Nederlandse kustduinen - Geobotanie

LANDBOUWHOGESCHOOL
WAGENINGEN

CENTRALE LANDBOUWCATALOGUS
0000 0086 7081

Promotor : dr. M.F. Mörzer Bruyns, emeritus hoogleraar in het natuurbeheer.
Co-promotor: dr.ir. A.P.A. Vink, hoogleraar in de fysische geografie en capita selecta der bodemkunde aan de Universiteit van Amsterdam.

nn 8201 062 d

F.J. van Zadelhoff

Nederlandse kustduinen
Geobotanie

Proefschrift
ter verkrijging van de graad van
doctor in de landbouwwetenschappen,
op gezag van de rector magnificus,
dr. C.C. Oosterlee,
hoogleraar in de veeteeltwetenschap,
in het openbaar te verdedigen
op vrijdag 9 oktober 1981
des namiddags te 16.05 uur in de aula
van de Landbouwhogeschool te Wageningen

Centrum voor landbouwpublikaties en landbouwdocumentatie
Wageningen - 1981

ISBN 146574-03

Abstract

Zadelhoff, F.J. van (1981). Nederlandse kustduinen; geobotanie/Dutch coastal dunes; geobotany, ISBN 90 220 0769 3, (x) + 121 p., 21 figs, 3 tables, 163 refs, 3 app., Eng. summary, Eng. legends to figs and tables.
Also: doctoral thesis, Wageningen.

The Dutch coastal dunes carry a rich and varied flora. This richness is dependent on the local mosaic of habitats. Dune slacks are the major type of habitat and the most threatened in the Dutch dune belt. The influence of groundwater on dune slack vegetation is illustrated. The vegetation of dunes, especially of slacks, has been described by lists of species and vegetation maps in earlier publications. An explanation of methods used in such surveys, including floristic surveys and mapping of vegetation, is given. Comparison with historic records showed that slack vegetation deteriorated severely between 1850 and 1978. A fall in watertable was the main cause of the deterioration in vegetation of dune slacks near Bergen (North-Holland). Studies there and elsewhere along the dune belt showed that even a small fall in watertable could cause considerable changes in vegetation, such as a fall in the number of phreatophytes.

Free descriptors: vegetation, dune slack, watertable, phreatophyte.

BIBLIOTHEEK L.H.
2 9 SEP. 1981
ONTV. TIJDSCHR. ADM

Deze publikatie verschijnt tevens als handelseditie bij Pudoc.

© Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie, Wageningen, 1981.

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.
No part of this book may be reproduced or published in any form by print, photoprint, microfilm or any other means without written permission from the publishers.

NN08201, 862

Stellingen

1. Voor het vaststellen van (verschuivingen van) de grens tussen het Duindistrict en het Waddendistrict vormt het kalkgehalte van de bodemlaag nabij het freatisch vlak een betrouwbaarder criterium dan de samenstelling van de plantengroei.

   J.T.P. Bijhouwer, 1926. Geobotanische studie van de Berger duinen. Dissertatie Wageningen.
   J.K. Schendelaar, 1978. Verplaatst de grens van het Waddendistrict zich in zuidelijke richting? Natura 75(3):854.

2. De opvatting van Sloet van Oldruitenborgh dat het natuur- en landschapsbeheer gericht dient te zijn op het voorkómen van zandverstuivingen dient, zeker waar het het Noordwesteuropese kustduinenlandschap betreft, verworpen te worden.

   C.J.M. Sloet van Oldruitenborgh, 1976. Duinstruwelen in het Deltagebied. Dissertatie Wageningen.

3. De landschapsecologie vormt, in tegenstelling tot de opvatting van onder anderen de medewerkers van de afdeling Landschapsecologie van het Rijksinstituut voor Natuurbeheer te Leersum, geen onderdeel van de synecologie.

   Afdeling Landschapsecologie RIN, 1979. Meerjarenplan 1979-1981.

4. Bij de integratie van verschillende onderzoeksrichtingen binnen de ecologie dient niet de systeemanalytische benadering een centrale plaats in te nemen, zoals Berendse stelt, doch de systeemtheoretische.

   F. Berendse, 1981. Competition and equilibrium in grassland communities. Dissertatie Utrecht.
   Dit proefschrift.

5. MacArthur en Wilsons' evenwichtstheorie over de biogeografie van eilanden biedt weliswaar belangrijke argumenten ter voorkoming van (voortgaande) versnippering en isolatie van natuurgebieden in landsituaties, maar is praktisch gezien voor het natuurbeheer en voor de natuurbouw (natuurtechnische milieubouw) van ondergeschikte betekenis.

   L. Brussaard & W. van der Weyden, 1980. Biografie van eilanden. Intermediair, 16-18; 16-19.
   A.J. Higgs, 1981. Island biogeography theory and nature reserve design. Journal of Biogeography 8: 117-124.

6. Het toekennen van functies aan delen van het natuurlijk milieu in het kader van de ruimtelijke ordening dient, scherper dan tot nu toe het geval is, gescheiden te worden van het toekennen van functies aan (delen van) landschappen in het kader van de landschapsecologie.

   E. van der Maarel & P.L. Dauvellier, 1978. Naar een globaal ecologisch model voor de ruimtelijke ontwikkeling van Nederland. Staatsuitgeverij, Den Haag.
   E. van der Maarel, 1979. Enviromental management of coastal dunes in the Netherlands. In: R.L. Jefferies & A.J. Davy (Eds): Ecological processes in coastal environments. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

7. Het streven van de overheid om via het afsluiten van beheersovereenkomsten in de zin van de 'Relatienota' de instandhouding van (in natuurwetenschappelijk en landschappelijk opzicht) waardevolle cultuurlandschappen te bevorderen, kan in zijn huidige vorm niet leiden tot bevredigende resultaten.

8. De omstandigheid dat de Landinrichtingsdienst ressorteert onder het Ministerie van Landbouw en Visserij vormt eerder een illustratie van de efficiënte greep die de sector landbouw heeft op de inrichting van het landelijk gebied in Nederland (een facet van het overheidsbeleid), dat van een consequente opbouw van het overheidsapparaat.

9. In een milieu-effect rapport dient niet alleen inzicht gegeven te worden in de te verwachten effecten van de voorgenomen activiteit, maar dient in alle gevallen ook een beoordeling gegeven te worden van de mogelijkheden tot natuurlijke regeneratie (dan wel kunstmatig herstel) van het milieu waarop de activiteit invloed uitoefent, zowel na een met de activiteit samenhangende calamiteit als na het beëindigen van de activiteit.

10. De voorgenomen brede maatschappelijke discussie over de toekomstige energievoorziening voor elektriciteitsopwekking vormt een voorbeeld van een, min of meer bewuste, overschatting van de communicatiemogelijkheden tussen mensen. Deze overschatting vloeit vooral voort uit de omstandigheid dat tot op heden de aard en de schaal van technische en economische ontwikkelingen niet of nauwelijks zijn begrensd op grond van de mogelijkheden voor democratische besluitvorming in de situatie die door de ontwikkelingen wordt gecreëerd.

11. In de lijst van voor vernietiging in aanmerking komende archiefbescheiden, uitgevaardigd door de ministers van Cultuur, Recreatie en Maatschappelijk Werk en Landbouw en Visserij, is onvoldoende rekening gehouden met de belangen van natuur- en landschapsbescherming.

    Lijst van voor vernietiging in aanmerking komende archiefbescheiden. Afdeling Archieven van CRM, 1976, nr. 186.335; Afdeling Post- en Archiefzaken, Landbouw en Visserij, 1976, nr. 240.

Proefschrift van F.J. van Zadelhoff
Nederlandse kustduinen - Geobotanie
Wageningen, 9 oktober 1981

Woord vooraf

Velen hebben bijgedragen aan het tot stand komen van deze publikatie. Ik stel het op prijs hen op deze plaats daarvoor te bedanken. Dit geldt met name voor:
- Prof.dr. M.F. Mörzer Bruijns en dr. C.J.M. Sloet van Oldruitenborgh voor het vertrouwen dat zij in mij stelden en voor hun begeleiding bij het bewerken van mijn manuscript.
- Dr. G. Londo voor de stimulerende begeleiding tijdens het TNO-Duinvalleienonderzoek en voor de waardevolle suggesties tijdens het bewerken van het manuscript.
- M. Engelmoer, P. Hendriksma en drs. A. Grootjans voor de toestemming tot het publiceren van de onderzoekresultaten in par. 4.3.5 en hun suggesties voor de presentatie van deze gegevens.
- Dr. C.W.P.M. Blom en D. van der Laan voor de waardevolle informatie ten behoeve van de hoofdstukken 2 en 5.
- Prof.dr.ir. W.H. van der Molen en prof.dr.ir. A.P.A. Vink voor hun opbouwende commentaar op hoofdstuk 2.
- Het Rijksherbarium te Leiden, in het bijzonder drs. C.L. Plate, voor het samenstellen en het ter beschikking stellen van de figuren 10 t/m 17.
- Drs. R.H. Kemmers voor zijn informatie ten behoeve van hoofdstuk 2.
- J. Castelein van uitgeverij Pudoc voor de nauwgezette redactie en vormgeving en de sympathieke wijze van samenwerking.
- J.C. Rigg van uitgeverij Pudoc voor de redactie van de Engelse tekst.
- T.W.J. van Betuw voor de medewerking aan het tot stand komen van de tekeningen.
- De dames van de Afdeling Tekstverwerking van de Landbouwhogeschool voor het vele type- en correctiewerk, in het bijzonder mevr. H.J. Treffers-van Schaik en mej. E. Geurtse.
- Het Rijksinstituut voor Natuurbeheer te Leersum, het Staatsbosbeheer te Utrecht en de Natuurbeschermingsconsulent voor Noord-Brabant, ir. E. Stapelveld voor de gelegenheid die mij geschonken werd een deel van mijn werktijd aan het bewerken van deze publikatie te besteden.

Een bijzonder woord van dank wil ik richten tot allen die betrokken zijn geweest bij het TNO-Duinvalleienonderzoek. Dick Hoek, Hans Stevens en in het bijzonder Theo Bakker, Cor ten Haaf en Jan Klijn wil ik bedanken voor hun toewijding en bovenal kameraadschap, die ertoe geleid hebben dat het Duinvalleienonderzoek in meer dan één opzicht kon uitgroeien tot een mijlpaal voor de betrokkenen.

Tenslotte wil ik Wilma bedanken voor de opofferingen die zij zich heeft moeten getroosten tijdens het Duinvalleienonderzoek en tijdens het bewerken van deze publikatie. Ik wil haar vooral bedanken voor haar kritische, onafhankelijke en relativerende oordeel, dat in belangrijke mate heeft bijgedragen aan het tot stand komen van deze publikatie.

Curriculum vitae

Erik van Zadelhoff werd op 7 december 1950 te Dieren geboren. Vanaf 1963 bezocht hij het Heijmans Lyceum te Groningen waar in 1969 het diploma HBS-b werd behaald. In datzelfde jaar begon hij zijn studie aan de Landbouwhogeschool te Wageningen. Tijdens de kandidaatsperiode maakte hij een door de Landbouwhogeschool gesubsidieerde studiereis door Zuid-Amerika, waarbij bosbouwinstituten in Brazilië, Ecuador, Colombia en Venezuela werden bezocht. In het kader van doctoraalstudie koos hij als hoofdvak de vegetatiekunde en als bijvakken de tropische houtteelt, het natuurbehoud en natuurbeheer en dieroecologie. Het bijvak natuurbehoud en natuurbeheer werd verricht in Suriname, waar ook de praktijktijd werd doorgebracht. Het doctoraalexamen werd behaald in juni 1976 in de studierichting bosbouw. Van juli 1976 tot april 1979 was hij in Leiden werkzaam als wetenschappelijk medewerker (bioloog), tevens projectleider, bij het onderzoekproject 'Duinvalleien' van de Centrale Organisatie TNO. Hij was speciaal belast met het vegetatiekundig onderzoek binnen dit project. Dit onderdeel werd wetenschappelijk begeleid door dr. G. Londo van het Rijksinstituut voor Natuurbeheer. Het onderzoek resulteerde in de publikatie 'Duinen en Duinvalleien' (Bakker, T.W.M., J.A. Klijn & F.J. van Zadelhoff, 1979b).

Van april 1979 tot juli 1979 maakte hij een reis door Mexico en Californië (U.S.A.), waarbij diverse natuurreservaten werden bezocht en contact werd gelegd met verschillende terreinbeheerders. Van augustus 1979 tot april 1980 was hij verbonden aan het Rijksinstituut voor Natuurbeheer te Leersum waar hij als wetenschappelijk ambtenaar werkzaam was in het Integraal Onderzoek Drinkwatervoorziening Zuid-Holland.

In april 1980 volgde de aanstelling als wetenschappelijk ambtenaar bij de Inspectie Natuurbehoud van het Staatsbosbeheer, waar hij sedert 1 november 1980 is belast met de functie van natuurwetenschappelijk medewerker bij de natuurbeschermingsconsulent in de provincie Noord-Brabant. De huidige woonplaats is Oisterwijk.

Inhoud

1	*Inleiding*		1
	1.1	Achtergrond van deze publikatie	1
	1.2	Achtergronden van het 'Duinvalleienonderzoek'	2
	1.2.1	Motivatie en doelstellingen	2
	1.2.2	Gebied van onderzoek	3
	1.2.3	Voorgaand onderzoek	3
	1.2.4	Methode van onderzoek en werkopzet van het 'Duinvalleienonderzoek'	6
	1.3	Werkopzet van het geobotanisch onderzoek binnen het 'Duinvalleienonderzoek'	8
2	*Het Nederlandse duingebied als groeiplaats voor planten*		10
	2.1	Algemeen	10
	2.2	Componenten van het abiotisch milieu	11
	2.2.1	Moedermateriaal	11
	2.2.2	Klimaat	12
	2.2.3	Grondwater	14
	2.2.4	Bodem	16
	2.3	Nadere beschouwing van de relatie grondwater-plantengroei	17
	2.3.1	Betekenis van het grondwater voor de vochtvoorziening van de planten	18
	2.3.1.1	Het vermogen van planten om water uit de bodem op te nemen	18
	2.3.1.2	Het voorkomen van water in de bodem	19
	2.3.1.3	Capillaire stijghoogte en stijgsnelheid	20
	2.3.1.4	De beschikbare hoeveelheid water in de bodem	22
	2.3.2	Aanpassingen van planten aan droogte en wateroverlast	24
	2.3.2.1	Aanpassingen aan droogte	24
	2.3.2.2	Aanpassingen aan wateroverlast	26
	2.3.2.3	Indeling van aanpassingsvormen	27
	2.3.3	Correlaties tussen het grondwaterregiem en het voorkomen van plantesoorten en vegetatietypen	29
	2.3.4	De invloed van veranderingen in het grondwaterregiem op de plantengroei	32
	2.3.4.1	Algemeen	32
	2.3.4.2	Daling van de gemiddelde grondwaterstand	33

2.3.4.3	Stijging van de gemiddelde grondwaterstand	34
2.3.4.4	Verandering van het fluctuatietraject	35
3	*De huidige plantengroei van het Nederlandse duingebied, in het bijzonder van de valleien*	36
3.1	Algemeen	36
3.2	Enkele aspecten van floristische inventarisaties	37
3.2.1	Floristische inventarisaties van het Nederlandse duingebied	38
3.2.2	De floristische inventarisatie in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek'	42
3.3	Classificatie en kartering van vegetaties	45
3.3.1	Algemeen	45
3.3.2	Classificatie van vegetaties	46
3.3.2.1	Algemeen	46
3.3.2.2	Bestaande classificaties van de vegetatie van het Nederlandse duingebied	47
3.3.2.3	Bruikbaarheid en beperkingen van de bestaande classificaties volgens de methode van Braun-Blanquet	49
3.3.2.4	De vegetatieclassificatie ten behoeve van het 'Duinvalleienonderzoek'	50
3.3.3	Kartering van vegetaties	54
3.3.3.1	Algemeen	54
3.3.3.2	Vegetatiekarteringen in het Nederlandse duingebied	55
3.3.3.3	De vegetatiekartering in het kader van het Duinvalleienonderzoek	56
3.3.3.3.1	Karteringsmethode en kaartlegenda's	57
3.3.3.3.2	Kaartbespreking	61
4	*Veranderingen in de plantengroei van het Nederlandse duingebied*	64
4.1	Algemeen	64
4.2	Overzicht van de veranderingen in de plantengroei van het Nederlandse duingebied sinds 1850	65
4.3	Veranderingen in de plantengroei onder invloed van grondwaterstandsdaling	71
4.3.1	Algemeen	71
4.3.2	Voorlopig beeld van de effecten van grondwaterstandsdaling	75
4.3.3	Veranderingen in de plantengroei van een verdrogend duingebied bij Bergen (Noord-Holland)	76
4.3.3.1	Inleiding	76
4.3.3.2	Methode van onderzoek	76

4.3.3.3	Resultaten	79
4.3.3.4	Discussie	86
4.3.4	De veranderingen in de plantengroei van de duinen bij Bergen in relatie tot de gevoeligheid van planten voor grondwaterstandsdaling	91
4.3.5	Veranderingen in de plantengroei van het Kapenglop (Schiermonnikoog) onder invloed van grondwaterstandsdaling	95
4.3.6	Discussie	97
4.3.7	Enkele conclusies met betrekking tot de effecten van grondwaterstandsdaling	99

Samenvatting 101

Summary 104

Bijlagen 107

Bijlage 1. Basisclassificatie (fragment) 107

Bijlage 6. Vegetatiekundige facetkaart (losse kaartbijlage)

Literatuur 116

1 Inleiding

1.1 ACHTERGROND VAN DEZE PUBLIKATIE

Deze publikatie maakt deel uit van een serie van drie proefschriften die alle voor een belangrijk deel zijn gebaseerd op materiaal dat is verzameld in het kader van het onderzoekproject: 'Nederlandse duinvalleien'.

Op basis van een beknopte weergave van de onderdelen uit de rapporten van het 'Duinvalleienonderzoek' die betrekking hebben op de plantengroei, worden in dit proefschrift enkele beschouwingen gegeven over onderzoekmethodiek en werkopzet van het geobotanisch onderzoek binnen dit project. Voorts worden een aantal onderdelen waaraan tijdens het 'Duinvalleienonderzoek' weinig aandacht kon worden besteed, nader uitgewerkt.

De auteurs van de beide andere proefschriften zijn T.W.M. Bakker en J.A. Klijn. Het deel van Bakker is getiteld: 'Nederlandse kustduinen; geohydrologie' en het deel van Klijn: 'Nederlandse kustduinen; geomorfologie en bodems' De drie proefschriften zijn onderling sterk op elkaar afgestemd, doordat vanaf het begin van het 'Duinvalleienonderzoek' steeds is gekozen voor een interdisciplinair onderzoek op landschapsecologische basis. Gezien de bijzondere aandacht die is besteed aan de synthese van de onderzoekresultaten werd besloten aan dit aspect in een gezamenlijk deel aandacht te besteden. Dit deel is getiteld: 'Nederlandse kustduinen; landschapsecologie'.

Het is van belang er hier op te wijzen dat het plan om op basis van het onderzoekmateriaal van het 'Duinvalleienonderzoek' proefschriften samen te stellen pas ontstond nadat de rapporten van dit sterk op de praktijk gerichte project waren gepubliceerd. Dit betekent dat het samenstellen van de proefschriften geschiedde op basis van de bestaande onderzoekmethodes en van de veldwerkgegevens, vastgelegd in de vorm van inventarisatielijsten en kaarten. Het bewerken van dit materiaal tot beschouwingen over onderzoekmethodes en werkopzet, en het nader uitwerken van onderdelen geschiedde onder leiding van de promotoren.

De verslaglegging van het 'Duinvalleienonderzoek' bestaat uit een uitgebreid basisrapport (Bakker et al., 1979a) en een beknopt eindrapport (Bakker et al., 1979b). Het basisrapport omvat twaalf algemene hoofdstukken (o.a. over geologie, geomorfologie, hydrologie, bodem, flora en vegetatie van het duingebied) en tevens enige op beheer en beleid afgestemde hoofstukken die merendeels ook in het eindrapport zijn opgenomen. Aan het basisrapport zijn zestien deelrapporten toegevoegd. De deelrapporten geven regionale informatie omtrent de fysisch-geografische, hydrologische, floristische en vegetatiekundige gesteldheid.

Bij de 16 deelrapporten zijn basiskaarten (1:25 000) gevoegd betreffende de geomorfologie, de hydrologie en de vegetatie.

Het eindrapport vormt de op beleidsvraagstukken afgestemde samenvatting van het basisrapport en is de officiële rapportering van het 'Duinvalleienonderzoek'. Aan het eindrapport zijn vijf kaarten (1:100 000) toegevoegd, waaronder een vegetatiekaart die in dit proefschrift is opgenomen.

1.2 ACHTERGRONDEN VAN HET 'DUINVALLEIENONDERZOEK'

1.2.1 Motivatie en doelstellingen

Het verdwijnen of sterk in ecologische waarde achteruitgaan van vochtige duinvalleien door grondwateronttrekking en/of infiltratie met oppervlaktewater en de bedreigingen die van toekomstige projecten uitgaan, vormden de aanleiding tot het 'Duinvalleienonderzoek'.

Het Structuurschema Drink- en Industriewatervoorziening (Anonymus, 1972) kwam op grond van een aantal prognoses van het drinkwatergebruik in het jaar 2000 tot de conclusie dat een aantal projecten, onder andere in het duingebied, noodzakelijk waren. Deze projecten zijn in het Tienjarenplan (Anonymus, 1978) nader uitgewerkt. Hieruit blijkt dat in het duingebied een sterke uitbreiding van de infiltratie-activiteiten gepland is. Het gemis aan landschapsecologische inbreng in het Structuurschema accentueerde de behoefte aan een landschapsecologisch onderzoek, in het bijzonder met betrekking tot behoud, beheer en vorming van vochtige duinvalleien. Het 'Duinvalleienonderzoek' kreeg de volgende taakomschrijving:

1. Het geven van een totaaloverzicht van eertijds en thans nog aanwezige vochtige duinvalleien in de Nederlandse kustduinen onder andere door middel van een kartering.
2. Het geven van een karakterisering en typologie van deze duingebieden - speciaal met betrekking tot de vochtige duinvalleien - in nationaal en internationaal verband op het terrein van geomorfologie, bodem, waterhuishouding, flora en vegetatie.
3. Het aangeven van de kwantitatieve en kwalitatieve achteruitgang der valleien voor de onder 2 genoemde aspecten.
4. Inventarisatie en evaluatie van beheersmaatregelen in heden en verleden met betrekking tot duin(vallei)milieus (zowel voor het inwendig als het uitwendig beheer).
5. Aangeven van het optimaal beheer van de vochtige duinvalleien ten behoeve van behoud en eventueel herstel der ecologische kwaliteiten.
6. Nagaan wat de mogelijkheden zijn voor de vorming van nieuwe vochtige duinvalleien.
7. Voor zover mogelijk, vanuit een streven naar het verkrijgen van optimale ecologische en geomorfologische variatie, beoordelen van de gevolgen van huidige en toekomstige maatschappelijke activiteiten, zoals winning van delfstoffen (o.a. water), recreatie, bosbouw etc.

Onmiddellijk valt het ontbreken van faunistisch onderzoek op bij deze, overigens zeer brede taakomschrijving. Het onderzoek moest evenwel om praktische en financiële redenen tot de bovengenoemde aspecten beperkt blijven.

1.2.2 Gebied van onderzoek

In het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' is het gehele Nederlandse duingebied onderzocht, dat wil zeggen de gehele kuststrook die in Nederland op basis van zijn geologische en geomorfologische gesteldheid tot het Jonge Duingebied wordt gerekend (zie ook Klijn, 1981). Het onderzoekgebied omvat het gehele gekarteerde gebied op de vegetatiekundige facetkaart (bijlage 6) en is zo'n 43 000 ha groot.

Het botanisch onderzoek binnen het onderzoek heeft zich vooral gericht op die terreinen die een spontaan tot ontwikkeling gekomen vegetatie dragen. Het accent van het onderzoek lag op het bestuderen van planten en plantengemeenschappen die in de duinen van nature gebonden zijn aan de invloed van het grondwater. Aan waterplantenvegetaties werd géén aandacht besteed.

Teneinde de resultaten van het onderzoek in een breder kader te kunnen plaatsen is tijdens het onderzoek een speciaal op botanische aspecten gerichte studiereis naar enkele Engelse duingebieden ondernomen. Een verslag hiervan is opgenomen in Bakker et al. (1979a).

1.2.3 Voorgaand onderzoek

Het 'Duinvalleienonderzoek' maakt historisch gezien deel uit van een eeuwenlange reeks van duinonderzoekingen. Deze onderzoekingen waren deels 'zuiver wetenschappelijk' en deels meer toegepast van aard, dat wil zeggen gericht op bestudering en/of beoordeling van de gevolgen van (voorgenomen) menselijke ingrepen. Vooral de meer toegepaste onderzoeken, waar men het 'Duinvalleienonderzoek' ook toe kan rekenen, ademen ieder de problematiek en de waardeoordelen van hun tijd, zoals het volgende korte overzicht doet blijken.

De eerste uitgebreide onderzoeken in het duingebied komen tot stand in de 18e en 19e eeuw. Zij komen voort uit de behoefte tot uitbreiding van het landbouwareaal. Zo handelen de geschriften van Kops (1798) en Gevers (1826) over de mogelijkheden tot het in cultuur brengen van de duinvalleien in de Hollandse vastelandsduinen. Bij de start van de grootschalige drinkwaterwinning in de duinen in 1853 komt een reeks onderzoekingen op gang die enerzijds betrekking hebben op de geologie en de hydrologie van het duingebied (zie voor een overzicht Bakker, 1981) en anderzijds op de gevolgen van de waterwinning voor met name de plantengroei (Vuyck 1898; Goethart et al., 1924). Omstreeks dezelfde tijd dat het belang van de duinen voor de waterwinning naar voren komt, wordt ook meer aandacht besteed aan de mogelijkheden voor bosbouw in de duinen. Daarbij wordt gelet op de mogelijkheden voor houtproduktie en op de mogelijkheden voor het vastleggen van de duinen (o.a. Van Steyn, 1933). Aan de gevolgen van bebossing wordt aandacht besteed door onder andere Boodt (1934, 1936) en Van Dieren (1934).

Nadat omstreeks 1940 de drinkwaterwinning op verschillende plaatsen in de vastelandsduinen een dusdanige omvang had aangenomen dat de van nature aanwezige hoeveelheid zoet water door middel van infiltratie met oppervlaktewater afkomstig van buiten

het duingebied moest worden aangevuld, richtte veel onderzoek zich op de infiltratie-problematiek. De nadelige effecten van de infiltratie, met name op de plantengroei, werden onder andere door Londo (1966b, 1975a) en Van der Werf (1972) gesignaleerd. Een promotie-onderzoek naar de effecten van infiltratie op de plantengroei in de infiltratiegebieden door H.W.J. van Dijk is gaande, terwijl onlangs voor het eerst een Milieu-Effect Rapportage (MER), gericht op de gevolgen van infiltratie, is uitgevoerd (Anonymus, 1981). Van recente datum is ook het onderzoek dat zich richt op de gevolgen van gas- en oliewinning op het duinmilieu (Van de Vijver et al., 1978).

'Zuiver wetenschappelijk' onderzoek is er in de duinen eeuwenlang verricht. Beperkt men zich tot het botanisch onderzoek, dan leren de historische overzichten van Vuyck (1898), Van der Maarel (1966a) en Londo (1971) dat de oudste gegevens over de duinflora ontleend kunnen worden aan publikaties van Rembert Dodoens (Dodonaeus), onder andere aan zijn Cruydeboeck (1e uitgave 1554). Het onderzoek was aanvankelijk sterk floristisch gericht en bestond vooral uit het beschrijven van planten voorkomend in een bepaalde streek. Voor de duinen zijn volgens Vuyck (1898) onder andere van belang de flora's van de Gorter (1781), Van Hall (1825), Molkenboer & Kerbert (1840) en de Prodromus Florae Batavae (Anonymus, 1840). Pas aan het eind van de vorige eeuw werd de eerste gedetailleerde vegetatiestudie verricht door Holkema (1870) op de Waddeneilanden, terwijl uit die tijd ook uitgebreide vegetatiebeschrijvingen dateren van Van Eeden (1866, 1867, 1872, 1885) over respectievelijk de Kennemerduinen, de duinen van Texel, de duinen nabij Alkmaar en de duinen van Terschelling.

In de 20e eeuw nam het botanisch onderzoek in de duinen een grote vlucht, mede dankzij de stimulerende invloed van Heimans en Thijsse op de natuurstudie in Nederland. De publikaties van Heimans & Thijsse (1899) en Thijsse (1910, 1928, 1946) droegen ook in directe zin bij tot de kennis van de flora en fauna van de duinen (o.a. van Texel, Thijsse, 1928), terwijl zij tevens aanspoorden tot het instandhouden van de natuurlijke rijkdommen van het duingebied. Deze natuurbehoudsgedachte vormde in de loop van de 20e eeuw in toenemende mate een rol van betekenis bij de motivatie, de aard en de opzet van het onderzoek. In de 20e eeuw ontstond ook toenemende belangstelling voor de invloed van de abiotische factoren op de plantengroei. Deze belangstelling is duidelijk te constateren in de zeer gedetailleerde studies van Bijhouwer (1926) over de Berger duinen, Weevers (1921, 1940) over de duinen van Goeree, Westhoff (1947) over de duinen van Texel, Vlieland en Terschelling en van De Vries (1950, 1961) over de duinen van Vlieland. De uitgebreide studie van Van Dieren (1934) over de duinen van Terschelling zou ook aan dit rijtje toegevoegd kunnen worden, zij het dat het hier in feite gaat om een geomorfologische studie met veel aandacht voor botanische aspecten.

Belangrijke recente publikaties waarbij beide bovengenoemde tendensen vaak duidelijk naar voren komen, zijn die van Boerboom (1960), Westhoff et al. (1961), Van der Maarel & Westhoff (1964), Van der Maarel (1966b), Londo (1971), Thalen (1971), Sloet van Oldruitenborgh (1976) en Doing (1966, 1974).

In de laatste decennia zijn ook van de tot voor kort nog weinig onderzochte ge-

bieden, zoals de duinen van Ameland, het duingebied tussen Petten en Den Helder, de duinen tussen Noordwijk en Wassenaar en de duinen van Schouwen en Walcheren vele vegetatiekundige gegevens op schrift en op kaarten vastgelegd in de vorm van verslagen van doctoraalonderzoekingen en interne verslagen van Staatsbosbeheer, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Natuurwetenschappelijke Commissie van de Natuurbeschermingsraad etcetera. Het voert te ver deze studies hier allemaal op te sommen, net zo min als in het voorgaande is gestreefd naar volledigheid.

Naast het vele vegetatiekundige onderzoek van de laatste tijd, gaat ook het floristisch onderzoek door. In dit verband moet vooral het belangrijke inventarisatiewerk genoemd worden dat al sedert 1902 wordt verricht ten dienste van het samenstellen van plantekaartjes door het Rijksherbarium en het daaraan verbonden IVON.

Hoewel het 'Duinvalleienonderzoek' in verschillende opzichten een logische voortzetting vormt van het voorgaande onderzoek in het duingebied, wijkt het sterk af van alle andere studies die aan dit gebied zijn gewijd.

De belangrijkste verschillen met alle voorgaande studies in het duingebied zijn:
- nieuwe methodiek, op landschapsecologische basis
- bestudering van het duingebied in interdisciplinair teamverband
- bestudering van het gehele duingebied in een relatief korte onderzoekperiode ($2\frac{3}{4}$ jaar) ten aanzien van de geomorfologie, hydrologie, vegetatie en flora volgens één consistente onderzoekmethodiek
- accent op de vochtige valleien
- bijzondere aandacht voor de oorzaken en gevolgen van veranderingsprocessen in het duingebied.

Specifiek ten aanzien van het vegetatiekundig onderzoek kan daaraan nog worden toegevoegd:
- specifiek op het 'Duinvalleienonderzoek' afgestemde karteringsmethodiek
- uitgebreide documentatie van de flora en vegetatie (in het bijzonder van de valleien) in het gehele Nederlandse duingebied ten tijde van het onderzoek door middel van vegetatiekaarten en inventarisatielijsten.

Ten aanzien van bovengenoemde punten kan het volgende worden opgemerkt over de studies van Doing (1966, 1974) welke van alle bovengenoemde studies in het duingebied de grootste overeenkomst vertonen met het 'Duinvalleienonderzoek':
- sterk verschillende (eveneens originele) onderzoeksmethodiek op landschapsecologische basis
- bestudering door één persoon (de auteur) met medewerking van doctoraalstudenten die in het algemeen behoorden tot dezelfde discipline
- bestudering van het gehele duingebied gedurende een relatief lange onderzoekperiode (meer dan 14 jaar) ten aanzien van de vegetatie en daarnaast de geomorfologie en de bodem.
- vooral aanvankelijk accent op droge duingebieden
- geen bijzondere aandacht voor veranderingsprocessen; vooral aandacht voor de meer stabiele aspecten van het landschap.

1.2.4 Methode van onderzoek en werkopzet van het 'Duinvalleienonderzoek'

Uit de taakomschrijving van het 'Duinvalleienonderzoek' (par. 1.2.1) en uit randvoorwaarden die grotendeels vóór de start van het project waren vastgelegd blijkt duidelijk dat vanaf het begin is gekozen voor een onderzoek op landschapsecologische basis. Het was dus belangrijk de werkmethodes vanuit landschapsecologisch oogpunt goed te funderen. In Bakker et al. (1979a), worden de landschapsecologische uitgangspunten die bepalend zijn geweest voor de werkopzet en de werkmethodes, uitgebreid toegelicht.

Uitgaande van de doelstellingen van het project en rekening houdend met theoretische landschapsecologische achtergronden en met de praktische mogelijkheden werd ten aanzien van de werkopzet en de werkmethodes het volgende besloten:

1. Een uitgebreide patroonstudie van de geomorfologische opbouw, geohydrologische gesteldheid en vegetatie van de duinen (en speciaal de valleien) is noodzakelijk, terwijl ook relevante informatie over onder andere klimaat, geologie en beheer verzameld moet worden.
2. Aan processtudies kan gezien de tijdsduur van het project weinig aandacht besteed worden; slechts op relaties en processen die in het kader van dit onderzoek van bijzonder belang zijn, dient dieper te worden ingegaan (o.a. kustontwikkeling, verstuiving, grondwaterstandsdaling, verdroging, relatie grondwater-vegetatie, relatie vegetatie-verdamping enz.).
3. Ten dienste van de ontwikkeling van een samenhangend beleid en beheer dient een landschapsecologische kaart op geomorfologische, hydrologische en vegetatiekundige grondslag vervaardigd te worden.
4. Op grond van de onder 1, 2 en 3 verkregen onderzoekresultaten moeten beheers- en beleidsaanbevelingen geformuleerd worden.

Op pagina 7 is bovenstaande gang van zaken schematisch weergegeven.

Vooral de werkzaamheden in het kader van de punten 1 en 2 zijn voor het geobotanisch onderzoek van belang geweest. Voor de onder punt 1 genoemde werkzaamheden werd gekozen voor een afzonderlijke aanpak van de drie disciplines. Bij de selectie van te bestuderen patroonkenmerken werd gestreefd naar een goede coördinatie tussen de drie disciplines, teneinde in een later stadium een synthese van de onderzoekresultaten in de vorm van een landschapsecologische kaart tot stand te kunnen laten komen. Zo werd, onder andere op grond van ervaringen opgedaan bij vooronderzoek op Texel en Voorne, besloten voor ieder vakgebied op basis van zwart-wit luchtfoto's patroonkaarten te vervaardigen op schaal 1:25 000. Tot het gebruik van zwart-wit luchtfoto's (schaal 1:20 000) werd besloten nadat op Voorne ten dienste van het vegetatie-onderzoek binnen het project ervaringen waren opgedaan met false-colour luchtfoto's (schaal 1:5 000). De false-colour foto's bleken voor het gestelde doel minder geschikt, zij bevatten te gedetailleerde en vaak irrelevante informatie.

Geomorfologie en bodems

- klimaathistorie
- geologie
- historisch-geografische aspecten (o.a. kustlijnontwikkeling, verstuiving)
- invloed van de mens
- bodemkundige verkenning
- inventarisatie geomorfologische gesteldheid d.m.v. kartering

Geohydrologie

- grondwaterregiem en grondwaterkwaliteit in valleien
- randvoorwaarden van belang voor grondwaterregiem en grondwaterkwaliteit
- historische gegevens
- hydrologische kartering
- isohypsenkaarten

Geobotanie

- historische gegevens m.b.t. plantengroei
- floristische inventarisatie
- vegetatiekundige karakterisering
- relatie grondwaterregiem/plantengroei
- beheer in heden en verleden

verzamelen gegevens

EVALUATIE | EVALUATIE | EVALUATIE

- inzicht in terreinvorming
- inzicht in a-biotische milieufactoren (excl. actueel klimaat en hydrologie)
- overzicht huidige toestand; classificatie en karakterisering van landschapsvormen en actuele geomorfologische processen

kaarten (16x)
schaal 1:25 000
+ deelrapporten

- overzicht van eertijds en thans aanwezige vochtige duinvalleien
- classificatie en karakterisering van het grondwater in relatie tot de vegetatie
- actuele hydrologische situatie; aangeven van oorzaken van verandering

kaarten (16x)
schaal 1:25 000
+ deelrapporten

- aangeven van kwalitatieve en kwantitatieve achteruitgang van duinvalleivegetaties
- overzicht van de huidige toestand; actuele processen en karakterisering van de vegetatie

kaarten (16x)
schaal 1:25 000
+ deelrapporten

rapportage basisrapport

EVALUATIE | EVALUATIE | EVALUATIE

GEOMORFOLOGISCHE FACETKAART 1:100 000

HYDROLOGISCHE FACETKAART 1:100 000

VEGETATIEKUNDIGE FACETKAART 1:100 000

AANGEVEN VAN MILIEU-EFFECTEN

LANDSCHAPSECOLOGISCHE KAART 1:100 000

VERANDERINGEN-KAART ca. 1850-ca. 1970 1:100 000

rapportage eindrapport

richtlijnen voor het beheer van vochtige duinmilieus

CONCLUSIES EN AANBEVELINGEN t.a.v. BELEID EN BEHEER

Overzicht werkzaamheden en fasering bij het 'TNO-Duinvalleienonderzoek'(Bakker et al,1979a)

1.3 WERKOPZET VAN HET GEOBOTANISCH ONDERZOEK BINNEN HET 'DUINVALLEIENONDERZOEK'

Rekening houdend met de uitgangspunten uit paragraaf 1.2.4 werd voor het geobotanisch onderzoek de onderstaande werkopzet gekozen. Deze opzet is schematisch weergegeven en uitgesplitst naar werkzaamheden en de daarmee beoogde (uit de doelstellingen voortkomende) doelen.

Deze globale werkopzet werd reeds in een vroeg stadium gekozen. Hiervan werd gedurende het onderzoek niet wezenlijk afgeweken. De nadere uitwerking van de methodiek met betrekking tot de verschillende onderdelen geschiedde in een later stadium en wordt nader toegelicht in de paragrafen die in de linkerkolom tussen haakjes zijn aangegeven.

Werkzaamheden	Doelen
1. Verzamelen van historische en actuele floristische gegevens door: inventarisatie van duinvalleien m.b.v. streeplijsten. Opsporen van vroegere inventarisaties, weergave op streeplijsten (par. 3.2).	1a. Overzicht huidige valleiflora t.b.v. natuurbehoud/-beheer nu en in de toekomst. 1b. Opsporen en aangeven van de kwalitatieve achteruitgang van duinvallei-vegetaties. 1c. Verkrijgen van extra documentatie bij de te vervaardigen vegetatiekaarten 1:25 000.
2. Vervaardigen van vegetatiekaarten 1:25 000 door: luchtfoto-interpretatie en veldwerk. Legenda berust op een onafhankelijk bruikbare vegetatieclassificatie bestaande uit synecologisch goed gefundeerde eenheden die op basis van vegetatiekenmerken herkenbaar zijn (par. 3.3.2 en par. 3.3.3).	2a. Overzicht huidige valleivegetatie t.b.v. natuurbehoud/-beheer nu en in de toekomst. 2b. Aangeven van de kwantitatieve achteruitgang van duinvalleivegetaties. 2c. Hulpmiddel bij het onderzoek naar de relatie (grond)waterstand-vegetatie 2d. Basismateriaal voor de te vervaardigen landschapsecologische kaart 1:100 000.
3. Globaal onderzoek naar de relatie plantengroei/grondwaterregiem door: literatuurstudie, detailstudie in het veld, vergelijking met vroegere inventarisaties (par. 2.3 en hoofdstuk 4).	3a. Inzicht in een proces als verdroging 3b. Aanvullende informatie voor de te vervaardigen landschapsecologische kaart (1:100 000) en de veranderingenkaart (1:100 000).
4. Verzamelen van gegevens m.b.t. beheer van duinvalleivegetaties door: literatuur- en veldstudie in binnen- en buitenland m.b.t. beweiden, bemesten, maaien, kappen, plaggen, afgraven, planten, etc.	4a. Basismateriaal t.b.v. het opstellen van beheersrichtlijnen. 4b. Inzicht in het effect van beheersmaatregelen.

5. Deelstudie i.v.m. de vorming van nieuwe vochtige duinvalleien door: verzamelen van literatuur- en veldgegevens.	5. Richtlijnen voor de vorming van vochtige valleimilieu's t.b.v. het beheer.

Aan de karakterisering van de plantengroei in internationaal verband kon geen speciale aandacht besteed worden, vandaar dat het ook niet als apart punt in bovenstaande werkopzet is opgevoerd. Voorts wordt hier aan de punten 4 en 5 geen aandacht besteed. De in dit kader verzamelde informatie is opgenomen in Bakker et al. (1979a en b, 1981).

2 Het Nederlandse duingebied als groeiplaats voor planten

2.1 ALGEMEEN

In Bakker (1981) en Klijn (1981) is ruimschoots aandacht besteed aan het klimaat, de geologie, de geomorfologie, de geohydrologie en de bodemkundige gesteldheid van het duingebied. Duidelijk is daarbij dat in het duingebied de meeste van deze factoren van plaats tot plaats belangrijk verschillen. Dit levert een in ruimtelijk opzicht sterk gevarieerd abiotisch milieu op voor de plantengroei. Het duingebied is op veel plaatsen sterk dynamisch van karakter, dat wil zeggen dat er zich in de loop der tijd sterke veranderingen in de milieu-omstandigheden voordoen. Daarnaast zijn er plaatsen waar zich in de loop der tijd, afgezien van regelmatige dag- en jaarschommelingen, slechts geringe veranderingen in de milieu-omstandigheden hebben voorgedaan. Ook in temporeel opzicht is het abiotisch milieu van de duinen dus sterk gevarieerd. Dit in ruimtelijk en temporeel opzicht zo gevarieerde abiotische milieu, met talrijke milieugradiënten, vormt de basis voor de floristische rijkdom van het duingebied en de rijkdom aan vegetatietypen. Zowel soorten die slechts gedijen op voedselarme standplaatsen waar in de loop der tijd weinig veranderingen in de milieu-omstandigheden optreden, als soorten van meer voedselrijke en/of dynamische omstandigheden kunnen een plekje vinden dat aan hun specifieke milieu-eisen voldoet.

Hoewel in de duinen ook bijzondere soorten van relatief voedselrijke en sterk dynamische milieus voorkomen, gaat de aandacht van het natuurbeheer toch allereerst uit naar de soorten van weinig dynamische en relatief voedselarme milieus die in de duinen nog op veel plaatsen te vinden zijn. Een belangrijke reden voor deze aandacht is, dat door menselijk toedoen dergelijke vrij voedselarme en in evenwicht verkerende milieus, met de talrijke daarbij behorende soorten, in ons land op grote schaal zijn verdwenen of sterk zijn achteruitgegaan. Een andere reden is dat het voor de natuurbeheerder vaak uiterst moeilijk is de goede milieu-omstandigheden voor deze soorten te handhaven of te scheppen.

De gevoelige soorten van evenwichtige, relatief voedselarme milieus vindt men in de duinen vooral op plaatsen waar het abiotisch milieu reeds in belangrijke mate aan hun eisen voldoet zoals in natte valleien, op noordhellingen en langs de binnenduinrand. Toch zijn in een onbegroeid duinterrein ook op deze plaatsen de milieu-omstandigheden niet direct zodanig dat alle 'fijngevoelige' plantesoorten zich er kunnen vestigen. Dit is slechts weggelegd voor een beperkt aantal pioniersoorten. Pas nadat de plantengroei en het dierenleven zich enige tijd ongestoord hebben kunnen ontwikkelen, waarbij de onderlinge relaties tussen planten en dieren sterker worden en de

milieudynamiek verder afneemt, worden de milieu-omstandigheden geschikt voor de meest kritische soorten. Zeer gevarieerde en soortenrijke vegetaties, met veel kwetsbare en gevoelige plantesoorten, komen alleen voor op plaatsen waar de plantengroei en het dierenleven zich min of meer ongestoord hebben kunnen ontwikkelen. Vooral het achterwege blijven van door de mens veroorzaakte verstoringen is daarbij van belang. De duinen danken hun floristische en vegetatiekundige rijkdom dan ook mede aan het feit dat de menselijke beïnvloeding in het verleden op veel plaatsen een extensief karakter had en gedurende lange tijd op dezelfde wijze plaatsvond. Dit betekent niet dat de mens in het duingebied altijd en overal een bescheiden rol heeft gespeeld, in feite heeft hij op het gehele duingebied op de een of andere wijze zijn stempel gedrukt. Sommige duingebieden veranderden mede onder invloed van overexploitatie bij tijd en wijle zelfs in ware zandwoestijnen (Bakker et al., 1979b; Klijn, 1981). Toch heeft de mens in het verleden vaak daadwerkelijk bijgedragen tot de natuurlijke rijkdom van het duingebied doordat de mate van beïnvloeding ruimtelijk gezien sterk varieerde, maar in de tijd relatief stabiel was.

2.2 COMPONENTEN VAN HET ABIOTISCH MILIEU

Bij wijze van toelichting op de constatering dat het gevarieerde abiotisch milieu van de duinen de basis vormt voor de floristische en vegetatiekundige rijkdom van het duingebied, zal nu in een korte bespreking worden aangegeven in hoeverre de verschillende componenten van het abiotische milieu, die in de voorgaande delen van 'Nederlandse kustduinen' (Bakker, 1981; Klijn, 1981) zijn besproken, bijdragen tot de verscheidenheid aan plantesoorten en vegetatietypen in het duingebied.

De componenten moedermateriaal, klimaat, grondwater en bodem komen aan de orde, omdat vooral deze componenten in directe relatie staan tot de voor de plantengroei van belang zijnde primaire factoren licht, warmte, water en chemische en mechanische factoren.

2.2.1 Moedermateriaal

Het duin- en strandzand heeft een aantal eigenschappen die in ecologisch opzicht van groot belang zijn. Duinzand is in fysisch opzicht zeer homogeen. Het bestaat voor het overgrote deel uit korrels met een diameter van ca. 0,1 tot ca. 0,3 mm. Grovere korrels en kleinere delen komen slechts in kleine hoeveelheden voor. Hoewel de korrelgrootte langs de kust enigszins varieert, heeft dit voor de plantengroei vermoedelijk weinig betekenis. De afzetting van slib op sommige plaatsen, zoals op strandvlakten in het estuariene gebied en in mindere mate in het waddengebied kan wel van belang zijn. Dit is een vrij lokaal verschijnsel dat ter plaatse voor een belangrijke ecologische variatie kan zorgen, door een andere vochtvoorziening en een afwijkende voedingsstoffensituatie.

Duin- en strandzand bestaat voor het grootste deel uit het nauwelijks verweer-

bare kwarts, maar bevat ook andere bestanddelen, zoals veldspaten en glimmers, die van verschillende soorten gesteente afkomstig zijn. Daarnaast is het gehalte aan schelpfragmenten (kalk) van groot belang. Bij verwering kunnen deze ingrediënten voedingsstoffen leveren of indirect het milieu beïnvloeden. Voedingsstoffen als fosfor en stikstof zijn in de afzettingen van nature slechts in geringe hoeveelheden aanwezig (zie o.a. Doing, 1966; Boerboom, 1963; Freysen, 1967; Adriani & Van der Maarel, 1968; Londo, 1971).

Willis & Yemm (1961) toonden, door middel van proeven met tomatenplantencultures op kalkrijke duingrond uit een Engels duingebied, aan dat stikstof en fosfor en in mindere mate kalium voor veeleisende planten in het betreffende gebied beperkende factoren vormen. De andere macro-nutriënten en de sporen-elementen bleken niet beperkend te zijn. Mogelijk zijn in het Nederlandse duingebied, met name in het Waddengebied, naast stikstof, fosfor en kalium ook andere voedingsstoffen beperkend voor de plantengroei. Gegevens hierover ontbreken echter. Het relatief geringe gehalte aan plantevoedingsstoffen van het duinzand draagt in belangrijke mate bij tot de floristische en vegetatiekundige rijkdom van het duingebied (Willis, 1963; Ranwell, 1972; Boorman, 1977; Westhoff et al., 1970 en vele anderen).

De duin- en strandzanden zijn in chemisch opzicht veel minder homogeen dan in fysisch opzicht. Ter hoogte van Bergen (N.H.) ligt een duidelijke grens. Ten zuiden van Bergen is het zand mineraalrijk, met kalkgehaltes van ruim 2 %, oplopend tot bijna 10 %. Noordelijk van deze grens komen gehaltes van minder dan 2 % en vaak zelfs minder dan 0,5 % voor. Het gebied ten zuiden van Bergen onderscheidt zich ook van het gebied ten noorden van deze plaats door hogere gehaltes aan ijzer, aluminium, magnesium en kalium. Vooral door de grote verschillen in mineralenrijkdom van het duinzand ten noorden en ten zuiden van Bergen aan Zee verschilt de flora ten noorden en ten zuiden van deze plaats zodanig dat beide gebieden als twee afzonderlijke plantengeografische districten beschouwd worden, namelijk het Wadden- en het Duindistrict.

Ook binnen het Wadden- en Duindistrict komen nog belangrijke verschillen voor in de samenstelling van het moedermateriaal, hetgeen in de plantengroei tot uitdrukking komt. Zo zijn binnen het Waddendistrict de duin- en strandzanden van Texel en Schiermonnikoog relatief mineraalrijk met kalkgehaltes van 0,5-1,5 %, terwijl binnen het Duindistrict de mineralenrijkdom op Schouwen en Walcheren relatief gering is met kalkgehaltes van 0,5-3 %.

2.2.2 Klimaat

Het klimaat in het Nederlandse kustgebied wijkt in een aantal opzichten af van dat in het binnenland. De lente en de zomer aan de kust zijn koeler, de herfst en de winter zijn warmer dan in het binnenland. Het aantal zomerse, vorst- en ijsdagen is aan de kust veel geringer. Verder is de herfst langs de kust natter en zijn de overige jaargetijden droger dan in het binnenland. Voorts zijn de relatieve en absolute luchtvochtigheid, de windsnelheid, het aantal uren zonneschijn en de verdamping aan de

kust hoger dan in het binnenland.

Ook langs de kust is de waarde van de meeste klimaatfactoren verschillend. Globaal genomen kan het Nederlandse kustgebied onderverdeeld worden in drie delen met elk een eigen klimaat (zie ook Mörzer Bruyns & Westhoff, 1951). Het Waddengebied (Petten t/m Schiermonnikoog) onderscheidt zich van de beide andere delen (Zeeuws Vlaanderen t/m Goeree en Voorne tot Camperduin) door een lagere gemiddelde temperatuur en een hogere gemiddelde windsnelheid. Deze klimatologische verschillen zijn mede de oorzaak van de floristische verschillen tussen het Wadden- en het Duindistrict. Zo komen in het Waddendistrict naast soorten die het hoofdgebied van hun verbreiding in noordwestelijk Europa hebben, zoals *Erica tetralix, Calluna vulgaris, Echinodurus ranunculoides* en *Myrica gale,* ook veel soorten voor die kenmerkend zijn voor noordelijk Europa zoals bijvoorbeeld *Empetrum nigrum, Juncus arcticus, Eriophorum angustifolium, Vaccinium uliginosum* en *Trientalis europaea*[1]. Het Duindistrict daarentegen kent, naast soorten uit noordwestelijk Europa, veel soorten die hun hoofdverbreiding in midden en oostelijk Europa hebben, bijvoorbeeld *Gentiana cruciata* en *Polygonatum odoratum*. Voorts is het voorkomen van soorten uit zuidelijk Europa als *Silene conica* en *Blackstonia perfoliata* kenmerkend voor het Duindistrict (zie o.a. Westhoff, 1947; Fitter, 1978).

Naast de klimaatverschillen in verschillende delen van het kustgebied vertonen een aantal klimaatfactoren ook dwars op de kust een gradiënt. Dit geldt bijvoorbeeld voor de gemiddelde windsnelheid en de mineralenaanvoer vanuit zee via het 'sea-spray'-mechanisme. Beiden nemen van zee landinwaarts gaande snel af, hetgeen weerspiegeld wordt in het feit dat goed ontwikkelde struwelen en bossen vooral langs de binnenduinrand en in landinwaarts gelegen valleien voorkomen, terwijl dicht bij zee lage, kruidenrijke vegetaties en eenvoudig gestructureerde struwelen overheersen.

Ook het microklimaat (het klimaat in een luchtlaag nabij het maaiveld) zorgt voor veel lokale verschillen in de plantengroei. Het reliëf is in belangrijke mate bepalend voor het microklimaat. Onder invloed van verschillen in expositie ten opzichte van de inkomende zonnestraling, de afstand van het maaiveld tot het grondwater etcetera vertoont het microklimaat in het sterk geaccidenteerde duingebied op korte afstand namelijk grote verschillen. Het meest opvallende microklimatologische fenomeen in de duinen is het verschil tussen noord- en zuidhellingen. Het microklimaat op zuidhellingen is onder invloed van de ongeveer loodrecht invallende zonnestraling zeer extreem, met bijvoorbeeld temperaturen die vlak boven het zand op kunnen lopen tot rond 60 ^{o}C (Boerboom, 1964; Stoutjesdijk, 1960).

Tussen microklimaat en plantengroei bestaat een sterke wisselwerking. Wanneer kaal zand begroeid raakt en ook bij verdere ontwikkeling van de vegetatie via grasland en struweel tot bos, wordt het microklimaat gematigder.

Het microklimaat in valleien wijkt in een aantal opzichten af van dat op duin-

1. Nomenclatuur in deze publikatie volgens Heukels & Van Ooststroom (1977).

ruggen. De gemiddelde windsnelheid is er geringer, terwijl met name in natte valleien de maximum dagtemperatuur veel lager is dan bijvoorbeeld op zuidhellingen. De relatieve luchtvochtigheid is er daarentegen beduidend hoger (Westhoff, 1947; Postma, 1978). De minimumtemperatuur kan in valleien lager zijn dan in de omgeving, doordat de koudere en daardoor zwaardere lucht zich in de valleien verzamelt. Omdat dit tot een toename van het aantal nachtvorsten leidt, wordt dit wel 'het optreden van valleien als vorstmeer' genoemd: bekend is dat in een vallei de minimumtemperatuur 4-6 °C lager kan zijn dan die op een westhelling. De minimumtemperaturen zijn in een vochtige vallei, door de bufferende werking van grondwater en bodemvocht, minder laag dan in een droge vallei.

2.2.3 Grondwater

In de ondergrond van het Nederlandse duingebied komt zoet en zout grondwater voor. Het zoete grondwater 'drijft' op het zoute en vertoont aan de bovenzijde een bolle vorm: in het midden van een duinmassief kunnen grondwaterstanden bereikt worden van enkele meters boven zeeniveau. In Nederland komen maximale grondwaterstanden van ruim 9 m boven NAP voor (nabij Schoorl), terwijl de grootste diepte van de zoetwaterzak 100-150 m bedraagt.

Door klimaatinvloeden en de invloed van de plantengroei op de waterhuishouding fluctueert het grondwater in het duingebied zowel binnen het jaar, met hoge winter-en lage zomergrondwaterstanden, als over langere perioden onder invloed van natte en droge jaren. Deze fluctuaties zijn vooral van belang voor de vegetatie in valleien, omdat die vegetatie kan profiteren van het grondwater. In vochtige valleien bedraagt de seizoenfluctuatie 0,4-0,7 m. De gemiddelde jaarstand kan onder invloed van natte en droge jaren eveneens 0,4-0,7 m variëren. Het totale fluctuatietraject (verschil tussen de hoogste en de laagste peiling) bedraagt dus maximaal zo'n 1,5 m. Aangezien de meeste duinvalleien door verstuiving ontstaan zijn, waarbij het zand maximaal tot enige decimeters boven de laagste grondwaterstand kan zijn weggeblazen, zijn de meeste duinvalleien in een duingebied met een natuurlijke waterhuishouding vochtig (grondwater 's zomers niet dieper dan 1,5 m beneden het maaiveld) of nat (grondwater 's zomers niet dieper dan 0,7 m beneden het maaiveld en 's winters gewoonlijk boven maaiveld) (Bakker, 1981).

De vochtvoorziening in de valleien wijkt sterk af van die op de duinruggen (par. 2.3), waardoor er grote verschillen bestaan tussen de flora van vochtige en natte valleien en die der duinruggen. De flora van de vochtige en natte valleien bestaat in hoofdzaak uit plantesoorten die zich slechts kunnen handhaven wanneer zij van het grondwater kunnen profiteren. Dergelijke planten worden freatofyten of grondwaterplanten genoemd (Londo, 1971). Op duinruggen groeien vrijwel uitsluitend soorten die het ook zonder grondwater kunnen stellen, de zogenaamde afreatofyten. Deze planten hebben voldoende aan de geringe hoeveelheid regenwater die door de bodem wordt vastgehouden, hoewel vele afreatofyten ook in vochtige valleien goed kunnen gedijen.

Behalve in directe zin draagt het grondwater ook in indirecte zin in belangrijke mate bij tot de verschillen tussen de plantengroei van duinruggen en valleien. Zo beïnvloedt het grondwater het microklimaat van vochtige en natte valleien en heeft het een sterke invloed op de bodemvorming en de chemische eigenschappen van de bodem. Overigens doen zich binnen de valleien en andere terreindelen die onder invloed van het grondwater staan, zowel in de ruimtelijke als temporele zin belangrijke verschillen voor. Ook tussen deze terreinen onderling kunnen belangrijke verschillen optreden. De ruimtelijke en temporele variatie in de vegetatie van de duinvalleien wordt in belangrijke mate bepaald door verschillen in het grondwaterregiem, zoals verschillen in de gemiddelde grondwaterstand, de grootte van het fluctuatietraject en de frequentieverdeling van de grondwaterstanden (o.a. de duur der inundatieperiode) (o.a. Willis et al., 1959; Londo, 1971; van der Laan, 1967, 1979a). Op plaatsen waar de planten gedurende de vegetatieperiode nog wel van het grondwater kunnen profiteren, maar waar de winterse inundatieperiode relatief kort is, kunnen planten over veel vocht en betrekkelijk veel voedingsstoffen beschikken. Op dergelijke plaatsen (in valleien met een natuurlijke grondwaterregiem gewoonlijk de hogere randen of terreinverhogingen in de valleien) vindt men, zeker in het begin van de successie, een grote soortenrijkdom (Londo, 1971; van der Laan, 1967). In laaggelegen, natte delen van valleien kunnen de levensomstandigheden voor plantengroei veel minder gunstig zijn. De groei en het functioneren van de wortels van veel plantesoorten wordt op plaatsen met een hoge grondwaterstand namelijk belemmerd door zuurstofgebrek. Voorts vindt bij hoge grondwaterstanden veelal een sterke denitrificatie plaats, waardoor de beschikbaarheid van stikstof kan dalen. Daarentegen neemt de beschikbaarheid van ijzer, mangaan, zwavel en fosfor in het algemeen toe, waarbij tweewaardige ijzer- en mangaanionen en sulfiden toxische concentraties kunnen bereiken (Etherington, 1975; Jones, 1972). Op natte plaatsen in valleien kunnen zich dan ook alleen freatofyten handhaven die aan bovengenoemde omstandigheden zijn aangepast.

De vegetatie van valleien met een ongestoord grondwaterregiem is in het algemeen veel soortenrijker en gedifferentieerder dan die van valleien die een grondwaterstandsdaling gekend hebben of waarin onnatuurlijk grote grondwaterstandsfluctuaties zijn gaan optreden. Ook de vegetatie van vochtige valleien met voedselrijk grondwater, c.q. van vochtige valleien waar via het grondwater onnatuurlijk grote hoeveelheden voedingsstoffen (en andere stoffen) worden aangevoerd, is vaak relatief soortenarm en weinig gedifferentieerd. Dergelijke vegetaties, die vooral voorkomen in (of in de nabijheid van) infiltratiegebieden, zijn in het algemeen arm aan soorten die karakteristiek zijn voor de duinen of die in Nederland zeldzaam zijn. Het aandeel van de algemene, in het gehele land voorkomende soorten als *Urtica dioica*, *Cirsium arvense*, *Epilobium hirsutum* en *Eupatorium cannabinum* is er daarentegen juist bijzonder groot (Londo, 1975a; Van der Werf, 1972, 1974).

2.2.4 Bodem

Bodemvorming houdt in dat het moedermateriaal, in dit geval duin- of strandzand, onder invloed van een aantal processen veranderingen ondergaat. De belangrijkste processen zijn de accumulatie van organisch materiaal (afkomstig van de vegetatie), de gedeeltelijke omzetting van dit materiaal door biologische afbraak in de bodem tot opneembare mineralen (mineralisatie) en de uitspoeling van stoffen als kalk en ijzer. Dit laatste proces vindt plaats onder invloed van doorsijpelend regenwater en de daarin opgeloste zuren.

Al deze processen, die vooral nabij het bodemoppervlak werken, leiden tot de vorming van zones met verschillende fysische en chemische eigenschappen, de bodemhorizonten. In de duinen zijn vaak de volgende horizonten waar te nemen: onder de zodelaag een humushoudende laag, vervolgens een uitgespoelde of uitgeloogde laag (kalk en/of ijzer zijn uitgespoeld) en op grotere diepte het vrijwel onveranderde moedermateriaal.

Oudere bodems zijn dieper ontwikkeld en de verschillen tussen de horizonten zijn hier duidelijker. Dit valt onder andere te constateren bij dwarsdoorsnedes door de duinstrook, waarbij direct achter de zeereep in het algemeen bodems van enkele jaren oud worden gevonden, terwijl de leeftijd van bodems aan de binnenduinrand tot een achttal eeuwen kan oplopen. Een zeer jonge bodem vertoont nauwelijks profielontwikkeling, een oude bodem kan een dikke humeuze laag bezitten of diep uitgeloogd zijn.

De produktie en omzetting van organische stof geschiedt door planten en dieren en is bepalend voor de kringloop van voedingsstoffen. Planten produceren bovengronds en in de wortelzone organisch materiaal, dat na afsterven op en in de bodem terecht komt. Dit materiaal wordt door de bodemorganismen (wormen, schimmels, bacteriën e.d.) stapsgewijs afgebroken en omgezet in voor de plant opneembare stoffen (mineralisatie) en een aantal bijprodukten. Dit mineralisatieproces is een belangrijke schakel in de voedingsstoffenkringloop.

Het verloop van deze processen is afhankelijk van de overige milieucondities. Plantesoorten die in een vocht- en voedingsstoffenrijk milieu groeien, produceren veel organische stof. Binnen de duinen zijn de vochtige en mineraalrijke milieus, zoals veel vochtige valleien, dan ook het meest produktief. Op kalkarme, droge duinhellingen is de organische-stofproduktie laag. De organismen die voor de vertering en omzetting van organische stof zorgen, gedijen het beste in een goed doorluchte bodem met een geschikte zuurgraad: neutraal tot basisch. Hogere temperaturen bevorderen de biologische activiteit. Natte en zure condities daarentegen remmen de biologische afbraak, zodat de aanvoer van organische bestanddelen de afbraak dan sterk kan overheersen. In permanent natte milieus uit dit zich in veenvorming. In droge milieus kan onder zure omstandigheden een bovenlaag ontstaan van onverteerde planteresten, zoals bij de heideplag het geval is.

Een half- of eindprodukt van de omzetting van planteresten is de humus. Voor de fysische en chemische eigenschappen van de duinbodem is de humus van groot belang.

Humusdeeltjes hebben namelijk, evenals kleideeltjes, het vermogen om in belangrijke mate vocht en voedingsstoffen te binden. Dit gebeurt op een wijze dat deze stoffen voor een belangrijk deel beschikbaar blijven voor de plantengroei. Het vochthoudend vermogen in zandgronden neemt sterk toe met het humusgehalte. Boerboom (1963) vond in humeuze duinbodems een percentage beschikbaar vocht van 4,1-9,8 % (v/v). Dit is belangrijk hoger dan bij humusloos zand (1,9-2,6 %). Bij zijn waarnemingen was het percentage organische stof in de bodem overigens vrij laag, meestal in de orde van enkele procenten. In natte gebieden met veenvorming kan het gehalte vanzelfsprekend aanzienlijk hoger zijn. Het poriënvolume kan bij humusvorming belangrijk vergroot worden. De fysische bodemverbetering die op deze wijze van de humus uitgaat is een niet te onderschatten aspect. Sommige planten kunnen op sterk humeuze bodems in een vochtig microklimaat in bijvoorbeeld duinbossen hun afhankelijkheid van grondwater min of meer verliezen.

Bodemvorming en vegetatieontwikkeling in de duinen zijn nauw aan elkaar gebonden. Er is in de duinen dan ook vaak sprake van een sterke correlatie tussen vegetatiekundige en bodemkundige kenmerken (Boerboom, 1963; Doing, 1966; Sloet van Oldruitenborgh & Adriani, 1971). Doordat de snelheid van ontwikkeling, de organische stofproduktie en de mineralisatiesnelheid van organische stof van plaats tot plaats sterk kan variëren en de ouderdom van duinbodems zelfs op korte afstand grote verschillen kan vertonen, is de bodemkundige gesteldheid van het duingebied zeer gevarieerd, hetgeen zich in de plantengroei weerspiegelt.

2.3 NADERE BESCHOUWING VAN DE RELATIE GRONDWATER-PLANTENGROEI IN HET DUINGEBIED

In een min of meer ongerept duingebied bestaan grote verschillen tussen de plantengroei op de duinruggen en in de valleien. Dit opmerkelijke onderscheid, dat niet alleen berust op een weliger groei van de valleiplanten, maar tevens op grote verschillen in soortensamenstelling, komt reeds in de oudste geschriften over het duingebied tot uiting. Zo wordt in het Kruijdt-Boeck (Dodonaeus, 1608; ontleend aan Vuijck, 1898) over *Drosera intermedia* gezegd '.... dattet oock wel somtijds in de dellingen van de Duijnen [van Holland] gevonden wort ....'.

Ook is al lange tijd bekend dat het afwijkende karakter van de valleivegetaties ten opzichte van de vegetatie der duinruggen samenhangt met het feit dat de valleibodems in tegenstelling tot de duinruggen in het algemeen vochtig en venig zijn (o.a. Gevers, 1826). Dat het afwijkende karakter van de plantengroei in de valleien in hoge mate bepaald wordt door de aanwezigheid van grondwater nabij het maaiveld komt voor het eerst duidelijk tot uiting in de studies van Vuijck (1898) en vooral van Goethart (1924).

Vuijck (1898) signaleerde bij het bestuderen van de gevolgen van grondwaterstandsdaling dat de beschikbaarheid van grondwater voor valleiplanten niet altijd onontbeerlijk is, sommige valleiplanten bleken ook nog te gedijen wanneer het grondwater ver buiten bereik van de plantewortels was. Daarmee gaf hij aan dat de relatie

tussen grondwater en plantengroei complex van aard is. In latere publikaties zijn vele facetten van deze complexe relatie aan de orde geweest. In de nu volgende paragrafen zullen op basis daarvan de volgende aspecten, die in het kader van het Duinvalleienonderzoek van bijzonder belang waren, nader worden toegelicht:

- wat is de betekenis van het grondwater voor de vochtvoorziening der planten
- op welke wijze zijn planten aangepast aan (permanente) droogte of (permanente) wateroverlast
- in hoeverre is het vóórkomen van plantensoorten en vegetatietypen gecorreleerd aan het grondwaterregiem
- wat is de invloed van veranderingen in het grondwaterregiem op de plantengroei en welke processen spelen daarbij een rol.

Een aspect dat uiteraard ook van groot belang is, maar hier niet aan de orde zal komen, is de invloed van de plantengroei op het grondwaterregiem. Voor een bespreking hiervan wordt verwezen naar Bakker (1981).

2.3.1· Betekenis van het grondwater voor de vochtvoorziening van de planten

Een plant heeft water nodig als voedingsstof (bouwstof), als 'vulmiddel (d.w.z. als belangrijk bestanddeel van het vacuolevocht, van belang voor het op spanning houden van cellen) en als oplosmiddel voor voedingsstoffen, suikers, eiwitten en katalysatoren. Voorts heeft de plant water nodig voor het aanvullen van de verliezen die door verdamping (transpiratie) ontstaan. Met name voor landplanten zijn de hoeveelheden water benodigd voor de twee eerstgenoemde functies zeer gering in vergelijking tot de hoeveelheid water die noodzakelijk is om de verliezen ten gevolge van transpiratie aan te vullen (Brouwer & Kuiper, 1972).

Laatstgenoemde verliezen maken het noodzakelijk dat de planten voortdurend water opnemen teneinde de waterbalans in evenwicht te houden. Hoewel hogere planten via bovengrondse organen mogelijk geringe hoeveelheden water kunnen opnemen, (Van Dobben (1978) vermeldt dat op deze wijze in ons klimaat zo'n 10 % van de totale waterbehoefte kan worden opgenomen) zijn de planten voor hun vochtvoorziening toch grotendeels op wateropname uit de bodem aangewezen.

2.3.1.1 Het vermogen van planten om water uit de bodem op te nemen

Het vermogen van planten om water aan de bodem te onttrekken wordt in de eerste plaats bepaald door de zuigkracht die plantenwortels kunnen ontwikkelen om water aan de bodem te onttrekken. In het algemeen wordt een waarde van 15.10^2 kPa (pF = 4,2) beschouwd als de maximale zuigspanning die planten kunnen ontwikkelen.

Uit gegevens van onder andere Polman (1978) en Boerboom (1963) blijkt dat in een humusarme zandbodem bij een vochtgehalte van ongeveer 2 % (v/v) het water in de bodem met een kracht van 15.10^2 kPa aan het bodemcomplex is gebonden. Daalt het vochtgehalte van de bodem beneden dit percentage dan zijn de planten niet meer in staat het

water uit de bodem op te nemen. Overigens wordt het vermogen van planten om water uit de bodem op te nemen beïnvloed door onder andere de bodemtemperatuur, de doorluchting van de bodem en de osmotische waarde van het bodemvocht. Bij lage bodemtemperaturen neemt het vermogen om water uit de bodem op te nemen af. Wanneer de temperatuur tot het vriespunt of tot beneden het vriespunt daalt komt de wateropname vrijwel stil te staan (o.a. Larcher, 1973). Ook een slechte doorluchting van de bodem belemmert in het algemeen de mogelijkheid om water uit de bodem op te nemen. De negatieve relatie tussen de osmotische waarde van het bodemvocht en de mogelijkheid van planten om water uit de bodem op te nemen speelt in de duinen waarschijnlijk vooral een rol op plaatsen waar de zoutconcentratie van het bodemwater hoog is ten gevolge van overspoeling van de bodem door zeewater of door aanvoer van zout door het 'sea-spray'-mechanisme.

2.3.1.2 Het voorkomen van water in de bodem

Het in de grond aanwezige water is in twee 'soorten' te onderscheiden: bodemvocht en grondwater. Het grondwater vult over het algemeen alle poriën tussen de zandkorrels, slechts nabij het grondwateroppervlak komen soms luchtinsluitsels voor, als relict van een vroegere drogere situatie. De hydrostatische druk van het grondwater is ter plaatse van het grondwateroppervlak nul en neemt naar beneden gaand toe.

Boven het grondwateroppervlak bevindt zich het bodemvocht. De druk van dit water is lager dan de atmosferische. Wil men dit water aan de grond onttrekken, dan dient een bepaalde zuigspanning aangebracht te worden. In zand zijn in navolging van Versluijs (1916; ontleend aan Bakker, 1981) een aantal bodemvochtzones te onderscheiden:

- De volcapillaire zone. Deze zone ligt direct boven het grondwateroppervlak. Vrijwel alle poriën tussen de zandkorrels zijn met water gevuld.
- De funiculaire zone. De poriën zijn gevuld met water en lucht. Het water vertoont samenhang, zowel onderling als met de volcapillaire zone en via deze laatste zone met het grondwater.

De volcapillaire zone en de funiculaire worden voortaan tesamen aangeduid als de zone met capillaire opstijging.

- De pendulaire of hangwaterzone. Deze zone bevindt zich boven de zone met capillaire opstijging. Alleen in de fijnste poriën en in een dunne film rond de bodemdeeltjes bevindt zich nog water. Het water vertoont geen samenhang. Bij wateronttrekking vindt geen nalevering van water vanuit de grondwaterzone plaats. De hoeveelheid water die in de hangwaterzone via adsorptie- en capillaire krachten kan worden gebonden is zeer gering, in humusarm duinzand bedraagt het vochtgehalte bij veldcapaciteit 5-7 % (v/v) (Ranwell, 1972; Hooghoudt, 1934; Boerboom, 1963; Kuipers, 1979). Polman (1978, naar gegevens van Rijtema, 1965) geeft voor zand met een overeenkomstige textuur als duinzand een waarde van 8-15 % (v/v), hetgeen nog altijd beduidend minder is dan de hoeveelheid vocht bij veldcapaciteit in bijvoorbeeld zware rivierklei (49 % (v/v),

Kuipers, 1979). Zoals in par. 2.2.4 is uiteengezet kan in humeuze bodemhorizonten het vochtgehalte bij veldcapaciteit beduidend hoger zijn, Boerboom (1963) noemt voor humeuze bodemhorizonten in duinbossen (humusgehaltes rond de 5 %) vochtgehalten tot 20 % (v/v).

Uit het bovenstaande blijkt dat de hoeveelheid bodemvocht per bodemzone aanmerkelijk kan variëren. Ook binnen de bodemzones kunnen, afhankelijk van de afstand tot het freatisch vlak en/of het humusgehalte van de bodem, nog aanmerkelijke verschillen bestaan (fig. 1).

2.3.1.3 Capillaire stijghoogte en stijgsnelheid

De stijghoogte van capillair gebonden water is afhankelijk van de aard van de grond (korrelgrootte en poriëngrootte). Hoe nauwer de ruimten tussen de gronddeeltjes zijn, des te groter zullen de capillaire krachten zijn die het water uit de grondwaterzone doen opstijgen en vasthouden en des te groter zal de stijghoogte zijn. In kleibodems en in lemige zandbodems is capillaire opstijging dan ook tot op grotere hoogte boven het freatisch vlak van belang dan in duinzandgronden met hun vrij grove textuur (korrelgrootte overwegend tussen 0,1 en 0,3 mm). Uit fig. 1 blijkt dat gedurende een droge periode het vochtgehalte binnen een afstand van 50 cm tot het freatisch niveau duidelijk hoger is dan daar boven, hetgeen vooral toegeschreven kan worden aan capillaire opstijging. Bij experimentele bepalingen van de stijghoogte blijkt namelijk dat in humusarme zandgrond met een textuur als van duinzand, de capillaire opstijging tot 40-50 cm boven het freatisch vlak van belang is (Goethart et al., 1924 op basis van gegevens van o.a. King (datum onbekend); Ramwell, 1959; Hooghoudt, 1934). Afhankelijk van verschillen in textuur van het zand kunnen belangrijke verschillen in stijghoogte optreden. Zo mat Hooghoudt (1934) in monsters zeer fijn duinzand afkomstig van Terschelling een maximale stijghoogte van 81 cm en in matig grof zand een maximale stijghoogte van slechts 39 cm. In monsters met een textuur overeenkomend met duinzand zoals dat op de meeste plaatsen wordt aangetroffen (overheersende korrelgrootte in de klasse matig fijn zand 150-210 µm) mat Hooghoudt (1934) een maximale stijghoogte van 57 cm.

Freijsen (1967) wijst op het verschil tussen de stijghoogte in droog duinzand en in vochtig zand en concludeert dat in het voorjaar, wanneer het gehele bodemprofiel vochtig is, het vochtgehalte van de bodem tot 55 cm boven het freatisch vlak door capillaire opstijging verhoogd wordt. Deze 'voorjaarswaarde' is ecologisch gezien van belang in verband met de kiemingsmogelijkheden van zaden en de ontwikkelingsmogelijkheden van kiemplantjes.

Hoewel in de zone met capillaire opstijging vochtverliezen ten gevolge van directe verdamping en ten gevolge van onttrekking door planten kunnen worden aangevuld, zijn de hoeveelheden die per tijdseenheid kunnen worden nageleverd beperkt. Belangwekkende gegevens over het verband tussen stijghoogte en stijgsnelheid, onder andere in zandgronden, zijn gepubliceerd door Rijtema (1969). Deze gegevens zijn be-

Figuur 1. Vochtgehalte in relatie tot de hoogte in het profiel van duinbodems in Newborough Warren gedurende een droge periode.
A: duinvallei met gesloten Salix repens vegetatie. Freatisch niveau ligt op 105 cm beneden maaiveld (0 cm).
B: droog duin met half open Salix repens vegetatie. Freatisch niveau ligt op meer dan 200 cm beneden maaiveld (0 cm) (naar Ranwell, 1959).

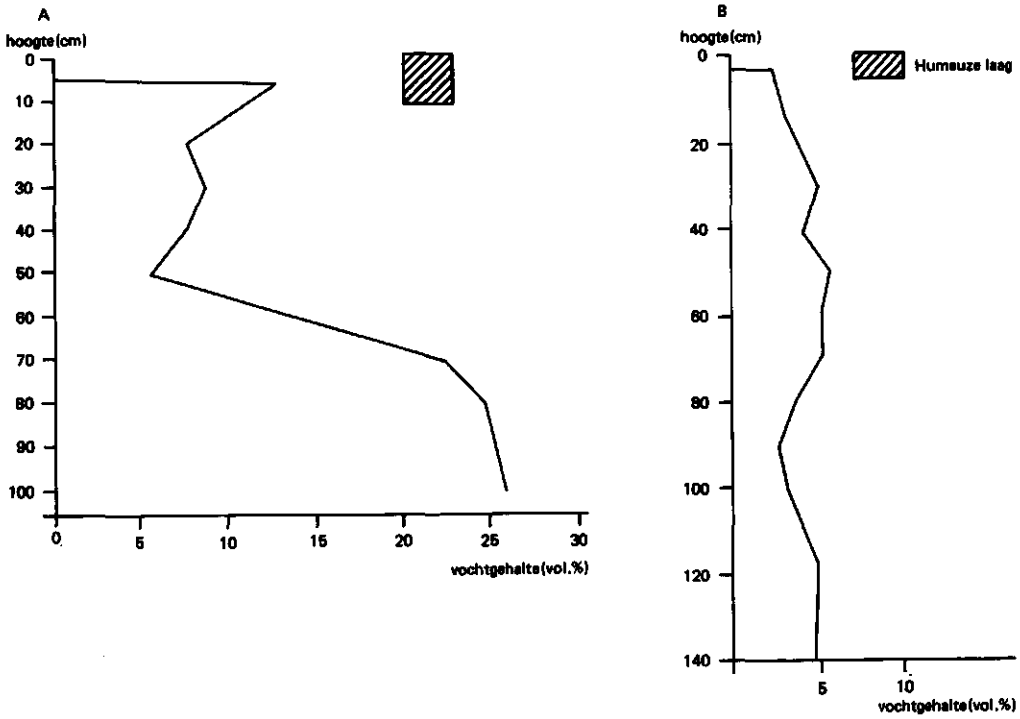


Figure 1. Soil moisture profiles in Newborough Warren during a dry period.
A. Beneath fixed dry-slack Salix repens association.
B. Beneath semi-fixed dune Salix repens association (after Ranwell, 1959).
Abcissa, height (cm).
Ordinate, volume fraction of moisture (%). Humeuze laag = Dark humus layer.

werkt door Polman (1978). Figuur 2 geeft het verband weer tussen de omvang van de waterstroming en de stijghoogte boven het grondwater. In matig fijn zand blijkt een aanvoer van 4 mm/d mogelijk te zijn tot 50 cm boven het freatisch niveau. Een verhoging van de zuigspanning boven pF 2 blijkt de stijghoogte nauwelijks te beïnvloeden, hetgeen hoofdzakelijk een gevolg is van het feit dat in dit type zand weinig nauwe poriën voorkomen. Dit is ook de oorzaak van het feit dat een watertoevoer van 2 mm/d slechts tot 55 cm boven het freatisch vlak kan plaatsvinden, terwijl de watertoevoer op 60 cm vrijwel geheel stil komt te liggen. Dat betekent dat in een traject van 10 cm de nalevering van water afneemt van 4 mm/d tot praktisch 0 mm/d. In reliëfrijk terrein met matig fijn zand zal de grens tussen bodems met een royale nalevering van grondwater en bodems zonder nalevering dan ook bijzonder scherp zijn.

Figuur 2 laat ook zien dat in zeer fijn zand het traject tot waar een royale na-

Figuur 2. Het verband tussen de pF, de capillaire stijghoogte en -snelheid voor zandgronden met een verschillende textuur (naar Polman, 1978) (textuurklassen volgens De Bakker en Schelling, 1966).

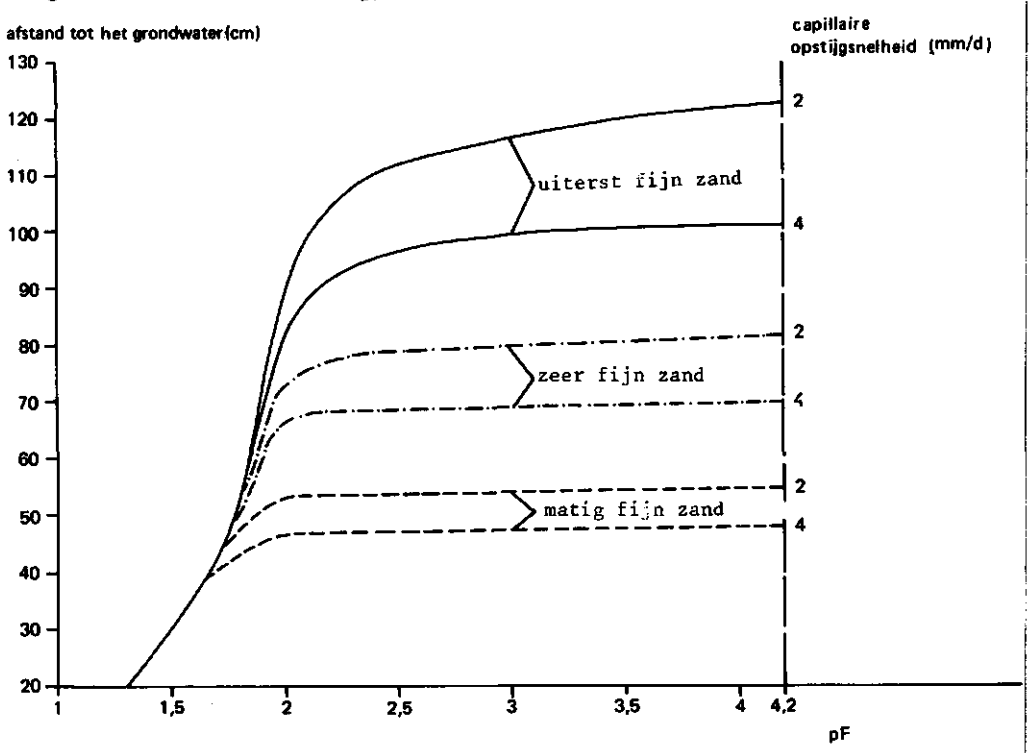


Figure 2. Relation between pF, capillary rise (height and speed) for sandy soils with various texture (from Polman, 1978). Ordinate (left): distance (cm) to phreatic level. Abscissa: pF. Respective texture classes: fine sand; medium fine sand; medium coarse sand.

levering van grondwater mogelijk is, dankzij een groter aantal nauwe poriën, zo'n 20 cm groter is dan bij matig fijn zand. De grens tussen een zone met en een zone zonder nalevering is iets breder als bij matig fijn zand.

2.3.1.4 De beschikbare hoeveelheid water in de bodem

Ecologisch gezien is het vooral van belang per bodemzone na te gaan hoeveel water beschikbaar is in een periode zonder neerslag. Uitgaande van een gelijkblijvende grondwaterstand kan voor een dergelijke periode het volgende beeld geschetst worden.

In de hangwaterzone is de voorraad voor planten beschikbaar water beperkt. Het vochthoudend vermogen van zandgrond is gering en de vochtvoorraad in deze zone kan niet rechtstreeks vanuit het grondwater worden aangevuld. Omdat de bodem in deze zone bij veldcapaciteit 5-7 % (v/v) vocht bevat en de planten beneden een vochtpercentage van 2 % (v/v) niet of nauwelijks water aan de bodem kunnen onttrekken, bedraagt de hoeveelheid water die in de hangwaterzone voor de planten beschikbaar is ruwweg 3-5 %

van het bodemvolume; dit kan in humeuze lagen oplopen tot 18 % (v/v). Uiteraard hangt de absolute hoeveelheid vocht die in deze zone voor planten beschikbaar is af van het doorwortelde bodemvolume.

Salisbury (1952) ging na hoelang de beschikbare hoeveelheid water in de hangwaterzone van een humusarme duinbodem voor weinig vochteisende duinplanten voldoende was zonder aanvulling van de watervoorraad door condensatie in de bodem. Daartoe deed hij waarnemingen met een *Trifolium arvense*. De plant wortelde 10 cm diep en doorwortelde een bodemvolume van circa 100 cm^3. Uitgaande van een totale verdamping van 1 $cm^3/10\ cm^2$ bodemoppervlak (een waarde die goed overeenkomt met de verdampingswaarde voor duinvegetatie van droge bodem in Bakker (1981)) en een vochtgehalte van de bodem van 4 % (v/v), komt Salisbury tot de conclusie dat de beschikbare hoeveelheid voor nog geen 4 dagen toereikend zou zijn, terwijl hij constateerde dat *Trifolium arvense* in natuurlijke omstandigheden een periode van 6 weken zonder regen kan doorstaan. Het doorstaan van een dergelijke langdurige droge periode is alleen verklaarbaar wanneer de vochtverliezen ten gevolge van verdamping kunnen worden aangevuld. Waarnemingen van Salisbury (1952) wijzen er inderdaad op dat onder gunstige weersomstandigheden (die zich met name voordoen in droge perioden) de verdampingsverliezen kunnen worden aangevuld, vermoedelijk door condensatie van waterdamp in de bodem. Ook proeven van Westhoff (1947) duiden hierop.[2]

De per tijdseenheid beschikbare hoeveelheid water in de zone met capillaire opstijging is aanmerkelijk groter dan in de hangwaterzone. Dit geldt met name voor de volcapillaire zone waar, net als in de grondwaterzone, de beschikbare hoeveelheid water vrijwel onbeperkt is maar waar de slechte doorluchting van de bodem een belemmerende factor vormt voor de ontwikkeling en het functioneren van plantewortels. Het hogere deel van de zone met capillaire opstijging biedt voor de meeste plantesoorten de gunstigste condities voor een optimale vochtvoorziening (par. 2.2.3).

In het bovenstaande is de beschikbaarheid van water in een droge periode schematisch weergegeven. In werkelijkheid is de situatie veel gecompliceerder. Onder invloed van neerslag en verdamping treden grondwaterstandsfluctuaties op (waardoor ook de zone met capillaire opstijging zich in verticale zin in de bodem verplaatst) en zijn de hoeveelheden beschikbaar vocht in de hangwaterzone sterk wisselend. Het voert evenwel te ver hier nader op in te gaan.

2. Verschillende auteurs (o.a. Willis et al., 1959; Ranwell, 1972) hebben aangedrongen op nader onderzoek in deze kwestie. Tot op heden heeft een dergelijk onderzoek niet plaatsgevonden, zodat de betekenis van condensatie van waterdamp in de bodem als bron van wateraanvoer naast de aanvoer via neerslag nog steeds niet geheel duidelijk is. Nader onderzoek blijft gewenst.

2.3.2 Aanpassingen van planten aan droogte en wateroverlast

2.3.2.1 Aanpassingen aan droogte

Lagere planten als levermossen en korstmossen, alsmede verschillende soorten bladmossen en enkele soorten varens (o.a. *Polypodium vulgare*) verdragen een vergaande uitdroging van hun weefsels. Men spreekt bij dergelijke planten wel van droogtetolerantie (drought tolerance, Bannister (1976) naar Levitt et. al. (1960)).

Vrijwel alle hogere planten verdragen slechts een geringe uitdroging van hun weefsels. Bij hogere planten die in een omgeving groeien waar de hoeveelheid beschikbaar water regelmatig geringer is dan voor een onbelemmerde transpiratie nodig zou zijn, komen tal van aanpassingsvormen voor die er toe bijdragen dat vochttekorten in de weefsels vermeden worden. Men spreekt dan van droogtevermijding (drought avoidance, Bannister (1976) naar Levitt, et al. (1960)).

Droogtevermijding kan op verschillende manieren plaatsvinden. Winterannuellen, waartoe in de duinen o.a. *Saxifraga tridactylitis, Erophila verna, Teesdalia nudicaulis, Myosotis ramosissima* en *Arabidopsis thaliana* behoren, voltooien hun levenscyclus in een periode dat de vochtcondities in het milieu gunstig zijn. Andere planten weten vochttekorten te vermijden door zeer diep te wortelen (vaak tot in de capillaire zone), waardoor zij aanzienlijke hoeveelheden water kunnen verdampen. Voorbeelden van planten die meer dan 70 cm diep kunnen wortelen zijn *Hieracium umbellatum, Galium verum, Viola canina, Lotus corniculatus, Festuca rubra, Elytrigia junceiformis, Sonchus arvensis, Carex arenaria, Eryngium maritimum, Ammophila arenaria.* Laatstgenoemde twee soorten kunnen zelfs wortels vormen van 2,5-3 m. Ook (dwerg-) heesters als *Hippophaë rhamnoides, Empetrum nigrum, Salix repens* en *Sambucus nigra* kunnen zo diep wortelen. (Bovenstaande gegevens zijn ontleend aan Westhoff (1947) en (Salisbury, 1952). Over de diepte van doorworteling door bomen in de duinen is weinig bekend. Eigen waarnemingen in de dennenbossen in de duinen bij Schoorl en in het Hoornder bos op Terschelling tonen aan dat *Pinus sylvestris* en *Pinus nigra* tot minstens 2.25 m diepte kunnen wortelen (in de onderzochte gevallen drongen de wortels door tot in de capillaire zone op ca. 2 m diepte). Westhoff (1947) wijst op het opvallende verschijnsel dat de diepwortelende soorten een sterke horizontale uitbreiding van het wortelstelsel kennen: 'vaak in een cirkel met een straal tot 10 m om de plant heen'. Westhoff merkt op dat de horizontaal uitstralende wortels bij voorkeur door humeuze lagen lopen, een verschijnsel dat ook tijdens het eigen veldwerk bij Schoorl en op Terschelling werd opgemerkt en waarop reeds door verschillende auteurs is gewezen (o.a. Salisbury, 1952). Een dergelijke sterke ontwikkeling van het wortelstelsel in humeuze lagen is begrijpelijk gezien het grote vochthoudende vermogen van dergelijke horizonten (par. 2.2.4. en 2.3.1.2.). Uit de eigen waarnemingen in het Hoornder bos op Terschelling bleek dat de aanwezigheid van humeuze lagen in de ondergrond geen absolute voorwaarde vormde voor een diepe doorworteling; ook in een profiel dat beneden 40 cm praktisch humusloos was, drongen wortels door tot in de

capillaire zone (ca.2 m beneden maaiveld) (de gemiddelde grondwaterstand is sinds de aanplant van het betreffende bos overigens enige decimeters gedaald).

Naast winterannuellen en diepwortelende soorten zijn er een groot aantal andere plantesoorten die op droge standplaatsen voorkomen. Deze vermijden vochttekorten

Figuur 3. Relatief vochtgehalte van *Erica tetralix* en *E. cinerea* na twee uur in een vochtige en een zeer droge bodem (beneden het verwelkingspunt) bij een relatieve luchtvochtigheid van 45 % en een temperatuur van 20 °C (naar Bannister, 1964c).

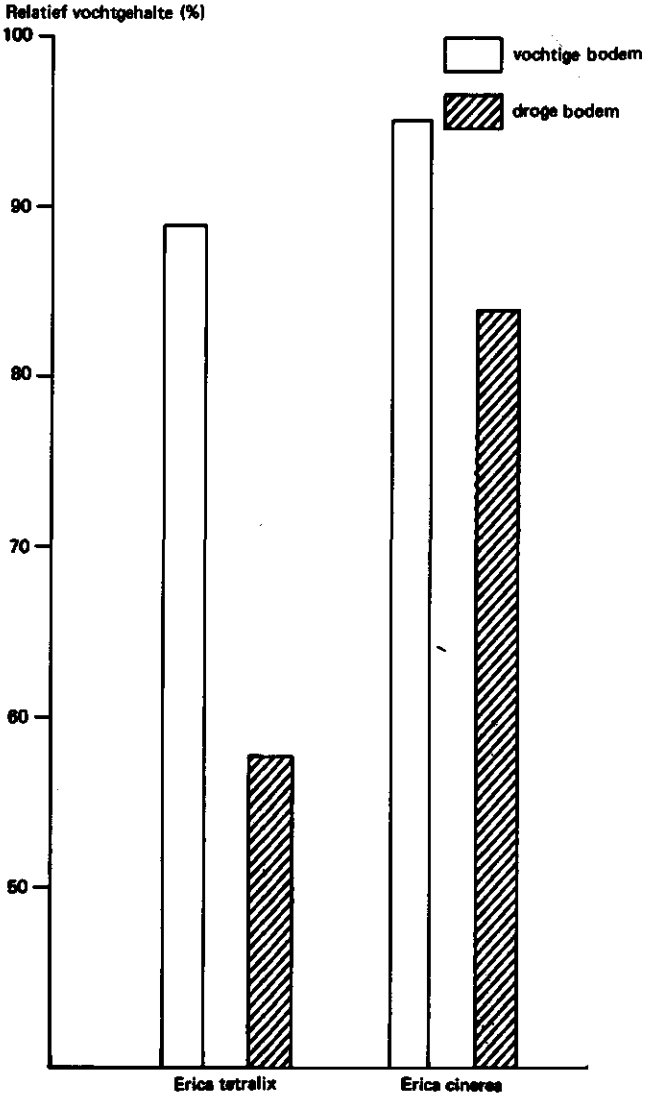


Figure 3. Relative water content (abcissa) of *Erica tetralix* and *E. cinerea* after two hours at relative humidity 45 % and temperature 20 °C in a moist and in a very dry soil (below permanent wilting point) (after Bannister, 1964c).
vochtig = moist; droog = dry.

door de transpiratie te beperken via aanpassingen als beharing, dikke cuticula, verzonken huidmondjes, klein bladoppervlak, opslag van water in de weefsels, door de mogelijkheid huidmondjes te sluiten en de bladeren in te rollen in periodes van droogte etc.

Het belang van deze aanpassingen blijkt uit de resultaten van proeven, gericht op het effect van verdroging, van Bannister (1964a, b, c). Bannister gebruikte voor zijn proeven twee nauw verwante Ericaceae, *Erica tetralix* en *Erica cinerea*. Deze soorten vertonen zowel qua morfologie en anatomie als qua bodemeisen sterke overeenkomst, zodat het effect van verdroging vrijwel onafhankelijk van andere factoren bestudeerd kan worden. *Erica tetralix* komt in Engelse en Nederlandse duingebieden op vochtige standplaatsen algemeen voor, *Erica cinerea* komt in Engeland in de duinen eveneens algemeen voor op droge standplaatsen. In Nederland is de soort in de duinen beperkt tot één groeiplaats op Terschelling. Bannister constateerde dat *Erica tetralix* na twee uur in een droge bodem en in een vrij droge atmosfeer zoveel vocht verloren had dat dit de dood van de plant ten gevolge had. Figuur 3 toont het relatieve vochtgehalte van de plant vlak voor de dood. Bij *Erica cinerea* was het relatieve vochtgehalte op dat moment veel minder sterk gedaald, kennelijk dankzij een meer effectieve beperking van de transpiratie.

2.3.2.2 Aanpassingen aan wateroverlast

Wanneer de bodem geheel met water is verzadigd zijn de milieucondities vrij ongunstig voor de plantengroei, onder andere wegens zuurstofgebrek in de bodem en vaak ook vanwege de aanwezigheid van toxische concentraties van tweewaardige ijzer- en mangaanionen alsook van stoffen die onder anaërobe omstandigheden door bodemorganismen en/of door de planten zelf worden gevormd.

Planten die van nature voorkomen op moerassige standplaatsen zijn in het algemeen aan deze extreme milieuomstandigheden aangepast door de aanwezigheid van luchttransporterend weefsel waarmee de voor de aërobe ademhaling noodzakelijke zuurstof naar de wortels getransporteerd kan worden. Bij afwezigheid van luchttransporterend weefsel komen vaak aangepaste vormen van anaërobe ademhaling voor die zodanig verlopen, dat in de plant geen sterk toxische stoffen gevormd worden (Bannister, 1976; Etherington, 1975). Een bijzondere vorm van aanpassing aan een moerassig milieu, die ook van invloed is op de gevoeligheid van planten voor sterke grondwaterstandsdaling, is de ontwikkeling van xeromorfe kenmerken. Hierdoor wordt de verdamping beperkt en hoeft de plant slechts geringe hoeveelheden water en dus ook geringe hoeveelheden in het water opgeloste stoffen op te nemen. (Etherington, 1975).

Naast de bovengenoemde aanpassingsvormen, die vaak in combinatie met elkaar voorkomen, komt nog een heel algemene vorm van aanpassing voor, namelijk de vorming van een oppervlakkig wortelstelsel. Daardoor worden de extreme milieucondities die zich bij hoge waterstand in de bodem voordoen, zoveel mogelijk vermeden.

2.3.2.3 Indeling van aanpassingsvormen

Er bestaan verschillende indelingen van planten op basis van morfologische eigenschappen die beschouwd worden als aanpassingen aan een geringe beschikbaarheid of juist een overmaat van water in het milieu. De oudste indelingen van dit type zijn volgens Schmithüsen (1968) die van Drude (1890) en Schimper (1898). Ook zijn reeds vroeg indelingen gemaakt op basis van het vermogen van planten tijdelijke droogte of wateroverlast te doorstaan, onder andere door Lundegårdh (1925) en Iversen (1936). De indeling van Iversen berust hoofdzakelijk op de door de anatomie bepaalde 'stijfheid' van planten tijdens perioden van watertekort. De gedachte waarop de indeling is gebaseerd is dat planten die voor hun 'stijfheid' geheel afhankelijk zijn van de turgor van hun cellen, in een periode van watertekort snel verwelken en dan door de wind aan flarden kunnen worden gescheurd of althans zodanig kunnen worden beschadigd dat het watertransport in de plant na de droogteperiode niet volledig hersteld kan worden. Planten waarvan de stengel en/of de bladeren dankzij hun anatomie bij turgorverlies ten gevolge van watertekort niet verslappen, lopen minder kans om tijdens een droogteperiode beschadigd te worden.

Het voordeel van de indeling van Iversen is dat enigszins aangegeven kan worden wat het effect van een onderbreking van de watertoevoer op de plant zal zijn, ook onder veldomstandigheden. Men heeft daarmee een, vanuit ecologisch oogpunt bezien, belangrijke maat voor de verdrogingsgevoeligheid van de planten, hetgeen vooral in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' van belang was. Een ander voordeel van de indeling van Iversen is dat zogenaamde hydrotypen snel bepaald kunnen worden door de stijfheid van een plant met turgescente cellen te vergelijken met de stijfheid van een plant waarvan de cellen door stoom gedood (en dus turgorloos) zijn.

De indeling van Iversen is hieronder weergegeven. De bruikbaarheid van de indeling voor het aangeven van de verdrogingsgevoeligheid van duinplanten wordt in paragraaf 4.3.4 nader toegelicht.

INDELING IN HYDROTYPEN VAN IVERSEN (1936)

De indeling in hydrotypen van Iversen (1936) ziet er aldus uit. (Overgenomen uit Westhoff (1947)).

A. Assimilerende spruiten aangepast aan het leven in atmosferische lucht. Duidelijke luchttransporterende weefsels ontbreken.

I. Terrifyten (landplanten)

a) Beworteling oppervlakkig. De planten zijn in staat een wekenlange, volledige onderbreking van de wateropname zonder schade te verdragen.

1) SEIZOENTHEROFYTEN (bijv. *Sedum acre*).

b) Wortelsysteem in verhouding tot de massa der transpirerende spruiten buitengewoon sterk ontwikkeld. Bij het afbreken van de wateropname gaan de spruiten snel te gronde.

2) EUXEROFYTEN (Ex)

α) succulente euxerofyten (bijv. *Calystegia soldanella*)
β) scleromorfe euxerofyten (bijv. *Ammophila arenaria, Pinus* spp.)
γ) witviltige euxerofyten (bijv. *Salix repens*)
δ) mesomorfe euxerofyten (bijv. *Hieracium umbellatum*)

c) Beworteling matig tot zwak. Bij het afbreken van de wateropname gaan de spruiten snel te gronde.

- Spruiten duidelijk xeromorf (scleromorf, succulent of witviltig); spruiten verslappen niet.

3) HEMIXEROFYTEN (Hx)

α) succulente hemixerofyten (bijv. *Salsola kali*). De grens tussen deze groep en de mesofyten is vrij willekeurig, daar succulentie in iedere graad kan voorkomen. Met Iversen trekt Westhoff de grens, 'waar het watergehalte der bladen, regelmatig over het bladoppervlak verdeeld, een laag van 0,5 mm dikte zou vormen'. Zwak succulente soorten als *Anthyllis vulneraria* en *Odontitus verna* rekenen zij tot de mesofyten.
β) scleromorfe hemixerofyten (bijv. *Nardus stricta*).
γ) witviltige hemixerofyten (bijv. *Antennaria dioica*).

- Spruiten mesomorf, verslappen ten dele bij verlies turgor.

4) MESOFYTEN (M) (bijv. *Ranunculus acris*)

- Spruiten - in elk geval de bladen - verslappen volledig bij verlies van turgor.

5) HYGROFYTEN (Hg) (bijv. *Caltha palustris*).

B. Assimilerende spruiten aangepast aan het leven in atmosferische lucht. Duidelijke luchttransporterende weefsels aanwezig.

II. 6) TELMATOFYTEN (Tel)

α) scleromorfe telmatofyten (bijv. *Phragmites australis*)
β) succulente telmatofyten (bijv. *Aster tripolium*)
γ) mesomorfe telmatofyten (bijv. *Scirpus maritimus*)
δ) hygromorfe telmatofyten (bijv. *Menyanthes trifoliata*)

C. Planten die zowel emerse, aan het leven in atmosferische lucht aangepaste, als ook duidelijke hygromorfe spruiten of standplaatsmodificaties vormen. De watermodificaties onderscheiden zich van de emerse door vergroting der vegetatieve, maar reductie der florale delen.

III. 7) AMFIFYTEN (A) (bijv. *Littorella uniflora*)

D. Waterplanten: bij de landvormen worden zowel de vegetatieve als de florale spruitgedeelten gereduceerd.

IV. 8) LIMNOFYTEN (L)
(De naam 'Hygrofyten' is blijkbaar, en terecht, vermeden, daar deze reeds in het systeem van Raunkiaer voorkomt, aldus Westhoff).

2.3.3 Correlaties tussen het grondwaterregiem en het vóórkomen van plantesoorten en vegetatietypen[3]

In het duingebied bestaan, mede dankzij het geringe vochthoudende vermogen en de grote doorlatendheid van de bodem (par. 2.3.1.2; Bakker, 1981; Klijn, 1981), in het algemeen vrij duidelijke correlaties tussen het grondwaterregiem en het voorkomen van plantesoorten. Men hoeft hierbij slechts te denken aan het feit dat vele planten in het duingebied in hun voorkomen vrijwel geheel beperkt zijn tot plaatsen waar het grondwater zich nabij het maaiveld bevindt.

Voor het vaststellen van correlaties tussen het voorkomen van plantesoorten en vegetatietypen enerzijds en de aard van het grondwaterregiem anderzijds, is het noodzakelijk te beschikken over een groot aantal waarnemingen van het grondwaterregiem op plaatsen waar de betreffende plantesoorten of vegetatietypen voorkomen. Het grondwaterregiem wordt veelal gekarakteriseerd op basis van het niveau van het freatisch vlak (op één moment of gemiddeld over een bepaalde periode) ten opzichte van het maaiveld of een vast referentieniveau, waarbij geen nadere aandacht wordt besteed aan andere aspecten van het grondwaterregiem, zoals de grootte van het fluctuatietraject of de duur van de inundatieperiode. Dit is ondermeer het geval bij Goethart et al. (1924) en Bannink et al. (1974). Slechts in een zeer beperkt aantal studies (o.a. Londo, 1971) wordt ook aandacht besteed aan correlaties tussen het voorkomen van plantesoorten en vegetatietypen en laatstgenoemde aspecten van het grondwaterregiem.

In Duitsland heeft men veel aandacht besteed aan de correlatie tussen het voorkomen van vegetatietypen en het grondwaterregiem gekarakteriseerd op basis van zogenaamde Grundwasser-Gangliniën (tijdstijghoogtelijnen) en Grundwasser-Dauerliniën

3. Het gaat hier om correlaties tussen het grondwaterregiem en het voorkomen van land- en moerasplanten en terrestrische plantengemeenschappen; waterplanten en waterplantengemeenschappen worden buiten beschouwing gelaten.

(overschrijdingsduurlijnen) (Overzichten van studies op dit gebied worden o.a. gegeven door Tüxen (1961) en Tüxen & Grootjans (1978). Beide curves geven een aanschouwelijk beeld van het grondwaterregiem op een zodanige wijze dat bovengenoemde aspecten er op eenvoudige wijze uit afgeleid kunnen worden. Een nadere toelichting op beide begrippen geeft Niemann (1963). Deze auteur geeft ook een beschouwing over mathematische methoden waarmee correlaties tussen het voorkomen van vegetatietypen en het grondwaterregiem (gekarakteriseerd op basis van Grundwasser-Dauerliniën) op betrouwbare wijze kunnen worden vastgesteld (Niemann, 1973).

Kennis van correlaties tussen het vóórkomen van plantesoorten en vegetatietypen en het grondwaterregiem is in een landschapsecologisch onderzoek van belang wegens de indicatiewaarde van plantesoorten en vegetatietypen die daarop gebaseerd kan worden (vgl. Bannink et al., 1973, 1974). In het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' waren deze indicatiewaarden vooral van betekenis bij het karteren van het duingebied (par. 3.3). Het was dus niet zozeer van belang nauwkeurig de indicatiewaarde van enkele verspreid voorkomende individuele planten of vegetatietypen te kennen, maar wel om op iedere plaats in het duingebied op basis van de totale soortensamenstelling van de vegetatie een globale indicatie te verkrijgen van het grondwaterregiem. Er bestond dan ook vooral behoefte aan classificaties van plantesoorten en vegetatietypen in groepen met overeenkomstige grondwaterregiems. In dit verband waren twee concepten van belang, te weten de 'ecologische soortengroep' en de 'vegetatieserie'. Onder 'ecologische soortengroep' wordt hier een groep plantesoorten verstaan waarvan het voorkomen gecorreleerd is aan een bepaalde waarde (of een bepaald traject van waarden) van één of meer milieufactoren, terwijl bij een vegetatieserie hetzelfde geldt voor een groep vegetatietypen.

De op bovenbeschreven wijze gedefinieerde ecologische soortengroep omvat in grote lijnen hetzelfde als de 'ecological species group' zoals die door Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) is omschreven, met dien verstande dat ik het voorkomen van diverse levensvormen binnen één soortengroep niet uitsluit, zoals dat door Mueller-Dombois & Ellenberg wordt gedaan. De op bovenbeschreven wijze gedefinieerde vegetatieserie omvat in de praktijk vrijwel hetzelfde als de onder anderen door Londo (1971) onderscheiden 'series'. Hoewel Londo de term 'serie' definieert als: 'een successiereeks van plantengemeenschappen die zich in een bepaald milieutype ontwikkelt', wordt het begrip door Londo (1971) en vele anderen meestal in ruimtelijke zin gebruikt, het temporele aspect (successie) speelt in het algemeen nauwelijks een rol.

De oudste indeling van de flora van het Nederlandse duingebied in ecologische soortengroepen is waarschijnlijk de floralijst van Dozy (1850) - ontleend aan Goethart (1924) - waarin twee groepen worden onderscheiden, namelijk planten die 'op de zandheuvels of drooge plaatsen in de duinen .... worden gevonden' en die welke 'in de lage vochtige of moerassige duinvalleien of zogenaamde duinpannen groeien, ...'.

Ook nadien zijn verschillende classificaties van de duinflora ontworpen waarin de planten werden gegroepeerd op basis van de hoogte boven grondwater waarop zij in het algemeen worden aangetroffen. Een bespreking van een aantal van deze classifica-

ties wordt gegeven door Goethart (1924). Goethart (1924) heeft zelf op dit gebied metingen verricht in het duingebied bij Schoorl en in de duinen op Texel. Hij onderscheidde op basis hiervan planten die in hun voorkomen hoofdzakelijk beperkt zijn tot de invloedssfeer van het grondwater, de 'grondwaterplanten', en planten die in hun voorkomen niet gebonden zijn aan die invloedssfeer, de 'van het grondwater onafhankelijke planten'. Londo (1971) onderscheidt in navolging hiervan op basis van waarnemingen in de Kennemerduinen freatofyten (overeenkomend met grondwaterplanten) en a-freatofyten (overeenkomend met de van het grondwater onafhankelijke planten).

Goethart beschouwde de grondwaterplanten als direct afhankelijk van het grondwater. Ongetwijfeld is het feit dat de grondwaterplanten of freatofyten vrijwel uitsluitend binnen de invloedssfeer van het grondwater voorkomen voor een belangrijk deel een gevolg van de omstandigheid dat planten binnen die invloedssfeer over veel ruimere hoeveelheden water kunnen beschikken dan daarbuiten (par. 2.3.1.4). De indirecte invloed van een hoge grondwaterstand kan op de plantengroei (o.a. via het micro-klimaat en de bodem, par. 2.2.2 en 2.2.4) ook een doorslaggevende rol spelen. Planten die op de ene plaats uitsluitend voorkomen binnen de invloedssfeer van het grondwater kunnen op een andere plaats, met bijvoorbeeld een ander (micro)klimaat of een andere bodemgesteldheid, onafhankelijk van het grondwater voorkomen. Teneinde de verschillen in 'gedrag' die sommige planten binnen het duingebied ten aanzien van het grondwater vertonen te ondervangen, onderscheiden Goethart en Londo binnen de categorie grondwaterplanten (freatofyten) twee afzonderlijke ecologische soortengroepen, te weten de obligate en facultatieve (niet obligate) grondwaterplanten (freatofyten).

In het algemeen is de correlatie tussen het voorkomen van plantesoorten en het grondwaterregiem afhankelijk van de waarde die andere milieufactoren aannemen. Een indeling van de flora in ecologisch soortengroepen heeft dan ook veelal slechts lokale geldigheid (vgl. Londo, 1971), hoewel ook voor heel Nederland (Londo, 1975) en zelfs voor heel noordwestelijk Europa (Ellenberg, 1974) ecologische soortengroepen zijn onderscheiden.

Grondwaterplanten/freatofyten zijn in hun voorkomen beperkt tot de invloedssfeer van het grondwater. Londo (1971) heeft langs het Vogelmeer in de Kennemerduinen freatofyten aangetroffen tot ca. 1 m boven de gemiddelde grondwaterstand. Dit is om de volgende reden begrijpelijk. De meeste vochtminnende soorten beginnen zich te ontwikkelen in mei-juni, wanneer het grondwater zich, gemeten over een jaar, op een gemiddeld niveau bevindt. Dit gemiddelde niveau kan in de loop der jaren circa 70 cm fluctueren (Bakker, 1981). In zeer natte jaren kan daardoor in mei-juni een capilaire opstijging van 2-4 mm/d plaatsvinden tot een hoogte van circa 90 cm boven het gemiddelde niveau van het freatisch vlak (par. 2.3.1.3).

Tot op heden zijn voor de flora van het Nederlandse duingebied geen ecologische soortengroepen opgesteld met betrekking tot bijvoorbeeld de grootte van het fluctuatietraject of de duur van de inundatieperiode. Wel zijn door Londo (1971) binnen de categorie grondwaterplanten/freatofyten aparte ecologische soortengroepen onderscheiden die een nadere aanduiding geven van de hoogte boven grondwater waarop de diverse

plantesoorten in het algemeen voorkomen.

In een aanvulling op deze indeling (die alleen betrekking heeft op soorten die door Londo rond het Vogelmeer zijn waargenomen) is in het kader van het 'Duinvalleien-onderzoek' voor alle in het duingebied voorkomende freatofyten (zowel obligate als niet-obligate) op basis van veldonderzoek globaal aangegeven op welke hoogte boven de gemiddelde laagste grondwaterstand (GLG) zij in het algemeen voorkomen (Ten Haaf & Van Zadelhoff, 1981a). Voor de aanduiding van de hoogte boven GLG is in deze publikatie een viertal klassen onderscheiden.

Tot op heden is voor het Nederlandse duingebied slechts één indeling opgesteld van vegetatieseries met betrekking tot het grondwaterregiem en wel de indeling in een hygroserie, een mesoserie en een xeroserie. Voor een toelichting op deze indeling, die door vele auteurs wordt gehanteerd (o.a. Westhoff, 1947; Van der Laan, 1967; Westhoff et al., 1970), wordt verwezen naar Londo (1971). Het opstellen van een meer gedetailleerde indeling is op basis van synecologische kennis van vegetatietypen uit de literatuur goed mogelijk en in het kader van een landschapsecologisch onderzoek als hét 'Duinvalleienonderzoek' bijzonder zinvol. In paragraaf 3.3.2.4 wordt hierop nader ingegaan.

2.3.4 De invloed van veranderingen in het grondwaterregiem op de plantengroei

2.3.4.1 Algemeen

Tot nu toe is in paragraaf 2.3 steeds stilzwijgend uitgegaan van een min of meer stabiel grondwaterregiem, dat wil zeggen een grondwaterregiem dat in de loop der tijd alleen veranderingen ondergaat door weersinvloeden. Hier, in paragraaf 2.3.4 wordt aandacht besteed aan de invloed van veranderingen in het grondwaterregiem van min of meer blijvende aard. Blijvende veranderingen in het grondwaterregiem hebben een belangrijke invloed op de plantengroei, met name op dat deel van de plantengroei, dat voor zijn vochtvoorziening geheel of gedeeltelijk is aangewezen op het grondwater.

Hoewel er betrekkelijk veel gepubliceerd is over veranderingen in de vegetatie van natuurgebieden ten gevolge van veranderingen in het grondwaterregiem, is over de aard en de mate van de beïnvloeding weinig concreets bekend (zie voor overzichten van literatuur op dit gebied o.a. Grootjans, 1975; Klapp, 1965; Van Gijssen, 1979; Sýkora, 1979). Dit geldt zeker ook voor de duinen.

Wel is het mogelijk op basis van literatuurgegevens (o.a. Van der Heij & Peerlkamp, 1973; Slatyer, 1967; Brouwer & Kuijper, 1972; Visser, 1973; Grootjans, 1975; Etherington, 1975; Bannister, 1976; Bakker, 1981; Klijn, 1981) en door interpretatie van gegevens uit het voorgaande deel van paragraaf 2.3 een globaal beeld te krijgen van de processen die bij wijzigingen in het grondwaterregiem voor de plantengroei van belang zijn.

Bij veranderingen in het grondwaterregiem van min of meer blijvende aard, zoals een daling van de gemiddelde grondwaterstand, een stijging van de gemiddelde grond-

waterstand en/of een verandering van het seizoensfluctuatietraject (zie voor een nadere toelichting op deze begrippen Bakker, 1981), verandert de verhouding water:lucht in de bodem. Dit heeft direct en indirect invloed op de plantengroei. De directe invloeden zijn relatief gemakkelijk waar te nemen en te onderzoeken; door de verschuiving van de verhouding water:lucht verandert de beschikbaarheid van water en zuurstof in de bodem. De indirecte invloeden zijn moeilijker te achterhalen. Hierbij gaat het bijvoorbeeld om veranderingen in de plantengroei ten gevolge van wijzigingen van fysische, chemische en biologische bodemprocessen. Daardoor kan de beschikbaarheid van plantenvoedingsstoffen zich wijzigen. Ook kan de plantengroei beïnvloed worden door veranderingen in het microklimaat als gevolg van veranderingen in het grondwaterregiem.

2.3.4.2 Daling van de gemiddelde grondwaterstand

Daling van de gemiddelde grondwaterstand kan bij planten die zich onder invloed van het grondwater ontwikkeld hebben, leiden tot (periodieke) vochttekorten of tot een verlenging van de periode waarin vochttekorten optreden. Dit leidt in het algemeen tot een verminderde groei, onder andere door een verminderde fotosynthese en een geringere celstrekking, en in samenhang daarmee tot een afname van de spruit/ wortelverhouding. Bij freatofyten, en met name bij hydrofyten leiden (periodieke) vochttekorten al snel tot het afsterven van planten.

Een daling van de gemiddelde grondwaterstand in een voorheen permanent nat milieu kan leiden tot oxidatie van stoffen die in natte omstandigheden hoge (voor vele planten toxische) concentraties kunnen bereiken, zoals tweewaardige ijzer- en mangaan-ionen en sulfiden. De concentraties van deze stoffen in het bodemvocht zullen daardoor sterk afnemen.

Een daling van de gemiddelde grondwaterstand kan voorts leiden tot eutrofiëring ten gevolge van één of meer van de volgende processen: versnelde mineralisatie, versnelde nitrificatie, verminderde denitrificatie en verhoogde stikstofbinding. Eutrofiëring zal vooral optreden bij grondwaterstandsdaling in vochtige tot natte, zwak zure tot basische, humusrijke bodems. Op den duur kan de voedselrijkdom van de bovenste bodemlagen in dergelijke gevallen weer afnemen ten gevolge van uitspoeling van voedingsstoffen. Deze uitspoeling wordt bevorderd door bij het mineralisatieproces vrijkomende humuszuren en CO_2. Vindt de grondwaterstandsdaling plaats in een sterk zuur milieu, waar de omstandigheden voor micro-organismen in de bodem ongunstig zijn, of is de grondwaterstandsdaling zo groot dat de bovenste bodemlagen buiten de invloedssfeer van het grondwater geraken en regelmatig sterk uitdrogen, dan kan de aanvoer van organisch materiaal groter worden dan de afbraak, zodat ophoping optreedt. Ook in dit geval kan een sterke uitspoeling van kalk en andere voedingsstoffen optreden.

Tenslotte kan worden opgemerkt dat bij grondwaterstandsdaling het microklimaat kan wijzigen, met als voornaamste verschijnselen het toenemen van het aantal nacht-

vorsten en een snellere stijging van de bodemtemperatuur in het voorjaar.

Bovengenoemde processen leiden in het algemeen tot een verarming van de flora en vegetatie van de valleien, de gevolgen van grondwaterstandsdaling moeten vanuit natuurbehoudsoogpunt in het algemeen als negatief beoordeeld worden. In hoofdstuk 4 zal hierop nader worden ingegaan.

2.3.4.3 Stijging van de gemiddelde grondwaterstand

Stijging van de gemiddelde grondwaterstand kan leiden tot sterke wijzigingen in de vegetatie. Door een stijging van de gemiddelde grondwaterstand wordt de aërobe ademhaling van wortels die in de volcapillaire zone of de grondwaterzone terechtkomen, ernstig belemmerd. Wortels die zich in een goed geaëreerd milieu hebben ontwikkeld kunnen een dergelijke situatie niet lang verdragen, zeker niet in het groeiseizoen. Wanneer ten gevolge van de stijging een groot deel van het wortelstelsel in de volcapillaire of grondwaterzone terechtkomt, zal dit veelal snel afsterven. Dit geldt wellicht niet alleen voor soorten die in de duinen van nature beperkt zijn tot droge standplaatsen, maar eveneens voor soorten die ook op moerassige plaatsen kunnen groeien, zoals *Solanum dulcamara*, *Epilobium hirsutum* en *Valeriana officinalis*.

Op plaatsen waar het grondwater permanent tot aan of boven het maaiveld komt te staan, neemt de mineralisatie en de nitrificatie af, terwijl de denitrificatie kan toenemen. De beschikbaarheid van stikstof kan daardoor afnemen, terwijl, met name in een zwak zuur milieu, de beschikbaarheid van fosfor door een verbeterde oplosbaarheid kan toenemen. Er kunnen bovendien relatief hoge concentraties ijzer- en mangaanionen en sulfiden in het bodemvocht optreden en hoge concentraties van stoffen die onder anaërobe omstandigheden door bodemorganismen worden gevormd. Deze concentraties kunnen waarden bereiken die voor de planten toxisch zijn.

Wanneer door een stijging van het grondwater slechts een deel van het wortelstelsel in de vol-capillaire zone of de grondwaterzone terechtkomt, past het wortelstelsel zich veelal aan de nieuwe situatie aan. Verschillende soorten ontwikkelen zich sterk bij een verhoogde beschikbaarheid van water, vooral wanneer de grondwaterstandsstijging gepaard gaat met eutrofiëring ten gevolge van een versterkte mineralisatie door een betere vochtvoorziening van de bovenste bodemlagen. In dit verband noem ik *Carex arenaria*, *Calamagrostis epigejos* en *Salix repens*.

Bij een stijging van de grondwaterstand kunnen kwelverschijnselen in toenemende mate optreden. Daarbij worden veelal kalk en andere in het grondwater opgeloste stoffen naar de aan de oppervlakte gelegen bodemlagen aangevoerd.

Bij grondwaterstandsstijging wijzigt het microklimaat zich in tegengestelde zin als bij grondwaterstandsdaling; het microklimaat in de valleien wordt milder.

Bovengenoemde veranderingen in het abiotisch milieu leiden tot veranderingen in de vegetatie welke afhankelijk van de mate van grondwaterstijging, de hoogte van het maaiveld en het al dan niet optreden van kwelverschijnselen, van plaats tot plaats sterk kunnen verschillen.

Bij een geleidelijke stijging van het grondwater, zoals bij kustaangroei, kunnen de vegetatiekundige veranderingen in de valleien vanuit natuurbehoudsoogpunt in het algemeen positief beoordeeld worden. Dit geldt temeer wanneer de grondwaterstandsstijging zo sterk is dat duinmeren gevormd worden die ook faunistisch van groot belang zijn. Een dergelijke stijging heeft vooral een gunstig effect wanneer deze plaatsvindt in een gebied dat voorheen niet verdroogd is geweest en waar de grondwaterfluctuaties en de grondwaterkwaliteit een natuurlijk karakter hebben. In het Nederlandse duingebied zijn grondwaterstandsstijgingen de laatste tijd vrijwel beperkt tot infiltratiegebieden en hun naaste omgeving, terreinen dus waar aan geen van die voorwaarden wordt voldaan. De veranderingen die de vegetatie van de valleien ondergaat bij een stijging van de grondwaterstand ten gevolge van het infiltreren van water zijn vanuit natuurbehoudsoogpunt dan ook veelal ongunstig (Londo, 1975a; Van Dijk, in voorbereiding).

2.3.4.4 Veranderingen van het fluctuatietraject

Bij veranderingen van het fluctuatietraject spelen zowel processen die bij grondwaterstandsdaling optreden als processen die gepaard gaan met grondwaterstandsstijging een rol. In het duingebied wordt een vergroting van het fluctuatietraject tot boven de waarden die in het duingebied van nature optreden (Bakker, 1981; par. 2.2.3) meestal veroorzaakt door (een toename van de) waterwinning in het zomerseizoen. De vergroting van het fluctuatietraject gaat dan gepaard met een daling van de gemiddelde grondwaterstand en leidt in het algemeen tot een versterking van de (negatieve) effecten van grondwaterstandsdaling.

Over de processen die optreden bij verkleining van het fluctuatietraject en de gevolgen daarvan voor de vegetatie is weinig bekend. Verkleining van het fluctuatietraject kan optreden bij grondwaterstandsstijging door vergroting van de oppervlakte open water in de winter. De verkleining van het fluctuatietraject leidt dan waarschijnlijk tot enige beperking van de effecten van grondwaterstandsstijging door een verminderde verhoging van de wintermaxima. Een verkleining van het fluctuatietraject kan ook een gevolg zijn van het graven van duinplassen (door vergroting van de oppervlakte open water) hetgeen vooral in de nabije omgeving van de plas zijn invloed heeft.

In nat, zuur terrein kan een vermindering van het fluctuatietraject mogelijk leiden tot een zodanige vermindering van de dynamiek en een zodanige verschraling, dat alleen soorten van voedselarme, natte milieus zich nog kunnen handhaven, terwijl soorten van iets dynamischer en iets voedselrijkere milieus, die ook kenmerkend zijn voor de duinen, verdwijnen. In natte, neutrale tot basische milieus daarentegen kan een verkleining van het fluctuatietraject soms leiden tot eutrofiëring aangezien het uitblijven van overstromingen (bijv. in rietvelden) een vermindering van de denitrificatiecapaciteit tot gevolg heeft. Bij een vermindering van het fluctuatietraject mag een verscherping van de grenzen tussen xeroserie en mesorie en tussen mesoserie en hygroserie verwacht worden.

3 De huidige plantengroei van het Nederlandse duingebied, in het bijzonder van de valleien

3.1 ALGEMEEN

'De plantengroei van de Nederlandse kustduinen is bijzonder soortenrijk en zeer gevarieerd. Naar Westeuropese maatstaven gemeten staan de biologische kwaliteiten van bepaalde gedeelten zelfs in onze dagen nog aan de top, en uit een oogpunt van vegetatiekunde vormen deze terreinen nog steeds het beste wat Nederland te bieden heeft', zo wordt opgemerkt in de inleiding tot de uitstekende beschrijving van de vegetatie van de duinen in Westhoff et al. (1970).

De grote floristische rijkdom blijkt onder andere uit het feit dat ruim 60 % van de in Nederland inheemse plantesoorten in de duinen voorkomen. Hieronder zijn vele zeldzame soorten die slechts op door de mens weinig beïnvloede plaatsen groeien. Zo zijn er tot op heden 25 soorten orchideeën in de duinen gevonden (70 % van de Nederlandse orchideeënflora) waarvan zeker 18 nog steeds in het duingebied voorkomen.

Voorts zijn er tot nu toe 31 soorten zeggen aangetroffen (53 % van de in Nederland voorkomende zeggesoorten) waarvan er nu nog 27 met zekerheid voorkomen. Opvallend is vooral de rijkdom van de vochtige valleien: van de 18 orchideeënsoorten die nog in het duingebied groeien, komen 13 soorten uitsluitend in de valleien voor, van de 27 soorten zeggen zijn dit er 23 (cijfers ontleend aan Londo, 1971; Mennema et al., 1980 en eigen inventarisatiegegevens).

De waarde van het duingebied vanuit vegetatiekundig oogpunt is minder gemakkelijk te illustreren dan de floristische rijkdom, maar ook in vegetatiekundig opzicht zijn de duinen rijk bedeeld (Londo, 1971).

In deze publikatie worden de talrijke plantesoorten en vegetatietypen die men in het duingebied kan aantreffen niet uitgebreid beschreven, daarvoor wordt verwezen naar de vele publikaties over dit onderwerp. De onderwerpen in dit hoofdstuk houden verband met de opdracht die aan het geobotanisch onderzoek werd gesteld (par. 1.3), namelijk het geven van een karakterisering en een overzicht van de plantengroei van de duinen (en in het bijzonder van de valleien) door middel van een floristische inventarisatie, een vegetatieclassificatie en een vegetatiekartering.

De floristische inventarisatie, de vegetatieclassificatie en de vegetatiekartering hadden ten doel de huidige plantengroei op een zodanig wijze vast te leggen dat:

- een totaalbeeld van de huidige flora en vegetatie van met name de valleien ontstaat
- door vergelijking met inventarisatiegegevens en vegetatiekaarten uit het verleden

een indruk verkregen kan worden van veranderingen in de flora en vegetatie en er tevens een indicatie verkregen kan worden van de oorzaken van die veranderingen
- bij een toekomstige herhaling van de kartering en de inventarisatie een duidelijk beeld verkregen kan worden van de veranderingen in floristisch en vegetatiekundig opzicht en een indicatie verkregen kan worden van de oorzaken van die veranderingen
- het inventarisatiemateriaal en met name de vegetatiekaarten geschikt zijn voor een vergelijking met de hydrologische en de geomorfologische facetkaarten en zich er tevens toe lenen om met deze beide kaarten geïntegreerd te worden tot één landschaps-ecologische kaart

3.2 ENKELE ALGEMENE ASPECTEN VAN FLORISTISCHE INVENTARISATIES

Inventarisaties van de flora van het duingebied zijn reeds in het verre verleden uitgevoerd, (par. 1.2.3). De waarde van floristische inventarisaties ligt vooral in het feit dat de verzamelde gegevens in belangrijke mate reproduceerbaar zijn; plantesoorten zijn relatief eenvoudig en op een eenduidige wijze te onderscheiden, waardoor floralijsten van verschillende gebieden en van verschillende auteurs onderling vergeleken kunnen worden. Bovendien zijn inventarisaties van verschillende jaren van een goed omgrensd gebied onderling goed vergelijkbaar. Dit kan omdat het merendeel van wat tegenwoordig wordt beschouwd als soorten, gedurende de afgelopen eeuw (maar vaak ook al lang daarvoor) steeds is beschouwd als afzonderlijke taxa.

Floralijsten kunnen dus, naast hun functie voor het karakteriseren van de flora van een bepaalde streek, ook benut worden voor het opsporen van verschillen in de floristische samenstelling van de vegetatie van verschillende gebieden, alsmede voor het opsporen van veranderingen in de floristische samenstelling van de vegetatie van een bepaald gebied in de loop der tijd. Door gebruik te maken van de indicatiewaarde van de afzonderlijke plantesoorten op de inventarisatielijsten kan bovendien een indruk worden verkregen van de oorzaken van ruimtelijke verschillen in de soortensamenstelling van vegetaties, alsmede van de oorzaken van veranderingen in de floristische samenstelling van de vegetatie van een bepaald gebied.

Floralijsten kunnen onderling pas goed vergeleken worden wanneer per plantesoort een aanduiding van talrijkheid in het geïnventariseerde gebied is gegeven, terwijl bij ruimtelijke vergelijkingen inventarisaties uit hetzelfde jaar de voorkeur hebben. Bij het vergelijken van floralijsten van verschillende gebieden kan vooral dán een goede indicatie verkregen worden van de oorzaken van verschillen, wanneer de inventarisaties betrekking hebben op goed omgrensde geografische eenheden die in ecologisch opzicht voldoende homogeen zijn. Voor het verkrijgen van een indicatie van oorzaken van veranderingen van de vegetatie in de loop der tijd, is het van belang dat de omgrenzing van de inventarisatie-eenheden tijdens de verschillende inventarisatieronden dezelfde is.

Wil men dus optimaal gebruik kunnen maken van inventarisaties voor het opsporen van ruimtelijke en temporele verschillen in de floristische samenstelling van de

vegetatie in een bepaald gebied, dan moet per inventarisatieronde het gehele gebied in het zelfde jaar (dan wel binnen een korte reeks van jaren) worden geïnventariseerd en moet per inventarisatieronde van iedere inventarisatie-eenheid binnen het gebied een afzonderlijke floralijst worden samengesteld met een aanduiding van de talrijkheid der soorten[4]. De inventarisaties die tot op heden in het Nederlandse duingebied zijn uitgevoerd voldoen niet of slechts ten dele aan deze voorwaarden.

3.2.1 Floristische inventarisaties van het Nederlandse duingebied

Het hoofddoel van een groot aantal inventarisaties van het duingebied was het verkrijgen van inzicht in, en het geven van een beeld van de verbreiding van planten binnen een bepaald gebied. Dit geldt bijvoorbeeld voor de talrijke inventarisaties die in het kader van het plantengeografisch onderzoek van het IVON/Rijksherbarium zijn uitgevoerd (zowel vóór als na 1950), voor de inventarisaties van Boerman et al. (1975) van de Amsterdamse Waterleidingduinen, voor de inventarisaties van de Werkgroep Berkheide (ongepubliceerd) van de duinen tussen de Wassenaarse Slag en Katwijk (periode 1975-1978) en voor de (eveneens ongepubliceerde) inventarisaties van de Provinciale Waterstaat van Zuid-Holland en de Provinciale Waterstaat van Noord-Holland van delen van het duingebied in deze provincies. Kenmerkend voor deze inventarisaties is dat de geïnventariseerde gebieden zuiver naar topografische uitgangspunten zijn ingedeeld; de ruimtelijke verbreiding van de plantesoorten stond op zich centraal. Er is gestreefd naar een nadere plaatsaanduiding door het inventarisatiegebied in te delen in hokken van 0,25, 1 of 5 km^2, op basis van het coördinatennet op de topografische kaarten van de Topografische Dienst. Voordat de topografische kaarten waren voorzien van de huidige coördinaten, werden in het kader van IVON-inventarisaties de toenmalige stafkaarten verdeeld in 48 hokken van 5 x 4,2 km, zogenaamde uurhokken, (Mennema et al., 1980).

In het ruimtelijk sterk gevarieerde duingebied is zelfs een ruitennet met een maaswijdte van $\frac{1}{4}$ km^2 nog zo grof is dat ieder hok in het algemeen nog een groot aantal in ecologisch opzicht sterk verschillende gebiedjes omvat (valleitjes met bos, struweel, lage valleivegetaties; duinhellingen met droog duingrasland, struweel, bos etc.). De hokken met een maaswijdte van 5 km omvatten in veel gevallen zowel duingebied als poldergebied en/of kwelders. Uit floralijsten van hokken van $\frac{1}{4}$, 1 of 5 km^2 met onnatuurlijke grenzen krijgt men geen duidelijk beeld van de ruimtelijke verschillen in de floristische samenstelling van de vegetatie van de duinen, terwijl nóch van de oorzaken van de verschillen in de samenstelling van de vegetatie in verschillende gebieden, nóch van de oorzaken van veranderingen in de soortensamenstel-

4. Op deze wijze uitgevoerd kunnen inventarisaties een belangrijke aanvulling (in de vorm van een middenweg) vormen op twee gangbare methoden voor het bestuderen van vegetatiesuccessie, te weten het op microprocessen gerichte onderzoek van permanente kwadraten en het op macroprocessen gerichte onderzoek in de vorm van periodiek karteringen (zie Londo, 1971, 1978).

ling van de vegetatie binnen één hok in de loop der tijd een duidelijke indicatie verkregen kan worden (Van Zadelhoff, 1981).

Naast de bovengenoemde inventarisaties, waarbij de studiegebieden werden ingedeeld in vakken met grenzen die alleen in topografisch opzicht relevant zijn, zijn er ook enkele inventarisaties verricht waarbij voor de vakken grenzen werden gekozen die ook in ecologisch opzicht relevant zijn. Brandhorst (1930) geeft voor de duinen tussen Scheveningen en Wassenaar floralijsten van gebieden die in ecologisch opzicht min of meer een eenheid vormen (bijv. zeereep, spoorbaan, hoofdader van de waterleiding). De lijsten zijn gebaseerd op inventarisaties uit de periode 1923-1930, waarbij een aanduiding van de talrijkheid der soorten werd gegeven. Boerboom heeft in de periode 1952-1957 het Haagse duingebied op overeenkomstige wijze geïnventariseerd. De lijsten van Brandhorst en Boerboom kunnen daardoor goed vergeleken worden (Boerboom, 1958a). Medewerkers van het Instituut voor Oecologisch Onderzoek, Afdeling Duinonderzoek 'Weevers' Duin' te Oostvoorne hebben in de periode 1961-1962 (met aanvullingen tot 1975) het duingebied van Voorne geïnventariseerd (ongepubliceerd). Het duingebied werd daartoe verdeeld in een groot aantal vakken die in ecologisch opzicht ieder min of meer een eenheid vormen. Per vak werd een floralijst opgesteld, evenwel zonder een aanduiding van de taltijkheid der soorten.

Bij het opstellen van floralijsten in het kader van plantengeografisch onderzoek is in het verleden niet alleen gebruik gemaakt van de resultaten van doëlgerichte en systematisch opgezette inventarisaties, maar evenzeer van tal van incidentele waarnemingen. Zo vormen de inventarisatielijsten van Van Eeden (1877) van het gehele Nederlandse duingebied en van Van den Bosch (1860), Vuijck (1898) en Gremmen & Kremers (1971) van de Waddeneilanden de neerslag van waarnemingen die in de loop der jaren in verschillende gebieden zijn gedaan door onder anderen floristen en vegetatiekundigen. Ook in de plantenkaartjes van het IVON en in de overzichtslijst van de Waddeneilanden van Holkema (1870) zijn tal van incidentele waarnemingen verwerkt. Een nadeel van dergelijke inventarisatielijsten is dat de gegevens vaak op een lange periode betrekking hebben.

Er zijn ook veel floralijsten die niet het resultaat zijn van systematische inventarisaties en die evenmin uitsluitend bedoeld zijn als een bijdrage aan de plantengeografie. Dit zijn onder meer floralijsten die de neerslag vormen van waarnemingen die door floristen en/of vegetatiekundigen in de loop van een aantal jaren in een bepaald gebied zijn gedaan. Met het samenstellen van deze lijsten wilde men in de eerste plaats een globaal overzicht geven van de flora van een bepaald gebied. In dit verband kunnen naast de talrijke floralijsten die zijn opgenomen als bijlage bij vegetatiestudies (overzicht in Bakker et al., 1979a) ondermeer de floralijsten genoemd worden van de Kennemerduinen (Londo, 1967), van Schiermonnikoog (Anonymus, 1968 met aanvullingen) en van Rottum (Van der Maarel, 1970). In deze lijsten wordt vaak wel een aanduiding gegeven van de groeiplaats der planten in topografische en/of ecologische zin, maar aparte floralijsten per ecologisch homogeen gebied worden niet gegeven.

Figuur 4. Voorbeeld van een streeplijst, zoals gebruikt tijdens het 'Duinvalleien-onderzoek' (zie voor verklaring code figuur 5; nomenclatuur volgens Heukels & Van Ooststroom (1975)).

GEBIED: Vlieland Vak 6 (Kooisplek)

	Kolom 1	Kolom 2	Kolom 3	Kolom 4	Kolom 5
Waarnemer:	C. ten Haaf	C. ten Haaf	G. Th. de Roos	C. van Schaik	J.W. van Dieren
Datum:	13-7-'77	13-7-'77	1975 - 1976	1977	1960
Nadere aanduiding plaats/terreintype:	Vochtige delen + poeltjes	Groppel	Diverse plaatsen	Duinheide + water in duinheide	

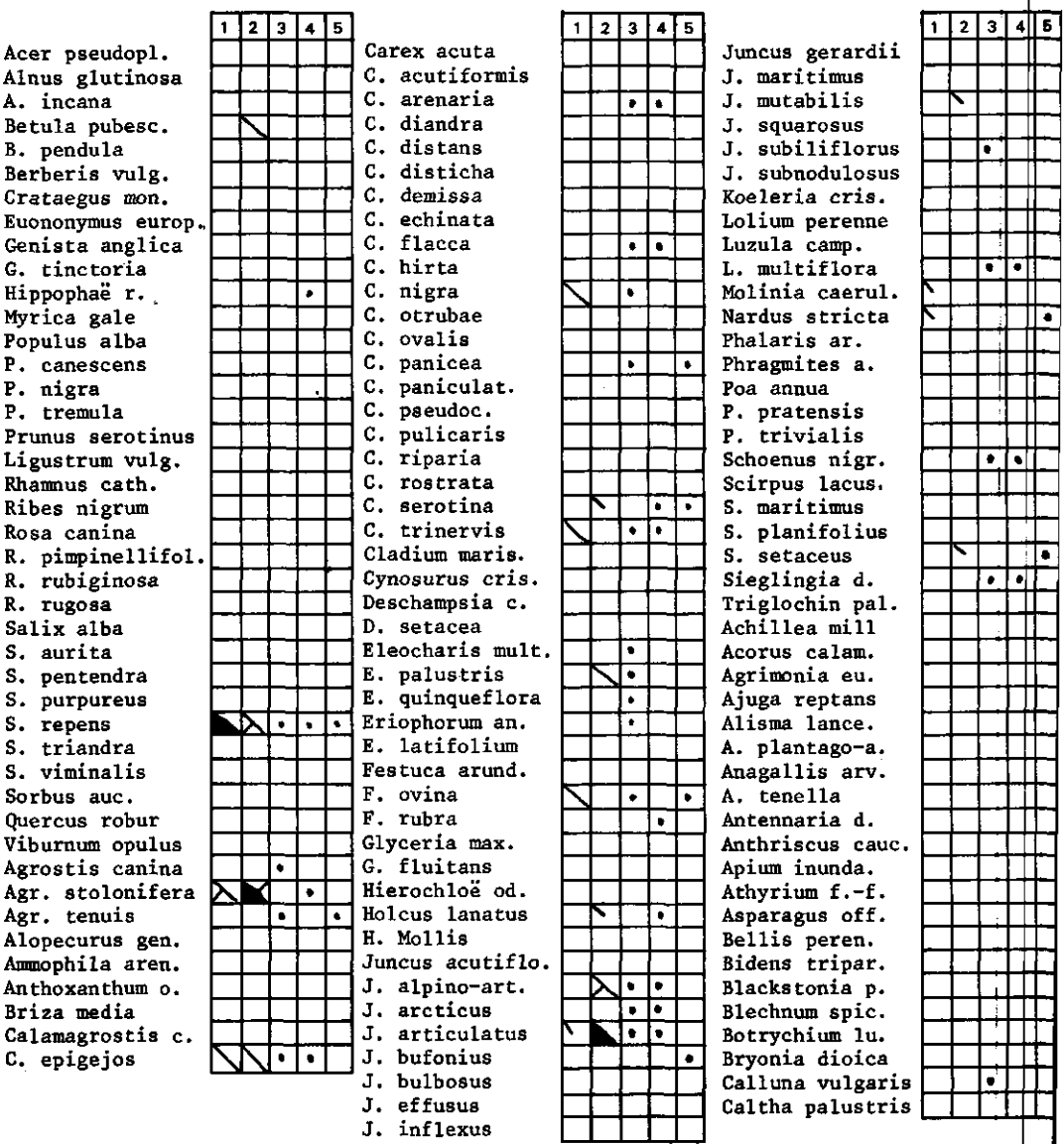
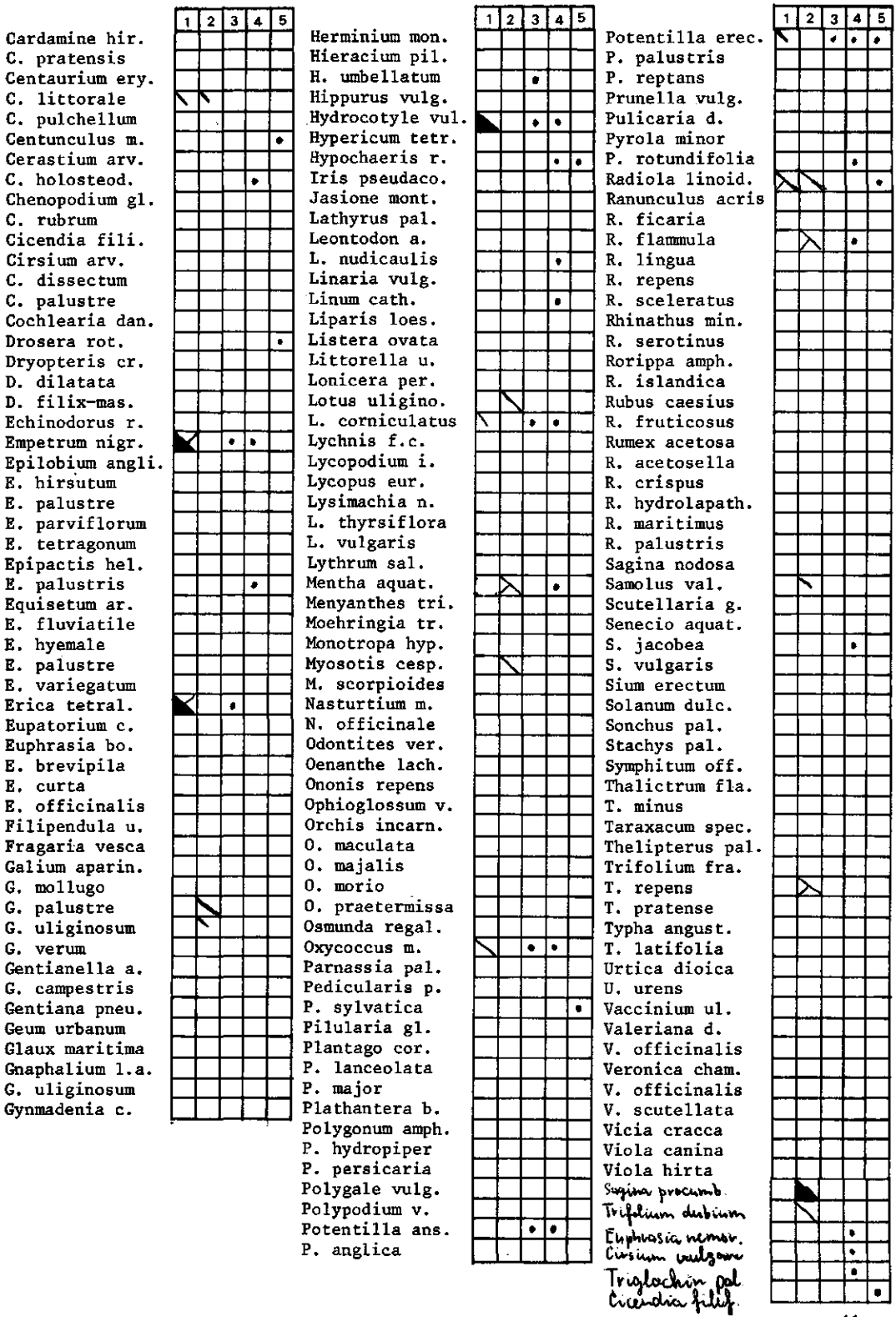


Figure 4. Check-list as used in the Dune Slack Project (for explanation of code see Figure 5; nomenclature after Heukels & van Ooststroom (1975).
Gebied = area; Waarnemer = observer; Datum = date; Nadere aanduiding plaats/terrein-type = indication of type of habitat.


1 2 3 4 5
Cardamine hir.
C. pratensis
Centaurium ery.
C. littorale
C. pulchellum
Centunculus m.
Cerastium arv.
C. holosteod.
Chenopodium gl.
C. rubrum
Cicendia fili.
Cirsium arv.
C. dissectum
C. palustre
Cochlearia dan.
Drosera rot.
Dryopteris cr.
D. dilatata
D. filix-mas.
Echinodorus r.
Empetrum nigr.
Epilobium angli.
E. hirsutum
E. palustre
E. parviflorum
E. tetragonum
Epipactis hel.
E. palustris
Equisetum ar.
E. fluviatile
E. hyemale
E. palustre
E. variegatum
Erica tetral.
Eupatorium c.
Euphrasia bo.
E. brevipila
E. curta
E. officinalis
Filipendula u.
Fragaria vesca
Galium aparin.
G. mollugo
G. palustre
G. uliginosum
G. verum
Gentianella a.
G. campestris
Gentiana pneu.
Geum urbanum
Glaux maritima
Gnaphalium l.a.
G. uliginosum
Gynmadenia c.
Herminium mon.
Hieracium pil.
H. umbellatum
Hippurus vulg.
Hydrocotyle vul.
Hypericum tetr.
Hypochaeris r.
Iris pseudaco.
Jasione mont.
Lathyrus pal.
Leontodon a.
L. nudicaulis
Linaria vulg.
Linum cath.
Liparis loes.
Listera ovata
Littorella u.
Lonicera per.
Lotus uligino.
L. corniculatus
Lychnis f.c.
Lycopodium i.
Lycopus eur.
Lysimachia n.
L. thyrsiflora
L. vulgaris
Lythrum sal.
Mentha aquat.
Menyanthes tri.
Moehringia tr.
Monotropa hyp.
Myosotis cesp.
M. scorpioides
Nasturtium m.
N. officinale
Odontites ver.
Oenanthe lach.
Ononis repens
Ophioglossum v.
Orchis incarn.
O. maculata
O. majalis
O. morio
O. praetermissa
Osmunda regal.
Oxycoccus m.
Parnassia pal.
Pedicularis p.
P. sylvatica
Pilularia gl.
Plantago cor.
P. lanceolata
P. major
Plathantera b.
Polygonum amph.
P. hydropiper
P. persicaria
Polygale vulg.
Polypodium v.
Potentilla ans.
P. anglica
Potentilla erec.
P. palustris
P. reptans
Prunella vulg.
Pulicaria d.
Pyrola minor
P. rotundifolia
Radiola linoid.
Ranunculus acris
R. ficaria
R. flammula
R. lingua
R. repens
R. sceleratus
Rhinathus min.
R. serotinus
Rorippa amph.
R. islandica
Rubus caesius
R. fruticosus
Rumex acetosa
R. acetosella
R. crispus
R. hydrolapath.
R. maritimus
R. palustris
Sagina nodosa
Samolus val.
Scutellaria g.
Senecio aquat.
S. jacobea
S. vulgaris
Sium erectum
Solanum dulc.
Sonchus pal.
Stachys pal.
Symphitum off.
Thalictrum fla.
T. minus
Taraxacum spec.
Thelipterus pal.
Trifolium fra.
T. repens
T. pratense
Typha angust.
T. latifolia
Urtica dioica
U. urens
Vaccinium ul.
Valeriana d.
V. officinalis
Veronica cham.
V. officinalis
V. scutellata
Vicia cracca
Viola canina
Viola hirta
Sagina procumb.
Trifolium dubium
Euphrasia nemor.
Cirsium vulgare
Triglochin pal
Cicendia filif.

3.2.2 *De floristische inventarisatie in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek'*

Teneinde een duidelijk beeld van de huidige flora van het gehele duingebied te verkrijgen, werd een inventarisatie uitgevoerd die zo goed mogelijk voldoet aan de bovengenoemde eisen van inventarisatie per ecologisch min of meer homogene eenheid (met een aanduiding van de talrijkheid der soorten) en van inventarisatie van het gehele gebied binnen één jaar, dan wel binnen een korte reeks jaren. Het was gezien de beperkte mankracht niet mogelijk om binnen korte tijd het gehele duingebied integraal te inventariseren. Daarom werd besloten de inventarisatie te beperken tot de vochtige en natte valleien met een natuurlijk grondwaterregiem en een natuurlijke grondwaterkwaliteit (zie voor een nadere definiëring van deze begrippen Bakker (1981)). De vochtige en natte valleien in de infiltratiegebieden tussen Zandvoort en Monster zijn dan ook, op een enkele uitzondering na, niet geïnventariseerd. Uit paragraaf 3.2.1 blijkt dat aan de flora van deze gebieden door anderen wel uitgebreid aandacht is besteed (o.a. Werkgroep Berkheide (ongepubliceerd) en Boerman et al. (1975)). Ook de vochtige en natte duinvalleien op Voorne zijn niet geïnventariseerd, aangezien van dit gebied reeds een vrij recente inventarisatie bestond die in belangrijke mate aan de eisen van het 'Duinvalleienonderzoek' voldeed. Een herhaling van deze, door het grote aantal vochtige valleien en het onoverzichtelijke karakter van het gebied zeer tijdrovende, inventarisatie was minder urgent, daar medewerkers van 'Weevers' Duin' voornemens zijn deze inventarisatie te herhalen[5]. Van de overige duingebieden, dat wil zeggen de duinen op de Waddeneilanden Rottumeroog, Schiermonnikoog, Ameland, Terschelling, Vlieland en Texel, de duinen tussen Den Helder en Zandvoort, de duinen tussen Monster en Hoek van Holland en de duinen op de Zuidhollandse en Zeeuwse eilanden met uitzondering van Voorne, werd in de jaren 1977 en 1978 een groot (en zoveel mogelijk representatief) deel van de vochtige en natte valleien geïnventariseerd. De selectie van de te inventariseren valleien geschiedde tijdens het aan de inventarisatie voorafgaande veldwerk ten behoeve van de vegetatiekartering.

Per vallei werden aan de hand van streeplijsten floralijsten samengesteld. De omgrenzing van de inventarisatie-eenheden geschiedde op basis van luchtfoto-analyse waarbij het reliëf van het terrein, gezien het relatief stabiele karakter, als voornaamste criterium werd gekozen (par. 4.3.6). In het algemeen zijn alleen die (delen van) valleien geïnventariseerd waarin lage valleivegetaties van vochtige bodem overheersen. In enkele gevallen zijn ook floralijsten opgesteld van vochtige struwelen en bossen. Als binnen één vallei inventarisaties werden verricht van zowel lage valleivegetaties als struwelen en/of bossen, werd gebruik gemaakt van de verschillende kolommen die op een streeplijst voorkomen (fig. 4). De inventarisaties van één vallei zijn dus in het algemeen op één streeplijst weergegeven.

5. De hernieuwde inventarisatie van Voorne, grotendeels volgens dezelfde gebiedseenheden als in 1961-1962, is gestart in 1979 en zal in 1981 worden afgerond (mond. med. D. v.d. Laan).

Per deelgebied (het duingebied werd in het kader van de inventarisatie en de vegetatiekartering vanuit praktische overwegingen opgedeeld in 17 deelgebieden, waarbij zoveel mogelijk 'natuurlijke' grenzen werden aangehouden) is op een kaartje aangegeven welke valleien zijn geïnventariseerd (fig. 6).

Teneinde een beeld te kunnen geven van de talrijkheid der soorten binnen een inventarisatie-eenheid is de bedekking/abundantie van de voorkomende soorten geschat op basis van de schaal van Tansley (1946) en door middel van een code in de inventarisatielijsten weergegeven (fig. 5).

Op de streeplijsten zijn in veel gevallen ook oude inventarisatiegegevens opgenomen (steeds in een aparte kolom, met bronvermelding). Op deze wijze kunnen de veranderingen in de floristische samenstelling op eenvoudige wijze worden afgelezen. In Bakker et al. (1979a) worden de veranderingen per deelgebied en de mogelijke oorzaken van die veranderingen besproken. In paragraaf 4.2 wordt kort op deze veranderingen van de flora ingegaan. In totaal zijn er van de 17 deelgebieden circa 420 streeplijsten vervaardigd. Deze lijsten zijn te bevragen bij het SCMO-TNO, postbus 186, 2600 AD Delft en liggen ter inzage bij het Rijksinstituut voor Natuurbeheer te Leersum.

Figuur 5. Code voor de bedekking van plantensoorten op de inventarisatielijsten van het 'Duinvalleienonderzoek', gebaseerd op de schaal van Tansley (1946) (aangepast).

Code	Schaal van Tansley (Tansley scale)	Omschrijving
■	d=dominant	In betreffende vegetatie (of etage) meer bedekkend dan alle andere soorten te zamen.
◪	c=codominant	Idem voor klein groep soorten gezamenlijk.
◪	a=abundant	Minder maar toch relatief veel bedekkend of zeer talrijk.
▨	f=frequent	Relatief weinig bedekkend, maar vrij talrijk.
▨	o=occasional/sparse	Weinig bedekkend, weinig talrijk.
▨	r=rare	Zeldzaam (enkele exemplaren).
?	: Het voorkomen van de soort is niet met zekerheid vastgesteld (presence of species uncertain).	
•	: De soort komt in het gebied voor, maar over de bedekking is niets bekend (cover of species unknown).	

Figure 5. Code for the description of the cover of plant species as used in the check-lists of the Dune Slack Project, based on the scale of Tansley (1946) (adapted).

Figuur 6. Voorbeeld van een kaartje waarop terreinen zijn aangegeven waarvan in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' de vaatplanten zijn geïnventariseerd. De nummers op de kaart corresponderen met streeplijsten (fig. 4).
pl 45 = kilometerpaal 45.

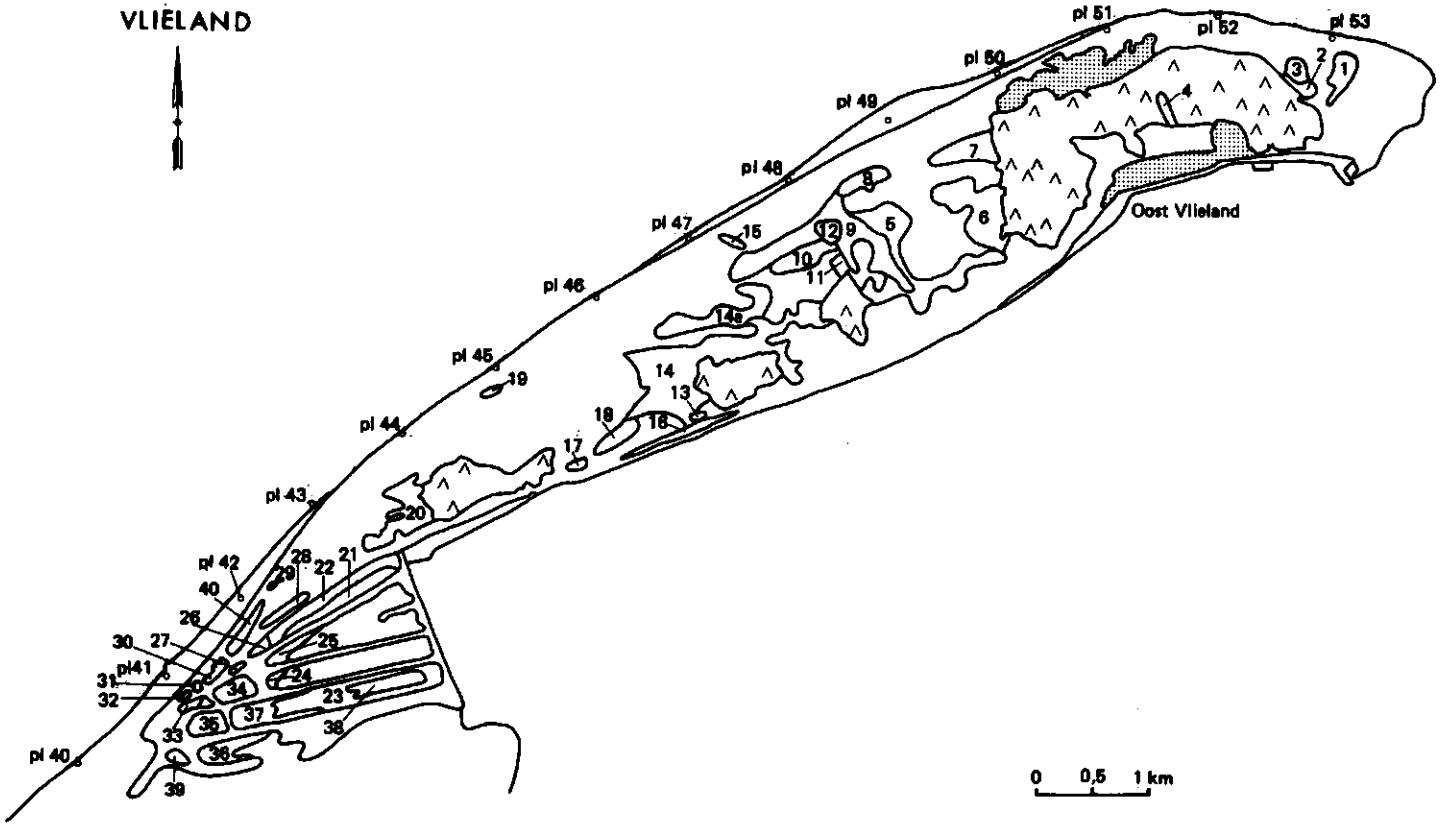


Figure 6. Example of a map showing areas checked for vascular plants during the Dune Slack Project. Numbers on the map correspond with those in check-lists (figure 4). pl 45 = kilometer post 45.

3.3 CLASSIFICATIE EN KARTERING VAN VEGETATIES

3.3.1 Algemeen

Het karakteriseren van de plantengroei der duinen door middel van een vegetatieclassificatie en een vegetatiekartering behoorde tot de belangrijkste taken van het vegetatiekundig onderdeel van het 'Duinvalleienonderzoek'. In een vroeg stadium van het onderzoek werd om praktische redenen besloten vegetatiekaarten te vervaardigen op schaal 1:25 000 met behulp van zwart-wit luchtfoto's (par. 1.3). Ook werd reeds in een vroeg stadium besloten de legenda van de vegetatiekaarten te baseren op een op zichzelf staande vegetatieclassificatie. Door deze werkwijze (die in par. 3.3.3.1 nader wordt gemotiveerd) werden de aan de vegetatie-classificatie te stellen eisen ondergeschikt gemaakt aan de eisen waaraan de vegetatiekaarten (1:25 000) dienden te voldoen. In paragraaf 3.1 is in algemene bewoordingen aangegeven welke eisen aan de vegetatiekaarten werden gesteld. In meer operationele termen kunnen deze eisen als volgt worden geformuleerd.

De vegetatiekartering diende te resulteren in vegetatiekaarten die:

- een beeld geven van de samenstelling van de vegetatie van het gehele Nederlandse duingebied, met het accent op de vegetatie der valleien
- een indicatie geven van patronen en processen van enkele in het kader van het onderzoek van belang geacht milieufactoren
- geschikt zijn om een schakel te vormen in een reeks periodieke karteringen, teneinde in de toekomst de vegetatieontwikkeling nader te kunnen beoordelen en een duidelijke indicatie te kunnen verkrijgen van (mede onder invloed van de mens optredende) veranderingen in patroon en proces van de van belang geacht milieufactoren.

Teneinde aan de eerste eis te voldoen is veldwerk verricht in vrijwel het gehele Nederlandse duingebied (par. 1.2.2).

De tweede eis maakte het noodzakelijk een legenda te kiezen met eenheden die een duidelijk correlatie vertonen met de van belang geachte milieufactoren. Aangezien gekozen is voor een legenda gebaseerd op een op zichzelf staande vegetatieclassificatie (voortaan aangeduid als 'Basisclassificatie'), gold deze voorwaarde in eerste instantie de eenheden uit deze 'Basisclassificatie'.

De derde eis had belangrijke consequenties voor de gedetailleerdheid van de legenda, de nauwkeurigheid van de luchtfoto-analyse en het veldwerk en voor de cartografische weergave van de aan de luchtfoto's en het veldwerk ontleende gegevens.

In de nu volgende paragrafen zal allereerst worden ingegaan op de wijze waarop de Basisclassificatie tot stand is gekomen. Aangezien er in het verleden reeds een groot aantal classificaties zijn verricht van de vegetatie van delen van het Nederlandse duingebied en er binnen het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' onvoldoende tijd beschikbaar was voor het verrichten van uitgebreid plantensociologisch onderzoek gestoeld op eigen veldwaarnemingen, werd besloten zoveel mogelijk aan te sluiten bij bestaande classificaties.

Na de paragrafen die gewijd zijn aan de 'Basisclassificatie' volgen enkele paragrafen waarin wordt aangegeven op welke wijze, uitgaande van de 'Basisclassificatie', de kaartlegenda is samengesteld en de kartering is uitgevoerd. Ook bij het kiezen van een werkopzet voor de vegetatiekartering is er aanvankelijk naar gestreefd zo veel mogelijk gebruik te maken van bestaande kaarten, hoewel het reeds van te voren duidelijk was dat slechts van kleine delen van het Nederlandse duingebied recente vegetatiekaarten voorhanden waren.

Tot nu toe is steeds gesproken over 'de' vegetatiekartering, 'de' kaartlegenda en 'de' vegetatiekaarten (1:25 000). Dit suggereert dat er alleen vegetatiekaarten op schaal 1:25 000 zouden zijn vervaardigd. Hoewel dit aanvankelijk inderdaad de bedoeling was, werd in een gevorderd stadium van het onderzoek besloten ook een overzichtskaart van het hele Nederlandse duingebied op schaal 1:100 000 te vervaardigen. Het werd namelijk duidelijk dat de kaarten (1:25 000) weliswaar in belangrijke mate aan de gestelde eisen voldeden, maar dat door hun formaat en hun gecompliceerde legenda het verkrijgen van een totaaloverzicht van de meest relevante informatie werd bemoeilijkt. De overzichtskaart, die ter onderscheiding van de geomorfologische en de hydrologische facetkaart, vegetatiekundige facetkaart genoemd is, werd dus vooral vervaardigd met het doel de informatie op de vegetatiekaarten (1:25 000) in een overzichtelijke en vereenvoudigde vorm te presenteren. Een bespreking van de opzet en de inhoud van de vegetatiekundige facetkaart staat in paragraaf 3.3.3.3.1. en 3.3.3.3.2. De informatie die tijdens de vegetatiekartering werd verzameld, is ook verwerkt in de landschapsecologische kaart. Voor een bespreking van de wijze waarop dit is gebeurd en voor een toelichting op het vegetatiekundig onderdeel van de legenda der landschapsecologische kaart wordt verwezen naar Bakker et al. (1981).

3.3.2. Classificatie van vegetaties

3.3.2.1 Algemeen

Vegetatieclassificaties kunnen gebaseerd worden op diverse vegetatiekenmerken, zoals structuur, fysiognomie, dominante soorten of totale soortensamenstelling.

Met name lagere eenheden uit vegetatieclassificaties die in de eerste plaats zijn gebaseerd op de totale soortensamenstelling van de vegetatie bezitten vaak een typerende synecologie en daarmee een zekere indicatiewaarde voor bepaalde milieufactoren. Voor eenheden uit classificaties die uitsluitend zijn gebaseerd op structuur, fysiognomie of dominante soorten geldt dit in veel mindere mate. De indicatiewaarde van nauw omschreven lagere eenheden uit eerstgenoemde categorie classificaties is veelal groter dan die van de afzonderlijke plantesoorten waaruit de eenheden zijn samengesteld. De indicatiewaarden van deze eenheden zijn in zekere zin compilaties van de indicatiewaarden van de afzonderlijke plantesoorten (Niemann, 1973).

Verreweg de meest gangbare methode voor het onderscheiden van vegetatietypen op basis van de totale soortensamenstelling van de vegetatie is die van Braun-Blanquet[6].

Als men vegetatiepologiën welke uitsluitend zijn opgesteld om te dienen als kaartlegenda buiten beschouwing laat, dan hebben sinds 1930 vrijwel alle onderzoekers bij het onderscheiden van vegetatietypen in het kader van vegetatieclassificaties van (delen van) het Nederlandse duingebied de methode van Braun-Blanquet gebruikt (eventueel in aangepaste vorm). Vanwege de wijdverbreide toepassing en de grote praktische bruikbaarheid wordt hier alleen op deze methode en haar toepassingsmogelijkheden ingegaan. Andere classificatiemethoden (waarvan o.a. door Whittaker (1973) en Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) overzichten zijn gegeven) blijven hier vanwege hun veelal geringe toepasbaarheid (voor het hier gesteld doel) en vanwege het feit dat zij in het duingebied weinig of niet zijn toegepast, buiten beschouwing.

3.3.2.2 Bestaande classificaties van de vegetatie van het Nederlandse duingebied

Een der oudste vegetatieclassificaties van duinvegetaties volgens de methode Braun-Blanquet is in 1936 gepubliceerd (Braun-Blanquet & De Leeuw, 1936). Deze classificatie had betrekking op onder andere het duingebied van Ameland. Andere vegetatieclassificaties zijn die van de duin- en wadgebieden van Terschelling, Vlieland en Texel (Westhoff, 1947) van de Verbande Pan in de duinen bij Bergen (Westhoff & Hoffmann, 1951), de duinen op de Zuidpunt van Texel (Schroevers, 1951; Den Hartog, 1951), de duinen tussen Scheveningen en Wassenaar (Boerboom, 1960), de duinen op Goeree (Westhoff et al., 1961) en de Westduinen op Goeree (Blom & Willems, 1971).

Voorts zijn er typologieën gepubliceerd van de in Nederland voorkomende struwelen en bossen (Doing, 1962) en van de heidevegetaties (De Smidt, 1975), waarin aan de struwelen, bossen en heidevegetaties van het duingebied veel aandacht is geschonken.

Tenslotte zijn er samenvattende overzichten gepubliceerd van alle in Nederland voorkomende plantengemeenschappen (waaronder dus ook de in het duingebied voorkomende gemeenschappen). Van deze overzichten is het door Westhoff & Den Held (1969) opgestelde overzicht het meest recente en (mede daardoor) meest belangrijke.

Kenmerkend voor de tot nu toe genoemde studies is dat de auteurs zich niet alleen beperkt hebben tot het onderscheiden van vegetatietypen volgens de methode van Braun-Blanquet, maar dat zij tevens voorstellen hebben gedaan voor het rangschikken van de onderscheiden 'lokale' typen in het 'officiële' hiërarchische systeem van syntaxa van de school van Braun-Blanquet.

Er zijn in het duingebied echter ook veel classificaties uitgevoerd waarbij de auteurs zich beperkten tot het onderscheiden van lokale typen volgens (in grote lijnen) de methode van Braun-Blanquet. Hoewel in deze studies de relatie tussen de onderscheiden lokale typen en de 'officiële' typen uit het systeem van Braun-Blanquet

6. Voor een bespreking van deze methode wordt verwezen naar Westhoff & Van den Maarel (1973). De onderzoekers die volgens deze methode werken worden door mij gerekend tot: 'de school van Braun-Blanquet' en de typologie wordt door mij aangeduid als: 'het systeem van Braun-Blanquet'.

wel vaak aan de orde komt, worden voorstellen voor veranderingen of aanvullingen van dit systeem meestal achterwege gelaten. Dergelijke studies zijn veelal niet zozeer syntaxonomisch, maar synecologisch of geografisch gericht. Soms speelt het verbeteren van classificatiemethoden een belangrijke rol. Voorbeelden zijn een classificatie van duinvegetaties op Voorne (Van der Maarel & Westhoff, 1964), welke vooral werd ontworpen om te dienen als basis voor een kaartlegenda, en een classificatie van duinstruwelen in het Deltagebied (Sloet van Oldruitenborgh, 1976). Ook in een groot aantal studentenrapporten zijn classificaties opgenomen die tot deze categorie gerekend kunnen worden.

Naast de tot nu toe besproken, min of meer traditionele classificaties nemen de vegetatieclassificaties die door Doing in het kader van zijn landschapsoecologisch onderzoek van het Nederlandse duingebied zijn verricht een bijzondere plaats in. In deze studies, die zich aanvankelijk vooral beperkten tot de vastelandsduinen van Noord- en Zuid-Holland, maar zich nadien hebben uitgebreid tot het gehele Nederlandse duingebied, dienen de vegetatieclassificaties vooral als basis voor de legenda van landschapskaarten. Dit heeft in belangrijke mate een stempel gedrukt op zijn methode van classificatie en op de opgestelde typologie. Door de noodzaak om bij de kartering van de vegetatie van een bepaald gebied over een typologie te beschikken waarin alle in dat gebied voorkomende vegetatietypen ondergebracht kunnen worden en de noodzaak de in het veld in een kleinschalig mozaïek door elkaar voorkomende vegetatietypen op een logische en zinvolle wijze tot complexen te verenigen, werd Doing sterk geconfronteerd met de beperkingen van de methode en het systeem van Braun-Blanquet. Hij constateerde onder andere een zekere starheid van de classificatiemethode, omdat deze vrij eenzijdig gericht was op floristische aspecten. Hij concludeerde tevens dat het systeem van Braun-Blanquet voor het duingebied onvolledig was en wees op het sterk abstracte karakter van de hogere eenheden uit dit systeem (zie voor deze en andere punten van kritiek o.a. Doing, 1962, 1966).

Aanvankelijk streefde Doing ernaar om via voorstellen tot wijziging van de classificatiemethoden en veranderingen en aanvullingen van de vegetatietypologie (die overigens weinig navolging vonden) de methode van Braun-Blanquet flexibeler te maken en te komen tot een typologie die beter aan het door hem beoogde doel voldeed (zie o.a. Doing, 1966). In latere publikaties (Doing, 1974; 1979) speelt het classificeren van vegetaties nog slechts op de achtergrond een rol en wel bij het formeren van een typologie van ecosystemen. Deze ecosystemen, welke gingen dienen als basis voor de legenda van de landschapskaarten en daarmee de plaats innamen van vegetatietypen en de sociologische soortengroepen uit de eerdere publikaties, zijn uitgebreid beschreven op basis van floristische, vegetatiekundige en ecologische kenmerken.

Hoewel deze ecosysteemtypologie qua opzet sterk verschilt van het systeem van Braun-Blanquet, vertoont het een sterke relatie met en is zelfs direct afgeleid uit het systeem van Braun-Blanquet. Doing (1974) merkt hierover op: 'Dit gedeelte van de tekst [de beschrijving van oecosysteemtypen] is voortgekomen uit een bewerking van het systeem der vegetatie-eenheden (voornamelijk dat volgens Westhoff & Den Held

(1969)). Hierbij werden in de eerste plaats vegetatie-eenheden op het niveau van verbond of onderverbond getransformeerd in oecosysteemtypen'.

De beschrijving van de structuur en de kenmerkende soorten van de vegetatie der ecosystemen uit de ecosysteemtypologie kan men beschouwen als een vegetatieclassificatie. Deze wijkt vooral af van het gebruikelijke classificatiesysteem van Braun-Blanquet, doordat de synecologie (in de vorm van de overige punten uit de ecosysteembeschrijvingen) uitgebreider en meer systematisch is vastgelegd en (wat wezenlijker is) doordat bij het splitsen en samenvoegen van (basis-)eenheden uit het systeem van Braun-Blanquet niet alleen soortensamenstelling en structuur van de vegetatie, maar ook kenmerken van het abiotisch milieu als criteria zijn gehanteerd. Het is illustratief dat Doing (1979) over het formeren van ecosysteemtypen op basis van de vegetatie-eenheden uit het systeem van Braun-Blanquet opmerkt dat hierbij: '...floristische verschillen niet zo sterk de doorslag geven als bij een indeling volgens Braun-Blanquet. Als er bijvoorbeeld bij betrekkelijk geringe floristische verschillen bodemverschillen optreden die van essentiële betekenis geacht worden, dan geven de laatste de doorslag'.

3.3.2.3 Bruikbaarheid en beperkingen van bestaande classificaties volgens de methode van Braun-Blanquet

Een belangrijk criterium voor het toetsen van de bruikbaarheid van bestaande classificaties gold de indicatiewaarde van de in de classificaties onderscheiden vegetatietypen (par. 3.3.1). Met name de indicatiewaarde ten aanzien van de waterhuishouding, de bodemgesteldheid en (in mindere mate) de voedingsstoffenhuishouding werden van belang geacht. Een tweede criterium was de volledigheid van de classificatie. Aangezien in het 'Duinvalleienonderzoek' het gehele Nederlandse duingebied diende te worden gekarteerd, was het noodzakelijk te beschikken over een basisclassificatie waarin alle in het duingebied voorkomende vegetatietypen konden worden ondergebracht. Daarbij lag vooral het accent op de algemeen voorkomende typen van de valleien. Tenslotte diende de classificatie zodanig van aard te zijn dat de eenheden op basis van floristische en vegetatiekundige kenmerken op eenvoudige wijze in het veld herkend konden worden.

Bij toetsing aan deze criteria bleek geen der bestaande typologieën zonder meer bruikbaar als 'Basisclassificatie'. Verschillende classificaties voldeden echter in belangrijke mate aan de gestelde voorwaarden. Dit gold met name voor de indeling in Plantengemeenschappen van Westhoff & Den Held (1969) en voor de vegetatietypologie die uit de ecosysteemtypologie van Doing (1974) kan worden afgeleid.

3.3.2.4 De vegetatieclassificatie ten behoeve van het 'Duinvalleienonderzoek' (de 'Basisclassificatie')

Hoofdzakelijk op grond van de indeling van Westhoff & den Held (1969) is een vegetatieclassificatie opgesteld voor het Nederlandse duingebied welke zoveel mogelijk voldoet aan de criteria uit paragraaf 3.3.2.3.

Gezien de aard en de doelstellingen van het onderzoek zijn in deze classificatie slechts weinig eenheden onderscheiden binnen de vegetaties van de droge duinen[7], het merendeel der vegetatietypen heeft betrekking op de vegetatie van de vochtige duinterreinen.

Bij het opstellen van de classificatie is er naar gestreefd eenheden te vormen die herkenbaar zijn op grond van vegetatiekenmerken (soortensamenstelling, structuur en fysiognomie) en een duidelijke correlatie vertonen met de milieufactoren die in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' van belang geacht werden.

In veel gevallen moest de indeling van Westhoff & Den Held vereenvoudigd worden. Hiertoe werden basiseenheden (associaties) die vooral in floristisch opzicht van elkaar verschillen, maar die qua structuur, fysiognomie en synecologie weinig relevante verschillen vertonen, samengevoegd[8]. Hierdoor ontstaan vegetatie-eenheden van een hoger hiërarchisch niveau die ten aanzien van relevant geachte milieufactoren een indicatiewaarde bezitten, overeenkomend met die van de basiseenheden waaruit ze zijn samengesteld.

Het voordeel van de bovenbeschreven wijze van vereenvoudiging is enerzijds dat er weinig informatieverlies optreedt, terwijl anderzijds de nieuw gevormde eenheden op luchtfoto's goed herkenbaar zijn (althans beter dan de basiseenheden). Op het nut van het hanteren van verschillende criteria ('guiding principles') op verschillende hiërarchische niveaus in een classificatie is gewezen door Zonneveld (1972).

Naast het aanbrengen van vereenvoudigingen in de indeling van Westhoff & Den Held, was het voor het verkrijgen van een geschikte classificatie in verschillende gevallen noodzakelijk die indeling te detailleren. Dit betrof vooral de typologie van valleivegetaties. Voor deze nadere detaillering werd teruggegrepen op verschillende

7. Aan de vegetatie van de droge duinen is enige aandacht besteed, omdat de vegetatiekaart mede de basis was voor de landschapsecologische kaart. Voor het samenstellen van laatstgenoemde kaart moest ook voor de droge duingebieden gebruik gemaakt worden van de indicatiewaarde der vegetatie, onder andere met betrekking tot het kalkgehalte van de bodem. In Bakker et al. (1981) wordt nader uiteengezet waarom het duingebied integraal is bestudeerd en als zodanig op de landschapsecologische kaart is weergegeven.

8. Deze samenvoeging is dus verschillend van de samenvoeging van associaties tot eenheden van een hogere orde volgens de methode van Braun-Blanquet, hoewel er in sommige gevallen wel sterke overeenkomsten bestaan tussen de verbonden uit het systeem van Braun-Blanquet en de op bovenbeschreven wijze geformeerde eenheden. Ook met Assoziationskomplexe, Gesellschaftskomplexe, Sigma-associaties etcetera houden de eenheden geen direct verband (zie o.a. Tüxen, 1978; Seibert, 1974).

meer lokale classificaties welke deels in paragraaf 3.3.2.2 aan de orde zijn geweest. Daar waar bestaande typologieën geen steun boden werd teruggegrepen op eigen veldervaring.

Een belangrijke steun bij het opstellen van de classificatie vormde de ecosysteemtypologie van Doing (1974). Niet alleen werd de gevolgde werkwijze mede geïnspireerd door die welke Doing bij het opstellen van zijn ecosysteemtypologie volgde (par. 3.3.2.2), ook aan de typologie zelf werd veel informtie ontleend. Verschillende vegetatietypen die uit de ecosysteemtypologie van Doing kunnen worden afgeleid bleken zonder meer te passen in de classificatie.

De 'Basisclassificatie' omvatte in eerste instantie circa 30 eenheden. Deze eenheden werden op basis van structurele en fysiognomische kenmerken gerangschikt in tien hoofdgroepen, die als formaties zouden kunnen worden aangeduid (Westhoff & Den Held, 1969). Deze hoofdgroepen bleken bijzonder goed herkenbaar op de zwartwit luchtfoto's die in het 'Duinvalleienonderzoek' werden gebruikt (beter nog dan de afzonderlijke vegetatietypen waaruit zij zijn samengesteld). Bovendien waren de hoofdgroepen goed bruikbaar voor vegetatiebeschrijvingen en als hoofdindeling voor de legenda van de vegetatiekundige facetkaart.

Het opstellen van de 'Basisclassificatie' vond plaats na voorbereidend veldwerk op Voorne en Texel, maar voor het karteringswerk ten behoeve van de vegetatiekaarten. Tijdens dit karteringswerk werd intensief gebruik gemaakt van de vooraf opgestelde classificatie. Zoals bij het werken met een vooraf samengestelde classificatie verwacht mag worden, bleek dat niet alle in het veld aangetroffen vegetaties op een bevredigende wijze geclassificeerd konden worden. Daarom werd besloten tijdens het karteringswerk de mogelijkheid open te houden nieuwe typen aan de 'Basisclassificatie' toe te voegen. Aangezien het in de meeste gevallen niet mogelijk was de nieuwe typen uitgebreid te beschrijven (daarvoor zou naast hernieuwd literatuuronderzoek in veel gevallen uitgebreid vegetatiekundig en synecologisch onderzoek noodzakelijk zijn geweest, waartoe de tijd ontbrak) werd besloten om nieuwe typen die kenmerken vertoonden van twee of meer bestaande typen op te nemen als overgangstypen. Vegetatietypen die de kenmerken van een in de classificatie onderscheiden eenheid bezaten, maar die afwijkende dominantieverhoudingen vertoonden (veelal door het domineren van één soort) werden opgenomen als ondertypen. Uiteindelijk werden binnen de tien hoofdgroepen 36 typen, 11 ondertypen en 7 overgangstypen onderscheiden. Alle onderscheiden vegetatie-eenheden, zowel de eigenlijke vegetatietypen als de ondertypen en de overgangstypen zijn in figuur 7 samengebracht. In deze figuur zijn de typen in horizontale richting gerangschikt naar hun relatie tot het grondwaterregiem. In verticale richting zijn de hoofdgroepen (formaties) in grote lijnen gerangschikt naar toenemende complexiteit (met name ten aanzien van hun verticale gelaagdheid). Dit komt min of meer overeen met een rangschikking naar toenemende ouderdom van de successiestadia waartoe de groepen gerekend kunnen worden.

Een uitgebreide beschrijving van alle in figuur 7 opgenomen vegetatietypen staat in Bakker et al. (1979a). Enkele voorbeelden hiervan zijn opgenomen in bijlage 1.

Figuur 7. De vegetatietypen van de 'Basisclassificatie' in formaties en in groepen met overeenkomstige grondwaterregiems.

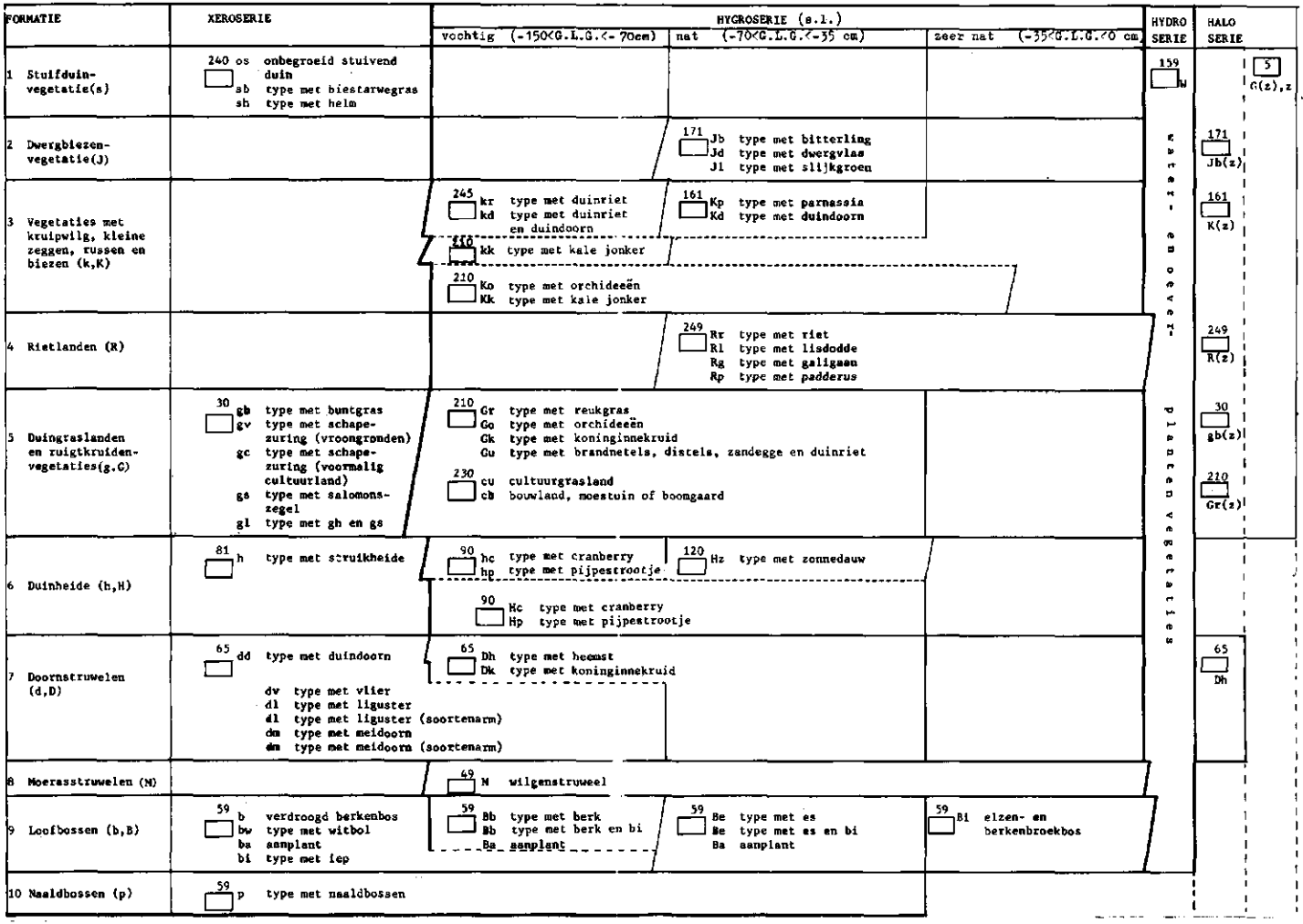


Figure 7. Vegetation types of the base classification arranged in formations and in groups with similar hydrology.

Net als in de 'Basisclassificatie' worden in deze bijlage van ieder vegetatietype de volgende punten besproken:

1 Vegetatiekenmerken
   a) soortensamenstelling
   b) corresponderende vegetatie-eenheden uit bestaande classificaties
2 Synecologie
   a) waterhuishouding, microklimaat
   b) bodem - kalkgehalte, voedselrijkdom
            - profielontwikkeling, humusgehalte
3 Beheer, directe menselijke beïnvloeding
4 Voorkomen
   a) algemene standplaatsbeschrijving
   b) ruimtelijke verbreiding, vermoedelijke verandering in ruimtelijke verbreiding sinds 1850
5 Wijze van karteren (incidenteel)

De benodigde informatie ten aanzien van de punten 1a, 2a, 2b en 4a is voor een belangrijk deel ontleend aan Westhoff & Den Held (1969) en aan Doing (1974). Soms is op basis van eigen inzichten en veldervaringen aanvullende informatie verschaft, bijvoorbeeld ten aanzien van de punten 2a en 4a. Wat betreft punt 1a moet nog worden opgemerkt dat op grond van inzichten van het 'Duinvalleienonderzoeksteam' de voor de verschillende typen kenmerkende soorten zijn onderstreept. Het betreft hier zowel 'kensoorten' als differentiërende soorten welke tezamen de voor het type karakteristieke soortencombinatie vormen. De beschrijvingen onder punt 4b zijn geheel op eigen inzichten gebaseerd.

Bij het bespreken van de overgangstypen en de ondertypen is in grote lijnen dezelfde indeling aangehouden als bij de typen zelf, hoewel uit de aard der zaak de punten niet even gedetailleerd toegelicht konden worden.

De 'Basisclassificatie' heeft een ander karakter dan de gebruikelijke classificaties volgens het systeem van Braun-Blanquet en dient voornamelijk het gestelde doel, namelijk het verschaffen van een basis voor de legenda van de vegetatiekaarten. Met het opstellen van de 'Basisclassificatie' werd niet gepretendeerd een bijdrage te leveren tot de syntaxonomie van duinvegetaties. Daarom zijn aan de vegetatietypen Nederlandse namen gegeven die geen verband houden met de nomenclatuur van eenheden uit bestaande classificaties. De classificatie vormt een duidelijk voorbeeld van de wijze waarop bestaande syntaxonomische en synecologische kennis van de vegetatie van een bepaald gebied op een zinvolle wijze kan worden toegepast in een op de praktijk gericht landschapsecologisch onderzoek.

3.3.3 Kartering van vegetaties

3.3.3.1 Algemeen

In de voorgaande paragrafen is aandacht besteed aan vegetatieclassificaties van duinvegetaties in het algemeen en aan de 'Basisclassificatie' in het bijzonder. Reeds in par. 1.3 is gesteld dat de legenda's van de vegetatiekaarten op de 'Basisclassificatie' diende te zijn gebaseerd. Om de achtergrond van deze werkwijze duidelijk te maken, worden hier enige algemene aspecten van vegetatiekaarten belicht.

Vegetatiekaarten, dat wil zeggen kaarten die een karakterisering geven van de vegetatie van een bepaald gebied, vormen altijd een abstractie van de werkelijkheid. Dit geldt in extreme mate voor kaarten van de potentieel natuurlijke vegetatie en in iets mindere mate voor kaarten die een beeld geven van de actuele vegetatie. Het abstraheren van de werkelijkheid ten behoeve van een cartografische weergave vormt in methodologisch opzicht het hoofdprobleem bij vegetatiekarteringen.

Bij het 'Duinvalleienonderzoek' hebben de karteringen betrekking op de actuele vegetatie. De noodzaak om de werkelijkheid te abstraheren wordt bij dergelijke karteringen groter, naarmate het gebied dat men op één kaartblad wil weergeven groter is, ofwel naarmate de kaartschaal kleiner is.

Een belangrijk gevaar van het vereenvoudigen van de werkelijkheid in verband met de kaartschaal is dat kleine elementen (vegetaties op paadjes, in greppels etc.) verwaarloosd worden (Doing, 1979; Seibert, 1974). Voorts gaat door een sterke vereenvoudiging van de werkelijkheid veel informatie over het vegetatiepatroon verloren. Dit laatste is vrijwel onvermijdelijk. In het duingebied kunnen bij een schaal van 1:25 000 (een schaal die voor de duinen reeds als relatief klein moet worden beschouwd) in het algemeen slechts complexen van aan elkaar grenzende vegetatietypen worden gekarteerd (Doing, 1979; Van der Maarel & Westhoff, 1964; Londo, 1971). Het verwaarlozen van kleine elementen bij een kartering op kleine schaal is tot op zekere hoogte wel te voorkomen, namelijk door de legenda van de vegetatiekaarten te baseren op een van de kaartschaal onafhankelijke classificatie. De achtergrond ervan is dat in een van de kaartschaal onafhankelijke (basis-)classificatie alle in een gebied voorkomende vegetatietypen kunnen worden opgenomen, ook al betreft het typen die nergens in een karteerbare oppervlakte aanwezig zijn. Heeft men bijvoorbeeld op basis van luchtfoto-analyse een voorlopige vegetatiekaart vervaardigd, dan kan na een terreinbezoek genoteerd worden welke vegetatietypen in dat kaartvlak voorkomen. De legenda van zo'n kaart kent geen enkele hiërarchie, elk kaartvlakje kent zijn eigen karakteristieke combinatie van vegetatietypen. Uiteraard is het wel mogelijk een hiërarchie in deze 'legenda' aan te brengen, maar op de veldwerkkaarten en in de veldnotities blijft alle informatie bewaard (Leys, 1978).

Op het belang van het hanteren van een vegetatieclassificatie die onafhankelijk is van de kaartschaal, teneinde te voorkomen dat tijdens het veldwerk kleine elementen worden verwaarloosd, is gewezen door Beguin et al. (1977). Meer in het algemeen

heeft Zonneveld (1974) de aandacht gevestigd op het belangrijke verschil tussen basisclassificatie ('pure or general classification') en kaartlegenda ('chorological classification'). Alvorens over te gaan tot een nadere uiteenzetting over de uiteindelijk gekozen karteringsmethode en kaartlegenda, nu eerst een overzicht van de belangrijkste vegetatiekaarten welke tot op heden van het duingebied zijn vervaardigd. Dit om aan te geven in hoeverre bij de vegetatiekartering in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' van bestaande kaarten gebruik kon worden gemaakt.

3.3.3.2 Vegetatiekarteringen in het Nederlandse duingebied

Blijkens een recent overzicht van Nederlandse vegetatiekaarten (Nijland, 1974) zijn er van het Nederlandse duingebied 59 vegetatiekaarten vervaardigd (excl. landschaps (ecologische) en soortenkarteringen). Het merendeel van deze kaarten (34) is uitgevoerd op schaal 1:100 tot 1:2500 en heeft betrekking op gebiedjes die in grootte variëren van minder dan een hectare tot enige tientallen hectaren. Voorts worden er 22 kaarten vermeld die betrekking hebben op een wat groter gebied (enige tientallen tot enige honderden hectaren). Deze kaarten zijn uitgevoerd op een schaal variërend van 1:2500 tot 1:10 000. Er worden drie kaarten vermeld van gebieden groter dan 500 ha, te weten een kaart van de Amsterdamse Waterleidingduinen van Van der Werf uit 1940, een kaart van de duinen tussen Wassenaar en Scheveningen van Boerboom uit 1958 en een kaart van het duingebied van Voorne van Adriani uit 1968. Van de ongeveer 43 000 ha duingebied in Nederland is ongeveer 14 000 ha in kaart gebracht, waarvan de karteringen van Van der Werf, Boerboom en Adriani ongeveer 6500 ha beslaan.

Bij beoordeling van het beschikbare kaartenmateriaal werd geconstateerd dat de bruikbaarheid in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' in het algemeen gering was. Zo geldt voor de kaart van de Amsterdamse Waterleidingduinen van Van der Werf en de kaart van het duingebied van Voorne van Adriani dat deze te weinig gedetailleerd zijn. De eenheden op deze kaarten bezitten een geringe indicatiewaarde, doordat de legenda's vooral gebaseerd zijn op de fysiognomie der vegetatie en doordat in de legenda vegetatiekenmerken en milieukenmerken soms door elkaar zijn gebruikt.

Het merendeel van de kaarten was voor het 'Duinvalleienonderzoek' te gedetailleerd. De legenda's van deze gedetailleerde kaarten zijn vrijwel zonder uitzondering gebaseerd op vegetatieclassificaties volgens de methode Braun-Blanquet. Het betreft in het algemeen lokale classificaties waarvan de typen al naar gelang de kaartschaal afzonderlijk dan wel in complexen zijn weergegeven. Het bleek in het algemeen moeilijk de lokale typen in de eigen 'Basisclassificatie' in te passen. In enkele gevallen werd dit 'vertalen' van de classificaties enigszins vergemakkelijkt, namelijk wanneer de auteurs hun typen in verband hadden gebracht met de 'officiële' eenheden uit het systeem van Braun-Blanquet. Voor een tweetal kaarten met een 'vertaalbare' legenda, te weten een kaart (1:2500) van Van der Maarel van de duinen bij Oostvoorne (Van der Maarel, & Westhof, 1964) en een kaart (1:2500) van de duinen rond het Quakjeswater op Voorne (Blom & Blom-Steinbusch, 1974) werd getracht een zodanige

vereenvoudiging door te voeren dat weergave op schaal 1:25 000 mogelijk zou zijn.

Dit stuitte op grote moeilijkheden. Het 'vertalen' van de in het algemeen summier omschreven legenda-eenheden leverde problemen op en de vegetatiekaarten boden onvoldoende houvast voor het op een logische wijze samenvoegen van kaarteenheden. Duidelijk werd dat het samenvoegen van kaarteenheden slechts op een logische wijze zou kunnen geschieden na aanvullend terreinonderzoek en aanvullende luchtfoto-analyse hetgeen de tijdsbesparing die verwacht werd van het werken met bestaande vegetatiekaarten weer voor een belangrijk deel teniet zou doen.

Bij het bewerken van de vegetatiekaart van Van der Maarel bleek bovendien dat deze in een periode van 17 jaar reeds sterk verouderd was. Lage valleivegetaties op deze kaart hadden op vele plaatsen het veld moeten ruimen voor wilgenstruweel en zelfs voor jong elzen- en berkenbroekbos. Deze kartering is herhaald door Boot et al. (1981). Zij kwamen tot overeenkomstige conclusies.

Dat vegetatiekaarten van het duingebied snel kunnen verouderen werd ook elders duidelijk. De oorzaak van het 'verouderingsproces' is niet altijd alleen de (min of meer) natuurlijke successie zoals op Voorne, maar hangt vaak ook direct samen met menselijk ingrijpen. Dit geldt bijvoorbeeld voor de kaart van Boerboom (1960) van het duingebied tussen Wassenaar en Scheveningen. De wijzigingen in de vegetatie van dit gebied sinds 1955 (het jaar waarin Boerboom zijn karteringswerk voltooide) waren voor een belangrijk deel het gevolg van de infiltratie met rivierwater en de daarmee samenhangende werkzaamheden. De vegetatiekaart van Boerboom is belangwekkend omdat hij vervaardigd werd vlak voor het infiltreren op grote schaal een aanvang nam (Boerboom vervaardigde zijn kaart bewust om de oude situatie vast te leggen) en omdat de kaart qua karteringsmethode en kaartlegenda belangrijke overeenkomsten vertoont met de vegetatiekaarten die in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' zijn vervaardigd. Ook Boerboom baseerde zijn legenda op een van de kaartschaal onafhankelijke basisclassificatie en legde in zijn legenda een accent op de vegetatie van de vochtige valleien. Daardoor is de vegetatiekaart van Boerboom goed vergelijkbaar met de vegetatiekaart (1:25 000) die in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' van hetzelfde gebied werd vervaardigd. Op basis van een dergelijke vergelijking is het mogelijk een indruk te krijgen van het ingrijpende effect van de infiltratiewerken op de vegetatie. Het mag echter duidelijk zijn dat ook de kaart van Boerboom niet bruikbaar was voor de kartering van de actuele vegetatie van de duinen. Dit leidde tot het besluit het gehele Nederlandse duingebied, dus ook die delen die reeds eerder op kaart waren weergegeven, volgens eigen methode in kaart te brengen.

3.3.3.3 De vegetatiekartering in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek'

Bij de vegetatiekartering heeft het accent gelegen op het vervaardigen van de vegetatiekaarten met schaal 1:25 000 (vgl. par. 3.3.1). De eisen die in paragraaf 3.3.1 zijn geformuleerd ten aanzien van de vegetatiekaarten hadden dan ook vooral betrekking op de kaarten met schaal 1:25 000.

Om aan de verschillende eisen te voldoen, werd ten aanzien van de karteringsmethode en de kaartlegenda gestreefd naar:
- een zo gedetailleerd mogelijke legenda
- een veldwerkmethode waarbij de eenheden van de 'Basisclassificatie' voor ieder kaartvlak afzonderlijk konden worden opgenomen, ongeacht hun afmetingen in het horizontale vlak
- een kaartlegenda en cartografische techniek waarbij de eenheden uit de 'Basisclassificatie' voor een belangrijk deel afzonderlijk op de kaarten konden worden weergegeven
- een karteringstechniek en cartografische weergave waarbij ook na verloop van jaren nog kan worden nagegaan waar de op de kaart weergegeven grenzen gelopen hebben.

De wijze van kartering en de wijze waarop de legenda is samengesteld werd uitgebreid beschreven en de eenheden uit de 'Basisclassificatie' werden zo uitvoerig mogelijk gedocumenteerd. Dit om het mogelijk te maken de kartering in de toekomst op een overeenkomstige wijze te herhalen.

3.3.3.3.1 Karteringsmethode en kaartlegenda's

De eerste stap voor het vervaardigen van de vegetatiekaarten was het analyseren van de luchtfoto's (ca. 1:20 000, opname 1969 en later) met behulp van een spiegelstereoscoop. Eenheden die qua terreinkenmerken (relatieve hoogteligging, expositie etc.) en qua vegetatiekenmerken (structuur, fysiognomie) min of meer homogeen leken, werden onderscheiden en op grijsdrukken van kaarten van de Topografische Dienst ingetekend (aanvankelijk op schaal 1:10 000, later op schaal 1:25 000). Uiteraard werd, binnen de mogelijkheden die de kaartschaal bood, gestreefd naar een zo groot mogelijke homogeniteit van de eenheden, met name wat betreft de structuur en fysiognomie van de vegetatie.

In aansluiting op de luchtfoto-analyse werden veldcontroles uitgevoerd. Luchtfoto-analyse en veldwerk gebeurde voor de 16 deelgebieden afzonderlijk. Er werd naar gestreefd het veldwerk per deelgebied steeds in een korte aaneengesloten periode af te ronden (per deelgebied werd gemiddeld twee weken veldwerk verricht). Voorts werd in het algemeen de luchtfoto-analyse en de veldcontrole door één man uitgevoerd, dit om kleine interpretatieverschillen binnen een deelgebied te voorkomen. Interpretatieverschillen tussen de verschillende deelgebieden werden zoveel mogelijk tegengegaan door intensief overleg tussen de karteerders onderling, zowel tijdens de luchtfotoanalyse als tijdens het veldwerk. Uiteraard droeg ook het hanteren van de 'Basisclassificatie' in belangrijke mate bij tot het vermijden van interpretatieverschillen.
Tijdens het veldwerk werd nagegaan of de op de luchtfoto-interpretatiekaart aangegeven grenzen inderdaad overeenstemden met relevante verschillen in vegetatiesamenstelling. Waar dit niet het geval was werden grenzen op de luchtfoto-interpretatiekaart verwijderd, terwijl niet op deze kaart aangegeven relevante grenzen alsnog

werden ingetekend. Het corrigeren van de grenzen bleek slechts in enkele gevallen noodzakelijk, vooral doordat de criteria die bij de luchtfoto-analyse werden gehanteerd overeenstemden met de criteria die golden bij het opstellen van de 'Basisclassificatie'. De kaartvlakken op de luchtfoto-interpretatiekaart omvatten vaak formaties uit de 'Basisclassificatie' of complexen van dergelijke formaties (par. 3.3.2.4).

Ter nadere karakterisering van de kaartvlakken werd tijdens het veldwerk voor ieder kaartvlak aangegeven welke vegetatietypen uit de 'Basisclassificatie' daarin voorkwamen. Er werd naar gestreefd alle vegetatietypen afzonderlijk te noteren met een aanduiding van de oppervlakte (in 3 categorieën: < 10 %; 10-70 %; > 70 %).

Waar vegetatietypen in een zeer fijn mozaïek voorkwamen en min of meer vaste combinaties vormden werden de vegetatietypen als combinatie gekarteerd met een oppervlakteaanduiding voor de combinatie als geheel. Het karteren van naast elkaar voorkomende vegetatietypen als vaste combinaties (vegetatiecomplexen) is vooral beperkt tot vegetatietypen die in structureel/fysiognomisch en synecologisch opzicht nauw aan elkaar verwant zijn. Dit om te voorkomen dat de informatieve waarde van de vegetatiekaarten en de indicatiewaarde die aan de vegetatiekaarten kan worden ontleend, te veel zou worden aangetast.

Figuur 8 geeft een overzicht van de onderscheiden vegetatiecomplexen[9]. Het schema, dat nauw aansluit bij de 'Basisclassificatie', is zodanig geordend dat de meer homogene vegetatiecomplexen bovenaan zijn weergegeven en de meer gecompliceerde onderaan. Tijdens het veldwerk is hoofdzakelijk gebruik gemaakt van de complexen bovenin het schema.

Na afloop van het veldwerk zijn eerst de vegetatiekaarten 1:25 000 vervaardigd op basis van de veldkaarten (de op basis van veldwaarnemingen gecorrigeerde en gedetailleerde luchtfoto-interpretatiekaarten). Teneinde zo goed mogelijk aan de doeleinden van de vegetatiekaarten te voldoen, is zo veel mogelijk basisinformatie op de kaarten weergegeven en zo weinig mogelijk hiërarchie in de legenda aangebracht. De gecodeerde legenda bestaat uit een serie lettercombinaties die in of bij elke kaarteenheid is afgedrukt. De lettercombinaties corresponderen met de vegetatie-eenheden (of met complexen van vegetatie-eenheden) uit de 'Basisclassificatie' (fig. 7 en 8 en bijlage 1). Enkele voorbeelden van dergelijke lettercombinaties zijn:

Kp: type met parnassia. Dit type omvat soortenrijke, lage valleivegetaties met voornamelijk soorten uit het knopbiesverbond (Caricion davallianae) zoals *Schoenus nigricans*, *Orchis incarnata*, *Equisetum variegatum* en *Parnassia palustris*.

9. In termen van Seibert (1974), die een overzicht geeft van verschillende soorten vegetatiecomplexen, kunnen de hier bedoelde vegetatiecomplexen omschreven worden als 'ecologische formatiecomplexen' ('Ökologische Formationskomplexe') als samenvoeging van de door hem onderscheiden ecologische vegetatiecomplexen ('Ökologische Gesellschaftskomplexe) en formatiecomplexen ('Formationskomplexe'). Op de keper beschouwd vormen ook veel eenheden uit de 'Basisclassificatie' 'ecologische formatiecomplexen', maar dan in abstracte zin. Laatstgenoemde eenheden zijn in vegetatiekundig en ecologisch opzicht veel homogener dan eerstegenoemde omdat bij het samenstellen ervan het chorologische aspect geen rol speelde.

Figuur 8. Complexen van vegetatietypen uit de 'Basisclassificatie', die zijn onderscheiden ten dienste van de vegetatiekartering.

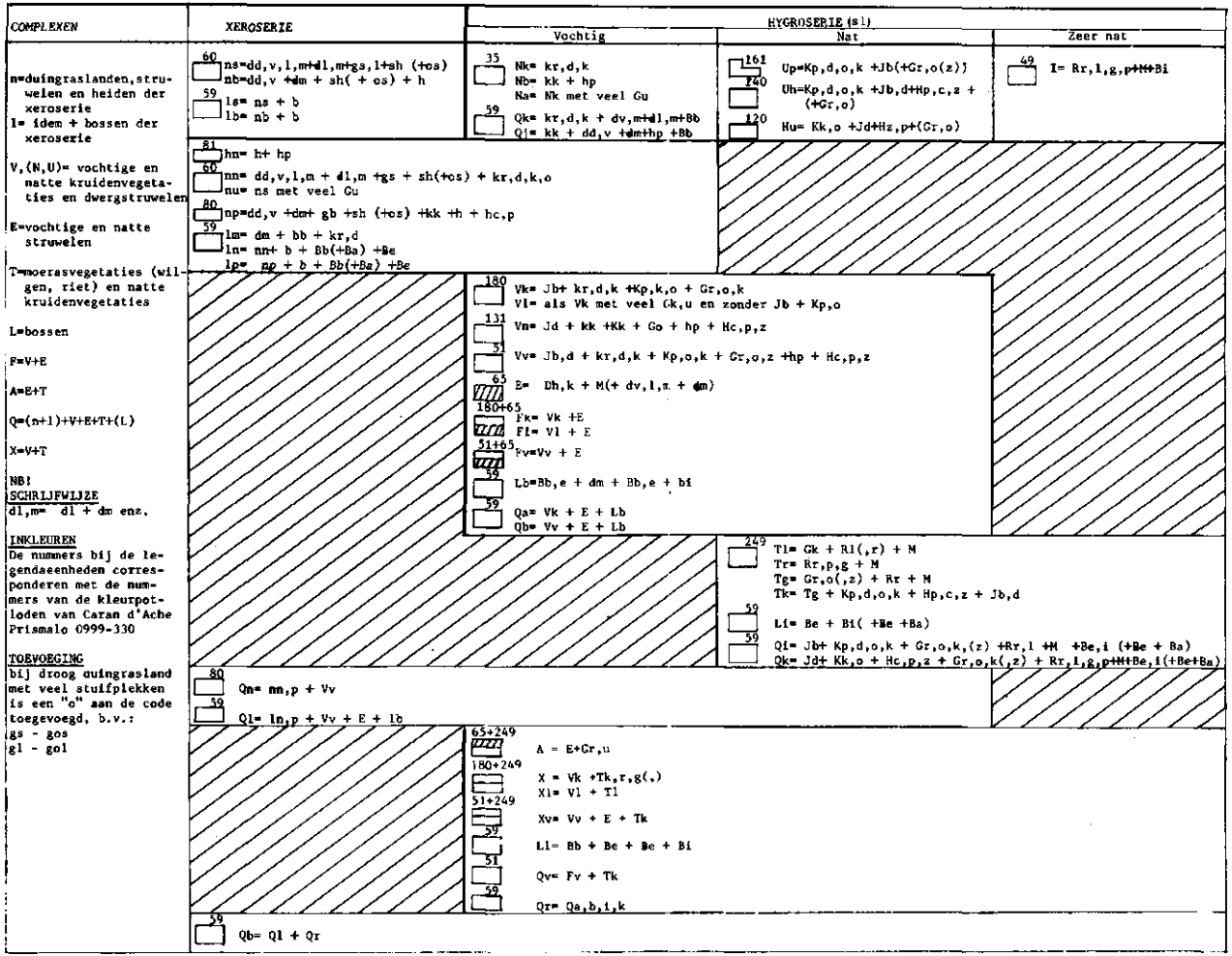


Figure 8. Complexes of vegetation types of the base classification.

Go: type met reukgras. Dit type omvat orchideeënrijke graslanden met voornamelijk soorten uit het glanshaververbond (Arrhenatherion elatioris) het biezenknoppen-pijpestrootjesverbond (Junco-Molinion) en het borstelgrasverbond (Violion caninae) zoals *Orchis morio, Orchis maculata, Gentiana pneumonanthe, Sieglingia decumbens, Cirsium dissectum, Gentianella campestris, Briza media, Carex panicea.*

dm: type met meidoorn. Dit type omvat hoge soortenrijke struwelen van valleien en duinhelling in de binnenduinen met voornamelijk soorten uit het berberisverbond (Berberidion) zoals *Crataegus monogyna, Rhamnus catharticus* en *Berberis vulgaris.*

De eerste drie lettercombinaties van de code hebben betrekking op vegetatietypen (of complexen van vegetatietypen) die binnen de kaarteenheid een oppervlakte-aandeel hebben van meer dan 10 %. Door middel van een onderstreping is een nadere aanduiding van het oppervlakte-aandeel gegeven. Daarbij duidt ~ op een oppervlakte-aandeel tussen 10 en 70 % en - op een aandeel van meer dan 70 %. Enkele voorbeelden:

Kp		Opp.aandeel Kp > 70 %
Kp/Go		Opp.aandeel Kp > 70 %; 10 % < Go < 70 %
Kp/Go	10	Opp.aandeel 10 % < Kp < 70 %; 10 % < Go < 70 %
Kp/Go/dm		Opp.aandeel Kp > 70 %; 10 % < Go < 70 %; 10 % < dm < 70 %
Kp/Go/dm	10	Opp.aandeel 10 % < Kp < 70 %; 10 % < Go < 70 %; 10 % < dm < 70 %

Aangezien binnen de kaartvlakjes op de vegetatiekaarten vaak niet voldoende ruimte was om ook de lettercombinaties van alle vegetatietypen met een oppervlakte van minder dan 10 % afzonderlijk op te nemen, werden deze 'resttypen' in veel gevallen weergegeven als één van de vegetatiecomplexen uit figuur 8. Noodgedwongen moest hierbij in veel gevallen teruggegrepen worden op een van de minder homogene complexen uit het onderste deel van het schema.
Bijvoorbeeld: Kp/Go/dm/Dh/Dk/M wordt Kp/Go/dm/E

Bij een op bovenbeschreven wijze samengestelde 'legenda' zijn er in principe evenveel legenda-eenheden als kaarteenheden. Hoewel dit de leesbaarheid van de kaarten beperkt, kan zeer veel informatie per kaarteenheid worden weergegeven. Teneinde zoveel mogelijk tegemoet te komen aan eisen van leesbaarheid, is de mogelijkheid verschaft de kaarten in te kleuren. Daartoe is aan alle eenheden uit de 'Basisclassificatie' en aan de vegetatiecomplexen een kleur gegeven (fig. 7 en 8). Door verwante vegetatietypen dezelfde kleur te geven is via het kleurenschema enige hiërarchie aangebracht. Bij het inkleuren van de kaarten komen de oppervlakteverhoudingen duidelijk tot uiting.

Na voltooiing van de vegetatiekaarten met schaal 1:25 000 werd de vegetatiekundige facetkaart (bijlage 6) samengesteld. Ook de vegetatiekundige facetkaart werd gebaseerd op de bovengenoemde veldkaarten. De kaartschaal maakte het noodzakelijk het

10. Kp, Go (en dm) hebben in deze gevallen gewoonlijk een even groot oppervlakte-aandeel.

op de veldkaarten weergegeven patroon aanzienlijk te vereenvoudigen. Voorts was het, anders dan bij de vegetatiekaarten (1:25 000), niet meer mogelijk vegetatietypen en eenvoudige vegetatiecomplexen afzonderlijk op de kaart weer te geven. De noodzakelijke vereenvoudiging van de veldkaarten werd bereikt door gebieden waarin volgens deze kaarten overeenkomstige valleivegetaties voorkomen, samen te voegen. De vegetatie van de zo ontstane nieuwe kaarteenheden werd gekarakteriseerd op basis van de betreffende lage valleivegetaties. In gebieden zonder vochtige valleien zijn dié eenheden van de veldkaarten samengevoegd waarvan de vegetatie duidt op een overeenkomstig kalkgehalte van de bodem. De vegetatie van de nieuw gevormde kaarteenheden van de droge duinen werd gekarakteriseerd op basis van het gehele vegetatiecomplex ter plaatse.

Bij het samenstellen van de vegetatiekundige facetkaart werd het accent dus gelegd op de lage valleivegetaties (vegetatietypen uit de formaties 2 t/m 6 in fig. 7). Dit gezien het bijzondere belang van deze vegetaties; het verdwijnen van de lage valleivegetaties vormde een van de belangrijkste aanleidingen tot het Duinvalleienonderzoek (par. 1.2.1).

3.3.3.3.2 Kaartbespreking

De vegetatiekartering heeft geresulteerd in zestien vegetatiekaarten met schaal 1:25 000 en één vegetatiekundige facetkaart (1:100 000). De zestien vegetatiekaarten zijn opgenomen in Bakker et al. (1979a) met een uitgebreide toelichting. Hier wordt volstaan met het weergeven van een fragment van de vegetatiekaart van Texel (fig. 9).

De vegetatiekundige facetkaart (bijlage 6) geeft een karakterisering van de vegetatie van het hele Nederlandse duingebied. Doordat op de vegetatiekundige facetkaart het accent is gelegd op de lage valleivegetaties, welke een sterke samenhang vertonen met de grondwatersituatie, kan men aan de hand van de vegetatiekaart dezelfde grove geografische indeling van het Nederlandse duingebied maken als gebeurd is op basis van de hydrologische kaart (Bakker, 1981). De volgende gebieden laten zich onderscheiden.

Het duingebied van Rottumeroog tot Petten In dit duingebied komen op grote schaal soortenrijke, gevarieerde, lage valleivegetaties voor die duiden op een ongestoord grondwaterregiem en een kalkhoudende tot kalkarme bodem. Tevens komen, vooral in de oudere, ontkalkte duingebieden, vaak relatief soortenarme en weinig gevarieerde vegetaties in de valleien voor welke duiden op een gedaalde grondwaterstand. Doordat nieuwvorming van primaire en secundaire valleien weinig plaatsvindt ten gevolge van het beheer dat de laatste decennia gevoerd is, worden vooral de jongere successiestadia van de lage valleivegetaties bedreigd. Vrijwel overal zijn potenties voor nieuwvorming van deze vegetatietypen aanwezig, die gerealiseerd kunnen worden door bijvoorbeeld valleien te laten uitstuiven, valleien uit te graven of een combinatie van uitgraven en uitstuiven. Een bevestiging hiervan kan gevonden worden in de vegetatie van verschillende recente uitstuivingen en uitgravingen welke op de kaart zijn weergegeven.

Figuur 9. Fragment van de vegetatiekaart van Texel (1:25 000). Zie voor verklaringen van de coderingen par. 3.3.3.3.1.

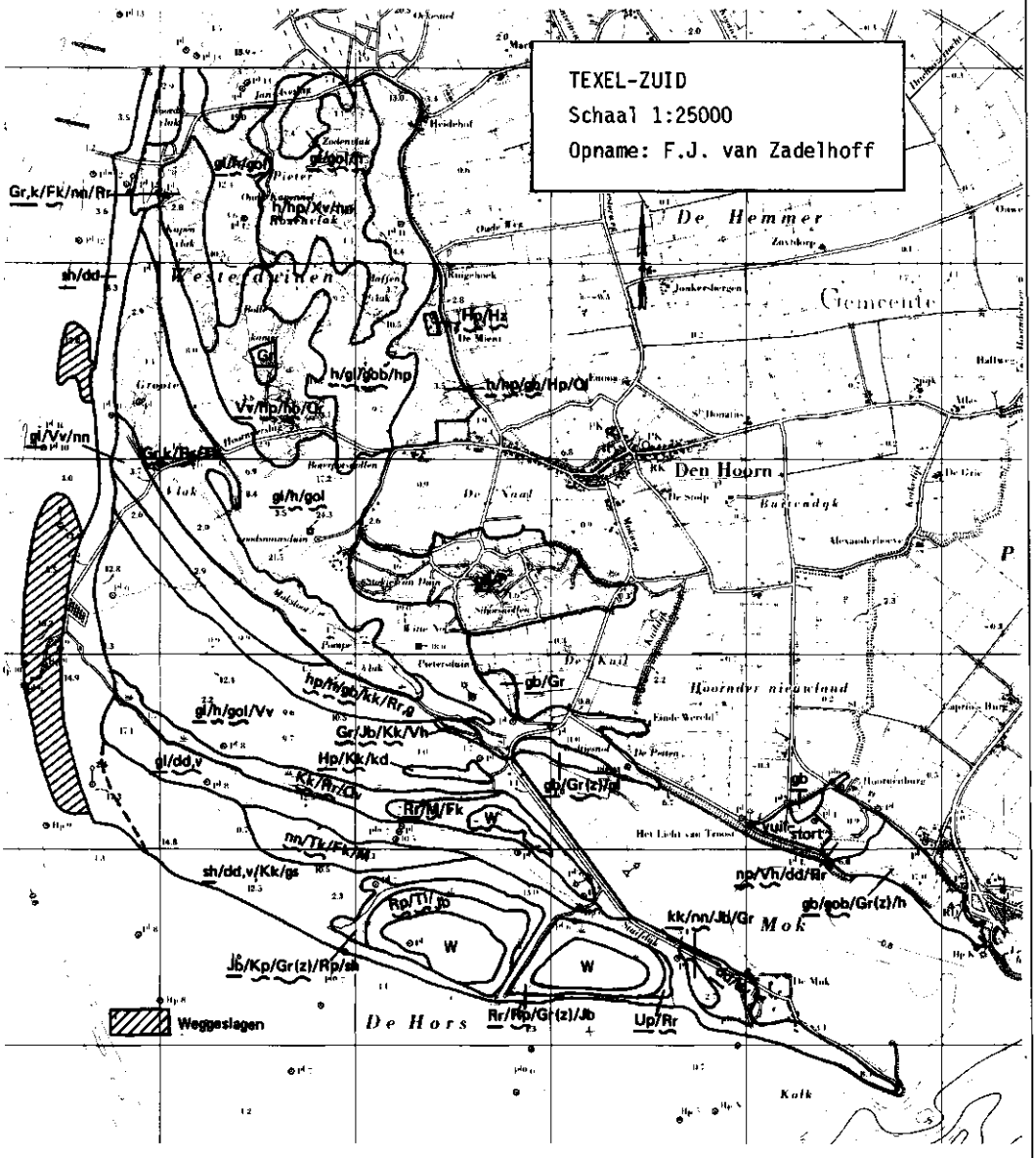


Figure 9. Part of the vegetation map of Texel (1:25 000). For explanation of code see Section 3.3.3.3.1). Weggeslagen = washed away.

Het duingebied tussen Petten en Castricum In dit duingebied komen nog slechts sporadisch soortenrijke, gevarieerde, lage valleivegetaties voor. Op veel plaatsen duidt de vegetatie van de valleien er op dat het grondwater vrijwel geheel buiten bereik van de vegetatie is. In grote delen van het gebied zijn echter nog potenties voor

nieuwvorming van soortenrijke, gevarieerde, lage valleivegetaties aanwezig, zij het dat nieuwvorming door het laten uitstuiven van valleien in de beschutte landinwaarts gelegen zone waarschijnlijk niet mogelijk is. Ook hier geeft de vegetatie van verschillende bomkraters en uitgravingen aan dat potenties voor nieuwvorming van valleivegetaties inderdaad gerealiseerd kunnen worden.

Het duingebied tussen Castricum en Monster Evenals in het voorgaande gebied komen soortenrijke en gevarieerde, lage valleivegetaties hier nog slechts sporadisch voor. In en nabij de infiltratiegebieden komen weliswaar plaatselijk lage valleivegetaties voor, maar deze zijn veelal relatief soortenarm en dragen vaak een ruderaal karakter. Op enige afstand van de infiltratiegebieden ontbreken lage valleivegetaties veelal geheel, de vegetatie van de valleien duidt er aldaar vaak op dat het grondwater buiten het bereik van de meeste planten is. Slechts in laatstgenoemde gebieden zijn nog belangrijke potenties voor de nieuwvorming van soortenrijke en gevarieerde, lage valleivegetaties aanwezig, zoals blijkt in enige uitgravingen in de Kennemerduinen.

Het gebied tussen Monster en Cadzand Dit duingebied neemt landelijk gezien een tussenpositie in. Soortenrijke en gevarieerde lage valleivegetaties komen verspreid over het gehele gebied voor, zij het dat deze vegetatietypen op Voorne het best ontwikkeld en het meest verbreid zijn. Met name op Goeree komen ook soortenarme, ruderale, lage valleivegetaties voor in en nabij het infiltratiegebied. Vooral op Goeree, Schouwen en Walcheren komen gebieden voor waar lage valleivegetaties ontbreken doordat in de valleien het grondwater klaarblijkelijk buiten bereik der vegetatie is. Opvallend is voorts dat diverse valleien in het kalkrijke deel van het duingebied tussen Monster en Cadzand zijn dichtgegroeid met struweel en bos. Dergelijke dichtgegroeide valleien bezitten belangrijke potenties voor de nieuwvorming van lage valleivegetaties, althans wanneer het grondwaterregiem en de grondwaterkwaliteit nog natuurlijk zijn. Gebieden waar een grondwaterstandsdaling heeft plaatsgevonden, maar waar het grondwaterregiem en de grondwaterkwaliteit nog natuurlijk zijn, bezitten eveneens belangrijke potenties voor de vorming van waardevolle lage valleivegetaties.

Bij het ontwikkelen van potenties voor nieuwvorming van valleivegetaties moet het verlies van actuele natuurwaarden worden afgewogen tegen het creëren van nieuwe waarden. Dit geldt voor ieder van de hierboven genoemde gebieden (zie ook Bakker et al., 1981).

4 Veranderingen in de plantengroei van het Nederlandse duingebied

4.1 ALGEMEEN

In Bakker et al. (1979a; 1981) wordt uitgebreid ingegaan op de veranderingen die zich sinds 1850 in het duingebied hebben voltrokken. De belangrijkste veranderingen zijn op de veranderingenkaart, die aan ieder van de publikaties is toegevoegd, weergegeven. Uit de kaart kan worden afgeleid dat van de circa 42 000 ha duingebied die Nederland in 1850 rijk was slechts het derde deel zijn oorspronkelijke karakter min of meer heeft behouden. De duinen zijn er niet sterk vergraven, de grondwaterkwaliteit en het grondwaterregiem zijn er nog min of meer natuurlijk en de duinen dragen er een spontaan tot ontwikkeling gekomen vegetatie (vegetatieveranderingen ten gevolge van het wegvallen van beweiding, natuurlijke successie etc. kunnen in dergelijke gebieden wel hebben plaatsgevonden). In de rest van het oorspronkelijke duingebied is door aantasting van het reliëf, het grondwaterregiem, de grondwaterkwaliteit en/of de vegetatie het oorspronkelijke karakter ofwel geheel verloren gegaan (o.a. daar waar zich nu industrieterreinen, havens en woonwijken bevinden) ofwel sterk tot matig aangetast (o.a. in infiltratiegebieden, beboste duinterreinen, duinterreinen met open bebouwing, duinterreinen met sterk gedaalde grondwaterstanden). Het duinterrein heeft niet alleen door genoemde menselijke activiteiten, maar ook door natuurlijke veranderingsprocessen ingrijpende veranderingen ondergaan. Zo is sinds 1850 zo'n 2000 ha duingebied door kustafslag verloren gegaan, terwijl sinds dat jaar, mede door toedoen van de mens, circa 3200 ha nieuw duingebied is gevormd.

In dit hoofdstuk wordt nader ingegaan op de veranderingen in de plantengroei van het Nederlandse duingebied onder invloed van het totale complex van natuurlijke veranderingsprocessen en menselijke activiteiten dat het karakter van het duingebied sinds 1850 heeft gewijzigd. Er wordt uitgebreid aandacht geschonken aan de veranderingen in de plantengroei van duingebieden onder invloed van grondwaterstandsdaling. Deze bijzondere aandacht voor de effecten van grondwaterstandsdaling komt vooral voort uit het feit dat van zo'n 13 000 ha duingebied (ca. een derde deel van de totale oppervlakte duingebied) het karakter door sterke grondwaterstandsdaling (daling van de gemiddelde grondwaterstand met meer dan 1 m, vgl. Bakker (1981)) is aangetast. Grondwaterstandsdaling kan dan ook worden aangemerkt als de belangrijkste oorzaak van de verarming die de plantengroei van het Nederlandse duingebied sinds 1850 heeft ondergaan.

4.2 OVERZICHT VAN DE VERANDERINGEN IN DE PLANTENGROEI VAN HET NEDERLANDSE DUINGEBIED SINDS 1850

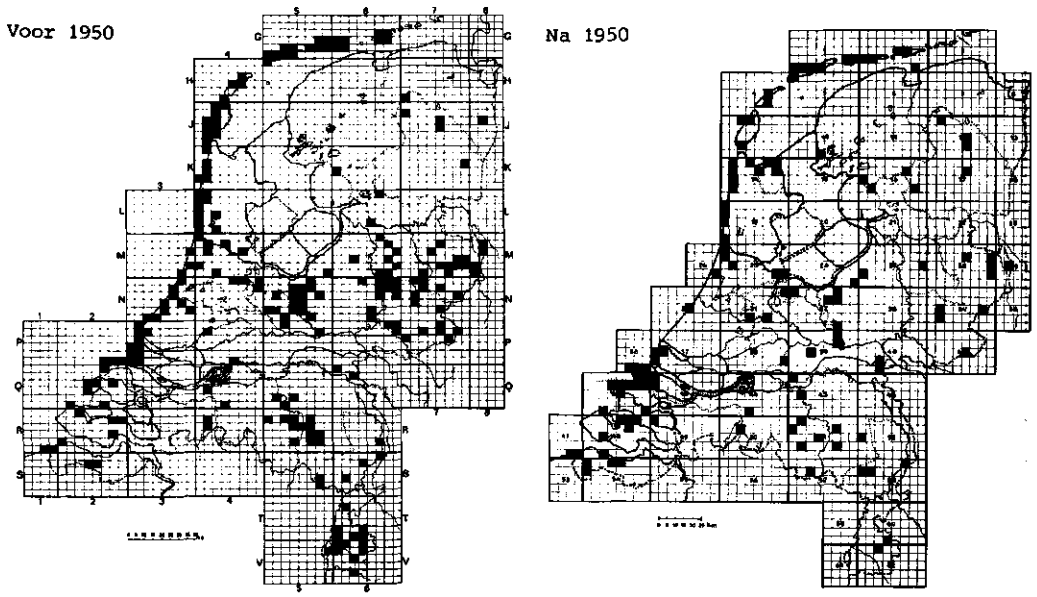
Sinds 1850 hebben zich in de plantengroei van het Nederlandse duingebied aanzienlijke veranderingen voorgedaan, zowel in vegetatiekundig als in floristisch opzicht.

Het is nauwelijks mogelijk de veranderingen die zich gedurende die periode in vegetatiekundig opzicht hebben voltrokken, gedetailleerder weer te geven als geschied is in Bakker et al. (1979b). Enerzijds omdat specifiek op dit onderwerp gerichte literatuur vrijwel ontbreekt, anderzijds omdat er weinig gedetailleerde vegetatiebeschrijvingen uit het eind van de vorige en het begin van deze eeuw bestaan. Teneinde toch enige nadere informatie te verschaffen over de veranderingen in vegetatiekundig opzicht, is in de 'Basisclassificatie' (waar mogelijk) per vegetatietype aangegeven in hoeverre de oppervlakte, begroeid met het betreffende vegetatietype, in de loop der tijd is gewijzigd (bijlage 1). Dit is gedaan op basis van een interpretatie van gegevens over het abiotosch milieu in het verleden en op basis van literatuurgegevens over de vegetatie en het beheer van het duingebied in het verleden (Bakker et al., 1979a).

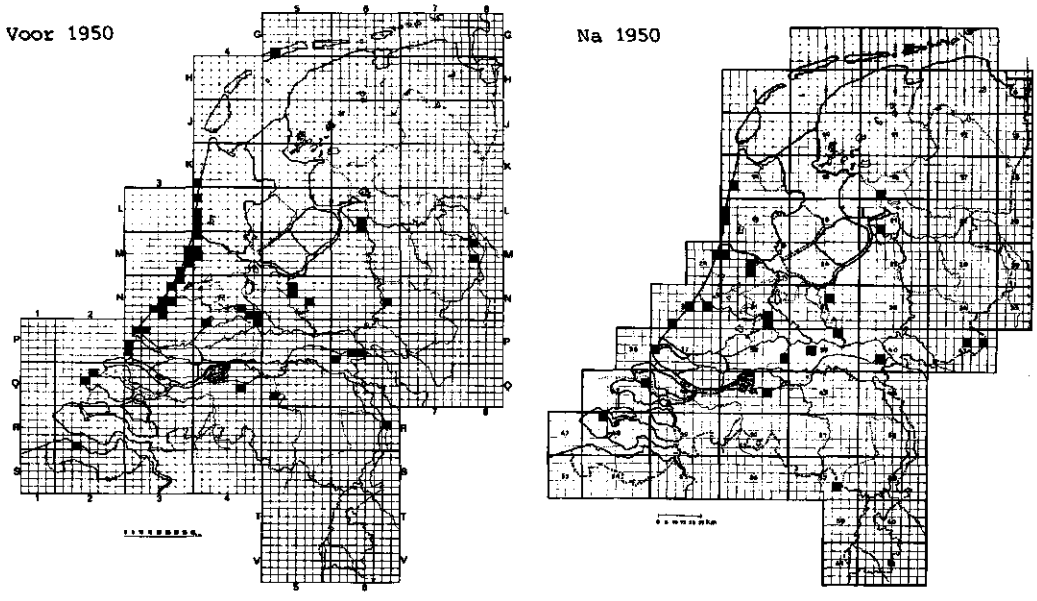
De veranderingen op floristisch gebied kunnen gemakkelijker worden aangegeven dan de veranderingen op vegetatiekundig gebied, vooral dankzij het feit dat van het duingebied betrekkelijk veel floristische gegevens uit het verleden bestaan (vgl. Visser, 1979). Van alle in het kader van het Duinvalleienonderzoek geïnventariseerde gebieden zijn naast de actuele floragegevens ook zoveel mogelijk oude inventarisatiegegevens opgenomen (par. 3.2.2; fig. 4). Daardoor was het mogelijk voor ieder van de 17 deelgebieden waarin het duingebied was ingedeeld, een beeld te krijgen van de belangrijkste veranderingen in de flora van de valleien sinds 1850. In Bakker et al. (1979a) wordt op deze veranderingen en de vermoedelijke oorzaken uitgebreid ingegaan. Daarbij is ondermeer gebruik gemaakt van literatuurgegevens over belangrijke milieuveranderingen in de betreffende gebieden, zoals veranderingen in het grondwaterregiem, veranderingen in het gevoerde beheer etc.

In Ten Haaf en Van Zadelhoff (1981a) is een totaaloverzicht gegeven van de veranderingen in de flora in ieder van de 17 deelgebieden. Enkele belangrijke punten uit dit totaaloverzicht worden hier nader besproken. Ter illustratie zijn een achttal IVON-plantenkaartjes (fig. 10-17) opgenomen welke zijn samengesteld door medewerkers van het Rijksherbarium in het kader van de vervaardiging van de Atlas der Nederlandse Flora, waarvan onlangs het eerste deel is uitgekomen (Mennema et al., 1980). Op deze kaartjes is het voorkomen van plantesoorten in zogenaamde uurhokken voor en na 1950 weergegeven (voor een bespreking van de wijze waarop de kaartjes zijn samengesteld wordt verwezen naar bovengenoemde publikatie).

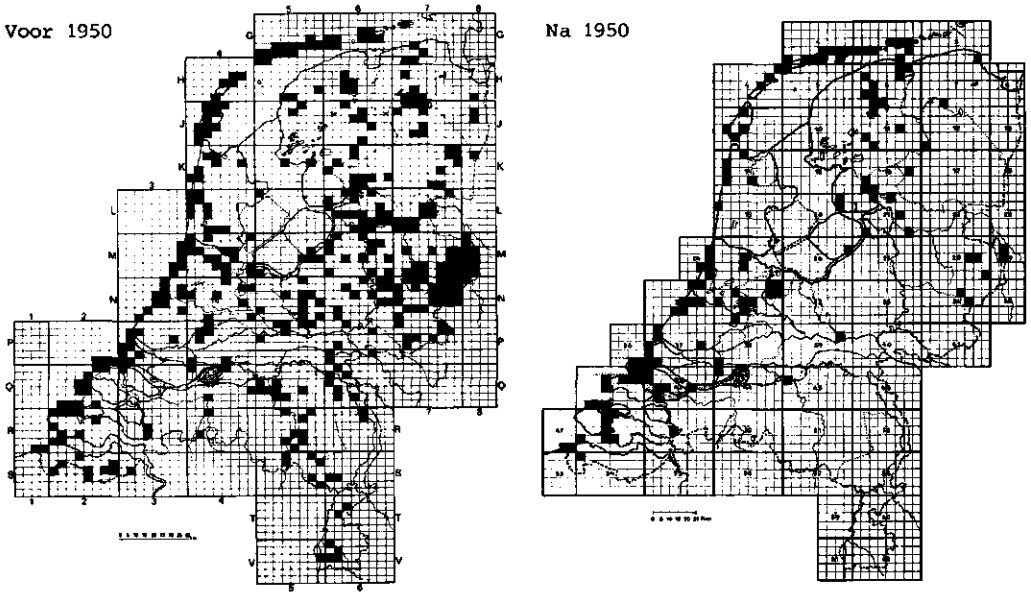
In het gebied tussen Camperduin en Monster en op Texel en Walcheren zijn veel soorten achteruitgegaan of verdwenen. In het gebied tussen Camperduin en Monster zijn de belangrijkste oorzaken daarvan waarschijnlijk de wijziging van grondwaterregiem (sterke daling) en de eutrofiëring van grondwater en bodem ten gevolge van drinkwater-



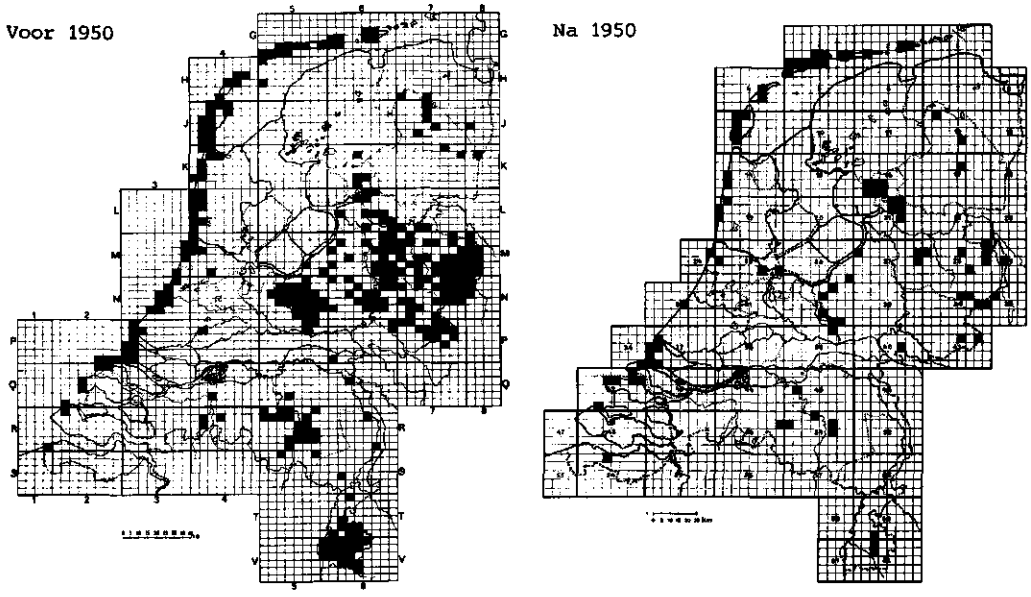
Figuur 10. *Epipactis palustris* (moeraswespenorchis) (Mennema et al., in voorbereiding).



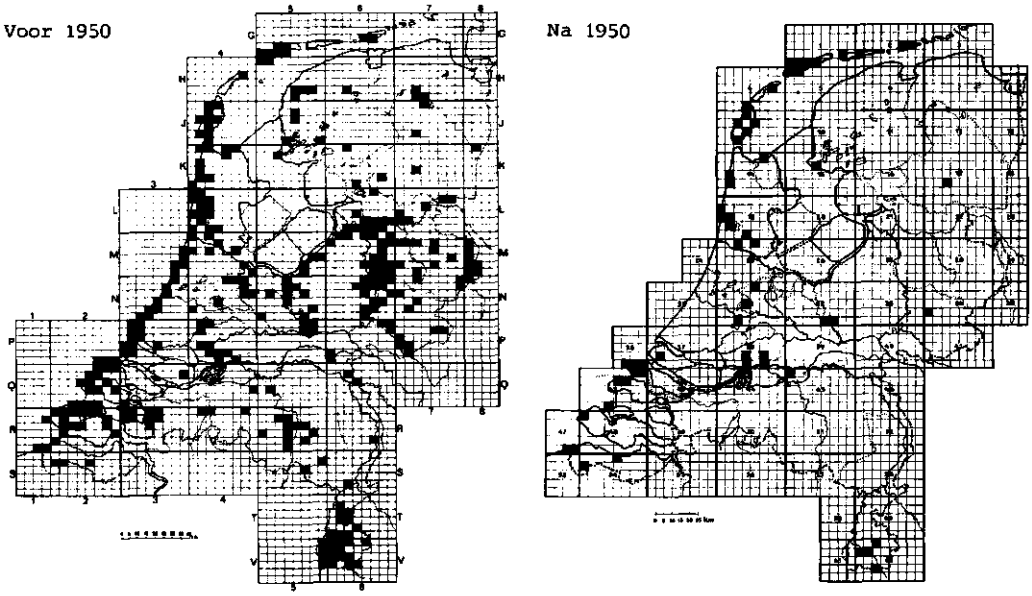
Figuur 11. *Equisetum variegatum* (bonte paardestaart) (Mennema et al., in voorbereiding).



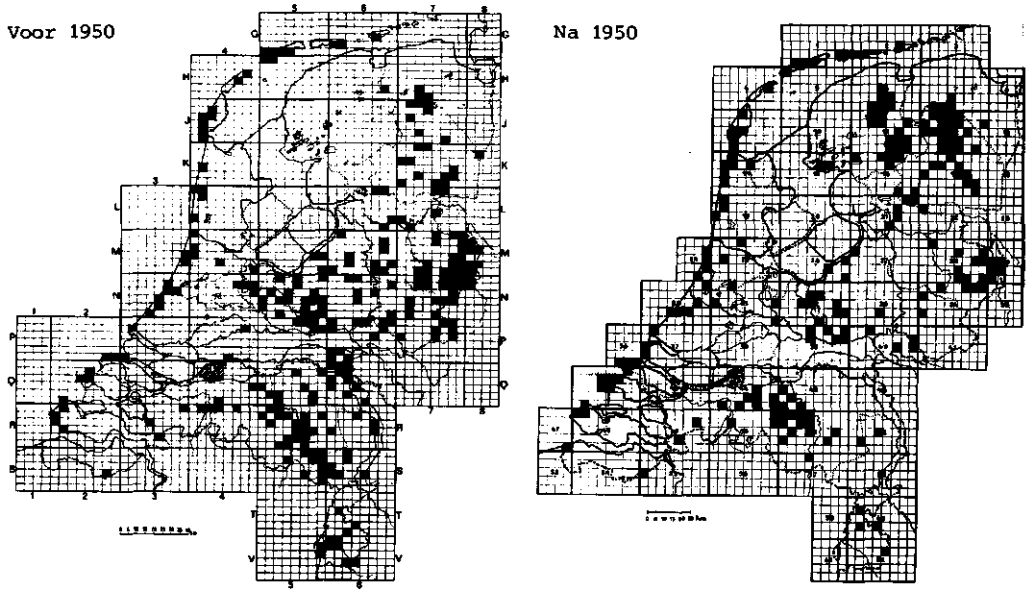
Figuur 12. *Sagina nodosa* (sierlijke vetmuur) (Mennema et al., in voorbereiding).



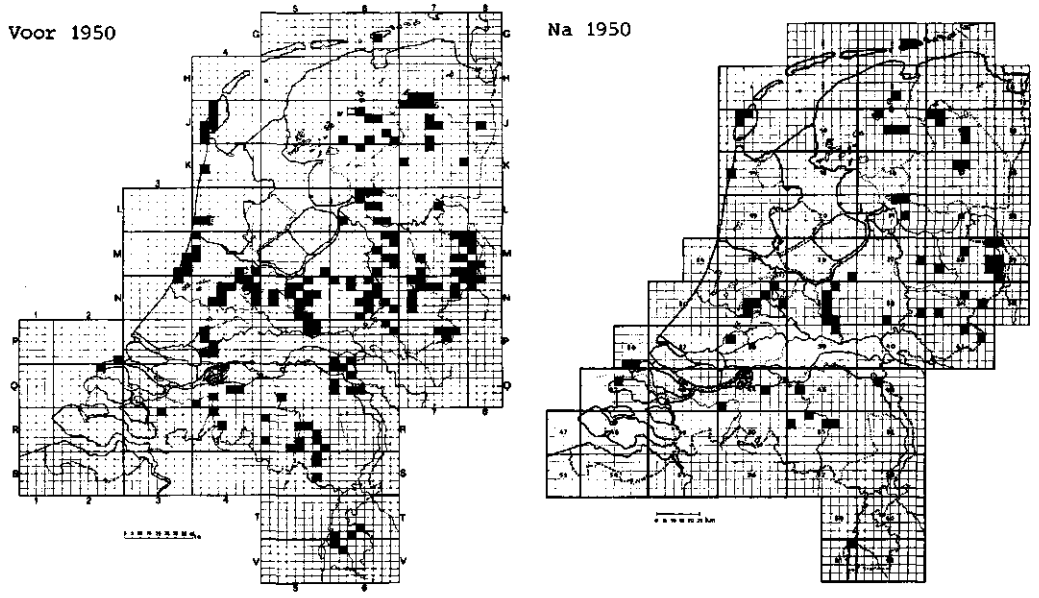
Figuur 13. *Parnassia palustris* (parnassia) (Mennema et al., in voorbereiding).



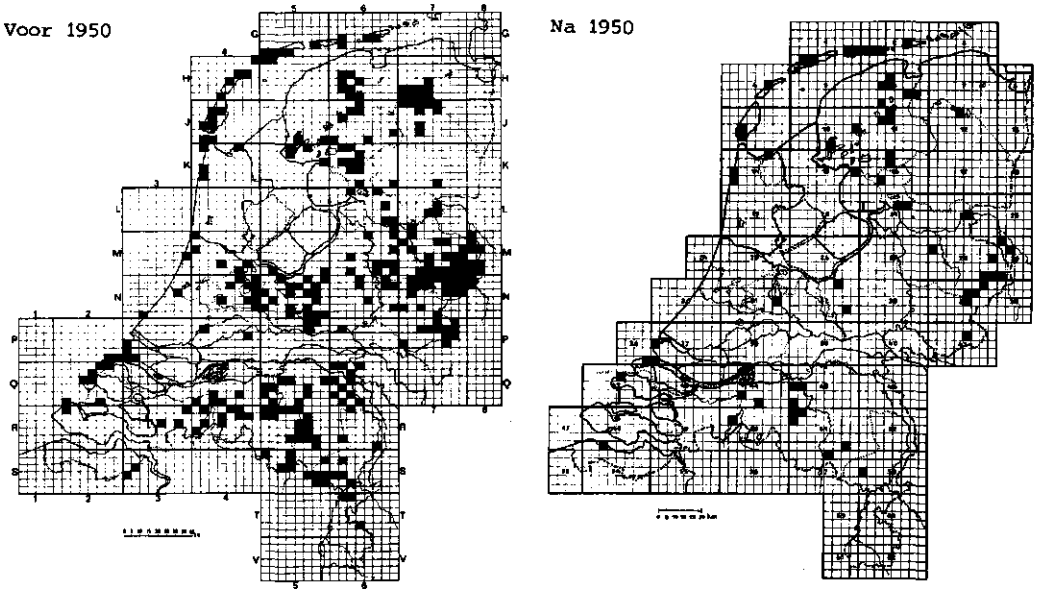
Figuur 14. *Orchis morio* (harlekijn) (Mennema et al., in voorbereiding).



Figuur 15. *Scirpus setaceus* (dwergbies) (Mennema et al., in voorbereiding).



Figuur 16. *Carex pulicaris* (vlozegge) (Mennema et al., in voorbereiding).



Figuur 17. *Echinodorus ranunculoides* (kleine waterweegbree) (Mennema et al., in voorbereiding).

winning en de infiltratie van rivierwater ten dienste van de waterwinning. Andere oorzaken zijn stadsuitbreiding, industrievestiging, vergravingen in het duingebied (o.a. ten behoeve van infiltratie- en waterwinningswerken) en bebossing. Ook op Texel en Walcheren zijn grondwaterstandsdaling en verstoring van het fluctuatietraject waarschijnlijk de hoofdoorzaken, terwijl op Texel daarnaast de ontginning en bebossing van heidevelden een belangrijke rol heeft gespeeld.

Het overzicht geeft nog een optimistisch beeld van de floristische rijkdom van het duingebied op dit moment; de inventarisatie-eenheden zijn zeer groot waardoor het kan gebeuren dat een soort voor een heel deelgebied is opgegeven, terwijl slechts enkele exemplaren op één klein plekje voorkomen (bijv. *Gentianella amarella* in het gebied IJmuiden-Noordwijkerhout). Op basis van de plantenkaartjes van bijvoorbeeld *Epipactis palustris* (fig. 10), *Parnassia palustris* (fig. 13), *Orchis morio* (fig. 14) en *Carex pulicaris* (fig. 16) krijgt men een iets beter beeld van de werkelijke omvang van de floristische verarming van het duingebied (met name van het gebied tussen Camperduin en Monster), terwijl bijvoorbeeld figuur 19 (p. 87) pas de verarming in zijn volle omvang laat zien in een klein deel van het duingebied.

Vooral de soorten die kenmerkend zijn voor de meer constante (minder dynamische) en/of relatief voedselarme en/of uitwendig kwetsbare milieus en de relatief zeldzame soorten van meer dynamische en/of voedselrijkere milieus die gevoelig zijn voor grondwaterstandsdaling, zijn in veel deelgebieden sterk achteruitgegaan of verdwenen.

Soorten die naar alle waarschijnlijkheid uit het gehele Nederlandse duingebied zijn verdwenen, zijn *Eleocharis acicularis, Drosera intermedia, Narthecium ossifragum, Carex dioica, Neottia nidus-avis, Rhynchospora alba, Rhynchospora fusca* en *Hammarbya paludosa*. Opvallend is dat veel van deze soorten voorkwamen in de duinen van de Waddeneilanden en de duinen tussen Den Helder en Petten, juist dát deel van het Nederlandse duingebied dus waar het abiotisch milieu relatief weinig gewijzigd is.

In het voorgaande is reeds aangegeven aan welke oorzaken de achteruitgang van een groot aantal soorten is te wijten in de duingebieden tussen Camperduin en Monster, op Texel en op Walcheren. Deze oorzaken vormen de hoofdoorzaken van de floristische verarming van het duingebied. Daarnaast kunnen voor een aantal soorten nog specifieke, met name op beheerstechnisch gebied gelegen oorzaken genoemd worden, die tot de verarming van de flora hebben bijgedragen, ook daar waar zich in het abiotisch milieu geen ingrijpende wijzigingen hebben voorgedaan.

Zo is de achteruitgang van soorten als *Juncus squarosus, Orchis morio* (fig. 14), *Spiranthes spiralis, Scirpus setaceus* (fig. 15), *Scirpus planifolius, Carex pulicaris* (fig. 16), *Orchis maculata, Gentianella campestris* en *Centunculus minimus* waarschijnlijk mede een gevolg van het verdwijnen van extensief gebruikte paden (door intensiever gebruik of door afsluiten van gebieden) en het wegvallen van extensieve beweiding (zowel door het geheel wegvallen van beweiding als door intensivering van de beweiding).

Soorten als *Juncus mutabilis, Juncus capitatus, Drosera rotundifolia, Drosera*

intermedia, Gentiana pneumonanthe, Juncus bulbosus en *Lycopodium inundatum* gingen mede achteruit doordat de voor hen geschikte milieus niet meer regelmatig gevormd worden zoals vroeger door het uitstuiven van secundaire valleien of door afplaggen in de valleien wel gebeurde. Tegenwoordig vindt tengevolge van de intensieve vastlegging van de duinen alleen op enkele plaatsen op Schiermonnikoog, Terschelling, Vlieland en Schouwen nog uitstuiving tot op het grondwater plaats, terwijl het afplaggen in de valleien voor gebruiksdoeleinden sterk is afgenomen en vrijwel uitsluitend nog plaatsvindt als natuurbeheersmaatregel.

Veel pioniersoorten zijn overigens ook achteruitgegaan door het feit dat nieuwvorming van primaire valleien nog slechts op kleine schaal plaatsvindt. Spontane nieuwvorming van primaire valleien vindt alleen nog plaats op Voorne, Vlieland, Goeree en Terschelling. Met landaanwinning in de vorm van stuifpolders is men behalve op Texel gestopt. Vooral soorten als *Centaurium pulchellum, Centaurium littorale, Herminium monorchis, Liparis loeselii* en *Blackstonia perfoliata* zijn hierdoor in hun verbreiding achteruitgegaan. De achteruitgang (c.q. het verdwijnen) van soorten als *Cicendia filiformis, Littorella uniflora, Apium inundatum, Echinodorus ranunculoides* (fig. 17), *Pilularia globulifera, Eleocharis acicularis* en *Eleocharis multicaulis* moet mede geweten worden aan eutrofiëring (door recreanten, lozing van afvalwater en vestiging van meeuwenkolonies) en vergraving van de oevers van oorspronkelijk voedselarme duinplassen met flauw hellende oevers.

Uit de plantenkaartjes blijkt dat soorten als *Parnassia palustris* (fig. 13), *Orchis morio* (fig. 14) en *Sagina nodosa* (fig. 12), buiten het duingebied verhoudingsgewijs uit meer uurhokken zijn verdwenen als in het duingebied. Deze ontwikkeling, die ook bij vele andere soorten kan worden waargenomen, is veelal een gevolg van het feit dat de milieuveranderingen buiten het duingebied in de afgelopen 130 jaar door menselijk toedoen nog veel ingrijpender zijn geweest dan in het duingebied.

4.3 VERANDERINGEN IN DE PLANTENGROEI ONDER INVLOED VAN GRONDWATERSTANDSDALING[11]

4.3.1 Algemeen

Sedert lang is bekend dat grondwaterstandsdaling de plantengroei van de duinvalleien doet veranderen. Zo merkt Vuijck (1898) op dat '... een verlaging van het grondwater over 1 of meer meters... reeds voor zeer vele helophile (waterminnende) planten de levensvoorwaarden onmogelijk zou maken'. Vuijck geeft voor een vrij groot aantal helophyten (in de betekenis die Vuijck er aan geeft min of meer synoniem aan freatofyten) aan in hoeverre er in de loop der tijd veranderingen zijn opgetreden in de verbreiding. Hij baseerde dit op literatuurgegevens en eigen veldwaarnemingen. Vooral

11. In het hiernavolgende wordt, tenzij uitdrukkelijk anders is aangegeven, met grondwaterstandsdaling bedoeld een langdurige (c.q. blijvende) daling van de gemiddelde grondwaterstand (zie ook Bakker, 1981).

aan de invloed van de waterwinning besteedde hij bijzondere aandacht. Hoewel Vuijck de invloed van de waterwinning in verhouding tot andere negatieve invloeden gering achtte, constateerde hij toch dat: '... de waterleidingen [door het veroorzaken van grondwaterstandsdalingen] op verschillende plaatsen het bestaan van waterminnende planten onmogelijk [hebben] gemaakt ...'.

Desondanks zijn in Vuijck's tijd de 'veen- en moerasplanten' kennelijk nog niet geheel uit het Hollandse duingebied verdwenen, volgens de auteur mede dankzij de aanwezigheid van, door hem als ondoorlatend beschouwde, venige lagen op verschillende plaatsen in de valleien.

Vuijck schrijft de achteruitgang van althans een aantal helofyten (o.a. *Cladium mariscus, Menyanthes trifoliata* en *Schoenus nigricans*) toe aan verminderde beschikbaarheid van water ten gevolge van grondwaterstandsdaling. Goethart et al. (1924) constateerden dat de wilde planten die zij bij hun veldwaarnemingen in niet verdroogde valleien op Texel en bij Bergen (N.H.) alleen op geringe hoogte (minder dan 70 cm) boven het freatisch niveau aantroffen, in verdroogde valleien meestal ontbraken. Slechts van enkele overblijvende soorten (bijv. *Cladium mariscus*) troffen zij in verdroogde valleien regelmatig dwergexemplaren in vegetatieve toestand aan. Dergelijke soorten bleken zich met name op humeuze en beschaduwde plaatsen te kunnen handhaven. Zij concludeerden dat voor de meerderheid van de planten die men in niet verdroogde valleien uitsluitend aantreft op geringe hoogte boven het freatisch niveau, de beschikbaarheid van grondwater onontbeerlijk is, zo niet voor het in leven blijven van de planten dan toch in ieder geval voor de generatieve vermeerdering. Grondwaterstandsdaling doet deze planten, die door Goethart et al. (1924) worden aangeduid als obligate grondwaterplanten, vroeg of laat verdwijnen van hun oorspronkelijke standplaats. Opgemerkt wordt dat: '... verlaging van het freatisch oppervlak gedurende wat langere periode ongetwijfeld aanleiding zal geven tot overeenkomstige verschuiving der gordels van grondwaterplanten...'. Immers bij een niet al te grote daling van de grondwaterstand zullen soorten die oorspronkelijk langs de hogere randen der valleien groeiden zich in lager gelegen delen van de valleien kunnen vestigen waar de vochtcondities overeenkomen met die van de oorspronkelijke standplaatsen. In de tijd van Goethart was evenwel de daling van de grondwaterstand: 'In uitgestrekte duingebieden ..... reeds zoo aanzienlijk, dat het grondwater geen invloed meer heeft op de wilde vegetatie, die zich [daardoor] reeds geheel gewijzigd heeft'.

Op de natuurlijke plantengroei die voorkomt op meer dan 70 cm boven het freatisch niveau (zomerstand) heeft grondwaterstandsdaling volgens Goethart et al. (1924) geen invloed meer. Houdt men er rekening mee dat de waarnemingen werden verricht in de maanden juni en juli (wanneer het grondwater zijn laagste seizoenstand nog niet bereikt heeft) en dat de grondwaterstanden in de jaren waarin de waarnemingen werden verricht niet afweken van het langjarig gemiddelde, dan kan men uit de gegevens van Goethart et al. (1924) afleiden dat grondwaterstandsverlaging slechts invloed heeft op wilde planten die op minder dan 50-60 cm boven de gemiddelde grondwaterstand

voorkomen. Van Dieren (1934) en Westhoff (1947) komen tot een enigszins andere conclusie. Zij gaan er van uit dat ook op grotere hoogte boven het grondwater sommige planten nog van dat grondwater profiteren (par. 2.3.2.1) en dat dus ook de samenstelling van de vegetatie op grotere hoogte boven het grondwater nog beïnvloed kan worden door grondwaterstandsdaling. In de conclusies van Goethart et al. vindt men overigens ook aanwijzingen in deze richting. Zo constateerden zij tot 3 m boven het freatisch vlak (zomerstand) verminderde diktegroei bij aangeplante bomen (o.a. *Pinus nigra, Pinus sylvestis, Pinus pinaster* en *Quercus robur*) ten gevolge van grondwaterstandsdaling. Vastgesteld werd dat met name *Quercus robur* zich na verloop van tijd aan een veranderde hydrologische situatie kan aanpassen, van blijvende daling van de grondwaterstand hoeven deze bomen geen blijvende invloed te ondervinden.

Hofker & Van Rijsinge (1934) constateerden in het duingebied ten noorden van het Breede Water op Voorne dat tot op 1 km afstand van de prise d'eau van Den Briel de gemiddelde grondwaterstand in de periode 1925-1934 merkbaar was gedaald. Deze daling bedroeg op 300 m van de prise d'eau bijna een meter. Op basis van studie van valleivegetaties in een drietal raaien op 125, 700 en 1650 m van het waterleidinggebied komen Hofker & Van Rijsinge tot de conclusie dat grondwaterstandsdaling leidt tot afname van de soortenrijkdom van de valleivegetaties. Binnen korte tijd (enige jaren) verdwijnen praktisch alle 'natte' soorten en resteert slechts een gering aantal 'droogtevormen'.

Na de studies van Vuijck, Goethart en Hofker & Van Rijsinge, die in de eerste plaats gericht waren op bestudering van de effecten van grondwaterstandsdaling op de plantengroei van de duinen, zijn er weinig specifiek op dit onderwerp gerichte studies meer verricht. Wel werd er in vele publikaties gewezen op het verdwijnen van plantesoorten en vegetatietypen uit verdroogde duingebieden (o.a. Van Dieren, 1934; Westhoff, 1947; Boerboom, 1958a en b, Van der Maarel & Londo, 1960). Het gaat met name om plantesoorten en vegetatietypen die gebonden zijn aan de invloedssfeer van het grondwater (hydro- en freatofyten respectievelijk vegetatietypen uit de hygro- en mesoserie). Uit de publikaties blijkt dat bepaalde plantesoorten en vegetatietypen onder invloed van grondwaterstandsdaling inderdaad naar lager gelegen plaatsen kunnen 'opschuiven', doordat zij op de oorspronkelijke groeiplaats verdwijnen en zich op lager gelegen plaatsen vestigen.

Hoffmann & Westhoff (1951) deden onderzoek in de Verbrande Pan bij Bergen (N.H.) waarbij onder meer de gevolgen van grondwaterstandsdaling aan de orde kwamen. Zij baseerden hun onderzoek op materiaal van Bijhouwer (1926) en herhaalden onder meer de kartering van een aantal plantesoorten zoals die door Bijhouwer was uitgevoerd. Helaas publiceerden Hoffmann & Westhoff deze herkartering niet, wel beschreven zij globaal de vegetatiekundige en floristische veranderingen in de Verbrande Pan sinds het onderzoek van Bijhouwer. Hieruit blijkt dat het voorkomen van verschillende aan de invloedssfeer van het grondwater gebonden plantesoorten en vegetatietypen in de periode tussen 1920 en 1950 sterk is verminderd. *Neottia nidus-avis*, een van de freatofyten waarvan het aantal groeiplaatsen in de betreffende periode sterk is

teruggelopen, kwam vrijwel alleen nog voor op plaatsen waar in het verleden vuil (hoofdzakelijk van organische aard) was gestort. Hoffmann & Westhoff schrijven het voorkomen van deze plant op die plaatsen toe aan het feit dat de bodem er humusrijk en (daardoor) goed vochthoudend is, terwijl zij de indruk hebben dat een belangrijk deel van de voedingsstoffen (met name stikstof) intussen is uitgespoeld.

Naast de hierboven besproken studies die gericht waren op de gevolgen van langdurige (c.q. blijvende) dalingen van de gemiddelde grondwaterstand zijn er ook enige studies gewijd aan de gevolgen van tijdelijke grondwaterstandsdalingen. Het betreft met name studies die zijn gewijd aan de gevolgen van de extreme droogte van 1976.

Sýkora (1978, 1979) heeft de invloed van de extreme droogte in 1976 op de plantengroei van enkele vennen in Gelderland, Brabant en Limburg en van enkele duinvalleien op Terschelling bestudeerd. Hij verrichtte dit onderzoek op basis van opnamegegevens van permanente kwadraten en in enkele gevallen op basis van karteringen van de vegetatie voor en na de droogteperiode. Het effect van de waterstandsdaling bleek sterk afhankelijk van de voedselrijkdom van de vennen, terwijl ook het reliëf van oever en bodem een belangrijke rol speelde. De vegetatie van de vennen met de geringste voedselrijkdom was het minst gewijzigd.

In de natte duinvalleien op Terschelling waren de veranderingen minder drastisch dan in de vennen in het binnenland. In het algemeen leidde de droogte in de duinvalleien ertoe dat de oeverplanten zich over de bodem uitbreidden. Het geringere effect van de droogte op Terschelling weet Sýkora vooral aan de relatieve voedselarmoede van de duinvalleien.

Het verband tussen de voedselrijkdom van het water in de vennen en het effect van grondwaterstandsdaling is waarschijnlijk indirect van aard en niet algemeen geldig. Het valt immers moeilijk in te zien dat in een voedselrijk milieu waarin zich nog geen organisch materiaal heeft opgehoopt, grondwaterstandsdaling tot ingrijpender veranderingen in de vegetatie zal leiden dan in soortgelijk voedselarm milieu. Het door Sýkora gevonden verband moet dan ook vermoedelijk worden toegeschreven aan de snellere mineralisatie van organisch materiaal in voedselrijkere (minder zure) omstandigheden en aan de grotere mineralenrijkdom (o.a. lagere C/N verhouding, vgl. Klijn, 1981) van het organisch materiaal in een dergelijk milieu.

Van der Laan (1979b) heeft de effecten van de droogte van 1976 in een iets breder kader en over een iets langere termijn bestudeerd. Hij heeft in de periode 1973-1978 in 28 permanente kwadraten in duinvalleien op Voorne het verloop van de soortentallen van jaar tot jaar geregistreerd en komt op basis daarvan ondermeer tot de conclusie dat relatief hoog gelegen proefvlakken in 1976 in het algemeen veel minder soortenrijk waren dan in voorafgaande jaren. Het aantal soorten had zich in 1978 in het merendeel van deze proefvlakken weer hersteld. Enkele relatief hoog gelegen proefvlakken met een humusrijke bodem vormden hierop een uitzondering. Het aantal soorten had zich hier in 1978 nog niet hersteld. Soorten als *Salix repens* en *Holcus lanatus* vertoonden er hogere bedekkingswaarden dan voorheen, hetgeen vermoedelijk ook weer aan versterkte mineralisatie kan worden toegeschreven.

Teneinde het summiere beeld van de gevolgen van grondwaterstandsdaling in het duingebied aan te vullen nog enkele opmerkingen over de effecten van grondwaterstandsdaling in gebieden die qua milieuomstandigheden enige overeenkomsten met duinvalleien vertonen.

Ellenberg (1952) geeft een gedetailleerde analyse van de veranderingen in grasland en moerasvegetaties nabij Braunschweig (BRD) in de eerste zeven jaar na ontwatering. Hij doet dit op basis van opnamegegevens van permanente kwadraten en op basis van twee vegetatiekaarten, één van voor en één van na de ontwatering. De sterkste veranderingen in soortensamenstelling traden op in de vegetaties van een nat milieu (moerasvegetaties met o.a. *Carex acuta* en *Glyceria fluitans*). De moerasplanten maakten onder andere plaats voor grassen als *Alopecurus pratentis, Holcus lanatus* en *Poa pratensis*. In de meest beïnvloede gebieden kwamen stikstofminnende planten sterk op, met name *Urtica dioica*.

Ook bij andere studies (o.a. in uiterwaarden in noordwestelijk Duitsland, in de oeverzone van meren in Zweden, in en rond vennen in Brabant en Limburg en in een Drents beekdal) bleek grondwaterstandsdaling te leiden tot sterke veranderingen in de samenstelling van de vegetatie (met name in de voorheen natte terreindelen), tot een sterke toename van stikstofminnende soorten en tot een vergroving van het vegetatiepatroon (Grootjans, 1975; Boll, 1978; Grootjans et al., 1979).

4.3.2 Voorlopig beeld van de effecten van grondwaterstandsdaling

Uit het onderzoek dat tot op heden in het duingebied is uitgevoerd blijkt:
- Grondwaterstandsdaling kan leiden tot het afsterven van freatofyten en hydrofyten en het verdwijnen van vegetatietypen die behoren tot de hygroserie en de mesoserie.
- Bij een relatief geringe daling van de grondwaterstand kunnen bepaalde plantesoorten en vegetatietypen zich vestigen op lager gelegen plaatsen dan waar zij voorheen groeiden, als dat qua terreinomstandigheden mogelijk is.
- In grote delen van het Nederlandse duingebied is het aantal soorten freatofyten en hydrofyten, alsmede de abundantie van die soorten, door grondwaterstandsdaling sterk teruggelopen. Dit betreft waarschijnlijk vooral duingebieden waar de grondwaterstand met meer dan 50 cm is gedaald.
- In duingebieden met een sterke grondwaterstandsdaling komen veelal slechts op humeuze beschaduwde plaatsen in valleien nog enkele soorten freatofyten voor.
- Grondwaterstandsdaling heeft ook invloed op afreatofyten die profiteren van het grondwater. Dit leidt veelal niet tot het afsterven van de planten, maar kan wel leiden tot (tijdelijk) verminderde groei.

Voorts is op plaatsen waar de milieuomstandigheden enige overeenkomst vertonen met vochtige duinvalleien geconstateerd dat grondwaterstandsdaling kan leiden tot:
- Een sterke verschuiving in de soortensamenstelling van de vegetatie, met als opvallend fenomeen een sterke toename van stikstofminnende soorten. Dit geldt met name voor vegetaties van relatief voedselrijke, natte milieus waar zich veel organisch

materiaal heeft opgehoopt.
- Vergroving van het vegetatiepatroon, eveneens met name in vegetaties van relatief voedselrijke, natte milieus waar zich veel organisch materiaal heeft opgehoopt.

In het algemeen kan gesteld worden dat bovengenoemde effecten voldoen aan hetgeen verwacht mag worden op basis van de processen die beschreven zijn in paragraaf 2.3.4.2.

Teneinde het beeld van de aard en de omvang van veranderingen in de plantengroei onder invloed van grondwaterstandsdaling verder te complementeren, werd de vegetatiestudie van Bijhouwer (1926) in het duingebied bij Bergen (N.H.) zo volledig mogelijk herhaald.

Tegelijkertijd werd in het Kapenglop op Schiermonnikoog een detailstudie uitgevoerd door Engelmoer & Hendriksma (1979). Ook deze studie, die mede in overleg met de medewerkers van het 'Duinvalleienonderzoek' werd uitgevoerd, was gericht op de nadere bestudering van de effecten van grondwaterstandsdaling op de plantengroei.

4.3.3 Verandering in de plantengroei van een verdrogend duingebied bij Bergen (Noord-Holland)

4.3.3.1 Inleiding

Ter bestudering van de veranderingen die flora en vegetatie van duingebieden ondergaan door grondwaterstandsdalingen is nagegaan welke veranderingen in de flora en vegetatie van de duinen bij Bergen zijn opgetreden sinds de grondwaterstandsdaling daar zijn intrede deed.

Het onderzochte duingebied, dat een oppervlakte heeft van ruim 1200 ha, leende zich om verschillende redenen bijzonder goed voor deze studie. De min of meer ongestoorde uitgangssituatie, zoals die aan het begin van deze eeuw nog aanwezig was, werd in vegetatiekundig en hydrologisch opzicht goed beschreven. Afgezien van de met grondwaterstandsdaling samenhangende veranderingen hebben zich weinig ingrijpende wijzigingen in het milieu voorgedaan. De bebossing van delen van het duingebied vormt hierop een belangrijke uitzondering. Deze bebossing betreft in het studiegebied evenwel hoofdzakelijk de duinruggen, slechts enkele valleien zijn geheel bebost. Doordat het studiegebied op de kalkgrens tussen Duin- en Waddendistrict ligt, is het mogelijk een vergelijking te maken tussen de effecten van grondwaterstandsdaling in kalkrijke en kalkarme duingebieden.

4.3.3.2 Methode van onderzoek

In dit onderzoek worden twee 'momentopnamen' van de flora en vegetatie van het duingebied rond Bergen vergeleken, namelijk de situatie 1923-1924, de jaren waarin Bijhouwer (1926) zijn waarnemingen verrichtte, en de situatie 1977-1978, de jaren waarin in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' een belangrijk deel van de studie van

Bijhouwer werd herhaald.

Bij de floristische en de vegetatiekundige vergelijkingen is uitgegaan van de gebiedsindeling van Bijhouwer (fig. 18). Per subgebied, dat door Bijhouwer 'vlak' en door ons 'vak' is genoemd (ter voorkoming van verwarring met namen van valleien) werd de vroegere en huidige situatie vergeleken.

Bijhouwer beschreef de vegetatie der vakken op uitgebreide wijze. Per vak is nagegaan of er nog iets van de door Bijhouwer beschreven, vaak heterogene, vegetatietypen was terug te vinden. Als dit het geval bleek te zijn, werd een korte beschrijving gegeven van de oppervlakte die het type nu inneemt en de eventuele veranderingen binnen het type.

Bijhouwer heeft zijn vakken niet systematisch geïnventariseerd. Wel heeft hij ter illustratie van zijn vegetatiebeschrijvingen per vak 'taxatielijstjes' en vegetatieopnames gepubliceerd. De 'taxatielijstjes' bevatten niet alle zeldzaamheden die in het gebied te vinden waren, maar geven een goed beeld van de verbreiding van ongeveer 250 destijds meer algemene soorten en hun dominantieverhoudingen. Bijhouwer geeft ongeveer honderd taxatielijstjes die op de vegetatie der hygro- en mesoserie betrekking hebben. Daarnaast vermeldt hij voor deze vegetatiezones ruim veertig gedetailleerde opnames, verspreid over het studiegebied. Aan de taxatielijsten en opnames van Bijhouwer konden per vak floralijsten voor de periode 1923-1924 ontleend worden. Deze lijsten zijn vergeleken met de floralijsten die op basis van systematische inventarisaties per vak (uitgevoerd in het kader van het Duinvalleienonderzoek) konden worden opgesteld voor de periode 1977-1978. Aangezien de floralijsten voor de periode 1923-1924 niet het resultaat zijn van systematische inventarisaties, mag worden aangenomen dat zij verhoudingsgewijs minder volledig zijn dan de lijsten voor de periode 1977-1978. Dit geldt in het bijzonder voor de lijsten van de vakken 2, 4 en 6 (fig. 18, blz. 85) die door Bijhouwer minder goed beschreven zijn dan de vakken 1, 3, 5 en 7 (relatief veel opnames en taxatielijstjes hebben betrekking op laatstgenoemde vakken). Daarom is ook een vergelijking gemaakt tussen de lijsten voor de periode 1977-1978 met de lijsten voor de periode 1923-1924, aangevuld met inventarisatiegegevens van andere waarnemers tussen 1910 en 1950. Het jaar 1950 werd uit praktische overwegingen gekozen (o.a. om een optimaal gebruik te kunnen maken van IVON-inventarisatiegegevens). Wegens de studie van Hoffmann & Westhoff (1951) in de Verbrande Pan is de floralijst van vak 6 aangevuld met waarnemingen tot 1951.

Bij de floristische vergelijking is vanzelfsprekend vooral aandacht geschonken aan veranderingen in het voorkomen van de aan het grondwater gebonden plantesoorten, de freatofyten. In het bijzonder is aandacht besteed aan de freatofyten die kenmerkend zijn voor meer constante (minder dynamische) en/of relatief voedselarme en/of uitwendig kwetsbare milieus, ofwel relatief zeldzame soorten van meer dynamische en/of voedselrijkere milieus (de onderstreepte soorten in de 'freatofytenlijst' van Londo (1975b)). Deze freatofyten worden hierna 'waardevolle' freatofyten genoemd. Naast de bovenbeschreven vergelijking, die alleen een beeld geeft van de verandering in de presentie van soorten per vak, kan aan de hand van de plantenkaartjes in de

dissertatie van Bijhouwer ook een beeld verkregen worden van de verandering in abundantie van een aantal soorten in de loop der tijd. Een herhaling van de kartering van plantesoorten was goed mogelijk doordat op Bijhouwers kaartjes valleigrenzen nauwkeurig staan aangegeven. Dergelijke grenzen zijn weinig variabel (zeker over de periode 1923-1978 op de schaal van de kaartjes) en in het veld eenvoudig terug te vinden. De plantenkaartjes met als datum 1926 zijn rechtstreeks overgenomen uit Bijhouwer (1926), de kaartjes met als datum 1977 zijn samengesteld op basis van veldwaarnemingen tijdens het 'Duinvalleienonderzoek' (1976-1978).

Het vergelijken van twee 'momentopnamen' van de flora en vegetatie van een bepaald gebied kan enige bezwaren met zich mee brengen. Men krijgt bijvoorbeeld geen beeld van de wijze waarop en de snelheid waarmee zich de veranderingen tussen de twee 'peildata' hebben voltrokken. Daartoe zou men in (alle) tussenliggende jaren herhalingen van de studie van Bijhouwer hebben moeten verrichten, aangevuld met herhaalde opname van permanente kwadraten. Met uitzondering van vak Zuid is dit niet gebeurd. Teneinde toch een zo duidelijk mogelijk beeld te krijgen van de veranderingen in de plantengroei tussen 1923 en 1978 zijn alle literatuurgegevens uit die periode verzameld, terwijl ook zo veel mogelijk geput is uit de langjarige veldkennis van diverse floristen.

Een ander bezwaar dat zich kan voordoen bij het vergelijken van twee 'momentopnamen' van de plantengroei, met name wanneer het uitsluitend de flora betreft, is dat korte-termijnfluctuaties in het voorkomen van plantesoorten het beeld kunnen verstoren. Sommige soorten freatofyten kunnen onder invloed van klimaatsinvloeden en daarmee samenhangende grondwaterstandsschommelingen soms jarenlang afwezig zijn om dan in een gunstig jaar weer op te duiken. Bekende voorbeelden hiervan zijn *Spiranthes spiralis* (Van der Laan, Londo, mond. med.), *Gentianella campestris* (Westhoff et al., 1970), *Juncus mutabilis* en *Juncus capitatus* (Londo & Van Leeuwen, 1974). De fluctuaties in het voorkomen van bovengenoemde soorten zijn extreem sterk. De meeste freatofyten kunnen zich in een bepaald gebied jarenlang achtereen handhaven, veel meerjarige freatofyten kunnen zich zelfs meerdere jaren achtereen op vrijwel dezelfde plaats handhaven (Londo, 1971; Van der Laan, 1978). Het verdwijnen of verschijnen van deze 'standvastige' soorten hangt vooral samen met veranderingen in het milieu van min of meer blijvende aard, zoals een daling van de gemiddelde grondwaterstand, een verhoging van het humusgehalte van de bodem, een daling van het kalkgehalte van de bodem etc. Bij breed opgezette 'momentopnamen' van de vegetatie, zoals in deze studie, worden de 'standvastige' soorten zeker geregistreerd evenals het merendeel der fluctuerende soorten (Van der Laan, 1978), te meer daar de beide 'momentopnamen' twee volledige vegetatieseizoenen besloegen. De vergelijkingen van de flora en vegetatie per vak geven dan ook naar verwacht mag worden een betrouwbaar beeld van de veranderingen in de plantengroei van het studiegebied welke samenhangen met veranderingen in het duinmilieu van min of meer blijvende aard gedurende de periode 1923-1978.

Tenslotte nog enige opmerkingen over de bestudering van veranderingen in het grondwaterregiem. Door de in het project werkzame hydrologen werd nagegaan in welke

mate de grondwaterstand sinds het begin van deze eeuw is gedaald. Als bron van gegevens over de hydrologische situatie in het verleden diende een rapport van het Rijksinstituut voor de Drinkwatervoorziening (RID) uit 1915. Een hierin opgenomen isohypsenkaart uit augustus 1913 leverde bruikbare informatie. Bovendien werd gebruik gemaakt van een publikatie van Goethart uit 1924. De gegevens over de hydrologische situatie in recenter tijden werden ontleend aan eigen waarnemingen en aan isohypsenkaarten van het Provinciaal Waterleidingbedrijf Noordholland (PWN) uit 1962-1968 en 1974. Beide kaarten geven gemiddelde jaarstanden weer. Ook peilputgegevens van dit bedrijf en de Dienst Grondwaterverkenning TNO leverden aanvullende informatie. Terreinhoogtes werden ontleend aan de Topografische Kaart 1:10 000 (Topografische Dienst).

De hydrologische gegevens zijn onafhankelijk van de floristische en vegetatiekundige gegevens verzameld. Pas na afronding van het veldwerk werden de hydrologische gegevens en de floristische en vegetatiekundige gegevens aan elkaar getoetst. Zie voor een beschrijving van de veranderingen van het grondwaterregiem Bakker (1981).

4.3.3.3 Resultaten

De situatie aan het begin van deze eeuw Uit de hydrologische gegevens en de vegetatiekundige beschrijvingen blijkt dat er aan het begin van deze eeuw in het gehele gebied hoge grondwaterstanden voorkwamen. Vrijwel alle valleien waren vochtig tot (zeer) nat, terwijl langs de binnenduinrand verschillende beekjes ontsprongen (RID rapport, 1915). Zelfs op de vaak door Bijhouwer genoemde 'hogere valleigedeelten' kwamen verscheidene soorten freatofyten voor. Hoewel Bijhouwer opmerkte dat onder andere in de Verbrande Pan en het Uilenvangervlak ook 's zomers nog plasjes voorkwamen, beschrijft hij geen hydrofytenvegetaties, zodat mag worden aangenomen dat duinmeertjes geen belangrijke plaats in het landschap innamen. Bijhouwer deed zijn waarnemingen in een periode (1923-1924) met relatief lage grondwaterstanden, veroorzaakt door een reeks droge jaren. Mogelijk heeft tijdelijke afwezigheid van open water er toe bijgedragen dat Bijhouwer geen aandacht besteedt aan hydrofytenvegetaties.

Uit de vegetatiekundige beschrijvingen blijkt dat het noordelijk deel van het studiegebied (met name vak 1) aanzienlijk minder dicht begroeid was dan het zuidelijk deel. Dit kan worden toegeschreven aan de verschillen in mineralogische samenstelling van het duinzand in beide delen van het terrein en aan de belangrijke verschillen in het beheer in het verleden. Van het zuidelijk deel is bekend dat bepalingen ten aanzien van helmplanten en bestrijding van konijnen, anders dan in vele andere duingebieden, vrij stringent werden nageleefd (Jelles, 1968).

De duinruggen in het noordelijk deel van het gebied bestonden voor een belangrijk deel uit open duingrasland van kalkarme bodem. Daarnaast kwamen stuivende delen met helmvegetaties en vastgelegde lage duinruggen met een heidevegetatie voor. De valleien in dit deel van het gebied waren voor een groot deel begroeid met lage duinvalleivegetaties van kalkarme bodem en vochtige duinheiden. Nabij zee kon men

lage valleivegetaties van kalkhoudende bodem aantreffen, terwijl vooral in de meer landinwaarts gelegen valleien hier en daar ook gagelstruweel, wilgenstruweel, en berken- en eikenbosjes groeiden. In de meest noordoostelijke hoek was de bebossing van de duinen door de Staat begonnen. Dit gedeelte (fig. 18) is door Bijhouwer niet onderzocht 'daar in dat gedeelte door grondbewerking e.d. geheel andere omstandigheden geschapen zijn'.

De duinruggen van het zuidelijk deel van het studiegebied bestonden grotendeels uit duingrasland van kalkhoudende tot kalkrijke bodem, plaatselijk afgewisseld met duindoornstruweel. De begroeiing van de valleien bestond voor een belangrijk deel uit soortenrijke lage duinvalleivegetaties van kalkrijke bodem, terwijl daarnaast in de meer landinwaarts gelegen valleien ook vrij veel duindoornligusterstruweel en soortenrijk berken- en eikenbos voorkwam. De binnenduinrand was voor een groot deel begroeid met eiken-, beuken- en iepenbosjes.

Bijhouwer beschrijft voor ieder van de zes vakken die hij onderscheidt vegetatietypen (associaties volgens Bijhouwer, 1926). Deze 'associaties' dragen een vrij heterogeen karakter. Zij corresponderen niet met de syntaxonomische eenheden uit Westhoff & Den Held (1969). Voor de meeste vakken beschrijft Bijhouwer zeven 'associaties', waarvan er steeds drie à vier gebonden zijn aan de invloedssfeer van het grondwater.

In vak noord (gebied 1, fig. 18) zijn dit van laag naar hoog het Phragmitetum (met een Cladium-variant), het Molinietum, het Ericetum en Callunetum. In deze 'Bijhouwer-associaties' komen vooral soorten voor die volgens Westhoff & Den Held (1969) karakteristiek zijn voor één of meer van de volgende verbonden: het rietverbond (Phragmition), het verbond der grote zeggen (Magnocaricion), het biezenknoppen-pijpestrootjesverbond (Junco-Molinion), het zilverschoonverbond (Agropyro-Rumicion crispi), het dopheideverbond (Ericion tetralicis), het struikheide-kruipbremverbond (Calluno-Genistion pilosae) en het verbond der sporken-wilgenbroekstruwelen (Salicion cinereae). Voor de bossen onderscheidt Bijhouwer zogenaamde 'tweelingassociaties'. Hij onderscheidt in vak noord de Molinietum-tweeling en de Callunetum-tweeling die men volgens de indeling van Westhoff & Den Held (1969) waarschijnlijk beide tot het verbond van zomer- en wintereik (Quercion robori-petraeae) mag rekenen. In vak zuid (gebied 6) komen binnen de invloed van het grondwater ook vier 'associaties' voor, te weten: het zuidelijke Cladietum, het zuidelijk Molinietum, het Calamagrostidetum en het Rosetum (deze laatste 'associatie' bevat, evenals het op dezelfde hoogte boven het grondwater voorkomende Callunetum in vak noord, nauwelijks freatofyten meer). Deze 'associaties' bestaan vooral uit soorten die volgens Westhoff & Den Held (1969) karakteristiek zijn voor het verbond der grote zeggen (Magnocaricion), het biezenknoppen-pijpestrootjesverbond (Junco-Molinion), het dotterverbond (Calthion palustris), het zilverschoonverbond (Agropyro-Rumicion crispi), het borstelgrasverbond (Violion caninae), het moerasspireaverbond (Filipendulion), het glanshaververbond (Arrhenatherion elatioris) en/of het dwergbiezenverbond (Nanocyperion flavescentis). In dit gebied worden zeven tweelingassociaties onderscheiden die alle tot de valleien be-

perkt zijn en waarin hoofdzakelijk soorten voorkomen die volgens Westhoff & Den Held (1969) karakteristiek zijn voor het berberisverbond (Berberidion), het verbond van zomer- en wintereik (Quercion robori-petraeae) en/of het onderverbond der iepenrijke eiken-essenbossen (Ulmion carpinifoliae). Voor vak midden(gebied 4) worden door Bijhouwer zes 'associaties' beschreven. Vijf daarvan zijn reeds bij vak noord en vak zuid aan de orde gekomen. Nieuw is de Schoenus nigricans-gemeenschap (soms ook aangeduid als Schoenus-variant), waarin soorten voorkomen die karakteristiek zijn voor het oeverkruidverbond (Littorellion uniflorae), het dwergbiezenverbond (Nanocyperion flavescentis) en het knopbiesverbond (Caricion davallianae). Ook in andere 'associaties' van vak midden komen veel soorten voor uit laatstgenoemde verbonden. Mogelijk hangt dit samen met het feit dat dit middengebied lang sterk gestoven heeft, Bijhouwer constateerde dat veel pannen door instuiven kleiner waren geworden. De 'tweelingassociaties' komen overeen met die welke voor vak noord en zuid zijn beschreven.

In de langs zee gelegen achtervakken (gebied 1,3,5,7) namen ten tijde van Bijhouwer de zogenaamde Salix repens-vegetaties naast enkele van de hierboven beschreven 'associaties' grote oppervlakten in. Binnen deze Salix repens-vegetaties, waarin Bijhouwer geen duidelijke associaties kon onderscheiden, kwamen vooral soorten voor die karakteristiek zijn voor het oeverkruidverbond (Litterellion uniflorae), het dwergbiezenverbond (Nanocyperion flavescentis), het knopbiesverbond (Caricion davallianae), het biezenknoppen-pijpestrootjesverbond (Junco-Molinion) en het borstelgrasverbond (Violion caninae). De Salix repensvegetaties waren vooral goed ontwikkeld in de zuidelijke achtervakken.

In tabel 1 is een zo volledig mogelijk overzicht gegeven van de aan het grondwater gebonden 'associaties' welke door Bijhouwer beschreven zijn. De 'associaties' zijn gerangschikt naar de hoogte boven het freatisch vlak. Bij de in tabel 1 gepresenteerde overzicht moet enig voorbehoud gemaakt worden. Door onduidelijkheden in de beschrijvingen van Bijhouwer is met name de hoogte boven het freatisch vlak van de 'associaties' niet steeds duidelijk. Dit geldt onder andere voor de Schoenusvariant in de achtervakken en voor verschillende 'tweelingassociaties'.

De huidige situatie In het gehele gebied zijn de grondwaterstanden sinds het begin van deze eeuw aanzienlijk gedaald. De daling varieert van ruim 1,5 m in het noordoosten tot ongeveer 0,5 m in het zuidwesten. De belangrijkste oorzaken voor de grondwaterstandsdaling zijn de toename van de drinkwaterwinning en de bebossing. Daarnaast hebben kustafslag en polderpeilverlaging van de langs de binnenduinrand gelegen polders nog een rol gespeeld alsmede de toegenomen verdamping van de vegetatie ten gevolge van successie. Klimaatverandering kan niet als oorzaak worden aangevoerd (Bakker, 1981). Door de grondwaterstandsdaling zijn de meeste valleien nu droog (gemiddelde laagste grondwaterstand dieper dan 1,5 m onder het maaiveld). Slechts op enkele plaatsen stijgt het grondwater 's winters tot boven het maaiveld. De daling van de grondwaterstand is gepaard gegaan met een sterke afname van het aantal soorten freatofyten[12].

12. Voor een uitgebreide bespreking van de veranderingen in de flora van het studiegebied tussen 1910 en 1980 kan verwezen worden naar Ten Haaf en Van Zadelhoff (1981 b).

Grondwater-categorie	Vak 2 (Noord) naam associatie	opp. 1923-'24	vorm + opp. 1977-'78	(Vak 4 (Midden) naam associatie	opp. 1923-'24	vorm + opp. 1977-'78	Vak 6 (Zuid) naam associatie	opp. 1923-
Zeer nat	Phragmitetum	2	1 +(1)	Phragmitetum	2	0		
	Cladium-variant	2	0	Cladium-variant	2	0	Cladium-variant	1
Nat	Molinietum	2	1 -	Molinietum	2	1 +	Molinietum	2
	Molinietum-tweeling	1	0	Molinietum-tweeling	2	1 -	Molinietum-tweeling	2
				Schoenus-variant	2	0	Molinietum-tweeling, ruderaal	2
Nat	Ericetum	2	0	Calamagrosti-detum	2	1 -	Calamagrosti-detum	2
				Ericetum	2	0	Calamagrostis-Quercus associatie	2
							Calamagrostis-Hippophaë-associatie	1
Subtotaal (oppervlak van bovenstaande vegetatietypen in % van het vallei-oppervlak)		± 80%	< 5%		± 60%	± 5%		± 60%
Vochtig	Callunetum	2	2 +	Fruticetum	2	2 -	Rosetum/ Fruticetum	2
	Callunetum-tweeling	2	2 +	Fruticetum-tweeling	2	2 -	Fruticetum-tweeling	2
							Idem, ruderaal	2
							Idem, met afwijkende boomlaag	1
Totaal oppervlak van bovenstaande vegetatietypen in % van het totale valleioppervlak		± 100%	± 30%		± 100%	± 50%		± 100%

Verklaring tekens: Aanduiding grondwatercategorie; zie Bakker (1981).

Oppervlakte : 2 = groot-zeer groot
1 = klein (< ± 5% van valleiopp. in desbetreffende vak)
0 = verdwenen

Vorm: + = min of meer ongewijzigd
- = enigszins verarmd

Overig: (1)= in een drinkput.

Vak 1+3 (Achtervak Noord + Noord-Midden)			Vak 7+5 (Achtervak Zuid + Zuid-Midden)		
naam associatie	opp. 1923-'24	opp. + vorm 1977-'78	naam associatie	opp. 1923-'24	opp. + vorm 1977-'78
Phragmitetum	2	0	Phragmitetum	2	0
Cladium-variant	2	0	Cladium-variant	2	0
Schoenus-variant	2	0	Schoenus-variant	2	1 +
			Molinietum tweeling	2	2 +
Salix repens-gemeenschap / Salix repens-gemeenschap	2	1 -	Salix-repens gemeenschap / Salix repens-gemeenschap	2	1 +
Ericetum	2	2 -			
	± 80%	± 10%		± 80%	± 10%
Salix repens-gemeenschap (oorspronkelijk hoogstgelegen deel)	2	2 -	Salix repens-gemeenschap (oorspronkelijk hoogstgelegen deel)	2	2
	± 100%	± 50%		± 100%	±60%

Tabel 1. Overzicht van de 'associaties' van vochtige en natte bodem van Bijhouwer (1926) voor de duinen bij Bergen (N.H.). De 'associaties' zijn gerangschikt in groepen met overeenkomstige grondwaterregiems. De oppervlakte is globaal aangegeven voor 1923-1924 en 1977-1978. De veranderingen in soortensamenstelling die zich gedurende deze periode vooral onder invloed van grondwaterstandsdaling hebben voorgedaan zijn globaal aangegeven. (Gegevens ontleend aan Bijhouwer (1926) en eigen onderzoek).

Table 1. List of associations of damp and wet soil that Bijhouwer (1926) distinguished for sand-dunes near Bergen (North Holland). The associations are arranged in groupes of similar hydrology. Cover is indicated for 1923-1924 and 1977-1978. Changes in floristic composition (mainly with fall in watertable) are indicated. Data from Bijhouwer (1926) and from the Dune Slack Project.

Vergelijkt men de periode 1923-1924 met de periode 1977-1978 dan blijkt dat per vak het totaal aantal soorten freatofyten met gemiddeld 30 % is gedaald, het aantal soorten waardevolle freatofyten daalde gemiddeld met 52 %. In de door Bijhouwer relatief goed beschreven vakken, 1,3,5,7 bedragen deze cijfers 41 % respectievelijk 58 %. Vergelijkt men de (met inventarisatiegegevens uit de periode 1910-1950) aangevulde floralijsten volgens Bijhouwer met de lijsten uit de periode 1977-1978, dan blijkt het totaal aantal soorten freatofyten per vak met gemiddeld 56 % te zijn gedaald en het aantal waardevolle soorten zelfs met gemiddeld 75 %. Diverse waardevolle soorten die vóór 1950 verspreid over het gebied voorkwamen, verdwenen geheel zoals *Sagina nodosa, Samolus valerandi, Drosera rotundifolia, Eleocharis quinqueflora, Scirpus setaceus, Centaurium erythraea, Centunculus minimus, Hierochloë odorata, Juncus acutiflorus* en *Gnaphalium luteo-album*. Voorts verdwenen een aantal soorten die voorheen vooral in het noordelijk deel voorkwamen, zoals *Drosera intermedia, Lycopodium inundatum, Eriophorum angustifolium, Littorella uniflora*, terwijl ook een aantal soorten die voorheen vooral in het zuidelijk deel voorkwamen, verdwenen, zoals *Gentianella campestris, Orchis incarnata, Thelyptheris palustris, Orchis majalis, Succisa pratensis, Herminium monorchis* en *Liparis loeselli*. Beide laatstgenoemde soorten waren vóór 1950 beperkt tot de duinvalleien nabij zee in achtervak zuid (gebied 7, zie fig. 18).

Waardevolle soorten freatofyten die in het gebied sterk achteruitgegaan zijn, zijn onder andere *Platanthera bifolia, Pedicularis sylvatica, Gymnadenia conopsea, Orchis morio, Orchis maculata, Equisetum variegatum, Parnassia palustris, Schoenus nigricans, Epipactis palustris, Orchis praetermissa* en *Neottia nidus-avis* (tot 1978). De freatofyten die na 1950 (c.q. 1951) nieuw werden aangetroffen zijn meestal triviale soorten, zodat in het gehele gebied de flora ernstig verarmd is. In het kalkarme, sterk verdroogde noordelijk deel van het gebied verdwenen beduidend meer freatofyten dan in het kalkrijkere en minder verdroogde zuidelijke deel. In het zuidelijke deel van het gebied trad plaatselijk een verruiging van de lage valleivegetaties op, een effect dat in noordelijk deel veel minder duidelijk was.

De freatofyten die nu nog voorkomen bevinden zich vooral in bomkraters, voormalige winningskanalen en andere kunstmatige verlagingen in het terrein, terwijl zich ook binnen bosjes freatofyten weten te handhaven, vermoedelijk dankzij het gunstige microklimaat en de gunstige bodemkundige omstandigheden (humusrijke bodems). Fig. 18 geeft de veranderingen in aantallen freatofyten in de verschillende vakken van het gebied. Uit deze figuur blijkt de verarming van de flora. De kwantitatieve veranderingen (aantal exemplaren, oppervlaktebedekking) per soort maken de achteruitgang nog veel duidelijker (fig. 19).

Ook in vegetatiekundig opzicht hebben zich sterke veranderingen voorgedaan. De oppervlakte struweel en bos op de duinruggen en in de valleien is aanmerkelijk toegenomen, vooral door bebossing en ook door successie.

Met name in het noordelijk deel van het gebied zijn de niet door bos of struweel begroeide delen van duinruggen veel sterker begroeid geraakt, stuivende terreindelen

Figuur 18. Veranderingen in het aantal soorten freatofyten in de duinen bij Bergen (NH) vooral onder invloed van grondwaterstandsdaling. Gegevens ontleend aan Bijhouwer (1926), diverse auteurs (1910-1950) en Bakker et al. (1979a) (voor verklaring term 'waardevol' zie pag. 77).

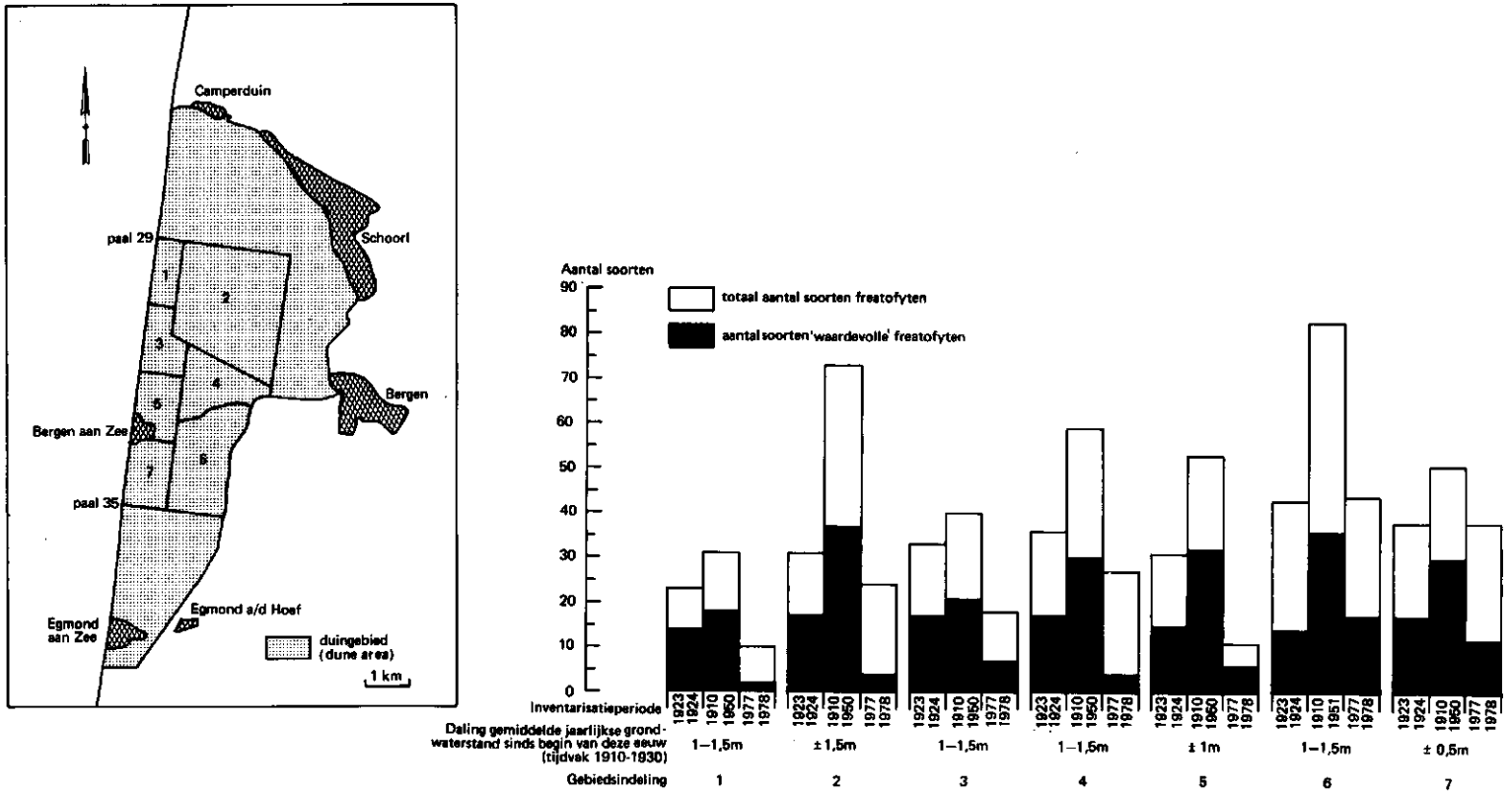


Figure 18. Changes in the number of phreatophytes in some dune areas near Bergen (NH), mainly by a fall in watertable. Data from Bijhouwer (1926), several other authors (1910-1950) and Bakker et al. (1979a).
Aantal soorten = number of species. Totaal aantal soorten freatofyten = total number of phreatophytic species. Aantal soorten 'waardevolle' freatofyten = number of 'noteworthy' phreatophytic species. Inventarisatieperiode = period of survey. Paal 35 = kilometer post 35. Daling gemiddelde grondwaterstand sinds 1910/1930 = fall in mean watertable since 1910/1930. Gebiedsindeling = area no.

komen bijna niet meer voor. De van oorsprong vochtige wilgenstruwelen en berkenbosjes in de valleien zijn grotendeels verdroogd, evenals de vochtige duinhei en de lage valleivegetaties van kalkarme tot kalkhoudende bodem die voorkwamen in het noorden en midden van het studiegebied en de lage valleivegetaties van kalkhoudende tot kalkrijke bodem uit het zuiden. De huidige vegetatie van de valleien behoort voor een belangrijk deel tot de xeroserie. Zij bestaat uit duinhei, duingrasland en kruipwilgstruweel waarin hoofdzakelijk afreatofyten voorkomen, alsmede enkele weinig verdrogingsgevoelige freatofyten, zoals *Molinia caerulea, Carex trinervis, Erica tetralix, Carex panicea* en *Carex flacca*. De valleivegetaties zijn dermate veranderd dat zij in het algemeen niet meer tot de oorspronkelijke types gerekend kunnen worden. Slechts op enkele plaatsen komen de 'oude' vegetatietypen nog in min of meer ongewijzigde vorm voor. De 'associaties' die gebonden zijn aan (zeer) natte omstandigheden zijn zeer sterk achteruitgegaan (tabel 1): van het Phragmitetum en zijn Cladium- en Schoenusvarianten, het Molinietum en het Ericetum, welke vroeger grote oppervlakten bedekten, zijn slechts fragmenten overgebleven.

Ook nu moet enig voorbehoud gemaakt worden bij de in tabel 1 gepresenteerde gegevens, enerzijds vanwege de zeer summiere aanduidingen die Bijhouwer geeft van de toenmalige oppervlakte van de vegetatietypen en anderzijds vanwege onduidelijkheden in de beschrijvingen van de vegetatietypen door Bijhouwer. Dit laatste maakt het soms moeilijk om te beoordelen of een in het veld aangetroffen verdroogde vegetatie nog tot een van de door Bijhouwer beschreven 'associaties' gerekend kan worden.
Toch zijn de gegevens over veranderingen in oppervlakte en soortensamenstelling van de door Bijhouwer onderscheiden vegetatietypen hier gepresenteerd om een belangrijke tendens in de vegetatieontwikkeling (een sterke achteruitgang van met name de aan natte tot zeer natte omstandigheden gebonden vegetatietypen) te illustreren.

4.3.3.4 Discussie

De veranderingen die in de flora en de vegetatie van het duingebied rond Bergen zijn opgetreden in de periode 1923-1978 zijn zo nauwkeurig mogelijk bestudeerd, waarbij vooral aan de flora en vegetatie van de valleien aandacht is besteed. Doordat Bijhouwer geen volledige soortenlijsten per vak heeft samengesteld, moet worden aangenomen dat de lijsten voor de periode 1923-1924 onvolledig zijn, in het bijzonder voor de vakken 2, 4 en 6. Deze indruk wordt versterkt door de onderzoekresultaten in vak 7. Hoewel in dit vak de freatofyten zijn teruggedrongen tot enkele kleine laaggelegen terreindelen, zijn er in de periode 1977-1978 in totaal evenveel freatofyten gevonden als door Bijhouwer worden opgegeven voor de periode 1923-1924. Dit kan slechts verklaard worden door aan te nemen dat de lijst, die aan de relatief uitgebreide beschrijving van Bijhouwer ontleend kan worden, onvolledig is. Waarschijnlijk vormen de soortentallen op de floralijsten voor de periode 1910-1950 een vrij goede benadering voor het werkelijke aantal soorten freatofyten in de diverse vakken in de periode 1923-1924. Doordat Bijhouwer geen nauwkeurige aanduiding geeft van de oppervlakte der

Figuur 19. Veranderingen in de verbreiding van freatofyten in de duinvalleien bij Bergen (NH) vooral onder invloed van grondwaterstandsdaling. Gegevens ontleend aan Bijhouwer (1926) en Bakker et al. (1979 a).

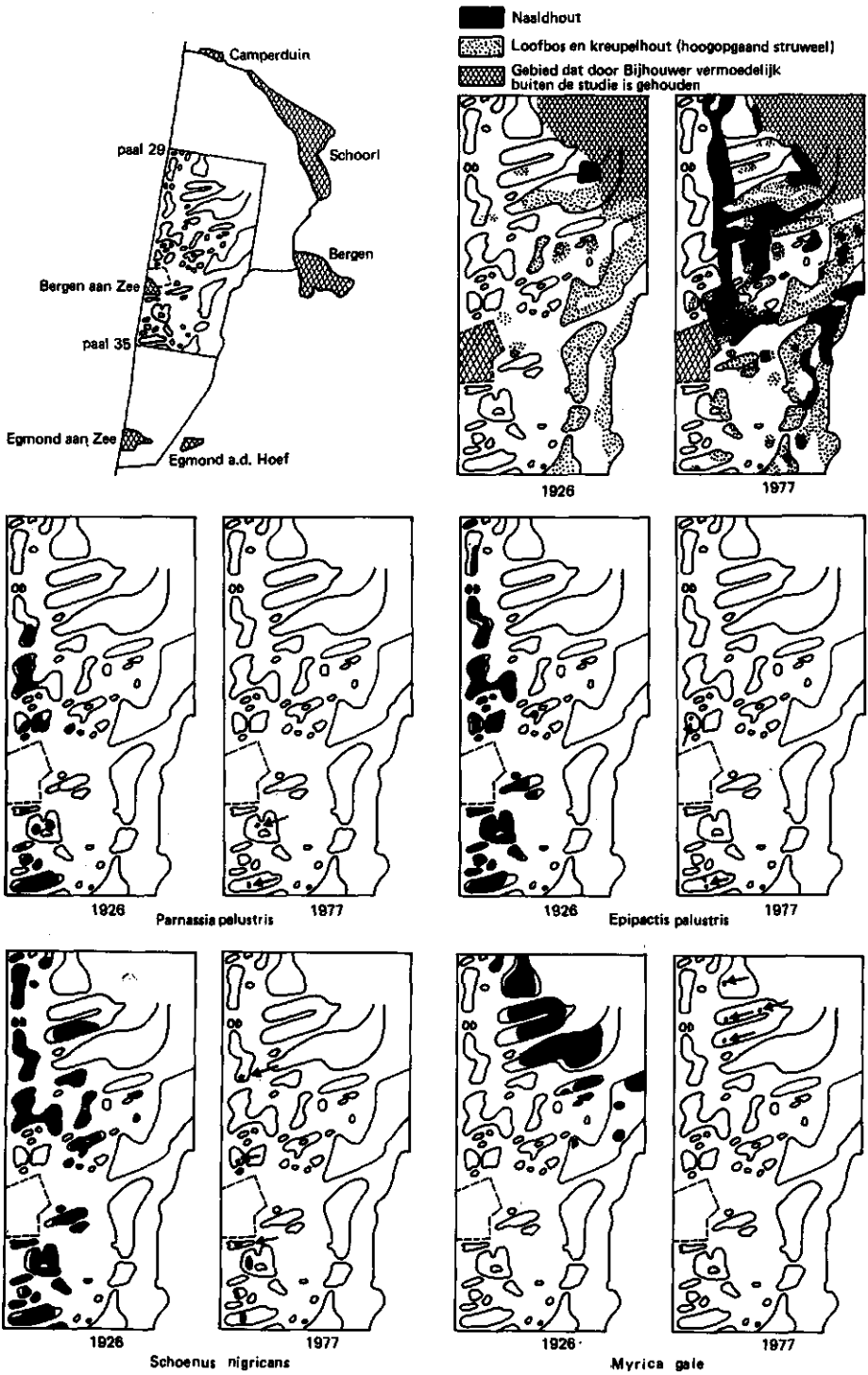


Figure 19. Changes in the distribution of phreatophytes in dune slacks near Bergen (NH), mainly by a fall in watertable. Data from Bijhouwer (1926) and Bakker et al. (1979a).

'associaties' kon ook de afname van de verbreiding van de vegetatietypen niet nauwkeurig worden gekwantificeerd. Desondanks geven de onderzoeksgegevens duidelijk aan dat de oppervlakte van de vegetatietypen van de hygroserie en de mesoserie sterk is afgenomen.

De achteruitgang van het aantal soorten freatofyten in het gebied en het verdwijnen of in oppervlakte achteruitgaan van vegetatietypen die zijn gebonden aan de invloed van het grondwater is hand in hand gegaan met een vaak aanzienlijke daling van de grondwaterstand. Freatofyten en vegetatietypen van vochtige bodem zijn vrijwel geheel beperkt tot de weinige plaatsen waar de gemiddeld laagste grondwaterstand zich op minder dan 1,5 m beneden het maaiveld bevindt. Mede gezien het in paragraaf 2.3 geschetste verband tussen grondwater en plantengroei is het duidelijk dat de grondwaterstandsdaling als hoofdoorzaak van de opgetreden veranderingen moet worden beschouwd.

Toch is het nuttig na te gaan in hoeverre andere milieuwijzigingen ten gevolge van natuurlijke veranderingsprocessen of menselijke activiteiten (zoals bebossing) hebben bijgedragen tot de opgetreden veranderingen.

Door bebossing wordt de plantengroei in directe en indirecte zin beïnvloed. Door directe invloeden (grondbewerking tijdens het planten, schaduwwerking, invloed van strooisel) verdwijnen in het bos ongetwijfeld bepaalde soorten freatofyten en bepaalde vegetatietypen van vochtige bodem. Daar staat tegenover dat zich bij gelijkblijvende grondwaterstand ook in beboste valleien vegetatietypen van vochtige bodem kunnen ontwikkelen, waarin zich verschillende soorten freatofyten kunnen handhaven of vestigen. Dit geldt vooral wanneer de valleien overwegend met loofhout bebost zijn, zoals in het studiegebied. De sterke afname van de totale oppervlakte van de meso- en hygroserie (tabel 1) en van het aantal soorten freatofyten kan dus niet als een direct gevolg van de bebossing beschouwd worden, temeer daar slechts een beperkt aantal kleinere valleien geheel met bos of hoog opgaand struweel bedekt is geraakt (fig. 19). Een aantal soorten freatofyten die elders door de sterke grondwaterstandsdaling zijn verdwenen, weten zich juist in het bos nog te handhaven, waarschijnlijk dankzij het relatief gunstige microklimaat aldaar. Dit geldt onder andere voor *Myrica gale* in het noordelijk deel van het studiegebied (fig. 19) en voor *Orchis maculata* in de Verbrande Pan.

De bebossing heeft indirect wel belangrijk bijgedragen aan de verarming van de plantengroei van de duinvalleien. Door de toename van bos en hoogopgaand struweel op duinruggen en in duinvalleien is de totale verdamping toegenomen, waardoor het neerslagoverschot in grote delen van het gebied aanmerkelijk is verminderd. De bebossing is dus een van de hoofdoorzaken van de grondwaterstandsdaling (Bakker, 1981; Bakker et al., 1981).

Naast de bebossing heeft in het gebied enige uitbreiding van de bebouwing plaatsgevonden, er zijn vergravingen en uitgravingen verricht ten behoeve van de winning en het transport van olie, gas en water en er zijn verschillende wegen en paden aangelegd c.q. verhard. De directe invloed van deze activiteiten, die vooral

hebben plaatsgevonden in de vakken 4 en 5 (fig. 18), is relatief gering geweest. Dit komt in de eerste plaats doordat het ruimtebeslag in verhouding tot de grootte van het studiegebied gering is geweest (vgl. veranderingenkaart in Bakker et al., 1979b; 1981) en verder doordat de activiteiten zich vooral buiten de valleien hebben afgespeeld. Een belangrijk deel van de activiteiten heeft bovendien plaatsgevonden in de directe omgeving van Bergen aan Zee in een terrein dat Bijhouwer niet in zijn studie had betrokken. Enkele van de genoemde activiteiten hebben er in bepaalde gevallen zelfs toe bijgedragen dat zich, ondanks sterke grondwaterstandsdaling, nog freatofyten in het studiegebied kunnen handhaven. Verschillende soorten freatofyten hebben een laatste toevluchtsoord gevonden in kanalen voor de waterwinning (het gaat hier om een aantal algemene soorten als *Mentha aquatica* en *Hydrocotyle vulgaris*). Andere soorten, zoals de niet-obligate freatofyten *Pyrola rotundifolia* en *Monotropa hypophytis* weten zich langs schelpenpaadjes te handhaven (waarschijnlijk omdat kalk hier als compenserende factor optreedt voor het buiten bereik van de plantenwortels zijnde grondwater (vgl. Londo, 1971; 1975b)).

Verder hebben er in het studiegebied waarschijnlijk nog een aantal grootschalige veranderingen plaatsgevonden waarvan het effect moeilijk exact is vast te stellen. Er kunnen enige veranderingen zijn opgetreden ten gevolge van wijzigingen in de mate van betreding (o.i.v. recreatief bezoek aan de duinen) en in de mate van begrazing door wild en vee (wegvallen van beweiding, veranderingen in de konijnenstand o.i.v. myxomatose, jacht en stroperij). Voorts heeft sinds 1926 enige ontkalking van de bodem plaatsgevonden, terwijl luchtverontreiniging mogelijk ook enige invloed heeft gehad op de plantengroei van de valleien. Geen van deze invloeden kan echter als belangrijke directe oorzaak van de sterke achteruitgang van het aantal freatofyten of van de sterke achteruitgang van de vegetatietypen der meso- en hygroserie worden aangemerkt.

De vegetatie van de valleien vertoont weliswaar lokaal sporen van vrij intensieve betreding, maar er zijn geen aanwijzingen gevonden die er op duiden dat freatofyten ten gevolge van betreding in hun verbreiding zijn achteruitgegaan of verdwenen. Integendeel, in een geheel vrij toegankelijke, deels intensief betreden, weinig vochtige vallei midden in Bergen aan Zee hebben *Orchis morio* en een klein aantal andere freatofyten zich waarschijnlijk juist dankzij de betreding tot op heden kunnen handhaven. Elders in het gebied is *Orchis morio* op veel plaatsen verdwenen.

Ook in andere duingebieden kunnen tal van waardevolle freatofyten zich handhaven in vochtige valleien die lokaal intensief worden betreden (Bakker et al., 1979b). Door de betreding wordt het geheel dichtgroeien van valleien met struweel en bos tegengegaan, terwijl er ook aanwijzingen zijn dat enige mate van betreding van de bodem in de onmiddellijke nabijheid van een plant, voor tal van planten gunstig is in verband met de invloed op de beschikbaarheid van vocht en voedingsstoffen (Immerzeel, 1977). Bovenstaande opmerkingen over betreding gelden alleen voor situaties waarin de mate van betreding ruimtelijk gedifferentieerd is, in die zin dat binnen valleien terreindelen die weinig of niet betreden worden afgewisseld worden met terreindelen van kleinere omvang (paadjes e.d.) die intensiever betreden worden. Wanneer valleien

in hun geheel intensief betreden worden, kan een sterke achteruitgang van het aantal soorten freatofyten optreden. Dergelijke situaties doen zich in het gebied niet voor.

De begrazing van het duinterrein is de afgelopen 60 jaar vermoedelijk enigszins gewijzigd. Bijhouwer vermeld over beweiding niets, vermoedelijk vond in zijn tijd alleen rond Bergen aan Zee en langs de binnenduinrand enige beweiding door vee plaats. De konijnenstand is waarschijnlijk, net als in andere delen van het Nederlandse duingebied, sinds ongeveer 1950 door myxomatose afgenomen. De vrij sterke toename van de begroeiing in het gehele gebied hangt dan ook vermoedelijk voor een deel samen met een verminderde begrazingsdruk. In de duinen van Voorne heeft na het beëindigen van de beweiding door vee rond 1910 een veel sterkere struweelontwikkeling plaatsgevonden dan bij Bergen (Sloet van Oldruitenborgh, 1976). Hier blijkt duidelijk dat een snelle successie in de richting van struweel en bos ten gevolge van een vermindering van de begrazingsdruk in een groot gebied niet hoeft te leiden tot een sterke afname van het aantal soorten freatofyten of tot een sterke achteruitgang van de totale oppervlakte van de meso- en hygroserie.

Ontkalking van de bodem heeft geleid tot enige veranderingen in de vegetatie van het gebied. De plantenkaartjes uit Bijhouwer (1926) maken duidelijk dat de noordgrens van het voorkomen van enkele kalkminnende soorten in niet-beboste droge terreindelen naar het zuiden is verschoven. De invloed die ontkalking heeft gehad op de plantengroei van de valleien is moeilijk na te gaan, temeer daar de ontkalking die in vochtige tot natte valleien zeer langzaam verloopt, door grondwaterstandsdaling wordt gestimuleerd (Klijn, 1981). Ontkalking van de valleien heeft vooral een verschuiving in de soortensamenstelling van de vegetatie tot gevolg. Ook kalkarme valleien kunnen bijzonder soortenrijk zijn (vgl. Bakker et al., 1979a en b). De sterke vermindering van het aantal soorten freatofyten kan dan ook slechts voor een klein deel verklaard worden door een eventuele ontkalking van de bodem. De vermindering van de totale oppervlakte van de meso-en hygroserie kan hierdoor in het geheel niet verklaard worden.

De luchtverontreiniging is weliswaar een toekomstige bedreiging voor natuurgebieden maar het is niet aannemelijk dat dit een directe oorzaak is voor de geconstateerde verarming van de plantengroei van de valleien. Als dit het geval was, dan zou in de duinen tussen Petten en Callantsoog (waarvan mag worden aangenomen dat de kwaliteit van lucht en neerslag vergelijkbaar is met het studiegebied) ook een sterke verarming ten opzichte van enige tientallen jaren geleden zijn opgetreden. Dit is niet het geval (Bakker et al., 1979a).

Grondwaterstandsdaling vormt dus de belangrijkste directe oorzaak van de verarming die de plantengroei van de duinvalleien bij Bergen tussen 1923 en 1978 heeft ondergaan. Bebossing, bebouwing, wegaanleg, wegverharding en vergravingen hebben als directe oorzaken van de verarming een rol van ondergeschikte betekenis gespeeld.

4.3.4. De veranderingen in de plantengroei van de duinen bij Bergen in relatie tot de gevoeligheid van planten voor grondwaterstandsdaling

Uit het onderzoek in de duinen bij Bergen, maar ook op vele andere plaatsen in de duinen langs de Nederlandse kust, bleek dat tussen de verschillende soorten freatofyten belangrijke verschillen bestaan in de reactie op grondwaterstandsdaling. Sommige soorten verdwijnen binnen enkele jaren van hun oorspronkelijke groeiplaats (dergelijke soorten worden hier aangeduid als verdrogingsgevoelig), andere soorten weten zich ook bij sterke grondwaterstandsdaling nog jarenlang op hun oorspronkelijke groeiplaats te handhaven (weinig verdrogingsgevoelige soorten, zie ook Londo, 1975b).

Vanuit natuurbeheersoogpunt is het van belang de gevoeligheid van freatofyten voor grondwaterstandsdaling te kennen met het oog op de indicatiewaarde die hieraan ontleend kan worden ten aanzien van het grondwaterregiem (duidt de samenstelling van de flora van een bepaald terrein al dan niet op een gedaalde grondwaterstand?).

Een indeling van freatofyten in klassen van verdrogingsgevoeligheid bestaat voor de Nederlandse flora nog niet. De vraag is nu in hoeverre bestaande classificaties van freatofyten zich er toe lenen om er een 'verdrogingsgevoeligheidsclassificatie' op te baseren. In dit verband zijn de classificaties van Londo (1975b) en Iversen (1936) van belang.

Londo geeft in zijn freatofytenlijst een onderverdeling van freatofyten in verschillende typen. Hierin is aangegeven hoe de freatofyten zich, afhankelijk van verschillen in klimaat en grondwaterregiem, in verschillende delen van Nederland gedragen in relatie tot het grondwaterregiem. De indeling van Londo is niet ontworpen voor het aangeven van de verdrogingsgevoeligheid van planten, maar gericht op het gedrag van planten bij een in de tijd min of meer stabiel grondwaterregiem. Toch mag verwacht worden dat de indeling van Londo enige relatie vertoont met de verdrogingsgevoeligheid van planten. Zo ligt voor de hand om aan te nemen dat soorten die alleen in de duinen zijn gebonden aan de invloedssfeer van het grondwater, minder gevoelig zijn voor grondwaterstandsdaling dan soorten die in het gehele land aan die invloedssfeer gebonden zijn.

De indeling van Iversen (1936) (par. 2.3.2.3) is vooral gebaseerd op het effect van tijdelijk vochttekort op de planten. Hoewel ook deze indeling niet ontworpen is voor het aangeven van verdrogingsgevoeligheid, mag verwacht worden dat hij hiermee een duidelijke relatie vertoont. Bij grondwaterstandsdaling zullen dan de soorten van (zeer) natte standplaatsen, die een onderbreking van de vochtvoorziening slecht verdragen, het eerst verdwijnen. Het betreft hier met name de amfifyten en de mesomorfe en hygromorfe telmatofyten. Vervolgens zullen de van nature onder iets minder natte omstandigheden voorkomende hygrofyten en mesofyten, die eveneens gevoelig zijn voor onderbrekingen in de vochtvoorziening, verdwijnen. De euxerofyten en de hemixerofyten, alsook de succulente en scleromorfe telmatofyten zullen naar verwacht mag worden, het langst stand houden.

Teneinde na te gaan in hoeverre bovenbeschreven verwachtingspatroon juist is,

		TOTAAL	CATEGORIE LONDO				
			a	(f)	f	F	W
VAK 1	1910-1950	31	2	8	5	7	9
	1977-1978	10	1	5	1	1	2
	Verdwenen (Disappeared)	23 (74%)	1 (50%)	4 (50%)	5 (100%)	6 (86%)	7
	Bijgekomen (New)	2 (6%)	0 (0%)	1 (12,5%)	1 (20%)	0 (0%)	0
VAK 2	1910-1950	73	9	9	18	17	20
	1977-1978	24	2	5	6	5	6
	Verdwenen (Disappeared)	54 (74%)	7 (78%)	4 (44%)	14 (78%)	14 (82%)	15
	Bijgekomen (New)	5 (7%)	0 (0%)	0 (0%)	2 (11%)	2 (12%)	1
VAK 3	1910-1950	40	4	10	8	10	8
	1977-1978	18	1	5	3	3	6
	Verdwenen (Disappeared)	26 (65%)	3 (75%)	5 (50%)	5 (63%)	8 (80%)	5
	Bijgekomen (New)	4 (10%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	1 (10%)	3
VAK 4	1910-1950	59	10	8	17	10	14
	1977-1978	27	3	6	8	4	6
	Verdwenen (Disappeared	39 (66%)	7 (70%)	2 (25%)	10 (59%)	8 (80%)	12
	Bijgekomen (New)	7 (12%)	0 (0%)	0 (0%)	1 (6%)	2 (20%)	4
VAK 5	1910-1950	52	6	10	11	12	13
	1977-1978	11	2	4	1	3	1
	Verdwenen (Disappeared)	42 (81%)	4 (67%)	6 (60%)	10 (91%)	10 (83%)	12
	Bijgekomen (New)	1 (2%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	1 (8%)	0
VAK 6	1910-1951	83	10	10	20	16	27
	1977-1978	44	7	8	10	10	9
	Verdwenen (Disappeared)	42 (51%)	5 (50%)	2 (20%)	11 (55%)	6 (38%)	18
	Bijgekomen (New)	3 (4%)	2 (22%)	0 (0%)	1 (5%)	0 (0%)	0
VAK 7	1910-1950	51	7	10	11	10	13
	1977-1978	38	6	8	6	9	9
	Verdwenen (Disappeared)	27 (53%)	3 (42%)	5 (50%)	6 (55%)	5 (50%)	8
	Bijgekomen (New)	14 (27%)	2 (29%)	3 (30%)	1 (9%)	4 (40%)	4
Gemiddeld verdwenen (in %) (Mean % disappeared)		66%	62%	43%	71%	71%	75%

a, (f), f, F, W: zie (see) Londo (1975b)

HYDROTYPE IVERSEN

Ex	Hx	M	Hg	Tel	A
1	6	5	5	5	1
1	3	1	0	1	0
0 (0%)	4 (67%)	4 (80%)	5 (100%)	4 (80%)	1 (100%)
0 (0%)	1 (17%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
1	6	12	6	11	8
1	3	3	3	5	1
0 (0%)	3 (50%)	9 (75%)	3 (50%)	7 (64%)	7 (88%)
0 (0%)	0 (0%)	1 (8%)	0 (0%)	1 (9%)	0 (0%)
1	7	8	7	5	2
1	5	3	1	3	0
0 (0%)	2 (29%)	5 (63%)	6 (86%)	4 (80%)	2 (100%)
0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	2 (40%)	0 (0%)
1	5	14	5	9	4
1	4	4	1	6	1
0 (0%)	1 (20%)	10 (71%)	4 (80%)	5 (56%)	4 (100%)
0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	2 (22%)	1 (25%)
1	6	12	7	7	1
1	3	2	0	0	0
0 (0%)	3 (50%)	10 (83%)	7 (100%)	7 (100%)	1 (100%)
0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
1	7	15	8	14	5
1	5	7	6	8	0
0 (0%)	2 (29%)	9 (60%)	2 (25%)	6 (43%)	5 (100%)
0 (0%)	0 (0%)	1 (7%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
1	5	11	6	8	3
1	6	6	7	4	0
0 (0%)	0 (0%)	6 (55%)	1 (17%)	6 (75%)	3 (100%)
0 (0%)	1 (20%)	1 (9%)	2 (33%)	2 (25%)	0 (0%)
0%	35%	70%	66%	71%	98%

Tabel 2. Veranderingen in het aantal soorten freatofyten in een zevental proefvakken (als in fig. 18) in de duinen bij Bergen (N.H.). De veranderingen zijn aangegeven per hydrotype (volgens Iversen, 1936) en per freatofytencategorie (volgens Londo, 1975b). Per vak is aangegeven hoeveel soorten uit de periode 1910-1950 in 1977-1978 niet meer werden aangetroffen (verdwenen) en hoeveel nieuwe soorten in 1977-1978 werden aangetroffen (bijgekomen). Alle percentages zijn berekend ten opzichte van het soortental voor de periode 1910-1950 (= 100 %).

Table 2. Changes in the number of phreatophytes of seven dune areas (Fig. 18) near Bergen (North Holland). Changes are specified for each hydrotype (Iversen, 1936) and each category of phreatophytes (Londo, 1975b). For each area the number of species from 1910-1950, that did not occur in 1977-1978 are indicated as disappeared. The species that were found in 1977-1978 and were not registrated in 1910-1950 are indicated as new. All percentages refer to the number of species from 1910-1950 (= 100 %).

Ex = Euxerofyten
Hx = Hemixerofyten
M = Mesofyten
Hg = Hygrofyten
Tel = Telmatofyten
A = Amfifyten

zie (see): pagina (page) 27 t/m 29

zijn de onderzoekresultaten van Bergen nader geanalyseerd. Voor iedere categorie uit de indelingen van Londo en Iversen is nagegaan welk aandeel vanaf het begin van de waarnemingsperiode is verdwenen, dan wel achteruitgegaan. De resultaten zijn in tabel 2 weergegeven. De categorieën zijn zodanig gerangschikt dat, uitgaande van het bovenstaande, per auteur van links naar rechts een toenemend percentage verdwenen soorten verwacht kan worden. De plaatsing van de categorie telmatofyten is enigszins arbitrair, alleen de ondertypen zouden goed gerangschikt kunnen worden, maar deze waren slechts van een zeer gering aantal soorten bekend.

Uit tabel 2 blijkt dat voor de indeling van Iversen in grote lijnen aan het verwachtingspatroon is voldaan. De amfifyten zijn sterk achteruitgegaan, gevolgd door de hygrofyten en mesofyten. Van de euxerofyten en hemixerofyten is slechts een relatief klein deel verdwenen. Van de telmatofyten is ook een groot deel verdwenen, voor zover kon worden nagegaan voornamelijk mesomorfe en hygromorfe telmatofyten.

Voor de freatofytentypen van Londo wordt nauwelijks aan de verwachting voldaan. Men kan slechts constateren dat uit de categorieën a en (f) relatief minder soorten zijn verdwenen dan uit de overige categorieën.

Dat de indeling van Londo weinig verband vertoont met de gevoeligheid van plantesoorten voor grondwaterstandsdaling, moet vooral worden toegeschreven aan het feit dat zijn indeling in belangrijke mate wordt bepaald door de kiemingsecologie en in mindere mate door de ecologie van volwassen planten. Diverse soorten kiemen in de duinen slechts op een natte bodem, terwijl de volwassen planten ook buiten de invloedssfeer van het grondwater lang stand kunnen houden. Desondanks worden zij vaak tot de meest 'vochtminnende' soorten gerekend (categorieën W en F). Londo (1975) noemt in dit verband zelf *Carex acutiformis* en *Phragmites australis*. Andere voorbeelden zijn *Oxycoccus macrocarpos*, *Schoenus nigricans*, en *Vaccinium uliginosum*.

In de indeling van Iversen wordt aan de kiemingsecologie geen aandacht besteed. Juist de ecologie van de volwassen plant speelt een belangrijke rol. Bovengenoemde soorten komen in de indeling van Iversen naar voren als soorten die onderbrekingen in de vochtvoorziening goed kunnen doorstaan.

Op grond van het bovenstaande moet geconcludeerd worden dat de indeling van Iversen een goede basis biedt voor het opstellen van een classificatie van gevoeligheid voor grondwaterstandsdaling, met name voor kruidachtige overblijvende planten, heesters en bomen. Voor een- en tweejarige planten is de kiemingsecologie van overheersend belang. De een- en tweejarige soorten die volgens Londo (1975b) gerekend kunnen worden tot de obligate freatofyten reageren snel op veranderingen in het grondwaterregiem, ongeacht het feit of de volwassen planten onderbrekingen in de vochtvoorziening kunnen doorstaan. Uitgaande hiervan is een gevoeligheidsindeling gemaakt voor alle in het Nederlandse duingebied voorkomende freatofyten. Deze indeling, die is opgenomen in Ten Haaf & Van Zadelhoff (1981a), bestaat slechts uit twee klassen, te weten verdrogingsgevoelige en weinig verdrogingsgevoelige freatofyten. Tot de freatofyten die gevoelig zijn voor grondwaterstandsdaling zijn gerekend:

- alle een- en tweejarige soorten die volgens Londo (1975b) gerekend kunnen worden tot de obligate freatofyten
- alle kruidachtige overblijvende planten, heesters en bomen die volgens Iversen (1936) gerekend kunnen worden tot de
. amfifyten
. hygrofyten
. mesofyten
. mesomorfe en hygromorfe telmatofyten

Tot de freatofyten die weinig gevoelig zijn voor grondwaterstandsdaling zijn gerekend:
- alle een- en tweejarige soorten die volgens Londo (1975b) beschouwd kunnen worden als niet-obligate freatofyten
- alle kruidachtige overblijvende planten, heesters en bomen die volgens Iversen (1936) gerekend kunnen worden tot de
. succulente en scleromorfe telmatofyten
. hemixerofyten
. euxerofyten

Aangezien van slechts 50 % van de in de duinen voorkomende freatofyten het hydrotype volgens Iversen bekend is (en van de telmatofyten in het algemeen slechts het hoofdtype), konden lang niet alle soorten volgens bovenstaande criteria worden ingedeeld. Van soorten waarvan het hydrotype niet bekend is, is de indeling gebaseerd op veldervaring. De verdrogingsgevoeligheid van de soorten waarvan het hydrotype onbekend is, is in Ten Haaf & Van Zadelhoff (1981a) tussen haakjes weergegeven. De indeling draagt daardoor ten dele een voorlopig karakter. Voor een meer definitieve (en mogelijk verfijndere) classificatie moet van alle freatofyten het hydrotype volgens Iversen (1936) worden bepaald. Dit was in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' wegens tijdgebrek niet mogelijk, maar is eenvoudig uit te voeren (zie Iversen, 1936 en Westhoff, 1947).

Voor een nadere detaillering van de verdrogingsgevoeligheidsclassificatie zal in het bijzonder aandacht besteed moeten worden aan de indirecte effecten van grondwaterstandsdaling. De bovenbeschreven indeling heeft vooral betrekking op het directe effect van grondwaterstandsdaling: verminderde beschikbaarheid van grondwater.

4.3.5 Veranderingen in de plantengroei van het Kapenglop (Schiermonnikoog) onder invloed van grondwaterstandsdaling

De effecten van grondwaterstandsdaling in het Kapenglop op Schiermonnikoog worden beschreven in Engelmoer & Hendriksma (1979). Dit is een vergelijkend onderzoek op basis van herkartering van plantesoorten en vegetatietypen in tien proefvakken en hernieuwde opname van veertig permanente kwadraten van Frijlink (1965).

Uit het onderzoek blijkt dat de vegetatie van het Kapenglop tussen 1965 en 1977 sterk is gewijzigd. Dit ondanks het feit dat er zich, afgezien van de relatief ge-

ringe grondwaterstandsdaling en de daarbij optredende neveneffecten, geen ingrijpende wijzigingen in het abiotisch milieu hebben voorgedaan.

Engelmoer & Hendriksma konden niet nauwkeurig vaststellen hoe groot de grondwaterstandsdaling in het gebied is geweest, zij schatten dat de gemiddelde grondwaterstand sinds 1965 zo'n 60 cm is gedaald. Volgens Bakker et al. (1979a) is de grondwaterstand sinds 1965 weliswaar aanmerkelijk gedaald, maar is de gemiddelde grondwaterstand ten opzichte van de situatie aan het eind van de 19e eeuw met niet meer dan enige decimeters gedaald.

Engelmoer & Hendriksma constateerden op basis van herkartering van de verspreid over het Kapenglop liggende proefvakken (20 m x 20 m) het volgende. De lage, open begroeiingen van de hygroserie hadden voor een belangrijk deel plaats gemaakt voor meer gesloten, opgaande begroeiingen. Er was op deze plaatsen een tendens te bespeuren naar struweel- en bosvorming. In de begroeiingen van de mesoserie waren de veranderingen minder groot. Open, lage begroeiingen hadden zich er voor een belangrijk deel gehandhaafd. Er leek een langzame verzuring van de bodem op te treden. Onder voedselrijke omstandigheden traden in de begroeiingen van de mesoserie snellere veranderingen op dan onder voedselarme omstandigheden (hierbij moet dezelfde kanttekening gemaakt worden als bij een soortgelijke constatering van Sýkora, 1978; blz. 74). In de xeroserie leek weinig verandering te zijn opgetreden.

Uit hernieuwde opname van de verspreid in het Kapenglop gelegen permanente kwadraten (2 m x 2 m) bleek dat de hydrofyten geheel uit de kwadraten waren verdwenen en dat het aantal freatofyten was afgenomen. In 1965 kwamen in de kwadraten nog 61 soorten freatofyten voor, waaronder 30 'waardevolle' soorten, in 1977 waren deze aantallen gedaald tot respectievelijk 49 en 24 soorten.

Voorts werd op basis van de hernieuwde opname der permanente kwadraten geconstateerd dat in laaggelegen kwadraten met een humusrijke bodem soortenarme begroeiingen met een hoge produktie aan plantaardig materiaal tot ontwikkeling waren gekomen, terwijl in laaggelegen kwadraten met een humusarme bodem in verschillende gevallen uitgebalanceerde, soortenrijke vegetaties tot ontwikkeling waren gekomen, zoals ze vroeger in hoger gelegen kwadraten voorkwamen. Kenmerkende soorten uit de vroeger relatief soortenarme vegetaties van de laagstgelegen kwadraten waren verdwenen. In het totale opnamemateriaal was het aandeel van soorten uit de klassen Potametea en Parvocaricetea (o.a. uit het Junco baltici-Schoenetum nigrantis) verminderd. Het aandeel van soorten uit syntaxa van droge bodem, vooral uit de klasse Koelerio-Corynephoretea, was groter geworden. In de kwadraten waarvan de vegetatie behoorde tot het hogere deel van de hygroserie en de mesoserie was de gesommeerde bedekking van de vegetatie met ongeveer 30 % gedaald.

Bij herkartering van een aantal plantesoorten in een net van proefvakken (10 m x 10 m) dat een groot deel van het Kapenglop besloeg, kwamen belangwekkende veranderingen naar voren. Doordat van alle 10 m x 10 m vakken het hoogste en het laagste punt was ingemeten konden niet alleen de veranderingen in de verbreiding van de plantesoorten in horizontale vlak worden nagegaan, maar ook in het verticale (zie tabel 3

Tabel 3. Veranderingen in het voorkomen van freatofyten in 10 m x 10 m vakken in het Kapenglop op Schiermonnikoog onder invloed van grondwaterstandsdaling (naar Engelmoer & Hendriksma, 1979).

	Aantal bezette vakken in Number of occupied plots			Totaal Total		Verschil (%) Difference (%)
	1965	1965 + 1977	1977	1965	1977	
Cirsium palustre	27	12	18	39	30	- 23
Cirsium x spurium	12	0	30	12	30	+ 150
Pyrola rotundifolia	12	2	14	14	16	+ 14
Parnassia palustris	33	11	47	44	58	+ 32
Epipactis palustris	91	57	43	147	100	- 32
Cirsium dissectum	155	204	83	359	287	- 20
Ophioglossum vulgatum	3	0	29	3	29	+ 867
Orchis incarnata	22	7	23	29	30	+ 3
Pedicularis palustris	121	34	17	155	51	- 66

Table 3. Changes in the occurrence of phreatophytes in plots 10 m x 10 m, as influenced by a fall-in watertable, at Schiermonnikoog (Frisian Islands) (after Engelmoer & Hendriksma, 1979).

en figuur 20). Op basis van tabel 3 en figuur 20 kan het volgende worden geconcludeerd.
- Freatofyten die zich hebben gehandhaafd of uitgebreid, kennen veelal een vrij sterke neerwaartse verschuiving van het hoogtetraject waarin zij voorkomen. Het aantal nieuwe vestigingsplaatsen is relatief groot (*Cirsium x spurium, Pyrola rotundifolia, Parnassia palustris, Orchis incarnata, Ophioglossum vulgatum*)
- Soorten die zijn achteruitgegaan kennen vaak een afname van de trajectbreedte terwijl de hoogteligging van het traject min of meer ongewijzigd blijft. Het aantal nieuwe vestigingsplaatsen is relatief klein (*Cirsium dissectum, Epipactis palustris*).

4.3.6 Discussie

De veranderingen in de plantengroei van het Kapenglop zijn gepaard gegaan met een daling van de grondwaterstand.

Zowel over de mate van daling als over de oorzaken van de daling bleken verschillen in inzicht te bestaan tussen Engelmoer & Hendriksma (1979) en Bakker (Bakker et al., 1979a). Bakker geeft een berekende waarde aan voor de daling sinds het eind van de vorige eeuw, Engelmoer & Hendriksma geven vooral op basis van veldwaarnemingen van diverse personen een schatting van de daling sinds 1952. Bakker beschouwt het gebied als licht verdroogd, hetgeen gestaafd kan worden door vergelijking van de huidige situatie met de schaarse gegevens over de hydrologische situatie in het verleden (Bakker et al., 1979a).

De situatie die Bakker aangeeft voor het einde van de vorige eeuw heeft waarschijnlijk ook gedurende een groot deel van de eerste helft van deze eeuw bestaan en is voor een belangrijk deel bepalend geweest voor de bodemgesteldheid en vegetatiesamenstelling van het Kapenglop in 1965. De veranderingen van de plantengroei in het

Figuur 20. Verschuivingen van hoogtetrajecten van freatofyten in een duinvallei op Schiermonnikoog gedurende een periode met grondwaterstandsdaling. Gegevens ontleend aan Engelmoer & Hendriksma (1979).

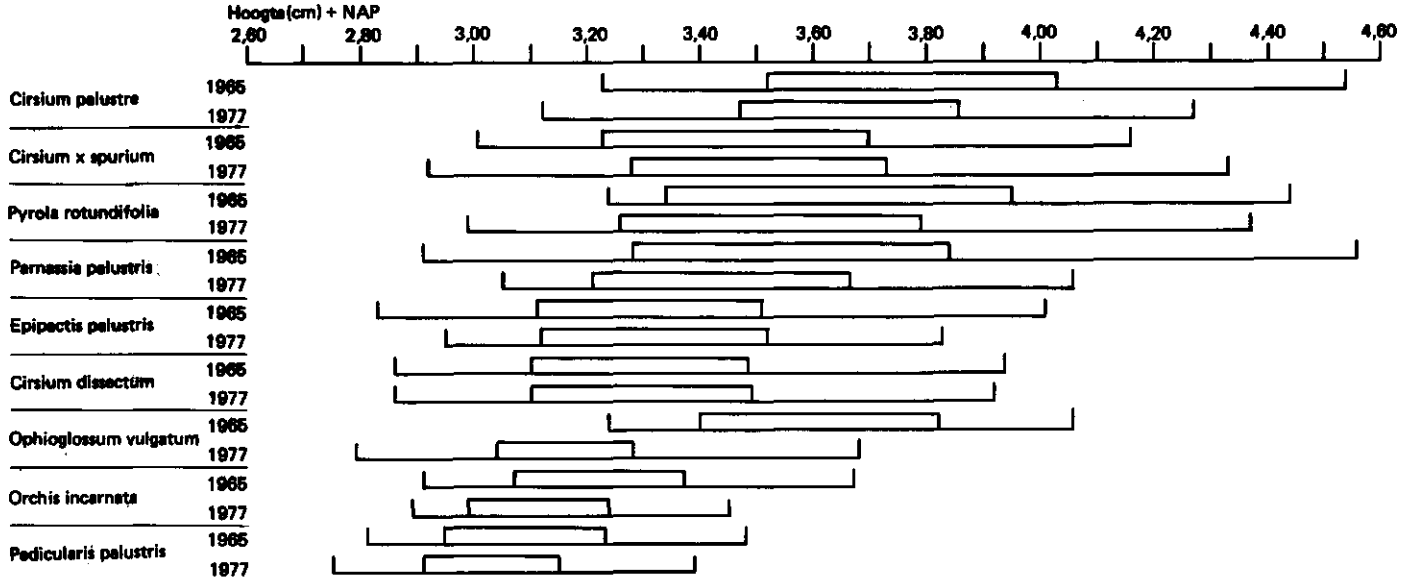


Figure 20. Shift in height range of phreatophytes in a dune slack on Schiermonnikoog (Frisian Islands) during a period of falling watertable. Data from Engelmoer & Hendriksma (1979).
Hoogte = height.

Kapenglop kunnen dan ook deels worden toegeschreven aan een permanente daling van de gemiddelde grondwaterstand van circa 0,2 m. De effecten van deze geringe permanente daling zijn beïnvloed en waarschijnlijk ten dele versterkt door de daling van de grondwaterstand van het tijdelijk hoge niveau in de natte jaren '60 naar het lagere niveau in de jaren '70 toen de neerslaghoeveelheden en de verdamping rond hun normale waarden schommelden (Deelrapport Schiermonnikoog, Bakker et al., 1979a). Het 'opschuiven' van plantensoorten naar lager gelegen plaatsen kan waarschijnlijk geheel aan de grondwaterstandsdaling (bestaande uit de beide bovengenoemde componenten) worden toegeschreven.

De overige veranderingen kunnen eveneens in belangrijke mate aan de grondwaterstandsdaling worden toegeschreven, maar zijn mogelijk ook voor een deel te wijten aan veranderingen in het beheer, zoals een vermindering van de frequentie en de schaal waarop wordt gemaaid en geplagd (vgl. Westhoff, 1951; Frijlink, 1965). Ook de beëindiging van de beweiding rond 1940 kan een rol gespeeld hebben (vgl. Frijlink, 1965), evenals de verminderde begrazingsdruk van konijnen ten gevolge van myxomatose.

4.3.7 Enkele conclusies met betrekking tot de effecten van grondwaterstandsdaling

De resultaten van de onderzoeken in de duinen bij Bergen en in het Kapenglop op Schiermonnikoog bevestigen het voorlopige beeld uit paragraaf 4.3.2 en vullen dit aan. Vooral de omvang van de veranderingen in de plantengroei van relatief grote gebieden wordt verduidelijkt.

- Grondwaterstandsdaling heeft in het duingebied bij Bergen (N.H.) geleid tot een sterk verminderde verbreiding van diverse soorten freatofyten (fig. 19). Verschillende soorten freatofyten zijn, vooral ten gevolge van de grondwaterstandsdaling, geheel uit het gebied verdwenen. Met name in het kalkarme sterk verdroogde noordelijk deel van het gebied bij Bergen is het aantal soorten freatofyten drastisch gedaald (fig. 18). Daarbij bleek het aantal soorten freatofyten dat kenmerkend is voor weinig dynamische, relatief voedselarme milieus, sterker te zijn afgenomen dan het aantal soorten dat kenmerkend is voor dynamische en/of relatief voedselrijke milieus (fig. 18 en paragraaf 4.3.3.3).
- Grondwaterstandsdaling heeft in het duingebied bij Bergen geleid tot een sterke afname van het oppervlak der meso- en hygroserie; met name de vegetatietypen die gebonden zijn aan (zeer) natte milieus zijn sterk achteruitgegaan of verdwenen (tabel 1).
- Grondwaterstandsdaling heeft in het Kapenglop op Schiermonnikoog bijgedragen tot een sterk verminderde verbreiding van verschillende soorten freatofyten (tabel 3). Met name op humusrijke plaatsen traden sterke effecten op zoals uitbreiding van soorten die positief reageren op versterkte mineralisatie, een hoger en dichter worden van de vegetatie en plaatselijk zelfs struweelontwikkeling. Hierbij hebben mogelijk ook veranderingen in het beheer een rol gespeeld.
- Uit de studie in het Kapenglop op Schiermonnikoog bleek dat slechts een deel van de freatofytensoorten zich bij een daling van de grondwaterstand in neerwaartse richting

'verplaatste'. Andere soorten vestigden zich niet op lager gelegen standplaatsen maar bleven achter of verdwenen. De neerwaartse verschuiving van de vegetatiezones was dus onvolledig hetgeen tot gevolg had dat de soortensamenstelling van de vegetatiezones zich wijzigde.

- Bij nadere analyse van de onderzoekresultaten van de Berger duinen blijkt, dat de hydrotypen van Iversen (1936) duidelijk verschillen in hun gevoeligheid voor grondwaterstandsdaling. Met name de amfifyten blijken gevoelig te zijn voor de gevolgen van grondwaterstandsdaling, gevolgd door de hygrofyten en mesofyten die beide ongeveer een gelijke gevoeligheid vertonen. Ook telmatofyten blijken gevoelig te zijn voor grondwaterstandsdaling, met name de hygromorfe en mesomorfe telmatofyten. Succulente en scleromorfe telmatofyten zijn net als hemixerofyten en euxerofyten weinig gevoelig voor de gevolgen van grondwaterstandsdaling.

Over de onderzoekmethoden kan het volgende worden opgemerkt:

- Bijhouwers systematische beschrijving van het studiegebied, op basis van stabiele, ook na 50 jaar nog goed te localiseren grenzen, maakte het mogelijk de flora en vegetatie van de duinen bij Bergen uit 1923-1924, te vergelijken met de huidige situatie. Het was mogelijk in hoofdzaak op basis van deze vergelijking en met gebruikmaking van aanvullende gegevens een duidelijk beeld te krijgen van de effecten van een matige tot sterke grondwaterstandsdaling in het duingebied bij Bergen (N.H.). Mede door de omvang van het gebied wordt dit beeld slechts in beperkte mate verstoord door locale menselijke ingrepen.
- Bij vergelijking van de soortenlijsten van de relatief grote vakken van Bijhouwer (1926) uit 1923-1924 (1910-1950) en 1977-1978 krijgt men een geflatteerd beeld van de huidige situatie, aangezien bij een dergelijke vergelijking alleen naar voren komt welke soorten geheel verdwenen zijn, terwijl niet duidelijk wordt dat van de overgebleven soorten het aantal groeiplaatsen en het aantal exemplaren per groeiplaats sterk is achteruitgegaan.
- Het verloop van de veranderingen in de plantengroei van de duinen bij Bergen onder invloed van de grondwaterstandsdaling en de snelheid waarmee deze veranderingen zich hebben voltrokken konden op basis van de vergelijking van de twee ver uiteengelegen momentopnamen niet worden vastgesteld. Nauwkeurig onderzoek van de flora en de vegetatie in een net van permanente kwadraten waarvan de hoogte is ingemeten, zoals bij het onderzoek in het Kapenglop op Schiermonnikoog heeft plaatsgevonden, biedt hiertoe betere mogelijkheden.

Samenvatting

Het verdwijnen of sterk in ecologische waarde achteruitgaan van vochtige duinvalleien door grondwateronttrekking en/of infiltratie met oppervlaktewater en de bedreigingen die van toekomstige waterwinnings- en infiltratieprojecten uitgaan, vormden de aanleiding tot het landschapsecologische onderzoekproject 'Nederlandse duinvalleien'. Het onderzoek werd verricht in 1976-1979 door zes medewerkers. De bij het onderzoek betrokken disciplines waren de fysische geografie, de hydrologie en de geobotanie. Het onderzoek had ondermeer ten doel een beeld te geven van de huidige gesteldheid van het duingebied (in het bijzonder de valleien), voor wat betreft de aspecten geomorfologie, hydrologie, flora en vegetatie in relatie tot de situatie in het verleden. Deze publikatie is voor een belangrijk deel gebaseerd op materiaal dat is verzameld in het kader van het Duinvalleienonderzoek.

In hoofdstuk 2 wordt kort aangegeven dat het gevarieerde abiotisch milieu de basis vormt voor de soortenrijkdom en de gevarieerdheid van de plantengroei in het duingebied. Dit wordt voor de milieufactoren moedermateriaal, klimaat, grondwater en bodem nader toegelicht aan de hand van literatuurgegevens. Vervolgens wordt nader ingegaan op de relatie grondwater-plantengroei. Dit deel is eveneens grotendeels gebaseerd op literatuurgegevens. Geïllustreerd werd dat planten in het duingebied in een bodemzone tot 55 cm boven het freatisch vlak over een beduidend grotere hoeveelheid water kunnen beschikken dan in een daarboven gelegen bodemzone. Hieruit is theoretisch afgeleid dat in een duingebied met een natuurlijk grondwaterregiem (fluctuatie van de gemiddelde jaarstand maximaal 0,7 m) obligate freatofyten tot circa 1 m boven de gemiddelde jaarstand kunnen voorkomen. De invloed van het grondwater strekt zich dus uit tot circa 1 m boven de gemiddelde grondwaterstand. Buiten de invloedssfeer van het grondwater kunnen zich alleen soorten handhaven die via een aanpassingsvorm aan droogte zijn aangepast. Binnen de invloed van het grondwater is het grondwaterregiem (naast de chemische samenstelling van het grondwater) in belangrijke mate bepalend voor de soortensamenstelling van de vegetatie en voor het vegetatiepatroon. Er bestaan binnen deze invloedssfeer vaak sterke correlaties tussen het voorkomen van plantesoorten en vegetatietypen enerzijds en het grondwaterregiem anderzijds. Dit geldt met name voor gebieden met een natuurlijk grondwaterregiem en een natuurlijke grondwaterkwaliteit. Aan het slot van hoofdstuk 2 wordt ingegaan op de invloed van veranderingen in het grondwaterregiem op de plantengroei. De processen die een rol spelen bij grondwaterstandsdaling, grondwaterstandsstijging en verandering van het fluctuatietraject zijn kort geschetst.

In hoofdstuk 3 wordt aandacht besteed aan de flora-inventarisatie en de vegetatiekartering welke in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek' zijn uitgevoerd. Eerst wordt een algemene beschouwing gegeven over floristische inventarisaties,

waarna een overzicht wordt gegeven van de flora-inventarisaties die tot 1980 in het Nederlandse duingebied zijn uitgevoerd. Daarbij is vooral aandacht geschonken aan de aard en het doel van deze inventarisaties. Vervolgens is nader ingegaan op de opzet van de flora-inventarisatie in het kader van het 'Duinvalleienonderzoek'. Met behulp van streeplijsten werden ruim 400 duinvalleien en andere vochtige duintereinen geïnventariseerd (fig. 4). De begrenzing van de inventarisatie-eenheden werd op ecologische basis gekozen (veelal de grens vallei-duinrug), dit om een goede interpretatie van de lijsten (op zich of in vergelijking met andere lijsten) mogelijk te maken (fig. 6). De karakterisering en kartering van vegetaties in het algemeen en van duinvegetaties in het bijzonder wordt uitgebreid beschreven. Aan de doelstellingen die aan de vegetatiekartering werden gesteld, kon het beste worden beantwoord door de legenda van de vegetatiekaarten te baseren op een van de kaartschaal onafhankelijke 'Basisclassificatie'. Een van de belangrijke voordelen van deze werkwijze was dat het verwaarlozen van kleine, niet karteerbare elementen, zoals vegetaties van paadjes en greppels, daarmee werd voorkomen.

De 'Basisclassificatie' werd voor een belangrijk deel gebaseerd op bestaande vegetatieclassificaties volgens de methode Braun-Blanquet. Deze classificaties hebben (mede) betrekking op het Nederlandse duingebied. Bij het samenstellen van vegetatie-eenheden op grond van bestaande classificaties hebben ecologische criteria een belangrijke rol gespeeld. Daardoor bezitten de vegetatietypen een duidelijke indicatiewaarde, met name ten aanzien van het grondwaterregiem. In totaal zijn in de 'Basisclassificatie' 36 typen, 11 ondertypen en 7 overgangstypen onderscheiden. Deze zijn ondergebracht in tien formaties (fig. 7). De typen, ondertypen en overgangstypen zijn herkenbaar op basis van soortensamenstelling en structuur van de vegetatie. In Bijlage 1 zijn twee formaties uit de 'Basisclassificatie' integraal weergegeven. Aan het eind van hoofdstuk 3 wordt, na een algemene beschouwing over vegetatiekarteringen en een korte bespreking van vegetatiekarteringen welke voorheen in het Nederlandse duingebied zijn uitgevoerd, de karteringsmethode en de kaartlegenda van de 16 vegetatiekaarten (1:25 000) besproken. Deze kaarten bestrijken het gehele Nederlandse duingebied (circa 43 000 ha) (fig. 9). Tevens wordt een toelichting gegeven op de vegetatiekundige facetkaart (1:100 000) (bijlage 6). De vegetatiekundige facetkaart heeft vooral ten doel de informatie op de vegetatiekaarten (1:25 000) in een overzichtelijker en vereenvoudigde vorm weer te geven.

In hoofdstuk 4 wordt aandacht besteed aan de veranderingen die de plantengroei van het Nederlandse duingebied heeft ondergaan, met name sinds 1850. In een algemeen overzicht worden die veranderingen aangegeven. Daaruit komt naar voren dat in tweederde deel van het Nederlandse duingebied de duinvalleimilieus zijn aangetast, waarbij de plantengroei ofwel geheel is verdwenen, ofwel heeft ingeboet aan soortenrijkdom en gevarieerdheid. In de helft van dit aangetaste gebied (eenderde deel van het Nederlandse duingebied) is de hoofdoorzaak van de verarming der plantengroei grondwaterstandsdaling. Vandaar dat de effecten van grondwaterstandsdaling nader zijn bestudeerd. Op basis van literatuurgegevens kan slechts een algemene indruk

verkregen worden van de samenhang tussen langdurige (c.q. blijvende) dalingen van de grondwaterstand en veranderingen in de plantengroei. Teneinde het beeld van de aard en de omvang van de veranderingen in de plantengroei onder invloed van langdurige (c.q. blijvende) grondwaterstandsdalingen in het duingebied nader te detailleren en te kwantificeren, is onderzoek verricht in het duingebied bij Bergen (Noord-Holland). In dit gebied is de grondwaterstand sedert het begin van deze eeuw aanzienlijk gedaald. De daling varieert van circa 0,5 m in het zuidwesten van het gebied tot ruim 1,5 m in het noordoosten. Voorafgaande aan de grondwaterstandsdaling werd de plantengroei van het circa 1200 ha grote gebied uitvoerig en systematisch beschreven door Bijhouwer (1926). Bijhouwer verdeelde zijn studiegebied in zeven vakken. Per vak heeft hij de voorkomende vegetatietypen besproken, waarbij ter illustratie diverse inventarisatielijstjes en vegetatieopnamen die op dat type betrekking hebben, zijn weergegeven. Tevens heeft Bijhouwer de verbreiding van 34 plantesoorten op plantenkaartjes weergegeven (hieronder bevinden zich slechts 6 freatofyten). In 1977-1978 werd het onderzoek van Bijhouwer in het kader van het Duinvalleienonderzoek, voor zover mogelijk, herhaald. Per vak werd nagegaan in hoeverre de vegetatietypen van Bijhouwer nog konden worden teruggevonden. Tevens werden floralijsten van de verschillende vakken opgesteld, terwijl van vier freatofyten nieuwe plantenkaartjes met de huidige verbreiding van de soorten werden vervaardigd. Uit het onderzoek bleek een aanzienlijke verarming van de plantengroei van de valleien in het gebied. De vegetatietypen die gebonden zijn aan vochtige omstandigheden waren sterk in oppervlakte achteruitgegaan, terwijl de vegetatietypen die aan natte omstandigheden zijn gebonden vrijwel geheel verdwenen waren (tabel 1). Van het aantal soorten freatofyten dat in Bijhouwer (1926) wordt vermeld blijkt gemiddeld 30 % te zijn verdwenen, van het aantal soorten 'waardevolle' freatofyten (onderstreepte soorten in Londo, 1975b) gemiddeld 52 %. Van het totaal aantal soorten waargenomen in de periode 1910-1950 verdween 56 %, van het aantal 'waardevolle' soorten uit die periode zelfs 75 %. Uit de vakken in het kalkarme, sterk verdroogde, noordelijk deel van het gebied verdwenen beduidend meer soorten dan uit de vakken in het kalkrijkere, minder verdroogde, zuidelijke deel (fig. 18).

Tijdens het onderzoek naar de effecten van de daling van de grondwaterstand in het duingebied bij Bergen werd een soortgelijk onderzoek verricht in het Kapenglop in de duinen van Schiermonnikoog (Engelmoer & Hendriksma, 1979), waarbij vegetatiekundige en floristische gegevens uit 1965 en 1977 met elkaar werden vergeleken. De relatief geringe grondwaterstandsdaling in het Kapenglop leidde tot relatief sterke effecten, met name op humusrijke plaatsen waar onder andere een sterke uitbreiding werd geconstateerd van soorten die positief reageren op een snelle mineralisatie van organisch materiaal. Grondwaterstandsdaling leidde bij diverse soorten tot een neerwaartse verschuiving van het hoogtetraject waarbinnen zij voorkwamen. Bij soorten die geen neerwaartse verschuiving van het hoogtetraject vertonen, valt veelal een verminderde verbreiding binnen het studiegebied te constateren.

Summary

In the Netherlands, dune slacks have been disappearing or deteriorating by extraction of groundwater and infiltration of surface water for mains supply of water. The research project on the Dutch dune belt ('Nederlandse Duinvalleien') was set up because of the threat of new schemes for extraction and infiltration and included 6 scientific and technical staff who worked from 1976 to 1979 on the geography, hydrology and the vegetation in relation to the environment (geobotany).

Chapter 2 indicates the richness and variation of vegetation with the great variation in the abiotic conditions of the sand-dunes. The environmental factors of parent material, climate, groundwater and soil are illustrated with data from the literature. The relation of groundwater to vegetation is discussed in more detail, also mainly from the literature. In Dutch dune soils, plants within 55 cm of the watertable have a significantly greater supply of water than plants further from the watertable. So in Dutch sand-dunes with natural fluctuations of groundwater (maximum annual fluctuation 0,7 m), obligatory phreatophytes will occur as much as about 1 m above the mean watertable. Above this, only plants adapted to drought can survive. Types of adaptation are discussed. Within the zone influenced by groundwater, the balance and chemical composition of groundwater determine species composition and pattern of vegetation. Within the zone influenced by groundwater, there are strong correlations between presence of plant species and vegetation types on the one hand and water balance on the other hand, especially in areas with natural fluctuations and natural chemical composition of groundwater. Processes resulting from a fall in mean watertable and from changes in magnitude of fluctuations are briefly described.

Chapter 3 deals with the field survey of the flora and the vegetation mapping of the Dutch coastal sand-dunes during the project 'Nederlandse Duinvalleien'. A general view is given of the techniques of floristic survey and of surveys in the Dutch coastal dune belt up to 1980, especially their nature and purpose. In our survey, check-lists were completed for over 400 dune slacks (Fig. 4). The limits of the survey areas were chosen on an ecological basis (usually the border between dune ridge and dune slack) to allow good interpretation of the lists (on their own or in combination with other lists, Fig. 6).

The characterization and mapping of vegetational communities and dune vegetations in particular is described comprehensively. The aims of the project were best fulfilled by basing map keys on a scale-independent base classification ('Basisclassificatie'). A main advantage is that it takes account of elements too small to be mapped, for instance vegetation of footpaths and ditches. The base classifica-

tion was based largely on existing classifications by the Braun-Blanquet method, which cover the Dutch coastal dunes. Ecological criteria played a major role in compiling the vegetation units from existing vegetation classifications. By doing so the vegetation units are indicative, especially of water balance in the soil. In total, 36 types, 11 subtypes and 7 transition types are distinguished. These are classed into ten vegetational formations (Fig. 7). The types, subtypes and transition types can be recognized by the composition and structure of the vegetation. Appendix 1 reproduces two formations of the base classification ('Basisclassificatie') in entirety.

A general review is given of vegetational maps of the Dutch dune belt before 1976. The representation of vegetation units in the vegetation maps (1:25 000) is explained. The maps cover the dune belt along the whole Dutch coast (about 430 km^2). The map of the vegetative component of the landscape (Appendix 6: 'Vegetatiekundige Facetkaart', scale 1:100 000) is discussed. Its main purpose was to give a surveyable and simplified view of the information in the vegetation maps (1:25 000).

Chapter 4 deals with changes in the vegetation of the Dutch coastal dunes since 1850. In two thirds of the area, dune slacks have deteriorated or disappeared. In such areas, the vegetation has disappeared or has lost its richness and variation. In half of the deteriorated area (a third of the dune area), the main cause of impoverishment of vegetation was a fall in watertable.

The effects of a falling watertable were studied more closely. The literature gave only a general impression of the effects of a fall in watertable lasting several years or more. To learn more of the nature and extent of the effects of a fall in watertable on vegetation, a dune area was studied near Bergen (North-Holland). In that area, the watertable has fallen considerably, by about 0,5 m in the south-west to a good 1,5 m in the north-east. Before the fall in watertable, the vegetation of the area (about 12 km^2) was described fully and systematically (Bijhouwer, 1926). In that study the area was divided into seven areas and the vegetation types of each were described. Each vegetation type was illustrated by several lists and tables of species. That study included distribution maps of 34 plant species (only 6 of them phreatophytes). It was repeated as far as possible in 1977-1978. In each area the occurence of the vegetation types was traced. The species of each area were listed and new distribution maps of four phreatophytes were made. The vegetation of the dune slacks was considerably impoverished. Vegetation types associated with moist places had decreased strongly and those of wet places had almost disappeared (Table 1). Compared to the period 1923-1924, the mean number of phreatophytes in the seven areas had fallen by 30%, the number of 'noteworthy' species fell by 52% (noteworthy species: the underlined species in Londo, 1975b). Compared to various studies in the period 1910-1951 (including Bijhouwer, 1926) the decline was 56 and 75%, respectively. From areas in the north that were poor in lime and had suffered a strong fall in watertable, significantly more species disappeared then from the lime-richer southern areas where the watertable fell less (Fig. 18).

In a similar survey in a dune slack on Schiermonnikoog (Frisian Islands) (Engelmoer & Hendriksma, 1979), information was gathered about flora and vegetation of 1965 and 1977. The fall in watertable brought about large effects, considering its smalness (< 0,5 m), especially in places rich in humus, where there was a marked increase in species indicative of breakdown of organic matter. The fall in watertable had caused several species of phreatophytes to shift downhill in distribution. Species that did not shift downhill had particularly decreased in distribution.

Bijlagen

BIJLAGE 1. BASISCLASSIFICATIE (fragment)

(In deze bijlage is een, enigszins bijgewerkt, fragment uit de 'Basisclassificatie' weergegeven. De volledige 'Basisclassificatie' is opgenomen in Bakker et al. (1979a). Het hier weergegeven fragment bevat de vegetatietypen welke behoren tot twee formaties die in vochtige duinvalleien een belangrijke rol spelen, te weten Formatie 2: Dwergbiezenvegetaties en Formatie 3: Vegetaties met kruipwilg, kleine zeggen, russen en biezen). Een volledig overzicht van de vegetatietypen uit de 'Basisclassificatie' is opgenomen in fig. 7, blz. 52).

Formaties

1. Stuifduinvegetaties : open pioniervegetaties van stuivend droog duin
2. Dwergbiezenvegetaties: pioniervegetaties en inslagvegetaties van vochtige bodem.
3. Vegetaties met kruipwilg, kleine zeggen, russen en biezen: vegetaties van venen en moerassen waarin bovengenoemde taxa domineren en grassen een relatief geringe bedekking hebben.
4. Rietlanden : Vegetaties gedomineerd door hoog opschietende grassen (met name riet), zeggen en biezen.
5. Duingraslanden en ruigtkruidenvegetaties: Vegetaties gedomineerd door lage grassen en/of ruigtkruiden. Vegetaties gedomineerd door laagblijvende heesters (< 0,5 m) zoals Salix repens, Rubus caesius en Rosa pimpinellifolia, zijn ook tot deze formatie gerekend.
6. Duinheiden : Vegetaties waarin heidesoorten domineren. Wanneer pijpestrootje in een heideveld plaatselijk domineert, wordt de betreffende vegetatie ook tot de heide gerekend.
7. Doornstruwelen : Vegetaties met een min of meer gesloten struiklaag, bestaande uit meer dan 0,5 m hoge doornige heesters.
8. Moerasstruwelen : Vegetaties met een min of meer gesloten, meer dan 1 m hoge struiklaag. In het algemeen een dominantie van wilgen. Is de vegetatie hoger dan 5 m dan wordt deze gerekend tot de bossen.
9. Loofbossen en 10. Naaldbossen: Vegetaties met een min of meer gesloten boomlaag (kroonsluiting > 60 %). Minimale hoogte 5 m.

B. de bespreking van de vegetatietypen komen steeds de volgende punten aan de orde:

1. Vegetatiekenmerken
   a) Soortensamenstelling (de onderstreepte soorten vormen tesamen de voor het betreffende vegetatietype kenmerkende soortencombinatie).
   b) Corresponderende vegetatie-eenheden uit bestaande classificaties
      W = Westhoff & Den Held (1969)
      D = Doing (1974).

2. Synecologie
   a) Grondwaterregiem
   b) Bodem: - kalkgehalte, voedselrijkdom
      - profielontwikkeling, humusgehalte

3. Beheer, directe menselijke beïnvloeding

4. Vóórkomen
   a) Algemene standplaatsbeschrijving
   b) Ruimtelijke verbreiding, vermoedelijke verandering in ruimtelijke verbreiding sinds 1850 (de gehanteerde plaatsaanduiding is weergegeven in fig. 21).

5. Wijze van karteren (incidenteel)

Formatie 2: Dwergbiezenvegetaties

Jb type met bitterling

1. a) *Samolus valerandi*, *Sagina nodosa*, *Centaurium littorale*, *Gentianella amarella*, *Blackstonia perfoliata*, *Centaurium pulchellum*, *Littorella uniflora*, *Juncus articulatus*, *Carex serotina*, *Glaux maritima*, *Eleocharis quinqueflora*, *Potentilla anserina*, *Odontites verna*, *Leontodon taraxacoides*, *Linum catharticum*, *Juncus alpino-articulatus*, *Juncus gerardii*, *Parnassia palustris*, *Agrostis stolonifera*, *Gnaphilium luteo-album*, *Anagallis tenella*, *Echinodorus ranunculoides*, *Equisetum variegatum*.
   b) W: 6 Aa 2 *Samolo-Littorelletum* (zie ook Schoof-v. Pelt, 1973).
      10 Aa 3 *Centaurio-Saginetum moniliformis* (zie ook Freijsen, 1967; During, 1973).
      27 Ba 4 *Parnassio-Juncetum atricapilli*.
      D: ten dele overeenkomend met de vegetatie van ecosysteemtype nr. 3: vochtig dwergbiezentapijt met *Juncus bufonius*.

Figuur 21. Oriëntatiekaart 'Basisclassificatie'.

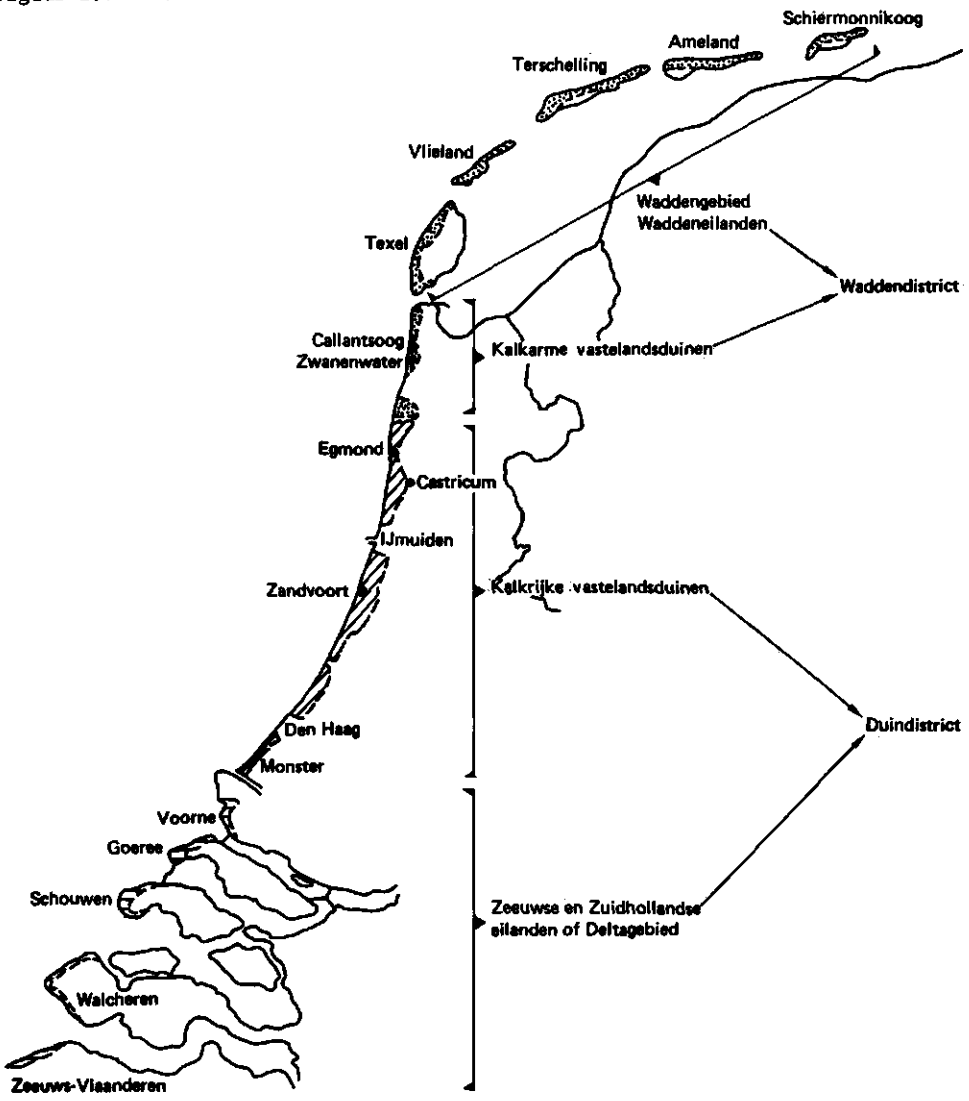


Figure 21. General map of dune areas.

2. a) vochtig tot zeer nat, vrij sterke natuurlijke fluctuaties
   b) kalkhoudend tot kalkrijk, voedselarm.
   Zeer laag humusgehalte. Bodem soms verdicht.

3. Geen directe beïnvloeding, betreden, beweiden

4. a) Recent afgesnoerde strandvlaktes. Oevers van natuurlijke of gegraven duinmeren. Recent tot nabij het grondwater uitgestoven, uitgegraven, afgeplagde of anderszins door de mens verlaagde (delen van) valleien. Paadjes en karresporen.

b) Deltagebied: Plaatselijk voorkomend. Sterk achteruitgegaan met name op Walcheren en Schouwen.

Kalkrijke vastelandsduinen:

Plaatselijk voorkomend. Zeer sterk achteruitgegaan in het gehele gebied.

Kalkarme vastelandsduinen:

Plaatselijk voorkomend. Enige achteruitgang.

Waddeneilanden:

Vrij algemeen, met name in jonge niet volledig ontkalkte duingebieden. Enige achteruitgang.

Belangrijkste oorzaken achteruitgang: o.a. grondwaterstandsdaling, infiltratie, verminderde nieuwvorming van secundaire valleien door vastleggen van de duinen, stopzetten beweiding (zie ook During, 1973).

5. Vaak opgenomen in complexen U_p of V_k.

Jd type met draadgentiaan

1. a) *Juncus bulbosus*, *Radiola linoides*, *Cicendia filiformis*, *Juncus mutabilis*, *Juncus capitatus*, *Scirpus setaceus*, *Centunculus minimus*, *Littorella uniflora*, *Eleocharis multicaulis*, *Pilularia globulifera*, *Gnaphalium uliginosum*, *Peplis portula*, *Echinodorus ranunculoides*, *Veronica scutellata*, *Oxycoccus macrocarpus*, *Ranunculus flammula*, *Carex serotina*, *Potentilla erecta*, *Carex trinervis*, *Montia fontana*.

b) W: 6 Aa 1: *Eleocharitetum multicaulis* (zie ook Schoof-v. Pelt, 1973).
6 Aa 5: *Ranunculo-Juncetum bulbosi* (" " " " ").
6 Aa 6: *Pilularietum globuliferae* (" " " " ").
10 Aa 1: *Cicendietum filiformis* (" " During, 1973).
D: als Jb

2. a) Als Jb.

b) Kalkarme, voedselarme bodem
Als Jb.

3. Geen directe beïnvloeding, betreden, beweiden.

4. a) Oevers en/of bodems van natuurlijke of gegraven duinmeren. Recent tot nabij het grondwater uitgestoven, uitgegraven, afgeplagd of anderszins door de mens verlaagde (delen van) valleien en binnenduinterreinen. (Heide)paadjes en karresporen.

b) Deltagebied : Plaatselijk voorkomend (met name op Schouwen en Goeree). Achteruitgegaan.

Kalkrijke vastelandsduinen: Ontbrekend, kwam vroeger vermoedelijk plaatselijk voor in ontkalkte binnenduinterreinen.

Kalkarme vastelandsduinen: Plaatselijk voorkomend. Plaatselijk sterk achteruitgegaan, met name gebied Schoorl en ten noorden van Callantsoog.

Waddeneilanden : Regelmatig voorkomend. Vrij sterk achteruitgegaan.

Belangrijke oorzaken achteruitgang: Grondwaterstandsdaling. Eutrofiëring duinmeren. Stopzetting beweiding. Verminderde nieuwvorming secundaire valleien door vastlegging van de duinen (zie ook During, 1973).

5. -

J1 type met slijkgroen

1. a) *Rorippa islandica*, *Bidens cernuus*, *Bidens tripartitus*, *Ranunculus sceleratus*, *Chenopodium rubrum*, *Limosella aquatica*, *Veronica catenata*, *Veronica becca-bunga*, *Rumex maritimus*, *Polygonum mite*, *Polygonum amphibium*, *Polygonum hydropiper*, *Polygonum lapathifolium*, *Polygonum minus*, *Senecio congestus*, *Juncus bufonius*, *Eleocharis palustris*, *Agrostis stolonifera*, *Poa annua*, *Lycopus europaeus*.

b) W: 11 Aa *Bidention*
11 Ab *Chenopodion fluviatile*
19 Aa *Glyceria-Sparganion*
D: Als Jb

2. a) Nat tot zeer nat met veelal onnatuurlijk grote fluctuaties.

b) 1. kalkarme tot kalkrijke, voedselrijke milieus. Vaak dikke laag wieren en algen op de bodem.

3. -

4. a) Oevers van infiltratiebekkens, kwelplassen, geëutrofieerde recreatieplassen etc.

b) Algemeen in infiltratiegebieden. Daarbuiten plaatselijk voorkomend. Vooruitgegaan.

5. Vaak opgenomen in complexen V_1, X_1 en T_1.

kr type met duinriet

1. a) *Calamagrostis epigejos*, *Salix repens*, *Ophioglossum vulgatum*, *Carex trinervis*, *Schoenus nigricans*, *Carex hartmannii*, *Fragaria vesca*, *Crataegus monogyna*, *Carex flacca*, *Carex panicea*, *Monotropa hypopithys*, *Asparagus officinalis*.
   b) W: 27 Ba 6 *Ophioglosso-Calamagrostietum epigeji*
   30 Bb 2 *Pyrolo-Salicetum*
   D: Ten dele overeenkomend met de vegetatie van ecosysteemtype nr. 13: Ruigte met *Calamagrostis epigejos* en *Elytrigia*-soorten en nr. 20: Dwergstruweel met *Empetrum nigrum* en *Salix arenaria*.

2. a) (weinig)vochtig tot droog. Gemiddelde grondwaterstand veelal recent gedaald.
   b) Kalkhoudend tot (oppervlakkig) ontkalkt. Relatief voedselrijk ten gevolge van mineralisatie.
   Humusgehalte van de bodem in het algemeen laag, maar de humus kan tot op grotere diepte aanwezig zijn. Vaak dikke Ao aanwezig bestaande uit ruwe humus.

3. In het algemeen geen directe menselijke beïnvloeding.

4. a) Lage delen van (weinig)vochtige of droge (verdroogde) valleien en hogere delen van natte valleien, laaggelegen binnenduinterreinen.
   b) Vrij algemeen in het hele duingebied. In de kalkrijke vastelandsduinen achteruitgegaan door grondwaterstandsdaling en grondwaterstandsstijging ten gevolge van infiltratie.

5. -

Ondertype:

kd type met duinriet en duindoorn

1. a) Als kr met *Hippophaë rhamnoides* dominant.
   1.b) t/m 5: Als kr.

Overgangstype:

kk type met kale jonker

1. a) Soorten uit kr (zie boven) en Gr (o.a. *Cirsium palustre*, *Ranunculus acris*, *Ranunculus repens*, *Holcus lanatus*, *Agrostis tenuis*, *Trifolium repens*).

b) Fragmenten van de vegetatie-eenheden genoemd onder kr en Gr.

2. a) Als kr.
   b) Kalkarm tot kalkhoudend, voedselarm tot matig voedselrijk.
   Humeuze of venige bovenlaag op zand.

3. Vaak geen directe menselijke beïnvloeding, soms beweiding.

4. a) Als kr.
   b) Algemeen in het hele duingebied met uitzondering van de kalkrijke vastelandsduinen tussen Monster en IJmuiden, waar dit type door grondwaterstandsdaling en infiltratie is achteruitgegaan.

5. -

Kp type met parnassia

1. a) *Juncus alpino-articulatus*, *Schoenus nigricans*, *Parnassia palustris*, *Epipactis palustris*, *Equisetum variegatum*, *Orchis incarnata*, *Liparis loeselii*, *Pedicularis palustris*, *Anagallis tenella*, *Herminium monorchis*, *Carex trinervis*, *Epilobium palustre*, *Linum catharticum*, *Mentha aquatica*, *Gentianella amarella*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Juncus articulatus*, *Juncus arcticus*, *Carex flacca*, *Carex panicea*, *Gymnadenia conopsea*.
   b) W: 27 Ba5 *Junco baltici-Schoenetum nigricantis*.
   D: overeenkomend met de vegetatie van ecosysteemtype nr. 16: kalkmoeras met *Carex flava* en *Schoenus nigricans*.

2. a) Nat met vrij sterke natuurlijke fluctuaties.
   b) Kalkrijk tot kalkhoudend, voedselarm.
   In jonge stadia humusarm, bij toenemende ouderdom humusaanrijking.

3. Geen directe menselijke beïnvloeding.

4. a) Afgesnoerde strandvlaktes. Tot nabij het grondwater uitgestoven, uitgegraven afgeplagde of anderszins door de mens verlaagde delen van valleien en binnenduinterreinen.
   b) Deltagebied: plaatselijk voorkomend (met name Voorne)
   Sterk achteruitgegaan met name op Walcheren en Schouwen.
   Kalkrijke vastelandsduinen: Sporadisch. Zeer sterk achteruitgegaan in het gehele gebied.
   Kalkarme vastelandsduinen: Plaatselijk voorkomend. Vrij sterk achteruitgegaan.

Waddeneilanden: Vrij algemeen in jonge, niet volledig ontkalkte duingebieden. Enige achteruitgang.

Belangrijkste oorzaken achteruitgang: Grondwaterstandsdaling infiltratie, overstuiving, verminderde nieuwvorming van secundaire valleien door vastleggen der duinen.

5. Vaak opgenomen in complex Up.

Overgangstypen:

K_k type met kale jonker

1. a) Soorten uit K_p (zie boven), Gr en Gk. Waardevolle soorten[13] uit K_p ontbreken meestal. *Hydrocotyle vulgaris*, *Potentilla anserina* en *Salix repens* domineren veelal.
   b) Fragmenten van de vegetatie-eenheden genoemd onder K_p, Gr en Gk.

2. a) Vochtig tot nat, waarschijnlijk minder sterke fluctuaties als K_p.
   b) Kalkarm tot kalkhoudend, voedselarm tot matig voedselrijk.
   Humeuze of venige bovenlaag op zand.

3. Vaak geen directe menselijke beïnvloeding, soms beweiding.

4. a) Afgesnoerde strandvlaktes. Tot nabij grondwater uitgestoven of uitgegraven valleien, laaggelegen binnenduinterreinen.
   b) Deltagebied: vrij algemeen, met name op Schouwen en Goeree. Achteruitgegaan.
   Kalkrijke vastelandsduinen: sporadisch, sterk achteruitgegaan.
   Kalkarme vastelandsduinen: plaatselijk algemeen, met name tussen Den Helder en Petten. Plaatselijk achteruitgegaan.
   Waddeneilanden: algemeen. Enige achteruitgang.
   Belangrijkste oorzaak achteruitgang: grondwaterstandsdaling.

5. Vaak opgenomen in complex V_k, V_v, F_k, F_v.

K_o type met orchideeën

1. a) Als K_k, maar met bijzondere soorten uit K_p (zie boven) en met name G_o (o.a. *Orchis majalis*, *Orchis morio*, *Platanthera bifolia*, *Gymnadenia conopsea*, *Carex pulicaris*).
   b) Fragmenten van de vegetatie-eenheden genoemd onder K_p en G_o.

13. De onderstreepte soorten uit de Nederlandse lijst van hydro-, freato- en afreatofyten (Londo, 1975b).

2. a) Als K_k.
   b) Als K_k.

3. Maaien of beweiden, soms ook geen directe menselijke beïnvloeding.

4. a) Als K_k.
   b) Deltagebied : plaatselijk voorkomend, met name Schouwen, Goeree, Voorne. Sterk achteruitgegaan.
   Kalkrijke vastelandsduinen: ontbrekend. Oorspronkelijk waarschijnlijk vrij algemeen.
   Kalkarme vastelandsduinen: plaatselijk voorkomend, met name tussen Petten en Callantsoog. Sterk achteruitgegaan.
   Waddeneilanden: plaatselijk voorkomend. Achteruitgegaan.
   Belangrijke oorzaken achteruitgang: grondwaterstandsdaling, verstoring grondwaterregiem, verminderde beweiding, verminderd maaien.

5. -

Literatuur

Adriani, M.J. & Maarel, E., van der, 1968: Voorne in de branding. Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek. Oostvoorne.

Anonymus, 1915: Rapport omtrent de uitkomsten van een grondwater en bodemonderzoek in het duingebied nabij Schoorl. R.I.D, Den Haag.

Anonymus, 1968: Lijst van plantensoorten (ev. ondersoorten en bastaarden) die in de periode 1961-1968 op het eiland Schiermonnikoog werden waargenomen. Rapport Lab. voor Plantenoecologie, R.U. Groningen.

Anonymus, 1972: Structuurschema drink- en industriewatervoorziening 1972. Ministerie van Volksgezondheid en Milieuhygiëne, Den Haag.

Anonymus, 1978: Tienjarenplan Vereniging van exploitanten van waterleidingbedrijven in Nederland, Rijswijk.

Anonymus, 1981: Milieu Effect Rapport Waterwinning Zuid-Kennemerland. Ministerie van Volksgezondheid en Milieuhygiëne, Voorburg.

Bakker, T.W.M., 1968: Nederlandse kustduinen; Geohydrologie. Pudoc, Wageningen.

Bakker, T.W.M., J.A. Klijn & F.J. van Zadelhoff, 1979a. Basisrapport T.N.O. Duinvalleien. Studie en informatiecentrum T.N.O. voor Milieu onderzoek, Delft.

Bakker, T.W.M., J.A. Klijn & F.J. van Zadelhoff, 1979b. Duinen en duinvalleien, een landschapsecologische studie van het Nederlandse duingebied. Pudoc, Wageningen.

Bakker, T.W.M., J.A. Klijn & F.J. van Zadelhoff, 1981. Nederlandse kustduinen; Landschapsecologie. Pudoc, Wageningen.

Bakker, H. de & J. Schelling, 1966. Systeem van bodemclassificatie voor Nederland. Pudoc, Wageningen.

Bannink, J.F., H.N. Leys & I.S. Zonneveld, 1973. Vegetatie, groeiplaats en boniteit in Nederlandse naaldhoutbossen. Verslagen Landbouwkundige Onderzoekingen 800, Wageningen.

Bannink, J.F., H.N. Leys & I.S. Zonneveld, 1974. Akkeronkruid-vegetatie als indicator van het milieu, in het bijzonder de bodemgesteldheid. Verslagen landbouwkundige onderzoekingen, nr. 807.

Bannister, P., 1964 a,b,c. The water relations of certain heath plants with reference to ecological amplitude. I. Introduction, Germination and establishment. II. Field Studies. III. Experimental Studies and general conclusions. J. Ecol. 52.

Bannister, P., 1976. Introduction to Physiological Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Beguin, Cl., O. Hegg & H. Zoller, 1977. Pflanzensoziologisch-ökologische kartierung der Schweiz mit der Gitternetzmethode zu Naturschutzzwecken. In: A. Miyawaki & R. Tüxen, (eds.) Vegetation Science and Environmental protection.

Blom, C.W.P.M. & A.M. Blom-Steinbusch, 1974. Een vegetatiekartering van het natuurmonument "Quakjeswater" in de duinen van Voorne. De Levende Natuur, 77.

Blom, C.W.P.M. & R.J.B.M. Willems, 1971. De Westduinen van Goeree. De Levende Natuur, 74.

Boerboom, J.H.A., 1958a. Inventarisatie van de hogere planten van het Haagse duingebied. De Levende Natuur, 61:18-23.

Boerboom, J.H.A., 1958b. Wijzigingen in flora en vegetatie der Haagse duinen ten gevolge van de bevloeiing met rivierwater. De Levende Natuur, 61:25-31.

Boerboom, J.H.A., 1960. De plantengemeenschappen van de Wassenaarse duinen. Diss. Wageningen.

Boerboom, J.H.A., 1963. Het verband tussen bodem en vegetatie in de Wassenaarse duinen. Boor en Spade, 13:120-155.

Boerboom, J.H.A., 1964. Microklimatologische waarnemingen in de Wassenaarse duinen. Med. Landbouwhogeschool Wageningen 64-3.

Boerman, M.O., 1975. (m.m.v. E. Aartse, L. Freese-Woudenberg, D.W. Kapteyn den Bouwmeester & J. Mourik jr.). 10 jaar botanische inventarisatie in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Gemeente-waterleidingen, Amsterdam.
Boll, H., 1978. Bodem, grondwater en vegetatie. Literatuurstudie. Hogere Bosbouw en Cultuurtechnische School, Arnhem.
Boodt, P., 1934. De bebossching op de Noordzee-eilanden. Ned. Bosbouw Tijdschrift, 7.
Boodt, P., 1936. Natuurbescherming en duinbebossing op de Waddeneilanden en het SBB. Ned. Bosbouw Tijdschrift, 9.
Boorman, L.A., 1977. Sand-dunes. In: R.S.K. Barnes (ed.). The coastline. John Wiley, London: 161-197.
Boot, R.G.A., D. van Dorp en P.J.M. Rijntjes, 1981. Herkartering en successiestudie van de vegetatie van het duingebied van de Stichting 'Het Zuidhollands Landschap' bij Oostvoorne (in voorbereiding). Doctoraal verslag, Afdeling Geobotanie, K.U. Nijmegen.
Bosch, R.B. van den, 1860. Overzigt der planten, waargenomen op de eilanden Texel, Wieringen, Vlieland en Ameland. Ned. Kruidk. Arch. Ser I, dl 5.
Brandhorst, A.L., 1930. Meyendelonderzoek. Botanische afdeling Hoogere planten. De Levende Natuur, 34:371-378, 397-401; 35:21-44.
Braun-Blanquet, J. & W.C. de Leeuw, 1936. Vegetationsskizze von Ameland. Ned. Kruidk. Arch. 46:359-393.
Brouwer, R. & P.J.C. Kuiper, 1972. Leerboek der Plantenfysiologie. Deel 3: Oecofysiologische relaties. Utrecht.
Bijhouwer, J.T.P., 1926. Geobotanische Studie van de Berger duinen. Diss. Wageningen.
Diemont, W.H., G. Sissingh & V. Westhoff, 1940. Het Dwergbiezen-verbond (Nanocyperion flavescentis) in Nederland. Ned. Kruidk. Arch. 50:215-284.
Dieren, J.W. van, 1934. Organogene Dünenbildung. Diss. Amsterdam.
Dobben, W.H. van, 1978. Syllabus College Algemene Oecologie. Landbouwhogeschool, Wageningen.
Doing, H., 1962. Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung niederländsicher Wald und Gebüschgesellschaften. Diss. Wageningen.
Doing, H., 1966. Beschrijving van de vegetatie der duinen tussen IJmuiden en Camperduin. Med. Landbouwhogeschool, Wageningen 66-13.
Doing, H., 1974. Landschapsoecologie van de duinstreek tussen Wassenaar en IJmuiden. Mededelingen Landbouwhogeschool, Wageningen, 74-12.
Doing, H., 1979. Landschapskartering op vegetatiekundige grondslag in Nederlandse duingebieden. Contactblad voor Oecologen, 1979, 15-1.
During, H.J., 1973. Het Nanocyberion flavescentis in de duinen, in atlantisch verband gezien. Doct. rapp. Lab. voor Plantenoecologie. R.U. Groningen.
Dijk, H.W.J. van, 1982. Gevolgen van waterwinning door duininfiltratie voor de vegetatie. Diss. Wageningen (in voorbereiding).
Eeden, F.W. van, 1866. De flora der Hollandse duinen; 1867. Tessel; 1872. De omstreken van Alkmaar; 1885, Terschelling. In: Eeden, F.W. van, 1886. Onkruid, Botanische wandelingen. Herdruk, 1974. Schuyt, Haarlem.
Eeden, F.W. van, 1877. Lijst der planten die in de Nederlandse Duinstreken gevonden zijn. Ned. Kruidk. Arch. II,1:360-451.
Ellenberg, H., 1952. Auswirkungen der Grundwassersenkung auf die Wiesengesellschaften am Seitenkanal westlich Braunschweig. Angewandte Pflanzensoziologie 6. Stolzenau, Weser.
Ellenberg, H., 1974. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Scr. Geobot. 9.
Engelmoer, M. & P. Hendriksma, 1979. Grondwaterstandsdaling en vegetatie in een vochtige duinvallei. Doctoraal verslag, Vakgroep Plantenoecologie. R.U. Groningen.
Etherington, J.R., 1975. Environment and Plant Ecology. Wiley, London.
Fitter, A., 1978. An Atlas of the wild flowers of Britain and Northern Europe. Collins, London.
Freysen, A.H.J., 1967. A field study on the ecology of Centaurium vulgare Rafu. Diss. Utrecht.
Frijlink, J.H., 1965. De vegetatie van het Kapenglop. Doctoraal verslag, Vakgroep Plantenoecologie, R.U. Groningen.
Gevers van Endegeest, D.T., 1826. Verhandeling over het toegangbaar maken van de duinvalleien langs de kunst van Holland. Verh. v.d. Mij. ter bevordering van de landbouw 18.

Goethart, J.W.C., P. Tesch, E. Hesselink & M.D. Dijt, 1924. Onderzoek aangaande de onttrekking van water aan den bodem door waterleiding, in hoofdzaak wat betreft den invloed, die door de exploitatie der bestaande waterleidingen op de vegetatie wordt uitgeoefend. Manuscript.
Goethart, J.W.C., P. Tesch, E. Hesselink & M.D. Dijt, 1924. Cultuur- en Waterleidingbelangen. Uittreksel uit het rapport inzake het verband tusschen wateronttrekking en plantengroei. Meded. v.h. Rijksboschbouwproefstation I, 3:5-28.
Gremmen, N.J.M. & J.W.P.M. Kremers, 1971. De flora van de Nederlandse, Duitse en Deense Waddeneilanden. Rapport van de afdeling Geobotanie, K.U. Nijmegen.
Grootjans, A., 1975. De invloed van grondwaterstandsdaling op de vegetatie in natuurgebieden. Rapport P.P.D. Drenthe.
Grootjans, A., W. ten Klooster & K. Romeijn, 1979. Ondergang van laatste blauwgrasland in Drenthe. Natuur en Milieu 1979, 6:9-15.
Gijssen, M.E.A. van, 1979. Ecologische aspecten van grondwaterwinning. Rapport R.I.N. Leersum.
Haaf, C. ten & F.J. van Zadelhoff, 1981a. Herzien overzicht van de veranderingen in het voorkomen van freatofyten in het Nederlands duingebied (op basis van inventarisatiegegevens uit de periode 1850-1978). Rapport Staatsbosbeheer.
Haaf, C. ten & F.J. van Zadelhoff, 1981b. Veranderingen in de flora van het duingebied bij Bergen (N.H.) gedurende de periode 1910-1980. De Levende Natuur.
Hartog, C. den, 1951. De plantensociologische structuur van de Binnen-Geul (Texel). Ned. Kruidk. Arch. 58:141-175.
Heimans, E. & J.P. Thijsse, 1899. In de duinen, Amsterdam.
Hey, D. van der & P. Peerlkamp, 1973. Kennis van grond en bodem. Groningen. (6de druk).
Heukels, H. & S.J. van Ooststroom, 1975. Flora van Nederland (18de druk).
Heukels, H. & S.J. van Ooststroom, 1977. Flora van Nederland (19de druk).
Hofker, J. & C. van Rijsinge, 1934. Plantengroei en waterstand in het gebied van het Breede water op Voorne. De Levende Natuur, 39.
Hoffman, M.E. & V. Westhoff, 1951. Flora en vegetatie van de Verbrande Pan bij Bergen. De Levende Natuur, 54.
Holkema, F., 1870. De plantengroei der Nederlandsche Noordzee-eilanden. Diss. Groningen.
Hooghoudt, S.B., 1934. Bijdragen tot de kennis van eenige natuurkundige grootheden van den grond. Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen der Rijkslandbouwproefstations, nr. 40.
Immerzeel, J. 1977. De beschikbaarheid van fosfaat in de bodem. Intern verslag, R.I.N. Arnhem.
Iversen, J., 1936. Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. København.
Jelles, J.G.G., 1968. Geschiedenis van beheer en gebruik van het Noordhollands Duinreservaat. Mededeling nr. 87/1968. I.T.B.O.N., Arnhem.
Jones, R., 1972. Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging V. The uptake of iron and manganese by dune and dune slack plants. J. Ecol. 60:131-139.
Klapp, E., 1965. Grünlandvegetation und Standort nach Beispielen aus West-, Mittel- und Süddeutschland. Paul Powey, Berlin/Hamburg.
Klijn, J.A., 1981. Nederlandse kustduinen; Geomorfologie en bodems. Pudoc, Wageningen.
Kops, J., 1798. Tegenwoordige staat der duinen van het voormalig gewest Holland. Commissie van Superintendentie, Leiden.
Kruyne, A.A., D.M. de Vries & H. Mooi, 1977. Bijdrage tot de oecologie van de Nederlandse Graslandplanten. Pudoc, Wageningen, (2de druk).
Küchler, A.W., 1967. Vegetation mapping. New York.
Kuipers, 1979. Bodemkunde. Stam/Robijns, Culemborg (13de druk).
Laan, D. van der, 1967. Oriënterend onderzoek naar de relatie tussen vegetatie en hoogte van het maaiveld in een duinvallei. Rapport Biologisch Station "Weevers' Duin", Oostvoorne.
Laan, D. van der, 1978. Fluctuations and successional changes in the vegetation of wet dune slacks on Voorne. Phytocoenosis 7. 1/2/3/4.
Laan, D. van der, 1979a. Spatial and temporal variation in the vegetation of dune slacks in relation to the ground water régime. Vegetatio, vol. 39-1.
Laan, D. van der, 1979b. Gevolgen extreme grondwaterstanden op vochtige duinvalleien. Duin, 2-1.

Larcher, W., 1973. Ökologie der Pflanzen. U.T.B. 232, Stuttgart.
Leys, H.N., 1978. Handleiding ten behoeve van vegetatiekarteringen. Wet. Meded. K.N.N.V., nr.130, Hoogwoud.
Liddle, M.J., 1975. A selective review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems. Biol. Conserv. 7.
Londo, G., 1966a. Veranderingen in flora en vegetatie van het Lekwater-infiltratiegebied in de duinen bij Zandvoort. De Levende Natuur, 69:121-128.
Londo, G., 1966b. De huidige flora van het infiltratiegebied bij Zandvoort in vergelijking met andere natte duinvalleien in heden en verleden. De Levende Natuur, 69:145-151.
Londo, G., 1967. Lijst van zaadplanten, varens en paardestaarten die in de jaren 1955-1966 in het Nationale Park "De Kennemerduinen" werden aangetroffen. Rapport R.I.V.O.N.
Londo, G., 1971. Patroon en proces in duinvalleivegetaties langs een gegraven meer in de Kennemerduinen. Diss. Nijmegen.
Londo, G., 1975a. Infiltreren is nivelleren. De Levende Natuur, 78:74-79.
Londo, G., 1975b. Nederlandse lijst van hydro-, freato- en afreatofyten. Rapport R.I.N. Leersum.
Londo, G., 1978. Möglichkeiten zur anwendung von vegetationskundlichen untersuchungen auf dauerflächen. Vegetatio, 38(3), 185-190.
Londo, G. & C.G. van Leeuwen, 1974. Het gedrag van Juncus mutabilis en Juncus capitatus in enkele duingebieden van het Waddendistrict. Gorteria 7-3.
Lundegårdh, H., 1925. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Gustav Fischer, Jena.
Maarel, E. van der, 1966a. Dutch studies on coastal sand dune vegetation, especially in the delta region. Wentia 15, 47-82.
Maarel, E. van der, 1966b. Over vegetatiestructuren, -relaties en systemen- in het bijzonder in de duingraslanden van Voorne. Diss. Utrecht.
Maarel, E. van der, 1970. Lijst van indigene soorten van Rottum. Gegevens van 1900-1969.
Maarel, E. van der & J. Leertouwer, 1967. Variation in vegetation and species diversity along a local environmental gradient. Acta Bot. Neerl. 16:211-221.
Maarel, E. van der & G. Londo, 1960. De plantengroei van het Vogelmeer in de Kennemerduinen. De Levende Natuur, 63:253-261, 283-287.
Maarel, E. van der & V. Westhoff, 1964. The vegetation of the dunes near Oostvoorne. Wentia, 12.
Mennema, J., A.J. Quené-Boterenbrood & C.L. Plate, 1980. Atlas van de Nederlandse flora. Deel 1: Uitgestorven en zeer zeldzame planten. Kosmos, Amsterdam.
Mennema, J., A.J. Quené-Boterenbrood & C.L. Plate. Atlas van de Nederlandse Flora 2, Amsterdam (in voorbereiding).
Mörzer-Bruyns, M.F. & V. Westhoff, 1951. The Netherlands as an environment for insect life. 9de. Int. Congres Entomologie, Amsterdam.
Mueller-Dombois, E. & H. Ellenberg, 1974. Aims and methods of vegetation ecology. J. Wiley & sons, New York.
Niemann, E., 1963. Beziehungen zwischen Vegetation und Grundwasser. Arch. Natursch. und Landschaftforsch. 3-1.
Niemann, E., 1973. Grundwasser und Vegetationsgefüge. Nova Acta Leopoldina. Suppl. nr.6, Band 38, Leipzig.
Nijland, G., 1974. Nieuw overzicht van de Nederlandse vegetatiekaarten. Med. Landbouwhogeschool, 74-20.
Polman, G.K.R., 1978. Duinvallei-vegetaties in het Grevelingenbekken. Vakblad voor biologen, 58-1.
Postma, 1978. Het weer in het Waddengebied. Waddenbulletin 1978-2:518-524.
Ranwell, D., 1959. Newborough Warren, Anglesey I. The dune system and dune slack habitat. J.Ecol. 47, 571-601.
Ranwell, D., 1960. Newborough Warren, Anglesey II. Plant associes and succession cycles of the sand dune and dune slack vegetation. J. Ecol. 48, 117-141.
Ranwell, D.S., 1972. Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall, London.
Rijtema, P.E., 1969. Soil moisture forecasting. Nota 513. I.C.W., Wageningen.
Salisbury, E.J., 1952. Downs and dunes, London.

Scheffer, F. & P. Schachtschabel, 1966. Lehrbuch der Bodenkunde (zesde druk) Stuttgart.
Schmithüsen, P.J., 1968. Allgemeine Vegetationsgeographie. Walter de Gruyter & Co. Berlin 3. Aufl.
Schoof-van Pelt, M.M., 1973. Littorelletea. A study of the vegetation of some amphiphytic communities of Western Europe. Diss. Nijmegen.
Schroevers, P.J., 1951. De structuur van het plantendek der Buiten-Geulvallei. Ned. Kruidk. Arch. 38: 176-192.
Seibert, P., 1968. Gesellschaftsring und Gesellschaftskomplex in der Landschaftsgliederung. In: R. Tüxen (ed): Pflanzensoziologie und Landschaftökologie. Ber. Int. Symposium Stolzenau 1963, Den Haag.
Seibert, P., 1974. Die rolle der Masstabs bei der Abgrenzung von Vegetationseinheiten. In: W.H. Sommer & R. Tüxen (eds). Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation. Ber. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde 1968. Junk, Den Haag.
Slatyer, R.O., 1967. Plant-water relationships. Academic press, New York.
Sloet van Oldruitenborgh, C.J.M., 1976. Duinstruwelen in het deltagebied. Diss., Wageningen.
Sloet van Oldruitenborgh, C.J.M. & M.J. Adriani, 1971. On the relation between vegetation and soil development in dune shrub vegetations. Acta Bot. Neerl. 20-1:198-204.
Smidt, J.T. de, 1975. Nederlandse heidevegetaties. Diss. Utrecht.
Steyn, J.A. van, 1933. Duinbebossching. Diss. Wageningen.
Stoutjesdijk, Ph., 1961. Micrometereological measurements in vegetations of various structure. Kon. Ned. Acad. van Wetenschappen, C.64.
Sýkora, K.V., 1978. De invloed van de extreme droogte van 1976 op enkele vennen en op de duinvalleien van Terschelling. Botanisch laboratorium, afdeling Geobotanie, K.U. Nijmegen.
Sýkora, K.V., 1979. The effects of the severe drought of 1976 on the vegetation of some moorland pools in the Netherlands. Biol. Conserv., 16.
Tansley, A.G., 1946. Introduction to plant ecology. 2nd, ed. Allen & Unwin Ltd., London.
Thalen, D.C.P., 1971. Variation in some saltmarsh and dune vegetations in the Netherlands with special reference to gradient situations. Acta Bot. Neerl. 20-3 pp. 327-343.
Thijsse, J.P., 1910. Blonde duinen. Zaandam.
Thijsse, J.P., 1928. Texel. Zaandam.
Thijsse, J.P., 1946. Onze duinen. Amsterdam.
Tüxen, R., 1961. Bibliographie der Arbeiten über Grundwasser-Ganglinien unter Pflanzengesellschaften. Exerpta Bot. Sect. B,3.
Tüxen, R., 1963. Typen von Vegetationskarten und ihrer Erarbeitung. Ber. Int. Symp. Vegetationskartierung. Stolzenau, 1959.
Tüxen, R. (red), 1978. Assoziationskomplexe (Sigmeten) Ber. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde 1977. Cramer, Vaduz.
Tüxen, R. & A.P. Grootjans, 1978. Bibliographie der arbeiten über vegetation und wasserhaushalt des bodens. Excerpta Bot. Sect. B, 17:50-68.
Visser, G. 1973. Chemische samenstelling, flora en fauna van binnendijks water op Terschelling, speciaal met betrekking tot duinplassen. Rapport R.I.N. Leersum.
Visser, G., 1979. Honderd jaar Terschellinger flora, 1870-1975. George Visser, Terschelling.
Vries, V. de, 1950. Vlieland, landschap en plantengroei. Brill, Leiden.
Vries, V. de, 1961. Vegetatiestudie op de westpunt van Vlieland. Diss. Amsterdam.
Vuyck, L., 1898. De plantengroei der duinen. Diss. Leiden.
Vijver, A. van de, 1978. Olie en gas, hoe het is, hoe het was. TNO, Delft.
Weevers, Th., 1921. De plantengroei van het eiland Goeree in verband met zijn bodem en geschiedenis. Nederlands Kruidk. Archief, 1921.
Weevers, Th., 1940. De flora van Goeree en Overflakkee, dynamisch beschouwd. Nederlands Kruidk. Arch. 50.
Werf, S. van der, 1972. Veranderingen in de vegetatie van de Wassenaarse duinen na bevloeiing met Lekwater. Contactblad voor Oecologen. 8, 3/4: 88-89.
Werf, S. van der, 1974. Infiltratie: met water meer plant. In: N. Croin Michielsen (red): Meyendel duin-water-leven. Ter Hoeve, Den Haag & Baarn.

Westhoff, V., 1947. De vegetatie der duin- en wadgebieden van Terschelling, Vlieland en Texel (Summ.: The vegetation of dunes and salt marshes of the Dutch Islands of Terschelling, Vlieland and Texel) Diss. Utrecht. Manuscript. (Summ. Uitg. Den Haag).

Westhoff, V., 1954. Landschap en plantengroei van Schiermonnikoog. Natuur en Techniek 22:1-10.

Westhoff, V., P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen & E.E.van der Voo, 1970. Wilde planten. Flora en vegetatie van onze natuurgebieden, deel 1. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, Amsterdam.

Westhoff, V. & A.J. den Held, 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme, Zutphen.

Westhoff, V., C.G. van Leeuwen, M.J. Adriani & E.E. van der Voo, 1961. Enkele aspecten van vegetatie en bodem der duinen van Goeree, in het bijzonder de contactgordels tussen zout en zoet milieu. In: Jaarb. Wet. Gen. Goeree-Overflakkee 1961:47-92.

Westhoff, V. & E. van der Maarel, 1973. The Braun-Blanquet approach. In: R.H. Whittaker (ed). Ordination and classification of vegetation. Handbook of Vegetation Science. Part V:617-726. Junk, The Hague.

Whittaker, R.H., (ed), 1973. Ordination and classification. In: Handbook of Vegetation Science (ed. R. Tüxen). Part V. Junk, The Hague.

Willis, A.J., 1963. Braunton Burrows: the effects on the vegetation of the addition of mineral nutrients to the dune soil. J.Ecol., 51.

Willis, A.J. & E.W. Yemm, 1961. Braunton Burrows: the mineral nutrient status of the dune soils. J. Ecol., 49.

Willis, A.J., B.F. Folkes, J.F. Hope-Simpson & E.W. Yemm, 1959. Braunton Burrows: the dune system and its vegetation. Part I, II. J.Ecol., 47:1-24, 249-288.

Zadelhoff, F.J. van, 1980. Opmerkingen over de bruikbaarheid van flora-inventarisaties van km en ½km hokken. Rapport R.I.N., Leersum.

Zonneveld, I.S., 1972. Land evaluation and land (scape)science. I.T.C. Textbook of Photo-interpretation, Vol. VII-4. Enschede.

Zonneveld, I.S., 1974. On abstract and concrete boundaries, arranging and classification. In: W.H. Sommer & R. Tüxen (eds) Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation. Ber. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde 1968. Junk, Den Haag.