

Microklimaat en successie: ruimtelijke variabiliteit

Het microklimaat en de ruimtelijke variabiliteit daarvan hebben een grote invloed op de successie van stuifzand naar bos. In dit artikel komen de verschillen van plaats tot plaats aan de orde voor enkele klimatologische parameters en de consequenties daarvan voor de successie.

De Nederlandse stuifzandgebieden zijn de laatste restanten van ooit omvangrijke stuifzandlandschappen. Deze zijn ontstaan in de Middeleeuwen na het verloren gaan van de bossen en hun vervangingsgemeenschappen (Koster, 1978), waarschijnlijk door een gemeenschappelijke werking van de mens (ontbossing, overbeveiding van bos en heide) en veranderingen van het klimaat (temperatuurstijging tussen 1250 en 1450, gevolgd door de Kleine IJstijd tussen 1550 en 1750 - Lamb, 1984). Hoewel de omvang van de stuifzandlandschappen sterk gereduceerd is door de 19de-eeuwse herbebossing en latere spontane bosuitbreiding, bieden deze gebieden vandaag de dag nog een zeldzame gelegenheid om de processen van de verstuiving te bestuderen, zoals gedaan door Castel en Koster (1987). Bovendien bieden deze "woeste gronden" ook een voor Europa unieke gelegenheid om de omstandigheden te onderzoeken waaronder de spontane primaire successie van vegetatie, die uiteindelijk leidt tot een bos, verloopt.

Summary

Microclimate and succession: Spatial variability

The present inland dunes in the Netherlands are the last remnants of extensive landscapes of drifting sands, which developed in the Middle Ages as a result of excessive deterioration of forests. At present, these areas provide a unique opportunity to study the primary succession.

The aim of this study is to acquire insight in the microclimatological conditions under which the primary succession of vegetation and forest takes place. For this purpose measuring stations were installed on SW and NE slopes of dunes and flat blown-out area in the open sand (Hulshorster Zand) and in the nearby forest (Leuvenumse Bos). Air temperature (0.5 m above surface), relative humidity and soil temperature were recorded continuously at each station during the months March, April and May of 1989. Surface temperature and soil moisture content were measured incidentally. Although radiation was reduced under the canopy, the highest maximum air temperatures were measured in the forest - on the SW slope of a dune. Also the lowest minimum air temperatures were recorded under the canopy - on the flat area among the dunes.

Maximum soil surface temperatures on the SW slope in the open sand were as high as 45.6 degrees Celcius on a location with a slope of 20 degrees to 54.0 degrees Celcius at a slope of 30 degrees (May 25 1989). These values are above the lethal temperatures for most plants, which explains why colonisation of SW slopes is impossible in most years. In the forest the observed surface temperatures were less extreme.

On cloudless days soil temperatures (5 cm depth) in the open sand show a more or less sine shaped course (fig. 4), with the highest maximum soil temperatures on the SW slope of dunes. In the forest the soil temperature at 5 cm depth in the mineral soil hardly shows any daily variation due to the low thermal conductivity of the ectorganic layer. The temperature at the top of the mineral soil is highly dependent on the depth of the ectorganic layer and therefore has a large spatial variability.

The results of this research show a great variability of the microclimate with unexpected great temperature extremes both in open blown-sand landscape and in the old Scots pine forest. The extreme temperatures and very low soil moisture significantly influence succession. NE slopes of dunes receive less radiation and soil moisture is higher there. In most cases, the succession starts on these places. On the SW slopes of dunes the succession goes on very slowly, both in the open sand and in the old forest. The extensive flat blown-outs take up an intermediate position between these two extremes. A remarkable phenomenon are temperatures below 0 degrees Celcius under the forest canopy resulting in numerous frost days there. These low temperatures often cause frost damage on beech saplings. Together with browsing they impede the natural regeneration of this species and slow down the spontaneous conversion of the Scots pine stands in a mixed broad leaved forest.

Successie in een stuifzandlandschap

Het stuifzandlandschap wordt gekarakteriseerd door een rijk geschakeerd reliëf en verschillende reliëfvormen. Uitgestoven laagten, opgestoven duinen van diverse vormen en afmetingen, omvangrijke zandaccumulaties, forten, afgestoven en overstoven terreinen vormen een rijk habitatmozaïek op kleine schaal. Een stuifzandgebied is een kleinschalig landschap, gekenmerkt door een grote variatie en dynamiek, geïntroduceerd door de (meestal al aflopende) eolische activiteit (lokale verstuiwing, verplaatsing en afzetting van het zand) en de directe invloed van atmosferische factoren zoals straling, neerslag en temperatuur, en hun schommelingen in de loop van de tijd. De primaire successie van vegetatie en bos is dan ook een moeizaam verloopend proces, sterk gedifferentieerd in ruimte en tijd (Schimmel, 1975; Fanta, 1986; Prach, 1989; Prach et al., in prep.). De initiële stadia van de successie spelen zich af in open, vaak nog stuivend zand. De pionierplanten die hieraan deelnemen moeten over specifieke eigenschappen en strategieën beschikken, die het hun mogelijk maken de extreme omstandigheden van open zandvlakten te doorstaan.

Eigenschappen en overlevingsstrategieën van pionierplanten

Alle pionierplanten produceren grote hoeveelheden licht zaad dat door de wind over de zandvlakte wordt verspreid (anemochorie). De helm (*Amophila arenaria*) ontsnapt aan verstuiwing door jaarlijks nieuwe uitlopers te vormen en met het zand mee te groeien. Een vergelijkbare strategie heeft ook het buntgras (*Corynephorus canescens*) dat elk jaar een nieuw wortelsysteem ontwikkelt in het

nieuwe zand, waarmee de pollen bedekt worden. Heidespurrie (*Spergula morisonii*) is een winterannuelle: zij ontkiemt in het najaar en overwintert groen, terwijl bloei en zaadvorming vroeg in het voorjaar plaats vinden; zij overzomert in de vorm van zaad. Het ruig haarmos (*Polytrichum piliferum*) beschikt over een groot uitdrogingsvermogen. Na elke regen of dauw herleeft het mos echter snel en zet de groei door.

Grove den (*Pinus sylvestris*) is de enige pionier tussen de boomsoorten die de open zandvlakte met succes kan koloniseren. De zaailingen investeren na de ontkieming de meeste energie in de groei van de wortel, die de plant van water moet voorzien. Een 4 cm grote zaailing ontwikkelt in korte tijd na de ontkieming een penwortel van 15-20 cm lang. In de normale, d.w.z. relatief droge, zomer verbranden echter - ondanks deze aanpassing - de meeste zaailingen in de felle zon. Slechts incidenteel overleeft een enkele zaailing in het open zand om zich tot een vliegden te ontwikkelen. In vochtige jaren daarentegen, en met name als twee vochtige zomers elkaar opvolgen, kunnen de zaailingen op geschikte plaatsen massaal overleven. Zulke verjongingsgolven komen één keer in 15 à 20 jaar voor. Het zijn vooral deze verjongingsgolven die de massale bosuitbreiding en vermindering van de oppervlakte van het open zand veroorzaken.

De meeste pionierplanten zijn schaduwintolerant (d.w.z. hebben een grote lichtbehoefte) en beschikken meestal over een gering concurrentievermogen. Door hun ecologische eigenschappen, levensvorm, periodiciteit, groei-ritme en andere strategieën zijn zij voorbestemd tot kolonisatie van open plaatsen.

De rol van het microklimaat

Ondanks deze aanpassingen is de kolonisatie van een stuifzandgebied in grote mate afhankelijk van de ruimtelijke variatie van het abiotisch milieu. Op sommige plaatsen verloopt de successie sneller, terwijl andere plaatsen sterk achterblijven. Ook in het bos verlopen de successieve veranderingen in de bodemvegetatie niet overal even snel. Ondanks de "egaliserende" invloed van de boomlaag hebben ook in het bos verschillen in abiotische factoren effect op de successie. Onderzoek van verschillende auteurs (Bijv.: Stoutjesdijk, 1959; Van der Poel & Stoutjesdijk, 1959; Barkman en Stoutjesdijk, 1987; Barkman, 1990) doet vermoeden dat het microklimaat hierbij een belangrijke rol speelt. In het voorjaar 1989 is op het Hulshorster zand en in het Leuvenumse Bos een microklimatologisch onderzoek uitgevoerd met als doel inzicht te verwerven in de microklimatologische omstandigheden waaronder de primaire successie van de vegetatie op de zandvlakte en in het bos plaatsvindt (De Blois 1989). Dit onderzoek sluit aan op eerder uitgevoerd vegetatiekundig onderzoek in dit gebied (Fanta, 1986, Prach, 1989).

Opzet van de metingen

Teneinde een indruk te krijgen van de ruimtelijke variabiliteit van een aantal microklimatologische parameters zijn zowel in het Leuvenumse Bos als op het Hulshorster Zand meetstations ingericht op een noordoost helling van een zandheuvel, een zuidwest helling en in een uitgestoven laagte (figuur 1 en 2). In het bos zijn representatieve lokaties gekozen op grond van een eerder uitgevoerd vegetatieonderzoek (Prach, 1989).

Op de 6 stations werd gedurende 3 maanden (maart t/m mei 1989)

een aantal klimatologische parameters gemeten. De maanden maart tot en met mei zijn een ecologisch gevoelige periode omdat dan ontkieming en uitgroei plaatsvinden, terwijl ook voorjaarsvorst kan voorkomen. Luchttemperatuur en luchtvochtigheid werden continu geregistreerd d.m.v. een thermohygrograaf, opgesteld op een hoogte van 0.5 m in een Stevensonhut (weerhut). Er is afgeweken van de standaard meethoogte (1.5 m) omdat op die hoogte, gezien de kleinschaligheid van het reliëf, te weinig verschillen verwacht werden. Bij het verwisselen van de thermohygrograafstroken (wekelijks) werden ook de minimum-, maximum- en stationstemperatuur afgelezen middels daartoe in de weerhut opgestelde, geijkte thermometers. Deze waarnemingen dienden ter controle van de met de thermohygrograaf geregistreerde temperaturen.

De bodemtemperatuur werd op ieder station geregistreerd door middel van een bodemthermograaf. Op het Hulshorster Zand gebeurde dat op een diepte van 5 cm, in het Leuvenumse Bos op de minerale bodem, direct onder de strooisellaag.

Op een nabijgelegen lokatie werden in het open veld continu windsnelheid en neerslag gemeten.

Incidenteel werden waarnemingen gedaan van de oppervlaktetemperatuur. Op het Hulshorster Zand gebeurde dat door een thermometer zo in het zand te plaatsen dat de kwikbol juist bedekt was. De thermometer werd dan op gezette tijden afgelezen. In het Leuvenumse Bos werden de thermometers op de bodemvegetatie geplaatst, waarbij de thermometer werd afgeschermd tegen directe zonnestraling.

Vier maal zijn er bodemmonsters genomen, waarvan het vochtgehalte bepaald is. Op 9 mei en 16



■ Fig. 1 Het meetstation op de uitgestoven laagte op het Hulshorster Zand. Op de achtergrond het meetstation op de zuidwest helling van de zandaccumulatie.

■ Fig. 1 The measuring station on the blown-out low area on Hulshorster Zand. On the background: the measuring station on the SW slope of the dune.

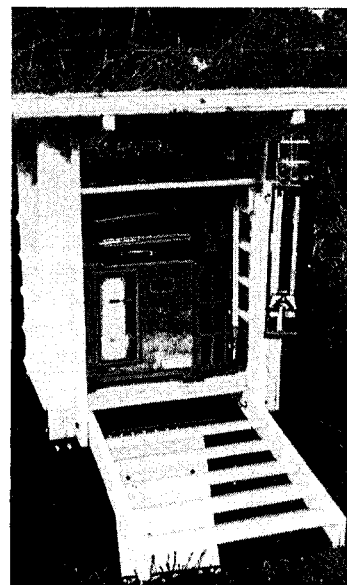
■ Fig. 2 Detail van de Stevenson hut, met daarin de thermohygrograaf, de minimum-, maximum- (beide horizontaal) en stationsthermometer; rechts Assman psychrometer.

■ Fig. 2 Detail of the Stevenson hut, with a thermohygrograph, a minimum and a maximum thermometer (both horizontal) and a normal thermometer. To the right: the Assman psychrometer.

juni werden op ieder station 5 monsters genomen op een diepte van 10-15 cm en 5 monsters op een diepte van 30-35 cm (in totaal 60 monsters per dag). Op 31 maart en 24 mei werden op dezelfde diepten op ieder station 1 monster genomen.

Een meer gedetailleerde beschrijving van de meetmethoden is te vinden in De Blois, 1989.

Het onderzoek naar de ruimtelijke variabiliteit van het microklimaat is uitgevoerd in twee stadia van de successie. Het eerste is een initieel, nog boomloos stadium in de nog open zandvlakte, met een schaarse pioniersbegroeiing van buntgras (*Corynephorus canescens*). Het tweede is een qua reliëf vergelijkbare situatie in het-



zelfde (stuifzand) gebied, thans al begroeid met bos (grove den, eerste generatie, bomen 110-175 jaar oud in een beginnende vervalphase. Voor de omschrijving van de successiereeks zie Fanta (1986) en Prach (1989).

Luchttemperaturen

In het Leuvenumse Bos zijn op 50 cm hoogte in het algemeen lagere minimumtemperaturen gemeten dan op het Hulshorster zand op dezelfde hoogte. De laagste minimumtemperaturen werden gemeten op de uitgestoven laagte in het Leuvenumse Bos. De minimumtemperaturen op de noordoost hellingen waren lager dan die op de zuidwest hellingen (zie Tabel 1).

De nachtelijke afkoeling vindt voornamelijk plaats door het uitzenden van infrarode straling (warmtestraling). Deze uitstraling is vrij hoog (ca. 400 Watt/m²), maar wordt voor een groot deel gecompenseerd door de atmosferische tegenstraling. Deze laatste is lager bij een onbewolkte hemel dan wanneer er bewolking is. Het warmteverlies door uitstraling is op het zand groter dan in het bos, doordat in het bos de uitstraling tevens gedeeltelijk wordt gecompenseerd door straling vanuit het kronendak. Op het zand wordt echter, in vergelijking met de toestand in het bos, tengevolge van de hogere windsnelheid, het warmteverlies sterker gecompenseerd door de aanvoer van warmte vanuit de lucht. Bovendien kan er in het bos nauwelijks warmte worden aangevoerd vanuit de bodem door de isolerende werking van bodemvegetatie en strooisellaag.

Dat de laagste minimumtemperaturen worden gevonden op de uitgestoven laagte in het bos is te begrijpen doordat op de hellingen de koudere (zwaardere) lucht de neiging heeft van de helling af te glijden. Dit laatste effect is op

Tabel 1

Lokatie: +0.5 m	Hulshorster Zand			Leuvenumse Bos			Deelen	
	N.O.	vlak	Z.W.	N.O.	vlak	Z.W.	+1.50 m	+0.1m
1-5-'89	0.1	0.1	0.7	-0.6	-0.7	0.2	4.0	1.0
8-5-'89	-0.5	0.1	0.7	-1.3	-1.4	-0.7	1.8	-0.5
vorstdagen	16	13	10	20	22	10	8	18

Tabel 1: Minimumtemperaturen in graden Celcius tijdens twee heldere nachten en het totaal aantal vorstdagen over de periode maart t/m mei 1989.

Table 1: Minimum temperatures in °C during two clear nights and the total number of frost days in the period March, April, May 1989.

het zand minder duidelijk aanwezig door de hogere windsnelheid. Bij de ruimtelijke temperatuurverschillen in het stuifzand speelt beschutting tegen de wind door de heuvel een rol (afhankelijk van de windrichting), alsmede het feit dat de noordoost helling gedurende de dag het minste warmte (afkomstig van zonnestraling) heeft kunnen opslaan in de bodem.

Deze effecten worden ook weerspiegeld in het aantal vorstdagen (minimumtemperatuur < 0 graden Celcius; zie tabel 1). De meest vorstgevoelige lokatie blijkt de uitgestoven laagte in het bos (22 vorstdagen), op de voet gevolgd door de noordoosthelling in het bos. De vorstgevoeligheid blijkt onder andere uit een vergelijking met het aantal vorstdagen in het ook op de Veluwe gelegen Deelen, waar dichter bij het uitstralend oppervlak (10 cm),

slechts 18 vorstdagen werden geregistreerd. Op het Hulshorster Zand kwamen de meeste vorstdagen voor op de noordoost helling (16 vorstdagen).

Ook voor de maximumtemperaturen gemeten op een hoogte van 0.5 m blijkt de factor reliëf, met name de expositie en inclinatie van groot belang voor de verschillen tussen de verschillende lokaties. Tabel 2 toont de maximumtemperaturen op 4 warme en zonnige dagen in mei 1989. De hoogste maximumtemperaturen worden steeds gevonden op de zuidwest hellingen. Opmerkelijk is daarbij dat de maximumtemperaturen op de zuidwest helling in het bos hoger zijn dan op het zand (zie ook figuur 3).

Op grond van de grotere hoeveelheid zonnestraling die op het zand wordt ontvangen (in het bos wordt immers een deel van de

Tabel 2

Lokatie: +50 cm	Hulshorster Zand			Leuvenumse Bos			Deelen
	N.O.	vlak	Z.W.	N.O.	vlak	Z.W.	+150 cm
4-5-'89	21.7	22.9	26.3	22.7	23.0	27.3	22.7
20-5-'89	26.8	27.8	28.6	27.1	26.9	30.5	26.2
22-5-'89	24.5	24.8	25.2	24.7	24.1	28.8	23.2
25-5-'89	29.4	30.4	31.5	30.2	29.9	35.2	28.5
Zomerse dagen	7	7	12	6	7	13	7
Tropische dagen	2	2	2	2	2	4	0

Tabel 2: Maximumtemperaturen in graden Celcius tijdens vier onbewolkte dagen en het totaal aantal zomerse dagen en tropische dagen over de periode maart t/m mei 1989.

Table 2: Maximum temperatures in °C during four clear days and the total number of days with maximum temperatures above 25 graden Celcius and above 30 graden Celcius in the period March, April, May 1989.

straling door het kronendak onderschept) zou men op het zand hogere maximumtemperaturen verwachten. Door de hogere windsnelheid op het zand worden echter ook de verticale transporten gestimuleerd, waardoor de warmte sneller wordt uitgewisseld met de rest van de grenslaag. Uit figuur 3 blijkt tevens dat het verschil tussen de maximumtemperatuur op 50 cm hoogte op de zuidwest helling en die op de noordoost helling op het zand kleiner is dan in het bos. Ook hieraan is de hogere windsnelheid debet. Op een grotere hoogte boven het oppervlak (bijv. 1.5 m) zullen de verschillen kleiner zijn. Dit is de reden waarom een waarnemingshoogte van 50 cm gekozen is.

In het bos waren een aantal malen de maximumtemperaturen op de noordoost helling hoger dan op de vlakte. Dit is te verklaren doordat het kronendak op de vlakte wat dichter was dan op de hellingen, waardoor op de helling minder zonnestraling onderschept werd.

Bovenstaande processen worden ook weerspiegeld in de verdeling van het aantal zomerse ($T_{max} > 25$ graden Celcius) en tropische dagen ($T_{max} > 30$ graden Celcius) over de verschillende lokaties (tabel 2).

Oppervlaktetemperaturen

Op 3, 21 en 24 mei zijn regelmatig de oppervlaktetemperaturen gemeten op het Hulshorster Zand. De maximale waarden zijn weergegeven in tabel 3. Op 24 mei bedroeg de maximum oppervlaktetemperatuur op de zuidwest helling bij een hellingshoek van 20 graden 45.6 graden Celcius. Even verderop, waar de hellingshoek 24 graden is, bleek het maximum 52.8 graden Celcius te bedragen en bij een hellingshoek van 30 graden werd 54.0 graden Celcius gemeten. Deze tempera-

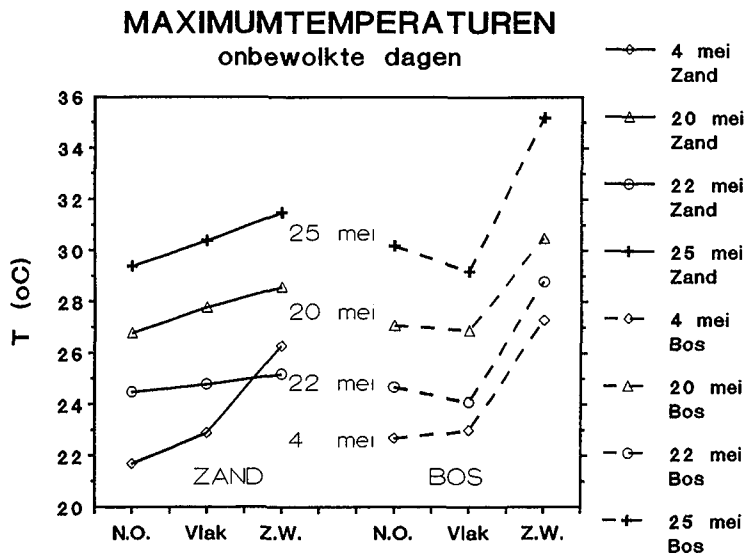


Fig. 3 De maximumtemperaturen (+50 cm) op de diverse lokaties op vier zonnige dagen in mei 1989.

Fig. 3 Maximum temperatures 50 cm above the soil surface at various locations during four sunny days in May 1989.

turen (notabene nog gemeten in mei) liggen voor de meeste planten boven de letale temperatuur. Het is dan ook niet verwonderlijk dat met name de kolonisatie van de zuidwest hellingen in de meeste jaren onmogelijk is. Voor de noordoost helling is het perspectief wat gunstiger, vandaar dat de kolonisatie meestal daar begint.

Dat de hoogste oppervlaktetemperaturen worden gevonden op de zuidwest helling wordt uiteraard voor een belangrijk deel ver-

oorzaakt doordat deze helling de meest gunstige expositie heeft ten opzichte van de invallende straling. Het belang van de helling wordt nog eens onderstreept door de afhankelijkheid van de maximumtemperatuur van de hellingshoek. Belangrijk is ook dat op het zand de bovenste 5 - 10 cm van de bodem sterk uitgedroogd was, met name op de zuidwest helling. Dit zorgt ervoor dat er nog maar weinig warmte wordt gebruikt voor verdamping. Bovendien heeft een bodem met een

Tabel 3

Lokatie:	Hulshorster Zand		
	N.O.	vlak	Z.W.
3-5-'89	29.0	33.0	39.5
21-5-'89	34.5	37.0	41.0
24-5-'89	35.2	42.7	45.6
Lokatie:	Leuvenumse Bos		
	N.O.	vlak	Z.W.
25-5-'89	30.6	28.8	38.1

Tabel 3: Maximum oppervlaktetemperaturen in graden Celcius op enkele warme en zonnige dagen op het Hulshorster Zand en in het Leuvenumse Bos.

Table 3: Maximum surface temperatures in °C during a few warm and sunny days on the Hulshorster Zand and in the Leuvenumse Bos.

laag vochtgehalte ook een laag warmtegeleidingsvermogen (Monteith 1973), waardoor er relatief weinig warmte naar de ondergrond kan verdwijnen. De ontvangen stralingswarmte wordt dus gebruikt om het bovenste bodemlaagje en de lucht die ermee in contact komt op te warmen.

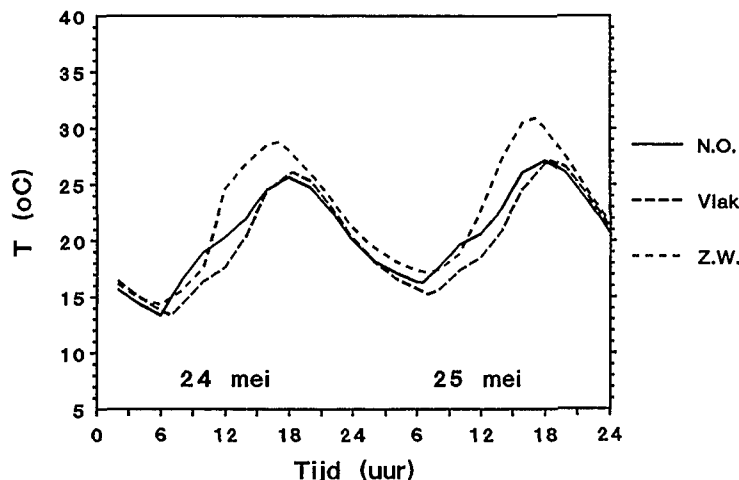
De oppervlaktetemperaturen in het bos zijn alleen gemeten op 25 mei. Ze waren lager dan de oppervlaktetemperaturen op 24 mei op het zand (24 en 25 mei zijn qua omstandigheden vergelijkbaar, zie figuur 4 en 5). In het bos zijn de oppervlaktetemperaturen lager doordat een deel van de zonne-straling al in het kronendak wordt geabsorbeerd. Bovendien kan de bodemvegetatie de opwarming gedeeltelijk teniet doen door de verdamping van water. De lagere windsnelheid in het bos, waardoor de warmte minder snel afgevoerd wordt, is blijkbaar niet voldoende om bovenstaande effecten te compenseren. Ook het geringe warmtegeleidingsvermogen van de bosbodem (met name de strooisellaag) heeft blijkbaar minder effect dan de aanwezigheid van het kronendak.

Bodemtemperaturen

Op het Hulshorster Zand werd de bodemtemperatuur gemeten op een diepte van 5 cm. In het Leuvenumse Bos werd aanvankelijk ook gemeten op een diepte van 5 cm, maar de warmte isolerende humuslaag bleek tot gevolg te hebben dat de bodemtemperatuur op deze diepte nog slechts een zeer geringe dagelijkse gang vertoonde. Vanaf 8 april is daarom de bodemtemperatuur in het bos op de minerale bodem gemeten, direkt onder de strooisellaag.

De bodemtemperaturen op het Hulshorster zand op 24 en 25 mei (onbewolkt) vertonen het min of meer sinusvormige verloop dat men theoretisch verwacht (figuur

Bodemtemperatuur -5 cm Hulshorster zand



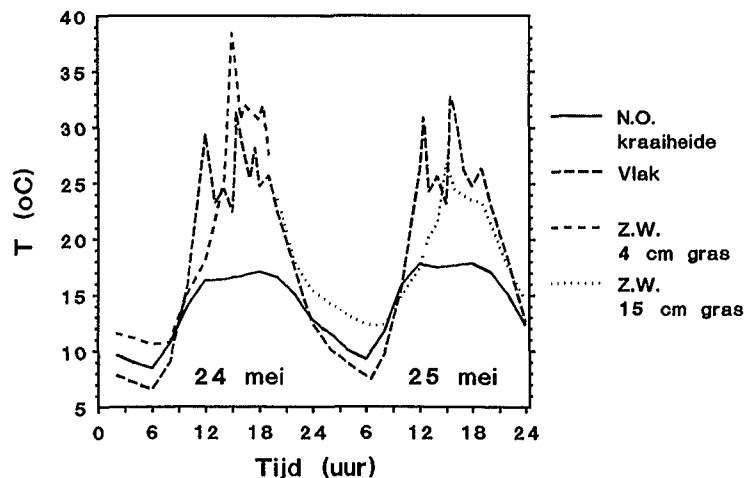
■ Fig. 4 De bodemtemperaturen (-5 cm) op het Hulshorster Zand op 24 en 25 mei 1989 tijdens zonnig en warm weer.

■ Fig. 4 Soil temperatures (-5 cm) on Hulshorster Zand on May 24 and May 25 during sunny and warm weather.

■ Fig. 5 De bodemtemperaturen (onder de strooisellaag) in het Leuvenumse Bos op 24 en 25 mei 1989 tijdens zonnig en warm weer.

■ Fig. 5 Soil temperatures (under the litter layer) in Leuvenumse Bos on May 24 and May 25 during sunny and warm weather.

Bodemoppervlaktetemperatuur Leuvenumse bos



4). Opvallend is het effect van de helling. 's Ochtends warmt de noordoost helling het snelst op, omdat die dan de meest gunstige expositie heeft ten opzichte van de invallende zonnestraling. Deze helling is gedurende korte tijd warmer dan de zuidwest helling en zelfs geruime tijd warmer dan de uitgestoven laagte. Op de zuidwest helling wordt de bodemtemperatuur evenals de oppervlaktetemperatuur het hoogst.

In het bos werd de bodemtemperatuur op de vlakke en de zuidwest helling gemeten onder een grasmat van bochtige smele en op de noordoost helling onder kraaiheide. Het verloop van de bodemtemperatuur in het bos (figuur 5) vertoont een veel grilliger karakter dan op het zand. Dit wordt veroorzaakt door de wisselende intensiteit van de invallende zonnestraling, doordat regelmatig schaduwen van boomkruinen passeren.

Het temperatuurverloop is o.a. afhankelijk van de dikte van de vegetatie. Dit blijkt uit het verschil van het temperatuurverloop op de zuidwest helling, op 24 mei (gemeten onder een grasmat van 4 cm dikte) en 25 mei (gemeten onder 15 cm gras). Uit de bodemtemperatuur op de uitgestoven laagte mag blijken dat de meteorologische omstandigheden op beide dagen vergelijkbaar waren, immers het verloop is vrijwel gelijk.

Opvallend is ook dat op de uitgestoven laagte de pieken in de temperatuurverdeling op verschillende dagen op dezelfde tijdstippen vallen. Dit is logisch omdat die pieken samenvallen met het passeren van lichtvlekken die samenhangen met gaten in het kronendak. Het passeren van die vlekken hangt alleen af van de plaatsen waar gaten in het kronendak aanwezig zijn en de stand van de zon.

De dikte van de vegetatie op de

Tabel 4

Lokatie:	Hulshorster Zand			Leuvenumse Bos		
	N.O.	vlak	Z.W.	N.O.	vlak	Z.W.
10-15 cm	3.11	2.45	2.81	5.81	3.61	5.79
30-35 cm	3.30	3.63	3.38	4.70	3.47	4.52

Tabel 4: Het gemiddelde bodemvochtgehalte in gewichtsprocenten water op de verschillende lokaties op 10-15 cm diepte en 30-35 cm diepte.

Table 4: The average soil moisture content (weight percentage) at the various locations at depths of 10-15 cm and 30-35 cm.

noordoost helling (kraaiheide - *Empetrum nigrum*) bedraagt ongeveer 50 cm. De vegetatie heeft een dichte structuur en het actieve oppervlak, alwaar stralingsabsorptie en uitstraling plaatsvindt, ligt hoog in de bodemvegetatie. Het is dan ook niet verwonderlijk dat de dagelijkse gang van de temperatuur aan het bodemoppervlak gering is.

Bodemvochtgehalte

Tabel 4 geeft de resultaten van bodemvochtbepalingen op de verschillende lokaties, gemiddeld over alle monsters die op een lokatie zijn genomen. Uit de cijfers blijkt dat op het Hulshorster Zand het vochtgehalte met de diepte toeneemt. Dit komt doordat na voldoende regen het water zich vrij regelmatig over de bodem verdeelt. Het zand kan niet veel vocht vasthouden, bij overmatige neerslag vloeit het overschot weg naar het grondwater. Daarna drogen door het effect van zon en wind de bovenste lagen uit. De capillaire opstijging is, gezien de korrelgrootte van het zand, waarschijnlijk minimaal. Dit betekent dat het uitdrogen van dieper gelegen lagen moet worden veroorzaakt door het uitzakken van water. In de bovenste decimeters, waar nog temperatuurgradiënten aanwezig zijn, kan water omhoog getransporteerd worden door distillatie ('s nachts kan in de relatief warme diepere lagen water verdampen en condenseren nabij het oppervlak waar dan de

laagste temperaturen voorkomen (Ten Berghe, 1986).

Het vrij dikke ectorganische profiel (strooisel- en humuslaag) in het bos functioneert als een isolatielaag, maar tevens als een waterreservoir met een relatief groot vochtbergend vermogen. Via het benedenwaartse vochttransport worden de minerale bodemhorizonten van water voorzien. Ook de minerale bodem (met een micropodzol) bevat meer organisch materiaal dan de bodem op het zand, waardoor hij meer vocht kan vasthouden. Uitdroging van de minerale bodem als gevolg van de wateronttrekking door boomwortels werd in de loop van dit onderzoek niet duidelijk waargenomen.

Betekenis voor de successie

De uitgevoerde microklimatologische metingen - hoewel bescheiden van omvang - hebben de veronderstelling bevestigd dat het microklimaat een belangrijke rol speelt in de successie van het bos. Dit geldt niet alleen voor de initiële stadia in open terrein, maar ook voor de voortgezette successiestadia, gedomineerd door opgegroeid oud grove denbos.

De ruimtelijke variatie van het microklimaat hangt sterk af van het reliëf. Noordoost hellingen van de open duinen ontvangen minder straling en zijn in het algemeen vochtiger. De successie begint dan ook meestal op deze plaat-

sen. Op de zuidwest hellingen kunnen daarentegen de luchttemperaturen bij het bodemopervlak waarden bereiken die ver boven de letale grenzen van planten en zaailingen van bomen liggen. De successie verloopt hier dan ook traag. Deze situatie doet zich niet alleen voor op de open zandvlakte tijdens de primaire successie. Ook de vestiging van de bodemvegetatie en de tweede generatie bomen in oud bos verloopt op de zuidwest hellingen van zandaccumulaties moeizaam en blijft soms voor lange tijd geheel uit (Prach, 1989).

Ook in bos is het microklimaat op de noordoost hellingen minder extreem dan dat op de zuidwest hellingen. De ontwikkeling van de bodemvegetatie en de vestiging van de boomopslag verloopt hier sneller. Deze plaatsen worden dan ook meestal haarden van de spontane bosverjonging (tweede bosgeneratie) met overheersend loofboomsoorten (eik, berk, beuk), terwijl op de zuidwest hellingen in een later stadium meestal een opslag van grove den tot stand komt.

De verschillen in het microklimaat op de zuidwest en de noordoost hellingen van de duinen bevorderen dus het ontwikkelen van een rijke mozaiek van begroeiing. In vergelijking met de eerste bosgeneratie van grove den vertoont de soortensamenstelling een grotere variatie in ruimte en in tijd.

De uitgestrekte uitgestoven laagten nemen, voor wat betreft de snelheid van de successie, zowel op de open zandvlakte als in het bos een positie in tussen de bovengenoemde uitersten.

Een opvallend verschijnsel is het veelvoudig voorkomen van temperaturen onder 0 graden Celcius op de uitgestoven laagten in het bos. Voor de lagere planten en voor opslag van grove den en berk is het voorkomen van nachtvorst zonder betekenis. Wel treedt

soms omvangrijke vorstschade op bij de beuk, die van alle boomsoorten het meest vorstgevoelig is. In sommige gevallen reikt de vorstschadegrens tot op de hoogte van 1.5 m. De uitgestoven laagten in het grovedennenbos worden dan als het ware uitgebreide zeeën van koude lucht, waarin de vers uitgelopen jonge beuken bevriezen. De groei van de boompjes wordt hierdoor vertraagd, waardoor ze langer te maken krijgen met de wildvraat. Door de gemeenschappelijke invloed van vorst en wildvraat kan de beuk uit de verjonging geheel worden geëlimineerd. Hierdoor wordt de spontane omvorming van het grovedennenbos tot een gemengd loofbos met zomereik, berk en beuk, vertraagd en zal de beuk waarschijnlijk pas in de volgende (derde) generatie bos plaats nemen in de bosgemeenschap.

Nabeschuiving

De gevonden temperatuurwaarden in het bos wijken nogal af van de gangbare opvattingen omtrent de "temperende invloed" van het bos op het microklimaat. Mogelijk is deze temperende invloed duidelijker waarneembaar in een dicht gesloten bos. Ons onderzoek documenteert echter een situatie in een volwassen opstand, in een beginnende verval fase met een plaatselijk al vrij open kroonsluiting. De ruimtelijke variabiliteit van het (bos)microklimaat neemt onder deze omstandigheden toe, met duidelijke consequenties voor de ontwikkeling van de tweede generatie van het bos.

Dankwoord

De auteurs betuigen hun dank aan de Vereniging van Natuurmonumenten voor het verlenen van de toestemming voor het uitvoeren van het onderzoek. Het terreinpersoneel van het NM-beheersdistrict wordt bedankt voor de samenwerking en het toezicht

op de in het veld geplaatste apparatuur.

Literatuur

- Barkman, J.J. & Ph. Stoutjesdijk, 1987. Microklimaat, vegetatie en fauna. Pudoc, Wageningen, 223 pp.
- Barkman, J.J., 1990. Ecological differences between Calluna- and Empetrum-dominated heath communities in Drenthe, The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 39 (1): 75-92.
- Berghe, H.F.M. ten 1986. Heat and water transfer at the bare soil surface. Ph.D. Thesis, Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.
- Blois, P. de, 1989. Mikroklimatologisch onderzoek in het Leuvenumse Bos en het Hulshorster Zand. Rapport Vakgroep Fysische Geografie en Bodemkunde, Universiteit van Amsterdam, 59 pp.
- Castel, I.I.Y. & E.A. Koster, 1987. Stui-zanden, een probleem voor het natuur beheer. *De Levende Natuur* 88 (4): 146-152.
- Fanta, J., 1986. Primary forest succession on blown-out areas in the Dutch drift sands. In J. Fanta (ed.) *Forest dynamics research in Western and Central Europe*, Proceedings IUFRO workshop 1985, Wageningen, p 164-169.
- Koster, E.A., 1978. De stuifzanden van de Veluwe: Een fysisch-geografische studie. Proefschrift, Universiteit van Amsterdam, 195 pp.
- Lamb, H.H., 1984. Climate in the last thousand years: Natural climatic fluctuations. In: H. Flohn & R. Fantechi (eds.) *The Climate of Europe: Past present and future*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, 356 pp.
- Monteith, J.L., 1973. *Principles of environmental physics*. Edward Arnold Publishers Ltd., London, 241 pp.
- Poel, A.J.E. van der & Ph. Stoutjesdijk, 1959. Some microclimatological differences between an oak wood and a Calluna heath. *Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen* 59 (2): 1-8.
- Prach, K., 1989. Primary forest succession in sand dune areas (The Veluwe, Central Netherlands). "De Dorschkamp" Research Institute for Forestry and Landscape Planning, Report nr. 544, Wageningen, 117 pp.
- Prach, K., A. van Hees & J. Fanta. Primary forest succession in a blown sand landscape. (in prep.).
- Schimmel, H. 1975. "Atlantische woestijnen", de Veluwe zandverstuivingen. *Natuur en Landschap* 29 (1/2): 11-44.
- Stoutjesdijk, Ph., 1959. Heath and inland dunes of the Veluwe. *Wentia* 2: 1-96.