
Succes en limiterende factoren van natuurontwikkeling in Meijndel en Berkheide

Sanne Jacobs
Houweelstraat 23
1825 KZ Alkmaar
srjacobs@live.nl

In 1997 is het natuurontwikkelingsproject in Meijndel gestart om de duinen, die destijds gebruikt werden voor de drinkwatervoorziening van Den Haag, weer tot natuur om te vormen. In 2002 volgde een deel van Berkheide. Inmiddels is er een aantal jaren verstreken en is het van belang om te weten welk effect de ingrepen gehad hebben en of de projecten succesvol zijn. Om dit te onderzoeken is het van belang om te weten wanneer natuurontwikkeling succesvol is, hoe lang het duurt voordat succes bereikt is en welke factoren natuurontwikkeling limiteren. Dit is in deze studie onderzocht.



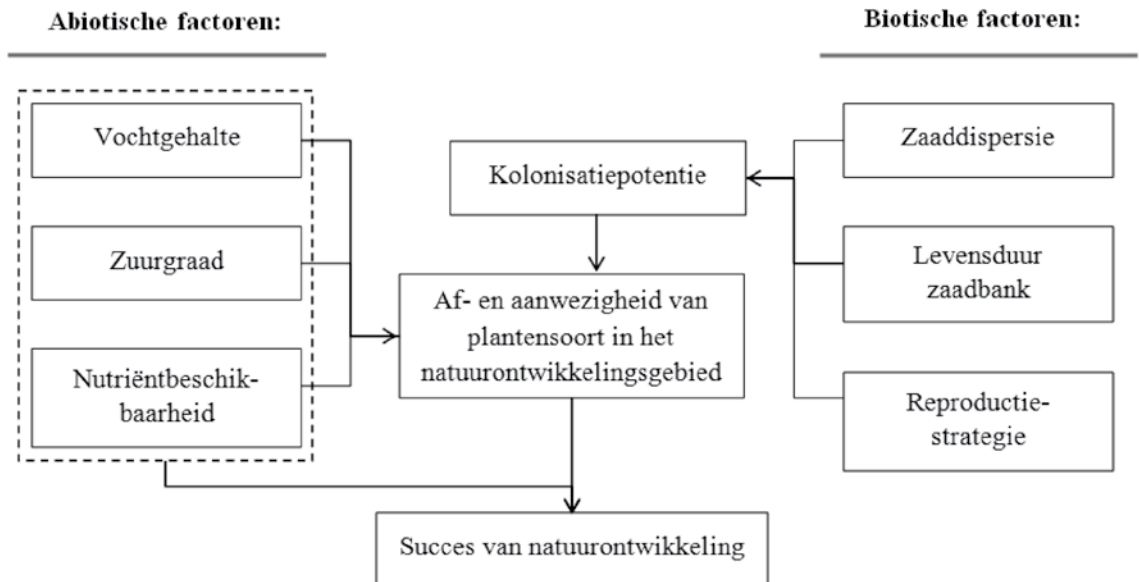
*Natuurontwikkeling in de Helmsduinen: een natte duinvallei met op de voorgrond een brede orchis *Dactylorhiza majalis*. (foto: Vincent van der Spek)*

Theoretische achtergrond

De termen natuurontwikkeling en natuurherstel worden vaak door elkaar gebruikt. Om verwarring te voorkomen, is natuurontwikkeling in dit onderzoek als volgt gedefinieerd: de ontwikkeling van nieuwe natuur door fysieke ingrepen en een verandering van landgebruik. Deze ingrepen zijn gericht op het tot stand brengen van ecologische processen. Aanwezigheid van deze processen zorgt voor geschikte condities voor plant- en diersoorten die in het ecosysteem gewenst zijn, de doelsoorten. Het succes van natuurontwikkeling is daarom afhankelijk van de aanwezigheid van ecologische processen. Het probleem is dat processen niet te meten zijn. Daarom is het succes in dit onderzoek gemeten aan de hand van de aanwezigheid van doelsoorten.

In onderzoek naar het succes van natuurherstel of –ontwikkeling wordt voornamelijk naar plantensoorten gekeken. De aanwezigheid van doelplantensoorten wordt beïnvloed door verschillende factoren (Figuur 1). Deze factoren kunnen worden ingedeeld in biotische en abiotische factoren (Bakker en Berendse, 1999) en kunnen beperkend werken op het voorkomen van plantensoorten. Abiotische condities

worden voornamelijk beïnvloed door hydrologie, (voormalig) landgebruik en atmosferische depositie. Er zijn ook eigenschappen van plantensoorten zelf, die verspreiding van de soort kunnen beperken. In dit onderzoek zijn zaaddispersie, levensduur van de zaadbank en reproductiestrategie in acht genomen. Er zijn nog andere abiotische en biotische factoren, zoals lichtbeschikbaarheid en connectiviteit van het landschap, maar gegevens hiervoor zijn lastig te verkrijgen en daarom niet meegenomen.



Figuur 1 – Schematische weergave van de factoren die de aan- en afwezigheid van plantensoorten in een natuurontwikkelingsgebied bepalen.

1 Methode

1.1 Succes van natuurontwikkeling

1.1.1

Evaluatie van succes

Zoals hiervoor beschreven, zijn in dit onderzoek doelsoorten als indicator voor het succes van natuurontwikkeling gebruikt. Deze methode is ontleend aan het Handboek natuurdoeltypen (Bal et al., 2001). Dit boek geeft een lijst van doelsoorten voor alle natuurdoeltypen in Nederland. Als meest vergelijkbare natuurdoeltype voor Meijendel en Berkheide is type 2.12 gekozen: begeleid natuurlijk duinlandschap. In de lijst met doelsoorten worden verschillende soortengroepen genoemd, waaronder zoogdieren, vogels, vlinders, reptielen en amfibieën. Dit artikel zoomt daarbij in op de ontwikkeling van plantensoorten. De mate waarin doelsoorten aanwezig zijn is een indicatie van het succes van natuurontwikkeling. Elk natuurontwikkelingsgebied is echter uniek en soorten op de doelsoortenlijst kunnen een voorkeur hebben voor verschillende milieucondities. Daarom is nooit 100% van de doelsoorten aanwezig. Om toch een operationele definitie van succes te hebben, is er een drempelwaarde gebruikt. Bal et al. (2001) heeft percentages opgesteld, die een goede mate van doelbereiking weergeven. Voor duinen is dit 25%. Dit percentage is bepaald door te berekenen hoeveel doelsoorten er in een gebied verwacht kunnen worden, gebaseerd op kans op het voorkomen van een soort (Bal et al., 2001). Deze kans hangt af van de zeldzaamheid van de soort en de mate waarin de soort voorkeur heeft voor het ecosysteem. Of dit percentage daadwerkelijk representatief is voor een succesvol natuurontwikkelingsproject staat niet vast. Omdat het echter de meest betrouwbare beschikbare indicator is, is deze methode gebruikt.

1.1.1

Data-analyse

Voor Meijendel zijn gegevens van inventarisaties van plantensoorten gebruikt. Voor Berkheide is gebruik gemaakt van beschikbare gegevens uit vegetatiekarteringen. De gegevens van Meijendel en Berkheide zijn vergeleken met de doelsoortenlijsten. Voor elk gebied en elk jaar waarvoor gegevens beschikbaar waren, is het percentage van aanwezige doelsoorten per

soortengroep en de leeftijd van het project berekend. Eventuele ontwikkeling in de hoeveelheid aanwezige doelsoorten is met behulp van regressie geanalyseerd.

2.1

2.1.1

Planteneigenschappen

Abiotische factoren

Voor alle soorten uit de doelsoortenlijst zijn de indicatorwaarden opgezocht in Ellenberg et al. (1991). In Bal et al. (2001) is op een schaal aangegeven welke condities geschikt zijn voor de doelsoorten. Deze schaal is omgezet naar Ellenberg indicatorwaarden (Figuur 2). Deze indicatorwaarden geven de voorkeur aan van een plantensoort voor vochtgehalte (F), zuurgraad (R) en nutriëntbeschikbaarheid (N). De plantensoorten zijn in drie groepen verdeeld: aanwezige soorten (doel- en niet-doelsoorten), afwezige soorten (doelsoorten) en referentie (alle doelsoorten samen). De spreiding van indicatorwaarden van elk van de drie groepen zijn met elkaar vergeleken en met condities die Bal et al. (2001) aangeeft als geschikt.

Ellenberg F	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Bal et al. (2001) vochtgehalte	Droog		Vrij droog		Vochtig		Vrij nat		Nat	Zeer nat	Variabel	Open water
Ellenberg R	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
Bal et al. (2001) zuurgraad	Zuur		Gematigd zuur		Zwak zuur		Neutraal		Basisch			
Ellenberg N	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
Bal et al. (2001) nutriëntbeschikbaarheid	Oligotroof		Mesotroof		Zwak eutroof		Gematigd eutroof		Eutroof			

Figuur 2 – Vergelijking van Ellenberg indicatorwaarden en categorieën van Bal et al. (2001) voor vochtgehalte, zuurgraad en nutriëntbeschikbaarheid.

2.1.2

Biotische factoren

De invloed van reproductiestrategie is geanalyseerd, omdat zowel reproductie door zaden als vegetatieve reproductie kan bijdragen aan de aanwezigheid van een plantensoort (Combroux et al., 2002). Aan de hand van de methode van Van Dijk et al. (2007), is elke doelsoort toegewezen aan één van de volgende categorieën: (1) vegetatieve reproductie, (2) vegetatieve reproductie en reproductie door zaden en (3) reproductie door zaden. Gegevens voor de plantensoorten zijn afkomstig uit Hodgson et al. (1995).

Levensduur van de zaadbank en zaaddispersie zijn in acht genomen voor plantensoorten uit categorieën (2) en (3). Gegevens over de levensduur van de zaadbank komen uit de LEDA Traitbase in de vorm van de *seed bank longevity index* (SBLI) (Kleyer et al., 2008). Soorten met een SBLI hoger dan 0,3 zijn waarschijnlijk persistent en hebben daarom de grootste kans om in een gebied terug te keren als ze in het verleden ook voorkwamen (Ozinga et al., 2005). De methode van zaaddispersie is afkomstig uit Bouman et al. (2002). Als een soort effectief door wind, water of grote zoogdieren verspreid kan worden, is de soort toegewezen aan de categorie 'hoge dispersiepotentie' (Ozinga et al., 2005). Zo niet, dan is de soort toegewezen aan de categorie 'lage dispersiepotentie'.

2.1.3

Zeldzaamheid en ecologische amplitude

Minder voorkomende of zeldzame soorten komen op een kleinere hoeveelheid plekken voor en kunnen daarom een lagere aanwezigheid hebben in natuurontwikkelingsgebieden. Voor analyse is zeldzaamheid uitgedrukt als het aantal kilometercellen waarin de soort voorkomt. Voor elke soort is het aantal kilometercellen waarin de soort voorkomt geïndiceerd in één van de tien kilometercelfrequentieclassen naar Tamis et al. (2004). De laagste klasse is nul, waarin soorten geïndiceerd zijn die in geen van de kilometercellen voorkomen. De hoogste klasse is negen, waarin soorten zijn geïndiceerd, die in meer

dan 10.000 kilometercellen voorkomen. Hoewel de klassen niet gelijkmatig zijn verspreid, worden de waarden wel als continue waarden gebruikt.

De ecologische amplitude van een soort is de spreiding van geschikte condities voor soorten om voor te komen. Soorten met een kleine ecologische amplitude zijn specialist en komen onder een beperkt aantal condities voor. Generalisten zijn soorten met een grote ecologische amplitude en hebben een grote spreiding van geschikte condities. Informatie over ecologische amplitude is afkomstig van de website van het ecotopensysteem van Nederland en Vlaanderen (Runhaar et al., 2004).

2.1.4

Statistische analyse

Voor abiotische factoren, levensduur van de zaadbank, zeldzaamheid en ecologische amplitude is een one-way ANOVA uitgevoerd. Deze statistische toets heeft de gemiddelden van de drie groepen (aanwezige soorten, afwezige soorten en referentie) vergeleken. Voor eigenschappen met een significant verschil in gemiddelde is een Bonferroni post-hoc toets uitgevoerd om te bepalen welke groepen van elkaar verschillen.

Een chi-kwadraat toets is gebruikt om te zien of er een associatie is tussen reproductiestrategie en aanwezigheid in het natuurontwikkelingsgebied en tussen zaaddispersiepotentie en aanwezigheid. Cramér's V is gebruikt om de sterkte van de associatie te beschrijven. Voor alle eigenschappen geldt dat alleen soorten waarvan gegevens beschikbaar waren, meegenomen zijn in de analyse. SPSS 16.0 is gebruikt om de data statistisch te analyseren.

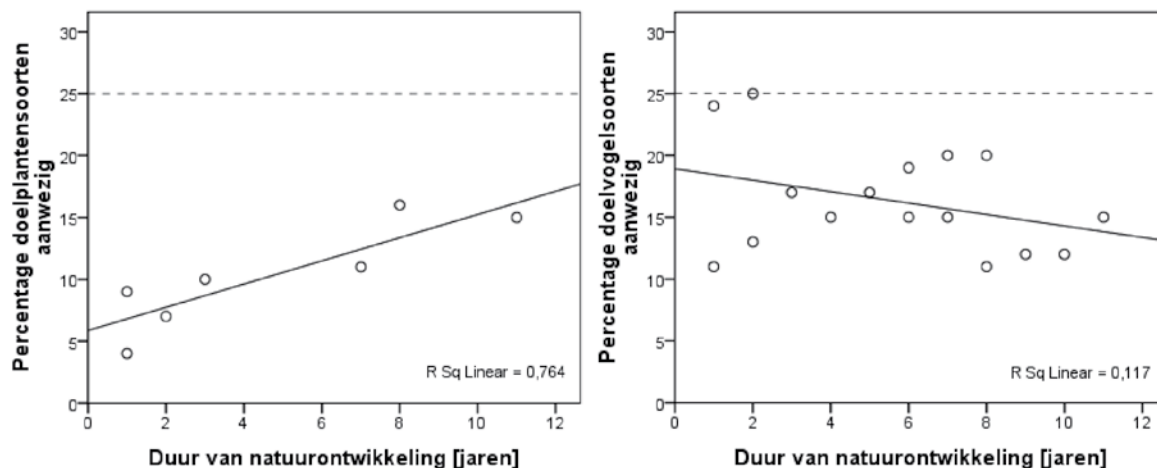
3

Resultaten

3.1

Succes van natuurontwikkeling

Het percentage aanwezige doelplantensoorten stijgt met het verloop van tijd (Figuur 3, links). Lineaire regressie verklaart het grootste deel van de variatie met een hoge significantie ($p < 0,01$). De grens van 25% voor een succesvol natuurontwikkelingsproject is nog niet bereikt.



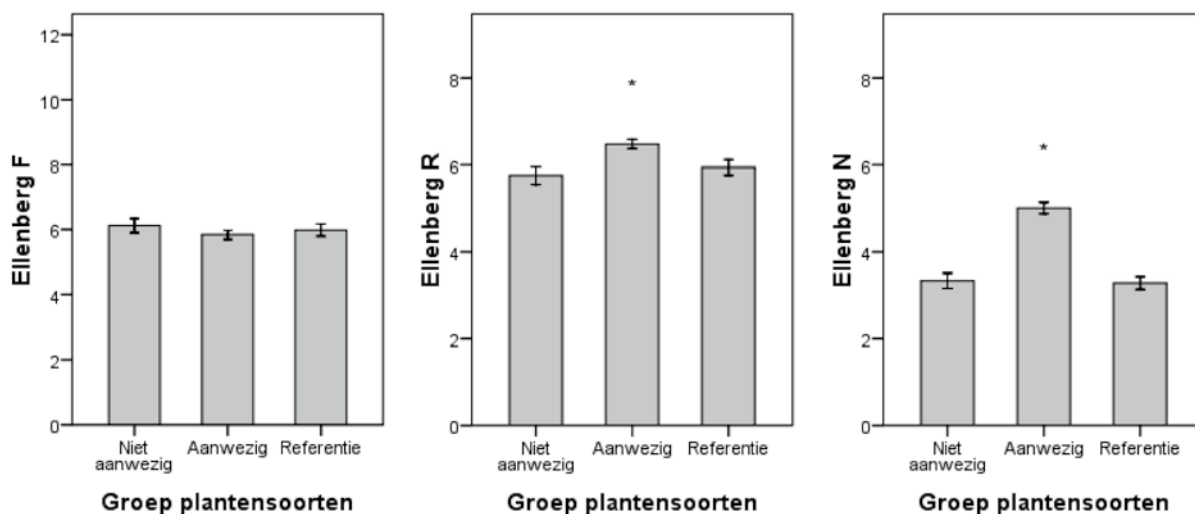
Figuur 3 – (links) Percentage doelplantensoorten aanwezig. De stippellijn geeft de grenswaarde voor succes aan.

3.2

Planteigenschappen

De vergelijking van geschikte condities voor doelsoorten aan de hand van Ellenberg indicatorwaarden en de condities gesuggereerd door Bal et al. (2001) laat geen afwijkingen zien voor nutriëntbeschikbaarheid en vochtgehalte, maar wel voor zuurgraad. Ellenberg R-waarden voor doelsoorten geven bijna basische condities aan, terwijl Bal et al. (2001) gematigd zuur tot neutrale condities aangeeft. Vergelijking van de drie groepen soorten laat een significant hogere zuurgraad en nutriëntbeschikbaarheid zien voor aanwezige soorten, vergeleken met afwezige soorten en de referentie (respectievelijk $p < 0,05$ en $p < 0,01$; Figuur 4). De hoge waarde voor de zuurgraad geeft aan dat de zuurgraad van de bodem in het natuurontwikkelingsgebied hoger is dan de optimale pH van voor afwezige soorten. Een hogere waarde voor nutriëntbeschikbaarheid geeft eutrofe condities aan.

Figuur 4 – Gemiddelde Ellenberg indicatorwaarden voor (links) vochtgehalte, (midden) zuurgraad en (rechts) nutriënt-beschikbaarheid per groep plantensoorten. De asterisk geeft aan dat er een significant verschil is gevonden met de twee andere groepen. De error bars geven de standaard error aan (± 1 SE).



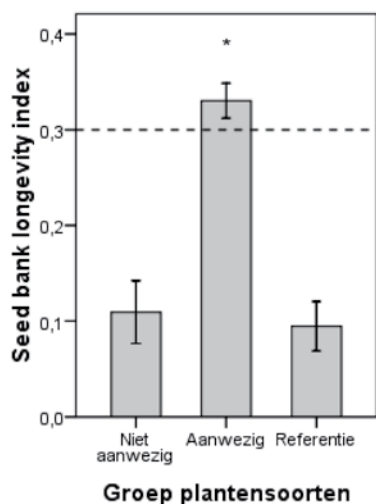
Er is geen significant verband gevonden tussen de aanwezigheid van plantensoorten en de reproductie-strategie. Levensduur van de zaadbank van plantensoorten die zich voortplanten met behulp van zaden of zaden en vegetatieve reproductie, laten een significant hogere levensduur van de zaadbank zien voor aanwezige soorten ($p < 0,01$; Figuur 5). De gemiddelde SBLI van deze groep ligt boven de 0,3, duidend op persistente zaden. Er is ook een significant negatief verband gevonden tussen dispersiepotentie en aanwezigheid van soorten in een natuurontwikkelingsgebied ($p < 0,05$). De wijst erop dat er relatief minder soorten met een hoge dispersiepotentie voorkomen dan dat er afwezige soorten zijn met een hoge dispersiepotentie. Het is echter een zwak verband en heeft daardoor waarschijnlijk weinig invloed op de aanwezigheid van doelsoorten.

In de duinen tonen aanwezige soorten een significant hogere gemiddelde kilometercelfrequentieklasse dan afwezige soorten en referentie ($p < 0,01$; Figuur 6a). Dit wijst erop dat algemeen voorkomende soorten zich meer in het gebied hebben gevestigd dan zeldzame of minder vaak voorkomende soorten. Ook hebben de aanwezige soorten een significant hoger gemiddelde hoeveelheid ecotopen waarin een soort voorkomt ($p < 0,01$; Figuur 6b). Voornamelijk generalistische soorten hebben het gebied gekoloniseerd.

4 Discussie

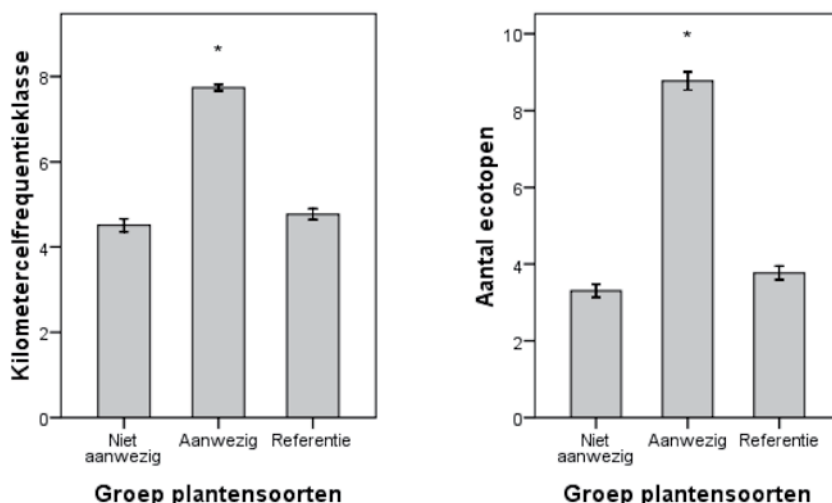
4.1 Abiotische factoren

Aan de hand van de hiervoor beschreven resultaten kunnen mogelijk limiterende factoren voor natuur-ontwikkeling geïdentificeerd worden. Uit de analyse van verschillende abiotische factoren blijkt dat een aantal van deze factoren invloed heeft op de aan- of afwezigheid van (doel)soorten, namelijk nutriënt-beschikbaarheid en zuurgraad.



Figuur 5 – Gemiddelde seed bank longevity index, indicator voor de levensduur van de zaadbank voor plantensoorten die zich voortplanten met behulp van zaden of zaden en vegetatieve reproductie. De stippellijn geeft de grens tussen persistente en niet-persistente zaden aan. De asterisk geeft aan dat er een significant verschil is gevonden met de twee andere groepen. De error bars laten de standaard error zien ($\pm 1 SE$).

Volgens Van der Hagen (2010) is de nutriëntbeschikbaarheid in Meijendel laag en de zuurgraad hoog. Dit komt niet overeen met de hoge gemiddelde waarde voor Ellenberg N voor de soorten die zijn aangetroffen. Er zijn echter ook een paar productieve plantensoorten aangetroffen in het gebied (Van der Hagen, 2010), die de gemiddelde N-waarde van de aanwezige soorten verhoogd kunnen hebben. Bakker (2005) vond vergelijkbare resultaten in een natuurherstelproject in de duinen: soorten met een voorkeur voor voedselarme en voor voedselrijke condities kwamen in hetzelfde gebied voor. Een hoge zuurgraad is typisch voor de kalkrijke duinen, waar Meijendel en Berkheide in gelegen zijn (Van der Hagen, 2010). De aanwezige soorten ondersteunen dit, maar het is belangrijk op te merken dat de gemiddelde Ellenberg R-waarde van de referentiegroep aangeeft dat minder basische condities geschikt zijn. Het is daarom mogelijk dat de doelsoortenlijst voor de duinen niet de meest geschikte lijst voor evaluatie van succes van natuurontwikkeling is. Het onderscheid dat gevonden is tussen Ellenberg indicatorwaarden en de geschikte condities volgens Bal et al. (2001) ondersteunt deze verklaring. Bal et al. (2001) suggereert namelijk meer zure omstandigheden. Nutriëntbeschikbaarheid en hoge zuurgraad zouden natuurontwikkeling in de duinen kunnen limiteren, maar vanwege de tegenstrijdigheid met de beschikbare informatiebronnen over het gebied, kan geen zekerheid gegeven worden.



Figuur 6 – (links) Gemiddelde kilometercel frequentieklasse als indicator voor zeldzaamheid en (rechts) gemiddeld aantal ecotopen waarin een soort voorkomt. De asterisk geeft aan dat er een significant verschil is gevonden met de twee andere groepen. De error bars laten de standaard error zien ($\pm 1 SE$).

Biotische factoren

Volgens de analyse heeft de regeneratieve strategie geen invloed op het voorkomen van doelsoorten. Een studie van Combroux et al. (2002) geeft vergelijkbare resultaten. Het onderzoek liet zien dat zowel vegetatieve reproductie als de zaadbank of zaaddispersie bijdragen aan kolonisatie door plantensoorten. De levensduur van de zaadbank lijkt van belang te zijn voor het voorkomen van plantensoorten, aangezien de aanwezige plantensoorten een significant hogere levensduur van de zaadbank tonen dan de afwezige doelsoorten en de referentiegroep. Wanneer er in detail naar de aanwezige plantensoorten gekeken wordt, is echter te zien dat niet-doelsoorten een significant hogere gemiddelde levensduur van de zaadbank hebben dan doelsoorten. Niet-doelsoorten hebben dus gemiddeld meer persistente zaden dan doelsoorten. Dit kan een limiterende factor zijn voor kolonisatie door doelsoorten. Bakker et al. (2005) heeft echter aangetoond dat de zaadbank minder belangrijk is voor de vestiging van soorten in een natuurherstelgebied.

De zaadbank in natuurontwikkelingsgebieden is vaak aangetast door fysieke ingrepen. In zowel Meijendel als Berkheide is de zaadbank voor een groot deel in tact gebleven, hoewel de bodem van de infiltratiekanalen uitgegraven is en er ingrepen hebben plaatsgevonden om het reliëf van het gebied te herstellen (Van der Hagen et al., 1996). Dit kan ertoe hebben geleid dat er veel niet-doelsoorten met een hoge levensduur van de zaadbank in het gebied voorkomen. Hoewel plaggen en het verwijderen van de bovenste bodemlaag vaak tot een reductie van de zaadbank leidt (Grootjans et al., 2001), hebben zaden uit diepere bodemlagen, die persistent zijn omdat ze al meerdere jaren ondergronds bewaard zijn gebleven, een kans om bij te dragen aan het voorkomen van soorten in natuurontwikkelingsgebieden (Bekker et al., 1999). Hiervoor zijn echter geen indicaties gevonden in dit onderzoek.

Hoewel de meeste soorten in de duinen een hoge dispersiepotentie hebben, hebben relatief weinig van deze soorten zich gevestigd in de natuurontwikkelingsgebieden. Hiervoor zijn twee mogelijke verklaringen te vinden: of verspreiding is geen limiterende factor in duingebieden, of de dispersiemedia zijn niet aanwezig. Verschillende onderzoeken hebben aangetoond dat zaadverspreiding in de duinen vaak belangrijker is dan een zaadbank voor het vestigen van soorten, maar ook dat een gereduceerde dispersiepotentie de vestiging van nieuwe soorten limiteert (Bossuyt en Hermy, 2004; Bakker et al., 2005). Een gebrek in de beschikbaarheid van dispersiemedia kan daarom tot een verminderde verspreiding leiden. Het moet in acht genomen worden dat er geen ruimtelijke analyse is opgenomen in dit onderzoek. Daarom is er geen rekening gehouden met de aanwezigheid van bronpopulaties, die verspreiding van soorten gemakkelijker maken. Beide natuurontwikkelingsgebieden liggen in een groter natuurgebied, waar doelsoorten in de nabijheid van de natuurontwikkelingsgebieden aanwezig zijn. Als de soorten aanwezig zijn, zullen ze sneller voorkomen en succes zal eerder behaald zijn.

Succes van natuurontwikkeling

Verschillen in de doelen van natuurontwikkelingsprojecten en de beschikbaarheid van data maken het lastig om een conclusie te trekken over het succes van natuurontwikkeling. Als men aanneemt dat de regressielijnen in Figuur 4 en de drempelwaarden voor succes correct zijn, is het mogelijk te extrapoleren en te berekenen hoe lang het duurt voordat succes bereikt zal zijn. Aan de hand van de beschikbare gegevens zou natuurontwikkeling in Meijendel en Berkheide, of in duinen in het algemeen, na 20 jaar succesvol moeten zijn. Omdat vegetatiekarteringen in Berkheide zich niet tot het natuurontwikkelingsgebied hebben beperkt, is het echter mogelijk dat het aantal aanwezige doelsoorten overschat is en dat het in werkelijkheid langer duurt voordat succes bereikt is.

De vraag blijft bestaan of de gebruikte evaluatiemethode de meest geschikte methode is. Dit onderzoek heeft laten zien dat het voornamelijk geschikt is wanneer men aanwezigheid van plantensoorten bekijkt. Plantensoorten in combinatie met abiotische condities zijn vaker gebruikt als indicator voor succes (Grootjans et al., 2001; Van der Hagen et al., 2008). Naast doelsoortenlijsten zijn ook soortenrijkdom en aanwezigheid van Rode Lijst-soorten gebruikt als maat voor succes.

Het onderzoek heeft laten zien dat verschillende biotische en abiotische factoren limiterend zijn voor kolonisatie door doelsoorten en daardoor ook limiterend voor het succes van natuurontwikkeling. In natuurontwikkelingsprojecten in duinen zijn de volgende punten van belang: nutriëntbeschikbaarheid, zuurgraad, beperkte verspreiding van doelsoorten en het gebrek aan doelsoorten met een lange



Vleeskleurige orchis Dactylorhiza incarnata ssp. coccinea heeft na natuurherstelprojecten zoals hier in de Helmduinen een spectaculaire comeback gemaakt. (foto: Vincent van der Spek)

levensduur van de zaadbank. Aan het laatste valt weinig te doen, omdat dit een eigenschap van de plantensoort zelf is. Verspreiding van zaden zou gestimuleerd kunnen worden. De zuurgraad is lastig te beïnvloeden, omdat dit grotendeels gestuurd wordt door hydrologische omstandigheden en natuurlijke verzuring. Nutriëntbeschikbaarheid kan verminderd worden door te pluggen voordat het natuurontwikkelingsgebied aan de natuur wordt overgelaten. De voedselrijke toplaag van de bodem wordt hierdoor verwijderd. Tegelijkertijd wordt de zaadbank verwijderd, waardoor de niet-doelsoorten met persistente zaden minder kans hebben zich te vestigen. Omdat er weinig doelsoorten zijn met persistente zaden, zou dit nauwelijks negatief effect moeten hebben op het vestigen van doelsoorten.

Het zou het dus mogelijk moeten zijn natuurontwikkeling te beïnvloeden. Hierbij moet wel rekening gehouden worden met het feit dat de omstandigheden in elk natuurontwikkelingsgebied uniek zijn. Aangezien de resultaten zijn gebaseerd op gegevens uit Meijendel en Berkheide, gelden de limiterende factoren voornamelijk voor deze gebieden. De mogelijke maatregelen die in de voorgaande alinea beschreven zijn, kunnen dus niet overal direct toegepast worden. De resultaten geven wel aan welke factoren van belang zijn om bij toekomstige natuurontwikkelingsprojecten in acht te nemen.

Literatuur

- Bakker, C. 2005. Key processes in restoration of wet dune slacks. Ph.D. dissertatie. Vrije Universiteit, Amsterdam.
- Bakker, C., H.F. de Graaf, W.H.O. Ernst en P.M. van Bodegom. 2005. Does the seed bank contribute to the restoration of species-rich vegetation in wet dune slacks? *Applied Vegetation Science*. 8:39-48
- Bakker, J.P. en F. Berendse. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 14:63-68
- Bal, D., H.M. Beije, M. Fellingner, R. Haveman, A.J.F.M. van Opstal en F.J. Zadelhoff. 2001. *Handboek natuurdoeltypen*. Van Eck & Oosterink drukkers, Dodewaard.
- Bekker, R.M., E.J. Lammerts, A. Schutter en A.P. Grootjans. 1999. Vegetation development in dune slacks: The role of persistent seed banks. *Journal of Vegetation Science*. 10:745-754
- Bossuyt, B. en M. Hermy. 2004. Seed bank assembly follows vegetation succession in dune slacks. *Journal of Vegetation Science*. 15:449-456
- Bouman, F., D. Boesewinkel, R. Bregman, N. Deventer en G. Oostermeijer. 2000. *Verspreiding van zaden*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Combroux, I.C.S., G. Bornette en C. Amoros. 2002. Plant regenerative strategies after a major disturbance: The case of a riverine wetland restoration. *Wetlands*. 22:234-246
- Ellenberg, H., H.E. Weber, R. Düll, F. Wirth, W. Werner en D. Paulißen. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*. 18:1-248
- Grootjans, A.P., H. Everts, K. Bruin en L. Fresco. 2001. Restoration of wet dune slacks on the Dutch Wadden Sea Islands: Recolonization after large-scale sod cutting. *Restoration Ecology*. 9:137-146
- Hodgson, J.G., J.P. Grime, R. Hunt en K. Thompson. 1995. *The electronic comparative plant ecology*. Chapman & Hall, London, UK.
- Kleyer, M., R.M. Bekker, I.C. Knevel, J.P. Bakker, K. Thompson, M. Sonnenschein, P. Poschod, J.M. Van Groenendael, L. Klimeš, J. Klimešová, S. Klotz, G.M. Rusch, M. Hermy, D. Adriaens, G. Boedeltje, B. Bossuyt, A. Dannemann, P. Endels, L. Götzenberger, J.G. Hodgson, A.K. Jackel, I. Kühn, D. Kunzmann, W.A. Ozinga, C. Römermann, M. Stadler, J. Schlegelmilch, H.J. Steendam, O. Tackenberg, B. Wilmann, J.H.C. Cornelissen, O. Eriksson, E. Garnier en B. Peco. 2008. The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*. 96:1266-1274
- Ozinga, W.A., J.H.J. Schaminée, R.M. Bekker, S. Bonn, P. Poschod, O. Tackenberg, J. Bakker en J.M. Van Groenendael. 2005. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos*. 108:555-561
- Runhaar, H., E. Weeda, S. Hennekens, F. Verloove en K. Groen. 2004. *Ecotopensysteem van Nederland en Vlaanderen - Soorten*. URL <http://www.synbiosys.alterra.nl/ecotopen/hoofdpagina.aspx?item=soorten> [bekeken op 22-06 2011]
- Tamis, W.L.M., R. Van Der Meijden, J. Runhaar, R.M. Bekker, W.A. Ozinga, B. Odé en I. Hoste. 2004. *Standaardlijst van de Nederlandse flora 2003*. *Gorteria*. 30:101-195
- Van der Hagen, H., R. Kramer en G. Leltz. 1996. *Natuurontwikkeling in Meijendel en Berkheide*. *Duin*. 19:12-15
- Van der Hagen, H.G.J.M., L.H.W.T. Geelen en C.N. de Vries. 2008. Dune slack restoration in Dutch mainland coastal dunes. *Journal for Nature Conservation*. 16:1-11
- Van der Hagen, H.G.J.M. 2010. *Vegetatieontwikkeling van de duinvalleien in de Kikkervalleien*. *Holland's Duinen*. 8-11