



## **Herstelbaarheid van droge duingraslanden in relatie tot accumulatie van organische stof en stikstof in de bodem**

# Herstelbaarheid van droge duingraslanden in relatie tot accumulatie van organische stof en stikstof in de bodem

**KWR 2013.028**  
**APRIL 2013**

© 2013 KWR

Alle rechten voorbehouden.

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen, of enig andere manier, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

# Colofon

**Titel**

Herstelbaarheid van droge duingraslanden in relatie tot accumulatie van organische stof en stikstof in de bodem

**Opdrachtnummer**

A309202

**Rapportnummer**

KWR 2013.028KWR 2013

**Onderzoeksprogramma**

DPW-onderzoek

**Projectmanager**

Martin de Haan<sup>1</sup>

**Opdrachtgever**

DPW

**Kwaliteitsborger**

J.-P.M. Witte<sup>1</sup>

**Auteurs**

C.J.S. Aggenbach<sup>1</sup>, A.M. Kooijman<sup>2</sup>, R.P. Bartholomeus<sup>1</sup> & Y. Fujita<sup>1</sup>

**Verzonden aan**

DPW-bedrijven

Dit rapport is niet openbaar en slechts verstrekt aan Dunea, PWN Waterleidingbedrijf Noord-Holland, Waternet en Het Waterlaboratorium. Eventuele verspreiding daarbuiten vindt alleen plaats door de opdrachtgevers zelf.

<sup>1</sup> KWR Water Cycle Research Institute

<sup>2</sup> Universiteit van Amsterdam, Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica

# Voorwoord

Dit rapport doet verslag van onderzoek in het kader van het DPW-onderzoeksprogramma van de duinwaterbedrijven Dunea, Waternet en PWN. Het doel van dit onderzoek is het verwerven van meer inzicht in de invloed van accumulatie van organische stof en stikstof in de bodem- op de vegetatie-ontwikkeling van droge duingraslanden. De inzichten uit dit onderzoek zijn tevens vertaald naar implicaties voor herstel van droge duingraslanden. Het onderzoek is uitgevoerd door KRW en de Universiteit van Amsterdam onderbegeleiding van Harrie van de Hagen (Dunea), Hubert Kivit (PWN): Leo van Breukelen (Waternet) en Mark van Til (Waternet). Het voorliggende rapport is mede tot stand gekomen door de constructieve inbreng van deze personen. Het veldonderzoek vond plaats in de Luchterduinen die door Waternet worden beheerd. We bedanken Mark van Til die veel gegevens en terreinkennis heeft aangeleverd en ook praktische hulp heeft geboden om het veldwerk mogelijk te maken. Rienk Slings heeft een bijdrage geleverd in de reconstructie van de verstuivingsgeschiedenis. Dit onderzoek heeft geleid tot meer inzicht in de successie van bodem en vegetatie op droge duinbodems die van belang zijn voor het beheer en herstel van duingraslanden. Ten aanzien van de nutriëntenhuishouding bestaan nog diverse kennislacunes waarvan een deel in vervolgonderzoek van het DPW-programma in 2013 worden opgepakt.

# Managementsamenvatting

**Rapport titel:**

Herstelbaarheid van droge duingraslanden in relatie tot accumulatie van organisch stof en stikstof in de bodem

**Auteurs:**

C.J.S. Aggenbach (KWR), A.M. Kooijman (UvA), R.P. Bartholomeus & Y. Fujita (KWR)

**Datum verschijnen:**

april 2013

**Begeleidingsgroep:**

L. van Breukelen (Waternet), H. van der Hagen (Dunea), Hubert Kivit (PWN) & M. van Til (Waternet),

**Rapportnummer:**

KWR 2013.028

**Samenvatting:**

Duinwaterbedrijven hebben vanuit nationale (Programmatische Aanpak Stikstof) en EU-regelgeving (Natura 2000) een grote opgave op het gebied van beheer en herstel van droge duingraslanden. De afgelopen decennia is de ecologische kwaliteit van deze graslanden afgenomen: ze vergrassen en er treedt struweelvorming op. Duingraslanden ontwikkelen zich op verstoven zandbodems, waarin na stabilisatie organische stof wordt opgebouwd. Door luchtvervuiling is de stikstofdepositie hoog, wat geleid kan hebben tot extra accumulatie van stikstof in de bodem. Hierdoor kan het herstel van duingraslanden belemmerd worden. Onderzocht is of in oude duinbodems sprake is van een hysteresis ('blokkade')-effect door extra stikstofaccumulatie, en of herstelmaatregelen als plaggen en verstuiving effectief zijn voor herstel van duingraslanden.

Geconcludeerd kan worden dat in kalkrijke duinbodems geen sprake is van een hysteresis-effect en in kalkarme duinbodems wel. Twee tot vier decennia na stabilisatie van de bodem accumuleren organische stof en stikstof snel, en neemt de soortenrijkdom van de vegetatie ook sterk toe. Vervolgens blijft de soortenrijkdom hoog op kalkrijke bodems, terwijl op kalkarme bodems de soortenrijkdom sterk daalt door bodemverzuring en een dichte vegetatie. Door plaggen en verstuiving verjongt de bodem (kleinere stikstofvoorraad, basenrijker), terwijl langdurige stabilisatie en oudere successiestadia nodig zijn voor het behoud van soortenrijke duingraslanden. Vervolgonderzoek is nodig naar de verschillen in stikstofmineralisatie in kalkrijke en kalkarme bodems, en naar hysteresis-effecten in matig kalkrijke bodems, die een groot areaal (potentieel) duingrasland herbergen.

**Belang voor DPW:**

Op kalkrijke bodems heeft vegetatiebeheer dat vergrassing en struweelvorming tegengaat de voorkeur. Op kalkarme en soortenarme bodems is verjonging van de bodem wel nodig voor herstel. Omdat soortenrijke duingraslanden pas na enkele decennia ontstaan, vergt dit een lange tijdsschaal (decennia) in de planning van beheer. Twee strategieën zijn daarbij een goede optie: 1) min of meer continue aanwezigheid van kleinschalige verstuivingen die lokaal ontstaan en stabiliseren, 2) grootschalige verstuivingen die tevens stabiliseren en leiden tot hernieuwde bodem- en vegetatiesuccessie naar duingrasland. Daarnaast zou gewerkt kunnen worden met ondiep plaggen waarbij organische stof achterblijft. Op basis van dit en ander recent onderzoek en ervaringen van beheerders kunnen herstel- en beheerstrategieën nader worden uitgewerkt.

**Van belang voor:**

Medewerkers van duinwaterbedrijven die beheer- en herstelmaatregelen plannen en evalueren.  
Medewerkers van duinwaterbedrijven die belast zijn met de implementatie van PAS en Natura 2000.  
Beheerders en boswachters die beheer- en herstelmaatregelen uitvoeren.  
Beleidsmakers op het gebied van natuurbeheer en implementatie van Natura 2000 en PAS

**Trefwoorden:**

duingrasland, grijze duinen, organisch stof, stikstof, herstel, bodemsuccessie, vegetatie

# Samenvatting

## Probleemstelling

Duinwaterbedrijven hebben vanuit nationale (Programmatie Aanpak Stikstof) en EU-regelgeving (Natura 2000) een grote opgave op het gebied van beheer en herstel van droge duingraslanden. De afgelopen decennia is de ecologische kwaliteit van deze graslanden afgenomen: ze vergrassen en er treedt struweelvorming op. Duingraslanden ontwikkelen zich op verstoven zandbodems, waarin na stabilisatie organisch stof wordt opgebouwd. Door luchtvervuiling is de stikstofdepositie hoog, wat geleid kan hebben tot extra accumulatie van stikstof in de bodem. Hierdoor kan het herstel van duingraslanden belemmerd worden. In oude duinbodems zou sprake kunnen zijn van een hysteresis-effect door extra stikstofaccumulatie. Door toename van de stikstofdepositie is de soortenrijkdom afgenomen. Andersom, bij een afname van de depositie zou de opgebouwde stikstofvoorraad in de bodem een toename van de soortenrijkdom kunnen belemmeren. Ook zouden maatregelen die ingrijpen op de bovengrondse vegetatie zoals maaien, chopperen en begrazen, een beperkt effect kunnen hebben. Er is echter nauwelijks bekend in welke mate langdurig hoge stikstofdepositie heeft bijgedragen tot extra accumulatie van stikstof in de bodem en onduidelijk is in hoeverre die stikstof in het organische materiaal beschikbaar is voor de vegetatie. De beschikbaarheid van stikstof kan bovendien ook verschillen in kalkrijke en kalkarme bodems. Ook is onduidelijk of het verwijderen van de organische-stofrijke toplaag (plaggen) een noodzakelijke en effectieve herstelmaatregel kan zijn en of kleinschalige en grootschalige verstuuving leiden tot herstel. Deze maatregelen kunnen ook nadelen hebben wanneer een hoge biodiversiteit van droge duingraslanden gebonden is aan oudere successiestadia met een humusprofiel. Meer inzicht in de rol van organische stof op de stikstofbeschikbaarheid en de relatie daarvan met de biodiversiteit van droge duingraslanden is daarom nodig om de herstelbaarheid van grijze duinen beter in beeld te krijgen en een effectiever herstelbeheer te kunnen ontwikkelen.

## Vraagstelling

### *Hoofdvragen:*

- Zorgt accumulatie van organische stof en stikstof voor een hysteresis-effect bij beheermaatregelen waardoor herstel van Grijze duinen wordt belemmerd?
- Is het creëren van een jonge bodem met weinig organische stof en stikstof door middel van plaggen en verstuuving een effectieve herstelmaatregel?

### *Operationele vragen zijn in dit onderzoek:*

- Hoe verloopt de accumulatie van organische stof en stikstof in bodems van duingraslanden na stabilisatie?
- Accumuleren droge duinbodems meer organische stof en stikstof bij een hogere atmosferische stikstofdepositie?
- Hoe ontwikkelt de N-mineralisatie zich gedurende de successie?
- Hoe hangt de ontwikkeling van soortenrijkdom en -samenstelling van de vegetatie samen met de opbouw van organische stof en N-accumulatie?
- Hoe ontwikkelt de basenrijkdom zich gedurende de opbouw van organische stof en hoe verhoudt zich dat tot de soortenrijkdom van de vegetatie?

## Aanpak

Het zwaartepunt ligt op het verkrijgen van inzicht in de ontwikkeling van organische stof, stikstof en basenrijkdom in de bodem en daarmee samenhangende vegetatie-ontwikkeling in gereconstrueerde tijdreeksen met behulp van beschrijvend veldonderzoek. De ontwikkeling van de N-mineralisatie gedurende de bodemsuccessie is in beperkte mate onderzocht met behulp van modellering en niet met metingen van de mineralisatie. Het veldonderzoek is uitgevoerd in de Luchterduinen waarvoor op basis van luchtfoto's en daarvan afgeleiden kaarten met vegetatiestructuurtypen locaties zijn geselecteerd, die variëren in de ouderdom sinds stabilisatie van de bodem na verstuuving. Er is zowel voor het kalkrijke als het kalkarme deel van de Luchterduinen een chronosequentie opgesteld. Beide sequenties beslaan een periode van 0 tot ca. 97 jaar. Helaas was het niet mogelijk om voor alle onderscheiden perioden voldoende locaties te vinden. Op elke locatie zijn het bodemprofiel en vegetatie beschreven en zijn van op 0-5 cm en 5-15 cm bodemmonsters genomen voor het meten van de gehalten en de voorraden van organische stof en stikstof. In de toplaag is ook de pH gemeten.

Op basis van de metingen van het gehalte organische stof en stikstof en de zonnestraling berekend uit de hellingshoek en expositie is de N-mineralisatie op jaarbasis uitgerekend. Dit is gedaan met het onverzadigde transportmodel SWAP en een aangepaste versie van het bodemmodel CENTURY in tijdstappen van een maand. De mineralisatie is berekend met en zonder de pH als inputvariabele.

## Resultaten

### *Bodemontwikkeling*

De dikte van het humusprofiel neemt in zowel de kalkrijke als kalkarme serie toe. In de kalkarme serie lijkt de toename van de A-laag tussen 18 en 38 jaar te versnellen. De toplaag (0-5 cm) vertoont een snellere (ca. 4x) toename van het gehalte en de voorraad organische stof dan de diepere laag (5-15 cm). In beide series lijkt wel de grootste verandering op te treden in de periode tussen 10 en 40 jaar. In de oudere stadia stabiliseert het organische-stofgehalte en de voorraad op een niveau van ca. 3 tot 6 kg m<sup>-2</sup>. In de kalkrijke serie verloopt gedurende de ca. eerste 40 jaar de accumulatie sneller dan in de kalkarme serie. In het oudste stadium is er echter nog nauwelijks een verschil tussen beide series aanwezig. Vlak na stabilisatie (0 j) bevatten de bodems al een geringe hoeveelheid organische stof. De trends voor het gehalte en de voorraad stikstof zijn voor een groot deel vergelijkbaar met die van organische stof. In de oudere stadia zijn het gehalte en de voorraad stikstof gemiddeld in de kalkrijke serie iets hoger is. Dit verschil gaat samen met een lagere C/N-ratio van de ondiepe laag in de oude kalkrijke stadia t.o.v. de oude kalkarme stadia.

In het kalkarme duingebied gedurende de stabilisatieperiode 0-40 jaar was de accumulatiesnelheid van stikstof in de bodem vergelijkbaar met de actuele depositie, maar wel ca. de helft lager dan de piek van de N-depositie. In de kalkrijke bodems lag de accumulatiesnelheid van stikstof de eerste ca. 40 jaar veel hoger dan in die in de kalkarme bodems. Deze was ca. 2x zo hoog als de actuele depositie en gelijk of lager dan het niveau van de depositiepiek. In zowel de kalkarme als kalkrijke duinbodems was de N-accumulatie in de stabilisatieperiode ca. 40-100 jaar laag en veel lager dan actuele depositie en depositiepiek. De bodem pH van de toplaag vertoont een dalende trend bij toenemende stabilisatieduur in zowel de kalkarme als kalkrijke serie. In de kalkarme serie daalt de pH naar een laag niveau in het zure tot matig zure bereik en in de kalkrijke serie minder ver tot een pH in het zwak zure bereik.

### *Vergelijking met de bodemontwikkeling in duingebieden met een lage N-depositie*

De accumulatiesnelheid van organische stof en stikstof nemen in de kalkrijke Luchterduinen twee keer zo snel toe als in kalkrijke duingebieden in Wales. De accumulatie van stikstof in de bodem is in Wales veel hoger dan (factor 2.5-4) de lokale stikstofdepositie.

### *Modelleren N-mineralisatie*

De gemodelleerde N-mineralisatiesnelheden zijn voornamelijk gerelateerd aan het N-gehalte van de bodem (meer N -> meer N-mineralisatiesnelheid) en worden beïnvloed door de C/N-ratio van de bodem (hogere C/N -> lagere mineralisatiesnelheid). De N-mineralisatie in de bodem was hoger in de 0-5 cm laag dan in de 5-15 cm laag. De N-mineralisatiesnelheden waren in kalkrijke locaties groter dan in kalkarme omdat de kalkrijke locaties een hoger N-gehalte in de bodem hebben en hier tijdens de late successie de C/N-ratio en pH iets afnemen.

### *Soortenrijkdom vegetatie*

Gedurende de successie neemt de soortenrijkdom het sterkst toe in de eerste 20 jaar na stabilisatie. In de kalkrijke serie blijft de soortenrijkdom op een dip tussen 28 en 39 jaar na min of meer gelijk. In de kalkarme serie neemt de soortenrijkdom na 40-60 jaar duidelijk af. De soortenrijkdom vertoont op de pH-gradiënt een optimumcurve. Deze relatie is voor beide series gelijk. Tussen de pH van 6 tot 7 is de soortenrijkdom het hoogst. Bij hogere pH is de soortenrijkdom laag omdat het net gestabiliseerde pioniersituaties betreft die nog door soorten moeten worden gekoloniseerd. Lagere pH's voorbij het optimum betreffen oude organische-stofrijkere stadia die verzuren onder invloed van ontkalking. Opvallend is dat in de kalkrijke serie de soortenrijkdom net als de pH in de oude stadia niet ver daalt. In de kalkarme serie daalt de soortenrijkdom sterker in samenhang met sterke verzuring.

### *Vegetatiesuccessie*

Pioniersoorten verschijnen binnen tien jaar en zijn meestal na ca. 28 jaar weer verdwenen, tenzij er in latere stadia lokale verstuiwing optreedt. Het aantal pioniersoorten is gering. Indifferentie soorten verschijnen relatief vroeg in de successie, en blijven ook in oudere stadia aanwezig. Hiertoe behoren grassen en grasachtigen. De zogenaamde late soorten vestigen zich pas in latere successiestadia, vanaf

ca. 28 jaar na stabilisatie van het zand. Deze groep bevat de meeste soorten. In zowel kalkrijke als kalkarme duinen neemt in het begin van de successie de bedekking van kaal zand af. Na ca. 10 jaar is ongeveer de helft van het kale zand begroeid geraakt, en na ca. 40 jaar is er vrijwel geen open zand meer aanwezig. In kalkarme duinen blijft dit zo, maar in kalkrijke duinen komt kaal zand weer iets terug. In de kalkrijke duinen is de bedekking van de kruidlaag over het algemeen hoger dan die van de moslaag. In de kalkarme duinen zijn de kruidlaag en de moslaag over de gehele successiereeks min of meer even belangrijk, zelfs in de oude, stabiele stadia. De soortensamenstelling van de vegetatie is duidelijk verschillend tussen pionierfasen en oudere successiestadia. Dit geldt voor zowel kalkrijke als kalkarme duinen. Na een jaar of 30 is het echter binnen zowel de kalkrijke als kalkarme duinen niet meer mogelijk de successiestadia op grond van de soortensamenstelling te onderscheiden. Dit valt samen met het moment waarop de organische-stofvoorraad relatief hoog begint te worden en de accumulatie daarvan gaat afvlakken.

## Synthese

De onderzoeksvragen kunnen als volgt worden beantwoord:

### *Hoe verloopt de accumulatie van organische stof en stikstof in bodems van duingraslanden na stabilisatie?*

De accumulatie van organische stof en stikstof verloopt in zowel kalkrijke als -arme bodems de eerste 3-4 decennia eerst snel en vakt daarna af. De trends van beide variabelen zijn sterk aan elkaar gekoppeld. In kalkrijke duinbodems treedt in de eerste decennia een sterkere accumulatie van organische stof en stikstof op dan in kalkarme duinbodems. De oude stadia vertonen geen verschil voor kalkrijke en -arme bodems wat betreft organische-stofgehalte en -voorraad. In de bodemtoplaag van oude stadia hebben kalkrijke bodems een grotere stikstofvoorraad dan kalkarme bodems. Dit duidt op een sterkere retentie van stikstof in het organisch materiaal als gevolg van sterkere N-immobilisatie in kalkrijke bodems met toenemende leeftijd. De piek van stikstofdepositie gedurende eind jaren '70 tot de jaren '90 van de 20<sup>e</sup> eeuw was zeer hoog in vergelijking tot de gemeten accumulatiesnelheden van stikstof in de bodem. De actuele stikstofdepositie is ten opzichte van de stikstofaccumulatie in jonge en oude kalkarme duinbodems ook nog hoog en ook in verhouding tot die van oude kalkrijke bodems.

### *Accumuleren droge duinbodems meer organische stof en stikstof bij een hogere atmosferische stikstofdepositie?*

Op basis van een voorlopige vergelijking van de kalkrijke duinen van de Luchterduinen (hoge depositie) met kalkrijke duinen in Wales (lage depositie) stellen we vast dat de accumulatiesnelheid van organisch stof en stikstof in de Luchterduinen ca. een factor 2 hoger was dan in Wales. Dit zou er op kunnen duiden dat de hogere stikstofdepositie in Nederland voor een snellere bodem- en vegetatiesuccessie heeft gezorgd dan in gebieden met een lage stikstofdepositie. Bovenstaande bevindingen zijn van voorlopige aard en zullen op basis van aanvullende gegevens uit Wales nader worden bekeken.

### *Hoe ontwikkelt de N-mineralisatie zich gedurende de successie?*

De modelresultaten geven aan dat door de hogere pH en lagere C/N-ratio in oude stadia van kalkrijke duingraslanden de mineralisatie hier hoger is dan in de oude stadia van de kalkarme duingraslanden. Dit resultaat is tegengesteld aan uitkomsten van onderzoek waarbij de N-mineralisatie is gemeten. Een verklaring hiervoor kan zijn dat in kalkrijke duingraslanden meer immobilisatie optreedt omdat de bodemfauna hier wordt gedomineerd door bacteriën die stikstof en ook fosfaat immobiliseren. In kalkarme duingraslanden hebben schimmels een groter aandeel die bij afsterven makkelijker minerale stikstof vrij maken.

### *Hoe hangt de ontwikkeling van soortenrijkdom en -samenstelling van de vegetatie samen met de opbouw van organische stof en N-accumulatie?*

Het aantal soorten die (vrijwel) uitsluitend voorkomen in de stadia jonger dan ca. 30 jaar, is gering. Daarmee kan worden vastgesteld dat een belangrijk deel van de plantensoorten is gebonden aan oudere successiestadia waarin een humusprofiel is gevormd. De ontwikkeling van soortenrijke duingraslanden vanuit een pioniersituatie duurt ca. 20-40 jaar. Dit neemt niet weg dat de pionierstadia essentieel zijn voor een aantal typische plantensoorten (en ook voor verschillende insectensoorten). Op het moment (ca. 40 jaar) dat de accumulatiesnelheid van organische stof en stikstof afnemen en beiden een evenwicht gaat bereiken, is het onderscheid tussen de stadia op basis van soortensamenstelling niet meer goed te maken. In de oudere stadia spelen wel andere factoren een rol in de diversiteit van duingraslanden. In de kalkrijke en kalkarme duinen treden daarbij tegengestelde ontwikkelingen op.



In de kalkrijke duinen wordt de vegetatie na ca. 40 jaar gekenmerkt door een relatief hoge bovengrondse biomassa, een hoge bedekking van de kruidlaag in het algemeen en hoge grassen in het bijzonder, en een relatief lage soortenrijkdom. Mogelijk is dit het gevolg van een beperkte pH-daling in de loop van de tijd en oplossing van kalk en calcium-gebonden P. In stadia na ca. 68 jaar oud zijn bovengrondse biomassa en bedekking van kruidlaag en hoge grassen lager, en bedekking van moslaag en soortenrijkdom weer hoger.

In de kalkarme duinen kenmerkt de vegetatie zich na ca. 40 jaar juist door een relatief hoge diversiteit, vooral aan mossen en korstmossen. Op termijn neemt de bovengrondse biomassa toe en de soortenrijkdom af. De afname in diversiteit in oude stadia heeft waarschijnlijk te maken met de afname van kale, zandige plekjes, sterke verzuring van de toplaag en afname van de lichtbeschikbaarheid voor lage planten door toename van de grassen. De vergrassing zou kunnen worden bevorderd door de combinatie van een hoge atmosferische input van stikstof en geringe immobilisatie van stikstof en ook fosfaat.

*Hoe ontwikkelt de basenrijkdom zich gedurende de opbouw van organische stof en hoe verhoudt zich dat tot de soortenrijkdom van de vegetatie?*

De vorming van een humusprofiel gaat gepaard met een verzuring van de bodemtoplaag: in beperkte mate in de kalkrijke duinen en sterk in de kalkarme duinen. In de kalkrijke duinen houdt de combinatie van kalk en organische stof de bodemzuurgraad in de oude stadia langdurig stabiel in het zwak zure bereik waarin zowel veel basen- als zuurminnende soorten kunnen voorkomen. In de kalkarme duinen van de Luchterduinen zijn pionierstadia doorgaans nog kalkhoudend in de toplaag. Door het lage kalkgehalte ontkalkt de bodem vrij snel en verzuurt de bodem met toenemende ouderdom naar lage pH's in het zure tot matig zure bereik. In dat bereik groeien weinig soorten.

*Zorgt accumulatie van organische stof en stikstof voor een hysteresis-effect in het herstel van Grijze duinen?*

Een grote organische-stof- en stikstofvoorraad zou bij afnemende stikstofdepositie en ingrepen in de vegetatie met begrazen en maaien in de vergraste soortenarme duingraslanden kunnen zorgen voor een gering of geen effect op de soortenrijkdom. Geconcludeerd kan worden dat in kalkrijke duinbodems geen sprake lijkt te zijn van een hysteresis-effect en in kalkarme duinbodems wel. In kalkarme duingraslanden levert ouderdom en daarmee indirect de accumulatie van organische stof een hysteresis-effect op voor het herstel van de vegetatie bij vegetatiebeheer. Dit mechanisme loopt via 1) sterke verzuring van de bodemtoplaag, 2) afnemende lichtcondities door toename van grassen, 3) mogelijk een hoge N-mineralisatie door een geringe immobilisatie.

*Is het creëren van een jonge bodem met weinig organische stof en stikstof door middel van plaggen en verstuiving een effectieve herstelmaatregel?*

Voor het beheer zijn de verschillen in ontwikkeling tussen kalkrijke en kalkarme duinen bijzonder relevant. Als de piek in biomassaproductie en vergrassing in de kalkrijke duinen na ca. 40 jaar inderdaad slechts tijdelijk is, is niets doen en indien nodig het tegengaan van successie naar bos en struweel een goed beheer. Voor de vestiging van voldoende duingraslandsoorten is beheer met een langere termijn effect vereist. Het opgebouwde humusprofiel in de bodem lijkt op zichzelf geen probleem, zolang de bodem maar kalkhoudend is. In kalkarme duinen is na 40 jaar een duidelijk optimum te zien in de soortenrijkdom van het duingrasland. In de stadia ouder dan 40-60 jaar wordt begrazing minder effectief omdat de verzuring niet wordt verholpen. Het bevorderen van lokale verstuiving is dan minstens zo belangrijk, omdat daarmee zwak gebufferde omstandigheden en vestigingsmogelijkheden voor plantensoorten worden bevorderd.

Omdat soortenrijkere duingraslanden pas op een langere termijn (20-40 jaar) ontwikkelen vanaf stabilisatie zou het beheer zich ook op minstens deze termijn moeten gaan richten. Daarbij moet naast het bevorderen van verstuiving juist ook worden gekeken naar hoe verstuivingen langdurig kunnen stabiliseren om de ontwikkeling van duingraslanden mogelijk te maken. Twee strategieën zijn daarbij een goede optie: 1) min of meer continue aanwezigheid van kleinschalige verstuivingen die lokaal ontstaan en stabiliseren, 2) grootschalige verstuivingen die tevens stabiliseren en leiden tot hernieuwde bodem- en vegetatiesuccessie naar duingrasland. Grootschalige verstuiving op zich dient juist niet tot doel worden verheven en dient met de nodige terughoudendheid worden toegepast. Wegens de gunstige uitwerking van organische stof op de soortdiversiteit van duingraslanden zou ondiep plaggen kunnen worden ingezet voor het creëren van een pioniersituatie en het blootleggen van een basenrijkere bodemlaag. Een deel van het organisch materiaal blijft dan achter en zorgt voor een snelle ontwikkeling naar duingrasland.

## **Advies voor vervolgonderzoek**

We adviseren om in vervolgonderzoek op de aspecten te richten:

- Het verbeteren van bodemmodellen ten einde beter de mineralisatie van stikstof en ook fosfaat te modelleren t.b.v. evaluatie van de invloed van stikstofdepositie en beheersscenario's.
- Meer kwantitatief inzicht in de ontwikkeling van de onverzadigde zone hydrologie in het humusprofiel gedurende de successie.
- Aanvullende gegevens verzamelen over de bodem- en vegetatiesuccessie in het minder kalkrijke middenduin dat in de dataset van dit onderzoek een hiaat was.
- Aanvullende gegevens verzamelen over de bodem- en vegetatiesuccessie in duingebieden van het Waddendistrict dat afwijkt van het Rhenodunale district wegens het lagere ijzergehalte.
- Meer inzicht verwerken in de invloed van het initiële kalkgehalte van stabiliserende verstuingen en instuiving van kalkrijk zand op de duurzaamheid van soortenrijke kalkrijke duingraslanden.
- De interactie van de verstuiwings- en stabilisatiedynamiek met bodem- en vegetatiesuccessie van duingraslanden.
- Op basis van dit en ander recent onderzoek en ervaringen van beheerders kunnen herstel- en beheerstrategieën nader worden uitgewerkt.

# Inhoud

<b>Voorwoord</b>	<b>1</b>
<b>Managementsamenvatting</b>	<b>2</b>
<b>Samenvatting</b>	<b>3</b>
<b>1 Inleiding</b>	<b>10</b>
1.1 Probleemstelling	10
1.2 Vraagstelling	11
1.3 Aanpak	11
<b>2 Methode</b>	<b>13</b>
2.1 Keuze onderzoeksgebied	13
2.2 Onderzoeksgebied	13
2.3 Aanpak selectie van meetlocaties	14
2.4 Resultaat selectie van meetlocaties	17
2.5 Bodemprofielbeschrijving	17
2.6 Beschrijving en bemonstering meetlocaties	18
2.7 Bodemanalyse	18
2.8 Vegetatie-opnamen	19
2.9 Bovengrondsbiomassa kruidlaag	19
2.10 Zonnestraling	19
2.11 Foto's	19
2.12 Statistiek	20
<b>3 Resultaten</b>	<b>22</b>
3.1 Bodem	22
3.1.1 Ontwikkeling bodemprofiel	22
3.1.2 Ontwikkeling bulk density	23
3.1.3 Ontwikkeling organische-stofgehalte en -voorraad	25
3.1.4 Ontwikkeling stikstofgehalte en -voorraad	26
3.1.5 Stikstofaccumulatie in relatie tot stikstofdepositie	29
3.2 Vergelijking organische-stof- en stikstofaccumulatie in de Luchterduinen met die in duingebieden Wales	31
3.3 Invloed van zonnestraling op bodemontwikkeling en vegetatie	32
3.4 Modelleren N-mineralisatie	34
3.4.1 Methode	34
3.4.2 Resultaten	34
3.5 Ontwikkeling van basenrijkdom en soortenrijkdom	38
3.6 Vegetatiesuccessie	39
3.6.1 Veranderingen in vegetatiestructuur en diversiteit	39
3.6.2 Veranderingen in soortensamenstelling	41
3.6.3 Veranderingen in individuele soorten	42

3.6.4	Interpretatie vegetatie-ontwikkeling	45
<b>4</b>	<b>Synthese</b>	<b>47</b>
4.1	Hoe verloopt de accumulatie van organische stof en stikstof in bodems van duingraslanden na stabilisatie?	47
4.2	Accumuleren droge duinbodems meer organische stof en stikstof bij een hogere atmosferische stikstofdepositie?	47
4.3	Hoe ontwikkelt de N-mineralisatie zich gedurende de successie?	48
4.4	Hoe hangt de ontwikkeling van soortenrijkdom en -samenstelling van de vegetatie samen met de opbouw van organische stof en N-accumulatie?	48
4.5	Hoe ontwikkelt de basenrijkdom zich gedurende de opbouw van organische stof en hoe verhoudt zich dat tot de soortenrijkdom van de vegetatie?	50
4.6	Hysterese-effect voor herstel van Grijze duinen bij vegetatiebeheer	50
4.7	Implicaties voor het beheer	50
4.8	Adviezen voor vervolgonderzoek	51
	<b>Literatuur</b>	<b>54</b>
	<b>Bijlage 1: Ligging van vlakken met van verschillende ouderdom na stabilisatie.</b>	<b>57</b>
	<b>Bijlage 2: Locatie en bodemgegevens van de meetlocaties in de Luchterduinen</b>	<b>59</b>
	<b>Bijlage 3: Resultaten regressiemodellen stabilisatieduur en zonnestraling</b>	<b>63</b>

# 1 Inleiding

## 1.1 Probleemstelling

Behoud en herstel van droge duingraslanden heeft vanuit het Europese en nationale natuurbeleid hoge prioriteit. Voor de hele kuststrook zijn bij de uitwerking van Natura 2000 voor het habitatype Grijze duinen ambitieuze doelen voor uitbreiding van de oppervlakte en verbetering van de kwaliteit gesteld. Bovendien geldt voor dit habitatype een urgentie met een beheeropgave (Ministerie LNV 2006). Ervaringen met herstelmaatregelen (begrazen, maaien, plaggen, stimuleren verstuiwing) voor grijze duinen vallen vaak tegen en kunnen achteruitgang niet of in geringe mate tegengaan (Arens et al. 2009). Tegelijk vergt het beheer en herstel van grijze duinen een groot deel van het natuurbeheerbudget van de DPW-bedrijven, aangezien zij een groot areaal Grijze duinen beheren. Droge duingraslanden ontwikkelen zich op verstoven zandbodems nadat deze gestabiliseerd zijn en een humusprofiel ontwikkelen. De opbouw van organische stof is daarom een sleutelfactor voor het ontstaan van Grijze duinen. Herstelmaatregelen als bevorderen van verstuiwing en plaggen grijpen juist in op het humusprofiel. Zulke maatregelen worden in de Programmatische Aanpak Stikstof (PAS) voor Grijze duinen voorgesteld. De PAS is een programma van de overheid dat beoogt de nadelige effecten van hoge atmosferische stikstofdepositie op Natura 2000 habitattypen met beheermaatregelen te mitigeren. In de herstelstrategieën van de PAS voor de habitattypen kalkrijke en kalkarme Grijze duinen (H2130A en H2130B) verwacht men daarvan op korte termijn hersteleffecten (Smits et al. 2011a+b).

Twee belangrijke factoren die zorgen voor achteruitgang en stagnatie van herstel zijn een langdurige overschrijding van de kritische waarden voor stikstofdepositie (Bobbink & Hettelingh 2011) en een voortgeschreden bodem- en vegetatiesuccessie als gevolg van stabilisatie van het duinlandschap (Arens et al. 2009). Bij de bodemsuccessie treedt opbouw van organische stof en stikstof op (Jones et al. 2007). De bodem krijgt daardoor een betere vochthuishouding en kan door een toename van de mineralisatie een betere N en P voorziening krijgen. Indien beide effecten in sterke mate optreden, zijn ze nadelig voor grijze duinen. Een langdurig hoge stikstofdepositie door luchtvervuiling heeft mogelijk bijgedragen aan een sterkere accumulatie van organische stof en daarmee ook van stikstof in de bodem. Er trad daardoor een versnelde bodemsuccessie op (Kooijman et al. 2009). In oude duinbodem zou sprake kunnen zijn van een hysteresis-effect door extra stikstofaccumulatie. Door de toename van de stikstofdepositie is de soortenrijkdom afgenomen. Andersom, bij een afname van de depositie, zou de opgebouwde stikstofvoorraad in de bodem een toename van de soortenrijkdom kunnen belemmeren. Ook zouden maatregelen die ingrijpen op de bovengrondse vegetatie zoals maaien, chopperen en begrazen, een beperkt effect kunnen hebben. Mogelijk zorgt de stikstofaccumulatie daarom ook voor een gering hersteleffect van begrazingsprojecten. Er is echter nauwelijks bekend in welke mate langdurig hoge stikstofdepositie heeft bijgedragen tot extra accumulatie van stikstof in de bodem en onduidelijk is in hoeverre die stikstof in het organische materiaal beschikbaar is voor de vegetatie (Arens et al. 2009). De beschikbaarheid van stikstof kan bovendien ook verschillen in kalkrijke en kalkarme bodems (Kooijman et al. 2009). Door deze kennislacunes is het onduidelijk in hoeverre de stikstofvoorraad in oudere bodems een struikelblok is voor het herstel van soortenrijke droge duingraslanden (door bijvoorbeeld begrazing met vee). Ook is onduidelijk of het verwijderen van de organische-stofrijke toplaag een noodzakelijke en effectieve herstelmaatregel kan zijn en of kleinschalige en grootschalige verstuiwing (begraven van de horizont) een cruciale factor in het herstel kan zijn (Arens et al. 2007+2009). Plaggen is een dure maatregel en meer inzicht in de effectiviteit is dan wenselijk. Het verwijderen van organische stof en het terugzetten naar een jong successiestadium met een organische-stofarme bodem kan ook nadelen hebben wanneer een hoge biodiversiteit van droge duingraslanden gebonden is aan oudere successiestadia met een humusprofiel. Deze maatregelen kunnen daardoor pas op een langere termijn een gunstig effect hebben. Meer inzicht in de rol van organische stof op de stikstofbeschikbaarheid en de relatie daarvan met de diversiteit van droge duingraslanden is daarom nodig om de herstelbaarheid van grijze duinen beter in beeld te krijgen en een effectiever herstelbeheer te kunnen ontwikkelen.

## 1.2 Vraagstelling

De volgende vragen worden voor het ontwikkelen van een effectieve herstelstrategie van belang geacht:

- Zorgt accumulatie van organische stof en stikstof voor een hysterese-effect bij beheermaatregelen waardoor herstel van Grijze duinen wordt belemmerd?
- Is het creëren van een jonge bodem met weinig organische stof en stikstof door middel van pluggen en verstuiving een effectieve herstelmaatregel?

In een kortlopend onderzoek van één jaar kunnen deze vragen niet direct beantwoord worden. De volgende meer specifieke onderzoeksvragen kunnen wel beantwoord worden:

- Hoe verloopt de accumulatie van organische stof en stikstof in bodems van duingraslanden na stabilisatie?
- Accumuleren droge duinbodems meer organische stof en stikstof bij een hogere atmosferische stikstofdepositie?
- Hoe ontwikkelt de N-mineralisatie zich gedurende de successie?
- Hoe hangt de ontwikkeling van soortenrijkdom en -samenstelling van de vegetatie samen met de opbouw van organische stof en N-accumulatie?
- Hoe ontwikkelt de basenrijkdom zich gedurende de opbouw van organische stof en hoe verhoudt zich dat tot de soortenrijkdom van de vegetatie?

Antwoorden op deze onderzoeksvragen geven aangrijpingspunten om hypothesen over hysterese-effecten en het ingrijpen in de bodemsuccessie nader in te vullen en te toetsen in vervolgonderzoek.

Gezien de geringe omvang van dit onderzoek ligt het zwaartepunt op het verkrijgen van inzicht in de ontwikkeling van organische stof, stikstof en basenrijkdom in de bodem en daarmee samenhangende vegetatie-ontwikkeling in gereconstrueerde tijdreeksen. Dit betekent dat ruimtelijke verschillen die zichtbaar zijn op één moment in verband worden gebracht met de variatie in ontwikkelingsduur na stabilisatie. Zulk beschrijvend onderzoek geeft dan met een beperkte inspanning veel kwantitatief inzicht in de ontwikkeling van belangrijke systeemvariabelen. De ontwikkeling van de N-mineralisatie wordt slechts in beperkte mate onderzocht met behulp van modellering en niet met metingen van de mineralisatie. Redenen hiervoor zijn dat het projectbudget daarvoor te gering was en in lopend OBN-onderzoek binnenkort metingen van mineralisatie beschikbaar komen.

## 1.3 Aanpak

De onderzoeksvragen worden beantwoord door metingen uit te voeren in duingraslanden die variëren in ouderdom. De aanname daarbij is dat actuele ruimtelijke verschillen inzicht geven in de ontwikkeling in de tijd (chronosequentie). Het grote voordeel van deze aanpak is dat met een kortlopend onderzoek, en dus een beperkte inspanning, een beeld kan worden gevormd van processen als bodem- en vegetatiesuccessie. De aanpak heeft ook een nadeel. Processen die zich in het verleden hebben afgespeeld, hoeven in de toekomst niet noodzakelijkerwijs op dezelfde wijze te gaan optreden omdat de omstandigheden zijn veranderd. Relevante veranderingen die op tijdschaal van decennia spelen, bestaan uit klimaatverandering (warmer, meer neerslag), beheer (beweiding, vastlegging, toegankelijkheid voor de mens) en atmosferische stikstof- en zwaveldepositie (toe- en afnemend). Deze veranderingen kunnen voor het interpreteren van trends in de chronosequenties voor de toekomst relevant zijn. Bij de interpretatie dient daar rekening mee te worden gehouden.

De accumulatiesnelheden voor organische stof en stikstof worden vergeleken met reeds onderzochte duingebieden in Wales met een lagere stikstofbelasting. Dat is mogelijk omdat in Wales in duingebieden soortgelijk onderzoek is uitgevoerd (Jones et al. 2007). Hiermee kan worden vastgesteld of de historische stikstofdepositie heeft gezorgd voor een snellere accumulatie.

Omdat de vegetatie-ontwikkeling (Schaminée et al 1998; Aggenbach & Jalink 1999) en ook de nutriëntenregulatie (Kooijman et al. 2009) voor kalkrijke en kalkarme duinbodems sterk verschillen, wordt zowel een chronosequentie van duingraslanden in kalkrijke duinen als kalkarme duinen onderzocht. Deze twee chronosequenties worden onderzocht voor duingebieden in het Rhenodunaal district. Het was niet mogelijk om ook nog een kalkarme chronosequentie voor het Waddendistrict, waartoe een klein deel van het PWN-gebied behoort, op te stellen.



## 2 Methode

### 2.1 Keuze onderzoeksgebied

Er is gekozen om het onderzoek uit te voeren in één duingebied in het Rhenodunaal district. Reden om één duingebied te kiezen is dat het uitzoeken van de ouderdom van onderzoekslocaties arbeidsintensief is en binnen het projectbudget geen ruimte was om dat voor meerdere duingebieden te doen. Er is gekozen voor een duingebied binnen het Rhenodunaal plantendistrict omdat het grootste deel van het door de DPW-bedrijven duingebieden in dit district valt. Het duinzand is hier primair kalkrijk en ijzerrijk. Het Waddendistrict, waarin een klein deel van het PWN-gebied ligt, valt dus buiten de reikwijdte van dit onderzoek. In het Waddendistrict is het primaire kalkgehalte en ook het ijzergehalte van het duin- en strandzand veel lager dan dat van het Rhenodunale district. De bodem- en vegetatiesuccessie verschilt voor beide plantendistricten sterk omdat de kalkarmere bodems in het Waddendistrict sneller ontkalken en verzuren. Verschillen in ijzergehalte hebben consequenties voor regulatie van de P-beschikbaarheid in verzuringsreeksen (Kooijman & Besse 2012).

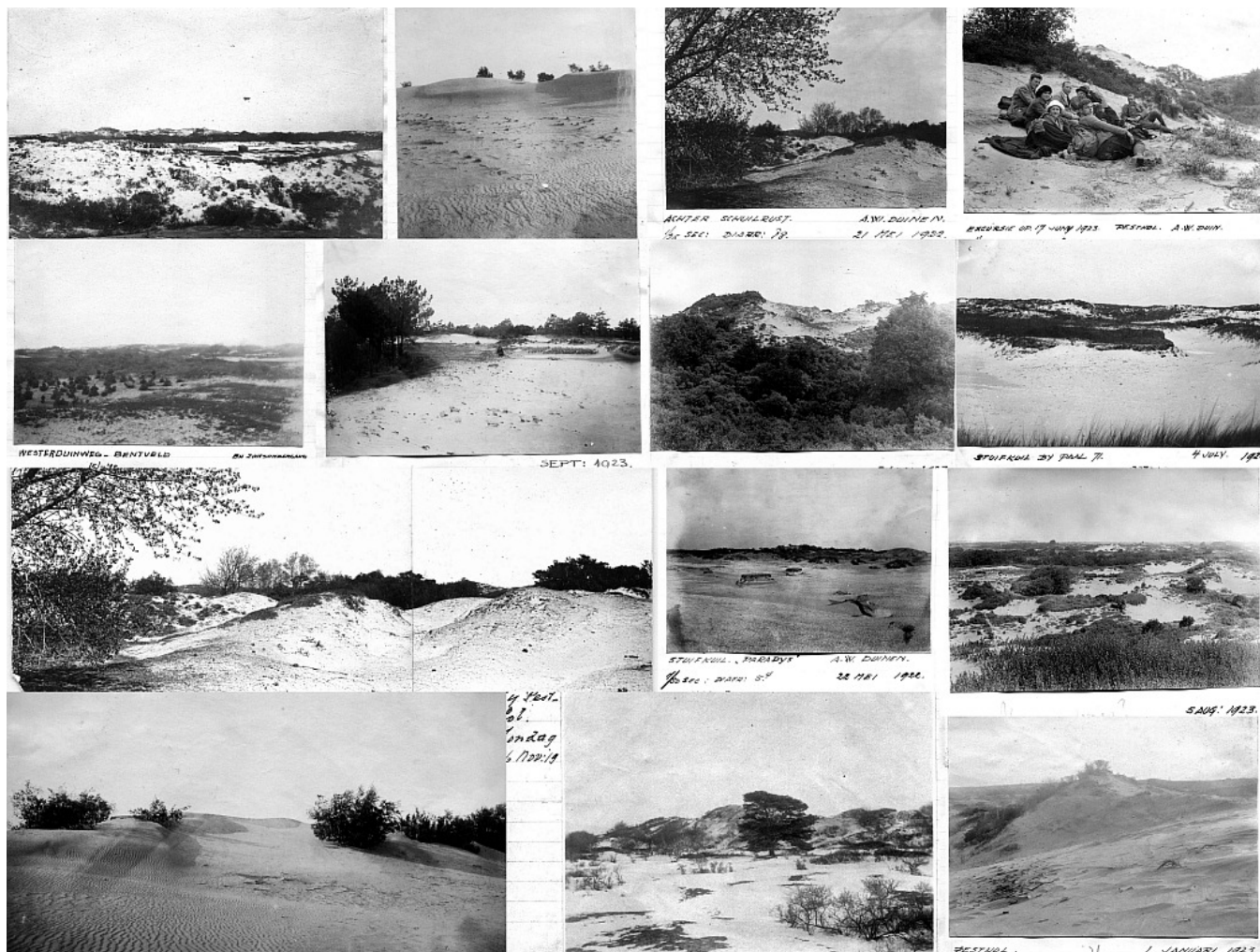
Binnen het Rhenodunaal district is in overleg met de ecologen van de DPW-bedrijven gekozen voor de Luchterduinen in het zuidelijke deel van de Amsterdamse Waterleidingduinen. Dit duingebied herbergt zowel een kalkrijke als kalkarme zone. Hierdoor was zowel een tijdreeks te reconstrueren op kalkrijke bodems (kalkrijke serie) als een tijdreeks waar de successie op een bodem met een relatief laag kalkgehalte start en snel ontkalkt na stabilisatie (kalkarme serie). Een tweede, praktische reden was de beschikbaarheid van een tijdserie van vegetatiestructuurkaarten die zijn opgesteld op basis van luchtfoto's door Waternet (data Waternet; Van Til et al. 1999+2008). Deze kaartenserie beslaat de periode 1938 tot en met 2006 en was digitaal als GIS-bestanden beschikbaar. Aangevuld met recente luchtfoto's was het mogelijk locaties van verschillende ouderdom te selecteren. De Luchterduinen zijn in het begin van de 20<sup>e</sup> eeuw in sterke mate gestabiliseerd, waardoor het mogelijk was een chronosequentie op te stellen over een tijdspanne van ca. een eeuw.

### 2.2 Onderzoeksgebied

Figuur 3 geeft de ligging van het onderzoeksgebied in de Luchterduinen waar Waternet de beheerder is. De Luchterduinen zijn met uitzondering van de aanleg van het Van Limburg Stirumkanaal (winkanaal; aangelegd in de periode 1890 tot 1905) en het Oosterkanaal (winkanaal; aangelegd ca. 1925) relatief weinig vergraven. Een groot deel van het duingebied heeft daardoor een morfologie die samenhangt met de verstuivingshistorie. In het achterduin zijn kleinere valleien in het verleden gebruikt als akker. Het Van Limburg Stirumkanaal is in 1995 grotendeels gedempt en de grondwateronttrekking is hier destijds gestaakt. Toen is met graafwerk een brede zone van kaal zand gecreëerd. De Luchterduinen bevatten weinig natte en vochtige duinvalleien. In het middenduin en ter plekke van het de gedempte Van Limburg Stirumkanaal komen door verhoging van de grondwaterstand sinds kort weer vochtige valleien voor.

De Luchterduinen beslaan van kust naar achterland een breed duingebied (ca. 4 km) met een duidelijke gradiënt in kalkrijkdom (Figuur 3). Het gebied was aan het einde van de 19<sup>e</sup> eeuw en begin van de 20<sup>e</sup> eeuw voor een belangrijk deel verstoven. Aan het begin van de 20<sup>e</sup> eeuw is het door maatregelen (verbod op beweiding leidde tot sterke vermindering van de beweiding en aanplant voor stabilisatie) op grote schaal gestabiliseerd. Het moment van grootschalige stabilisatie is lastig exact te duiden. Foto's van Strijbos uit de jaren '20 van de vorige eeuw duiden op de aanwezigheid van grote stuifplekken, maar ook van de aanwezigheid van korte vegetatie, struweel en bomen (Figuur 1). Een luchtfotocompositie van het waterbedrijf van begin jaren '30 van de vorige eeuw geeft aan dat rond die tijd grote delen van de Luchterduinen gestabiliseerd waren (Figuur 2). Tegelijk is ook zichtbaar dat er toen nog veel plekken met kaal zand aanwezig waren. Op de luchtfoto's van 1938 is het overgrote deel gestabiliseerd. In de periode tussen 1938 en 1979 ontstonden op kleinere schaal ook opnieuw stuifkuilen en die vervolgens weer gestabiliseerden. Recent tussen 2006 en 2011 is op vrij grote schaal, opnieuw verstuiving opgetreden, met vooral in het voorduin uitgestrekte delen met actieve stuifkuilen tot gevolg. In het achterduin zijn op kleinere schaal stuifkuilen weer actief geworden.





Figuur 1: Collage van foto's van Strijbos uit de jaren '20 van de vorige eeuw gemaakt in de Luchterduinen (beschikbaar gesteld door Rienk Slings). De exacte locatie van de foto's is niet bekend.

### 2.3 Aanpak selectie van meetlocaties

Op basis van beschikbare luchtfotoseries en interpretaties daarvan naar vegetatiekaarten was het mogelijk in tijdstappen van ca. 5 tot 20 jaar de stabilisatieduur van locaties te bepalen. Tabel 1 geeft deze tijdstappen en de beschikbaarheid van luchtfoto's en vegetatiekaarten. Voor de selectie van locaties werden in eerste instantie vegetatiestructuurkaarten van de periode 1938 tot en met 2006 gebruikt en luchtfoto's van 2001, 2006 en 2011. Deze waren beschikbaar als GIS-bestanden waardoor nauwkeurig naar de overlap van de kaartpatronen en luchtfoto's kon worden gekeken. Op basis van de vegetatiestructuurkaarten uit 1938, 1958, 1968, 1979, 1990 en 2006, werden met een GIS-bewerking vlakken onderscheiden van uiteenlopende stabilisatieduur (Tabel 2, bijlage 1). Daarbij werden ook vlakken onderscheiden die tussen 1938 en 1979 opnieuw waren verstoven. Bij de GIS-analyse werd in eerste instantie gekeken naar vlakken die vanaf het stabilisatiemoment alleen duingraslanden hadden. Wegens zeldzaamheid van de tussenstadia werden in de GIS-bewerking ook vlakken onderscheiden waarin tijdelijk struweel aanwezig was. Aanvullend werden gegeorefereerde luchtfoto's van 2001 en 2006 en 2011 gebruikt ten einde jonge stadia te onderscheiden en ook als check of vlakken met een langere stabilisatieduur vanaf 2001 stabiel zijn gebleven. Dit leverde een preselectie van locaties op. In het veld werden de locaties definitief gekozen en exact gepositioneerd. Locatiebepaling werd gedaan met een 06-GPS met nauwkeurigheid van 0.1 m in x/y-richting. Deze werd gebruikt om de positie van



Figuur 2: Luchtfotocomposiet van omstreeks 1930 van de Amsterdamse Waterleidingduinen. De afzonderlijke luchtfoto's van deze composiet konden in dit project niet worden gedateerd. Verschillen tussen aangrenzende foto's suggereren dat de foto's niet in hetzelfde jaar zijn gemaakt. Het bijschrift van de kaart geeft geen exacte datering.

onderscheiden vlakken uit de GIS-analyse op te zoeken. Tevens werd de GPS gebruikt om locaties uit de preselectie op te zoeken en om de definitieve locaties exact in te meten. Tijdens het veldwerk werd ook gebruik gemaakt van detailkaartjes van de luchtfoto's uit 2001, 2006 en 2011. Tijdens het veldwerk bleek dat we voor de tussenstadia voor stabilisatie duur met actueel duingrasland zeer kleine oppervlakten hadden. Hierdoor was er regelmatig een geringe ruimtelijke marge (soms maar 1-2 m) voor een locatie met de beoogde stabilisatie duur. Reden voor de geringe marge in positie was veelal een geringe omvang van de stuifkuil die gestabiliseerd was en recente herverstuiving die juist startte in deze

voormalige stuifkuilen. Dit geeft ook aan dat door de sterke recente herverstuiving er een grote kans is dat de tussenstadia in de nabije toekomst worden opgerold en dit onderzoek niet veel later had moeten plaatsvinden! Naderhand werd nog voor de definitieve locaties een check uitgevoerd op de luchtfoto's van 1990 en 1979 die daarvoor ook werden gegeoreferend. Op de luchtfoto's was de vegetatie namelijk op een fijnere schaal afleesbaar dan op vegetatiestructuurkaarten. Dit leidde voor een aantal onderzochte locaties geleid tot een aanpassing van de stabilisatieduur.

Tabel 1: Beschikbaarheid van luchtfoto's en vegetatiekarteringen. De gegevens in de geel gekleurde vakken zijn gebruikt voor de selectie van meetlocaties.

Jaar van luchtfoto	Materiaal	Beschikbare interpretatie
begin jaren '30 20e eeuw	fotocomposiet van Z/W-prints met lage resolutie	Geen
1938	Z/W fotoprints	vegetatiestructuurtype dmv visuele interpretatie; shapefile
1958	Z/W fotoprints	vegetatiestructuurtype dmv visuele interpretatie; shapefile
1968	Z/W fotoprints	vegetatiestructuurtype dmv visuele interpretatie; shapefile
1979	FC diapositief; scans gegeoreferend in GIS; TIF-files	vegetatiestructuurtype dmv visuele interpretatie; shapefile
1990	FC diapositief; scans gegeoreferend in GIS; TIF-files	vegetatiestructuurtype dmv visuele interpretatie; shapefile
2001	False Color orthofoto; TIF-files	vegetatiestructuurtype; shapefile
2006	False Color orthofoto; TIF-files	vegetatiestructuurtype dmv visuele interpretatie; shapefile
2011	False Color orthofoto; TIF-files	Geen
2012	veldwaarneming	

Tabel 2: Onderscheiden succussiereksen op basis van de GIS-analyse van vegetatiestructuurkaarten uit 1938, 1958, 1968, 1979, 1990 en 2006. Legenda vegetatiestructuurtype: 1 = kaal zand, 2 = duingrasland, 3 = struweel, ~1 = alle typen.

Code	Stabilisatie-duur (jaar tov 2012)	Herverstuiving (jaar tov 2012)	Vegetatie na stabilisatie	1938	1958	1968	1979	1990	2006	Aantal vlakken
>74_De	> 74	geen	2	2	2	2	2	2	2	3189
>74_StDe	>74	geen	afwisselend 2 en 3	2 OR 3	2 OR 3	2 OR 3	2 OR 3	2 OR 3	2	6998
54_74_De	54-54	geen	2	1	2	2	2	2	2	58
54_74_StDe	54-54	geen	afwisselend 2 en 3	1	2 OR 3	2 OR 3	2 OR 3	2 OR 3	2	259
44_54_D	44-54	geen	1	1	1	2	2	2	2	4
44_54_Se	44-54	geen	afwisselend 2 en 3	1	1	2 OR 3	2 OR 3	2 OR 3	3	16
33_44_De	33-44	geen	1	1	1	1	2	2	2	0
33_44_StDe	33-44	geen	afwisselend 2 en 3	1	1	1	2 OR 3	2 OR 3	2	0
33_44_HS_54_74_De	33-44	54-74	2	~1	1	1	2	2	2	49
33_44_HS_44_54_De	33-44	44-54	2	~1	~1	1	2	2	2	196
22_33_D	22-33	geen	2	1	1	1	1	2	2	0
22_33_StDe	22-33	geen	afwisselend 2 en 3	1	1	1	1	2 OR 3	2	0
22_33_HS_54_74_De	22-33	54-74	2	~1	1	1	1	2	2	4
22_33_HS_44_54_De	22-33	44-54	2	~1	~1	1	1	2	2	10
6_22_De	6-22	geen	2	1	1	1	1	1	2	0
6_22_HS_54_74_De	6-22	54-74	2	~1	1	1	1	1	2	4
6_22_HS_44_54_De	6-22	44-74	2	~1	~1	1	1	1	2	9

Code	Stabilisatie-duur (jaar tov 2012)	Herverstuiwing (jaar tov 2012)	Vegetatie na stabilisatie	1938	1958	1968	1979	1990	2006	Aantal vlakken
6_22_HS_33_44_De	6-22	33-44	2	~1	~1	~1	1	1	2	214
0_6_Ze	0-6	geen	1	1	1	1	1	1	1	0
Totaal										15520

## 2.4 Resultaat selectie van meetlocaties

In Tabel 3 is voor de kalkarme en kalkrijke serie het aantal geselecteerde meetlocaties per stabilisatieduurklasse weergegeven. In Figuur 3 is de ligging van de meetlocaties weergegeven samen met een kaart van de ontkalkingsdiepte. In bijlage 2 staan de gegevens over geografische positie, expositie, hellingshoek en leeftijd van de locaties. Een probleem bij de reconstructie van de chronosequentie is dat in zowel kalkrijke als kalkarme duinen de successieserie niet geheel compleet is. Het oudste stadium van ca. 100 jaar oud is in zowel kalkrijke als kalkarme duinen veelvuldig te vinden. Ook zijn voor beide series voldoende opnamen beschikbaar voor de stadia van 6-11 en 33-44 jaar. In de kalkrijke duinen zijn de stadia 11-22 en 22-33 zeldzaam en ontbreekt het stadium 44-54 jaar. In de kalkarme duinen ontbreken de stadia 1-6 en 54-74 jaar en is het stadium 54-74 jaar zeldzaam.

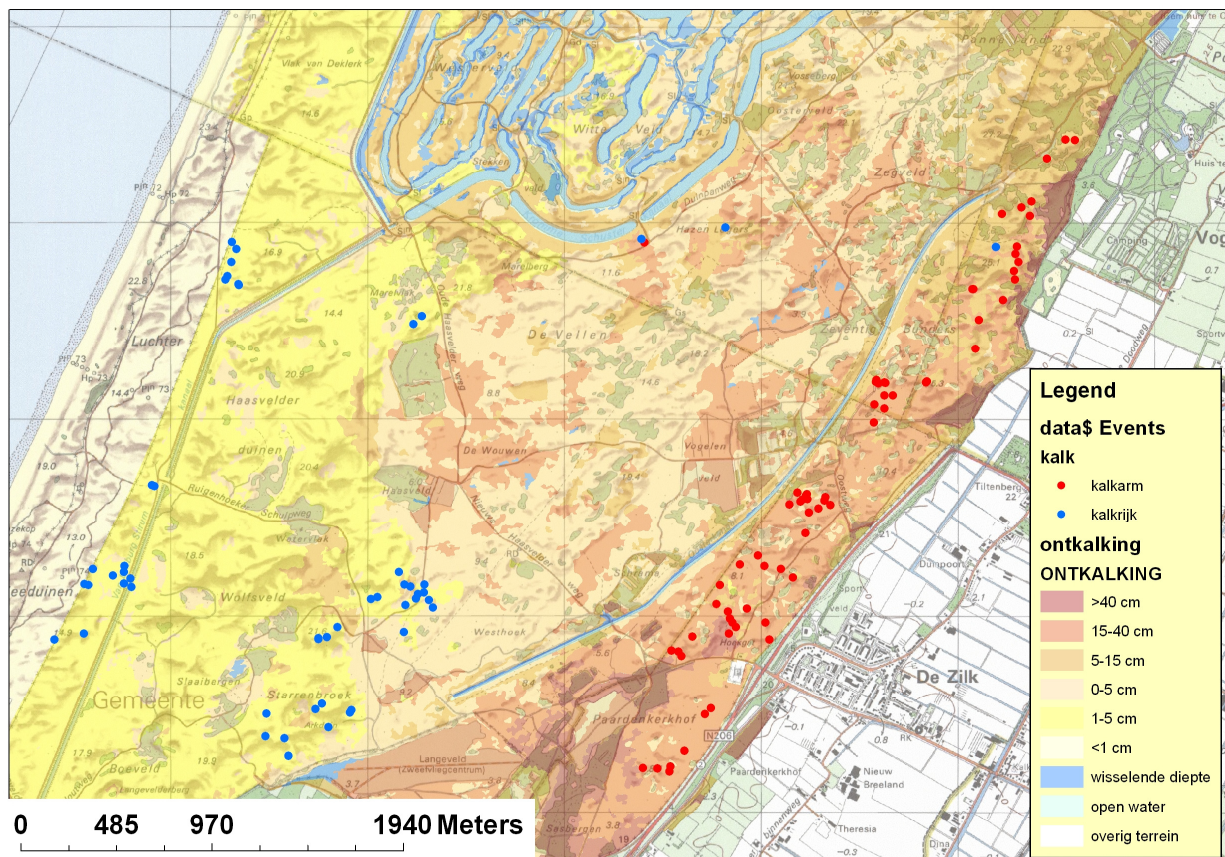
*Tabel 3:* Aantal meetlocaties per stabilisatieduurklasse voor de kalkarme en de kalkrijke serie. De kolom stabilisatieduur geeft de duur halverwege de stabilisatieperiode. Voor de stabilisatieperiode > 74 jaar is een ouderdom van 97 jaar aangenomen.

Stabilisatieperiode (jaar)	Stabilisatieduur (jaar)	Periode van stabilisatie	aantal locaties	
			kalkrijke serie	kalkarme serie
0	0	-	5	6
1-6	3.5	2006-2011	3	0
6-11	8.5	2001-2006	9	8
11-22	16.5	1990-2001	1	10
22-33	27.5	1979-1990	2	8
33-44	38.5	1968-1979	6	12
44-54	49	1958-1968	0	1
54-74	64	1938-1958	13	0
>74	97	< 1938	9	17
<b>totaal</b>			<b>48</b>	<b>62</b>

## 2.5 Bodemprofielbeschrijving

Op elke locatie werd de bovenste 30 tot 40 cm van het bodemprofiel beschreven. Het bodemprofiel werd gestoken met een humushapper van Eijkelkamp en tevens gefotografeerd. Van het bodemprofiel werden horizonten beschreven voor:

- dikte levende laag van mossen en korstmossen
- textuur (matig fijn zand, ectorganisch laag, endorganisch laag (= A-laag), AC-laag, C-laag)
- kleur
- kalkgehalte met bruismethode door te druppelen met 10% zoutzuur (klassen: sterk bruisend, zwak bruisend en geen bruis)



Figuur 3: De Luchterduinen met zonatie van ontkalkingsdiepte en de ligging van de meetlocaties. De ontkalkingsdiepte is afgeleid uit de vegetatiekaart van jaren 1990 - 1996 en ca. 1100 vegetatieopnamen met een kalkdiepteprofiel (Van Til & Mourik, 1999).

## 2.6 Beschrijving en bemonstering meetlocaties

Voor de dataverwerking werden de volgende variabelen afgeleid uit de profielgegevens:

- dikte ectorganisch laag
- dikte bovenste endorganische laag (= A-laag)
- indien aanwezig dikte 2e endorganische laag (= overstoven A-laag)
- indien aanwezig dikte 3e endorganische laag (= overstoven A-laag)
- dikte som ectorganische laag + bovenste A-laag
- dikte som ectorganische laag + bovenste A-laag+ AC-laag
- ontkalkingsdiepte

Deze gegevens staan in bijlage 2.

## 2.7 Bodemanalyse

Met een humushapper werden bodemmonsters gestoken van 0-5 en 10-15 cm onder maaiveld. Als maaiveld werd genomen de bovenkant van de minerale bodem indien geen ectorganische laag aanwezig was of de bovenkant van de ectorganische laag indien die laag aanwezig was. Indien een ectorganische laag aanwezig was, was deze altijd dunner dan 5 cm, waardoor het 0-5 cm monster altijd mineraal materiaal bevatte. Op elke locatie werden de monsters dubbel gestoken. Eén set werd gebruikt voor bepaling van het soortelijk gewicht in droge toestand (de bulk density; gewicht per volume-eenheid). Het volume van deze monsters werd in het veld bepaald door het opmeten van de afmetingen (lengte, breedte en hoogte) met een nauwkeurigheid van millimeters. Deze volumemeting werd gedaan omdat de dikte waarmee de humushapper de bodemkolom steekt, varieerde afhankelijk van de vastheid van de bodem. De 0-5 cm monsters hadden een volume van ca. 0.16 l en de 5-15 cm monsters ca. 0.31 l. De

andere monsterset werd gebruikt voor de overige bepalingen. Deze monsters werden gedroogd bij 60°C in een droogstoof en vervolgens in een vijzel gemalen. De pH en elektrisch geleidingsvermogen werden gemeten in een waterextract. Dit extract werd gemaakt door 10 g drooggewicht toe te voegen aan 25 ml demiwater en gedurende 2 uur te schudden. Totaal C en N werden gemeten met pyrolyse op een CNS-analyzer. De geanalyseerde C bestond zowel uit koolstof uit organisch materiaal als uit carbonaten (vooral CaCO<sub>3</sub> en in mindere mate MgCO<sub>3</sub>). Het organische-stofgehalte werd thermogravimetrisch bepaald. De monsters werden daarvoor eerst gedroogd bij 105 °C en daarna 16 uur gegloeid op 550 °C. Het gewichtsverlies werd gecorrigeerd voor gebonden water op basis van het leemgehalte volgens Breesma (1986): BOM550 = LOI550-0.07 L waarbij LOI550 het gewichtsverlies tussen 105 en 550 °C is en L het leemgehalte (alle eenheden in % dw). Het leemgehalte werd niet gemeten in de monsters. In plaats daarvan werd een waarde van 0.55 % dw aangenomen op basis van de recente geochemische studie van duinzand door Stuyfzand et al. (2012). Van betreffende studie is het gemiddelde leemgehalte van de meest naburige monstertransecten genomen (raai 14 en 15).

De voorbereidingen en de meeste analyses vonden plaats in het laboratorium van het Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica van de Universiteit van Amsterdam. De bulk density bepaling vond plaats bij KWR. Alhoewel bij de opzet van het onderzoek gepland, werden in de bodemonsters geen kalkgehalten bepaald. Oorzaak was een defect aan een meetapparaat voor kalk. Gezien het projectbudget was het niet mogelijk om een kalkbepaling elders te laten uitvoeren. Het berekenen van het kalkgehalte uit het verschil van de koolstof op basis van gemeten organisch gehalte en C-totaal op basis van de pyrolyse was niet mogelijk omdat hiervoor de organische stofbepaling niet nauwkeurig genoeg is.

## **2.8 Vegetatie-opnamen**

In iedere locatie werd een opname van de vegetatie gemaakt van 1 x 1 m. Deze omvang was gekozen omdat de omvang van vlakken van een specifieke stabilisatieduur zo klein waren dat grotere opnamen niet mogelijk waren. In de proefvlakken werd een schatting gemaakt van de bedekking van de kruidlaag, de moslaag, het percentage open zand en de bedekking van alle soorten hogere planten, mossen en korstmossen afzonderlijk. De bedekkingschaal had de klassen 1, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 85, 90, 95, 98, 99, 100%. Ook de hoogte van de vegetatie werd opgemeten.

## **2.9 Bovengrondsbiomassa kruidlaag**

Als proxy voor de productiviteit van de kruidlaag en lichtbeschikbaarheid vlak boven de grond werd het drooggewicht bepaald van de bovengrondse biomassa van de kruidlaag. Hiervoor werd binnen de vegetatieopname een vlak van 0.25\*0.25 cm bemonsterd. De monsters werden bij 60°C in een droogstoof gedroogd. Vervolgens werden de monsters gewogen.

## **2.10 Zonnestraling**

Omdat bekend is dat in duingebieden zuidhellingen vaker een open vegetatie hebben en noordhellingen vaak een dichtere werd in dit onderzoek ook gekeken naar de invloed van zonnestraling op het organische-stofgehalte en variabelen voor vegetatie.

Zonnestraling werd berekend op basis van hellingshoek en expositie in ArcInfo met de optie 'Whole year with monthly interval' voor het jaar 2011. Hellingshoek en expositie werden ook in ArcInfo berekend op basis van de ingemeten geografische positie en het digitaal hoogtemodel van de Amsterdamse Waterleidingduinen.

## **2.11 Foto's**

Alle locaties zijn gefotografeerd. Daarbij werd het bodemprofiel, de vegetatie en de landschappelijke setting vastgelegd. De foto's zijn opgenomen in het digitale foto-archief van Waternet.

## 2.12 Statistiek

Voor diverse variabelen werd met regressies getoetst of ze een trend vertonen in de tijd. Dit werd steeds afzonderlijk gedaan voor de locaties van de kalkrijke en kalkarme serie. Voor de stabilisatieduur werd de duur genomen in het midden van de stabilisatieperiode die voor elke locatie is vastgesteld (zie Tabel 3; tweede kolom). Voor locaties die voor 1938 (moment met oudste bruikbare luchtfoto's) stabiliseerden, werd op grond van historische informatie (zie paragraaf 2.2) uitgegaan van stabilisatie in het jaar 1915 wat overeenkomt met een stabilisatieduur van 97 jaar. Voor regressies werden lineaire, logaritmische, exponentiële en sigmoïde functies getoetst. Met de t-toets werd getoetst of de parameters van functies significant waren. Doorgaans werd een model geselecteerd met de hoogste  $r_{adj}^2$  en significante parameters. In sommige gevallen worden in de grafieken sigmoïde functies weergegeven waarvan één of twee parameters van de vier niet significant zijn. Alhoewel statistisch incorrect, werd dit gedaan wanneer de ligging van de punten in de grafiek op het oog een zwak sigmoïde trend vertoonden. In zulke gevallen had de lineaire regressie altijd een significante helling.

Voor diverse variabelen van de vegetatie werd getoetst of de factor kalkrijke/ kalkarme serie en leeftijd van invloed zijn met behulp van een tweeweg ANOVA. Daarnaast werd met multiple regressie (1<sup>e</sup> en 2<sup>e</sup> orde lineaire modellen) met leeftijd en zonnestraling als onafhankelijke variabelen onderzocht of variatie in de expositie en hellinghoek van de locaties van invloed is.

Verder werd de variatie in soortensamenstelling beschreven met Twinspan-clusterings op de hele dataset en voor de kalkrijke en kalkarme serie afzonderlijk.



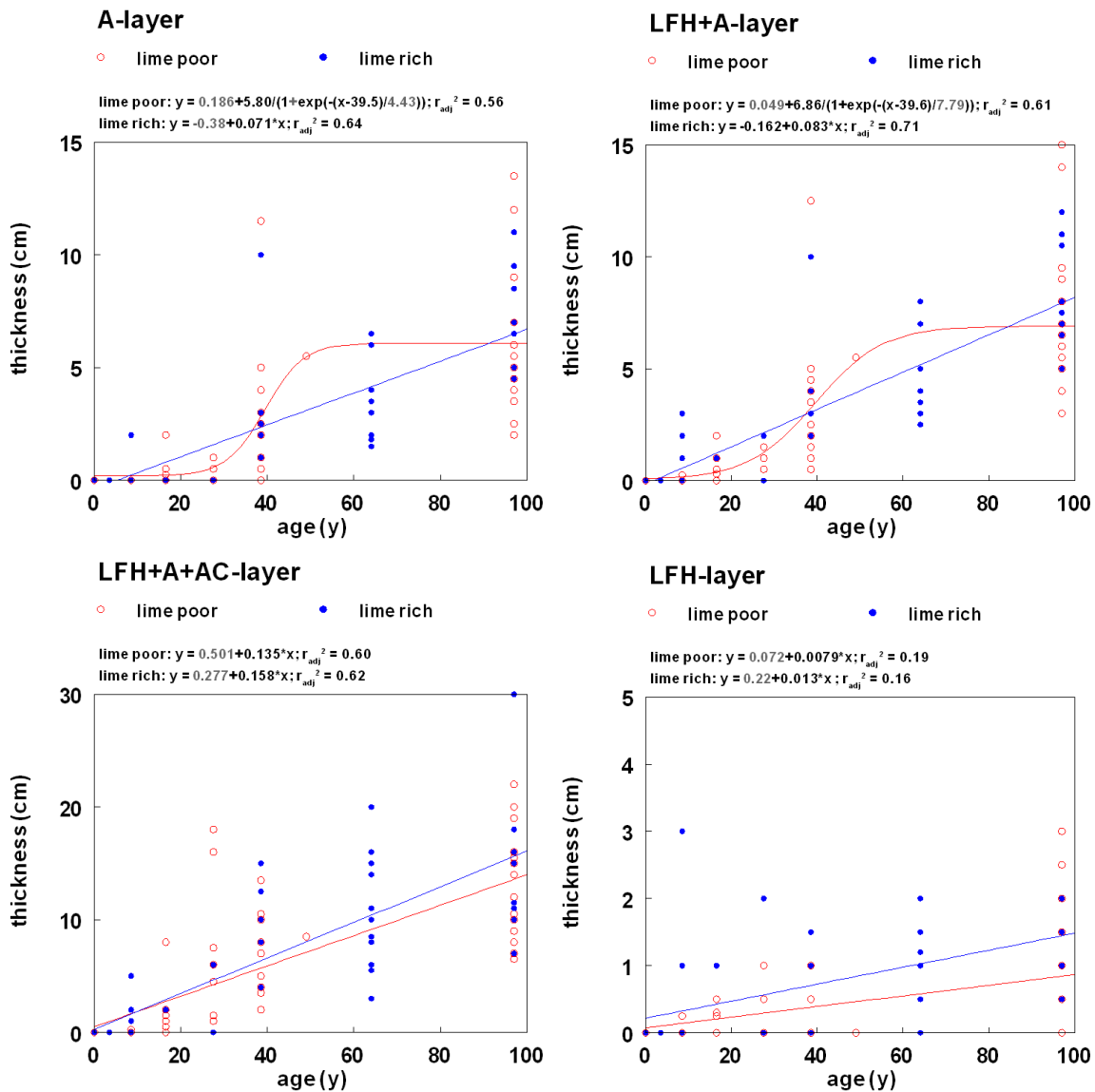


# 3 Resultaten

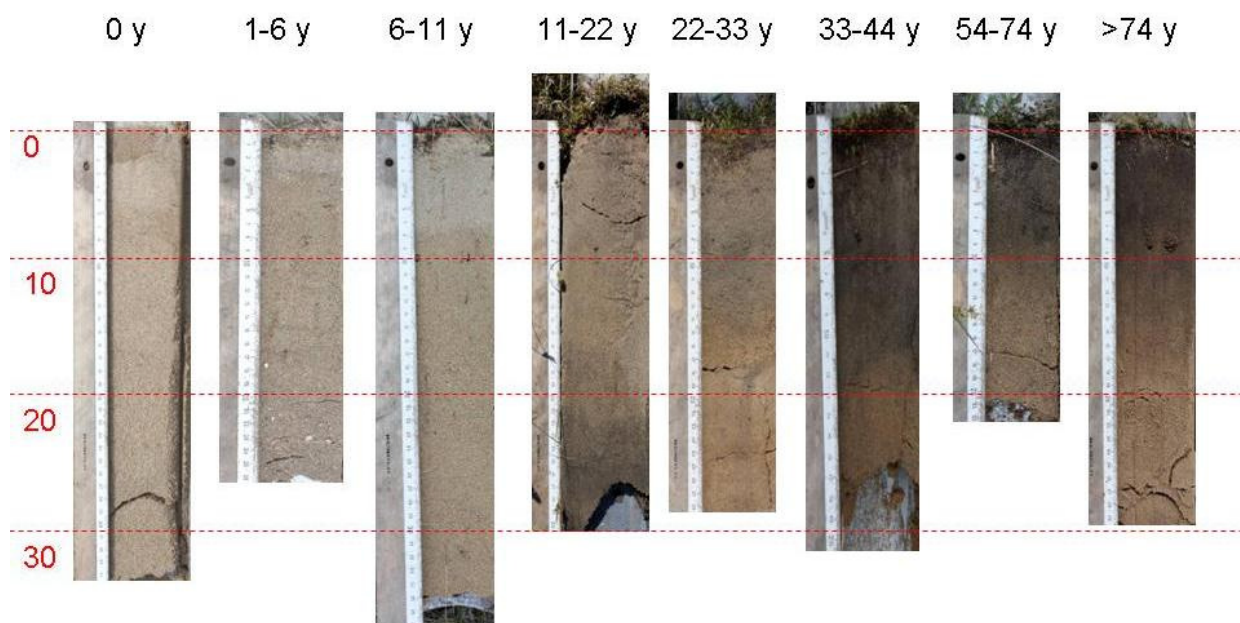
## 3.1 Bodem

### 3.1.1 Ontwikkeling bodemprofiel

De dikte van de A-laag, van de strooisellaag+A-laag (LFH+A-layer) en van de strooisellaag+A-laag+AC-laag (LFH+A+AC-layer) nemen in zowel de kalkrijke als kalkarme serie toe ( Figuur 4). In de kalkarme serie lijkt de toename van de A-laag tussen 18 en 38 jaar te versnellen. De ontwikkelingsnelheid van de dikte van de A-laag lijkt niet te verschillen voor beide series. Na ca. 100 jaar varieert de dikte van de A-laag tussen 2 en 13 cm. De spreiding van de dikte van het humusprofiel is groot in de oudere stadia. De dikte van de strooisellaag (LFH-layer) heeft een zeer zwakke relatie met de stabilisatieduur. In beide series treedt een lichte stijging op. *Figuur 5* geeft een voorbeeld van foto's van bodemprofielen in de tijdreeks.



*Figuur 4: De relatie tussen de dikte van de A-laag en stabilisatieduur in de kalkrijke en kalkarme serie. Indicatie van significantie van de parameters in de regressiemodellen: zwarte weergave is significant, grijze weergave is niet significant.*

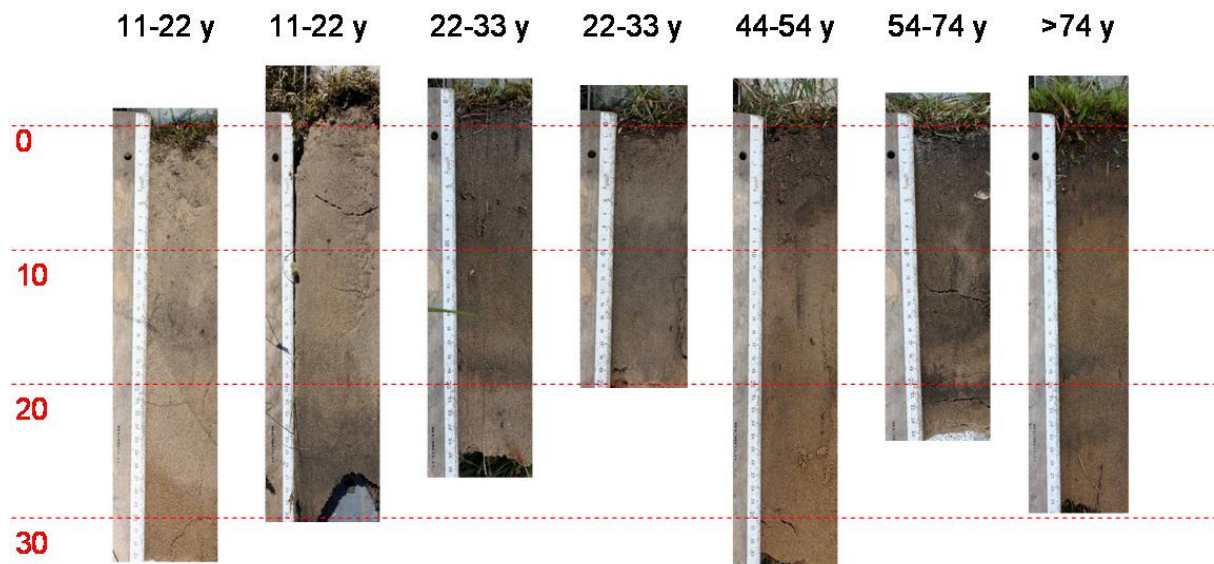


*Figuur 5: Voorbeeld van bodemprofielen in de tijdreeks.*

Bij een deel van de onderzoekslocaties is sprake van overstoven oude bodemprofielen. Hierdoor is dieper in de het profiel een humushoudende laag aanwezig. *Figuur 6* geeft een voorbeeld van zulke profielen. Soms waren er zelfs 2 of 3 overstoven A-lagen aanwezig.

### **3.1.2 Ontwikkeling bulk density**

De bulk density, dus het bodemgewicht in gedroogde toestand per volume eenheid, is nodig voor het berekenen van de voorraden van organische stof en stikstof in de bodem per oppervlakte-eenheid. In *Figuur 7* is zichtbaar dat de bulk density sterk afhankelijk is van het organische-stofgehalte doordat het porievolume toeneemt met het organische-stofgehalte en organische stof een lagere soortelijke dichtheid heeft dan puur zand. Het verband tussen bulk density en organische-stofgehalte is exponentieel. Naar mate het organische-stofgehalte toeneemt, neemt de bulk density langzamer af. De gevonden relatie komt sterk overeen met die van andere datasets van zandbodems (data KWR). De gevonden relaties voor de kalkrijke en kalkarme serie zijn nagenoeg gelijk. Omdat de humus-ontwikkeling bovenin het profiel start, heeft de 0-5 cm laag veelal een lagere bulk density dan de 5-15 cm laag. De spreiding in de

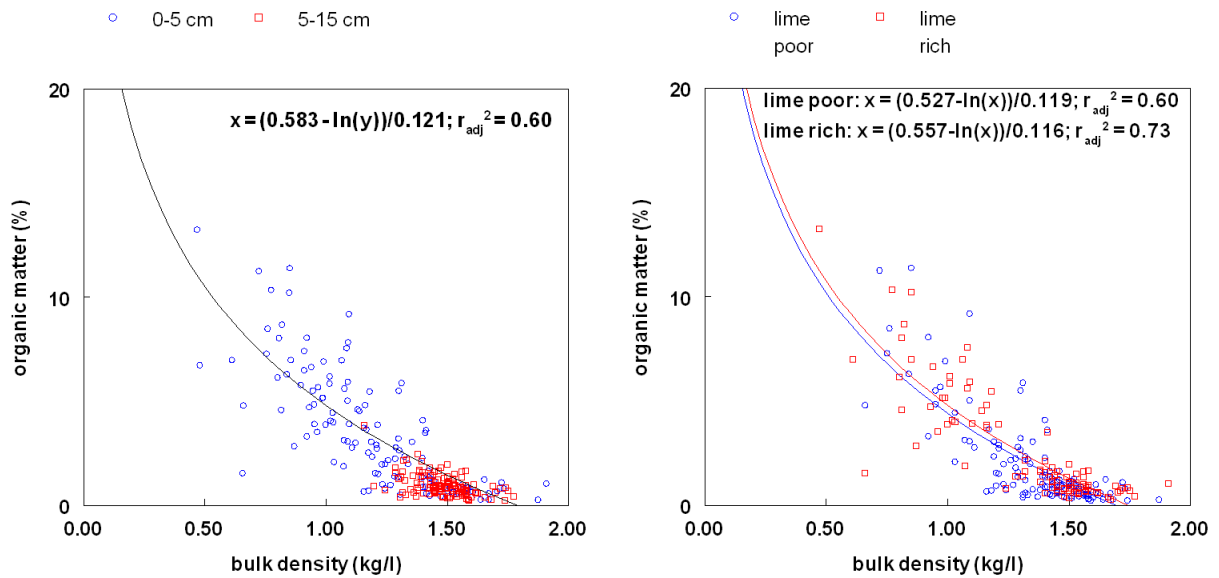


## overstoven profiel

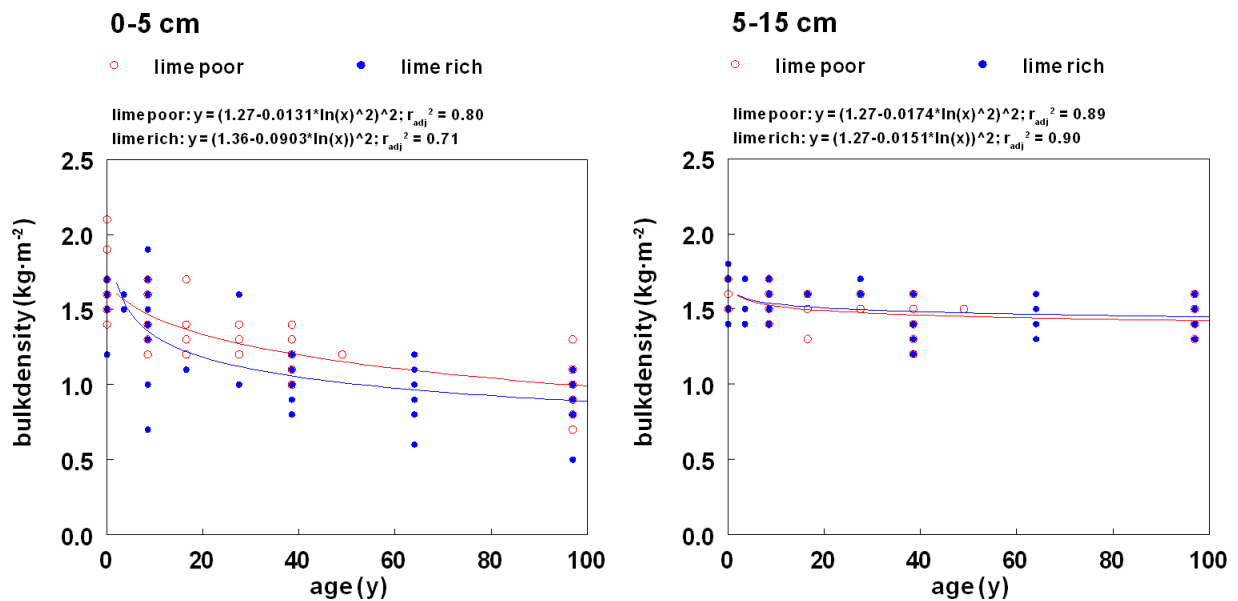
*Figuur 6: Voorbeelden van bodemprofielen met overstoven humuslagen.*

grafiek zal onder andere samenhangen met verschillen in compactie van de bodem. Betreding door mens en vee kan leiden tot een compactere bodem met een lager porievolume.

Figuur 8 geeft de trends van de bulk density bij toenemende stabilisatieduur. Wegens een sterkere toename van het organische-stofgehalte in de ondiepe bodemlaag neemt hier de bulk density sterker af dan in de 5-15 cm laag. De snelste afname treedt op in de eerste 25 jaar. Voor de ondiepe laag is in de kalkrijke serie de afname sterker. Voor de diepere laag zijn er geen verschillen in de trends tussen de kalkarme en -rijke serie.



Figuur 7: De relatie tussen bulk density en organische-stofgehalte met in de linker grafiek onderscheid voor de ondiepe (0-5 cm) en diepe (5-15 cm) monsters en in de rechtergrafiek onderscheid in monsters van de kalkrijke en -arme serie.



Figuur 8: Trend van de bulk density op basis van drooggewicht in de bodem bij toenemende stabilisatieduur met onderscheid voor de kalkrijke en -arme serie. De bulk density wordt weergegeven voor zowel de 0-5 cm als de 5-15 cm laag.

### 3.1.3 Ontwikkeling organische-stofgehalte en -voorraad

In

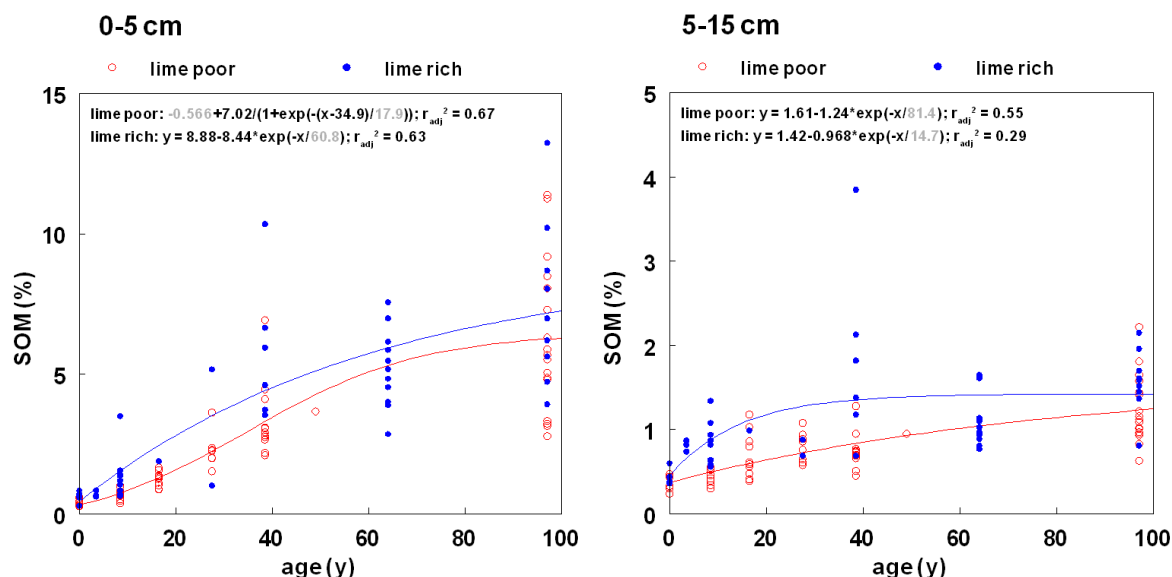
Figuur 9 is de ontwikkeling van het organische-stofgehalte bij toenemende stabilisatieduur weergegeven. De toplaag (0-5 cm) vertoont een snellere (ca. 4x) toename van het gehalte en de voorraad organische stof dan de diepere laag (5-15 cm). In de 0-5 cm laag neemt de spreiding met toenemende stabilisatieduur sterk toe. In beide series lijkt wel de grootste verandering op te treden in de periode

tussen 10 en 40 jaar. De toename van de organische stofvoorraad in de gesommeerde 0-15 cm laag kan beschreven worden met significante exponentiële functies, waarin de accumulatie in de oudere stadia afvlakt. In de oudere stadia lijkt het organische-stofgehalte en de voorraad te stabiliseren op een niveau van ca. 3 tot 6 kg·m<sup>-2</sup>. In de kalkrijke serie verloopt gedurende de ca. eerste 40 jaar de accumulatie sneller dan in de kalkarme serie. In het oudste stadium is er echter nog nauwelijks een verschil tussen beide series aanwezig.

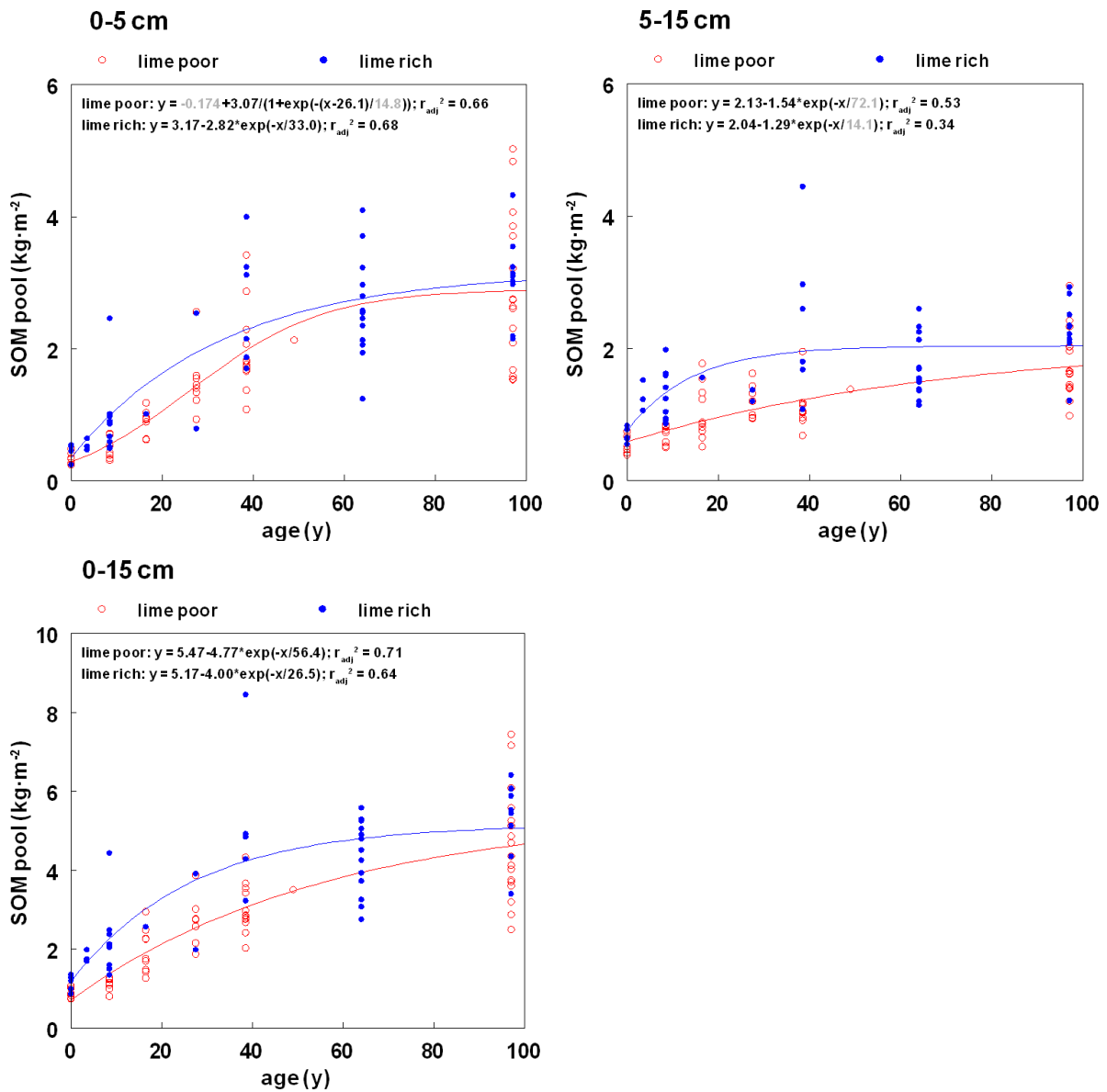
Een ander opvallend verschijnsel is dat vlak na stabilisatie (0 j) de bodems al een geringe hoeveelheid organische stof bevatten. Dat is in de laag van 5 tot 15 cm sterker het geval dan in de laag van 0 tot 5 cm. De hele bemonsterde laag van 0-15 cm bevat ca. 1 kg·m<sup>-2</sup>, wat ten opzichte van de organische stofvoorraad in de oude stadia een aanzienlijke hoeveelheid is. De hogere organische-stofgehalte in de diepere bodemlaag heeft vermoedelijk te maken met de aanwezigheid van oude humus. Wat ook opvalt, is in de kalkrijke bodems de successie met iets meer organische stof start.

### 3.1.4 Ontwikkeling stikstofgehalte en -voorraad

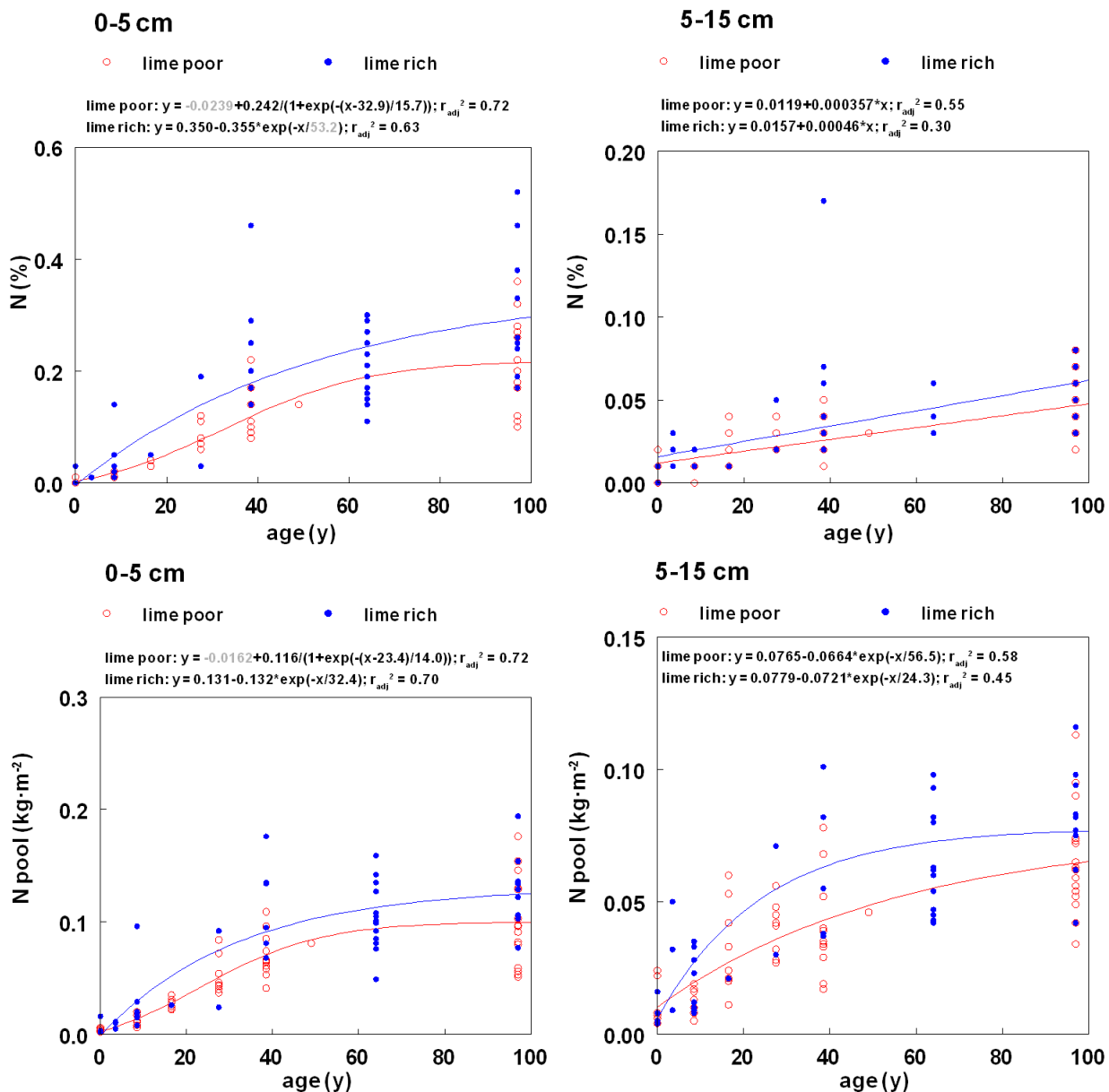
De toename van het stikstofgehalte en de stikstofvoorraad zijn weergegeven in *Figuur 10*. De trends zijn voor een groot deel vergelijkbaar met die van de organische stof. Reden hiervoor is de meeste stikstof in de bodem is gebonden in de organische stof. De accumulatie van organisch koolstof en totaal stikstof zijn daarom sterk aan elkaar gecorreleerd. Bij stikstof treedt ook de sterkste accumulatie op tussen 10 en 40 jaar en vlakt de accumulatie in de oudere stadia af. Tevens verloopt de accumulatie in de kalkrijke serie sneller. Belangrijk verschil met het patroon bij organische stof is echter dat in de oudere stadia het gehalte en de voorraad stikstof gemiddeld in de kalkrijke serie iets hoger is. De snellere accumulatie in het begin van de kalkrijke serie blijft dus aanwezig met toenemende ouderdom. Dit verschil bij de oude stadia kan niet verklaard worden met verschillen in organische-stofvoorraden (zijn vrijwel gelijk). De verschillen gaan samen met een lagere C/N-ratio van de ondiepe laag in de oude kalkrijke stadia t.o.v. de oude kalkarme stadia (*Figuur 11*). Dit duidt erop dat de kwaliteit van de humus bij toenemende ouderdom in de toplaag voor kalkarme en -rijke bodems gaat verschillen. Blijkbaar wordt stikstof in de kalkrijke bodems sterker geïmmobiliseerd. De trend van C/N-ratio's met de tijd is lastig te duiden omdat de waarden in de jonge, organische stofarme bodems beïnvloed wordt door onnauwkeurigheden in de meting van het organische-stofgehalte. De C/N ratio is namelijk berekend uit het organische-stofgehalte en het stikstofgehalte. Vanaf ca. 28 jaar, wanneer de C/N-ratio wel nauwkeurig te bepalen is, is geen trend aanwezig.



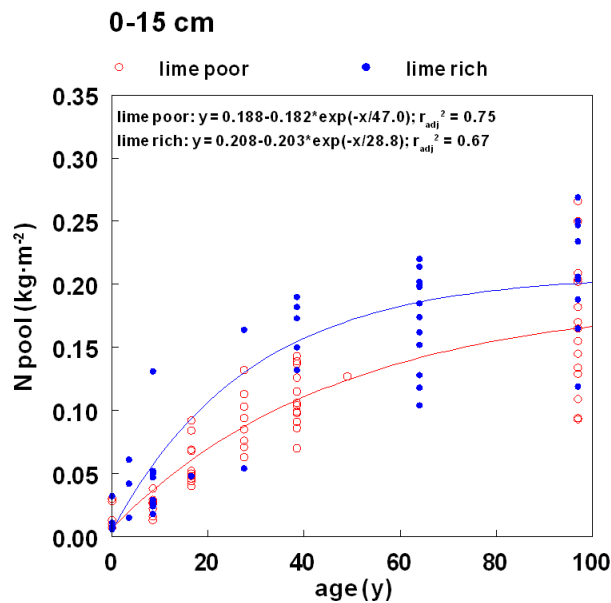
*Figuur 9: Trend van het organische-stofgehalte (SOM) en de voorraad organische stof (SOM pool) in de bodem bij toenemende stabilisatieduur met onderscheid voor de kalkrijke en -arme serie. Het organische-stofgehalte wordt weergegeven voor zowel de 0-5 cm als de 5-15 cm laag. De voorraad wordt weergegeven beide lagen afzonderlijk en voor de som van beide lagen. Indicatie van significantie van de parameters in de regressiemodellen: zwarte weergave is significant, grijze weergave is niet significant.*



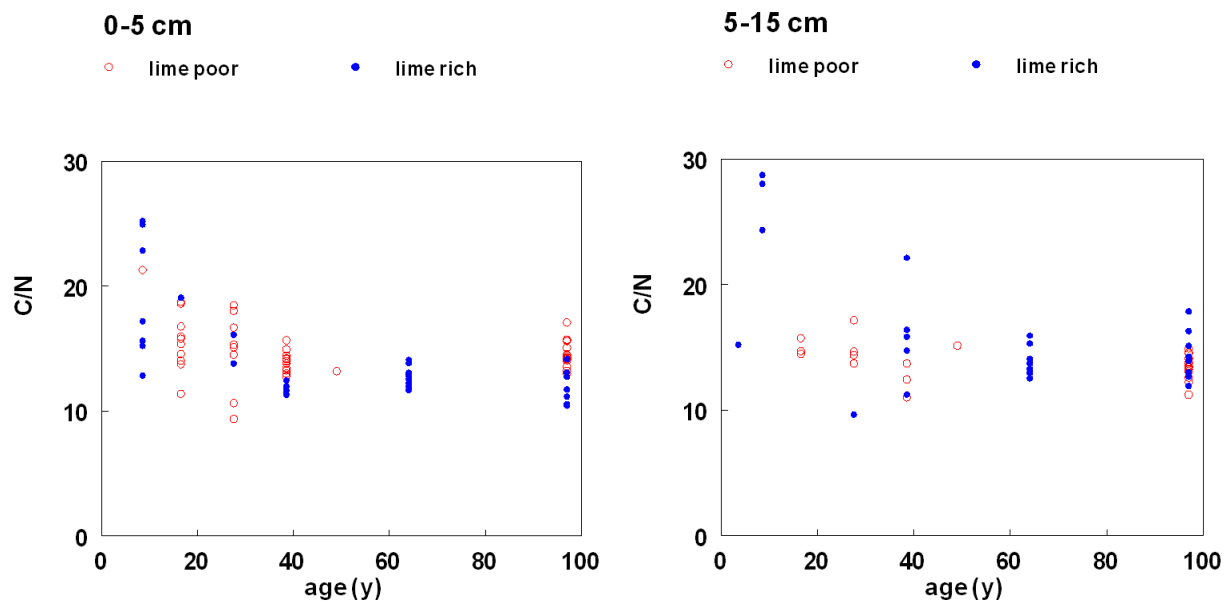
Vervolg  
Figuur 9



Figuur 10: Trend van het stikstofgehalte (N) en de voorraad stikstof (N pool) in de bodem bij toenemende stabilisatieduur met onderscheid voor de kalkrijke en -arme serie. Het organische-stofgehalte wordt weergegeven voor zowel de 0-5 cm als de 5-15 cm laag. De voorraad is weergegeven voor beide lagen afzonderlijk en voor de som van beide lagen. Indicatie van significantie van de parameters in de regressiemodellen: zwarte weergave is significant, grijze weergave is niet significant.



Vervolg  
 Figuur 10



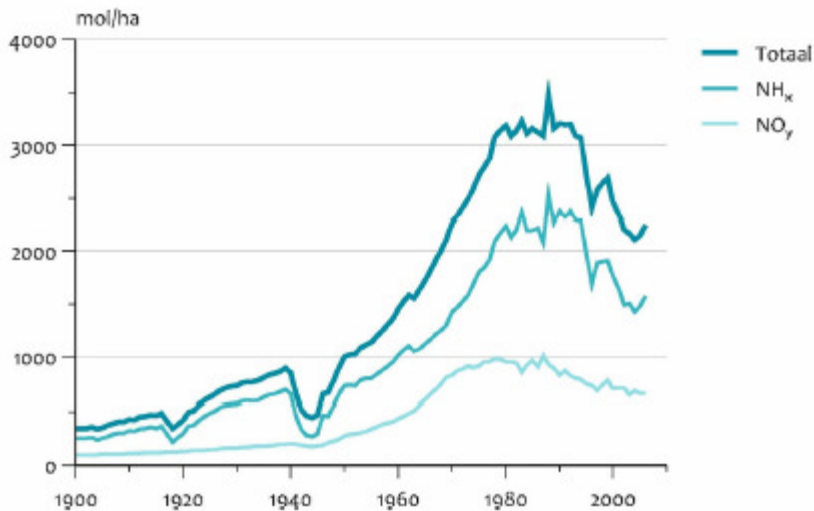
*Figuur 11: De trend van de C/N-ratio in de bodem met toenemende stabilisatieduur met onderscheid voor de kalkrijke en -arme serie. De C/N-ratio wordt weergegeven voor zowel de 0-5 cm als de 5-15 cm laag. C/N-ratios zijn niet berekend in bodems met een organische-stofgehalte lager dan 0.85 % omdat dan door onnauwkeurigheid van de bepaling van het organische-stofgehalte de brekende C/N-ratio niet meer betrouwbaar is. De hoge ratio's in de jonge stadia kunnen ook samenhangen met deze onnauwkeurigheid.*

### 3.1.5 Stikstofaccumulatie in relatie tot stikstofdepositie

De accumulatiesnelheid van stikstof in de bodem werd vergeleken met de huidige en vroegere atmosferische N-depositie. De accumulatiesnelheid in de bodem werd berekend voor de bodemlaag van 0 tot 5 en 0 tot 15 cm. Deze snelheid werd bepaald over twee periode: de periode van 0 tot 44 jaar waarin de accumulatiesnelheid hoog is en de periode 33 tot >97 jaar waarin de accumulatiesnelheid gering is (



*Figuur 9*). De snelheden werden afgeleid uit de helling van lineaire regressies over deze perioden. Vervolgens werden de trends vergeleken met de actuele depositie op basis van model berekeningen met Aerius 1.5 en gemeten depositie in de periode (jaren '70-'90). Deze periode viel binnen de N-depositiepiek in Nederland die duurde van eind jaren '70 tot halverwege jaren '90 (*Figuur 12*). Een deel van de oude metingen betreft alleen de natte depositie en niet de droge. Daardoor geven deze metingen een onderschatting van de totale depositie. Recente metingen van ammoniumdepositie in de Hollandse kustduinen duiden overigens op een sterke onderschatting van de ammoniumdepositie die met depositiemodellen wordt berekend (Kooijman et al. 2009). In *Tabel 4* staan de resultaten.



*Figuur 12: Verloop van de jaarlijkse stikstofdepositie in Nederland. Het verloop was in kustduingebieden vergelijkbaar (uit Kooijman et al. 2009).*

In het kalkarme duingebied gedurende de stabilisatieperiode 0-38.5 jaar was de accumulatiesnelheid van stikstof in de bodem vergelijkbaar met de actuele N-depositie, maar wel ca. de helft lager dan de piek van de N-depositie. Gedurende de periode 38.5-97 jaar was de N-accumulatie veel lager dan huidige en vroegere N-depositie. In de kalkrijke bodems lag de accumulatiesnelheid van stikstof de eerst 38.5 jaar veel hoger dan in die in de kalkarme bodems. Deze was ca. 2x zo hoog als de actuele depositie en gelijk of lager dan het niveau van de depositiepiek. De stadia van ca. 15 tot 35 jaar werden aan het begin van de successie blootgesteld aan de depositiepiek. Dat betekent dat de N-accumulatie in de kalkarme serie volledig en in de kalkrijke serie voor een groot deel tot volledig kan worden verkaart door aanvoer van stikstof via de lucht. In zowel de kalkarme als de kalkrijke duinbodems was de N-accumulatie in de stabilisatieperiode 38.5-97 jaar laag en veel lager dan actuele depositie en depositiepiek. Geconcludeerd kan worden dat zowel in de kalkarme als kalkrijke delen de oude stadia momenteel en ook vroeger veel meer N-input vanuit de lucht hadden dan in de bodem werd vastgelegd. Dit geldt ook voor de jonge stadia op kalkarme bodem. Dit impliceert ook dat oudere droge duinbodems en jonge bodems op kalkarm zand een overschot aan minerale stikstof ontvangen.

Tabel 4: Accumulatiesnelheden van stikstof in de bodemlaag van 0 tot 15 cm en atmosferische stikstofdepositie in de kalkarme en kalkrijke serie van de Luchterduinen en in kalkrijke duingebieden in Wales.

variabele	leeftijd in tijdreeks	periode	accumulatie organisch stof		accumulatie stikstof	
	y			$\text{g m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$	$\text{kg ha}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$	$\text{g N}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$
<b>Luchterduinen kalkarm -&gt; oostzijde gebied</b>						
accumulatie in bodem 0-5 cm	0-38.5	1973-2012	46	457	1.83	18.3
	38.5-97	1915-1973	16	157	0.51	5.1
accumulatie in bodem 0-15 cm	0-38.5	1973-2012	60	600	2.61	26.1
	38.5-97	1915-1973	27	269	0.93	9.3
N-depositie jaren '90 (gemeten; Dopheide & Verstraten 1995)	13-23	1990-2000			2.7-3.0	27-30
N-depositie jaren 1979-1989 (gemeten natte depositie Leiduin, 5,9km van zee; Stuyfzand 1991)	23-33	1979-1989			3.6	36
N-depositie 2010 oostzijde Luchterduinen (gemodelleerd Aerius 1.5)	2	2010			1.82-2.38	18.2-23.8
N-depositie 2030 oostzijde Luchterduinen (gemodelleerd Aerius 1.5)		2030			1.68-2.10	16.8-21.0
<b>Luchterduinen kalkrijke serie -&gt; westzijde gebied</b>						
accumulatie in bodem 0-5 cm	0-38.5	1973-2012	57	567	2.80	28.0
	38.5-97	1915-1973	8	80	0.31	3.1
accumulatie in bodem 0-15 cm	0-38.5	1973-2012	94	943	4.73	47.3
	38.5-97	1915-1973	9	90	0.34	3.4
N-depositie jaren '90 (gemeten; Dopheide & Verstraten 1995)	13-23	1990-2000			2.7-3.0	27-30
N-depositie jaren 1979-1981 (gemeten natte depositie Wijk aan Zee, 0,9km van zee; Stuyfzand 1991)	23-31	1979-1981			5.3	53.0
N-depositie 2010 westzijde Luchterduinen (gemodelleerd Aerius 1.5)	2	2010			1.54-1.68	15.4-16.8
N-depositie 2030 westzijde Luchterduinen (gemodelleerd Aerius 1.5)		2030			1.40-1.68	14.0-16.8
<b>kalkrijke duingebieden Wales (o.a. Newborough Warren) (Jones et al. 2007)</b>						
accumulatie in bodem 0-15 cm	0-60		52	521	2.63	26.3
	60-ca. 100		18	179		
N-depositie (berekend)		1955->1978			0.77->1.0	7.7->10.0
N-depositie (berekend)		1978-2006			1.00	10.0

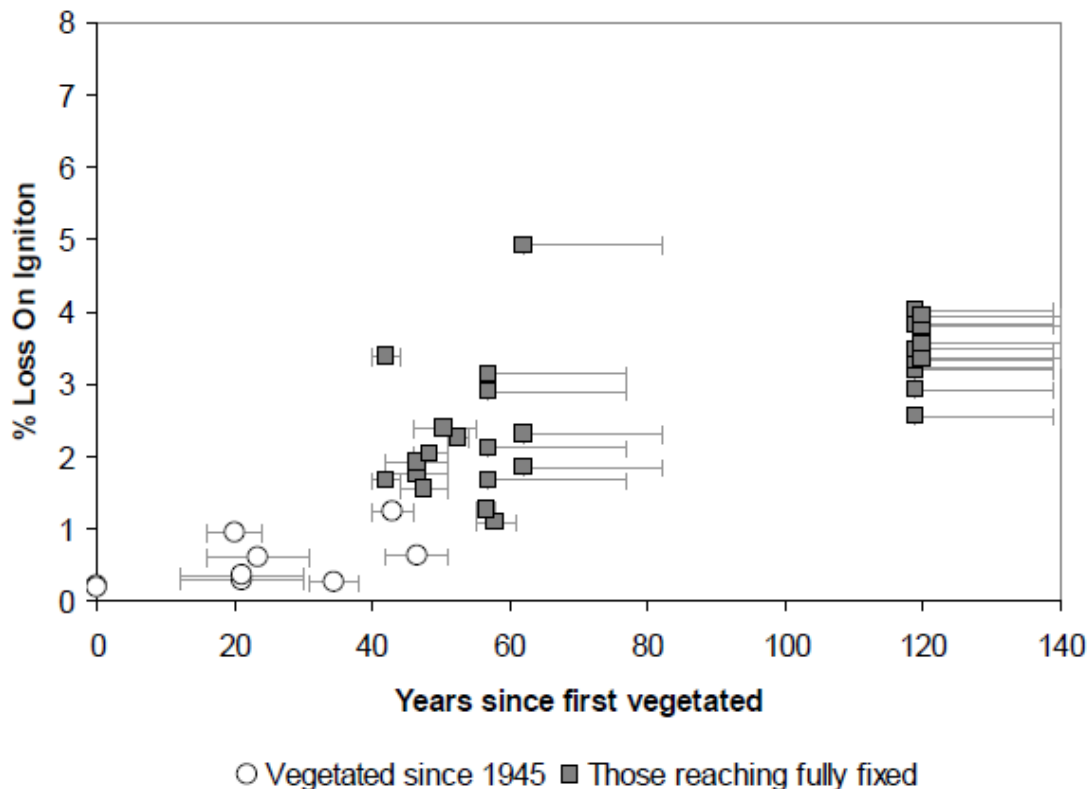
### 3.2 Vergelijking organische-stof- en stikstofaccumulatie in de Luchterduinen met die in duingebieden Wales

De accumulatiesnelheid van organische stof en stikstof in droge duinbodems werden vergeleken met die van duingebieden op basis van onderzoek van Jones et al. (2007). Deze gebieden hadden net als de Luchterduinen successie van kaal zand naar duingrasland onder droge omstandigheden. In Tabel 4 zijn de accumulatiesnelheden weergegeven. Hierin staat net als voor de Luchterduinen ook de recente en vroegere niveaus van stikstofdepositie. Omdat de onderzochte duingebieden in Wales kalkrijk zijn, maakten we een vergelijking met de kalkrijke serie in van de Luchterduinen. De vergelijking met Wales is interessant vanwege de veel lagere stikstofdepositie waaraan de duingraslanden werden blootgesteld. In de kalkrijke zone met de Luchterduinen is momenteel de stikstofdepositie ca. 1.5 maal zo hoog als die in Wales. Tijdens de depositiepiek in Nederland bedroeg dat verschil een factor 3 tot 5.

In de droge duingraslanden van Wales trad gedurende ca. eerste 60 jaar na stabilisatie accumulatie van organische stof op en in de periode van 90 tot 120 jaar daarna vlakt de accumulatie snel af (*Figuur 13*). De periode met relatief snelle accumulatie gaat hier dus ca. 20 jaar langer door dan in de Luchterduinen (

*Figuur 9*). Als beide gebieden voor de perioden met snelle accumulatie worden vergeleken dan was de snelheid van organische stofaccumulatie in Wales echter bijna een factor twee lager dan in de kalkrijke serie van de Luchterduinen. In de duinbodems met een afgevlakte toename van organische stof was in Wales (60-120 jaar) de accumulatiesnelheid ca. twee keer zo hoog als in de Luchterduinen (40-100 jaar). De accumulatiesnelheid van stikstof is voor de gebieden in Wales alleen gedurende de eerste 60 jaar van de successie onderzocht, dus in de periode dat de meeste organische stofaccumulatie optreedt. Analoog aan de patronen voor organische stof accumulatie neemt de stikstofvoorraad in de kalkrijke Luchterduinen tweekeer zo snel toe als in Wales. De accumulatie van stikstof in de bodem is in Wales veel hoger dan (factor 2.5-4) hoger dan de lokale stikstofdepositie. Naast N-depositie moet hier dus ook andere processen (o.a. fixatie van stikstof) zorgen voor opbouw van stikstof in de bodem.

De gevonden verschillen kunnen er op duiden dat in de Luchterduinen onder invloed van een hoge stikstofdepositie de laatste decennia sneller organische stof en stikstof in de bodem accumuleerde dan in Wales. Mogelijkerwijs duurt de periode met relatief snelle accumulatie in Wales langer door de langzamere humusopbouw in die periode t.o.v. die in de Luchterduinen. In beide regio's treedt in oude bodems een afvlakking van de opbouw van organische stof en stikstof op.

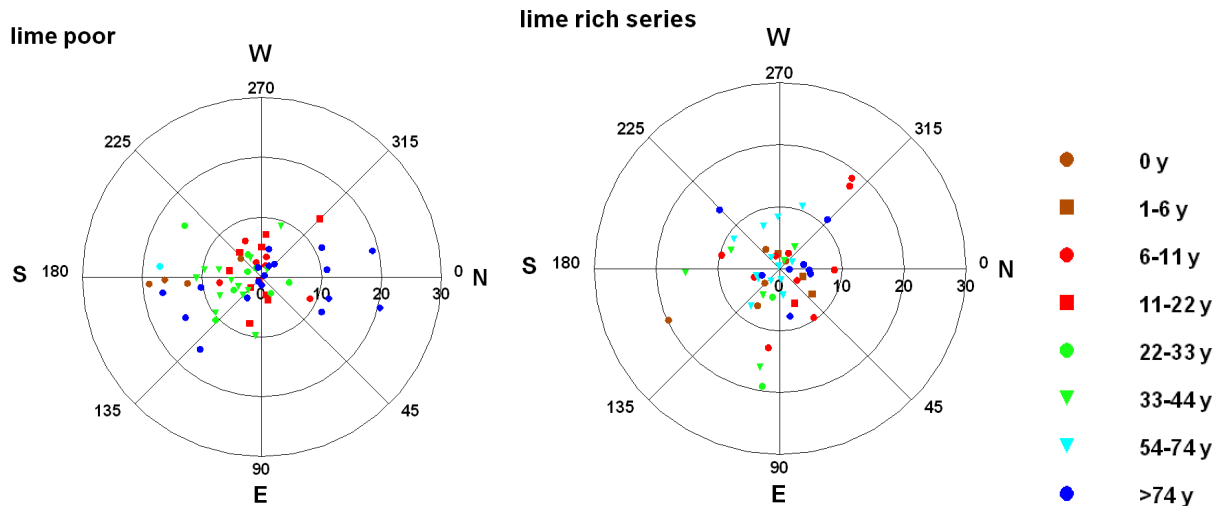


*Figuur 13: Ontwikkeling van het organisch stofgehalte in droge bodems met duingrasland in Wales (uit Jones et al. 2007).*

### 3.3 Invloed van zonnestraling op bodemontwikkeling en vegetatie

Naast stabilisatieduur is de hoeveelheid zonnestraling van invloed op de successie van bodem en vegetatie. Door verschillen in expositie en hellingshoek verschilt de instraling. Bij het selecteren van de meetlocaties is getracht deze per leeftijdklasse evenwichtig te verdelen over de noord- en zuidhellingen. Reden hiervoor was te voorkomen dat een onevenwichtige verdeling binnen een leeftijdklasse de trends

op stabilisatieduur mede zouden worden bepaald door verschillen in de mate van instraling. Helaas was dat voor leeftijdsklassen waarvoor maar een gering aantal locaties kon worden gevonden, niet altijd mogelijk om de locaties goed te verdelen. In Figuur 14 wordt de expositie en hellingshoek van de meetlocaties weergegeven. In de kalkarme serie is alleen de leeftijdsklasse >74 jaar goed verdeeld over noord- en zuidhellingen. De overige leeftijdsklassen liggen vooral op zuidhellingen. Van de kalkrijke serie zijn de klassen 0 jaar, 22-33 jaar en 33-44 jaar meer aanwezig op zuidelijke en oostelijke hellingen. Andere klassen zijn meer verdeeld over de verschillende exposities en hebben een geringe hellingshoek. De verdeling van diverse leeftijdsklassen voor zuidhellingen heeft te maken met de grotere gevoeligheid van deze locaties voor herverstuiving. Deze leeftijdsklassen bestaan namelijk voor een belangrijk deel uit herstoven locaties.



Figuur 14: Weergave van expositie (in °) en hellingshoek (in °) van de onderzoekslocaties voor de kalkarme en -rijke serie. Kleuren geven de stabilisatieduurklassen aan.

Met multiple lineaire regressie is getest in hoeverre stabilisatieduur en zonnestraling invloed hebben diverse abiotische variabelen en op de bedekking van plantensoorten. Voor de berekening van zonnestraling wordt verwezen naar paragraaf 2.10. De regressies zijn afzonderlijk gedaan voor de kalkarme en de kalkrijke locaties. De volgende modellen zijn getoetst:

alleen met stabilisatieduur (SD)

$$y = a + b \cdot SD$$

$$y = a + b \cdot SD + c \cdot SD^2$$

alleen met zonnestraling (SR)

$$y = a + b \cdot SR$$

$$y = a + b \cdot SR + c \cdot SR^2$$

multiple met stabilisatieduur (SD) en zonnestraling (SR)

$$y = a + b \cdot SD + c \cdot SR + d \cdot SD \cdot SR$$

$$y = a + b \cdot SD + c \cdot SD^2 + d \cdot SD \cdot SR + e \cdot SD^2 \cdot SR^2$$

Het model met de hoogste  $r_{adj}^2$  en significante parameters ( $P < 0.05$  of  $0.10$ ) zijn geselecteerd. Bijlage 3 geeft een overzicht van de geselecteerde modellen. Bodemvariabelen worden hoofdzakelijk goed verklaard (meestal vrij hoge  $r_{adj}^2$ ) met stabilisatieduur. Dit geldt voor de kalkarme en de kalkrijke serie. In de kalkrijke serie zijn er wel drie variabelen die verklaard worden door stabilisatieduur en zonnestraling (N-voorraad 0-15 cm, organische-stofvoorraad op 0-5 en 0-15 cm). De meeste vegetatiestructuurvariabelen hebben een matige tot hoge  $r_{adj}^2$  en worden ook alleen verklaard door stabilisatieduur. Alleen de dikte van de moslaag (kalkarme serie) en de standing crop van de kruidlaag (kalkrijke serie) worden verklaard door zowel stabilisatieduur als zonnestraling. De bedekking van

soorten heeft meestal regressiemodellen met een lage  $r_{\text{adj}}^2$ . Meestal worden modellen met alleen stabilisatieduur geselecteerd (12 soorten bij kalkarm en 15 soorten bij kalkrijk). Af en toe zijn er ook soorten die verklaard worden door alleen zonnestraling (2 soorten bij kalkarm). Daarbij heeft Helm in de kalkarme serie een hoge verklaarde variantie. Vaker hebben stabilisatieduur en zonnestraling beide invloed op soorten (4 soorten bij kalkarm en 4 soorten bij kalkrijk). De verklaarde variantie is dan laag.

Al met al is de invloed van zonnestraling gering. De geringe invloed van zonnestraling heeft op de eerste plaats te maken met een scheve verdeling van de monsterlocaties over expositie en helling. Opvallend is dat juist bij de kalkrijke serie, die een iets betere verdeling heeft, wel op een aantal bodemvariabelen invloed van zonnestraling wordt vastgesteld. Voor de kalkarme serie, die een sterk scheve verdeling heeft voor de expositie, is dat niet het geval.

### **3.4 Modellerings N-mineralisatie**

#### **3.4.1 Methode**

N-mineralisatie werd gemodelleerd om inzicht te krijgen in de processen die van invloed kunnen zijn op de N-mineralisatie. De resultaten die hier gepresenteerd worden moeten later nog vergeleken worden met metingen aan N-mineralisatie die in ander lopend onderzoek plaatsvinden.

N-mineralisatie werd gemodelleerd met een aangepaste versie van het CENTURY model (Fujita et al. 2013). Deze modelversie verschilt van het originele model (Parton et al. 1987, Parton et al. 1993) in de formalisering van bodemvochteffecten op de decompositie van organische-stof in de bodem (SOM). In de aangepaste versie wordt decompositie beïnvloed door de drukhoogte van het bodemvocht (kPa), in plaats van de vulling van bodemporiën met water. Deze aanpassing gaat beter om met de vochtbeschikbaarheid in verschillende bodemtypen. In CENTURY wordt organisch C en N in de bodem verdeeld in drie SOM-pools met een verschillende afbreekbaarheid en met fluxen van C en N tussen deze pools. De netto mineralisatie wordt berekend uit het verschil tussen N-mineralisatie en N-immobilisatie. De decompositie wordt bepaald door bodemtemperatuur, bodemvocht en bodemtextuur en optioneel ook bodem-pH. pH-effecten op decompositie zijn in het originele CENTURY model niet opgenomen. In het aangepaste model zijn pH-effecten ingebouwd van empirisch bepaalde pH-effecten van Walse et al. (1998). Het CENTURY model wordt mondiaal gebruikt en is intensief gevalideerd voor C-fluxen. Fujita et al (2013) valideerden het model voor een brede range van Nederlandse ecosysteemttypen en toonden aan dat het model N-mineralisatie goed kan voorspellen.

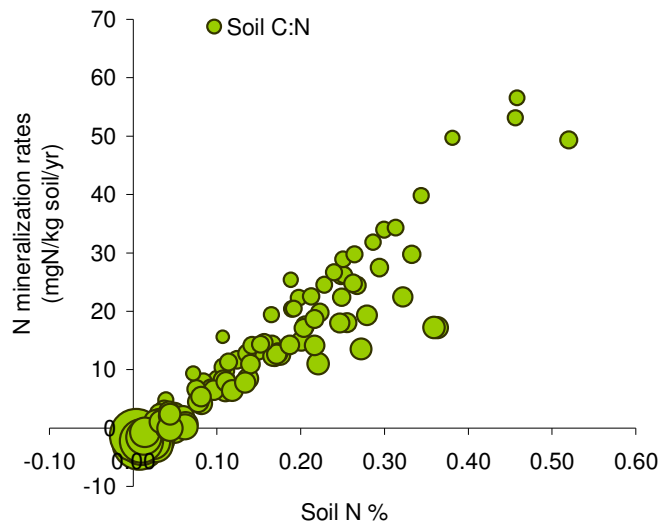
#### *Modelsimulatie*

De beginwaarden van organisch C en N werden dusdanig vastgelegd dat de som van de drie pools overeenkwam met de gemeten totaal C en N van elke locatie. De verdeling van de drie pools was voor elke locatie gelijk. Voor elke locatie werden bodemtemperatuur, bodemvochtgehalte op 0-5 en 5-15 cm diepte gesimuleerd met het SWAP-model. Overall werd dezelfde bodemtextuur aangenomen (99% zand, 1% silt). Het CENTURY model rekende over een periode van 1 jaar (1 juli 2011 t/m 30 juni 2012) waarvoor netto N-mineralisatie werd berekend.

#### **3.4.2 Resultaten**

#### *Modelgedrag*

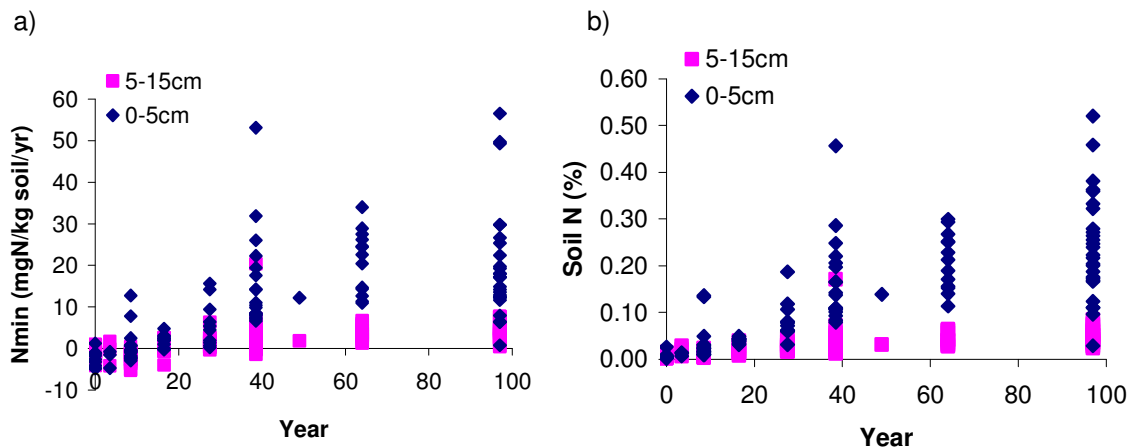
De gemodelleerde N-mineralisatiesnelheden zijn voornamelijk gerelateerd aan het N-gehalte van de bodem (meer N -> meer N-mineralisatiesnelheid) en worden beïnvloed door de C/N-ratio van de bodem (hogere C/N > lagere mineralisatiesnelheid) (Figuur 15: N-mineralisatiesnelheid in relatie tot N-gehalte en C/N-ratio. De relatieve waarde van de C/N-ratio wordt weer gegeven met de omvang van de cirkels.).



Figuur 15: N-mineralisatiesnelheid in relatie tot N-gehalte en C/N-ratio. De relatieve waarde van de C/N-ratio wordt weer gegeven met de omvang van de cirkels.

#### N-mineralisatie per bodemdiepte

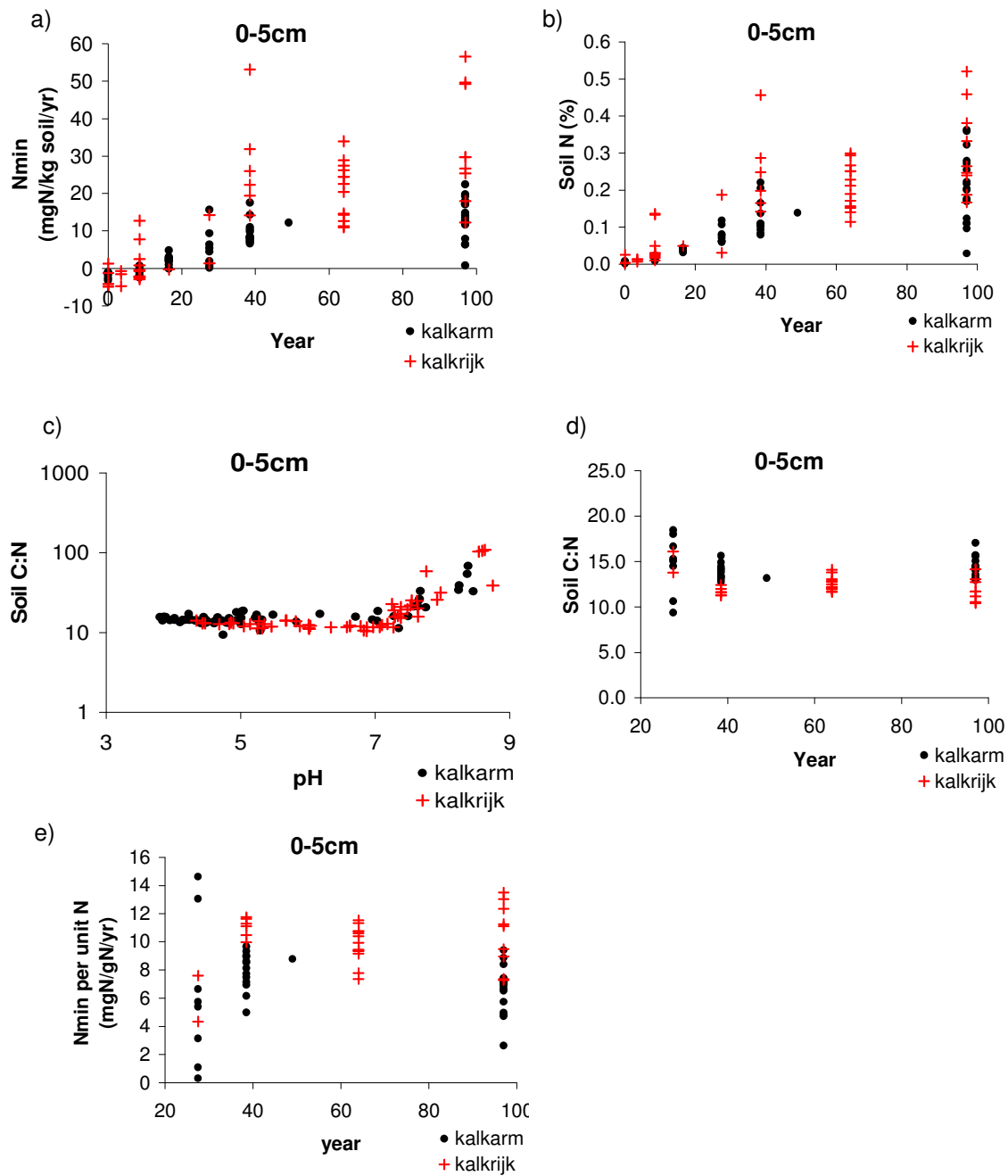
N-mineralisatie in de bodem was hoger in de 0-5 cm laag dan in de 5-15 cm laag (Figuur 16a). Dit wordt hoofdzakelijk veroorzaakt door het hogere N-gehalte in de 0-5 cm laag (Figuur 16b).



Figuur 16: N-mineralisatie en N-gehalten op verschillende diepten in de bodem in relatie tot stabilisatieduur.

#### N-mineralisatie in kalkrijke en kalkarme bodems

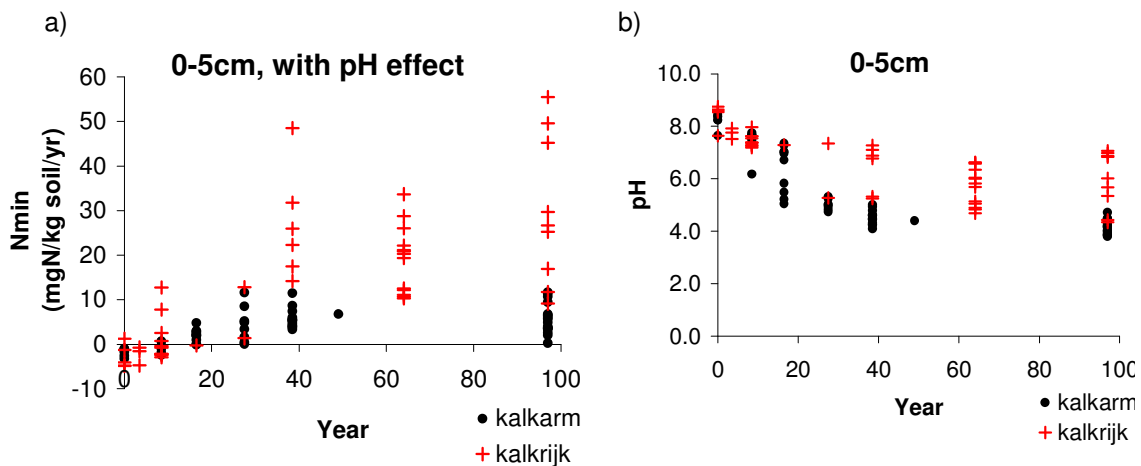
N-mineralisatiesnelheden waren in kalkrijke locaties groter dan in kalkarme (Figuur 17a). Dit geldt vooral voor de oudere locaties. Hiervoor zijn twee redenen. Ten eerste hebben kalkrijke locaties een hoger N-gehalte in de bodem (Figuur 17b). Ten tweede neemt tijdens de late successie de C/N-ratio iets af en de pH ook (Figuur 17c). Dit geldt wanneer de locaties met een hoge pH (>7) worden uitgesloten. Kalkarme bodems hebben een iets hogere C/N ratio (Figuur 17d). Dit zorgt in het model voor een lagere N-mineralisatie op kalkarme locaties (Figuur 17e).



Figuur 17: N-mineralisatie in de toplaag van kalkrijke en kalkarme bodems.

#### Effecten van pH op N-mineralisatie

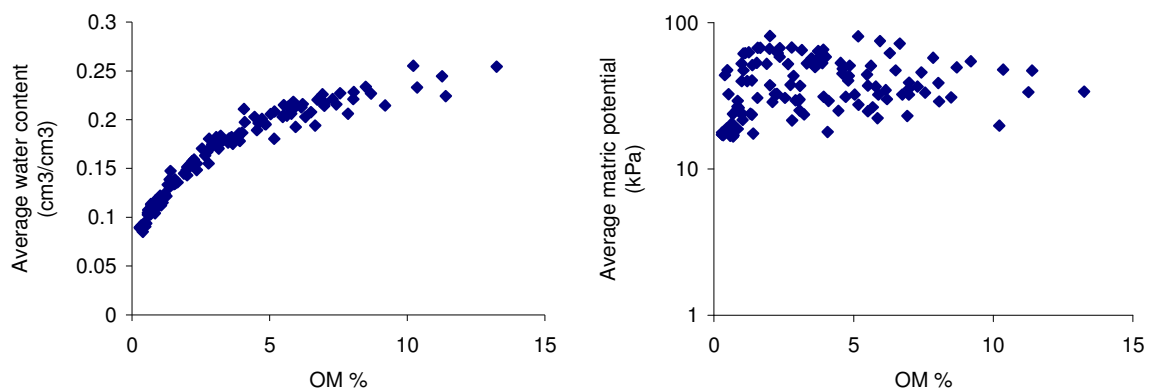
Wanneer pH-effecten in de modellering worden meegenomen wordt het effect tussen kalkrijke en -arme locaties nog groter (Figuur 18a) omdat een lage pH de decompositie remt. Het pH-effect was vooral groot in de oudere stadia omdat die een lagere pH hebben (Figuur 18b).



Figuur 18: Modellerings van N-mineralisatie waarin ook effecten van bodem-pH zijn meegenomen.

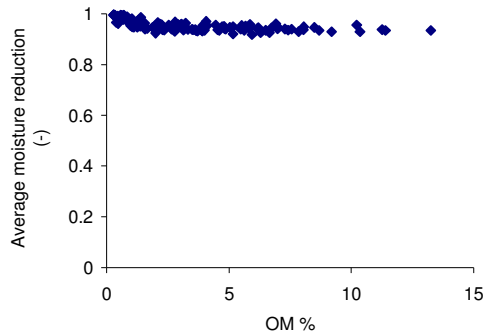
*Effecten van organische-stofgehalte op N-mineralisatie via bodemvocht*

Uit de SWAP modellering blijkt dat het gemiddelde vochtgehalte gedurende de modelperiode van 1 jaar hoger is naar mate het organische-stofgehalte hoger is (Figuur 19a). Desondanks was de drukhoogte niet altijd hoger in organische-stofrijke bodems (Figuur 19b), omdat de waterretentiecurves ook veranderen met toenemend organische-stofgehalte. Hierdoor waren de effecten van vochtgehalte op decompositie in het model gelijk en bijna verwaarloosbaar voor alle locaties. De waarde 1 in Figuur 19c betekent dat in het model geen reductie door vochtgehalte plaatsvindt. Dit zou impliceren dat gedurende de successie de decompositiesnelheid niet toeneemt.



Figuur 19: Met CENTURY gesimuleerde invloed van organische-stofgehalte en vochtgehalte op de reductie van decompositie. Figuur b: average matrix potential = drukhoogte. Figuur c: voor de average moisture reduction geldt dat waarde 0 gelijk is aan 100% en waarde 1 gelijk aan 0% reductie van de decompositie.



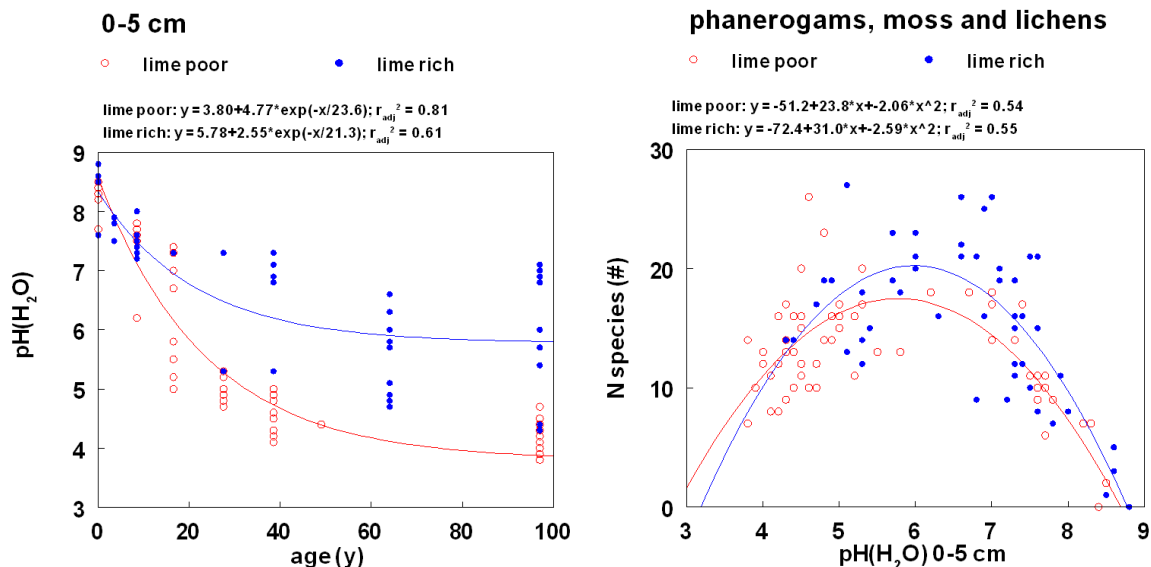


Vervolg Figuur 19

### 3.5 Ontwikkeling van basenrijkdom en soortenrijkdom

De bodem pH van de toplaag vertoont een dalende trend bij toenemende stabilisatieduur in zowel de kalkarme als kalkrijke serie (Figuur 20, links). In de kalkarme serie daalt de pH naar een laag niveau in het zure tot matig zure bereik. Door het lage kalkgehalte van het duinzand verdwijnt hier vrij snel door ontkalking alle kalk. De buffering van de zuurgraad door kalk valt daardoor weg en wordt overgenomen door die van het kationadsorbtiecomplex. Het kationadsorbtiecomplex heeft echter in de jonge bodems van de kalkarme serie maar een geringe buffercapaciteit als gevolg van een laag organisch stofgehalte. deze buffer raakt daardoor ook snel uitgeput. Vervolgens wordt de pH-buffering overgenomen door ijzer en aluminium. In kalkrijke serie stabiliseert de zuurgraad na 64 jaar in het zwak zure bereik. In de oude stadia wordt de zuurgraad nog steeds gebufferd door kalk en het kationadsorbtiecomplex ook een zal door een hoge basenbezetting hebben.

De soortenrijkdom van de vegetatie vertoont op de pH-gradiënt een optimumcurve voor zowel de kalkrijke als kalkarme serie (Figuur 20, rechts). Deze relatie is voor beide series gelijk. Tussen de pH van 6 tot 7 is de soortenrijkdom het hoogst. Bij hogere pH is de soortenrijkdom laag omdat de net gestabiliseerde pioniersituaties betreft die nog door soorten moet worden gekoloniseerd. Lagere pH's voorbij het optimum betreft oude organische-stofrijkere stadia die verzuren onder invloed van ontkalking. Opvallend is dat in de kalkrijke serie de verzuring niet ver door zet en ook de soortenrijkdom in de oude stadia niet ver daalt. Daarentegen daalt de soortenrijkdom op de meest verzuurde locaties van de kalkarme serie wel naar een lager niveau. Figuur 20 laat zien hoe de soortenrijkdom zich ontwikkelt onder invloed van gelijktijdige organische-stofaccumulatie en verandering van de zuurgraad. Deze patronen laten zien dat naast vorming van een humusprofiel de ontwikkeling van de basenhuishouding een grote rol speelt in biodiversiteit van droge duingraslanden.



Figuur 20: Trend van de  $pH(H_2O)$  van de toplaag (0-5 cm) met stabilisatieduur (links) en soortenrijkdom ( $N$  species) met  $pH(H_2O)$  van de toplaag (rechts).

## 3.6 Vegetatiesuccessie

### 3.6.1 Veranderingen in vegetatiestructuur en diversiteit

In zowel de kalkrijke als de kalkarme duinen verandert de vegetatiestructuur in de loop van de successie (Tabel 5;

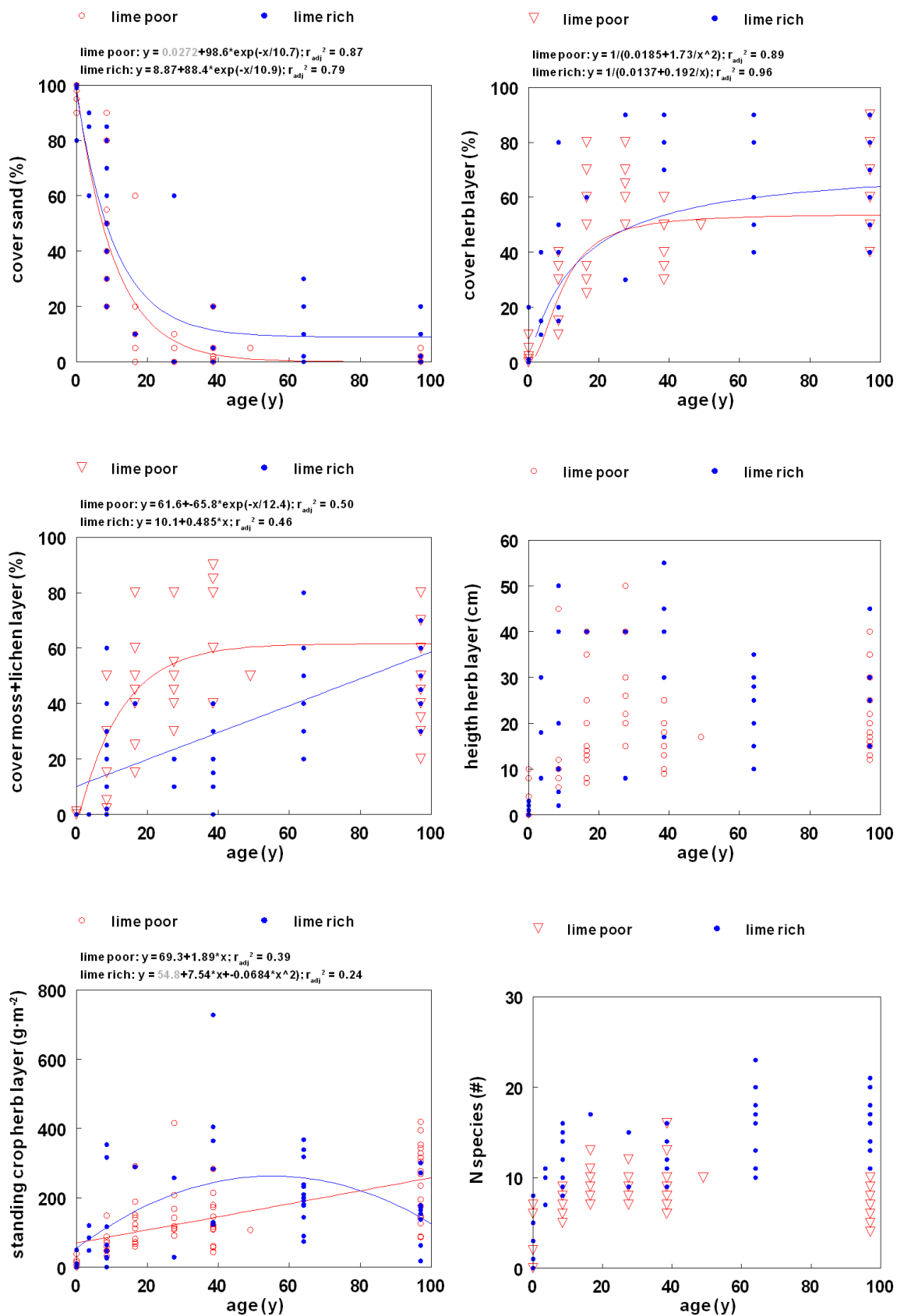
Figuur 21). De beginsituatie wordt uiteraard overheerst door kaal zand, maar al na ca. 9 jaar is ongeveer de helft van het kale zand overgroeid.

*Tabel 5. Karakteristieken van de vegetatie in verschillende stadia van stabilisatieduur in de kalkrijke en kalkarme duinen. Voor de algemene vegetatiekarakteristieken is het effect van kalkrijkdom (kalkrijk of kalkarm en stabilisatieduur (leeftijdsklassen) getoetst met een tweeweg-ANOVA: 1 = significant effect van kalkrijkdom; 2 = significant effect van stabilisatieduurleeftijd ( $p < 0.05$ ).*

leeftijd (jaar)	Kalkrijke duinen								Kalkarme duinen					
	0	3	9	28	39	49	64	100	0	9	17	28	39	100
n =	4	4	11	4	8	2	11	9	6	8	11	8	13	23
pH bodem <sup>1,2</sup>	8.6	7.7	7.5	6.5	6.0	5.7	5.7	6.0	8.2	6.7	6.3	5.0	4.5	4.3
kaal zand <sup>1,2</sup>	99	78	50	18	4	6	10	8	97	49	16	7	2	1
ontkalkingsdiepte <sup>1,2</sup>	0.0	0.0	0.3	3.5	4.9	18	7.2	6.8	2.8	2.9	8.5	25	28	29
totale bedekking (%) <sup>1,2</sup>	1	21	50	88	96	94	90	92	3	50	84	93	97	97
bedekking kruidlaag <sup>1,2</sup>	1	21	33	68	75	70	64	68	3	29	50	60	40	62
bedekking hoge grassen <sup>2</sup>	0	15	15	35	47	41	36	28	1	6	31	40	23	48
bedekking mossen <sup>1,2</sup>	0	0	21	33	30	39	52	41	0	19	37	40	72	46
bedekking korstmossen <sup>1</sup>	0	0	0	0	1	1	1	3	0	2	8	7	10	9
hoogte (cm) <sup>1,2</sup>	1	15	18	39	35	30	25	30	5	13	21	26	17	25
biomassa (g m <sup>-2</sup> ) <sup>2</sup>	5	76	100	258	298	270	200	165	13	71	128	167	136	229
hogere plantensoorten <sup>1,2</sup>	2	9	11	18	13	15	16	16	4	7	9	9	9	7
aantal mossen en lichenen <sup>1,2</sup>	0	0	3	3	3	3	4	5	1	4	6	5	7	5
totaal aantal soorten <sup>1,2</sup>	2	9	14	20	15	18	20	20	4	11	16	14	17	12
% mos- en lichensoorten <sup>1,2</sup>	0	3	19	10	9	16	21	22	10	38	34	39	44	39

In het begin zijn de moslaag en de kruidlaag in beide series ongeveer even belangrijk. De korstmoslaag wordt wat betreft bedekking nooit erg omvangrijk. In de kalkarme duinen vestigen de eerste korstmossoorten zich al na negen jaar gevestigd, terwijl dit in de kalkrijke duinen pas na 28 jaar optreedt. Na ca. 28 jaar is er in de kalkrijke duinen nog 18% kaal zand over, en in de kalkarme duinen 7%. De bedekking van de kruidlaag bedraagt dan in beide gebieden ca. 60%, de bovengrondse biomassa is flink toegenomen en de hoogte van de vegetatie heeft nu zo'n beetje zijn maximum bereikt. Ook de moslaag is verder toegenomen, vooral in de kalkarme duinen.

In de kalkrijke serie is na ca. 39 jaar van het kale zand bijna niets meer over. In oudere stadia neemt het percentage kaal zand weer iets toe, mogelijk als gevolg van lichte overstuiving of activiteit van konijnen. De kruidlaag lijkt na ca. 39 jaar zijn maximale bedekking bereikt te hebben. De bedekking van hoge grassen en de bovengrondse biomassa heeft een piek bij 39 tot 60 jaar. De moslaag en het totaal aantal soorten vertonen bij 28 en 39 jaar een dip, maar nemen in oudere stadia weer toe. Na 68 jaar neemt ook de peak standing crop van de kruidlaag af.



Figuur 21: Trends met stabilisatieduur van de bedekking van kaal zand, de bedekking van de kruidlaag, bedekking van de mos+licheenlaag, hoogte van de kruidlaag en standing crop van de kruidlaag.

Ook in de kalkarme duinen is kaal zand na ca. 39 jaar vrijwel geheel verdwenen, en dat blijft zo in de oude stadia. De bedekking van de kruidlaag lijkt na 28 jaar iets af te nemen, terwijl de moslaag juist bij 39 jaar een piek vertoont, en hoge waarden van 70-80% bereikt voor mossen korstmossen samen. Ook het aantal mossen en korstmossen is relatief hoog, evenals het totaal aantal plantensoorten. In de oude, stabiele stadia varieert de bedekking van de kruidlaag sterk 40-90%, en is de gemiddelde biomassa fors toegenomen. De bedekking van de moslaag en de soortenrijkdom zijn daardoor duidelijk lager dan in het stadium van ca. 39 jaar oud. Wat er in de tussentijd precies is gebeurd is door het ontbreken van gegevens over oudere stadia helaas niet bekend. Maar het is wel duidelijk dat de vergrassing waar de oude stabiele stadia last van hebben na ca. 39 jaar nog niet is bereikt.

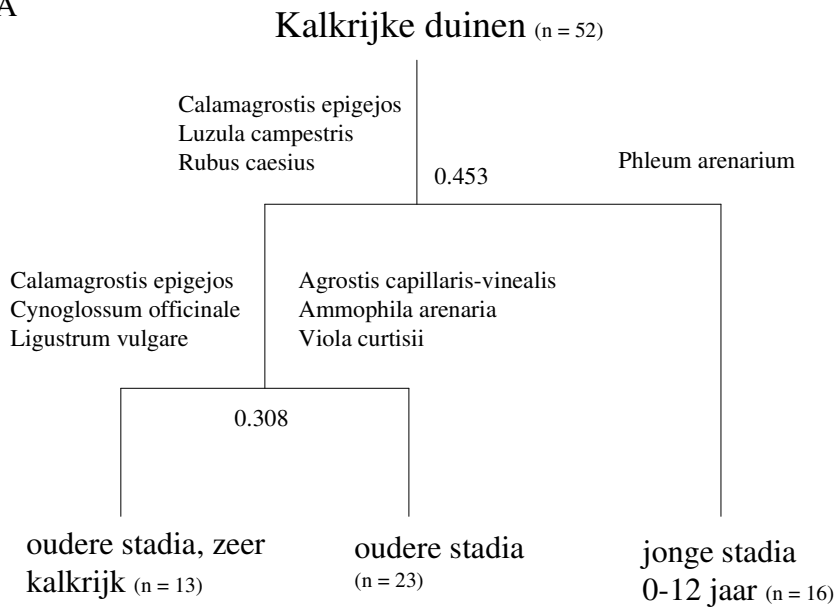
### **3.6.2 Veranderingen in soortensamenstelling**

Veranderingen in de soortensamenstelling werden geanalyseerd met behulp van Twinspan (Hill 1979). In eerste instantie werden de opnamen van kalkrijke en kalkarme duinen samen geanalyseerd. In deze analyse vond de eerste splitsing plaats tussen jonge en oudere bodems, waarna beide groepen grotendeels verder werden gesplitst in kalkrijk en kalkarm. Mede om die reden is de analyse daarna uitgevoerd voor kalkrijke en kalkarme duinen afzonderlijk (*Figuur 22*).

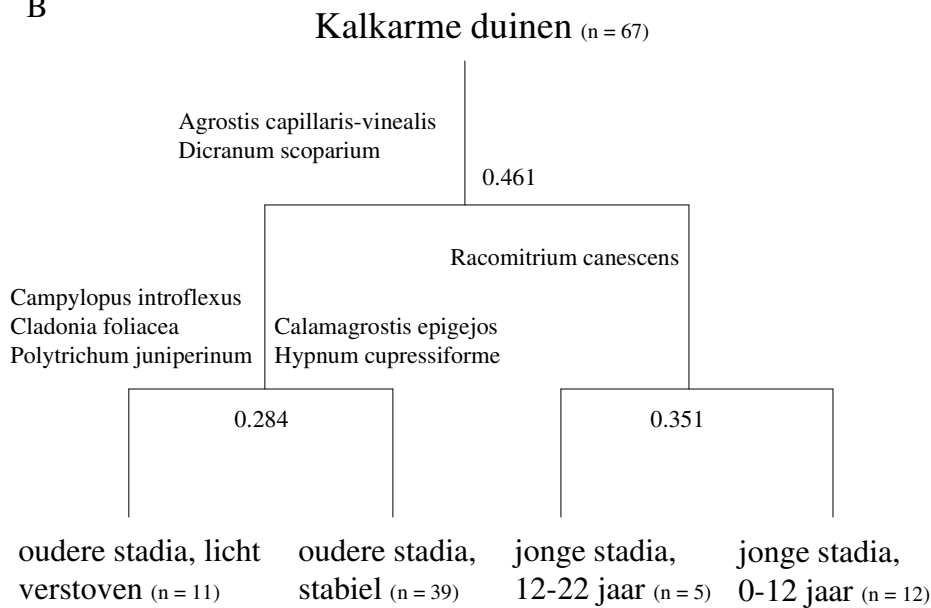
Ook in de analyse van de opnamen van de kalkrijke duinen afzonderlijk vond de eerste splitsing plaats tussen jonge en oudere successiestadia. Jonge stadia, van 0-12 jaar oud, worden gekenmerkt door de aanwezigheid van *Phleum arenarium* (Zanddoddegras). Voor de oudere stadia zijn *Calamagrostis epigejos* (Duinriet), *Luzula campestris* (Gewone veldbies) en *Rubus caesius* (Dauwbraam) karakteristieke soorten. De jonge stadia zijn niet verder onderscheiden, omdat een volgende splitsing geen duidelijke relatie had met vegetatie of leeftijd. De oudere stadia zijn verder onderscheiden in een groep met kalkrijke bodems, vooral afkomstig uit het westelijke deel van de kalkrijke duinen, en een groep met relatief kalkarme bodems uit het oostelijke deel van de kalkrijke duinen (centraal gelegen in de Luchterduinen). De kalkrijke groep werd gekarakteriseerd door soorten als *Ligustrum vulgare* (Wilde liguster) en *Cynoglossum officinale* (Hondstong), en de minder kalkrijke groep o.a. door *Agrostis capillaris* (Gewoon struisgras) of *A. vinealis* (Zandstruisgras), waartussen uiteindelijk geen onderscheid is gemaakt. Leeftijd speelde bij deze splitsing geen rol. Ook bij verdere splitsingen was een onderscheid op grond van leeftijd niet te maken.

Voor de kalkarme duinen vond de eerste splitsing eveneens plaats tussen jonge en oudere stadia, op basis van het voorkomen van *Agrostis capillaris-vinealis* en *Dicranum scoparium* (Gewoon gaffeltandmos). De jonge stadia werden op basis van *Racomitrium canescens* (Grijze bisschopsmuts) verder uitgesplitst naar leeftijd, in stadia van 0-12 jaar (soort aanwezig) en van 12-22 jaar (soort afwezig). In de oudere stadia vond verdere differentiatie plaats tussen licht verstoven en stabiele locaties, op grond van *Cladonia foliacea* (Zomersneeuw), *Campylopus introflexus* (Grijs kronkelsteeltje) en *Polytrichum juniperinum* (Zandhaarmos). Onderscheid naar leeftijd kon verder niet worden gevonden, ook niet bij latere splitsingen. Na de pionierstadia geeft de soortensamenstelling op zich dus geen duidelijk beeld van de veranderingen in de vegetatie in de loop van de successie. Daarvoor kan beter naar individuele soorten worden gekeken.

A



B



*Figuur 22. Twinspandigram van kalkrijke (A) en kalkarme (B) duinen. De aangegeven soorten zijn indicatorsoorten voor een bepaalde splitsing. De getallen geven de eigenwaarden voor een bepaalde splitsing weer.*

### 3.6.3 Veranderingen in individuele soorten

Wat betreft de patronen van afzonderlijke plantensoorten werd onderscheid gemaakt in de successieperioden waarin soorten voorkomen. Onderscheiden werden pioniersoorten (alleen in de begin fase), indifferente soorten (aanwezig in vrijwel alle stadia) en late soorten (alleen in later stadium). Late soorten verschijnen pas relatief laat in de successie, in dit geval na ca. 28 jaar (

Tabel 6). De onderscheiden soortgroepen gaan niet één op één samen met de levensstrategie van soorten (bv pioniersoorten bestaan alleen uit eenjarige soorten, en duingraslandsoorten bestaan alleen uit overblijvende soorten). Zo kunnen overblijvende soorten als pionier optreden (bv *Solanum dulcamara*) en kunnen winterannuellen zich als indifferente soort gedragen (bv *Aira praecox* en *Saxifraga tridactylitis*).

Pioniersoorten komen binnen tien jaar binnen, en zijn meestal na ca. 28 jaar weer verdwenen, tenzij er in latere stadia lokale verstuiwing optreedt. Voorbeelden zijn *Phleum arenarium* en *Syntrichia ruralis* (Groot duinsterretje) die in zowel kalkrijke als kalkarme pionierstadia voorkomen, als de bodem nog uit kaal zand bestaat, en de pH ook in kalkarme duinen nog hoog is. In dit onderzoek blijkt ook *Cetraria aculeata* (Kraakloof) een pioniersoort is. Deze soort is alleen gevonden in stadia van ca. 9 jaar oud, in zowel kalkrijke als kalkarme duinen, wat overeenkomt met de standplaats op kaal zand volgens Aptroot et al. (2011). Naast algemene pioniersoorten zijn er ook soorten voor meer kalkrijke situaties, zoals *Sedum acre* (Muurpeper) en *Solanum dulcamara* (Bitterzoet). *Leontodon saxatilis* (Kleine Leeuwentand) lijkt echter de enige specifieke kalkarme pioniersoort te zijn.

Indifferente soorten verschijnen relatief vroeg in de successie, en blijven ook in oudere stadia aanwezig. Hiertoe behoren grassen en grasachtigen als *Festuca rubra* (Rood zwenkgras), *Carex arenaria* (Zandzegge) en *Calamagrostis epigejos*. Wel neemt de gemiddelde bedekking van de laatste twee in de loop van de tijd sterk toe. Ook *Corynephorus canescens* (Buntgras) blijkt in vrijwel alle stadia aanwezig te zijn, hoewel dit in oudere stadia waarschijnlijk vooral aan lokale verstuiwing te danken is. Ook kruiden als *Viola curtisii* (Duinvioltje) en *Jacobea vulgaris* (Jacobskruiskruid) komen in vrijwel alle stadia voor, in zowel kalkrijke als kalkarme duinen. Tot de indifferente soorten behoren ook specifiek kalkrijke en kalkarme soorten. In de kalkrijke duinen zijn dat bijvoorbeeld *Cynoglossum officinale*, *Saxifraga tridactylitis* (Kandelaartje) en *Erophila verna* (Vroegeling). In de kalkarme duinen behoren *Hypochaeris radicata* (Gewoon biggenkruid) en veel korstmossen tot de indifferente soorten.

De zogenaamde late soorten vestigen zich pas in latere successiestadia, vanaf ca. 28 jaar na stabilisatie van het zand. Soorten die in zowel kalkrijke als kalkarme duinen voorkomen zijn bijvoorbeeld *Luzula campestris*, *Dicranum scoparium* en *Pseudoscleropodium purum* (Groot laddermos). In kalkrijke duinen spelen verder *Rubus caesius* en *Galium mollugo* (Glad walstro) een rol, en in de oudere stadia ook *Polygonatum odoratum* (Duinsalomonzegel) en *Thymus pulegioides* (Grote tijm). In kalkarme duinen zijn *Teesdalia nudicaulis* (Klein tasjeskruid) en *Dryopteris carthusiana* (Smalle stekelvaren) soorten die zich relatief laat lijken te vestigen.

Tabel 6. Het voorkomen van plantensoorten in verschillende stadia van successie in de kalkrijke en kalkarme duinen. De waarden voor de afzonderlijke soorten geven de presentie (%) weer in een bepaalde leeftijdscategorie.

leeftijd (jaar)	Kalkrijke duinen								Kalkarme duinen					
	0	3	9	28	39	49	64	100	0	9	17	28	39	100
n =	4	4	11	4	8	2	11	9	6	8	11	8	13	23
<i>Pioniersoorten</i>														
<i>Phleum arenarium</i>	50	50	64	-	-	-	-	-	50	63	73	13	-	-
<i>Sedum acre</i>	50	50	64	-	-	-	-	33	-	13	-	-	-	-
<i>Solanum dulcamara</i>	-	50	9	-	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Syntrichia ruralis</i>	-	-	82	25	-	-	18	22	17	88	45	-	-	-
<i>Tortella flavovirens</i>	-	-	27	-	-	-	-	-	-	13	-	-	-	-
<i>Ditrichum flexicaule</i>	-	-	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cetraria aculeata</i>	-	-	18	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-	-
<i>Leontodon saxatilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	38	-	-	-	-
<i>Indifferente soorten</i>														
<i>Carex arenaria</i>	25	75	64	100	88	100	91	67	67	75	91	100	100	100
<i>Festuca rubra</i>	25	100	91	100	75	50	45	89	50	88	92	13	23	22
<i>Cerastium semidecandrum</i>	25	75	90	25	-	-	55	56	50	38	36	-	-	9
<i>Viola curtisii</i>	-	25	64	75	25	50	73	78	50	100	82	100	23	9
<i>Calamagrostis epigejos</i>	-	25	27	75	100	100	73	100	-	13	55	50	77	48
<i>Ammophila arenaria</i>	-	50	55	75	-	-	64	-	-	13	-	-	23	17
<i>Cicutaria lebelii</i>	-	75	27	-	-	-	-	-	17	13	27	13	-	-
<i>Rumex acetosella</i>	-	25	-	50	38	100	82	33	17	13	73	100	85	100
<i>Corynephorus canescens</i>	-	25	55	-	-	-	18	-	50	100	91	73	31	9
<i>Jacobea vulgaris</i>	-	-	64	75	50	100	82	56	-	25	45	38	31	13

leeftijd (jaar)	Kalkrijke duinen								Kalkarme duinen					
	0	3	9	28	39	49	64	100	0	9	17	28	39	100
Taraxacum sp.	-	-	9	75	38	-	18	44	-	13	-	-	8	9
Hypnum cupressiforme	-	-	55	100	88	100	100	100	17	63	100	88	92	78
Ceratodon purpureus	-	-	27	25	-	-	9	22	-	75	36	13	18	9
Cladonia foliacea	-	-	9	-	13	-	36	33	17	63	100	88	69	17
Koeleria macrantha	-	-	27	25	-	-	-	-	-	25	36	-	-	4
Vicia sativa spp. nigra	-	-	9	25	13	-	9	-	-	-	18	-	8	9
Hypochaeris radicata	-	-	-	25	25	50	27	11	-	13	55	63	92	61
Campylopus introflexus	-	-	-	25	-	-	36	22	-	13	19	63	46	19
Senecio sylvestris	-	-	-	25	25	-	9	22	-	-	27	38	54	22
Galium verum	-	-	-	25	13	50	45	22	-	-	27	-	23	22
Cladonia cf. gracilis	-	-	-	-	13	-	27	11	-	13	18	13	38	22
Agrostis capillaris-vinealis	-	-	-	-	13	-	73	22	-	13	45	100	92	83
Polytrichum juniperinum	-	-	-	-	13	50	55	22	-	13	9	25	46	35
Aira praecox	-	-	-	-	-	50	27	11	-	-	18	63	8	9
Cladonia cf. cervicornis	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-	18	-	-	-
<i>Indifferentie soorten kalkrijk</i>														
Hippophae rhamnoides	25	25	65	50	63	50	18	56	-	-	-	13	8	-
Cynoglossum officinale	25	75	64	50	63	-	-	56	-	13	9	-	-	-
Cicutaria dunense	-	25	55	50	25	50	45	22	17	-	-	-	8	-
Myosotis ramossissima	-	25	55	50	13	-	18	33	-	-	-	-	-	-
Sonchus maritima	-	25	-	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Helictotrichon pubescens	-	-	27	75	50	100	82	56	-	-	-	-	15	-
Veronica arvensis	-	-	18	25	13	50	73	67	-	-	18	-	-	4
Saxifraga tridactylitis	-	-	45	25	13	-	9	22	-	-	-	-	-	-
Erophila verna	-	-	36	50	-	-	18	22	-	-	-	-	-	-
Rubus caesius	-	-	9	75	88	50	91	89	-	-	-	-	-	-
Elymus athericus	-	-	9	25	38	50	9	11	-	-	-	-	8	4
Poa pratensis	-	-	9	25	38	-	45	89	-	-	-	-	-	13
Brachythecium albicans	-	-	9	25	-	50	9	-	-	9	-	-	-	-
Ligustrum vulgare	-	-	9	-	50	-	9	44	-	-	-	-	-	-
Cladonia rangiferomis	-	-	9	-	25	50	9	33	17	-	64	-	-	-
Camptothecium lutescens	-	-	9	-	-	-	-	22	-	-	-	-	-	-
<i>Indifferentie soorten kalkarm</i>														
Racomitrium canescens	-	-	-	-	-	-	-	-	-	38	73	25	8	-
Cladonia cf. furcata	-	-	-	-	-	-	9	-	-	25	64	50	62	9
Cladonia portentosa	-	-	-	-	-	-	9	-	-	13	27	88	85	78
Cladonia cf. grayei	-	-	-	-	-	-	9	-	-	13	9	-	23	13
Hieracium umbellatum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	-	-	8	-
Cladonia cf. uncialis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	13	-	26
<i>Late soorten</i>														
Luzula campestris	-	-	-	50	63	50	91	100	-	-	18	38	54	74
Veronica officinalis	-	-	-	-	25	-	36	44	-	-	-	-	15	13
Dicranum scoparium	-	-	-	25	25	100	82	56	-	-	9	50	92	96
Pseudoscleropodium purum	-	-	-	25	38	-	18	22	-	-	18	-	31	26
Holcus lanatus	-	-	-	25	-	-	27	33	-	-	-	25	62	39
Festuca ovina	-	-	-	-	-	50	9	11	-	-	-	-	15	13
Polypodium vulgare	-	-	-	-	-	-	18	-	-	-	-	-	-	4
Brachythecium rutabulum	-	-	-	-	25	-	-	-	-	-	-	13	8	4
Hypnum jutlandicum	-	-	-	-	13	-	18	-	-	-	-	-	46	39
Cladonia cf. ramulosa	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	8	-
Teucrium scorodonia	-	-	-	-	-	-	18	-	-	-	-	-	15	13
Polytrichum piliferum	-	-	-	-	13	-	-	-	-	-	-	25	15	-
<i>Late soorten kalkrijk</i>														
Galium mollugo	-	-	-	75	63	100	55	67	-	-	-	-	-	-
Picris hieracioides	-	-	-	25	13	100	-	-	-	-	-	-	-	-
Cerastium fontanum	-	-	-	75	-	-	27	22	-	-	-	-	-	-
Glechoma hederacea	-	-	-	25	13	50	18	22	-	-	-	-	-	-
Polygonatum odoratum	-	-	-	25	-	-	-	22	-	-	-	-	-	-
Lotus corniculatus	-	-	-	-	-	50	-	11	-	-	-	-	-	-
Veronica chaemedrys	-	-	-	-	-	-	18	-	-	-	-	-	-	-
Viola hirta	-	-	-	-	-	-	18	-	-	-	-	-	-	-
Thymus pulegioides	-	-	-	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-
<i>Late soorten kalkarm</i>														
Cladonia cf. ciliata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	31	13
Teesdalia nudicaulis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	23	4
Dryopteris carthusiana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
Pleurozium schreberi	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4

### **3.6.4 Interpretatie vegetatie-ontwikkeling**

De ontwikkelingen in de vegetatie wijken niet substantieel af van het algemene beeld van de successie in kalkrijke en kalkarme duinen, zoals beschreven in bijvoorbeeld Van Til & Mourik (1999). Wel is het met dit onderzoek mogelijk om de ontwikkelingen beter in de tijd te plaatsen. Dit laatste wordt bemoeilijkt door de ontbrekende successiestadia, maar in zowel kalkrijke als in kalkarme is toch een algemeen beeld te schetsen. Wat de interpretatie verder bemoeilijkt zijn eventuele verschillen in beheer, die dwars door de ontwikkelingen in de tijd heen spelen. Zo zijn delen van het gebied wel begraasd door vee, en andere delen niet. Dit zal op de soortensamenstelling echter minder effect hebben dan op bijvoorbeeld de bovengrondse biomassa. Ook begrazing door konijnen kan van plek tot plek verschillen.

In zowel kalkrijke als kalkarme duinen wordt de successie gekenmerkt door een snelle afname van kaal zand. Na ca. 10 jaar is ongeveer de helft van het kale zand begroeid geraakt, en na ca. 40 jaar is er vrijwel geen open zand meer aanwezig. In kalkarme duinen blijft dit zo, maar in kalkrijke duinen komt kaal zand weer iets terug, en bedekt zelfs in oude, stabiele stadia nog ca. 7% van het oppervlak. Deze toename is vermoedelijk vooral te danken aan konijnen. De konijnenstand is in de kalkrijke duinen over het algemeen hoger dan in de kalkarme, en heeft zich de laatste jaren aanzienlijk hersteld. Daarnaast is verstuing dichter bij zee over het algemeen sterker. In zowel de kalkrijke als de kalkarme duinen treden grote veranderingen in de soortensamenstelling van de vegetatie op in de periode tussen 9 en 39 jaar. Dit is ook het moment waarop de accumulatie van organische stof en ook stikstof op gang is gekomen (paragraaf 3.1.3 en 3.1.4).

In de kalkrijke duinen is de bedekking van kruidlaag over het algemeen hoger dan die van de moslaag, maar de bovengrondse biomassa is over de hele successiereeks niet significant verschillend tussen de kalkrijke en -arme duingebieden. De wortelbiomassa is niet gemeten, maar ook hier zijn geen aanwijzingen dat deze in de kalkrijke duinen veel hoger zou zijn (Kooijman et al. 1998). In de kalkarme duinen zijn de kruidlaag en de moslaag over de gehele successiereeks min of meer even belangrijk, zelfs in de oude, stabiele stadia. Waarom dit zo is, is niet bekend, maar het verklaart in ieder geval wel de hogere diversiteit aan mossen en vooral korstmossen.

De soortensamenstelling van de vegetatie is duidelijk verschillend tussen pionierfasen en oudere successiestadia. Dit geldt voor zowel kalkrijke als kalkarme duinen. Na een jaar of 30 is het echter binnen zowel de kalkrijke als kalkarme duinen niet meer mogelijk de successiestadia op grond van de soortensamenstelling te onderscheiden. Dit is deels het gevolg van de aanwezigheid van overgangsoorten, die over de hele tijdsserie aanwezig kunnen zijn. Ook speelt de vestiging van duingraslandsoorten een rol, die na een jaar of dertig op gang begint te komen. Dit valt samen met het moment waarop de organische-stofvoorraad relatief hoog begint te worden en de accumulatie daarvan gaat afvlakken. In deze oudere successiestadia wordt de soortensamenstelling van de vegetatie vermoedelijk door andere factoren dan organische stof-ontwikkeling bepaald, zoals toeval wat betreft dispersie en vestiging, en lokale verschillen in standplaatscondities en/of beheer. We vermoeden ook dat in zowel de kalkrijke als kalkarme duinen de mate van ontkalking en de verzuring een belangrijke rol spelen gezien het feit dat in de oude stadia de soortenrijkdom duidelijk samenhangt met de bodem-pH (zie paragraaf 3.4). In de kalkrijke duinen zullen het kalkgehalte van het zand waarop de successie start en de mate van instuiving van kalkrijk zand die na stabilisatie optreedt, bepalende factoren kunnen zijn. In de kalkarme duinen zal met toenemende ouderdom de voorschrijdende verzuring een negatief effect hebben op de soortenrijkdom.





## 4 Synthese

In dit hoofdstuk worden de onderzoeksvragen beantwoord (paragraaf 1.2). Eerst worden de gespecificeerde onderzoeksvragen beantwoord. Vervolgens wordt ingegaan op de hoofdvragen.

### 4.1 Hoe verloopt de accumulatie van organische stof en stikstof in bodems van duingraslanden na stabilisatie?

Ten aanzien van de ontwikkeling van organische stof en stikstof in de successie van duingraslanden kan het volgende worden geconcludeerd:

- De accumulatie van organische stof en stikstof verloopt in zowel kalkrijke als -arme bodems de eerste 3-4 decennia eerst snel en vlakt daarna af. De trends van beide variabelen zijn sterk aan elkaar gekoppeld.
- In oude stadia (ca. 100 jaar) lijken de gehalten en voorraden van organische stof en stikstof te stabiliseren.
- Het grootste deel van de organische stof en stikstof is in de toplaag geaccumuleerd.
- In kalkrijke duinbodems treedt in de eerste decennia een sterkere accumulatie van organische stof en stikstof op dan in kalkarme duinbodems.
- Oude stadia vertonen geen verschil voor kalkrijke en -arme bodems wat betreft organische-stofgehalte en -voorraad.
- In de bodemtoplaag van oude stadia hebben kalkrijke bodems een grotere stikstofvoorraad dan kalkarme bodems. Dit gaat samen met lagere C/N-ratio's in kalkrijke bodems. Dit duidt op een sterkere retentie van stikstof in het organisch materiaal als gevolg van sterkere N-immobilisatie in kalkrijke bodems met toenemende leeftijd.
- Spreiding in gehalten en voorraden van organische stof en stikstof nemen toe met de stabilisatieduur.
- De piek van stikstofdepositie gedurende eind jaren '70 tot de jaren '90 van de 20<sup>e</sup> eeuw was zeer hoog in vergelijking tot de gemeten accumulatiesnelheden van stikstof in de bodem. In de kalkarme duinbodems overschreed de stikstofdepositie de accumulatiesnelheid van stikstof sterk. In de kalkrijke bodem was de stikstofdepositie gelijk of iets hoger dan de accumulatie in de bodem. De actuele stikstofdepositie is ten opzichte van de stikstofaccumulatie in jonge en oude kalkarme duinbodems ook nog hoog en ook in verhouding tot die van oude kalkrijke bodems.

### 4.2 Accumuleren droge duinbodems meer organische stof en stikstof bij een hogere atmosferische stikstofdepositie?

Op basis van een voorlopige vergelijking van de kalkrijke duinen van de Luchterduinen met kalkrijke duinen in Wales stellen we vast dat de accumulatiesnelheid van organisch stof en stikstof in de periode waarin de organisch stofaccumulatie het snelst verloop, in de Luchterduinen ca. een factor 2 hoger is dan in Wales. De stikstofdepositie is en was in de Luchterduinen duidelijk hoger dan in de duinen van Wales. Dit zou er op kunnen duiden dat de hogere stikstofdepositie in Nederland voor een snellere bodemsuccessie heeft gezorgd dan in gebieden met een lage stikstofdepositie. Wegens de sterke koppeling van de successie met de organische-stofaccumulatie (paragraaf 4.4) kan dit ook tot een snellere vegetatiesuccessie hebben geleid. Het niveau van de stikstofdepositie kan de productiviteit van de vegetatie beïnvloeden omdat in jonge duinbodems de biomassa-productie van de kruidlaag door stikstof wordt beperkt. In een correlatieve studie in duingebieden in het Verenigd Koninkrijk werd een positieve correlatie gevonden tussen N-depositie en bovengrondse biomassa (Jones et al. 2004). Meer input van stikstof geeft meer biomassa-productie en dus ook meer toevoer van organisch stof naar de bodem.

Verder lijkt het verloop van de organische-stof- en stikstofaccumulatie ook te verschillen. In de Luchterduinen vlakt de accumulatie na ca. 40 jaar af terwijl die in Wales na ca. 60 jaar afvlakt. Deze

patronen suggereren dat in de Nederlandse duingebieden de aanwas van koolstof en stikstof eerder in evenwicht komen met de decompositie en mineralisatie en ook met de afvoer van stikstof.

Bovenstaande bevindingen zijn van voorlopige aard. In Wales is de dataset inmiddels verbeterd ten opzichte van de onderzoeksresultaten die we hebben gebruikt voor de vergelijking in dit rapport. In een toekomstige analyse zullen de gevonden trends in de Luchterduinen diepgaander vergeleken worden met die dataset uit Wales.

### **4.3 Hoe ontwikkelt de N-mineralisatie zich gedurende de successie?**

De modellering met CENTURY op basis van de verzamelde bodemgegevens geeft aan dat de organische-stofaccumulatie leidt tot een toename van de netto N-mineralisatie. Gedurende eerste decennia, wanneer de organische stof en stikstof in de bodem duidelijk toenemen, zal daarom de N-mineralisatie sterk toenemen. Deze ontwikkeling treedt op in situaties waarin in eerste instantie N-limitatie optreedt voor de vegetatie. Tevens geven de modelresultaten aan dat door de hogere pH en lagere C/N-ratio in oude stadia van kalkrijke duingraslanden de mineralisatie hier hoger is dan in de oude stadia van de kalkarme duingraslanden. Dit resultaat is tegengesteld aan uitkomsten van onderzoek waarbij de N-mineralisatie is gemeten (Kooijman in prep.). De metingen geven aan dat juist in de kalkarme duingraslanden de N-mineralisatie hoger is. Een verklaring hiervoor kan zijn dat in kalkrijke duingraslanden meer immobilisatie optreedt omdat de bodemfauna hier wordt gedomineerd door bacteriën die stikstof en ook fosfaat immobiliseren. In kalkarme duingraslanden hebben schimmels een groter aandeel die bij afsterven makkelijker minerale stikstof vrij maken. Vermoedelijk is daarom de parametrisatie van de invloed van de C/N-ratio in het CENTURY-model voor de kalkrijke en/of kalkarme bodems niet adequaat. De gemeten lagere C/N-ratio in de toplaag van kalkrijke, oude duingraslanden t.o.v. van kalkarme, oude duingraslanden kan namelijk ook als indicatie voor verschillen in immobilisatie worden opgevat. Het kwantificeren van N-beschikbaarheid in duingraslanden op basis van eenvoudige metingen (geen mineralisatieproeven) vergt daarom nog nader onderzoekwerk en validatie van het bodemmodel. Een ander aspect dat nader onderzoek vergt is de invloed van het organisch stofgehalte op de vochtthuishouding en daarmee de decompositiesnelheid. In duingraslandbodems is zeer weinig gemeten aan de relatie tussen vochtgehalte en drukhoogte (pF-curves). De SWAP modelleringen (de SWAP-output is als input voor CENTURY gebruikt) zijn nu uitgevoerd met relaties die niet zijn gebaseerd op metingen in duingraslandbodems. Met pF-curves gemeten in droge duinbodems kunnen de simulaties van de vochtthuishouding en daarmee de decompositie en mineralisatie anders uitpakken.

### **4.4 Hoe hangt de ontwikkeling van soortenrijkdom en -samenstelling van de vegetatie samen met de opbouw van organische stof en N-accumulatie?**

Wanneer gedurende de eerste 3-4 decennia het organische-stofgehalte sterk toeneemt, treden ook sterke veranderingen op in de soortensamenstelling en neemt de soortenrijkdom toe. Op het moment (ca. 40 jaar) dat de accumulatiesnelheid van organische stof en stikstof afnemen en beiden een evenwicht gaan bereiken, is het onderscheid tussen de stadia op basis van soortensamenstelling niet meer goed te maken. De meeste soorten, waaronder veel duingraslandsoorten, zijn juist gebonden aan de oudere stadia (> ca. 30 jaar). Het aandeel soorten die (vrijwel) uitsluitend voorkomen in de stadia jonger dan ca. 30 jaar is gering. Daarmee kan worden vastgesteld dat een belangrijk deel van de plantensoorten is gebonden aan oudere successiestadia waarin een humusprofiel is gevormd. De ontwikkeling van soortenrijke duingraslanden vanuit een pioniersituatie duurt ca. 20-40 jaar. Dit neemt niet weg dat de pionierstadia essentieel zijn voor een aantal typische plantensoorten en ook diverse (thermofiele) insecten.

In de oudere stadia spelen wel andere factoren een rol in de diversiteit van duingraslanden. In de kalkrijke en kalkarme duinen treden daarbij tegengestelde ontwikkelingen op.

#### **Kalkrijke duinen**

Zoals verwacht worden oudere stadia in kalkrijke duinen gekenmerkt door andere soorten dan in kalkarme duinen. Daarnaast is er echter ook een verschil in ontwikkeling. In de kalkrijke duinen wordt de vegetatie na ca. 40 jaar gekenmerkt door een relatief hoge bovengrondse biomassa, een hoge bedekking van de kruidlaag in het algemeen en hoge grassen in het bijzonder, en een relatief lage

soortdiversiteit. Mogelijk is dit het gevolg van de pH-daling in de loop van de tijd en oplossing van kalk en calcium-gebonden P (Kooijman et al. 1998, Kooijman en Besse 2002). Daarna lijkt het echter beter te gaan. In stadia na ca. 68 jaar oud zijn bovengrondse biomassa en bedekking van kruidlaag en hoge grassen lager, en bedekking van moslaag en soortdiversiteit hoger. Een dergelijke tijdelijke piek (dus geduld is een schone zaak) in vergrassing is ook geconstateerd in bossen. Hier is *Deschampsia flexuosa* (Bochtige smele) deels als gevolg van de hoge N-depositie een duidelijke probleemsoort, maar deze lijkt toch na verloop van tijd te worden vervangen door soorten als *Vaccinium myrtillus* (Blauwe bosbes). Ook in de kalkarme duinen van het Zwanenwater speelt iets dergelijks. In de jaren 1990 was vergrassing met *Ammophila arenaria* een groot probleem (Kooijman & de Haan 1995), maar deze soort is inmiddels grotendeels vervangen door *Empetrum nigrum* (Kraaiheide). In de kalkrijke duinen van de AWD is vergrassing in de laatste tien jaar inderdaad afgenomen. Waar de piek en vervolgens afname van vergrassing in de kalkrijke duinen door wordt veroorzaakt is niet helemaal duidelijk. De volgende factoren kunnen een rol spelen:

- De toename van grassen kan worden veroorzaakt door een toenemende N-mineralisatie (door toename organische stof) en P-beschikbaarheid (door oplossing Ca-gebonden fosfaat onder invloed van verzuring). Een afname van grassen hangt samen met toenemende immobilisatie van stikstof waardoor de N-mineralisatie vermindert. De N-mineralisatie kan tevens niet meer toenemen omdat de accumulatie van organische stof tot stilstand komt;
- De toename in de konijnenstand 15 jaar na het uitbreken van VHS kan geleid hebben tot het terugdringen van grassen. Op verschillende plaatsen in de AWD (vooral in het kalkrijke deel, maar lokaal ook kalkarm) is de konijnenstand sterk toegenomen, en wordt ook een forse afname van vergrassers in voorheen verruigde situatie waargenomen (mededeling M. van Til).
- Vergrassers als *Calamagrostis epigejos* en *Carex arenaria* verschijnen relatief vroeg in de successie. Mogelijk speelt een rol dat de atmosferische N-depositie op het tijdstip van vestiging van deze grassoorten ca. 20 jaar geleden op zijn hoogtepunt was (De Haan et al. 2008) zodat deze grassen een hoge productiviteit konden bereiken.
- De grasbiomassa neemt af als de als de bovengrond meer ontkalkt is. De oplossing van calciumfosfaat en de P-beschikbaarheid zal dan minder groot zijn.
- De variatie in kalkgehalte van de geselecteerde locaties in de chronosequentie kan deels onafhankelijk van de ouderdom van invloed zijn. De relatie tussen bodem-pH en soortenrijkdom duidt op sterke invloed van kalkrijkdom op de soortdiversiteit in oude duingraslanden. Dit aspect kan in dit onderzoek ook onderbelicht zijn omdat kalkhoudende bodems in het middenduin nauwelijks zijn bemonsterd in verband met het ontbreken van jonge en middeloude successiestadia. Het middenduin heeft door de grotere ouderdom van het duinzand een lager kalkgehalte dan het voorduin.
- De karakteristieke duingraslandsoorten hebben tijd nodig hebben om te arriveren en zich te vestigen.

## Kalkarme duinen

In de kalkarme duinen ligt dit anders. Hier kenmerkt de vegetatie zich na ca. 40 jaar juist door een relatief hoge diversiteit, vooral aan mossen en korstmossen. Door het nagenoeg ontbreken van meetlocaties tussen ca. 45 en 100 jaar is onduidelijk hoe hoog en wanneer de piek van het soortenaantal optreedt. Het is in ieder geval duidelijk dat het op termijn wat betreft biodiversiteit slechter wordt in plaats van beter, en dat de oude, stabiele stadia gekenmerkt worden door een relatief hoge bovengrondse biomassa en een lage diversiteit. De afname in diversiteit in oude stadia heeft waarschijnlijk te maken met de afname van kale, zandige plekken en ook met sterke verzuring van de toplaag. In de oude stadia nemen de soortenrijkdom en bodem-pH parallel af. Veel van de korstmossen zijn kenmerkend voor relatief open, zandige bodem, zoals *Cladonia foliacea* en *Cetraria aculeata*. Bij verdere bodemontwikkeling zullen dergelijke soorten verdwijnen (Sparrius et al. 2011, 2012). Daarnaast speelt vergrassing een rol. Hierdoor zal de lichtbeschikbaarheid op de bodem sterk afnemen, waardoor kleine soorten verdwijnen. Niet alle locaties zijn op dit moment vergrast, vooral omdat in de kalkarme duinen vrijwel overal begrazingsbeheer is ingezet om dit tegen te gaan. Maar voor korstmossen is ook begrazing niet al te gunstig, aangezien grote grazers de vorming van een gesloten vegetatie sterk stimuleren (Wouters & Remke, 2012). De vergrassing zou kunnen worden bevorderd door de combinatie van een hoge atmosferische input van stikstof en geringe immobilisatie van stikstof en ook fosfaat.

#### **4.5 Hoe ontwikkelt de basenrijkdom zich gedurende de opbouw van organische stof en hoe verhoudt zich dat tot de soortenrijkdom van de vegetatie?**

De vorming van een humusprofiel gaat gepaard met een verzuring van de bodemtoplaag. In de kalkrijke duinen is deze verzuring beperkt en lijkt de pH zich in de oude stadia in het zwak zure bereik te stabiliseren. In deze bodems is voldoende kalk aanwezig dat bij oplossing de toenemende organische-stofpool kan voorzien van calcium en daarmee een hoge basenverzadiging kan realiseren. Zwak zure omstandigheden betreffen juist het pH-bereik waar veel duingraslandsoorten kunnen voorkomen en veel basenminnende en zuurminnende soorten met hun pH-vereisten overlappen (Aggenbach & Jalink 1999). De combinatie van kalk en organische stof houdt de bodemzuurgraad in de oude stadia langdurig stabiel in het zwak zure bereik.

In de kalkarme duinen van de Luchterduinen zijn pionierstadia doorgaans nog kalkhoudend in de toplaag. Door het lage kalkgehalte ontkalkt de bodem vrij snel en verzuurt de bodem met toenemende ouderdom naar lage pH's in het zure tot matig zure bereik. De kalkvoorraad is al verdwenen op het moment de organische-stofvoorraad sterk toeneemt. Het kationenadsorbtiecomplex, dat in omvang toeneemt met de organische stof toename, kan daardoor geen hoge basenverzadiging krijgen. De geringe basenbezetting kan daardoor niet de pH op een hoogniveau bufferen. Consequentie is dat de pH daalt naar het bereik van buffering door ijzer en aluminium. In de kalkarme duinen zet de ontkalking door tot op een diepte van enkele decimeters of meer. De oudere stadia hebben ook de piek van sterk verzurende zwaveldepositie (jaren '60-70) meegemaakt, zodat in die periode de zuurbuffercapaciteit extra is aangesproken. Deze stadia hadden vermoedelijk juist ten tijden van deze piek geen kalkbuffering meer in de toplaag. In de kalkarme duingraslanden is een belangrijk deel van de soortdiversiteit gekoppeld aan de zwak gebufferde omstandigheden in de jonge stadia. Onder de sterk verzuurde omstandigheden in de oudste stadia kunnen maar weinig soorten voorkomen.

#### **4.6 Hysterese-effect voor herstel van Grijs duinen bij vegetatiebeheer**

Eén van de hoofdvraag was: *Zorgt accumulatie van organische stof en stikstof voor een hysterese-effect in het herstel van Grijs duinen?*

Een grote organisch stof en stikstof voorraad zou bij afnemende stikstofdepositie en ingrepen in de vegetatie met begrazen en maaien in de vergraste, soortenarme duingraslanden kunnen zorgen voor een gering of geen effect op het een toename op de soortenrijkdom. Ons onderzoek maakt op de eerste plaats duidelijk dat accumulatie van organische stof nodig is voor soortenrijke duingraslanden. Omdat de accumulatie van organische stof en stikstof in de bodem na ca. 40-60 jaar afvlakt, zeker in de kalkrijke duinen lijkt de accumulatie van organische stof op zich geen probleem. De accumulatie van stikstof is sterk gekoppeld aan die van organische stof in de bodem. In de oudere stadia treden ook geen grote veranderingen op in C/N-ratio's. Het overschot aan N-depositie wordt in de oude stadia slechts in beperkte mate geaccumuleerd. Zoals boven is aangegeven spelen vermoedelijk andere processen een rol in de nutriëntenregulatie en de effecten daarvan op de soortdiversiteit. Mogelijk kan wel de ouderdom van het humusprofiel in kalkrijke bodems een factor zijn die een gunstige invloed heeft op de immobilisatie en mineralisatie van stikstof.

In kalkarme duingraslanden levert ouderdom en daarmee indirect de accumulatie van organische stof een hysterese-effect op herstel van de vegetatie bij vegetatiebeheer. Dit mechanisme loopt via 1) sterke verzuring van de bodemtoplaag, 2) afname van kaal zand, 3) afnemende lichtcondities door toename van grassen, 4) mogelijk een hoge N-mineralisatie door een geringe immobilisatie.

#### **4.7 Implicaties voor het beheer**

In deze paragraaf beantwoorden we de tweede hoofdvraag: *Is het creëren van een jonge bodem met weinig organische stof en stikstof door middel van plaggen en verstuiving een effectieve herstelmaatregel?*

### **Oude duingraslanden handhaven en successie naar struweel en bos tegenhouden**

Voor het beheer zijn de verschillen in ontwikkeling tussen kalkrijke en kalkarme duinen bijzonder relevant. Als de piek in biomassa-productie en vergrassing in de kalkrijke duinen na ca. 40 jaar inderdaad slechts tijdelijk is, is niets doen en indien nodig het tegengaan van successie naar bos en struweel een goed beheer. Voor de vestiging van voldoende duingraslandsoorten is een langere termijn vereist. Het opgebouwde humusprofiel in de bodem lijken op zichzelf geen probleem, zolang de bodem maar kalkhoudend is. Dit leidt tot zowel relatief lage N- als lage P-beschikbaarheid (Kooijman en Besse 2002). In het voorduin zal aan de instandhouding van kalkrijke condities de instuiving van kalkrijk zand een rol spelen in het handhaven van een hoge pH in het organisch profiel.

### **Verstuiving en stabilisatie**

In kalkarme duinen is na 40 jaar een duidelijk optimum te zien in de soortenrijkdom van het duingrasland. Mogelijk ligt dit optimum in mogelijk werkelijkheid enige jaren later, maar in ieder geval zijn oudere, stabiele stadia duidelijk minder divers, vooral wat betreft korstmossen. Deze afname is waarschijnlijk vooral het gevolg van sterke verzuring, vergrassing, maar ook van het verdwijnen van zandige, open plekken door verdichting van de vegetatie. Maatregelen tegen vergrassing zoals begrazing zijn al op grote schaal ingezet. In de stadia ouder dan 40-?60 jaar wordt begrazing echter minder effectief omdat ze de verzuring niet ongedaan maakt. Het bevorderen van lokale verstuiving is dan minstens zo belangrijk, omdat daarmee zwak gebufferde omstandigheden en vestigingsmogelijkheden voor plantensoorten worden bevorderd.

Omdat soortenrijkere duingraslanden pas op een langere termijn (20-40 jaar) ontwikkelen vanaf stabilisatie zou het beheer zich ook op minstens deze termijn moeten gaan richten. Daarbij moet naast het bevorderen van verstuiving juist ook worden gekeken naar hoe verstuivingen langdurig kunnen stabiliseren om de ontwikkeling van duingraslanden mogelijk te maken. Het stabiliseren van gereactiveerde stuifkuilen hoeft daarom ook niet als nadeel te worden gezien. Het is juist het proces wat nodig is voor ontwikkeling van duingrasland! Een kortstondig gereactiveerde stuifkuil zorgt in de zones met kaal zand voor minstens 40 jaar voor een hoge biodiversiteit. Daarnaast vindt in de stroozones lokale verhoging van de pH en vorming van zandige plekken plaats, wat de diversiteit van korstmossen verder verhoogt. Ander belangrijk punt is de vraag of grootschalige verstuivingen ten behoeve van herstel van duingraslanden moeten worden nagestreefd. Deze leiden eerder tot grootschalig voorkomen van Witte duinen en dragen pas bij aan vorming van duingraslanden als ze (grootschalig) stabiliseren. Dit laten bijvoorbeeld luchtfoto's van Meijndel ook zien: 1938 veel zand en weinig gras & bos; 1960: egaal grijs beeld door graslanden; 2009: veel struweel/bos, redelijk wat graslanden en beetje zand (mededeling H. van der Hagen). Grootschalige verstuivingen hebben ook het risico dat waardevolle oude duingraslanden worden opgeruimd door verstuiving. Tijdens het veldwerk van dit onderzoek constateerden we dat secundaire stuifkuilen in aantal sterk zijn toegenomen in het voorduin van de Luchterduinen en hierdoor juist ook grote oppervlakten oudere soortenrijke stadia gaan verstuiven. Het nastreven van meer verstuivingsdynamiek in kustduinen behoeft daarom een genuanceerde aanpak met een lange termijn oriëntatie. Twee strategieën zijn daarbij een goede optie: 1) min of meer continu hebben/ bevorderen van kleinschalige verstuivingen die lokaal ontstaan en stabiliseren, 2).grootschalige verstuivingen die tevens langdurig stabiliseren en leiden tot hernieuwde bodem- en vegetatiesuccessie naar duingrasland. Grootschalige verstuiving op zich dient juist niet tot doel worden verheven.

### **Ondiep en gevarieerd plaggen**

Wegens de gunstige uitwerking van organische stof op de soortdiversiteit van duingraslanden zou plagbeheer hierop gericht kunnen worden. In verruigde graslanden met oppervlakkige verzuring zorgt plaggen voor het creëren van een pioniersituatie en het blootleggen van een basenrijkere bodemlaag. Door ondiep te plaggen kan een deel van het organisch materiaal achterblijven en zorgen voor een snelle ontwikkeling naar duingrasland. Plaggen met een variabele diepte is daarbij ook een optie, zodat successiesnelheden op kleine schaal gaan verschillen en zo waardevolle ruimtelijke heterogeniteit wordt gestimuleerd. Vooral in het veelal verruigde en oppervlakkig verzuurde middenduin in het Rhenodunaal district zou dit een goede optie zijn. Waternet heeft met zo'n aanpak goed resultaat geboekt in Rozenwaterveld (mededeling M. van Til).

## **4.8 Adviezen voor vervolgonderzoek**

We adviseren om vervolgonderzoek te richten op de volgende zaken:

- Het verbeteren van bodemmodellen ten einde beter de mineralisatie van stikstof en ook fosfaat te modelleren. Een verbeterd model zou kunnen worden gebruikt om effecten van stikstofdepositie en beheerscenario's beter te kunnen evalueren. Van belang is een betere parametrisering van decompositie en mineralisatie op basis van metingen. De parameters voor decompositie en mineralisatie verschillen vermoedelijk voor kalkrijke en kalkarme bodems.
- Meer kwantitatief inzicht in de ontwikkeling van de onverzadigde zone hydrologie in het humusprofiel gedurende de successie. Modelling van de nutriëntenhuishouding berust op modellering van de vochthuishouding. Op dit moment bestaan geen goede metingen aan de elementaire hydrologische eigenschappen van duinbodems met droog duingrasland.
- Aanvullend gegevens verzamelen over de bodem- en vegetatiesuccessie in het minder kalkrijke middenduin dat in de dataset van dit onderzoek een hiaat was. Het areaal duingrasland in deze duinzone is kwantitatief belangrijk en het duingrasland is hier sterker achteruitgegaan dan in het kalkrijke voorduin.
- Aanvullend gegevens verzamelen over de bodem- en vegetatiesuccessie in het duingebied in van het Waddendistrict. De bodemsuccessie kan hier afwijken van het kalkarme deel van het Rhenodunale district wegens het lagere ijzergehalte. Het ijzergehalte beïnvloedt weer de fosfaatbeschikbaarheid.
- Meer inzicht verwerken in de invloed van initiële kalkgehalte van stabiliserende verstuingen en instuiving van kalkrijk zand op de duurzaamheid van soortenrijke kalkrijke duingraslanden.
- De interactie van verstuiwings- en stabilisatiedynamiek met bodem- en vegetatiesuccessie van duingraslanden. Voor het inzetten van verstuing als herstelmaatregel is meer kwantitatief inzicht nodig in de doorwerking op successie naar duingrasland. Dit onderzoek moet zich niet alleen richten hoe het duin weer gaat stuiven maar ook hoe het weer stabiliseert.
- Op basis van dit en ander recent onderzoek en ervaringen van beheerders kunnen herstel- en beheerstrategieën nader worden uitgewerkt. De aanbevelingen voor het beheer in dit rapport (paragraaf 4.7) richten zich op de hoofdlijnen. Een meer gedetailleerde uitwerking vergt synthese van inzichten uit recent natuurherstelonderzoek en ervaringen van beheerders.





# Literatuur

Aggenbach C.J.S. & M.H. Jalink (1999). Serie Indicatoren. Indicatorsoorten voor verdroging, verzuring en eutrofiëring van plantengemeenschappen. Deel 8: Droge duinen. VEWIN/ IKC Natuurbeheer/ Kiwa N.V./ Staatsbosbeheer, Driebergen.

Aptroot, A., Herk, Van Kok & L. Sparrius (2011). Veldgids korstmossen van duin, heide en stuifzand. Bryologische en lichenologische werkgroep van de KNNV, 158 pp.

Arens B, Geelen, H. Van der Hagen & R. Slings (2007). Duurzame verstuiving in de Hollandse duinen. Kans, droom of nachtmerrie. Eindrapport Fase 1. RAP2007.02 Arens BSDO/ Waternet/ PWN Waterleidingbedrijf Noord -Holland/ Duinwaterbedrijf Zuid-Holland.

Arens, S.M., L. Geelen, H. van der Hagen & Q. Slings (2009). Duurzame verstuiving in de Hollandse Duinen; Kans, droom of nachtmerrie. Eindrapport Fase 2. Arens Bureau voor Strand- en Duinonderzoek, Waternet, nv PWN, Dunea, RAP2009.03.

Bobbink R. & Hettelingh J.P. (2011 eds.). Review and revision of empirical critical loads and dose-respons relationships. Proceedings of an expert workshop, Noordwijkerhout 23-25 June 2010. RIVM report: 680359002, B-Ware/ RIVM.

De Haan, B.J., J. de Kros, R. Bobbink, J.A. Jaarsveld, W. De Vries & H. Noordijk (2008). Ammoniak in Nederland. PBL-rapport 500125003. Planbureau voor de Leefomgeving, Bilthoven, 61 pp.

Ehrenburg, A. (1994). Landschapskartering van de Amsterdamse Waterleidingduinen 1988-1989. Gemeentewaterleidingen Amsterdam.

Fujita, Y. & P. M. van Bodegom (2013). Towards a proper integration of hydrology in predicting soil nitrogen mineralization rates along natural moisture gradients. *Soil Biology and Biochemistry* 58(0): 302-312.

Jones M.L.M., Wallace H.L., Norris D., Brittain S.A., Haria S., Jones R.E. et al. (2004). Changes in vegetation and soil characteristics in coastal sand dunes along a gradient of atmospheric nitrogen deposition. *Plant Biol* 2004;6(5):598-605.

Jones M.L.M., A. Sowerby & H.A. Wallace (2007). Better Understanding of Soil Resources - Dune Stabilisation and Rates of Soil Development on Welsh Dune Systems. Final Report to Countryside Council for Wales. March 2007, CEH Bangor.

Kooijman, A.M. & M. Besse (2002). The higher availability of N and P in lime-poor than lime-rich coastal dunes in the Netherlands. *Journal of Ecology* 90: 394-403.

Kooijman, A.M. & M.W.A. De Haan (1995). Grazing as a measure against grass encroachment in Dutch dry dune grassland: effects on vegetation and soil. *Journal of Coastal Conservation* 1: 127-134.

Kooijman, A.M., J. Dopheide, J. Sevink, I. Takken & J.M. Verstraten (1998). Nutrient limitation and their implications for the effects of atmospheric deposition in lime-poor and lime-rich coastal dunes in the Netherlands. *Journal of Ecology* 86: 511-526.

Ministerie LNV (2006). Natura 2000 doelendocument. Ministerie van LNV, Den Haag.

Parton, W. J. & D. S. Schimel (1987). Analysis of Factors Controlling Soil Organic-Matter Levels in Great-Plains Grasslands. *Soil Science Society of America Journal* 51(5): 1173-1179.

Parton, W. J. & J. M. O. Scurlock (1993). Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. *Global Biogeochemical Cycles* 7(4): 785-809.

Schamineé J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff (1998). De Vegetatie van Nederland 4. Plantengemeenschappen van de kust en van binnenlandse pioniermilieus. Aptroot, A., Herk, Kok van &

Sparrius, L. 2011. Veldgids korstmossen van duin, heide en stuifzand. Bryologische en lichenologische werkgroep van de KNNV, 158 pp.

Kooijman, A.M. and de Haan, M.W.A. 1995. Grazing as a measure against grass encroachment in Dutch dry dune grassland: effects on vegetation and soil. *Journal of Coastal Conservation* 1: 127-134.

Sparrius, L.B., Kooijman, A.M. and Sevink, J. 2011. The invasiveness of *Campylopus introflexus* in drift sands depends on nitrogen deposition and organic matter. *Applied Vegetation Science* 14: 221-229

Sparrius, L.B., Kooijman, A.M. and Sevink, J. 2012. Effects of nitrogen deposition on soil and vegetation in primary succession stages in inland drift sands. *Plant and Soil* 353, 261-272

Van Til, M. & Mourik, J. 1999. Hieroglyfen van het zand. Vegetatie en landschap van de Amsterdamse Waterleidingduinen. Gemeentewaterleidingen Amsterdam, 272 pp.

Walse, C., B. Berg, et al. (1998). "Review and synthesis of experimental data on organic matter decomposition with respect to the effect of temperature, moisture, and acidity." *Environmental Reviews* 6(1): 25-40.

Wouters, B. & E. Remke. 2012. Onderzoeksprogramma Levende Duinen. Stichting Bargerveen rapport, Nijmegen



# Bijlage 1: Ligging van vlakken met van verschillende ouderdom na stabilisatie.

Ligging van vlakken van verschillende stabilisatieduur en met ontwikkeling van duingrasland op basis van de GIS-analyse van de luchtfoto interpretatiekaarten uit de jaren 1938, 1958, 1968, 1979, 1990 en 2006. Naast onderscheid in stabilisatieduur is ook onderscheid gemaakt in vlakken die na 1938 zijn gestabiliseerd zonder herverstuiving en vlakken die na 1938 op nieuw zijn gaan stuiven en vervolgens weer zijn gestabiliseerd.

## Vlakken met leeftijd van stabilisatieduur zonder herverstuiving altijd duingrasland na stabilisatie

Toelichting legenda

stab x-x j = range in jaren t.o.v. 2012 dat stabilisatie op trad (= stabilisatieduur)

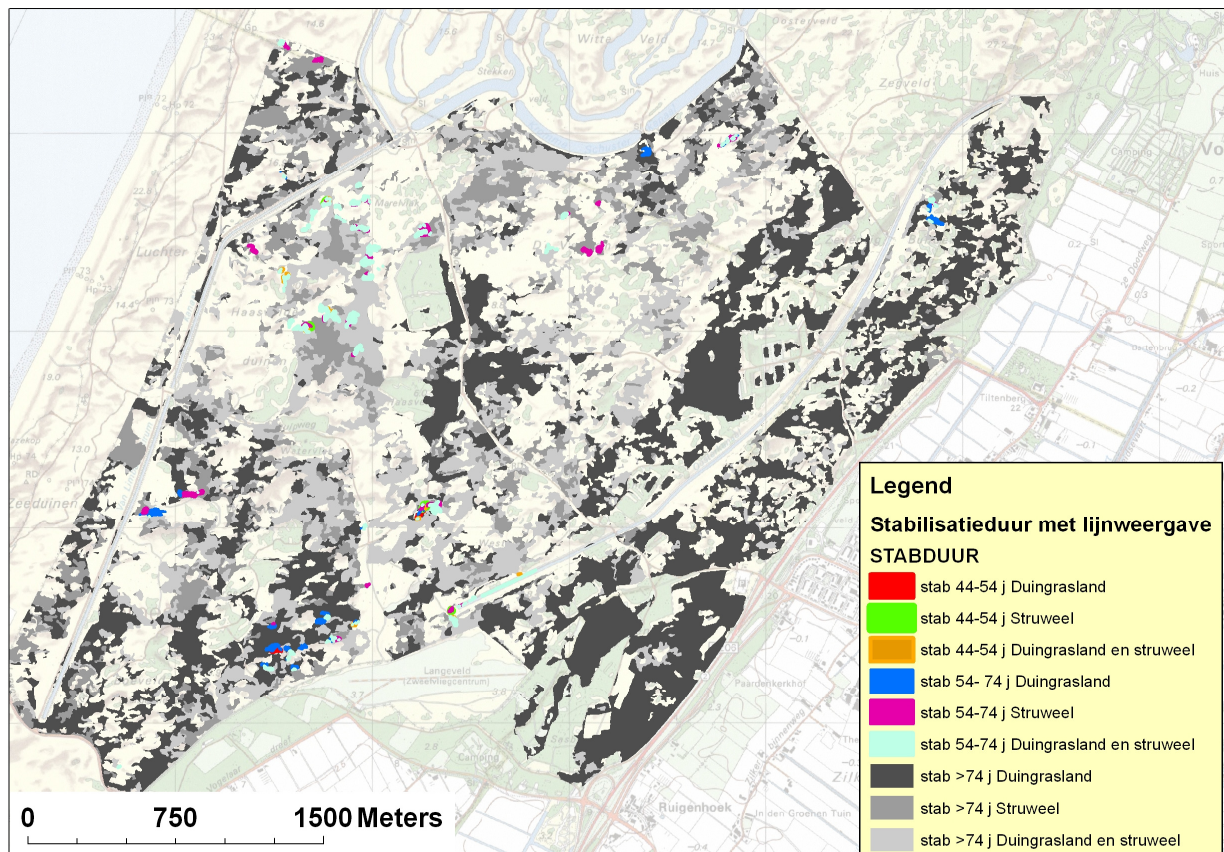
Vegetatie na verstuiving:

Duingrasland: alleen duingrasland

Struweel: alleen struweel

Duingrasland en struweel: zowel duingrasland als struweel en 2006 duingrasland

Omdat de vlakken met stabilisatieduur 44-55 jaar zeer klein zijn, worden ze t.b.v. de zichtbaarheid op de kaart groter weergegeven dan ze in werkelijkheid zijn.

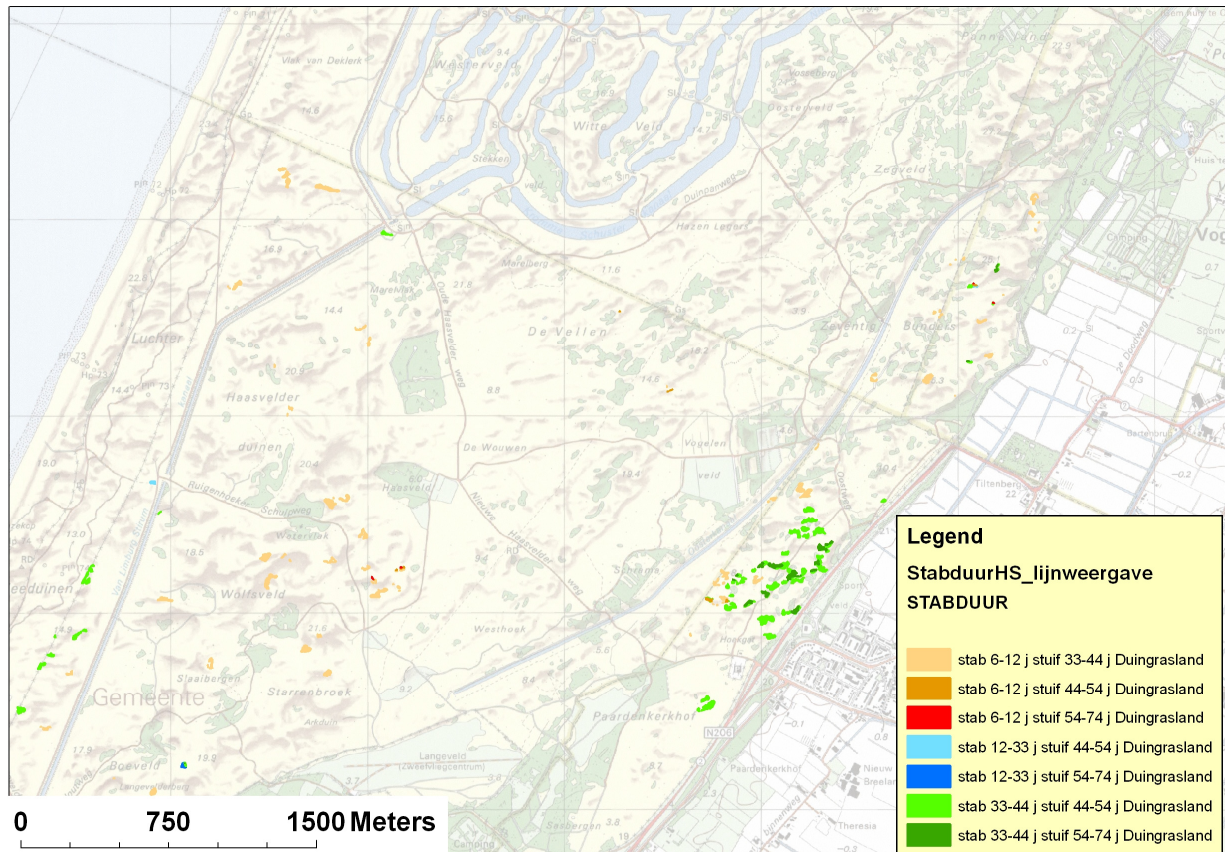


**Vlakken met leeftijd van stabilisatieduur met herverstuiving en altijd duingrasland na stabilisatie**  
 Toelichting legenda

stab x-x j = range in jaren t.o.v. 2012 dat stabilisatie op trad (= stabilisatieduur)

stuif x-x j = range in jaren t.o.v. 2012 dat herverstuiving optrad

Omdat de meeste vlakken zeer klein zijn, worden ze t.b.v. de zichtbaarheid op de kaart groter weergegeven dan ze in werkelijkheid zijn.



## **Bijlage 2: Locatie en bodemgegevens van de meetlocaties in de Luchterduinen**

nr	X m	Y m	leef tijd	kalk klasse	0 = noord expositie	helling	solar radiation	soil living nos+lich cm	soil LFH dikte cm	soil A dikte cm	soil AC dikte cm	soil 2eA dikte cm	soil 2eA bovenkant cm-mv	soil 3eA dikte cm	soil 3eA bovenkant cm-mv	soil top 1e lime cm
1	96750.0	479536.3	33_44	0	306.16	1.51	942535	2.0	1.0	1.0	1.5	2.0	13	2	13	>30
2	97027.3	479973.3	33_44	0	96.00	9.84	943825	1.5	0.5	3.0	3.5	4.0	7	0	0	>33
3	97048.7	479886.4	33_44	0	239.53	3.72	949903	2.0	0.5	0.0	1.5	4.5	12	0	0	>26
4	96933.4	480043.8	33_44	0	136.28	4.34	970646	1.0	0.5	0.0	3.0	0.0	0	0	0	>30
5	96836.2	480027.0	33_44	0	290.64	9.09	883083	1.0	0.0	2.0	6.0	11.0	13	0	0	?
6	97106.1	480244.1	33_44	0	174.00	5.12	970283	1.0	0.0	2.5	2.5	0.0	0	0	0	11
8	97248.7	480533.3	33_44	0	155.82	7.64	967007	1.0	0.5	4.0	6.0	0.0	0	0	0	16
9	97168.5	480200.1	33_44	0	136.84	3.16	960063	1.0	1.0	0.5	2.5	0.0	0	0	0	27
10	97023.7	480259.9	33_44	0	142.54	9.74	983607	1.5	0.5	2.0	2.5	20.5	9	0	0	22
11	98079.0	481671.5	33_44	0	158.40	4.20	953430	0.5	0.0	4.0	6.0	0.0	0	0	0	22
12	98085.3	481671.9	33_44	0	189.88	7.27	970478	1.0	0.0	1.0	7.0	7.0	16	0	0	26
13	98370.1	482042.1	11_22	0	269.45	5.00	886710	1.5	0.0	0.0	8.0	13.0	21	0	0	0
14	98379.0	482114.6	11_22	0	75.69	3.96	924056	1.5	0.0	0.0	1.0	13.0	17	0	0	16
15	97841.8	481193.0	11_22	0	191.19	5.53	958455	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
16	96657.2	479901.5	0	0	93.85	1.24	909112	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
17	96777.5	480065.8	0	0	178.31	16.21	1020543	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
18	96796.6	480161.8	0	0	176.49	18.83	1023516	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	5
19	97591.8	481205.6	0	0	221.23	4.67	949836	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	12
20	97588.7	481196.2	0	0	287.67	2.05	916098	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	23
21	97602.3	481188.6	11_22	0	275.34	7.15	913350	0.5	0.0	0.5	0.0	0.0	0	0	0	0
22	98093.8	481366.7	6_11	0	245.35	6.64	948308	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
23	98113.2	481513.7	6_11	0	24.15	8.81	832750	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
24	98234.3	481616.5	6_11	0	172.59	7.13	989554	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
25	98327.1	482086.4	6_11	0	282.37	3.45	929891	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
26	98229.8	482051.3	6_11	0	248.93	2.62	920137	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
27	98457.9	482336.9	6_11	0	248.93	2.62	920137	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
28	98599.2	482431.3	6_11	0	248.93	2.62	920137	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
34	98551.8	482432.6	0	0	248.93	2.62	920137	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
36	97848.0	481199.9	0	0	175.10	12.47	1010284	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
37	96721.3	479504.4	>74	0	284.04	4.80	934139	1.0	0.5	5.5	2.0	0.0	0	0	0	>29
38	96615.7	479319.6	>74	0	314.05	3.00	925813	1.0	0.0	7.0	7.0	0.0	0	0	0	>30
39	96545.9	479240.8	>74	0	14.60	20.35	668449	3.0	2.5	4.0	4.0	3.0	11	0	0	>27
40	96540.9	479215.8	>74	0	130.52	15.86	1007331	1.5	0.5	3.5	15.0	0.0	0	0	0	>22
41	96479.3	479231.3	>74	0	346.64	18.98	726919	1.5	1.5	13.5	7.0	0.0	0	0	0	>30
42	96406.2	479233.5	33_44	0	179.33	10.91	1007158	0.8	1.0	11.5	1.0	0.0	0	0	0	>17
43	96585.5	479825.7	>74	0	170.33	10.30	1003882	1.0	1.0	7.0	2.0	0.0	0	0	0	>33
44	96599.8	479802.0	>74	0	302.24	2.21	932557	1.0	3.0	2.5	1.5	0.0	0	0	0	>35
45	96549.4	479830.7	>74	0	17.74	11.72	836735	2.5	2.0	2.0	2.5	5.0	19	0	0	>30
46	96846.1	479992.1	>74	0	353.49	10.92	813063	1.0	0.0	5.0	3.0	0.0	0	0	0	>25
48	96843.0	479915.5	>74	0	248.52	1.73	941513	2.0	0.5	4.5	4.0	0.0	0	0	0	>30
49	96878.7	479948.7	44_54	0	185.92	17.11	1050840	0.5	0.0	5.5	3.0	2.0	19	0	0	>33
50	97327.5	480593.2	>74	0	151.99	14.45	1016956	1.5	0.0	9.0	6.0	0.0	0	0	0	26
53	97632.9	481128.8	>74	0	91.14	1.36	928110	0.5	0.0	5.5	9.5	0.0	0	0	0	?
54	97632.8	481061.7	>74	0	171.02	16.76	1034521	2.0	0.0	7.0	13.0	0.0	0	0	0	>25
55	97675.5	481128.2	>74	0	333.74	11.15	810084	1.5	1.0	2.0	6.0	0.0	0	0	0	>35
56	97582.4	481082.5	>74	0	128.11	0.93	932701	1.5	0.0	6.0	8.0	4.0	23	0	0	>30
59	98313.6	481808.5	>74	0	30.36	11.54	832705	2.5	2.0	12.0	5.0	0.0	0	0	0	18
60	98198.5	481884.0	>74	1	9.48	4.97	879138	1.5	1.0	7.0	2.0	0.0	0	0	0	15
61	98304.4	481886.0	>74	0	125.03	4.23	948817	2.0	0.0	6.0	6.0	0.0	0	0	0	13
68	93887.9	478998.8	6_11	1	55.48	9.58	774096	0.0	3.0	0.0	2.0	0.0	0	0	0	3
71	93565.4	479916.9	33_44	1	177.57	15.26	1028520	0.0	0.0	3.0	5.0	0.0	0	0	0	3
72	93416.9	479886.4	33_44	1	295.69	1.51	927801	0.0	1.0	2.0	9.5	12.0	12.5	0	0	1.5
73	93567.9	480168.5	33_44	1	304.14	4.25	902774	0.5	0.0	3.0	7.0	11.0	16	0	0	0
74	93587.6	480161.7	33_44	1	101.49	16.21	940725	0.5	1.5	2.5	0.0	3.0	18	0	0	0
76	93610.1	480244.0	33_44	1	200.87	8.45	983169	1.5	0.0	10.0	5.0	0.0	0	0	0	9
79	93923.0	480667.3	11_22	1	67.43	6.05	902886	2.0	1.0	0.0	1.0	3.0	27	0	0	0
83	94352.1	481692.1	6_11	1	1.24	8.77	827322	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
85	93841.3	478889.3	0	1	233.79	3.86	921875	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
86	93902.6	478993.0	6_11	1	308.43	18.63	724721	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
87	94756.0	479887.4	6_11	1	310.13	17.42	774328	0.3	0.0	2.0	0.0	0.0	0	0	0	?
88	94757.6	479892.3	6_11	1	298.50	2.85	891154	0.5	1.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
89	95055.5	480101.3	6_11	1	98.38	12.89	918053	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
90	95023.6	480090.5	22_33	1	105.09	4.74	932150	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
92	96412.3	481908.8	22_33	0	201.08	2.54	945821	1.5	1.0	0.5	16.5	1.0	19	0	0	9.5
93	96397.5	481926.6	54_74	1	126.04	2.44	938484	1.5	1.5	1.5	11.0	3.0	13	2	20	13
94	96823.5	481983.4	54_74	1	212.85	8.82	994021	0.5	2.0	2.0	7.0	0.0	0	0	0	9
103	95239.0	481494.0	54_74	1	83.65	4.25	907538	1.0	2.0	6.0	2.0	7.0	27	0	0	6
104	95282.0	481534.9	54_74	1	127.82	7.62	937620	0.0	1.0	4.0	1.0	5.0	9	0	0	4
105	95252.0	480095.0	33_44	1	122.79	5.04	958449	3.0	1.0	1.0	6.0	6.0	20	0	0	5
106	95263.0	480117.0	22_33	1	98.63	19.19	932287	2.5	2.0	0.0	4.0	0.0	0	0	0	4
107	95291.8	480123.9	54_74	1	328.84	2.26	902701	1.0	1.5	2.0	4.5	3.0	8	0	0	12
108	95317.2	480086.3	54_74	1	244.95	0.47	922544	0.0	1.2	1.8	2.5	5.0	24	0	0	9.5
109	94493.7	479507.9	54_74	1	155.55	3.80	948272	2.0	1.0	6.0	13.0	0.0	0	0	0	6
110	94775.2	479558.7	54_74	1	85.51	1.71	929819	0.5	0.0	3.0	0.0	0.0	0	0	0	0
112	94486.4	479393.2	54_74	1	231.86	2.26	940756	1.0	0.5	2.0	13.5	0.0	0	0	0	5
113	94584.9	479382.1	54_74	1	248.64	7.37	958504	1.0	1.5	6.5	7.0	0.0	0	0	0	5
114	94603.4	479294.3	54_74	1	164.76	4.00	981148	2.0	0.0	3.0	5.5	0.0	0	0	0	11
117	94923.3	479524.4	54_74	1	267.80	8.34	906008	1.0	2.0	2.0	12.0	0.0	0	0	0	9
118	94741.0	479530.3	54_74	1	289.63	10.75	892614	0.8	0.5	3.5	6.0	0.0	0	0	0	12
120	94349.3	481696.9	6_11	1	192.99	9.68	971943	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
123	94800.2	479898.4	0	1	121.28	6.98	967422	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0
124	94															

nr	X m	Y m	leef tijd	kalk klasse	0 = noord expositie g	helling g	solar radiation	soil living nos+lich cm	soil LFH dikte cm	soil A dikte cm	soil AC dikte cm	soil 2eA dikte cm	soil 2eA bovenkant cm-mv	soil 3eA dikte cm	soil 3eA bovenkant cm-mv	soil top 1e lime cm
127	93712.5	480209.6	0	1	306.42	1.53	935462	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0		0		0
130	93771.3	480259.2	6_11	1	161.84	4.39	972548	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0		0		0
131	93807.7	480151.9	6_11	1	251.38	2.18	944711	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0		0		0
132	93802.6	480194.5	1_6	1	38.06	6.55	876987	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0		0		0
133	93769.4	480170.5	1_6	1	262.57	2.49	943776	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0		0		0
134	93769.7	480227.8	1_6	1	18.59	3.88	906213	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0		0		0
151	95224.0	480156.0	>74	1	2.56	4.71	868563	1.5	1.5	9.5	0.0	3.0	22	0		10
154	95295.8	480164.9	>74	1	160.16	3.10	963206	1.0	2.0	8.5	19.5	0.0		0		22
159	94313.7	481807.8	>74	1	78.14	7.82	913817	1.0	1.0	11.0	4.0	0.0		0		0
161	94317.0	481909.8	>74	1	313.95	11.00	850847	1.0	1.0	7.0	3.0	8.0	19	0		10
162	94340.6	481873.4	>74	1	4.09	1.51	928513	3.0	2.0	5.0	11.0	0.0		0		6
165	94283.8	481720.4	>74	1	349.84	3.87	889419	1.5	1.0	6.5	7.5	6.5	15	0		1
166	94294.3	481738.3	>74	1	224.16	13.62	991497	1.5	0.5	4.5	2.0	11.0	13	0		0
177	#n/a	#n/a	>74	1	#N/A	#N/A	#N/A	0.5	2.0	4.5	5.0	0.0		0		0
178	97242.2	480601.8	11_22	0	227.97	5.52	955441	1.5	0.5	0.5	0.0	4.0	12	0		0
179	97216.6	480600.5	11_22	0	104.84	8.01	944878	2.0	0.3	0.3	0.0	0.0		0		5
180	97233.7	480619.1	11_22	0	137.83	2.56	944731	1.0	0.0	0.0	0.5	6.0	5	0		8
183	97238.7	480627.2	22_33	0	237.16	1.78	948190	2.0	0.5	1.0	0.0	5.0	7	0		>30
184	97190.2	480634.9	22_33	0	60.72	3.08	930681	1.5	1.0	0.0	3.5	3.5	6.5	0		>23
187	97205.0	480588.4	11_22	0	122.65	0.74	924320	1.5	0.0	2.0	0.0	0.0		0		3
188	97297.7	480553.9	22_33	0	155.23	5.16	972212	1.0	0.0	1.0	0.0	0.0		0		9
189	97578.5	480991.3	22_33	0	213.65	15.49	1014988	0.0	0.5	0.0	15.5	0.0		0		21
190	96897.4	480266.8	22_33	0	137.00	10.52	988813	1.0	0.5	0.5	6.5	10.5	7.5	0		>32
191	96989.0	480313.4	22_33	0	11.23	4.63	896574	1.5	0.5	1.0	0.0	5.5	12	6	19	>25
193	97149.1	480575.1	22_33	0	238.02	4.43	943231	1.0	1.0	0.0	5.0	0.0		0		19
194	97638.0	481192.3	11_22	0	75.77	3.06	924155	1.5	0.3	0.0	1.2	8.0	11	0		7
195	97632.5	481194.1	11_22	0	314.84	13.73	837635	2.0	0.0	2.0	0.0	4.0	13	0		>23





## Bijlage 3: Resultaten regressiemodellen stabilisatieduur en zonnestraling

type var	depvar	invloed	model	r2	r2adj
soil	BD_0.5	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.62	0.61
soil	BD_5.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.22	0.19
soil	BOMpct_0.5	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.60	0.60
soil	BOMpct_5.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.53	0.53
soil	BOMpool_0.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.67	0.66
soil	BOMpool_0.5	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.60	0.59
soil	BOMpool_5.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.52	0.51
soil	d_A	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.54	0.53
soil	d_LFH	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.21	0.20
soil	d_LFH_A	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.59	0.59
soil	d_LFH_A_AC	stabduur p<0.10	stabduur lin 2e orde	0.62	0.60
soil	EC25C_0.5	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.16	0.13
soil	N_0.5	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.66	0.65
soil	N_5.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.58	0.57
soil	Npool_0.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.71	0.70
soil	Npool_0.5	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.65	0.64
soil	Npool_5.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.59	0.57
soil	pH_H2O_0.5	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.91	0.90
species	Agrovin_cap	solarrad <0.05	stabduur lin 1e orde	0.13	0.11
species	Airaprae	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.12	0.09
species	Ammoaren	solarrad p<0.05	solarrad lin 2e orde	0.67	0.66
species	Cerasemi	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.28	0.25
species	Cladfurc	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.28	0.25
species	Cladrang	stabduur en solarrad p<0.05	stabduur+solarrad lin 1e orde	0.17	0.13
species	Corycane	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.17	0.16
species	Dicrscop	stabduur en solarrad p<0.10	stabduur lin 2e orde + solarrad lin 1e orde	0.311	0.252
species	Dicrscop	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.25	0.23
species	Festrubr	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.15	0.13
species	Hypncupr	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.17	0.14
species	Hyporadi	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.35	0.32
species	Phlearen	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.25	0.22
species	Rumeacet	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.24	0.21
species	Seduacre	stabduur en solarrad p<0.10	stabduur lin 2e orde + solarrad lin 1e orde	0.24	0.18
species	Senesyly	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.14	0.11
species	Spermori	stabduur en solarrad p<0.05	stabduur lin 2e orde + solarrad lin 1e orde	0.34	0.28
species	Violcurt	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.44	0.43
veg str	cov_mos	stabduur en solarrad p<0.10	stabduur lin 2e orde + solarrad lin 1e orde	0.66	0.63
veg str	D_moslich	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.51	0.47
veg str	cov_kr	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.44	0.42
veg str	cov_tot	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.75	0.74
veg str	cov_zand	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.78	0.77
veg str	hoogte_kr	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.17	0.14
veg str	n_mos_lich	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.40	0.38
veg str	n_soortentot	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.50	0.48
veg str	n_vaatplant	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.33	0.31
veg str	standcrop	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.36	0.35

kalk	type var	depvar	invloed	model	r2	r2adj
kalkrijk	soil	Npool_0.5	stabduur en solarrad p<0.05	stabduur lin 2e orde + solarrad lin 1e orde	0.72	<b>0.69</b>
kalkrijk	soil	BOMpool_0.15	stabduur en solarrad p<0.10	stabduur lin 2e orde + solarrad lin 1e orde	0.66	<b>0.62</b>
kalkrijk	soil	BOMpool_0.5	stabduur en solarrad p<0.10	stabduur lin 2e orde + solarrad lin 1e orde	0.71	<b>0.67</b>
kalkrijk	soil	BD_0.5	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.53	<b>0.51</b>
kalkrijk	soil	BD_5.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.15	0.13
kalkrijk	soil	BOMpct_0.5	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.62	<b>0.61</b>
kalkrijk	soil	BOMpct_5.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.24	0.23
kalkrijk	soil	BOMpool_5.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.29	0.28
kalkrijk	soil	d_A	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.65	<b>0.65</b>
kalkrijk	soil	d_LFH	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.27	0.25
kalkrijk	soil	d_LFH_A	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.72	<b>0.71</b>
kalkrijk	soil	d_LFH_A AC	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.64	0.63
kalkrijk	soil	N_5.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.39	<b>0.36</b>
kalkrijk	soil	Npool_0.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.67	<b>0.65</b>
kalkrijk	soil	Npool_5.15	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.47	<b>0.44</b>
kalkrijk	soil	pH_H2O_0.5	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.65	<b>0.63</b>
kalkrijk	species	Agrovin_cap	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.20	0.19
kalkrijk	species	Airaprae	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.12	<b>0.11</b>
kalkrijk	species	Calmepig	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.18	<b>0.14</b>
kalkrijk	species	Camplute	stabduur en solarrad p<0.10	solarrad lin 2e orde	0.31	<b>0.26</b>
kalkrijk	species	Cladgrac	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.10	<b>0.08</b>
kalkrijk	species	Cladgrac	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.10	0.08
kalkrijk	species	Dicrscop	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.35	<b>0.34</b>
kalkrijk	species	Galimoll	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.22	0.21
kalkrijk	species	Galiveru	stabduur en solarrad p<0.10	stabduur lin 2e orde + solarrad lin 1e orde	0.34	0.26
kalkrijk	species	Hypncupr	stabduur en solarrad p<0.05	stabduur lin 2e orde + solarrad lin 1e orde	0.45	<b>0.39</b>
kalkrijk	species	Luzucamp	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.32	0.31
kalkrijk	species	Phlearen	stabduur p<0.10	stabduur lin 2e orde	0.34	<b>0.32</b>
kalkrijk	species	Poa_prat	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.29	0.28
kalkrijk	species	Polyjuni	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.23	0.22
kalkrijk	species	Polyodor	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.11	0.09
kalkrijk	species	Seduacre	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.07	<b>0.03</b>
kalkrijk	species	Verbthap	stabduur en solarrad p<0.05	stabduur lin 2e orde + solarrad lin 1e orde	0.35	<b>0.28</b>
kalkrijk	species	Veroarve	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.25	0.24
kalkrijk	species	Verooffi	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.09	0.07
kalkrijk	veg str	standcrop	stabduur en solarrad p<0.10	stabduur lin 2e orde + solarrad lin 1e orde	0.38	<b>0.30</b>
kalkrijk	veg str	cov_kr	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.55	<b>0.53</b>
kalkrijk	veg str	cov_mos	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.48	0.47
kalkrijk	veg str	cov_tot	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.70	<b>0.69</b>
kalkrijk	veg str	cov_zand	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.70	<b>0.69</b>
kalkrijk	veg str	D_moslich	stabduur p<0.05	stabduur lin 1e orde	0.24	0.22
kalkrijk	veg str	hoogte_kr	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.22	<b>0.19</b>
kalkrijk	veg str	n_soortentot	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.52	<b>0.50</b>
kalkrijk	veg str	n_vaantplant	stabduur p<0.05	stabduur lin 2e orde	0.44	0.41
kalkrijk	veg str	n_mos_lich	stabduur p<0.10	stabduur lin 2e orde	0.41	<b>0.39</b>



