6.5 n.15
Ondergedoken moerasscherm	<i>Apium inundatum</i>	6.1 n.8
Ongelijkbladig fonteinkruid	<i>Potamogeton gramineus</i>	6.1 n.1, 6.3 n.8
Parnassia	<i>Parnassia palustris</i>	6.2 n.6, 6.4 n.12, 6.5 n.8, 6.6 n.14
Pinksterbloem	<i>Cardamine pratense</i>	6.6 n.9
Riet	<i>Phragmites australis</i>	6.4 n.4, 6.6 n.8, 6.1 n.20
Rond wintergroen	<i>Pyrola rotundifolia</i>	6.6 n.22, 6.7 n.19
Ronde zegge	<i>Carex diandra</i>	6.3 n.7
Ronde zonnedaauw	<i>Drosera rotundifolia</i>	6.7 n.6
Ruwe bies	<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i>	6.1 n.21
Schapezuring	<i>Rumex acetosella</i>	6.7 n.29
Schermhavikskruid	<i>Hieracium umbellatum</i>	6.6 n.21, 6.7 n.23
Sierlijke vetmuur	<i>Sagina nodosa</i>	6.2 n.7, 6.5 n.13
Stekelbrem	<i>Genista anglica</i>	6.7 n.20
Stijve moerasweegbree	<i>Echinodorus ranunculoides</i>	6.1 n.7, 6.2 n.9, 6.5 n.16
Stijve ogentroost	<i>Euphrasia stricta</i>	6.5 n.4
Struikhei	<i>Calluna vulgaris</i>	6.7 n.15
Tormentil	<i>Potentilla erecta</i>	6.5 n.37
Veelstengelige waterbies	<i>Eleocharis multicaulis</i>	6.1 n.28
Veenpluis	<i>Eriophorum angustifolium</i>	6.5 n.35

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	komt voor in tabel en noot
Verfbrem	<i>Genista tinctoria</i>	6.7 n.21
Vertakte leeuwetand	<i>Leontodon autumnalis</i>	6.6 n.23
Vleeskleurige orchis	<i>Dactylorhiza incarnata</i>	6.5 n.12
Wateraardbei	<i>Potentilla palustris</i>	6.3 n.10, 6.4 n.3, 6.5 n.33, 6.7 n.9, 6.1 n.25
Waterdrieblad	<i>Menyanthes trifoliata</i>	6.3 n.6
Watermunt	<i>Mentha aquatica</i>	6.1 n.13, 6.2 n.15, 6.5 n.20, 6.6 n.3
Waterpostelein	<i>Lythrum portula</i>	6.1 n.9, 6.2 n.12
Waterpunge	<i>Samolus valerandi</i>	6.1 n.6, 6.2 n.8, 6.5 n.14
Wilde gagele	<i>Myrica gale</i>	6.1 n.29, 6.3 n.11, 6.4 n.13 6.5 n.36, 6.7 n.8
Zandblauwtje	<i>Jasione montana</i>	6.7 n.25
Zegroene zegge	<i>Carex flacca</i>	6.5 n.5, 6.6 n.6
Zilverschoon	<i>Potentilla anserina</i>	6.4 n.10
Zomprus	<i>Juncus articulatus</i>	6.5 n.19
Zwarte zegge	<i>Carex nigra</i>	6.5 n.29•

MOSSEN

Bronmos	<i>Fontinalis antipyretica</i>	6.1 n.2
Groot veenmos	<i>Sphagnum denticulatum</i>	6.1 n.27





SOORTENGROEPEN

TAB. 6.5 n.29• : Drienervige zegge, Zwarte zegge,
Drienervige zegge X Zwarte zegge






TAB. 6.7 n.4• : Drienervige zegge, Drienervige zegge X Zwarte zegge

◀ legenda

SOORT

-  Onder 'terreincondities': hoge bedekking wijst op*
-  hoge presentie/lage bedekking wijst op*
-  lage presentie / lage bedekking wijst op*
-  ? indicatie is onduidelijk (voor de aangegeven klasse)

<en> soortbereik zet zich in belangrijke mate voort in de aangegeven richting van het deel 'terreincondities' soort afwezig bij deze conditie

-  ++ verschijnen wijst op
-  + toename wijst op
-  - afname wijst op
-  ~ verdwijnen wijst op
-  de soort vertoont óf wel geen reactie op deze verandering óf het is onbekend of zij hierop reageert

TERREINCONDITIES

WATERREGIME

- 1A** aquatisch
- 1B** zeer nat
- 2** nat
- 3** matig nat
- 4** vochtig
- 5** matig droog
- 6** droog

ZUURGRAAD

- 1** basisch
- 2** neutraal
- 3** zwak zuur
- 4** matig zuur
- 5** zuur

TROFIEGRAAD

- 1** oligotroof = zeer voedselarm
- 2** mesotroof = voedselarm
- 3** zwak eutroof = zwak voedselrijk
- 4** matig eutroof = matig voedselrijk
- 5** eutroof = voedselrijk
- 6** zeer eutroof = zeer voedselrijk

BUFFERING (VAN DE ZUURGRAAD)

- B** buffermechanisme tegen verzuring werkzaam**
- KB** buffering door kwel van basenrijk grondwater
- BB** buffering door in de bodem aanwezige kalk (> 0.25% CaCO₃)
- ZB** buffering door overstroming met brak oppervlaktewater
- N** geen van de genoemde buffermechanismen tegen verzuring werkzaam
- STN** stagnatie van regenwater en relatief zure omstandigheden

* de soort hoeft onder de betreffende condities niet altijd met hoge bedekking of hoge presentie voor te komen.

** door kwel van basenrijk grondwater, door in de bodem aanwezige kalk en/of overstroming met brak oppervlaktewater. Het begrip 'kwel' is hier in ruime zin gebruikt: het omvat zowel uittredend basenrijk grondwater als capillaire opstijging van basenrijk grondwater. De kwalificaties hebben vooral betrekking op processen en zijn niet gekoppeld aan exacte waarden voor de alkaliteitsgraad.

Vervolg legenda op linkerpagina

BEHEEREFFECT

- 1 plaggen
- 2 tred
- 3 niets doen
- 4 maaien
- 5 matige beweiding

SUCCESSIE

- 1 AS van Ongelijkbladig fonteinkruid
- 3 AS van Veelstengelige waterbies
- 4 RG Knolrus/Veenmos [Oeverkruid-klasse]
- 6 Draadgentiaan-AS
- 7 Riet-klasse en RG Riet [Riet-klasse]
- 9 AS van Drienervige & Zwarte zegge
- 11 RG Addertong/Duinriet
[Klasse der kleine Zeggen]
- 12 AS van Kraaihei & Dophei

REACTIE OP

- Y soort ijlt lang na
(vanuit een ander vegetatietype/
eerder successiestadium)

IN DE KOLOM VERNATTING:

- A soort reageert vooral op vernatting
waarbij de inundatieduur toeneemt
- geen A soort reageert niet als bij A of zulk
een reactie van de soort is onbekend

IN DE KOLOMMEN VERNATTING EN VERDROGING:

- F soort reageert zeer snel op ver-
natting (in natte jaren met een groot
neerslagoverschot) en/of verdroging
(in droge jaren met een klein
neerslagoverschot)
- geen F soort reageert langzamer dan de
met F gemarkeerde soorten of het is
onbekend of zij zeer snel reageert

Serie indicatorsoorten:

- 1 Methode en toepassing**
- 2 Beekdalen**
- 3 Laagveenmoerassen**
- 4 Hoogvenen**
- 5 Vennen**
- 6 Duinvalleien (kalkarme duinen)**
- 7 Duinvalleien (kalkrijke duinen)**
- 8 Droge duinen**
- 9 Boezemlanden**
- 10 Uiterwaarden**

