

Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van stuifzanden

OBN stuifzandonderzoek 2006-2010

Marijn Nijssen
Michel Riksen (Ed.)
Laurens Sparrius
Rienk-Jan Bijlsma
Arnold van den Burg
Han van Dobben
Pim Jungerius
Rita Ketner-Oostra
Annemieke Kooiman
Loek Kuiters
Chris van Swaay
Chris van Turnhout
Rein de Waal



Ministerie van Economische Zaken,
Landbouw en Innovatie



Radboud Universiteit Nijmegen



© 2011 Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Economische Zaken,
Landbouw en Innovatie

Rapport nr. 2011/OBN144-DZ
Den Haag, 2011

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van het
Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie.

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij het Bosschap
onder vermelding van code 2011/OBN144-DZ en het aantal exemplaren.

Oplage 150 exemplaren

Samenstelling M. Nijssen, M.J.P.M. Riksen, L. Sparrius, L. Kuiters, A.
Kooiman, R.J. Bijlsma, P. Jungerius, A. van den Burg, H.
van Dobben, R. Ketner-Oostra, C. van Swaay, C. van
Turnhout, R. de Waal

Druk Ministerie van EL&I, directie IFZ/Bedrijfsuitgeverij

Productie Bosschap, bedrijfschap voor bos en natuur
Bezoekadres : Princenhof Park 9, Driebergen
Postadres : Postbus 65, 3970 AB Driebergen
Telefoon : 030 693 01 30
Fax : 030 693 36 21
E-mail : algemeen@bosschap.nl

Voorwoord

Het doel van het Kennisnetwerk Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit (O+BN) is het ontwikkelen, verspreiden en benutten van kennis voor terreinbeheerders over natuurherstel, Natura 2000, leefgebiedenbenadering en ontwikkeling van nieuwe natuur. In dit netwerk formuleren onderzoekers en terreinbeheerders samen onderzoekideeën om tot concrete beheermaatregelen voor natuurherstel te komen.

Nederland is een van de kleinere lidstaten van Europa. Toch heeft Nederland binnen Europa het grootste areaal stuifzanden. Nederland heeft daarmee een bijzondere verantwoordelijkheid voor het behoud van dit dynamische habitatype. Terreinbeheerders willen weten welke herstel- en beheermaatregelen nodig zijn om stuifzanden met hun hoge biodiversiteit te bewaren.

Het onderzoek naar effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van stuifzanden is opgezet door het Kennisnetwerk OBN. Het rapport dat voor u ligt is daarvan het resultaat. Ik raad elke stuifzandbeheerder aan om vooral ook hoofdstuk 8 "Beheer van stuifzanden" te lezen. Dit hoofdstuk beslaat 30 pagina's waarin de auteurs uitgebreid ingaan op het herstel en beheer van het stuifzandlandschap. Daarmee biedt dit rapport praktische handvatten voor het beheer van dit bijzondere habitatype.

Drs. E.H.T.M. Nijpels
Voorzitter Bosschap

Inhoudsopgave

Voorwoord	3
1 Inleiding	11
1.1 Onderzoeksvragen en aanpak	11
1.2 Onderzoeksterreinen	12
1.3 Onderzoeksconsortium	13
1.4 Leeswijzer	13
1.5 Dankwoord	14
2 Stuifzandlandschap: ontwikkeling en huidige status	19
2.1 Oorsprong en ontwikkeling van de zandverstuivingen	20
2.1.1 Rol van de mens	20
2.1.2 De rol van het klimaat	21
2.1.3 Latere ontwikkelingen	23
2.2 Nieuwe inzichten in de geomorfologie van het stuifzandlandschap	24
2.2.1 De geomorfologische structuur van zandverstuivingen	24
2.2.2 Uitbreiding naar het westen	25
2.3 De huidige status van de stuifzandgebieden	26
2.3.1 Trends in stuifzandontwikkeling	27
2.4 De toekomst van het stuifzandlandschap en de stuifzandnatuur: kansen en bedreigingen	29
2.4.1 Versnippering	30
2.4.2 Aantasting door de mens en vorming van secundaire structuren	30
2.4.3 Verwachte klimaatverandering	32
2.5 Conclusies ten aanzien van de ontwikkeling en huidige status van de Nederlandse stuifzanden	37
3 Biodiversiteit in stuifzanden	41
3.1 Soortendiversiteit in stuifzanden	41
3.1.1 Kennis van de soortendiversiteit in stuifzanden: stand van zaken	41
3.1.2 Analyse karakteristieke soorten van Stuifzanden	42
3.2 Trends en status van karakteristieke stuifzandsoorten	51
3.2.1 Stuifzanden als refugium voor verdwijnende soorten	51
3.2.2 Gedetailleerde trendbeschrijvingen van karakteristieke stuifzandsoorten	52

3.3	Ecologie van karakteristieke stuifzandsoorten	61
3.3.1	Aanpassingen van soorten aan omstandigheden in stuifzanden	61
3.4	Verdeling van soortendiversiteit binnen en tussen stuifzanden	63
3.4.1	Ontwikkeling soortendiversiteit bij voortschrijdende successie	63
3.4.2	Verschillen in soortendiversiteit tussen stuifzandgebieden	63
3.5	Conclusies biodiversiteit in stuifzanden	67
4	Processen in stuifzandgebieden: verstuiving en vegetatiesuccessie	71
4.1	Winderosieproces	71
4.1.1	De erosiviteit van de wind	74
4.1.2	Erosiegevoeligheid van de bodem	78
4.1.3	Sturende factoren bij het winderosieproces	78
4.1.4	Omvang en ligging van een stuifplek	82
4.1.5	Effect van erosie en sedimentatie in stuifzanden	83
4.1.6	Ontwikkelingsfasen van een stuiflandschap	85
4.2	Vegetatiesuccessie en bodemvorming in stuifzanden	87
4.2.1	Vegetatiesuccessie	88
4.2.2	De bodemontwikkeling in stuifzanden	91
4.2.3	Leeftijd en ontwikkelingssnelheid van de successiestadia	93
4.2.4	Verloop van de successie in de verschillende stuifzandfysiotopen	94
4.2.5	Ontwikkeling van stuifzandheide	98
4.2.6	Ontwikkelingsreeksen van stuifzandheide	111
4.2.7	Discussie en conclusies ten aanzien van stuifzandheide	114
4.3	Conclusies stuifzand processen	116
4.3.1	Conclusies ten aanzien van het winderosieproces en haar rol in het stuifzandhabitattype	116
4.3.2	Conclusies ten aanzien van de successie en bodemvorming	116
5	Versnelde successie: oorzaken en gevolgen	121
5.1	De afname van kaal zand in stuifzanden	121
5.2	Effecten van successie op nutriënten beschikbaarheid	124
5.2.1	Bodemverzuring	124
5.2.2	Stikstofbeschikbaarheid in de bodem	125
5.3	Effecten van verhoogde stikstofdepositie op stuifzandvegetaties	130
5.3.1	Experimentele bemesting	130
5.3.2	Effecten van bemesting op nutriëntgehalten	133
5.3.3	Effecten van bemesting op vegetatiestructuur	134
5.1	Invasie van Grijs kronkelsteeltje: voorwaarden voor vestiging	137
5.1.1	Grijs kronkelsteeltje en organische stof	138
5.1.2	Grijs kronkelsteeltje, korstmossen en N-depositie	138
5.1.3	Uitzaaien van Grijs kronkelsteeltje en korstmossen	139
5.1.4	Achteruitgang van korstmosvegetaties	141
5.1.5	Grijs kronkelsteeltje, en dan?	143
5.2	Vergrassing in stuifzanden	144
5.3	Spontane bosopslag in stuifzanden	144
5.4	Conclusies versnelde successie	145

6	Invloed van abiotische veranderingen op fauna gemeenschappen in stuifzanden	149
6.1	Effecten van versnelde successie en dominantie van Grijs kronkelsteeltje op de bodemfauna van stuifzanden	149
6.1.1	Effecten van stikstofdepositie op de bodemmesofauna	150
6.1.2	Effecten op de bodemmacrofauna	157
6.1.3	Effecten op loopkevergemeenschappen	161
6.1.4	Effecten op mierengemeenschappen	167
6.2	Effecten van weersomstandigheden en veranderingen in microklimaat	171
6.2.1	Effecten van verschillen in temperatuur tussen jaren op de Zandoorworm	171
6.2.2	Effecten van macroklimaat en vegetatie op het microklimaat	176
6.3	Effecten van verhoogde stikstofdepositie en overstuiving op de voedselkwaliteit van Buntgras	181
6.3.1	Veranderingen in N en C gehalten van Buntgras bij hoge N-depositie	183
6.3.2	Chemische samenstelling van Buntgras op stabiele en dynamische locaties	185
6.3.3	Verskil in opslag van stikstof in de plant	185
6.3.4	Elementgehalten in Buntgras	187
6.3.5	Doorwerking van veranderingen in voedselkwaliteit op herbivoren	189
6.4	Veranderingen in het voedselweb als mogelijke oorzaak voor het verdwijnen van karakteristieke broedvogels van stuifzanden	192
6.4.1	De Tapuit als modelsoort	192
6.4.2	Broedsucces en rekrutering in het Aekingerzand	194
6.4.3	Dieet en prooiaanbod nestjongen	197
6.4.4	Conclusies veranderingen in voedselweb als mogelijke oorzaak voor het verdwijnen van karakteristieke broedvogels	203
6.5	Invloed van beheermaatregelen op broedvogels in het Kootwijkerzand en Aekingerzand	203
6.5.1	Maatregelen op het Kootwijkerzand en Aekingerzand	204
6.5.2	Populatieontwikkelingen van broedvogels	205
6.5.3	Conclusies invloed van beheermaatregelen op broedvogels	207
6.6	Conclusies ten aanzien van faunagemeenschappen van stuifzanden	209
7	Synthese	213
7.1	Biodiversiteit in stuifzanden	213
7.1.1	Belangrijkste taxonomische groepen	213
7.1.2	Stuifzanden als refugium	213
7.2	Afname van actieve verstuiving	214
7.2.1	Rol van de mens versus klimaat	214
7.2.2	Klimaatverandering	214
7.2.3	Bebossing van stuifzanden in het verleden	215
7.2.4	Omvang actieve stuifplekken	216
7.2.5	Snelle successie in uitgestoven laagten	216
7.2.6	Reactivering in stuifzandduinen	216

7.3	Hoge N-depositie	216
7.3.1	Gevolgen van hoge N-depositie voor de vegetatie	217
7.3.2	Aantasting van bestaande korstmosvegetaties	217
7.3.3	Gebrekkige vorming van nieuwe korstmosvegetaties	218
7.3.4	Effect van N-depositie op Grijs kronkelsteeltje	218
7.3.5	Spontane bosopslag in stuifzanden	218
7.4	Knelpunten voor de fauna	219
7.4.1	Afname in grootte en interne variatie van stuifzandterreinen	220
7.4.2	Effecten van verminderde verstuiving	220
7.4.3	Lagere voedselkwaliteit Buntgras	220
7.4.4	Veranderingen in voedselweb door Grijs kronkelsteeltje	220
7.4.5	Veranderingen in microklimaat	221
7.4.6	Doorwerking N-depositie in het voedselweb	221
8	Beheer van stuifzanden	225
8.1	Beheervisie	225
8.2	Opstellen en plannen van maatregelen	228
8.2.1	Vaststellen van problemen in stuifzanden	229
8.2.2	Diagnose oorzaken	230
8.2.3	Het opstellen van beheerdoelen	231
8.2.4	Keuze maatregel(en)	232
8.2.5	Monitoring	232
8.2.6	Uitvoeren van maatregelen	233
8.3	Maatregelen en strategieën voor het beheer van stuifzand habitat type H2330	234
8.3.1	Overzicht maatregelen	235
8.4	Omvorming van bos op stuifzand	240
8.4.1	Stuifzandherstelkaart	241
8.5	Beheerstrategieën voor stuifzandlandschap	244
8.5.1	Kleine stuifzandkernen: patroongerichte maatregelen	244
8.5.2	Het grootschalige stuifzandlandschap: procesgerichte maatregelen	245
8.5.3	Recreatie en militair gebruik; probleem of oplossing?	245
8.6	Monitoring van Effectgerichte Maatregelen in stuifzanden en stuifzandheiden	246
8.6.1	Methoden voor monitoring van effectgerichte maatregelen	246
8.6.2	Bijstelling beheer	255
8.6.3	Determinatieliteratuur voor (korst)mossen en ongewervelden	255
	Literatuur	257
	Bijlagen	263



1 Inleiding

Het Nederlandse stuifzandlandschap heeft een bijzondere positie in Europa. De zogenaamde 'Atlantische woestijnen' (Schimmel, 1975) met hun extreme milieumomstandigheden en de daaraan aangepaste levensgemeenschappen, zijn aangewezen als prioritair habitat in de Habitatrichtlijn (type H2330: Open grasland met *Corynephorus*- en *Agrostis*-soorten op landduinen, en type H2310: Psammofiele heide met *Calluna* en *Genista*-soorten; Janssen & Schaminée, 2003). Nederland heeft binnen Europa als land met het grootste areaal aan stuifzand een belangrijke verantwoordelijkheid voor behoud, herstel en beheer van deze gebieden. We zien echter dat het areaal actief stuifzand in de laatste decennia zo sterk is afgenomen dat het behoud van het stuifzandlandschap voor de toekomst onzeker is geworden. Naar schatting resteert thans niet meer dan ca. 1250 hectare levend stuifzand. Herstelmaatregelen en een aangepast beheer zijn nodig om de dynamiek en biodiversiteit van de stuifzanden te waarborgen.

Op basis van ervaringen met natuurherstel in stuifzanden is door het toenmalige Deskundigenteam Droge duinen en Stuifzanden in 2003 het Preadvies Stuifzanden uitgebracht, waarin kennislacunes en knelpunten in het beheer zijn gepresenteerd (Bakker *et al.*, 2003). Dit preadvies vormde het uitgangspunt voor het onderhavige onderzoek naar het functioneren van stuifzanden onder de gewijzigde abiotische condities en naar beheer en herstel van klein- en grootschalige stuifzandlandschappen.

Doel van dit onderzoeksproject, dat is uitgevoerd in de periode 2006-2010, was:

1. het vaststellen van de toestand van de huidige stuifzandgebieden, in het bijzonder de status van de diversiteit aan planten- en diersoorten; in het bijzonder voor de gewervelde en ongewervelde fauna ontbreekt een goed beeld van de trends en de huidige situatie;
2. inzicht krijgen in de belangrijkste knelpunten die zich voordoen bij de duurzame instandhouding van stuifzandgebieden;
3. vaststellen of en zo ja welke van de binnen de regeling Effectgerichte Maatregelen subsidiabele, experimentele herstelmaatregelen kunnen leiden tot de gewenste standplaatscondities en herstel van stuifzandlevensgemeenschappen, en dit te vertalen in vuistregels voor terreinbeheerders (beheerprotocollen). Een bijzonder punt van aandacht hierbij zijn de kleinere stuifzanden.

1.1 Onderzoeksvragen en aanpak

In het preadvies Stuifzanden (Bakker *et al.*, 2003), is een aantal kennisleemten gesignaleerd en zijn onderzoeksvragen geformuleerd en geprioriteerd. Deze zijn samengevat in een aantal thema's met als belangrijkste: 1) kennis over de verstufbaarheid van stuifzanden onder condities van verhoogde atmosferische depositie 2) kennis over de aard en

snelheid van successie onder condities van verhoogde stikstofbeschikbaarheid en 3) kennis van de gevolgen van de veranderingen die de afgelopen decennia zijn opgetreden voor stuifzandlevensgemeenschappen, in het bijzonder van de knelpunten die dit thans oplevert voor een aantal karakteristieke planten- en diersoorten.

Deze thema's zijn vertaald in de volgende onderzoeksvragen:

- a) Wat zijn de condities voor duurzame verstuiving in klein- en grootschalige stuifzandgebieden?
- b) In welke mate verschillen de abiotische condities in relatie tot het niveau van stikstofdepositie?
- c) Hoe vertaalt zich dit in verschillen in voedselkwaliteit voor de herbivore fauna?
- d) Onder welke condities vestigt zich Grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*) en welke bodemfactoren bepalen de mate van invasiviteit?
- e) Wat zijn de gevolgen van een sterke uitbreiding van Grijs kronkelsteeltje voor de successie?
- f) Wat zijn de belangrijkste oorzaken van de sterke achteruitgang van karakteristieke faunasoorten, zoals de Kleine heivlinder (*Hipparchia statilinus*), Tapuit (*Oenanthe oenanthe*) en Duinpieper (*Anthus campestris*)?
- g) Op welke wijze kunnen de verkregen inzichten in het functioneren van stuifzanden worden vertaald naar beheermaatregelen die leiden tot een duurzame instandhouding van de karakteristieke levensgemeenschappen?

Het onderzoek had een sterk interdisciplinair karakter, met inbreng vanuit de geomorfologie, bodemkunde, plantenecologie en dierecologie. Uitgebreide reeksen van veldmetingen en inventarisaties zijn aangevuld met experimenteel onderzoek, zowel in gecontroleerde meetopstellingen in het veld als onder labomstandigheden.

1.2 Onderzoeksterreinen

Het onderzoek is uitgevoerd in een achttal stuifzandgebieden (Tabel 1). De geselecteerde terreinen verschillen in grootte en geografische ligging (noord/midden/zuid; zie bijlage 1.1) en in de mate van aantasting. De mate van aantasting is vastgesteld op basis van de potentiële verstuivingsactiviteit, de aanwezigheid van verschillende successiestadia en het niveau van stikstofdepositie.

Tabel 1.1 Overzicht van de onderzoeksterreinen

terrein	beheerder/eigenaar	opp. ha	N-depositie kg/ha/jr	Gevormd op
Aekingerzand (Fr)	Staatsbosbeheer	100	25,5	dekzand
Drouwenerzand (Dr)	Het Drentse Landschap	3,5	25,9	dekzand
Otterlose Zand (Ge)	De Hoge Veluwe	300	33,3	dekzand
Lemelerberg (Ov)	Landschap Overijssel	1	34,7	dekzand
Kootwijkerzand (Ge)	Staatsbosbeheer	400	37,2	dekzand
Loonse en Drunense Duinen (NB)	Natuurmonumenten	225	34,7	dekzand
Wekeromse Zand (Ge)	Gelders Landschap	100	52,2	dekzand
Bergerheide (Li)	De Marke/gem. Bergen	13	45,8	rivierduin

Elk terrein is onderzocht wat betreft geomorfologie, bodemopbouw, bodemkwaliteit, stikstofdepositie en vegetatie- en faunasamenstelling. Het Kootwijkerzand speelt hierbij, als een van de grootste en meest gevarieerde Nederlandse stuifzanden, een centrale rol. Voor de fauna is de huidige status van de verschillende soorten voor de Nederlandse stuifzanden vastgesteld aan de hand van historische en recente verspreidingsgegevens.

1.3 Onderzoeksc consortium

Het onderzoek is uitgevoerd door een onderzoeksc consortium van Wageningen Universiteit, Universiteit van Amsterdam, Stichting Bargerveen/Radboud Universiteit Nijmegen, Alterra, De Vlinderstichting, SOVON, Stichting Geomorfologie en Landschap en Rita Ketner-Oostra. Het projectteam bestond uit:

Michel Riksen (Wageningen Universiteit)
Laurens Sparrius (Universiteit van Amsterdam)
Annemieke Kooijman (Universiteit van Amsterdam)
Marijn Nijssen (Stichting Bargerveen/Radboud Universiteit Nijmegen)
Arnold van den Burg (Stichting Bargerveen/Radboud Universiteit Nijmegen)
Hans Esselink (Stichting Bargerveen/Radboud Universiteit Nijmegen)
Loek Kuiters (Alterra, Wageningen UR)
Rienk-Jan Bijlsma (Alterra, Wageningen UR)
Rein de Waal (Alterra, Wageningen UR)
Han van Dobben (Alterra, Wageningen UR)
Pim Jungerius (Stichting Geomorfologie en Landschap)
Rita Ketner-Oostra (zelfstandig)
Chris van Turnhout (SOVON)
Chris van Swaay (De Vlinderstichting)

1.4 Leeswijzer

Deel 1 Huidige status en probleemstelling

In **hoofdstuk 1** wordt de ontwikkeling en de huidige status van de Nederlandse stuifzanden besproken. Daarbij wordt onder meer ingegaan op de vraag in hoeverre de laat- en postmiddeleeuwse verstuingen in ons land zijn beïnvloed door de wijze van (historisch) landgebruik en in welke mate ook klimaatfactoren een rol hebben gespeeld. Tevens wordt ingegaan op de ontwikkelingen van stuifzanden na de grootschalige bebossingen tussen 1900 en 1940. Tot slot wordt een overzicht gegeven van kansen en bedreigingen voor de toekomst van de stuifzanden op basis van ontwikkelingen die plaatsvinden ten aanzien van versnippering, klimaatverandering en stikstofdepositie.

In **hoofdstuk 2** wordt de huidige kennis over de biodiversiteit van de Nederlandse stuifzanden samengevat. Zowel voor de flora als voor de fauna is op basis van verspreidingsgegevens onderzocht hoe sterk soorten gebonden zijn aan het stuifzandlandschap en in welke mate deze soorten dus karakteristiek zijn voor dit landschap. De status- en trendgegevens van deze soorten worden besproken. Vervolgens komen de ecologische grondslagen van de biodiversiteit van het stuifzandlandschap aan bod en wordt een analyse gemaakt van de verspreiding van biodiversiteit binnen en tussen verschillende stuifzandgebieden.

Deel 2 Analyse van de problemen

De belangrijkste sturende processen worden beschreven in **hoofdstuk 3**, waarbij in het bijzonder wordt ingegaan op de rol van processen als winderosie, vegetatiesuccessie en bodemvorming. Ook wordt in dit hoofdstuk ingegaan op het ontstaan van 'stuifzandheide' en de plaats van dit habitattypen in het stuifzandlandschap.

In **hoofdstuk 4** worden de oorzaken en gevolgen beschreven van de versnelde successie in de hedendaagse stuifzanden, in het bijzonder de effecten van verhoogde stikstofdepositie. Ook wordt ingegaan op de invasie van Grijs kronkelsteeltje als neofyt, en wordt aangegeven welke gevolgen dit heeft voor korstmosvegetaties en het voorkomen van mozaïekpatronen.

In **hoofdstuk 5** wordt nader ingegaan op de vraag in welke mate de structuur van het voedselweb in stuifzanden is veranderd onder invloed van verhoogde stikstofdepositie, de uitbreiding van Grijs kronkelsteeltje, de versnelde successie en de verandering in voedselkwaliteit. Welke gevolgen heeft dit voor de faunagemeenschappen van stuifzanden en hoe kan de sterke achteruitgang van een aantal karakteristieke faunasoorten gedurende de laatste decennia worden verklaard?

Hoofdstuk 6 is een synthese van wat in de voorafgaande hoofdstukken is beschreven: wat zijn de voornaamste oorzaken van de achteruitgang in omvang en kwaliteit van stuifzanden, welke factoren hebben een belangrijk effect op de ontwikkeling en kwaliteit van de stuifzandhabitat en welke knelpunten treden er onder de huidige omstandigheden op voor de flora en fauna van stuifzanden?

Deel 3 Consequenties voor het beheer

Tot slot wordt in **hoofdstuk 7** ingegaan op de consequenties van de onderzoeksresultaten voor het beheer van stuifzandgebieden. Er wordt een overzicht gepresenteerd van maatregelen om het stuifzandlandschap in stand te houden. Verder wordt er ingegaan op de verschillende beheerstrategieën die mogelijk zijn in klein- en grootschalige stuifzandterreinen en de wijze waarop de effecten van beheeringrepen kunnen worden gemonitord.

1.5 Dankwoord

We zijn de terrein beherende instanties zeer erkentelijk voor hun gastvrijheid om onderzoek te kunnen verrichten in hun terreinen: Stichting Het Nationale Park De Hoge Veluwe, Stichting De Marke/Nationaal Park Maasduinen, Stichting Het Drentse Landschap, Geldersch Landschap en Geldersche Kasteelen, Landschap Overijssel, Vereniging Natuurmonumenten en Staatsbosbeheer.

Voor het beschikbaar stellen van verspreidingsgegevens danken we de Bryologische en Lichenologische Werkgroep (mossen en korstmossen), EIS-NL (ongewervelden), SOVON Vogelonderzoek, De Vlinderstichting en Rense Haveman (*Festuca ovina*). Voor het leveren van karteringsgegevens van paddenstoelen willen we van de Nederlandse Mycologische Vereniging, Ad van den Berg (databank) en Mirjam Veerkamp (karteergegevens stuifzandpaddenstoelen) danken voor hun inzet.

Het verzamelen van zoveel faunistische data kan alleen met behulp van veel specialisten. Voor het verzamelen en determineren van fauna en het invoeren van gegevens bedanken wij: Kees Alders & Theodoor Heijerman (loopkevers), Bep en Ben Roelofs (spinnen), Anne Jan Loonstra en Theo

Peeters (bijen en wespen), Peter Boer (mieren), Wim Dimmers en Gerard Jagers op Akkerhuis (bodem-microarthropoden), Dick Groenendijk en Jippe van de Meulen (nachtvlinder-rupsen), Jan Kuper (vliegen) en Berend Aukema (wantsen). Assistentie bij veld- en labwerk werd verleend door Ankie de Vries-Brock, Theo Peeters, Jan Kuper, Stef Waasdorp, Albert Dees, Remco Versluis, Marten Geertsma, Wanda Floor-Zwart, Onno Calf, Tina Reilink, Bart Geenen en Rob Raedts. In de Duitse referentiegebieden kregen we veel hulp van Jörg Gelbrecht en Reinhard Bayer (Natur & Text) en in het Aekingerzand van Arne Hegeman (RU Groningen). Vincent Kalkman (EIS-Nederland) analyseerde de binding van diersoorten aan stuifzandgebieden.

Dit rapport is tot stand gekomen in nauw overleg met het Deskundigenteam Droog Zandlandschap en de Expertisegroep Fauna. Bij deze willen wij de leden van dit team bedanken voor hun adviezen gedurende de loop van het onderzoek.



2 Stuifzandlandschap: ontwikkeling en huidige status

In grote delen van Nederland en Vlaanderen bestaat de toplaag van de bodem uit eolisch zand, dat als dekzand werd afgezet in de laatste ijstijd. Tijdens het Holoceen zijn op heel wat plaatsen in het dekzand verstuivingen opgetreden (Koster, 1978; Koster, 2005; Castel *et al.*, 1989; Castel, 1991), waarbij zowel duinmassieven als meer complexe verwaaivingsvormen zijn ontstaan. Bijna alle stuifzanden zijn tegenwoordig vastgelegd door bos of andere begroeiing, en daardoor niet meer actief. Veel voormalige stuifgebieden zijn zelfs, juist door die vegetatie, nog maar moeilijk als dusdanig herkenbaar in het landschap. Het potentiële stuifareaal is echter bijzonder groot, zowel in Vlaanderen als in Nederland. De enkele open stuifgebieden die er tegenwoordig nog zijn, geven maar een bescheiden beeld van de grootschaligheid en de intensiteit van de vroegere eolische activiteit (Fig. 2.1).



Figuur 2.1. Het Kootwijkerzand in 1911. De foto geeft een beeld van de uitgestrektheid van de zandverstuivingsgebieden vóór de grootschalige bebossing (Bron: Tesch *et al.*, 1926).

In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de nieuwe inzichten die in dit project zijn verworven, vooral ten aanzien van het ontstaan, de interne structuur van zandverstuivingen en de uitbreiding tegen de overheersende windrichting in. Ook worden historische klimaatveranderingen besproken voor zover relevant voor het beheer van zandverstuivingen.

In het tweede deel van dit hoofdstuk wordt gekeken naar de huidige status van de stuifzanden. Er wordt dieper ingegaan op de structuur van de stuifzandclusters, het huidige landgebruik en de verschuivingen in het areaal actief stuifzand in de overgebleven stuifzandgebieden na de grootschalige bebossing van heide en stuifzanden tussen 1898 en 1940. Wat dit heeft betekend voor de ontwikkeling van de stuifzanden, wordt geïllustreerd aan de hand van de verandering in de vegetatie in de acht onderzoeksgebieden tussen 1947 en 2007. Luchtfotoanalyse van 2000, 2003 en 2006 laat de laatste ontwikkelingen zien in het areaal kaal zand in alle Nederlandse stuifzandgebieden. Ook wordt een overzicht gegeven van de nieuwste inzichten in plaats en ontwikkeling van stuifzandheide binnen het stuifzandlandschap. Tot slot wordt een overzicht gegeven waar de bedreigingen dan wel kansen liggen voor het behoud van het stuifzandlandschap.

2.1 Oorsprong en ontwikkeling van de zandverstuivingen

2.1.1 Rol van de mens

“Over het ontstaan van zandverstuivingen verkeert men geheel in het onzekere.” Dit schreef Edelman in 1943 over de vele zandverstuivingen die hij in Drenthe kende. Hoewel veel nog steeds onzeker is, is intussen wel iets meer bekend. Het is duidelijk dat de mens er iets mee te maken had, want de verstuiving kreeg pas een kans in het open landschap dat ontstond nadat het Vroeg-Holocene bos was gekapt. Maar of de mens via branden, plaggen en overbegrazing substantieel heeft bijgedragen aan de vorming van stuifzanden is nooit bewezen. De grootschalige uitbreiding is voor een groot deel toe te schrijven aan het overstuiven van de heidevelden. In de 16^{de} eeuw werd de uitbreiding van de zandverstuivingen op de Veluwe (dus niet het ontstaan) toegeschreven aan heidebranden, maar het verbieden hiervan bleek niet te helpen (Hesselink, 1926). In de 17^{de} eeuw werd gedacht aan uitbreiding door overbegrazing met schapen, maar het bestraffen daarvan had ook geen effect. Dat is niet zo vreemd. De stand van de schapenhouderij op de Veluwe werd eeuwen geleden al bijgehouden, maar zelfs in het topjaar 1536 was de gemiddelde dichtheid slechts één schaap per ha (Roessingh, 1979). Dat leidde niet tot grootschalige overbegrazing. Het is echter niet uitgesloten dat overbegrazing plaatselijk tot erosiegevoelige plekken heeft geleid van waaruit nieuwe stuifplekken ontstonden. Het beeld dat afplaggen van de heide voor de potstal tot verstuiving heeft geleid ontstond pas enige decennia geleden, meer dan een eeuw nadat de boeren er al mee waren opgehouden. Dat is echter onwaarschijnlijk om een aantal historische, geografische, technische en logistieke redenen. Eén van de meest zwaarwegende argumenten dat de oorzaak niet bij de boeren lag, is het feit dat winderosie van de essen die door het afplaggen waren ontstaan, slechts onbetekenende duintjes zonder enige structuur aan de lijkzijde van de akkers heeft opgeleverd. De boeren gebruikten liefst humusrijk materiaal, zoals bosstrooisel, varens, afgemaaide heide en de humusrijke A-horizont van de vochtige heidepodzol, waar het niet zo gauw ging stuiven. Het afplaggen gebeurde bij voorkeur vlak bij huis. De A horizont werd met speciaal gereedschap in dunne plakjes afgestoken. Het

afplaggen tot onder de beschermende humuslaag begon pas veel later (Spek, 2004), op de Veluwe zelfs pas in de 17^e en 18^e eeuw, terwijl de verstuiving volop op gang was in de 12^{de} en 13^{de} eeuw en zelfs al ongeveer 950 AD begon (Bieleman, 1987 en 1992; Vera, 2002; Dijkmans *et al.*, 1992).

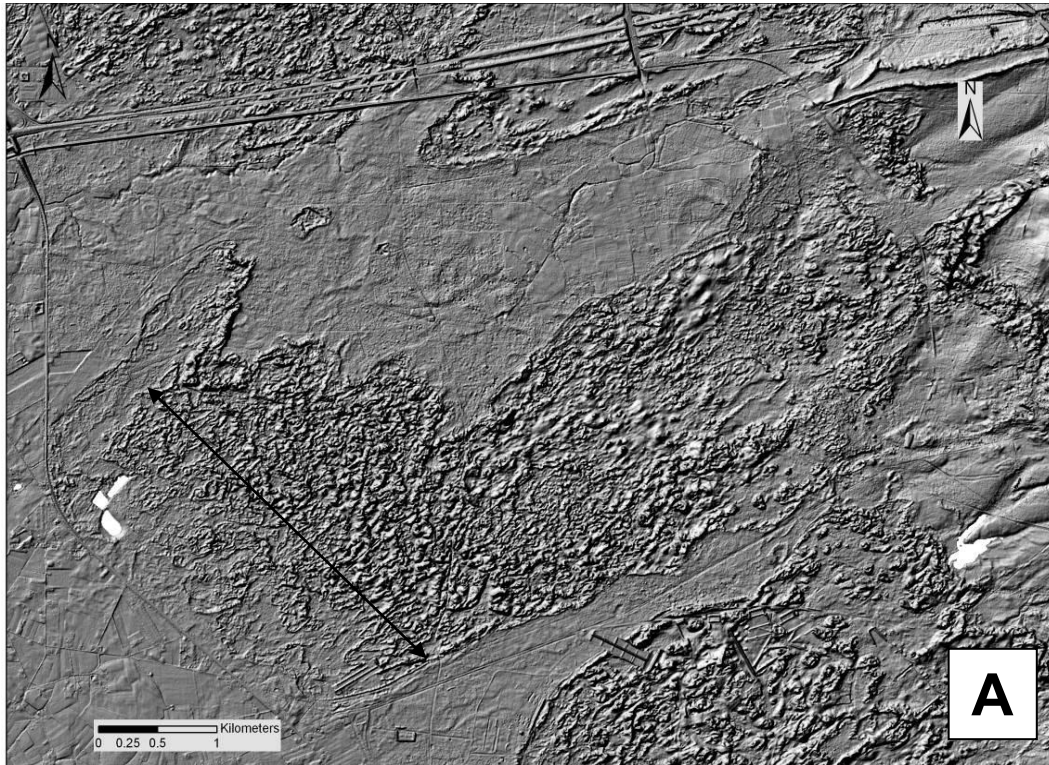
De betekenis van de rol van de mens wordt verder ondergraven door de regelmatige, grootschalige duinenstructuur in veel Nederlandse stuifgebieden (Fig. 2.2A). Dat duidt erop dat die gebieden waarschijnlijk als één geheel zijn ontstaan, in plaats van door aaneensluiting van kleine individuele gebiedjes in de loop der eeuwen. Ook staat de schaal van de verstuiving niet in verhouding tot de tijdelijke verstoringen teweeggebracht door plaggensteken of branden. Verder zijn oude, lokale ingrepen (bijvoorbeeld beteugelingswerken) vaak nog steeds zeer goed te herkennen in het reliëf (Fig. 2.2B).

De afwezigheid van grote aantallen, door lokale ingrepen ontstane, structuren toont aan dat de verstuiving minstens voor een belangrijk deel een natuurlijk proces moet zijn geweest. Ook de omvang van het verschijnsel en de regelmatige structuur doen veel meer aan een natuurlijk proces dan aan menselijk ingrijpen denken.

2.1.2 De rol van het klimaat

Naast verandering in landgebruik kunnen korte termijn-veranderingen in het klimaat tot grote veranderingen leiden in zowel de frequentie als omvang van winderosie (Nickling, 1994). Heidinga (1984) wijst op het samenvallen van de vorming van stuifzanden met die van de kustduinen en wijdt hun ontstaan aan een algemene klimaatverandering zo rond het begin van het laatste millennium. Hiervoor pleit ook de geomorfologische regel dat gelijke vormen op dezelfde manier zijn ontstaan: de karakteristieke kamduinen langs de kust vertonen een grote overeenkomst met de kamduinen van de zandverstuivingen, dat aangenomen moet worden dat dezelfde processen aan het werk zijn geweest. Het was een tijd van droogte en verlaging van de regionale grondwaterspiegel, zoals Moerman (1934) al constateerde. De volgorde van ontwikkelingsfasen van de zandverstuivingen op de Veluwe wijst ook op regionale verdroging en verlaging van het grondwater (Koomen *et al.*, 2004). De droogte viel samen met een reeks superstormen (Jelgersma *et al.*, 1970) die langs de kust enorme overstromingen veroorzaakten, en waarvan de gevolgen zijn vastgelegd in schriftelijke bronnen.

Het klimaat was de laatste 2000 jaar in grote lijnen vergelijkbaar met ons huidige klimaat. Er zijn echter twee perioden die er uit springen: het zogeheten klimaatoptimum, de relatief warme en droge periode halverwege de middeleeuwen (ca. 950 tot 1250 AD) en de kleine ijstijd, een periode van afkoeling die zeer uiteenlopend wordt gedateerd: vanaf de 13^{de} tot in de 19^{de} eeuw. Op grond van pollenanalytisch onderzoek onderscheiden Jelgersma *et al.* (1970) drie fasen in de vorming van de Jonge Duinen langs de Nederlandse kust. De eerste fase begon tijdens het klimaatoptimum tussen de 10^{de} en 12^{de} eeuw en eindigde in de 13^{de} eeuw. Deze verstuivingfase bestond voornamelijk uit het opvullen van het bestaande reliëf van de eerder gevormde strandwallen en leverde een zandvlakte met weinig reliëf op. In de tweede fase, die plaatsvond tussen 1450 en 1600 werden de grote paraboolduinvelden gevormd. Vanaf halverwege de 19^{de} eeuw vond in de derde fase de vorming van een smalle, deels kunstmatige strook van voorduinen plaats.



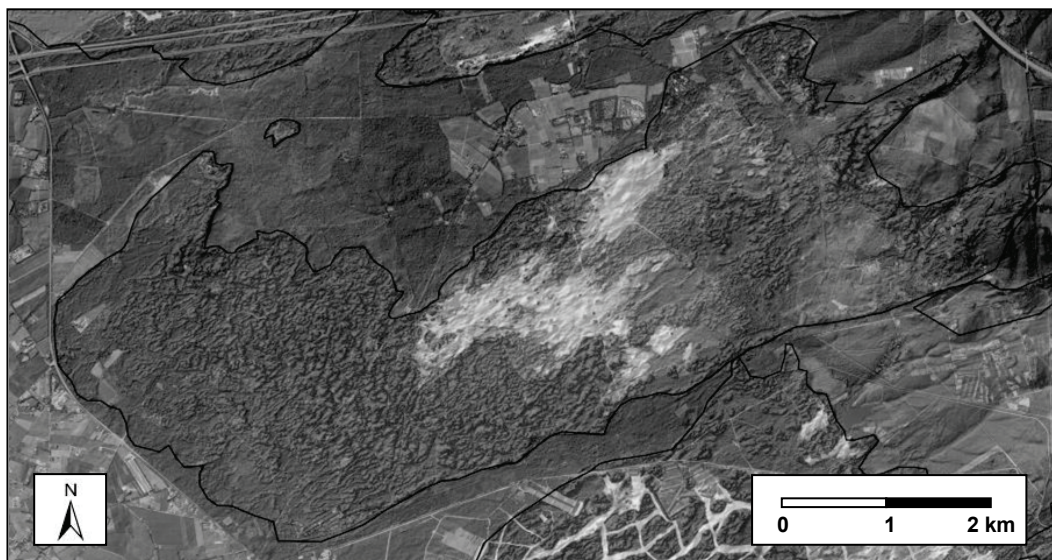
Figuur 2.2. A: Het reliëfpatroon van het Kootwijkerzand laat een vrij uniforme ontwikkeling zien over de volledige breedte, aangegeven door de pijl. **B:** Het reliëf van het Hulshorsterzand toont duidelijke rechte duinstructuren ontstaan door beteugelingswerken langs zandwegen (Bron: Algemeen Hoogtebestand Nederland, AGI-ITC, Rijkswaterstaat).

Uit datering van de maximale ouderdom van stuifzanden in Nederland (Tabel 1 in Koster et al., 1993) blijkt dat ook voor de Veluwe de ontwikkeling van de stuifzanden is gestart gedurende het klimaatoptimum, in de periode 1005-1325 AD. Grote uitbreidingen van de zandverstuivingen vonden vooral in de 12de en 13de eeuw plaats, gelijktijdig met de eerste verstuivingfase langs de kust (Koster, 1978). Verder concludeert Koster uit pollendiagrammen dat de stuifzanden van de late middeleeuwen (1270 tot 1500) in verbreiding en sedimentdikte veruit domineren ten opzichte van stuifzanden van eerdere datum. Wat ontstaan en uitbreiding betreft komt hij dan ook tot de conclusie dat er een parallel is tussen de vorming van de kustduinen en de binnenlandse duinen.

Al met al moeten we vaststellen dat de rol van de mens in het ontstaan van verstuivingen vooral indirect is geweest. Klimaatveranderingen lijken een grote rol te hebben gespeeld al is het niet eenvoudig om een ondubbelzinnig verband te leggen tussen verhoogde eolische activiteit en klimaatfluctuaties (Dijkmans *et al.*, 1992; Van Vliet-Lanoë *et al.*, 1993; Bateman & Godby, 2004). Van droogte en windsnelheid zijn immers, zeker voor West-Europa, maar op zeer beperkte schaal historische gegevens beschikbaar. In deze discussie moeten we echter niet alleen aan globale klimaatfluctuaties denken. Uit archiefstukken blijkt, dat er tussen 1532 en 1855 een zestal zeer actieve verstuivingperiodes zijn geweest die werden afgewisseld door stabiele perioden met vegetatievorming en bodemontwikkeling (Hesselink, 1926). Dit soort periodiciteit zou nader onderzocht moeten worden, omdat deze ook in de toekomst een rol kan spelen bij het beheer van stuifzanden.

2.1.3 Latere ontwikkelingen

Na de ontwikkeling van de grote stuifzandcomplexen ging het stuifzandlandschap met de grootschalige bebossing van eind 19^{de} en begin 20^{ste} eeuw een nieuwe fase in. De meeste stuifzandclusters liggen tegenwoordig voor het grootste deel onder bos. De oude duinvormen zijn op veel plaatsen zo goed als ongeschonden onder het bos bewaard gebleven (Fig. 2.3), maar van het stuifzandecosysteem is niets meer over.



Figuur 2.3. Superpositie van luchtfoto en digitaal hoogtemodel van het Kootwijkerzand in 2003. De nog actieve stuifzones liggen centraal op de foto (witte gebieden). Het oorspronkelijke stuifgebied (in het zwart omlijnd) was echter veel groter: de tegenwoordig door bos bedekte stuifduinen zijn gemakkelijk te herkennen op de foto (Bron: naar Riksen et al., 2006).

De overgebleven stuifzanden zijn dankzij de bebossing geen bedreiging meer voor de mens. Het omgekeerde doet zich voor: de overgebleven stuifzanden worden sterk bedreigd door de mens.

2.2 Nieuwe inzichten in de geomorfologie van het stuifzandlandschap

Binnen dit onderzoek zijn een tweetal algemeen geaccepteerde opvattingen kritisch getoetst aan de hand van de analyse van het stuifzandrelief met het Algemeen Hoogtebestand van Nederland (AHN) en de inzichten die de laatste jaren zijn verkregen uit vooronderzoeken in het kader van effectgerichte maatregelen (Jungerius & Riksen, 2010). Tot nu toe werden de landschapsvormen van zandverstuivingen beschreven als chaotisch, maar er blijken wel degelijk herkenbare patronen aanwezig. Daarnaast blijken stuifzanden niet in noordoostelijke richting te groeien, zoals algemeen wordt aangenomen, maar tegen de wind in, in zuidwestelijke richting. Dit wordt hieronder nader beschreven.

2.2.1 De geomorfologische structuur van zandverstuivingen

Zoals gezegd worden de landschapsvormen van zandverstuivingen vaak beschreven als chaotisch. Dat is niet zo verwonderlijk, want er komen veel reliëfvormen voor, zoals plateau duinen, kopjesduinen (*nabhkas*), kamduinen, haarspeldduinen en paraboolduinen. De laser-altimetrie beelden laten echter zien, dat het patroon wel degelijk gehoorzaamt aan een zekere wetmatigheid. Een goed ontwikkelde zandverstuiving is opgebouwd uit langgerekte, ZW-NO gerichte cellen. De structuur van een complete cel begint aan de ZW kant, met een zone van kopjesduinen waar het zand vandaan komt (brongebied). Deze gaat naar het NO over in een uitstuivingsvlakte, al dan niet met overblijfselen van het vroegere dekzandrelief (forten, plateau duinen). Aan de NO zijde eindigt deze uitstuivingsvlakte in een zone van stationaire paraboolduinen, waar het zand uiteindelijk wordt neergelegd. In de grotere stuifzandcomplexen zien we hier vaak een aaneenschakeling van paraboolduinen die samen een zogenaamd kamduin vormen. Nieuw is de ontdekking dat deze kamduinen niet zijn gevormd door uitstuiving van individuele windkuilen, zoals internationaal meestal wordt aangenomen, maar door het aanwaaien van zand over een brede uitstuivingsvlakte. Zo zijn waarschijnlijk ook de rivierduinen ontstaan. Omdat dit proces door de grootschalige bebossing nu niet meer kan optreden, is het zaak om extra zuinig te zijn op deze bijzondere vormen.

De stuifzandcellen zijn het duidelijkst ontwikkeld op de flanken van de stuwwallen op de Veluwe, waar de wind loodrecht op de richting van de stuwwallen staat (Koomen *et al.*, 2004). Voorbeelden hiervan zijn het Harskamperzand (J.D.M., 1925), het Kootwijkerzand en het Wekeromse Zand (Ancker & Jungerius, 2004; Nijssen *et al.*, 2007). Maar ook elders in Nederland is dit het geval als de wind loodrecht op de terreinstructuur waait, zoals in geval van de Bergerheide (Ancker *et al.*, 2002), Weerterheide (Ancker & Jungerius, 2003), de Lange en Korte Duinen (Jungerius *et al.* 2005) en De Beerze (Ancker *et al.* 2004). Wanneer de windrichting dezelfde is als die van de stuwwal, dan liggen de cellen achter elkaar, zoals bij De Haere (Ancker & Jungerius, 2002), het Hulshorsterzand (Jungerius & Ketner-Oostra, 2006) en het Rozendaalse Zand (Ancker & Jungerius, 2006a). Dat is ook het geval buiten het door landijs bedekte gebied als een dekzandrug weer in verstuiving is geraakt zoals bij de Loonse en Drunense Duinen (Jungerius *et al.*, 2004).

De stuifzandcellen zijn lang niet altijd volledig. In ieder geval ontstaat deze structuur alleen in zandverstuivingen die op natuurlijke wijze zijn ontstaan. Door winderosie van de akkers kan aan de NO-zijde van esgronden ook zand zijn afgezet, maar dit zijn vooral chaotische patronen. Datzelfde geldt voor de recente stuifzanden die door intensieve betreding van oude zandverstuivingen zijn ontstaan. Maar ook natuurlijke stuifzanden zijn niet altijd volledig. Vaak ontbreekt de zone met de kopjesduinen aan de westzijde, bijvoorbeeld omdat er geen ruimte voor nieuwe verstuiving meer was.

In veel gevallen is de structuur van de zandverstuiving vervaagd door menselijk handelen. Er zijn zandverstuivingen die zelfs op het AHN-beeld nauwelijks meer als zodanig herkenbaar zijn, zoals de Hooge Heide ten oosten van Den Bosch, eens een zandverstuiving van het formaat van de Loonse en Drunense Duinen. Zelfs zandverstuivingen die altijd in het bezit van natuurbeherende organisaties zijn geweest, hebben lang niet altijd een gave structuur. Doordat niet goed begrepen werd dat kamduinen het eindpunt van de verstuiving zijn (in plaats van het begin), zijn achteraf gezien bedenkelijke beheermaatregelen uitgevoerd. In een aantal zandverstuivingen is de vegetatie op de kamduinen verwijderd in een poging om de verstuiving weer op gang te brengen. Dat lukte wel, maar het stabiele kamduin veranderde in een loopduin, en de verstuiving was slechts van tijdelijke aard. Het kamduin wordt langzamerhand geslecht en verdwijnt uiteindelijk geheel, zonder dat er iets nieuws voor in de plaats komt. Het kan niet genoeg worden benadrukt dat duurzaam herstel alleen mogelijk is wanneer daarbij het natuurlijke reliëf goed in ogenschouw wordt genomen.

2.2.2 Uitbreiding naar het westen

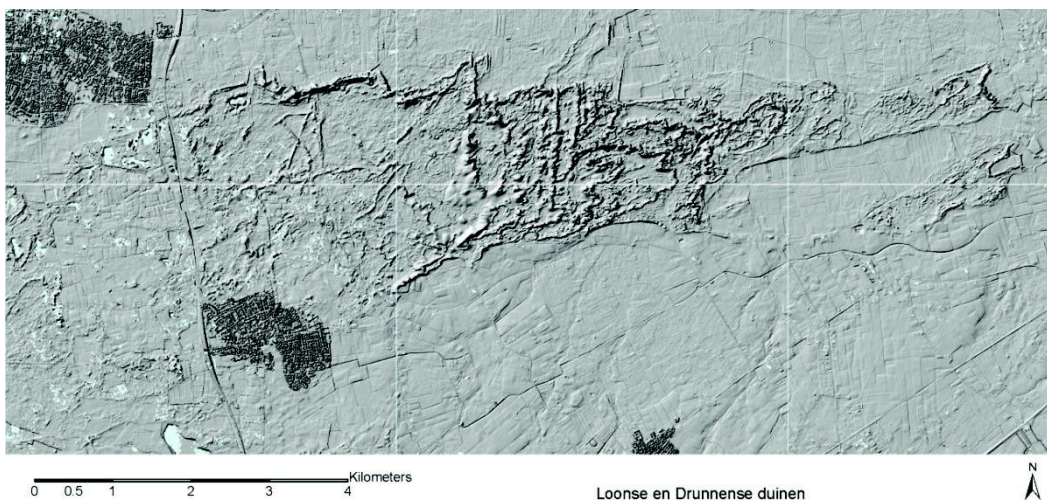
Door de wind opgenomen zand wordt verplaatst in de richting waarheen de wind waait, dus doorgaans naar het NO. Toch breidt de deflatiezone waar het zand wordt opgenomen zich naar ZW of W richting uit, tegen de wind in. De eroderende kracht van de wind is bij het bereiken van de zandverstuiving immers het grootst, maar neemt verderop af door het transport van opgenomen zand. Dit is bekend van de duinen langs de Noordzeekust (Carter *et al.*, 1990; Jungerius *et al.*, 1981), maar is ook in de VS vastgesteld (Melton, 1940). De stuifzandcellen groeien dus in ZW richting. Dit verschijnsel is nog steeds zichtbaar aan het ZW uiteinde van het Wekeromse Zand (Ancker & Jungerius, 2004; Nijssen *et al.*, 2007).

Er zijn sterke aanwijzingen dat de stuifzanden zich aan de NO zijde op den duur niet verder uitbreidden maar vast kwamen te liggen. Een verklaring hiervoor is dat als de afstand tot de kamduinen aan de NO-zijde te groot wordt, er een nieuwe rij kamduinen vóór de oude ontstaat. De boeren van Wekerom hadden hun boerderijen niet voor niets in de luwte van het oudste kamduin aan de oostkant gebouwd. Bodemonderzoek laat zien dat er nooit zand over deze kam is heen gewaaid. In de omgeving van Harskamp en Otterlo was er volgens de kaarten van De Man (1884) ook al geen uitbreiding naar het NO, omdat de kamduinen aan die kant waarschijnlijk al eeuwen vastlagen. Op de Hoge Veluwe toont een kaart van Nicolaes van Geelkercken uit 1629 al wegen in de luwte van kamduinen, die sindsdien nooit meer verplaatst hoefden te worden. De kadastrale kaarten van de Veluwe geven aan dat de grenzen van de zandverstuivingen in de 19^{de} eeuw slechts zeer gering zijn gewijzigd (Hesselink, 1926). Voor Noord-Brabant geldt min of meer hetzelfde. De boeren van de Hooge Heide hadden het stuifzand waarschijnlijk zelfs al in de 14de eeuw in cultuur gebracht.

Groei van de zandverstuivingen tegen de wind in was al bekend tijdens de aanplant van naaldhout, eind 19de eeuw. De bossen die zijn aangeplant om het stuifzand te beteugelen liggen vaak aan de westzijde, en dat was niet alleen om de windwerking tegen te gaan. Van de groei tegen de wind in kan gebruik worden gemaakt voor het reacteren van de zandverstuivingen, door het bos aan de westkant weer te verwijderen. Dat wordt gedaan om het windklimaat te herstellen, maar het is vaak ook nodig om de bodem te verwijderen om verstufbaar (dek)zand aan de oppervlakte te krijgen. Aan deze voorwaarde, is lang niet altijd voldaan. Uitbreiding tegen de windrichting in is ook niet mogelijk als het verstufbare zand aan die kant op is. Zo hadden de Loonse en Drunense Duinen al in 1394 hun maximale uitbreiding naar het westen bereikt.

2.3 De huidige status van de stuifzandgebieden

Om de huidige status van de stuifzandgebieden in Nederland te onderzoeken zijn eerst alle (voormalige) stuifzandgebieden in kaart gebracht. Om gebieden te identificeren als stuifzandgebied is gebruik gemaakt van het Algemeen Hoogtebestand van Nederland (AHN) en de bodemkaart van Nederland. Om het reliëf beter zichtbaar te maken is de hoogte (z) met een factor vermenigvuldigd en vervolgens een schaduw aangebracht (Fig. 2.4). De belangrijkste voorwaarden om opgenomen te worden als stuifzandgebied is de aanwezigheid van stuifzandreliëf of restanten daarvan. Wanneer de reconstructie niet kon worden afgeleid van het AHN beeld is gebruik gemaakt van de op de bodemkaart als duinvaaggrond aangegeven gebieden. Op deze wijze zijn 326 gebieden verspreid over Nederland gekarteerd die samen ongeveer 79.550 ha beslaan. De kaart is in ArcGIS samengesteld en als shapefile beschikbaar.



Figuur 2.4. Voorbeeld van een relief-shaded kaart van de Loonse en Drunense Duinen, op basis van het AHN bestand. De West-Oost verlopende reeks paraboolduinen vormt het oudste patroon. De Noord-Zuid gerichte rechte wallen zijn van de tweede helft van de 19^{de} eeuw, toen de veenboeren vanaf het noorden vergeefs hebben geprobeerd de zandverstuiving in cultuur te brengen (Jongh & Jungerius, 2004).

2.3.1 Trends in stuifzandontwikkeling

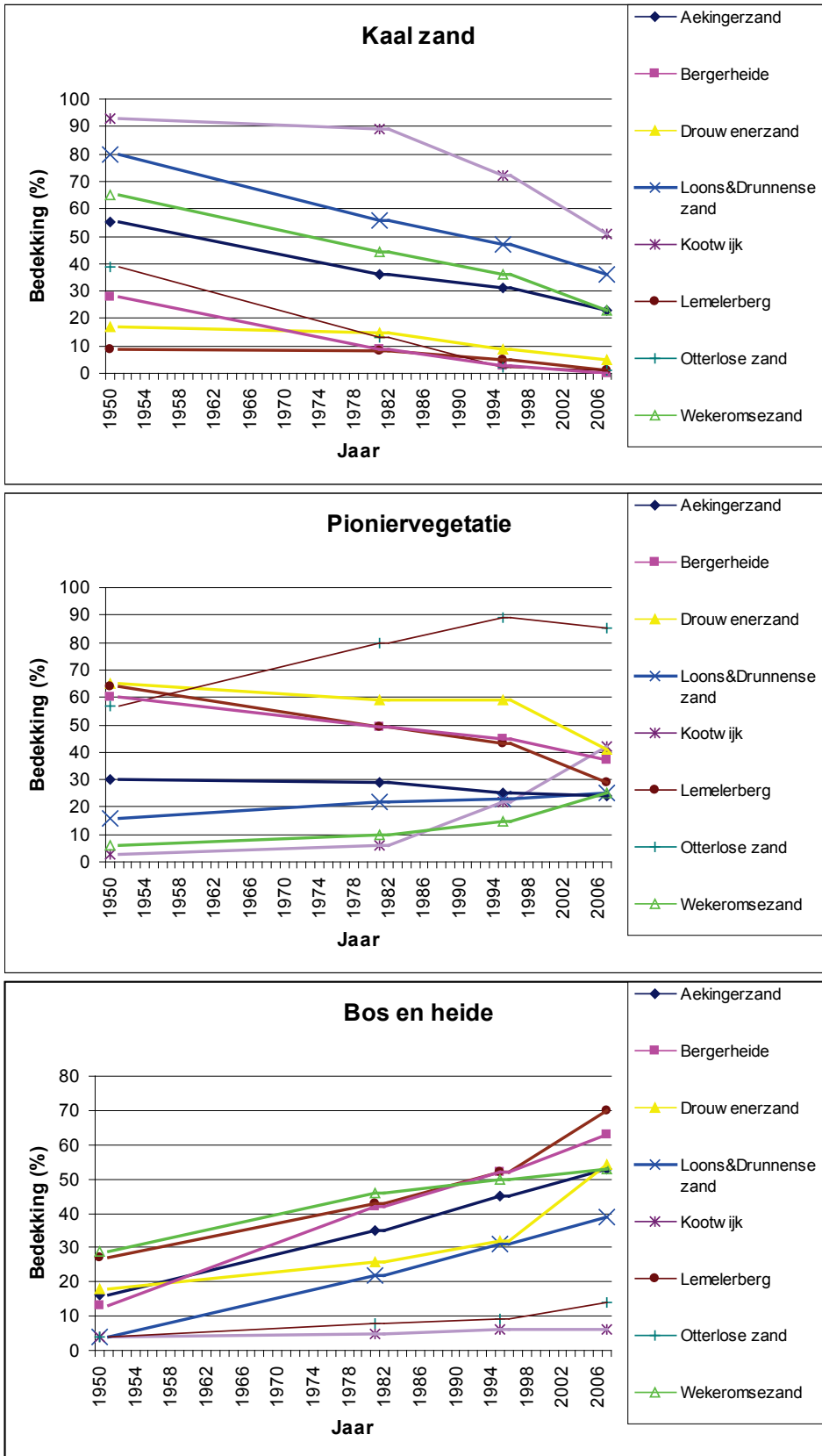
In het stuifzandonderzoek is met gedetailleerde luchtfoto's uit de jaren (1947-1952)-1981-1995-2007 een luchtfotoanalyse uitgevoerd om van acht stuifzandgebieden de verschuivingen in de hoofdbegroeiingstypen (kaal zand, pioniervegetatie, bos) te kwantificeren. Figuur 2.5 laat de veranderingen zien in bedekking van de hoofdbegroeiingstypen tussen 1947 en 2007. Voor deze berekening is alleen gebruik gemaakt van terreindelen waar geen grootschalig stuifzandherstel heeft plaatsgevonden (plaggen of boskap). De veranderingen zijn dus gebaseerd op kleinschalig beheer dat tot doel heeft het landschap open te houden, zoals begrazing en het verwijderen van jonge bomen.

In de meeste terreinen is in 57 jaar het aandeel kaal zand sterk teruggelopen. Deze trend is in alle onderzochte gebieden zichtbaar en duidt aan dat deze gebieden zonder ingrepen binnen nu en 30 jaar volledig begroeid zullen raken. De gebieden die sinds 1980 de sterkste afname vertonen (Kootwijkerzand, Loons- en Drunnenseduinen en het Wekeromsezand), laten nog een sterke toename zien in pionierbegroeiingen (Buntgras *Corynephorus canescens*, Ruighaarmos *Polytrichum piliferum* en lichenen). In de andere gebieden is er sprake van een afname in het areaal pioniervegetatie. In alle gebieden is het areaal bos en heide toegenomen waarbij opvalt dat dit op het Kootwijkerzand en Otterlose zand nog vrij beperkt is gebleven. Op het Kootwijkerzand worden sinds enkele decennia zaailingen van houtigen periodiek verwijderd als onderdeel van het reguliere beheer.

Het oppervlak actief stuifzand is sinds 1850 sterk afgenomen. In 1960 was er nog 6.000 ha stuifzandgebied over en in 1980 4.000 ha. In 2000 was er nog circa 2.000 ha stuifzandlandschap over (Bakker *et al.*, 2003). Om de laatste ontwikkelingen van de stuifzanden in Nederland beter in beeld te krijgen is met behulp van de stuifzandclusterkaart en de luchtfoto's van 2000, 2003 en 2006 de verschuiving in open (kaal) stuifzand gekarteerd. In 102 stuifzandgebieden was in 2000 in totaal 1135 ha open zand aanwezig (Tabel 2.1).

Tabel 2.1. Verandering in het areaal kaal zand in de Nederlandse Stuifzandgebieden

	Omvang oppervlak kaal zand in een stuifzandgebied (ha)						Totaal
	0 - 1	1 - 5	5 - 10	10 - 50	50 - 100	> 100	
Aantal gebieden met areaal kaal zand in:							
2000	61	24	5	6	1	5	102
2003	75	31	7	8	2	4	127
2006	71	33	9	11	2	4	126
Cumulatief oppervlak kaal zand (ha) in:							
2000	18	57	34	127	59	840	1135
2003	23	68	51	187	132	626	1087
2006	30	47	86	225	141	715	1244



Figuur 2.5. Verandering in bedekkingsgraad per begroeiingstype als percentage van het totaal onderzochte terreinoppervlak tussen 1947 en 2007. De berekening is gebaseerd op terreindelen waar de successie niet is teruggezet door plaggen of boskap.

In 90 gebieden betreft dit plekken met kaal zand met een gezamenlijk oppervlak van minder dan 10 ha. Vaak worden deze omsloten door bos en meestal open gehouden door betreding. In 2003 is het aantal stuifzandgebieden met kaal zand met 17 toegenomen. Het totale areaal kaal zand is echter met 48 ha afgenomen. Vooral het Kootwijkerzand laat een sterke afname zien in het areaal kaal zand. Mogelijk is het areaal kaal zand in 2000 overschat als gevolg van de lagere resolutie en beeldkwaliteit van de luchtfoto van 2000 en is de werkelijke afname in die periode minder geweest.

In een aantal gebieden is het areaal duidelijk toegenomen door herstelmaatregelen waaronder het Harskamperzand met 125 ha en het Deelensche zand met 47 ha (de Pollen). Ook in 2006 is er een toename in het areaal kaal zand voornamelijk toe te schrijven aan plagwerkzaamheden. In sommige gebieden is er vervolgens weer sprake van snelle vastlegging. Tabel 2.2 laat de veranderingen zien voor de grotere stuifzandgebieden.

Tabel 2.2. Verandering het oppervlak kaal zand tussen 2000 en 2008 in de grote stuifzandgebieden.

Stuifzandcluster	Oppervlak kaal zand (ha)		
	2000	2003	2006
Aekingerzand	31	30	33
Noordwest Veluwe ¹	116	116	136
Beekhuizerzand ²	17	6	0,3
Stroesche Zand	21	21	23
Kootwijkerzand	124	77	84
Harskamperzand	121	246	297
Soester Duinen	58	55	61
Wekeromse Zand	12	11	13
Mosselsche Zand	16	14	47
Loonse en Drunense Duinen	145	157	170
Weerter en Budelerbergen	35	33	15
Oirschotse Heide	102	102	105
Deelensezand (de Pollen)	0,1	47	48

1 Met de stuifzandgebieden Beekhuizerzand, Hulshorst, De Zoom (De Haere)

2 Noordwestelijk deel nabij Harderwijk

2.4 De toekomst van het stuifzandlandschap en de stuifzandnatuur: kansen en bedreigingen

De grootschaligheid van de inlandse zandverstuivingen in Vlaanderen en Nederland is toe te schrijven aan een combinatie van een geschikte ondergrond, een (noodgedwongen) erosie bevorderend landgebruik en gunstige klimaatomstandigheden. De grote hoeveelheden dagzomend laatglaciaal dekzand, met een optimale korrelgrootteverdeling voor verwaaiing, vormden (en vormen nog steeds) een ideaal reservoir van verstuiikbaar materiaal.

Zandverstuivingsnatuur behoort tot het natuurdoeltype 3-47 (Bal *et al.*, 2001). In Europees verband worden zij tot habitatype H2330 gerekend. Het habitatype H2330 Zandverstuivingen bestaan uit de opeenvolging van stadia: 1) kaal zand; 2) *Corynephorus* en mos en korstmos; 3) Struisgras en Schapengras; 4) Stuifzandheide; 5) Stuifzandbos.

In dit landschapstype behoren geomorfologische (bodemdegradatie) en regeneratieprocessen (vegetatieontwikkeling en bodemvorming) expliciet tot de factoren die de ecologie van deze landschappen bepalen. Dat betekent dat beheerders van deze landschappen rekening met deze processen moeten houden. Dit veronderstelt kennis van de geomorfologische structuur van het gebied en achterliggende landschapsvormende processen. In hoofdstuk 3 worden deze processen nader beschreven en hoofdstuk 7 geeft aan wat de betekenis hiervan is voor het beheer.

2.4.1 Versnippering

Uit luchtfotoanalyses in acht stuifzandnatuurgebieden blijkt dat het oppervlak stuivend zand nog steeds sterk afneemt. Ook de openheid van de onderzochte stuifzandgebieden is sterk afgenomen, vanaf de 13^{de} eeuw, en dat tot het einde van de 18^{de} (België) door opslag van bommen. Momenteel zijn er nog slechts enkele kleine actieve stuifzones overgebleven, vooral in Nederland. Maar onder het bos zijn ook nu nog de oude verstuivingsgebieden gemakkelijk terug te vinden. Onder de bossen zijn de oude duinvormen op veel plaatsen zo goed als ongeschonden bewaard gebleven. Maar er zijn ook veel stuifzandclusters die deels sterk aangetast zijn door het huidige landgebruik, voornamelijk door infrastructuur, landbouw en bebouwing. Om verdere versnippering tegen te gaan is het van groot belang de stuifzandclusters die nog min of meer intact zijn te beschermen om zo het nu nog aanwezig potentieel, geschikt voor stuifzandnatuur, te behouden. De stuifzand herstelkaart geeft aan waar er nog mogelijkheden zijn om stuifzandnatuur te creëren.

Met de sterke afname van het oppervlak kaal zand en pionierstadia, is de afstand tussen actieve kernen zowel binnen stuifzandnatuurgebieden als tussen de actieve kernen van verschillende stuifzandnatuurgebieden steeds verder uit elkaar komen te liggen, maar ook de afstand tussen deze dynamische stuifzandkernen en andere habitattypen, zoals stuifzandheide, is hierdoor sterk toegenomen.

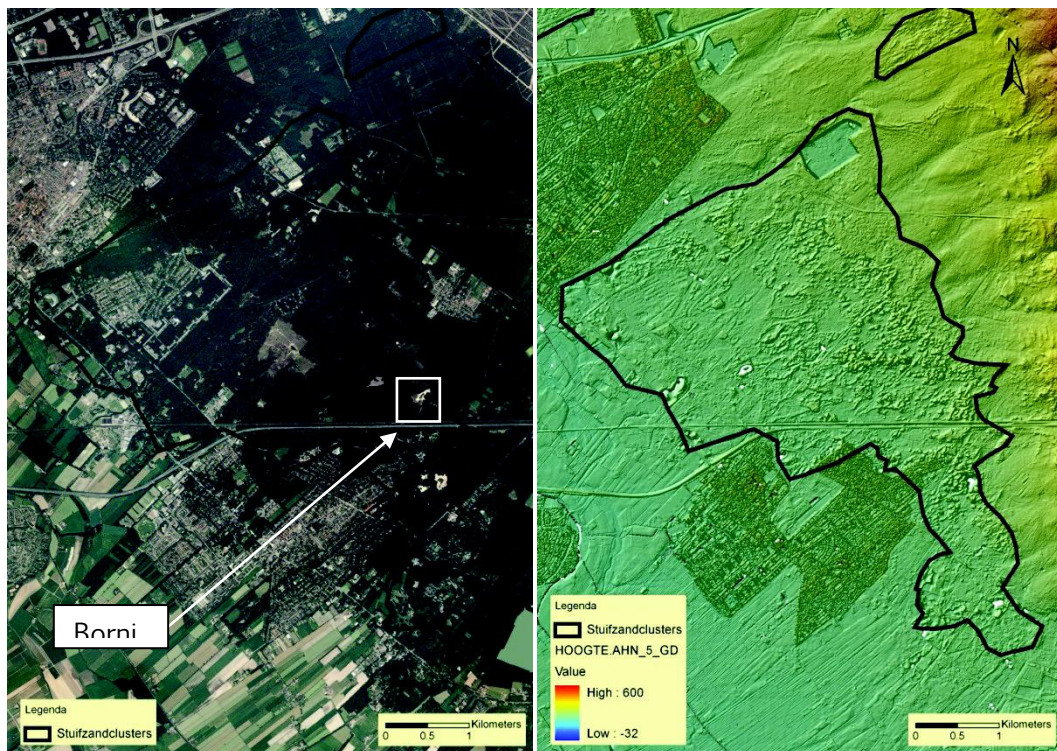
2.4.2 Aantasting door de mens en vorming van secundaire structuren

Een aanzienlijk percentage van het kaal zand in de grote militaire oefenterreinen van Defensie is toe te schrijven aan de aanwezigheid van brede, intensief bereden tankbanen. Hoewel er binnen de Defensierreinen locaties te vinden zijn met een bijzonder hoge ecologische waarde, is het landschapsbeeld van veel van deze terreinen sterk aangetast doordat de duinstructuren zijn doorsneden door tankbanen (Fig. 2.6).

De kartering van twee kleine stuifzanden toont, in tegenstelling tot de grote zandverstuivingen die al aan het begin van het vorige millennium zijn gevormd, dat deze kleine terreinen zijn ontstaan door het recentelijk opnieuw in verstuiving gaan van bestaand stuifzand. Ze hebben geen klimatologische oorzaak maar zijn het gevolg van intensieve betreding door recreanten, zoals Bornia (Van den Ancker & Jungerius, 2009: Fig. 2.9), van afgraving voor zandwinning met als voorbeeld de Hooge Heide, of van militaire oefeningen zoals op de Oirschotse Heide (Ancker & Jungerius, 2006b). De invloed van de mens leidt tot secundaire structuren in het stuifzandrelief, maar hebben vaak maar een beperkte omvang en hoogte. Hoewel deze terreinen het spectaculaire van hun grote evenbeelden missen, bieden zij op kleine schaal eenzelfde biodiversiteit en zijn daarmee waardevol.



Figuur 2.6. Een stuifzandgebied onder natuurbeheer (Kootwijkerzand) laat geleidelijke overgangen zien tussen het kale zand en opeenvolgende vegetatietypen; een stuifzand in gebruik als militair oefenterrein laat scherpe overgangen zien tussen kaal zand en bos en bestaat grotendeels uit intensief bereiden brede tankbanen (Harskamperzand).



Figuur 2.7. Stuifzandcluster ingeklemd tussen Zeist en Driebergen-Rijsenburg. Het voormalige stuifzandgebied is sterk aangetast door bebouwing en infrastructuur. Kleinschalige verstuiving blijft mogelijk, zoals het landgoed Bornia laat zien.

Van de AHN beelden valt ook af te lezen in welke mate infrastructuur en het huidige landgebruik de structuur van het stuifzand reliëf hebben aangetast (Fig. 2.7). Dit maakt dat grootschalig stuifzandherstel voor het creëren van stuifzandnatuur in veel gebieden niet meer mogelijk is.

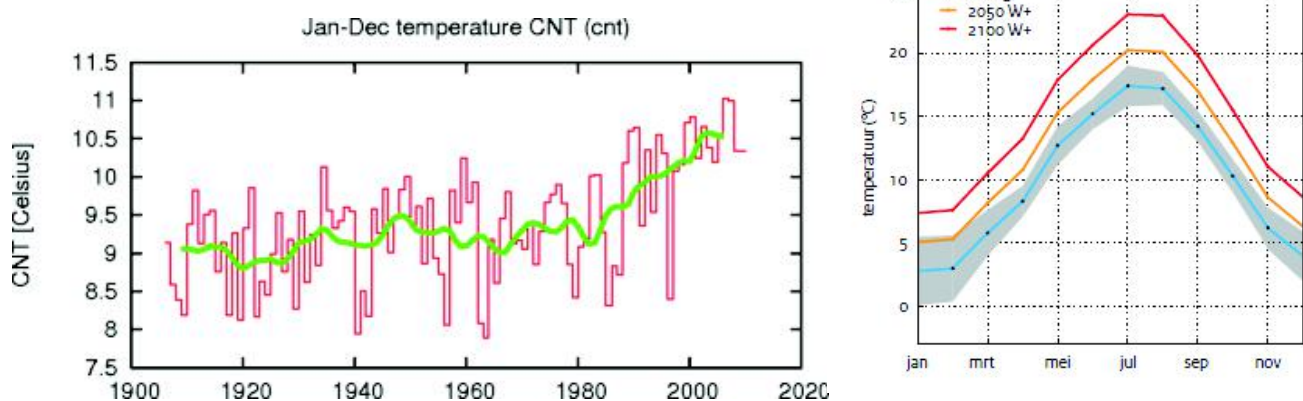
2.4.3 Verwachtte klimaatverandering

Het klimaat heeft een grotere rol gespeeld bij de ontwikkeling van de stuifzandgebieden dan tot nu toe in de literatuur werd aangenomen. Nader onderzoek op dit gebied vindt momenteel plaats door nieuwe dateringstechnieken van afzettingen die in de afgelopen honderd jaar op de Loonse en Drunense Duinen hebben plaatsgevonden te combineren met klimaatgegevens van die periode. De eerste resultaten van dit onderzoek worden eind 2010 verwacht.

Het klimaat heeft op twee manieren invloed op het hele ontwikkelingsproces van stuifzanden. Enerzijds bepaalt het de hoeveelheid energie die beschikbaar is om zanddeeltjes op te tillen en te transporteren. Anderzijds beïnvloedt het klimaat voor een belangrijk deel de vegetatieontwikkeling. Klimaatfactoren die hierbij een belangrijke rol spelen zijn wind, neerslag, temperatuur en stormintensiteit en -frequentie (zie ook Hoofdstuk 3). We hebben gezien dat het huidige klimaat vooral gunstig is voor de vegetatieontwikkeling en minder gunstig voor windprocessen.

Temperatuur

Volgens het KNMI laten de huidige klimaatmodellen zien dat de temperatuurstijging in Nederland niet in de pas hoeft te lopen met de wereldgemiddelde temperatuurstijging. In grote lijnen volgt de temperatuur in Nederland de temperatuur van de wereld, hoewel de opwarming hier tot nu toe ongeveer twee keer zo snel is gegaan. Echter, de invloeden van het weer zijn hier veel groter, en dus de toevallige schommelingen om de trendlijn heen ook. Vooral in de wintermaanden is het weer hier grillig (Fig. 2.8).

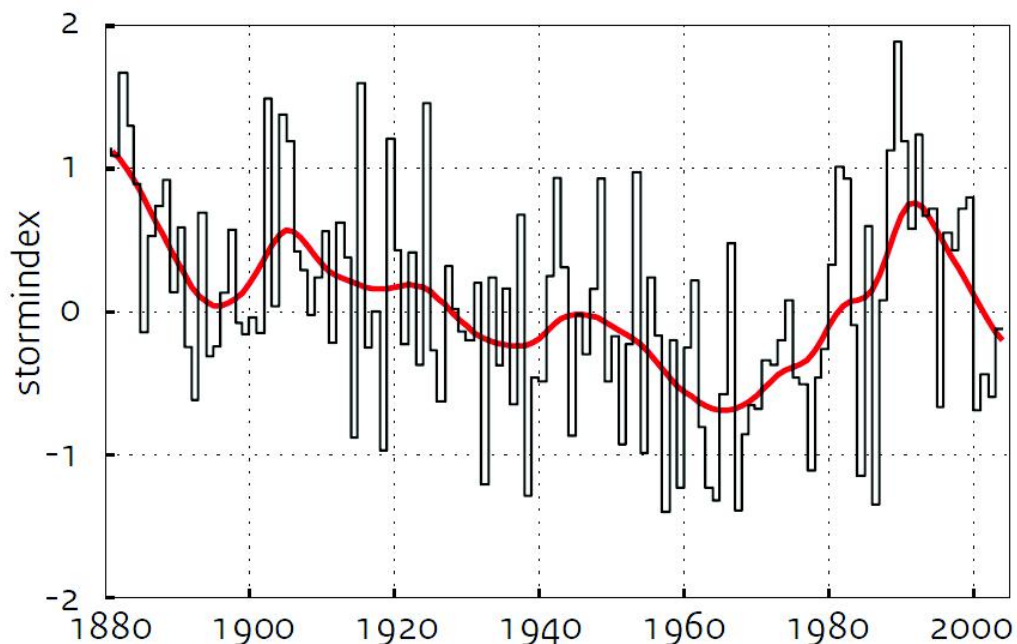


Figuur 2.8. Links: Jaargemiddelde temperatuur in Centraal Nederland van 1906 tot 2009. De groene lijn geeft een 10-jaars lopend gemiddelde aan. Rechts: Jaarlijkse cyclus van de temperatuur voor het huidige klimaat (De Bilt, 1976-2005) en het toekomstige klimaat rond 2050 en 2100 voor het W+ scenario. De grijze band geeft een indicatie van de jaar-op-jaar variatie in het huidige klimaat. Voor het W+ scenario in 2100 zullen temperaturen die nu in juli en augustus normaal zijn gemiddeld ruim vijf maanden per jaar overschreden worden (Bron: KNMI, 2009).

De temperatuurschommelingen van maand tot maand zijn dan zo groot dat de opwarming niet meer zichtbaar is. In het jaargemiddelde is wel duidelijk te zien dat de opwarming hier de afgelopen 60 jaar ongeveer anderhalve graad heeft bedragen (KNMI). De temperatuur in 2009 was, gemiddeld over het hele jaar, hoger dan alle jaren vóór 1989, terwijl het in januari en december koud was. Door de temperatuurstijging zal, indien er voldoende vocht aanwezig is in de bodem en de netto straling niet verandert, de verdamping toenemen. Volgens de KNMI'06 scenario's gaat het voor zomers rond 2050 om een verdampingstoename van 3 tot 15%. Indien dit niet gecompenseerd wordt door toenemende regenval of beheermaatregelen, zal dit tot uitdroging van de bodem leiden. De meeste klimaatmodellen berekenen een toenemende uitdroging van de bodem in de landen rond de Middellandse Zee gedurende de 21e eeuw. Voor Nederland zijn de modelberekeningen minder eenduidig. Door uitdroging van de bodem kan de temperatuur extra stijgen en neemt in de zomer de kans op hittegolven verder toe. Voor stuifzanden zou dit gunstig kunnen zijn. De begroeiing neemt onder deze extreme omstandigheden minder snel toe en het negatieve effect van bodemvocht op winderosieactiviteit lijkt in de zomerperiode sterk af te nemen.

Stormklimaat

Subtiële veranderingen in de atmosfeer kunnen een grote invloed hebben op het stormklimaat. Een kleine verandering in de ligging en de sterkte van de straalstroom boven de Atlantische Oceaan - de band met sterke westenwinden op ongeveer 10 km hoogte waarbinnen stormen zich ontwikkelen en meegevoerd worden - kan lokaal van groot belang zijn. Het stormklimaat is van nature erg variabel. Zelfs van het ene decennium naar het volgende treden grote verschillen op (Fig. 2.9).



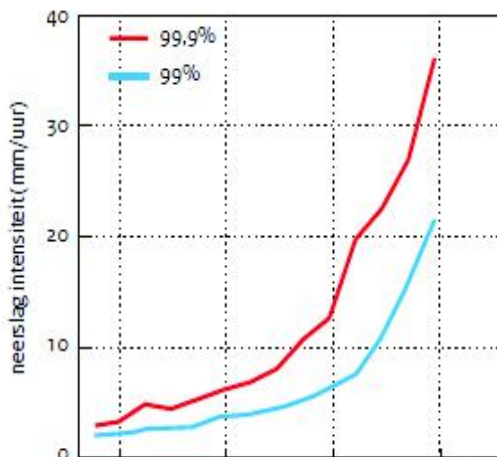
Figuur 2.9. Stormactiviteit boven de Britse Eilanden, Noordzee en Noorse zee. De zwarte lijn is een maat voor het aantal zware stormen in elk jaar en de rode lijn volgt een voortschrijdend 30-jaar gemiddelde (Bron: IPCC, 2007).

Ook zijn zware stormen zeldzaam waardoor trends moeilijk zijn vast te stellen. De KNMI'06 scenario's gaan uit van een kleine invloed van klimaatverandering op het stormklimaat in Nederland. Dit beeld is bevestigd door nieuw onderzoek. Modellen laten zien dat de natuurlijke variaties in het stormklimaat groter zijn dan de veranderingen die door het versterkte broeikas effect worden veroorzaakt (KNMI, 2009).

Voor stuifzanden kan een toename in stormfrequentie en intensiteit groot effect hebben op het sedimenttransport. Het overgrote deel van het zandtransport op stuifzanden vindt plaats tijdens de extreme stormen (zie Hoofdstuk 3).

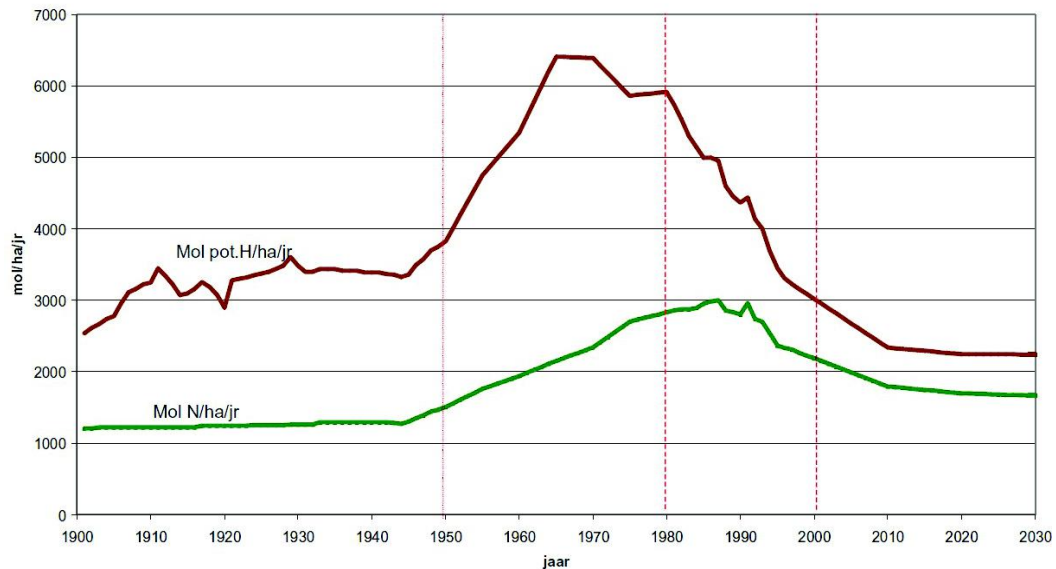
Neerslag

Bij een hogere temperatuur kan de lucht meer waterdamp bevatten. Wanneer de relatieve vochtigheid van de atmosfeer niet substantieel verandert, zal de hoeveelheid waterdamp in de atmosfeer toenemen met ongeveer 7% per graad Celsius temperatuurstijging. Tijdens zware buien zal een groot gedeelte van de beschikbare hoeveelheid waterdamp in regen worden omgezet. Het ligt daarom voor de hand dat buien bij hogere temperaturen heviger zijn. Alle KNMI'06 scenario's laten daarom voor de zomer een toename zien van de extreme dagelijkse hoeveelheden neerslag. In waarnemingen van de neerslag in De Bilt is tijdens extreme buien in de zomer een toename van de uur intensiteit gevonden van 14% per graad Celsius (Fig. 2.10). Dit verband is aanzienlijk sterker dan op grond van de hoeveelheid waterdamp alleen kan worden verwacht. De extra toename is waarschijnlijk het gevolg van sterkere turbulentie in een buienwolk. Die zorgt ervoor dat waterdamp sneller wordt omgezet in regen en dat er meer vocht uit de omgeving wordt aangevoerd. De neerslagintensiteit per uur tijdens extreme buien in de zomer zal waarschijnlijk sterker toenemen dan de extremen van de neerslaghoeveelheid per dag. Voor de dagelijkse hoeveelheden geldt dat de totale hoeveelheid beschikbare waterdamp in de atmosfeer een beperkende factor is. Buien worden intenser terwijl hun duur waarschijnlijk afneemt (KNMI, 2009). Verder is het volgens het KNMI (2009) aannemelijk dat de regionale verschillen in extreme neerslag binnen Nederland, zoals zichtbaar in de waarnemingen, in de toekomst worden versterkt. Daarnaast is er sprake van sterke regionale verschillen zoals Figuur 2.11 laat zien.



Figuur 1.10. Uurlijkse neerslag-intensiteit als functie van de dag-gemiddelde temperatuur op basis van waarnemingen in De Bilt. De 99% en 99,9% percentielen zijn de extremen die gemiddeld eens per 100 en eens per 1000 neerslaguren worden overschreden. Bij hogere temperaturen (het zomerhalfjaar) neemt de extreme buienintensiteit sterk toe met de temperatuur (ongeveer 14% per °C) (Bron: KNMI, 2009).

Naarmate er vaker perioden voorkomen met extreme hitte en droogte gevolgd door intense buien, zal watererosie een grotere rol gaan spelen op de duinhellingen. Door sterke uitdroging kan de bodem waterafstotend worden.



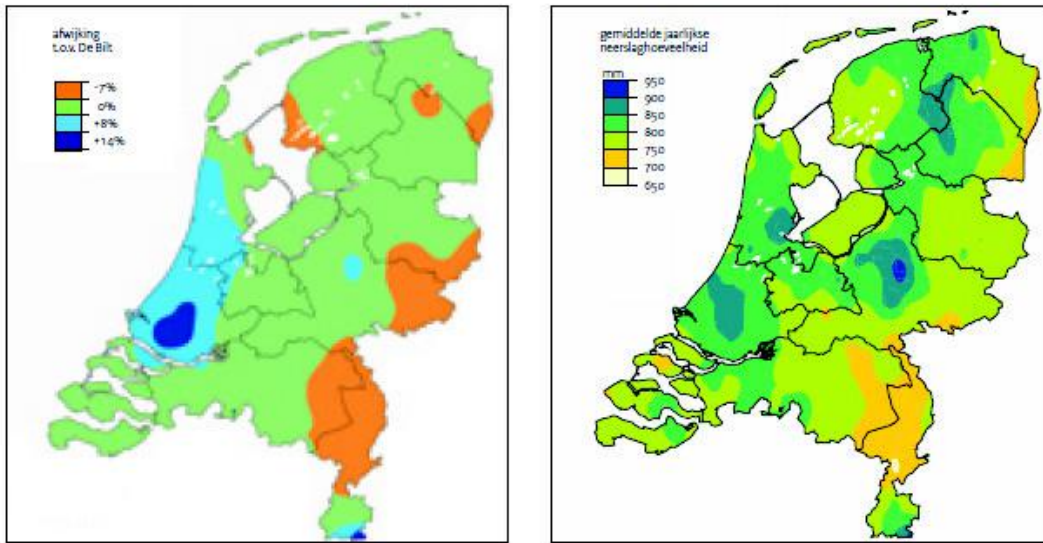
Figuur 2.11. Regionale verschillen in de extreme waarden van de neerslag (links; gebaseerd op meetreeksen van 141 stations, 1951-2005). De kleur geeft het verschil in extreme neerslag aan ten opzichte van De Bilt. Ter vergelijking de kaart met de regionale verschillen in de totale jaarlijkse neerslaghoeveelheid (rechts; gebaseerd op meetreeksen van 283 stations, 1971-2000) (Bron: KNMI, 2009).

Wanneer er vervolgens een stevige regenbui volgt, zal er sterke afstroming plaatsvinden, waarbij de op het oppervlak aanwezige losse bodemdeeltjes organisch materiaal en zaden afspoelen naar de voet van de helling of in lokale depressies. Dit zal vervolgens weer de vestiging van vegetatie bevorderen.

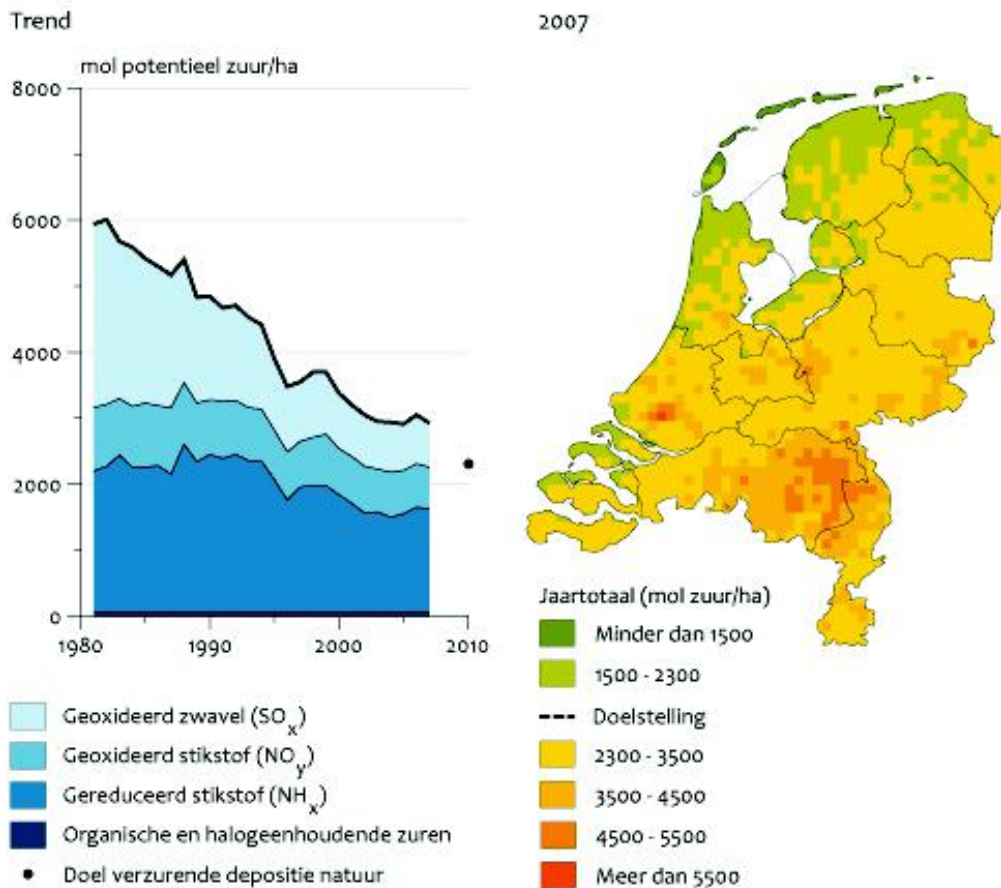
De waargenomen toename in de winterneerslag op de gematigde breedtes van het Noordelijk Halfrond (inclusief grote delen van West-Europa) wordt volgens recent onderzoek in verband gebracht met de menselijke invloed op het klimaat. De KNMI'06 scenario's gaan uit van een verdere toename van de winterneerslag in de toekomst. Een eventuele toename van neerslag in combinatie met hogere temperaturen kan vooral gedurende het najaar en winter voor stuifzandnatuur negatieve gevolgen hebben. In combinatie met een voldoende beschikbaarheid van stikstof leidt dit tot omstandigheden waarin algen en Buntgras zich prima kunnen vestigen en ontwikkelen en zal dus leiden tot een versnelde vastlegging van het openzand. Voor fauna betekent een hogere vochtigheid in combinatie met een hogere temperatuur meer kans op aantasting door schimmels (zie ook paragraaf over fauna en microklimaat in Hoofdstuk 5).

Atmosferische depositie

In de twintigste eeuw heeft luchtvervuiling een grote impact gehad op de kwaliteit van natuurgebieden. Figuur 2.12 laat zien dat de periode met grootschalige luchtvervuiling met een gecombineerd effect van zwaveldioxide en ammoniak achter ons ligt. Toch ligt de totale N-depositie nog steeds fors boven het kritische niveau van $10,4 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ (van Dobben & van Hinsberg, 2008) (Fig. 2.13) en is nog steeds verantwoordelijk voor het versneld dichtgroeien van stuifzanden. Verderop in dit rapport zullen we zien dat voedselarme milieus zoals stuifzanden een geringe stikstofbehoefte hebben. Een kleine hoeveelheid stikstofdepositie heeft dan al een ingrijpend effect op de vegetatieontwikkeling.

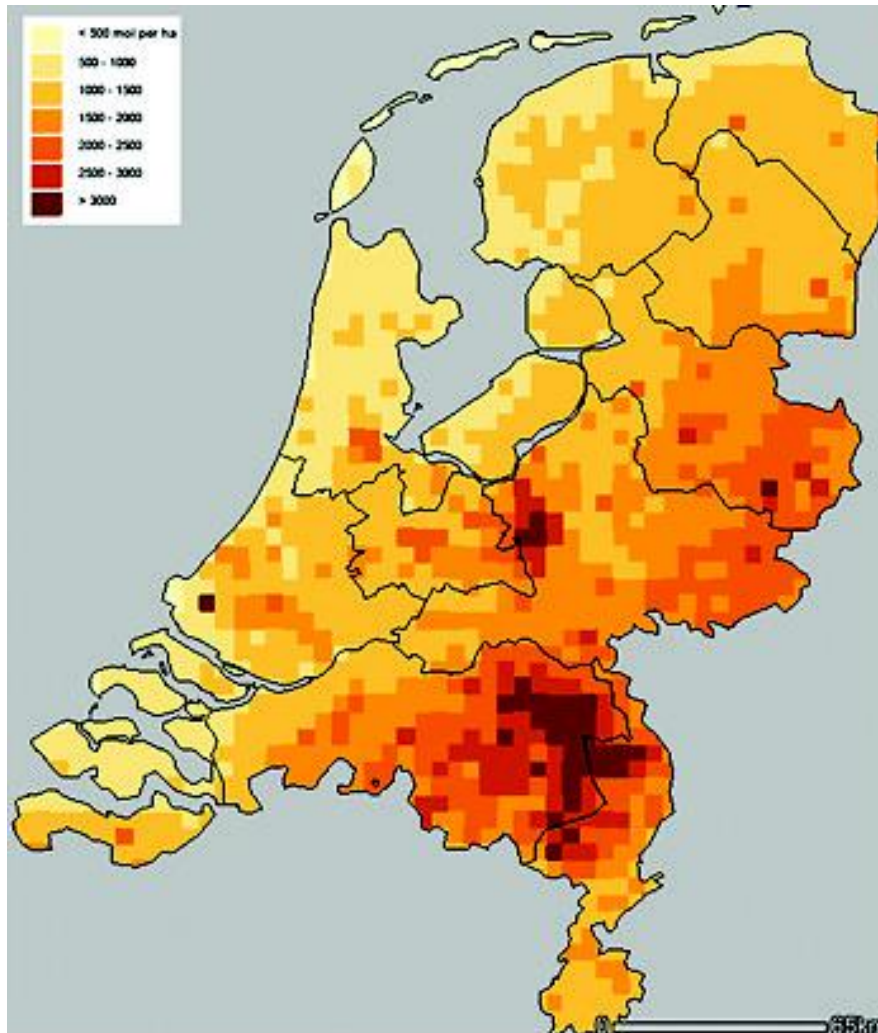


Figuur 2.12. Model van verzurende depositie (potentieel zuur, bovenste lijn) en de landelijke stikstofdepositie (onderste lijn) over de periode 1900-2030 (Eerens & Van Dam, 2001).



Figuur 2.13. Trend verzurende depositie (Bron: Compendium voor de Leefomgeving/PBL, 2008).

Daarnaast liggen een aantal stuifzandgebieden in de directe omgeving van de grootste stikstofbronnen, zoals de West-Veluwe, oostelijk Noord-Brabant, Noord-Limburg en Overijssel (Fig. 2.14). In het kader van Natura 2000 worden momenteel inspanningen geleverd om de stikstofbelasting vooral in deze gebieden te reduceren.



Figuur 2.14. Verspreiding van de stikstofdepositie in 2005 (Bron: Compendium voor de Leefomgeving/PBL).

2.5 Conclusies ten aanzien van de ontwikkeling en huidige status van de Nederlandse stuifzanden

- Over de ontstaansgeschiedenis van de stuifzanden is weinig bekend. De mens heeft een belangrijke rol gespeeld door met het kappen van het bos een open landschap te creëren waarin de wind niet langer gehinderd werd. Daarnaast moeten we vaststellen dat de rol van de mens in de uitbreiding van verstuivingen vervolgens slechts indirect is geweest. De grootste uitbreidingen vonden plaats door overstuiving in perioden met extreme stuifactiviteit. Klimaat heeft een grotere rol gespeeld dan tot nu toe werd aangenomen. Lopend onderzoek naar perioden met hoge stuifactiviteit in relatie tot schommelingen in het klimaat moet dit beeld verder bevestigen.

- Kijken we naar het heden dan worden ook nu perioden met weinig verstuivingsactiviteit afgewisseld met, vaak kortstondige, perioden met zeer hoge verstuivingsactiviteit. Het grote verschil is dat de wind nu gehinderd wordt door bos in de directe omgeving van de stuifzanden, waardoor deze veel aan kracht verloren heeft. Door het gebrek aan grootschalige verstuivingsactiviteit vindt er in de meeste stuifzandgebieden geen opbouw van het reliëfpatroon meer plaats. Aan de andere kant zien we dat de mens veel van de bestaande geomorfologische structuren heeft aangetast. Gebieden zijn versnipperd geraakt of hebben een ander landgebruik gekregen. Ironisch genoeg is het stuifzandreliëf wat vastgelegd is door de bebossing vaak nog het meest intact. Het is daarom zaak om bij het beheer en herstel van stuifzandgebieden met het reliëf mee te werken door volgens de geomorfologische wetten te werken. Dit houdt in dat de vegetatie wordt afgeplagd in de brongebieden en men de vegetatie in de gebieden waar het zand normaliter wordt afgezet op de paraboolduinen haar werk als zandvanger moet laten doen door deze met rust te laten.
- Kijken we naar de huidige status van de stuifzandgebieden dan zien we dat in eerste instantie het areaal actief stuifzand sterk is afgenomen. Inmiddels wordt er door steeds meer beheerders flink ingegrepen en is het oppervlak kaal zand weer enigszins toegenomen. Maar of dit ook tot een verbetering van de kwaliteit van het stuifzandhabitattype heeft geleid is nog verre van duidelijk. In sommige gevallen is weer sprake van versneld dichtgroeien. In andere gevallen, zoals op de Hoge Veluwe, heeft het wel tot een lichte toename van kaal zand door natuurlijke processen geleid.
- Ten aanzien van andere kansen en bedreigingen voor de stuifzanden in de toekomst lijkt klimaatverandering zowel een positieve als negatieve impact te kunnen hebben. Enerzijds kan de erosiviteit van het weer toenemen wat tot meer verstuiving kan leiden, anderzijds betekent een warmer en vochtiger weertype in het najaar en winter betere vestigingscondities voor algen en Buntgras en daarmee een versnelde vastlegging van het kale zand.
- Daarnaast is, ondanks de inmiddels lagere - en dalende - hoeveelheid, de stikstofdepositie nog steeds veel hoger dan het kritische depositieniveau, en is daarmee nog steeds verantwoordelijk voor het versneld dichtgroeien van stuifzanden. In Hoofdstuk 5 zullen we zien dat stuifzandbegroeiingen een geringe stikstofbehoefte hebben. Een kleine hoeveelheid stikstofdepositie heeft een ingrijpend effect op de vegetatieontwikkeling.



3 Biodiversiteit in stuifzanden

Stuifzanden zijn arm aan soorten en zijn - mede daarom - van oudsher relatief slecht onderzocht, vooral met betrekking tot de fauna. De biodiversiteit van stuifzanden is daarmee sterk onderbelicht (Bakker *et al.*, 2003). De floristische rijkdom wordt vooral door korstmossen en mossen gedragen en er komen weinig soorten vaatplanten in stuifzanden voor. Voor de fauna is het beeld verre van compleet.

Dat de biodiversiteit van stuifzanden onder druk staat, blijkt uit het feit dat *flagship* soorten als Duinpieper (*Anthus campestris*), Kleine heivlinder (*Hipparchia statilinus*) en uitgestrekte lichenensteppes met soorten als Hamerblaadje (*Cladonia strepsilis*) en IJslands mos (*Cetraria islandica*) zeer sterk achteruit zijn gegaan of inmiddels zijn verdwenen. Er ontbreekt echter een brede analyse welke soorten aan het stuifzandlandschap zijn gebonden en wat de huidige status en trend is van deze soorten.

In dit hoofdstuk is de huidige kennis over de biodiversiteit van de Nederlandse stuifzanden samengevat. Zowel voor de flora als voor de fauna is op basis van verspreidingsgegevens onderzocht hoe sterk soorten gebonden zijn aan het stuifzandlandschap en in welke mate deze soorten dus karakteristiek zijn voor dit landschap. De status- en trendgegevens van deze soorten worden besproken. Vervolgens komen de ecologische grondslagen van de biodiversiteit van het stuifzandlandschap aan bod en wordt een analyse gemaakt van de verspreiding van biodiversiteit binnen en tussen verschillende stuifzandgebieden.

3.1 Soortendiversiteit in stuifzanden

3.1.1 Kennis van de soortendiversiteit in stuifzanden: stand van zaken

Stuifzanden kennen een extreem microklimaat, fysische stress van stuiwend zand en een schaarste aan nutriënten. Slechts weinig soorten zijn hierop aangepast. Soorten die in staat zijn te (over)leven in stuifzanden komen buiten dit landschap slechts weinig voor. Levensgemeenschappen van stuifzanden kunnen dan ook worden beschreven als soortenarm, maar zeer karakteristiek.

De huidige en historische flora en syntaxonomie van stuifzandenvegetaties is uitvoerig beschreven door o.a. Masselink (1994), Ketner-Oostra (1994), Cleef & Kers (1968) en Hasse (2005). De vegetatie van stuifzanden wordt gekarakteriseerd door pioniervegetaties met een hoge bedekking aan mossen en korstmossen. Veel voorkomende vaatplanten zijn Buntgras (*Corynephorus canescens*), Ruig en Fijn schapengras (*Festuca ovina* ssp. *hirtula* en *F. filiformis*), Zandstruisgras (*Agrostis vinealis*), Heidespurrie (*Spergula morinsonii*), Biggenkruid (*Hypochaeris radicata*), Schapenzuring (*Rumex acetosella*) en Trekrus (*Juncus squarrosus*). De mossen Ruig haarmos (*Polytrichum piliferum*) en Grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*)

komen vegetatievormend voor, evenals de korstmossen uit het genus *Cladonia* (Rendiermossen en Bekermossen), *Cetraria* (Kraakloof) en *Stereocaulon* (Korrelloof).

Voor de fauna is in het Preadvies Stuifzanden (Bakker *et al.*, 2003) op basis van literatuur en '*best expert judgement*' een overzicht gepresenteerd van soorten en soortgroepen die karakteristiek zijn voor stuifzanden. De auteurs merken echter op dat over de fauna van stuifzanden zeer weinig bekend is. Deze kennislacune geldt voor de huidige situatie, maar nog sterker voor de diergemeenschappen van de grootschalige 'intacte' stuifzanden die tot halverwege de vorige eeuw nog voorkwamen. Aangezien het (actieve) open stuifzandlandschap internationaal gezien zeer zeldzaam is, kan voor dit referentiebeeld ook niet worden teruggevallen op buitenlandse terreinen. De enige gebieden waar momenteel veel dier- en plantensoorten voorkomen die als karakteristiek worden gezien voor de Nederlandse stuifzanden zijn (voormalige) militaire oefenterreinen in Oost-Duitsland (Anders *et al.*, 2004). Deze terreinen zijn echter open en dynamisch als gevolg van langdurige militaire activiteit; dynamiek in de vorm van verstuiving heeft hier recent weinig plaatsgevonden. Voor ecologisch onderzoek aan karakteristieke soorten zijn deze voormalige oefenterreinen geschikt als referentiegebied, maar niet voor het onderzoeken van intacte levensgemeenschappen van stuifzanden.

3.1.2 Analyse karakteristieke soorten van Stuifzanden

Zowel voor het beheer als voor het beleid is het belangrijk om te weten wat karakteristieke stuifzandsoorten zijn. De gebondenheid van soorten aan stuifzanden kan worden getoetst aan de hand van verspreidingsgegevens. In dit onderzoek is voor alle hogere planten, korstmossen, mossen, mycorrhizapaddenstoelen en een groot aantal diersoorten de binding met stuifzandgebieden geanalyseerd. De analyses zijn uitgevoerd aan de hand van verspreidingsgegevens van de Bryologische en Lichenologische Werkgroep (BLWG), Nederlandse Mycologische Vereniging (NMV), European Invertebrate Survey - Nederland (EIS-Nederland), de Vlinderstichting/ Werkgroep Vlinderfaunistiek (Landelijk Bestand Nachtvlinders: Noctua) en SOVON Vogelonderzoek Nederland. Voor elke soort is de binding aan stuifzanden berekend door de verspreidingskaart over de nieuw ontwikkelde stuifzandkaart (paragraaf 2.3) te leggen. Op basis hiervan is de verhouding berekend van het totaal aantal kilometerhokken dat bezet is door een soort en het aantal van deze kilometerhokken dat stuifzandgebieden omvat. Met stuifzandgebieden worden hier niet alleen de huidige open, actieve stuifzanden bedoeld, maar het gehele stuifzandlandschap inclusief gestabiliseerde delen met stuifzandheide, bosopslag en bosaanplant.

Voor alle soorten zijn gegevens op kilometerhokniveau geanalyseerd. Waar mogelijk is een analyse uitgevoerd voor de periode vóór 1980 en de periode ná 1980. Het aantal waarnemingen van vóór 1980 dat kon worden gebruikt is in veel gevallen laag, aangezien veel verspreidingsgegevens uit die periode alleen op het niveau van uurhokken (ofwel atlasblokken) bekend zijn. Op basis van de gegevens van vóór en ná 1980 is berekend of de binding aan stuifzanden na 1980 voor een soort is toe- of afgenomen. Deze factor is gecorrigeerd voor de waarnemingsintensiteit aan de hand van het totaal aantal geïnventariseerde kilometerhokken voor de soortgroep (sprinkhanen, mieren, etc.) in de betreffende periode. Op basis van de binding met stuifzanden zijn soorten ingedeeld in verschillende klassen:

- *Specialisten*: soorten waarvan de gehele Nederlandse populatie leeft (leefde) in stuifzandgebieden (binding 100%).
- *Preferente stuifzandsoorten*: soorten waarvan minimaal driekwart van de Nederlandse populatie leeft (leefde) in stuifzandgebieden (binding $\geq 75\%$).
- *Karakteristieke stuifzandsoorten*: soorten waarvan minimaal een vijfde deel van de Nederlandse populatie in stuifzanden leeft (leefde), maar daarnaast ook voorkomen in andere droge voedselarme biotopen zoals kustduinen, droge heides en graslanden, schrale akkers, etc. (binding $\geq 20\%$).
- *Facultatieve stuifzandsoorten*: soorten waarvan minimaal een vijfde van de Nederlandse populatie in het stuifzandlandschap leeft, maar ecologisch gebonden zijn aan droge naaldbossen, heidevennen of andere habitats die binnen of in de nabijheid van stuifzandgebieden voorkomen (binding $\geq 20\%$).

Karakteristieke plantensoorten van stuifzanden

Als we de stuifzandkaart over de verspreidingskaarten van planten, mossen en korstmossen leggen, kunnen we een selectie maken van soorten die voor $>20\%$ in stuifzanden gevonden zijn (Tabel 3.1). Er komen geen specialistische stuifzandsoorten voor en de enige preferente stuifzandsoort is het korstmos Stuifzandkorrelloof (*Stereocaulon condensatum*). Daarnaast zijn er nog 5 mossoorten, 18 soorten korstmossen, en 12 soorten paddenstoelen die op basis van hun verspreiding als karakteristiek voor stuifzanden worden beschouwd.

In dit rapport ligt de nadruk op korstmossen, die karakteristieke, maar zeer kwetsbare stuifzandvegetaties vormen. Bijna alle karakteristieke soorten staan op de Rode Lijst.

Hoewel stuifzandvegetaties zeer arm zijn aan vaatplanten, komt er verrassend genoeg één vaatplant in de rij van karakteristieke soorten voor, te weten Ruig schapengras. Dit is een potentieel bedreigde soort, omdat deze voornamelijk op de Veluwe voorkomt en alleen in eindstadia van de successie. Ruig schapengras kan daarom bij achterstallig beheer (zoals het niet regelmatig verwijderen van opslag van Grove den) verdwijnen. Helaas zijn van Ruig schapengras nauwelijks verspreidingsgegevens bekend, omdat de soort pas recent weer wordt onderscheiden als ondersoort van Genaald schapengras (*Festuca ovina*), waarbij een andere ondersoort (ssp. *guestphalia*) uitsluitend voorkomt in zinkweiden. De schatting van 200 km-hokken in stuifzanden is gebaseerd op eigen waarnemingen in de onderzoeksgebieden op de Veluwe en waarnemingen van R. Haveman (persoonlijke mededeling).

Karakteristieke diersoorten van stuifzanden

Aangezien goede (gestandaardiseerde) verspreidingsgegevens voor veel diergroepen niet voorhanden zijn, kon niet voor alle Nederlandse diersoorten een verspreidingsanalyse worden gemaakt. De analyse in dit rapport is uitgevoerd op onderstaande diergroepen:

- Vogels (Aves)
- Dagvlinders (Lepidoptera: *Satyridae*, *Hesperiidae* en [Nymphalidae](#))
- Mieren (Hymenoptera: *Aculeata* - *Formicidae*)
- Bijen (Hymenoptera: *Aculeata* - *Apidae*)
- Wespen (Hymenoptera: *Aculeata* - *Vespidae*)
- Zweefvliegen (Diptera: *Syrphidae*)

Tabel 3.1. Soorten waarvan meer dan 20% van hun verspreiding in stuifzandgebieden ligt. De gegevens zijn gebaseerd op het voorkomen in de periode 1800-2009 (alleen km-hokken) uit de databanken van de BLWG en NMV. Voor Ruig schapengras zijn geen verspreidingsgegevens beschikbaar en is een schatting gemaakt op basis van het voorkomen op de Veluwe. Rode Lijstcategorieën: VN = verdwenen, EB = Ernstig bedreigd, BE = Bedreigd, KW = Kwetsbaar, GE = Gevoelig. * soort komt nu niet meer in stuifzanden voor. ** soort komt niet meer in Nederland voor.

Soort	Nederlandse naam	Rode Lijst	In stuifzand (%)	Aantal km-hokken landelijk
<u>Vaatplanten</u>				
<i>Festuca ovina ssp. hirtula</i>	Ruig schapengras	EB	c. 50	c. 400
<u>Mossen</u>				
<i>Barbilophozia floerkei</i> *	Spits tandmos	GE	50	6
<i>Tetraplodon mnioides</i>	Braakbalmos	GE	33	6
<i>Barbilophozia kunzeana</i>	Kaal tandmos	KW	27	182
<i>Oligotrichum hercynicum</i>	Noors mos		27	220
<i>Scapania compacta</i>	Gedrongen schoffelmos	BE	20	235
<u>Korstmossen</u>				
<i>Flavocetraria nivalis</i> **	-	VN	100	1
<i>Stereocaulon condensatum</i>	Stuifzandkorrelloof	KW	79	100
<i>Cladonia strepsilis</i>	Hamerblaadje	BE	61	185
<i>Cladonia borealis</i>	Plomp bekermos		57	76
<i>Cladonia monomorpha</i>	Wrattig bekermos		58	72
<i>Cladonia verticillata</i>	Stuifzand-stapelbekertje		56	70
<i>Cladonia crispata</i>	Open heidestaartje	KW	51	320
<i>Cladonia phyllophora</i>	Randstapelbekertje	VN	50	8
<i>Cladonia sulphurina</i> **	Geel bekermos	EB	50	8
<i>Cladonia zopfii</i>	Ezelspootje	KW	52	333
<i>Micarea leprosula</i>	Heideoogje		50	62
<i>Cladonia squamosa</i> *	Doornig stapelbekertje	EB	48	23
<i>Cladonia pulvinata</i>	Slank stapelbekertje	KW	47	209
<i>Placynthiella oligotropha</i>	Heideveenkorst		45	80
<i>Cetraria islandica</i>	IJslands mos	EB	38	45
<i>Cladonia uncialis</i>	Varkenspootje		33	235
<i>Micarea viridileprosa</i>	Groenoogje		33	52
<i>Pycnothelia papillaria</i>	Rijstkorrelmos	EB	33	3
<i>Cladonia gracilis</i>	Girafje		29	318
<i>Stereocaulon saxatile</i>	Wolliig korrelloof	EB	27	15

Vervolg Tabel 3.1.

Soort	Nederlandse naam	Rode Lijst	In stuifzand (%)	Aantal km-hokken landelijk
<u>Mycorrhizapaddenstoelen</u>				
<i>Hebeloma cylindrosporum</i>	Smalsporige vaalhoed	KW	56	16
<i>Rhodocybe parilis</i>	Kleine zalmplaat	BE	39	18
<i>Cortinarius fusisporus</i>	Zandpadgordijnzwam		37	159
<i>Tricholoma portentosum</i>	Glanzende ridderzwam	BE	36	106
<i>Tricholoma albobrunneum</i>	Witbruine ridderzwam	KW	36	151
<i>Tricholoma equestre</i>	Gele ridderzwam	BE	34	176
<i>Pseudoomphalina pachyphylla</i>	Bittere trechterzwam	KW	33	57
<i>Psilocybe polytrichi</i>	Haarmoszwavelkop	BE	33	49
<i>Rhizopogon luteolus</i>	Okerkleurige vezeltruffel		33	336
<i>Hygrophorus hypothejus</i>	Dennenslijmkop	KW	22	276
<i>Coltricia perennis</i>	Echte tolzwam	GE	20	455
<i>Gomphidius roseus</i>	Roze spijkerzwam		20	331

- Loopkevers (Coleoptera: *Carabidae*)
- Sprinkhanen (Orthoptera)
- Kakkerlakken (Blattodea)
- Oorwormen (Dermaptera)
- Sneeuwspringers (Mecoptera: *Boreidae*)
- Koepelspinnen (Aranea: *Eresidae*)
- Nachtvlinders (Lepidoptera: *Noctuidae*)
- Microvlinders (Microlepidoptera)

Voor de loopkevers (Coleoptera; *Carabidae*) zijn verspreidingsgegevens op atlashokniveau voorhanden, maar niet op kilometerhokniveau. Deze groep kon niet op dezelfde wijze geanalyseerd worden als de overige diergroepen. Met de grovere verspreidingsgegevens in combinatie met ecologische gegevens en eerdere verspreidingsanalyses (Turin *et al.*, 1991; Turin, 2000) kon wel een goede inschatting worden gemaakt van de mate van binding met stuifzanden (Tabel 3.2).

In totaal omvat deze analyse bijna 3700 Nederlandse diersoorten, dit is ongeveer 15 % van de totale Nederlandse fauna. Voor veel ongewervelde diersoorten zijn te weinig gegevens beschikbaar om een betrouwbare uitspraak te doen over hun gebondenheid aan stuifzanden. In deze analyse is daarom een scheiding gemaakt, waarbij voor soorten met minimaal 10 bezette kilometerhokken in Nederland en/of minimaal 3 bezette kilometerhokken in stuifzanden een vrij betrouwbare uitspraak wordt gedaan over de binding aan stuifzanden (Tabel 3.3). Voor soorten met minder bezette kilometerhokken wordt de binding aan stuifzanden wel als indicierend gezien, maar kan geen betrouwbare uitspraak worden gedaan. Deze soorten zijn opgenomen in (Bijlage H3).

Van de geanalyseerde soorten kunnen in totaal 156 ongewervelde soorten en 9 vogelsoorten - afhankelijk van het aantal waarnemingen met meer of minder zekerheid - gezien worden als karakteristieke of preferente stuifzandsoorten. Voor alle vogelsoorten en voor 57 ongewervelde soorten zijn voldoende gegevens voor een betrouwbare uitspraak over de binding aan stuifzanden, voor 43 loopkeversoorten en 56 overige ongewervelde soorten zijn de resultaten indicierend.

In totaal is 4,5 % van de geanalyseerde diersoorten sterk aan stuifzanden gebonden (1,7% met zekerheid, 2,8 % zeer waarschijnlijk). Van verschillende diergroepen zijn relatief veel soorten aan stuifzanden gebonden, zoals mieren (23,6%), loopkevers (12,5 %) en wespen (5,9%). Van andere diergroepen zijn juist zeer weinig soorten gebonden aan stuifzanden, zoals zweefvliegen (1,3%), bijen (0,6%) en vlinders (0,5%). Op basis van deze resultaten mag worden gesteld dat stuifzanden voor een aanzienlijk deel van de Nederlandse fauna van belang zijn in het bijzonder voor loopkevers, mieren en wespen.

Stuifzandspecialisten

Op basis van de geanalyseerde dataset moet worden vastgesteld dat er geen strikte stuifzandspecialisten voorkomen. In de periode vóór 1980 kon voor geen enkele soort een binding van 100% met stuifzanden worden aangetoond. Na 1980 betreft het alleen zeldzame soorten met slechts 1 bezet kilometerhok (bijlage H4), wat een te zwakke basis is om deze soorten als specialist te betitelen. Wel zijn er enkele diersoorten die gedurende enkele decennia verspreid in Nederland voorkwamen, maar waarvan de laatste vindplaatsen alleen in stuifzanden liggen of lagen. Het betreft o.a. Kleine heivlinder (*Hipparchia statilinus*), Draaihals (*Jynx torquilla*) en Duinpieper (*Anthus campestris*). Deze soorten zijn in Nederland sterk achteruit gegaan (of inmiddels uitgestorven) en zijn verworpen tot 'stuifzandspecialisten'. Deze soorten worden verderop in dit hoofdstuk uitgebreider besproken.

Preferente stuifzandsoorten

Tot de preferente stuifzandsoorten kunnen enkel de Duinpieper (binding 92%) en de Goudwesp (*Hedychridium femoratum*) (binding 75%) worden gerekend. Daarnaast lijkt de Vuurspinnendoder (*Eoferreola rhombica*) een preferente stuifzandsoort te zijn (binding 80%), maar het aantal van 5 waarnemingen is te laag om dit met zekerheid te stellen. De Vuurspinnendoder is een parasiet van de Lentevuurspin (*Eresus sandaliatus*) die tot de karakteristieke stuifzandsoorten behoort. De soort is pas in 1998 in Nederland ontdekt (Raemaekers & Van Helsdingen, 2000). De dichtstbijzijnde populaties van de Vuurspinnendoder liggen op ruim 500 km afstand in Duitsland (Brandenburg) en nog verder in Midden- en Zuid-Frankrijk. Wat de Nederlandse situatie zo bijzonder maakt, is dat het waarschijnlijk de enige populatie ter wereld is waar de Vuurspinnendoder op de Lentevuurspin parasiteert, waar de soort in andere landen altijd aan andere soorten vuurspinnen (*Eresus sp.*) is gebonden.

Karakteristieke stuifzandsoorten

In totaal zijn er 53 soorten met een binding van minimaal 20% (in de periode vóór en/of na 1980) aan stuifzandgebieden. Soorten als de Kleine heivlinder, Zandoorworm (*Labidura riparia*) Sneeuwspringer (*Boreus hyemalis*) en Sabelmier (*Strongylognathus testaceus*) worden momenteel gezien als stuifzandspecialisten of preferente stuifzandsoorten. In de analyse van de verspreidingsgegevens staan deze soorten weliswaar bovenaan, maar komen niet verder dan 64% tot 38% binding met stuifzanden.

Tabel 3.2. Loopkeversoorten die sterk gebonden zijn aan stuifzanden (inclusief open zandige heiden en extensieve cultuurgronden) (Turin, 2000). De verspreidingsgegevens zijn enkel bekend op uurhokniveau, waardoor geen procentuele binding aan stuifzandgebieden kon worden berekend. Ecologische groepen uit Turin (2000): B1 = soorten van duinen en vegetaties met Buntgras; B2 = soorten van extensief bewerkte cultuurlanden; C1 = soorten van zeer open zandige gronden; A1 = soorten van heiden en hoogvenen (hier alleen soorten van zandige heide opgenomen); Z = Zeldzaam (te weinig waarnemingen voor indeling, maar indicatie tussen haakjes weergegeven). Eurytopiegraad geeft breedte van habitatbinding weer: 2 = stenotoop -> 8 = eurytoop.

Soort	Nederlandse naam	Ecologische groep	Eurytopie graad	Trend NL
<i>Amara anthobia</i>		B2	5	-/±
<i>Amara consularis</i>		B2	4	-
<i>Amara curta</i>		B1	6	±
<i>Amara equestris</i>		A1	4	±
<i>Amara eurynota</i>		B1	.	--
<i>Amara fusca</i>		B2	.	±
<i>Amara infima</i>		A1	4	-/±
<i>Amara lucida</i>		B1	5	-
<i>Amara quenseli ssp silvicola</i>		C1	3	±
<i>Amara tibialis</i>		C1	6	-
<i>Bembidion nigricorne</i>		B1	4	±
<i>Brosicus cephalotus</i>		B2	6	±
<i>Calathus cinctus</i>		B2	4	±
<i>Calathus micropterus</i>		B2	5	±
<i>Calathus mollis</i>		C1	6	±
<i>Cicindela hybrida</i>	Bronzen zandloopkever	B1	5	-
<i>Cicindela maritima</i>	Strandzandloopkever	Z (C)	.	--
<i>Cicindela sylvatica</i>	Boszandloopkever	B1	2	-/--
<i>Clivina collaris</i>		C1	6	±/+
<i>Cymindis humeralis</i>		B1	3	--
<i>Cymindis macularis</i>		B1	3	--
<i>Cymindis vaporariorum</i>		A1	4	±
<i>Demetrius monostigma</i>		B1	4	±/+
<i>Dromius spilotus</i>		B1	3	±
<i>Harpalus anxius</i>		B2	5	-/--
<i>Harpalus distinguendus</i>		B2	2	-/±
<i>Harpalus froehlichii</i>		B2	.	-/±
<i>Harpalus neglectus</i>		B1	2	--
<i>Harpalus picipennis</i>		B1	4	--
<i>Harpalus rufipalpis</i>		B2	6	-
<i>Harpalus serripes</i>		Z (B)	.	-
<i>Harpalus servus</i>		B1	5	±
<i>Harpalus smaragdinus</i>		B2	5	--
<i>Harpalus solitaris</i>		A1	6	--
<i>Laemostenus terricola</i>	Kleine kelderloopkever	B2	5	--
<i>Leistus spinibarbis</i>		B2	4	-/±
<i>Masoreus wetherhallii</i>		B1	6	±
<i>Miscodera arctica</i>		A1	4	+
<i>Nebria salina</i>		B2	5	±
<i>Notiophilus aesthuans</i>		A1	2	±
<i>Notiophilus germinyi</i>		B1	6	+
<i>Olistophus rotundatus</i>		A1	5	-/±
<i>Panageus bipustulatus</i>		B1	6	±
<i>Poecilus lepidus</i>		A1	6	-
<i>Pterostichus quadrioveolatus</i>		B2	4	±
<i>Trichocellus cognatus</i>		A1	4	±

Deels is dit terug te voeren op waarnemingen van zwervende dieren (Kleine heivlinder) of onbewuste verplaatsing van dieren door mensen naar andere terreinen (Zandoorworm), waarvoor niet goed gecorrigeerd kan worden. Voor een deel lijkt een aantal soorten dat nu sterk aan stuifzanden is gebonden in het verleden minder strikt gebonden te zijn geweest.

Voor de loopkevers kunnen op basis van eerdere analyses (Turin *et al.*, 1991; Turin, 2000) 47 soorten als karakteristieke soort van stuifzanden worden aangewezen. Het betreft alle soorten die een sterke voorkeur hebben voor habitats met kaal zand en droge pionierbegroeiingen (ecologische groepen A1, B1, B2 en C volgens Turin (2000)), waarbij gecorrigeerd is voor soorten die een voorkeur hebben voor vochtige heide of veen (in groep A1) of die voor meer dan 75% van hun verspreiding aan kustduinen zijn gebonden. De analyses van Turin zijn gebaseerd op 1616 jaarseries van potvalvangsten in heel Nederland, waarbij moet worden opgemerkt dat open, dynamische stuifzandhabitats in deze set geheel ontbreken. Deze habitats zijn recent echter wel intensief bemonsterd (Nijssen *et al.*, 2006, 2007; dit onderzoek) en daaruit komen geen soorten naar voren die niet in de lijst van Turin zijn opgenomen.

Een karakteristieke broedvogelsoort die altijd schaars is geweest en inmiddels is verdwenen, is de Griel (*Burhinus oedicnemus*). Uit de periode waarin de gegevens voor deze analyse zijn gebruikt is slechts één bezet kilometerhok bekend in de kustduinen, waardoor de soort in deze analyse ontbreekt. Hoewel deze soort ook voornamelijk voorkwam in kustduinen, hoort ze waarschijnlijk ook thuis in binnenlandse stuifzanden. De Griel zou in zandverstuivingen bij Oirschot hebben gebroed (Van Erve *et al.*, 1967) en in de zomers van 1942 en 1944 werd de territoriale Griel vastgesteld op de Doornspijkse Heide (Fischer, 1991). Deze waarnemingen hebben vermoedelijk betrekking op de laatste waarschijnlijke broedgevallen van deze soort in het binnenland.

Bijschrift Tabel 3.3.(volgende pagina) *In deze tabel zijn alleen soorten opgenomen met waarnemingen uit minimaal 10 kilometerhokken binnen Nederland en/of 3 bezette kilometerhokken in stuifzanden; soorten met minder waarnemingen staan in bijlage 3.1). Voor de ongewervelde fauna is zowel de binding met stuifzanden vóór 1980 als na 1980 berekend. De factor waarmee de binding is toe- of afgenomen na 1980 is gecorrigeerd voor waarnemingsintensiteit (totaal aantal geïnventariseerde kilometerhokken per periode per soort). Voor broedvogels is de binding berekend voor de periode 1978-2009. De Tapuit heeft een binding lager dan 20%, maar is opgenomen omdat deze soort momenteel in het binnenland vrijwel geheel aan stuifzanden is gebonden. De databestanden zijn afkomstig van en geanalyseerd door EIS-Nederland, SOVON en de Vlinderstichting.*

Tabel 3.3. Diersoorten waarvan meer dan 20% van de verspreiding in stuifzandgebieden ligt. Afkortingen status: zzz= uiterst zeldzaam, zz = zeer zeldzaam, z = zeldzaam, vz = vrij zeldzaam, ma = minder algemeen, va = vrij algemeen, a = algemeen. Rode Lijstcategorïen: VN = verdwenen, EB = Ernstig bedreigd, BE = Bedreigd, KW = Kwetsbaar, GE = Gevoelig. † soort komt niet meer in Nederland voor.

Soort	Wetenschappelijke naam	Binding na 1980 (%)	Binding voor 1980 (%)	Veranderingsfactor binding	stuifzanden (%)	Totaal aantal waarnemingen	Trend	Status	Rode Lijst status
<u>Vlinders</u>									
Kleine heivlinder *	<i>Hipparchia statilinus</i>	64	35	1,8	7,0	108	--	Zzz	EB
Geel grasbeertje	<i>Coscinia striata</i>	42	.	.	2,4	48	.	Z	.
Speerpuntspanner ^B	<i>Rheumaptera hastata</i>	24	.	.	1,3	45	.	Zz	.
Bruine granietuil ^V	<i>Crypsedra gemmea</i>	23	.	.	1,5	53	.	Z	.
Gestreepte bremspanner ^H	<i>Perconia strigillaria</i>	21	.	.	8,3	321	.	Z	.
<u>Bijen</u>									
Kleine bandgroefbij	<i>Lasioglossum quadrinotatum</i>	27	2	+	0,6	55	--	Zz	BE
Ericabij ^V	<i>Megachile analis</i>	21	4	5,0	0,8	70	-	Z	KW
<u>Wespen</u>									
'Harige mestelwesp'	<i>Allodynerus delphinalis</i>	21	.	+	0,4	30	-	Zz	.
Behaarde rupsendoder	<i>Ammophila pubescens</i>	24	10	3,0	5,7	291	±	Va	.
Slanke wilgentangwesp	<i>Anteon pubicorne</i>	9	20	0,4	0,5	39	.	.	.
Viertand- zandspinnendoder	<i>Arachnospila rufa</i>	20	11	1,7	1,7	95	±	Vz	.
'graafwesp' Gew.	<i>Crossocerus palmipes</i>	20	6	2,5	4,5	310	-	Va	.
rouwrandspinnendoder	<i>Cryptocheilus notatus</i>	36	8	4,5	1,5	71	-	Z	.
Kale baardspinnendoder	<i>Dipogon bifasciatus</i>	21	16	1,3	1,0	45	±	Z	.
Slanke wantsendoder	<i>Dryudella stigma</i>	20	11	1,7	5,0	245	+	Va	.
Vuurspinnendoder	<i>Eoferreola rhombica</i>	50	.	+	0,1	5	.	.	.
Gewone miertangwesp	<i>Gonatopus clavipes</i>	21	.	+	0,4	20	.	.	.
Gewone miertangwesp	<i>Gonatopus clavipes v. barbatellus</i>	25	20	1,2	0,4	13	.	.	.
'Zandgoudwesp'	<i>Hedychridium femoratum</i>	75	.	+	0,7	11	+	Zz	.
Gladde mierwesp	<i>Methocha ichneumonides</i>	24	7	3,0	2,5	149	±	Ma	.
'Spinnetjesdoder'	<i>Miscophus concolor</i>	21	5	5,0	2,1	161	-	Ma	.
Spinnetjesdoder' **	<i>Miscophus spurius</i>	27	17	1,8	1,1	47	--	Zz	BE
'Kogelgoudwesp'	<i>Omalus biaccinctus</i>	29	12	2,3	1,0	43	±	Vz	.
'Bladluizendoder'	<i>Pemphredon austriaca</i>	9	50	0,2	0,5	36	++	Vz	.
'Bladluizendoder'	<i>Pemphredon baltica</i>	21	.	+	0,4	19	±	Zz	.
'Bladluizendoder'	<i>Pemphredon lugens</i>	27	.	+	1,7	51	++	Vz	.
Zwartkraagzaagspinnen doder	<i>Priocnemis pusilla</i>	29	7	3,5	0,8	45	±	Z	.
'Sprinkhanendoder'	<i>Tachysphex helveticus</i>	60	11	5,0	0,5	14	-	Zzz	.
Kakkerlakkendoder	<i>Tachysphex obscuripennis</i>	22	10	3,0	3,3	181	-	Ma	.
'Sprinkhanendoder' **	<i>Tachysphex unicolor</i>	21	8	2,5	0,8	42	.	.	EX

Vervolg Tabel 3.3.

Soort	Wetenschappelijke naam	Binding na 1980 (%)	Binding voor 1980 (%)	Veranderingsfactor binding	stuifzanden (%)	Totaal aantal waarnemingen	Trend	Status	Rode Lijst status
<u>Mieren</u>									
Woekermier	<i>Anergates atratulus</i>	23	6	2,0	0,5	29	-	Z	.
Duinbaardmier	<i>Formica lusatica</i>	22	.	+	1,8	74
Zwartrugbosmier	<i>Formica pratensis</i>	28	17	1,5	16,0	524	±	A	.
Behaarde bosmier	<i>Formica rufa</i>	21	12	1,0	23,5	5	±	Za	.
Rode baardmier	<i>Formica rufibarbis</i>	25	13	1,0	8,3	314	±	A	.
'Grote schubmier'	<i>Formica rufibarbis/lusatica</i>	41	.	+	0,8	17	±/?	a/?	.
Bloedrode roofmier	<i>Formica sanguinea</i>	25	14	1,0	20,9	758	+	Za	.
Veenmier	<i>Formica transcaucasica</i>	16	20	0,7	2,9	140	+	Va	.
Stronkmier	<i>Formica trunctorum</i>	24	.	+	0,5	20	+	Z	.
Lepelsteekmier	<i>Myrmica lonae</i>	30	50	0,4	2,4	65	.	.	.
Diefmier	<i>Solenopsis fugax</i>	26	5	3,0	0,7	39	±	Vz	.
Sabelmier	<i>Strongylognathus testaceus</i>	52	17	2,5	2,2	55	--	Z	.
Heidedraaigatje	<i>Tapinoma ambiguum</i>	36	-	+	1,2	40	--	Zz	.
<u>Schorpioenvliegen</u>									
Sneeuwspringer	<i>Boreus hyemalis</i>	38	14	6,5	2,2	61	--?	vz?	.
<u>Oorwormen</u>									
Zandoorworm	<i>Labidura riparia</i>	56	17	6,3	1,8	31	.	.	.
<u>Sprinkhanen</u>									
Wrattenbijter	<i>Decticus verrucivorus</i>	22	10	3,5	1,3	85	--	Zz	EB
Zadelsprinkhaan	<i>Ephippiger ephippiger</i>	27	9	4,5	3,7	163	--	Z	BE
Veldkrekkel	<i>Gryllus campestris</i>	26	13	4,5	15,7	625	--	Z	BE
Zoemertje	<i>Stenobothrus lineatus</i>	28	2	21,2	9,8	335	-	Z	KW
<u>Kakkerlakken</u>									
Bleke kakkerlak	<i>Ectobius pallidus</i>	36	.	+	0,6	14	.	.	.
Heidekakkerlak	<i>Ectobius panzeri</i>	25	.	+	3,9	131	.	.	.
<u>Zweefvliegen</u>									
Heidefopwesp	<i>Chrysotoxum octomaculatum</i>	28	9	2,3	2,3	119	-	Z	KW
Donkere wimperzweefvlieg ^B	<i>Dasysyrphus pauxillus</i>	20	18	0,8	1,7	72	±	Vz	GE
Donkere kommazweefvlieg ^B	<i>Eupeodes nielseni</i>	22	31	0,6	2,1	70	±	Vz	-
Moerasknikspriet ^V	<i>Microdon myrmicae</i>	32	20	1,1	0,8	24	±	Z	.
Snavelzeggeplatvoetje ^V	<i>Platycheirus perpallidus</i>	21	.	+	1,3	57	±	Vz	-
Heidelanglijf	<i>Sphaerophoria virgata</i>	21	7	2,5	2,2	103	-	Vz	GE
<u>Spinnen</u>									
Lentevuurspin*	<i>Eresus sandaliatus</i>	50	33	1,6		43			
<u>Vogels</u>									
Duinpieper [†]	<i>Anthus campestris</i>	92	.	.	4,1	.	--	Zz	EB *
Klapekster [†]	<i>Lanius excubitor</i>	69	.	.	1,3	.	--	Zz	EB *
Nachtzwaluw	<i>Caprimulgus europaeus</i>	29	.	.	25,9	.	-	Z	KW
Draaihals	<i>Jynx torquilla</i>	29	.	.	7,3	.	--	Zz	EB
Boomleeuwerik	<i>Lulula arborea</i>	26	.	.	44,0	.			-
Tapuit	<i>Oenanthe oenanthe</i>	12	.	.	8,0	.	--	Z	BE

* correctie op bindingsfactor niet mogelijk

** geen officiële Rode Lijststatus; gegevens uit Peeters et al. (2004)

H = facultatieve stuifzandsoort, ecologisch gebonden aan droge heide met Brem

3.2 Trends en status van karakteristieke stuifzandsorten

In de tabellen 3.1 t/m 3.3 is voor de verschillende soorten de huidige trend aangegeven en hun status op Rode Lijsten. De populaties van de soorten die het sterkst aan stuifzanden zijn gebonden, kennen vrijwel allemaal een sterk neergaande trend (Kleine heivlinder, Draaihals, Sabelmier), of zijn al uitgestorven (Duinpieper, Klapekster). De meeste soorten die voor minimaal 20% aan stuifzanden zijn gebonden, zijn over het algemeen schaars tot zeer zeldzaam (minder dan 10 bezette kilometerhokken) en is het niet duidelijk of ze voor- of achteruitgaan. Van de 66 soorten met meer dan 10 bezette kilometerhokken gaat 36 % achteruit, gaat 12 % vooruit en is 24 % stabiel. Van de overige 28% van de soorten is de trend onbekend.

De belangrijkste plantengroepen in stuifzanden zijn de korstmossen, mossen en paddenstoelen. Van alle karakteristieke soorten korstmossen van stuifzanden staat 58% op de Rode Lijst, voor de paddenstoelen is dit 75%. Ook de enige vaatplant, Genaald schapengras, staat op de Rode Lijst. Voor mossen gaat het om 80% van de soorten.

Hoewel zeer veel diersoorten een zeer beperkte verspreiding hebben en een negatieve trend vertonen, zijn slechts voor zeer weinig diergroepen Rode Lijsten opgesteld. Bij de vogels staan 6 van de 8 genoemde soorten (inclusief Tapuit) op de Rode Lijst variërend van 'kwetsbaar' tot 'ernstig bedreigd'. De enige ongewervelde diergroepen die in deze analyse zijn meegenomen en waarvoor Rode Lijsten bestaan, zijn dagvlinders, wilde bijen en sprinkhanen. Op deze Rode Lijsten staan de Kleine heivlinder ('kwetsbaar', maar gezien de huidige stand moet deze opgeschaald worden naar 'ernstig bedreigd'), de Kleine bandgroefbij *Lasiglossum quadrinotatum* ('bedreigd') en de Ericabij *Megachile analis* ('kwetsbaar'). Ook alle vier de karakteristieke sprinkhaansoorten staan op de Rode Lijst. Samengevat staat dus 86% van de karakteristieke stuifzandsorten uit diergroepen waarvoor officiële Rode Lijsten bestaan te boek als 'kwetsbaar' tot 'ernstig bedreigd'!

3.2.1 Stuifzanden als refugium voor verdwijnende soorten

De meeste dier- en plantensoorten die in deze analyse bij de karakteristieke of preferente stuifzandsorten worden gerekend, zijn de laatste decennia sterk afgenomen of inmiddels in Nederland uitgestorven. Opvallend is dat bij deze algemene achteruitgang de binding van karakteristieke soorten aan stuifzandgebieden sterk toeneemt. Van de 53 soorten ongewervelde met voldoende waarnemingen (Tabel 3.3) blijkt na correctie voor waarnemersintensiteit dat 55% (29 soorten) na 1980 een sterkere binding heeft gekregen met stuifzanden en dat 28% (15 soorten) pas na 1980 in stuifzanden zijn verschenen. Van 6% (3 soorten) is de binding niet veranderd en slechts 17% (9 soorten) komen na 1980 relatief minder voor in stuifzanden of zijn hieruit verdwenen. Hiermee kan worden gesteld dat stuifzanden voor een groot aantal diersoorten meer en meer als refugium fungeren. Ook wanneer gedetailleerd gekeken wordt naar de populatieontwikkelingen van karakteristieke soorten valt op dat juist kilometerhokken met stuifzanden door de relictpopulaties worden bezet. Dit geldt onder andere voor de Duinpieper, Draaihals en Kleine heivlinder en voor de binnenlandse populatie van de Tapuit. Deze soorten kwamen vroeger ook voor in open droge heide en/of extensief agrarisch terrein, maar zijn daar inmiddels verdwenen. Dit geldt tevens voor verschillende korstmossoorten. Voor sommige zeer zeldzame soorten, zoals de levermossen en de korstmossen *Cetraria islandica*, *Cladonia squamosa*, *C. cornuta* en *C. sulphurina* geldt dat ze vroeger veel meer in droge heide voorkwamen, maar

daar nu uit verdwenen zijn. Stui fzanden vormen nu een laatste refugium voor deze soorten, voor zover de soorten nog niet verdwenen zijn (Aptroot & Van Herk, 2005).

Het lijkt er dus op dat een groot aantal soorten, dat alleen leeft in open droge landschappen, steeds meer is aangewezen op stui fzanden. Wanneer alleen naar de verspreidingsgegevens wordt gekeken, lijken deze soorten dus te ontwikkelen van soorten met een voorkeur voor open, droge landschappen tot preferente stui fzandsoorten of zelfs stui fzandspecialisten. Ecologisch gezien zijn deze stui fzanden (in de huidige staat) voor veel diersoorten waarschijnlijk marginale terreinen om in te leven, maar wel de enige die nog enigszins geschikt zijn. Een sterke binding aan het stui fzandlandschap betekent dus niet dat dit de optimale biotoop is voor deze diersoorten.

Opmerkelijk in het voorkomen van veel kenmerkende korstmossen zijn de relictpopulaties in naaldbossen. Van de 58 hotspots voor stui fzandkorstmossen liggen er 17 in het bos of in bosranden (zoals in Fig. 3.1). Veel groeiplaatsen betreffen brede paden door stui fzandbossen waarin de bermen een rijke korstmossenvegetatie herbergen. Deze plekken zijn vaak klein en erg gevoelig voor voortschrijdende beschaduwing en invangen van strooisel door het ouder worden van het omliggende bos. Herstelmaatregelen op onder andere het Wekeromse Zand laten echter zien dat de populaties na het kappen van het omliggende bos zich weer verder kunnen verspreiden.



Figuur 3.1. Oprukkende bosranden, maar ook betreding, vormen een bedreiging voor korstmossenrijke vegetaties, zoals hier in de Tungelerwallen, waar de meeste soortenrijke plekken langs paden in bosranden liggen.

3.2.2 Gedetailleerde trendbeschrijvingen van karakteristieke stui fzandsoorten

Voor een groot deel van de karakteristieke diersoorten van stui fzanden (vooral de ongewervelde), zijn er weinig gedetailleerde gegevens over verspreiding, status en trend. Voor een klein aantal soorten (vooral vogels), is deze informatie er wel. In deze paragraaf wordt van 8 karakteristieke stui fzandsoorten een uitgebreide beschrijving gegeven.

Kleine heivlinder

De Kleine heivlinder heeft in Nederland altijd een beperkt verspreidingsgebied gehad op de hoge zandgronden. In de eerste helft van de vorige eeuw kwam de soort vooral voor op de Utrechtse Heuvelrug en het gehele Veluwe-massief, daarnaast verspreid in Limburg en Noord-Brabant. De soort is gedurende de vorige eeuw echter zeer sterk achteruit gegaan. In eerste instantie verdween de Kleine heivlinder uit de zuidelijke provincies en Utrecht. In de jaren '50 was de soort al bijna beperkt tot de Veluwe, maar was daar nog wel algemeen. Vanaf 1980 is het aantal vindplaatsen op de noordelijke Veluwe al zeer beperkt en in de jaren '90 is ook de populatie op de Velwezooom verdwenen. Aan het begin van deze eeuw waren er nog 5 vindplaatsen van de Kleine heivlinder, allemaal gelegen op het voormalige grote stuifzandcomplex van de zuidelijke Veluwe: de Hoge Veluwe, Planken Wambuis, de Harskamp, de Zanding en het Kootwijkerzand. Na een laatste dramatische daling van de aantallen in de periode 2002-2004 is momenteel alleen op het Kootwijkerzand nog een populatie aanwezig. Deze populatie is zeer klein, met waarschijnlijk slechts enkele tientallen individuen per jaar. Momenteel lijkt de soort zich op dit lage niveau te handhaven. In 2009 werden er beduidend meer exemplaren gezien dan in 2007 en 2008. De populatie is echter zo klein dat er een grote kans bestaat dat de Kleine heivlinder binnen enkele jaren zal uitsterven.

Internationaal is de Kleine heivlinder niet bedreigd, aangezien de soort in Zuid-Europa nog algemeen voorkomt. Hoewel nooit officieel beschreven, zijn er sterke aanwijzingen dat de noordelijke populaties een andere ondersoort betreft – heel misschien zelfs een andere soort – dan de zuidelijke populaties. Individuen uit noordelijke populaties zijn kleiner, donkerder en minder contrastrijk gekleurd dan individuen uit zuidelijke populaties. Dit kan veroorzaakt worden door fenotypische plasticiteit, maar anders dan bij de Heivlinder, lijkt er sprake van een harde grens en geen gradiënt in uiterlijke kenmerken. Mochten de noordelijke populaties inderdaad een andere ondersoort betreffen, dan is deze sterk bedreigd. De populaties in België en Noord-Frankrijk zijn al verdwenen, in Nederland balanceert deze op de afgrond en alleen in Oost-Duitsland en Polen komen nog enkele populaties voor, maar ook die staan onder druk.

Het grootste probleem voor de Kleine heivlinder is de afname van geschikt habitat door het dichtgroeien van stuifzandgebieden. Voor de gebieden Planken Wambuis en de Zanding is dit waarschijnlijk ook een belangrijke reden geweest voor het uiteindelijke verdwijnen van de soort. Ook in de andere gebieden is het open stuifzand de afgelopen decennia afgenomen, maar hier zijn nog wel flinke oppervlaktes aanwezig. Waarschijnlijk spelen er dan ook andere factoren een rol. De meest waarschijnlijke reden lijkt een verandering in (micro)klimaat gedurende het winterseizoen te zijn. Hierop wordt uitvoerig ingegaan in hoofdstuk 6. Door een relatief hoge luchtvochtigheid – misschien in combinatie met hogere temperatuur – treedt er waarschijnlijk een verhoogde wintersterfte op onder de overwinterende rupsen. Deze hoge luchtvochtigheid wordt veroorzaakt door dominantie van Grijs kronkelsteeltje en misschien ook door verminderde windwerking als gevolg van verkleining van het open stuifzandgebied.

Lentevuurspin en Vuurspinnendoder

Informatie over de Lentevuurspin (*Eresus sandalieatus*) is grotendeels afkomstig uit Van Helsdingen (2005). De Lentevuurspin is een typische soort van droge, door de zon beschenen plaatsen, zoals heidevelden en droge heischrale vegetaties. Deze vegetaties hebben vaak een mozaïekstructuur, waarin zowel open plekken als hogere heidestruiken of graspollen voorkomen.

De vrouwtjes leven meerdere jaren in woonbuizen in de grond en worden dan ook nauwelijks waargenomen. Deze woonbuizen zijn te vinden aan de rand van de vegetatie, dus waar open zand of korstmossen voorkomen. In Nederland komt de soort vooral voor op stuifzanden van de Zuidelijke Veluwe en op de Bergerheide in Noord-Limburg. Daarnaast zijn er meldingen van een heideterrein in Noord-Brabant. Over de omvang van de Nederlandse populatie als geheel of van de deelpopulaties is zeer weinig bekend. Zelfs bij benadering kan geen schatting worden gemaakt om hoeveel individuen het gaat.

In Nederland werd in 1998 een spinnendoder gevonden, waarvan bekend is dat deze op koepelspinnen van het geslacht *Eresus* parasiteert (Raemakers & Van Helsdingen, 1999). Het gaat om de Vuurspindoder (*Eoferreola rhombica*). Inmiddels zijn 5 individuen bekend van 4 verschillende vindplaatsen. Het eerste exemplaar werd in een vangpotje bij Oud-Reemst gevonden. Vlakbij deze locatie is bij een gerichte zoekactie naar deze soort in 2001 nog een vrouwtje waargenomen. Een derde exemplaar werd waargenomen bij Uddel (Nieuwenhuijsen, 2004). Daarna werd in 2005 een exemplaar gevangen op het Kootwijkerzand (Nijssen *et al.*, 2007) en tijdens dit onderzoek in 2007 op het Otterlose Zand. De soort lijkt hiermee beperkt te zijn tot de Zuidelijke Veluwe, wat overeenkomt met het belangrijkste verspreidingsgebied van haar gastheer. Aangezien de dichtstbijzijnde populaties minimaal 500 km verwijderd liggen in Duitsland en Frankrijk, lijkt het zeer onwaarschijnlijk dat de recente vondsten een nieuwe populatie betreft. Zeer waarschijnlijk komt de soort al zeer lang in heel lage dichtheden voor en is al die tijd over het hoofd gezien.

Over de status en trend van zowel Lentevuurspin als Vuurspinnendoder is niets bekend. De sterke achteruitgang van open droge, korstmosrijke stuifzandheide doet vermoeden dat de populaties van beide soorten in Nederland de laatste decennia achteruit zijn gegaan.

Sneeuwspringer

De Sneeuwspringer of Sneeuwvlo (*Boreus hyemalis*) wordt gemakkelijk over het hoofd gezien door zijn geringe grootte en doordat de activiteitsperiode in de winter valt. Nadat de soort voor het eerst in Nederland werd vastgesteld in 1903 werden er lange tijd slechts zeer weinig nieuwe vindplaatsen gemeld. De soort was tot halverwege vorige eeuw slechts van een beperkt aantal locaties bekend in Gelderland, Utrecht en Drenthe. Uit een overzicht met veel nieuwe gegevens van Raemakers & Kleukers (1999) bleek echter dat de soort op veel meer locaties aanwezig is, verspreid over de hogere zandgronden van Limburg tot en met Drenthe en één locatie in de kustduinen (Meijendel). De soort wordt bij potvalonderzoek en gerichte inventarisaties in de juiste periode (november-januari) vaak op nieuwe plekken gevonden. Ook in dit onderzoek is de Sneeuwspringer in alle onderzochte terreinen gevonden, waardoor er drie nieuwe populaties zijn ontdekt (Aekingerzand, Lemelerberg en Drouwenerzand). Aangezien de soort vleugelloos is, en daarom weinig mobiel, mag worden aangenomen dat het hier geen nieuwe kolonisatie van terreinen betreft, maar de ontdekking van populaties die al lange tijd aanwezig zijn.

Doordat er veel nieuwe populaties worden ontdekt neemt het aantal bezette kilometerhokken momenteel toe. Het oppervlak geschikt habitat - haarmosmatten op droge zandige bodem - is de laatste decennia echter sterk afgenomen. Uit dit onderzoek blijkt dat Sneeuwspringers ook op kleine en sterk door Grijs kronkelsteeltje gedomineerde terreinen (kleine) populaties kunnen handhaven, waardoor het niet duidelijk is of de achteruitgang in kwantiteit en kwaliteit van habitat ook al tot een landelijke achteruitgang van

de Sneeuwspringer heeft geleid. Verwacht wordt dat de Sneeuwspringer de afgelopen decennia in Nederland licht is afgenomen. Bij het verder verdwijnen van geschikt habitat - bijvoorbeeld door het volledig dichtgroeien van stuifzanden met Grijs kronkelsteeltje en/of bosopslag - zal de soort in Nederland snel verder achteruitgaan.

Zandoorworm

De Zandoorworm was tot twee decennia geleden slechts bekend van 8 gebieden in het binnenland en 2 oude vindplaats aan de kust (Kleukers, 1992). De laatste jaren zijn op verschillende plekken nieuwe populaties ontdekt. De nieuw ontdekte locaties op de Lange Duinen bij Soest (Van den Ancker *et al.*, 2005), in het Kraansvlak bij Castricum (ongepubliceerde gegevens Stichting Bargerveen), in zandige afgravingen bij Wolfheze (persoonlijke mededeling Hans Turin) en bij Budel-Dorpplein (persoonlijke mededeling Rob Felix) kunnen betrekking hebben op natuurlijke kolonisaties. Voor verschillende locaties is het echter aannemelijk dat de dieren zijn aangevoerd met afgegraven zand, zoals in IJburg (EIS, 2009), op de Maasvlakte en de natuurbrug bij Crailoo (persoonlijke mededeling). De herontdekking na meer dan 80 jaar op het Beerzerzand (Van den Ancker *et al.*, 2004) betreft zeer waarschijnlijk een relictpopulatie die lange tijd over het hoofd is gezien. Het terrein wordt al vanaf halverwege de vorige eeuw intensief door recreanten gebruikt, waardoor ondanks de oprukkende begroeiing een aanzienlijk deel kaal zand aanwezig blijft, een absolute voorwaarde voor de aanwezigheid van de Zandoorworm.

De soort lijkt, wellicht gestimuleerd door temperatuurstijging van de laatste decennia, de laatste jaren vooruit te gaan, maar wordt bij zijn verspreiding (deels onbewust) door de mens geholpen. Het is daarmee onmogelijk om aan te geven wat de juiste status en trend is van deze soort in Nederland. Zolang een aanzienlijk deel van de stuifzanden delen met kaal zand behouden zal de soort niet verdwijnen.

Duinpieper

De Duinpieper is inmiddels verdwenen als broedvogel in Nederland. Waren er in de periode 1940-1960 nog naar schatting 250-350 paren aanwezig, rond 1995 waren er daar nog maar 50-60 van over. Duinpiepers verdwenen het eerst uit de kustduinen, later uit Noord-Brabant en Limburg, en uiteindelijk ook van de Veluwe (Van Turnhout, 2005). De laatste gebieden met territoria waren Otterlose Zand en Planken Wambuis (tot 2000), Hoge Veluwe (tot 2001), Kootwijkerzand (tot 2002) en Harskampse Zand (tot 2003). In 2007 was er in het broedseizoen een paar aanwezig op het Hulshorsterzand, waarbij de man regelmatig zong (Van Dijk *et al.*, 2009).

De laatste Nederlandse broedplaatsen eind jaren '90 bestonden uit geaccidenteerde stuifzandgebieden met grote en kleine hoogteverschillen op korte afstand. Alleen terreinen met een aaneengesloten open stuifzandvegetatie van minimaal 50 ha lijken geschikt te zijn voor vestiging van Duinpiepers. Milieus die in Midden-Europa regelmatig bezet worden (grote afgravingen, zandige akkers) werden in Nederland nooit bezet. Vestigingen op grote kaalkappen en brandvlaktes zijn bekend van de Veluwe tot in de jaren '70, daarna niet meer. Duinpiepers zoeken binnen het territorium afwisselend rennend en stilstaand naar insecten. Deze worden opgepikt van de kale grond of in de spaarzame vegetatie. Het voedsel bestaat uit insecten en andere kleine invertebraten; op het Kootwijkerzand werden vooral vliegen, (loop)kevers en sprinkhanen gevangen. In Nederland zijn waarschijnlijk ook mieren, spinnen en oormormen van belang (Sierdsema *et al.*, 2008).

Het broedbiotoop van de Duinpieper is waarschijnlijk ongeschikt geworden door een complex van factoren, veelal samenhangend met verzuring en vermessing: versnelde vegetatiesuccessie, verkitting van zandkorrels door algen en groenwieren, toename van het adventieve mos Grijs kronkelsteeltje en afgenomen korstmosgemeenschappen. Het heeft geresulteerd in ongeschikte (te grazige) vegetaties en een vermoedelijk sterk verarmde ongewervelde fauna, die bovendien moeilijker bereikbaar is geworden voor duinpiepers. Bovendien maakt intensieve menselijke recreatie potentieel geschikte terreinen onbruikbaar voor duinpiepers (Van Turnhout, 2005).

Tapuit

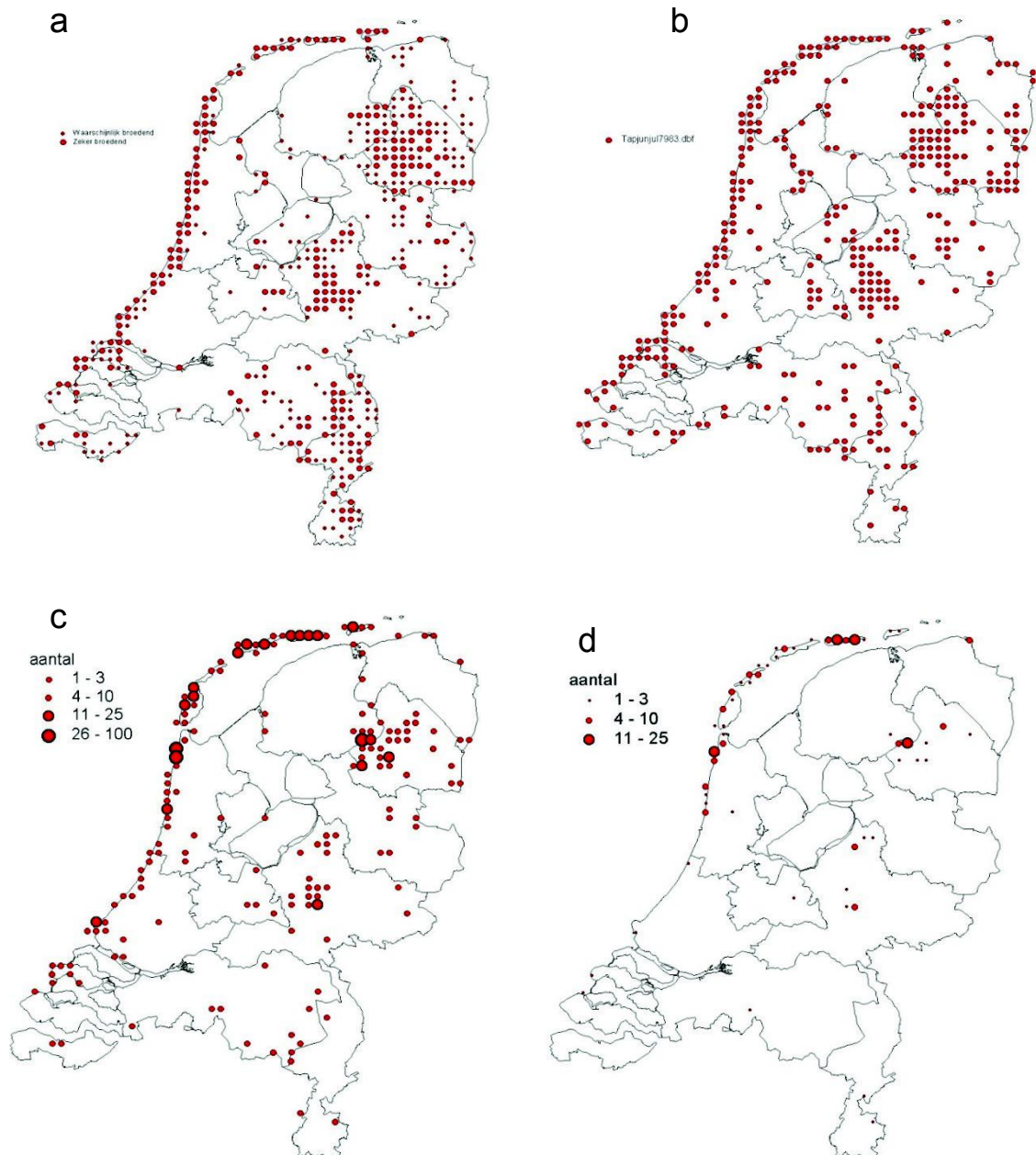
De Tapuit is in Nederland de laatste decennia zeer sterk achteruit gegaan, zowel in kustduinen als in binnenlandse terreinen. De aantalschattingen voor de hele Nederlandse broedpopulatie laten na een maximum van 1900-2500 broedpaar in 1979-'85 een afname zien tot maximaal 200 paren in 2009. De zorgelijke situatie van de Tapuit komt goed tot uiting in de Rode Lijst van Nederlandse broedvogels, waarin de status van de soort is opgeschaald van de categorie 'kwetsbaar' naar 'bedreigd' (Van Beusekom *et al.*, 2005).

De recente afname van de tapuitenpopulaties in Nederland verloopt niet synchroon in alle delen van het land. Tot in de jaren '60 van de vorige eeuw kwam de soort voor in agrarisch gebied, mits niet al te intensief gebruikt. De Tapuit is uit de agrarische gebieden al enkele decennia volledig verdwenen en komt sindsdien enkel nog voor in heiden, stuifzanden en kustduinen. Op de heideterreinen van de Veluwe worden de hoogste aantallen begin jaren '80 geregistreerd, na een toename in de jaren daarvoor. Sinds die tijd is van een continue afname sprake en dat geldt in vergelijkbare mate ook voor de Brabantse en Limburgse heidevelden (Fig. 3.2). De Drentse heidevelden laten een wat afwijkend patroon zien, met een toename in de jaren '80 en maximale aantallen begin jaren '90. Ook hier is echter de afgelopen tien jaar sprake van een sterke afname. De verlate reactie op de noordelijke zandgronden komt, zeker voor de jaren '90 van de vorige eeuw, voor een deel op conto van het Aekingerzand, waar vanaf ongeveer 1990 op grote schaal bos is gekapt en tapuiten zich vestigden op de geaccidenteerde kapvlaktes.

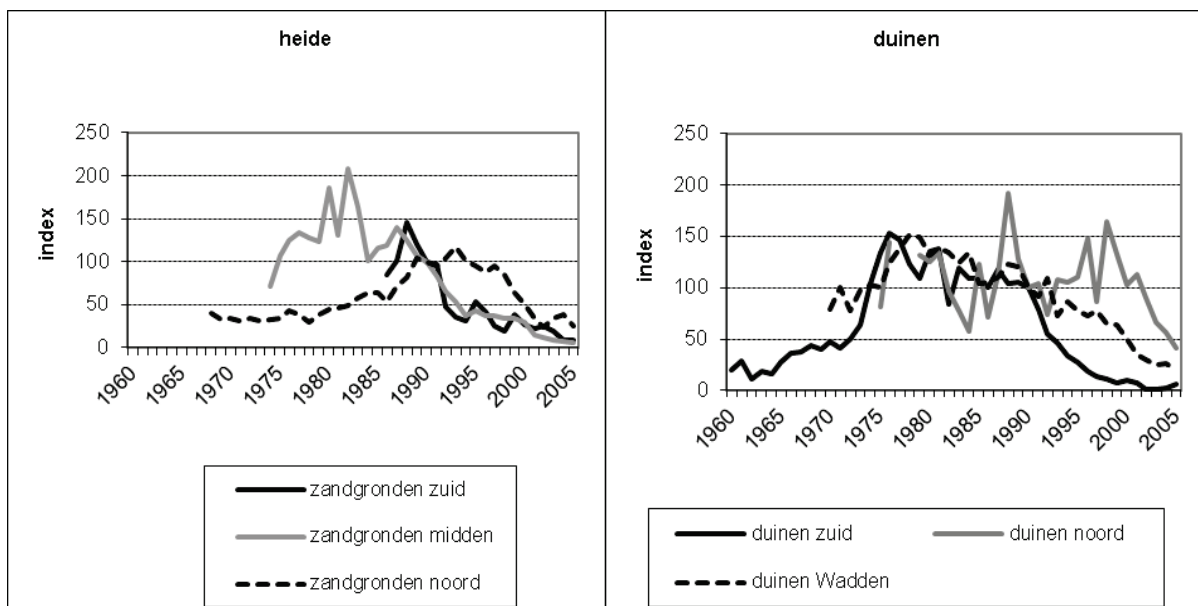
In de jaren '90 van de vorige eeuw verdwijnt de soort goeddeels uit de Zuid- en Midden-Nederlandse heide- en stuifzandgebieden. De areaalinkrimping zet zich voort in de huidige eeuw. Uit de kaart van 2005 komt duidelijk naar voren dat de verspreiding in noordelijke richting inkrimpt (Fig. 3.2). De heidegebieden van Noord-Brabant en Limburg, evenals de duinen ten zuiden van het Noordzeekanaal zijn inmiddels nagenoeg verlaten, terwijl ook de verspreiding in Drenthe duidelijk ijler geworden is. In de duinen nemen de aantallen vanaf 1960 aanvankelijk sterk toe, om eind jaren '70 een maximum te bereiken. Vanaf de jaren '80 namen de aantallen Tapuiten in de duinen sterk af, ogenschijnlijk nog het minst in de vastelandsduinen ten noorden van het Noordzeekanaal. Vanaf begin jaren '90 gaat de afname sneller, vooral in de vastelandsduinen ten zuiden van het Noordzeekanaal (Fig. 3.3).

Waarschijnlijk broedden in 2009 tussen de 180-200 paar Tapuiten in Nederland (Tabel 3.4), waarmee de soort zeldzamer is dan bijvoorbeeld de Grauwe Klauwier. De belangrijkste gebieden voor de Tapuit in Nederland zijn de duinen van Noord-Holland (32%), de Waddeneilanden (26%) en de stuifzandgebieden in Noord-Nederland (26%).

Het Aekingerzand en de Kop van Noord-Holland (Noordduinen) zijn de belangrijkste broedgebieden voor de Tapuit in Nederland. Het Aekingerzand herbergt 62% van de binnenlandse populatie. In vergelijking met 2005 zijn de tapuitenpopulaties in de Noord-Hollandse duinen stabiel en de populatie op het Aekingerzand stabiel en wellicht toegenomen. De overige populaties zijn (waarschijnlijk) licht tot sterk afgenomen.



Figuur 3.2. Verspreiding en aantallen van de Tapuit in Nederland per atlasblok in (a) 1973-'77 (Teixeira, 1979; alleen waarschijnlijke en zekere broedgevallen zijn opgenomen), (b) 1978-'83 (SOVON, 1987; alleen atlasblokken waar de soort zowel in juni als in juli werd waargenomen), (c) 1998-2000 (SOVON, 2002; alleen waarschijnlijke en zekere broedgevallen zijn opgenomen) en (d) 2005.



Figuur 3.3. Aantalsontwikkeling van de Tapuit als broedvogel in verschillende regio's in Nederland: (a) heide- en stuifzandgebieden in Noord-Brabant en Limburg (zuid), op de Veluwe en Utrecht (midden) en in Drenthe (noord); (b) vastelandsduinen ten zuiden van Noordzeekanaal, vastelandsduinen ten noorden van Noordzeekanaal en duinen op de Waddeneilanden, De index in 1990 is op 100 gesteld (Bron: BMP/LSB/OT NEM, SOVON/CBS).

Tabel 3.4. Aantal territoria van de Tapuit in 2009 in verschillende delen van Nederland. Aantallen met een * zijn nauwkeurige schattingen, aantallen met ** zijn ruwe schattingen, overige aantallen zijn exacte tellingen.

Locatie	Broedparen per regio	Verdeling landelijk	Broedparen gedetailleerd	Verdeling gedetailleerd
Zeeland	10**	5,3 %	10**	5,3 %
Vastelandsduinen Zuid	2*	1,1 %	2*	1,1 %
Vastelandsduinen Noord	61	32,2 %		
Noord-Hollands Duinreservaat			16	8,4 %
Kop van Noord-Holland			45	23,8 %
Waddeneilanden	50*	26,4 %		
Texel			7*	3,7 %
Vlieland			10*	5,3 %
Terschelling			15*	7,9 %
Ameland			15*	7,9 %
Schiermonnikoog			3*	1,6 %
Binnenland Noord	50*	26,4 %		
Aekingerzand			41	21,6 %
Balloerveld			1	0,5 %
Drouwenerzand			2	1,1 %
Overige gebieden			6**	3,2 %
Binnenland Midden	11**	5,9 %		
NP de Hoge Veluwe			6*	3,2 %
Overige gebieden			5**	2,7%
Binnenland Zuid	5**	2,7 %	5**	2,7 %
Totaal	190*			

Ondanks de marginaal positieve geluiden uit de vastelandsduinen en het Aekingerzand blijft (her)kolonisatie van ogenschijnlijk geschikte broedterreinen vooralsnog uit. Uit recent onderzoek blijkt dat tapuiten zeer trouw zijn aan hun geboortegrond (Van Oosten *et al.*, 2009). Door deze filopatrie zijn tapuiten minder snel geneigd potentiële broedgebieden te herkoloniseren. Dit wordt versterkt doordat de huidige broedterreinen hun maximale draagcapaciteit waarschijnlijk nog niet bereikt hebben. Hierdoor worden potentiële broeders niet gedwongen uit te wijken naar andere terreinen.

Draaihals

Eind jaren '70 van de vorige eeuw kwam de Draaihals nog in 80 uurhokken als broedvogel voor, met naar schatting 125-150 paren. De stand in 1998-2000 bedroeg nog maar 50-65 paren, verspreid over 53 uurhokken. Deze zijn geconcentreerd op de centrale en zuidelijke Veluwe en westelijk Drenthe (SOVON, 2002). Daarbuiten is het voorkomen tegenwoordig sporadisch. De populatieafname heeft zich sinds 2000 verder doorgezet; in 2003-2007 werden zelfs nog maar 12, 9, 8, 10 en 7 territoria vastgesteld (Van Dijk *et al.*, 2009). 2008 was zelfs een dramatisch slecht jaar, met alleen meldingen van een territorium op het Hulshorsterzand, Planken Wambuis en bij Epen in Limburg. De soort lijkt daarmee in toenemende mate aangewezen te zijn op stuifzandgebieden. Het schatten van de werkelijke populatieomvang is lastig, door onvolledig onderzoek in de belangrijkste broedgebieden en het zwijgzame karakter van de soort, waardoor inventarisatie lastig is. Het is echter duidelijk dat de Draaihals op de nominatie staat om op korte termijn te verdwijnen uit Nederland.

Draaihalzen zijn in Nederland aangewezen op heidevelden of open bossen op schrale zandbodems. Het broedbiotoop omvat soms ook kapvlakten, afgeplagde heide, zandverstuivingen, vennen, boomheiden of zeer open bos van Zomereik en berk met dood hout. In alle gevallen geldt dat potentiële nestbomen (liefst berken) met veel spechtengaten aanwezig moeten zijn: de soort hakt zelf geen gaten uit en broedgevallen in nestkasten komen momenteel niet meer voor (Sierdsema *et al.*, 2008). Foerageren vindt plaats in schrale vegetaties langs zandpaden, heidevegetaties afgewisseld met Buntgras, Schapezuring en kaal zand. Lokaal wordt ook gefoerageerd op door schapen zeer kort gegraasde heide. Voedsel wordt meestal gezocht binnen een straal van 300 m van het nest, in marginaal habitat ook verder weg. De Draaihals foerageert veelal op de kale bodem, waarbij met de snavel mierennesten (in gras gebouwd van zandkorrels of in vermolmd hout) worden geopend en de prooien worden opgepikt, of indien nodig met de lange kleverige tong worden bemachtigd. Het hoofdvoedsel in de meeste studies blijken weidemieren *Lasius spec.* te zijn, en vooral Zwarte wegmieren (*Lasius niger*, bij voorkeur dichtheden van meer dan 5 nesten/100 m²). Van de nesten worden vooral poppen (belangrijk voor kleine nestjongen) maar ook imago's en eieren gegeten. Afhankelijk van het aanbod eet de soort ook andere mierensoorten en kleine insecten. De prooikeus kan zowel sterk op één soort gericht zijn als ook flexibel en breed (Bijlsma *et al.*, 2001; Sierdsema *et al.*, 2008).

Bij de negatieve trend spelen veranderingen in de Afrikaanse overwinteringsgebieden (verwoestijning, ontbossing) een rol, maar zeker ook verslechtering van de broedgebieden in Nederland. Er zijn aanwijzingen dat het broedsucces de afgelopen decennia is verminderd (SOVON, 2002). Vergrassing van schrale vegetaties als gevolg van stikstofdepositie vormt een knelpunt. Het belangrijkste voedsel, de Wegmier, verdwijnt (mede) hierdoor en/of wordt onbereikbaar. Beheermaatregelen tegen vergrassing zijn nodig

voor herstel van het voedselbiotoop, maar niet alle maatregelen blijken succesvol: machinaal (grootschalig plaggen) zorgt wel voor afvoer van voedingsstoffen, maar vernietigt tevens het microreliëf en verarmt de vegetatiestructuur en het bodemleven (Sierdsema *et al.*, 2008). Verwijdering van opslag in het kader van heidebeheer, waarbij ook oude berken(singels) worden verwijderd, is funest voor de nestgelegenheid. Bij intensieve begrazing op arme zandgrond krijgt opslag van berk vaak geen kans zich te ontwikkelen. Ook verharding van zandpaden in de broedhabitat kan nadelig zijn: zandpaden vormen een geschikt foerageerhabitat.

Klapekster

De Klapekster (*Lanius excubitor*) is vrij recent als broedvogel verdwenen uit Nederland. Eind jaren '70 was de Klapekster echter al een zeldzaamheid geworden, met 10-25 paren verspreid in Drenthe, Overijssel, Veluwe, Kempen en de Peel. In Drenthe werd tot halverwege de jaren '90 nog regelmatig gebroed (voornamelijk in het Bargerveen), daarna uitsluitend nog op de Veluwe en vooral op uitgestrekte militaire oefenterreinen. Harskampse Zand, Doornspijkse Heide, Hulshorsterzand en Planken Wambuis behoren tot de laatste broedlocaties. In 1999 resteerde nog slechts een zeker broedgeval (Hulshorsterzand; een paar met drie uitgevlogen jongen). Sindsdien zijn alleen enkele zomerwaarnemingen verricht van vermoedelijk niet-broedvogels (o.a. Fochteloeërveen, 2009), evenals enkele lastig te interpreteren meldingen van een oudervogel met voer (Leenderheide, 2002 en NHD, 2004; Van Dijk *et al.*, 2009).

De oorspronkelijke broedhabitat van de Klapekster in Nederland bestaat uit hoogveengebieden, heidevelden en kap- en stormvlakten met verspreide opslag (SOVON, 2002), inclusief overgangen naar stuifzanden. In de eerste helft van de 20^e eeuw was de Klapekster broedvogel op talloze heidevelden en hoogvenen met opslag (Bijlsma *et al.*, 2001).

Over de oorzaken van de afname is weinig bekend. Aanvankelijk waren dat vooral ontginning van heide en hoogvenen, later ook vergrassing en verbossing. In overeenstemming met de problemen van familielid de Grauwe Klauwier, ligt het voor de hand dat het voedselaanbod ook voor de Klapekster drastisch is verminderd (muizen, grote insecten, hagedissen en zangvogels). Op de Veluwe werd ook een verband tussen broedsucces en muizenaanbod vastgesteld (Bijlsma *et al.*, 2001). Het voedselaanbod is niet alleen afgenomen rond de nestlocaties op de heide, maar ook in het aangrenzende landbouwgebied, waar Klapeksters veelvuldig foerageerden.

Nachtzwaluw

De kerngebieden van de Nachtzwaluw (*Caprimulgus europaeus*) in Nederland liggen op de Veluwe, de Brabantse Kempen en in Noord-Limburg, met minder belangrijke bolwerken in Drenthe, Overijssel en West-Brabant (SOVON, 2002). Tussen de jaren '70 en 2000 nam het areaal met maar liefst 30% af, vooral in de periferie van het verspreidingsgebied. De landelijke populatieomvang nam tegelijkertijd echter veel minder sterk af. Rond 1990 werd een dieptepunt bereikt (600 paren), waarna de stand snel toenam tot 1600-1850 in 2007 (Van Dijk *et al.*, 2009). De populatie is nu zelfs aanmerkelijk groter dan in de jaren '70. Opvallend is wel dat de uitbreiding enkel plaatsvindt in heideterreinen, bospopulaties zijn stabiel of nemen nog steeds af.

De Nachtzwaluw broedt op zandige bodem die lokaal, droog en goed vochtdoorlatend moet zijn. De hoogste dichtheden in Nederland worden gevonden in deels dichtgegroeide zandverstuivingen met een niet-vergraste bodem. Daarnaast komt de Nachtzwaluw voor in halfopen terreinen op

schrane, zandige bodems: boomheiden, heidevelden met boomgroepen of vliegdennen, kapvlakten en brandvlakten (beide >1,5 ha). In dennenbossen op duinvaaggrond wordt gebroed langs brandgangen en brede zandpaden (Sierdsema *et al.*, 2008). De Nachtzwaluw foerageert langs bosranden en boven heide, soms ook boven braakliggende gronden en boven bos. De uiteindelijke keuze van het foerageergebied zal echter voor een belangrijk deel afhangen van het voorkomen van insecten. Insectenrijke plekken komen voor langs bosranden met brede zandpaden, op heide met stuifzand, boven paden of kale plekken, boven oevers en lage struiken of erosiehellingen of richels. Met zenders uitgeruste nachtzwaluwen in Nationaal Park Veluwezoom (2007) bleken in een gebied met een oppervlakte van minimaal 15-100 ha voedsel te zoeken. De territoriumgrootte wordt geschat op 25-100 ha (Sierdsema *et al.*, 2008). Het voedsel bestaat uit vliegende, nachtactieve insecten die in de vlucht worden buitgemaakt. De prooidiergrootte varieert van mug tot grote nachtvlinder. De samenstelling van het voedsel wordt in hoge mate bepaald door het (habitatgerelateerde) aanbod en is bovendien afhankelijk van weer en temperatuur. Onder alle omstandigheden worden nachtvlinders, zoals uiltjes en spinners, het meest gegeten. Dit menu wordt aangevuld met vliegen, muggen en kevers. Jonge nachtzwaluwen krijgen opvallend veel kleine insecten met een zachte huid (Sierdsema *et al.*, 2008).

Herstel van structuurrijke heide (door minder intensief plag- en begrazingsbeheer) en een warmer klimaat in voorjaar en zomer (leidend tot een hoger prooiaanbod) worden als belangrijkste oorzaken van het herstel gezien, maar de mechanismen zijn vooralsnog onduidelijk. De habitat van deze soort is gevoelig voor atmosferische depositie, resulterend in vergrassing (en dus habitatverlies). Herstel en vooral uitbreiding van heideterreinen kan positief uitpakken, zolang die heide structuurrijk is. Belangrijk is de aanwezigheid van zones boomheide, boomgroepen en geleidelijke overgangszones naar bos. Het rigide verwijderen van opslag op bestaande heideterreinen en stuifzanden kan leiden tot habitatverlies. Hoge begrazingsdruk tijdens het broedseizoen lijkt negatief uit te pakken, vermoedelijk door vertrapping en verstoring. Voor 'bospopulaties' is een open structuur van (dennen)bossen van belang. Van nature kunnen storm en brand hiervoor zorgen, in de praktijk is dat een zeldzaamheid (Sierdsema *et al.*, 2008). In het verleden bood in productiebossen de cyclische kaalslag, waarbij kapvlaktes van minimaal 2 ha ontstonden, broedgelegenheid voor de Nachtzwaluw. Grootschalige kaalkap vindt tegenwoordig steeds minder plaats (Sierdsema *et al.*, 2008).

3.3 Ecologie van karakteristieke stuifzandsoorten

3.3.1 Aanpassingen van soorten aan omstandigheden in stuifzanden

Stuifzanden zijn geen gemakkelijke leefomgeving voor dieren en planten, vanwege het extreme klimaat, de onvoorspelbaarheid en fysieke stress van stuivend zand en de schaarste aan beschikbare nutriënten. Slechts weinig soorten zijn hier tegen bestand en dichtheden van soorten op stuifzanden zijn ook zelden hoog. De soorten die in stuifzanden kunnen overleven, hebben echter weinig last van concurrentie, predatie en parasitisme. Veel soorten leven dus in stuifzanden omdat ze bestand zijn tegen de extreme condities, waar hun concurrenten niet tegen bestand zijn; korstmossen zijn hiervan een zeer goed voorbeeld. Daarnaast zijn veel diersoorten voor hun ontwikkeling afhankelijk van voldoende warmte, waardoor ze gebonden zijn aan gebieden met een zeer open vegetatie. De veelgebruikte term 'xerotherme soorten' (warmte- en droogteminnend) is dus feitelijk onjuist. Gesproken moet worden

over droogteresistente en warmtebehoevende soorten. Deze soorten kennen in het gematigde klimaat van NW Europa grote schommelingen in populatiegrootte. In warme jaren is de ontwikkelingssnelheid, groei en voortplanting hoog en treedt er een reproductief 'overschot' op. In koele, regenachtige jaren blijven de ontwikkeling, groei en voortplanting achter en kunnen populaties ernstig onder druk komen te staan. Daarnaast zijn droogteresistente soorten waarschijnlijk slecht bestand tegen parasieten en schimmels. In warme, droge jaren is de kans op een besmetting zeer gering, maar in natte jaren met een gematigde temperatuur kunnen besmettingen met parasieten en schimmels waarschijnlijk tot grootschalige sterfte leiden. Dit geldt vooral voor het winterseizoen, aangezien veel diersoorten zich dan gedurende lange tijd in een immobiel en kwetsbaar stadium van hun levenscyclus bevinden. Hieronder zijn voor een aantal extreme condities de belangrijkste aanpassingen opgesomd die organismen hebben ontwikkeld om te kunnen overleven in stuifzanden.

Extreem (micro)klimaat

Aanpassingen aan een extreem droog en warm (micro)klimaat liggen vooral in de timing van de periode waarin soorten actief zijn. De belangrijkste kiem- en groeiperiode voor plantensoorten ligt in stuifzanden in het najaar en het voorjaar. Daarnaast kunnen veel soorten ook groeien tijdens periodes met zacht weer in de winter. Ook voor veel diersoorten geldt dat deze in het voorjaar en najaar de meeste activiteit vertonen. Een klein aantal soorten is zelfs alleen aan de oppervlakte actief in (of aan de randen van) de winter. Het beste voorbeeld daarvan is de Sneeuwspringer, waarvan de adulten alleen leven van november tot en met januari. Soorten die in het late voorjaar en in de zomer actief (moeten) zijn, schuilen overdag vaak in de bodem of in de vegetatie en zijn alleen 's nachts actief en op koele, vochtige dagen. Soorten die overdag actief zijn in de meest extreme perioden van het jaar bezitten vaak aanpassingen tegen warmte en uitdroging, zoals isolerende haren, glanzende kleuren om straling te weerkaatsen en lange, hoge poten om ver van de bodem verwijderd te blijven. Een zeer goed voorbeeld hiervan zijn de zandloopkevers die al deze kenmerken hebben.

Lage beschikbaarheid voedsel

Stuifzanden zijn arm aan voedingsstoffen. Veel soorten zijn hieraan aangepast door langzaam te groeien, zoals de rupsen van de Kleine heivlinder, Heivlinder en Kommavlinder. Hierdoor kunnen ze leven op grassen met een lage voedselkwaliteit, maar ze kunnen slechts één generatie per jaar voortbrengen. Plantensoorten vallen in twee strategieën uiteen. De kleine winterannuellen kiemen in herfst of winter, groeien en bloeien in het voorjaar en overleven de rest van het jaar als droogteresistent zaad (bijvoorbeeld Klein tasjeskruid, Heidespurrie, Dwergviltkruid). Andere planten zijn meerjarig en investeren veel in het behoud van opgebouwde biomassa (Buntgras, Struikhei) of in het snel en effectief mineraliseren van het eigen strooisel. Zowel vocht als voedingsstoffen uit de lucht worden door korstmossen, mossen en in mindere mate pol vormende grassen effectief ingevangen.

Geomorfologische dynamiek

De geomorfologische dynamiek is vaak het hoogst in najaar en winter. In deze periode zijn vrijwel geen soorten actief in de meest dynamische zones van stuifzanden. Soorten die wel in deze zone leven, zitten vaak als adult of larve ingegraven in de bodem. Buntgras, Helm en in mindere mate Ruig haarmos kunnen tegen overstuiving en groeien hier weer bovenuit.

3.4 Verdeling van soortendiversiteit binnen en tussen stuifzanden

3.4.1 Ontwikkeling soortendiversiteit bij voortschrijdende successie

Vegetatie

In stuifzanden behoren diverse korstmossen tot de meest bedreigde soorten. Dit betreft onder andere soorten die slechts korte tijd voorkomen in de successie van kaal zand naar mostapijten, zoals *Stereocaulon condensatum* en *Diploschistes muscorum*.

Zodra er geen kaal zand meer is en een terrein kan dichtgroeien met Buntgras en Ruig haarmos, nemen deze soorten sterk af en is het risico op lokaal uitsterven groot. Door het geringe aantal populaties en de vrij grote diasporen vestigen deze soorten zich maar zelden in nieuwe gebieden. Maar ook kleine, vaak bekervormige soorten als *Cladonia pulvinata* en *C. strepsilis*, die zich gevestigd hebben in iets verder ontwikkelde haarmosmatten, zijn kwetsbaar. In oudere successiestadia met een hogere bedekking aan grassen komen vooral grote, struikvormige korstmossen (rendiermossen) voor, die door hun concurrentiekracht veel minder bedreigd zijn dan kleine soorten. Tabel 3.5 geeft weer welke van een aantal geselecteerde soorten gebonden zijn aan een specifiek successiestadium.

Bodemfauna

Binnen stuifzanden is er een duidelijke toename van het aantal soorten in de bodemfauna, zowel voor de mesofauna (bodemmicroarthropoden: bodemmijten en springstaarten) als voor de macrofauna (Fig. 3.4). Onder de bodemmacrofauna worden alle ongewervelde diersoorten verstaan groter dan 2 mm die hun hele leven óf een deel van hun levenscyclus doorbrengen in de bodem. Aaltjes (Nematoda), springstaarten (Collembola) en bodemmijten (Acariformes) worden - ook als deze groter zijn dan 2 mm - gerekend tot de bodemmicrofauna en bodemmesofauna.



3.4.2 Verschillen in soortendiversiteit tussen stuifzandgebieden

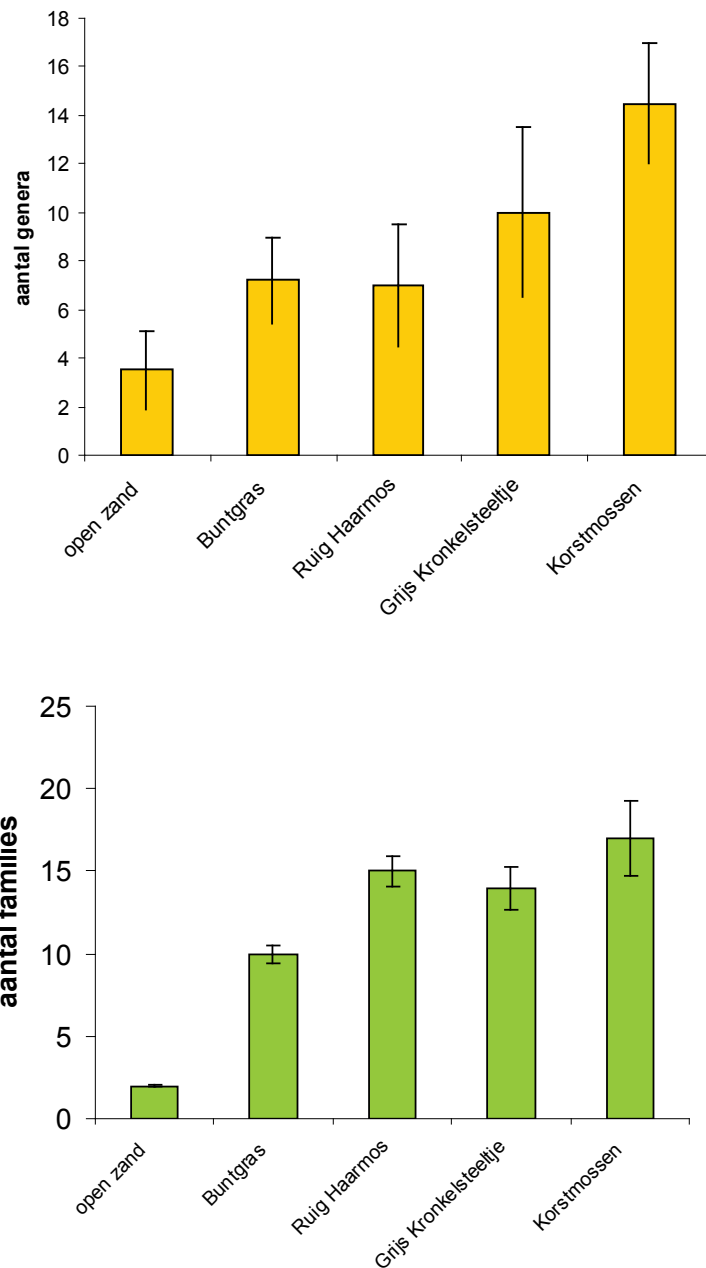
Stuifzandgebieden verschillen aanzienlijk in grootte, geomorfologie (reliëf en verstuiving) en variatie in de vegetatie. Binnen stuifzanden verschilt de biodiversiteit – zowel in aantal soorten als de soortensamenstelling – tussen vegetatietypen en zelfs daarbinnen. Er mag worden aangenomen dat ook tussen stuifzanden grote verschillen in biodiversiteit bestaan. Maar hebben grote en/of dynamische en gevarieerde terreinen ook een grotere soortenrijkdom?

In Tabel 3.6 is voor de loopkevers, mieren, spinnen, bijen en wespen het totaal aantal soorten weergegeven dat is aangetroffen in de stuifzandterreinen die in dit project zijn onderzocht. De terreinen verschillen sterk in grootte (van 3,5 tot 400 hectare) en in mate van variatie in geomorfologie en begroeiing. Van elk terrein is een uitsnede gemaakt van 2 tot 4 hectare waarin alle variatie in vegetatietypen die de terreinen herbergen in proportie vertegenwoordigd zijn. Deze proefvlakken zijn vervolgens op een standaard manier bemonsterd met 7 potvalseries (loopkevers, mieren, spinnen) en 10 series met witte en gele bordvallen (bijen en wespen).

Tabel 3.5. Overzicht van een aantal voor stuifzandhabitats (horizontaal) kenmerkende soorten vaatplanten, mossen en korstmossen, gemaakt op basis van een veldkartering in 2007 waar in de vegetatiestructuurkaart puntlocaties van populaties zijn opgenomen. De zwarte blokjes geven aan welk successiestadium het meest belangrijk is.

Soorten	Nederlandse naam	Zand	Buntgras	Haarmos	Campylopus	Korstmossen	Grassen en mossen	Stuifzandheide	Bos
<i>Stereocaulon condensatum</i>	Stuifzandkorrelloof								
<i>Jasione montana</i>	Zandblauwtje								
<i>Filago minima</i>	Dwergviltkruid								
<i>Ammophila arenaria</i>	Helm								
<i>Juncus squarrosus</i>	Trekrus								
<i>Cladonia foliacea</i>	Zomersneeuw								
<i>Campylopus introflexus</i>	Grijs kronkelsteeltje								
<i>Festuca ovina ssp. Hirtula</i>	Ruig schapengras								
<i>Micarea leprosula</i>	Heideoogje								
<i>Cladonia monomorpha</i>	Wrattig bekermos								
<i>Cladonia strepsilis</i>	Hamerblaadje								
<i>Molinea caerulea</i>	Pijpestrootje								
<i>Cladonia pulvinata</i>	Slank stapelbekertje								
<i>Cladina portentosa</i>	Open rendiermos								
<i>Cladonia zopfii</i>	Ezelspootje								
<i>Cladonia uncialis</i>	Varkenspootje								
<i>Diploschistes muscorum</i>	Duindaalder								
<i>Cladina arbuscula</i>	Gebogen rendiermos								
<i>Polytrichum perigoniale</i>	Haarmos								
<i>Placynthiella uliginosa</i>	Slijmige veenkorst								
<i>Nardus stricta</i>	Borstelgras								
<i>Suillus luteus</i>	Bruine ringboleet								
<i>Erica tetralix</i>	Dophei								

 Belangrijkste habitatype (>30% van de locaties)
 Ander habitatype waarin de soort voorkomt



Figuur 3.4. Aantal genera van bodemmicrofauna (bodemmijten en springstaarten) en aantal families bodemmacrofauna in verschillende successiestadia van stuifzanden. Voor alle staven geldt $n = 5$ tot 9 .

Bij de loopkevers is er geen verschil in het totale aantal soorten dat in de terreinen is aangetroffen. Wel is er een lichte stijging van het aantal karakteristieke soorten, van 10 - 11 soorten in kleine terreinen naar 14 - 16 soorten in grote terreinen. Bij mieren lijkt het totaal aantal soorten wel toe te nemen met de gebiedsgrootte. De kleinste gebieden (± 4 ha) herbergen 14 soorten, de grotere gebieden (>50 ha) 17 - 22 soorten. Voor spinnen, bijen en wespen lijkt er geen verband te zijn tussen grootte van het terrein en de soortenrijkdom. Verder blijkt dat zowel grote als kleine terreinen niet een hoger aantal unieke soorten herbergen, dus soorten die slechts in één gebied voorkomen.

Tabel 3.6. Aantal soorten loopkevers, spinnen, mieren, bijen en wespen aangetroffen in 7 stuifzandterreinen. De terreinen verschillen qua totale grootte, oppervlakte open gebied en verdeling van vegetatietypen. Het onderzoek is uitgevoerd in representatieve deelgebieden van 2 tot 4 hectare met behulp van 7 potvalseries en 10 bordvalseries per deelgebied, waardoor de onderzoeksintensiteit per terrein gelijk is.

Naam	Lemelerberg	Drouwenerzand	Aekingerzand	Otterlose Zand	Kootwijkerzand	LoDru Duinen	Bergerheide
Opp. totale terrein	17	296	711	1376	1897	2753	3088
Opp. open terrein	12	133	306	501	645	315	± 10*
% open zand	1	5	23	1	51	36	0
% pioniervegetatie	29	41	24	85	42	25	37
% heide en bos	70	54	53	14	6	39	63
Totaal loopkevers karak. loopkeverssoorten	39	38	37	32	36	39	36
aantal unieke soorten	11	10	10	13	14	16	11
Totaal mieren karak. mierensoorten	14	14	15	17	22	18	21
aantal unieke soorten	5	6	5	10	9	9	10
Totaal spinnen aantal unieke soorten	36	46	38	37	51	58	54
	1	4	1	4	1	2	3
Totaal wespen en bijen karakteristieke soorten	46	62	59	35	43	36	46
unieke soorten	4	3	3	3	5	3	3
	8	18	13	7	12	3	11
Totale soort aantal	135	160	149	121	152	151	157
Aantal unieke soorten	11	24	17	13	16	7	19

De hoogte van de biodiversiteit, uitgedrukt in aantallen soorten, blijkt dus niet sterk afhankelijk van de grootte, de mate van openheid of de mate van dynamiek in een terrein. Hierbij moet worden opgemerkt dat de kleinste onderzochte stuifzanden nog steeds enkele hectaren open terrein bevatten. Aangenomen wordt dat wanneer het oppervlak van stuifzandgebieden nog kleiner wordt (bijvoorbeeld minder dan 1 ha) de soortantallen wel degelijk veel lager zullen zijn. Het is echter duidelijk dat de trend die de meest specialistische diersoorten laten zien, zoals Kleine heivlinder en Duinpieper - namelijk dat de laatste populaties zich enkel op grote stuifzanden bevinden - niet geldt voor de algemene soortendiversiteit.

3.5 Conclusies biodiversiteit in stuifzanden

- Stuifzanden zijn in vergelijking met andere habitattypen relatief arm aan planten- en diersoorten, maar de karakteristieke soorten die er voorkomen zijn sterk gebonden aan open droge, veelal zandige biotopen. De meeste soorten komen ook in kustduinen en/of droge heide voor, maar een klein aantal is zeer sterk aan stuifzanden gebonden en voor hun voortbestaan in Nederland van stuifzanden afhankelijk. Het betreft soorten als Stuifzandkorrelloof, Hamerblaadje, Kleine heivlinder, Zandoorworm, Sabelmier en Draaihals. De meeste van deze soorten zijn (vrij) zeldzaam en in Nederland bedreigd. Duinpieper en Klapekster zijn twee sterk aan stuifzanden gebonden soorten die recent zijn uitgestorven.
- Taxonomische groepen waarvan relatief veel soorten aan stuifzanden zijn gebonden, zijn korstmossen, graafwespen, mieren en loopkevers. Voor een groot aantal diergroepen zijn te weinig (gestandaardiseerde) verspreidingsgegevens voorhanden om een uitspraak over de binding aan stuifzanden te kunnen doen. Een analyse van alle Nederlandse korstmossen (± 700 soorten) en een selectie van de Nederlandse fauna (ongeveer 3800 soorten) leert dat 2,7% van de korstmossen (19 soorten) en 3,6 % van de geanalyseerde diersoorten (129 soorten) voor minimaal 20% aan stuifzanden zijn gebonden. Daarmee is een aanzienlijk deel van de Nederlandse biodiversiteit in belangrijke mate aan stuifzanden gebonden.
- *Stuifzanden als refugium:* Wat opvalt, is dat vrijwel alle soorten de afgelopen decennia steeds sterker aan stuifzanden zijn gebonden. Dit komt zowel naar voren uit de gestandaardiseerde verspreidingsgegevens (niveau van kilometerhokken) voor alle geanalyseerde diersoorten, maar ook uit de gedetailleerde beschrijvingen van soorten die momenteel als meest karakteristieke stuifzandsoorten worden gezien, zoals Duinpieper, Draaihals, Klapekster, Kleine heivlinder en IJslands mos. Voor al deze soorten geldt dat ze in het verleden in verschillende open droge landschapstypen in het binnenland voorkwamen (bijv. open droge heide, extensief agrarisch gebied, rivierduinen), maar daar volledig zijn verdwenen. Al deze soorten zijn sterk achteruit gegaan en de laatste populaties bevinden (of bevonden) zich enkel in stuifzandgebieden. Hoewel stuifzanden waarschijnlijk niet het optimale habitat voor deze soorten vormen, lijkt dit wel het enige geschikte landschapstype en fungeert daarmee als een refugium voor deze diersoorten. Voor deze soorten is het echter van belang dat ook herstelmaatregelen in de andere landschapstypen als droge heide en rivierduinen worden uitgevoerd.
- *Het belang van grootte en variatie in successiestadia voor de biodiversiteit:* De resultaten uit dit onderzoek zijn tweeledig. Enerzijds blijkt dat grote stuifzanden met veel variatie in successiestadia voor verschillende diergroepen (spinnen, loopkevers en vogels) slechts weinig soortenrijker zijn dan kleinere, al dan niet gevarieerde stuifzandgebieden. Grote, gevarieerde stuifzandgebieden herbergen wel een rijkere mierenfauna en een hoger aantal karakteristieke loopkeversoorten. Voor de loopkevers, spinnen en mieren geldt tevens dat grote, gevarieerde gebieden niet meer unieke soorten herbergen dan kleinere terreinen. Hierbij moet worden opgemerkt dat de kleinste onderzochte gebieden nog steeds enkele hectare open stuifzandgebied bevatten. Stuifzandrelicten met minder oppervlakte aan open biotoop kennen zeer waarschijnlijk wel een lagere biodiversiteit. Opvallend is verder dat de meest karakteristieke

stuifzandsoorten (vrijwel) alleen in grote stuifzandgebieden voorkomen (of kwamen). Het betreft dan soorten als de Duinpieper, Kleine heivlinder, Tapuit, Sabelmier, Vuurspinnendoder en de Goudwesp (*Hedychridium femoratum*). Het lijkt er op dat deze soorten voor het handhaven van een populatie een groot areaal aan open stuifzandterrein nodig hebben. Of de achterliggende mechanismen gezocht moeten worden in voldoende aanbod van voedsel of gastheren, een extremer microklimaat of een grotere risicospreiding voor het overleven van deelpopulaties, is niet duidelijk en verschilt waarschijnlijk tussen deze soorten. Op basis van de huidige gegevens moet worden geconcludeerd dat het handhaven of uitbreiden van grote stuifzandterreinen een essentiële meerwaarde heeft voor de handhaving van biodiversiteit in Nederland. Kleinere stuifzanden kunnen wel een belangrijk deel van de biodiversiteit van stuifzanden dragen, mits door middel van gepaste beheermaatregelen deze terreinen open worden gehouden en de variatie in vegetatiesuccessie wordt gehandhaafd of versterkt.



4 Processen in stuifzandgebieden: verstuiving en vegetatiesuccessie

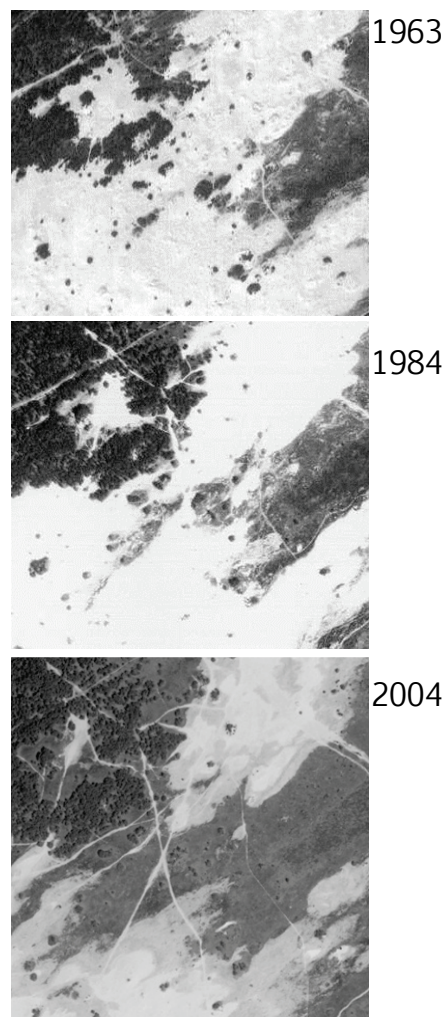
Bij het ontstaan van stuifzanden was winderosie het dominante landschapsvormende proces. Het door de mens gecreëerde open landschap, waarbinnen het winderosieproces zich vrijwel ongehinderd kon afspelen, is met de grootschalige bebossing aan het begin van de 20^{ste} eeuw, totaal veranderd. In hoofdstuk 2 zagen we al dat dit in de resterende actieve stuifzandgebieden, welke niet door bebossing waren vastgelegd, leidde tot een natuurlijke vastlegging door een snelle toename in de vegetatiebedekking (zie ook Figuur 4.1). Met de toenemende vegetatiebedekking nam de winderosie-activiteit verder af en de bodemvorming toe, zoals schematisch weergegeven in Figuur 4.2.

Vooraf in de grotere zandverstuivingen kan er plaatselijk, in de zogenaamde dynamische zone (Figuur 4.3), nog sprake zijn van een sterke interactie tussen erosie- en vastleggingprocessen. Buiten deze zone is de invloed van winderosie beperkt en spelen vegetatieontwikkeling en bodemvormende processen een dominante rol in de ontwikkeling van het gebied.

Dit hoofdstuk geeft een overzicht van de landschapsvormende processen en de factoren die hierbij sturend zijn.

4.1 Winderosieproces

Voor het habitatype H2330 Zandverstuivingen is het belangrijk dat de verschillende ontwikkelingsstadia binnen een terrein aanwezig zijn in verband met de daaraan gerelateerde soorten (zie Hoofdstuk 3). Idealiter zouden daarom de volgende drie hoofdzones aanwezig moeten zijn:



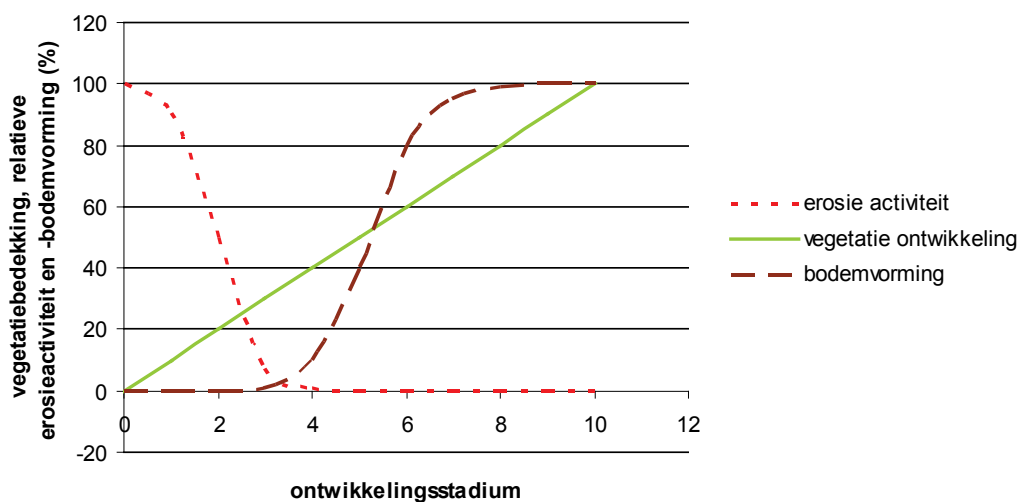
Figuur 3.1. Uitbreiding van de vegetatie op het Kootwijkerzand in de periode 1963 tot 2004.

1. een dynamische zone waarin winderosie het dominante proces is;
2. een overgangszone (vastleggingzone) waarin nog sprake is van een zekere mate van interactie tussen erosieprocessen en vastleggingprocessen;
3. een stabiele zone waarin vegetatieontwikkeling en bodemvorming dominant zijn.

Voor het beheer van stuifzandterreinen met habitatype H2330 is het dus van groot belang een goed inzicht te hebben in de processen die zich binnen deze zones afspelen. Hoe verlopen deze processen, door welke factoren worden ze gereguleerd en wat zijn eventuele bedreigingen en knelpunten voor karakteristieke stuifzandsoorten?

Onder de *dynamische zone* van een stuifzandgebied verstaan we hier de zone waarbinnen winderosie optreedt. Zoals we in hoofdstuk 1 hebben kunnen zien, dreigt deze zone in een snel tempo te verdwijnen als er geen stelselmatig beheer is. Het winderosieproces bestaat uit het losmaken en optillen (deflatie), het transporteren en het afzetten van bodemdeeltjes (sedimentatie). Deze paragraaf gaat dieper in op het winderosieproces, welke factoren hierbij sturend zijn, de rol van winderosie, en hoe we de rol van winderosie kunnen optimaliseren.

De dynamische zone is op te delen in een deflatiegebied, een transportgebied en een depositiegebied. In het deflatiegebied worden bodemdeeltjes door de wind losgemaakt en opgetild, en vervolgens getransporteerd. De wind levert hier energie voor zowel het losmaken en optillen van nieuwe deeltjes als voor het transport van de bodemdeeltjes. Er vindt dus netto erosie plaats in deze zone. In de transportzone is geen overschot aan energie meer en vindt er netto alleen transport plaats. Het transportgebied gaat over in een depositiegebied zodra de wind (beschikbare energie) afneemt of geblokkeerd wordt, of wanneer de energie die nodig is voor het optillen en transporteren toeneemt.



Figuur 4.2. Schematische weergave van het verloop van de erosieactiviteit en bodenvorming met de vegetatieontwikkeling.



Figuur 4.3. De dynamische zone in een stuifzandgebied kenmerkt zich door een afwisseling van perioden met sterke winderosie-activiteit resulterend in afname van de vegetatiebedekking, en perioden met vegetatieontwikkeling.

Bij winderosie vindt het transport plaats in de vorm van kruip, saltatie en suspensie (Sterk *et al.*, 2001). Losse deeltjes op een oppervlak waarover een wind waait ondervinden hiervan een horizontale sleepkracht en een verticale liftkracht. De deeltjes zelf blijven op hun plaats door de zwaartekracht en onderlinge cohesie. Wind met een zekere snelheid kan slechts korrels van een bepaalde afmeting dragen. Elke korrelgrootte heeft een minimale windsnelheid waarbij deze korrels in beweging komen, ook wel de drempelwaarde tu^* genoemd (Nickling, 1994). In de praktijk gebruikt men echter als drempelwaarde de windsnelheid dicht aan het bodemoppervlak waarbij het erosieproces zichtbaar is over het hele bodemoppervlak. Deze drempelwaarde wordt lager op het moment dat de deeltjes eenmaal in saltatie zijn. De energie van de neerkomende deeltjes (bombarderen) zorgt ervoor dat saltatie ook bij lagere windsnelheden doorgaat.

De frequentie, intensiteit en duur van winderosieactiviteit in een gebied wordt bepaald door (Livingstone en Warren, 1996):

- erosiviteit (kracht) van de wind;
- erodeerbaarheid van de bodemdeeltjes, die afhankelijk is van de textuur en structuur van het bodemoppervlak.

Het proces wordt sterk gecontroleerd door bodemvocht en vegetatie. Korte termijn veranderingen in zowel klimaat als landgebruik kunnen een groot effect hebben op zowel de frequentie als omvang van winderosie (Nickling, 1994).

Om meer inzicht te krijgen in de rol van de verschillende parameters op het verstuivingsproces zijn er op een actieve stuifplek op het Kootwijkerzand een weerstation en drie saltifoons geïnstalleerd. Vanaf juli 2006 zijn windsnelheid (op 2 m hoogte), windrichting, luchtvochtigheid, temperatuur, neerslag en winderosie activiteit gemeten. Tabel 4.1 laat de erosieactiviteit zien gemeten op een stuifplek op het Kootwijkerzand ver buiten de bosrand, in relatie tot windrichting windsnelheid, luchtvochtigheid en neerslag, gemeten tussen medio 2006 en 2007. Hieruit valt op te maken dat in deze periode het meeste transport (66%) voorkwam bij windrichtingen van Zuid tot West. 83% van het transport vond plaats binnen een tijdsbestek van 91 uur of wel 1,6% van de meetperiode gedurende overwegend droge periodes.

Tabel 4.1. Winderosie-activiteit op het Kootwijkerzand tussen juli 2006 en april 2007: duur, intensiteit en gemiddelde weersomstandigheden.

Windrichting	Saltatie activiteit (cnt 5 minuten ⁻¹)					Totaal	(%)
	0	0 - 100	100 - 1000	1000 - 10000	> 10000		
	Duur per windrichting (uur)						
0 - 45	207	11,5	6,3	3,3	0	228	4,1
45 - 90	461	33	18,3	3,3	0	515	9,3
90 - 135	365	24	9,1	0,75	0	398	7,2
135 - 180	548	37	8	2,5	0,17	595	10,8
180 - 225	1246	196	37,25	14,3	1,33	1494	27,0
225 - 270	1288	178	44,1	29,2	3,17	1542	27,9
270 - 315	455	50	12,7	13,8	2,75	534	9,7
315 - 360	168	23	10,3	13,3	3,17	217	3,9
Gesommeerde duur (uren)	4738	552,5	146,1	80,5	10,6	5528	
Classificatie winderosie activiteit	geen	zwak	matig	hoog	extreem		
Saltatie (cnt)	0	91922	666640	2884973	899963	4543498	
Saltatie (%)	0	2,0	14,7	63,5	19,8	100	
Gem. windsnelheid (ms⁻¹)	2,5	4,4	5,4	6,3	7,9		
Gem. temperatuur (C°)	12,9	15,44	19,7	20,1	17,5		
Gem. luchtvochtigheid (%)	88	83	65	65	60		
Neerslag (mm)	5,8	344,6	76,2	12,2	0,2		
Gemiddelde neerslag (mm u⁻¹)	0,0012	0,6237	0,5217	0,1516	0,0189		

4.1.1 De erosiviteit van de wind

In het winderosieproces is wind de belangrijkste energiebron om bodemdeeltje los te maken en te transporteren. Naast windsnelheid aan het bodemoppervlak hebben luchtvochtigheid en vlagerigheid (Nickling, 1994; Knottnerus, 1985) een zekere invloed op de intensiteit van een zandstorm. Behalve de intensiteit spelen ook de duur en de richting een belangrijke rol in de uiteindelijke effecten van een storm op het landschap (Cooke *et al.*, 1993).

Windsnelheid

De windsnelheid in een gebied wordt in sterke mate beïnvloed door het reliëf en de aanwezigheid van vegetatie en obstakels in de bovenwindse zone, ook wel de macroruwheid (Wieringa & Rijkoort, 1983) of ruwheidhoogte z_0 . Met de bebossing is in veel voormalige stuifzandgebieden het landschap veranderd

van open - half open in half open - gesloten en daarmee is de macroruwheid toegenomen en de gemiddelde kracht van de wind aan de grond afgenomen.

Tabel 4.2 laat het effect van obstakels in het open veld op de windsnelheid zien. In vergelijking met de windsnelheid in een open ruimte zonder obstakels zien we dat de windsnelheid voor een boomgroep sterk afneemt.

Tabel 4.2. Effect van landschapselementen op de lokale windsnelheid gemeten op 2 m hoogte

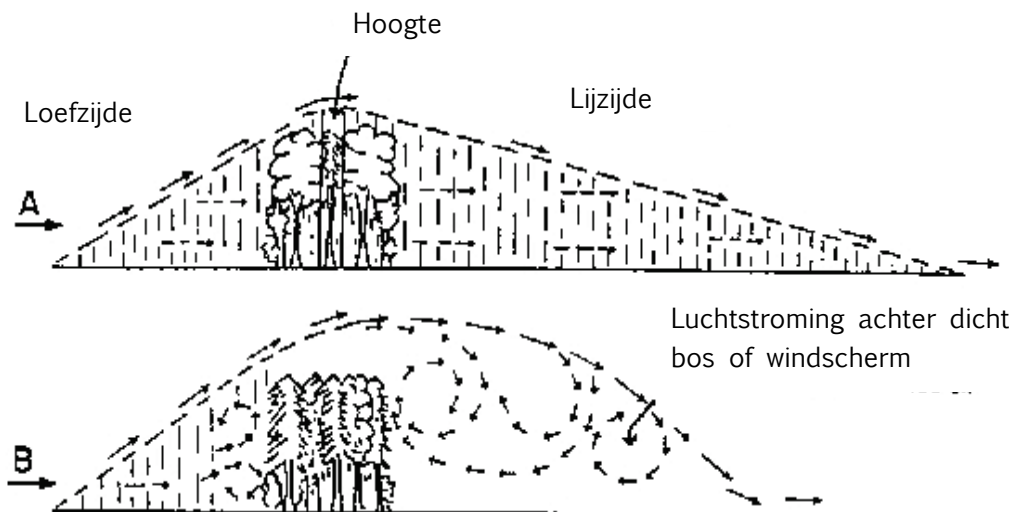
Beschrijving locatie	Gemiddelde windsnelheid (ms^{-1})
5 m voor bomengroep	2,9
5 m achter bomengroep	0,8
25 m achter bomengroep	1,3
open vlakte	4,8
5 m voor enkele boom	3,3
5 m achter enkele boom	1,0
op helling voorkant duin	6,2
op top van duin	5,7
Achter een duin	1,7

Door afname in windsnelheid neemt de beschikbare energie om bodemdeeltjes te transporteren hier af wat zal resulteren in sedimentatie in deze zone. Achter een boomgroep is het windluwte gebied waar de windsnelheid na genoeg nul is. Hier vind ook geen afzetting meer plaats, omdat al het materiaal al voor of naast de boomgroep wordt afgezet. Bij een enkele boom is dit patroon minder sterk waardoor er in de zone achter de boom juist wel afzetting plaatsvindt en er een langgerekt duin ontstaat. Het reliëf zelf beïnvloedt ook de lokale windsnelheid. Op de windwaartse helling neemt de windsnelheid toe, hier vindt voornamelijk erosie en transport plaats. Op de top van een duin waar de helling afneemt, neemt ook de windsnelheid weer af en begint de sedimentatie. Achter een duin kan ook sprake zijn van een windluwte.

Het effect van een bos resulteert in lagere gemiddelde windsnelheden in de benedenwindse zone met een lengte (in de windrichting) vanaf de bosrand tot ongeveer 30 keer de hoogte van de bomen (Riksen *et al.*, 2004) (Figuur 4.4). Ook enkele bomen in het open terrein en het reliëf hebben een effect op de lokale windsnelheid. Lokaal kunnen echter grote verschillen in windsnelheid optreden rond vegetatie en oneffenheden. Zo kan er sprake zijn van turbulentie rond oneffenheden of hogere windsnelheden als gevolg van een trechtereffect tussen twee duinen (Bagnold, 1977).

De afname in windsnelheid achter een bosrand of obstakel leidt tot een verandering in het microklimaat in deze zone. Temperatuur en luchtvochtigheid nemen toe, en de evapotranspiratie neemt af. In de meeste gevallen is de nachttemperatuur net boven de grond iets hoger dan buiten de beschermde zone. De bodemtemperatuur in de beschermde zone tot 30H is meestal ook net iets hoger dan daarbuiten (Brandle, 2003).

In de meeste gevallen worden de Nederlandse stuifzanden deels of geheel omgeven door bos, meestal een naaldbos met Grove den (*Pinus sylvestris*) als dominante soort. In het algemeen kan deze 25 tot 40 m hoog worden.



Figuur 4.4. Effect van de dichtheid van een obstakel (bomen) op de windsnelheid: A Smalle bomenrij met een grote porositeit. B Dicht bos.

Op de arme stuifzanden worden ze echter vaak niet hoger dan 12 - 20 m. Bij metingen van de boomhoogte aan de zuidwestelijke bosrand van het Kootwijkerzand kwamen we op een gemiddelde hoogte van 14,2 m waarbij de minimum gemeten hoogte 11,7 m en maximum 17,3 m bedroeg. Tabel 4.4 laat de betekenis hiervan zien voor de grootte van de zone waarbinnen het effect van het bos merkbaar is waarbij we uitgaan van de situatie beschreven in Tabel 4.3.

Tabel 4.3. Effect van de dichtheid van een obstakel (bomen) op de windsnelheid. H is de hoogte van het obstakel. De ongestoorde windsnelheid voor het obstakel is $8,9 \text{ m s}^{-1}$.



Rij naaldbomen met een dichtheid tussen 40 - 60%

Afstand tot bomenrij	5H	10H	15H	20H	30H
Windsnelheid (m s^{-1})	2,7	4,7	5,4	6,7	8,5
% van ongestoorde windsnelheid	30	50	60	75	95



Multi-rij naaldbomen met een dichtheid tussen 60 - 80%

Afstand tot bomenrij	5H	10H	15H	20H	30H
Windsnelheid (m s^{-1})	2,2	3,1	5,8	7,6	8,5
% van ongestoorde windsnelheid	25	35	65	85	95

In Tabel 4.2 zagen we al, dat bij een gemiddelde windsnelheid lager dan $5,4 \text{ m s}^{-1}$ de saltatieactiviteit minimaal is. In Tabel 4.4 zien we dat de gemiddelde windsnelheid binnen een afstand tot 360 m achter het bos lager is dan $5,4 \text{ m s}^{-1}$. Hieruit kunnen we concluderen dat er weinig tot geen winderosie zal optreden in deze zone achter het bos wanneer de wind uit de richting van het bos heerst. Het werkelijke effect van een bos is afhankelijk van de ligging van het bos ten aanzien van de dominante erosieve windrichtingen. In de meeste stuifzanden betekent dit dat wanneer er een bos in de zuidwest hoek van het stuifzandgebied ligt in een groot deel van het stuifzandgebied de erosie-activiteit geremd wordt, wat zich uit in het versneld dichtgroeien vanuit de bosrand.

Tabel 4.4. Effect op de gemiddelde windsnelheid en winderosie-activiteit op basis van de gemeten winderosie-activiteit (Tabel 4.2) voor een gemiddelde boomhoogte $H = 12 \text{ m}$.

Zone vanaf de bosrand (m)	Windreductie (%)	Gemiddelde windsnelheid (ms^{-1})
0 - 60	75	1,1
60 - 120	65	1,5
120 - 180	35	2,9
180 - 240	15	3,7
240 - 360	5	4,2
360 -	0	4,4

Windrichting

Voor de stuifzandgebieden in Nederland geldt dat het transport door westelijke winden gedomineerd is (Koster, 1978; Castel, 1991). Op Kootwijkerzand is de windrichting en windsnelheid gemeten op 2 m boven maaiveld, in combinatie met saltatiemetingen met behulp van een saltifoon (zie voor beschrijving Spaan & Van den Abeele, 1991) in verschillende perioden tussen 2002–2009. In 2003 bleek dat de overheersende windrichting waarbij zandtransport optrad uit het zuid, zuidwesten en in mindere mate uit het noordoosten kwam (Ketner-Oostra & Riksen, 2005). De periode 2006–2007 was de zuidwestelijke windrichting als meest erosieve windrichting nog sterker. In het landschap is dit terug te zien in de oriëntatie van de stuifvlaktes in deze richtingen en de vorming van paraboolduinen aan de noordoostzijde van deze stuifvlaktes. Ook in de zuidwestkant hebben zich hoge randwallen in de bosrand gevormd, duidend op een significante rol van de noordoostelijke wind in het sedimenttransport. Lokaal kan de overheersende windrichting afwijken door de aanwezigheid van obstakels die een bepaalde windrichting blokkeren.

Effect van helling en obstakels op windpatroon en -snelheid

Het reliëf heeft ook een effect op winderosie. Wanneer lucht tegen een helling omhoog moet resulteert dit in een hogere snelheid, grotere wrijvingskracht en turbulentie. Samen zorgt dit voor een toename van de erosie-intensiteit op de helling en top van een duin. De relatie tussen de helling en erosie kan worden uitgedrukt volgens:

$$E \approx \tan^m \theta L^{0,6}$$

Waarin E het bodemverlies is per gebiedseenheid, θ is de hellingshoek, L de hellingslengte en m een exponent afhankelijk van de hellingshoek. Uit experimenten is gebleken dat $m=0,4$ voor hellingen tot 2° en $1,2$ voor

hellingen van 2° tot 15° (Morgan, 2005). Wanneer een duintop wordt beschadigd of afgeplagd resulteert dit in een snelle afbraak van het duin door de wind. Wanneer twee duinen of obstakels dicht genoeg bij elkaar liggen neemt de windsnelheid in het tussengebied toe door het tunneleffect.

Een goed inzicht in het reliëf is nodig, enerzijds om de duinstructuur te behouden en anderzijds om de meest kansrijke locaties ten aanzien van de hoofdwindrichtingen te vinden.

4.1.2 Erosiegevoeligheid van de bodem

Naast het vermogen van de wind om bodemdeeltjes op te nemen en te transporteren, hangt het daadwerkelijk optreden van winderosie af van de erosiegevoeligheid van de bodem. Deze hangt af van:

- korrelgrootte (textuur);
- organisch stofgehalte en structuur (aggregaten en hun stabiliteit).

De stuifzanden bestaan overwegend uit kalkloos, zeer humusarm, leemarm tot zwak lemig, zeer fijn tot matig fijn zand (Koster, 1978). De korrelgrootteverdeling van de het stuifzand en het dekzand ligt tussen 50 µm en 2.500 µm waarbij de fractie tussen 50 en 500 µm voor 80 tot 90 % deel uitmaakt van het totaal (Koster, 1978). Deze fijnzandige bodems zijn zeer winderosiegevoelig. Onder droge omstandigheden ligt de drempelwaarde voor de windsnelheid (gemeten op 2 m boven het maaiveld), waarboven winderosie optreedt, tussen 5 en 6 ms⁻¹ (Cooke *et al.*, 1993). In de praktijk ligt de windsnelheid waarbij het winderosieproces aanvangt hoger als gevolg van andere factoren die de erosieactiviteit controleren zoals bodemvocht, korstvorming en vegetatiebedekking. Zo kunnen er in zowel ruimte als tijd grote variaties optreden in de mate waarin erosie optreedt.

Lokaal kunnen er aan het oppervlak grote verschillen optreden in de textuur, vooral wat betreft de fractie boven 500 µm. In de deflatiezone in kaal zand kan het gehalte aan grof zand aan het bodemoppervlak beduidend hoger zijn doordat de fijne deeltjes weggeblazen worden en de grovere deeltjes aan het oppervlak achter blijven. Soms is een stuifplek zover uitgestoven dat er oudere afzettinglagen aan het oppervlak bloot komen te liggen die sterk afwijken van het dekzand en stuifzand in zowel samenstelling als erodeerbaarheid. Voorbeelden zijn het keileem in Drenthe, grofzandig grindrijk fluvio-periglaciaal materiaal aan de flanken van de stuwwallen en de dunne leemlaag o.a. op de Loonse en Drunense Duinen in Brabant.

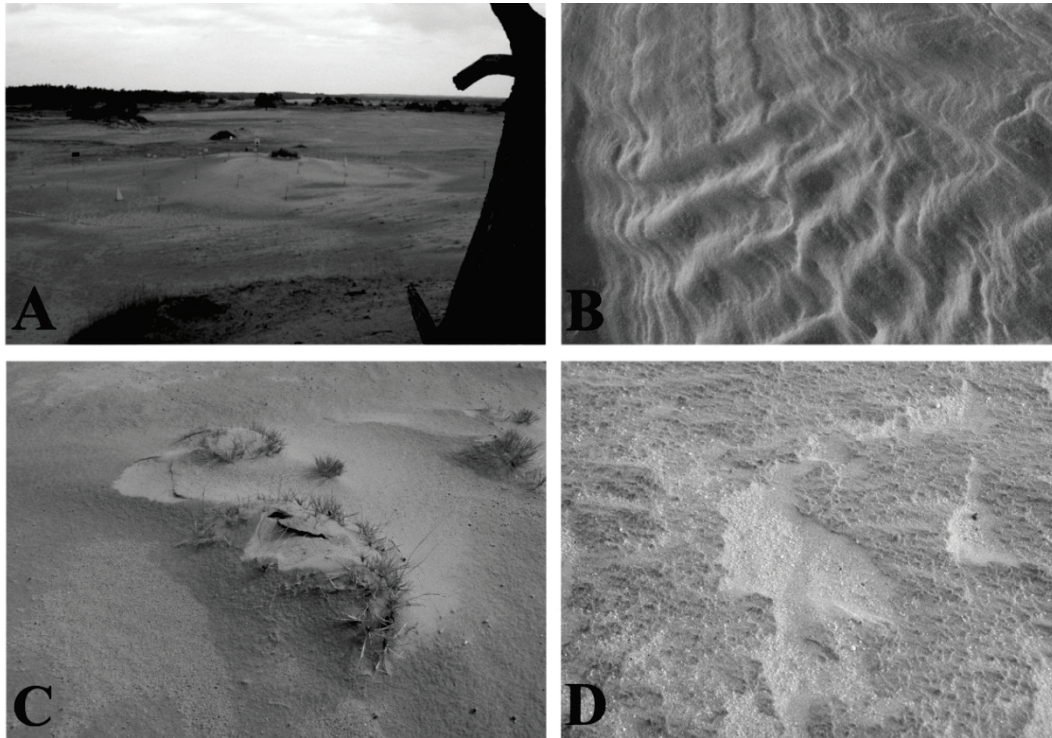
Het organisch stofgehalte in het dekzand is zeer laag <0,3 %. Het organisch stofgehalte in het stuifzand ligt rond 0,3 % en neemt in de bovengrond toe in de loop van de vegetatiesuccessie. Bij deze textuursamenstelling en organisch stofniveaus is geen sprake van aggregaatvorming van betekenis.

4.1.3 Sturende factoren bij het winderosieproces

Bodemvocht, *korstvorming* en *vegetatie* zijn de sturende factoren bij het winderosieproces in stuifzanden.

Bodemvocht

Op kaal zand is het vochtgehalte in de bovengrond vooral in de bovenste millimeters de dominante factor. Van een vochtig bodemoppervlak kunnen zandkorreltjes alleen onder zeer hoge windsnelheden van de bodem loskomen of in combinatie met regen, waarbij de bodemdeeltjes door de druppelinslag van het bodemoppervlak opspringen en met de wind kunnen worden meegevoerd (De Ploey, 1977; Cooke *et al.*, 1993).



Figuur 4.5. Invloed van bodemvocht op winderosie; **A:** Opdrogingspatroon; **B:** Effect van de schurende werking op een nat oppervlak; **C** en **D:** Deels weg eroderen van natte "korst".

De drogende werking van zon en wind zijn bepalend of, waar en wanneer de bodemdeeltjes voor winderosie beschikbaar komen. Het drogingsproces verloopt sneller op locaties die:

- op de zon georiënteerd liggen;
- een lager vochthoudend vermogen hebben (zoals pas afgezet stuifzand);
- boven het maaiveld uitsteken.

Wanneer door droging de drempelwaarde voor de windsnelheid, waarbij erosie plaatsvindt, onder de heersende windsnelheid is gedaald, zal erosie plaatsvinden net zolang tot de onderliggende laag bereikt wordt waar het vochtgehalte te hoog is. Het zandtransport over een vochtig oppervlak heeft een schurend effect waarbij de vochtige "korst" doorbroken kan worden en er drogere lagen bloot komen te liggen (Figuur 4.5 C en D).

De relatieve luchtvochtigheid is van invloed op het vochtgehalte in de bovengrond ofwel de drogende capaciteit van de wind. De metingen op het Kootwijkerzand laten zien dat de perioden met hoge erosie-activiteit altijd gepaard gaan met lagere luchtvochtigheid. Knottnerus (1985) vond dat voor dekzanden de kritische windsnelheid toenam van ongeveer $7,5 \text{ m s}^{-1}$ tot ongeveer $12,5 \text{ m s}^{-1}$ (op een hoogte van 10 m) wanneer de relatieve luchtvochtigheid toenam van 45% tot 75%. In Europa, zijn de oostenwinden in het algemeen droger dan de meer dominante zuidwestelijke winden. Ondanks dat oostelijke zandstormen minder frequent voorkomen, kunnen ze een aanzienlijk deel van het totale jaarlijkse sedimenttransport voor hun rekening nemen.

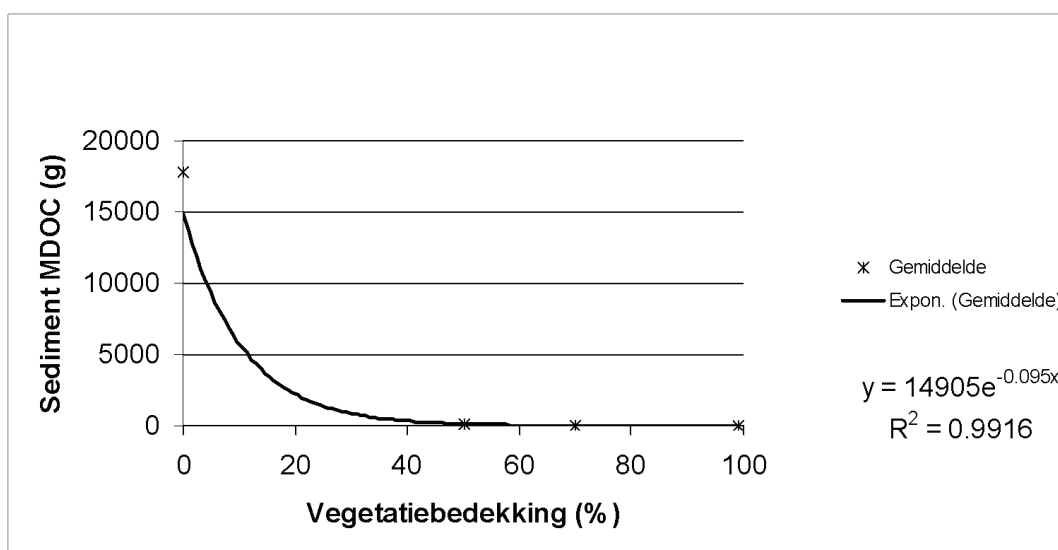
Vegetatie

De vegetatie beschermt de onderliggende bodemdeeltjes tegen de erosieve krachten van wind en water. Bovendien remt de vegetatie de stroming van lucht en water in het algemeen en doet daarmee de erosieve kracht op de bodemdeeltjes afnemen. De bedekkingsgraad bepaalt in hoge mate de erosieactiviteit. In het algemeen kan men stellen dat er geen winderosie meer optreedt bij een vegetatiebedekking boven 30% (Figuur 4.6). In de benedenwindse zone die grenst aan een actief gebied kan wel instuiving plaatsvinden. Dit verklaart de variatie die gevonden werd in buntgrasvegetaties (Tabel 4.5).

Tabel 4.5. Ingevangen hoeveelheid sediment in MDOC vangers in verschillende successiestadia op het Kootwijkerzand.

Bodembedekking (%)		Hoeveelheid ingevangen sediment (g) per vegetatietype				Neerslag (mm)	Saltatie (counts)
		0	50	70	99		
Begin	Eind	Zand	Buntgras/alg	Ruig haarmos	Grijs kronkel steeltje		
15-mei	29-mei-03	8520	82	18	2,0	63	1058456
29-mei	12-juni-03	21444	121	34	1,2	23	973896
12-juni	26-jun-03	41398	28	8	0,3	7	4896911
26-juni	10-juli-03	25936	113	31	2,7	22	424687
10-juli	24-juli-03	35912	168	51	1,4	20	2573150
24-juli	7-aug-03	6433	51	16	0,3	14	860323
7-aug	21-aug -03	7284	4	1	0,2	2	823491
21-aug	4-sep-03	1708	27	8	3,6	23	1284852
4-sep	18-sep-03	474	47	18	0,6	19	273355
18-sep	2-okt-03	23294	25	16	0,4	21	922433
2-okt	16-okt-03	23912	165	77	1,8	59	1884321

*) Saltatie geregistreerd met de saltifoon, wordt hoofdzakelijk door wind alleen veroorzaakt (Riksen en Goossens, 2007).



Figuur 4.6. Relatie ingevangen sediment in MDOC vangers met bodembedekking, Kootwijkerzand (Ketner-Oostra en Riksen, 2005).

De correlatiecoëfficiënt laat zien dat in de drie vegetatietypen de gemeten sedimentatie onafhankelijk is van de winderosieactiviteit (saltatie) in het gebied, en enigszins afhankelijk van neerslag. Bij spatdrift (combinatie van regen met harde wind waarbij bodemdeeltjes door de inslag van regendruppels loskomen van het oppervlak en vervolgens door de wind over een geringe afstand verplaatst worden) zijn de hoeveelheden kleiner, maar vindt het proces ook bij hogere vegetatiebedekkingen nog plaats, zoals de meetresultaten in Tabel 4.5 laten zien. Hieruit valt te concluderen dat de invloed van winderosie op de omgeving van het kale zand relatief beperkt is en vooral afhangt van de intensiteit en duur van een zandstorm. Naarmate er meer zand in de vegetatie wordt afgezet, neemt de vegetatiebedekking af en kan er meer zand worden "doorgelaten". Zo kan het actieve gebied zich tijdens een storm langzaam uitbreiden.

Tabel 4.6 laat zien dat de sedimentatie in het kale zand vooral voortkomt uit winderosie (onder droge omstandigheden). Wanneer de vegetatiebedekking toeneemt, neemt de rol van winderosie snel af en neemt de rol van spatdrift toe (Riksen en Goossens, 2007).

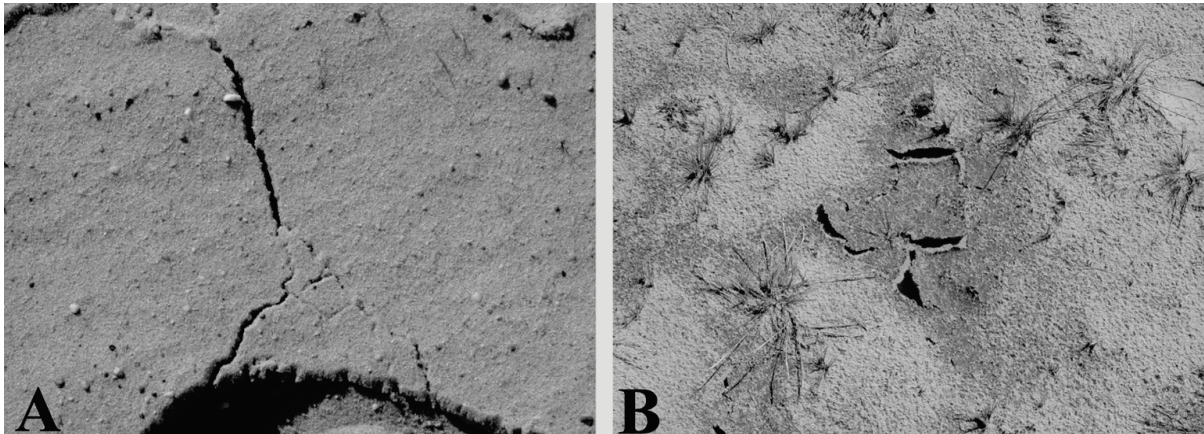
Tabel 4.6. Relatie tussen de hoeveelheid ingevangen zand en de neerslag en saltatie per vegetatietype.

Vegetatietype	Correlatiecoëfficiënt (R ²)	
	Sediment MDOC – Neerslag	Sediment MDOC – Saltatie ^{a)}
Geen vegetatie (zand)	0,01	0,52
Buntgras	0,28	0,00
Ruig haarmos	0,32	0,01
Grijs kronkelsteeltje	0,20	0,03

Korstvorming

Op stuifzand komen zowel mechanische korsten als biologische korsten voor (Koster, 1978; Pluis, 1993; Riksen & Goossens, 2007). Mechanische korsten (Figuur 4.7.A) ontstaan na regen op plaatsen waar na herschikking van het opgeloste fijne materiaal de zanddeeltjes dicht aan het oppervlak na opdroging samen kitten. Een dergelijke korst kan de bodem tegen erosie beschermen. De sterkte van de korst is afhankelijk van de samenstelling van het fijne materiaal. Voor de vorming van een korst is een minimale hoeveelheid van dit fijne stof nodig. De windsnelheid die nodig is om de deeltjes los te maken van een oppervlak met korst ligt hoger dan in het geval zonder korst. Door het bombarderen tijdens een zandstorm echter, zal de korst uiteindelijk geheel weg eroderen. De mechanische korst die we op het Kootwijkerzand aantreffen komt vrij algemeen voor op kaal zand en is <2 mm dik en vrij broos.

Biologische korsten kunnen worden gevormd door de kittende werking van schimmels, bacteriën, actinomycetes en algen. Pluis (1993) beschrijft de ontwikkelingsfasen van een algengemeenschap gedomineerd door de cyanobacterie *Oscillatoria* in een korst waar in eerste instantie de groene alg *Klebsormidium* en vervolgens cyanobacteria *Synechococcus* predominant is. Deze korst wordt eventueel opgevolgd door een *Zygonium ericetorum* korst (Figuur 4.7B).



Figuur 4.7. Korstvorming in het stuifzand van Kootwijkerzand. **A:** Fysische korst; **B:** Algenkorst gedomineerd door *Zygodonium ericetorum*.

Op de meeste stuifzanden is de aanwezigheid van algen goed waarneembaar na langere natte perioden. Onderzoek van Pluis (1993) heeft echter uitgewezen dat de korstvorming op de actieve stuifvlakten geen kans krijgt een voldoende sterke korst te vormen. Hiervoor is een periode zonder verstoring door overstuiving nodig van ongeveer 10 maanden. Pas wanneer het Buntgras voldoende bescherming biedt, kan een algenkorst zich min of meer handhaven. Met andere woorden, op plaatsen in de zandverstuiving waar onvoldoende zandtransport plaatsvindt, speelt de vorming van een algenkorst een belangrijke rol in het vastleggen van het zand. Dit geldt vooral voor de kleinere stuifplekken en tussen de buntgraspollen.

4.1.4 Omvang en ligging van een stuifplek

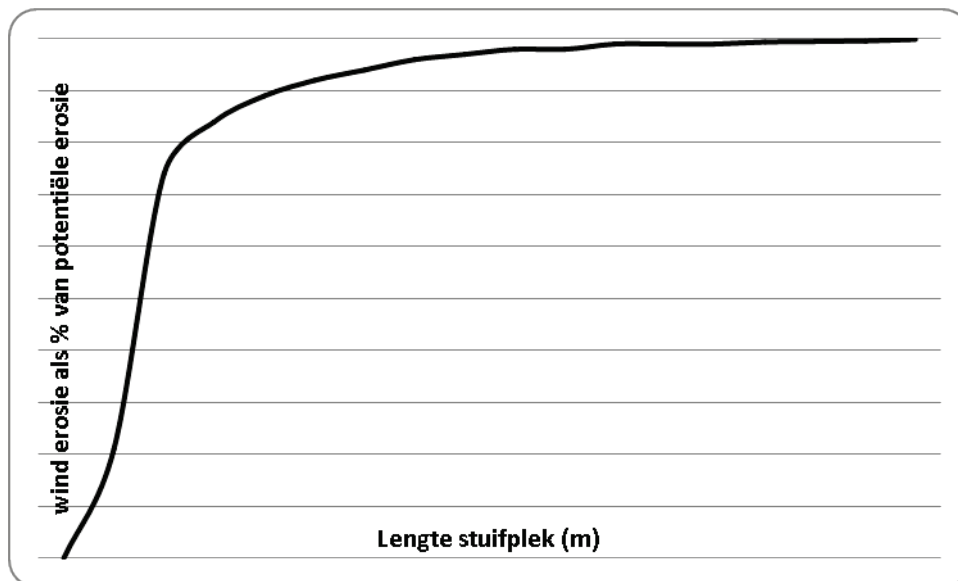
De hoeveelheid bodemmateriaal die verplaatst wordt tijdens een periode met winderosie hangt naast de weersomstandigheden, welke de duur en intensiteit bepaalt, af van de omvang van een stuifplek. Chepil (1957) definieerde de veldlengte L als de werkelijke onbeschutte lengte van het veld langs de overheersende windrichting. Op een onbeschermde aan erosie onderhevig veld, is de hoeveelheid verplaatst bodemmateriaal gelijk aan nul aan de windwaartse zijde van het veld. Naarmate de afstand windafwaarts toeneemt, stijgt de hoeveelheid geërodeerd materiaal. Bij grote stuifplekken kan het voorkomen dat het bodemtransport op een bepaalde afstand de maximumcapaciteit van de wind bereikt. Voorbij dit punt is de hoeveelheid bodemmateriaal dat door de wind wordt vervoerd constant. De afstand waarbij de maximale transportcapaciteit voorkomt, is afhankelijk van de erodibiliteit van de bodem. Deze afstand is kleiner bij bodems die gevoeliger zijn voor erosie (Chepil, 1959).

Om een indruk te krijgen van het belang van de lengte van een stuifplek is gebruik gemaakt van WEQ (Wind Erosion Prediction Equation):

$$E = f(I, C, K, L, V)$$

Met E het jaarlijks bodemverlies door winderosie ($\text{ton ha}^{-1} \text{jr}^{-1}$), f functionele relatie, I de bodemerodibiliteitsindex ($\text{ton ha}^{-1} \text{jr}^{-1}$), K de bodemruwheidsfactor (-), C de klimaatsfactor (-), L de lengte van het veld in de overheersende windrichting (m), V een maat voor de bedekkinggraad (-).

Als we alleen naar de invloed van de veldlengte kijken (Figuur 4.8), zien we dat al na 30 m 90% van de gemiddelde jaarlijkse winderosie bereikt wordt en na 100 m 99%. In de praktijk zien we echter dat dergelijke kleine stuifplekken niet tot evenveel overstuiving leiden als grotere stuifplekken. Tijdens het optreden van verstuiving in stuifzandgebieden zien we grote variaties optreden zowel in ruimte als tijd. Er zijn een aantal mogelijke verklaringen voor de relatief lagere erosie in kleine stuifplekken. Maar de belangrijkste verklaring moet worden gezocht in de rol die bodemvocht in het proces speelt. In kleine stuifplekken ligt de gemiddelde erosie lager, omdat wanneer tijdens het uitstuivingproces de droge bovenlaag is weggestoven tot op een vochtige laag, het proces tijdelijk stopt tot er weer voldoende droog materiaal is. In grote stuifplekken zijn er altijd wel zones aanwezig waar de bovenlaag voldoende droog is om het proces op gang te houden.



Figuur 4.8. Maximale erosie op basis van de veldlengte in de hoofdwindrichting.

4.1.5 Effect van erosie en sedimentatie in stuifzanden

Winderosie en spatdrift (zandtransport als gevolg van een combinatie van neerslag met harde wind) kunnen het nutriëntarme zand over relatief grote afstanden verplaatsen en over oppervlakten weer afzetten. Bij winderosie alleen zijn de totale hoeveelheden groter maar neemt het transport sterk af naarmate de vegetatiebedekking toeneemt (Figuur 4.6).

Regelmatige aanvoer van nutriëntarm stuifzand heeft een positief effect op de vitaliteit van pioniervegetatie met soorten als Buntgras, Zandzegge en Helm (*Ammophila arenaria*). Het voorkomt ook dat zich aan het oppervlak tussen de buntgraspollen een algenkorst kan vormen. Spatdrift vormt een belangrijk mechanisme om het nutriëntarme stuifzand verder in de vegetatie te transporteren.

In een zandverstuivingsecotoop met een mozaïekvegetatie zijn winderosie en spatdrift vooral belangrijk voor het afremmen of terugzetten van de successie. In theorie wordt de betekenis van de afzetting van het voedselarme stuifzand in en op de vegetatie toegeschreven aan:

- a) verlaging of buffering van de vruchtbaarheid (pH en organisch stofgehalte, beschikbaar P en N) in de bovengrond waardoor de eerste successie stadia zich langer kunnen handhaven (Ketner-Oostra, 2006);
- b) verstikking van de niet aangepaste vegetatie waardoor verdrongen pioniersoorten zich kunnen uitbreiden of hervestigen;
- c) het in standhouden van het extreme microklimaat dat de eerste successiestadia kenmerkt en andere, minder aangepaste soorten zich niet of minder snel kunnen vestigen.

Verstuiving en Buntgras

Het grootste gevaar voor *het actieve stuifzand* is de voortschrijdende successie. Het vastleggen van kaal zand begint vaak met de ontwikkeling van algen, maar dat kan van tijdelijke aard zijn. In droge zomers kan een algenbedekking weer verdwijnen. Maar met de vestiging van Buntgras is het weldra gedaan met de dynamiek, tenzij de beheerder ingrijpt. Het tijdstip moet echter met zorg worden gekozen, want op zichzelf behoren de duintjes die om Buntgras ontstaan wel tot het dynamische duinsysteem. Te snel verwijderen van alle buntgrasvegetatie gaat ten koste van de biodiversiteit.

Buntgrasbegroeiingen vormen dus een essentieel onderdeel van onze stuifzanden. Niet alleen voor het beheer, maar ook voor het begrijpen van de geomorfologie en de ecologie van stuifzanden is ons buntgrasonderzoek van betekenis:

- Geomorfologische betekenis: twee geheel verschillende geomorfologische processen leiden tot dezelfde vorm: de architectuur van de plant is daarvoor verantwoordelijk. De halftransparante bouw zorgt bij wind voor vertraging van de luchtstroom die daardoor zijn lading van zand laat vallen, terwijl de vorm van de bladeren die bij regen water en zand naar het centrum van de plant voeren ideaal is voor het invangen van opgespat materiaal (*splash*).
- Ecologische betekenis: zandaanvoer door zowel wind als spaterosie, zorgt ervoor dat nieuw zand de plant bereikt. Buntgras heeft evenals Helm te lijden van nematoden en schimmels die het wortelstelsel aantasten en heeft om zijn vitaliteit te behouden een constante aanvoer van vers zand nodig om boven de geïnfecteerde zone uit te groeien.
- Beheerstechnische betekenis: de duintjes gevormd door Buntgras maken weliswaar deel uit van het actieve stuifzand, maar vormen ook de eerste stap naar vastlegging. Voor de beheerder van een actief stuifzand is het belangrijk dat hij tijdig ingrijpt om ervoor te zorgen dat het Buntgras niet gaat overheersen. Het verdient aanbeveling te streven naar het gelijktijdig aanwezig zijn van de drie stadia van het open stuifzandlandschap – kaal zand, kaal zand met Buntgras en vastgelegd zand met Buntgras.

Buntgras weet zich te handhaven in een milieu dat gekenmerkt wordt door een mobiel substraat en extreem watertekort; de dagelijkse temperaturen op het kale zand kunnen op zonnige dagen oplopen tot 60°C om 's nachts te dalen tot het vriespunt. Aan deze uitersten hebben de zandverstuivingen de bijnaam *Atlantische woestijnen* te danken. Dat Buntgras het met weinig water moet doen, komt ook omdat het vaak groeit op kale hellingen die op het zuiden zijn gericht. Er is daardoor weinig dauwvorming. Het feit dat het zand al wat langer aan de oppervlakte ligt en waterafstotend is geworden, heeft tot gevolg dat er maar weinig regenwater tot het wortelstelsel doordringt.

De plant staat op kleine, cirkelvormige zandheuveltjes, de eerste embryoduintjes van zandverstuivingen. Deze kleine 'fytogene' duintjes worden in de internationale vakliteratuur *nabkhas* genoemd. De naam komt

uit de Arabische woestijnen. Zoals alle duinvormers doet Buntgras dit door de snelheid van de met zand geladen wind af te remmen zodat het zand eruit neervalt. Het bijzondere van Buntgras is dat deze plant ook zandheuveltjes vormt door opspattend regenwater. Die heuveltjes zien er hetzelfde uit, maar het zijn eigenlijk geen duintjes. Ze heten - *bush mounds* - omdat het om een heel ander proces gaat. Dit vermogen om opspattende regendruppels die met zand zijn geladen op te vangen dankt de plant aan een speciale architectuur: de druppels worden via de schuinstaande bladeren naar het centrale wortelstelsel geleid. Deze bouw komt bij veel woestijnplanten voor en is daarom een belangrijk aspect van de oppervlakte-hydrologie in woestijnen.

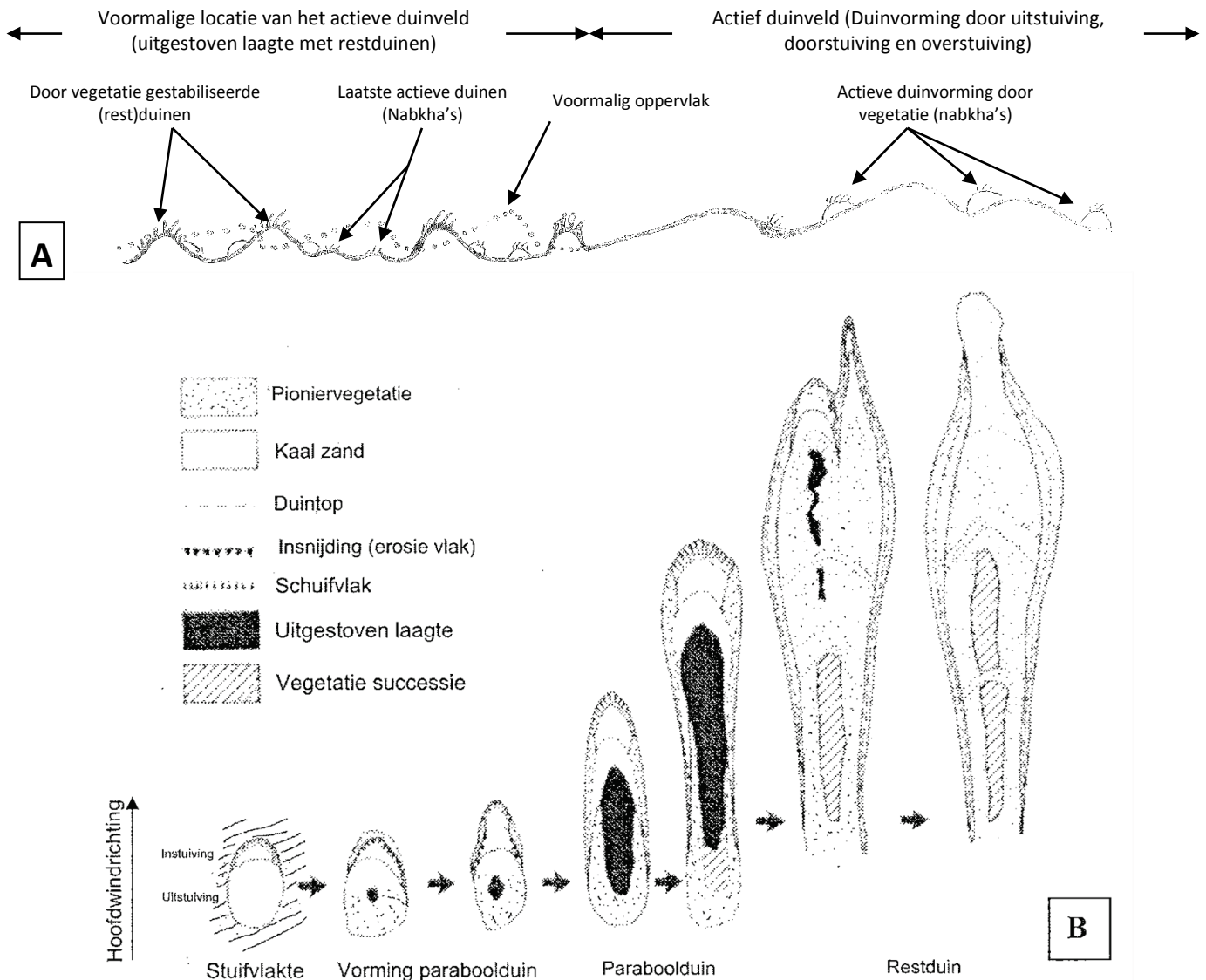
Waarom is dit vermogen van buntgras om waterdruppels effectief naar de wortels te leiden zo belangrijk? Het heeft te maken met de beperkte levensduur van de wortels. Al snel na de vestiging van de plant begint de aantasting van de wortelschors en de -haren waardoor de vitaliteit achteruitgaat en de plant uiteindelijk doodgaat. Het enige antwoord op deze dreiging is het vormen van nieuwe wortels. Daarvoor is aanvoer van vers zand nodig op de plaats waar nieuwe wortels kunnen worden gevormd: op de overgang naar het bovengrondse deel van de plant. Daar kunnen nieuwe wortels alleen overleven als zij niet direct uitdrogen.

Een jaarlijkse bedekking van 2 cm zand kan Buntgras gemakkelijk aan. Hiermee is nog niet alles gezegd, Dit zand vormt de nieuwe bodem waarvan de eigenschappen de levenskansen van Buntgras bepalen. Zijn wortels hebben een grote zuurstofbehoefte: doorlatendheid is daarom erg belangrijk. Daarnaast bevordert een hoog gehalte aan organische stof de groei van Fijn schapengras en Zandstruisgras, die Buntgras verdringen waardoor de successie wordt versnelt. Buntgras kan zich daarom beter handhaven in een humusarm substraat.

4.1.6 Ontwikkelingsfasen van een stuiflandschap

Ook op landschapsschaal heeft winderosie grote invloed. Naast directe effecten op bodem en vegetatie leiden de extreme en grootschalige zandstormen tot typische elementen die karakteristiek zijn voor het stuiflandschap. Wanneer dit proces ongehinderd kan plaatsvinden, evolueert het dekzandlandschap langzaam via een stuiflandschap in een erosielandschap. Bij dit proces zijn drie fasen te onderscheiden:

1. Het jonge dekzand vormt het brongebied van waaruit het fijne zand weg erodeert. In de eerste fase worden vanuit de stuifgevoelige plekken in het jonge dekzand grote hoeveelheden zand weg geërodeerd en in de benedenwindse vegetatie afgezet, waarbij duinen worden gevormd. De vorm, omvang en resistentie van deze duinen wordt bepaald door het type vegetatie, zoals heidestruiken, grassen, struiken en bomen. Recent onderzoek van Koomen *et al.* (2004) heeft aangetoond dat de grenzen van de stuifzandgebieden verbonden zijn aan de afzetting van deze jonge dekzanden aan het oppervlak. In deze fase vindt uitbreiding van de stuifplek in beide overheersende hoofdwindrichtingen plaats: Noordoost en Zuidwest.
2. In de tweede fase vindt uitbreiding van het brongebied plaats door erosie van en tussen de jonge duinen wanneer de overstoven vegetatie afsterft of onvoldoende grip op het zand heeft en de overstoven bodem uit jong dekzand bestaat. Bij deze grootschalige erosieprocessen schuift het actieve duinenveld met hoofdwindrichting(en) op waarbij alleen de stabielere duinen in de uitgestoven laagtes achter blijven (Figuur 4.9A).



Figuur 4.9 Duinsuccessie (volgens: Cooke et al., 1993): **(A)** Nabkha's; **(B)** Begroeide paraboolduinen.

In deze fase ontstaan ook de begroeide paraboolduinen aan de randen van de uitstuivingsvlakte waarbij erosie plaatsvindt aan de windwaartse holle zijde van het duin en depositie aan de begroeide zijde van het duin. In de grote stuifzandgebieden zien we reeksen van aaneengeschakelde paraboolduinen ook wel kamduinen genoemd. Deze naam hebben ze te danken aan de windwaarts gerichte armen die zich laten vergelijken met de tanden van een (grove) kam omdat ze een reeks vormen. Op deze manier breidt de uitstuivingsvlakte met de windrichting uit (Figuur 4.9.B). Dit proces neemt af in snelheid naarmate het duin aangroeit of wanneer door erosie de voorraad verstuijbaar zand aan de holle zijde van het duin uitgeput raakt. Zolang de bovengrond uit sterk erodeerbaar zand (jong dekzand) bestaat kan de uitbreiding van de uitstuivingsgebieden op deze manier plaatsvinden. Wanneer niet meer aan deze voorwaarden wordt voldaan vindt er alleen nog maar accumulatie plaats van het door de wind aangevoerde zand. Hier ontstaan afhankelijk van de vegetatie randwallen of licht overstoven vlaktes met hier en daar een accumulatie-duin.

3. In de derde fase ontstaat in het brongebied een erosielandschap met uitgestoven laagtes, stuifbanen en restduinen en soms een enkel fort.

Voor stuifzandherstel is het belangrijk te weten of de te herstellen locatie zich in de uitstuivingszone bevindt of in een overstoven zone. In het eerste geval kunnen zich twee situaties voordoen:

1. Er is nog voldoende zandvoorraad aanwezig. In een actief stuifzandgebied kan deze voorraad door lage stuifzandvegetatie vastgelegd zijn. Door de vegetatie te verwijderen inclusief eventueel gevormde bodem kan hier het verstuivingsproces weer op gang worden gebracht. Wanneer de uitstuivingszone destijds vastgelegd is door de bebossing voordat het brongebied uitgeput was, is er nog voldoende verstuifbaar dekzand aanwezig voor stuifzandherstel. De ontstane bosbodem zal in zijn geheel moeten worden verwijderd om het gebied langdurig in verstuiving te kunnen houden.
2. Een uitgestoven laagte waarbij de niet-erodeerbare laag of de grondwaterspiegel bereikt is. Er kunnen nog in meer of mindere mate restduinen aanwezig zijn. De uitgestoven zone kan men herkennen doordat er geen oude bodemlaag (podzol) aanwezig is in het profiel. In de forten is de podzol nog wel aanwezig. Reactivering in deze situatie zal tot het verder uitstuiwen van de nog aanwezige duinen en afvlakking van het landschap leiden. Het effect van de maatregel zal slechts tijdelijk zijn.

De fase waarin een stuifzandgebied zich bevindt is van grote invloed op de potentiële erosieactiviteit en vegetatieontwikkeling. Kennis van de geomorfologie van een gebied is dus van groot belang voor het beheer, type, schaal en kansrijkdom van maatregelen.

Andere vormen van erosie zoals door afstromend water, rilerosie en afschuivingen hebben een lokaal effect. Hierbij kan lokaal de successie worden beïnvloed en kan soms het winderosieproces op hellingen van stuifduinen weer op gang worden geholpen. Het langetermijneffect hiervan is de geleidelijke nivellering van het terrein, zeker wanneer grote zandtransporten, waarbij duinvorming optreedt, uitblijven. Voor het behoud van het stuifzandlandschap is het dus van groot belang dat er met zekere regelmaat voldoende zandtransport plaatsvindt. Om voldoende invloed van winderosie te kunnen garanderen op de vegetatie moet het totale areaal kaal zand in het hele stuifzandgebied voldoende groot zijn. De juiste verhouding tussen het areaal actief stuifzand en de daarbij horende overstuivingszone, en het areaal aan andere vegetatiestadia is mede afhankelijk van wat de minimale oppervlakte van een bepaald vegetatietype moet zijn vanuit faunaoogpunt. Ook voor karakteristieke geomorfologische fenomenen als duinvorming en schuifvlakken moet een stuifplek (brongebied) voldoende groot en actief zijn.

4.2 Vegetatiesuccessie en bodemvorming in stuifzanden

Over veranderingen in de vegetatie in de loop van de stuifzandsuccessie is al veel geschreven (Masselink, 1994; Ketner-Oostra, 1994; Bakker *et al.*, 2003; Hasse, 2005). In deze literatuur wordt vooral ingegaan op de ontwikkeling van de vegetatie. Naar de ontwikkeling van de bodem is wel gekeken, maar betrekkelijk summier.

4.2.1 Vegetatiesuccessie

In de loop van de successie raakt kaal zand begroeid met vegetatie. De vestiging van Buntgras en algen is een belangrijk moment, omdat hiermee het verstuiwen van zand sterk wordt verminderd. Buntgras vestigt zich vooral in jaren dat de groeicondities optimaal zijn, zoals niet te droge zomers en relatief warme winters en weinig stormdagen. Als Buntgras zich eenmaal gevestigd heeft, zijn er flinke stormen nodig om de vegetatie geheel te overstuiven, en de remmende werking op de windsnelheid weg te nemen. De eerste jaren na de vestiging van Buntgras neemt de bedekking met Buntgras langzaam toe en stabiliseert de bodem door algengroei, met name van *Klebsormidium* en – op vers verstoven dekzand – *Oscillatoria*-soorten, maar ook van diverse andere algensoorten (Hasse, 2005; Ketner-Oostra & Sýkora 2008).

Na 5 tot 10 jaar vestigt zich Ruig haarmos, die in ronde klonen begint, en uiteindelijk 80 tot 90 % van de bodem kan bedekken. De ruimte tussen de haarmosplanten wordt na het afsterven van de eerste generatie haarmos geleidelijk opgevuld met o.a. *Cladonia*-, *Festuca*- en *Agrostis*-soorten. Sinds de jaren '60 van de vorige eeuw speelt ook vestiging van Grijs kronkelsteeltje een rol. Deze ontwikkeling duurt tientallen jaren en stopt op het moment dat Struikhei of zaailingen van Grove den of Zomereik zich met regelmaat in het open stuifzand gaan vestigen en de successie naar bos of heide wordt ingezet.

Tabel 4.8. Vegetatietabel van 173 plots in 20 stuifzandterreinen in Nederland. Zeldzame soorten zijn weggelaten.

	1 Kaal zand	2 Buntgras	3 Haarmosmatten	4 Kleine korstmossen vegetatie	5 Grijs kronkelsteeltje	6 Rendiermos vegetaties	7 Mossen, grassen, korstmossen	8 Stuifzandheide
Aantal plots	25	7	23	39	26	28	10	15
<i>Eigenschappen van de vegetatie</i>								
hoogte struiklaag (cm)	0,0	0,0	0,5	1,3	6,1	8,2	2,2	21,5
hoogte kruidlaag (cm)	4,7	15,0	18,2	18,1	18,3	26,2	27,6	26,3
hoogte moslaag (cm)	0,0	0,3	1,9	2,7	2,7	4,4	2,9	3,1
kaal (%)	92	77	15	7	4	3	1	8
totale bedekking (%)	8	23	85	93	96	97	99	92
strooisel (%)	0	2	1	4	6	12	18	14
bedekking kruiden (%)	3	15	14	23	16	27	57	18
bedekking mossen (%)	0	4	60	45	77	25	32	51
bedekking dode mossen (%)	0	0	11	16	15	7	3	12
bedekking korstmossen (%)	0	2	7	31	8	43	22	13
bedekking algen (%)	23	52	20	14	8	4	10	12
Soortenaantal	<i>Gemiddelde per plot</i>							
Totaal soortenaantal	0,6	3,7	6,0	15,2	10,2	10,4	9,8	11,0
Algen	0,4	0,7	1,0	1,1	0,6	0,4	0,6	0,9
Schimmels	-	-	0,0	0,0	-	0,0	-	0,1
Korstmossen	-	0,9	1,4	9,3	4,4	5,2	3,0	4,1
Mossen	-	0,3	1,4	1,6	1,8	1,7	2,0	1,8
Vaatplanten	0,3	1,9	2,0	3,2	3,3	3,0	4,2	4,2

Zie ook het vervolg op de volgende pagina.

Tabel 4.8 vervolg Vegetatietabel van 173 plots in 20 stuifzandterreinen in Nederland. Zeldzame soorten zijn weggelaten.

	1 Kaal zand	2 Buntgras	3 Haarmosmatten	4 Kleine korstmossenvegetatie	5 Grijs kronkelsteeltje	6 Rendiermos vegetaties	7 Mossen, grassen, korstmossen	8 Stuifzandheide
Aantal plots	25	7	23	39	26	28	10	15
Algemene soorten in stuifzanden	<i>Presentie in plots (%)</i>							
<i>Corynephorus canescens</i>	16	86	83	85	77	39	50	20
<i>Klebsormidium spp.</i>	36	71	35	31	12	7		33
<i>Carex arenaria</i>	8		9	5	15	18	20	20
<i>Polytrichum piliferum</i>		29	96	87	69	54	30	40
<i>Rumex acetosella</i>			4	23	31	43	30	27
<i>Spergula morisonii</i>			26	31	42	7	20	13
<i>Zygogonium ericetorum</i>			13	5	4	4		13
<i>Ceratodon purpureus</i>			4	3	4		10	7
<i>Gloeocystis polydermatica</i>			52	77	46	32	60	40
<i>Hypochaeris radicata</i>			9	10	8	7	20	13
<i>Campylopus introflexus</i>			30	46	96	32	20	40
<i>Cladonia coccifera</i>			57	92	73	50	40	73
<i>Agrostis vinealis</i>		14	39	62	42	46	40	40
<i>Cladonia ramulosa</i>			13	69	35	57	30	53
<i>Cladonia subulata</i>			9	18	23	21		20
<i>Cladonia floerkeana</i>			4	36	15	7	10	13
<i>Cladonia glauca</i>			4	41	15	7	20	13
<i>Cladonia arbuscula</i>		14		28	8	25	10	7
<i>Cladonia crispata</i>				46	15	18	10	7
<i>Cladonia gracilis</i>				46	8	43		7
<i>Cladonia uncialis</i>		14		51	19	29		7
<i>Cladonia zopfii</i>				41	19	14	10	7
<i>Cladonia furcata</i>			4	10		29	40	13
<i>Cladonia macilenta</i>			4	38	31	14	20	20
<i>Cladonia portentosa</i>			4	46	23	93	40	27
<i>Cladonia grayi</i>			13	51	42	43	50	40
<i>Placynthiella icmalea</i>				5	4	7	20	20
<i>Pinus sylvestris</i>				13		21	10	20
<i>Cladonia pulvinata</i>				21	4	4		7
<i>Festuca filiformis</i>			9	49	38	32	70	13
<i>Calluna vulgaris</i>			4	10	19	18	10	93
<i>Deschampsia flexuosa</i>			4	18	19	46	50	47
<i>Hypnum jutlandicum</i>			4	3	4	21	20	27
<i>Dicranum scoparium</i>				18	8	50	60	33

Zie ook het vervolg op de volgende pagina.

Tabel 4.8 vervolg Vegetatietabel van 173 plots in 20 stuifzandterreinen in Nederland. Zeldzame soorten zijn weggelaten.

	1 Kaal zand	2 Buntgras	3 Haarmosmatten	4 Kleine korstmossenvegetatie	5 Grijs kronkelsteeltje	6 Rendiermosvegetaties	7 Mossen, grassen, korstmossen	8 Stuifzandheide
Indicatorsoorten Presentie in plots (%)								
<i>Ammophila arenaria</i>	4		9					
<i>Placynthiella uliginosa</i>		14		10				13
<i>Stereocaulon condensatum</i>			13	8	4			
<i>Diploschistes muscorum</i>				10	4			
<i>Cetraria aculeata</i>		14		46	12	4		7
<i>Cladonia borealis</i>				31	12			7
<i>Cladonia cervicornis</i>		14		41	19	11		
<i>Cladonia foliacea</i>			4	21	8	7		
<i>Cladonia monomorpha</i>				18	8			7
<i>Cladonia phyllophora</i>				5				
<i>Cladonia strepsilis</i>				31	8	7		
<i>Cladonia verticillata</i>				13				
<i>Micarea leprosula</i>				13	4			7
<i>Stereocaulon saxatile</i>				5	8			
<i>Trapeliopsis granulosa</i>		14		8	8			
<i>Cetraria islandica</i>				15		11		
<i>Cladina ciliata</i>				3		11		
<i>Festuca ovina s.s.</i>					4		10	
<i>Ptilidium ciliaris</i>							10	
<i>Juncus squarrosus</i>		14						20
<i>Filago minima</i>			4					7
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>				3				7
<i>Teesdalia nudicaulis</i>				3				7
<i>Jasione montana</i>						4		7
<i>Nardus stricta</i>				3		11		13
<i>Galium saxatile</i>								7
<i>Baeomyces rufus</i>			9	3		4		13
<i>Molinea coerulea</i>				3	4			13
<i>Polytrichum juniperinum</i>						4	10	13
<i>Empetrum nigrum</i>								7
<i>Juniperus communis</i>								7
<i>Scapania compacta</i>								7
<i>Thymus serpyllum</i>								7

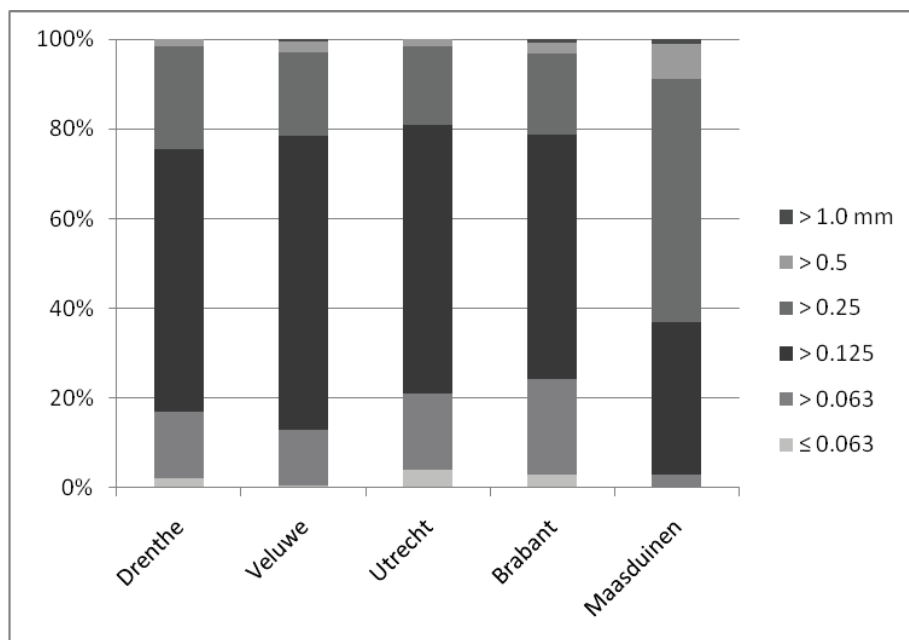
In het kader van dit onderzoek zijn in 20 stuifzanden verspreid over heel Nederland 173 vegetatieopnamen en bodemanalyses uitgevoerd. Deze opnamen zijn verdeeld in sub-habitattypen, gebaseerd op Hasse (2005). In de loop van de successie neemt de totale bedekking toe, waarbij mossen de overhand hebben (Tabel 4.8). De mosbedekking is maximaal in mosmatten van Ruig haarmos en Grijs kronkelsteeltje. Later neemt de mosbedekking af en nemen grassen en korstmossen toe, waarbij polvormende grassen (*Corynephorus* en *Festuca*) worden vervangen door soorten met

wortelstokken (*Agrostis* en *Carex*). Ook de soortensamenstelling van de vegetatie verandert, waarbij de meeste soorten voorkomen in de 'kleine korstmossenvegetaties', gedomineerd door schub- en bekervormige korstmossen, in tegenstelling tot de grotere rendiermossen die pas in een later stadium met meer grassen verschijnen. De grootste groep kruiden komt voor in stuifzandheide, een habitatype dat voor vaatplanten in feite een verarmde vorm van heischraal grasland is.

4.2.2 De bodemontwikkeling in stuifzanden

Gedurende de successie verandert ook de bodem. Bodemontwikkeling vindt plaats onder invloed van een steeds grotere toevoer van organische stof door de vegetatie, maar is ook afhankelijk van het moedermateriaal. Stuifzanden zijn ontstaan door secundaire verstuiving van jong dekzand, afkomstig uit de laatste ijstijd. Er kunnen lokale verschillen zijn in korrelgrootteverdeling en chemische samenstelling (Koster, 1978). De noordelijk stuifzanden op de Veluwe zijn bijvoorbeeld armer aan verweerbare mineralen dan de zuidelijke. Om een indruk te krijgen van eventuele lokale verschillen is de textuur van open stuifzand nader onderzocht in 10 gebieden verspreid over Nederland. In vier stuifzanden in Drenthe en op de Veluwe is de chemische samenstelling van het stuifzand nader onderzocht.

Wat betreft korrelgrootteverdeling zijn er geringe verschillen tussen de stuifzandregio's (Fig. 4.10). In de meeste gebieden bestaat stuifzand vooral uit fijn zand, en bevat het een paar procent leem. Zand uit de Maasduinen (oude rivierduinen) wijkt het sterkst af: de textuur is grover en de zandkorrels zijn gemiddeld een factor twee groter. Het verschil tussen Maasduinen en de andere gebieden is significant, $\chi^2: P < 0,001$.

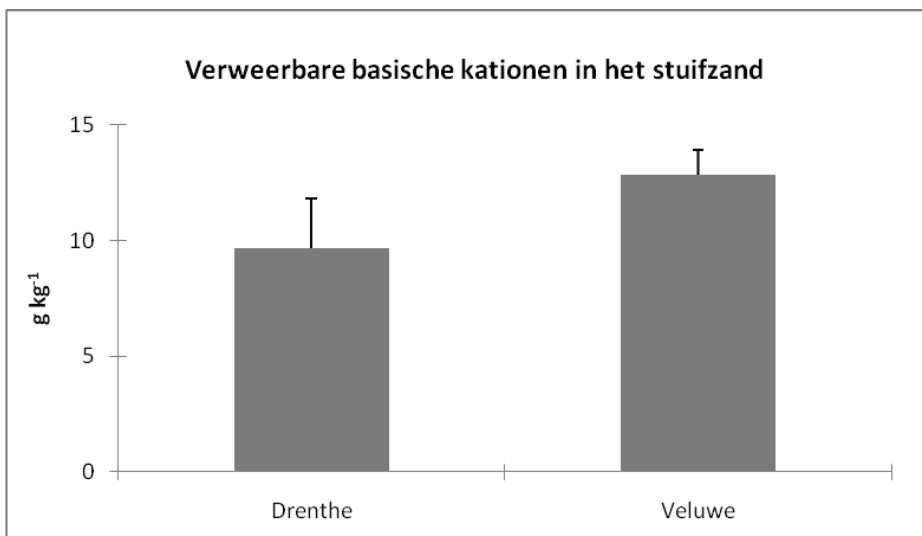


Figuur 4.10 Textuur van stuifzand in verschillende regio's in Nederland.

Subtiële verschillen in leemgehalte kunnen zich uiten in o.a. stabielere steilkanten, wat van belang is voor gravende diersoorten. Ook komen er in stuifzanden met een iets lemige bodem meer basenindicatoren voor, zoals Zandblauwtje (*Jasione montana*), Wilde tijm (*Thymus serpyllum*),

Dwergviltkruid (*Filago minima*) en (lever)mossen als *Pohlia nutans*, *Scapania compacta* en *Cephaloziella divaricata*. Dit is ook het geval op heischrale plekken langs paden, waar vermenging met schelpen of beton optreedt. Op de Veluwe worden deze soorten niet of nauwelijks aangetroffen. In de iets leemhoudende stuifzandbodems van Noord-Brabant komen deze soorten ook niet (meer) voor. Van vaatplanten op de heide, zoals Struikhei, Valkruid (*Arnica montana*) en Klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*) is bekend dat kieming en vitaliteit door ammonium en/of nitraat worden beperkt (De Graaf *et al.*, 1998). Daarnaast kan hoge atmosferische depositie ook tot sterkere verzuring hebben geleid, en mogelijk tot Al-toxiciteit. Soorten van relatief basenrijke standplaatsen zijn vaak intolerant voor hoge Al-concentraties (De Graaf *et al.*, 1997). Het is dus denkbaar dat hoge atmosferische depositie voor kruiden en mossen ook in stuifzanden een rol speelt.

Leemrijke gebieden worden vaak geassocieerd met een grotere mineralenrijkdom. Uit analyse van stuifzand (destructie met waterstoffluoride) blijkt echter dat de leemarme Veluwse stuifzanden juist rijker zijn aan mineralen dan de Drentse en Friese stuifzanden (Figuur 4.11). Dat heeft te maken met verschillende herkomstgebieden van het zand (Koster, 1978). Het gehalte aan verweerbare basische kationen is hoger op de Veluwe dan in Drenthe. Dit geldt ook voor stoffen als Fe, Al, Mn en Cr. De pH en het totale gehalte aan P zijn echter niet verschillend tussen deze gebieden.



Figuur 4.11. De totale gehalten aan basische kationen (Na, K, Mg, Ca) van de bovenste 5 cm van stuifzandbodems in gebieden in Drenthe en de Veluwe ($n = 7$ voor elke groep, het verschil is significant, $P = 0,04$).

Gedurende de successie verandert de bodem (Tabel 4.9). De overstuiving neemt af en de doorworteling van de bodem toe. Als gevolg van de sterkere plantengroei en de toevoer van organische stof neemt de dikte van de Ah toe en de pH af. Een afname van de pH gaat normaal gesproken gepaard met afname van basische kationen. Uitspoeling van basen naar het grondwater is inderdaad gemeten door Daniels & Pott (2008), al was dit in stuifzanden veel

lager dan in nabijgelegen stuifzandbossen. Toch neemt het gehalte aan basische kationen als Ca, Mg, Na en K in de bodem sterk toe, zowel per kg bodem als per m² bodemoppervlak. Door het hogere organische stofgehalte worden de uitwisselingscapaciteit (CEC) en het vasthoudend vermogen in de bodem vergroot en kunnen basische kationen beter worden vastgehouden. Emmer (1995) liet zien dat kationen waarschijnlijk hoofdzakelijk worden opgenomen uit diepere bodemlagen en door de wortels naar de oppervlakte worden getransporteerd. Verwerking van mineralen, een zeer langzaam verlopend proces, is hier minder van belang.

Ook de beschikbaarheid van nutriënten als N en P neemt toe in de loop van de successie. Dit heeft te maken met de toename in organische stof, waardoor de kringloop van afbraak en opname op gang komt. Oudere successiestadia hebben zo een hogere beschikbaarheid van N, P en basische kationen, wat de biomassa-productie bevordert. Wel verandert de verhouding tussen basische en zure kationen als Fe en Al. Door de daling van de pH worden Fe en Al beter oplosbaar. De Al:Ca ratio in de bodem loopt in de latere successiestadia op tot waarden boven de 2, wat aangeeft dat Al-toxiciteit een rol kan spelen (De Graaf *et al.*, 1997). Planten die hier groeien profiteren dus van de hogere beschikbaarheid van nutriënten en basische kationen, maar zullen ook over een zekerere Al-tolerantie moeten beschikken.

4.2.3 Leeftijd en ontwikkelingssnelheid van de successiestadia

Om de successie in stuifzanden nader te kunnen analyseren is gebruik gemaakt van luchtfotoanalyse (1950, 1981, 1995, 2007) en vegetatiekartering (2007) in acht karakteristieke stuifzandgebieden. De gebruikte karteereenheden met (sub)habitattypen staan in Figuur 4.12.

De ontwikkelingstijd van de (sub)habitattypen kan worden berekend door het aandeel kaal zand op de drie oudere luchtfoto's te vergelijken met de situatie in 2007. Daarvoor wordt eerst de levensduur van kaal zand berekend: $A_0(t_0 - t) / (A_0 - A_t)$, waarbij A_0 het oppervlak kaal zand is op $t=0$ en A_t het huidige oppervlak. Vervolgens wordt de leeftijd van de sub-habitattypen berekend: $L = (1 - A_{z,t=0} / A) * \text{levensduur_kaal_zand}$, waarbij $A_{z,t=0}$ het oppervlak kaal zand binnen het sub-habitatype is in het jaar van de oude luchtfoto ($t=0$) en A de totale oppervlakte van het sub-habitatype. Door de berekening te herhalen voor de luchtfoto's van 1950, 1981 en 1995 kan een gemiddelde en standaarddeviatie worden berekend. Dit is weergegeven in Tabel 4.10. Behalve de berekende leeftijden is ook de minimale ontwikkelingstijd bepaald, aan de hand van langdurige monitoring van pq's door Ketner-Oostra (2006), onder meer op het Hulshorsterzand.

Tijd →						
Kaal zand		Pioniervegetatie			Heide en bos	
Zand	Buntgras	<i>Polytrichum</i>	Korstmossen	Grassen	Heide	Bos
			<i>Campylopus</i>			

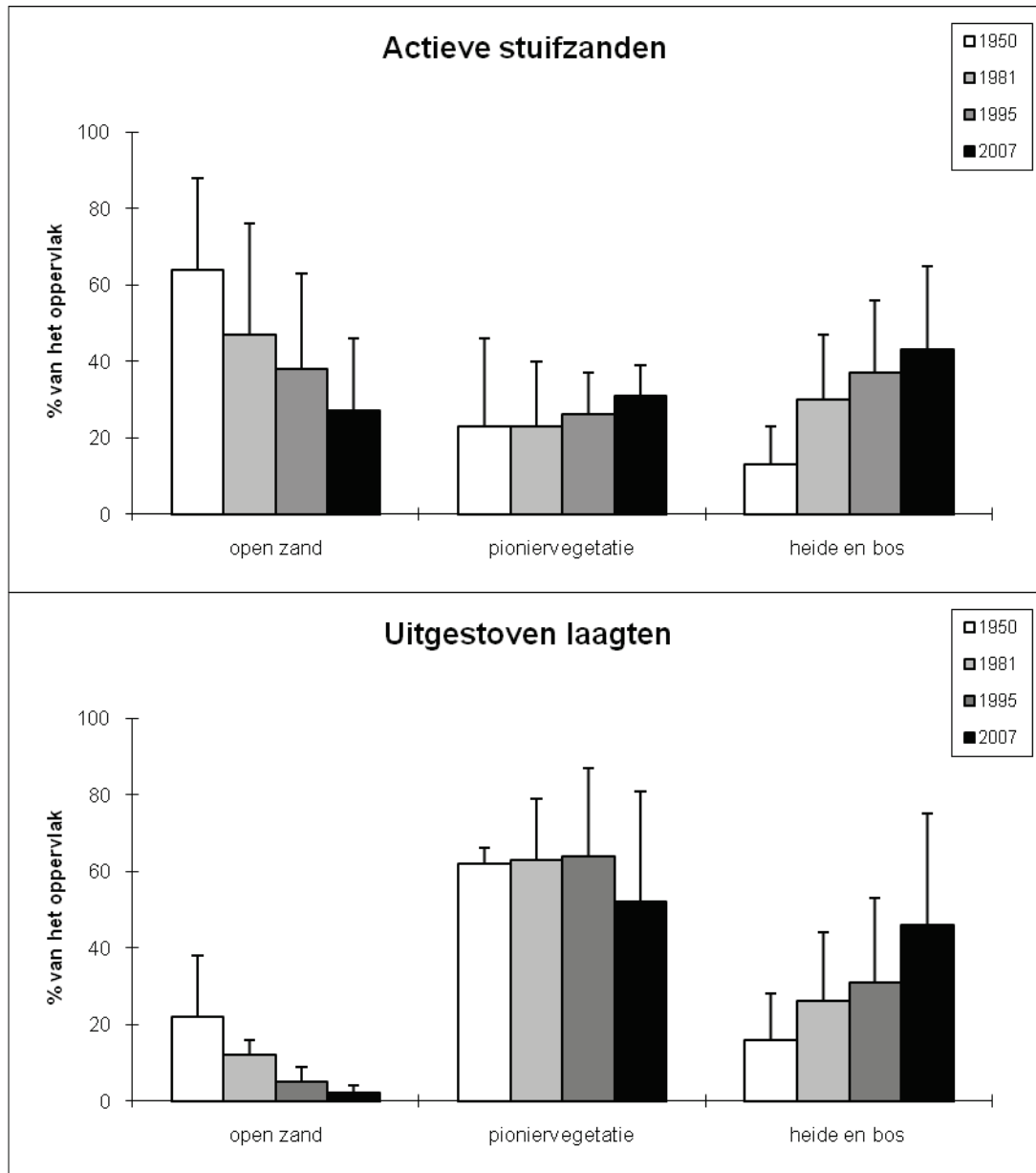
Figuur 4.12. Schematische weergave van de successie in stuifzanden. De drie habitats in de bovenste regel hebben betrekking op de luchtfotoanalyse. In de onderste regel staan de meer gedetailleerde subtypen van de vegetatiekartering.

Tabel 4.9. Bodemeigenschappen per sub-habitatype behorende bij Tabel 4.8.

	1 Kaal zand	2 Buntgras	3 Haarmosmatten	4 Kleine korstmossenvegetatie	5 Grijs kronkelsteeltje	6 Rendiermosvegetaties	7 Mossen, grassen, korstmossen	8 Stuifzandheide
<i>eigenschappen van de bodem (0-5 cm diepte)</i>								
pH (H ₂ O)	5,0	5,2	5,0	4,6	4,5	4,4	4,4	4,6
Geleidbaarheid (E _{c25})	16,5	16,8	21,4	36,0	50,5	54,8	91,4	54,3
Bodemdichtheid (g cm ⁻³)	1,36	1,20	1,17	0,95	1,03	0,88	0,66	0,86
Dikte A _h (cm)	0,0	0,0	1,1	5,9	4,0	6,9	7,0	6,4
C%	0,03	0,3	0,6	0,7	0,6	1,1	1,1	-
N%	0,00	0,03	0,04	0,05	0,04	0,07	0,06	-
<i>basische kationen (mmol m⁻²)</i>								
Ca	0,79	0,98	1,11	1,48	2,18	1,99	3,33	2,50
Na	3,84	3,61	6,58	6,69	8,91	7,46	9,35	8,92
K	2,40	3,66	5,25	5,07	5,61	7,45	9,72	7,74
Mg	0,75	0,88	1,21	1,58	2,06	2,11	3,76	2,36
Som van basische kationen	7,78	9,12	14,16	14,83	18,76	19,02	26,16	21,51
<i>zure kationen (mmol m⁻²)</i>								
Al	1,36	1,09	2,08	2,86	3,83	4,32	4,75	3,99
Fe	0,28	0,21	0,39	0,84	0,96	1,11	1,13	1,08
Mn	0,05	0,04	0,05	0,07	0,11	0,19	0,26	0,12
Zn	0,02	0,02	0,03	0,04	0,06	0,06	0,07	0,05
<i>Al:Ca ratio</i>								
Al:Ca ratio	1,8	0,7	2,0	2,2	2,5	2,4	2,1	2,6
<i>stikstofverbindingen en overige elementen (mmol m⁻²)</i>								
NH ₄	1,0	1,4	0,8	2,6	3,7	6,2	12,0	8,6
NO ₃	3,9	3,5	2,2	5,1	7,6	5,1	8,6	5,4
NH ₄ als % van NO ₃	21%	29%	27%	34%	33%	55%	58%	62%
PO ₄	0,1	0,2	0,1	0,4	1,4	1,4	2,5	1,8

4.2.4 Verloop van de successie in de verschillende stuifzandfysiotopten

Stuifzandgebieden bestaan uit een aantal landschapselementen (stuifzandfysiotopten). Aan de zuidwestzijde, waar het zand vandaan komt, zijn soms nog kopjesduinen te vinden. In het centrale deel ligt over het algemeen een grote uitstuivingsvlakte, met soms nog wat overblijfselen van het vroegere dekzand, zoals forten en plateau duinen. Aan de noordoostzijde eindigt de uitstuivingsvlakte in stationaire parabool- en kamduinen, waar het zand uiteindelijk wordt neergelegd. Uit analyse van luchtfoto's over de periode 1950-2007 komt een duidelijk verschil in successie naar voren tussen opgestoven duinen en uitgestoven laagtes. Gebieden met stuifduinen bestonden in 1950 voor het grootste deel (65%) nog uit kaal zand en maar voor 20% uit pioniervegetatie, en voor 15% uit heide en bos (Figuur 4.13).

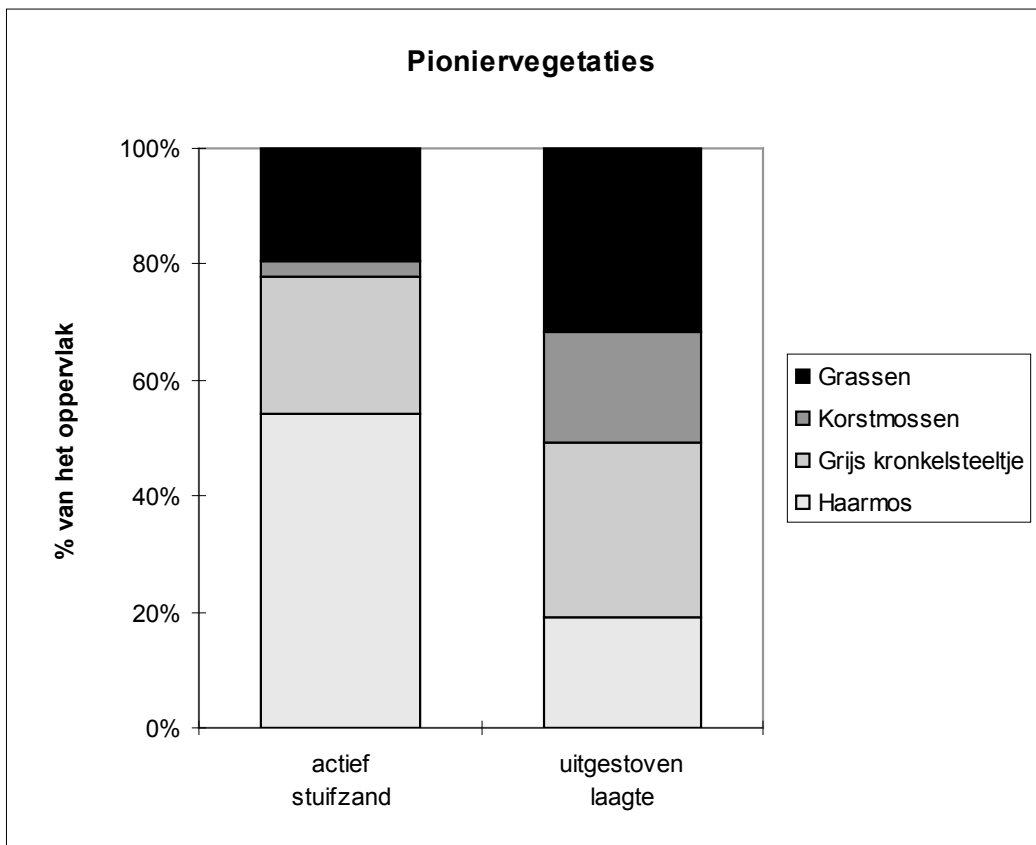


Figuur 4.13. De verandering van de bedekking van kaal zand, pioniervegetatie en heide en bos over de periode 1950-2007 voor stuifzandduinen en uitgestoven laagten (gemiddelde waarden met standaarddeviatie van acht karakteristieke stuifzandgebieden).

Uitgestoven laagten hadden echter in 1950 al vrijwel geen kaal zand meer en waren voor een groot deel bedekt met pioniervegetatie. Ook de aard van de pioniervegetatie is anders. Op luchtfoto's is geen onderscheid te maken tussen de verschillende pionierstadia, maar bij de kartering in 2007 was dit wel mogelijk. In 2007 bestond de pioniervegetatie in stuifzandduinen voor meer dan 50% uit haarmos (Figuur 4.14), het pionierstadium met een geschatte ouderdom van 9 jaar (Tabel 4.10). Oudere korstmosrijke vegetaties komen vrijwel niet voor. Uitgestoven laagten zijn daarentegen heel belangrijk voor korstmosvegetaties. Een groot deel van de pioniervegetatie wordt in beslag genomen door Grijs kronkelsteeltje en grassen.

Tabel 4.10. Ontwikkelingstijd en ouderdom van de verschillende ontwikkelingsstadia van stuifzandvegetaties. De ouderdom van de door (korst)mossen gedomineerde vegetaties is door beheermaatregelen zoals opslag verwijderen en begrazing vaak veel hoger dan de ontwikkelingstijd.

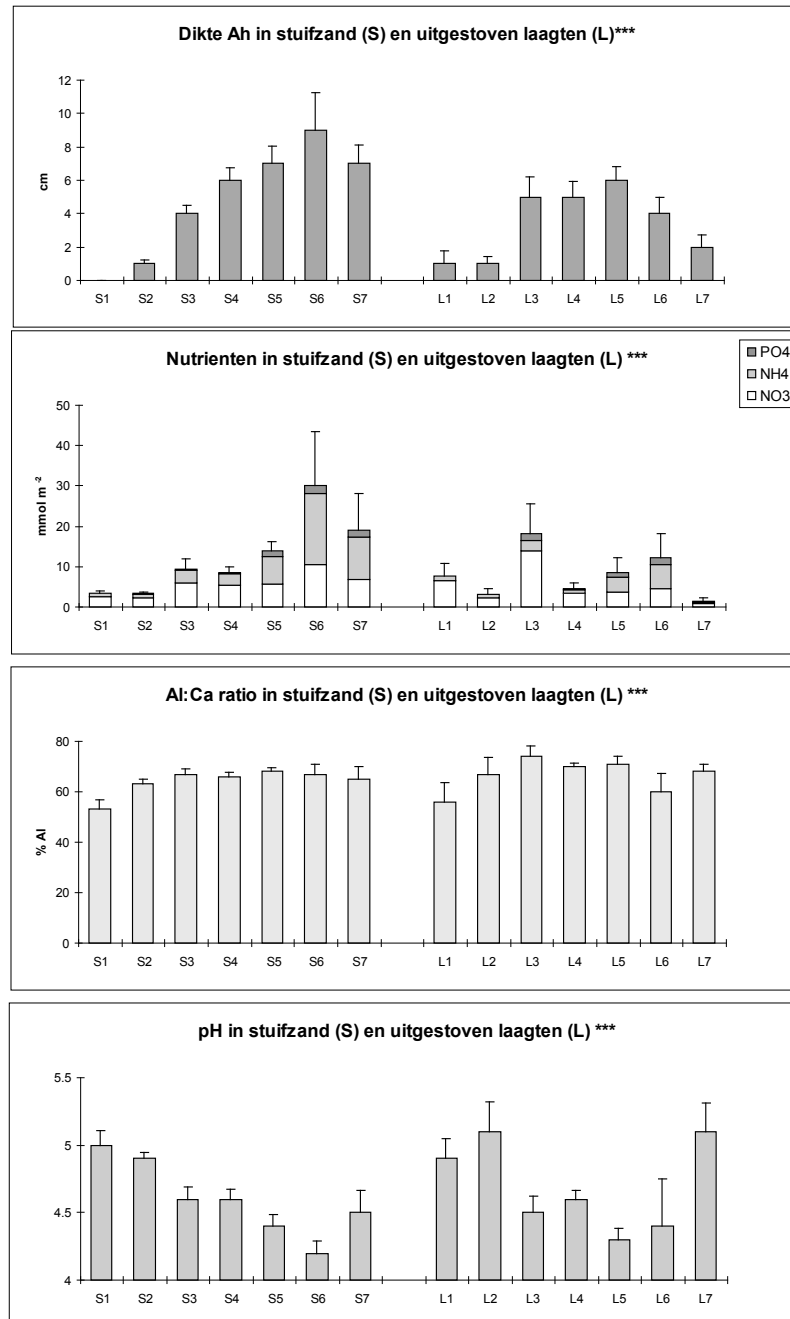
Ontwikkelingsstadium	De gemiddelde ouderdom in jaren van de vegetatietypen in de luchtfotoanalyse	Geschatte minimale ontwikkelingstijd in jaren na vastlegging kaal zand
<i>Corynephorus</i>	(niet bepaald)	~ 1
<i>Polytrichum</i> dominant	9 ± 7	~ 5
Mossen, korstmossen, grassen	49 ± 11	~ 10
Korstmossen dominant	53 ± 8	~ 15
<i>Campylopus</i> dominant	53 ± 10	~ 10
Stuifzandheide	57 ± 14	~ 20
Stuifzandbebossingen	69 ± 11	~ 20



Figuur 4.14. De verdeling van subhabitattypen binnen stuifzanden en uitgestoven laagten in 2007.

Er zijn dus sterke aanwijzingen dat successie van de vegetatie sneller verloopt, of in ieder geval minder vaak wordt onderbroken, in uitgestoven laagten dan in actief stuifzand. Er is echter geen verschil tussen stuifzanden en uitgestoven laagten wat betreft bodemkenmerken van de karakteristieke vegetatietypen (Figuur 4.15). Wel zijn de successiestadia onderling verschillend. In de loop van de successie neemt de pH af, en de dikte van de

Ah, nutriëntgehalten, basische kationen en de Al:Ca ratio toe in zowel stuifzanden als uitgestoven laagten. Haarmos komt ook in uitgestoven laagten voor op relatief jonge bodem, maar is daar dus wel betrekkelijk zeldzaam. Korstmossen vestigen zich ook in actieve stuifzanden op relatief oude bodem, maar zijn door het ontbreken hiervan niet algemeen. Dit ondersteunt de hypothese dat de samenstelling van het moedermateriaal niet van invloed is op de successiesnelheid, maar eerder de hoge stabiliteit van uitgestoven laagten ten opzichte van stuifzandbodems.



Figuur 4.15. Bodemontwikkeling gedurende de successie in stuifzanden (S) en uitgestoven laagten (L).

S1 en L1 = kaal zand en Buntgras; S2 en L2 = haarmosvegetatie; S3 en L3 = vegetatie met Grijs kronkelsteeltje; S4 en L4 = kleine korstmosvegetatie; S5 en L5 = grote korstmosvegetatie; S6 en L6 = vergraste vegetatie; S7 en L7 = stuifzandheide. Gemiddelde waarden met standaardfout, gebaseerd op 165 opnamen (n = 2-28). *** = significante verschillen tussen successiestadia. Er zijn geen verschillen tussen stuifzand en uitgestoven laagten.

4.2.5 Ontwikkeling van stuifzandheide

Het habitatype stuifzandheide wordt gekenmerkt door de associatie van Struikhei en Stekelbrem (*Genisto anglicae-Callunetum*) "mits op vaaggronden en niet in het kustgebied en Kraaihei niet dominant" of de associatie van Struikhei en Bosbes (*Vaccinio-Callunetum*) "mits op vaaggronden en Kraaihei niet dominant". Verder kunnen nog enkele (romp)gemeenschappen in mozaïek met beide associaties voorkomen (LNV, 2008). De door Kraaihei gedomineerde heide wordt, ongeacht bodemtype, gerekend tot habitatype "Binnenlandse kraaiheibegroeiingen (H2320)". Stuifzandheide wordt pas recent als aparte component van het stuifzandlandschap onderscheiden, namelijk als Natura 2000-habitatype "Psammofiele heide met *Calluna* en *Genista* (H2310)", verkort aangeduid als "Stuifzandheiden met Struikhei". In de volgende paragraaf wordt daarom uitvoerig ingegaan op de ontwikkeling.

Stuifzandheide betreft dus door Struikhei (*Calluna vulgaris*) of Bosbes (*Vaccinium* sp.) gedomineerde vegetaties op vaaggronden¹. Meestal is er sprake van een afwisseling van open vegetaties met grassen en korstmossen, en gesloten, door dwergstruiken gedomineerde vegetaties. Deze componenten worden in het vervolg aangeduid met **open fase** resp. **heidefase**. Heidevegetaties op andere bodemtypen dan vaaggronden worden (buiten het kustgebied) gerekend tot habitatype Droge heiden (H4030). Geomorfologisch wordt stuifzandheide gekenmerkt door hoge en lage landduinen en hoge en lage stuifduinen, beide inclusief bijbehorende vlakten en laagten, en stuifzandvlakten (Janssen *et al.*, 2006: bijlage 5).

Zowel het profielendocument als de geomorfologische interpretatie betrekken dus alle fysiotopen van het stuifzandlandschap bij stuifzandheide: landduinen, forten (plateaurestduinen) + overstoven laagten en uitgestoven laagten (De Waal, 2007). De vraag hierbij is in hoeverre de dikte van het stuifzanddek (of: de bereikbaarheid van begraven profielen of ander moedermateriaal) het karakter en de ontwikkeling van de stuifzandheide bepaalt. Enerzijds kan in uitgestoven laagten het stuifzanddek vrijwel afwezig zijn waardoor het wortelmilieu geheel uit bijvoorbeeld stuwalmateriaal of keileem kan bestaan. Anderzijds kan op podzolgronden een stuifzanddek van 15-40 cm voorkomen (toevoeging z, bijvoorbeeld zgY30), waardoor het wortelmilieu vooral bestaat uit stuifzand. In dit laatste geval is formeel geen sprake van stuifzandheide².

Niet alleen de begrenzing van stuifzandheide ten opzichte van droge heide en zandverstuiving roept vragen op. Andere vragen zijn:

- 1) Heeft stuifzandheide eigen kenmerken in structuur en/of soortensamenstelling?
- 2) Hoe verloopt de ontwikkeling van stuifzandheide in de verschillende stuifzandfysiotopen (uitgestoven laagten, landduinen, overstoven vlakten etc.)?
- 3) Hoe stabiel zijn deze vormen van stuifzandheide? Kunnen ze zich lang handhaven met een eigen karakter of ontwikkelen ze zich naar typen die qua structuur en soortensamenstelling niet verschillen van vormen van droge heide?

¹ Door Koomen & Maas (2008) worden ook grazige en korstmosrijke stuifzandvegetaties als stuifzandheide aangeduid. Deze vegetaties behoren formeel tot habitatype Zandverstuivingen (H2330).

² Dit doet zich o.a. voor op het Braamsveldje op de Hoge Veluwe. Volgens de geomorfologische-bodemkundige kaart van Maarleveld & Schelling (z.j.; zie Bijlsma & Griffioen, 2008) gaat het om "overwegend uitgestoven laagte". Volgens de geomorfologische kaart van Nederland (Koomen & Maas, 2004) om een "hoge stuwwal", namelijk die van Oud Reemst. Volgens de digitale bodemkaart van Nederland (De Vries *et al.*, 2003) is het bodemtype een grindige holtpodzolgrond met zanddek (zgY30).

Om op deze vragen het antwoord te geven moet de stuifzandheide in ruimtelijke en procesmatige zin een plaats in het stuifzandlandschap worden gegeven. Dit wordt gedaan op grond van geomorfologische en bodemkundige (onafhankelijke) factoren en aan de hand van de wisselwerking tussen vegetatie en humusvorm (afhankelijke factoren). Dit levert schema's voor vegetatieontwikkelingen op. Hierbij wordt aandacht gegeven aan structuur en patronen van de stuifzandheide.

Werkwijze

Betrouwbare kaarten waarop stuifzandheide staat aangegeven, zijn nog schaars. In het kader van een opdracht van de provincie Gelderland is gebleken dat er in het Nationaal Park De Hoge Veluwe aanzienlijke oppervlakten stuifzandheide voorkomen in verschillende fysiotopten (Bijlsma & Griffioen, 2008), waarschijnlijk aanzienlijk meer dan in andere stuifzandterreinen op de Veluwe vanwege het intensieve beheer. Een groot aandeel open terrein wordt hier al decennia lang open gehouden door opslag te verwijderen, waardoor in de randen van zandverstuivingen successie naar stuifzandheide kan optreden. In de loop van 2008 en 2009 zijn de verschillende fysiotopten op de Hoge Veluwe onderzocht waarbij bodem, humusprofiel en vegetatie zijn gedocumenteerd. Aanvullende waarnemingen komen van de Lemelerberg, Edese heide, Kootwijkerzand en Hulshorsterzand. Hiermee kunnen de vragen 1 en 2 in eerste instantie worden beantwoord. Het antwoord op vraag 3 is afgeleid van luchtfotoreeksen van de diverse stuifzanden op de Hoge Veluwe uit de jaren 1950, 1973, 1991 en 2006. In 2009 zijn in een stuifzandheide op het Deelense Veld pF-ringen verzameld voor vocht- en doorlatendheidmetingen.

Stuifzandheide in relatie tot geomorfologie en bodem

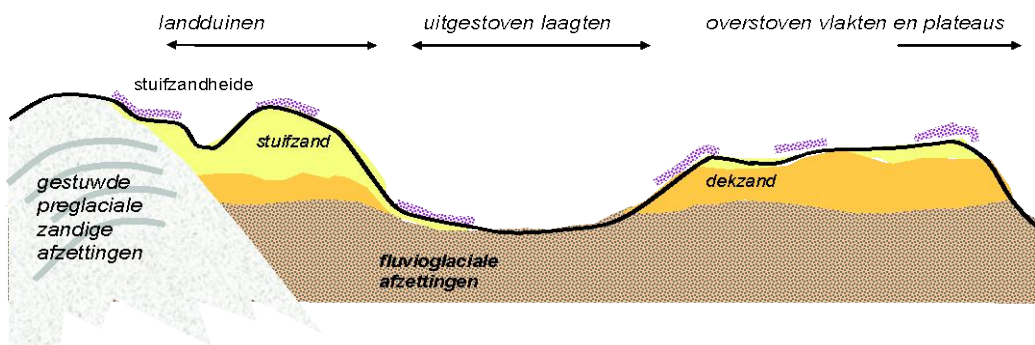
Fysiotopten en moedermateriaal

Stuifzandgebieden zijn complexe dynamische systemen die gevormd zijn en worden door verstuiving van dekzanden. Het verstuivingsproces valt ruwweg onder te verdelen in opstuiven, uitstuiven en overstuiven. Bij het uitstuiven van dekzandgebieden worden door opstuiving duinen gevormd en omliggende gebieden overstoven (Koster, 1978; Castel, 1991). In de overstoven gebieden kan een stuifzanddek met wisselende dikte voorkomen op een grote verscheidenheid aan ondergronden, zoals dekzand, periglaciaal afzetting, gestuwd preglaciaal, keileem en moerig moedermateriaal. Iets dergelijks geldt voor de uitgestoven laagten. In het kennissysteem SynBioSys worden vier fysiotopten onderscheiden die geheel of gedeeltelijk bij het stuifzandlandschap horen (Figuur 4.16; De Waal, 2007):

- landduinen;
- overstoven vlakten (inclusief forten);
- uitgestoven laagten;
- overstoven stuwwallen.

De landduinen zijn wat betreft moedermateriaal, bodem en reliëf relatief homogeen en daarmee ook wat betreft nutriëntenrijkdom en vochthoudendheid. Uitgestoven laagten en overstoven terreinen kunnen echter door hun verscheidenheid aan moedermateriaal onder het dunne stuifzanddek grote onderlinge standplaatsverschillen vertonen. De vraag is dan ook in welke mate stuifzandheide voorkomt in de vier fysiotopten.

Op grond van de veldwaarnemingen blijkt stuifzandheide (als vegetatietype) voor te komen in alle vier de fysiotopten (Tabel 4.11). In meer dan 50% van de gevallen is er sprake van een stuifzanddek dunner dan 20 cm. De minderheid wordt aangetroffen op een stuifzanddek dikker dan 50 cm.



Figuur 4.16. Overzicht van de landschappelijke positie van de fysiotopten van het stuifzandlandschap in relatie tot het voorkomen van stuifzandheide op de Veluwe.

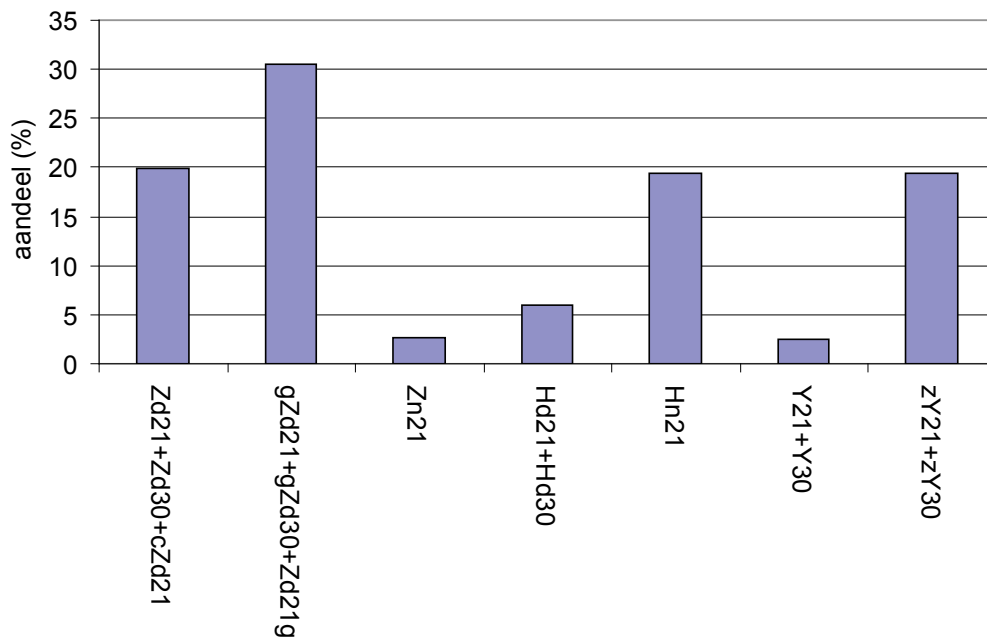
In slechts 15% van de gevallen wordt de stuifzandheide op een landduin aangetroffen met een stuifzanddek dikker dan 100 cm. In een kwart van de stuifzandheiden is het stuifzand niet het dominante materiaal in de wortelzone (stuifzanddek 3-10 cm).

Onder de leemarme stuifzanddekken van de stuifzandheiden zijn alleen zandige substraten aangetroffen in de vorm van al dan niet verspoelde dekzanden of oude stuifzanden of leemarme periglaciale afzettingen en zwak tot zeer zwak lemige gestuwde zanden. Nergens zijn lemige afzettingen in de wortelzone aangetroffen. In ecologisch opzicht is er niet veel verschil tussen de gevonden zandige substraten. Ook de habitattypen Droge heide en Vochtige heide komen in ons land grotendeels voor op zandig leemarm moedermateriaal.

Figuur 4.17 geeft voor de Hoge Veluwe de verdeling van stuifzandheide over categorieën van bodemtypen (bodemkaart 1:50.000) weer. Ruim 30% ligt op duinvaaggronden met grind in de ondergrond (gZd), dus op stuifzand op (verspoeld) stuwwalmateriaal. Bijna 20% ligt op vaaggronden zonder grind, een aandeel dat ook voorkomt op veldpodzolgronden (Hn21) en stuwwalmateriaal met een zanddek (zY21+zY30, al dan niet met grind). Vlakvaaggronden (Zn21) spelen nauwelijks een rol. Uit deze figuur blijkt dat stuifzandheide op de Hoge Veluwe vooral voorkomt op overstoven (verspoeld) stuwwalmateriaal waarbij de dikte van het stuifzanddek bepaalt of de bodem formeel een vaaggrond (Zd: zeer dik stuifzanddek; gZd: minder dik stuifzanddek) is, of dat er sprake is van een moderpodzolgrond met zanddek (zY: dun stuifzanddek).

Tabel 4.11. Aantal onderzochte locaties, uitgesplitst naar dikte van het stuifzanddek onder heidevegetaties per fysiotoopgroep (n=28).

Fysiotoopgroep	Dikte van stuifzanddek (cm)					%
	3-10	10-20	20-50	50-100	>100	
Overstoven vlakten, plateaus en Stuwwallen	4	24	11	4		43
Uitgestoven laagten/vlakten	21	11				32
Landduinen				11	14	25
%	25	35	11	15	14	100



Figuur 4.17. Oppervlakteaandelen van stuifzandheide op de Hoge Veluwe (volgens Bijlsma & Griffioen, 2008) per categorie van bodemtypen (uit overlay met bodemkaart 1:50.000). De totale oppervlakte stuifzandheide is 335 ha.

Stuifzandheide en bodemontwikkeling

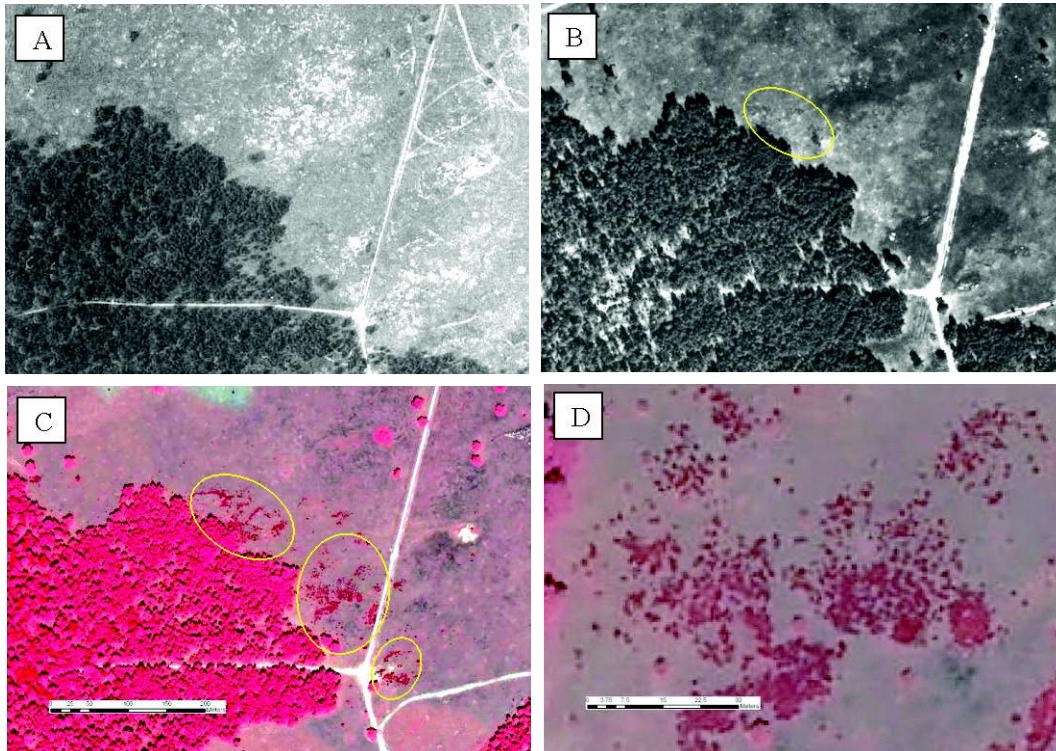
Stuifzandheide komt het meest voor op een dun stuifzanddek. Op tal van (overstoven) plekken is dus binnen 100 cm een goed ontwikkelde bodem in podzol aan te treffen. Soms gaat het hierbij om volledig overstoven podzolen met zelfs nog een restant van het oude humusprofiel, soms ligt het stuifzand direct op een podzol-B. In sommige uitgestoven vlakten en laagten zijn duidelijke podzolbodems aangetroffen. Op het Otterlose Zand rust het dunne stuifzanddek op zogenaamd roodzand (Bakker & Rogaar, 1993). In alle stuifduinheides zijn in de heidefase humushoudende bovengronden ontwikkeld met duidelijke uitspoelingsverschijnselen. In de open fase (met kaal zand of open grazige vegetatie) zijn deze verschijnselen een stuk minder prominent aanwezig.

In de stuifzandheiden met een dik stuifzandpakket is er in veel gevallen al sprake van initiële podzol-B vorming, vooral in de heidefase. Dit wijst op verregaande stabilisatie van de stuifduinen. De ontwikkeling van humushoudende bovengronden betekent vooral dat de vochthuishouding van de stuifzandheide gunstiger wordt.

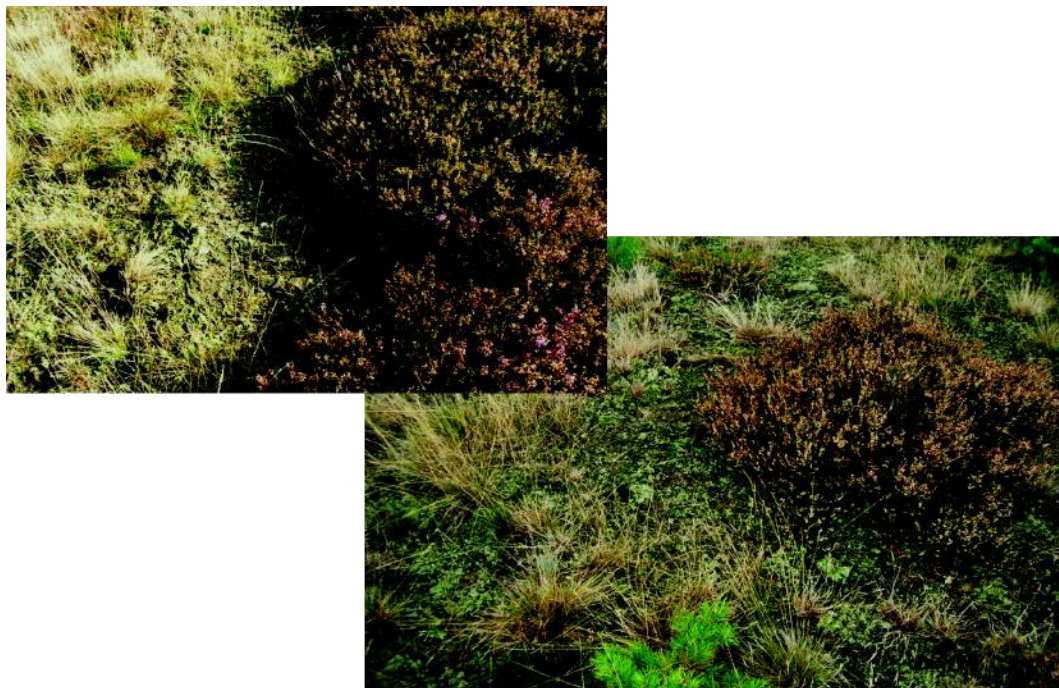
Structuur en dynamiek van het vegetatiehumuscomplex

Primaire successie en patroonvorming in overstoven en uitgestoven terrein
 Primaire successie, waarbij door Struikheide gedomineerde vegetaties ontstaan, doet zich alleen voor in de vrijwel tot rust gekomen delen van zandverstuivingen, met name in uitgestoven laagten. De ontwikkeling wordt toegelicht aan de hand van Figuur 4.18 (Hoge Veluwe, Otterlose Zand).

Waarschijnlijk is de ontwikkeling van stuifzandheide hier begonnen in de jaren '80. In 1991 is een heidecluster zichtbaar juist buiten de bosrand. In 2006 zijn er nog twee clusters bijgekomen over een totaal oppervlak van 3,5 ha. Het proces lijkt zich te versnellen naarmate meer (volwassen) heideplanten



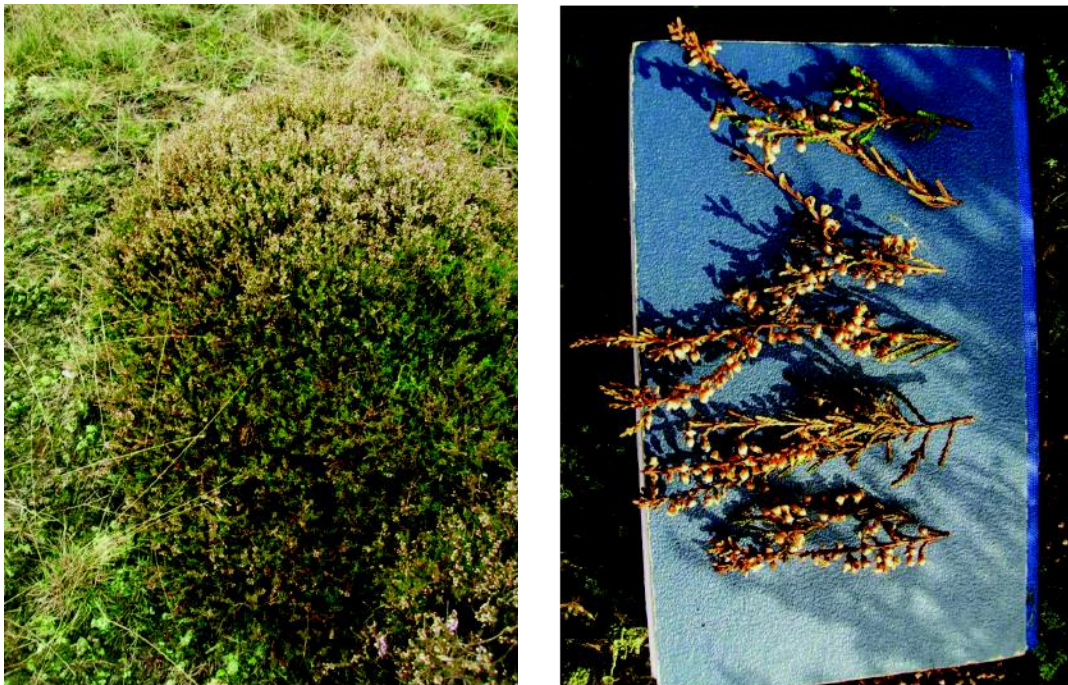
Figuur 4.18. Stui fzandheideontwikkeling in het westelijk deel van het Otterlose Zand. **A:** 1973 (geen heide zichtbaar); **B:** 1991 (beginnende stui fzandheide buiten de bosrand); **C:** 2006 (ten W van het fietspad twee clusters met stui fzandheide, elk 100-150 m groot; ten O van het fietspad nog een cluster); **D:** detail van een cluster uit C, met een patroon van geïsoleerde struikheipollen en -vlekken.



Figuur 4.19. De heidefase van stui fzandheide wordt sterk begraasd. Tegelijkertijd wordt de bodem tussen en rond de heidefase vertrapt waardoor paadjes langs de heidefase ontstaan en de vegetatie hier open blijft. Het patroon van beide fasen wordt zo geconserveerd (Otterlose Zand).

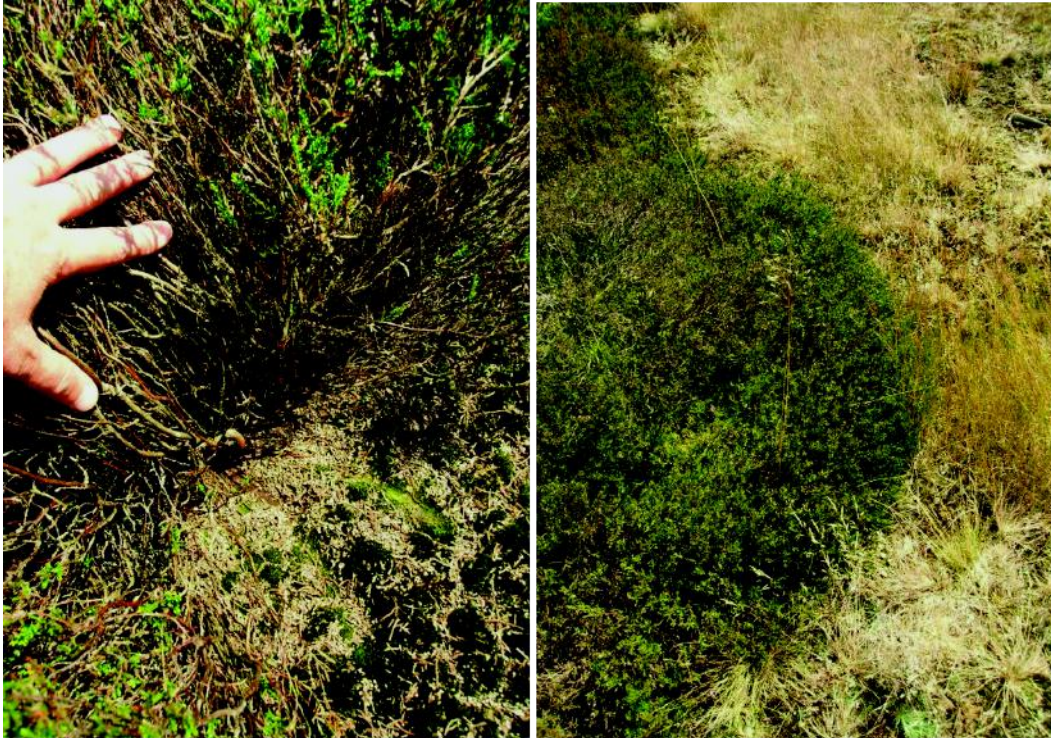
meedoen. Buiten de clusters treedt vestiging op over afstanden van 100-150 m wat verspreide, geïsoleerde heidepollen oplevert. Deze pollen worden meestal sterk begraasd en dragen dus niet direct bij aan de verdere uitbreiding van stuifzandheide. De clusters ontstaan waarschijnlijk door vestiging van jonge planten rond de ouderplanten: het patroon van heideplanten verdicht zich tot een aaneengesloten heidefase (Figuur 4.18D). De randen van de heidefase worden sterk begraasd en tegelijkertijd wordt de bodem ertussen vertrapt en open gehouden (Figuur 4.19).

Een opvallend fenomeen, niet alleen op de Veluwe maar bijvoorbeeld ook op de Lemelerberg, is dat de heidefase wordt gesnoeid: de bloeitakken worden afgebeten, waarschijnlijk door reeën (Figuur 4.20). Beide processen, begrazing en vertrapping, zorgen ervoor dat het ruimtelijk patroon van heidefase en open fase (stuifzandvegetatie) wordt geconserveerd.



Figuur 4.20. De heidefase wordt sterk begraasd (links) en ook gesnoeid (rechts), waarschijnlijk door reeën die op deze manier jonge bladloten 'kweken'. De scheef afgebeten bloeischeuten liggen soms in grote hoeveelheden rond de heidefase (Otterlose Zand).

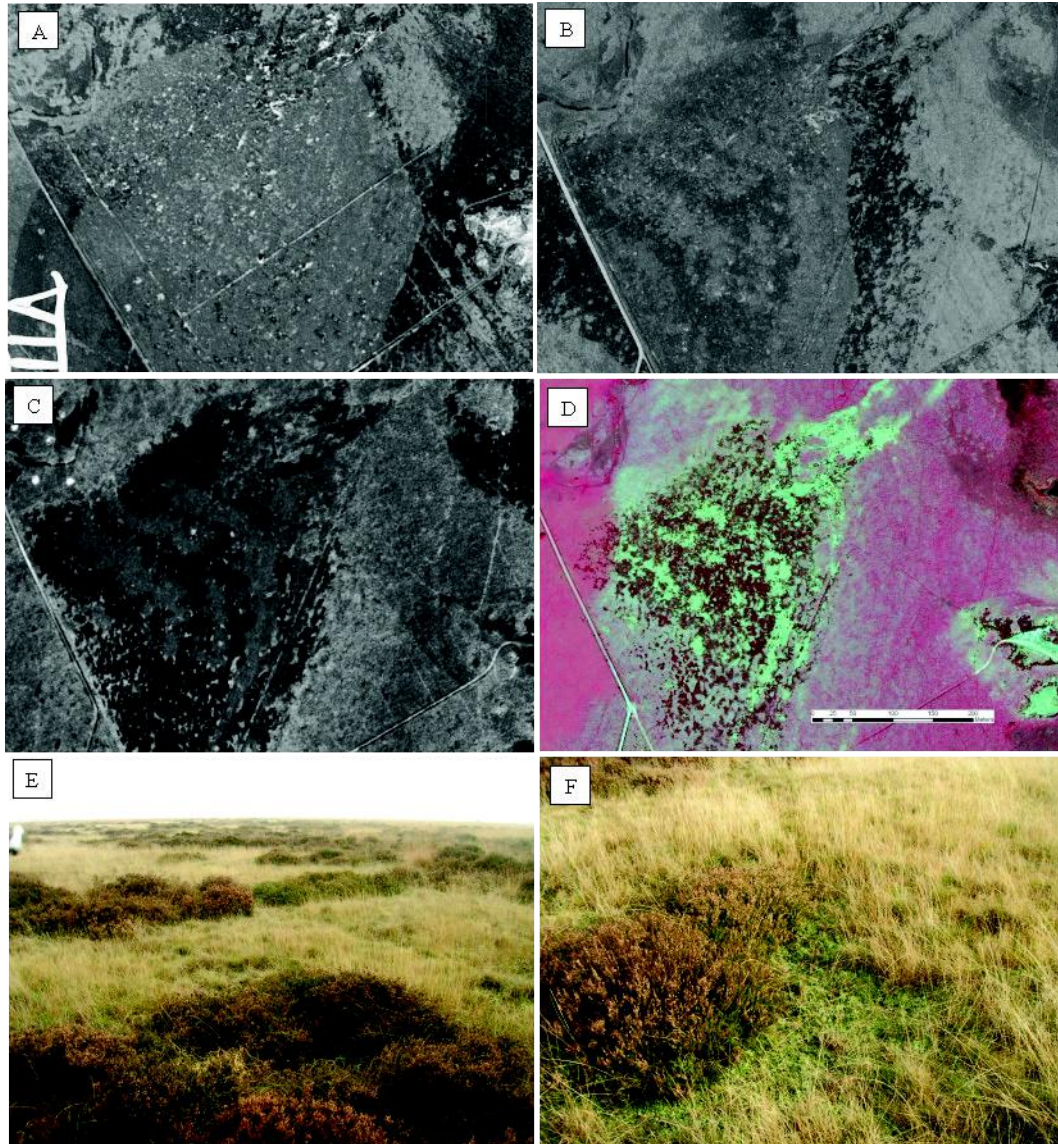
De stabiliteit van het ruimtelijk patroon wordt nog vergroot doordat oude struikheiplanten, dankzij enige instuiving, door afleggers kunnen regenereren (Figuur 4.21), een fenomeen dat bekend is uit hoogvenen en heide op dikke humusprofielen (Bijlsma *et al.* 2009b). De vegetatief regenererende zones rond oude heideplanten worden, in tegenstelling tot de oude heideplanten, weer intensief begraasd, waardoor het oorspronkelijke patroon opnieuw wordt bevestigd.



Figuur 4.21. Volwassen heideplanten blijven lang als individu herkenbaar (links). Oude heideplanten vallen uiteen waarna de uiteinden van de takken na lichte overstuiving afleggers vormen. Hierdoor ontstaat rond de oude plant een zone van jonge, zich vegetatief regenererende hei die weer sterk wordt begraasd (rechts) (Lemelerberg).

De stabiliteit van het patroon van heidefase en open fase in stuifzandheiden op dik tot matig dik stuifzanddek (20-50 cm) is waarschijnlijk groot. Een aanwijzing hiervoor geeft de luchtfotoreeks van een groot complex stuifzandheide op het Deelense Veld (Hoge Veluwe) vanaf 1950 (Figuur 4.22). Ondanks het maaibeheer dat waarschijnlijk tot ca. 1970 heeft plaatsgevonden, is het karakteristieke patroon vanaf 1950 goed te herkennen op de luchtfoto's (Figuur 4.22 A-D) en zeer opvallend in het veld (Figuur 4.22 E-F). Het lijkt er zelfs op dat het mozaïekpatroon na 1991 nog duidelijker is geworden, mogelijk als gevolg van de (vegetatieve) regeneratie van Struikhei na de vervalphase en/of een hogere graasdruk. Ook hier wordt Struikhei volop 'gesnoeid'.

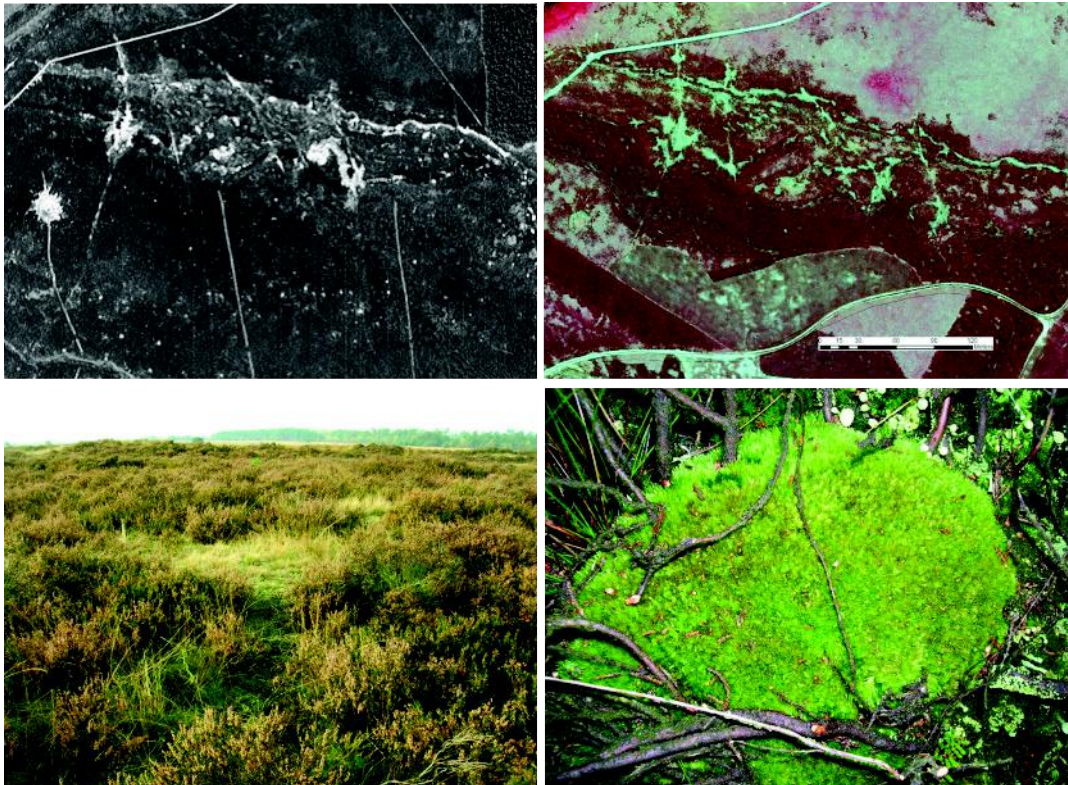
In de open fase van het oude stuifzandheidemozaïek (zoals op het Deelense Veld) komen voor zover we hebben kunnen nagaan geen bijzondere korstmossen voor. Het gaat vooral om humicole soorten (Ketner-Oostra & Sýkora, 2006: tabel 6.3), zoals *Cladonia floerkeana*, *C. grayi*, *C. glauca*, *C. macilenta* en *C. ramulosa* die op strooisel van de heidestruiken groeien. Op open plekken tussen de heidestruiken komen korstmossen van minerale bodems voor, vergelijkbaar met door korstmossen gedomineerde successiestadia van stuifzanden.



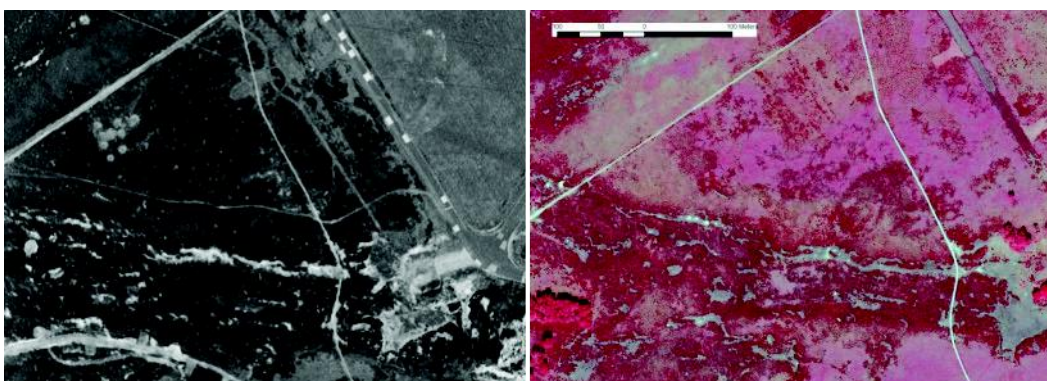
Figuur 4.22. Een groot stuifzandplateau op het Deelense Veld (Hoge Veluwe). Het voor stuifzandheide karakteristieke mozaïekpatroon van heidefase en open fase is vanaf 1950 zichtbaar op luchtfoto's. **A:** 1950 (grotendeels gemaaid; in het ongemaaide deel aan de noord- en oostzijde is het mozaïekpatroon nog zichtbaar). **B:** 1973 (opnieuw gemaaid, maar nu met een groter ongemaaid deel waar het mozaïekpatroon duidelijk is). **C:** 1991. **D:** 2006. **E** en **F:** het mozaïekpatroon van heidefase en open fase met stuifzandbegroeiing in 2008. Alle ontwikkelingsfasen van Struikhei komen voor.

Patroondynamiek op landduinen en overstoven bodems

De dynamiek van door Struikhei gedomineerde vegetaties wordt meestal beschreven met ontwikkelingsfasen op de schaal van individuele heideplanten: pionier-, opbouw-, volwassen- en verval fase. Een cyclus duurt ca. 30-40 jaar (o.a. Hobbs & Gimingham, 1987). Deze dynamiek leidt in een lang onbeheerde heide tot veel structuurvariatie, zowel horizontaal als verticaal (Bijlsma *et al.*, 2009b). Tijdens de primaire successie van stuifzandheide speelt de cyclische dynamiek van Struikhei nog geen belangrijke rol. Maar hoe staat het in de meer dan 30 jaar oude (ongemaaide) stuifzandheide?



Figuur 4.23. Boven: Luchtfoto's van relatief oude stuifzandheide op een stuifzandrug in het noordelijk deel van het Deelense Veld (Hoge Veluwe). Links: 1950. Rechts: 2006. Het vegetatiemozaïek op de rug is in grote lijnen en in een groot aantal details niet veranderd. Het terrein boven de rug is zeer sterk met *Pijpenstrootje* (*Molinia caerulea*) vergraste (voormalige) vochtige heide. **Onder:** Oude stuifzandheide op de stuifzandrug van Figuur 4.16. De Struikhei verkeert overwegend in het volwassen stadium (links). Door het plaatselijk al goed ontwikkelde humusprofiel komt Kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*) op enkele plaatsen voor (rechts), hier bevolkt door twee levermosjes (Gewoon trapmos, *Lophozia ventricosa*, en Draadmos, *Cephaloziella spec.*).



Figuur 4.24. Luchtfoto's van oude stuifzandheide op een stuifzandrug onder het Braamsveldje op de Hoge Veluwe. Links: 1950 (met rolbaan ten zuiden en bomkraters ten noorden van de rug). Rechts: 2006. Opvallend is dat het vegetatiemozaïek op de rug nauwelijks is veranderd in vergelijking met het patroon ten noorden ervan (grotendeels met *Bochtige smele* (*Deschampsia flexuosa*) en *Pijpenstrootje*, de rodere tint, vergrast).

De oudste door ons gevonden stuifzandheiden komen voor op verstoven dekzandruggen met een stuifzanddek van vaak meer dan 100 cm. Goede voorbeelden zijn de stuifzandrug aan de noordzijde van het Deelense Veld (Figuur 4.23) en de stuifzandrug onder het Braamsveldje (Figuur 4.24), beide op de Hoge Veluwe. De Struikhei bevindt zich hier overwegend in het volwassen stadium. Plaatselijk is al sprake van een vervalstadium. De relatief hoge leeftijd blijkt verder uit kleine vestigingen van Blauwe bosbes, Kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*) en Gerimpeld gaffeltandmos (*Dicranum polysetum*), alle aanwijzingen voor een humusprofiel waarin zich een H-laag ontwikkelt. In beide gevallen is het vegetatiemozaïek op de rug in 50 jaar tijd nauwelijks veranderd, waarschijnlijk dankzij een aanhoudend hoge graasdruk. Dit in tegenstelling tot de sterk vergraste omgeving van beide ruggen.

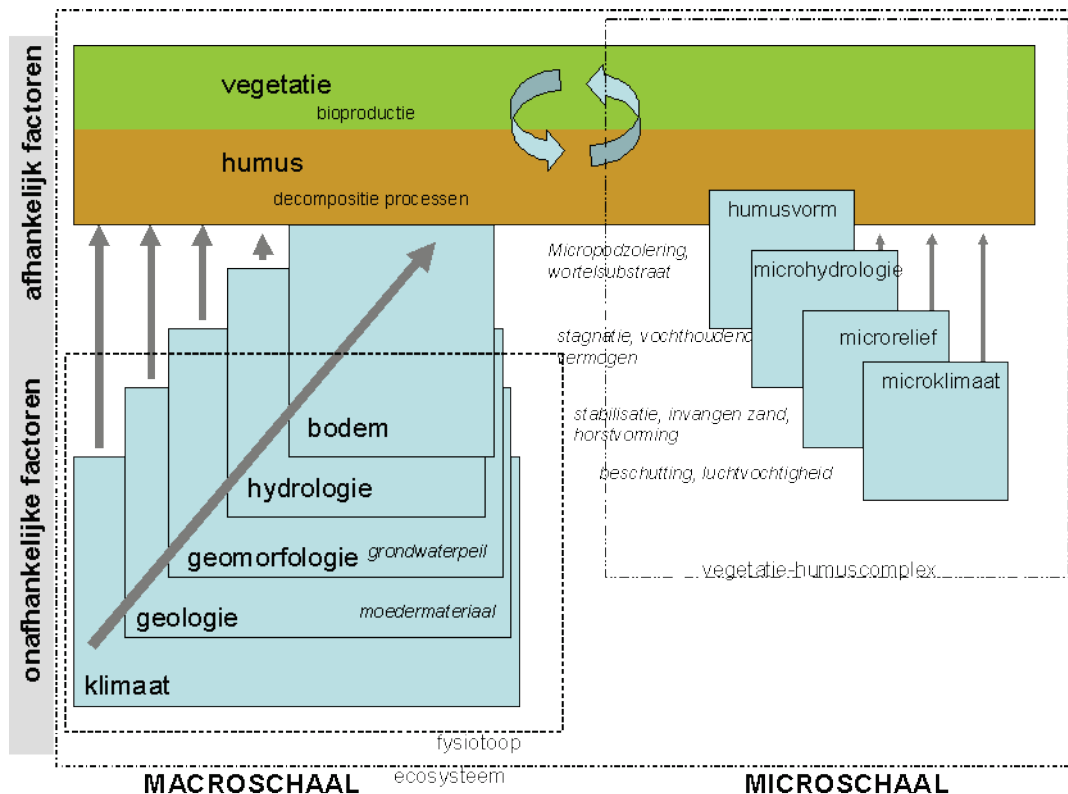
Hoe lang het karakteristieke patroon van open fasen en heidefasen zich kan handhaven bij een cyclische dynamiek van Struikhei hangt mogelijk af van de rijkdom van het moedermateriaal. Op een dik stuifzanddek is het patroon stabiel (zie boven). Op een dunner stuifzanddek op zwak lemig moedermateriaal, zoals op de Lemelerberg, lijkt het patroon geheel te worden opgevuld door Struikhei (Figuur 4.25).



Figuur 4.25. Bij een betrekkelijk lage graasdruk wordt de open fase van de stuifzandheide opgevuld met uit zaad regenererende Struikhei (Lemelerberg). Het 40 cm dikke stuifzanddek rust hier op stuwwalmateriaal met leembandjes waardoor zich een rijkere vorm van stuifzandheide ontwikkelt en het patroon van open fase en heidefase zich waarschijnlijk minder lang kan handhaven.

Het humusvegetatiecomplex

Het humusvegetatiecomplex is het subsysteem van factoren dat de successie aandrijft (Figuur 4.26). Het bestaat uit de vegetatie en haar wortelmilieu (inclusief de voor de decompositie verantwoordelijke bodemorganismen). Binnen dit subsysteem treedt een wisselwerking op tussen vegetatie- en decompositieprocessen.



Figuur 4.26. Werkzame factoren op en in het vegetatiehumuscomplex van de stuifzandheiden.

Feitelijk bestaat stuifzandheide uit twee van deze subsystemen: een humusvegetatiecomplex van de door stuifzandsoorten gedomineerde open fase en een subsysteem van de heidefase waarin vegetatie en humus in toenemende mate hun eigen milieu gaan bepalen zoals dat ook gebeurt in oude droge heiden. Met andere woorden, de open fase functioneert meer in de werkingssfeer van onafhankelijke factoren, terwijl in de heidefase vooral de afhankelijke factoren van het humusvegetatiecomplex op elkaar inwerken.

In de heidefase ontwikkelen zich relatief dikke en goed ontwikkelde humusvormen met in de oudste stuifzandheiden zelfs hier en daar een goed ontwikkelde (tot maximaal 3 cm dikke) amorfe fijne humuslaag (Hh-laag; Figuur 4.27). In oude droge heidesystemen (met Hh-lagen van meer dan 5 cm dik), vervloeit deze Hh in de minerale bodem waardoor er een dikke Ah/H-horizont ontstaat, maar in stuifzandheiden hebben wij dit nog niet aangetroffen. In de open fase van het vegetatiemozaïek is de humusontwikkeling vrijwel beperkt tot de vorming van een vrij vage humushoudende minerale toplaag (een endorganisch ontwikkeling). De humusvormen variëren van een licht humeuze, vage AC-horizont tot, onder iets verder ontwikkelde grasrijke situaties, een humeuze minerale bovengrond, aangereikt met organische stof uit de wortelmat (AhM; Figuur 4.27). De verschillen in humusontwikkeling tussen de open fase en heidefase lijken in de loop van de ontwikkeling steeds groter te worden.

De ontwikkeling van een amorfe Hh-laag wijst op een tijdsduur van meer dan enkele decennia (Bijlsma *et al.*, 2009b). Dat zich plaatselijk een dergelijke ongestoorde ontwikkeling van de vegetatie heeft voorgedaan, wordt bevestigd door de analyse van luchtfoto's vanaf 1950.



Figuur 4.27. Humusontwikkeling in de heidefase (links) en open fase (rechts) van het vegetatiemozaïek van stuifzandheide (stuifzandrug in noordelijk deel van het Deelense Veld, Hoge Veluwe). Onder de heidefase ontwikkelt zich in het meer dan 100 cm dikke stuifzanddek een humusprofiel met Hh-laag (zwartgrijs) en een uitspoelings-(AE) en een zwakke inspoelingslaag (BC). De humushapper is 9,5 cm breed.

De heidefase ontwikkelt zich gestaag in de richting van een stabiel oud heidesysteem, vergelijkbaar met droge heide op humuspodzolen (Bijlsma *et al.*, 2009b). De menging van verstoven zand in de humuslagen onder de heide wijst er wel op dat er kleinschalige verstuiwing vanuit de open plekken optreedt (Figuur 4.28). Het is niet zozeer de ontwikkeling onder de heidefase die typerend is voor de stuifzandheide maar juist het gebrek aan ontwikkeling in de open fase. Het gehele patroon van heidefase en open fase is stabiel dankzij verstoringen die de open fase open houden. Zonder deze verstoringen zou een stuifzandheide vrij snel niet meer te onderscheiden zijn van een droge heide op humuspodzol.

De differentiatie tussen heidefase en open fase vertaalt zich ook in verschillen in vocht- en nutriëntenhuishouding en verschillen in microklimaat (vergelijk Figuur 4.26). Vochtmetingen wijzen op een belangrijke rol voor het humusprofiel (Tabel 4.12) in dit droge milieu, al blijft in vergelijking met oude droge en vochtige heidesystemen het vochthoudend vermogen nog gering. Niet alleen vochthoudend vermogen is van belang maar ook de doorlatendheid. Uit metingen van de verzadigde doorlatendheid van verschillende heidehumusvormen blijkt een amorfe fijne humuslaag (Hh) van enkele cm dikte al een sterk vertragende werking op het wegzijgen van de neerslag te hebben (minder dan 10 cm per dag tegenover 150 tot meer dan 1000 cm/d voor jongere humusprofielen). De vorming van een bladmoslaag onder de heide verhoogt eveneens de vochthoudendheid van de heidefase. Bovendien verkleint de heidefase de directe instraling van zonlicht. We concluderen dat in de heidefase een ontwikkeling plaatsvindt naar een steeds beter gebufferd milieu met een grote veerkracht (Bijlsma *et al.*, 2009b). Hierbij gaat de ectorganische humuslaag steeds meer als wortelsubstraat fungeren.

Tabel 4.12. Vochthoudend vermogen van verschillende heideprofielen gebaseerd op vochtgehalten pF2 en pF4. De onderste twee humusprofielen komen uit de stuifzandheide op het Deelense Veld.

	Volume % vocht
<i>Oude droge heide op humuspodzol</i>	
H-laag	42 - 44
F +H -laag	34 - 40
F+H+Ah	18 - 35
goed ontwikkelde Ah (> 4% o.s.)	13 - 19
matig ontwikkelde Ah (2-4% o.s.)	9 - 13
<i>Stuifzandheide</i>	
A-C profiel open fase	7 - 8
F-H-AE-profiel heidefase	10 - 15



Figuur 4.28. Humusprofielontwikkeling in een oude stuifzandheide op een overstoven rug in het Deelense Veld. De gestapelde humusprofielen zijn gerelateerd aan twee opeenvolgende stuiffasen. Zowel de bovenste H-laag als de begraven bovengrond vertonen tekenen van geleidelijke instuiving. Het begraven humusprofiel is duidelijk te herkennen. In beide profielen is door inspoeling van ijzerverbindingen een rossige BC-horizont ontstaan.

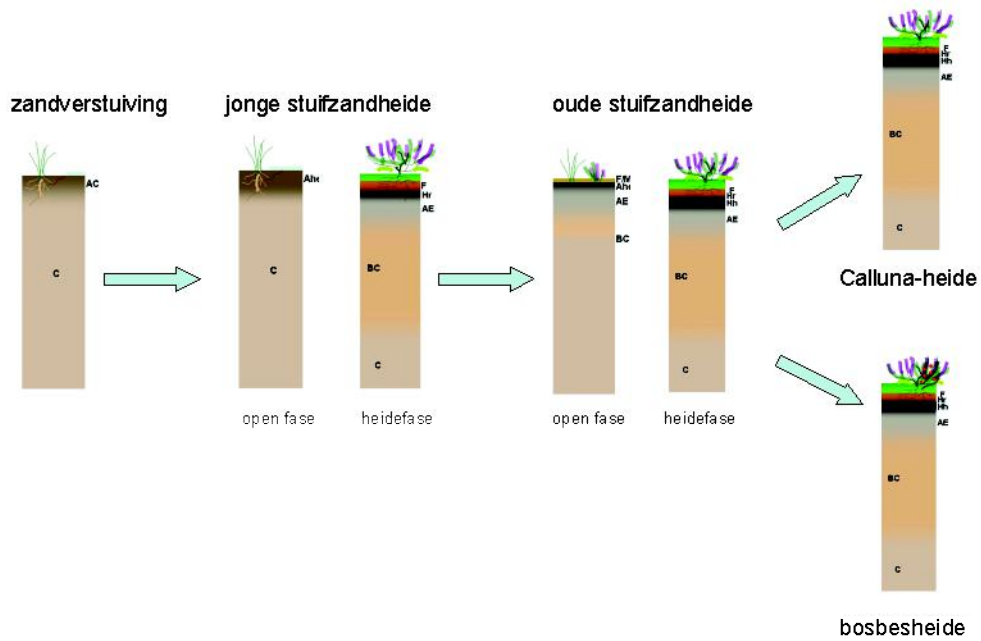
De geringe bedekking van vaatplanten en de geringe humusaccumulatie in de open fase zorgen voor een veel droger milieu dan in de heidefase. De successie wordt niet alleen vertraagd door begrazing en vertrapping, maar ook door elkaar versterkende effecten van droge omstandigheden, geringe bedekking en geringe humusaccumulatie. De geringe bedekking heeft ook als gevolg dat regeninslag meer erosieve invloed heeft op het milieu. De vrij hoge gehalten aan zand in de ectorganische humus (zowel de recente F-laag als de oudere H-laag) van de heidefase wijzen op een regelmatige aanvoer van zandkorrels door regendruppelslag en verwaaiing (zie Figuur 4.28). Soms zijn er zelfs zandlenzen in het organische humusprofiel aangetroffen, een indicatie dat er fasen met verhoogde stuifinvloed zijn voorgekomen. Een ander effect van humusvorming is te vinden onder vochtige heide die niet tot de stuifzandheide is te rekenen maar wel te relateren is aan stuifzandprocessen. In sommige profielen in de vochtige heide van het Deelse Veld op de Hoge Veluwe is een dik pakket aangetroffen van goed gesorteerd matig fijn zand dat rust op een stagnerende oude bovengrond. De gliedeachtige³ laag toont veel overeenkomst met de amorfe humuslaag die zich ontwikkelt in de huidige bovengrond. Het lijkt waarschijnlijk dat bij overstuiving van laagten met een goed ontwikkelde vegetatie en een dik humusprofiel, de vochtige omstandigheden aanwezig blijven door de stagnerende werking van de amorfe humuslaag (Hh- of Mh-laag). Dit effect is ook in oude beboste stuifzandgebieden waargenomen (Beets *et al.*, 2004).

4.2.6 Ontwikkelingsreeksen van stuifzandheide

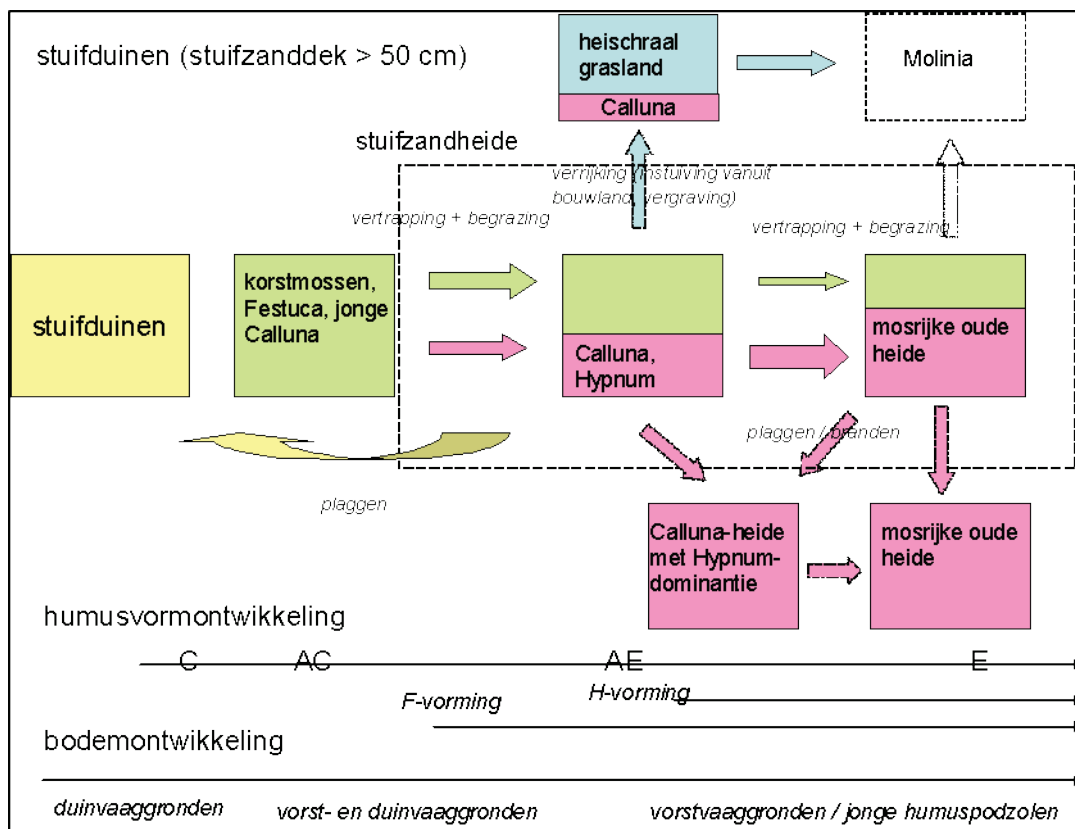
Op grond van de bovenbeschreven processen veronderstellen we successiereeksen waarbij de humus- en vegetatieontwikkeling gekoppeld zijn. In een gestabiliseerd stuifzand met een begroeiing van grassen en korstmossen (habitatype Zandverstuivingen), kan zich Struikheide in eerste instantie vestigen in de vorm van geïsoleerde pollen. Na verloop van tijd ontstaan clusters van heidestruiken, de heidefase (Figuur 4.29). In de heidefase leidt de afbraak van heidestrooisel en wortelresten tot een duidelijke ontwikkeling van het humusprofiel. Door verzuring vormt zich onder de heidepollen een uitlogende AE horizon (Figuur 4.27 en 4.28). Een groot deel van de stuifzandheide bestaat echter uit een ijle stuifzandbegroeiing: de open fase. De humusontwikkeling leidt hier tot een dunne, vage humushoudende minerale bovengrond (AC-horizon) zonder of met nauwelijks zichtbare uitspoelingsverschijnselen (Figuur 4.27). De verdere ontwikkelingsrichtingen hangen af van de dikte van het stuifzanddek.

Op stuifduinen met een **stuifzanddek dikker dan 50 cm** (Figuur 4.30) kan de heidefase van het stuifzandheidemozaïek zich ontwikkelen tot oude mosrijke heide die erg lijkt op de oude heide op humuspodzolen (Bijlsma *et al.* 2009b), met bijvoorbeeld Gewoon trapmos en Kussentjesmos. De ontwikkeling van de mosrijke en verouderende heidefase gaat gepaard met de vorming van een amorfe, vanuit de halfverteerde wortelzone ontstane, humuslaag. Door deze humuslaag wordt de vochthoudendheid verhoogd en gaat de humusvorm steeds meer de eigenschappen van de wortelzone bepalen. De minerale bovengrond onder de heide vertoont steeds nadrukkelijker tekenen van uitspoeling van sesquioxiden en humus. De open fase neemt af in oppervlak maar blijft begroeid met (humicole) korstmossen en stuifzandgrassen zoals Zandstruisgras (*Agrostis vinealis*), Fijn schapengras (*Festuca filiformis*) en Ruig schapengras (*F. ovina* subsp. *hirtula*) en in toenemende mate ook Bochtige smele en jonge Struikheide. Buntgras kan lang aanwezig blijven in delen met kaal zand. Door de toenemende grasbedekking ontwikkelt zich een dunne strooisellaag en wortelmat.

³ Vervloeiende humus die wordt aangetroffen in humeuze inspoelingshorizonten



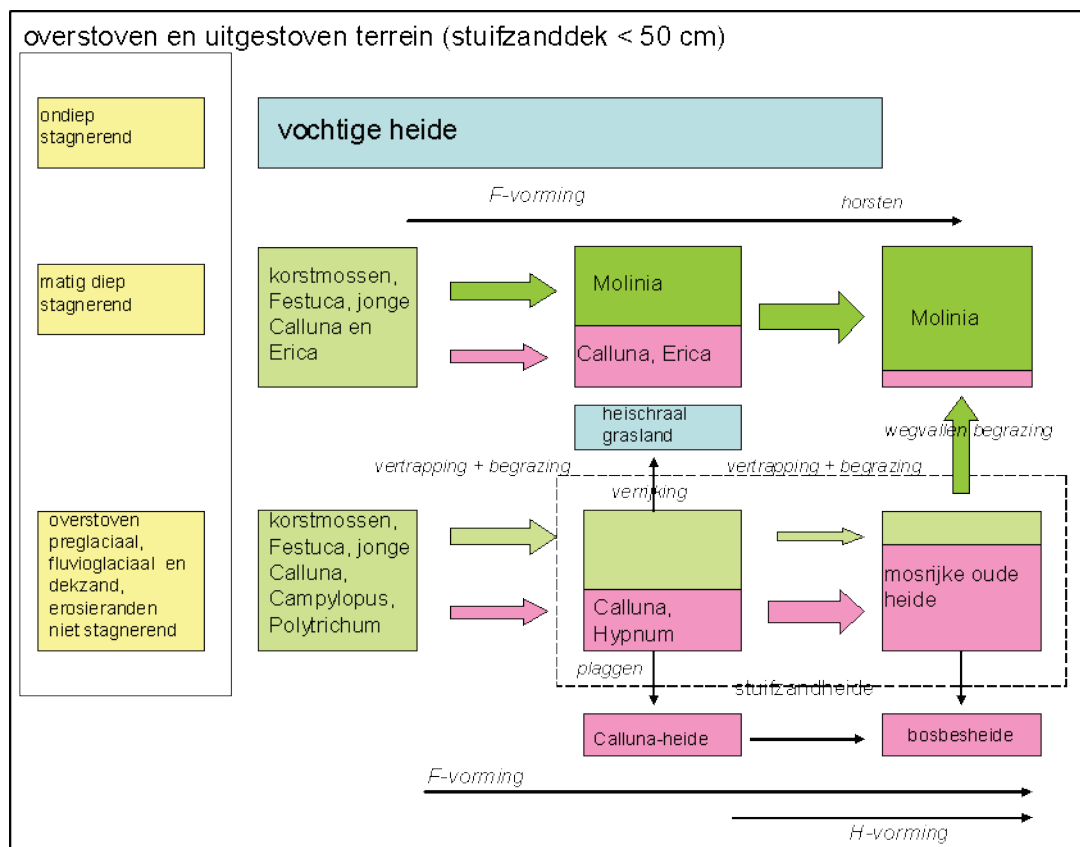
Figuur 4.29. De ontwikkeling van het humusprofiel in de open fase en heidefase van het humusvegetatiecomplex van stuifzandheide. In oude stuifzandheide kan de heidefase Calluna-heide blijven of zich ontwikkelen tot bosbesheide.



Figuur 4.30. Vegetatieontwikkeling van stuifzandheide in fysiotopten met dik stuifzanddek (stuifduinen).

De humusontwikkeling blijft echter sterk achterlopen bij die van de heidefase. Vertrapping en begrazing door grote(re) herbivoren blijven essentieel voor de instandhouding van het mozaïek. Wij verwachten dat bij plaggen of branden de open fase uit het mozaïek verdwijnt en alleen de heidefase regenerereert. In opgestoven terrein, kan op de overgang tussen verschillende moedermaterialen stagnatie optreden en Pijpenstrootje zich vestigen en uitbreiden. Dit lijkt een zeldzaam fenomeen. Door verrijking (instuiving vanuit een rijkere omgeving) kan zich uit het mozaïek van stuifzandheide heischraal grasland ontwikkelen, bijvoorbeeld langs zandwegen door het stuifzand.

In overstoven en uitgestoven terrein met een **stuifzanddek dunner dan 50 cm** (Figuur 4.31) kan zich vochtige heide ontwikkelen op ondiep stagnerende bodems. Op matig diep stagnerende lagen vormt zich een mozaïek met Struikhei en Dophei (*Erica tetralix*) waar Pijpenstrootje een steeds grotere rol gaat spelen en uiteindelijk zelfs dominant kan worden. In grote delen van het Deelense Veld op de Hoge Veluwe hebben deze beide ontwikkelingen zich voorgedaan. In niet-stagnerende situaties ontwikkelt zich een typische stuifzandheide met een mozaïek van open fase en heidefase dat qua structuur en soortensamenstelling niet verschilt van de stuifzandheide op stuifduinen. Ook hier zal de heidefase zich ontwikkelen tot oude mosrijke heide en uiteindelijk wellicht zelfs tot bosbesheide. Van de laatste ontwikkeling hebben we nog geen voorbeelden gezien, maar op ondiep rijker (lemiger) moedermateriaal ligt deze reeks wel voor de hand (zie Bijlsma *et al.*, 2009b).



Figuur 4.31. Vegetatieontwikkeling van stuifzandheide in fysiotoepen met dun stuifzanddek (overstoven en uitgestoven terrein).

Verder verwachten we dat bij het wegvallen van de graasdruk ook in niet-stagnerende situaties de wortels van Pijpenstrootje hun weg zullen weten te vinden naar de overstoven horizonten en Pijpenstrootje hierdoor beter kan concurreren met de Struikhei. Deze situatie doet zich ook voor in (geplagde) humuspodzolen waar Pijpenstrootje uitgebreid kan wortelen in de B-horizont. Het risico van vergrassing door Pijpenstrootje is voor stuifzandheide op overstoven bodems altijd aanwezig (Figuur 4.32).



Figuur 4.32. *Stuifduinen en overstoven terrein met stuifzandheide ten oosten van het actief stuivend zand De Pollen op de Hoge Veluwe. Links: Op de voorgrond stuifzandheide met Zandzegge (*Carex arenaria*) op overstoven podzol(resten) op 25 cm en 60-70 cm diepte. Rechts: Stuifzandheide met plaatselijk dominantie van Pijpenstrootje op een overstoven podzol-B profiel op 50 cm diepte met hydromorfe vlekking (stagnatie) boven de H-laag van het overstoven profiel.*

4.2.7 Discussie en conclusies ten aanzien van stuifzandheide

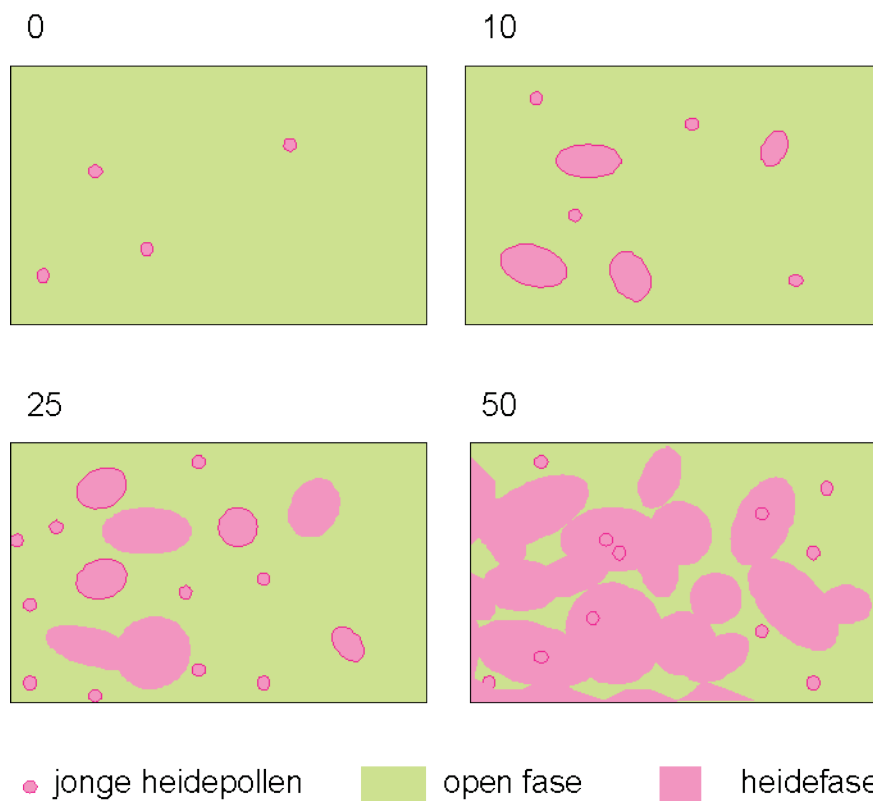
De resultaten van dit onderzoek hebben vooral betrekking op de Veluwe waar het merendeel van het onderzoek plaatsvond, dus in terreinen met een relatief hoge graasdruk en met stuifzand op een overwegend zandige en leemarme ondergrond (dekzand en al dan niet verspoeld leemarm stuwalmateriaal). Vanuit dit onderzoek kunnen we stellen dat:

- Tijdens de primaire successie van stuifzandheide (vastgesteld in uitgestoven laagten) zich een patroon met een open fase ontwikkelt, met stuifzandgrassen en humicole korstmossen, en een heidefase met clusters van pollen van Struikhei (Figuur 4.33).
- Het patroon van open fase en heidefase van stuifzandheide in de tijd onverwacht stabiel is (minimaal 50 jaar, vastgesteld op stuifduinen) waarbij de volgende factoren een rol spelen:
 - a) Jonge stuifzandheide wordt sterk begraasd, in ieder geval door reeën. In hoeverre lichte instuiving de kwaliteit van de jonge heide als voedselplant ten goede komt is niet bekend. De heidefase van de ouder wordende stuifzandheide wordt in de randen ook sterk begraasd waardoor deze jong blijft. Tegelijkertijd wordt de open fase door vertrapping open gehouden. Hierdoor wordt het patroon min of meer vastgelegd.
 - b) In de vervalphase van Struikhei kan vegetatieve regeneratie optreden vanuit de (licht ingestoven) taktoppen van de uiteengevallen heidestruiken, waardoor een ring van jonge hei rond

de moederplant kan ontstaan en het patroon verder wordt gestabiliseerd. Deze jonge hei wordt opnieuw sterk begraasd.

c) De differentiatie tussen heidefase en open fase vertaalt zich in een steeds groter wordend contrast in vocht- en nutriëntenhuishouding en verschillen in microklimaat, wat ook bijdraagt aan de stabiliteit van het patroon als geheel.

- De heidefase zich ontwikkelt naar oude mosrijke heide op een steeds dikker wordend humuspofiel en sluit daarmee aan op de ontwikkeling van droge heide op humuspodzolen;
- De open fase gedomineerd blijft door grassen (Zandstruisgras, Fijn en Ruig schapengras, Bochtige smele) en vooral humicole *Cladonia*-soorten;
- De dikte van het stuifzanddek in grote lijnen de ontwikkelingsrichting van de stuifzandheide bepaalt. De kans op vergrassing met Pijpenstrootje is het grootst in overstoven terrein (stuifzanddek <50 cm). In sterk uitgestoven terrein op een iets rijkere ondergrond zal zich waarschijnlijk uiteindelijk een heidevegetatie ontwikkelen die niet verschilt van droge heide op humuspodzolen. Duurzame ontwikkeling van het mozaïek van stuifzandheide is vooral te verwachten op stuifduinen (stuifzanddek >50 cm) bij een relatief hoge graasdruk;
- Het beheer van stuifzandheide zich moet beperken tot het verwijderen van opslag. Plaggen en in mindere mate branden leiden waarschijnlijk tot een gesloten heidevegetatie.



Figuur 4.33. Schema van de patroonvorming van stuifzandheide tijdens de primaire successie in uitgestoven laagten, met indicatie van tijdsduur (in jaren).

4.3 Conclusies stuifzand processen

4.3.1 Conclusies ten aanzien van het winderosieproces en haar rol in het stuifzandhabitattype

- In de huidige status van de stuifzanden wint het vastleggingsproces door vegetatie het van winderosie. Stuifplekken worden in de meeste gebieden snel kleiner en hun aandeel in het landschap wordt daardoor minimaal.
- De belangrijkste oorzaak is een gebrek aan wind omdat grote delen van de resterende stuifzandgebieden in de luwte van bos liggen. Naast dit lokale effect heeft de grootschalige bebossing ook tot een verlaging van de regionale gemiddelde windsnelheid geleid.
- Naast aandacht voor het ruimte geven aan de wind door het regelmatig verwijderen van opslag en het eventueel creëren van nieuwe windbanen in de bosranden, zal men ook het areaal beschikbaar stuivend zand op peil moeten houden. Slechts enkele stormen per jaar zijn krachtig genoeg om voor zandtransport van enige betekenis te zorgen. Wanneer de nog open actieve locaties te klein worden en geïsoleerd komen te liggen, beperkt de invloed van een verstuiving zich al gauw tot slechts enkele meters in de omliggende vegetatie en is de kans op versnelde vastlegging groot.
- Voldoende erosieactiviteit kan het beste worden bereikt door nog actieve locaties te vergroten en aan te laten sluiten bij andere open terreindelen. Een ander argument om juist hier in te grijpen is dat de aan actieve gebieden grenzende terreinen vaak bestaan uit overstuivingsgebieden met enerzijds fijn stuifzand en anderzijds er nog geen of nauwelijks bodemvorming heeft plaats gevonden. In de praktijk zullen dit de meer centraal gelegen gebieden zijn, omdat de successie dichter bij de bosranden vaak al in een verder stadium verkeert en het verhogen van de erosiegevoeligheid door middel van mechanische ingrepen in dit stadium minder of geen effect zal hebben, tenzij er zeer drastisch wordt ingegrepen door middel van afplaggen van de complete bovengrond tot op het stuifzand. Dit om er zeker van te zijn dat de voedingstoestand van de bodem weer op voldoende laag niveau komt, de eventuele zaadvoorraad in de bodem wordt afgevoerd en vaatplanten zich hier niet snel kunnen (her)vestigen.
- Samengevat: om in aanmerking te komen voor maatregelen gericht op het stimuleren van de erosieactiviteit moet in gebieden sprake zijn van:
 1. een voldoende voorraad verstuifbaar zand, jong dekzand of stuifzand, aan het oppervlak: hierbij moet, indien van toepassing, ook rekening worden gehouden met (schijn-) grondwaterstanden;
 2. onbelemmerde wind: de wind moet in de meest erosieve windrichtingen zijn maximale kracht aan de grond kunnen bereiken.

Verder geldt dat de voorkeur (secundaire voorwaarden die de kans op succes kunnen vergroten) uitgaat naar locaties: met een lichte helling georiënteerd op de zon voor een optimale droging van het oppervlak.

4.3.2 Conclusies ten aanzien van de successie en bodemvorming

- De samenstelling van het moedermateriaal is niet van invloed op de successiesnelheid, maar toont wel een hoge stabiliteit van de successie in uitgestoven laagten ten opzichte van die in stuifzandbodems.

- Subtiële verschillen in leemgehalte kunnen zich uiten in o.a. stabielere steilkanten, wat van belang is voor gravende diersoorten. Ook komen er in stuifzanden met een iets lemige bodem meer basenindicatoren voor, zoals Zandblauwtje (*Jasione montana*), Wilde tijm (*Thymus serpyllum*), Dwergviltkruid (*Filago minima*) en (lever)mossen als *Pohlia nutans*, *Scapania compacta* en *Cephaloziella divaricata*. Dit is ook het geval op heischrale plekken langs paden, waar vermenging met schelpen of beton optreedt.
- Stuifzandheide (als Natura 2000-habitatype) is een karakteristieke component van het stuifzandlandschap waar het zich kan ontwikkelen in de tot rust gekomen delen van zandverstuivingen. Ook komt het voor op verstoven dekzandruggen. Bij de ontwikkeling van stuifzandheide kan onderscheid worden gemaakt tussen stuifduinen (stuifzanddek >50 cm) en overstoven en opgestoven terrein (stuifzanddek <50 cm).
- De ontwikkeling van stuifzandheide in de verschillende stuifzand fysiotoopen verloopt verschillend, waarbij de dikte van het stuifzanddek in grote lijnen de ontwikkelingsrichting van de stuifzandheide bepaalt.
- Het mozaïekpatroon van open fase en heidefase van stuifzandheide is in de tijd stabiel en wordt mede in stand gehouden door sterke begrazing (reeën), lichte instuiving, een steeds groter wordend contrast in vocht- en nutriëntenhuishouding en verschillen in microklimaat tussen de open fase en de heidefase.



5 Versnelde successie: oorzaken en gevolgen

In dit hoofdstuk wordt besproken wat de effecten zijn van verhoogde stikstofdepositie op de vegetatie en bodem in stuifzanden.

5.1 De afname van kaal zand in stuifzanden

In deze paragraaf gaan we in op de volgende vragen:

- a) Is er een relatie tussen het dichtgroeien van stuifzand en N-depositie?
- b) Wat zijn de effecten van verhoogde atmosferische depositie op bodemchemie en beschikbaarheid van nutriënten?
- c) Wat zijn de effecten van verhoogde atmosferische depositie op vegetatie en fauna?

Zoals eerder aangegeven, staat de oppervlakte aan kaal zand sterk onder druk. Dit vormt een bedreiging voor het voortbestaan van stuifzandlevensgemeenschappen, omdat bepaalde soorten gebonden zijn aan kaal zand en aan de eerste successiestadia. In acht karakteristieke stuifzandterreinen is met hulp van een luchtfotoanalyse onderzocht hoe het oppervlak kaal zand sinds 1950 is veranderd. In de meeste stuifzanden is het aandeel kaal zand sindsdien gehalveerd (Fig. 5.1). Zonder grootschalige herstelmaatregelen was het oppervlak kaal zand in gebieden als het Wekeromse zand (Nijssen *et al.* 2007) en het Aekingerzand momenteel waarschijnlijk zeer gering geweest. In gebieden zoals het Kootwijkerzand, De Loonse en Drunense duinen en het Aekingerzand, is er nog relatief veel kaal zand aanwezig. De relatieve afname is in deze gebieden echter wel erg hoog, met name in de laatste decennia. Als het zo doorgaat, is er rond 2050-2077 ook in de grote stuifzanden geen kaal zand meer (Tabel 5.1). De andere stuifzandterreinen zijn zonder beheer binnen 15 jaar dichtgroeid.

Het dichtgroeien van kaal zand heeft in ieder geval ten dele te maken met de inperking in het verleden door bosaanplant op en rond de stuifzandgebieden (Riksen, 2006). Er zijn in Nederland geen complete stuifzanden meer aanwezig, waarin grootschalige zandverplaatsingen een rol spelen, en er ruimte is voor uitbreiding aan de zuidwestzijde. Er is in de grotere stuifzandgebieden nog wel wat winderosie, maar de hoeveelheid zand die verplaatst kan worden is relatief klein, waardoor vegetaties minder overstoven raken. Ook worden nieuwe uitgestoven laagtes niet meer gevormd. In kleinere terreinen is door de omringende bomen de windwerking sowieso niet krachtig genoeg meer. Ook het warmere en vochtiger klimaat van de laatste decennia werkt niet mee.

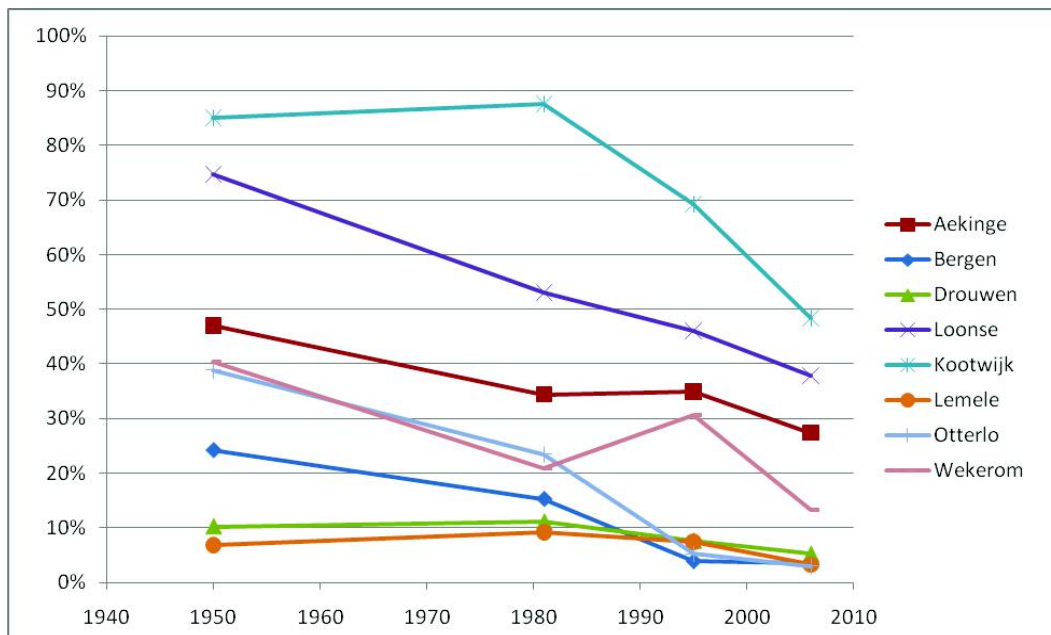
Naast het gebrek aan grootschalige zandverplaatsingen speelt vermoedelijk ook de hoge N-depositie een rol. De relatie tussen dichtgroeien van stuifzanden en N-depositie was in de GIS-analyse niet eenduidig, mede doordat deze maar voor acht terreinen kon worden uitgevoerd.

Tabel 5.1. Voorspelling van het jaar waarin er in een bepaald stuifzandgebied, als er niet wordt beheerd, geen kaal zand meer zal voorkomen.

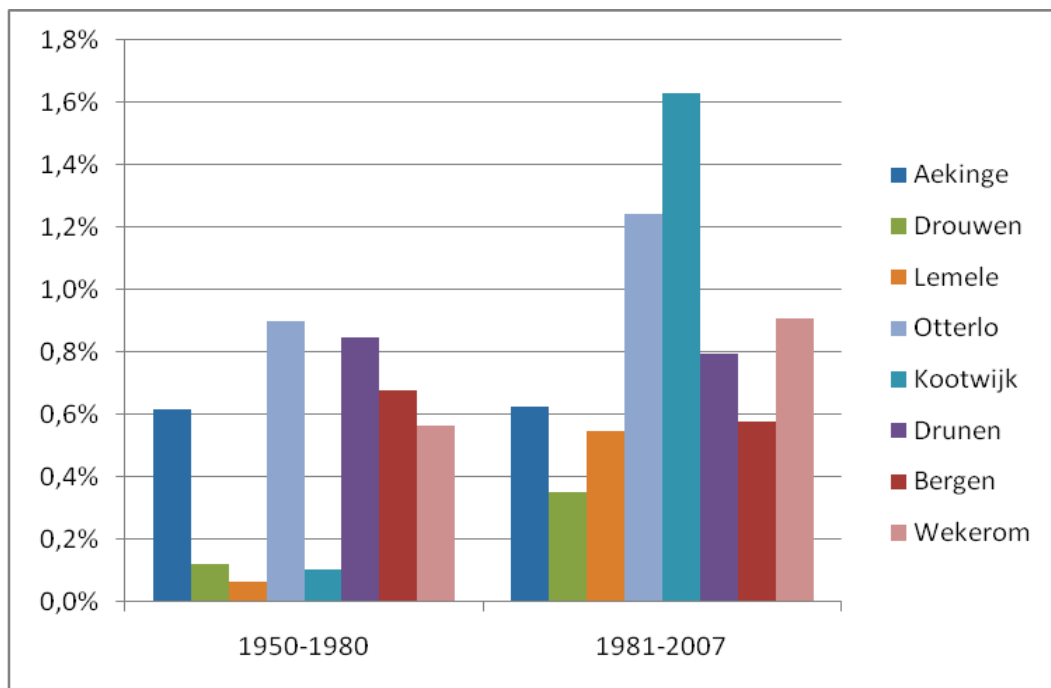
Gebied	N-depositie (kg)	Dicht gegroeid	Opmerkingen
Drouwenerzand	24,6	2033	
Aekingerzand	25,5	2049	
Otterloose zand	33,3	2008	In 2010 alleen nog kaal zand langs de paden
Loonse en Drunense duinen	33,9	2053	
Lemelerberg	34,7	2014	
Kootwijkerzand	37,2	2077	
Maasduinen, Bergen	39,2	2007	In 2010 alleen nog kaal zand langs de paden
Wekerom	52,2	2038	

De voorspelling is gebaseerd op het percentage kaal zand en de snelheid van dichtgroeien over de periode 1950-2007. De N-depositie is weergegeven in $\text{kg N ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$.

Daarnaast verschillen de terreinen nogal wat betreft actief stuifzand en uitgestoven laagten, die veel sterker zijn dichtgegroeid. Wel is de gemiddelde dichtgroeisnelheid van kaal zand in de laatste decennia (1981-2007) significant hoger geweest dan in de periode 1950-1980 (Fig. 5.2). Dit heeft mogelijk te maken met de toename in N-depositie, die op dit moment in vrijwel alle stuifzanden hoger is dan $25 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$, wat aanzienlijk meer is dan de kritische depositie van $10,4 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ (van Dobben & van Hinsberg 2008). Dit is ook aanzienlijk meer dan de internationaal gebruikte kritische range van $10\text{-}20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$.

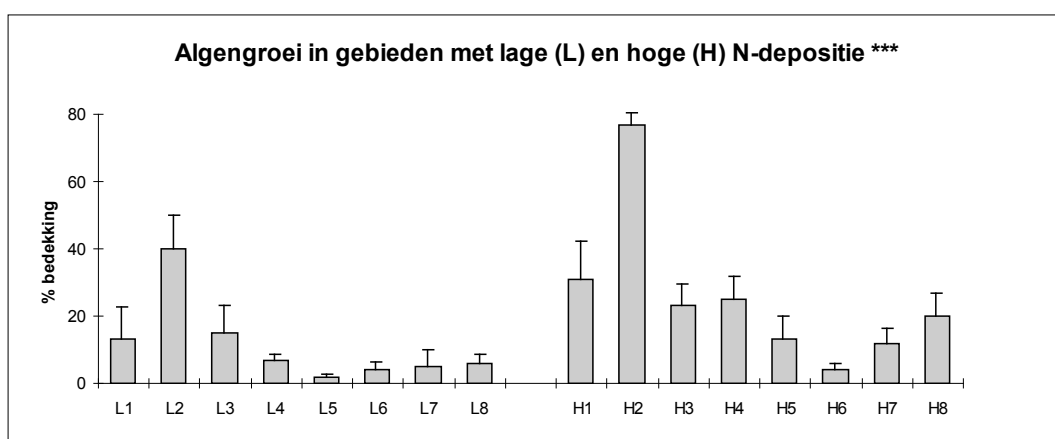


Figuur 5.1. De afname van kaal zand als percentage van het in 1950 aanwezige oppervlak aan kaal zand in acht onderzoeksgebieden op basis van luchtfotoanalyse. De gebieden in de legenda zijn geordend op stikstofdepositie (Aekinge = laag, Wekerom = hoog).



Figuur 5.2. De jaarlijkse afname aan kaal zand in acht stuifzandgebieden, uitgedrukt als percentage van de oorspronkelijke hoeveelheid in 1950. De stuifzanden zijn gerangschikt van lage naar hoge N-depositie. Het verschil tussen de perioden 1950-1980 en 1981-2007 is significant.

De rol van N-depositie wordt ondersteund door patronen in algengroei, die bekeken is in verschillende vegetatietypen, in 20 over het hele land verspreide stuifzandgebieden. De bedekking met algen was significant hoger in gebieden met een N-depositie boven de $30 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ (Fig. 5.3). De algenbedekking was vooral hoog in de jongste successie-stadia, namelijk kaal zand en zand met verspreide Buntgraspollen. Bij hoge N-depositie liep de algenbedekking op kaal zand op tot 31% en in Buntgrasvegetaties zelfs tot 77%.



Figuur 5.3. Bedekking door algen in acht verschillende stuifzand-vegetatietypen in gebieden met relatief lage ($<30 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$) en hoge N-depositie ($>30 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$). *** = significant verschil tussen lage en hoge N-depositie (tweeweg Anova). L1 en H1 = kaal zand in gebieden met lage (L) en hoge (H) N-depositie; L2 en H2 = buntgrasvegetaties; L3 en H3 = haarmosvegetaties; L4 en H4 = kleine korstmosvegetaties; L5 en H5 = dominantie van Grijs kronkelsteeltje; L6 en H6 = rendiermosvegetaties; L7 en H7 = vergraste vegetatie en L8 en H8 = stuifzandheide. Gemiddelde waarden ($n = 2-26$) met standaardfout.

Dit is een extra handicap bij het in verstuiving krijgen van kaal zand. Ook de verdere successie kan hierdoor worden bevorderd. Deze resultaten hebben betrekking op algenkorsten op kaal zand. Slijmalgen die op strooisel en levende plantendelen in de latere successiestadia voorkomen, vertoonden een minder duidelijke correlatie met de N-depositie. Dit is deels te wijten aan de methode, omdat de bedekking van slijmalgen niet goed kan worden bepaald.

5.2 Effecten van successie op nutriënten beschikbaarheid

Atmosferische depositie kan invloed hebben op de bodemchemie en beschikbaarheid van nutriënten. Met behulp van gegevens uit 20 stuifzandgebieden is getoetst of er verschil is in bodemchemie tussen gebieden met relatief lage (<30 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹) en hoge depositie (>30 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹). Daarna wordt aan de hand van een mineralisatie-experiment met monsters van relatief lage (Aekingerzand) en hoge depositie (Wekeromse zand) getoetst of er verschil is in beschikbaarheid van N.

5.2.1 Bodemverzuring

Onderzoek in heiden, bossen en heischrale graslanden heeft uitgewezen dat verhoogde atmosferische depositie van zwavel en stikstof tot bodemverzuring en daardoor tot uitspoeling van basen en een toename van de Al:Ca ratio kan leiden (o.a. Bowman *et al.*, 2008; Tietema, 1992). De vraag is of uitspoeling van basen ook in stuifzandbodems voorkomt. Hiertoe hebben we in de verschillende successiestadia van 20 stuifzanden in heel Nederland 165 bodemmonsters genomen (Tabel 5.2). Van deze monsters zijn er 69 genomen in gebieden met relatief lage N-depositie (<30 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹) en 96 in gebieden met hoge N-depositie genomen (>30 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹). Deze grenswaarde hangt samen met de verschuiving van korstmossen naar Grijs kronkelsteeltje in de verdere successie van haarmosvegetaties.

Ook in deze serie neemt in de loop van de successie de pH af en de hoeveelheid basische kationen toe. De Al:Ca ratio neemt ook hier toe. Er lijkt echter ook een effect van atmosferische depositie te zijn. De correlatie tussen pH en N-depositie volgens het OPS-model (Van Jaarsveld, 2004) is niet zo sterk, maar wel significant. In een stapsgewijze lineaire regressie bleek organische stof de belangrijkste verklarende factor voor pH-verandering (DOC; partiële R² = 0,36) te zijn. Het effect van N-depositie is minder belangrijk, maar wel significant (OPS; partiële R² = 0,03). In gebieden met hoge depositie is de pH over het algemeen 0,1-0,3 eenheden lager dan in vergelijkbare vegetatietypen bij relatief lage depositie (Tabel 5.2).

Tabel 5.2. Bodemeigenschappen in gebieden met relatief lage (<30 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹) en hoge (>30 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹) atmosferische depositie.

Variabele	N-depositie	Kaal zand en Buntgras	Haarmos	Kleine korst-mossen	Grijs kronkel-steeltje	Grote korst-mossen	Grassen	Stuifzand heide
pH *	Laag Hoog	5.0 (0.4) 5.0 (0.5)	5.0 (0.1) 4.9 (0.4)	4.7 (0.4) 4.4 (0.2)	4.5 (0.5) 4.5 (0.3)	4.6 (0.6) 4.3 (0.2)	4.3 (0.3) 4.3 (0.6)	4.7 (0.7) 4.5 (0.4)
basische kationen (mmol m ⁻²)	Laag Hoog	9 (4) 7 (2)	16 (4) 13 (5)	15 (6) 15 (6)	20 (10) 14 (4)	17 (4) 19 (5)	17 (4) 25 (6)	22 (6) 18 (11)
Al:Ca ratio * (% Al t.o.v. Al+Ca)	Laag Hoog	48 (22) 57 (15)	63 (11) 65 (10)	66 (11) 68 (6)	66 (10) 70 (8)	64 (6) 70 (8)	58 (4) 65 (13)	60 (20) 67 (11)
Al:Ca ratio (mmol mmol ⁻¹)	Laag Hoog	1.4 (1.4) 1.7 (1.4)	1.9 (0.8) 2.1 (1.0)	2.3 (1.2) 2.2 (0.5)	2.2 (0.9) 2.6 (1.0)	1.8 (0.4) 2.5 (1.0)	1.4 (0.2) 2.3 (1.2)	2.0 (1.0) 2.3 (1.0)

Gemiddelde waarden (n = 2-22) met standaarddeviatie. De waarden zijn gebaseerd op 165 waarnemingen in 20 stuifzandgebieden. * = significante verschillen tussen relatief lage en hoge N-depositie (tweeweg-Anova).

Naast atmosferische depositie spelen verschillen in moedermateriaal mogelijk een rol (Koster, 1978). Stuifzanden met hoge N-depositie liggen echter vaak juist in gebieden met mineraalrijker moedermateriaal. In dat geval zou de pH hoger moeten zijn in plaats van lager.

De hoeveelheid basische kationen verschilt niet tussen hoge en relatief lage depositie. Een deel van de verklaring is dat de hoeveelheid basische kationen vooral afhangt van de hoeveelheid organische stof in de bodem, die niet door atmosferische depositie lijkt te worden beïnvloed. Ook kan de sterkere verzuring en uitspoeling van basen gecompenseerd zijn in gebieden met mineraalrijker moedermateriaal, zoals de Zuid-Veluwe (Koster, 1978). De Al:Ca ratio verschilt wel tussen gebieden met hoge en relatief lage depositie, en is over het algemeen hoger bij hoge depositie. Dit kan voor een deel met mineraalrijker moedermateriaal te maken hebben, maar wordt versterkt door de sterkere verzuring en lage pH. Al met al zijn er duidelijke aanwijzingen voor sterkere verzuring bij hoge atmosferische depositie. Dit alles betekent dat planten en dieren bij hoge N-depositie sterker onder druk staan van verzuring en te maken krijgen met hogere, mogelijk toxische Al-gehalten (De Graaf *et al.*, 1997).

5.2.2 Stikstofbeschikbaarheid in de bodem

Bij hoge N-depositie is de verwachting dat de concentratie ammonium en nitraat in de bodem toeneemt. In de dataset van 165 monsters uit 20 stuifzandgebieden, verdeeld over 8 vegetatietypen, is dat maar zeer ten dele het geval (Tabel 5.3). Voor ammonium en de ammonium:nitraat verhouding is organische stof in de bodem de belangrijkste factor. Voor nitraat en de totale hoeveelheid anorganisch N is de pH van de bodem de belangrijkste factor. N-depositie heeft alleen een significant effect op de totale hoeveelheid anorganisch N.

Tabel 5.3. De invloed van $pH(H_2O)$, organische stof (weergegeven als DOC in $mmol\ m^{-2}$) en/of N-depositie (volgens het OPS-model in $kg\ ha^{-1}\ jaar^{-1}$) op N-fracties in de bodem.

Stikstoffractie	partiële R^2 pH	partiële R^2 organische stof	partiële R^2 N-depositie
NH_4 ($mmol\ m^{-2}$)	0.02	0.37	ns
NO_3 ($mmol\ m^{-2}$)	0.13	ns	ns
N-anorganisch ($mmol\ m^{-2}$)	0.25	ns	0.03
$NH_4:NO_3$ ratio	ns	0.29	ns

De toets is uitgevoerd via stapsgewijze lineaire regressie; ns = niet significant.

De verschillen worden groter als gebieden met extreem hoge of lage N-depositie met elkaar worden vergeleken (Fig. 5.4). Het Aekingerzand heeft een N-depositie van $25,5\ kg\ ha^{-1}\ jaar^{-1}$, en het Wekeromse zand $52,2\ kg\ ha^{-1}\ jaar^{-1}$. Er is in het stuifzand van beide gebieden gekeken naar verschillende successiestadia als Haarmos, Grijs kronkelsteeltje, korstmosvegetaties en vergraste vegetaties. In alle successiestadia verschilden K_2SO_4 -extraheerbare stikstofverbindingen duidelijk tussen het gebied met hoge en lage stikstofdepositie.

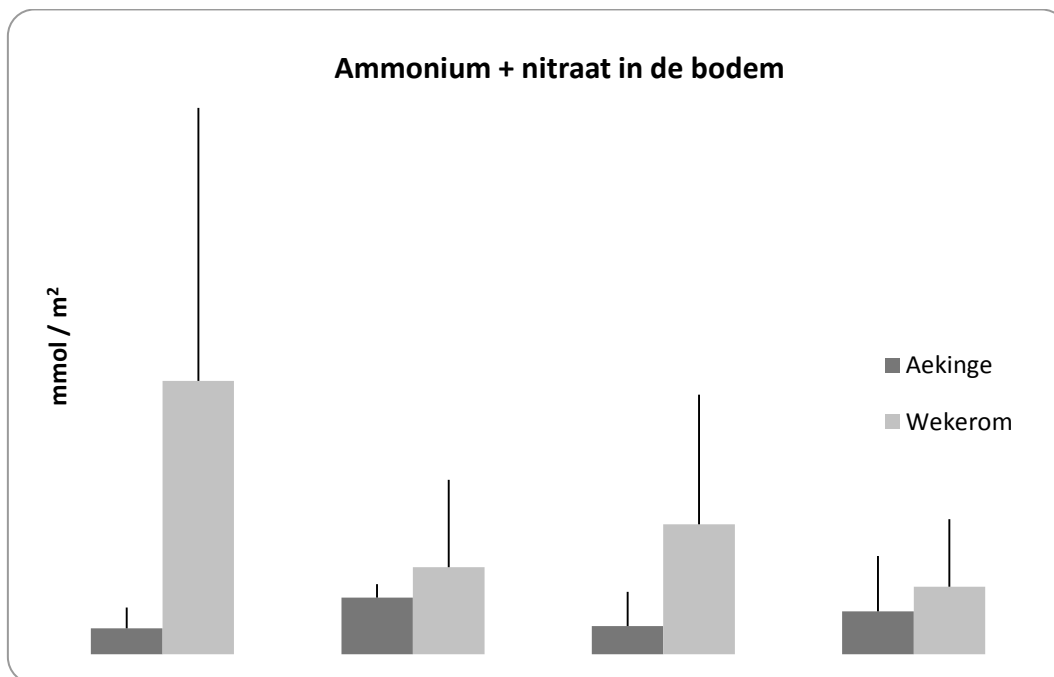
Behalve in de direct beschikbare hoeveelheid stikstof zijn ook duidelijke verschillen te vinden in N:P ratio in micro-organismen (Tabel 5.4). De microbiële N:P ratio is weergegeven voor zowel stuifzanden als ondiep geplagde kapvlakten, waar de successie start op kaal zand dat rijk is aan

organische stof. Het gebied met relatief lage N-depositie, Aekinge, heeft in zowel stuifzanden als de voormalige kapvlakte een relatief lage N:P ratio, wat aangeeft dat er relatief weinig N is vergeleken met P. In Wekerom echter, waar de N-depositie veel hoger is, is de microbiële N:P ratio een stuk hoger.

Tabel 5.4. Microbiële N:P ratio's in de bodem van verschillende vegetatietypen in stuifzandgebieden met lage (Aekingerzand) en hoge N-depositie (Wekeromse zand).

Gebiedstype	Locatie	Microbiële N:P ratio *			
		Polytrichum	Campylopus	Korstmossen	Grassen
Stuifzand	Aekingerzand	4.0 (0.5)	9.3 (1.7)	22.5 (2.7)	9.6 (2.3)
	Wekeromse zand	34.7 (7.4)	34.9 (10.2)	25.3 (10.1)	16.3 (9.2)
Kapvlakte	Aekingerzand	-	12.6 (5.5)	3.8 (2.4)	6.2 (1.6)
	Wekeromse zand	29.8 (12.3)	35.3 (17.3)	17.9 (6.1)	7.9 (1.1)

Gemiddelde waarden met standaarddeviatie (n = 4). * = significant verschil tussen de twee gebieden (drieweg-Anova).

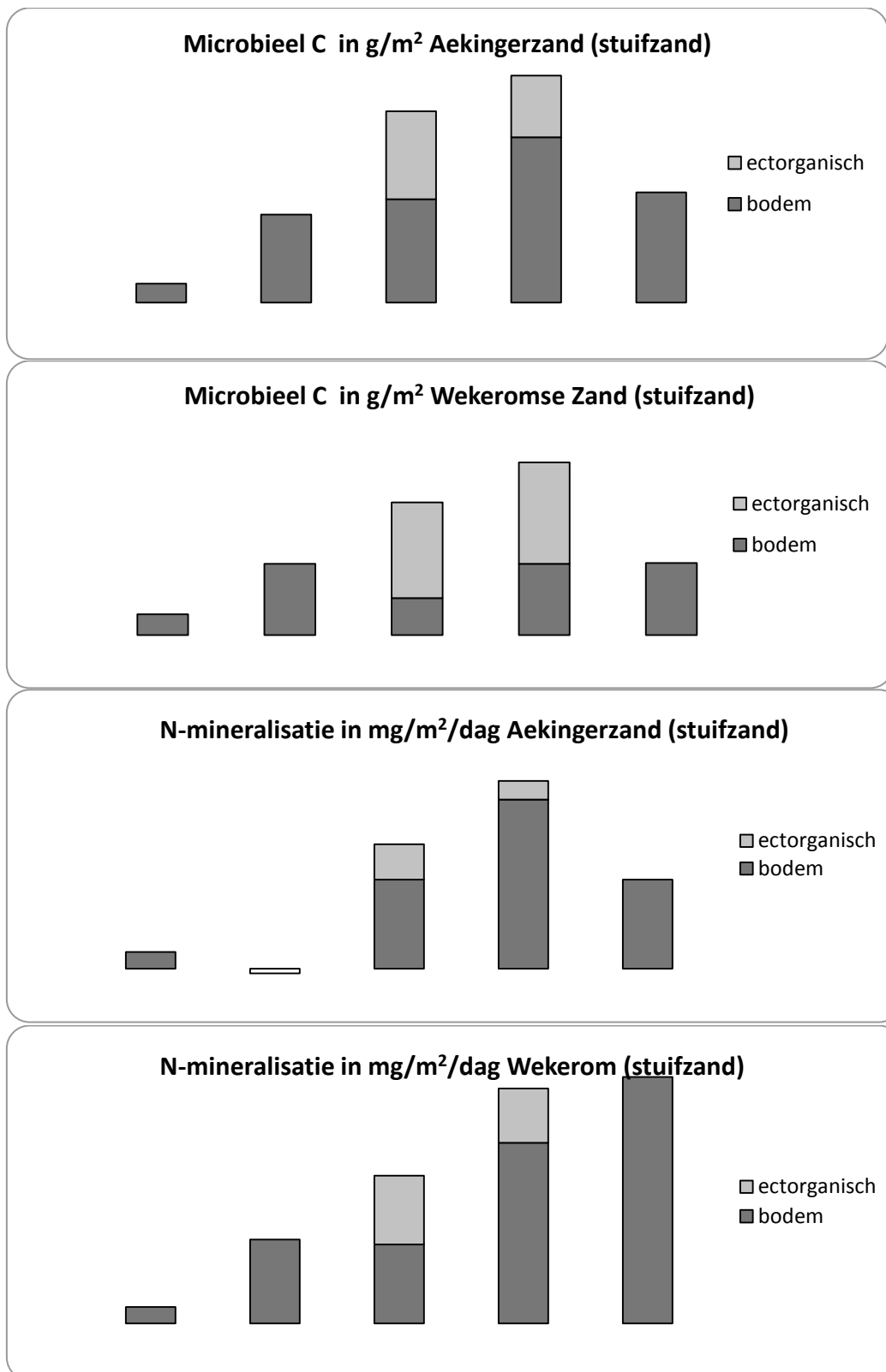


Figuur 5.4. De hoeveelheid stikstof (ammonium + nitraat) in K_2SO_4 -extracten van stuifzandbodems. Het betreft bodems van vier successiestadia in het Aekingerzand (lage stikstofdepositie) en het Wekeromse Zand (hoge stikstofdepositie). De verschillen tussen Aekinge en Wekerom verschillen significant van elkaar voor alle successiestadia.

De resultaten suggereren dat hoge atmosferische depositie in stuifzanden kan leiden tot toename van de N-beschikbaarheid in de bodem. Hoge stikstofdepositie kan op een directe manier leiden tot hogere N-beschikbaarheid door de hogere toevoer van stikstof, maar mogelijk ook indirect, door stimulering van de stikstofmineralisatie in de bodem. Dit is getoetst in een laboratoriumexperiment, met monsters uit verschillende successiestadia, verzameld in het Aekingerzand en het Wekeromse zand. Er is gekeken naar de hoeveelheid micro-organismen in de bodem en afbraakprocessen als respiratie en N-mineralisatie (Fig. 5.5).

In beide gebieden nemen de hoeveelheid micro-organismen en de N-mineralisatie toe van jonge naar oudere stadia. In het haarmosstadium worden voor N-mineralisatie in Aekinge zelfs licht negatieve waarden gemeten, wat aangeeft dat er vooral immobilisatie, dat wil zeggen opname van stikstof door micro-organismen, optreedt. Onder *Campylopus*-matten is de A_h-horizont in veel gevallen nauwelijks dikker dan bij de *Polytrichum*-matten waarin de soort zich meestal vestigt. De N-mineralisatie in de minerale bodem is dan ook nauwelijks hoger. Er is echter wel sprake van toename van de N-beschikbaarheid, door de ontwikkeling van een ectorganische laag van dood mos. Hierin zitten relatief veel micro-organismen en vindt een aanzienlijk deel van de activiteit plaats. De bodemprocessen worden hierdoor eigenlijk naar de ectorganische laag verplaatst. *Campylopus* gaat ook zeer efficiënt met nutriënten om. Vrijgekomen stikstofverbindingen kunnen direct door de bovenliggende levende delen worden opgenomen. Korstmossenvegetaties hebben over het algemeen een veel dikkere A_h-horizont en daarmee ook een hogere stikstofmineralisatie en microbiële massa per m². Maar ook de ectorganische laag van dood korstmos is belangrijk, vooral bij hoge N-depositie.

Naast successiestadia zijn ook de gebieden met relatief lage en hoge N-depositie significant verschillend. In Aekinge, het gebied met relatief lage N-depositie, is de hoeveelheid micro-organismen hoger dan in Wekerom. Het is niet precies duidelijk waarom, maar de lagere hoeveelheid micro-organismen in Wekerom lijkt wel een soort van algemene respons op hoge N-depositie (Berg, 1988; Wallenstein, 2003; Wallenstein *et al.*, 2006). In Aekinge is ook de dichtheid aan micro-organismen per eenheid organische stof hoger. De netto N-mineralisatie is daarentegen significant hoger in Wekerom, het gebied met hoge N-depositie. Ook de netto N-mineralisatie per eenheid micro-organismen is hoger in Wekerom dan in Aekinge (Tabel 5.5). Dat betekent dat hoge N-depositie niet alleen leidt tot een direct verhoogde beschikbaarheid van N voor de vegetatie, maar ook tot een indirecte verhoging, door de stimulering van het vrijkomen van N bij de afbraak van organische stof. De hogere N-mineralisatie in Wekerom wordt waarschijnlijk niet veroorzaakt door een hoger N-gehalte van de organische stof zelf, aangezien de C:N ratio van de bodem in Aekinge en Wekerom niet verschillend is (respectievelijk 16,2 en 15,8). De hogere N-mineralisatie wordt mogelijk wel beïnvloed door het hoge N-gehalte van de micro-organismen in Wekerom, en de lage microbiële N:P ratio. Het lijkt erop dat micro-organismen in Aekinge een grote behoefte hebben aan stikstof, maar in Wekerom min of meer verzadigd zijn. Dat betekent dat er bij afbraak van organische stof relatief veel N voor de vegetatie beschikbaar komt.



Figuur 5.5. De hoeveelheid micro-organismen in verse monsters en de netto stikstofmineralisatie gedurende 40 dagen onder laboratoriumcondities in verschillende successiestadia in het Aekingerzand en het Wekeromse Zand. Gemiddelde waarden ($n = 5$) van de minerale bodem en ectorganische laag samen.

Tabel 5.5. Microbiële C:N ratio, dichtheid van micro-organismen en efficiëntie van N-mineralisatie in een stuifzandgebied met relatief lage (Aekingerzand) en hoge stikstofdepositie (Wekeromse zand).

Gebied	microbiële C:N ratio *	microbieel C per eenheid C in de bodem *	netto N-mineralisatie *	netto N-mineralisatie per eenheid microbieel C *	netto N-mineralisatie per eenheid microbieel N *
	(g g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(mg m ⁻² dag ⁻¹)	(mg g ⁻¹ dag ⁻¹)	(mg mg ⁻¹ dag ⁻¹)
Aekingerzand	13.7 (4.9)	25 (8)	18 (18)	2.5 (2.4)	26 (24)
Wekeromse z.	9.1 (3.4)	12 (3)	28 (19)	6.4 (4.9)	60 (55)

Gemiddelde waarden (n = 20) met standaarddeviatie. * = significante verschillen tussen lage en hoge N-depositie (tweeweg-Anova).

Behalve in stuifzanden is ook gekeken naar N-mineralisatie in voormalige kapvlakten, waar als beheersmaatregel wel het bos is weggehaald, maar de organische stof in de bodem niet is verwijderd. Een complicerende factor bij de vergelijking tussen gebieden met hoge en lage N-depositie is dat het bos in Aekinge veel ouder is, en de bodem (veel) meer organische stof bevat dan in Wekerom (Tabel 5.6). In stuifzandbodems lopen de organische stofgehalten op van 0,03-0,06% in kaal zand tot 1,4-1,8% in latere successiestadia, en in de kapvlakte van Wekerom van 0,5% in kaal zand naar 2,0% in de vergraste vegetatie. In de kapvlakte van Aekinge is het organische stofgehalte van 'kaal zand' echter al 3,2%. Deze verschillen komen terug in de hoeveelheid micro-organismen, die over het algemeen significant hoger is in Aekinge dan in Wekerom. Dit kan ten dele met de lagere N-depositie te maken hebben (Berg, 1988; Wallenstein *et al.*, 2006), maar wordt waarschijnlijk vooral door het hogere organische stofgehalte veroorzaakt.

Ook de netto N-mineralisatie is hoger in de kapvlakte van Aekinge dan in Wekerom. Dit lijkt vooral het gevolg van de grotere hoeveelheid organische stof en micro-organismen. De efficiëntie van de N-mineralisatie per eenheid microbieel C speelt ook een rol, maar alleen in jonge stadia als 'kaal zand'. In latere successiestadia is de N-mineralisatie per eenheid microbieel C juist significant hoger in Wekerom. Ook de N-mineralisatie per eenheid C in de bodem is hoger in Wekerom dan in Aekinge. Het is mogelijk dat de organische stofvoorraad in Aekinge vooral uit ouder, relatief stabiel materiaal bestaat, waar minder N uit vrijgemaakt kan worden. Het is echter ook mogelijk dat de hoge N-depositie in Wekerom zorgt voor een relatief hoge N-mineralisatie per eenheid organische stof. Er lijkt in ieder geval wel enig effect van hoge N-depositie te zijn. De NH₄- en NO₃-gehalten in verse bodemmonsters waren significant hoger in Wekerom dan in Aekinge. In Aekinge werd in de verschillende successiestadia 3-24 mg m⁻² aangetroffen, maar in Wekerom 146-345 mg m⁻². Ook de microbiële N:P ratio (Tabel 5.6) was significant lager in Wekerom dan in Aekinge, wat wijst op een overmaat aan stikstof.

Al met al lijkt het effect van hoge N-depositie op voormalige kapvlakten meer gemaskeerd dan in jonge stuifzandvegetaties, mogelijk omdat er al organische stof in de bodem aanwezig is, en de N-kringloop al veel verder ontwikkeld is. Dit maakt eens te meer duidelijk hoe moeilijk het is om de stikstofarme condities, die kenmerkend zijn voor goed ontwikkelde levensgemeenschappen van het stuifzand, te behouden. In gebieden met hoge N-depositie lijkt de N-beschikbaarheid in ieder geval erg hoog. In gebieden met relatief lage N-depositie zijn stikstofarme condities alleen mogelijk in relatief kaal zand. Zodra er flinke accumulatie van organische stof optreedt, is het eigenlijk al te laat.

Tabel 5.6. Bodemeigenschappen en N-mineralisatie in verschillende successiestadia op voormalige kapvlakten in Aeking en Wekerom. In de kapvlakte van Aeking komt het haarmosstadium niet voor.

	C in de bodem *	Microbiëel C *	netto N-mineralisatie *	netto N-mineralisatie per eenheid microbieel C	netto N-mineralisatie per eenheid C in bodem *	NH ₄ + NO ₃ in verse monsters *
	(%)	(g m ⁻²)	(mg m ⁻² dag ⁻¹)	(mg g ⁻¹ dag ⁻¹)	(mg g ⁻¹ dag ⁻¹)	(mg m ⁻²)
Aeking						
kaal zand	3.2 (2.4)	2.9 (2.1)	34 (13)	12.8 (7.6)	38 (22)	11 (8)
Grijs kronkelsteeltje	4.1 (1.2)	10.2 (2.1)	49 (11)	5.0 (1.5)	27 (8)	12 (4)
Korstmossen	8.6 (2.3)	12.6 (3.5)	48 (12)	4.2 (1.8)	25 (7)	24 (7)
Vergrast	4.5 (0.4)	7.9 (2.2)	23 (7)	3.0 (0.8)	20 (8)	3 (3)
Wekerom						
kaal zand	0.5 (0.1)	3.4 (2.2)	15 (4)	6.3 (3.5)	61 (9)	345 (87)
Haarmos	0.8 (0.1)	5.6 (1.6)	11 (10)	2.1 (1.9)	34 (3)	243 (62)
Grijs kronkelsteeltje	0.9 (0.5)	8.1 (1.1)	33 (11)	4.0 (0.8)	39 (9)	146 (46)
Korstmossen	1.1 (0.2)	4.4 (0.9)	32 (5)	7.4 (1.8)	40 (9)	199 (169)
Vergrast	2.0 (0.5)	3.4 (0.7)	35 (10)	10.6 (2.5)	53 (9)	204 (88)

Gemiddelde waarden (n = 5) met standaarddeviatie. * = significante verschillen tussen de twee gebieden.

5.3 Effecten van verhoogde stikstofdepositie op stuifzandvegetaties

Uit het voorgaande is duidelijk geworden dat de beschikbaarheid van N in de loop van de successie omhoog gaat, maar ook dat hoge N-depositie zorgt voor verdere verhoging. In deze paragraaf wordt nader ingegaan op de effecten van hoge N-depositie op de vegetatie.

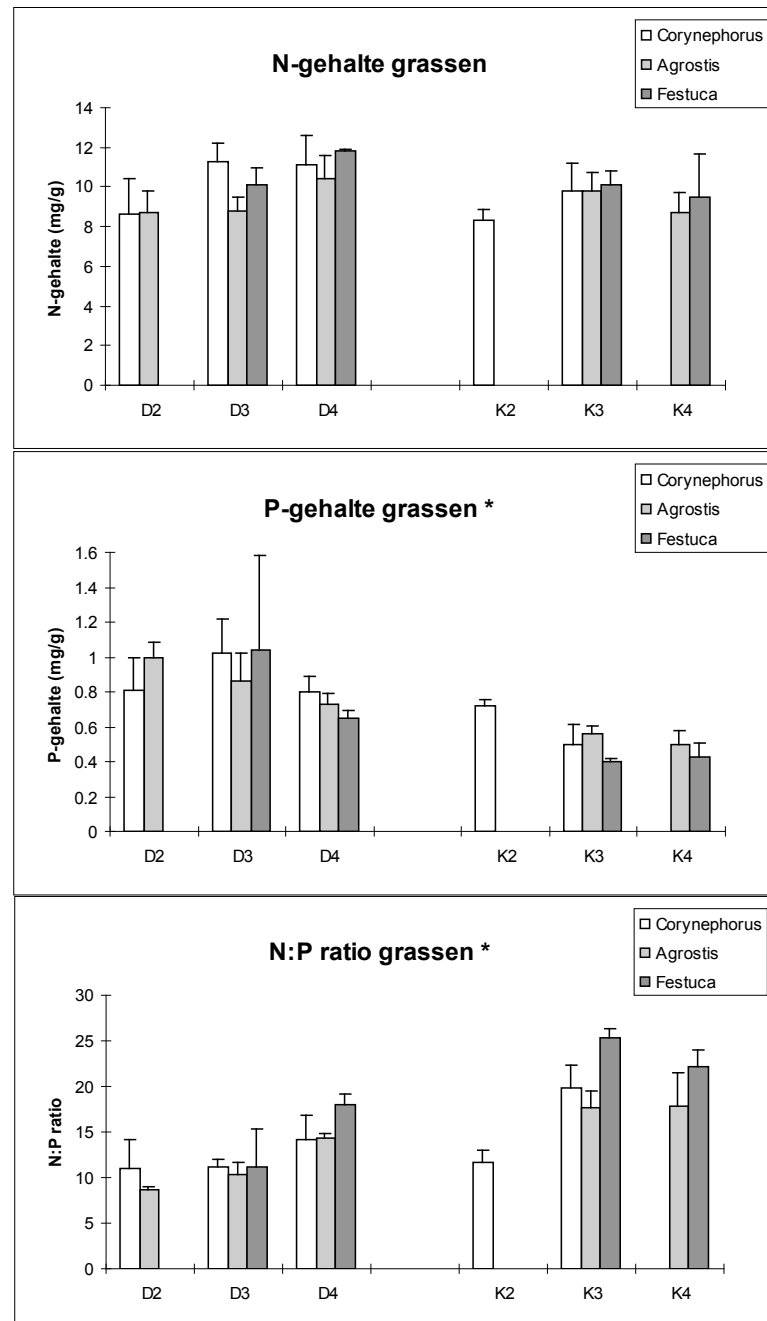
5.3.1 Experimentele bemesting

Een belangrijk onderdeel in het onderzoek was het toetsen van het effect van hoge N-depositie via experimentele bemesting met N, P en NP op de vegetatie. Dit experiment is uitgevoerd in het Drouwenerzand, een gebied met relatief lage N-depositie (24,6 kg ha⁻¹ jaar⁻¹) en het Kootwijkerzand, een gebied met hoge N-depositie (37,2 kg ha⁻¹ jaar⁻¹). Gedurende 2,5 jaar is tweemaandelijks bemest met ammoniumnitraat (een equivalent van 42,9 kg N ha⁻¹ jaar⁻¹) en/of natriumwaterstoffosfaat (een equivalent van 1,9 kg P ha⁻¹ jaar⁻¹), in drie verschillende successiestadia: *Polytrichum*-matten, korstmossenvegetaties en *Campylopus*-matten. Voor een volledige beschrijving van dit experiment, zie bijlage H5.

Verschillen tussen hoge en lage N-depositie in controleplots

De langere termijneffecten van hoge N-depositie kunnen worden onderzocht in de controleplots van Drouwen en Kootwijk, waar geen bemesting is toegepast. In beide gebieden is gekeken naar de chemische samenstelling van grassoorten als Buntgras, Schapengras en Zandstruisgras in vegetaties met Haarmos, korstmossen en Grijs kronkelsteeltje. De grassen komen in beide

gebieden voor en zijn onderling vergelijkbaar wat betreft N-gehalte, P-gehalte en N:P ratio, en respons op successie of N-depositie. Daarnaast is naar meer algemene vegetatiestructuurkenmerken gekeken. In Drouwen, het gebied met relatief lage N-depositie, laten zowel Buntgras, Schapengras als Zandstruisgras in de loop van de successie een stijging zien van het N-gehalte (Fig. 5.6).



Figuur 5.6. Nutriëntensamenstelling van grassoorten in de controleplots van verschillende successiestadia in gebieden met lage (Drouwen; $24,6 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$) en hoge N-depositie (Kootwijk; $37,2 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$).

Gemiddelde waarden ($n = 2-3$) met standaarddeviatie. D2, D3 en D4 = vegetatie gedomineerd door respectievelijk Haarmos, korstmossen en Grijs kronkelsteeltje in Drouwen; K2, K3 en K4 = vegetatie gedomineerd door respectievelijk Haarmos, korstmossen en Grijs kronkelsteeltje in Kootwijk. * = significante verschillen tussen hoge en lage N-depositie (tweeweg-Anova).

Dat is niet het geval in Kootwijk, waar de N-depositie veel hoger is. In beide gebieden treedt gedurende de successie een daling van het P-gehalte op, maar de beginwaarden zijn in Drouwen veel hoger dan in Kootwijk, mogelijk omdat er relatief weinig N beschikbaar is. In Drouwen heeft de N:P ratio in het begin van de successie dan ook waarden van rond de tien, wat wijst op een tekort aan N (Koerselman & Meuleman, 1996). Het haarmosstadium van Kootwijk heeft echter een vergelijkbare N:P ratio, hoewel hier alleen Buntgras voorkomt. Dit wordt ondersteund door onderzoek op de Hoge Veluwe, waar in jonge successiestadia een N:P ratio van 8,8-9,4 gemeten werd (Pet, 2004). Dat kan betekenen dat de vegetatie in jonge successiestadia altijd N-gelimiteerd is, onafhankelijk van hoge of lage N-depositie, mogelijk omdat de N-mineralisatie (zie paragraaf 5.3.2) nog zo laag is. Toch geven de extreem hoge microbiële N:P-ratios en de hoge NH₄- en NO₃-gehalten in vers materiaal aan dat er bij hoge N-depositie wel een probleem is.

In de loop van de successie stijgt de N:P ratio, wat aangeeft dat het N-tekort wordt opgeheven, waarschijnlijk als gevolg van de ontwikkeling van de N-kringloop. In Drouwen, het gebied met relatief lage N-depositie, loopt de N:P ratio in oudere successiestadia op tot 14-16, wat aangeeft dat N en P-beschikbaarheid in balans is. In Kootwijk, het gebied met hoge N-depositie, stijgt de N:P ratio echter tot waarden van 18-25. Dit suggereert dat er inderdaad een overmaat aan stikstof is.

Ook de vegetatiestructuur lijkt beïnvloed door hoge N-depositie (Tabel 5.7). De bovengrondse biomassa en bedekking aan gras is alleen verschillend tussen jonge en oude successiestadia, en niet tussen de gebieden. Het gras is echter wel significant hoger in Kootwijk dan in Drouwen. In Drouwen blijft het gras 9-14 cm hoog, maar in Kootwijk groeit het in latere successiestadia uit tot 26 cm. Daarnaast lijkt de bedekking aan korstmossen beïnvloed door hoge N-depositie. De bedekking aan korstmossen is in Kootwijk significant lager dan in Drouwen. In Kootwijk komen korstmossen alleen voor in het korstmosstadium, met een gemiddelde bedekking van 30%. In Drouwen is de gemiddelde bedekking 48%, en komen korstmossen ook voor in de stadia met haarmos en Grijs kronkelsteeltje. Ook de korstmos:gras ratio, veel gebruikt als indicator voor de kwaliteit van korstmossenvegetaties (o.a. Fremstad *et al.*, 2005; Remke *et al.*, 2009), is significant hoger in Drouwen dan in Kootwijk.

Tabel 5.7. Vegetatiestructuurkenmerken in de controleplots van verschillende successiestadia in gebieden met relatief lage N-depositie (Drouwenerzand) en hoge N-depositie (Kootwijkerzand).

Structuurkenmerken	Drouwenerzand			Kootwijkerzand		
	D2	D3	D4	K2	K3	K4
Grasbiomassa (g m ⁻²) ²	25 (13) ^a	136 (30) ^b	175 (33) ^b	61 (13) ^a	164 (46) ^b	92 (31) ^a
Grasbedekking (%) ²	16 (4) ^a	35 (5) ^b	37 (11) ^b	17 (2) ^a	47 (9) ^b	22 (3) ^a
Hoogte vegetatie (cm) ¹	13 (3) ^a	14 (1) ^a	9 (3) ^a	11 (3) ^a	18 (6) ^b	26 (4) ^c
Mosbedekking (%) ²	84 (3) ^c	25 (9) ^a	61 (18) ^b	65 (9) ^b	9 (7) ^a	90 (0) ^c
Korstmosbedekking (%) ^{1,2}	1 (0) ^a	48 (3) ^c	8 (4) ^b	0 (0) ^a	30 (0) ^b	0 (0) ^a
Korstmos:gras ratio ^{1,2}	4 (2) ^a	58 (5) ^c	19 (11) ^b	0 (0) ^a	39 (4) ^b	1 (1) ^a

Successiestadia in Drouwen zijn haarmosvegetatie (D2), korstmosrijke vegetatie (D3) en vegetatie gedomineerd door Grijs kronkelsteeltje (D4); successiestadia in Kootwijk zijn haarmosvegetatie (K2), korstmosrijke vegetatie (K3) en vegetatie gedomineerd door Grijs kronkelsteeltje (K4);¹ = significante verschillen tussen de twee locaties; ² = significante verschillen tussen de drie vegetatietypen (tweeweg-Anova). Verschillende letters geven significante verschillen weer tussen vegetatietypen binnen een bepaalde locatie.

5.3.2 Effecten van bemesting op nutriëntgehalten

De kortetermijneffecten van hoge N-depositie zijn onderzocht met behulp van bemestingsexperimenten. De experimenten zijn in zowel Drouwen als Kootwijk uitgevoerd, in drie verschillende successiestadia: Haarmos, korstmos en Grijs kronkelsteeltje. Aangezien de respons op bemesting met N, P en NP in de drie stadia vergelijkbaar was, zijn deze samengevoegd om een overzichtelijker en algemeen beeld te krijgen.

Om de effecten van bemesting op de nutriëntgehalten van de vegetatie toetsen, is de chemische samenstelling geanalyseerd van de grassoorten Buntgras, Schapengras en Zandstruisgras. Deze soorten bleken ook in de controleplots vrijwel niet van elkaar te verschillen en zijn samengenomen. Verder is in Drouwen, het gebied met relatief lage N-depositie waar korstmossen nog algemeen zijn, de chemische samenstelling van *Cladonia portentosa* bepaald, een veelgebruikte indicatorsoort (Remke *et al.*, 2009).

In de N- en P-gehalten van het gras en het korstmos is duidelijk het effect van bemesting waarneembaar (Tabel 5.8 en 5.9). Bij N-bemesting nemen N-gehalte en N:P ratio van de vegetatie toe. Dit geldt voor zowel grassen als korstmossen. Bij P-bemesting neemt het P-gehalte van de vegetatie toe, en de N:P ratio af. Bij NP-bemesting neemt vooral het P-gehalte toe en de N:P ratio af, omdat er relatief meer P is toegevoegd dan N. In de P- en NP-bemestingen nam ook het Na-gehalte sterk toe, als gevolg van de toediening van P in de vorm van natriumwaterstoffosfaat. Deze effecten laten zien dat een deel van de bemesting in ieder geval is opgenomen, door zowel grassen als korstmossen.

Tabel 5.8. Elementgehalten, N:P en C:N ratio's in grassen in de bemestingsproef.

Gehalten in Behandelingen				
grassen	controle	N	P	NP
N %	1,0 (0,1)	1,1 (0,2) ***	1,1 (0,2) ***	1,2 (0,3) ***
C %	41,8 (4,7)	42,6 (3,4)	42,3 (3,8)	43,0 (3,4)
C/N	44,7 (6,3)	38,9 (5,9) ***	40,8 (7,0) ***	39,3 (8,8) ***
N/P	15,6 (4,9)	20,9 (5,3) ***	8,7 (2,2) ***	10,1 (2,5) ***
<i>mg/g</i>				
P	0,67 (0,25)	0,57 (0,18)	1,28 (0,29) ***	1,20 (0,35) ***
<i>mmol/kg</i>				
K	70,1 (25,8)	59,5 (31,6) *	71,0 (27,4)	67,7 (28,4)
Na	10,5 (8,5)	9,2 (7,3)	27,7 (19,4) ***	27,5 (20,6) ***
Ca	24,8 (5,1)	20,8 (5,2) ***	26,0 (7,0)	23,2 (4,5)
Mg	25,9 (7,8)	19,8 (6,7) ***	28,8 (9,1) *	26,3 (6,9)
Al (x100)	28,0 (16,9)	29,5 (16,9)	28 (14,7)	26,5 (12,7)
Fe	93,5 (121,7)	67,8 (59,4)	73,9 (93,4)	75,3 (69,0)
Mn	3,7 (2,2)	3,2 (2,7)	3,7 (3,0)	3,2 (1,8)
Zn	0,70 (0,14)	0,67 (0,11) *	0,71 (0,15)	0,65 (0,16) *
Cu	0,3 (0,35)	0,25 (0,16)	0,27 (0,26)	0,27 (0,2)
S	32,5 (5,04)	31,1 (5,9)	33,5 (5,8)	33,7 (7,2)

Significantie ten opzichte van de controle: * $P < 0,05$, *** $P < 0,001$.

Tabel 5.9. Elementgehalten in *Cladonia portentosa* voor de controleplots en drie verschillende behandelingen in korstmossenrijke stuifzandheide op het Drouwenerzand.

Gehalten in Cladonia p.	Behandelingen			
	controle	N	P	NP
N %	0,82(0,14)	1,47(0,06) **	0,62(0,03)	0,98(0,07)
C %	38,1(3,2)	42,7(0,9)	43,2(0,1)	43,3(0,1)
C/N	46,9(5,2)	29(1,1) **	69,3(3,3) **	44(3,6)
N/P	18,3(2,3)	26,9(3,1) *	5,6(0,3) **	6,4(0,3) **
P mg/g	0,43 (0,03)	0,53 (0,06)	1,1 (0,1) ***	1,5 (0,19) **
<i>mmol/kg</i>				
K	35,7(3,9)	46,3(13,8)	40,4(0,5)	47,1(5,6) *
Na	7,5(1)	6,3(0,8)	17,7(2,2) **	25,1(4,1) **
Ca	9(0,6)	7,7(1,1)	11,2(1,5)	11,7(2,5)
Mg	12,6(1,9)	13,5(1,1)	17,6(0,2) *	19,2(1,6) *
Al (x100)	46,2(29,5)	38,5(25,7)	12,3(1,9)	11,2(1,9)
Fe	108,2(52,9)	66(35,1)	24,6(3)	20,2(4,7) *
Mn	2,1(0,5)	1,5(0,5)	0,8(0)	1,3(0,2)
Zn	0,4(0)	0,4(0)	0,3(0)	0,2(0) *
Cu	0,3(0,1)	0,2(0)	0(0)	0(0)
S	23,6(3,8)	31,2(1) *	16,1(0,2)	20,1(2,2)

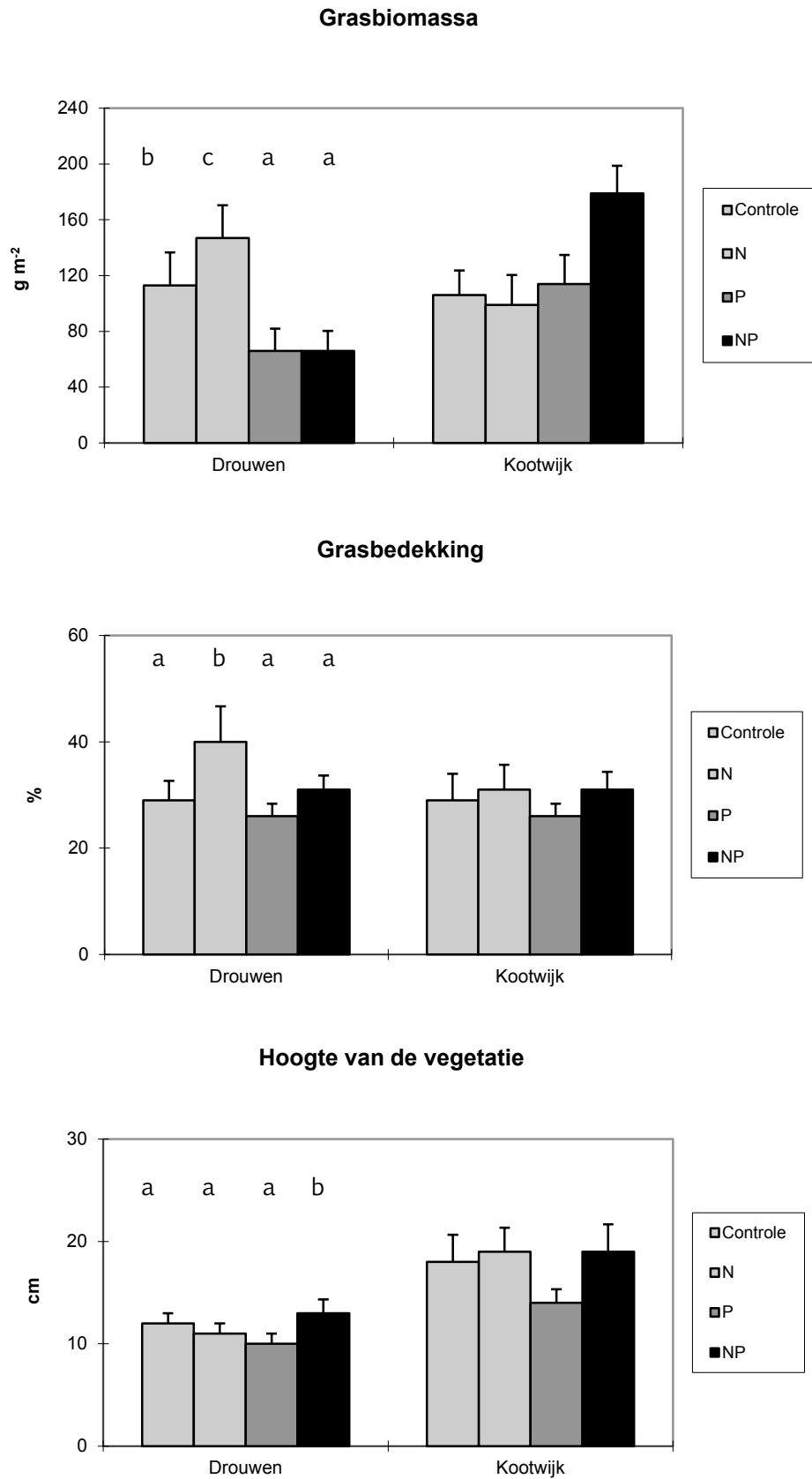
Significantie ten opzichte van de controle: * = $P < 0,05$, ** = $P < 0,01$, *** = $P < 0,001$, $n = 3$ per behandeling.

Deze getallen moeten worden gezien in het licht van de veranderingen in biomassa (vorige paragraaf), waarbij N-bemesting bij grassen leidde tot een grotere biomassa en meer dode plantenresten en het kleiner worden van rendiermossen. Bij P-bemesting veranderde relatief weinig in de grasbiomassa, maar de exemplaren van rendiermossen namen sterk in omvang toe (pollen werden tot wel tweemaal zo groot).

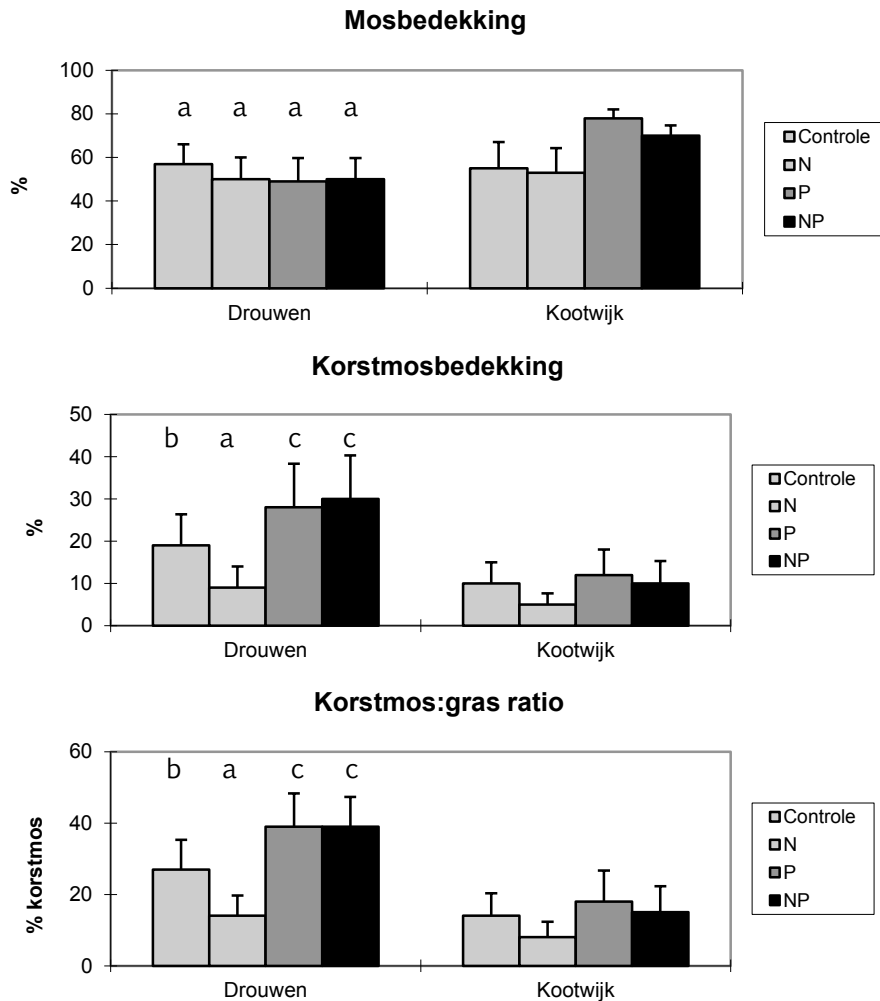
5.3.3 Effecten van bemesting op vegetatiestructuur

Het bemestingsexperiment heeft vooral inzicht opgeleverd in veranderingen in de vegetatie. Het is duidelijk dat grassen, korstmossen en mossen verschillend reageren op bemesting met N en P. Ook zijn er verschillen tussen gebieden, die samenhangen met de reeds ontstane verschillen door de historie van hoge of lage N-depositie. In Drouwen, het gebied met relatief lage N-depositie, had N-bemesting een positief effect op de gras-biomassa en de grasbedekking (Fig. 5.7). Ook de hoogte van de vegetatie nam toe, maar alleen bij een gecombineerde bemesting van N en P. Ook in Kootwijk, het gebied met hoge N-depositie, had N-bemesting een positief effect op de grasbedekking, evenals de combinatie NP-bemesting.

De grasbiomassa werd alleen hoger bij gecombineerde bemesting met N en P. De hoogte van de vegetatie veranderde niet door N-bemesting, maar was al significant hoger in Kootwijk dan in Drouwen. Het algemene effect van N-depositie lijkt voor gras dus positief te zijn, vooral in Drouwen, waar de N-depositie relatief laag is en N een beperkende factor. Het effect van N-bemesting op korstmossen was sterk negatief (Fig. 5.8).



Figuur 5.7. Gemiddelde waarden ($n = 9$) met standaardfout. Verschillende letters geven significante verschillen ($P < 0,05$) aan tussen bemestingsbehandelingen binnen een bepaald gebied.



Figuur 5.8. Gemiddelde waarden ($n = 9$) met standaardfout. Verschillende letters geven significante verschillen ($P < 0,05$) aan tussen bemestingsbehandelingen binnen een bepaald gebied.

De bedekking aan korstmossen nam significant af bij N-bemesting. In zowel Drouwen als Kootwijk werd de korstmosbedekking voor de drie stadia (Haarmos, korstmos en Grijs kronkelsteeltje) gemiddeld genomen gehalveerd, met name door afname in grootte van de rendiermosthalli. Deze zijn bijna de helft kleiner (lager) geworden. In de korstmosvegetaties zelf nam de bedekking van korstmossen in Drouwen af van 48% naar 27%, en in Kootwijk van 30% naar 15%. Ook de korstmos:gras ratio werd in beide gebieden negatief beïnvloed door N-bemesting. De sterke achteruitgang van korstmossen bij hoge N-depositie correspondeert met eerder onderzoek (Hasse & Daniels, 2006; Remke *et al.* 2009; Hyvärinen & Crittenden, 1998; Fremstad *et al.*, 2005). Met name rendiermossen blijken gevoelig zijn voor hoge stikstofconcentraties (waarschijnlijk door ammoniumtoxiciteit) en als gevolg van de geringere vitaliteit (thallusgrootte) voor concurrentie met grassen.

Bemesting met P had een ander effect dan bemesting met N. In Drouwen had P-bemesting een negatief in plaats van positief effect op de grasbiomassa,

hoewel er geen verschil was in grasbedekking en hoogte (Fig. 5.7). In Kootwijk werd het gras niet beïnvloed door P-bemesting. Het is mogelijk dat een (verdere) verhoging van de P-beschikbaarheid in Drouwen negatief zou hebben uitgepakt. In Drouwen had het gras al hogere P-gehalten en lagere N:P ratio's dan in Kootwijk. Door P-bemesting werden P-gehalten in het gras verhoogd van 0,8 naar 1,4 mg g⁻¹. Dit zijn op zichzelf niet zulke extreem hoge waarden, maar ze leidden wel tot verdere verlaging van de N:P ratio van 12 naar 8. Dit is erg laag (Koerselman & Meuleman, 1996) en legt veel druk op de toch al beperkte hoeveelheid stikstof, en dus op de plant. Het is echter ook mogelijk dat de grasbiomassa in Drouwen verminderde bij P-bemesting door concurrentie met korstmossen, die wel profiteerden van P-bemesting (Fig. 5.8).

In Drouwen nam de bedekking van korstmossen spectaculair toe tot waarden van 68% in de korstmosvegetaties zelf. Het ging hierbij vooral om rendiermossen, die relatief groot kunnen worden. Stimulatie van de (korst)moslaag door P zou ook kunnen verklaren waarom een positief effect van P-bemesting op het gras in Kootwijk uitbleef en de hoogte van het gras zelfs negatief werd beïnvloed. In Kootwijk had P-bemesting op korstmossen minder invloed, omdat er weinig rendiermossen, maar juist wat kleinere korstmossoorten aanwezig waren, waarvan de individuele exemplaren niet gemakkelijk in grootte kunnen toenemen. De mosbedekking veranderde door P-bemesting nauwelijks.

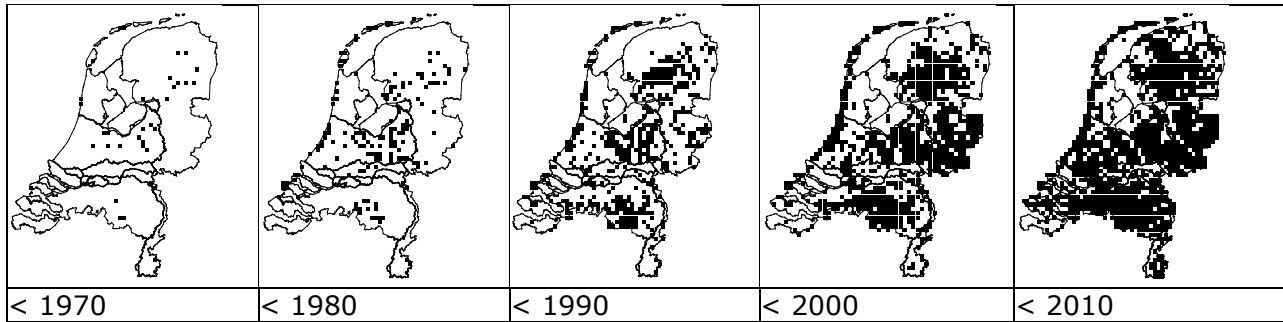
5.1 Invasie van Grijs kronkelsteeltje: voorwaarden voor vestiging

Een van de problemen bij het beheer van stuifzanden is Grijs kronkelsteeltje. Deze soort vestigde zich pas in de jaren '60 van de vorige eeuw vanaf het Zuidelijk Halfrond in Europa en heeft zich daarna razendsnel uitgebreid. Inmiddels komt de soort nagenoeg overal in Nederland voor. De soort vestigt zich vooral op droge, zure substraten (Fig. 5.9).

Uit een korte inventarisatie in stuifzanden lijkt het erop dat er vier situaties zijn waarin de soort dominant wordt:

- a) korstmossenrijke stuifzandvegetaties waarvan de bodem wordt verstoord door betreding, het gebruik van een eg of frees, of een hoge wilddruk;
- b) plekken met strooiseltoevoer, zoals onderaan hellingen van randduinen in bosranden, en onder Struikhei en de boomspiegels van vliegdennen;
- c) plagplekken waar een minerale bodem met een hoog gehalte aan organisch stof (>1%) aan het oppervlak komt te liggen;
- d) in de eerste successiestadia in stuifzandgebieden met een hoge stikstofdepositie.

De eerste drie punten hebben steeds te maken met strooisel of een kale, organisch stofrijke bodem. Het vierde punt, de relatie tussen stikstofdepositie en de dominantie van Grijs kronkelsteeltje werd al in het Preadvies gesignaleerd (Bakker *et al.*, 2003) en staat nu centraal in het onderzoek naar behoud en beheer van stuifzanden.



Figuur 5.9. De invasie van Nederland door Grijs kronkelsteeltje sinds de eerste waarneming in 1961. Bron: BLWG. De soort komt voornamelijk voor op het Pleistoceen en de kalkarme kustduinen. In de overige gebieden is de soort beperkt tot zure milieus rijk aan organische stof, zoals strooisel, hardhout en rieten daken.

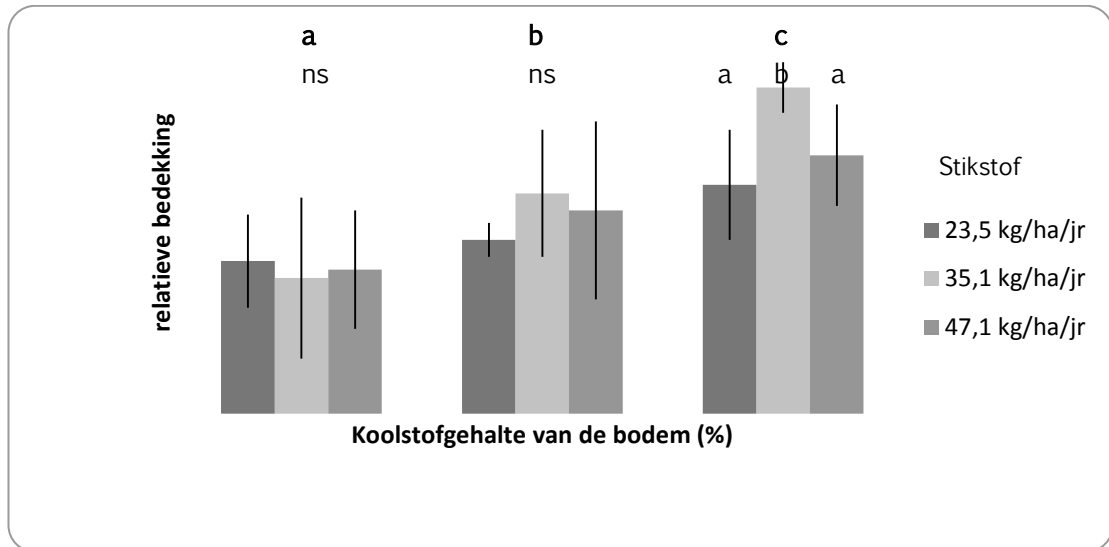
5.1.1 Grijs kronkelsteeltje en organische stof

Om de relatie tussen organisch stof, stikstofdepositie en de groei van Grijs kronkelsteeltje te onderzoeken, zijn er in een potproef kleine mosfragmenten uitgezaaid op zand afkomstig van het Kootwijkerzand. Er zijn met behulp van een sterk organische A_h -horizont uit het Aekingerzand drie mengsels gemaakt met verschillend organisch stofgehalte: 0,1%, 0,75% en 1,5%. Deze waarden zijn karakteristiek voor de toename van organische stof van kaal zand naar haarmos- en korstmosvegetaties bij de successie in stuifzanden. De potten zijn tweemaandelijks bemest met 0, 5 of 10 ml van een ammoniumnitraatoplossing, equivalent aan 0, 12, en 24 $\text{kg ha}^{-1} \text{jaar}^{-1}$ bovenop de bestaande stikstofdepositie van 23,1 $\text{kg ha}^{-1} \text{jaar}^{-1}$ in Amsterdam. De proef is ingezet in april 2008, en na een jaar, in april 2009, zijn de effecten gemeten. Verdere details op de experimentele opzet staan in bijlage H5.

De bedekking van Grijs kronkelsteeltje nam significant toe met het organisch stofgehalte (Fig. 5.10). Bij lage organische stofgehalten was de bedekking na een jaar niet veel hoger dan 30%. Bij organische stofrijke bodems waren de potten voor meer dan de helft dichtgegroeid. Het effect van stikstof is lastiger te onderscheiden. Alleen in de behandeling met het hoogste gehalte aan organische stof had stikstof een significant effect, zij het alleen bij de relatief lage dosis. Bij de hoge dosis stikstof nam de groeisnelheid weer af. Het is niet duidelijk welke rol de tweemaandelijkse toediening, en daardoor mogelijke ammoniumtoxiciteit bij hogere dosering, daarbij gespeeld heeft. Het is in elk geval wel duidelijk dat Grijs kronkelsteeltje het bij een klein beetje meer organische stof al beter doet. Grijs kronkelsteeltje zal zich op kaal zand niet zo snel vestigen, maar in Ruig haarmos lijkt het organische stofgehalte al hoog genoeg, zeker bij wat hogere N-depositie.

5.1.2 Grijs kronkelsteeltje, korstmossen en N-depositie

Om de relatie tussen stikstofdepositie en de vestiging van Grijs kronkelsteeltje beter zichtbaar te maken, is er gekeken in het successiestadium waarin de soort zich voor het eerst vestigt: tapijten van Ruig haarmos. In zulke haarmos tapijten komen losse pollen van Buntgras nog wel voor, maar in een lage bedekking.



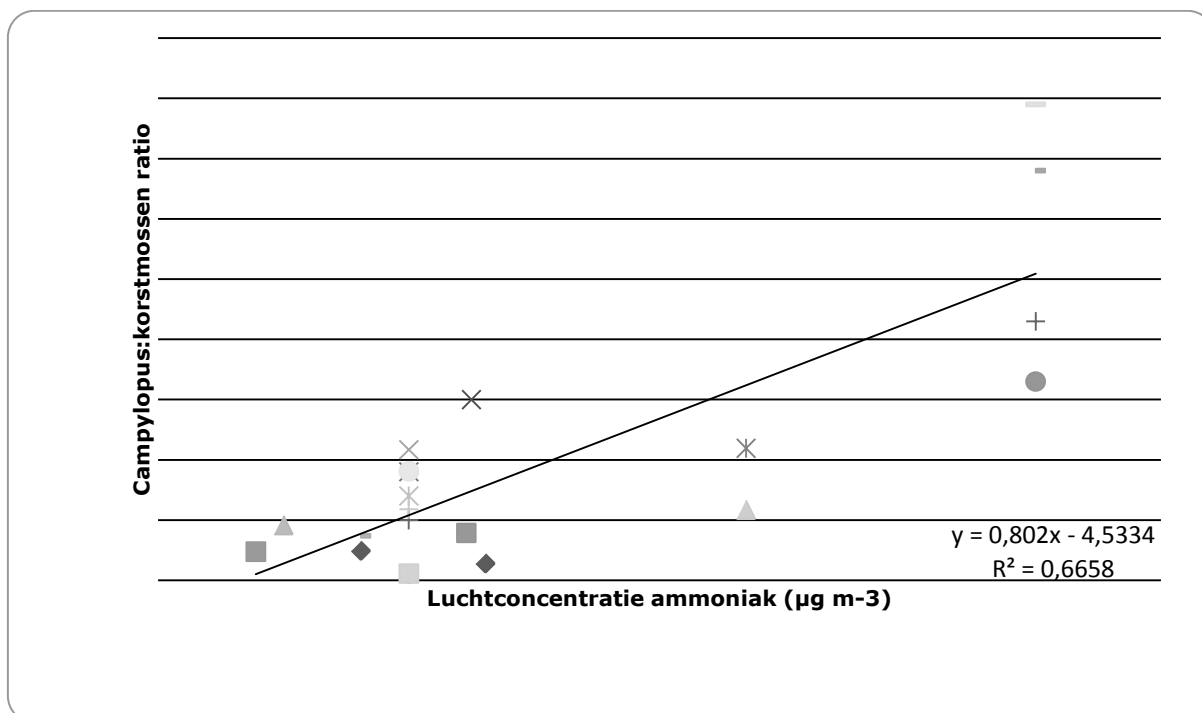
Figuur 5.10. De relatie tussen organisch stofgehalte in de bodem, stikstofbemesting en de bedekking van Grijs kronkelsteeltje in een eenjarig kweekexperiment.

Wanneer het bovenste deel van het Haarmos zich verjongt en het deel daaronder afsterft, komt er wat strooisel vrij waarop algen (*Gloeocytis polydermatica*) gaan groeien. Dit is het moment dat korstmossen en Grijs kronkelsteeltje zich in de vegetatie gaan vestigen. Om te toetsen welk van de twee onder welke condities de overhand krijgt, zijn in 12 stuifzandgebieden 20 lijntransecten van 20 m door een soortenarme haarmosmat gelegd. Van elk segment van een meter is de aanwezigheid van zowel Grijs kronkelsteeltje als van korstmossen genoteerd en is de verhouding tussen beide groepen berekend. In alle transecten was 20-80% van de segmenten bezet. Ook mocht de vegetatie in een zone van 10 cm aan weerszijden van het transect voor maximaal 10% uit andere soorten (meestal Buntgras) dan Ruig haarmos bestaan. De N-depositie is aangegeven als de luchtconcentratie ammoniak die berekend is met het OPS-model uit 2006, met een gedetailleerde resolutie van 250 x 250 m (Van Jaarsveld, 2004). Figuur 5.11 laat zien dat er een duidelijk verband is tussen N-depositie en de verhouding tussen korstmossen en Grijs kronkelsteeltje. Dit verband wordt ook gevonden voor alleen korstmos of Grijs kronkelsteeltje.

5.1.3 Uitzaaïen van Grijs kronkelsteeltje en korstmossen

De verschuiving in de ratio tussen Grijs kronkelsteeltje en korstmossen bij een toename van de N-depositie is nader onderzocht aan de hand van een uitzaai-experiment. Fragmenten van Grijs kronkelsteeltje en korstmossoorten zijn uitgezaaid in recent ontstane haarmosmatten, zowel in een gebied met hoge (Wekerom) als met relatief lage (Drouwen) stikstofdepositie. Na een jaar werd gekeken wat er van deze fragmenten terecht was gekomen.

Ook de overleving van Grijs kronkelsteeltje lijkt te worden beïnvloed door N-depositie (Tabel 5.10). In Drouwen, het gebied met relatief lage N-depositie, was Grijs kronkelsteeltje geheel verdwenen. Geen enkel fragment had het overleefd. In Wekerom (het gebied met hoge N-depositie) daarentegen, had 25% van de uitgezaaide fragmenten het overleefd.



Figuur 5.11. De relatie tussen de *Campylopus*:korstmossen ratio in een transect van 20 m in recent gekoloniseerde haarmosmatten en de hoogte van de stikstofdepositie.

Korstmossen lieten een iets ander patroon zien. *Cladonia coccifera*, een algemene soort die voorkomt in matten van Ruig haarmos, vertoonde geen verschil in overleving tussen de twee gebieden. De overleving lag in zowel Drouwen als Wekerom rond de 50%. Ook *Cladonia portentosa*, een relatief robuust rendiermos dat vooral in oudere grazige vegetaties voorkomt, deed het in beide gebieden even goed. Ook hier lag de overleving rond de 50%. Deze soort is echter niet overal algemeen, mogelijk door een beperkte dispersiecapaciteit. De soort verspreidt zich hoofdzakelijk met grote fragmenten, in tegenstelling tot *C. coccifera*, die vaak sporen en fijne (vegetatieve) sporediën vormt. Een aantal korstmossen lijkt echter gevoeliger voor N-depositie. *Cladonia strepsilis*, ook een soort uit het haarmosstadium, maar veel zeldzamer, deed het slecht in Wekerom.

Tabel 5.10. Overleving na één jaar van fragmenten van korstmossen en Grijs kronkelsteeltje in soortenarme, recent ontstane haarmosmatten in een gebied met relatief lage N-depositie (Drouwenerzand) en een gebied met hoge N-depositie (Wekeromse zand).

Soort	Drouwenerzand overleving (%)	Wekeromse zand overleving (%)	P-waarde
<i>Campylopus introflexus</i>	0 (1)	25 (12)	0,0059
<i>Cladonia portentosa</i>	45 (3)	58 (23)	n.s.
<i>Cladonia coccifera</i>	57 (36)	50 (20)	n.s.
<i>Cladonia strepsilis</i>	32 (4)	10 (3)	0,0001
<i>Stereocaulon condensatum</i>	5 (6)	6 (2)	n.s.

In Drouwen bedroeg de overleving nog 32%, maar in Wekerom slechts 10%. De zeldzame *Stereocaulon condensatum*, met een optimum in hele jonge, nog niet gesloten haarmosmatten, deed het zelfs in beide gebieden zeer slecht. Het is maar een beperkte steekproef aan soorten, maar dit uitzaai-experiment geeft wel aan dat meer algemene soorten mogelijk niet zo heel veel last hebben van hoge N-depositie, maar bepaalde soorten zoals *C. strepsilis* des te meer. De precieze oorzaak hiervan is vooralsnog niet duidelijk.

Ketner-Oostra et al. (2009) beschrijven de terugkeer van korstmossen na het bewerken van vergraste stuifzandheide met een stuifzandreiniger. Hierbij bleken korstmossenrijke vegetaties sneller terug te komen op plekken waar voorheen ook veel korstmossen groeiden. Bij de stuifzandreiniger worden alleen grote fragmenten, zoals graspollen uitgezeefd en blijven korstmossenfragment verspreid achter. Dispersie van korstmossen op een organische stofrijke bodem kan dus leiden tot terugkeer van korstmossen, hoewel in dat experiment ook veel Grijs kronkelsteeltje ging groeien.

5.1.4 Achteruitgang van korstmosvegetaties

Het negatieve effect van hoge N-depositie op korstmossen wordt ondersteund door een inventarisatie van 20 stuifzandgebieden, waarbij 181 gedetailleerde vegetatieopnamen van 1 m² zijn gemaakt in verschillende successiestadia, waarvan 65 in korstmossenvegetaties. De korstmosvegetaties zijn op voorhand verdeeld over vegetaties met kleine, vooral bekervormige soorten, en vegetaties met vooral struikvormige, grotere rendiermossen. In gebieden met relatief lage N-depositie zijn de kleine korstmosvegetaties redelijk algemeen (Fig. 5.12). In gebieden met hoge N-depositie komen deze veel minder voor. Ook zijn opnames met 9 soorten korstmossen of meer in gebieden met hoge N-depositie erg zeldzaam.

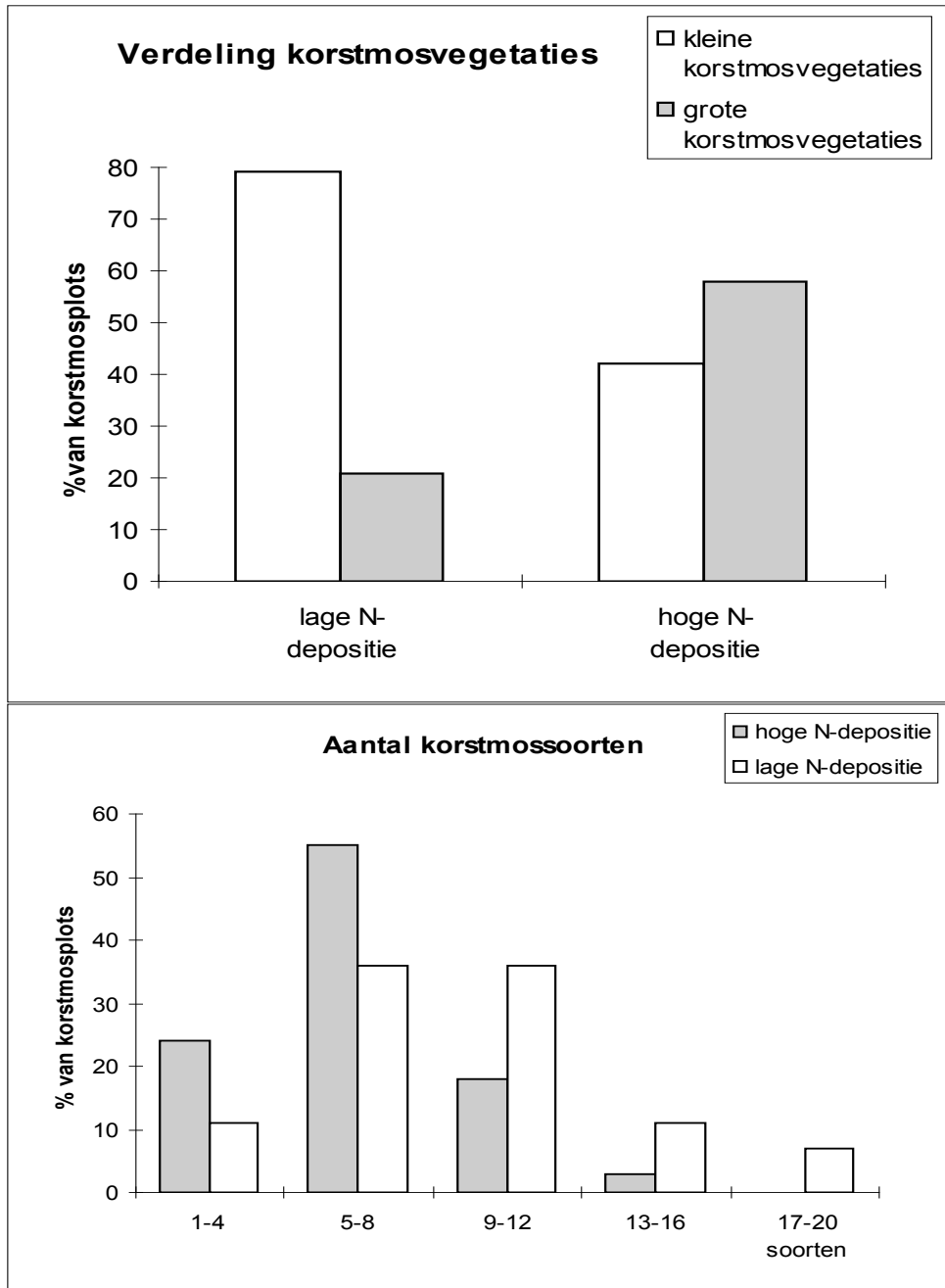
Korstmosvegetaties in de stuifzanden uit het Netwerk Ecologische Monitoring (Sparrus et al., 2009) vertonen hetzelfde beeld: ze zijn iets armer aan korstmossen in gebieden met hoge stikstofdepositie. Bij deze analyse zijn korstmossenrijke kustduinen en heiden op stuwwallen e.d. uiteraard weggelaten (Fig. 5.13).

Een derde *proxy* voor de achteruitgang van korstmossen bij hoge N-depositie betreft de bodemvorming onder korstmosvegetaties (Tabel 5.11). De dikte van de A_h-horizont kan gebruikt worden als maat voor de leeftijd. In gebieden met hoge N-depositie hebben korstmosrijke vegetaties gemiddeld een dikkere bodem. Dit suggereert dat de nog aanwezige korstmosvegetaties relatief oud zijn en er minder jonge korstmosvegetaties worden gevormd.

Tabel 5.11. De dikte van de A-horizont onder verschillende vegetatietypen in twee regio's in Nederland. Noord Nederland met een relatief lage stikstofdepositie en Midden/Zuid Nederland met een relatief hoge stikstofdepositie.

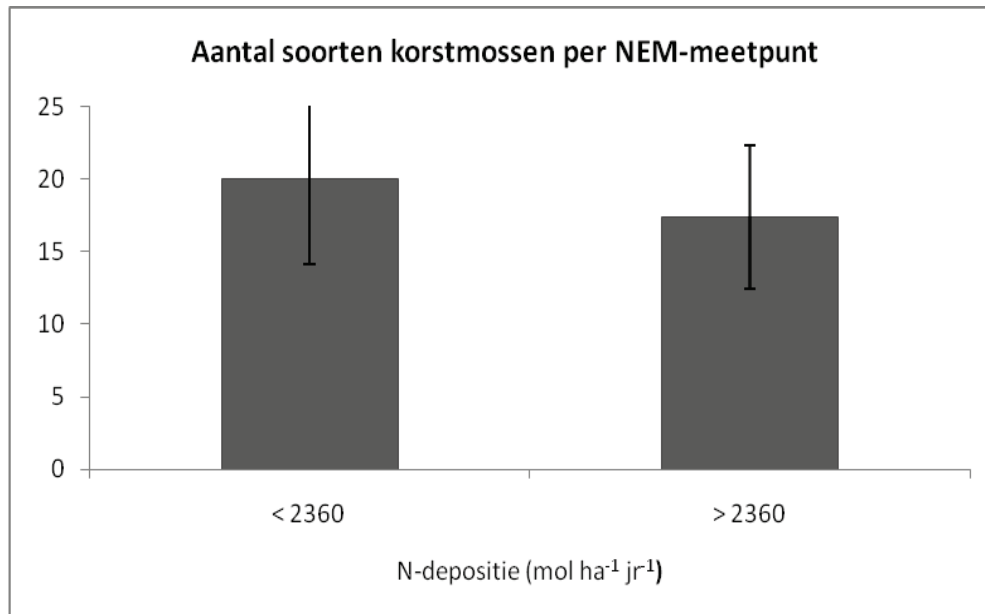
Vegetatietype / Regio	Dikte van A _h -horizont (cm)	Significantie
Kleine korstmossenvegetaties		
Noord Nederland	4,9	a
Midden/Zuid Nederland	8,4	b
Campylopus-matten		
Noord Nederland	4,4	n.s.
Midden/Zuid Nederland	4,0	n.s.
Rendiermosvegetaties		
Noord Nederland	6,6	n.s.
Midden/Zuid Nederland	7,2	n.s.

Alleen voor vegetaties met bekermossen en andere "kleine" korstmossen in haarmosmatten is het verschil significant ($P < 0,05$).



Figuur 5.12. A) De verdeling van vegetaties met kleine en grote korstmossenvegetaties over gebieden met hoge en lage stikstofdepositie. B) Het aantal soorten korstmossen per plot. Beide figuren zijn gebaseerd op een selectie van 181 plots, gekozen via stratified random selectie in 20 stuifzandgebieden in Nederland (Bron stikstofdepositie: OPS 2006 op 250 meter-resolutie).

Uiteindelijk lijken de kleine korstmossenvegetaties, gedomineerd door beker mossen het meest gevoelig voor concurrentie met Grijs kronkelsteeltje en dus voor stikstofdepositie. Wanneer we een selectie maken van kleine korstmossen uit bedreigde en zeldzame soorten uit Tabel 3.1, dan zijn de volgende soorten het meest gevoelig: *Cladonia borealis*, *Cladonia monomorpha*, *Cladonia phyllophora*, *Cladonia pulvinata*, *Cladonia strepsilis*, *Cladonia verticillata*, *Micarea leprosula*, *Pycnothelia papillaria* en *Stereocaulon saxatile*.



Figuur 5.13. Het aantal soorten korstmossen per meetpunt in het NEM Meetnet Korstmossen (Bron: BLWG) voor 51 grote pq's in stuifzanden verspreid over Nederland (heiden zijn weggelaten) gescheiden naar stikstofdepositie van de mediaan van de plots. Het verschil is licht significant ($P = 0,09$) (Bron stikstofdepositie: OPS 2006 op 250 m resolutie).

5.1.5 Grijs kronkelsteeltje, en dan?

Nadat zich een mat van Grijs kronkelsteeltje heeft ontwikkeld, kan deze jarenlang blijven bestaan. In de ectorganische dode moslaag, die zich net onder het levend, groene deel bevindt, vindt een efficiënte afbraak en terugwinning van nutriënten plaats. Zodra de mosmat enkele centimeters hoog is geworden, verbreekt deze door betreding, krimpt en uitzetting door wateropname, en omwoelen door vogels en wild.

Grijs kronkelsteeltje kan ook een voorbode zijn voor vergrassing. Ondergronds vindt vegetatieve uitbreiding van grassen plaats, met name door Zandstruisgras en Zandzegge, waarvan de uitlopers regelmatig scheuten vormen die boven de mosmat uitkomen. Polvormende grassen hebben minder kans om zich te vestigen. Uiteindelijk kan beschaduwing leiden tot afname van de vitaliteit van Grijs kronkelsteeltje. Ook is waargenomen dat zich lokaal soms grazige rendiermosvegetaties ontwikkelen op blokjes van Grijs kronkelsteeltje (Ketner-Oostra & Sýkora 2008).

Op een plek op het Deelensche Veld op de Hoge Veluwe is waargenomen dat Grijs kronkelsteeltje geheel is verdwenen (Bierman & Daniels, 1997) waarbij tijdelijke intensieve betreding van kleine korstmossenvegetaties door het verwijderen van wildrasters voor kale humeuze bodem zorgde en zodoende de invasie mogelijk maakte. De korstmossenvegetatie die ervoor in de plaats kwam, was een soortenrijke rendiermosvegetatie. De in de vorige paragraaf genoemde gevoelige "kleine" soorten kwamen niet of nauwelijks meer voor, terwijl dat in de Ausgangssituatie wel het geval was.

Het precieze verloop van het aftakelen van matten van Grijs kronkelsteeltje moet nog nader worden uitgezocht. Na de opmars van de soort in met name de jaren '80 en '90 is het aftakelen van dit vegetatietype pas recent goed waarneembaar.

5.2 Vergrassing in stuifzanden

Vergrassing lijkt in stuifzanden veel minder op te treden dan in bijvoorbeeld heide en kalkarme duinen (Kooijman & Besse, 2002; Remke *et al.*, 2009). Toch zijn er duidelijke effecten van hoge N-depositie te onderscheiden. In Kootwijk, een gebied met relatief hoge N-depositie, zijn grassen hoger, en hebben een hogere N:P ratio dan in Drouwen, een gebied met relatief lage N-depositie. Ook reageerden grassen, in tegenstelling tot mossen en korstmossen, positief op N-bemesting. Potentiële vergrassers zijn grassoorten met wortelstokken: *Agrostis vinealis* (Zandstruisgras) vormt altijd losse zoden en weinig strooisel. Vaak zijn plekken met een hoge dichtheid aan *Agrostis* nog steeds een geschikte groeiplaats voor korstmossen. In hoofdstuk 3 is beschreven dat rendiermossen *Agrostis* zelfs kunnen wegconcurreren. Dat ligt vooral aan de korte, laag aan de stengel geplaatste bladeren.

Ammophila arenaria (Helm) komt in stuifzandgebieden als relict voor. Groeiplaatsen geven aan dat het terrein op die plek al zeer lange tijd open is. In heide en bos kan de soort niet meer overleven. Vermoedelijk is de soort op alle vindplaatsen aangeplant en heeft zich slechts mondjesmaat met wortelstokken uitgebreid. Groeiplaatsen zijn vooral duintoppen en zijn hooguit enkele vierkante meters groot.

Carex arenaria (Zandzegge) komt in zeer lage dichtheden voor in stuifzanden. Kapvlakten en bosranden hebben de voorkeur van deze soort. In Bergerheide (zeer hoge stikstofdepositie) treedt vergrassing met Zandzegge op na een invasie met Grijs kronkelsteeltje. Het is momenteel nog onduidelijk hoe de situatie zich daar gaat ontwikkelen. In andere stuifzandgebieden komt dit verschijnsel zelden voor. In de kustduinen is de toename van deze soort duidelijk gecorreleerd aan een toename van macronutriënten, vooral fosfor (Kooijman & Besse, 2002).

Deschampsia flexuosa (Bochtige smele) komt in het stuifzandlandschap vooral voor in naaldbos en op kapvlakten. In stuifzandheide is de soort in lage dichtheden aanwezig en vormt nergens een probleem. Op kapvlakten waar de oorspronkelijke bosbodem is blijven liggen, blijven de planten klein en bloeien nauwelijks vergeleken met de situatie in bossen.

5.3 Spontane bosopslag in stuifzanden

In een gesloten pioniervegetatie is opslag van vliedennen een bedreiging voor de openheid van het landschap en de verdere ontwikkeling van korstmossenvegetaties en stuifzandheide. Na vestiging van vliedennen zijn versnelde bodemverzuring en de vorming van een humusprofiel belangrijke onomkeerbare processen. Emmer (1997) geeft aan dat in 59 jaar oud, aangeplant Grove dennenbos op het Hulshorsterzand de bodems bestaan uit een A_h -horizont van gemiddeld 2,2 cm dikte met een $pH(H_2O)$ van 3,95. De $pH(H_2O)$ van de bodem in deze relatief jonge dennenbossen is veel lager dan van pioniervegetatie van dezelfde leeftijd, nl. 4,4 tot 4,6 in rendiermosvegetaties en stuifzandheide. Hierbij moet overigens worden opgemerkt dat de A_h -horizont in rendiermosvegetaties en stuifzandheide juist veel dikker is, gemiddeld ongeveer 7 cm. De relatief dunne A_h -horizont geeft aan dat Grove den al in het haarmosstadium kan kiemen en uitgroeien tot een volwassen boom. Uit observaties blijkt dat spontane opslag van Grove den het meest optreedt in uitgestoven laagten en dat een dikkere A_h -horizont de kieming en overleving bevordert. Oudere successiestadia zijn dus meer gevoelig voor dichtgroeien met bosopslag.

Emmer (1995) vond dat gedurende de bosontwikkeling een humusprofiel wordt opgebouwd van tussen de 1,8 en 9,8 kg/m² (na respectievelijk 15 en 124 jaar). Ook vindt podsolering plaats in de minerale bodem. Dit zijn processen die niet plaatsvinden in de pioniervegetaties van het open stuifzandlandschap. Voor het behoud van pioniervegetaties betekent dit dat het verwijderen van jonge bomen moet gebeuren voordat een strooisellaag wordt gevormd. Bij het verwijderen van oudere (>10 jaar) Grove dennen blijft na kap een strooisellaag achter waarin zich *Grijs kronkelsteeltje* en later rendiermossen en grassen kunnen vestigen. Dit staat de ontwikkeling van de soortenrijke kleine korstmossenvegetaties in de weg.

Opslag van vliegdennen is ook een probleem vanwege afnemende windwerking in actieve stuifzandgebieden en ook vanwege de relatief gunstige omstandigheden voor kieming van een volgende generatie bomen. In veel grote stuifzandgebieden, zoals het Kootwijkerzand, is de bosrand op die manier het open terrein ingeslopen. Dit heeft uiteindelijk een bijna exponentiële afname van het open stuifzandlandschap tot gevolg. Het verwijderen van opslag heeft in veel stuifzandgebieden prioriteit, maar in de praktijk wordt dit nog te weinig structureel aangepakt en is de maatregel niet subsidiabel.

5.4 Conclusies versnelde successie

- In stuifzanden kunnen 6 duidelijke ontwikkelingsstadia worden onderscheiden: kaal zand, haarmosmatten, korstmossenvegetaties, matten van *Grijs kronkelsteeltje*, door grassen en mossen gedomineerde vegetaties en stuifzandheide. Gedurende de successie van vegetatie en bodem neemt de pH af, en de hoeveelheid organische stof, beschikbare basische kationen en andere nutriënten toe. Regionale verschillen zijn er wat betreft textuur van het zand, die in de rivierduinen (Maasduinen) grover is dan in de rest van het land, en in mineralenrijkdom, waarbij de Veluwe rijker is dan de noordelijke stuifzandgebieden. Dit heeft echter geen effect op de successie.
- Het oppervlak aan open stuifzand is in acht onderzochte gebieden in de periode 1950 tot 2007 gehalveerd, waarbij de afnamesnelheid in de periode 1980-2007 hoger was dan in de daaraan voorafgaande periode. Het oppervlak pioniervegetatie, waarin zich de meeste voor stuifzanden karakteristieke soorten bevinden, is nagenoeg gelijk gebleven. De afname van kaal zand is nagenoeg gelijk aan de toename van bos en heide. De algengroei wordt deels verantwoordelijk gehouden voor deze toename. Het bleek dat de algenbedekking hoger is in gebieden met hoge stikstofdepositie, van kaal zand tot stuifzandheide.
- In uitgestoven laagten is de vegetatiesuccessie gemiddeld verder dan op stuifzandbodems, vooral op stuifduinen. Dit brengt met zich mee dat in uitgestoven laagten het grootste oppervlak aan soortenrijke vegetaties voorkomt en ook het meest gevoelig zijn voor verbossing. Overigens is er geen significant verschil in bodemkenmerken tussen uitgestoven laagten en stuifzanden. Met name de stabiliteit is de belangrijkste verklaring voor de snellere successie.
- Stikstofdepositie leidt tot geringe, maar significante bodemverzuring in stuifzanden die gepaard gaat met een hogere Al:Ca-ratio in de latere

successiestadia. Ook leidt hoge stikstofdepositie tot een hoger gehalte aan voor de vegetatie beschikbaar anorganisch stikstof (ammonium en nitraat) in de bodem. De vegetatie is gemiddeld hoger bij hoge N-depositie, en ook de N:P-ratio van grassen en micro-organismen gaat omhoog. Behalve een direct effect van hoge N-depositie op de N-beschikbaarheid is er ook een indirect effect. De stikstofmineralisatie neemt toe gedurende de successie, maar is ook hoger bij hoge dan bij lage stikstofdepositie.

- In het algemeen leidt stikstofbemesting tot een toename van grassen en een afname van korstmossen. Op mossen had twee jaar van stikstofbemesting geen effect. Fosfaatbemesting leidde tot een flinke toename van korstmossen, vooral in vegetaties met rendiermossen (Drouwenerzand).
- Er is een duidelijk verband tussen het dominante optreden van de invasieve exoot Grijs kronkelsteeltje en verhoogde stikstofdepositie. Bij kolonisatie van haarmosmatten neemt de verhouding tussen Grijs kronkelsteeltje en korstmossen toe naarmate de N-depositie hoger is. Ook de overleving van uitgezaaide fragmenten van Grijs kronkelsteeltje was het hoogste in een gebied met hoge stikstofdepositie. Kolonisatie door korstmossen is geremd bij hoge N-depositie. Met name kleine *Cladonia*-soorten die op minerale bodem groeien (o.a. *C. strepsilis*, *C. pulvinata* e.d.) kunnen zich niet goed vestigen. Ook uitgezaaide fragmenten van *Cladonia strepsilis* werden bij hoge stikstofdepositie geremd.



6 Invloed van abiotische veranderingen op fauna gemeenschappen in stuifzanden

6.1 Effecten van versnelde successie en dominantie van Grijs kronkelsteeltje op de bodemfauna van stuifzanden

Stuifzanden zijn arm aan nutriënten en vooral in de eerste successiestadia is zowel de variatie als de hoeveelheid voedsel beperkt. De aansturing van het voedselweb door primaire producenten in stuifzanden wordt voornamelijk bepaald door algen en blauwwieren, Buntgras, Ruig haarmos en - in latere stadia - korstmossen. Andere vaatplanten en mossoorten komen bij een normale ontwikkeling pas na enkele decennia voor. Ook de vorming van een organische bodemlaag en strooisel verloopt zeer langzaam.

In deze paragraaf wordt nader ingegaan op de vraag of de opbouw van het voedselweb in stuifzanden verandert onder invloed van verhoogde stikstofdepositie. Deze verandering kan worden veroorzaakt door een snellere vegetatiesuccessie of door het optreden van andere successiestadia met dominantie van Grijs kronkelsteeltje (hoofdstuk 5), hoge grassen (bijv. Bochtige smele en Zandzegge) en de strooisel- en humuslaag die deze soorten produceren. Daarnaast kunnen veranderingen optreden door de toename van beschikbare stikstof in de aanwezige plantensoorten, hun strooisel en humus en de organismen die deze organische laag afbreken (met name schimmels).

Indien deze veranderingen optreden, zal dit het eerste zichtbaar zijn bij de bodemfauna die de basis vormt van het voedselweb. De bodemfauna wordt vaak opgedeeld in micro-, meso- en macrofauna. In dit onderzoek is de bodemmesofauna (bodemmijten en springstaarten, ofwel bodemmicroarthropoden) onderzocht en de bodemmacrofauna (alle ongewervelden >2 mm). De bodemmicrofauna (met name nematoden) is hier niet onderzocht, maar is in stuifzanden al eerder bestudeerd door De Goede (1993a; 1993b).

Om verschuivingen in de bodemmesofauna causaal te kunnen koppelen aan verhoogde stikstofdepositie, zijn er bodemmonsters genomen bij het bemestingsexperiment dat tussen 2006 en 2009 is uitgevoerd in het Drouwenerzand (vrij lage N-depositie) en het Kootwijkerzand (hoge N-depositie; zie hoofdstuk 5). In alle vegetatietypen van het experiment is in november 2006 (voor de start van het experiment) en in maart 2009 de bodemmesofauna bemonsterd in controleplots en in plots waar bemest is met stikstof of fosfaat. De bodemmesofauna is bemonsterd op 75 locaties, verdeeld over 8 stuifzandterreinen. Voor het bemestingsexperiment zijn 21

monsterlocaties voor en na behandeling bemonsterd. In totaal zijn er dus 96 monsters genomen. De bodemmacrofauna is bemonsterd op 44 locaties verdeeld over 6 stuifzandgebieden. Voor een beschrijving van de bemonsteringsmethodiek wordt verwezen naar bijlage H6.

Om veranderingen in de samenstelling van de bodemfauna te kunnen verklaren is op twee manieren naar de bodemmesofauna gekeken. Ten eerste is voor alle individuen de *life-history tactic* (LHT) bepaald aan de hand van eigenschappen met betrekking tot reproductie, ontwikkeling, synchronisatie en verspreiding (Siepel, 1994; 1995). Ten tweede zijn de soorten verdeeld in voedselgilden op basis van het type voedsel wat de soorten eten en de manier waarop dit gebeurt (Siepel, 1996). De bodemmacrofauna is alleen op voedselgilden ingedeeld. Een bijkomend voordeel van de indeling in voedselgilden en LHT is dat niet elke individu op soort gedetermineerd hoeft te worden, omdat deze binnen een geslacht of soms zelfs familie overeenkomen.

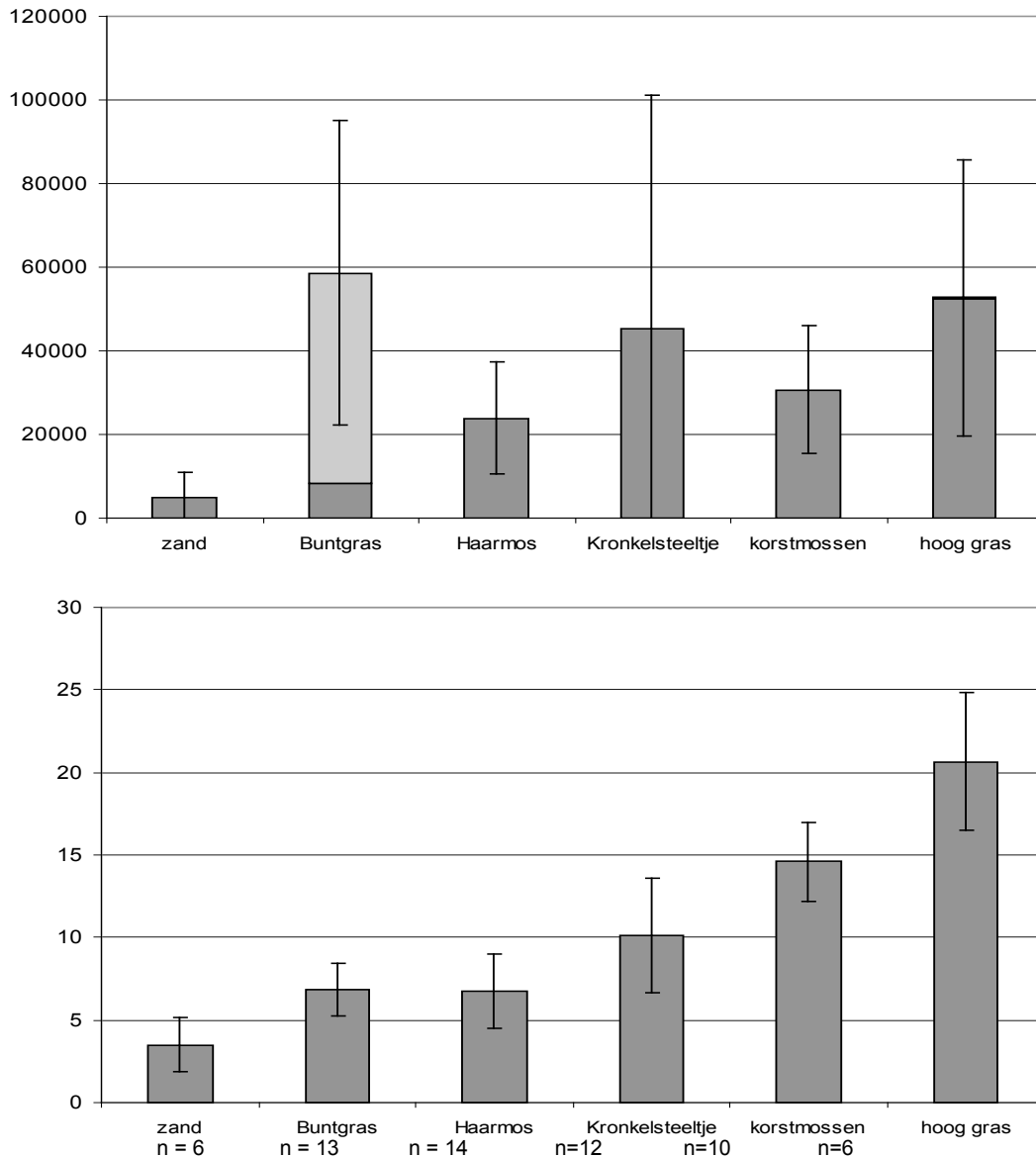
6.1.1 Effecten van stikstofdepositie op de bodemmesofauna

Bodemmesofauna van stuifzanden

In totaal zijn 89 taxa onderscheiden, verdeeld in 49 soorten, 26 geslachten, 13 (sub)families en 1 orde (Bijlage 6.1). De gemiddelde dichtheid van de bodemmesofauna varieert van circa 4700 individuen/m² in open zand tot ruim 50.000 individuen/m² in hoog gras (Figuur 6.1). De gemiddelde dichtheid van microarthropoden in buntgraspollen is met bijna 60.000 individuen/m² zeer hoog.

Deze dichtheden zijn direct onder buntgraspollen aangetroffen. De bedekking van Buntgras is echter maar zo'n 10% van het totale oppervlak, het overige deel is kaal zand. De daadwerkelijke dichtheid van bodemmesofauna over dit vegetatietype zal naar schatting 6.000-10.000 individuen/m² bedragen. De variatie in dichtheden binnen eenzelfde vegetatietype is groot. Alleen in kaal zand komen, zoals verwacht, significant minder hoge dichtheden voor dan in de overige vegetatietypen ($P < 0,01$; eenzijdige T-toets) en in buntgrasvegetaties komen (indien niet gecorrigeerd voor gemiddelde bedekking) hogere dichtheden voor dan in Ruig haarmos ($P = 0,041$; tweezijdige T-toets). Op de grote variatie in dichtheden wordt verder ingegaan bij de bespreking van de levensstrategieën en voedselgilden in de volgende paragrafen.

Het gemiddeld aantal taxa varieert van 4 in open zand tot 21 in hoog gras (Figuur 6.1). Het aantal verschillende taxa dat is vastgesteld laat een duidelijke toename zien die gecorreleerd lijkt te zijn aan de ouderdom van de vegetatie en de daarmee samenhangende hoeveelheid en variatie van voedselbronnen en een stabilisatie van geomorfologie en microklimaat. Naarmate de vegetatiesuccessie vordert treedt er een verschuiving op in de samenstelling, maar geen enkel taxon lijkt strikt gebonden aan een bepaald vegetatietype. Het enige taxon dat in alle monsters voorkwam is het mijtengeslacht *Microtydeus*. De soorten uit dit geslacht zijn zeer kleine bodemmijten die in hoge dichtheden kunnen voorkomen. De meeste variatie in dichtheden van microarthropoden binnen één vegetatietype wordt dan ook veroorzaakt door grote verschillen in dichtheden van het geslacht *Microtydeus*. Mijtengeslachten die in alle vegetatietypen voorkomen zijn *Nanorchestes*, *Tydeidae* en *Eupodes*. Springstaartsoorten die in alle vegetatietypen voorkomen zijn *Mesaphorura macrochaeta*, *Sphaeridia pumilis* en *Pseudisotoma sensibilis*.

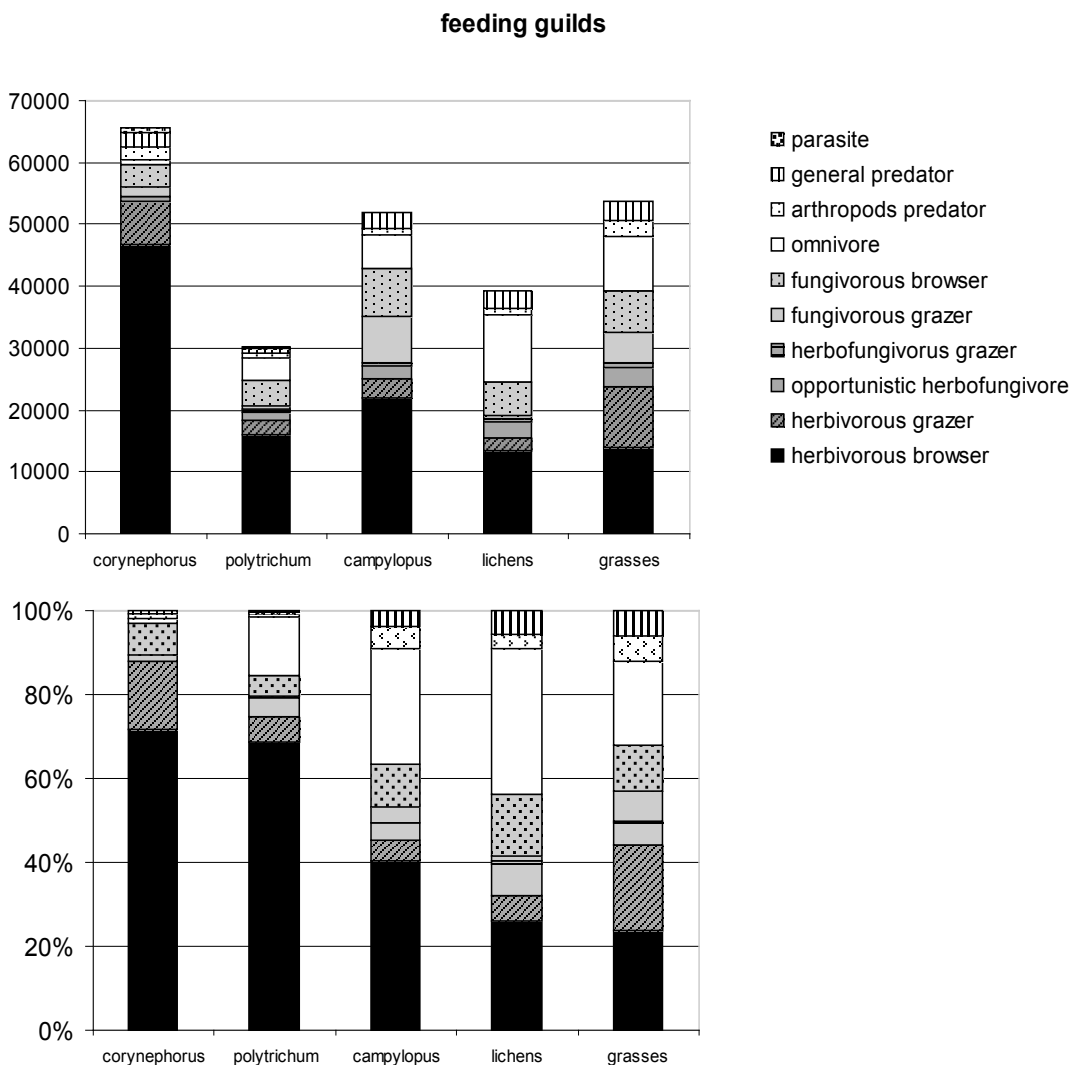


Figuur 6.1. Gemiddelde dichtheid (boven) en aantal aangetroffen taxa (onder) van bodemmicoarthropoden in verschillende vegetatietypen in stuifzandgebieden. Voor Buntgras geeft de lichtgrijze balk de gemiddelde dichtheid aan per monster onder een pol Buntgras. Het donkergrijze deel geeft dichtheden per vierkante meter aan bij een gemiddelde bedekking van 10 % Buntgras.

De dichtheden en soortenrijkdom van microarthropoden nemen toe naarmate de successie in stuifzanden vordert. In open buntgrasvegetaties is de concentratie van microarthropoden onder graspollen veel hoger dan in het open zand daartussen, zodat de dichtheden plaatselijk veel hoger zijn dan in andere, meer homogene vegetatietypen. Voor nematoden werden deze ontwikkelingen al eerder geconstateerd in stuifzanden (De Goede *et al.*, 1993a).

Effecten van vegetatiesuccessie op de verdeling van voedselgilden

In Figuur 6.2 is de bodemmesofauna verdeeld in voedselgilden, uitgedrukt in absolute dichtheden en de procentuele verdeling van de verschillende voedselgilden. Opvallend is het zeer grote aandeel van herbivore browsers, voornamelijk in Buntgras en Ruig haarmos (70-75%), maar ook in de overige vegetatietypen (23-40%). Ter vergelijking; in een droog mesotroof grasland of een oude bosbodem is maximaal 7%, maar vaak nog een veel kleiner deel van de microarthropoden afkomstig uit dit voedselgilde (Siepel, 1996). Herbivore browsers kunnen slecht verteerbaar voedsel aan, doordat ze de celwand alleen beschadigen of doorprikken en de inhoud opeten. Dit maakt het mogelijk om algen, wortels van Buntgras en waarschijnlijk ook van Ruig haarmos en Grijs kronkelsteeltje te consumeren. Bij nematoden werden gemeenschappen in pioniervegetaties van stuifzanden juist gedomineerd door omnivore soorten (De Goede, 1993b).



Figuur 6.2. Verhoudingen tussen de voedselgilden van bodemmicroarthropoden in verschillende vegetatietypen van stuifzanden, uitgedrukt in gemiddelde dichtheid (ind./m², boven) en procentueel (onder).

In verder ontwikkelde vegetatietypen, waar naast mossen en Buntgras ook andere grassen, kruiden en schimmels voorkomen, nemen omnivore soorten toe, evenals fungivore browsers en grazers. Fungivore browsers in buntgrasvegetaties foerageren waarschijnlijk op mycorrhizaschimmels op de wortels van Buntgras. Carnivore soorten, zowel generalisten als soorten die op geleedpotigen prederen, en parasieten komen in alle successiestadia in ongeveer dezelfde lage dichtheden voor.

Er is een duidelijke verschuiving te zien in de relatieve abundantie van de verschillende onderscheiden taxa in de loop van de vegetatiesuccessie. Een versnelde vegetatiesuccessie als gevolg van hoge stikstofdepositie zal dan ook een verschuiving in de bodemmesofauna van stuifzanden teweeg brengen. Dominantie van Grijs kronkelsteeltje of grassen lijkt op het niveau van voedselgilden geen grote verschuiving te veroorzaken ten opzichte van lichenensteppes als eindstadium van open stuifzandgebieden.

Effecten van stikstofdepositie op de verdeling van levensstrategieën

In Figuur 6.3 zijn de bodemmicroarthropoden verdeeld in levensstrategieën. De gemiddelde dichtheden geven eenzelfde beeld als de procentuele verhoudingen tussen de verschillende tactieken. Twee tactieken springen er zeer sterk uit. Ten eerste de soorten met een facultatieve rust of diapauze. Deze tactiek maakt het mogelijk om ongunstige periodes te overleven, zoals een extreem microklimaat of sterke verstoring als gevolg van geomorfologische processen.

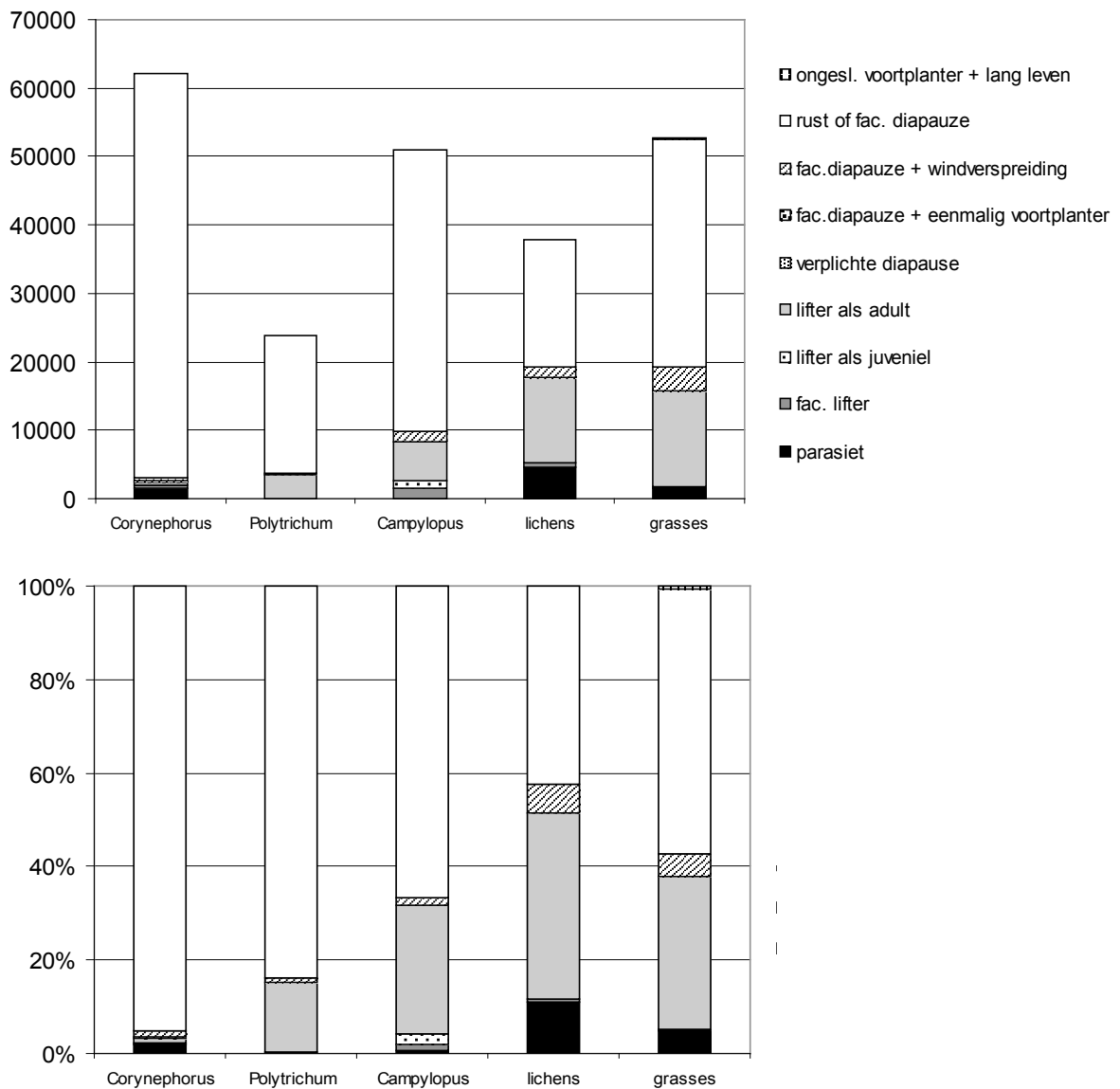
Deze tactiek is overal zeer sterk vertegenwoordigd, maar nog het meest in open en dynamische vegetatietypen van Buntgras en Ruig haarmos (95-83%). In de meer stabiele vegetatietypen komt een andere tactiek naar voren, namelijk de soorten die als adult meeliften om nieuwe terreinen te bereiken (tot 40%). Let wel, in droge mesotrofe graslanden en oude bossen halen deze tactieken nooit meer dan enkele procenten (Siepel, 1996). Daarnaast zijn er nog twee tactieken die vooral in de verder ontwikkelde, stabiele stadia optreden. Dit zijn soorten met een facultatieve diapauze die via windverspreiding verplaatsen en parasitaire soorten. Van de windverspreiders mag verwacht worden dat deze ook in de meer dynamische vegetatietypen voor kunnen komen, de parasieten zijn echter afhankelijk van een groot en continu aanbod van geschikte gastheren en zijn daarom gebonden aan stabiele vegetatietypen. De overige tactieken spelen geen rol van betekenis in het stuifzandsysteem.

Ook de relatieve abundanties van taxa die behoren tot verschillende levensstrategieën en voedselgilden laten een zeer duidelijke verschuiving zien die gecorreleerd lijkt te zijn aan vegetatiesuccessie. De belangrijkste levensstrategie in stuifzandsystemen, vooral in pionierstadia, is het tijdelijk in rust of facultatieve diapauze gaan om ongunstige condities te overleven. Deze strategie wordt in stabiele, verder ontwikkelde vegetatietypen wat minder belangrijk, terwijl soorten die als adult meeliften naar nieuwe locaties toenemen. Voor de levensstrategieën en voedselgilden geldt dat er een duidelijke verschuiving is waar te nemen gedurende de vegetatiesuccessie, maar dat geen enkele strategie of gilde gebonden is aan een specifiek vegetatietype.

In Figuur 6.4 staan de levensstrategieën en voedselgilden afgebeeld voor alle monsters die onder Grijs kronkelsteeltje zijn genomen. Het eerste wat opvalt, is de zeer grote variatie in dichtheden van microarthropoden tussen de

monsters, oplopend tot een factor 36. In andere vegetatietypen (met uitzondering van kaal zand, waar in sommige monsters maar een enkel individu is aangetroffen) bedraagt de maximale variatie een factor 4,0 (hoog gras) tot 7,5 (lichenen). De grootste variatie treedt op tussen terreinen, waarbij opvalt dat de monsters op de Maasduinen zeer hoge dichtheden aan microarthropoden bevatten. Maar ook binnen een terrein kan de variatie groot zijn, zoals in het Kootwijkerzand (verschil factor 17,6).

Life-history tactics

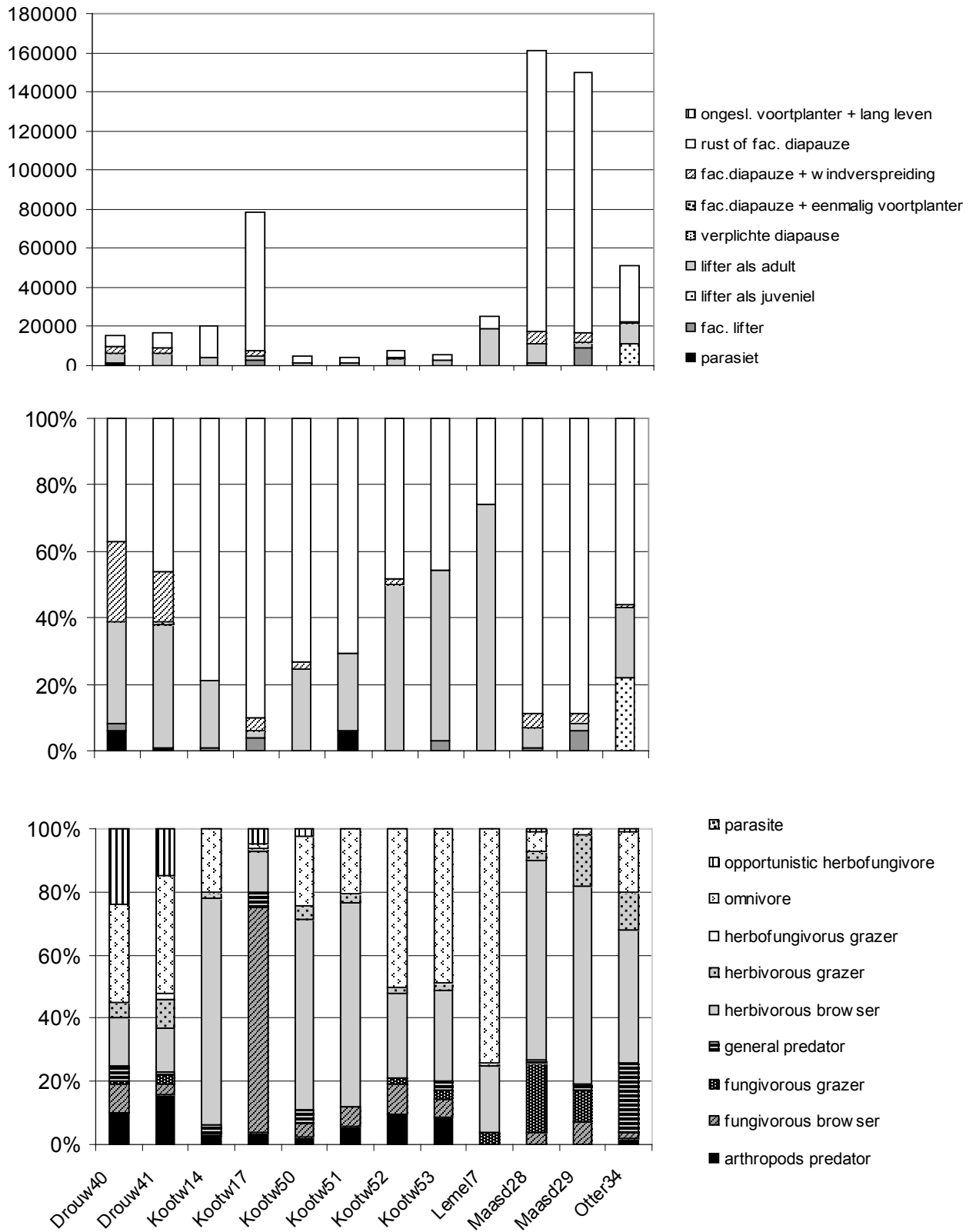


Figuur 6.3. Verhoudingen tussen de levensstrategieën van bodemmicroarthropoden in verschillende vegetatietypen van stuifzanden, uitgedrukt in gemiddelde dichtheid (ind./m^2 , boven) en procentueel (onder).

De monsters die het sterkst afwijken in de totale dichtheden wijken ook af in de samenstelling van levensstrategieën en voedselgilden van microarthropoden. Zo zijn in de Maasduinen en in monster 17 van het Kootwijkerzand de soorten met een rust of facultatieve diapauze zeer dominant. Dit effect wordt in de Maasduinen volledig veroorzaakt door de aanwezigheid van hoge dichtheden van mijten van de geslachten *Microtydeus*, *Brachychthonius* en *Nanorchestes* en de soort *Liochthonius simplex*. In monster 17 van het Kootwijkerzand komt de hoge dichtheid vooral voor rekening van de springstaart *Proisotoma minuta*. Individuen van al deze taxa hebben dezelfde levensstrategie, maar waar de mijten allemaal *herbivorous browser* zijn, is de springstaart *Proisotoma minuta* een *fungivorous browser* die leeft van schimmels in verterend organisch materiaal. Ook de twee monsters die in het Drouwenerzand zijn genomen en het monster op het Otterlose Zand wijken enigszins af. Dit geldt niet voor de totale dichtheid aan microarthropoden en het relatief voorkomen van de levensstrategieën. Echter, bij de voedselgilden valt het relatief hoge aandeel parasieten op in combinatie met opportunistische *herbofungivores*, *general predators* en *arthropod predators*. Deze voedselgilden passen meer bij voedselrijke en stabiele systemen dan bij stuifzanden.

De grootste variatie in dichtheden en verhoudingen tussen strategieën en voedselgilden komen voor binnen de door Grijs kronkelsteeltje gedomineerde vegetaties. Hierin lijkt een zeer sterke relatie te bestaan met de ontstaansgeschiedenis van de Grijs kronkelsteeltje vegetaties in verschillende terreinen of delen binnen een terrein. Hierin worden drie trajecten onderscheiden. Ten eerste kan Grijs kronkelsteeltje gaan domineren op kapvlaktes of rondom solitaire bomen die worden verwijderd, waarbij de strooisellaag blijft liggen en gaat mineraliseren. Dit is het geval op het Drouwenerzand en op sommige plekken op het Kootwijkerzand en het Otterlose Zand. Dit resulteert in hoge aandelen van voedselgilden die afhankelijk zijn van voedselrijke, stabiele systemen, zoals predatoren en fungivoren. Een tweede reden dat Grijs kronkelsteeltje kan gaan domineren is door het vermengen van mineraal zand met een organische bodemlaag, vaak in combinatie met een verhoogde stikstofdepositie. Dit is het geval op de Lemelerberg, waar het hoge aandeel omnivoren opvalt. Tenslotte kan Grijs kronkelsteeltje op een minerale bodem gaan domineren indien de stikstofdepositie extreem hoog is. Dit is zeer waarschijnlijk het geval op de Maasduinen. Hier worden dichtheden van bodemmicroarthropoden aangetroffen die tientallen malen hoger zijn dan in andere terreinen en worden de gemeenschappen gedomineerd door *herbivorous browsers* en *fungivorous grazers*, terwijl omnivoren relatief weinig aanwezig zijn.

Er moet dus geconcludeerd worden dat verhoogde stikstofdepositie een zeer duidelijk effect heeft op de dichtheden en samenstelling van de bodemmicroarthropoden, zowel via een versnelde vegetatiesuccessie als direct. Dit komt overeen met de resultaten van Cole *et al.* (2005, 2008) die bij een (experimentele) toename van stikstofdepositie in graslanden geen toename van het aantal soorten vonden, maar wel een toename van de totale abundantie aan microarthropoden en een verschuiving van voedselgilden. Welke consequenties dit heeft voor de verdere aansturing van het voedselweb moet nog nader worden onderzocht.



Figuur 6.4. Verdeling van levensstrategieën in monsters van Grijss kronkelsteeltje, uitgedrukt in gemiddelde cumulatieve dichtheden (ind./m², boven) en procentuele verdeling (midden) en de procentuele verdeling van voedselgilden in deze monsters (onder).

In door Grijs kronkelsteeltje gedomineerde vegetatietypen worden geen andere taxa aangetroffen dan in andere vegetatietypen. Dit komt overeen met de bevindingen van St. John *et al.* (2006) die voor uitheemse grassoorten aantoonde dat de samenstelling van gemeenschappen van bodemmijten niet afwijken van die van inheemse grassoorten. Bodemcondities zijn wel sturend, zodat alleen een effect op de samenstelling van de bodemfauna mag worden verwacht als de nieuwe plantensoorten de opbouw van de bodem sterk beïnvloeden. Het effect van een versnelde ophoping van organisch materiaal onder matten van Grijs kronkelsteeltje in vergelijking met Ruig haarmos is wel duidelijk waar te nemen in de verhoudingen tussen levensstrategieën en voedselgilden, die bij Grijs kronkelsteeltje veel meer op die van lichenen en hoog gras lijken.

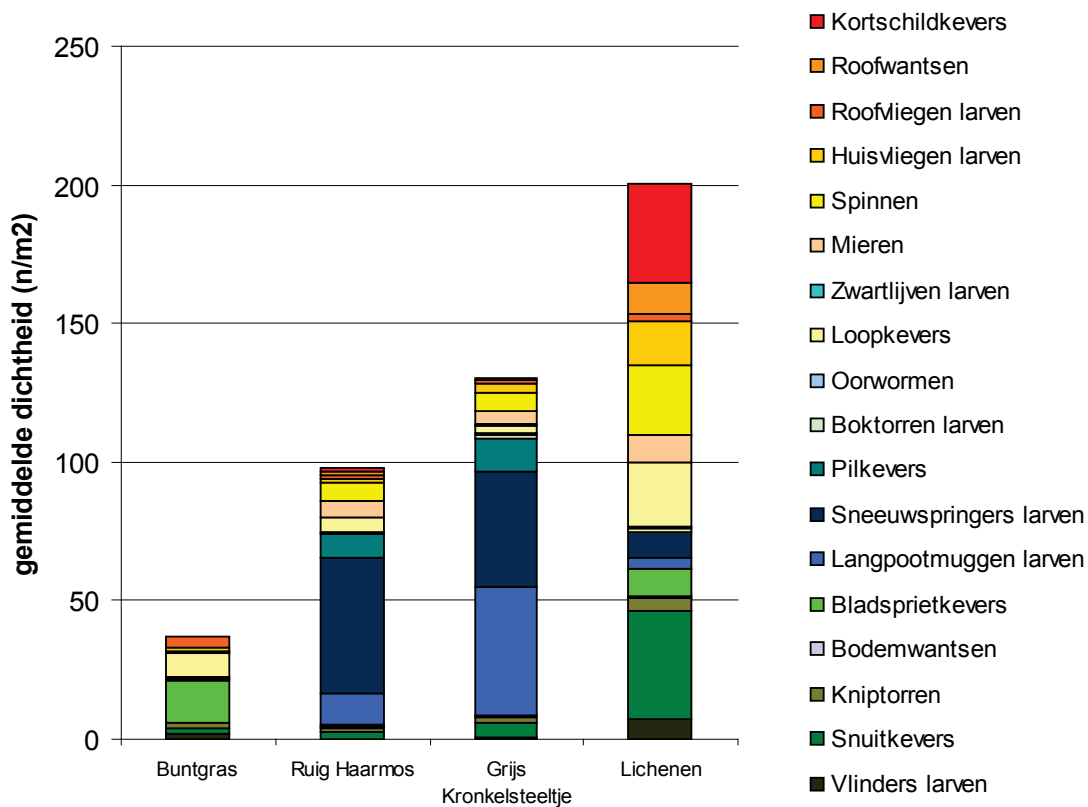
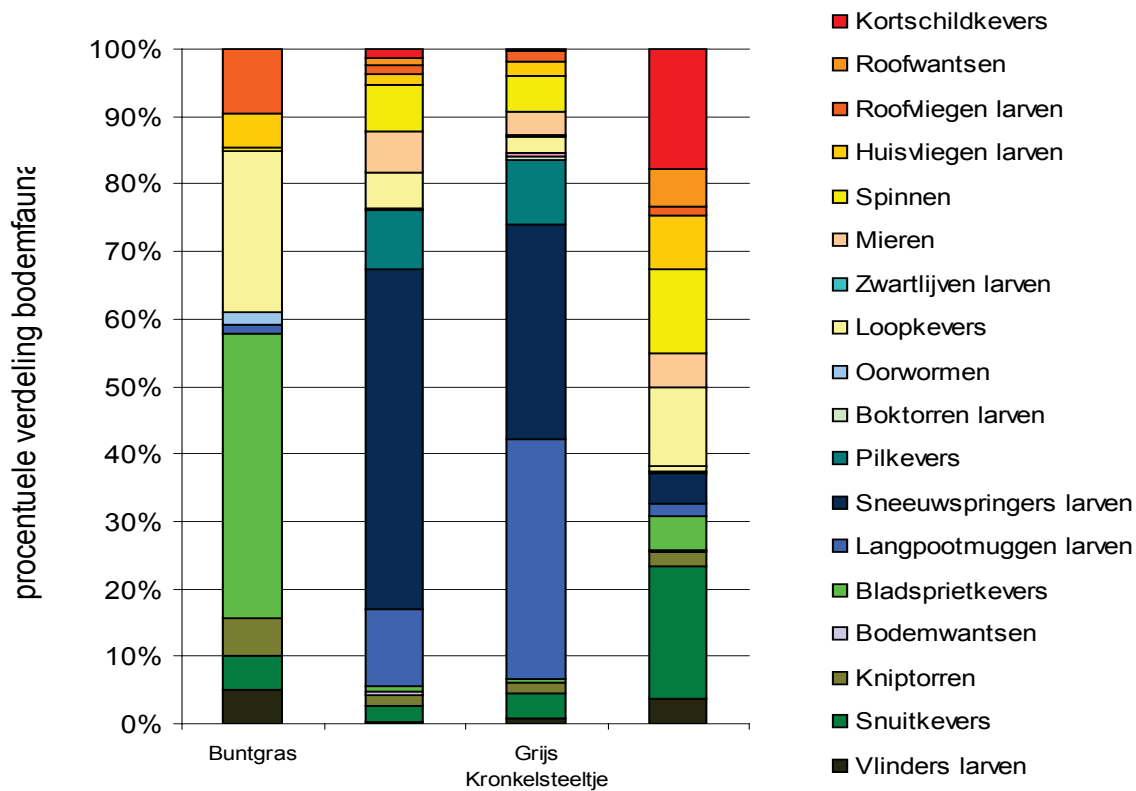
6.1.2 Effecten op de bodemmacrofauna

Soortsamenstelling bodemmacrofauna

In totaal zijn er 1721 individuen van verschillende diergroepen verzameld. Hieronder bevinden zich 1141 larven en poppen (66%) en 580 adulte dieren (34%). In Figuur 6.5 zijn de gemiddelde dichtheden van alle bemonsterde diergroepen weergegeven. In proefbemonsteringen is ook open zand bemonsterd, maar hierin werden geen dieren aangetroffen. De successie van de bodemmacrofauna begint derhalve op het moment dat Buntgras voor een eerste vastlegging van het dynamische zand zorgt. De gemiddelde dichtheid van bodemmacrofauna neemt toe van 37 individuen/m² in Buntgras, 98 individuen/m² in Ruig haarmos, 130 individuen/m² in Grijs kronkelsteeltje en 200 individuen/m². Hierbij moet worden opgemerkt dat tussen het Buntgras grote oppervlaktes open zand aanwezig zijn, in totaal zo'n 75%. Wanneer voor Buntgras de dichtheden per begroeid oppervlak worden berekend, bedragen deze 150 individuen/m² en dus hoger dan de dichtheden in Ruig haarmos of Grijs kronkelsteeltje.

De bodemfauna in buntgrasvegetaties is geclusterd aanwezig tussen de wortels en overstoven stengels. De meest aanwezige diergroepen zijn keversoorten van het geslacht *Psammodytes* (bladspruitkevers), *Harpalus* en *Amara* (loopkevers). Alle keversoorten van deze geslachten zijn herbivoor, *Psammodytes* op bladeren en wortels, *Harpalus* en *Amara* voornamelijk op zaden. Daarnaast zijn er herbivore larven van snuitkevers en kniptorren (ritnaalden) aangetroffen en enkele detritivore huisvlieg-larven. Predatoren komen in lage dichtheden voor en bestaan vrijwel alleen uit larven van roofvliegen (*Asilidae*).

In ruighaarmosvegetaties domineren larven van sneeuwspringers, daarnaast komen adulten en larven van pilkevers (met name *Porcinolus murinus*) voor. Dit zijn allemaal moseters. Larven van langpootmuggen eten waarschijnlijk detritus of anders rhizoïden van Ruig haarmos. Ruighaarmosvegetaties gaan onder normale omstandigheden over in lichenenrijke vegetaties. Onder invloed van een hoge stikstof-depositie (>30kg/ha/jaar) gaat echter Grijs kronkelsteeltje domineren en krijgen lichenen vrijwel geen kans meer om zich te vestigen en uit te breiden. De bodemfauna van deze twee vegetatietypen verschilt aanzienlijk. Vegetaties die gedomineerd worden door Grijs kronkelsteeltje hebben een bodemfauna die sterk overeenkomt met ruighaarmosvegetaties. Het enig duidelijke verschil is dat larven van langpootmuggen sterk toenemen wanneer Grijs kronkelsteeltje gaat domineren. Oude lichenenrijke vegetaties kennen echter een geheel andere en veel diversere bodemfauna.



Figuur 6.5. Gemiddelde dichtheden en procentuele verdeling van de bodemfauna in verschillende successiestadia van stuifzanden. Gegevens zijn gebaseerd op 12 plaggen per successiestadium (voor lichenen $n = 8$) van $60 \times 60 \times 5$ cm.

In dit stadium is er al een aanzienlijke bodemvorming opgetreden en is de abundantie en diversiteit van korstmossen en hogere planten hoger dan in eerdere stadia. Ook de bodemfauna is veel talrijker en diverser dan in de andere vegetatietypen. Er is geen enkele groep die duidelijk domineert: zowel snuitkevers (vooral *Philopodon plagiatus*), loopkevers, spinnen als kortschildkevers komen veel voor. Opvallend zijn ook de relatief hoge dichtheden van huisvlieglarven en -poppen en van roofwantsen.

Veranderingen in successie bodemfauna als gevolg van verhoogde N-depositie

Een hoge stikstofdepositie kan op twee manieren doorwerken op de bodemfauna en daarmee de basale opbouw van het voedselweb in stuifzanden beïnvloeden. Ten eerste verandert zowel de snelheid als richting van de vegetatiesuccessie. Hierdoor gaan open buntgrasvegetaties en ruighaarmosvegetaties versneld over in latere successiestadia. Deze latere successiestadia worden bovendien in sterke mate gedomineerd door Grijs kronkelsteeltje in plaats van inheemse mossen en korstmossen. Ten tweede kan stikstof effect hebben op de groei van plantensoorten, waardoor zowel de voedselkwaliteit als de groeisnelheid en -vorm kan veranderen. Deze laatste variabelen kunnen vervolgens een sterke invloed hebben op het microklimaat. De bodem onder een dikke gras- of moslaag heeft gemiddeld lagere temperaturen en een stabielere temperatuurverloop en droogt bovendien minder sterk uit. Hierdoor wordt de bodem geschikt voor diersoorten met een (facultatief) langzame groei en soorten die slecht tegen uitdroging kunnen.

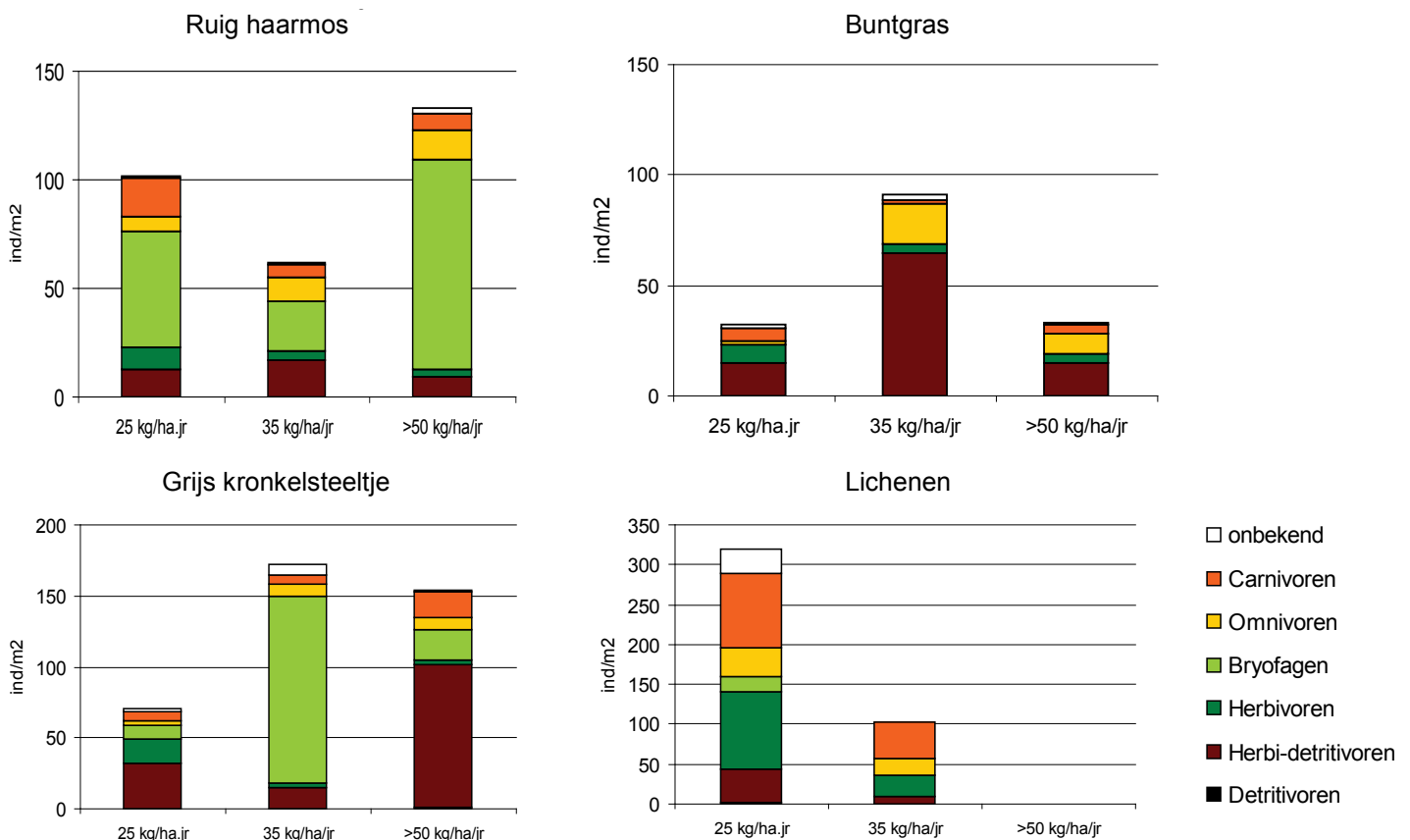
Om mogelijke veranderingen in de bodemfauna onder invloed van hoge stikstofdepositie te analyseren zijn alle bemonsterde dieren ingedeeld in voedselgilden. In Tabel 6.1 zijn de verschillende voedselgilden weergegeven evenals het totaal aantal soorten en individuen dat voor deze gilden is bemonsterd. In Figuur 6.6 zijn de resultaten weergegeven per stikstofdepositieklasse.

Uit Figuur 6.6 blijkt dat de samenstelling en abundantie van de verschillende voedselgilden niet sterk varieert tussen de verschillende klassen van stikstofdepositie. De hoge dichtheid van herbi-detritivoren in Buntgrasvegetaties bij 35 kg N/ha/jaar verschilt niet significant van andere stikstofdepositieklassen. Bij Grijs kronkelsteeltje zijn er wel significante verschillen in bodemfauna te zien tussen de stikstofklassen. Onder stikstofcondities lager dan 30kg/ha/jaar vormen vegetaties met Grijs kronkelsteeltje zich alleen op kapvlaktes (zie paragraaf 4.4).

Tabel 6.1. Aangetroffen voedselgilden in aantallen en procenten. Van de voedselgilden schimmel-licheneneters en parasieten zijn geen individuen aangetroffen. Detriti-herbivoren zijn soorten die zowel van levend als dood plantaardig materiaal kunnen leven.

Gilde	n groepen	%	n individuen	%
Schimmel of licheneneters	-	-	-	-
Detritivoren	3		6	0.3
Detriti-herbivoren	4		372	21.5
Herbivoren	7		264	15.3
Bryofagen (moseters)	2		509	29.5
Omnivoren	2		200	11.6
Carnivoren	5		304	17.6
Parasieten	-	-	-	-
Onbekend	2		73	4.2

Op deze kapvlaktes bevinden zich relatief lage dichtheden bodemfauna, waarbij herbi-detritivoren, herbivoren en bryofagen niet sterk van elkaar verschillen. Bij een depositie van 35 kg N/ha/jaar ontstaan Grijs kronkelsteeltjevegetaties in vegetaties van Ruig haarmos. In deze fase bevinden zich zeer veel bryofagen, voornamelijk larven van de Sneeuwspringer (*Boreus hyemalis*) en van pilkevers (vooral *Porcinolus murinus*). In tegenstelling tot de locaties met lagere stikstofdepositie, zijn onder deze omstandigheden dichtheden van bryofagen veel hoger in vegetaties met Grijs kronkelsteeltje dan in vegetaties met Ruig haarmos. Op enkele locaties, vooral op de uitgestoven laagtes van het Otterlose Zand, zijn de gevormde matten van Grijs kronkelsteeltje aan het degenereren en vormt er zich een lichenenrijke vegetatie bovenop de brokstukken van Grijs kronkelsteeltje (zie paragraaf 4.4). In deze vegetaties bevinden zich lagere dichtheden van bodemfauna dan in vitale vegetaties van Grijs kronkelsteeltje. Bovendien treedt er geen dominantie op van herbi-detritivoren, maar is er een gelijke verdeling van deze groep met herbivoren, omnivoren en carnivoren. Deze verdeling lijkt sterk op die van intacte lichenenvegetaties, zoals deze alleen bemonsterd konden worden op plekken met een N-depositie van 25 kg/ha/jaar. De dichtheden in deze nog zeer intacte lichenen vegetaties zijn echter een factor 3 hoger.



Figuur 6.6. Verschillen in dichtheden van de bodemfauna (per voedselgilde) onder invloed van verschillende niveaus van stikstofdepositie. Bij hoge stikstofdepositie konden geen lichenenvegetaties worden bemonsterd. De lichenenvegetatie in gebieden met een gemiddelde stikstofdepositie betreft lichenenrijke vegetaties op gedegenererd Grijs kronkelsteeltje.

Bij een hoge stikstofdepositie van meer dan 50 kg/ha/jaar ontstaan matten van Grijs kronkelsteeltje zowel in ruighaarmosvegetaties, maar ook op vrijwel kaal zand.

De mosmatten zijn hier zeer dik en worden vrijwel jaarlijks door vogels en andere gewervelde dieren omgespit op zoek naar voedsel. In deze mosmatten is de dichtheid aan bodemfauna even hoog als bij een N-depositie van 35 kg/ha/jaar, maar wordt deze sterk gedomineerd door herbi-detritivoren. Dit zijn vrijwel alleen larven van langpootmuggen (*Tipulidae*).

6.1.3 Effecten op loopkevergemeenschappen

Deze analyse is gebaseerd op 12 potvalseries, waarin 8941 loopkevers zijn gevangen, verdeeld over 51 soorten. Hiervan worden 18 soorten (49 individuen) beschouwd als waarschijnlijke zwervers uit het omliggende landschap (Desender, 1992). Van deze soorten is het niet zeker dat een populatie in het bemonsterde terrein aanwezig is. Het zijn allemaal mobiele soorten (met vliegvermogen of grote lopende soorten) die in zeer lage dichtheden zijn gevangen (maximaal twee individuen per potvalserie) en een habitatvoorkeur hebben die afwijkt van het bemonsterde biotooptype (stuifzand of heide). In de patroonanalyses van de loopkevergemeenschap zijn deze zwervers weggelaten.

In Figuur 6.7 zijn de resultaten weergegeven van een clustering van de bemonsteringslocaties op basis van de samenstelling van de loopkeverfauna (Twinspan). De analyses zijn gebaseerd op 33 soorten loopkevers (8892 individuen). Om de verschillende locaties goed te kunnen vergelijken zijn de vangsten omgerekend naar aantal gevangen individuen per serie en maand, waarbij gecorrigeerd is voor incidenteel ontbrekende potvallen. De bemonsterde locaties per ecotooptype zijn geclusterd, waarbij de verschillende typen tevens in volgorde van vegetatiesuccessie zijn geclassificeerd: Buntgras, Ruig haarmos, Grijs kronkelsteeltje en hoog gras. De belangrijkste splitsing is die tussen de loopkeverfauna van Buntgras en Ruig haarmos enerzijds, en Grijs kronkelsteeltje en hoog gras anderzijds. De loopkeverfauna van locaties met Buntgras en Ruig haarmos lijkt vrij sterk op elkaar en één locatie met Ruig haarmos (11H) wordt bij de meest stabiele Buntgraslocaties geclusterd (3B en 4B). Ook de loopkeverfauna van locaties met Grijs kronkelsteeltje en hoog gras lijken vrij sterk op elkaar.

De loopkeverfauna van buntgras- en haarmosvegetaties bestaat vrijwel alleen uit soorten die kenmerkend zijn voor zandige, vaak dynamische biotopen met een zeer open vegetatie (ecologische groepen B1 en B2; Turin *et al.*, 1992). Meest kenmerkende soorten voor jonge, vrij dynamische Buntgrasvegetaties zijn *Amara quenseli*, *Broscus cephalotus* en *Harpalus neglectus*. Kenmerkende soorten voor de meer stabiele buntgrasvegetaties en haarmosvegetaties zijn *Harpalus smaragdinus*, *Cicendela hybrida*, *Cymindis macularis* en *Harpalus servus*. De locaties met Grijs kronkelsteeltje en hoog gras worden gedomineerd door eurytope soorten en soorten die karakteristiek zijn voor heideterreinen (Ecologische Groepen EU en A1; Turin *et al.*, 1992). De meest algemene soorten zijn *Poecilus lepidus*, *Syntomus foveatus* en *Calathus fuscipes* en *C. melanocephalus*. In het hoge gras zijn de eurytope soorten *Poecilus versicolor* en *Amara lunicollis* zeer algemeen. Enkele karakteristieke stuifzandsoorten ontbreken (vrijwel) in de meer open vegetaties en komen juist voor in de vegetaties met Grijs kronkelsteeltje en hoog gras. Het betreft de soorten *Harpalus rufipalpus*, *Masoreus wetterhallii*, *Calathus cinctus*, *Bembidion nigricorne*, *Notiophilus germinyi*. *Cymindis macularis* en *Harpalus smaragdinus*. De bossoort *Carabus problematicus* wordt in elke serie aangetroffen, maar is duidelijk algemener in de oudere successiestadia van

Grijs kronkelsteeltje en hoog gras. Dit komt waarschijnlijk omdat deze stadia dichter in de buurt van bosranden liggen dan de buntgras- en haarmosvegetaties.

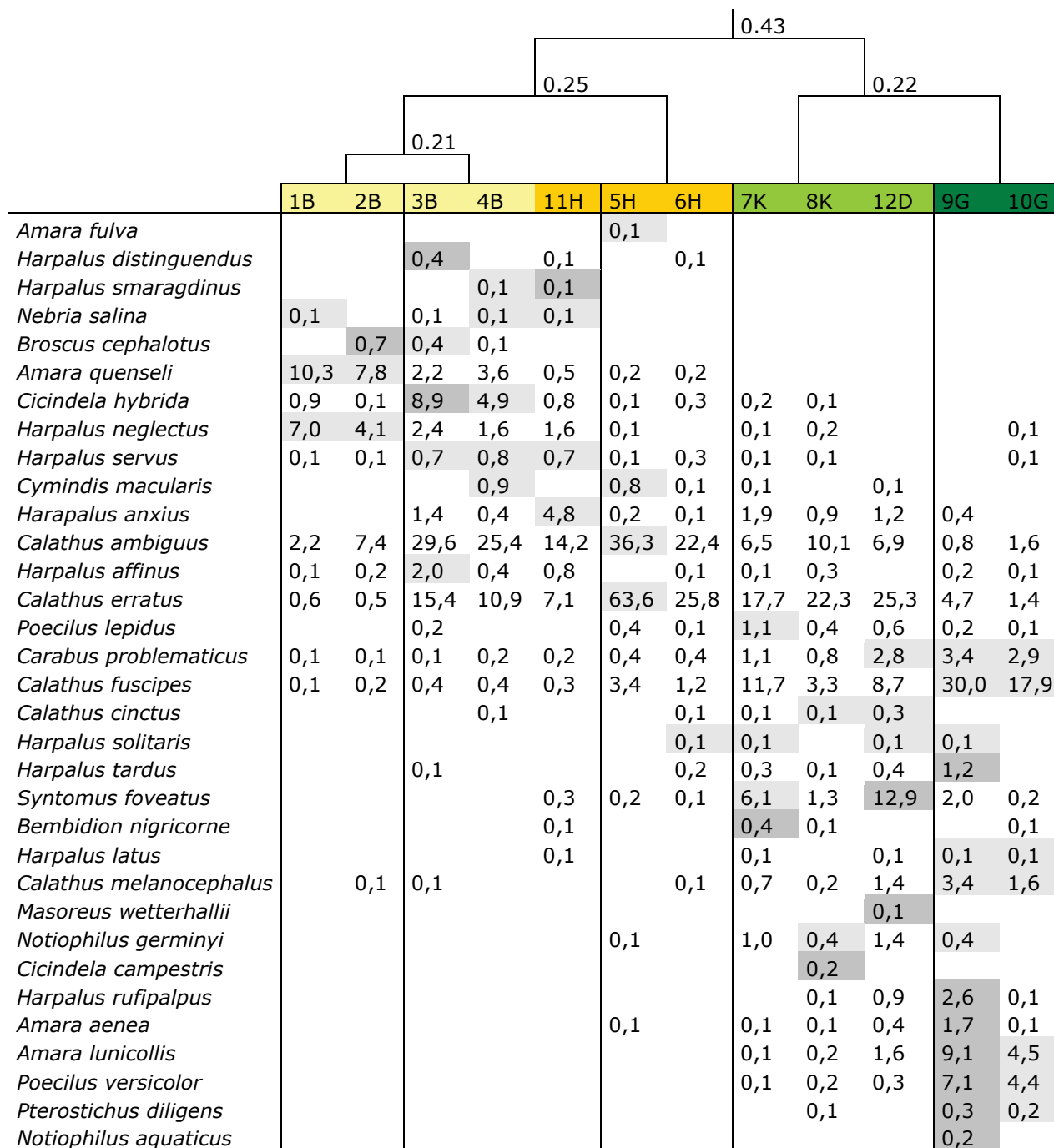
Ecologische analyse van verspreidingspatronen

Om te begrijpen waarom loopkeversoorten een verschillende spreiding hebben over de ecotopen binnen een stuifzandgebied en waarom soorten anders reageren op bepaalde maatregelen, is een analyse gemaakt op basis van de eigenschappen van soorten. Verwacht wordt dat soorten met overeenkomstige eigenschappen eenzelfde ruimtelijke spreiding in het terrein hebben en hetzelfde reageren op beheersmaatregelen. Voor deze analyse moet eerst een selectie worden gemaakt van kenmerken waarvan wordt verwacht dat deze het beste de verschillen in spreiding en reactie op veranderingen zullen verklaren. Binnen een stuifzandlandschap zijn de belangrijkste gradiënten die van zeer voedselarm naar matig voedselrijk, van zeer dynamisch naar stabiel en van een zeer extreem microklimaat naar een gematigd microklimaat. Met deze gradiënten in het achterhoofd zijn de loopkeversoorten ingedeeld in 'ecologisch functionele groepen' op basis van verschillen in (1) voedselgilde, (2) mobiliteit en (3) voortplantingsperiode. Op basis van deze eigenschappen zijn er 11 functionele groepen onderscheiden (Tabel 6.2).

De meeste loopkeversoorten zijn carnivoor. Carnivore loopkeversoorten kunnen worden verdeeld in dagactieve soorten (oogjagers) en nachtactieve soorten (tastjagers). Oogjagers kunnen leven bij een lager prooiaanbod, aangezien deze gericht op zoek kunnen naar prooien. Voor tastjagers moet het aanbod aan prooien vrij groot zijn om voldoende voedsel te kunnen vinden. Sommige loopkeversoorten vullen hun dieet aan met plantaardig voedsel of leven vrijwel alleen van zaden (granivore soorten). In het bijzonder soorten uit de geslachten *Amara* en *Harpalus* zijn vaak zaadeters (Jorgensen & Toft, 1997; Turin, 2000). Zowel adulten als larven van *Harpalus* en *Amara* zijn granivoor.

Tabel 6.2. Indeling in ecologisch functionele groepen voor loopkevers aangetroffen in het Kootwijkerzand op basis van voedselgilde, mobiliteit (vleugellengte) en voortplantingsseizoen.

Code	Omschrijving	aantal soorten
1a	dagactieve carnivore soorten, weinig mobiel met voortplanting in herfst/winter (soms ook voorjaar)	5
1b	dagactieve carnivore soorten, weinig mobiel met voortplanting enkel in voorjaar	1
2a	nachtactieve carnivore soorten, mobiel met voortplanting in herfst en voorjaar	4
2b	nachtactieve carnivore soorten, mobiel met voortplanting enkel in voorjaar	2
3	dagactieve carnivore soorten, weinig mobiel met voortplanting enkel in herfst	2
4a	nachtactieve carnivore soorten, mobiel met voortplanting in herfst (soms ook voorjaar)	4
4b	nachtactieve carnivore soorten, mobiel met voortplanting enkel in voorjaar	1
5a	nachtactieve herbivore soorten, mobiel met voortplanting in herfst (soms ook voorjaar)	5
5b	nachtactieve herbivore soorten, mobiel met voortplanting enkel in voorjaar	1
6a	dagactieve herbivore soorten, mobiel met voortplanting in herfst en voorjaar	5
6b	dagactieve herbivore soorten, mobiel met voortplanting enkel in voorjaar	3
		33



Figuur 6.7. Resultaat van clusteringsanalyse (Twinspan) op basis van de samenstelling van de loopkeverfauna ($n. ind.serie^{-1}. maand^{-1}$). Cellen zijn gearceerd wanneer meer dan 20 % (lichtgrijs) of 50 % (donkergrijs) van het totale aantal individuen van een soort is gevangen in één potvalserie. Afkortingen voor potvalseries: B = Buntgras, H = Ruig haarmos, K = Grijs kronkelsteeltje, D = duintje met Grijs kronkelsteeltje en struweelopslag, G = hoog gras.

Over de afzonderlijke of aanvullende betekenis van dierlijk en plantaardig voedsel voor de overleving en de mate van reproductie is nog weinig bekend (Jorgensen & Toft, 1997). Het kunnen leven van zaden of plantaardig materiaal is hoogstwaarschijnlijk een aanpassing om te overleven onder omstandigheden waarin (tijdelijk) een laag aanbod van prooidieren is. Dit geldt voornamelijk voor pioniervegetaties in schrale, droge terreinen.

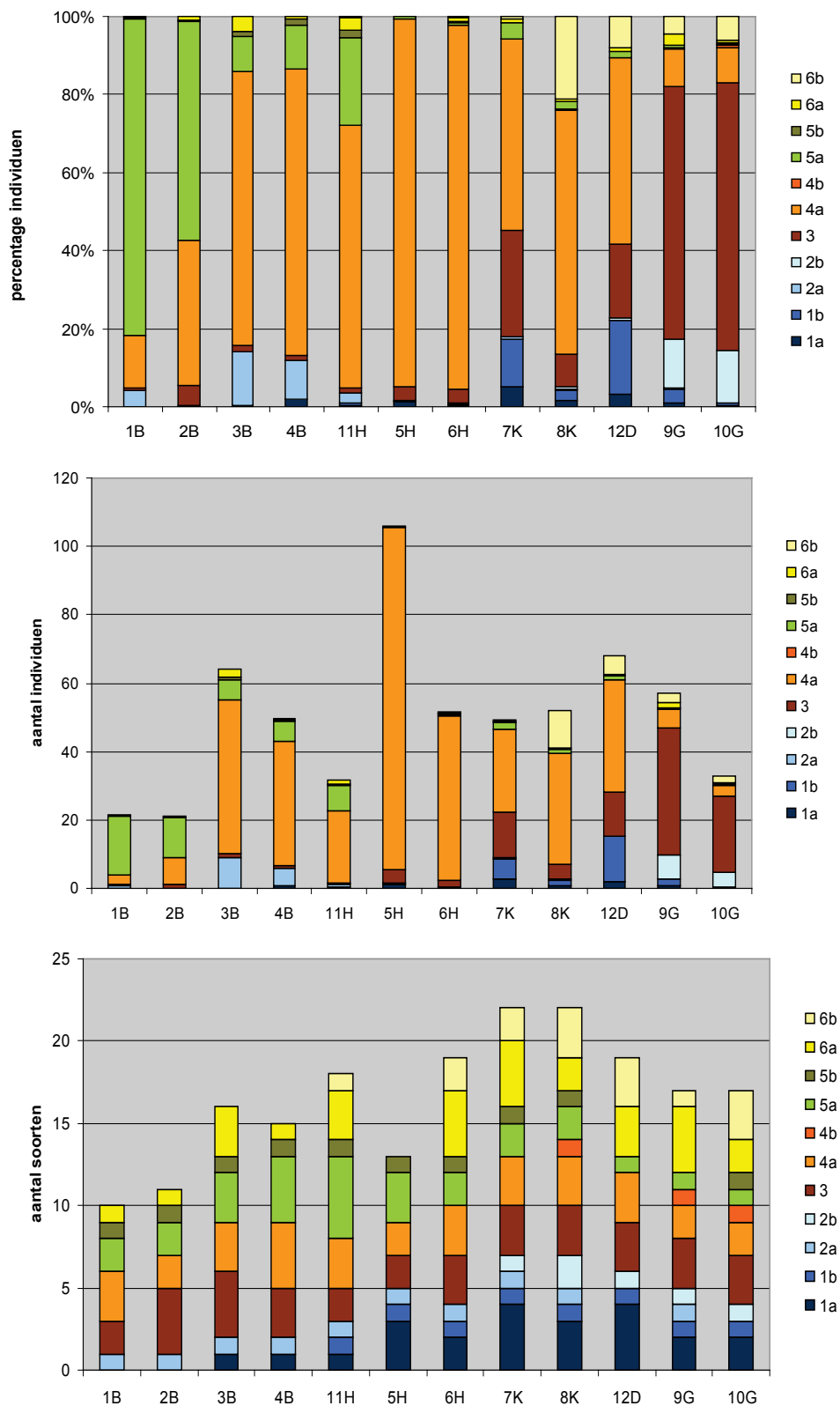
Loopkeversoorten waarvan alle individuen lange vleugels hebben (macroptere soorten), of een deel van de populatie (tijdelijk) lange vleugels heeft (dimorfe soorten), kunnen meestal vliegen en zijn daardoor mobiel. Deze soorten kunnen nieuwe geschikte habitats snel bereiken en beter overleven in een dynamisch landschap.

Het ei- en larvestadium zijn voor loopkevers de meest kwetsbare periode. In deze stadia zijn de soorten gevoelig voor uitdroging en moet er in het larvale stadium voldoende voedsel zijn om te kunnen groeien. Anderzijds moet er voldoende warmte zijn voor de ontwikkeling van de eieren en larven. De timing van de reproductieperiode is dan ook essentieel voor het kunnen overleven in een bepaald ecotoop. Verwacht wordt dat soorten die in zeer open ecotopen voorkomen (buntgras- en haarmosvegetaties) zich voornamelijk in de herfst en winter voortplanten (minst extreme microklimaat), terwijl soorten van ruige vegetaties zich vooral in het voorjaar zullen voortplanten (voldoende warmte).

In Tabel 6.3 is weergegeven welke loopkeversoorten in de verschillende ecologisch functionele groepen (FEG) zijn ingedeeld. Zoals verwacht vertonen soorten binnen één FEG een grote overeenkomst in verspreiding over de verschillende bemonsteringslocaties. Uitzonderingen hierop zijn de soorten *Broscus cephalotus* en *Notiophilus aquaticus* die een duidelijk andere verspreiding hebben dan de andere soorten binnen hun FEG. De Dikkoploopkever *B. cephalotus* graaft diepe gangen waarin de soort overdag schuilt, overwintert en zich voortplant en is hierdoor gebonden aan open zandige plekken. De soort is een nachtactieve carnivoor zonder vliegvermogen, eigenschappen die in een voedselarme, dynamische ecotoop ongunstig zijn. Waarschijnlijk worden deze nadelen gecompenseerd doordat de soort erg groot is. Hierdoor is de soort lopend zeer mobiel, wat hem in staat stelt nieuwe geschikte habitats te bereiken en voldoende actief te zijn om voedsel te verzamelen. De soort *N. aquaticus* is echter klein en dimorf en is daardoor minder mobiel en wellicht sterker gebonden aan een hoger voedselaanbod in ruigere vegetaties.

In Figuur 6.8 is de verdeling van soorten en individuen over de verschillende bemonsteringslocaties weergegeven. Opvallend is dat soorten uit de FEG's 1b, 2b en 6b (vrijwel) ontbreken in de dynamische Buntgrasvegetaties. In de Grijs kronkelsteeltje- en grasvegetaties komen soorten uit alle FEG's voor. Daarnaast valt op dat soorten uit de FEG's 1a en 6a vrijwel overal voorkomen, maar overal in zeer lage aantallen zijn aangetroffen. Wanneer de verhouding van gevangen individuen tussen de bemonsteringslocaties wordt bekeken, valt op dat individuen uit FEG 5a (nachtactieve herbivoren) goed vertegenwoordigd zijn in de meest dynamische Buntgrasvegetaties 1B en 2B, terwijl de soorten uit FEG 3 (nachtactieve carnivore) sterk vertegenwoordigd zijn in de vegetaties met hoog gras. Verreweg de meeste individuen komen uit de FEG 4a (nachtactieve, mobiele carnivoren).

De meeste karakteristieke loopkevers van stuifzanden en andere zandige pionier situaties (ecologische groepen B1, B2 en C1) bevinden zich in de FEG's 1a, 4a en 5a. Hoewel allemaal karakteristiek voor stuifzanden zijn het ecologisch duidelijk verschillende soorten, waarvan het zwaartepunt van hun verspreiding dan ook in verschillende ecotopen ligt. De soorten uit FEG 1a zijn dagactieve, carnivore soorten zonder vliegvermogen. Deze soorten komen voornamelijk voor in haarmos- en Grijs kronkelsteeltjevegetaties en ontbreken in de meest dynamische buntgrasvegetaties. De soorten worden ook aangetroffen op open droge heide (Turin, 2000). Het aantal aangetroffen individuen is laag, waarschijnlijk door het relatief lage voedselaanbod in deze



Figuur 6.8. Verdeling van het aantal soorten, aantal individuen en procentuele verdeling van individuen verdeeld over de verschillende functioneel ecologische groepen. Voor een overzicht van de functioneel ecologische groepen zie Tabel 6.3. Afkortingen voor potvalseries: B = Buntgras, H = Ruig haarmos, K = Grijs kronkelsteeltje, D = duintje met Grijs kronkelsteeltje en struweelopslag, G = hoog gras.

ecotopen. Soorten uit FEG 4a zijn nachtactieve carnivore soorten met een goed vliegvermogen. Deze soorten worden in het gehele stuifzandterrein in hoge aantallen aangetroffen, met uitzondering van de meest extreme milieus (zeer dynamische buntgrasvegetaties of hoog grazige vegetaties). Soorten uit FEG 5a zijn nachtactieve, mobiele herbivore soorten. Deze soorten hebben zich gespecialiseerd in het eten van zaden (voornamelijk van Buntgras) en kunnen gemakkelijk nieuwe pioniervegetaties bereiken.

Effecten van versneld dichtgroeien en consequenties voor het beheer

De belangrijkste aantastingen van stuifzanden zijn het versneld dichtgroeien van open vegetaties als gevolg van verhoogde N-depositie, verminderde windwerking en de sterke uitbreiding van vliegdennen en het mos Grijs kronkelsteeltje. Open dynamisch zand en vegetaties van Buntgras, Ruig haarmos en lichenen nemen hierdoor in oppervlak af en worden vervangen door vegetaties van Grijs kronkelsteeltje, hoog gras en uiteindelijk bos. Beheermaatregelen zijn erop gericht om de windwerking weer toe te laten nemen (kappen van bos) en de vegetatie zo ver terug te zetten dat er weer zand beschikbaar is voor verstuiving.

Alle veranderingen die optreden in een terrein als gevolg van versneld dichtgroeien en bepaalde beheermaatregelen hebben invloed op de loopkeverfauna. De belangrijkste conclusie die uit de resultaten naar voren komt is dat de verschillende loopkeversoorten die karakteristiek zijn voor stuifzanden een ander verspreidingspatroon binnen het stuifzandlandschap hebben. Voor herstel en behoud van een soortenrijke, karakteristieke loopkeverfauna moet het beheer niet als doel hebben om een zo groot mogelijk oppervlak te reactiveren, maar om de gradiënt van open, dynamisch zand tot aan stabiele, open vegetaties en droge heide zo volledig mogelijk te herstellen.

Belangrijke factoren die de samenstelling van de loopkeverfauna in stuifzanden bepalen zijn het beschikbaar zijn van voedsel en de mate waarin extremen optreden in het microklimaat. Indien open zandige vegetaties met Buntgras verdwijnen, zullen soorten verdwijnen die afhankelijk zijn graszaden en zich in de herfst voortplanten (zoals de karakteristieke soorten *Amara quenseli* en *Harpalus neglectus*), evenals carnivore soorten die voor hun voortplanting afhankelijk zijn van open zand (Bastaardzandloopkever *Cicindela hybrid* en Dikkoploopkever *Broscus cephalotus*). Soorten die bij verder dichtgroeien waarschijnlijk niet uit het terrein zullen verdwijnen zijn de nachtactieve, mobiele, carnivore soorten (o.a. *Calathus ambiguus* en *C. erratus*). Er zijn geen karakteristieke loopkeversoorten die profiteren van verruiging. Het ecotooptype dat vrijwel ontbreekt in het Kootwijkerzand zijn de lichenensteppen. Deels komt dit door het dynamische karakter van het terrein en deels doordat de haarmosvegetaties momenteel direct overgaan in begroeiingen met Grijs kronkelsteeltje en de vroegere lichenensteppen zijn verworpen tot droge heide, hoog gras of bos. Het is niet bekend of door het ontbreken van deze lichenensteppen er ook specifieke loopkeversoorten ontbreken in het Kootwijkerzand. Soorten die vroeger waarschijnlijk gebonden waren aan dit ecotooptype zijn de dagactieve carnivore loopkevers die weinig mobiel zijn. Deze soorten zijn nu vrijwel beperkt tot vegetaties met Ruig haarmos en Grijs kronkelsteeltje. Hier is waarschijnlijk genoeg voedsel voorhanden en de locaties zijn vrij stabiel, waardoor een populatie lang op een plek kan blijven overleven en niet met regelmaat een nieuwe geschikte locatie hoeft te koloniseren. Voorbeelden van deze soorten zijn *Cymindis macularis*, *Masoreus wettherhallii* en *Bembidion nigricorne*, die behoren tot de meer zeldzame loopkeversoorten in Nederland (Turin, 2000). Bij het beheer van met name kleine stuifzandgebieden is het dus van groot belang te

onderkennen dat vegetatiekundig gezien aangetaste vegetaties met Grijs kronkelsteeltje nog relictpopulaties kunnen herbergen van deze soorten en dus niet integraal worden opgeschoond bij herstelmaatregelen.

Het re-dynamiseren van vegetaties en het laten ontstaan van pioniervegetaties met Buntgras heeft in eerste instantie een sterke afname van prooien (met name mijten en springstaarten) voor carnivore loopkevers en een toename van het aanbod van graszaden tot gevolg. Hierdoor wordt de groep granivore loopkevers sterk bevoordeeld, maar is de locatie tijdelijk ongeschikt voor de meeste carnivore soorten. Bij plaggen of afgraven van vegetatie zal veel organische stof, plantenzaden en bodemfauna worden verwijderd. Hierdoor zal de vegetatiesuccessie later op gang komen en de locatie langer dynamisch blijven, maar zal het ook langer duren voordat de locatie geschikt is voor loopkevers. Indien de vegetatie enkel met een frees of stuifzandreiniger wordt behandeld, zal een groot deel van het organische stof, plantenzaden en bodemfauna aanwezig blijven, waardoor de habitat vrijwel direct geschikt is voor een aantal loopkeversoorten. De eerste vastlegging en verdere vegetatiesuccessie zullen echter sneller verlopen, waardoor de plek minder lang geschikt is voor eerder genoemde pioniersoorten en wellicht ook eerder door zal slaan in een door Grijs kronkelsteeltje of hoog gras gedomineerde vegetatie.

De maatregelen die tot nu toe op het Kootwijkerzand zijn uitgevoerd zijn relatief grootschalig, maar lijken positief te zijn voor de loopkeverfauna. Het grote voordeel van het Kootwijkerzand is dat het een groot terrein is waarbinnen alle ecotooptypen op vrij grote schaal voorkomen. Hierdoor is de kans dat er relictpopulaties verloren gaan als gevolg van grootschalige maatregelen zeer klein. De dynamische en open vegetatietypen met Buntgras en Ruig haarmos zijn vrij eenvoudig te herstellen en vormen een geschikte leefomgeving voor verschillende karakteristieke loopkeversoorten van stuifzanden.

6.1.4 Effecten op mierengemeenschappen

Mieren behoren samen met de bijen en wespen tot de angeldragers (*Hymenoptera: Aculeata*). In tegenstelling tot deze andere groepen zijn mieren voor hun voedselbehoefte niet gespecialiseerd op bepaalde prooi-soorten of op pollen van specifieke plantensoorten. De larven zijn voor hun ontwikkeling afhankelijk van eiwitrijk voedsel, zoals levende of dode dieren (met name ongewervelden). Volwassen mieren hebben met name behoefte aan energierijke stoffen. Vaak zijn dat suikerhoudende stoffen zoals honingdauw van plantenzuigende insecten als bladluizen en cicaden en daarnaast soms plantensappen of nectar. Sommige ondergronds levende soorten hebben zich voor hun behoefte aan honingdauw gespecialiseerd op het houden van wortelluizen (Peeters *et al.*, 2004).

Mierennesten bestaan uit minstens één, vaak vele kamers die verbonden zijn met gangen. De nesten van de meeste soorten bevinden zich (grotendeels) ondergronds. Van enkele kleine soorten bevindt een gehele kolonie zich in kleine holle ruimtes, zoals takjes, stengels of eikels. Een klein aantal soorten leeft in boomholtes of achter schors. Sommige grondbewonende soorten brengen veel zandig materiaal naar de oppervlakte. Anderen sjuwen plantaardig materiaal naar het nest waardoor er bovengrondse koepels ontstaan. In de 'gelaagde' nesten ontstaat een gradiënt in temperatuur en vocht. Hiervan wordt gebruik gemaakt door larven en poppen bij wisselende weersomstandigheden te verplaatsen naar de kamers met het meest gunstige microklimaat. Soorten die in kleine holtes leven hebben vaak te maken met grote verschillen in temperatuur en vocht. Binnen de mierenfauna bestaan

ook parasitaire soorten die zelf geen nest bouwen, maar leven in kolonies van andere mierensoorten. Sommige soorten roven poppen uit andere mierenkolonies. De werksters (slaafmieren) die zich uit deze poppen ontwikkelen nemen de huishoudelijke taken binnen het nest op zich. Kolonies kunnen zich vaak jarenlang – bij grote soorten zelfs tientallen jaren – handhaven en gaan pas ter ziele wanneer de koningin sterft.

Mieren vervullen door hun specifieke activiteit en hun talrijkheid vaak een zeer belangrijke rol in een ecosysteem. Zij vormen een belangrijke schakel in het voedselweb en voor sommige soorten zoals Draaihals, Groene Specht en mierenleeuwen vormen zij zelfs het hoofdvoedsel. Mieren verplaatsen plantaardig materiaal – waaronder zaden – naar het nest en brengen veel soorten vers bodemmateriaal omhoog. Hierdoor kunnen abiotische omstandigheden als bodemstructuur, bodemsamenstelling en microreliëf lokaal sterk worden beïnvloed en kunnen er kruidenrijke vegetaties ontstaan (Dekoninck & Bonte, 2002; Bonte *et al.*, 2003; Boer, 2004).

Over de mierenfauna van stuifzanden is nog niet veel bekend, maar de weinige studies die er zijn tonen aan dat deze terreinen een vrij rijke mierenfauna kunnen herbergen (Quispel, 1949; Boer, 2001a, 2001b, 2005). Een aantal soorten is warmte- en droogteminnend en kenmerkend voor zandige, schaars begroeide vegetaties zoals de Buntgrasmier (*Lasius psammophilus*), de Duinsteekmier (*Myrmica specioides*) en de Zwarte Zaadmier (*Tetramorium caespitum*). De Wegmier (*Lasius niger*) komt in Nederland voor op allerlei plekken waar de grond is omgewoeld en is zeer algemeen in het stedelijk gebied. Dynamische stuifzanden en kustduinen vormen voor deze soort het enige natuurlijke habitat in Nederland (Boer, 2001c).

Analyse van de mierenfauna

Mierenkolonies bestaan uit werksters, mannetjes en koninginnen. De mannetjes en verse koninginnen (geslachtsdieren) zwermen uit en hebben dus vaak een minder directe relatie met de directe omgeving waarin zij worden aangetroffen. Voor de analyse van een terrein als leefgebied voor de mierenfauna zijn werksters het belangrijkste. Deze hebben een relatief kleine actieradius. Van soorten die in permanent ondergrondse kolonies leven worden meestal geen werksters gevangen. Voor deze soorten zijn de zwervende geslachtsdieren van belang voor het vaststellen van de aanwezigheid van de soort in het terrein. Tot slot worden soorten met een grote actieradius (meest grote soorten) vaker gevangen in potvallen dan soorten met een kleine actieradius (vaak kleine soorten). Hoewel potvallen niet met zekerheid een compleet beeld geven van de aanwezige mierenfauna, geeft deze vangstmethode wel een goede indruk van de soortensamenstelling, zeker in open vegetatietypen waar de weerstand van de vegetatie weinig invloed heeft op de vangbaarheid van soorten. Aangezien met potvalbemonsteringen niet de dichtheid, maar de gehele activiteit van een soort wordt bepaald, wordt een beter beeld verkregen van de ecologische impact van de verschillende soorten in een terrein dan aan de hand van neststellingen (Schlick-Steiner *et al.*, 2006).

Belangrijke eigenschappen die de verspreiding van de verschillende soorten binnen een terrein kunnen verklaren, zijn de manier waarop nieuwe kolonies worden gevormd en de warmtebehoefte en droogteresistentie van larven en poppen (vaak samengevat met de term 'warmteminnend'). In zeer schrale vegetaties kan het voedselaanbod limiterend zijn, vooral voor soorten waarvan de koningin bij het stichten van een kolonie zelf voedsel moet verzamelen (semi-claustrale soorten) of voor soorten die gespecialiseerd zijn

in het houden van ondergrondse wortelluizen. Sommige mierensoorten zijn gebonden aan specifieke nestplekken (bomen, holle takjes of stengels) of aan kolonies van gastmieren. Deze soorten zijn daarmee afhankelijk van het aanbod aan nestgelegenheid of het in voldoende mate aanwezig zijn van een gastheersoort.

Overzicht van aangetroffen soorten

In deze analyse zijn tot nu toe alleen de vangsten van het Kootwijkerzand verwerkt. In totaal zijn tijdens het onderzoek 4627 mieren in potvallen gevangen en op naam gebracht, waarvan 4177 werksters en 450 geslachtsdieren (Tabel 6.4). Er zijn 28 soorten aangetroffen. In dit onderzoek zijn er 4 bijzondere soorten aangetroffen. De Wintermier (*Lasius mixtus*) is een sociaal-parasitaire soort die in Nederland schaars is en verspreid gevonden wordt in kustduinen, binnenlandse zandgronden en kalkgraslanden. De soort is de laatste decennia afgenomen (Peeters *et al.*, 2004). De Breedschubmier (*L. sabularum*) is een sociaal parasitaire mierensoort die pas sinds enkele jaren tot de Nederlandse mierenfauna wordt gerekend (Boer, 2005). Momenteel zijn er minder dan 20 vindplaatsen bekend. Hoewel dit verspreidingsbeeld nog onvolledig is betreft het hier een vrij zeldzame soort van stuifzanden, droge heide en kustduinen (Peeters *et al.*, 2004; Boer, 2005). De Heidesteekmier (*Myrmica sulcinodis*) is een zeer zeldzame soort, die al bijna 20 jaar niet meer in Nederland was waargenomen. Met deze vondst meegerekend zijn er 3 vindplaatsen bekend van na 1980, allen op de Veluwe (andere vindplaatsen zijn Hulshorsterzand 1985 en Terlet 1989). De soort komt in NW-Europa voor op structuurrijke droge heideterreinen en komt nergens in hoge dichtheden voor. In Nederland is de soort de laatste decennia sterk afgenomen en staat als bedreigd te boek (Peeters *et al.*, 2004). De Sabelmier (*Strongylognathus testaceus*) is een sociaal-parasitaire soort die in Nederland zeldzaam is. De soort komt enkel voor op zeer warme zandige locaties in het binnenland, met name op de Veluwe en in midden Limburg, en is recent ook op Texel gevonden. De soort is de laatste decennia in Nederland sterk afgenomen. In dit onderzoek was de Sabelmier een van de algemeenste soorten. Hiermee vormt het Kootwijkerzand samen met enkele andere stuifzandgebieden op de Veluwe (o.a. Wekeromse zand en Hulshorsterzand) een van de belangrijkste gebieden voor deze soort.

In vergelijking met de mierenfauna van andere stuifzandgebieden zijn de aantallen van de Wegmier (*Lasius niger*) zeer laag. Deze soort is in andere terreinen vaak de algemeenste mierensoort, samen met de Zwarte zaadmier (*Tetramorium caespitum*). Daarnaast ontbreekt de Buntgrasmier (*Lasius psammophilus*) volledig, een soort die - zoals de naam al aangeeft - vaak in open lage grasvegetaties wordt aangetroffen (Boer, 2001a, 2001b; Nijssen *et al.*, 2006).

Van de aangetroffen soorten is van 3 soorten niet duidelijk of deze kolonies hebben binnen het deelgebied waar de potvalseries zijn geplaatst. Van deze soorten zijn enkel gevleugelde geslachtsdieren gevangen (maximaal 2, nooit meer dan 1 per potvalserie). Deze soorten zijn waarschijnlijk zwervers uit omliggende bosranden, heideterreinen of landbouwgronden. Van de overige 25 soorten zijn hoogstwaarschijnlijk wel kolonies in de onderzochte stuifzandecotopen (inclusief randen van bos en heide) aanwezig.

Analyse van verspreidingspatronen

Wanneer het voorkomen van mierensoorten in de verschillende ecotopen wordt geanalyseerd, kunnen er globaal drie groepen worden onderscheiden (Tabel 6.4). Er zijn 6 soorten die voornamelijk voorkomen in

buntgrasvegetaties, 9 soorten komen verdeeld over alle ecotopen voor en van 10 soorten ligt het zwaartepunt van hun verspreiding in de grazige ecotopen en vegetaties met Grijs kronkelsteeltje. Opvallend is dat de ecotopen die gedomineerd worden door Ruig haarmos relatief soortenarm zijn (steekproef te laag voor statistische toetsing).

Tabel 6.4. Aantal werksters (normaal lettertype) en geslachtsdieren (mannetje of wijfje, al dan niet gevleugeld: cursief) van mierensoorten gevangen in potvalseries op het Kootwijkerzand.

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	1B	2B	3B	4B	5H	6H	11H	8K	7K	12D	9G	10G	EFG
Gele weidemier	<i>Lasius flavus</i>	2		4										5b
Wegmier	<i>Lasius niger</i>	9	2	5	5				1	1		3	2	5b
Wintermier	<i>Lasius mixtus</i>	3												7a
Breedschubmier	<i>Lasius sabularum</i>	2		1										7a
Schaduwmier	<i>Lasius umbratus</i>	2	3	6	4					2			1	7a
Veldmier	<i>Lasius meridionalis</i>	2		3						1	2			7a
Behaarde bosmier	<i>Formica rufa</i>		2							1			1	8b
Zwartrugbosmier	<i>Formica pratensis</i>			1	1					1	2	1		8b
Heidesteekmier	<i>Myrmica sulcinodis</i>					1								2
Bossteekmier	<i>Myrmica ruginodis</i>	2		1	2				1		3			2
Moerassteekmier	<i>Myrmica scabrinodis</i>	3	4	11	4		4	1		2	2	1	3	2
Gewone steekmier	<i>Myrmica rubra</i>		1	3	1	3		1	2	1	1	2	1	2
Zwarte zaadmier	<i>Tetramorium caespitum</i>	6		154	10	73	57	722	329	657	266	226	229	3
Sabelmier	<i>Strongylognathus testaceus</i>	6	1	71	42	7		7	9	6	27	3	81	6
Glanzende houtmier	<i>Lasius fuliginosus</i>			1	5	1	2	1	2	3	3	3	3	7b
Duinbaardmier	<i>Formica lusatica</i>	1		15	5		2		22	79	149	27	1	5a
Grauwzwarte mier	<i>Formica fusca</i>	1	6			2	3		1		8	1	56	5a
Bruine baardmier	<i>Formica cunicularia</i>								5				2	5a
Rode baardmier	<i>Formica rufibarbis</i>					1		1	1			1		5a
Humusmier	<i>Lasius platythorax</i>					1						1		5b
Bloedrode roofmier	<i>Formica sanguinea</i>	1		4	11			1			30	9	1	8a
Zandsteekmier	<i>Myrmica sabuleti</i>	2	2	2	6	5	1			23	8	437	206	2
Duinsteekmier	<i>Myrmica specioides</i>			6	4	16	3	7	11	20	104	1	36	2
Kokersteekmier	<i>Myrmica schencki</i>										69	49	5	2
Behaarde slankmier	<i>Leptothorax acervorum</i>											6		2
Totaal aantal soorten		14	8	16	13	10	7	8	11	13	14	16	15	
'zwervers'														
Gewone drentelmier	<i>Stenammina debile</i>	1												1
Lepelsteekmier	<i>Myrmica lonae</i>		1										1	2
Kalme steekmier	<i>Myrmica lobicornis</i>											1		2

Afkortingen voor potvalseries: B = Buntgras, H = Ruig haarmos, K = Grijs kronkelsteeltje, D = duintje met Grijs kronkelsteeltje en struweelopslag, G = hoog gras. Voor een volledig overzicht van de potvalseries zie Bijlage H6. EFG = Ecologisch Functionele Groep.

Om de verspreiding van de verschillende soorten binnen het onderzoeksgebied beter te begrijpen, is er een analyse gemaakt aan de hand van ecologische eigenschappen van de verschillende soorten. Hiervoor zijn de soorten ingedeeld in 'ecologisch functionele groepen' (EFG) op basis van overeenkomstige eigenschappen. Het idee is dat soorten met overeenkomstige eigenschappen eenzelfde verspreiding in het terrein kennen en ook op eenzelfde manier zullen reageren op veranderingen in het terrein als gevolg van aantasting (vermesting, stabilisatie) of beheermaatregelen. Voor deze analyse is het onmogelijk om alle eigenschappen te betrekken. Daarom is er een keuze gemaakt van enkele eigenschappen waarvan verwacht wordt dat deze in stuifzandterreinen het beste de aanwezige patronen verklaren. Aangezien stuifzanden voedselarme en dynamische systemen zijn, is gekozen voor eigenschappen die een directe link hebben met de aanwezigheid van (en voorspelbaarheid van) geschikt voedsel, in het bijzonder in de vestigingsfase van een nieuwe kolonie. Ook de afhankelijkheid van gastheersoorten of slaafsoorten speelt voor parasitaire soorten een belangrijke rol.

De soorten die overwegend voorkomen in buntgrasvegetaties hebben 2 typen van *life history tactics*. *Lasius flavus* en *L. niger* (groep 5b) leven grotendeels ondergronds van wortelluizen en de honingdauw die deze afscheiden, waarbij *L. niger* ook regelmatig bovengronds foerageert. De koninginnen zijn claustraal, waardoor ze in de beginfase niet afhankelijk zijn van een groot voedselaanbod. Facultatief kan pleometrose plaatsvinden, waarbij meerdere koninginnen een kolonie starten wat de overlevingskansen in de opstartfase vergroot. Deze soorten zijn als gevolg van deze eigenschappen aangepast aan dynamische ecotopen waarin het voedselaanbod schaars of onvoorspelbaar is. De overige 4 soorten die voornamelijk in buntgrasvegetaties leven zijn allemaal parasitaire soorten die voornamelijk *L. niger* als gastheer gebruiken.

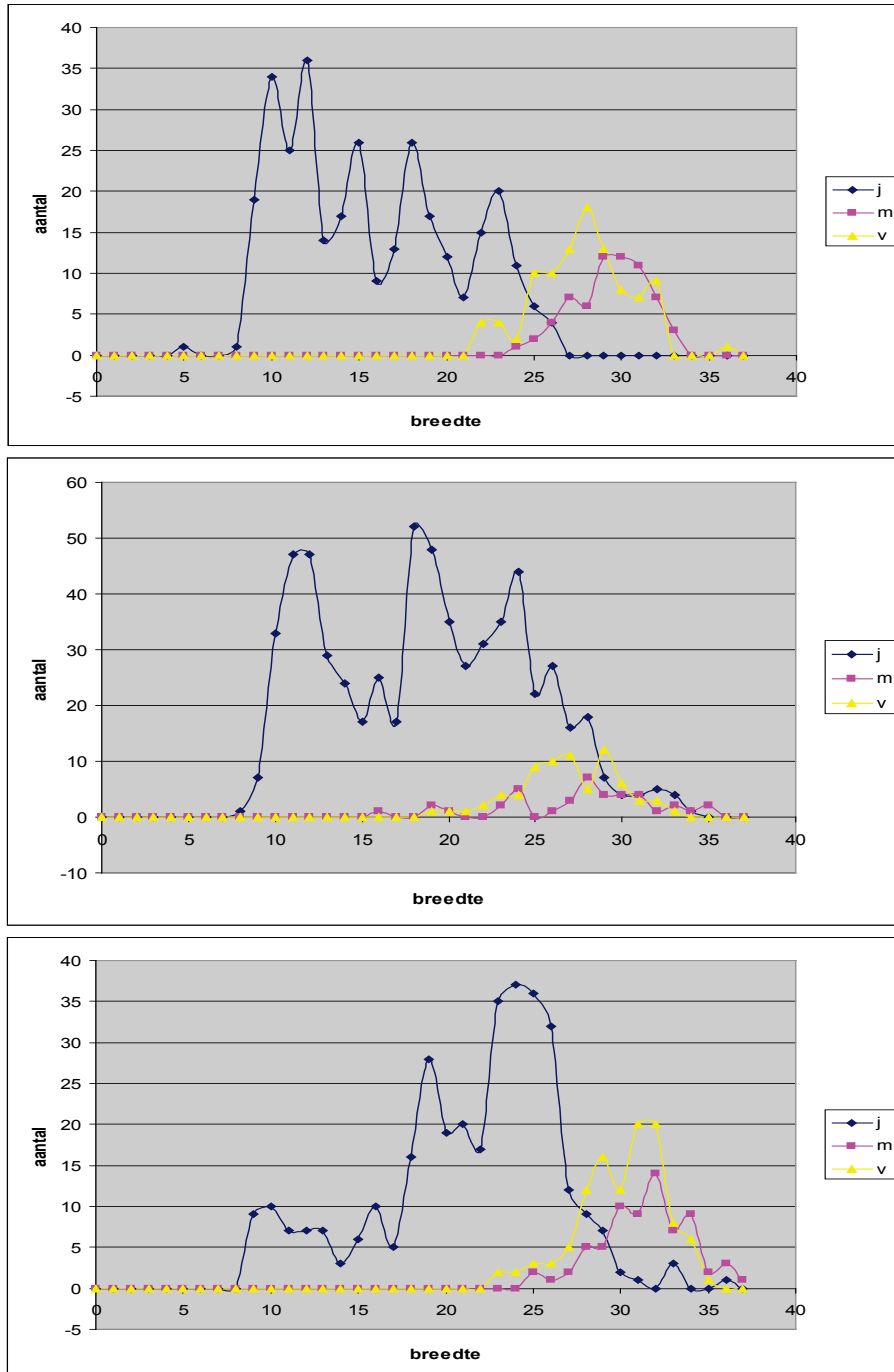
6.2 Effecten van weersomstandigheden en veranderingen in microklimaat

6.2.1 Effecten van verschillen in temperatuur tussen jaren op de Zandoorworm

Ontwikkeling en levenswijze van de Zandoorworm

De ontwikkeling en levenswijze van de Zandoorworm is in Egypte uitvoerig beschreven aan de hand van veldonderzoek en kweekexperimenten (Tawfic *et al.*, 1972). Hoewel de omstandigheden in Nederland verschillen, wordt verwacht dat de autecologie van de soort grotendeels hetzelfde is. De Zandoorworm brengt een groot deel van zijn leven onder de grond door. De volwassen vrouwtjes graven een gang tot ongeveer 8 cm diep, waarin 1 tot 3 eipakketten van gemiddeld 70 eitjes worden gelegd. De gang eindigt in een broedkamer waar de eieren en de nimfen in het eerste stadium leven. De eieren komen na een week uit. Opvallend is dat de vrouwtjes aan broedzorg doen (dit is zeer zeldzaam bij ongewervelde dieren) waarbij ze de eieren en eerste stadium nimfen verzorgen en beschermen. Bij een bedreigende situatie worden eieren of nimfen een voor een met de kaken naar een veilige plek gebracht. De nimfen doorlopen in totaal 6 vervellingstadia, waarvan de eerste vier ongeveer 6 dagen duren, de laatste twee duren respectievelijk gemiddeld 10 en 9 dagen. De totale nymfale periode was 45 dagen in de zomer en de volwassen mannetjes en vrouwtjes leefden respectievelijk 53 en 68 dagen, mits ze met vlees werden gevoerd. Werden ze met aardappel gevoerd dan stierven ze veel eerder, de conclusie was dan ook dat de oorworm vooral carnivoor is. In de natuur leeft de Zandoorworm waarschijnlijk voornamelijk

van dode insecten. In Egypte was er sprake van twee volledige generaties (april-mei/juli-augustus) en een partiële derde generatie waarvan de adulten begin november werden aangetroffen. Zowel adulten uit deze derde generatie als nimfen (Weidner, 1941) overwinteren. Nimfen in de eerste vier stadia bleken echter niet in staat tot succesvol overwinteren en ook bij de laatste twee nimfenstadia was er veel sterfte. De meeste succesvolle overwintering vindt waarschijnlijk plaats in het volwassen stadium.

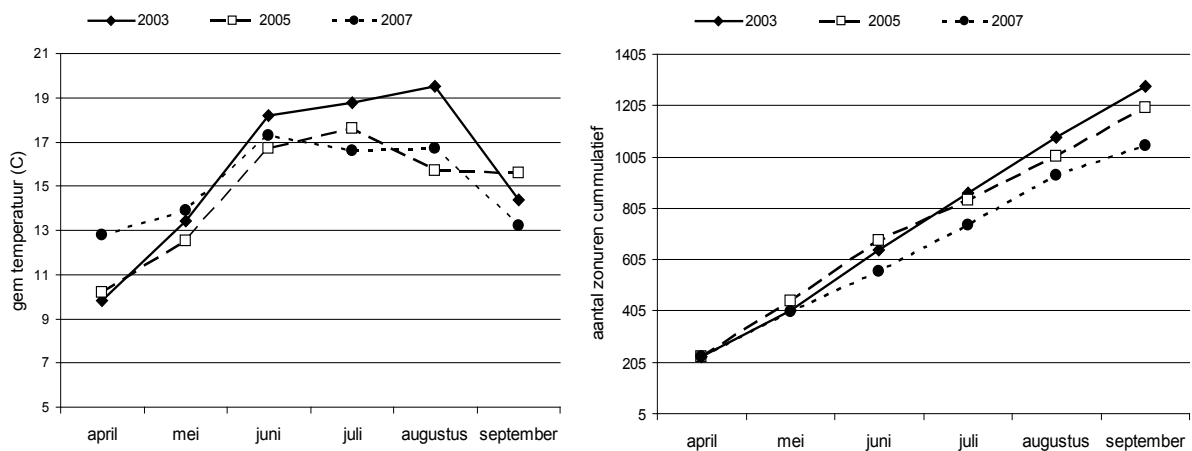


Figuur 6.9. Breedte van het kopschild van de juvenielen (j) adulte mannetjes (m) en adulte vrouwtjes (v) van Zandoorworm *Labidura riparia* en aantal individuen tegen elkaar uitgezet om de vervellingstadia in meetbare klassen in te delen. Van boven naar onder: Wekeromse Zand 2003-2004 (n=477 individuen); Kootwijkerzand 2005 (n=740 individuen) en Kootwijkerzand 2007 (n=519 individuen).

De Zandoorworm leeft in Nederland aan de Noordwestelijke grens van zijn areaal. Verwacht wordt dat het kortere zomerseizoen en de gemiddeld lagere temperatuur in Nederland, in vergelijking met Egypte, een lagere groeisnelheid tot gevolg heeft waardoor er minder generaties kunnen voorkomen. Grote verschillen tussen jaren in dagtemperatuur en aantal zonuren zullen dan ook een relatief groot effect hebben op de populatieontwikkeling van de Zandoorworm. Op basis van de literatuur worden er twee volledige generaties verwacht. Een warm jaar zal een versnelling van de levenscyclus veroorzaken met als eventueel gevolg een extra (gedeeltelijke) derde generatie. Een koel jaar met een lagere temperatuur en/of minder zonuren, zal leiden tot een lager groeisnelheid en daarmee een vermindering van het aantal generaties per jaar. Naar verwachting kan in koele jaren slechts één generatie, wellicht een gedeeltelijke tweede generatie voorkomen. Daarnaast is het de vraag of het klimaat en de daaraan gerelateerde groeisnelheid consequenties heeft voor de lichaamsgrootte van Zandoorwormen. De lichaamsgrootte bepaald bij ongewervelde dieren in sterke mate de hoogte van de eiproductie en is dus cruciaal voor het reproductiesucces.

Bepaling ontwikkelingsstadia

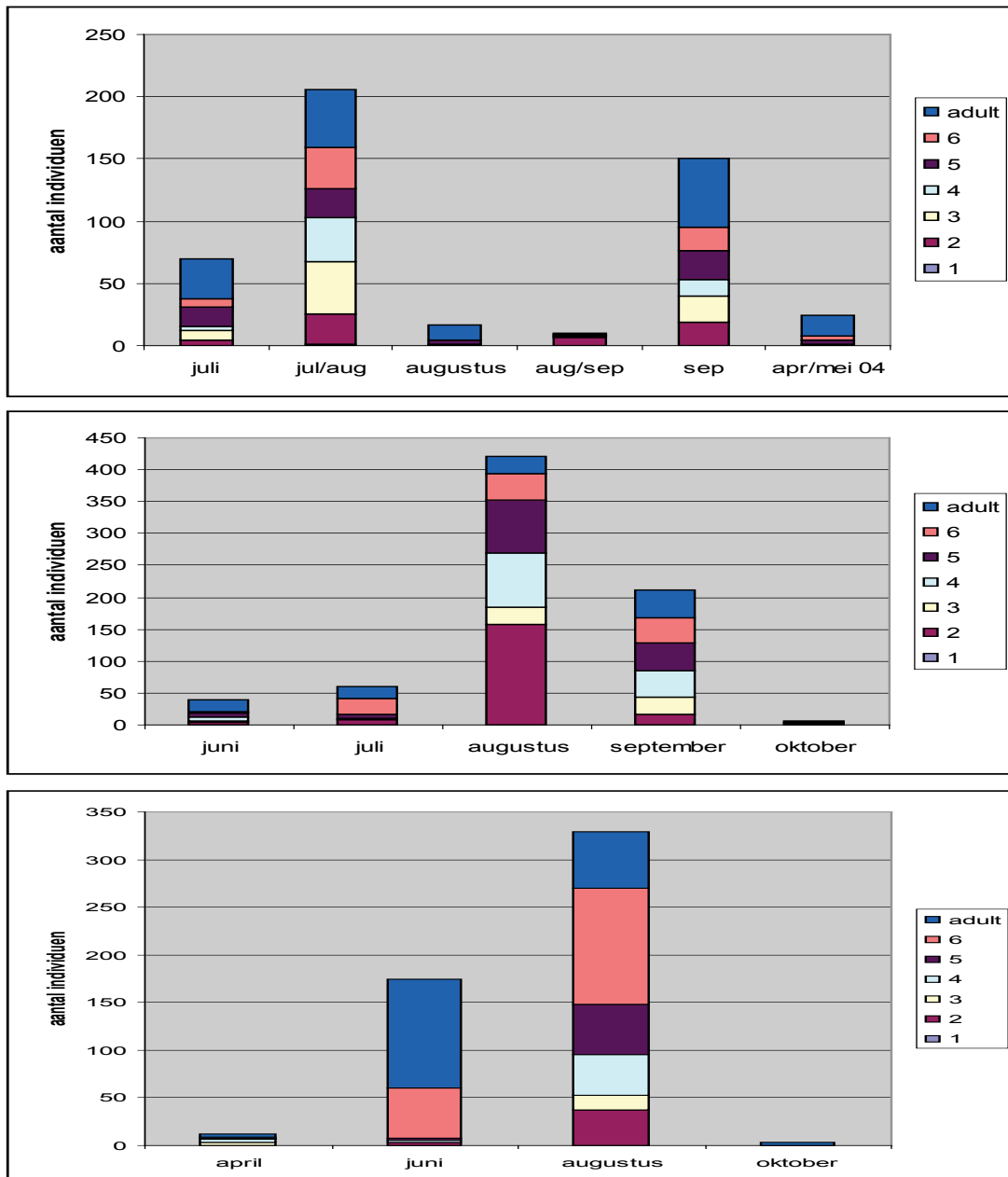
Van alle exemplaren van de Zandoorworm uit potvalvangsten uit 2003 en voorjaar 2004 op het Wekeromse Zand en van de seizoenen 2005 en 2007 van het Kootwijkerzand is het ontwikkelingsstadium (nimf of adult) en het geslacht van adulte dieren bepaald. Van alle dieren is de kopschildbreedte gemeten als maat voor de grootte van het gehele dier. Deze maat is betrouwbaarder dan de lichaamslengte, aangezien deze kan variëren onder invloed van voedsel, droogte en eiproductie. De breedte van het kopschild blijft tussen twee vervellingen constant. De gemeten kopschildbreedtes zijn voor elk jaar uitgezet in een grafiek (Figuur 6.9) en ingedeeld in klassen waarmee de verschillende stadia van vervelling van de nimfen kunnen worden herkend. Vervolgens is elk individu ingedeeld naar stadium. In totaal werden 1366 individuen gevangen en geanalyseerd (175 mannetjes, 282 vrouwtjes en 909 nimfen). Aangezien nimfen uit het eerste stadium ondergronds leven tot hun eerste vervelling zijn deze (op 1 individu na) niet aangetroffen in de potvallen. De overige individuen laten telkens een duidelijke piek zien bij elk van de 5 nimfstadia, gevolgd door pieken van de adulte mannetjes en vrouwtjes.



Figuur 6.10. Verschil in gemiddelde middagtemperatuur (°C) en cumulatief aantal zonuren (belangrijk voor opwarmen van de bodem) in de seizoenen 2003, 2005 en 2007 (gegevens KNMI, locatie Deelen).

Effect van weersomstandigheden op het aantal generaties per jaar

In Figuur 6.10 is de gemiddelde middagtemperatuur en het aantal zonuren uitgezet voor voorjaar en zomer van 2003, 2005 en 2007. Het seizoen van 2007 is het meest koel, met een laag aantal zonuren en - ondanks een warme start van het voorjaar - vrij lage temperaturen in de zomer. Ook 2005 kent vrij lage luchttemperaturen in de zomer, maar kent wel een vrij hoog aantal zonuren. Het seizoen van 2003 was het warmste, met gemiddelde temperaturen die vanaf juni 1 tot 2 graden hoger waren dan in 2005 en 2007 en het meeste aantal zonuren kende.

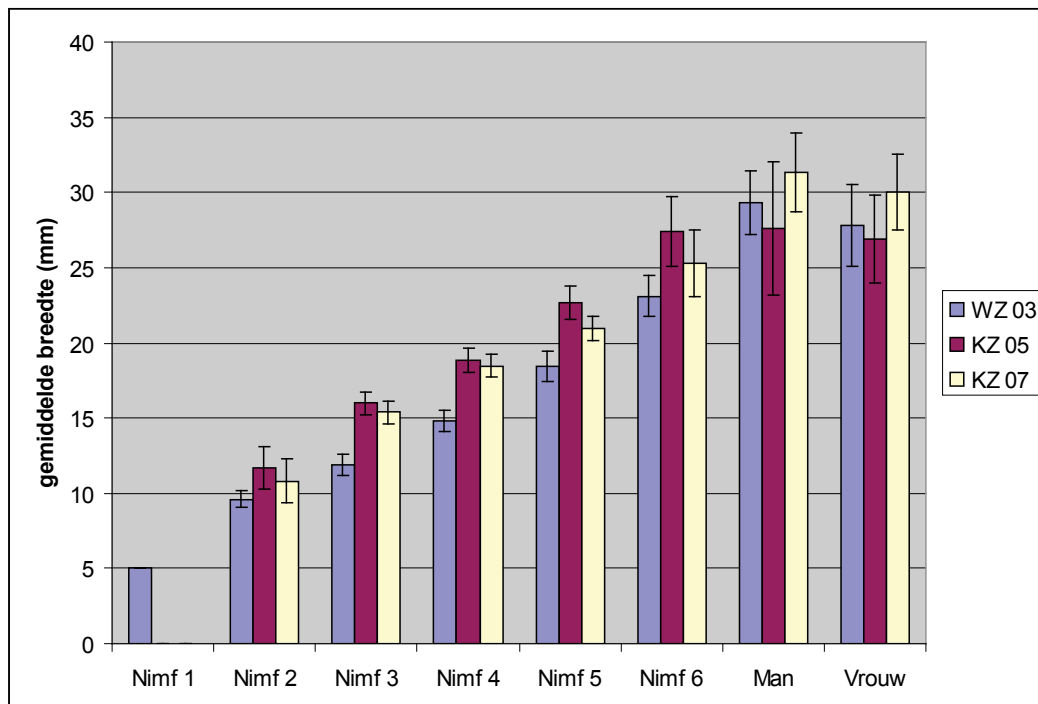


Figuur 6.11. Populatieverloop van de Zandoorworm op (van boven naar beneden) het Wekeromse Zand in 2003-2004 en het Kootwijkerzand in 2005 en in 2007.

Op basis van deze gegevens mag worden verwacht dat de populatieontwikkeling in 2003 het snelst is gegaan, gevolgd door 2005 en 2007. Uit Figuur 6.11 blijkt dat er in 2003 op het Wekeromse Zand twee generaties optraden: een eerste piek in de tweede helft van juli en een tweede piek in september. In zowel het jaar 2005 als in het jaar 2007 op het Kootwijkerzand was er sprake van slechts één generatie, beide keren in de tweede helft van augustus. Van twee generaties en een partiële derde generatie zoals in zuidelijke landen is zeker geen sprake. De Zandoorworm heeft in Nederland waarschijnlijk meestal maar één generatie per jaar met een (partiële) tweede generatie bij zeer warme zomers. In het voorjaar van 2004 werden vrijwel alleen volwassen zandoorwormen gevangen en enkele individuen van nimfstadia 4, 5 en 6. Deze nimfstadia uit de tweede generatie blijken dus in staat om succesvol te overwinteren.

Effect van weersomstandigheden op de lichaamsgrootte

Figuur 6.12 toont een overzicht van de gemiddelde kopschildbreedtes per nimfstadium van alle drie de vangstseizoenen. Te zien is dat tijdens het seizoen Wekeromse Zand 2003 voor elk van de nimfstadia de gemiddelde kopschildbreedte het kleinst is ($P < 0,05$). De gemiddelde breedte van de adulten verschilt niet van die in Kootwijkerzand in 2005 en 2007. De gevonden kopschildbreedtes van het Kootwijkerzand 2005 zijn bij de nimfstadia voor elk stadium de grootste. In het adulte stadium is er geen verschil in kopschildbreedte. De kopschildbreedte verschilt tussenjaarlijks dus wel in het nimfstadium, maar voor het adulte stadium lijkt dit verschil geen consequenties te hebben.



Figuur 6.12. Gemiddelde kopschildbreedte van nimfenstadia en adulten (man/vrouw) per seizoen. (WZ 03 = Wekeromse Zand 2003, KZ 05 = Kootwijkerzand 2005, KZ 07 = Kootwijkerzand 2007).

6.2.2 Effecten van macroklimaat en vegetatie op het microklimaat

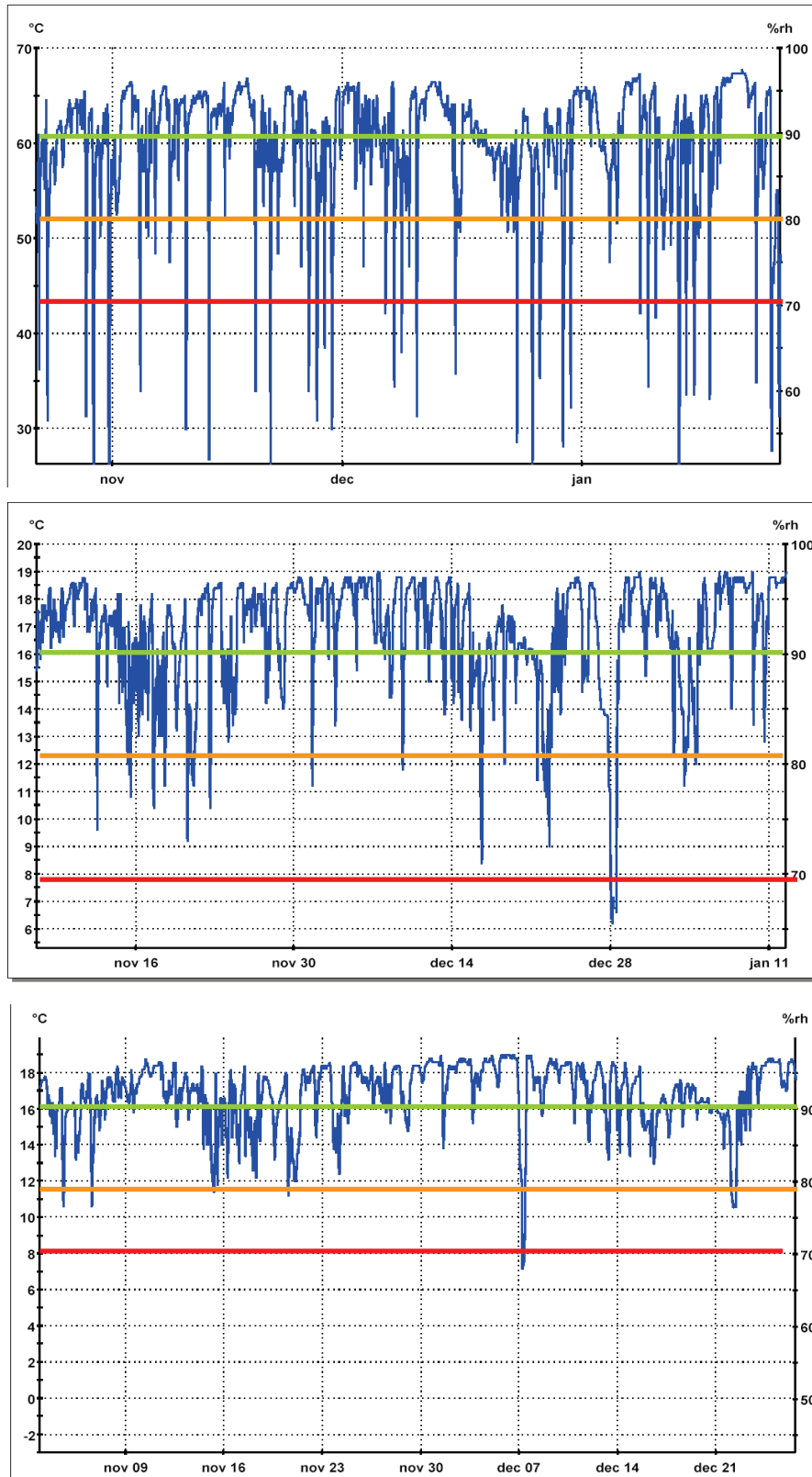
In Figuur 6.13 is de luchtvochtigheid weergegeven op 1 cm boven de bodem, op drie verschillende locaties: een vegetatie van Ruig haarmos in Jueterbog (D), eenzelfde vegetatie in het Kootwijkerzand en een vegetatie van Grijs kronkelsteeltje in het Kootwijkerzand. De referentie in Duitsland is gekozen omdat hier de grootste en meest stabiele populatie van de Kleine heivlinder voorkomt in NW-Europa. De metingen zijn uitgevoerd in de winter van 2007 op 2008. De luchtvochtigheid is op alle locaties de meeste tijd boven de 90%. Echter, boven de haarmosvegetatie in Jueterbog daalt de luchtvochtigheid gemiddeld 10 keer per maand onder de 70% luchtvochtigheid

In de haarmosvegetatie en de Grijs kronkelsteeltjevegetatie op het Kootwijkerzand gebeurt dit slechts eenmaal in de twee maanden. De grens van 80% luchtvochtigheid wordt op Jueterbog gemiddeld 15 keer per maand gepasseerd, op het Kootwijkerzand is dit slechts 6 keer per maand in een haarmosvegetatie en 3 keer per maand boven een Grijs kronkelsteeltjevegetatie. Dit betekent dat de periodes met hoge luchtvochtigheid op het Kootwijkerzand - met name boven Grijs kronkelsteeltjevegetaties - veel langer duren dan in Jueterbog. Dit maakt de kans op een infectie door parasieten en schimmels veel groter. Het Atlantische klimaat in de Nederlandse stuifzanden is daardoor minder gunstig voor diersoorten die overwinteren in een kwetsbaar levensstadium dan het meer continentale klimaat van Noordoost Duitsland. Daarnaast veroorzaakt de dominantie van Grijs kronkelsteeltje zeer waarschijnlijk een verdere buffering van het microklimaat, waardoor het nog lastiger is voor diersoorten om te overleven.

Effecten van verschillen in microklimaat op overleving van rupsen van Kleine Heivlinders

De Kleine heivlinder (*Hipparchia statilinus*) overwintert in het eerste rupsenstadium. In sommige gevallen eten de rupsen nog voordat ze in winterrust gaan, maar nooit vervellen ze naar het tweede stadium. In dit gedrag verschillen ze van de nauw verwante Heivlinder (*Hipparchia semele*), waarvan de rupsen na het uitkomen van de eitjes meteen op zoek gaan naar voedsel en minimaal eenmaal, soms tweemaal vervellen (Bink, 1998). Vermoedelijk zijn de rupsen van de Heivlinder door hun grotere biomassa veel beter dan rupsen van de Kleine heivlinder bestand tegen zowel infecties met schimmels en bacteriën als tegen uitputting. Daarnaast is het waarschijnlijk dat de voedselkwaliteit van waardplanten voor de Kleine heivlinder hoger moet zijn om als geschikt voedsel te dienen voor de zeer kleine rupsen na overwintering.

Om dit te testen zijn in 2007, 2008 en 2009 enkele vrouwtjes van de Kleine heivlinder verzameld uit de grootste populatie in Noordwest-Europa (Brandenburg, Duitsland) en van de Heivlinder uit verschillende populaties op de Veluwe. In de praktijk bleek het echter niet mogelijk om in één jaar van beide soorten genoeg individuen te verzamelen én in een goed lopend overwintering experiment te plaatsen. In 2007 waren er genoeg eitjes en rupsen van beide soorten, maar is door extreme lekkage en zeer sterke temperatuurschommelingen in een halfopen kas het overwintering experiment mislukt. De overlevende rupsen van beide soorten zijn wel verder gebruikt in een kweekexperiment. In 2008 werden om onbekende redenen slechts zeer weinig eitjes gelegd door de gevangen vrouwtjes van beide soorten en bovendien hadden deze eitjes een veel lager uitkomstsucces. In 2009 werden er genoeg eitjes verzameld van de Kleine heivlinder, maar werden door de Heivlinder wederom nauwelijks eitjes gelegd.



Figuur 6.13. Luchtvochtigheid op 2 centimeter boven de grond in een Ruig haarmosvegetatie in Jueterbog Ost (Brandenburg, Duitsland; boven), eenzelfde vegetatie op het Kootwijkerzand (midden) en een vegetatie van Grijs kronkelsteeltje op het Kootwijkerzand (onder) gemeten in de winter van 2007 op 2008. De groene, oranje en rode lijn geven respectievelijk de waarden 90, 80 en 70 % RLV aan.

Voor de Kleine heivlinder is met 100 rupsen een overwintering experiment uitgevoerd. In elke behandeling zijn 5 buntgraspollen ingezet met daarop telkens 5 rupsen op 1 pol. Van deze 100 rupsen had er 1 vooraf van Buntgras gegeten, de overige individuen waren – ondanks dat ze de kans hadden om vooraf te eten - nog nuchter. Het experiment is uitgevoerd met de volgende behandelingen:

- A. continu 90% relatieve luchtvochtigheid (RLV): 5 planten
- B. 90% RLV met 1 maal per maand 75% RLV: 5 planten
- C. 90% RLV met 1 maal per week 75% RLV: 5 planten
- D. continu 75% RLV: 5 planten.

Het experiment is uitgevoerd van 10 november 2009 t/m 25 februari 2010 bij een continue temperatuur van 5°C ($\pm 1,0$ °C). De continue behandelingen van 90% en 75% RLV worden gezien als respectievelijk de meest ongunstige en meest gunstige omstandigheden voor overwintering van de rupsen. De behandeling waar de RLV wekelijks naar de 70% zakte is gebaseerd op de metingen in Jueterbog (Brandenburg, Duitsland; zie Figuur 6.13), waar een stabiele grote populatie van de Kleine heivlinder voorkomt. De behandeling waar de RLV maandelijks naar 70% zakte is gebaseerd op de metingen boven Grijs kronkelsteeltje op het Kootwijkerzand (zie Figuur 6.13), waar de laatste Nederlandse populatie leeft.

Resultaten overwinteringsexperiment Kleine heivlinder

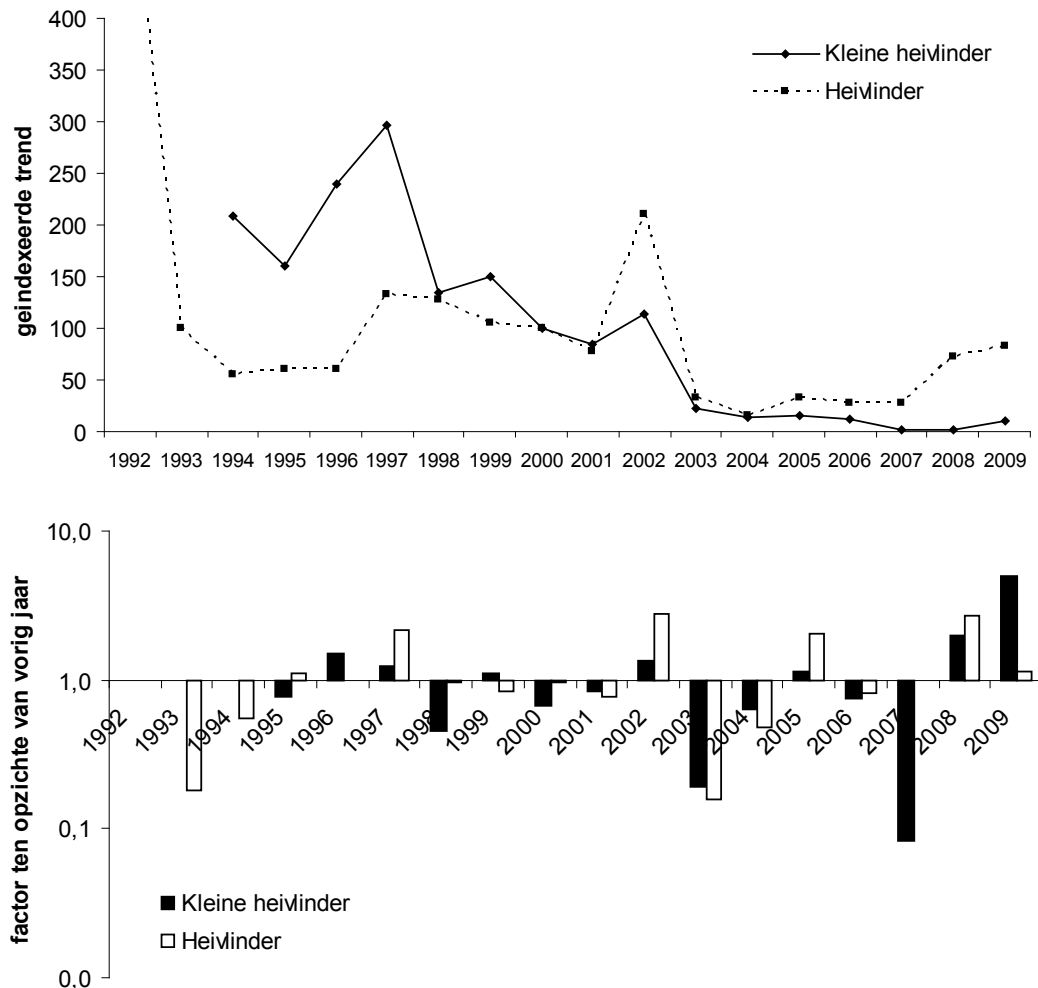
In het experiment zijn twee variabelen gemeten. Ten eerste de overleving van de rupsen en ten tweede de hoeveelheid schimmel die zich op de planten ontwikkelde. De hoeveelheid schimmel ontwikkelde zich het eerst bij behandeling A (90% RLV) en enkele weken later bij behandeling B (maandelijks naar 70% RLV). Aan het einde van het experiment waren alle planten in behandeling A en 4 van de 5 planten in behandeling B geheel beschimmeld. In behandeling C (wekelijks naar 70%) was slechts één plant licht beschimmeld en in behandeling D geen enkele.

Hoewel halverwege en op driekwart van het experiment nog een groot deel van de zichtbare rupsen in leven was, bleek dat aan het einde van het experiment nog slechts één rups leefde. Dit bleek het enige exemplaar te zijn dat van te voren had gegeten en bij 75% RLV heeft overwinterd. Alle andere rupsen waren gestorven of onvindbaar. Blijkbaar heeft een andere factor dan de luchtvochtigheid een grote rol gespeeld tijdens de overwintering en tot massale mortaliteit geleid. Ten eerste kan er een infectie zijn opgetreden in alle behandelingen die onafhankelijk van de luchtvochtigheid tot sterfte heeft geleid. Ten tweede kan de sterfte zijn opgetreden doordat de reserves van de rupsen zijn uitgeput. Dit zou veroorzaakt kunnen zijn door de temperatuur die weliswaar laag genoeg was om de rupsen te laten rusten, maar misschien niet laag genoeg is geweest om het metabolisme van de rupsen sterk te verlagen. Mocht dit het geval zijn, dan hebben de rupsen van de Kleine heivlinder wellicht een dubbel probleem in zachte winters. Naast een verhoogde kans op infecties is er wellicht ook een verhoogde kans op sterfte door uitputting van reserves. Dit kan optreden als de temperatuur te laag is om te gaan foerageren, maar te hoog om het metabolisme ver genoeg te laten dalen om energie en reserves te sparen.

Populatieverloop van Kleine heivlinder en Heivlinder in Nederland

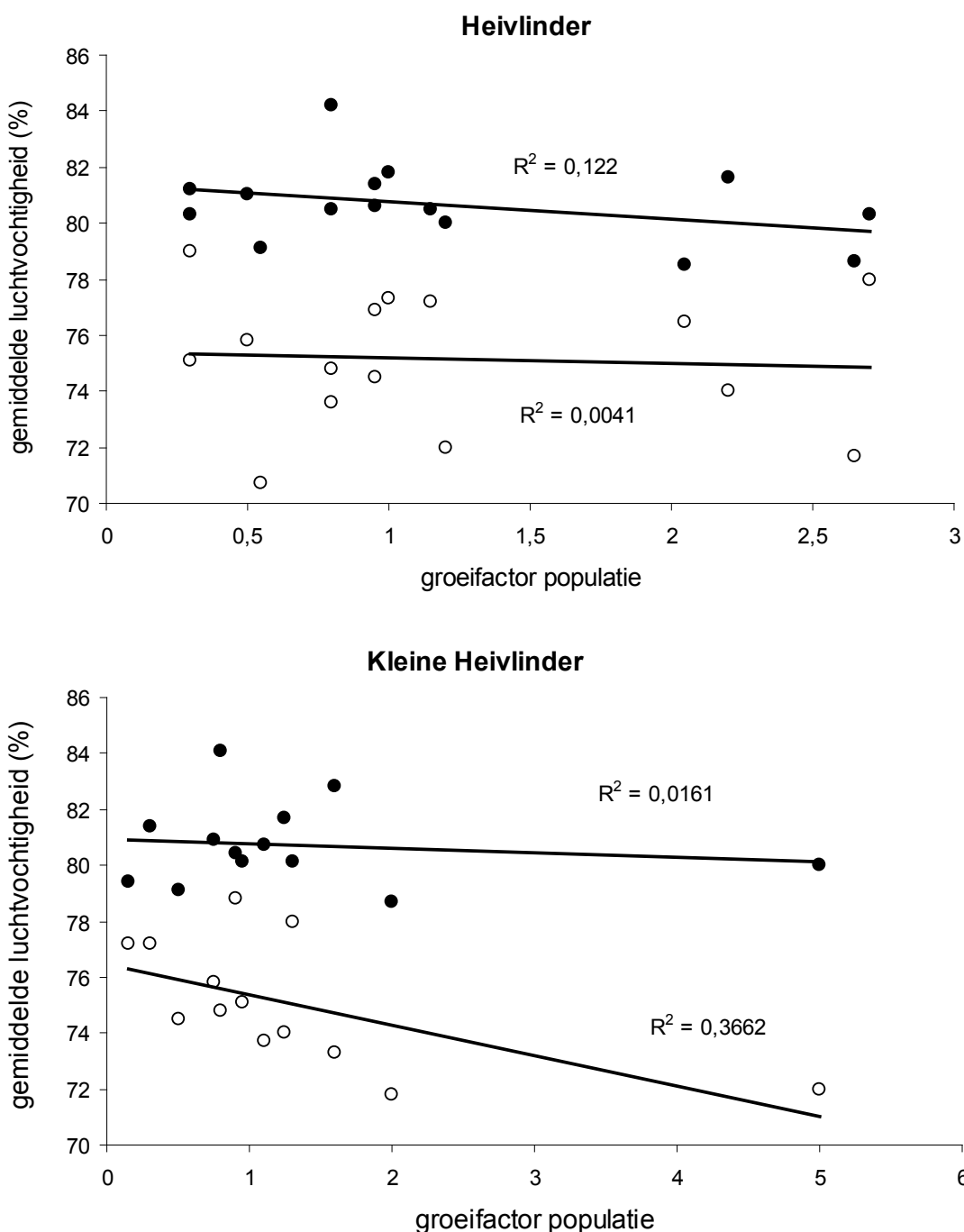
Waarschijnlijk is de Kleine heivlinder in zachte winters gevoeliger voor wintersterfte dan de Heivlinder. Bovendien is de Heivlinder in juli en begin augustus afhankelijk van droog en warm weer om te foerageren en eitjes te laten rijpen, terwijl de Kleine heivlinder op dat moment aan het verpoppen is

onder de grond. Ondanks dat de soorten nauw verwant zijn en ook ecologisch sterke overeenkomsten vertonen, mag worden verwacht dat hun populatieverloop tussen jaren sterk afwijkt als gevolg van de weersomstandigheden. Om dit te toetsen is het populatieverloop van beide soorten uitgezet in Figuur 6.14, zowel in absolute aantallen als in factorieel verschil met het voorgaande jaar (gegevens: De Vlinderstichting).



Figuur 6.14. Verloop van de populaties van de Kleine heivlinder (landelijk) en Heivlinder (de Veluwe) in de periode 1992-2009, uitgedrukt in geïndexeerde trends (boven; indexjaar 2000) en als factorieel verschil met het voorgaande jaar (onder). Gegevens afkomstig van De Vlinderstichting.

Zoals verwacht komt de trend van beide soorten slechts in een beperkt aantal jaren overeen. Van de 15 jaar die de beide reeksen beslaan is de trend in 5 jaar vergelijkbaar, in 4 jaar licht verschillend en in 6 jaar sterk verschillend. De jaren waarin de verschillen het grootste zijn, zijn 1996, 1998, 2002, 2007 en 2009. Wanneer de jaarlijkse overleving wordt uitgezet tegen de gemiddelde luchtvochtigheid van de wintermaanden november, december en januari, blijkt er een negatieve correlatie te bestaan voor de Kleine heivlinder. Wanneer de gemiddelde luchtvochtigheid in de wintermaanden stijgt van ongeveer 72% naar 84% vermindert de overleving van de populatie Kleine heivlinder in het daaropvolgende jaar met meer dan de helft (Figuur 6.15). Voor de Heivlinder is er geen enkel verband aan te tonen tussen de overleving van de populatie en de gemiddelde luchtvochtigheid in de wintermaanden.



Figuur 6.15. Jaarlijkse groefactor van de populatie Heivlinder en Kleine heivlinder (gebaseerd op trendgegevens in Figuur 6.14) uitgezet tegen de hoogste en laagste luchtvochtigheid (Rh) van de afzonderlijke wintermaanden (november t/m februari; gegevens www.knmi.nl). Voor de Kleine heivlinder blijkt er een negatief verband te zijn tussen de laagste maandelijkse Rh en de groefactor in het daarop volgende jaar, waarbij een verschil van 5% luchtvochtigheid gecorreleerd is met een 4 tot 10 maal grotere populatiegroei. Voor de Heivlinder kon geen verband worden aangetoond.

6.3 Effecten van verhoogde stikstofdepositie en overstuiving op de voedselkwaliteit van Buntgras

Stuifzanden zijn arme systemen, waarin slechts zeer weinig stikstof, fosfaat en mineralen beschikbaar zijn en waarin bovendien het droge en warme microklimaat groei bijna onmogelijk maakt (Koster, 2006). Meerjarige planten – zowel vaatplanten, mossen als korstmossen - die in stuifzanden groeien, hebben zich aan deze condities aangepast door traag te (kunnen) groeien en weinig nutriënten te verliezen door stevige, weinig voedselrijke plantendelen te ontwikkelen of door de eigen nutriënten bij afsterven efficiënt te recyclen. Daarnaast zijn mossen en korstmossen en in mindere mate in pollen groeiende grassen als Buntgras in staat om efficiënt voedingsstoffen uit natte en droge depositie uit de lucht op te nemen. Planten die groeien in dynamische zones kunnen echter snel groeien wanneer zij worden overstoven.

De veronderstelling is dat zowel veranderingen in de beschikbaarheid van nutriënten (bijvoorbeeld als gevolg van vermestende en verzurende werking van stikstof- en zwaveldepositie) als in de dynamiek van een stuifzandgebied de groei van planten zal beïnvloeden. Wanneer planten anders gaan groeien, zal dit leiden tot een verandering in de chemische samenstelling van de plant en daarmee in de voedingswaarde van de plant voor herbivoren. Het lichaam van diersoorten bestaat voor een belangrijk deel uit eiwitten, met stikstof als belangrijkste bouwsteen. Het stikstofpercentage van dierlijke biomassa ligt tussen de 40 en 45% van het droge lichaamsgewicht. In planten ligt het stikstofpercentage vrijwel altijd tussen de 1 en 4 %. Dit betekent dat een herbivoor behoorlijke hoeveelheden van een voedselplant moet eten om aan voldoende stikstof te komen. Van oudsher geldt de hoeveelheid stikstof in de plant (gram stikstof per gram drooggewicht van de plant; hier verder N-percentage genoemd) en de verhouding tussen stikstof en koolstof in de plant (C/N-ratio) als een eenvoudig te meten graadmeter voor de voedselkwaliteit van een waardplant. In de praktijk zal de voedingswaarde echter ook in sterke mate afhangen van de vorm waarin stikstof in de plant is opgeslagen. Dit kan zijn in de vorm van goed opneembare eiwitten en vrije aminozuren, maar ook in andere vormen die door herbivoren niet functioneel zijn. Deze stikstofverbindingen worden samengevat als *Non-Protein Nitrogen (NPN)*. Binnen de aminozuren is daarnaast de verhouding zeer belangrijk voor de voedingswaarde, zowel tussen essentiële en niet-essentiële aminozuren als tussen verschillende soorten essentiële aminozuren onderling.

Drie belangrijke processen kunnen een verandering in voedingswaarde veroorzaken. Ten eerste kan de beschikbaarheid van mineralen in de bodem zijn gedaald door het achterwege blijven van erosie van dekzanden (aanvoer vers bodemmateriaal) in combinatie met een versnelde uitspoeling door zure neerslag. Ten tweede kan verhoogde stikstofdepositie de beschikbaarheid van stikstof doen toenemen, waardoor er meer stikstof in het plantenweefsel wordt ingebouwd. Indien dit optreedt, is het belangrijk om te weten of deze extra stikstof wordt opgeslagen in een voor herbivoren bruikbare vorm. Ten derde kan de dynamiek van een gebied veranderen, waardoor planten meer of juist minder overstoven worden en dus meer of minder gedwongen worden hun groeisnelheid aan te passen.

Deze drie processen zijn onderzocht met Buntgras als modelsoort. Buntgras is de meest voorkomende hogere plant in grote delen van stuifzanden en vormt derhalve – zowel ondergronds als bovengronds - een zeer belangrijke basale

voedselbron voor het biotische stuifzandsysteem. Om de doorwerking naar herbivoren te onderzoeken, is gebruik gemaakt van de sprinkhaansoort Knopsprietje (*Myrmeleotettix maculata*). Deze sprinkhaansoort is in alle terreinen in voldoende mate aanwezig en is daardoor een zeer geschikte soort voor een bioassay.

Onderzoeksopzet

In totaal zijn er 115 buntgrasplanten verzameld en geanalyseerd. De analyses zijn niet op hele planten uitgevoerd (zoals wel is gedaan bij de bemestingsproef), maar alleen op de groene delen die normaal gesproken door herbivoren worden gegeten. De monsters zijn verdeeld over 6 Nederlandse en 3 Duitse stuifzandterreinen (zie Tabel 6.5). Van de Nederlandse terreinen kennen er 2 een vrij lage N-depositie, 2 een vrij hoge N-depositie en 2 een hoge N-depositie. De Duitse terreinen in Brandenburg kennen een lage N-depositie en worden als referentie beschouwd. In elke gebied is tenminste één stabiele locatie bemonsterd (gesloten mosdek, geen wind- of waterdynamiek), daarnaast zijn in 3 terreinen locaties bemonsterd waar Buntgras regelmatig wordt overstoven. Ook zijn er in elk van de terreinen bodemonsters genomen. Van het Buntgras zijn alleen de jonge, groene delen onderzocht die ook door herbivoren worden gegeten.

Tabel 6.5. *Overzicht van monsters Buntgras en Knopsprietjes (*Myrmeleotettix maculata*) voor de bepaling van de invloed van stikstofdepositie en overstuiving op de voedselkwaliteit van Buntgras en de mogelijke doorwerking hiervan op herbivoren.*

Gebied	Dynamiek	Buntgras (n)	Sprinkhanen (n)		Bodem	N depositie
			m	v		
Schoberdorf Sud (D)	Stabiel	5	7	13	2	Vrij laag 14,9 kg/ha/jr
Lieberhose Sud (D)	Stabiel	5	20	20	2	Vrij laag 14,9 kg/ha/jr
Juterbog Ost (D)	Stabiel	5	10	10	2	Vrij laag 14,9 kg/ha/jr
Drouwenerzand	Stabiel	5	20	20	2	Gemiddeld
	Mobiel	5			2	25,9 kg/ha/j
	Stabiel	5			2	
Aekingerzand	Stabiel	5	10	10	2	Gemiddeld
	Stabiel	5			2	25,5 kg/ha/j
	Mobiel	20			-	
Kootwijkerzand	Stabiel	5	20	20	2	Vrij hoog 37,2 kg/ha/jj
	Mobiel	20				
Otterlose Zand	Stabiel	5	20	20	2	Vrij hoog
	Stabiel	5			2	33,3 kg/ha/j
Loonse en Drunense Duinen	Stabiel	5	10	10	2	Vrij hoog
	Stabiel	5			2	34,7 kg/ha/jr
	Stabiel	5			2	
Maasduinen	Stabiel	5	21	19	2	Hoog 45,8 kg/ha/jr

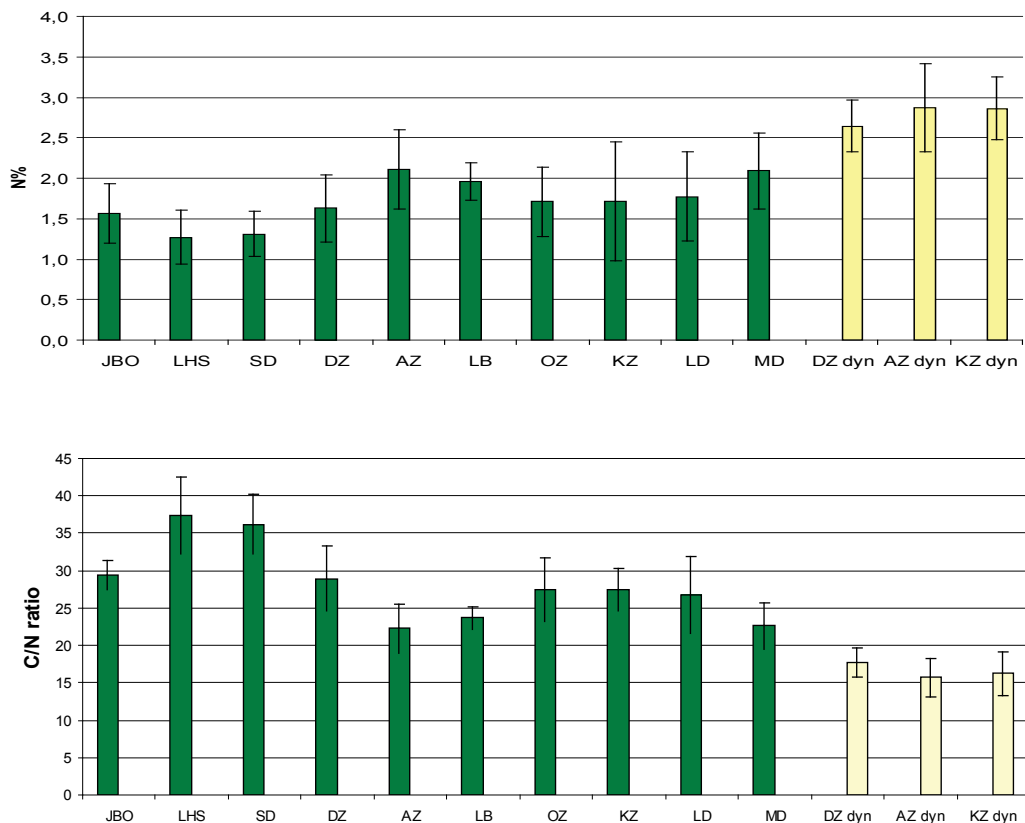
Alle bemonsteringen zijn uitgevoerd in augustus 2008. De Duitse gebieden dienen als referentie; de stikstofdepositie wordt hier op een andere manier gemeten en op basis daarvan geschat op 14,9 kg/ha/jaar.

Aangezien bij sprinkhanen de vrouwtjes groter en zwaarder zijn dan de mannetjes en een groot deel van hun bouwstoffen gebruiken voor eiproductie, zijn de geslachten gedurende het experiment apart behandeld.

Van alle buntgrasplanten zijn N, P en C (% van drooggewicht) bepaald en hieruit is ook de C/N-ratio berekend. Verder zijn alle mineralen, chlorofyl, caroteenpigmenten en 16 soorten aminozuren bepaald. Het betreft vrije aminozuren een zure hydrolyse van eiwit-aminozuren en tryptofaan. Bij de sprinkhanen zijn drooggewicht en het gewichtsperscentage van water, eiwitten, vetten, caroteenpigmenten en chitine bepaald. De volledige beschrijving voor de analyses van Buntgras en sprinkhanen staan in Bijlage 6.2.

6.3.1 Veranderingen in N en C gehalten van Buntgras bij hoge N-depositie

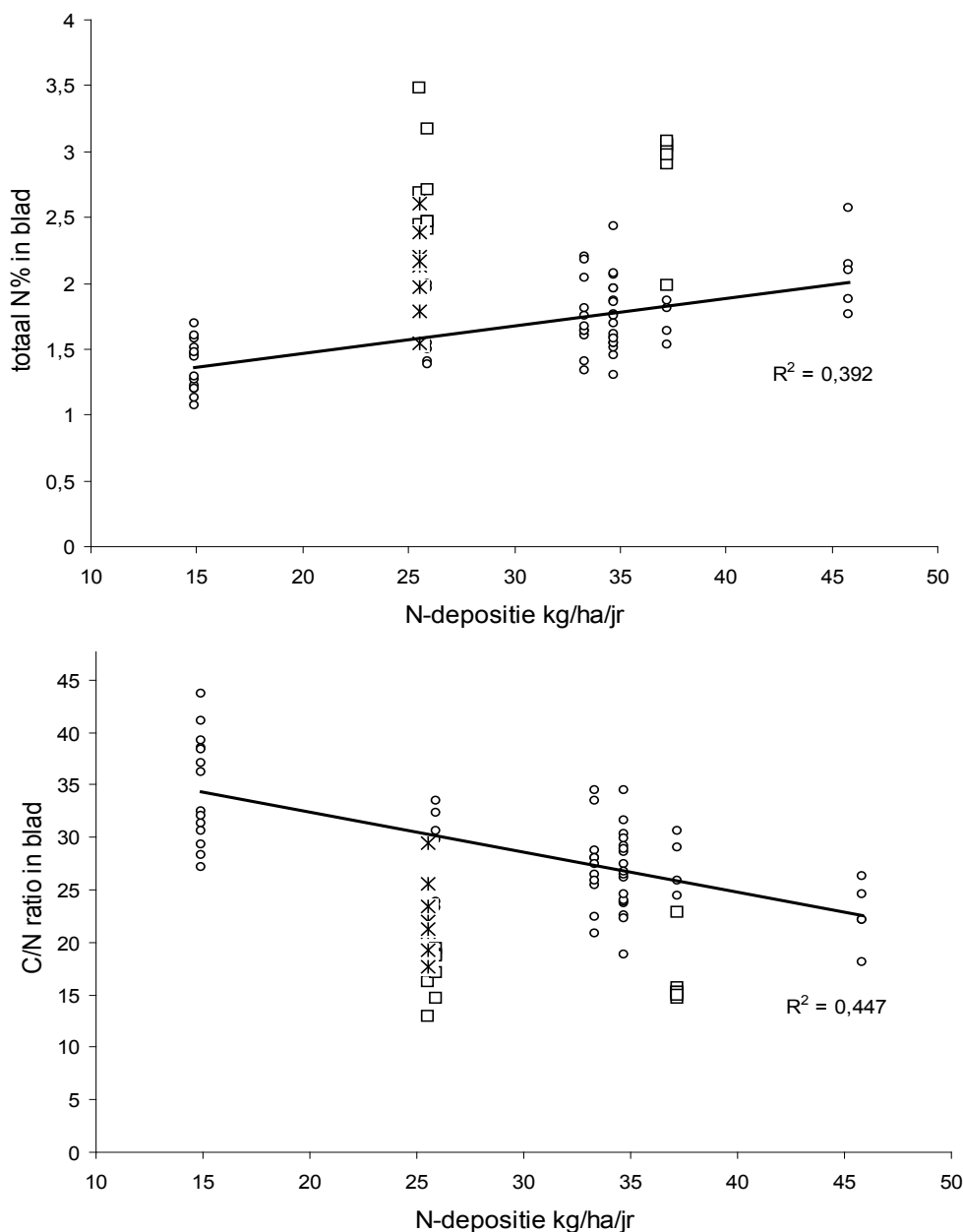
De veronderstelling is dat onder invloed van een hogere N-depositie de hoeveelheid beschikbare N voor planten toeneemt. Het koolstofgehalte in planten varieert normaliter slechts weinig. De C/N ratio zal afnemen bij toenemende stikstofdepositie. Een lage C/N ratio wordt gezien als een eenvoudige maat voor een hoge voedingswaarde, aangezien er per eenheid te verteren plantenmateriaal relatief veel N opgeslagen is. In Figuur 6.16 zijn N-percentages, C-percentages en C/N ratio's weergegeven van Buntgras uit alle bemonsterde terreinen. De bemonsterde terreinen zijn gerangschikt op de mate van N-depositie.



Figuur 6.16. N% (boven) en C/N-ratio in bovengrondse biomassa van Buntgras in 3 Duitse en 7 Nederlandse stuifzandterreinen.

De terreinen zijn van links naar rechts gerangschikt op toenemende hoeveelheid N-depositie. De groene staven betreffen stabiele plekken, de gele staven dynamische plekken, waar Buntgras continu wordt overstoven. Verschillen zijn getoetst met een One Way ANOVA met een Tukey post hoc test bij gelijke variantie en een Brown Forsythe test bij ongelijke variantie.

De hoeveelheid stikstof in het blad blijkt significant te verschillen tussen de bemonsterde terreinen ($P < 0,05$). Het N-percentage is het laagste in de referentieterreinen in Duitsland (1,3-1,6%), waar ook de stikstofdepositie het laagst is (14,9 kg/ha/jaar). In de Nederlandse gebieden is het N-percentage in het blad vrij laag in het Drouwenerzand, Kootwijkerzand, Otterlose Zand en Loonse en Drunense Duinen (1,6-1,8 %). In het Aekingerzand, de Lemelerberg en Bergerheide liggen de waarden hoger (1,9-2,1%). Aangezien C in de planten slechts minimaal verschilt tussen de terreinen wordt de C/N ratio grotendeels bepaald door het %N in de planten ($P < 0,05$). De gemiddelde C/N-ratio is $28 \pm 4,7$ met een minimale waarde van 22 in het Aekingerzand en maximaal 37 in Lieberhose Heide Süd.



Figuur 6.17. Correlatie tussen stikstofdepositie en totaal %N en C/N-ratio in blad van Buntgras op stabiele locaties. Dynamische locaties waar Buntgras wordt overstoven zijn weergegeven als open vierkanten; stabiele locaties op het Aekingerzand met dekzand invloed zijn weergegeven als sterretjes. Deze punten zijn niet gebruikt in de correlatieberekening.

Uit Figuur 6.17 blijkt dat er een verband is tussen de mate van stikstofdepositie en het gehalte aan totaal N in de bladeren van Buntgras. Bij hogere stikstofdepositie neemt het %N toe en de C/N-ratio af. Het gebied dat van deze trend afwijkt, is het Aekingerzand. Om te toetsen of er inderdaad een significant verband is tussen stikstofdepositie en het %N is een correlatie uitgevoerd. Wanneer het Aekingerzand als afwijkend gebied wordt weggelaten, blijkt er een sterke correlatie te zijn tussen de N-depositie en het %N in bladeren van Buntgras ($R^2 = 0,392$). Wanneer de C/N ratio wordt uitgezet tegen de stikstofdepositie is de correlatie zelfs nog iets sterker ($R^2 = 0,447$). Daarnaast blijkt dat bij de C/N-ratio alle punten van het Aekingerzand en bij het %N op een na alle punten aan één kant van de trendlijn liggen. Dit geeft aan dat het Aekingerzand inderdaad afwijkt van de algemene trend. De reden hiervoor is vooralsnog onduidelijk, maar een mogelijkheid is dat op de bemonsterde locaties vers lemig dekzand is gemengd met stuifzand als gevolg van recente herverstuivingsmaatregelen, waardoor de interactie tussen bodemchemie en plantengroei anders is.

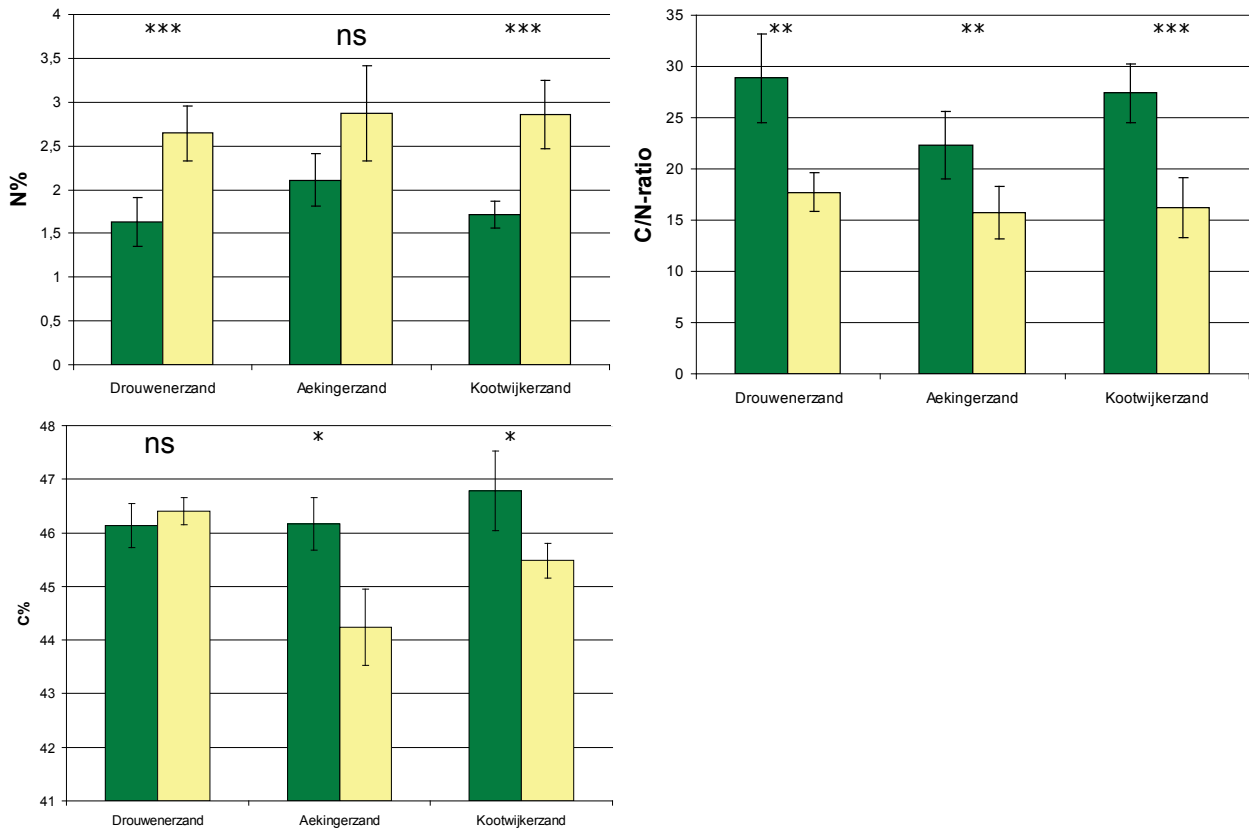
6.3.2 Chemische samenstelling van Buntgras op stabiele en dynamische locaties

Overstuiving dwingt Buntgras tot versnelde groei, aangezien er altijd een deel van de plant licht moet opvangen voor fotosynthese-activiteit. Buntgras kan door versnelde groei enkele decimeters per jaar aan overstuiving overleven. De verandering in groeiactiviteit zal de chemische samenstelling van Buntgras beïnvloeden, zo is de veronderstelling.

De chemische analyses laten zien dat de hoeveelheid stikstof in het blad van Buntgras op zowel het Drouwenerzand als het Kootwijkerzand significant hoger is op dynamische locaties vergeleken met stabiele locaties (Figuur 6.18a). In het Aekingerzand is het verschil niet significant ($P = 0,078$). Zowel op het Aekingerzand als op het Kootwijkerzand bevat Buntgras op dynamische locaties significant minder C dan op stabiele locaties. Op het Drouwenerzand is er geen verschil in %C tussen stabiele en dynamische locaties (Figuur 6.18b). Deze waarden leiden er toe dat in alle drie de terreinen de C/N-ratio significant lager is op dynamische locaties dan op stabiele locaties (Figuur 6.18c). Overstuiving leidt dus inderdaad tot een andere chemische samenstelling van de bovengrondse biomassa, waarbij de voedselkwaliteit van de plant voor herbivoren lijkt toe te nemen.

6.3.3 Verschil in opslag van stikstof in de plant

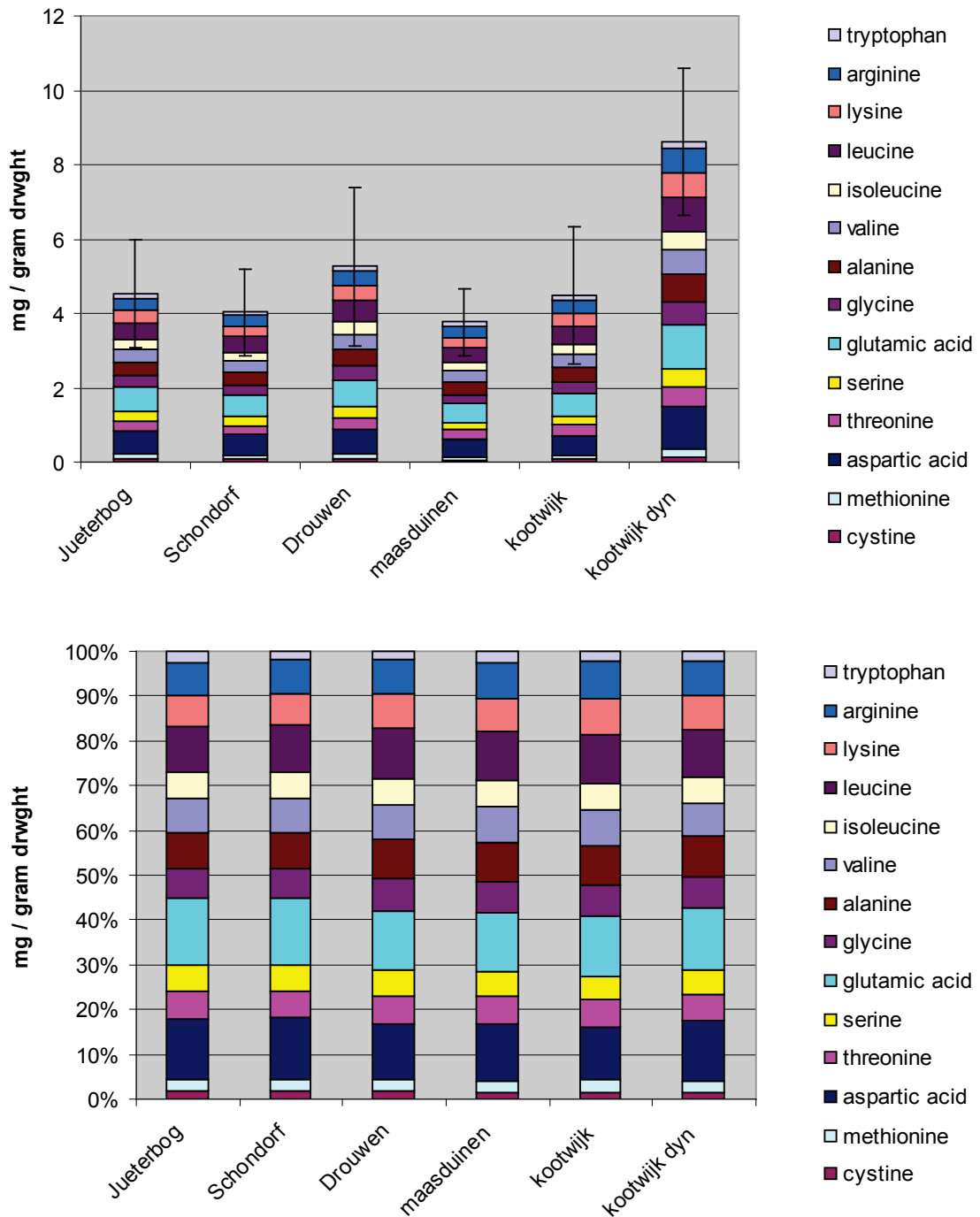
Uit de voorgaande paragrafen blijkt dat het totale %N in Buntgras verschilt tussen gebieden (vooral als gevolg van verschillen in stikstofdepositie) en binnen gebieden (als gevolg van verschillen in overstuiving). De vraag is nu in welke vorm de extra stikstof is opgeslagen. Voor herbivoren is stikstof vooral beschikbaar wanneer het in de plant in eiwitvorm of als vrije aminozuren voorkomt, waarbij het aandeel vrije aminozuren ten opzichte van eiwitten zeer laag is. In dit onderzoek zijn van een aantal buntgrasplanten uit Duitse en Nederlandse gebieden 14 aminozuren doorgemeten. Deze aminozuren vormen ongeveer 40% van de potentieel aanwezige aminozuren in planten. Uit eerder onderzoek is gebleken dat de onderlinge verhoudingen van aminozuren zodanig stabiel zijn dat de 14 gemeten aminozuren een goede indicatie vormen voor de totale beschikbaarheid van aminozuren in de plant. De ratio van de gemeten aminozuren en het totaal %N van de plant geeft een betrouwbare indicatie van de verhouding tussen voor herbivoren beschikbaar stikstof en de fractie *Non-Protein Nitrogen* in de plant.



Figuur 6.18. (a) %N, (b) %C en (c) C/N-ratio van Buntgras op het Drouwenerzand, het Aekingerzand en het Kootwijkerzand, op stabiele (groen) en dynamische locaties (licht geel). Gegevens zijn per terrein getoetst: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Het totale gehalte van gemeten aminozuren (gemiddeld $4.4 \pm 0,57$ mg/g drooggewicht) blijkt niet te verschillen tussen de stabiele locaties van verschillende gebieden (Fig. 6.19). De totale hoeveelheid van gemeten aminozuren in buntgrasplanten van de dynamische locatie op het Kootwijkerzand (8.6 ± 1.98 mg/g drooggewicht) is echter bijna tweemaal zo hoog als van alle andere stabiele locaties. De verhoudingen tussen essentiële aminozuren, zowel ten opzichte van elkaar als ten opzichte van de totale hoeveelheid gemeten aminozuren, is opvallend stabiel tussen de gebieden. Alleen arginine en tryptofaan verschillen respectievelijk een factor 1,2 tot 1,5 tussen de terreinen. Er is echter geen verband tussen deze verschillen en de mate van stikstofdepositie of dynamiek.

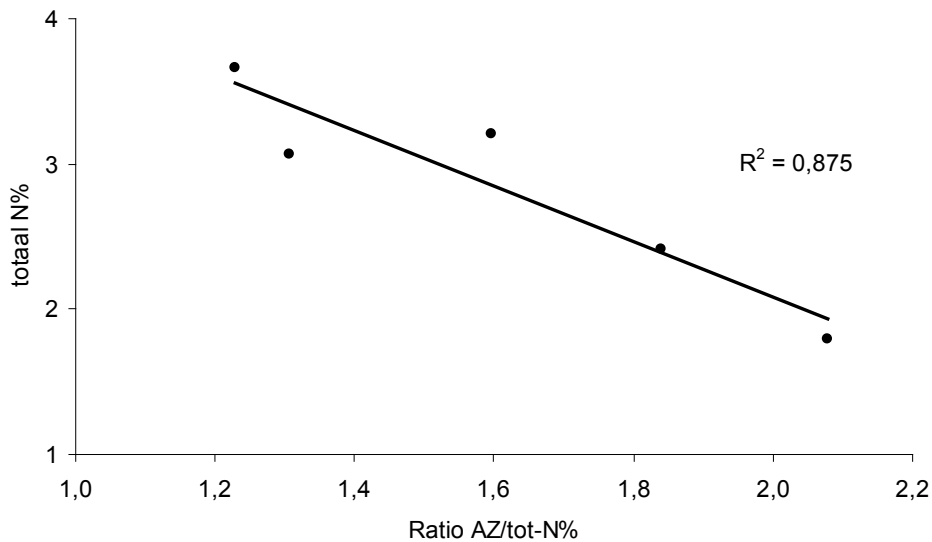
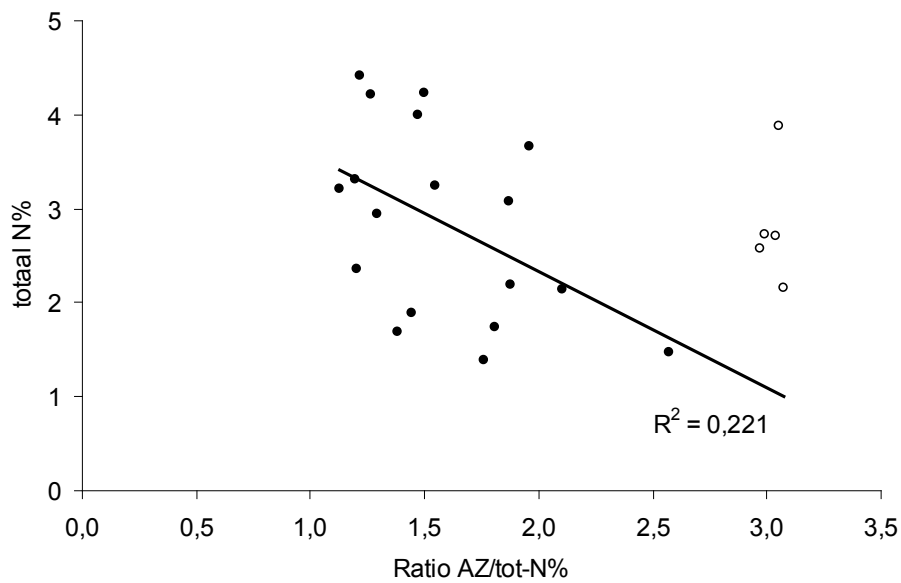
Uit Figuur 6.17 blijkt dat Buntgras dat groeit onder hoge stikstofdepositie meer stikstof bevat in bladweefsel. In Figuur 6.19 is te zien dat de gehalten aan gemeten aminozuren in Buntgras niet verschillen tussen deze locaties. Wanneer de ratio wordt berekend van het totale %N en de hoeveelheid stikstof die in aminozuren is vastgelegd, blijkt dat de extra N op locaties met een hoge N-depositie wordt ingebouwd in andere stoffen dan aminozuren (Figuur 6.20). Het verschil in deze ratio tussen het gebied met de hoogste N-depositie (Bergerheide) en de Duitse terreinen is bijna een factor 2. Op de dynamische locatie van het Kootwijkerzand wordt wel een deel van de extra stikstof in aminozuren opgeslagen. De verhouding tussen totaal N en het gehalte aan aminozuren is hierdoor zo'n 15% hoger op dynamische locaties dan op stabiele locaties.



Figuur 6.19. Gehaltes van aminozuren in Buntgras (mg/g drooggewicht) en b) in percentage van het totaal gehalte aan aminozuren. De standaard deviatie in Figuur a betreft het totaalgehalte aan aminozuren.

6.3.4 Elementgehalten in Buntgras

Ook elementen en micronutriënten, zijn belangrijk voor herbivoren. Een deficiëntie kan problemen veroorzaken in groei, ontwikkeling of voortplanting. Herbivoren stemmen de hoeveelheid voedsel die zij opnemen af op het totaal aan stikstof dat ze binnenkrijgen. Doorgaans krijgen ze daarbij voldoende micronutriënten binnen. Wanneer de gehalten aan micronutriënten stabiel blijven of lager worden terwijl de hoeveelheid stikstof in de plant toeneemt, kan er een onbalans ontstaan (of wanneer %N stabiel blijft, maar



Figuur 6.20. Correlatie tussen het totale stikstofgehalte en het % N dat is ingebouwd in de gemeten aminozuren, voor alle meetpunten (boven) en gemiddeld per gebied (onder). Open cirkels = stabiele locaties, gesloten cirkels = dynamische locatie Kootwijkerzand.

mineraalgehalten dalen). In Tabel 6.6 zijn voor 12 elementen de correlaties met totaal %N weergegeven. Van alle mineralen is alleen barium significant negatief gecorreleerd met %N, maar dit is een sporenelement waarvan het optreden van een tekort niet waarschijnlijk is, zelfs bij lagere gehalten. Kalium, aluminium, calcium, kobalt, mangaan en nikkel laten geen relatie met %N zien ($R^2 < 0.1$). Natrium, magnesium en ijzer zijn positief gecorreleerd met het totale %N in de plant. Het is dan ook niet erg waarschijnlijk dat er deficiënties zullen optreden bij hoge %N in de plant.

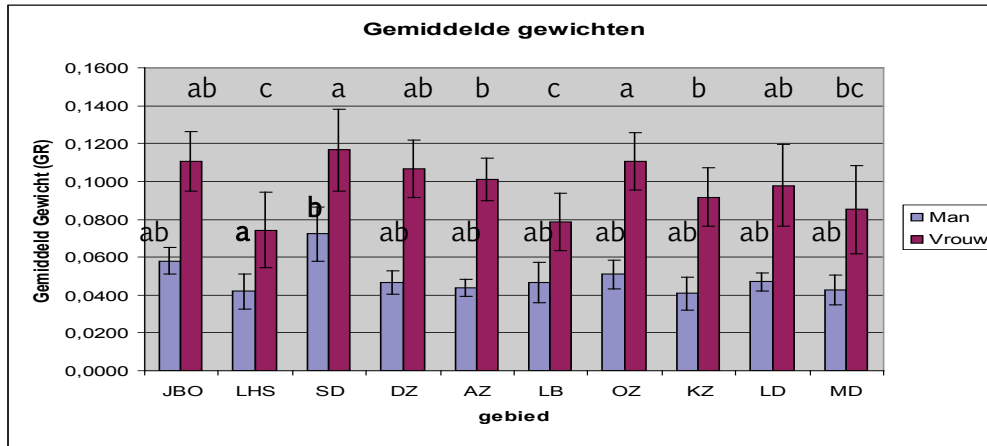
Tabel 6.6. Correlaties tussen %N en elementgehalten in Buntgras. Correlaties zijn gebaseerd op 69 planten, verzameld in 10 terreinen. De bijbehorende figuren zijn opgenomen in bijlage 6.3.

Element	Correlatie met %N	R^2
Natrium	+	0.395
Kalium	o	0.001
Aluminium	o	0.067
Koper	+	0.126
Calcium	o	0.002
Magnesium	+	0.670
Kobalt	o	0.003
Strontium	-	0.144
Mangaan	o	0.064
IJzer	+	0.606
Nikkel	o	0.064
Barium	-	0.289

6.3.5 Doorwerking van veranderingen in voedselkwaliteit op herbivoren

Een verhoogde stikstofdepositie zorgt voor een hoger gehalte aan stikstof in Buntgras. Deze stikstoffractie wordt echter niet opgeslagen als aminozuren, maar in een vorm die waarschijnlijk niet functioneel is voor herbivoren en misschien zelfs een negatief effect heeft op de voedselkwaliteit (paragraaf 6.3.4). Er wordt verondersteld dat dit effect niet alleen in Buntgras, maar ook in ander smalbladige grassen optreedt. Het negatieve effect kan worden veroorzaakt doordat een herbivoor meer plantaardig materiaal moet eten om voldoende stikstof op te nemen. Daarnaast kan de vorm waarin de stikstof is opgeslagen als antivraatstof werken door een direct giftige werking of door het ontregelen van de spijsvertering. Dit zou betekenen dat herbivoren in gebieden met een hoge stikstofdepositie een lagere kwaliteit voedsel tot hun beschikking hebben. Dit kan gevolgen hebben voor diverse parameters die aan fitness zijn gerelateerd, zoals gewicht, mate van eiwit- en vetopslag en caroteenvoorraad in het vet.

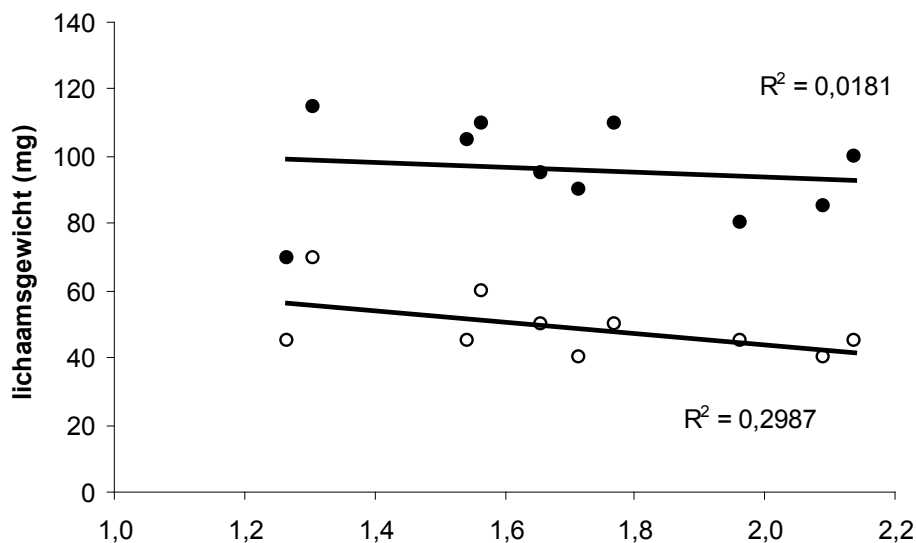
Er is onderzocht of deze effecten in het veld optreden aan de hand van het Knosprietje (*Myrmeleotettix maculata*), een sprinkhaansoort die vrij algemeen voorkomt in droge zandige terreinen en waarvan bekend is dat het dieet voor een zeer groot deel uit smalbladige grassen bestaat. In dit onderzoek zijn knosprietjes verzameld in stuifzandterreinen die verschillen in mate van stikstofdepositie. In een eerste pilotmeting zijn de sprinkhanen verzameld in september 2006 (3 stuifzandgebieden en kustduinen op Terschelling). Bij de volledige onderzoeksronde zijn de sprinkhanen verzameld in de eerste twee weken van augustus 2007 (10 stuifzandterreinen). Op elke locatie zijn 10 mannetjes, 10 vrouwtjes en 5 buntgrasplanten verzameld en zijn 2 bodemonsters genomen. Van elk Knosprietje is het versgewicht bepaald, het vetgehalte en het caroteengehalte. Zoals bij veel diergroepen verschilt bij sprinkhanen de lichaamsgrootte aanzienlijk tussen de geslachten. Bovendien mogen we aannemen dat mannetjes en vrouwtjes hun bouwstoffen op een verschillende manier in het lichaam opslaan, aangezien de vrouwtjes vooral zullen investeren in eiproductie, de mannetjes in beweging en zangactiviteit. In de analyses zijn de mannetjes en vrouwtjes daarom afzonderlijk behandeld.



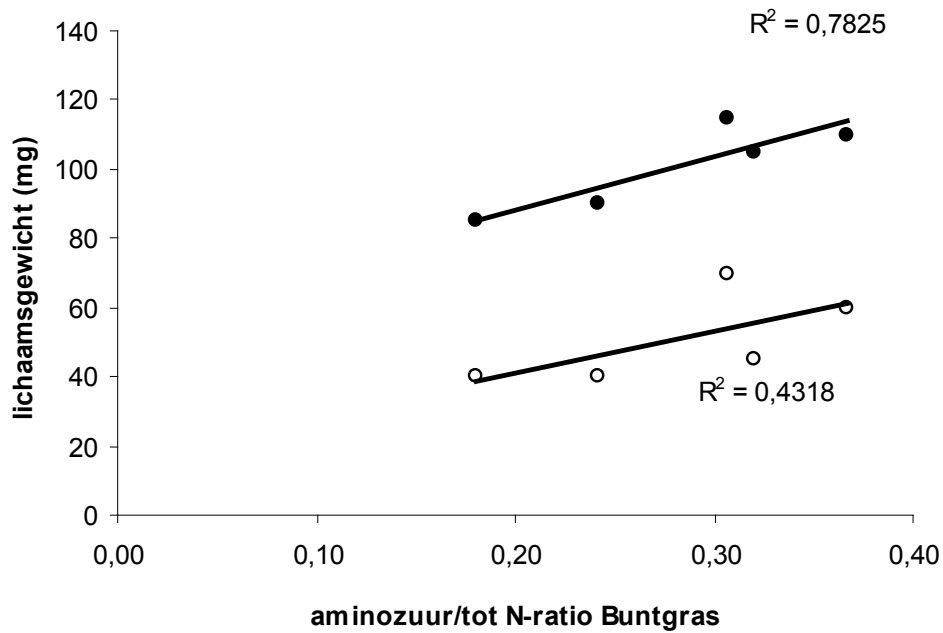
Figuur 6.21. Gemiddeld lichaamsgewicht van Knopsprietje (*Myrmeleotetix maculata*) in gebieden met een - van links naar rechts - oplopende stikstofdepositie. Verschillen zijn getoetst met One Way Anova met Tuckey post-hoc test ($P < 0,05$).

Effect van voedingswaarde van Buntgras op lichaamsgewicht

In Figuur 6.21 is het lichaamsgewicht van mannetjes en vrouwtjes uit de verschillende stuifzandgebieden weergegeven. De gebieden zijn gesorteerd op mate van N-depositie van links (laag) naar rechts (hoog). Er zijn enkele significante verschillen in lichaamsgrootte tussen verschillende gebieden en er lijkt een lichte trend te zijn dat knopsprietjes in gebieden met een hogere stikstofdepositie een lager lichaamsgewicht hebben. Deze trend komt ook naar voren in Figuur 6.22, waar het lichaamsgewicht van knopsprietjes is uitgezet tegen de totale N-depositie. Voor mannetjes is er een correlatie ($R^2 = 0,30$), voor de vrouwtjes is de variatie tussen de gebieden zodanig groot dat er geen correlatie kan worden aangetoond.



Figuur 6.22. Gemiddeld lichaamsgewicht van mannetjes (open cirkels) en vrouwtjes (gesloten cirkels) van knopsprietjes (*Myrmeleotetix maculata*) uitgezet tegen de totale N-concentratie in Buntgras.

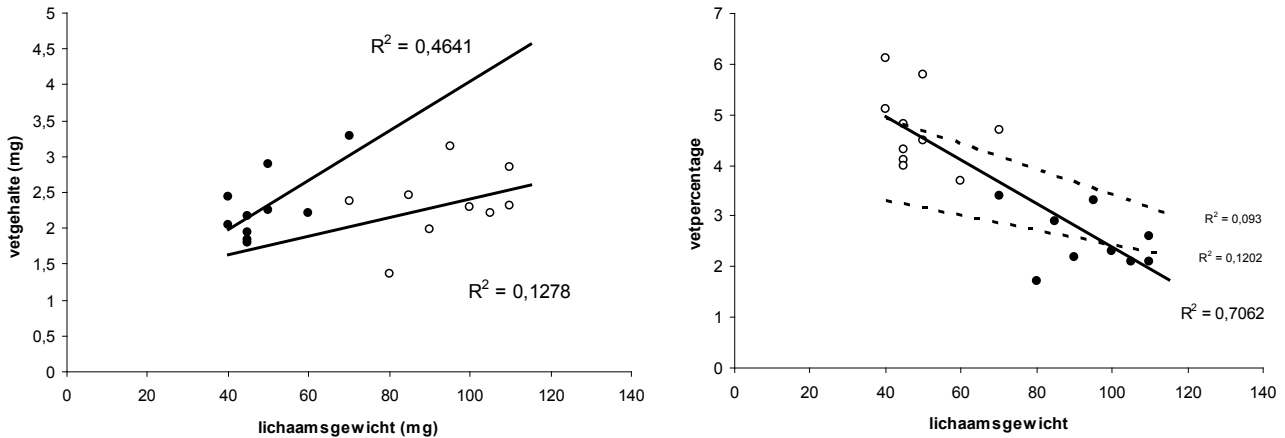


Figuur 6.23. Gemiddeld lichaamsgewicht van mannetjes (open cirkels) en vrouwtjes (gesloten cirkels) van knopsprietjes (*Myrmeleotetix maculata*) uitgezet tegen de ratio van aminozuren en totale N-concentratie in Buntgras.

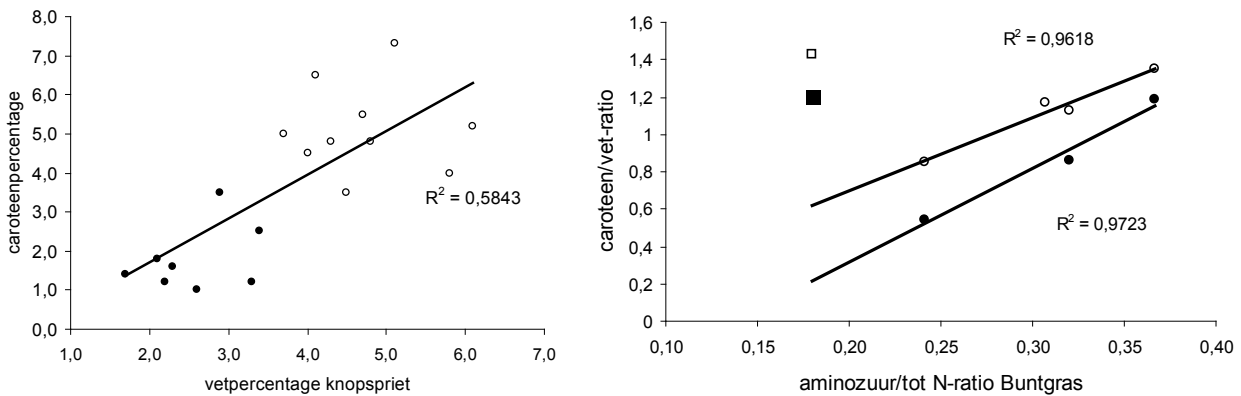
Voor vijf gebieden zijn ook een groot aantal aminozuren in Buntgras doorgemeten en is de aminozuur/totaal stikstof-ratio berekend. Aangezien niet alle aminozuren zijn gemeten (zie paragraaf 6.3.2), geeft deze ratio geen concrete verhouding weer, maar wel een zeer goede indicatie van de fractie van het totale stikstofgehalte van de plant die uit aminozuren bestaat en dus door herbivoren opneembaar is. In Figuur 6.23 is deze ratio uitgezet tegen het lichaamsgewicht van knopsprietjes in dezelfde terreinen. Ondanks de lage steekproef van slechts 5 terreinen is er een duidelijk positieve correlatie tussen de aminozuurfractie van de voedselplanten en de lichaamsgrootte van de herbivoren. Bovendien is het patroon voor mannetjes en vrouwtjes vergelijkbaar.

Lichaamsopbouw van knopsprietjes in relatie tot voedingswaarde van Buntgras

Van alle knopsprietjes is het totaalgehalte aan vet en caroteen gemeten. In Figuur 6.24 is per gebied het gemiddelde vetgehalte uitgezet tegen het gemiddelde lichaamsgewicht van de sprinkhanen. Uit Figuur 6.24 (links) blijkt dat grotere sprinkhanen ook een grotere hoeveelheid vet hebben opgeslagen. Uit Figuur 6.24 (rechts) blijkt echter dat het vetgehalte procentueel minder sterk toeneemt dan het totale lichaamsgewicht en dat de vetfractie in grote dieren dus relatief kleiner is dan in kleine dieren. Het extra lichaamsgewicht zit dus slechts voor een klein deel in vetopslag. Verwacht wordt dat het merendeel van het extra lichaamsgewicht in eiwitten en water zit. Als dit voornamelijk in eiwitten is opgeslagen dan betekent dit dat de dieren als prooisort voor insectivore dieren een hogere voedingswaarde hebben.



Figuur 6.24. Absoluut vetgehalte (links) en vetpercentage van het totale lichaamsgewicht (rechts) van vrouwtjes (gesloten cirkels) en mannetjes (open cirkels) van knopsprietjes (*Myrmeleotetix maculata*) uitgezet tegen het totale lichaamsgewicht.



Figuur 6.25. Relatie tussen het caroteenpercentage en het vetpercentage in knopsprietjes, zowel bij mannetjes als bij vrouwtjes (links). De hoeveelheid caroteen die per eenheid vet wordt opgeslagen is recht evenredig met de voedingswaarde van Buntgras, uitgedrukt in de aminozuur/totaal N-ratio (rechts). De twee vierkantjes zijn mannetjes en vrouwtjes van Maasduinen die sterk afwijken. Een mogelijke reden hiervoor kan zijn dat op deze locatie - anders dan op alle andere locaties - veel vitale Zandzegge (*Carex arenaria*) groeit, die wellicht ook door het Knopsprietje wordt gegeten.

6.4 Veranderingen in het voedselweb als mogelijke oorzaak voor het verdwijnen van karakteristieke broedvogels van stuifzanden

6.4.1 De Tapuit als modelsoort

De Tapuit (*Oenanthe oenanthe*) is in Nederland momenteel zeer sterk gebonden aan het open stuifzandlandschap. De laatste decennia is de Tapuit in Nederland sterk achteruit gegaan, zowel in kustduinen als in binnenlandse terreinen. De beschikbare aantalschattingen voor de hele Nederlandse broedpopulatie laten, na een maximum van 1900-2500 broedpaar in 1979-85, een afname zien tot 230-270 paren in 2008 (Van Dijk *et al.*, in druk). De zorgelijke situatie van de Tapuit komt tot uiting in de Rode Lijst van Nederlandse broedvogels, waarin de status van de soort is opgeschaald van

de categorie *kwetsbaar* naar *bedreigd* (Van Beusekom *et al.*, 2005). Een gedetailleerde beschrijving van de trends voor de Tapuit in verschillende regio's van Nederland is weergegeven in bijlage H6.

Opvallend is dat in het binnenland de stuifzanden voor de Tapuit – net als voor veel andere diersoorten – als een refugium lijken te fungeren. Vroeger kwam de Tapuit verspreid voor in het binnenland, zowel in extensief agrarisch gebied, droge heiden als op kapvlaktes. In de afgelopen twee decennia wordt echter meer dan 80% van de binnenlandse territoria aangetroffen op stuifzanden. De meest waarschijnlijke reden hiervoor is het niet beschikbaar zijn van voedsel. Dit wordt enerzijds veroorzaakt door verruiging, aangezien tapuiten niet kunnen foerageren in dichte vegetaties. De soort is morfologisch aangepast aan het leven in steppenachtige korte vegetaties, waarbij prooidieren op zicht en geluid worden getraceerd (Kaboli *et al.*, 2007). Anderzijds is het prooiaanbod in veel open gebieden sterk afgenomen. Zo is het voedselaanbod voor insectivore vogelsoorten in landbouwgebieden als gevolg van intensivering dramatisch gedaald, waardoor deze gebieden ongeschikt zijn geworden als broedgebieden. Droge heides zijn sinds de jaren '80 van de vorige eeuw op grote schaal vergrast als gevolg van stikstofdepositie, waardoor de voedselbeschikbaarheid sterk is afgenomen. Daarna zijn heideterreinen op grote schaal geplagd, wat heeft geleid tot zeer eenvormige en soortenarme gebieden met een laag voedselaanbod. Stuifzanden zijn in het binnenland nog de meest open gebieden met afwisseling van zandige en begroeide delen. Voorheen kwam de Tapuit echter relatief weinig op stuifzanden voor en was niet gevestigd op open terreindelen, maar juist aan de randen waar haarmosvegetaties en lichenensteppen elkaar afwisselden met kleine open zandige plekken. Voor een deel zal dit zijn veroorzaakt doordat Tapuiten in holen of halfholen broeden, voornamelijk konijnenholen of onder liggend dood hout, die in de centrale delen nauwelijks voorhanden zijn. Zowel deze vegetatiemozaïeken als de broedgelegenheid in de vorm van konijnenholen zijn echter op grote schaal verdwenen, als gevolg van de konijnenziektes myxomatose en RHD.

In verschillende stuifzandgebieden (o.a. Wekeromse Zand en Aekingerzand) is de Tapuitenpopulatie direct na het uitvoeren van herstelmaatregelen (aanvankelijk) gegroeid. De maatregelen betreffen voornamelijk het kappen van bos voor uitbreiding van het areaal open zand of voor extra windwerking. Waarschijnlijk wordt de toename van de Tapuit veroorzaakt door drie parallelle processen, die allemaal van tijdelijke aard zijn: (1) een toename van de hoeveelheid geschikt voedsel als gevolg van mineralisatie van organisch materiaal op kapvlaktes, waarvan een aantal ongewervelde groepen profiteert; (2) Een toename van de bereikbaarheid van voedsel door de open vegetatiestructuur; (3) het beschikbaar komen van geschikte broedholtes onder stobben en liggend dood hout. Het positieve effect van de maatregelen op tapuitenpopulaties treedt echter niet in alle stuifzandterreinen op (bijvoorbeeld Kootwijkerzand) en bovendien is het effect meestal slechts tijdelijk: na 3 tot 5 jaar nemen de Tapuiten weer af en verdwijnen vaak volledig (zoals op het Wekeromse Zand; Nijssen *et al.*, 2006). De enige uitzondering hierop is de populatie in het Aekingerzand. Deze is na de start van een reeks herstelmaatregelen sterk toegenomen van ongeveer 15 tot meer dan 40 paren en lijkt nog altijd stabiel te zijn of zelfs licht uit te breiden. Daarbij moet worden opgemerkt dat sindsdien jaarlijks stukken bos worden gekapt in het Aekingerzand en het oppervlak potentieel geschikte biotoop voor de Tapuit daardoor jaarlijks toeneemt. Daarnaast is de stikstofdepositie in het Aekingerzand in vergelijking met de andere terreinen laag, waardoor de mineralisatie en vegetatiesuccessie wellicht langzamer of in een andere richting verloopt en tot duurzamere condities voor de Tapuit kan leiden.

De centrale vraag is of de stuifzanden onder de huidige condities voldoende kwaliteit opleveren – of kunnen leveren na herstelmaatregelen - om een levensvatbare populatie van de Tapuit te huisvesten. Zo niet, dan moeten we concluderen dat momenteel enkele stuifzandgebieden een laatste uitwijkmogelijkheid vormen voor deze soort in het binnenland, maar dat voor een duurzaam herstel en behoud van de populatie de kwaliteit van biotopen buiten stuifzanden moet worden hersteld. Daarnaast is de vraag relevant in hoeverre de conclusies voor de Tapuit kunnen worden doorvertaald naar andere, sterk aan stuifzand gebonden, insectivore vogelsoorten als Duinpieper en Draaihals die inmiddels (vrijwel) zijn uitgestorven en daarom niet konden worden onderzocht.

Er is in een apart deelonderzoek voor de Tapuit een vergelijking gemaakt tussen het broedsucces, dieet en voedselaanbod in het Aekingerzand en in twee gebieden met sterk afgenomen populaties; het Drouwenerzand en Nationaal Park de Hoge Veluwe (deelgebied 'De Pollen'). Daarnaast is als referentie een vergelijking gemaakt met een in de afgelopen jaren stabiele populatie aan de Noord-Hollandse kust (Vogelduin bij Castricum). Tevens is het voedselaanbod vergeleken met de situatie op de Bergerheide, waar de Tapuit al sinds 1991 is verdwenen als broedvogel (Van Diek, 2005).

6.4.2 Broedsucces en rekrutering in het Aekingerzand

De populatie Tapuiten in het Aekingerzand is – tegen de landelijke trend in - de afgelopen 10 jaar sterk toegenomen. Werden er in 2005 nog 16 territoria geteld (SOVON, 2005), in 2008 en 2009 waren dat er respectievelijk 49 en 41. Deze snelle populatiestijging is voor het grootste deel reëel, maar ten dele ook het gevolg van verschillende telmethoden en een toename van de monitoringsintensiteit. De opwaartse trend is ingezet nadat een reeks van herstelmaatregelen is begonnen in de jaren '90 van de vorige eeuw. Deze maatregelen bestaan uit het reactiveren van stuivend zand in het centrale deel en het gefaseerd kappen van bospercelen om de windwerking te verhogen. In totaal is het aandeel open gebied tussen 1990 en 2003 verdrievoudigd en is er ongeveer 340 hectaren heide en stuifzand bijgekomen (Van Dijk & De Vlieger, 2004), na 2004 is er nog eens ± 20 ha bos gekapt. Dit type maatregelen heeft ook in andere gebieden een (tijdelijk) positief effect gehad op de Tapuit. De laatste twee jaar is de populatie nog steeds de grootste binnenlandse populatie van Nederland, maar neemt het aantal broedparen wel af.

Broedsucces

Om een populatie te laten groeien of stabiel te houden moet er voldoende aanwas zijn van nieuwe individuen. Deze individuen kunnen worden gerekruteerd uit de eigen populatie wanneer het broedsucces en de tussenjaarlijkse overleving hoog genoeg is. Ook kan sprake zijn van immigratie vanuit andere populaties. Op het Aekingerzand is dan ook allereerst bekeken of het broedsucces van de tapuitenpopulatie hoog genoeg is en welke factoren hierop van invloed zijn.

In Tabel 6.7 is voor het Aekingerzand en voor de referentiegebieden in de kustduinen het broedsucces berekend en zijn de factoren die hierop van invloed zijn ontrafeld. Het broedsucces is het hoogste in het Vogelduin, gevolgd door de Kop van Noord-Holland en dan het Aekingerzand. De voornaamste redenen voor dit verschil zijn het grote aantal succesvolle tweede legsels in het Vogelduin en de zeer hoge predatiedruk in het Aekingerzand. Wanneer predatie buiten beschouwing wordt gelaten, blijkt dat het Aekingerzand en de Kop van Noord-Holland zowel bij de eerste als bij de tweede legsels de meeste uitgevlogen jongen produceren.

Tabel 6.7. Broedecologische gegevens van de Tapuit in het Aekingerzand, en de kustreferenties het Noordhollands Duinreservaat en de Kop van Noord-Holland in 2008 en 2009. *Het lage broedsucces in 2008 is te wijten aan een langdurig droge periode, waardoor vrijwel alle nesten in de tweede helft van de zomer zijn mislukt.

Gebied jaar	Aekingerzand		Vogelduin		Kop N-Holland	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009
1^e legsel	47	41	11	14	50	40
Eieren	5,6	6,3	5,8	5,9	5,2	.
Jongen in nest	4,8	5,4	4,3	4,9	.	.
Uitgevlogen jongen zonder predatie	4,8	5,1	3,9	4,4	4,7	4,7
Predatie %	37 %	43 %	21 %	0 %	.	0
Broedsucces (incl. predatie)	3,0	2,8	3,1	2,9	3,6	3,8
2^e legsel	3	11	6	10	9	4
Eieren	5,6	5,1	5,1	5,6	.	.
Jongen in nest	4,5	4,6	3,8	5,0	.	.
Uitgevlogen jongen zonder predatie	4,5	4,4	3,8	3,8	.	.
Predatie %	17 %	14 %	50 %	0	.	0
Broedsucces (incl. predatie)	0,5 *	1,9	2,8	3,4	.	.
Netto broedsucces	3,1	3,2	3,9	5,0	3,6	3,8

Effecten van predatie

De predatiedruk op nesten van de Tapuit is zeer hoog in het Aekingerzand en is de afgelopen jaren toegenomen (Tabel 6.8). In 2008 en 2009 werd respectievelijk 37% en 43% van de eerste legsels en 17% tot 14% van de tweede legsels gepredeerd. Daarbij werden in 2009 maar liefst 15 van de 42 vrouwtjes (36%) op het nest gepredeerd. Het grootste deel van de vrouwtjes werd door vossen gepredeerd die in het gehele gebied actief zijn. Marters zijn slechts lokaal actief. Vaak wordt een prooi voor een predator minder interessant wanneer deze afneemt: het wordt energetisch ongunstig om deze schaarse prooien te bejagen. Echter, op het Aekingerzand zal een krimpende tapuitenpopulatie waarschijnlijk niet leiden tot verminderde predatie, omdat vossen niet specifiek op zoek lijken te zijn naar tapuitennesten. De Tapuit broedt grotendeels onder oude boomstobben, waarin de vossen zoeken naar insectenlarven in rottend hout (mededeling S. Waasdorp). Doordat de vrouwtjes die gepredeerd worden niet kunnen leren dat boomstobben risicovolle broedplekken zijn en doordat het voedselaanbod in rottend hout even hoog blijft, ontbreekt er een negatieve terugkoppeling tussen afnemende aantallen van de Tapuit en de mate van predatie.

Tabel 6.8. Effect van predatie en verstoring van nesten op het broedsucces van tapuitenpaartjes op het Aekingerzand in 2008 en 2009.

jaartal	Geen succes door predatie		Beperkt succes door predatie		Vrouwtje gepredeerd	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009
Vos	10	8	7	13	15	9
Marter	1	5	2	5	1	5
Roofvogel	1	1	0	1	0	1
onbekend	5	3	2	3	0	0
Totaal	17	17	11	22	16	15
Percentage	36,1 %	41,5 %	23,4 %	53,7 %	34,0 %	35,7 %

In de kustduinen speelt predatie in 2009 geen enkele rol: zowel in het Noordhollands Duinreservaat als in de Kop van Noord-Holland is geen enkel nest (succesvol) gepredeerd. In 2007 zijn in het Noordhollands Duinreservaat 4 nesten door vossen gepredeerd en in de Kop van Noord-Holland een vergelijkbaar aantal. Waarschijnlijk vormt de Tapuit geen aantrekkelijke prooi meer voor vossen nu de konijnenstand (sterk) is toegenomen.

Rekrutering

Uitwisseling van tapuiten tussen gebieden en (her)kolonisatie van geschikte broedterreinen vindt in het binnenland nauwelijks plaats. In de kustduinen gebeurt het frequenter maar ook in geringe mate (enkele individuen per jaar). Wanneer we aannemen dat immigratie naar en emigratie vanuit andere broedgronden geen rol van betekenis speelt, kan met een eenvoudig populatiemodel berekend worden hoeveel jongen succesvol moeten uitvliegen om de populatie minstens stabiel te houden:

$$R_{T=1} = 2 * (1 - S_{ad}) / S_{juv}$$

Waarin S_{ad} de adulte overleving is (dus $1 - S_{ad}$ de jaarlijkse sterfte onder volwassen vogels) en S_{juv} de juveniele overleving tussen het moment van uitvliegen en start van broeden in het daarop volgende jaar. De factor $(1 - S_{ad}) / S_{juv}$ moet met 2 vermenigvuldigd worden om de benodigde reproductie per broedpaar (twee vogels) te krijgen.

De jaarlijkse overleving van adulte vogels tussen 2007 en 2009 bedroeg in alle drie de gebieden (en ook elders, zo blijkt uit literatuurgegevens) ongeveer 50%. Afhankelijk van de juveniele overleving (die tussen jaren soms sterk varieert), is het benodigde broedsucces om de populatie stabiel te houden:

	Overleving	benodigd broedsucces
• Kop van Noord-Holland:	16% (14-19%)	6,3
• Noordhollands Duinreservaat (Vogelduin)	24% (16-32%)	4,2
• Aekingerzand:	24% (19-29%)	4,2
• literatuur:	36%	2,8

De juveniele aanwas (Tabel 6.7) was theoretisch dus alleen voldoende in het Vogelduin in 2009. Hierbij moet worden opgemerkt dat de gemiddelde overleving slechts gebaseerd is op twee jaar en is berekend zonder rekening te houden met terugmeldkansen (correctie voor vogels die nog wel in leven zijn, maar niet zijn waargenomen).

In het Aekingerzand is een gemiddeld broedsucces noodzakelijk van 4,2 jongen per broedpaar, maar er werd slechts een succes van 3,1 in 2008 en 3,2 jongen per broedpaar gehaald in 2009. Aangenomen dat immigratie niet zal toenemen, wordt verwacht dat de tapuitenpopulatie de komende jaren sterk zal afnemen. Dit is voor een groot deel te wijten aan de hoge predatiedruk, vooral door vossen. In Tabel 6.7 is uitgerekend dat het broedsucces van broedparen die niet worden gepredeerd voldoende hoog is om de huidige populatie stabiel te houden. De overige omgevingsfactoren, met name het voedselaanbod, blijken dus voldoende te zijn voor een stabiele populatie.

Naast het feit dat de predatiedruk het broedsucces sterk verlaagt, wordt ook een aanzienlijk aandeel (32%) van de adulte broedende vrouwtjes gepredeerd. Hierdoor is de adulte overleving tussen jaren aanzienlijk lager dan 50% en ontstaat er niet alleen een extra tekort aan nieuwe individuen,

maar kan er bovendien een tekort aan vrouwtjes ontstaan, met een scheve sekseratio als gevolg. Ook dit zal bijdragen aan een achteruitgang van de populatie. Wanneer met deze factoren rekening wordt gehouden dan wordt verwacht dat de populatie in 2010 zal zijn geslonken van ongeveer 40 naar 30 territoria. Daarbij bestaat de kans dat ongeveer een kwart van deze territoria solitaire mannen betreft en dus geen broedparen.

6.4.3 Dieet en prooiaanbod nestjongen

Stuifzanden zijn gevoelig voor atmosferische depositie van vermestende stoffen (vooral stikstofverbindingen). Doordat de mate van depositie verschilt tussen stuifzandgebieden, zijn ook de vegetatieveranderingen voortvloeiend uit vermesting verschillend. Het effect op faunagemeenschappen zal derhalve verschillend zijn tussen stuifzandgebieden, zo is de veronderstelling. De hypothese is dat op sterk bemeste stuifzanden zowel de abundantie als de diversiteit van insecten lager is dan op intacte (of minder bemeste) stuifzanden. Hierdoor is de voedselbeschikbaarheid (kwalitatief en/of kwantitatief) op bemeste stuifzanden onvoldoende voor insectivore zangvogels als de Tapuit.

Aangezien op het Aekingerzand tapuiten broeden, hebben we hier het nestjongendieet bepaald door bij een aantal nesten de prooiaanvoer te filmen. In totaal zijn drie nesten succesvol gefilmd, tussen eind mei en eind juni 2009 (Tabel 6.9). Omdat deze nesten elkaar opvolgden in de tijd, kon het seizoensafhankelijke prooiaanbod worden bepaald, er vanuitgaand dat er geen grote variatie in individuele voorkeur voor bepaalde groepen bestaat.

Tot de laatste pentade van mei werden de belangrijkste prooigroepen gevormd door rozenkevers en rupsen van de Kleine wintervlinder, samen ruim 63% van de prooien. Ook rupsen van uiltjes werden gevoerd. In de laatste pentade van mei daalde het percentage rozenkevers drastisch, evenals het percentage Kleine Wintervlinder: voor beide soorten was de piektijd (blijkbaar) grotendeels voorbij. De hoeveelheden gevoerde uiltjes en spinnen waren verdubbeld, terwijl pissebedden 15% uitmaakten van het dieet. In de eerste week van juli nam het aandeel gevoerde bladspruitkevers weer flink toe.

Tabel 6.9. De percentages (gebaseerd op aantallen) waarin verschillende insecten aangevoerd werden als voer voor nestjongen, bij drie nesten op het Aekingerzand.

			AEK-01 19-23.5	AEK-03 26-30.5	AEK-05 3-7.6
Araneae			5,4	10,1	6,3
Coleoptera			18,9	6,2	18,9
Coleoptera	Scarabeidae*		18,0	4,6	12,0
Coleoptera	Elateridae		0,1	0,4	0,5
Diptera			0,8	1,5	2,8
Diptera	Asilidae		0,2	1,0	2,2
Hymenoptera			0,7	0,6	1,7
Isopoda			3,0	15,6	7,8
Lepidoptera			64,0	45,9	31,3
	Geometridae	Kleine wintervlinder	47,4	14,8	0,9
	Noctuidae		8,7	19,4	17,2
Onbekend			6,4	15,4	19,2
Orthoptera			0,4	4,4	11,2

*AEK-01 en 03: bijna alleen Rozenkever, 05: merendeels Kleine junikever

Ondanks identificatieproblemen is het waarschijnlijk dat slechts een zeer klein deel hiervan rozenkevers betrof en het overgrote deel gevormd werd door Kleine junikevers. De Kleine wintervlinder is van het menu verdwenen en vooral sprinkhanen namen flink toe. Opvallend was de verdrievoudiging van het aandeel onbekende prooien in het dieet. Dit indiceert een afnemende prooigrootte in de loop van het seizoen, omdat identificatie op videobeeld van kleine prooien vanzelfsprekend lastiger is dan van grote prooien.

Helaas is het niet gelukt om tweede legsels of late legsels vanaf eind juni te filmen. Hoewel de dieetsamenstelling van tweede legsels onbekend is, vormt de zeer geringe frequentie waarin tweede legsels geproduceerd worden een indicatie dat de voedselsituatie verre van rooskleurig is. In het Noordhollands Duinreservaat begint ongeveer 50% van de populatie een tweede legsel, ondanks de veel lagere overleving van deze jongen dan van eerste legsel jongen.

Het dieet van nestjongen in het Noordhollands Duinreservaat (Tabel 6.10) verschilt met name in de afwezigheid van rupsen van de Kleine wintervlinder. Deze soort was in 2009 plaagvormend in de eikenpercelen van aangrenzende duinbossen, maar wegens gebrek aan eiken nabij de broedgronden werden deze rupsen niet gevoerd. De hoeveelheden gevoerde kevers waren gemiddeld hoger in de kustduinen dan op het Aekingerzand (respectievelijk 31% en 15%), zo ook de aantallen roofvliegen. Ook uiltjes werden vaker gevoerd dan op het Aekingerzand, pissebedden weer minder, evenals spinnen.

Tabel 6.10. De percentages waarin verschillende insecten aangevoerd werden als voer voor nestjongen, bij drie nesten op in het Noordhollands Duinreservaat (Vogelduin).

			BLNO.1	NK1.1	VD307.1
			22-24.5	20-23.5	27-29.5
Araneae			7,6	7,5	3,5
Coleoptera			21,2	25,2	48,1
Coleoptera	Scarabeidae	Rozenkever	13,6	18,1	39,0
Coleoptera	Elateridae		1,5	1,2	6,0
Diptera			11,5	4,4	3,5
Diptera	Asilidae		11,2	3,6	3,0
Hymenoptera				0,4	2,2
Isopoda				1,7	0,7
Lepidoptera			39,4	37,1	29,1
	Nymphalidae		1,2	19,6	1,7
	Noctuidae		27,6	12,4	20,7
Onbekend			4,3	9,2	5,6
Orthoptera			5,8	1,9	3,1

Foerageerhabitat Aekingerzand en kustduinen

Op het Aekingerzand is de foerageerhabitat gevarieerd met jonge kapvlakten (<4 jaar), grasvlakten met dennen of stobben en oude kapvlakten met (korst)mossen en heidestruiken (>8 jaar). Het hoge aandeel rupsen van de Kleine wintervlinder (Tabel 6.9) in het dieet van de gevolgde tapuitenpaartjes is opvallend, vooral omdat deze soort op eiken leeft. Door voedselvluchten van het vrouwtje te volgen hebben we kunnen vaststellen dat al deze rupsen

inderdaad worden verzameld onder of zelfs in de eiken die verspreid voorkomen op de kapvlakten. Net als diverse andere grondvogels als Boomleeuwerik, Veldleeuwerik en Graspieper, maakt de Tapuit op het Aekingerzand intensief gebruik van de overvloed aan rupsen in en onder de eikjes. Voor deze rupsen wordt regelmatig 150-350 m gevlogen vanaf het nest: hierbij worden grote delen van het voedselterritorium dichtbij het nest overgeslagen en weegt de extra energie die nodig is voor de lange vlucht kennelijk op tegen het grote voedselaanbod onder de eiken.

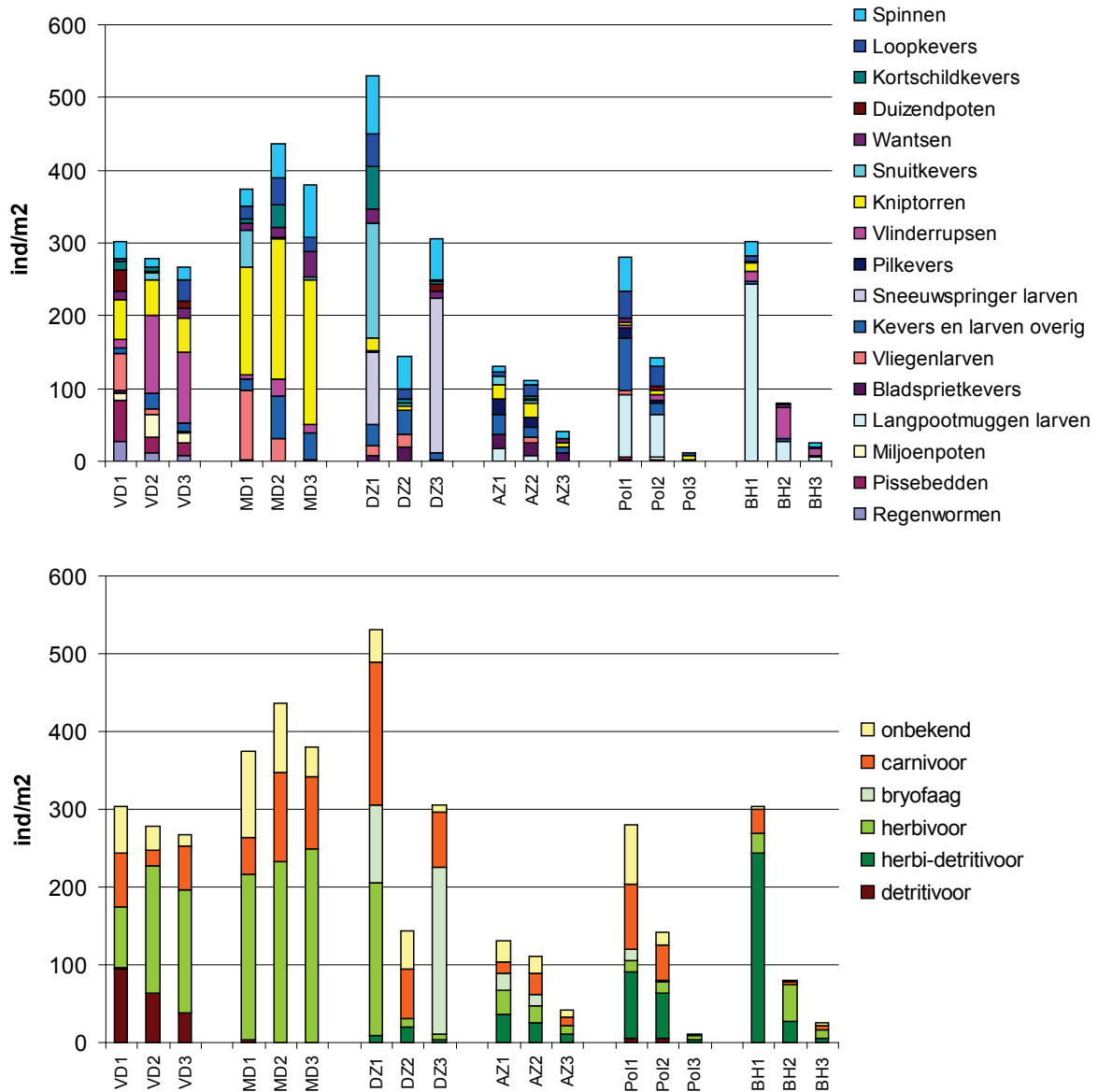
Adulte bladspruitkevers, met name Rozenkever en later in het seizoen Kleine junikever, werden gevangen op kapvlakten nabij het nest. Op jonge kapvlakten zoals bij nest 2 (AEK-03) ontbraken grote hoeveelheden rozenkevers, terwijl deze op hetzelfde moment op andere kapvlakten massaal voorkwamen en werden gevoerd. Pissebedden en spinnen werden wel (veel) gevangen op jongere kapvlakten met veel dood en rottend hout, maar ook op oudere kapvlakten. Voor sprinkhanen zijn geheel onbegroeide jonge kapvlakten, in tegenstelling tot de oudere en meer begroeide kapvlakten, niet geschikt vanwege een gebrek aan vegetatie. Op oudere kapvlakten is het een vrij algemene prooigroep die later in het seizoen het tekort aan andere prooien (einde rupsenpiek) deels kan compenseren. De groundbewonende fauna bestaat voor het grote deel uit de rupsen van uiltjes. Zowel in zeer spaarzaam begroeide jonge kapvlakten als in de oude kapvlakten met (Bunt)gras en/of heide komen uiltjes net onder de mosmat voor.

Behalve rupsen van de Kleine wintervlinder (eiken) zijn er weinig prooien die specifiek van één bepaalde plek werden gehaald. Rozenkevers werden rond het nest verzameld en leken minder abundant op jongere kapvlakten. Allerlei overige prooien werden zonder duidelijke voorkeur verzameld op jonge en oude kapvlakten, net waar het nest zich bevond. Na de rupsenpiek werden sprinkhanen en andere kleine prooien verzameld van diverse plekken, hoewel sprinkhanen de schaars begroeide jonge vlakten mijden.

In de kustduinen werden prooien verzameld in duingraslanden met een hoge abundantie van Duinviooltje en Dauwbraam. Dit zijn plekken waar graswordeletende rupsen, voornamelijk uiltjes en de rupsen van parelmoervlinders voorkomen, evenals kniptorlarven. Rozenkevers zwermen ook hier gedurende midden mei en begin juni tussen grazige vegetatie. De afwisseling tussen korte duinviooltjevegetaties, dauwbraampollen en zandige plekken (onder andere als gevolg van konijnen) levert het ideale habitat op voor diverse faunasoorten. Tapuiten kunnen in deze graslanden al hun prooien op beperkte afstand van hun nest verzamelen. In tegenstelling tot het Aekingerzand worden vrijwel nooit lange voedselvluchten ondernomen om prooien te verzamelen; in 2008 is een maximale voedselvlucht van 180 m geregistreerd, het geen uitzonderlijk was.

Prooiaanbod van de bodemactieve fauna

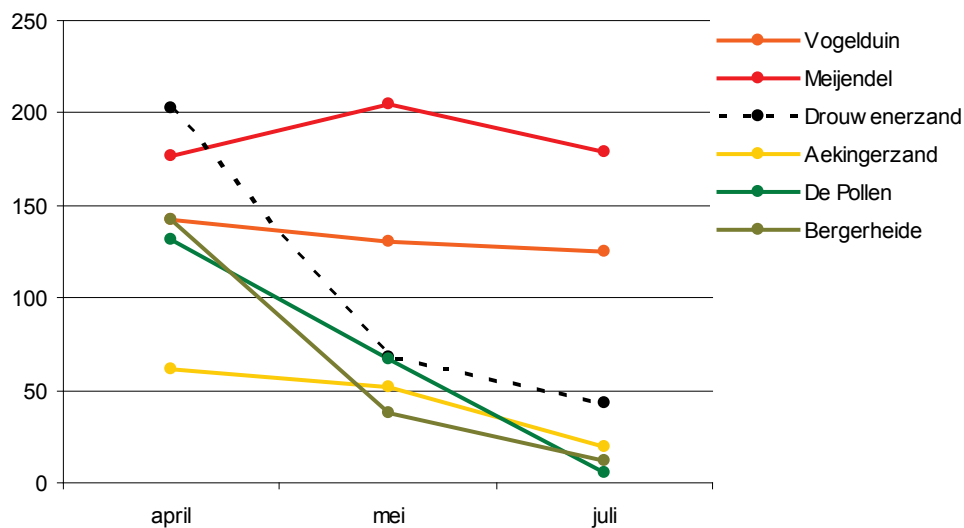
Een deel van het dieet van de Tapuit leeft op of net in de bodem. Groepen die veelvuldig worden gevoerd zijn larven van kniptorren (ritnaalden) en vlinders en adulte dieren waarvan de larven op of in de bodem leven: bladspruitkevers, vliegen, kniptorren en loopkevers. Daarnaast worden ook spinnen, pissebedden en andere keversoorten gevoerd. Het cumulatieve aandeel van al deze groepen in het dieet varieert tussen de 35 tot 70 procent. Dit deel van het dieet kan kwantitatief worden bemonsterd met behulp van bodemplaggen, conform de bemonstering van de bodemmacrofauna (Figuur 6.26). De bemonsteringen zijn in de kustduinen uitgevoerd in het Vogelduin (stabiele tapuitenpopulatie) en Meijendel (Tapuit uitgestorven). In stuifzanden zijn bemonsteringen uitgevoerd op het Aekingerzand (stabiele tapuitenpopulatie), bij De Pollen (Nationaal Park de Hoge Veluwe) en het



Figuur 6.26. Verloop van de dichtheid aan potentiële prooien per m², opgedeeld per taxonomische groep (a) en per voedselgilde (b) in gebieden over de periode half april (aankomst/opvetten voor 1^e legsel), eind mei (1^e legsel) en begin juli (late 1^e legfels en alle 2^e legfels).

Drouwenerzand (afgenomen, maar kleine tapuitenpopulatie nog aanwezig) en de Bergerheide (Tapuit al 15 jaar geleden verdwenen). In elk terrein zijn open vegetaties bemonsterd waar tapuiten foerageren (of kunnen foerageren: Maasduinen en Meijndel). Per bemonstering zijn drie plaggen gestoken van 60x60 cm in de periode dat de tapuiten arriveren uit overwinteringsgebieden en moeten opvetten (half april), tijdens de voerperiode van de eerste legfels (eind mei) en tijdens de voerperiode van de tweede legfels (begin juli).

Uit een vergelijking met de kustduinen blijkt dat het verloop van het voedselaanbod in stuifzandbodems sterk verschilt met de kustduinen (Figuur 6.26 en 6.27). In deze analyse zijn sneeuwspringerlarven weggelaten, omdat deze door de geringe lichaamsgrootte en de diepte waarop ze gevonden



Figuur 6.27. Verloop van dichtheid geschikte prooien per m² in verschillende gebieden uitgedrukt in % - waarbij het gemiddelde prooiaanbod over alle terreinen in april op 100% is gesteld - over de periode half april (aankomst/opvetten voor 1^e legsel), eind mei (1^e legsel) en begin juli (late 1^e legsel en alle 2^e legsel). Ten opzichte van Figuur 6.26 zijn de larven van de Sneeuwspringer uit de analyse weggelaten (zie tekst).

worden (altijd dieper dan 4 cm) niet als potentiële prooi worden beschouwd. In april zijn dichtheden aan potentiële prooien in vrijwel alle terreinen gelijk, met uitzondering van het Aekingerzand. Vervolgens blijven dichtheden van geschikte prooien in de duingraslanden van Meijendel en Vogelduin gedurende het gehele seizoen stabiel, maar in alle stuifzanden treedt er een zeer sterke, significante daling op van de dichtheden.

Dichtheden van potentiële prooien verschilden in mei en juni niet tussen de verschillende stuifzandgebieden. Opvallend is echter dat de relatieve afname van potentiële prooien in gebieden waar de Tapuit nog succesvol broedt (Aekingerzand, respectievelijk 68% en 79%) veel kleiner was dan in de gebieden waar de Tapuit niet succesvol broedt (De Pollen en Bergerheide, respectievelijk 96% en 92%).

In Figuur 6.26 is het verloop van potentiële prooidieren in de verschillende gebieden weergegeven, waarbij de groepen zijn ingedeeld op basis van voedselgilden. Op deze manier is het mogelijk om de plek van deze prooidieren in het ecosysteem te analyseren. Wat direct opvalt, is dat de herbivoren in duingraslanden veel aanwezig zijn, terwijl deze groep vrijwel geheel ontbreekt in stuifzanden. Bovendien zijn deze herbivoren gedurende het gehele broedseizoen van de Tapuit aanwezig. In stuifzanden worden de planteneters met name vertegenwoordigd door herbi-detritivoren, met soorten als bladsprietkevers en larven van langpootmuggen die zowel plantaardig materiaal (voornamelijk plantenwortels) als dood plantenmateriaal (detritus) kunnen eten. Deze groepen zijn voornamelijk vroeg in het seizoen aanwezig, maar deze soorten verpoppen gesynchroniseerd in het voorjaar en vroege zomer. De volwassen langpootmuggen en bladsprietkevers zijn dan

gedurende een korte periode aanwezig als geschikt voedsel, maar zijn binnen enkele dagen tot een week ook weer grotendeels verdwenen. De volgende generatie van deze soorten is dan als eieren of zeer jonge larven aanwezig in de bodem en vormen geen geschikte voedselbron. Herbivoren lijken in stuifzandterreinen ook af te nemen met een toename van de stikstofdepositie, zowel als gevolg van een verschuiving in vegetatiepatronen als door een snellere successie naar een begroeiing met Grijs kronkelsteeltje (zie paragraaf 6.1). De hoogste dichtheden aan herbivoren komen voor in lichenenvegetaties, die onder hoge stikstofdepositie vrijwel geheel ontbreken. Voor zowel lichenenvegetaties als voor Grijs kronkelsteeltje, Ruig haarmos en Buntgras geldt echter dat er bij het laagste N-depositieniveau (25 kg/ha/jr) een factor 2 tot 5 meer herbivoren voorkomen dan bij hoge depositieniveaus van 35 of 50 kg/ha/jr. Carnivoren zijn in duingraslanden continu in gelijke mate aanwezig. In stuifzanden verdwijnen ze in de loop van het seizoen samen met hun prooien.

Uit een vergelijking van het hierboven beschreven algemene patroon in prooiaanbod en de foerageerhabitat in de bodem met het broedsucces van de Tapuit komen twee vragen naar voren. Allereerst de vraag waarom er in Meijendel geen tapuiten broeden terwijl het prooiaanbod hier zeer hoog is. Dit heeft mogelijk te maken met de hoge graasdruk in dit terrein. Bij het steken van de bodemfaunaplaggen viel op dat de bodem zeer compact is, wellicht als gevolg van de hoge betredingsdruk door grazers. Bovendien kan een hoge graasdruk de natuurlijke nestgelegenheid voor de Tapuit in de vorm van konijnenholen negatief beïnvloeden, doordat de holen bij betreding snel instorten. Deze hypothesen zullen het komende jaar (2010-2011) worden getoetst.

Verder is het de vraag waarom de tapuitenpopulatie op het Aekingerzand zo groot en stabiel is, terwijl het voedselaanbod in de vorm van bodemmacrofauna zeer gering is. Uit een analyse van het dieet blijkt inderdaad dat het percentage van het dieet dat op of juist in de bodem wordt verzameld in het Aekingerzand veel lager ligt dan in het Vogelduin. Dit wordt gecompenseerd door enkele andere prooigroepen die veelvuldig in het terrein aanwezig zijn. Ten eerste zijn dit - net als in de duinen - rozenkevers en Kleine junikevers die tijdens de eerste bemonsteringen dieper in de grond aan het verpoppen zijn en daarna massaal uitsluipen. Daarnaast lijkt het er op dat de larven in iets hogere grazige vegetaties leven waar de Tapuit niet foerageert en waar ook niet bemonsterd is. Ten tweede zijn er grote dichtheden aan rupsen, vooral van de Kleine wintervlinder, voorhanden in de eikjes die verspreid in het terrein aanwezig zijn. Zowel onder als in (!) deze boomgroepen wordt zowel door de Tapuit als veel andere vogelsoorten (o.a. Gele Kwikstaart, Boomleeuwerik) op deze rupsen gefoerageerd. Uit onderzoek op de Veluwe (Van den Burg *et al.*, 2007) is gebleken dat op eiken die groeien op arme zandgronden onder condities van hoge stikstofdepositie nauwelijks rupsen als bulkvoedsel aanwezig zijn. Ten slotte vormen sprinkhanen een belangrijke prooigroep in stuifzanden. Ook aan deze groep zijn in dit onderzoek geen tellingen verricht. Wel zijn Knopsrietjes (de meest algemene sprinkhaansoort op stuifzanden) bemonsterd en geanalyseerd in verschillende gebieden met zeer hoge en lagere stikstofdepositie. Hieruit blijkt dat het lichaamsgewicht van mannetjes op het Kootwijkerzand gemiddeld 12% lager is en van vrouwtjes zelfs 15% tot 20% lager is dan op het Drouwenerzand. Dit verschil in lichaamsgewicht blijkt positief gecorreleerd met de voedselkwaliteit van de voornaamste voedingsbron Buntgras en negatief gecorreleerd aan het stikstofdepositieniveau.

6.4.4 Conclusies veranderingen in voedselweb als mogelijke oorzaak voor het verdwijnen van karakteristieke broedvogels

- De populatie van de Tapuit op het Aekingerzand is waarschijnlijk op eigen kracht gegroeid, maar momenteel is het netto broedsucces te laag om de populatie stabiel te houden. Dit is te wijten aan de sterk toegenomen predatie en verstoring in de laatste jaren, vooral door vossen.
- Het broedsucces van niet gepredeerde of verstoorde nesten, de fitness van de uitgevlogen jongen en de overleving van adulten en jongen is normaal en zou voldoende garantie zijn voor een stabiele populatie. Het voedselaanbod is kennelijk niet beperkend.
- Voedsel voor de jongen wordt verzameld op kapvlaktes en bij eiken, waar zeer veel rupsen leven. Het zandige deel van het stuifzandgebied wordt slechts sporadisch gebruikt om te foerageren. In dit onderzoek hebben we niet kunnen vaststellen of het prooiaanbod afhangt van de ouderdom van de kapvlaktes.
- In vergelijking met de kustduinen is het aanbod van prooien in de bovenste bodemlaag in april ongeveer even groot, maar neemt dit later in het seizoen zeer sterk af. Dit geldt voor alle onderzochte stuifzandgebieden. Wanneer de potentiële prooidieren op voedselgilde worden geanalyseerd, blijkt dat strikte herbivoren en detritivoren vrijwel ontbreken in stuifzanden, terwijl deze in kustduinen juist het gehele jaar door algemeen voorkomen.
- De Tapuitenpopulatie van het Aekingerzand is voor voedsel sterk afhankelijk van prooien die niet in de bodem leven, maar op andere plekken in het terrein voorkomen. De Tapuit is zowel voor zijn nestgelegenheid als voor zijn voedsel niet gebonden aan de echte stuifzandbiotopen.
- Belangrijke prooigroepen voor de Tapuit in het Aekingerzand, zoals rupsen van de Wintervlinder en bladspruitkevers, komen in andere stuifzandterreinen waarschijnlijk niet of veel minder voor. Daarnaast zijn de individuen van het Knopspruitje in andere gebieden tot 20% kleiner in lichaamsgewicht. De verhoogde stikstofdepositie in deze andere terreinen speelt hierin zeer waarschijnlijk een belangrijke rol. Dit vormt een mogelijke verklaring voor ontbreken van de Tapuit op de meeste binnenlandse stuifzandterreinen.
- Stuifzanden lijken voor de Tapuit momenteel een marginaal biotoop. Het kappen van bos kan in ieder geval tijdelijk broedgelegenheid en voedsel opleveren. Het voedselaanbod lijkt in terreinen met een lage stikstofdepositie beter dan in gebieden met een hoge stikstofdepositie.

6.5 Invloed van beheermaatregelen op broedvogels in het Kootwijkerzand en Aekingerzand

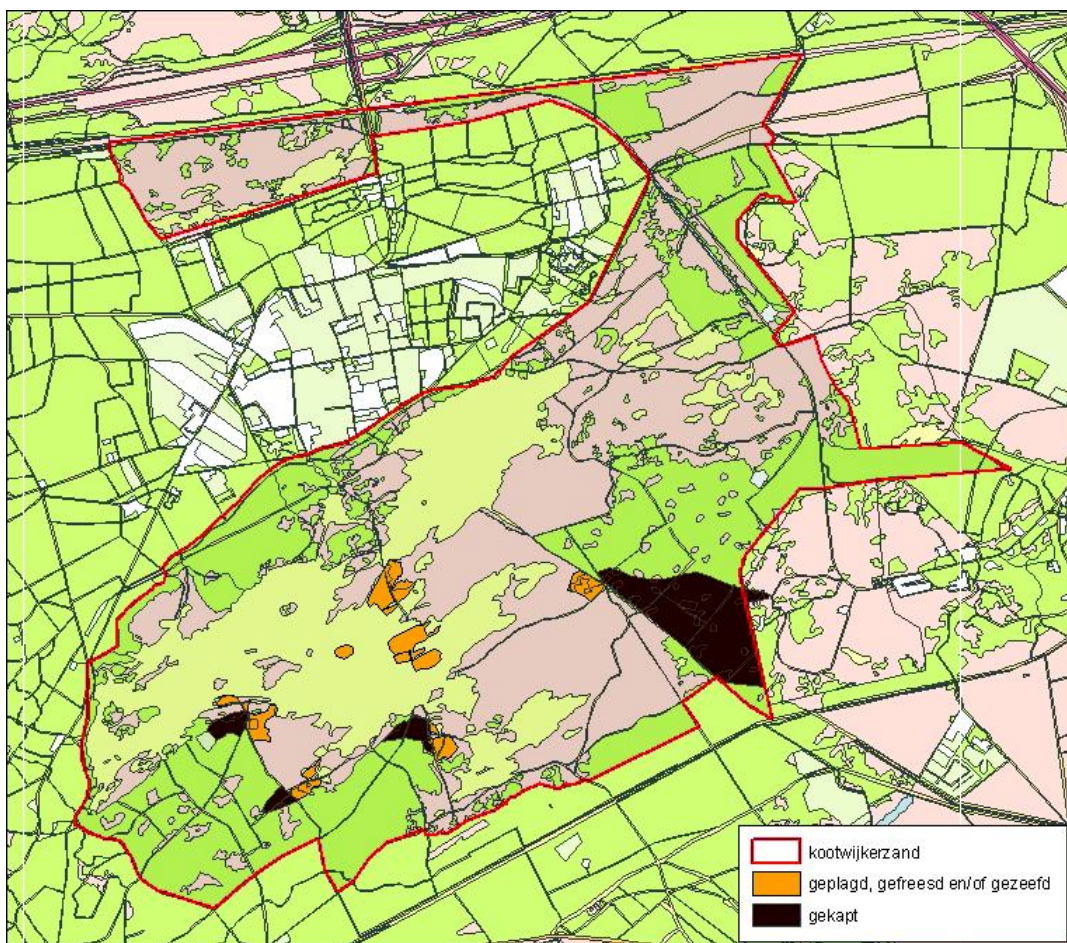
Het Kootwijkerzand en Aekingerzand behoren tot de grootste nog resterende stuifzandgebieden van Nederland. Beide terreinen zijn in bezit van Staatsbosbeheer en in beide terreinen wordt getracht de omvang en kwaliteit van het stuifzandlandschap te vergroten respectievelijk te verbeteren. Hiertoe zijn de afgelopen decennia een groot aantal beheermaatregelen uitgevoerd.

Aangezien in beide gebieden bovendien met regelmaat grootschalige broedvogelinventarisaties zijn uitgevoerd, kunnen populatietrends worden beschreven en kan de invloed van de uitgevoerde beheermaatregelen worden geëvalueerd. In deze bijdrage analyseren we aantalsontwikkelingen van acht soorten broedvogels, waarvan het voorkomen in Nederland in meer of mindere mate is gebonden aan stuifzandgebieden, inclusief de overgangen naar aangrenzende heide en naaldbos. Er blijkt sprake van een wisselend succes in beide gebieden.

6.5.1 Maatregelen op het Kootwijkerzand en Aekingerzand

Maatregelen op het Kootwijkerzand

In het Kootwijkerzand (Midden-Veluwe) zijn met name in de periode 2002 tot en met 2005 beheermaatregelen uitgevoerd. Er is ongeveer 34 ha bos gekapt om het areaal stuifzand en heide uit te breiden en ongeveer 15 ha geplagd, gefreesd en gezeefd om open zand en verstuiwingsdynamiek te herstellen (Figuur 6.28). In 1989, 2002 en 2009 zijn in opdracht van Staatsbosbeheer gebiedsdekkende broedvogelinventarisaties uitgevoerd door SOVON Vogelonderzoek Nederland. Voorafgaand aan de uitvoering van de maatregelen zijn dus uit twee jaren vogelgegevens beschikbaar om de uitgangssituatie te beschrijven (1989, 2002), 2009 beschrijft vervolgens de situatie na uitvoering van de maatregelen.



Figuur 6.28. Gebiedsbegrenzing van het Kootwijkerzand, zoals gebruikt voor de analyse van populatieveranderingen van broedvogels. De in 2002-2005 uitgevoerde beheermaatregelen zijn weergegeven in oranje (plaggen/frezen/zeven) en bruin (boskap).

Aangezien de locaties van zowel de maatregelen als de vogelterritoria in een GIS zijn ingevoerd, kan onderscheid worden gemaakt tussen trends in behandelde delen (met onderscheid naar boskap en plaggen/frezen/zeven) en niet-behandelde terreindelen als referentie. Maatregelen kunnen echter ook indirect invloed hebben op de broedvogelstand in de niet-behandelde terreindelen, bijvoorbeeld door verbeterde foerageermogelijkheden voor vogels die in de aangrenzende, niet-behandelde delen broeden. Om de gebiedsdekkende invloed van de maatregelen in te schatten worden de aantalsontwikkelingen in andere stuifzand- en heidegebieden in Midden- en Zuid-Nederland als aanvullende referenties gebruikt (gegevens van BMP, LSB en gebiedsdekkende karteringen; SOVON/CBS/SBB).

Maatregelen op het Aekingerzand

In het Aekingerzand (op de grens van Friesland en Drenthe) is vanaf de jaren '90 op grote schaal en in verschillende fasen bos gekapt om het oppervlakte heide en stuifzand uit te breiden. In totaal is het aandeel open gebied tussen 1990 en 2003 verdrievoudigd en is er ongeveer 340 ha heide en stuifzand bijgekomen (van Dijk & de Vlieger, 2004). De bodem werd na kappen deels geplagd en vervolgens werd schapenbegrazing geïntroduceerd. Lokaal werden bomen gespaard of bleven de stobben enige jaren achter. Al sinds 1967 worden jaarlijks broedvogelinventarisaties in het gebied uitgevoerd (van Dijk & de Vlieger, 2004; aanvullingen voor latere jaren door Arend van Dijk). Deze worden hier voor het hele gebied samengevat voor vier verschillende perioden, voor (1967-68, 1979-90) en tijdens/na de uitvoering van de maatregelen (1991-96, 1997-2003, 2007). Weergegeven is het minimum en maximum aantal vastgestelde territoria binnen elke periode.

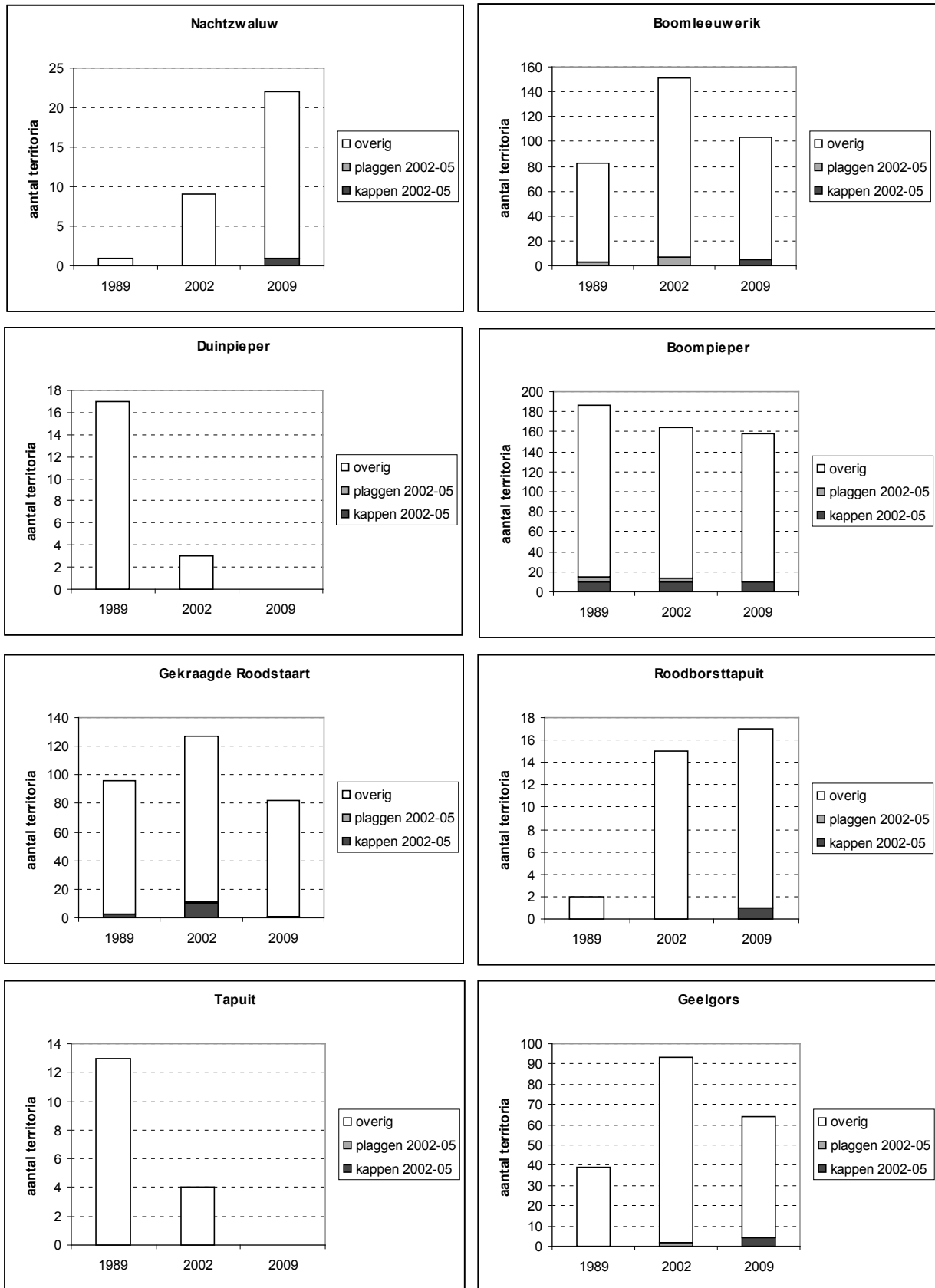
6.5.2 Populatieontwikkelingen van broedvogels

Toegenomen soorten Kootwijkerzand

Op het Kootwijkerzand zijn drie soorten duidelijk in aantal toegenomen sinds 1989, te weten Nachtzwaluw, Roodborsttapuit en Geelgors (Figuur 6.29). De eerste twee soorten zijn ook in de andere Midden-Nederlandse heideterreinen fors toegenomen, zij het minder sterk. De Geelgors is in andere heidegebieden juist afgenomen. Alleen de Geelgors lijkt duidelijk van de maatregelen te hebben geprofiteerd. In de delen waar bos is gekapt hebben zich in 2009 vier territoria gevestigd, terwijl de stand in de andere delen van het terrein ten opzichte van 2002 juist is afgenomen (resultierend in een lichte afname ten opzichte van 2002 in het gebied als geheel). Voor de andere twee soorten is de stand in de onbehandelde delen even sterk (Roodborsttapuit) of sterker (Nachtzwaluw) toegenomen dan in de behandelde delen. Dit heeft naast gebiedsoverstijgende factoren ongetwijfeld te maken met de voortschrijdende vastlegging van kaal zand en toenemende bedekking met struikheivegetaties en opslag in het Kootwijkerzand.

Toegenomen soorten Aekingerzand

Op het Aekingerzand zijn vijf soorten duidelijk toegenomen, te weten Nachtzwaluw, Boomleeuwerik (maar lichte afname in recente periode), Roodborsttapuit, Tapuit en Geelgors (Figuur 6.30). Deze toename is ook veelal sterker dan in andere Nederlandse heide- en stuifzandgebieden. Vooral de toename van de Tapuit is een succesverhaal. Het Aekingerzand is het enige gebied in Nederland waar deze soort recent in aantal is toegenomen en daarmee het enige resterende binnenlandse bolwerk voor de soort. De toename heeft ook na 2007 verder doorgezet. De lichte afname van de Geelgors in de recente periode wordt deels veroorzaakt door boskap, waardoor de bosrand op een aantal plekken buiten de grenzen van het telgebied is geschoven. De geelgorzen zitten er dus nog wel, maar hebben zich naar de bosrand net buiten het studiegebied verplaatst.



Figuur 6.29. Aantallen van acht karakteristieke stuifzandsoorten in het Kootwijkerzand in 1989, 2002 en 2009. Aantallen zijn uitgesplitst naar terreindelen waar kapwerkzaamheden zijn uitgevoerd in 2002-2005 (zwart), waar plag-, zeef- of freeswerkzaamheden zijn uitgevoerd in 2002-2005 (grijs), en terreindelen waar geen beheermaatregelen zijn uitgevoerd (wit).

Soorten zonder duidelijke trend op het Kootwijkerzand

Boomleeuwerik en Gekraagde roodstaart vertonen fluctuerende aantallen, zonder duidelijke trend op de lange termijn (Figuur 6.29). De vastgestelde aantallen zijn voor beide soorten in 2002 het grootst. De Boomleeuwerik is in dezelfde periode in andere Veluwe heideterreinen juist in aantal afgenomen. Bovendien zijn in de gekapte delen van het Kootwijkerzand in 2009 vijf territoria verschenen. Deze maatregel lijkt dus positief voor de soort te hebben uitgepakt. In de geplagde delen zijn echter zeven territoria verdwenen. Ook in de rest van het terrein is de Boomleeuwerik ten opzichte van 2002 fors afgenomen, zodat onduidelijk is in hoeverre de plag- en zeefwerkzaamheden hierbij van doorslaggevende betekenis zijn geweest. In de gekapte delen zijn in 2009 negen territoria van de Gekraagde roodstaart verdwenen, maar ook in de rest van het terrein is de soort ten opzichte van 2002 afgenomen, net zoals in een aantal andere Veluwe heidevelden.

Soorten zonder duidelijke trend Aekingerzand

De Duinpieper is in de hele periode een incidentele broedvogel geweest op het Aekingerzand, met broedgevallen in 1989 en 1996-97.

Afgenomen soorten op het Kootwijkerzand

De karakteristieke stuifzandsoorten Tapuit en Duinpieper zijn in het Kootwijkerzand sterk in aantal afgenomen, met name tussen 1989 en 2002, dus al voordat de maatregelen zijn genomen (Figuur 6.29). De Duinpieper heeft in 2002 voor het laatst in het gebied gebroed, terwijl deze soort hier in 1989 nog 17 territoria had. De Tapuit is inmiddels ook verdwenen als broedvogel, en de genomen maatregelen hebben voor deze soorten vooralsnog niets uitgehaald. Ook in de andere Midden-Nederlandse heidevelden is het beide soorten de afgelopen decennia slecht vergaan: de Duinpieper is inmiddels uit heel Nederland verdwenen, de Tapuit van de meeste Veluwe heidevelden.

De Boompieper is tussen 1989 en 2009 met 15% afgenomen op het Kootwijkerzand. De afname is op de behandelde delen vergelijkbaar met die in de niet-behandelde delen, dus de invloed van maatregelen lijkt beperkt. Afnemende aantallen van de Boompieper zijn ook voor andere Veluwe heidevelden gemeld.

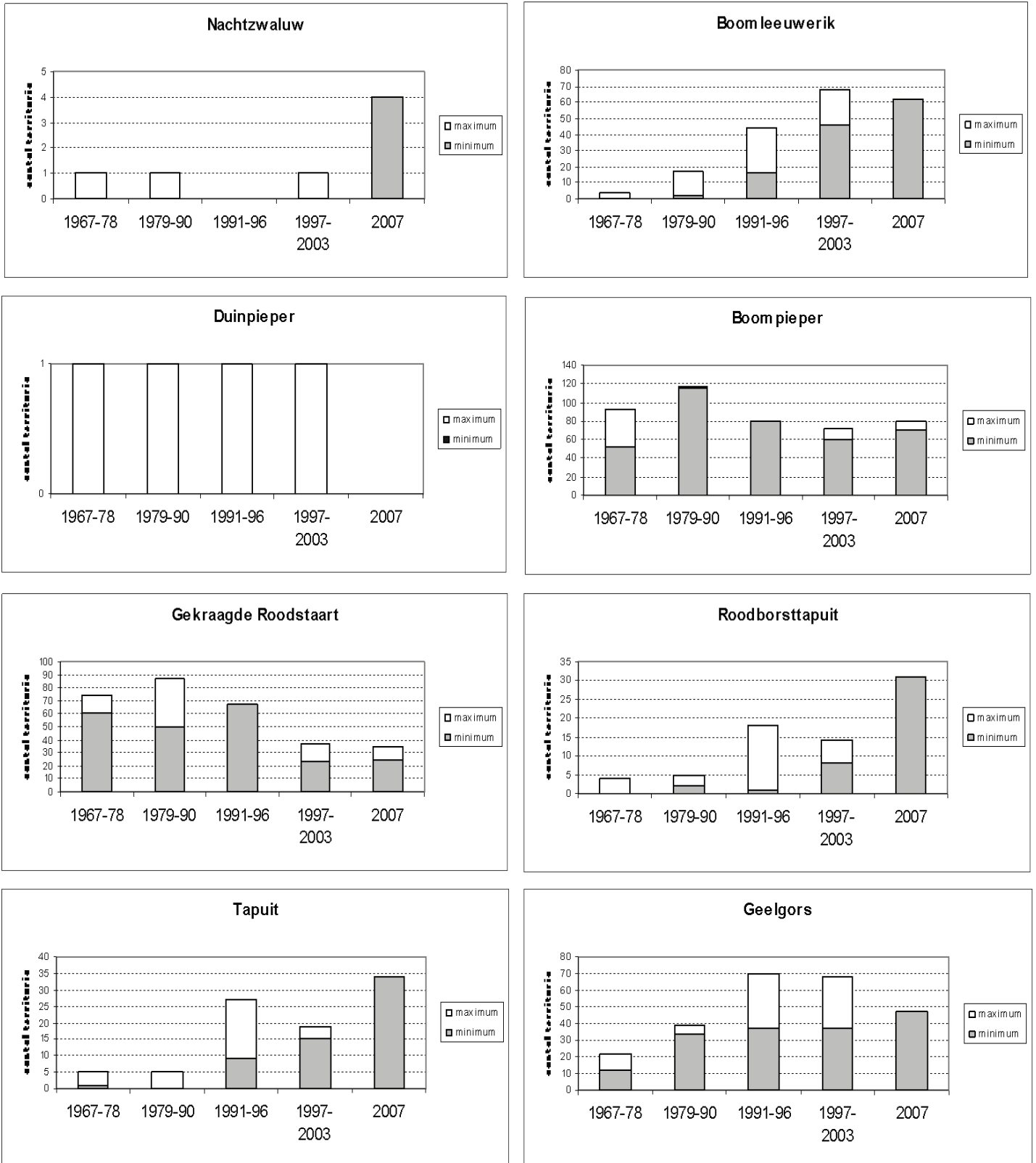
Afgenomen soorten Aekingerzand

De Boompieper is in de jaren '90 aanvankelijk afgenomen, maar is daarna op een wat lager niveau gestabiliseerd (Figuur 6.30). De stand van de Gekraagde roodstaart is in de periode dat de maatregelen zijn uitgevoerd gehalveerd.

6.5.3 Conclusies invloed van beheermaatregelen op broedvogels

De hier besproken selectie van soorten heeft nogal verschillend gereageerd op de maatregelen zoals die zijn uitgevoerd op het Kootwijkerzand en Aekingerzand. De twee meest karakteristieke stuifzandsoorten Tapuit en Duinpieper waren in het Kootwijkerzand al grotendeels verdwenen voordat de maatregelen werden uitgevoerd en hebben er ook niet van weten te profiteren.

Op het Aekingerzand hebben Tapuiten wel enorm geprofiteerd van de kap- en plagwerkzaamheden, een voor Nederland unieke situatie. Duinpiepers zijn in het Aekingerzand – in ieder geval in de laatste decennia – nooit talrijk geweest. Boomleeuwerik en Geelgors hebben in beide terreinen van de maatregelen geprofiteerd, zij het in het Kootwijkerzand in veel beperktere mate dan in het Aekingerzand. Bovendien reageerden deze soorten alleen positief in gekapte terreindelen, niet in geplagde delen.



Figuur 6.30. Aantallen van acht karakteristieke stuifzandsoorten in het Aekingerzand in 1967-68, 1979-90, 1991-96, 1997-2003 en 2007. Weergegeven zijn minimum- en maximaantallen per periode.

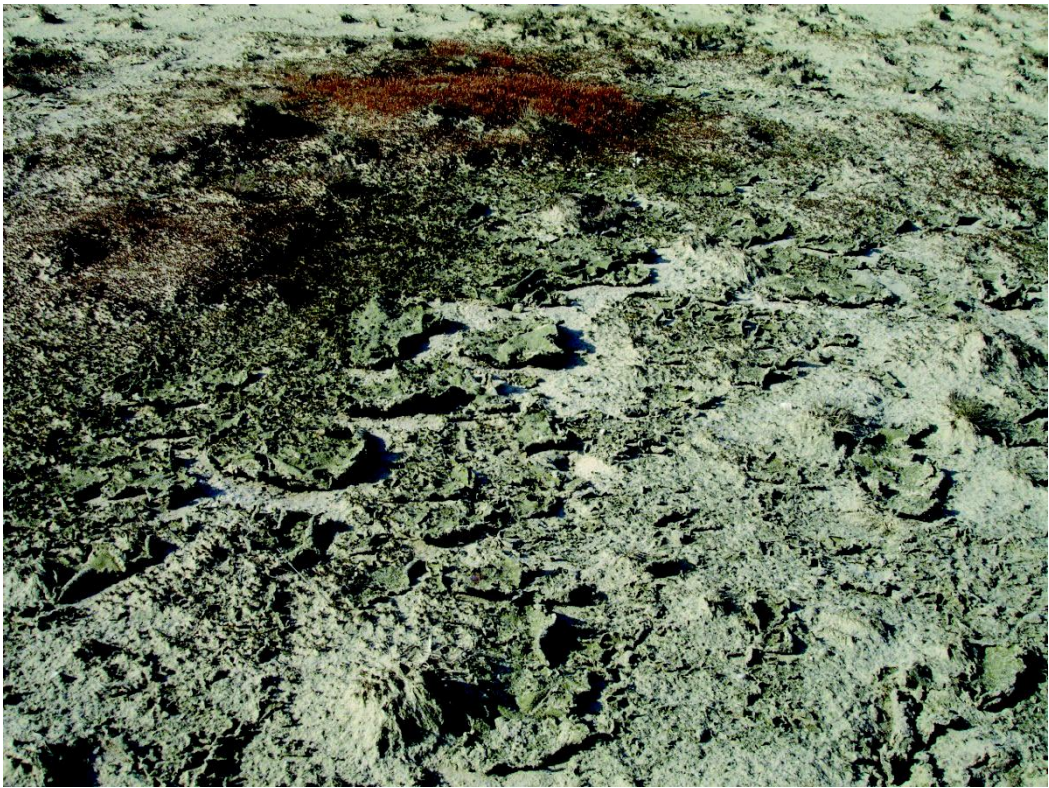
Van de andere soorten zijn de aantalsontwikkelingen in het Kootwijkerzand in grote lijnen vergelijkbaar met die in andere Midden-Nederlandse heidevelden, die met dezelfde problematiek te maken hebben (dichtgroeien stuifzanden en heiden, intensivering recreatie). In het Aekingerzand zijn de ontwikkelingen van de andere soorten relatief gunstig ten opzichte van de (Noord-)Nederlandse situatie, met uitzondering van Gekraagde roodstaart, die als open bosvogel door de kapwerkzaamheden relatief sterk in aantal is afgenomen.

Het grote verschil tussen de maatregelen in Kootwijkerzand en Aekingerzand betreft de schaal waarop ze zijn uitgevoerd. In Aekingerzand is in de loop der jaren tien keer zoveel bos gekapt als in Kootwijkerzand. Dit is waarschijnlijk de belangrijkste oorzaak van het verschil in respons van de hier besproken broedvogelsoorten. Vanzelfsprekend zijn er ook andere verschillen tussen de gebieden (zoals depositieniveau, recreatiedruk) en uitgevoerde maatregelen (zoals vervolfbeheer, het al dan niet achterlaten van boomstobben die als broedplek kunnen dienen voor de Tapuit), die een gedeeltelijke verklaring kunnen bieden, maar het voert hier te ver om daar dieper op in te gaan.

6.6 Conclusies ten aanzien van faunagemeenschappen van stuifzanden

- Waarschijnlijk hebben zowel de verhoogde depositie van stikstof in de laatste decennia als de veranderingen in macroklimaat (met als gevolg een langer groeiseizoen) geleid tot een snellere vegetatiesuccessie in stuifzanden en daarmee tot het versneld dichtgroeien van stuifzandgebieden. Aangezien de fauna sterk verschilt tussen de verschillende successiestadia heeft een versnelde successie een grote invloed op de samenstelling van de faunagemeenschappen van stuifzanden. Zowel de soortsamenstelling als de verdeling van soorten uit verschillende voedselgilden en levensstrategieën verschuift.
- Stikstofdepositie heeft een sterk effect op de aanwezige bodemfauna door de verandering in het relatieve voorkomen van de verschillende vegetatiestadia. Daarnaast verschilt de samenstelling van de bodemfauna tussen vegetaties van Grijs kronkelsteeltje in gebieden met meer of minder stikstofdepositie, maar het is onduidelijk of dit wordt veroorzaakt door een verschil in dikte van de moslaag of een verschil in de voedselkwaliteit van het mos. Degenererende matten van Grijs kronkelsteeltje waar korstmossen weer gaan domineren kennen een armere bodemfauna (in dichtheid en soortgroepen) dan goed ontwikkelde lichenenvegetaties.
- Een hoog niveau van stikstofdepositie leidt tot een verhoogd stikstofgehalte in de bladeren van Buntgras. Deze extra N wordt echter niet opgeslagen in aminozuren, maar als *Non-Protein Nitrogen* (NPN), waardoor de voedselkwaliteit van Buntgras voor herbivoren afneemt. Uit een bioassay met de sprinkhanensoort Knopsrietje blijkt dat individuen van locaties met hoge stikstofdepositie, en dus een hoog gehalte aan NPN, in buntgrasplanten gemiddeld 20% kleiner zijn dan in gebieden met een lage N-depositie. Overstuiving van Buntgras zorgt voor een lagere C/N-ratio en minder NPN - waarschijnlijk door het stimuleren van actieve groeipunten - en kan daarmee de negatieve effecten van hoge N-depositie deels teniet doen. Er lijkt geen gebrek aan mineralen of scheve verhoudingen van essentiële aminozuren op te treden in Buntgras als gevolg van hoge N-depositie.

- Het microklimaat van open stuifzandvegetaties in het Kootwijkerzand is minder extreem dan in het Duitse referentieterrein Jueterbog. Dit verschil wordt waarschijnlijk veroorzaakt door een verschil in macroklimaat (zeeklimaat versus continentaal klimaat). Het geeft aan dat droogteresistente en warmteminnende organismen in Nederland een minder gunstige leefomgeving hebben met meer kans op concurrentie, infecties en parasieten. Dominantie van Grijs kronkelsteeltje zorgt voor een nog verdere verhoging van de luchtvochtigheid vlak boven de bodem in de wintermaanden.
- Rupsen van de Kleine heivlinder zijn door het nuchtere stadium waarin zij overwinteren waarschijnlijk kwetsbaar voor hoge luchtvochtigheid in de winter. Het microklimaat, zoals gemeten in het Kootwijkerzand, heeft waarschijnlijk een hoge sterfte in de winter tot gevolg, vooral in vegetaties met Grijs kronkelsteeltje. Dit kon helaas niet experimenteel worden bevestigd, vanwege praktische problemen bij de uitvoering.
- Het voedselaanbod in de vorm van bodemgerelateerde prooidieren voor de Tapuit is in stuifzanden marginaal en neemt sterk af gedurende het broedseizoen, in tegenstelling tot de kustduinen. Vooral herbivore prooidieren ontbreken in stuifzanden. Het dieet van de Tapuit in het Aekingerzand – de enige grote binnenlandse populatie - bestaat dan ook voor een groot deel uit niet-bodemgerelateerde prooien als rupsen en sprinkhanen. Deze soortgroepen lijken echter in gebieden met een hoge stikstofdepositie te ontbreken of kleiner te zijn, waardoor er een cumulatief effect op insectivore predatoren optreedt.
- De Boomleeuwerik en de Geelgors hebben zowel in het Aekingerzand als het Kootwijkerzand geprofiteerd van kapmaatregelen, maar gaan achteruit in delen die ook zijn geplagd. Tapuiten reageerden alleen positief op kapmaatregelen in het Aekingerzand. Factoren die hierbij een rol spelen zijn waarschijnlijk zowel de aanwezigheid en grootte van de restpopulatie, de schaal en fasering van de maatregelen als de invloed van verhoogde stikstofdepositie.



7 Synthese

In dit hoofdstuk worden de belangrijkste onderzoeksresultaten uit de vorige hoofdstukken samengevat en worden knelpunten geschetst die zich voordoen bij het behoud en herstel van stuifzanden.

7.1 Biodiversiteit in stuifzanden

Stuifzanden zijn relatief arm aan planten- en diersoorten, maar de soorten die er voorkomen zijn karakteristiek voor open droge, veelal zandige biotopen. De meeste soorten komen ook in kustduinen en/of droge heide voor, maar een klein aantal is zeer sterk aan stuifzanden gebonden en voor hun voortbestaan in Nederland van stuifzanden afhankelijk. Het betreft soorten als Ruig schapengras, Stuifzandkorrelloof, Hamerblaadje, Kleine heivlinder, Zandoorworm, Sabelmier en Draaihals. De meeste van deze soorten zijn vrij zeldzaam en in Nederland sterk bedreigd. Duinpieper en Klapekster zijn twee sterk aan stuifzanden gebonden soorten die recent zijn uitgestorven.

7.1.1 Belangrijkste taxonomische groepen

Taxonomische groepen waarvan relatief veel soorten aan stuifzandgebieden zijn gebonden, zijn korstmossen, graafwespen, mieren en loopkevers. Een analyse van alle Nederlandse korstmossen (± 700 soorten) en een selectie van de Nederlandse fauna, waarvoor voldoende verspreidingsgegevens aanwezig zijn (ongeveer 3800 soorten), leert dat 19 soorten korstmos en 159 diersoorten vrij direct aan stuifzanden zijn gebonden. Dat betekent dat een paar procent van de Nederlandse biodiversiteit voor hun voortbestaan in belangrijke mate afhankelijk is van stuifzanden, wat waarschijnlijk samenhangt met de bijzondere, zeer voedselarme en droge standplaatscondities.

7.1.2 Stuifzanden als refugium

Wat verder opvalt, is dat de binding van karakteristieke soorten met stuifzanden de afgelopen decennia steeds sterker is geworden. Dit komt zowel naar voren uit gestandaardiseerde verspreidingsgegevens op het niveau van kilometerhokken, als uit gedetailleerde beschrijvingen van soorten die momenteel als meest karakteristieke stuifzandsoorten worden gezien, zoals Duinpieper, Draaihals, Klapekster, Kleine heivlinder en IJslands mos. Al deze soorten kwamen in het verleden in verschillende open droge landschapstypen in het binnenland voor, zoals open droge heide, extensief agrarisch gebied of rivierduinen. Ze zijn daar echter volledig verdwenen en teruggedrongen tot stuifzandgebieden. Deze rol van refugium maakt het behoud en herstel van stuifzanden des te urgenter.

7.2 Afname van actieve verstuiving

Met stuifzanden in ons land gaat het niet bijster goed. Door grootschalige bebossing in de eerste helft van de vorige eeuw is het open stuifzandareaal sterk afgenomen. Daarnaast neemt het oppervlak aan kaal zand sinds de jaren '50 gestaag af. Met het huidige tempo zijn vrijwel alle stuifzanden binnen 50 jaar dichtgegroeid. Dit gebeurt ook in vrijwel alle terreintypen: groot, klein, en bij hoge of lage N-depositie. Het is niet voor ieder terrein precies te benoemen wat de hoofdoorzaak is van het afnemen van verstuivingsdynamiek, maar een aantal algemene knelpunten worden hieronder vermeld, waaronder de rol van de mens, klimaatverandering, bebossing in het verleden en de hoge stikstofdepositie.

7.2.1 Rol van de mens versus klimaat

Over de rol van de mens bij het ontstaan en de ontwikkeling van stuifzanden bestaat nog veel onduidelijkheid. Wat wel duidelijk is, is dat de mens via het landgebruik een grote rol heeft gespeeld bij het creëren van een zeer erosiegevoelig open landschap. Het klimaat lijkt bij de uitbreiding en ontwikkeling van stuifzanden een veel dominantere rol te spelen dan tot nu toe werd aangenomen, waarbij grootschalige verstuivingsactiviteit vooral gecorreleerd is aan weersomstandigheden. Dit geldt vooral voor de grote stuifzandgebieden. De structuren die uit het digitale hoogtebestand (AHN) zijn af te leiden, duiden er op dat deze zich vooral autonoom hebben ontwikkeld. Op de grootschalige uitbreiding van stuifzanden heeft de mens weinig invloed kunnen uitoefenen. Dat betekent dat de mens voor een deel wel de voorwaarden kan creëren om een gebied gevoelig te maken voor verstuiving, maar dat uiteindelijk de heersende weersomstandigheden doorslaggevend zijn of stuifzanden actief blijven (zolang er verstuifbaar zand in een gebied aanwezig is), dan wel een stuifzandgebied dichtgroeit. Onder de huidige klimatologische omstandigheden lijkt het laatste het geval te zijn. Het is echter moeilijk om hier een eenduidige uitspraak over te doen, omdat er binnen elk stuifzandgebied omstandigheden zijn aan te wijzen die ofwel de verstuiving stimuleren (intensieve betreding zoals delen van de Loonse en Drunense Duinen), ofwel de verstuiving afremmen door verminderde windwerking en daarmee de kans op vastlegging vergroten (bebossing rondom de meeste stuifzandgebieden), ofwel vastlegging met algen en Buntgras stimuleren (hoge stikstofdepositie).

7.2.2 Klimaatverandering

Vanuit de kennis over verstuiving weten we dat de weersomstandigheden uiteindelijk bepalend zijn of er erosie optreedt, hoe lang en met welke intensiteit. Wanneer ons klimaat verandert, heeft dat direct consequenties voor het verstuivingsproces. Naast de windsnelheid hebben factoren als temperatuur, neerslag en luchtvochtigheid een direct effect op verstuiving. Ook indirect hebben weersomstandigheden een effect, via hun invloed op de vegetatieontwikkeling. Zo zijn lange droge perioden gunstig voor het verstuivingproces en minder gunstig voor de vegetatieontwikkeling. Een warm en vochtig najaar daarentegen is juist gunstig voor de ontwikkeling van algen en de kieming van Buntgras. De nattere en warmere condities van de laatste decennia beloven daarom niet veel goeds. Het optreden van meer en zwaardere stormen in de droge zomermaanden kan gunstig zijn, maar hogere temperaturen en meer neerslag in het najaar verlengen het groeiseizoen, waardoor successie wordt gestimuleerd. Als gevolg van de optredende geleidelijke verschuiving naar een warmere en nattere herfst en winter kunnen droogteresistente diersoorten, die vaak gevoelig zijn voor vochtige condities, het moeilijker krijgen.

7.2.3 Bebossing van stuifzanden in het verleden

De rol van de mens is bij het ontstaan van stuifzanden misschien minder groot geweest dan altijd werd gedacht, maar de mens heeft wel de hand gehad in de vastlegging van zandverstuivingen door de grootschalige bebossing aan het begin van de 20^e eeuw, en de spontane bosopslag in aangrenzende gebieden die daarop volgde. Ook nu nog worden stuifzanden kleiner door de opslag van Grove den. De bebossing was uiteraard bedoeld om de zandverstuivingen te beteugelen. Dat is gelukt. De meeste stuifzanden zijn nu te klein voor voldoende windwerking. De windsnelheid wordt geremd in een zone tot ongeveer 20 keer de hoogte van het aangeplante of opgeslagen bos. Aangezien de meeste bomen circa 12-15 meter hoog zijn, betekent dit dat een stuifzand al gauw enkele honderden meters lang moet zijn, en enkele hectaren groot, wil er van enige verstuiving sprake kunnen zijn. Dat is in veel stuifzanden niet meer het geval.

Ook de grotere stuifzanden zijn negatief beïnvloed. De wind heeft hier nog ruimte om voldoende snelheid te bereiken die nodig is voor het verstuiven, maar in veel gevallen bedekken bossen aan de zuidwestzijde het brongebied van de verstuiving. Goed ontwikkelde zandverstuivingen zijn opgebouwd uit langgerekte, ZW-NO gerichte cellen, met aan de ZW kant een zone van kopjesduinen waar het zand vandaan komt, een uitstuivingsvlakte in het centrale deel, al dan niet met overblijfselen als forten en plateauduinen, en een stationaire zone van kam- en paraboolduinen aan de NO-zijde, waar het zand uiteindelijk wordt neergelegd. Door de grootschalige bebossing aan het begin van de 20^e eeuw zijn de meeste hedendaagse zandverstuivingen echter te klein om al deze structurelementen te herbergen. Daarnaast is er in gebieden waar alle structurelementen nog wel aanwezig zijn, zoals het Kootwijkerzand, geen ruimte voor natuurlijke uitbreiding.

Stuifzanden groeien, als ze eenmaal op gang gekomen zijn, van nature *tegen de wind in*. Het door de wind opgenomen zand wordt verplaatst met de wind mee, dus in NO-richting. De deflatiezone waar het zand vandaan komt breidt zich echter in het ZW uit, daar waar de eroderende kracht van de wind het grootst is (ook wel deflatiezone genoemd). Zodra zand is opgenomen en er meer energie voor het transport van de bodemdeeltjes nodig is, neemt de eroderende kracht van de wind af tot er uiteindelijk alleen maar transport plaats vindt (transportzone). De parabol- en kamduinen aan de NO-zijde zijn dan ook het eindpunt van de verstuiving (depositiezone), in plaats van het begin. Als de afstand tot de kamduinen aan de NO-zijde te groot wordt, ontstaat een nieuwe rij voor de oude, in plaats van erachter. Dit wordt door historische kaarten ondersteund. Bij de grootschalige bebossing aan het begin van de 20^e eeuw zijn vooral de zuidwestzijden beplant. Dit was nuttig om de windsnelheid te beperken, maar daardoor raakte het stuifzand ook zijn natuurlijk uitbreidingsgebied kwijt. In een bewegend stuifzand, waar de ZW-zijde zich uitbreidt, en de NO-zijde tot rust komt, ontstaan regelmatig nieuwe pionierstadia. Deze zijn interessant voor karakteristieke diersoorten, bijvoorbeeld door de hoge voedselkwaliteit van Buntgras bij overstuiving, en kunnen gestabiliseerde gebieden zich verder ontwikkelen tot korstmosrijke begroeiingen.

Deze vorm van natuurlijke uitbreiding van stuifzanden, zoals voor de bebossing plaatsvond in perioden met extreem hoge erosieactiviteit, wordt nu in de kiem gesmoord door de aanwezigheid van bos. Daarbij moet tegelijkertijd de vraag worden gesteld of dergelijke grootschalige verstuivingactiviteit in onze huidige stuifzanden wenselijk is gezien de waarde die we hechten aan de korstmosrijke begroeiingen op stuifzanden, die een lange stabiele periode nodig hebben om zich volledig te kunnen ontwikkelen.

Juist doordat een groot deel van de verstuifbare hoeveelheid zand onder het bos ligt heeft de beheerder de mogelijkheid om door middel van goed gefaseerd (herstel)beheer het dynamische deel binnen zijn stuifzandgebied te reguleren waarbij verstuiving en vegetatieontwikkeling in balans zijn.

7.2.4 Omvang actieve stuifplekken

Wanneer stuifplekken te klein worden, neemt de invloed op hun omgeving snel af. In minder dynamische delen gaat de successie snel verder, richting heide, of als er niet wordt ingegrepen, naar bos, een ontwikkeling die we in alle onderzochte stuifzandgebieden zagen (Paragraaf 2.3.1). Het oppervlak aan jonge successiestadia neemt in alle gebieden snel af. Hierdoor komen de leefgemeenschappen die gebonden zijn aan jonge pionierstadia onder druk te staan. Om een substantieel sedimenttransport te krijgen is een stuifplek nodig van minimaal 200 m lang in de hoofdwindrichting. De meeste kale plekken in stuifzanden zijn veel kleiner waarbij er nauwelijks sprake is van afremming van de successie door overstuiving.

7.2.5 Snelle successie in uitgestoven laagtes

Door de bebossing functioneren elementen als uitgestoven laagtes en kopjesduinen, of opgestoven parabol- en kamduinen in veel gebieden niet meer als een dynamisch samenhangend geheel. In stuifduingebieden is er nog sprake van kaal zand en enige dynamiek en kan de successie zo nu en dan worden teruggezet. Het dichtgroeien van kaal zand gaat ook daar snel, maar is minder ver gevorderd dan in uitgestoven laagtes. In uitgestoven laagtes is vrijwel geen verstuifbaar zand meer aanwezig. Aangezien er door de geïsoleerde ligging of verminderde activiteit bij de bron ook geen externe aanvoer van zand meer is, is de dynamiek sterk afgenomen en is de successie snel op gang gekomen. In uitgestoven laagtes is er vrijwel geen kaal zand meer te vinden en bevinden veel pionierstadia zich in een relatief oude korstmosfase, of worden bij hoge N-depositie gedomineerd door Grijs kronkelsteeltje.

7.2.6 Reactivering in stuifzandduinen

Het ontbreken van samenhang tussen de oorspronkelijke structuurelementen heeft ook tot minder gelukkige beheerregrepen geleid. Stuifzanden breiden zich van nature uit aan de zuidwestzijde, terwijl de noordoostzijde met parabol- en kamduinen vaak het meest stabiel is. In geïsoleerde gebieden is dat echter niet meer zo duidelijk. Het is mogelijk verstuiving weer op gang te brengen door bijvoorbeeld de vegetatie op kamduinen te verwijderen, maar de activiteit is dan slechts van zeer tijdelijke aard. Er vindt wel verstuiving plaats, maar het kamduin wordt opgeruimd, er komt geen nieuw zand voor in de plaats en het reliëf wordt geëgaliseerd. Er is niet altijd een goed alternatief. Maar er kan niet genoeg worden benadrukt dat duurzaam herstel alleen mogelijk is door het natuurlijke reliëf als uitgangspunt te nemen, vooral wanneer er ruimte is voor stuifzandherstel aan de zuidwest zijde.

7.3 Hoge N-depositie

Naast bovengenoemde factoren die de werking van de wind en de mogelijkheden voor verstuiving flink beperken, heeft Nederland te maken met een hoge atmosferische stikstofdepositie. De huidige N-depositie ligt op dit moment in de Nederlandse stuifzanden tussen 25-50 kg ha⁻¹ jaar⁻¹. Er lijkt wat betreft het dichtgroeien van kaal zand echter geen verschil te bestaan tussen gebieden met relatief lage en hoge N-depositie. Het kan zijn dat het effect van hoge N-depositie op het dichtgroeien wordt gemaskeerd door de

bovengenoemde factoren die verstuiving en successie beïnvloeden, zoals de windsnelheid en de hoeveelheid verstuifbaar zand. Daarnaast wordt de kritische N-depositie eigenlijk in alle stuifzanden overschreden. Deze bedraagt $10,4 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ voor de Nederlandse stuifzanden. Internationaal wordt een kritische range van $10\text{-}20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$ gehanteerd. Dat is zo laag, omdat in kaal zand heel weinig organische stof zit, waardoor de natuurlijke N-beschikbaarheid gering is. Zelfs in gebieden met hoge N-depositie is stikstof een beperkende factor. Dat maakt de invloed van atmosferische depositie groot. Mogelijk heeft dit geleid tot versneld dichtgroeien in de periode 1981-2007, vergeleken met 1950-1980. Uit experimentele bemesting blijkt dat Buntgras, een van de eerste soorten in de successie, door stikstof positief wordt beïnvloed. Daarnaast is algengroei fors hoger in gebieden met hoge N-depositie, wat een belemmering is voor het in verstuiving gaan van zand. Het zijn slechts indirecte aanwijzingen, maar het lijkt er op dat hoge N-depositie het dichtgroeien van stuifzanden heeft bevorderd.

7.3.1 Gevolgen van hoge N-depositie voor de vegetatie

De afname aan verstuiving heeft geleid tot versnelde successie van de vegetatie. Deze ontwikkeling is verder versterkt door de hoge atmosferische depositie, waarbij versnelde verzuring, verhoging van de N-beschikbaarheid en waarschijnlijk ook directe toxische effecten een rol heeft gespeeld, vooral in korstmosrijke stadia. Ook de introductie van het mos Grijs kronkelsteeltje aan het begin van de jaren '60 heeft bijgedragen aan het kwaliteitsverlies van stuifzandvegetaties. Bij hoge depositie nam de pH van de bodem gedurende de successie sterker af, en de Al:Ca ratio sterker toe dan in gebieden met relatief lage depositie. Het is niet ondenkbaar dat dit in stuifzanden heeft geleid tot de afname van soorten als Zandblauwtje en Dwergviltkruid, als gevolg van Al-toxiciteit. Daarnaast is een hoge N-depositie verantwoordelijk voor een toename in de beschikbaarheid van stikstof. Stuifzanden zijn van nature stikstofarme ecosystemen, vooral door de lage organische stofgehalten en lage N-mineralisatie in jonge successiestadia. Bij hoge N-depositie nam de N:P ratio van Buntgras, Schapengras en Zandstruisgras echter toe, van waarden rond 10 tot waarden rond 20. Dit wijst op een verschuiving van N-limitatie naar een overmaat aan N. In de N:P ratio's van micro-organismen is hetzelfde patroon zichtbaar. Hoge N-depositie leidt niet alleen tot directe verhoging van de N-beschikbaarheid, maar ook tot verhoging van de netto N-mineralisatie, waardoor de extra N-toevoer nog eens extra wordt benut. Verhoogde N-beschikbaarheid stimuleert de ontwikkeling van grassen, ook in hele jonge successiestadia, en heeft een positieve invloed op de ontwikkeling van Grijs kronkelsteeltje. Het staat dan ook vast dat de hoge atmosferische depositie in de afgelopen decennia heeft geleid tot versnelde successie van de vegetatie.

7.3.2 Aantasting van bestaande korstmosvegetaties

Bestaande korstmosvegetaties worden bedreigd in oppervlak en kwaliteit. Voor stuifzanden karakteristieke korstmosvegetaties bestaan vooral uit kleine, bekervormige *Cladonia*-soorten, waaronder *Cladonia borealis*, *C. monomorpha*, *C. pulvinata*, *C. strepsilis* en *C. verticillata*. Deze zijn bij relatief lage N-depositie algemeen. Bij hoge N-depositie bestaan korstmosvegetaties vooral uit relatief robuuste soorten als *C. portentosa*, *C. gracilis* en *C. zopfii*, en strooiselminnende soorten als *C. macilenta*, *C. floerkeana* en *C. grayi*. Ook het aantal korstmossoorten is kleiner bij hoge N-depositie. Korstmosrijke vegetaties met 10-20 soorten komen vrijwel uitsluitend voor in gebieden met een relatief lage N-depositie van $25\text{-}30 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$. Verrassend is dat een dergelijke N-depositie feitelijk niet zo laag is. Zoals reeds opgemerkt wordt de kritische N-depositie geschat op $10,4 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$, en internationaal wordt een range gehanteerd van $10\text{-}20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$. In de kustduinen zijn

vegetaties met korstmossen ook bij relatief lage N-depositie veel sterker aangetast en vaak vergrast. Dat is dus het goede nieuws. Het slechte nieuws is dat N-depositie van meer dan 30 kg ha⁻¹ jaar⁻¹ wel degelijk negatief uitpakt. Korstmossen reageerden negatief op N-bemesting en lijken direct gevoelig voor hoge N-depositie, mogelijk als gevolg van ammoniumtoxiciteit. Grassen reageerden daarentegen positief op N-bemesting, wat leidde tot een flinke afname in de korstmos:gras ratio. Op termijn kan meer gras leiden tot een verdringing van korstmossen, ook al lijkt de mate van vergrassing in stuifzanden niet zo sterk als in kustduinen of heide.

7.3.3 Gebrekkige vorming van nieuwe korstmosvegetaties

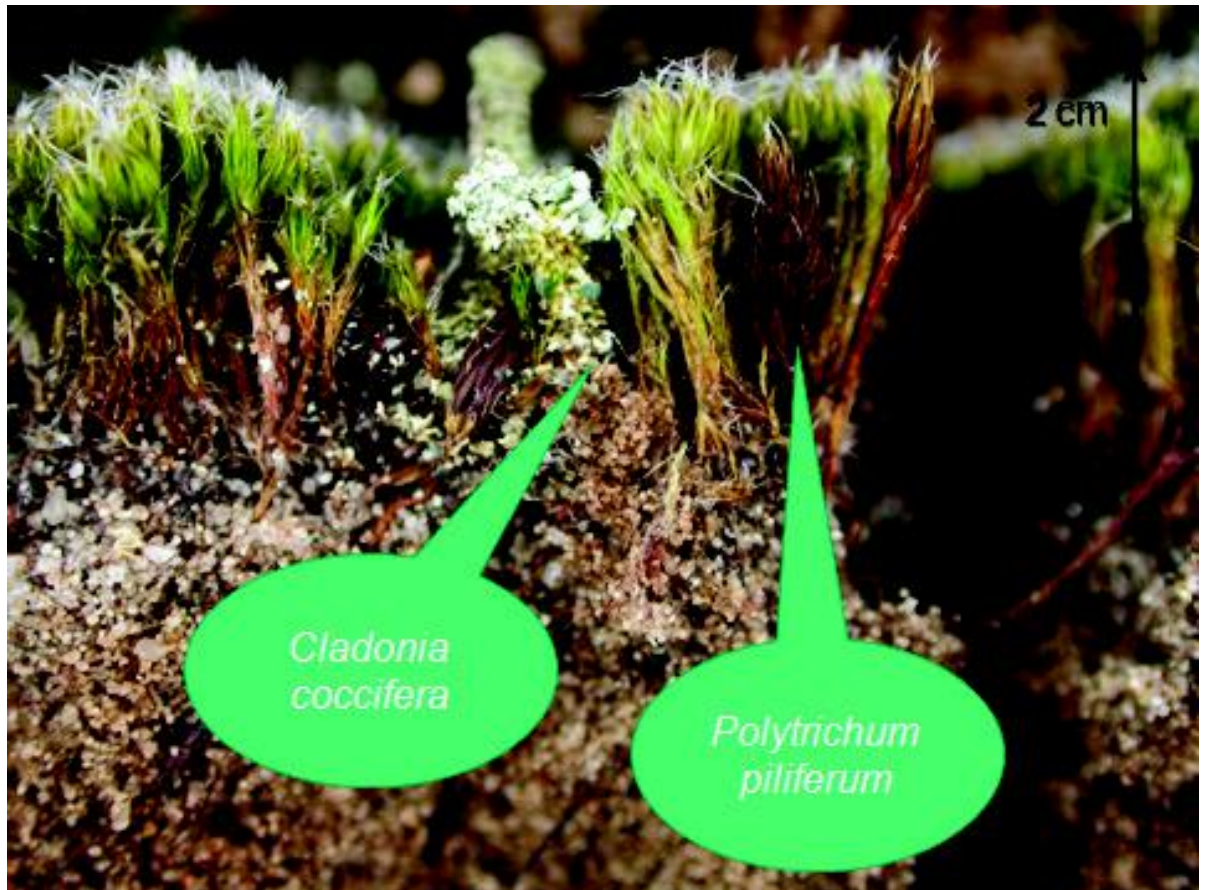
Naast aantasting van bestaande, oudere korstmosvegetaties loopt ook de nieuwvorming gevaar. Bij het uitzaaien van bladfragmenten bleken kleine, karakteristieke korstmossen als *Cladonia strepsilis* het slecht te doen bij hoge N-depositie. Meer algemene soorten als *C. coccifera* en *C. portentosa* werden niet beïnvloed door een jaar hoge N-depositie. Maar het mos Grijs kronkelsteeltje, dat grote delen van stuifzanden heeft gekoloniseerd sinds de introductie in 1961, reageerde positief op hoge N-depositie, en had zeer gebrekkige overleving bij lage N-depositie. Dit gedrag komt terug bij kolonisatie van tapijten van Ruig haarmos, het stadium waarin korstmossen, maar tegenwoordig ook Grijs kronkelsteeltje, zich vestigen. Bij een N-depositie van 25-30 kg ha⁻¹ jaar⁻¹ vindt kolonisatie vooral plaats door korstmossen. Bij hogere N-depositie wint Grijs kronkelsteeltje het. Ook is bij hoge N-depositie de groei van korstmossen beperkt, terwijl Grijs kronkelsteeltje gemakkelijk enkele centimeters hoger kan worden dan kleine korstmossen als *Cladonia coccifera*, *C. strepsilis* en *C. pulvinata* (Fig. 7.1). Dat betekent dat de vorming van nieuwe korstmosvegetaties bij hoge N-depositie eigenlijk niet meer plaatsvindt. Het goede nieuws is dat dit bij 25-30 kg ha⁻¹ jaar⁻¹, wat niet echt laag is, wel degelijk mogelijk is.

7.3.4 Effect van N-depositie op Grijs kronkelsteeltje

Grijs kronkelsteeltje is pas sinds 1961 in ons land. Deze mossoort profiteert van een hoge N-beschikbaarheid, zowel via organische stof in de bodem, als door hoge N-depositie. In relatief jonge successiestadia, zoals vegetaties van Ruig haarmos, vestigt Grijs kronkelsteeltje zich vrijwel alleen bij hoge N-depositie. Op plekken waar echter meer organische stof in de bodem aanwezig is, zoals op voormalige kapvlaktes of omgeploegde oudere pioniervegetaties, vestigt Grijs kronkelsteeltje zich ook bij lage N-depositie. Als het zich eenmaal heeft gevestigd, wordt de N-beschikbaarheid vanzelf verhoogd, door de ontwikkeling van een ectorganische laag van dood mos, net onder het levende deel. Hieruit kunnen de voedingsstoffen die vrijkomen bij afbraak gemakkelijk worden opgenomen. Dat betekent dat Grijs kronkelsteeltje zich in theorie langdurig in stand zou kunnen houden, net als veenmos in moerasvegetaties. Gelukkig is dat niet zo, omdat na een jaar of wat de rhizoïden, die de verbinding vormen tussen de moslaag en het onderliggende zand, zijn weggegeten en verteerd. Het voorheen samenhangende tapijt van Grijs kronkelsteeltje wordt gemakkelijker omgewoeld en verandert in een verzameling losse blokjes, waarmee de soort zich snel vegetatief kan uitbreiden. Hoe dit de verdere successie beïnvloedt is echter nog niet helemaal duidelijk, en onderwerp van verdere studie.

7.3.5 Spontane bosopslag in stuifzanden

De opslag van Grove den vormt een continue bedreiging voor de openheid van het landschap en de verdere ontwikkeling van korstmosrijke begroeiingen en stuifzandheide. Grove den kan al in het haarmosstadium kiemen en uitgroeien tot een volwassen boom. Opslag van vliegdennen is dan een probleem vanwege afnemende windwerking, maar ook vanwege de relatief



Figuur 7.1. Verticale doorsnede van een recent door *Cladonia coccifera* en *Campylopus introflexus* bezette mat van *Polytrichum piliferum*. De drie soorten zijn in deze doorsnede even hoog, maar *Campylopus* kan in korte tijd ruim 4 cm hoogte groeien en daarmee de andere soorten geheel verdringen.

gunstige omstandigheden voor kieming van een volgende generatie. Op deze wijze zijn grote delen van het dennenbos rondom het Kootwijkerzand ontstaan. De meeste opslag vindt tegenwoordig echter plaats in gesloten pioniervegetaties. Hier zijn versnelde bodemverzuring en de vorming van een organische stofrijke bodem belangrijk, vooral omdat dit onomkeerbaar is, en bij te laat verwijderen van bosopslag kan leiden tot gunstige vestigingscondities voor Grijs kronkelsteeltje. Het verwijderen van opslag zou daarom in stuifzandgebieden prioriteit moeten hebben en in het regulier beheer moeten worden opgenomen. In de praktijk wordt dit echter nog te weinig structureel aangepakt, mede omdat de maatregel niet subsidiabel is.

7.4 Knelpunten voor de fauna

De verminderde verstuiwing en versnelde successie, maar ook de gedeeltelijke vervanging van korstmosvegetaties door Grijs kronkelsteeltje hebben ook gevolgen gehad voor de stuifzandfauna. Voor de karakteristieke stuifzandfauna gaat het om verdere afname van het areaal, afname van de voedselkwaliteit van Buntgras, versnelde successie en veranderingen in voedselketens als gevolg van dominantie door Grijs kronkelsteeltje, vooral in gebieden met een hoge N-depositie.

7.4.1 Afname in grootte en interne variatie van stuifzandterreinen

Grote en heterogene stuifzanden zijn over het algemeen gunstiger voor de diversiteit aan diersoorten dan kleinere gebieden met kaal zand. Het is niet zo dat grote stuifzanden voor diergroepen als spinnen, loopkevers, mieren en vogels per definitie soortenrijker zijn, of meer unieke soorten herbergen. De biodiversiteit van kleinere stuifzanden van enkele hectares kan nog tamelijk hoog zijn, zolang er kaal zand aanwezig is. Grote, gevarieerde stuifzandgebieden herbergen wel een rijkere mierenfauna en een hoger aantal karakteristieke loopkeversoorten. Opvallend is verder dat karakteristieke stuifzandsoorten als Duinpieper, Kleine heivlinder, Tapuit, Sabelmier, Vuurspinnendoder en de goudwesp *Hedychridium femoratum* vrijwel alleen in grote stuifzandgebieden voorkomen of -kwamen. Of dit een gevolg is van voldoende voedselaanbod of gastheren, een extremer microklimaat of een grotere risicospreiding voor het overleven van deelpopulaties is niet duidelijk en kan van soort tot soort verschillen. Wel is duidelijk dat het handhaven of uitbreiden van grote stuifzandterreinen een essentiële meerwaarde heeft. Daarnaast kunnen kleinere stuifzanden voor de biodiversiteit op lokale schaal belangrijk zijn, mits ze open worden gehouden en de variatie in successiestadia wordt gehandhaafd of versterkt.

7.4.2 Effecten van verminderde verstuiving

De verminderde verstuiving en versnelde successie hebben geleid tot een sterke afname van het aandeel kaal zand en van vroege successiestadia. Veel diersoorten zijn in ieder geval een deel van hun leven gebonden aan een specifiek successiestadium, vanwege het voedselaanbod, schuil- en nestgelegenheid in kaal zand en een stabiele omgeving om te overwinteren. Versnelde successie heeft dan ook grote invloed op de samenstelling van de diergemeenschappen van stuifzanden. Bij het dichtgroeien van vegetaties met Buntgras en Ruig haarmos verdwijnen karakteristieke soorten van kaal zand, zoals de Zandoorworm en verschillende soorten loopkevers uit de geslachten *Amara* en *Harpalus*. Ook de voedselkwaliteit van Buntgras neemt af bij het wegvallen van verstuivingsdynamiek. Overstoven Buntgras heeft een veel hoger N-gehalte dan in stabiele situaties, vooral in de vorm van aminozuren, en heeft daardoor een hogere voedselkwaliteit voor herbivoren.

7.4.3 Lagere voedselkwaliteit Buntgras

Stabilisatie van verstuiving leidt dus tot een lagere voedselkwaliteit van Buntgras. Dit wordt versterkt door hoge N-depositie, waardoor het N-gehalte in de bladeren van Buntgras weliswaar weer verhoogd wordt, maar niet in de juiste vorm. De extra N wordt niet opgeslagen in de vorm van aminozuren, maar als *Non-Protein Nitrogen* (NPN), waardoor de voedselkwaliteit van Buntgras voor herbivoren juist verder afneemt. Uit een bioassay met Knosprietje blijkt dat individuen van locaties met een hoge stikstofdepositie gemiddeld 20% kleiner zijn dan bij lage N-depositie. De verminderde vitaliteit van Knosprietje lijkt niet toe te schrijven aan gebrek aan mineralen of scheve verhoudingen tussen essentiële aminozuren, maar wel aan de hogere gehalten aan NPN.

7.4.4 Veranderingen in voedselweb door Grijs kronkelsteeltje

Naast een snellere successie leidt hoge N-depositie ook tot een andere richting van de successie, door de vervanging van korstmosrijke vegetaties door Grijs kronkelsteeltje. Zowel de bodemmesofauna (mijten en springstaarten) als de bodemmacrofauna (keverlarven, vliegenlarven, pissebedden, etc.) zijn in vegetaties met Grijs kronkelsteeltje armer aan individuen en aan soorten dan in korstmosrijke vegetaties. Herbivoren ontbreken vrijwel geheel, omdat er nauwelijks vaatplanten zijn, en de

bodemfauna wordt gedomineerd door moseters (bryofagen) en detritivoren. Ook predatoren ontbreken grotendeels in vegetaties met Grijs kronkelsteeltje. Deze omslag werkt door op het voedselaanbod voor insectivore vogelsoorten als Tapuit en Duinpieper.

7.4.5 Veranderingen in microklimaat

Het microklimaat van open stuifzandvegetaties is in Nederland veel gematigder en vochtiger dan in Oost-Duitsland, waar soorten als de Kleine heivlinder het nog wel goed doen. Dit verschil wordt veroorzaakt door verschillen in macroklimaat, omdat Nederland een zeeklimaat heeft, en Oost-Duitsland meer een landklimaat. Het aan dat droogteresistente en warmteminnende diersoorten als de Kleine heivlinder in Nederland een minder gunstige leefomgeving hebben, en meer kans op infecties en parasieten. Dit effect wordt nog versterkt door de dominantie van Grijs kronkelsteeltje. Boven de dichte matten blijft de luchtvochtigheid in de winter hoger dan op het open stuifzand. De rupsen van de Kleine heivlinder zijn waarschijnlijk zeer kwetsbaar voor een hoge luchtvochtigheid in de winter, vooral door het nuchtere stadium waarin zij overwinteren. De rupsen zijn dan nog zeer klein en kwetsbaar, in tegenstelling tot die van de nauw verwante, maar minder zeldzame Heivlinder, die als halfvolgroeide rups overwintert. Dit verschil in kwetsbaarheid kon door tegenslag bij het experiment niet worden vastgesteld, maar blijkt onder andere uit het populatieverloop van de Kleine heivlinder en de Heivlinder in relatie tot het winterklimaat in de afgelopen decennia. Na strenge winters met langere periodes van lage luchtvochtigheid nam het aantal Kleine heivlinders vaak toe, terwijl na zachte winters altijd een sterke afname te zien was. Bij de Heivlinder lijkt de populatietrend minder sterk gecorreleerd met het winterklimaat.

7.4.6 Doorwerking N-depositie in het voedselweb

Ook hoger in de voedselketen worden diersoorten beïnvloed door de verminderde verstuiving en versnelde successie. Dit is echter veel lastiger vast te stellen. Aangezien de Duinpieper al uitgestorven was voordat dit onderzoek begon, is voor de Tapuit gekozen als modelsoort. Tapuiten komen voor in de kustduinen en in het binnenland. In het binnenland zijn ze sterk aan stuifzanden gebonden, waar ze broeden in de stabiele randzones. Met de binnenlandse populaties gaat het echter zeer slecht, met uitzondering van het Aekingerzand, waar het aantal Tapuiten na het uitvoeren van grootschalige kap ten behoeve van stuifzandherstel sterk is toegenomen.

In vrijwel alle stuifzanden is het voedselaanbod voor Tapuiten marginaal. In open duingebieden aan de kust zijn het hele jaar door prooidieren in de bodem aanwezig. Dat zijn vooral herbivore soorten, die in de kustduinen een stabiele en voorspelbare voedselbron vormen. In veel stuifzanden ontbreken herbivore prooidieren echter, vooral als gevolg van de sterke dominantie van Grijs kronkelsteeltje. Juist in deze vegetaties neemt het voedselaanbod, in tegenstelling tot de kustduinen, gedurende het broedseizoen sterk af. In het Aekingerzand, een gebied met relatief lage N-depositie, vormen sprinkhanen en rupsen op eiken in de omgeving een alternatieve voedselbron. In de meeste stuifzandgebieden zijn sprinkhanen echter zeldzaam, en bovendien 20% kleiner als gevolg van hoge N-depositie. Ook blijken rupsenpieken op eiken op arme zandgronden bij hoge N-depositie niet voor te komen. Het is een complex en nog verre van compleet verhaal. Toch maken de onderdelen die inmiddels zijn opgehelderd duidelijk dat een hoge N-depositie via een combinatie van factoren in het stuifzandlandschap kan doorwerken op soorten hoger in de voedselketen.



8 Beheer van stuifzanden

In voorgaande hoofdstukken is, naast de diversiteit tussen stuifzandgebieden in Nederland wat betreft omvang, geomorfologische ontwikkeling en ecologische status, een aantal kernproblemen naar voren gekomen die om een actief beheer vragen zoals het versneld dichtgroeien, overwoekering met Grijs kronkelsteeltje en opslag van vliegdennen. De diversiteit van stuifzandgebieden, hun specifieke problemen en de uiteenlopende beheerdoelen maken dat er geen standaard beheerplan kan worden gegeven voor stuifzanden. In dit hoofdstuk wordt aangegeven hoe een beheerder een beheervisie en doelen kan formuleren, om via een stappenplan tot een juiste keuze van maatregelen te komen én te bepalen op welke manier (schaal, frequentie) deze maatregelen moeten worden uitgevoerd. Ook wordt een overzicht gegeven van de verschillende mogelijke maatregelen.

Beheertypen

In het beheer kan men te maken hebben met verschillende beheerdoelen. Afhankelijk van het beheerdoel spreken we hier over *onderhoud- en herstelbeheer* als het gaat om beheer gericht op het in stand houden of verbeteren van stuifzandgebieden met habitat type H2330 (stuifzand): Open grasland met *Corynephorus*- en *Agrostis*-soorten op landduinen (Tabel 8.1). Onderhoudbeheer (ook wel regulier beheer genoemd) omhelzen die maatregelen die gericht zijn op het (langer) instand houden (in omvang en kwaliteit) van een successie stadium. Herstelbeheer omvatten maatregelen om terreindelen waar de successie te ver is doorgeschoten of van een slechte kwaliteit is (bijvoorbeeld door verkeerd beheer in het verleden) terug zetten in successie (meestal kaal zand). Wanneer men met een zekere regelmaat steeds verschillende terreindelen in successie terug zet met als doel alle successie stadia in het terrein te behouden, spreken we van *cyclisch beheer*. We spreken hier van *omvormingbeheer* of *uitbreidingbeheer* als het doel van het beheer is om stuifzandgebieden onder bosaanplant weer om te zetten in habitat type H2330 en type H2310.

Omdat het onderzoek hoofdzakelijk op het beheer van het stuifzand habitat type (H2330) was gericht en het beheer van stuifzand heide niet nader onderzocht is, wordt het beheer van stuifzandheide in dit hoofdstuk niet apart besproken.

8.1 Beheervisie

Uitgangspunt voor het beheer van stuifzanden is de beheervisie: welke landschappelijke en ecologische waarden wil een beheerder *op lange termijn* (50-100 jaar) behouden of nastreven in combinatie met eventuele gebruiksfuncties? Uitgangswaarden die bij het vaststellen van de beheervisie een rol kunnen spelen zijn:

- ecologische waarden open stuifzand (natuurdoeltypen/doelsoorten) versus autonome natuur (niets doen);
- cultuurhistorische waarden;
- aardkundige waarden;
- gebruiksfuncties.

Tabel 8.1. *Beheer gericht op het in stand houden of verbeteren van stuifzandgebieden met habitat type H2330 (stuifzand): Open grasland met Corynephorus- en Agrostis-soorten op landduinen. Overzicht van maatregelen voor onderhoud- en herstelbeheer. De peilen geven het doel (successiestadium) van de maatregel aan.*

Maatregelen gericht op instandhouding (onderhoud of regulier beheer)	Successie	Maatregelen gericht op terugzetten (herstelbeheer)
<ul style="list-style-type: none"> • Opslag van bomen in directe omgeving verwijderen om optimale windwerking te garanderen. • Zeven of frezen wanneer de bedekking met buntgras en/of algenmat meer als 10% bedraagt. 	Kaal zand	
	Buntgras/algen	<ul style="list-style-type: none"> • Zeven of frezen is afdoende zolang er geen Ruig haarmos aanwezig is en het organische stofgehalte van de bovengrond lager is als 0,4%. In alle andere gevallen plaggen tot op het schone zand.
	Haarmos matten	<ul style="list-style-type: none"> • Plaggen tot op het schone zand.
<ul style="list-style-type: none"> • Opslag van bomen verwijderen. 	Kleine korstmossen vegetaties	
	Grijs kronkelsteeltje	<ul style="list-style-type: none"> • Plaggen tot op het schone zand.
<ul style="list-style-type: none"> • Opslag van bomen verwijderen. 	Rendier mos vegetaties	
<ul style="list-style-type: none"> • Opslag van bomen verwijderen. • Extensief begrazen. 	Stuifzand heide	<ul style="list-style-type: none"> • Plaggen tot op het schone zand.
<ul style="list-style-type: none"> • Dunnen 	Stuifzand bos	<ul style="list-style-type: none"> • Bomen kappen en plaggen tot op het schone zand. • Bomen kappen en plaggen tot op AB horizont.

Ecologische waarden

Bij ecologische waarden staat de afweging tussen het behoud of herstel van stuifzandhabitat en niet ingrijpen centraal. In het eerste geval committeert men zich aan het behoud van het stuifzandhabitat en is het beheer gericht op het behoud van alle daarbij horende stuifzandecotopen. Een belangrijk argument voor het behoud van de ecologische waarden van de huidige stuifzanden is dat er planten- en diersoorten voorkomen, die in hun habitat (extensieve agrarische gronden, rivierduinen en open zandige heide op dekzand), nauwelijks meer aanwezig zijn. In het geval van autonome natuur vindt geen of weinig beheer plaats en laat men de ontwikkeling van het stuifzandstadium naar bos zijn gang gaan om eventueel het gebied weer terug te zetten naar het begin stadium (cyclisch beheer).

Hoewel beide principes – 1) behoud van stuifzandhabitat en 2) niet ingrijpen – sterk van elkaar verschillen kunnen ze ook naast elkaar worden toegepast in een beheervisie. De autonome (cyclisch beheer) aanpak bestaat uit het afwisselend terug zetten naar het beginstadium van deelgebieden en andere gebieden te sparen die waardevol zijn vanuit het perspectief van soorten behoud. Er wordt hierbij gestreefd om het cyclisch beheer zo in te stellen dat alle stuifzand successie stadia aanwezig zijn. Dit cyclische beheer zal in veel gevallen ondersteund moeten worden met regulier beheer om successie stadia bij niet gewenste ontwikkeling (te snel dicht groeien, opslag) bij te sturen. In de kleine stuifzandgebieden zal relatief meer regulier beheer nodig zijn om alle stadia te behouden. Zo zal het beheer in de kleine stuifzanden meer op het behoud van het stuifzandhabitat gericht zijn. Dit betekent in de praktijk vaak dat een deel van het stuifzand gebied kaal gehouden wordt.

Cultuurhistorische waarden

Als onderdeel van de beheervisie kan specifiek aandacht worden gegeven aan terreinelementen die aan stuifzandlandschap gelegateerde cultuurhistorische waarde vertegenwoordigen, zoals randwallen, oude strubbenbossen en oude beteugelingswerken, of aan locaties met archeologische waarde zoals resten van vroegere bewoning.

Aardkundige waarden

De aardkundige waarden in een stuifzand zijn vastgelegd in het reliëf, gevormd door winderosie. In de loop van enkele eeuwen is een voor stuifzanden karakteristiek patroon van restduinen (forten), stuifduinen, randduinen, paraboolduinen en kamduinen gevormd. Afhankelijk van de grootte van het oorspronkelijke stuifzandgebied, de oorspronkelijke voorraad verstuifbaar zand (dekzand of rivierduinzand) dat in verstuiving is geraakt en de intensiteit en duur van de actieve stuifperioden, is in meer of mindere mate een duidelijk patroon ontwikkeld. In een aantal stuifzandgebieden zijn door het gebruik of verkeerd beheer veel van deze karakteristieke duinstructuren verloren gegaan. Daarbij is het reliëf afgevlakt. Wil men het reliëf conserveren of versterken, dan kan men het beste uitgaan van de geomorfologische principes die ten grondslag liggen aan de vorming van het stuifzandlandschap.

Gebruiksfunctie recreatie en militair gebruik

Ook de gebruiksfuncties voor het terrein, zoals recreatie of militair gebruik, kunnen een rol spelen bij het vaststellen van een beheervisie. Men zal zich moeten afvragen of bepaalde terreinwaarden te combineren zijn met een bepaald gebruik dat men in het terrein wil toestaan. Ecologische waarden en hoge recreatiedruk gaan bijvoorbeeld slecht samen. In een beheervisie zou men via zonering kunnen aangeven in welke terreindelen welke waarden voorop staan.

Opstellen beheervisie

Bij het opstellen van de beheervisie is het raadzaam rekening te houden met de kansrijkdom voor het behoud van bepaalde terreinwaarden op de korte en lange termijn. Factoren die hierbij een rol spelen zijn:

- terreingrootte;
- niveau van N-depositie;
- ligging in het landschap: conflicterende beheerdoelstellingen: afweging natuurwaarden stuifzand en omliggende terreinen (bos, dekzandheide, vennen), aansluiting bij regionale (Provincie) doelstellingen;
- ontwikkelingstadium: eindigheid/houdbaarheid van (levende) stuifzanden: men dient verstandig om te gaan met de beschikbare voorraad aan verstuifbaar zand;
- invloed van exoten (bosaanplant met Grove den/Grijs kronkelsteeltje) op de natuurlijke ontwikkeling;
- beschikbare (financiële) middelen voor uitvoering van het beheer.

De *beheervisie* betreft een ideaalbeeld op basis van referentie (in tijd of ruimte) die *voor de lange termijn (50-100 jaar)* richting geeft aan het beheer. De concrete *beheerdoelen* zijn een realistische vertaling van deze visie binnen de huidige randvoorwaarden en haalbaar binnen een *kort tijdsbestek (5-10 jaar)*. Dit is ook het moment om het beheer van de afgelopen periode te evalueren. Hebben de reguliere beheermaatregelen en herstelmaatregelen opgeleverd wat vooraf in de beheerdoelen was vastgelegd?

Betrokkenen en communicatie

Bij het opstellen van een beheervisie is het raadzaam de direct betrokken actoren in een vroeg stadium te betrekken om op die manier draagvlak voor eventuele drastische ingrepen te creëren. In gevallen waarin dit niet is gebeurd, trad meestal ernstige vertraging op.

8.2 Opstellen en plannen van maatregelen

De evaluatie van het beheer in de afgelopen periode en de nieuwe beheerdoelen (zoals omschreven in de beheervisie) vormen het uitgangspunt bij het opstellen en plannen van maatregelen (voor zowel regulier beheer als herstel beheer) voor een periode van 5 tot 10 jaar.

Om tot een juiste keuze van maatregelen te komen én te bepalen op welke manier (schaal, frequentie) deze maatregelen het beste kunnen worden uitgevoerd, kan het beste worden gewerkt volgens een stappenplan (Van Duinen *et al.*, 2006). Dit stappenplan gaat uit van zes logische stappen in de planning van maatregelen. Een belangrijk voordeel van dit stappenplan is dat ook de (terug)koppeling tussen stappen inzichtelijk wordt gemaakt. Per stap wordt gewezen op mogelijke 'valkuilen', zoals het stellen van onjuiste diagnoses of een gebrek aan kennis over de huidige ecologische waarden van het gebied. Een belangrijke stap is de monitoring van de effecten van de maatregelen: deze stap wordt al in de planningsfase opgenomen (nulmeting), zodat er in een later stadium een goede effectmeting kan plaatsvinden. De verschillende stappen worden aangeduid met PROMME:

Problem: Vaststellen en concreet beschrijven van het probleem (of problemen) in het terrein. Een probleem kan zowel ecologisch van aard zijn (het verliezen van soorten), aardkundig of cultuurhistorisch (het verliezen van karakteristieke landschappelijke elementen of processen).

Reason: Diagnose van de belangrijkste oorzaken voor het optreden van een probleem. Deze oorzaken kunnen zowel binnen als buiten het terrein liggen. Voor een correcte diagnose is een goede terreinkennis noodzakelijk, waarbij soms aanvullend vooronderzoek nodig is. Dit vooronderzoek kan dienen als start van de monitoring.

Objective: Nauwkeurige omschrijving van het doel van de maatregelen, waarbij wordt vastgesteld welke soorten of landschappelijke elementen en processen behouden of hersteld dienen te worden. Hierbij is terugkoppeling noodzakelijk naar zowel het probleem als naar de oorzaken. Vastgesteld moet worden of het beoogde doel realistisch is gegeven de huidige condities. Vooral bij externe oorzaken voor het probleem kan het zijn dat de gewenste doelen niet haalbaar zijn. Voor een goede effectmeting (monitoring) moeten doelen meetbaar worden geformuleerd.

Measure: Keuze van de meest geschikte maatregel(en) om het beoogde doel te bereiken én nauwkeurige beschrijving hoe deze maatregel uit te voeren (periode, schaal, fasering, etc.). Hierbij moet worden onderkend dat sommige maatregelen (tijdelijk) ongewenste neveneffecten hebben - zoals het aantasten van relictpopulaties - die (deels) voorkomen kunnen worden door de wijze van uitvoeren aan te passen.

Monitoring: Het plannen en starten van monitoring voorafgaand (!) aan de uitvoering van de maatregel. Vastlegging van de uitgangssituatie (start monitoring) levert belangrijke informatie op, zowel voor het nauwkeurig kunnen vaststellen van het probleem en de achterliggende redenen, als voor het stellen van realistische doelen.

Execution: Daadwerkelijk uitvoeren van een maatregel, pas nadat alle eerder genomen stappen zijn doorlopen en nadat de uitgangssituatie voor monitoring goed is vastgelegd.

Hoewel deze stappen door de meeste mensen als zeer logisch worden beoordeeld, blijkt in de praktijk echter dat het opstellen en plannen van zowel regulier beheer- en herstelbeheer zelden op deze gestandaardiseerde manier wordt aangepakt. Hieronder worden de verschillende stappen uitgewerkt voor stuifzandgebieden.

8.2.1 Vaststellen van problemen in stuifzanden

Actie: Bij het vaststellen van problemen in een terrein wordt altijd de huidige status van het terrein en de status en trend van soorten gespiegeld aan de wensen in de beheervisie. De concrete problemen volgen uit het ontbreken of verdwijnen van gewenste landschappelijke en/of ecologische waarden. Deze waarden zijn in stuifzanden te verdelen in:

- a. soorten (vooral korstmossen, paddenstoelen en dieren)
- b. landschapselementen (paraboolduinen, forten, randwallen, etc.)
- c. cultuurhistorische elementen (archeologische opgravingen, oude lanen, etc.)
- d. processen (erosie dekzand, verstuiving, duinvorming, watererosie).

Een groot deel van de problemen zal aan elkaar gerelateerd zijn omdat ze het gevolg zijn van dezelfde oorzaak, direct of indirect via een 'domino-effect'. Zo zal het verdwijnen van open pioniervegetaties tevens leiden tot het verdwijnen van pioniersoorten als de Zandoorworm en spieswespen die aan deze pionierhabitats zijn gebonden.

Valkuilen: Er zijn twee belangrijke mogelijke valkuilen:

1. Probleem en oorzaak worden vaak met elkaar verwisseld. Zo wordt de

sterke dominantie van (gebiedsvreemde) soorten als Vliegden, Grijs Kronkelsteeltje of Amerikaanse Vogelkers vaak als probleem aangeduid. Echter, het verdwijnen van gewenste soorten (of een inschatting dat dit gaat gebeuren wanneer er niet wordt ingegrepen) is het probleem. De kolonisatie en uitbreiding van ongewenste (gebiedsvreemde) soorten kan hiervan een oorzaak zijn.

2. Het is van belang om in de probleembeschrijving alle bovengenoemde punten in ogenschouw te nemen. Wanneer de probleembeschrijving bijvoorbeeld alleen op processen of alleen op soorten wordt gericht, is de kans groot dat a) er geen gedegen afweging plaatsvindt voor de na te streven doelen óf b) er belangrijke oorzaken over het hoofd worden gezien.

Kanttekening: Indien onvoldoende kennis voorhanden is over de status van specifieke soorten, soortgroepen of landschappelijke elementen is het raadzaam om vooronderzoek uit te (laten) voeren. Indien goed opgezet levert dit vooronderzoek naast veel terreinkennis ook een gedegen vastlegging van de uitgangssituatie, hetgeen als beginpunt voor de monitoring kan dienen.

8.2.2 Diagnose oorzaken

Actie: Bij het stellen van de juiste diagnose voor de oorzaken van de problemen wordt gezocht naar de directe en indirecte omstandigheden of processen die het probleem veroorzaken. Deze oorzaken kunnen zowel intern spelen (binnen het terrein) als extern (buiten het terrein). Interne oorzaken zijn in principe door beheermaatregelen op te lossen, externe oorzaken niet of moeilijk. Vaak zijn er meerdere oorzaken die tegelijkertijd spelen en elkaar beïnvloeden. Voorbeelden van veel voorkomende oorzaken voor problemen in stuifzanden zijn:

interne oorzaken:

- a. te weinig verstuifbaar zand aanwezig.
- b. te weinig windkracht aanwezig.
- c. grote zaadbank van Vliegden aanwezig.

externe oorzaken:

- d. hoge stikstofdepositie.
- e. isolatie van gebied ten opzichte van andere gebieden (verliezen van populaties en/of uitblijven van (her)kolonisatie van soorten).
- f. periode van ongunstige klimaatomstandigheden voor verstuiving.

Valkuilen: Er zijn twee belangrijke valkuilen bij deze stap:

1. Oorzaak en probleem worden vaak met elkaar verwisseld (zie hierboven).
2. Er spelen verschillende oorzaken (die elkaar al dan niet beïnvloeden) die niet goed worden ontrafeld. Bij het over het hoofd zien van interne oorzaken kunnen maatregelen niet goed worden gepland omdat slechts een deel van de oorzaak wordt opgelost. Bij het niet onderkennen van externe oorzaken kunnen onrealistische doelen worden gesteld.

Kanttekening: Indien onvoldoende kennis voorhanden is over de interne en/of externe oorzaken die in het terrein een rol spelen, is het raadzaam om vooronderzoek uit te (laten) voeren. Indien goed opgezet, levert vooronderzoek naast veel terreinkennis ook een gedegen vastlegging van de uitgangssituatie op, wat als beginpunt voor monitoring kan dienen.

8.2.3 Het opstellen van beheerdoelen

Actie: Er dienen realistische doelen voor het beheer te worden gesteld door in te schatten welke (interne dan wel externe) oorzaken door middel van maatregelen kunnen worden aangepakt en welke soorten of landschappelijke elementen hierdoor behouden kunnen blijven of worden hersteld. Doelen dienen zo concreet en meetbaar mogelijk te worden gedefinieerd, zodat via monitoring kan worden vastgesteld of de doelen gehaald (gaan) worden. Het beheerdoel is nauw gerelateerd aan de beheervisie, maar een visie is breder en minder concreet dan een beoogd doel van een maatregel.

Valkuilen: Er zijn drie belangrijke valkuilen bij deze stap:

1. Doel en maatregel worden vaak met elkaar verwisseld. Zo wordt regelmatig 'het beschikbaar maken van zand voor verstuiving' als doel van een maatregel genoemd. Het echte doel is echter het herstellen van het verstuivingsproces en/of het faciliteren van soorten die daarvan afhankelijk zijn, terwijl het beschikbaar maken van zand een kale omschrijving is van de uit te voeren maatregel (frezen, zeven of plaggen). Als het doel is om het verstuivingsproces weer op gang te brengen, zal ook vaak de windkracht moeten worden hersteld door bos te kappen. Het omschreven doel (beschikbaar maken van zand) is gehaald zodra de maatregel is uitgevoerd, terwijl het echte gewenste doel (verstuiving) wellicht nooit gaat plaatsvinden.
2. Doelen zijn soms niet realistisch. Dit is het geval wanneer er een verkeerde of onvolledige diagnose is gesteld van de oorzaken. Wanneer niet wordt voldaan aan voorwaarden als voldoende strijklengte voor de wind of de beschikbaarheid van voldoende verstuifbaar zand, zal een verstuivingsproces niet realiseerbaar zijn. In gebieden met een hoge stikstofdepositie zal behoud of ontwikkeling van korstmossenrijke droge graslanden vrijwel onmogelijk zijn. Voor soorten die inmiddels uit het gebied zijn verdwenen kunnen in ieder geval de leefomstandigheden worden hersteld, maar het zal van de aanwezigheid van bronpopulaties afhangen of deze soorten ook daadwerkelijk terugkeren.
3. Doelen zijn niet concreet en meetbaar geformuleerd. Indien doelen te vaag worden geformuleerd kan via monitoring nooit worden vastgesteld of de doelen ook daadwerkelijk gehaald (gaan) worden.

Kanttekening: Vaak is het doel van een beheerder om de levensgemeenschappen van stuifzanden (zowel vaatplanten, mossen, korstmossen, paddenstoelen als fauna) te behouden of herstellen. De levensgemeenschappen zijn sterk gebonden aan de natuurlijke gradiënt in successiestadia en geomorfologische dynamiek. Uitgangspunten voor beheeringrepen zijn dan ook het herstellen van gradiënten in geomorfologische dynamiek en de successiestadia in het gebied. Hierbij kan onderscheid worden gemaakt tussen grote en kleine stuifzanden:

- Grote stuifzanden: In gebieden met veel verstuifbaar zand (vaak in combinatie met een hoge recreatiedruk) maakt open, stuivend zand vaak het grootste deel uit van de open terreindelen. Doel is om in deze terreinen meer door mossen en korstmossen gedomineerde begroeiingen te ontwikkelen en de verstuiving in stand te houden in geschikte terreindelen.
- Kleine stuifzanden: gebieden met weinig verstuifbaar zand groeien sneller dicht door gebrek aan verstuivingsactiviteit. In deze terreinen kan als beheerdoel gesteld worden om een minimaal percentage van het gebied in het pionierstadium (kaal zand tot en met ruighaarmosstadium) te houden met behoud van de oorspronkelijke geomorfologische structuur.

Wat een 'goede' balans is tussen (actief) open zand en begroeide terreindelen hangt sterk af van de ontwikkelingsgeschiedenis van het terrein. Stuifzanden zijn letterlijk landschappen in beweging. Elk stuifzand is ooit ontstaan uit dekzand dat is gaan eroderen en zal uiteindelijk stabiliseren wanneer erosie van dekzanden niet meer kan plaatsvinden en al het verstuifbare zand is vastgelegd in paraboolduinen of randwallen. Elke stuifzandgebied zal van nature de verschillende fasen doorlopen en bij elke fase hoort een bepaalde verhouding tussen dynamiek, erosie, duinvorming en de ontwikkeling van bodem en vegetatie. In jonge stuifzanden zijn relatief veel dekzandheide en kopjesduinen aanwezig, in actieve stuifzanden zijn zowel kopjesduinen, stuifbanen en paraboolduinen te herkennen en in uitgedoofde terreinen blijven enkel uitgestoven laagtes en gestabiliseerde paraboolduinen over. Veel stuifzanden zijn tijdens dit (half)natuurlijke proces vastgelegd als gevolg van bosaanplant. Bij het stellen van realistische doelen is het belangrijk om na te gaan in welke fase het betreffende stuifzandgebied zich bevindt of bevond ten tijde van vastlegging.

8.2.4 Keuze maatregel(en)

Actie: Het selecteren van de juiste beheer- of herstelmaatregel om de beoogde doelen te halen. Veelal betreft het een combinatie van verschillende maatregelen. Naast het selecteren van de juiste maatregel(en) is het vaststellen van de timing, schaal, fasering en frequentie voor uitvoering van deze maatregel(en) van groot belang.

Valkuilen: Er zijn twee belangrijke valkuilen in deze stap:

1. Een maatregel wordt te grootschalig of niet gefaseerd uitgevoerd. Hierdoor is de kans op ongewenste neveneffecten groot. Neveneffecten kunnen bestaan uit het verdwijnen van (rest)populaties van karakteristieke dier- of plantensoorten, of in één keer verstuiven van de gehele beschikbare zandvoorraad naar de randen van het gebied.
2. De verkeerde maatregel wordt gekozen, zoals frezen (in plaats van plaggen) in gebiedsdelen met te veel organisch materiaal in de bodem.

Kanttekening: Indien er voldoende kennis over het terrein voorhanden is (bijvoorbeeld door aanvullend vooronderzoek) dan zullen bovenstaande valkuilen vrijwel altijd kunnen worden omzeild.

8.2.5 Monitoring

Actie: Voor elke nieuwe planningsperiode is het wenselijk na te gaan of de lopende monitoring afdoende is om de effecten van de reguliere en nieuwe maatregelen te kunnen evalueren op ten aanzien van de nieuwe beheerdoelen. De monitoring kan het beste voor de hele planningsperiode worden uitgewerkt (en bij voorkeur ook financieel ingepland). Naast de algemene monitoring waarbij de status van het gehele stuifzandgebied centraal staat zal er bij eenmalige herstel- of experimentele maatregelen vaak een extra monitoring inspanning wenselijk zijn. In dergelijke gevallen kan men het beste de eerste meting – het vastleggen van de uitgangssituatie – voorafgaand aan het uitvoeren van de maatregelen laten uitvoeren. In paragraaf 8.7. wordt het onderwerp monitoring inhoudelijk verder uitgewerkt.

Valkuilen: Er zijn vier belangrijke valkuilen bij deze stap:

1. De monitoring wordt te laat gestart. Indien de monitoring pas wordt gestart nadat de eerste maatregelen zijn uitgevoerd is een goede effectmeting per definitie onmogelijk. De resultaten van de monitoring

worden daardoor zeer lastig te interpreteren en bijsturing van het beheer is niet goed mogelijk.

2. De monitoring is onvolledig: voor niet alle doelen zijn te meten variabelen opgenomen in het monitoringsplan. Indien een aantal doelen niet goed wordt gemonitord bestaat de kans dat het uitgevoerde beheer onterecht als succesvol of juist onsuccesvol wordt beoordeeld en vindt er geen of verkeerde bijsturing van het beheer plaats.
3. Verkeerd gekozen variabelen bij monitoring. Indien de verkeerde soorten of processen worden gekozen om te monitoren dan heeft de monitoring weinig zeggingskracht. Zo worden bij monitoring vaak soorten van de Rode Lijst of doelsoorten gebruikt. Deze soorten voldoen goed voor beleidsmonitoring, maar lang niet al deze soorten zijn geschikt als ecologische effectparameter. Bovendien kan bij deze keuze in gebieden waar Rode Lijstsoorten ontbreken (maar wel andere zeldzame of ecologisch waardevolle soorten voorkomen waarvoor geen Rode Lijst bestaat) geen monitoring worden uitgevoerd.
4. De methoden voor monitoring worden niet eenduidig vastgelegd. Zeker wanneer in de loop van de tijd verschillende personen dezelfde monitoring gaan uitvoeren is het van groot belang dat de gebruikte methoden eenduidig en niet voor meerdere uitleg vatbaar zijn.

Kanttekening: Er is een grote variatie in de monitoring zowel qua gebruikte methoden als intensiteit. Monitoring is in veel gebieden vaak zeer beperkt of wordt zelfs in het geheel niet uitgevoerd, waardoor er te weinig wordt geleerd van de genomen maatregelen en er geen bijsturing kan plaatsvinden van het beheer. Daarnaast wordt monitoring vaak uitgevoerd door vrijwilligers. Dit levert meestal zeer goede resultaten op, maar het blijkt soms lastig om de continuïteit van deze monitoring voor een langere periode te waarborgen. Het is daarom verstandig om in het monitoringsplan aan te geven welke zaken minimaal gemonitord moet worden en welke gegarandeerd, al dan niet door vrijwilligers, zullen worden uitgevoerd gedurende de gehele planningsperiode.

8.2.6 Uitvoeren van maatregelen

Actie: Uitvoeren van maatregelen op de wijze (schaal, frequentie, fasering, etc.) zoals eerder beschreven.

Valkuilen: Er is één belangrijke valkuil in deze stap:

1. Uitvoering van de maatregel is anders dan gepland (onomkeerbaar). Hierbij moet vooral worden gedacht aan het teveel verwijderen van vegetatie en of bodemmateriaal (in oppervlak of diepte) waardoor relictpopulaties of de voorraad aan verstufbaar zand verloren gaan. Het is van groot belang dat er bij de uitvoering van de maatregel goed wordt toegezien op de wijze van uitvoeren, zeker wanneer dit door een extern bedrijf wordt uitgevoerd.

Kanttekening: Bij het uitvoeren van de maatregel kan men er het beste voor zorgen dat er in de rest van het gebied zo weinig mogelijk verstoring plaatsvindt. Bij het afvoeren van biomassa en bodemmateriaal uit het terrein kan het beste voor één of enkele strategische plaatsen worden gekozen. Daarbij dient ermee rekening te worden gehouden dat mechanische sporen in het zand (vooral door rijden) bij het inwaaien en kiemen van buntgraszaden nog jarenlang zichtbaar zijn in het gebied.

8.3 Maatregelen en strategieën voor het beheer van stuifzand habitat type H2330

In voorgaande hoofdstukken is naar voren gekomen dat onder de huidige omstandigheden de Nederlandse stuifzandnatuur zonder een actief beheer dreigt te minimaliseren, waarbij veel karakteristieke planten- en diersoorten zullen verdwijnen.

De noodzaak van kaal zand in stuifzanden

Hoewel het merendeel van de biodiversiteit van stuifzanden voorkomt in terreindelen met een lage begroeiing, is de aanwezigheid van kaal zand cruciaal voor het voortbestaan van stuifzanden vanwege:

- bedreigde soorten, zoals Stuifzandkorrelloof, Sneeuwspringer en Zandoorworm, die afhankelijk zijn van kaal zand of van de allereerste pionierstadia in stuifzanden;
- de vitaliteit en voedselkwaliteit van Buntgras. Deze is het hoogst in terreindelen waar het zand vrij spel heeft. Voldoende oppervlak aan kaal zand garandeert voldoende (vorming van) leefgebied voor de kritische soorten, nu en in de toekomst;
- het in stand houden van het geomorfologische proces van overstuiving van de vegetatie en van duinvorming;
- duurzaamheid: kaal zand is gemakkelijk te maken en voor lange tijd "onderhoudsvrij". Bij een voldoende groot oppervlak aan kaal zand, waarbij regelmatig winderosie optreedt, is beheer pas na circa 15 jaar nodig, de gemiddelde tijd waarin tot rust gekomen stuifzand begroeid is geraakt met Buntgras en Ruig haarmos (Hoofdstuk 4);
- draagvlak: een zandverstuiving spreekt meer tot de verbeelding met de aanwezigheid van kaal, stuivend zand.

Minimaal oppervlak kaal zand in een stuifzandgebied

Gegeven de grote diversiteit tussen stuifzandgebieden in zowel omvang als structuur is er geen standaardmaat te geven voor het minimale oppervlak kaal zand in een stuifzandgebied. Dit hangt namelijk behalve van de beheerdoelstelling, sterk af van:

1. de grootte van het gebied: hoe groter een stuifzandgebied hoe meer mogelijkheden er zijn om het verstuivingsproces te optimaliseren door stuifplekken te creëren die minimaal 200 m van de bosrand liggen (zie Hoofdstuk 3), met een minimale lengte van 150 m in de hoofdwindrichting;
2. de geomorfologische structuur van het gebied en de voorraad verstuifbaar materiaal (dekzand en stuifzand): naast de grootte van een stuifzandgebied is de voorraad verstuifbaar zand in de brongebieden een voorwaarde voor het creëren van grote stuifplekken. In een brongebied met weinig of geen verstuifbaar materiaal kan men het beheer beter niet op grootschalige verstuiving richten. Het is beter kleine stuifplekken te creëren zodat de resterende voorraad in het gebied aanwezig blijft en voor lichte overstuiving van de aangrenzende vegetatie kan zorgen. Bij een grootschalige aanpak riskeert men dat tijdens een storm de hele voorraad in de randen verdwijnt en het proces vervolgens geheel stopt.

De samenhang tussen het oppervlak kaal zand en de aanwezige vegetatie zal vervolgens leidend zijn voor het plannen van het beheer. Hier komen we nog op terug verderop in dit hoofdstuk.

Voor het beheer van stuifzanden zijn drie typen maatregelen te onderscheiden (Ketner-Oostra en Riksen, 2005; Riksen et al. 2008):

1. maatregelen om de erosieve kracht van de wind in het terrein te behouden of verbeteren (procesgestuurde maatregelen);
2. maatregelen om de successie terug te zetten (beheer van kwetsbare levensgemeenschappen);
3. maatregelen om het areaal actief stuivend zand op peil te houden of uit te breiden (procesgestuurde maatregelen).

Zoals al in het begin van dit hoofdstuk aangegeven maken we hier onderscheid tussen beheer om de omvang en kwaliteit van de huidige stuifzandnatuurgebieden in stand te houden of te verbeteren, en omvorming van bosaanplant op stuifzand in stuifzandnatuur. Hierna wordt een overzicht gegeven van de technische maatregelen die in het stuifzandbeheer worden toegepast.

8.3.1 Overzicht maatregelen

Voor het beheer van stuifzanden is een reeks maatregelen voorhanden. De gebruikte maatregelen zijn gericht op de processen die zich in een stuifzandgebied afspelen: de geomorfologische processen en de regeneratieprocessen (vegetatie- en bodemontwikkeling). In deze paragraaf wordt een overzicht gegeven van de beschikbare maatregelen en hun toepassing in de praktijk, randvoorwaarden en knelpunten.

Maatregelen om stuifplekken open te houden

Voor het openhouden van een stuifplek die dreigt dicht te groeien met Buntgras, wordt in de praktijk een aantal technieken toegepast waaronder frezen, zeven met een stuifzandreiniger en eggen met als doel om de vegetatie te verstoren en/of te verwijderen en de erodeerbaarheid van de bodem te vergroten. Deze methode is alleen toepasbaar op plekken zonder gesloten vegetatie en/of bodemvorming. *Wanneer de successie eenmaal het Ruig haarmosstadium heeft bereikt, dan is afplaggen de enige optie om een duurzaam effect te genereren.* In 2003-2004 is er op het Kootwijkerzand uitgebreid onderzoek gedaan naar de effecten van deze maatregelen op winderosie (Riksen en Goossens, 2004). Hierbij werd niet alleen gekeken naar het effect van de maatregel zelf, maar ook naar de randvoorwaarden waaraan het terrein moet voldoen om de maatregel effectief te laten zijn.

Landbouwfrees

De voor het onderzoek gebruikte frees heeft een instelbare bewerkingsdiepte van 0,05 tot 0,20 m (Fig. 8.1 A). L-vormige messen draaien met hoge snelheid door de bodem, waarbij de vegetatie wordt fijn gehakseld en de bovengrond gemixt. Het resultaat is een nagenoeg vlak oppervlak met een losse pakking. Bij deze methode wordt geen plantmateriaal afgevoerd en blijven er hier en daar nog wat plantenresten achter op het oppervlak. Een frees kan ongeveer 0,17 ha per uur bewerken.

Stuifzandreiniger (zeefmachine)

De zeefmachine (Fig. 8.1B) verwijdert een laag van ongeveer 0,1 m (is instelbaar) van de bovengrond en werpt dit op een transportband bestaande uit lamellen met een opening van 0,8 cm. Het bodemmateriaal wordt onder een hoek van 30° omhoog getransporteerd waarbij de band door middel van een nokkenas een schuddende beweging maakt. Het zand wordt zo van de vegetatie gescheiden en valt tussen de lamellen door op een tweede zelfde type band waarbij het proces wordt herhaald. De plantenresten worden aan het eind van de band in een container geworpen om te worden afgevoerd. Na

de bewerking blijft een los pakket zand achter op het veld met sporen van de stuifzandreiniger. Onder droge condities kan de stuifzandreiniger tussen 0,05 en 0,075 ha per uur bewerken, maar de snelheid neemt sterk af met de toename in bodemvocht. De werksnelheid neemt ook af naarmate er meer begroeiing op het veld aanwezig is, doordat de container vaker gelegd moet worden.



Figuur 8.1. Gebruikte groundbewerkingsmethode en oppervlak na bewerking: (A) landbouwfrees; (B) stuifzandreiniger; (C) schijveneg; (D) graafmachine.

Schijveneg

De schijveneg heeft een bewerkingdiepte van 0,20 m (Fig. 8.1C). De eg bestaat uit twee rijen met ieder 9 schijven met een diameter van 0,65 m en een onderlinge afstand van 0,2 m. De rijen staan onder een hoek van 30 graden met de rijrichting. Het resultaat van de bewerking is een enigszins uit kluiten bestaand ruw oppervlak met relatief veel intacte vegetatie. Met de schijveneg kan ongeveer 0,5 ha per uur worden bewerkt.

Graafmachine

Met de graafmachine wordt een bovenlaag van 0,05 a 0,10 m afgeplagd (Fig. 8.1D) met als resultaat een vlakke, licht gecompacteerd bodem. De werksnelheid hangt af van het type en grootte van de graafmachine.

Toepasbaarheid en kosten

Voor in het bijzonder de stuifzandreiniger geldt dat de veldconditie droog moet zijn voor een optimaal effect. Dit geldt in mindere mate voor de frees en schijveneg. Bij het afgraven speelt vocht geen rol voor het effect, maar het zal wel meewegen in de transportkosten door de toename in gewicht. Voor de graafmachine vormt het reliëf geen belemmering. De schijveneg en frees kunnen nagenoeg overal komen maar oneffenheden in het terrein kunnen plaatselijk wel het effect ervan verminderen. Dit laatste geldt ook voor de stuifzandreiniger. Deze heeft echter meer moeite met onregelmatigheden in het terrein en steilere stukken. Voor zowel de frees als de stuifzandreiniger geldt dat ze onder droge omstandigheden het beste effect hebben. Het werktempo van de stuifzandreiniger neemt sterk af wanneer het vochtgehalte in de bodem toeneemt. Er komt ook meer zand in de opvangbak van de machine omdat het zeven technisch niet goed gaat.

De onderzochte methoden vertoonden een significant verschil in efficiëntie om het zand weer aan het stuiven te krijgen. Fysisch gezien is zeven met de stuifzandreiniger de meest effectieve methode gevolgd door frezen, plaggen en als minst effectief het eggen. De eerste twee methoden laten een hoge positieve score (++) in Tabel 8.2) zien voor bijna alle onderzochte parameters. Frezen scoort iets lager dan de stuifzandreiniger wat betreft transport intensiteit en verlies aan organisch materiaal in de bovengrond. Afplaggen en eggen scoren aanzienlijk lager. Vooral de erosie-activiteit op het veldje bewerkt met de eg laat weinig verschil zien met het onbehandelde veld.

Wanneer we kijken naar de praktische toepasbaarheid en de kosten van de vier methoden geeft de schijveneg de beste score gevolgd door de frees, graafmachine en ten slotte de stuifzandreiniger. De lage score van de stuifzandreiniger is vooral te danken aan zijn beperkte werksnelheid. Op een droog en redelijk vlak terrein werkt de stuifzandreiniger het best. De schijveneg en frees ondervinden minder hinder en werken onder vrijwel alle oppervlak- en weersomstandigheden. Ook de kosten per methode laten eenzelfde beeld zien als de toepasbaarheid. De stuifzandreiniger en graafmachine zijn veel duurder per ha dan de schijveneg en frees (Ketner-Oostra & Riksen, 2005).

In de beoordeling waarin alle aspecten worden meegewogen, wordt een zwaarder gewicht toegekend aan het fysische effect van de methoden. Zonder effect is een methode immers ook niet efficiënt. Daarom eindigen in de eindbeoordeling de stuifzandreiniger en de frees op de eerste plaats. Wanneer de kosten een belangrijke beperkende factor vormt, is de frees de eerst aangewezen methode. Herhaling van de behandeling kan echter eerder nodig zijn in geval van de frees doordat er na behandeling met de frees relatief

Tabel 8.2. Beoordeling bewerkingsmethoden voor stuifzanden.

Parameter	Bewerkingsmethode			
	Frezen	Zeven	Eggen	Plaggen
<i>Fysisch</i>				
Erosie	++	++	+	+
Transport	+	++	-	++
Verlies organische stof door erosie	+	++	+	0
Compactie	++	++	+	-
Oppervlakte ruwheid	++	++	-	++
Textuur	++	++	0	0
Plantenresten	++	++	0	++
Duurzaamheid	++	++	-	++
Eindoordeel fysisch	+	++	-	0
<i>Toepasbaarheid</i>				
Beschikbaarheid machines	++	0	++	+
Toepasbaar onder alle terrein condities	++	0	++	++
Werksnelheid	+	-	++	0
Eindoordeel toepasbaarheid	+	-	++	+
Kosten per ha	+	-	++	-
Eindbeoordeling	+	+	-	0

(Ketner-Oostra & Riksen, 2005)

meer plantenresten op en in de bovengrond aanwezig blijven ten opzichte van behandeling met de stuifzandreiniger. Twee jaar na behandeling vertonen de velden die zijn gefreesd, gezeefd of geplagd nauwelijks tot geen toename in vegetatie. De toegenomen dynamiek in combinatie met het verlaagde organische stofgehalte lijkt hier voldoende om van een duurzaam effect te kunnen spreken. Uit een tweede experiment waarbij de stuifzandreiniger en landbouwfrees op veldschaal werden toegepast, kwam naar voren dat naast de hogere dynamiek het uitblijven van de vestiging van Buntgras vooral lijkt samen te hangen met het (lage) organisch stofgehalte in de bovengrond (organisch stofgehalte rond 0,3%).

Een herhaling van de bewerking kan noodzakelijk zijn wanneer na een eerste bewerking de voedingstoestand in de bovengrond te hoog is. Het organisch stofgehalte in de bovenste 5 cm lijkt daarmee een goede indicator te zijn om de kans op versnelde vestiging van Buntgras te kunnen voorspellen. Bij een organisch stofgehalte van <0,4% is het risico minimaal, bij een gehalte van 0,4 tot 0,8% is er sprake van een redelijk tot matig risico en bij een gehalte >0,8% is er een groot risico op een snelle hervestiging van een begroeiing met Buntgras.

Het verwijderen van boomopslag

Open ruimte in het stuifzandlandschap is belangrijk voor zowel de windwerking als het microklimaat. De huidige trend is dat de open ruimte in de stuifzanden substantieel afneemt door opslag van bomen, vooral vliegdennen en soms ook Amerikaanse vogelkers. Het verwijderen van boomopslag wordt dan ook gezien als één van de prioriteiten bij het behoud van stuifzandvegetaties. Bomen kiemen vooral op plekken met een goed ontwikkelde bodem en vaak zijn dit ook de meest soortenrijke plekken. Een andere vorm van verwijderen van boomopslag zit in het vrijkappen van soortenrijke korstmossenplekken in kleine open plekken en langs brede paden in stuifzandbebouwingen.

Plaggen na boskap

Plaggen is altijd noodzakelijk om open zand te creëren na boskap of om geheel met Grijs kronkelsteeltje vermoste vegetaties te herstellen. Belangrijk bij plaggen is dat de bodem wordt afgegraven tot aan de C-horizont (het "blonde zand"), anders is het organisch stofgehalte van het zand te hoog en groeit het snel dicht, of gaat Grijs kronkelsteeltje direct domineren.

Begrazen

Stuifzandgebieden worden gewoonlijk extensief begraasd, hetzij door wild, of periodiek door schaapskuddes. Soms zijn ook andere grote grazers aanwezig. Schaapskuddes en wild remmen de bossuccessie op stuifzanden. Daarnaast zorgen ze voor vers open zand waardoor pioniersoorten een plek kunnen vinden. Goede voorbeelden van gebieden waar begrazing met schapen succesvol wordt toegepast, is het Drouwenerzand. In dit terrein is goed zichtbaar dat schapen korstmossen helpen te verspreiden, terwijl de korstmossenvegetaties door de lage dichtheid aan grazers nauwelijks wordt aangetast. In diverse gebieden op de Veluwe maakt een relatief hoge wilddrukbegrazing door schapen overbodig. In beide gevallen blijft regulier beheer (verwijderen van opslag) echter noodzakelijk om uiteindelijke verbossing tegen te gaan.

Grote grazers in stuifzandgebieden zijn minder succesvol. In het Orvelterzand is waargenomen dat rundvee in de aangrenzende heidegebieden graast, maar dat in het stuifzand veel uitwerpselen terecht komen. De pootafdrukken van deze relatief zware dieren beschadigen de vegetatie. Dit zien we ook in de Bergerheide (Maasduinen), waar een kleine groep rundvee als grazers wordt ingezet.

Branden

Branden van stuifzandvegetaties is af te raden. Op de as vestigt zich vaak snel Grijs kronkelsteeltje (Ketner-Oostra, 2002). Wel kan heel kleinschalig (enkele vierkante meters) houtafval worden verbrand om onder meer tijdelijke groeiplaatsen voor brandplekpaddestoelen en rendiermossen te maken.

Verwijderen van keienvloertjes?

In het preadvies Stuifzanden werd de vorming van keienvloertjes of *desert pavements* als probleem naar voren gebracht omdat deze de verstuiving zou belemmeren. Dat zijn ze echter niet, zo is inmiddels gebleken. Er kunnen in stuifzanden twee typen grindrijke 'keienvloertjes' ontstaan. In het eerste geval betreft het grofzandig en fijngrindig materiaal dat op het oppervlak achterblijft in het brongebied. De dichtheden zijn echter meestal niet hoog waardoor juist meer turbulentie ontstaat waarbij de erosie alleen maar toeneemt. Tijdens extreme stormen worden deze grovere bodemdeeltjes echter ook meegevoerd en voor een obstakel of op een steile helling afgezet, waarbij vaak hogere concentraties worden bereikt zodat het die plekken beschermt tegen matige erosie. Na verloop van tijd verdwijnen ze echter vanzelf weer onder het zand doordat ze overstoven raken. In het tweede geval betreft het een uitgestoven laagte op een grindrijke (vaak grofgrindige, diameter >1 cm) onderlaag. Een teken dat men te maken heeft met een uitgestoven laagte. Op zulke plekken is geen verstufbaar zand meer aanwezig. Daarnaast lijken grindrijke plekken een stabiele biotoop te zijn die lange tijd onbegroeid kan blijven door spaterosie. Op zulke plekken groeit dan ook vaak de Rode Lijstsoort Stuifzandkorrelloof.

Recreatiezonering

Recreatiezonering past bij de volgende beheerdoelen:

1. vegetatieontwikkeling in actief stuifzand voorkomen door intensivering van de recreatie in terreindelen met actief stuifzand;
2. vegetatieontwikkeling langdurig stimuleren door recreatie te beperken;
3. kwetsbare terreindelen met zeldzame soorten beschermen.

Bij recreatie is het vooral belangrijk de intensiteit van de betreding te kennen om een inschatting te kunnen maken van het effect.

8.4 Omvorming van bos op stuifzand

Om stuifzanden uit te breiden is het kappen van bos, gevolgd door plaggen, onvermijdelijk. Dit wordt inmiddels in een flink aantal stuifzandgebieden toegepast en kan daarom in grote lijnen worden geëvalueerd.

Bij het kappen van bos is vooronderzoek aan de geomorfologie noodzakelijk. Wanneer het weer duurzaam laten verstuiven van stuifzand het doel is, dan kan het best worden gezocht naar verstuivingspatronen uit het verleden. Door middel van het AHN-bestand (Hoofdstuk 1) kunnen begroeide stuifbanen (deflatiezones), paraboolduinen en oude randwallen worden opgespoord. Als er in de deflatiezones nog voldoende verstuifbaar zand voorradig is, kunnen deze door plaggen worden vrijgemaakt van begroeiing en kan het zand weer gaan stuiven. In het geval dat de voorraad verstuifbaar materiaal te beperkt is om een actieve verstuivingsplek te kunnen creëren, kan men overwegen een stuifduin in verstuiving te brengen om de beoogde natuurdoelen die met actieve verstuiving samenhangen te realiseren. Men moet zich wel realiseren dat hiermee het karakteristieke duinreliëf versneld wordt afgebroken en er secundaire reliëfstructuren voor in de plaats komen.

Voorafgaande aan het zoeken naar plekken met verstuifbaar zand is het dan ook noodzakelijk om eerst voldoende windwerking te garanderen. In hoofdstuk 3 is uiteengezet dat de meeste winderosie optreedt bij zuidwestenwind en in mindere mate noordoostenwind. Om een optimale windwerking te kunnen garanderen kan men het beste de stuifplek op voldoende afstand van de zuidwestelijke bosrand plannen. Voor het bepalen van deze afstand hanteren we als vuistregel 20 maal de gemiddelde boomhoogte.

Bij eerdere stuifzandherstelprojecten op de Hoge Veluwe (De Pollen) en Aekingerzand is aan de zuidwestzijde van de nieuw gemaakte zandverstuiving een stuk bos gekapt, maar niet afgeplagd. Zo ontstond de strijklenge die nodig is voor duurzame verstuiving, waarbij het mogelijk was om het afplaggen uit te stellen. De stobben op de kapvlakte bleken prima broedgelegenheid te bieden aan de Tapuit en ook korstmossen en insectensoorten profiteerden van het dood hout. In een tijdsbestek van circa 15 jaar zullen de stobben verteren en kan het terrein alsnog worden afgeplagd. Het proces van het verval van de stobben en het verloop van de korstmossenbegroeiing is beschreven door Daniels (1993).

Zoekgebieden voor grootschalig herstel door boskap zijn te vinden met hulp van de stuifzandherstelkaart (zie volgende paragraaf). In deze kaart is slechts in beperkte mate rekening gehouden met natuurwaarden (alleen oude stuifzandbebouwingen) en ook de randvoorwaarden met betrekking tot stikstofdepositie zijn niet meegewogen.

8.4.1 Stuifzandherstelkaart

Door de stuifzandkaart te combineren met andere kaartlagen in een Geografisch Informatie Systeem (GIS) wordt het mogelijk om de huidige status van een stuifzandgebied te beschrijven en gebieden te identificeren waar nog mogelijkheden zijn voor stuifzandherstel. De stuifzandherstelkaart geeft aan waar:

- stuifzandgebieden liggen (de gehele dekking van de kaart);
- stuifzandlandschap in 2009 aanwezig was (bebost en open stuifzandgebied);
- stuifzandbebossingen aanwezig zijn die kunnen worden omgevormd tot stuivend zand (grootschalig stuifzandherstel);
- stuifbebossingen liggen die niet hersteld kunnen worden vanwege (nabijheid van) infrastructuur, natuur- en/of cultuurhistorische waarden.

Het stroomschema in Figuur 8.2 geeft aan welke stappen genomen zijn om tot de stuifzandherstelkaart te komen. De kaart in Figuur 8.3 geeft aan hoe de herstelkaart er uitziet. Binnen alle gebieden in Nederland met een historie als stuifzand is aangegeven of er:

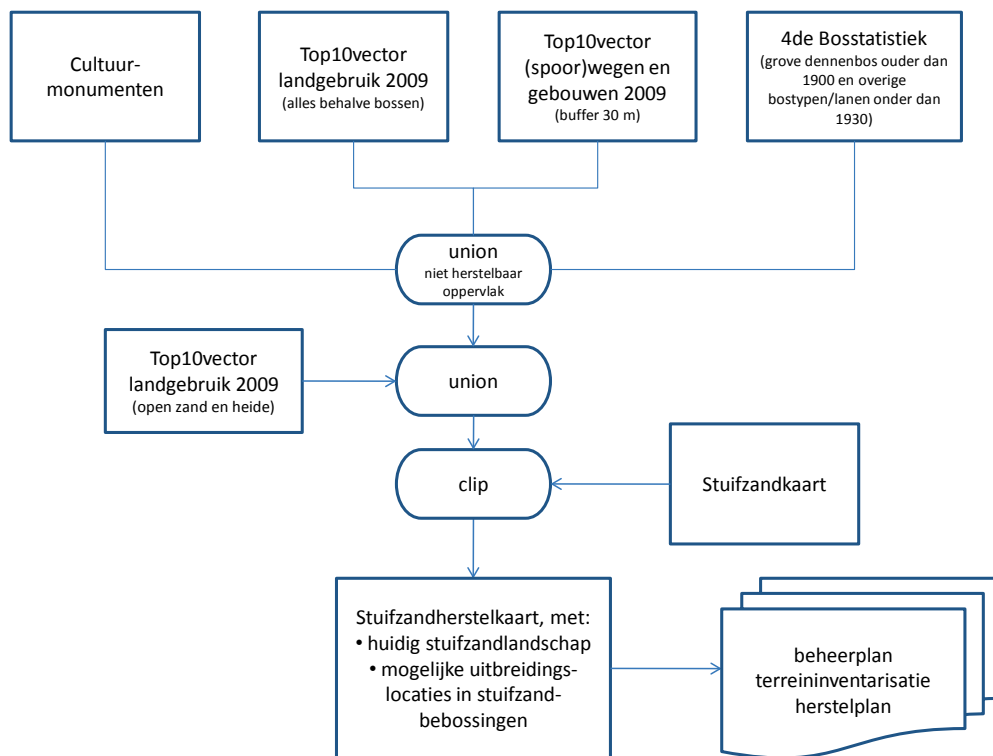
1. open stuifzandlandschap (open zand, pioniervegetatie en stuifzandheide) aanwezig is;
2. stuifzandbebossingen aanwezig zijn die omgevormd kunnen worden tot stuifzand;
3. stuifzandbebossingen niet kunnen worden omgevormd om praktische of wettelijke redenen.

Tot slot wordt in Tabel 8.3 een overzicht gegeven van de oppervlakken in hectaren van deze categorieën per provincie.

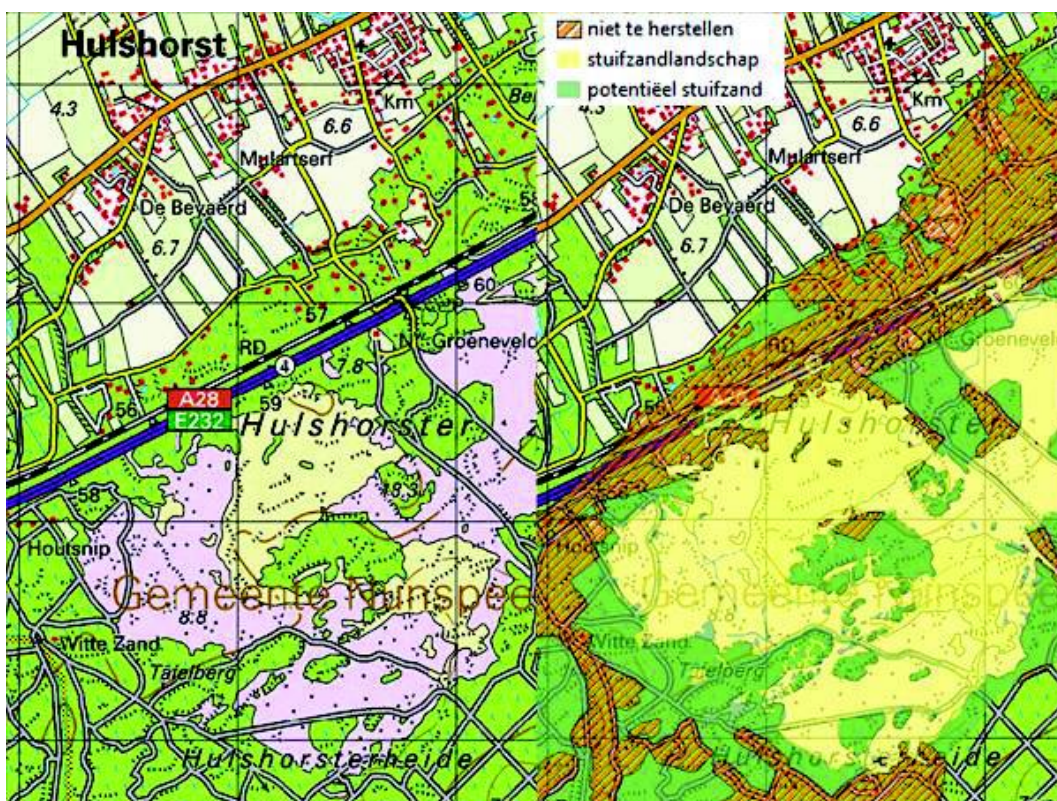
In Tabel 8.4 staan mogelijke locaties voor grootschalig herstel (>50 ha). Voor tien gebieden met een stikstofdepositie >30 kg/ha/jr is aangegeven dat lokale afname van de stikstofdepositie noodzakelijk is om te voorkomen dat het terrein te snel dichtgroeit en na 10 tot 15 jaar in een door Grijs kronkelsteeltje gedomineerde vegetatie verandert.

Tabel 8.3. Overzicht van het oppervlak per categorie en het totale oppervlak aan stuifzandbodems per provincie (in ha) gerangschikt naar oppervlak omvormbaar bos areaal voor stuifzanduitbreiding.

Provincie	Herstelbaar	Open stuifzand	Niet te herstellen	Totaal stuifzand
Noord-Brabant	1365	280	833	2478
Gelderland	958	506	1088	2552
Limburg	882	90	296	1268
Utrecht	432	31	205	668
Overijssel	248	35	161	445
Drenthe	229	103	233	565
Friesland	79	42	37	157
Noord-Holland	63	13	33	109
Groningen	0	1	1	2



Figuur 8.2. Stroomschema dat is gevolgd voor het samenstellen van de stuifzandherstelkaart.



Figuur 8.3. Stuifzandkaart van de omgeving Hulshorst. De groene vlakken op de rechter kaart geven aan welke bosboste delen in een open stuifzandlandschap kunnen worden omgevormd (Kaart: © 2009, Kadaster/TDN).

Tabel 8.4. *Overzicht van grote gebieden waar bos omgevormd kan worden tot een heide- en stuifzandlandschap op basis van de stuifzandherstelkaart.*

Provincie	Gebied	Oppervlak (ha)
Gebieden >200 ha		
DR	Berkenheuvel + Dieverzand	300
DR	Lheederzand	200
GE	Loobosch (uitbreiding Kootwijkerzand)	500
GE	Spelderholt	500
GE	Vierhoutense Heide + Zandenbosch + Renteloos Voorschotbos	300
GE	Planken Wambuis + Mosselsche Zand	300
GE	Leuvenum-Zuid	200
GE	Stroesche Zand	200
NB	Loonse en Drunense Duinen (uitbreiding)	300
NB	Stippelberg (Helmond) *	300
NB	Mattemburgh (Bergen op Zoom)	200
NB	Rucphense Bosschen	200
NB	Oirschotse Heide	200
NB	Nieuwer Heide (Son) *	200
Gebieden 50 - 150 ha		
DR	Emmerdennen	100
DR	Drouwenerzand	100
DR	Uffelte	100
DR	Langelooër Duinen (Norg)	75
DR	Grollo	50
DR	Bremheuvel (Zeegse)	50
GE	Ginkelse Zand	75
GE	Deelensche Zand	50
GE	Kreelsche Zand (Edese Heide)	50
LI	Beegderheide *	100
LI	Het Sweeltje (Montfort) *	50
NB	Achterste Heide (Schaijk) *	150
NB	Zorgvlietsche Duinen (Bergen op Zoom)	100
NB	Vrachelsche Heide (Oosterhout)	100
NB	Boswachterij Dorst	100
NB	Alphensche Bergen	100
NB	Beekse Heide (Goirle)	100
NB	Tungelerwallen	100
NB	Brouhuissche Heide (Helmond) *	100
NB	De Gebergten (Lierop) *	100
NB	Overloonsche Duinen *	100
NB	Neerkantse Bosschen *	50
NB	De Berg + Trentse Bosschen (Uden) *	50
NB	Nulandse Heide (Rosmalen)	20
OV	Zeesserbosch (Ommen)	100
OV	Het Lankheet (Haaksbergen)	75
OV	Losser (Dinkel)	50
OV	De Zandstuve (Vroomshoop)	50
UT	De Zoom (Soest)	100
UT	Heidestein + Bornia	75
UT	Panbos (Zeist)	50
UT	Zuiderheide (Hilversum)	50

*Lokale verlaging van de stikstofdepositie gewenst voordat stuifzandherstel plaatsvindt.

8.5 Beheerstrategieën voor stuifzandlandschap

Vanaf circa 1994 is plaggen een veelgebruikte maatregel bij het herstel van stuifzanden. Inmiddels is het de meest gebruikte methode om open stuifzand te creëren in combinatie met boskap. Het wordt ook ingezet om matten van Grijs kronkelsteeltje en een sterk vergraste pioniervegetatie (met onder meer zandzegge) kwijt te raken. Plaggen kan niet overal grootschalig worden toegepast. Op plekken waar slechts een dunne laag stuifzandafzetting aanwezig is, kan na het plaggen een andere bodemlaag (zoals dekzand of keileem) aan het oppervlak tevoorschijn komen, waarna de successie sneller verloopt en verschuift in de richting van heide, waarbij er geen verstuiwing meer optreedt.

Voor het beheer kunnen we stuifzanden grofweg indelen in twee typen:

1. stuifzanden waarin geen mogelijkheden zijn voor uitbreiding en waarin een open stuifzandlandschap tot ongeveer 10 ha groot is; in deze categorie vallen ook heidegebieden waarin kleine zandverstuivingen liggen;
2. middelgrote en grote stuifzandgebieden (>10 ha) of stuifzanden waarbij grootschalige uitbreiding mogelijk is door boskap.

8.5.1 Kleine stuifzandkernen: patroongerichte maatregelen

Kleinschalig plaggen

In kleine stuifzandgebieden is het beheer gericht op het behouden van het oppervlak open zand. De plek waar open zand is, hoeft door de jaren heen niet op dezelfde plek te liggen. Door twee- of driejaarlijks kleinschalig te plaggen kan open zand in een mozaïekpatroon in het terrein worden aangebracht. Uit onderzoek blijkt dat jaarlijks 2 à 3 % van het zand begroeid raakt. Het is dus noodzakelijk om regelmatig te plaggen zodat er altijd ergens kaal zand in het terrein aanwezig is, bijvoorbeeld 5 tot 10% van het terreinoppervlak. Als op enig moment geen kaal zand beschikbaar meer is, dan kunnen bepaalde soorten uit het terrein verdwijnen.

Goede voorbeelden voor kleinschalige plaggen zijn onder meer te vinden op het Otterlose Zand (De Hoge Veluwe), waar tien jaar na het maken van plagplekken van enkele tientallen vierkante meters per stuk nu veel nieuwe groeiplaatsen met Stuifzandkorrelloof (*Stereocaulon condensatum*) zijn ontstaan, een soort die in veel stuifzanden erg zeldzaam is en alleen op gestabiliseerd kaal zand kan overleven.

Opslag verwijderen

Hoe ouder een pioniervegetatie wordt, des te groter wordt de vestigingskans voor bomen. In stuifzandgebieden is het daarom nodig om opslag van vooral dennen, maar ook berken en eiken handmatig periodiek te verwijderen, net zoals in heidegebieden gebruikelijk is.

Begrazing

Begrazing van stuifzand is mogelijk in terreinen met:

- relatief weinig kaal zand, én
- aanwezigheid van (stuifzand)heide binnen het begrazingsgebied.

Begrazing bevordert het dichtgroeien van kaal zand, remt de opslag van bomen en zorgt tevens voor verjonging van Struikhei. Ook zorgt extensieve begrazing voor het verspreiden van fragmenten van rendiermossen binnen het terrein. Begrazing door schapen en wild (ree, edelhert wild zwijn) lijken het beste resultaat op te leveren (voorbeeldgebieden zijn onder meer

Drouwenerzand, De Hoge Veluwe, Lemelerberg). Begrazing met runderen en paarden levert teveel bodemverstoring op, waardoor de invasieve soort Grijs kronkelsteeltje gaat domineren (voorbeelden zijn het Orvelterzand en kleine delen van de Maasduinen).

8.5.2 Het grootschalige stuifzandlandschap: procesgerichte maatregelen

Het maken van kaal, stuivend zand door boskap

De meest gebruikte methode om grote oppervlakten stuifzand te maken is boskap gevolgd door plaggen. Hierbij kan een deel van de stobben blijven staan. In een periode van 10-20 jaar vergaan de stobben, maar dienen in de tussentijd als nestplaats voor de Tapuit en als groeiplaats voor korstmossen en allerlei keversoorten. Bij het plaggen is het aan te raden de bodem voldoende diep af te graven tot op de C-horizont, het "blonde zand". Blijft er een beetje organisch materiaal achter, dan zal de plagplek snel worden gekoloniseerd, meestal door Grijs kronkelsteeltje, en komen andere karakteristieke stuifzandsoorten minder snel terug. Op dit kale zand kan zich uiteindelijk ook stuifzandheide ontwikkelen.

Activeren van verstuiving op plekken waar Buntgras zich vestigt

Op plekken waar zich Buntgras vestigt op kaal zand, is de kans groot dat het terrein begint dicht te groeien. Grote zandvlakten met een geringe bedekking aan Buntgras (<20%) kunnen met frezen, eggen of zeven weer in verstuiving worden gebracht. Deze methode moet echter niet worden toegepast op plekken waar al Ruig haarmos groeit. De kans is dan groot dat zich binnen een jaar opnieuw Buntgras vestigt, na enkele jaren gevolgd door Grijs kronkelsteeltje.

Kleinschalig cyclisch beheer versus grootschalig afplaggen

In grotere stuifzandgebieden is een heel andere aanpak mogelijk door een beheercyclus voor de lange termijn op te stellen. De cyclus houdt in dat de stuifzandvegetatie zich ongestoord kan ontwikkelen tot een stuifzandbebossing, waarbij de beheerder bestaand bos kapt en door plaggen in nieuw open stuifzand omzet. Op die manier is kleinschalig beheer met het handmatig verwijderen van jonge bomen minder vaak nodig. In plaats van het hele stuifzandterrein in een keer terug te zetten naar de beginsituatie (kaal zand), probeert men met cyclisch beheer de verhouding tussen de verschillende vegetatietypen minder sterk te laten schommelen en daarmee de kans dat relict populaties door grootschalige aanpak verloren gaan te beperken. Monitoring is nodig om overzicht te houden op de verhouding tussen de verschillende vegetatietypen in het terrein en het juiste moment te kunnen bepalen voor de volgende ingreep.

8.5.3 Recreatie en militair gebruik; probleem of oplossing?

Veel stuifzandterreinen zijn geheel of gedeeltelijk opengesteld voor publiek of hebben een functie als militair oefenterrein. Recreatie en militair gebruik hebben een versturende functie op de vegetatie en bodem, voornamelijk in erosiegevoelige pioniersituaties. Het gebruik van stuifzanden heeft dan ook twee kanten. Enerzijds treedt er een ongewenste verstoring op van de natuurlijke ontwikkeling van de vegetatie. Anderzijds kan deze verstoring ervoor zorgen dat er gedurende lange tijd nog kaal zand in een gebied aanwezig blijft, waarbij moet worden opgemerkt dat er vaak harde grenzen ontstaan tussen kaal zand en begroeiing: goed ontwikkelde overgangen met Buntgras en halfopen Ruig haarmosvegetaties ontbreken vaak. Daarnaast kan menselijk gebruik ook een versturende invloed hebben op dieren. Er is nauwelijks onderzoek gedaan, maar het lijkt erop dat verstoring door wandelaars, laagvliegende helikopters etc. een duidelijk negatief effect heeft

op broedvogels van open terreinen, zoals Duinpieper (Bijlsma, 1998) en in mindere mate Tapuit.

In veel gevallen kan door een fasering van recreatief of militair gebruik in tijd en in ruimte de verstoring positief worden benut als een soort beheermaatregel. De uitwerking van deze fasering is sterk afhankelijk van het terrein. Er is nog weinig ervaring mee. Enkele algemeen geldende adviezen die waarschijnlijk een positieve invloed hebben op de levensgemeenschappen van stuifzanden:

- Zoner het gebruik in de ruimte: sterke verstoring is over het algemeen het meest wenselijk in het zuidwestelijk deel van het terrein waar van nature de zandvoorraad ligt voor verdere verstuiving. Open zand in het noordoostelijk deel van het terrein zal snel het terrein uitstuiven en vast komen te liggen in de randzone. De zonering kan actief plaatsvinden (wandelpaden, verbodsborden) of passief door het positioneren van recreatieve elementen (parkeerplaatsen, bankjes, uitkijktoren) in een bepaald deel van het terrein.
- Faseer het gebruik in de tijd: wanneer intensief gebruik van een terrein om de paar jaar wordt verschoven, kan in de sterk verstoorte plekken weer vegetatieontwikkeling op gang komen, terwijl vastgelegde plekken weer worden geopend. Door om de paar jaar wandelpaden, ruiterroutes of tankbanen te verleggen wordt een soort cyclisch beheer gevoerd. Ook het eenmalig verstoren (bijvoorbeeld met tanks) van een plek om deze daarna jaren ongestoord te laten is een mogelijke optie.
- Gebieden die (mogelijk) geschikt zijn voor broedvogels als Nachtzwaluw, Draaihals, Duinpieper en Tapuit kunnen het best in het broedseizoen (maart t/m augustus) voor een groot deel buiten gebruik worden gehouden om mogelijke verstoring te voorkomen.

8.6 Monitoring van Effectgerichte Maatregelen in stuifzanden en stuifzandheiden

8.6.1 Methoden voor monitoring van effectgerichte maatregelen

Voor een effectief beheer is het nodig om de effecten van beheer- en herstelmaatregelen te monitoren. Hierbij wordt de uitgangssituatie vastgelegd voorafgaand aan het uitvoeren van de maatregelen en worden vervolgens de effecten van de maatregelen frequent vastgesteld. Probleem bij het monitoren van (de effecten van) dynamische processen in stuifzanden is, dat deze sterk afhankelijk zijn van de weersomstandigheden tijdens en in de eerste jaren na uitvoering van de maatregel.

Het vastleggen van de uitgangssituatie voor het opstellen van een beheerplan

Dit kan het beste plaatsvinden met een kartering van het hele stuifzandgebied, waarbij aandacht is voor actieve stuifplekken en de verschillende vegetatietypen. In principe volstaat het om elke aan het eind van elke beheerperiode een nieuwe vlakdekkende kartering van het gebied te maken.

Methoden voor de monitoring van effectgerichte maatregelen

Een eenvoudige methode voor het monitoren van herstelmaatregelen is het kiezen van één of meer lijntransecten van enkele honderden meters lengte die representatief zijn voor het terrein waarbinnen de maatregel gaat worden uitgevoerd. Het aantal transecten dat nodig is voor een goede monitoring hangt af van de variatie in het terrein en de schaal van de ingreep. Indien

verstuiving deel uitmaakt van de maatregel, dan dienen transecten zowel parallel als loodrecht op de heersende windrichting te liggen. Bij zeer kleinschalige maatregelen kan met vlakken worden gewerkt in plaats van met transecten. Voor elk transect wordt in elk geval vastgelegd:

1. locatie van een transect met behulp van GPS;
2. bezoekdatum en onderzoekers.

Elk transect is opgedeeld in segmenten van 5 m. Voor elk segment worden de volgende elementen vastgelegd:

3. percentage van elke karteereenheid dat het transect doorsnijdt (zie lijst met karteereenheden);
4. aanwezigheid met aantalschatting van aanwezige karteersoorten binnen een afstand van 5 m rond een transect, dus binnen blokken van 5x5 m (zie lijst met karteersoorten).

Naast deze monitoring kan aanvullende monitoring plaatsvinden, zowel van plantensoorten, faunasoorten als van geomorfologische processen. Naast transecten worden puntlocaties met relictpopulaties van kenmerkende korstmossen of diersoorten gekarteerd. Voor bodemactieve fauna (zoals loopkevers, spinnen en mieren) kunnen in enkele representatieve segmenten potvallen worden geplaatst. Erosie of depositie van zand kan worden bepaald met behulp van erosiepinnen (of met een bodemguts in een overstuivingszone). Op landschapsniveau kan tenslotte nog monitoring van Boompieper (*Anthus trivialis*), Boomleeuwerik (*Lulula arborea*), Geelgors (*Emberiza citrinella*), Tapuit (*Oenanthe oenanthe*), Duinpieper (*Anthus campestris*) en Draaihals (*Jynx torquilla*) plaatsvinden. Dit kan gebeuren via stippenkaarten, bij voorkeur conform de SOVON bmp-methode voor broedvogelmonitoring.

Frequentie van monitoren

Wat betreft het monitoren van de activiteit van stuivend zand: voor de ingreep een nulmeting uitvoeren en daarna minimaal elk jaar de grenzen van het open zand bepalen met behulp van de hierboven beschreven transecten. Wat betreft het monitoren van de ontwikkeling van de vegetatie en fauna: voor de ingreep een nulmeting uitvoeren. Daarna een meting direct na de ingreep uitvoeren en deze minimaal om de vijf jaar herhalen.

Aangezien de transectmethode een eenvoudige en snel uit te voeren monitoringsmethode is, kan er vaker een herhaling worden uitgevoerd. De reden voor een extra meetronde kan bijvoorbeeld zijn dat het terrein zeer snel dichtgroeit, maar ook de effecten van een flinke storm op de aanwezigheid van open zand kunnen eenvoudig tussendoor worden bepaald!

Karteringseenheden

De volgende eenvoudige herkenbare karteringseenheden kunnen worden gebruikt bij zowel vegetatiekarteringen als lijntransecten:

1. Kaal stuifzand;
2. Open zand met minimaal 5% bedekking van Buntgras (geen andere soorten aanwezig);
3. Ruig haarmos met Buntgras (nauwelijks andere soorten aanwezig);
4. Grijs kronkelsteeltje en grassen (mostapijten en losse blokjes, arm aan korstmossen);
5. Soortenrijke mozaïeken van korstmossen, mossen en grassen; korstmossen zijn hier het meest opvallend aanwezig;

6. Grazige vegetaties met minimaal 50% bedekking aan Zandstruisgras, Schapengras en grote korstmossen (rendiermossen, Varkenspootje en Girafje); hieronder vallen ook kapvlaktevegetaties;
7. Stuifzandheide;
8. (Jonge) bomen zoals berk en Grove den.

De categorieën 1, 2 en 7 kunnen met luchtfoto's betrouwbaar worden gekarteerd. Voor de overige categorieën is een veldverkenning nodig.

Karteersoorten

Vegetatie: het gaat om soorten die in de meeste stuifzandgebieden redelijk algemeen voorkomen en specifiek zijn voor een bepaald vegetatietype zoals Buntgras (Fig. 8.4), Ruig haarmos (Fig. 8.5), Grijskronkelsteeltje. Het gaat dus niet zozeer om zeer zeldzame soorten en relictsoorten. Het is echter wel raadzaam die soorten voorafgaand aan de ingreep in kaart te brengen:

- Stuifzandkorrelloof (*Stereocaulon condensatum*) (Fig. 8.7), kenmerkend voor open zand en halfgesloten tapijten van Ruig haarmos;
- Kraakloof (*Cetraria aculeata*) (Fig. 8.8), Stapelbekertjes (*Cladonia verticillata*, *pulvinata* en *cervicornis*) (Fig. 8.9) en Hamerblaadje (*Cladonia strepsilis*) (Fig. 8.10) kenmerkend voor soortenrijke mozaïeken van korstmossen, grassen en mossen; en IJslands mos (*Cetraria islandica*) (Fig. 8.11), een ernstig bedreigde soort die in rendiermosvegetaties voorkomt;
- Zandblauwtje, Wilde tijm, Grasklokje, Borstelgras en Trekrus, heischrale soorten uit grazige vegetaties van paadjes, forten en uitgestoven laagten.



Figuur 8.4. Buntgras (*Corynephorus cansecens*), de ruimte tussen de pollen is opgevuld met ruig haarmos.



Figuur 8.5. Ruig haarmos (*Polytrichum piliferum*)



Figuur 8.6. Matten van Grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*), een invasieve exoot, duiden op verrijking door stikstofdepositie of teveel aan organisch materiaal op kapvlaktes en geplagde terreinen.



Figuur 8.7. Stui/zandkorrelloof (*Stereocaulon condensatum*), een pionier op kaal zand.



Figuur 8.8. Kraakloof (*Cetraria aculeata*), pioniersoort van de soortenrijke kleine korstmosvegetaties.



Figuur 8.9. Stapelbekertjes (*Cladonia verticillata*, *pulvinata* en *cervicornis*), kenmerkend voor de soortenrijke kleine korstmosvegetaties.



Figuur 8.10. Hamerblaadje (*Cladonia strepsilis*), kenmerkend voor de soortenrijke kleine korstmosvegetaties.



Figuur 8.11. IJslands mos (*Cetraria islandica*), een ernstig bedreigde soort die in rendiermosvegetaties voorkomt.

Fauna: een probleem bij het in kaart brengen van diersoorten is dat de verschillende soorten niet tegelijkertijd actief zijn (zowel in de loop van het jaar als in de loop van de dag), dat veel soorten overdag niet waarneembaar zijn en dat maar weinig soorten voor niet-specialisten met zekerheid te herkennen zijn. Bovendien komen sommige soorten van oudsher niet in heel Nederland voor en kunnen daardoor niet als algemene indicatorsoort dienen. Voor het vastleggen van de uitgangssituatie en het gedetailleerd monitoren van de effecten van maatregelen is dus meer tijd nodige waarvoor het beste specialisten kunnen worden ingeschakeld. De soorten die hieronder worden genoemd, zijn goed herkenbaar en geven een goede indicatie van de faunistische kwaliteit van het terrein:

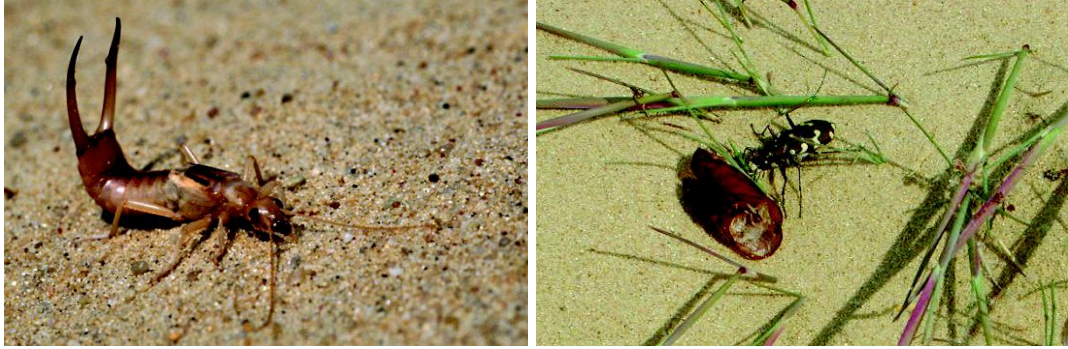
- Zandoorworm (*Labidura riparia*)¹ en Bastaardzandloopkever (*Cicindela hybrida*) in open zand met Buntgras (Fig. 8.12);
- Sneeuwspringer (*Boreus hyemalis*)² in Ruig haarmos;
- Knopsrietje (*Myrmeleotettix maculata*), Blauwvleugelsprinkhaan (*Oedipoda caerulescens*), Kommavlinder (*Hesperia comma*), Kleine heivlinder (*Hipparchia statilinus*) Lentevuurspin (*Eresus sandaliatus*)³, in soortenrijke mozaïeken van korstmossen, mossen en grassen (Fig. 8.13, 8.14 en 8.15);
- Heivlinder (*Hipparchia semele*) en Veldkrekel (*Gryllus campestris*) in grazige vegetaties en stuifzandheide (Fig. 8.16);
- Boszandloopkever (*Cicindela sylvatica*) en Zadelsprinkhaan (*Ephippiger ephippiger*), in bosranden en bosjes (Fig. 8.17).

Deze soorten zijn gebaseerd op de Van der Bunt (1989).

¹⁾ Alleen op de Veluwe, de Utrechtse Heuvelrug en in Overijssel;

²⁾ Alleen actief in winterperiode van half november tot januari;

³⁾ Alleen op de Veluwe en in de Maasduinen.



Figuur 8.12. Karakteristieke soorten in open zand met Buntgras: links Zandoorworm (*Labidura riparia*) en rechts de Bastaard zandloopkever (*Cicindela hybrida*).



Figuur 8.13. Links: Knosprietje (*Myrmeleotettix maculata*), midden: Blauwvleugelsprinkhaan (*Oedipoda caerulescens*), rechts: Kommavlinder (*Hesperia comma*) (foto: J. Zwaaneveld).



Figuur 8.14. Lentevuurspin (*Eresus sandaliatus*).



Figuur 8.15. Kleine heivlinder (*Hipparchia statilinus*).



Figuur 8.16. Heivlinder (*Hipparchia semele*) en Veldkrekel (*Gryllus campestris*) in grazige vegetaties en stuifzandheide



Figuur 8.17 Boszandloopkever (*Cicindela sylvatica*) en Zadelsprinkhaan (*Ephippiger ephippiger*).

Rapportage

Bij de verslaglegging van de monitoring worden naast de resultaten van de meetronde ook de verschillen ten opzichte van eerdere meetrondes beschreven. In de conclusies kan aandacht worden besteed aan de volgende punten:

- vestiging van Buntgras in open zand (positief of negatief afhankelijk van beheerdoel);
- vestiging van tapijten van Grijs kronkelsteeltje (negatieve indicator);
- vestiging van Grove den en berk (negatieve indicator);
- vestiging van de overige genoemde karteersoorten (positieve indicator).

8.6.2 Bijstelling beheer

Aan de hand van de uitkomsten van de monitoring kan het nodig zijn om aanvullende maatregelen te treffen als de beoogde beheerdoelen niet gehaald worden, waaronder:

- het verwijderen van opslag van Grove den en berk;
- kleinschalig plaggen om nieuwe plekken met open zand te maken;
- recreatiezonering om korstmossenvegetaties en stuifzandheide te beschermen tegen overmatige betreding.

8.6.3 Determinatieliteratuur voor (korst)mossen en ongewervelden

- Van Herk, C.M. & A. Aptroot (2004) Veldgids Korstmossen. KNNV Uitgeverij.
- Van Dort, K.W., B. Horvers & C. Buter (2010) Veldgids Mossen. KNNV Uitgeverij.
- www.verspreidingsatlas.nl voor de verspreiding en afbeeldingen van mossen en korstmossen.
- De serie Nederlandse Fauna van de KNNV Uitgeverij en Naturalis voor informatie over loopkevers, krekels, sprinkhanen en dagvlinders.
- www.nederlandsesoorten.nl voor afbeeldingen van ongewervelde.

Literatuur

- Ancker, J.A.M. van den & P.D. Jungerius (2006). Vooronderzoek voor het herstel van de zandverstuivingen Rozendaalse Zand, Stichting Geomorfologie en Landschap, Ede.
- Ancker, J.A.M. van den & P.D. Jungerius (2006). Kansrijkdom voor stuifzandherstel op de Oirschotse Heide, Stichting Geomorfologie en Landschap, Ede.
- Ancker, J.A.M. van den & P.D. Jungerius (2002). Herstel en bevordering van zandverstuiving op De Haere (De Zoom), Stichting Geomorfologie en Landschap, Ede.
- Ancker, J.A.M. van den & P.D. Jungerius (2004). Resultaten van de Effect Gerichte Maatregelen 1992-1993 op de geomorfologie van het Wekeromse Zand, Stichting Geomorfologie en Landschap, Ede.
- Ancker, J.A.M. van den & P.D. Jungerius (2003). De ontwikkelingsmogelijkheden van stuifzanden op de Weerterheide/Boshoverheide, Stichting Geomorfologie en Landschap, Ede.
- Ancker, J.A.M. van den, H. Everts, P.D. Jungerius & R. Ketner-Oostra (2002). Vooronderzoek herstel stuifzanden gemeente Bergen (Limburg), Stichting Geomorfologie en Landschap, Ede.
- Ancker, J.A.M. van den, P.D. Jungerius, R. Ketner-Oostra, M. Nijssen, & T.W.M. Peeters (2004). Vooronderzoek voor het herstel van de zandverstuivingen Lemelerberg en Beerze, Stichting Geomorfologie en Landschap, Ede.
- Ancker, J.A.M. van den, P.D. Jungerius, R. Ketner-Oostra, M. Nijssen, T.M.J. Peeters & M. Riksen (2005). Onderzoek voor het herstelplan van de zandverstuivingen Lange en Korte Duinen bij Soest. Rapport Stichting Geomorfologie & Landschap & Stichting Bargerveen/Radboud Universiteit Nijmegen.
- Aptroot, A. & C.M. van Herk (2005). Herstel van korstmossen op de heide. *De Levende Natuur* 106: 232-234.
- Bakker, Th., H. Everts, P. Jungerius, R. Ketner-Oostra, A.M. Kooijman, C. van Turnhout & H. Esselink (2004). Preadvies Stuifzanden, Rapport EC-LNV nr. 2004/228-O, Ede.
- Bateman, M. D. & S.P. Godby (2004). Late-holocene inland dune activity in the UK: A case study from breckland, East Anglia. *Holocene* 14: 579-588.
- Berendsen, H.J.A. (1998). *Fysische geografie van Nederland: De vorming van het land*. Van Gorcum. Assen. 293p.
- Berg, B. (1988). Dynamics of nitrogen (^{15}N) in decomposing Scots pine (*Pinus sylvestris*) needle litter: Long-term decomposition in a Scots pine forest. *Canadian Journal of Botany* 66: 1539-1546.
- Beusekom, R., P. Huigen, F. Hustings, K. de Pater & J. Thissen (2005). Rode Lijst van de Nederlandse broedvogels. Tirion, Baarn.
- Bieleman, J. (1987). Boeren op het Drentse zand 1600-1910. Een nieuwe visie op de "oude" landbouw. Landbouwniversiteit, Wageningen. 834 p.
- Bieleman, J. (1992). *Geschiedenis van de landbouw in Nederland 1500-1950: Veranderingen en verscheidenheid*. Boom, Amsterdam. 423 p.
- Biermann, R. & F.J.A. Daniels (1997). Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusia and *Campylopus introflexus*. *Phytocoenologia* 27: 257-273.
- Bijlsma, R.G. (1990a). Habitat, territoriumgrootte en broedsucces van Duinpiepers *Anthus campestris*. *Limosa* 63: 80-81.
- Bijlsma, R.G. (1990b). Broedvogels van het Kootwijkerzand in 1989. Sovon-rapport 90/04, Beek-Ubbergen.
- Bijlsma, R.G. (2002). Duinpieper. *In: Sovon Vogelonderzoek Nederland. Atlas van de Nederlandse Broedvogels 1998-2000. Nederlandse fauna 5. Nationaal*

- Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey Nederland, Leiden; pp. 320-321.
- Bijlsma, R.G., F. Hustings & C.J. Camphuysen (2001). *Algemene en schaarse vogels van Nederland (Avifauna van Nederland 2)*. GMB Uitgeverij/KNNV Uitgeverij, Haarlem/Utrecht.
- Blöte, H.C. (1925). Eerste vondst van *Labidura riparia* in Nederland, te Wassenaar. Tijdschrift voor Entomologie 68:LIII-LIV.
- Boer, P. (2000). Mieren van de Drunense Duinen (en Huis ter Heide). Eigen uitgave. 21p.
- Boer, P. 2001. Mieren van de Boswachterij Kootwijk. Eigen uitgave. 17p.
- Boer, P. (2005). De breedschubmier *Lasius (Chthonolasius) sabularum* en de steppemier *L. (C.) distinguendus (Hymenoptera: Formicidae)* in Nederland. Entomologische Berichten 65: 8-13.
- Bowman, W.D., C.C. Cleveland, L. Halada, J. Hresko & J.S. Baron (2008). Negative impact of nitrogen deposition on soil buffering capacity. Nature Geoscience 1: 767-770.
- Carter, R.W.G., P.A. Hesp & K.F. Nordstrom (1990). Erosional landforms in coastal dunes. In: K.F., Nordstrom, N. Psuty & B. Carter (eds.), *Coastal dunes, form and process*. John Wiley and Sons, Chichester; pp. 217-250.
- Castel, I.Y. (1991). Late Holocene eolian drift sands in Drenthe (The Netherlands). Nederlandse Geografische Studies 133.
- Castel, I.I.Y. & E.A. Koster (1987). Stuifzanden, een probleem voor het natuurbeheer. De Levende Natuur 88: 146-152.
- Castel, I.Y., E.A. Koster & R.T. Slotboom (1989). Morphogenetic aspects and age of Late Holocene eolian drift sands in Northwest Europe. Zeitschrift für Geomorphologie 33: 1-26.
- Chepil, W.S. (1945). Dynamics of wind erosion: III. The transport capacity of the wind. Soil Science 60: 475-480.
- Chepil, W.S. (1959). Wind erodibility of farm fields. Journal of Soil and Water Conservation 14: 214-219.
- Cleef, A.M. & J. Kers (1968). Stuifzand- en heidevegetaties in Noord Limburg oostelijk van de Maas tussen Nijmegen en het Geldersch kanaal. Instituut voor Systematische Plantkunde, RU Utrecht. Doctoraalverslag.
- Daniëls, F.J.A. (1993). Succession in lichen vegetation on Scots pine stumps. Phytocoenologia 23: 619-623.
- Daniëls, F.J.A. & R. Pott (2008). Physikochemische Untersuchungen des Niederschlags und Sickerwassers in Sandtrockenrasen im zentralen Bereich der Veluwe, Niederlande. Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein Hamb. 65: 479-496.
- Desender, K.R.C. (1996). Diversity and dynamics of coastal dune carabids. Annales Zoologici Fennici 33: 65-75.
- Diek, H. van (2005). Broedvogels van de Bergerheide, toen en nu. Mourik.
- Dijk, A.J. van & W. de Vlieger (2004). Terug in de tijd: heidevogels keren terug na ontbossing op het Aekingerzand. Twirre 15: 33-39.
- Dijkmans, J.W.A., J.M. van Mourik & A.G. Wintle (1992). Thermoluminescence dating of aeolian sands from polycyclic soil profiles in the southern Netherlands. Quaternary Science Reviews 11: 85-92.
- Duinen, G.A. van, E. Brouwer, M.N. Nijssen & H. Esselink (2006). Report of the second workshop of the LIFE Nature Co-op Project "Dissemination of ecological knowledge and practical experiences for sound planning and management in raised bogs and sea dunes", 22-26 August 2005, Jūrmala (Latvia) & Kabli (Estonia). Report Radboud University Nijmegen.
- Emmer, I.M. (1995). Humus form development and succession of dwarf shrub vegetation in grass-dominated primary *Pinus sylvestris* forests. Annales des Sciences Forestieres 52: 561-571.
- Emmer, I.M. (1997). Spatial variation of humus form characteristics and its implications for humus form research in monospecies *Pinus sylvestris*. Lesnictvi Forestry 43: 503-508.
- Ermen, E. van, E. van Mingroot, B. Minnen, M. van der Eycken (1985). Limburg in kaart en prent, Tielt/Weesp, Lannoo/Fibula-Van Dishoeck. 160 p.
- Erve, F.J.H. van, H.K.M. Moller Pilot, A.B.L.M. Wittgen, S. Braaksma, W.H.Th. Knippenberg & V.F.M. Langenhoff (1967). Avifauna van Noord-Brabant. Van Gorcum, Assen.

- Fischer, H.W. (1991). Nestwaarnemingen bij de Duinpieper *Anthus campestris* op de Doornspijkse Heide in 1942 en 1943. *Limosa* 64: 165-167.
- Fremstad, E., J. Paal, & T. Mols (2005). Impacts of increased nitrogen supply on Norwegian lichen-rich alpine communities: a 10-year experiment. *Journal of Ecology* 93: 471-481.
- Gijn, A.L. van & H.T. Waterbolk (1986). The colonization of the salt marshes of Friesland and Groningen: the possibility of a transhumant prelude. *Palaeohistoria (Acta et Communicationes Instituti Bio-Archaeologici Universitatis Groninganae)* 26: 101-122.
- Goede, R. de, S. Georgieva, B. Verschoor & J.W. Kamerman (1993a). Changes in nematode community structure in a primary succession of blown-out areas in a drift sand landscape. *Fundamental & Applied Nematology* 16: 501-513.
- Goede, R. de, B. Verschoor & S. Georgieva (1993b). Nematode distribution, trophic structure and biomass in a primary succession of blown-out areas in a drift sand landscape. *Fundamental & Applied Nematology* 16: 525-538.
- Graaf, M.C.C. de, R. Bobbink, P.J.M. Verbeek & J.G.M. Roelofs (1997). Aluminium toxicity and tolerance in three heathland species. *Water Air and Soil Pollution* 98: 229-239.
- Graaf, M.C.C. de, R. Bobbink, J.G.M. Roelofs & P.J.M. Verbeek (1998). Differential effects of ammonium and nitrate on three heathland species. *Plant Ecology* 135:185-196.
- Haan, B.J. de, J. Kros, R. Bobbink, J.A. van Jaarsveld, W. de Vries & H. Noordijk (2008). Ammoniak in Nederland, RIVM, Bilthoven.
- Harz, K., A. Kaltenbach (1976). The Orthoptera of Europe. III. - Series Entomologies 12: 1-434.
- Hasse, T. (2005). Charakterisierung der Sukzessionsstadien im *Spergulo-Corynephorum* (Silbergrasfluren) unter besonderer Berücksichtigung der Flechten. *Tuexenia* 25: 407-424.
- Hasse, T. & F.J.A. Daniels (2006). Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland. *Journal of Vegetation Science* 17:135-146.
- Heidinga, H.A. (1984). Indications of severe drought during the 10th century from an inland dune area in the Central Netherlands. *Geologie en Mijnbouw* 63: 241-248.
- Helsdingen, P.J. van (2005). De Lentevuurspin *Eresus sandaliatus*. Op: www.naturalis.nl/lentevuurspin
- Hesselink, E. (1926). Ontstaan, uitbreiding en beteugeling der zandverstuivingen. In: P. Tesch, E. Hesselink, J. Valckenier Suringar (eds.), *De zandverstuivingen bij Kootwijk in woord en beeld*. Utrecht, Staatsbosbeheer. 70 p.
- Hugenholtz, C.H. & S.A. Wolfe (2005). Biogeomorphic model of dunefield activation and stabilisation on the northern Great Plains. *Geomorphology* 70: 53-70.
- Hyvärinen, M. & P.D. Crittenden (1998). Growth of the cushion-forming lichen, *Cladonia portentosa*, at nitrogen-polluted and unpolluted heathland sites. *Environmental and Experimental Botany* 40: 67-76.
- Jaarsveld, J.A. van (2004). The Operational Priority Substances Model. Description and validation of OPS-Pro 4.1, RIVM rapport nr. 500045001.
- Janssen, J.A.M. & J.H.J. Schaminée (2003). *Europese Natuur in Nederland. Habitattypen*. KNNV Uitgeverij, Utrecht. 120 p.
- Jelgersma, S., J. de Jong, W.H. Zagwijn, J.F. van Regteren Altena (1970). The coastal dunes of the western Netherlands, geology, vegetational history and archaeology. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst, Nieuwe Series* 21: 93-167.
- Jorgensen, H.B. & S. Toft (1997) Role of granivory and insectivory in the life cycle of the carabid beetle *Amara similata*. *Ecol. Entomol.* 22: 7-15.
- Jungerius, P.D & M.J.P.M. Riksen (2010). Contribution of laser altimetry images to the geomorphology of the Late Holocene inland drift sands of the European Sand Belt. *Baltica* 23 (1): 59-70.
- Jungerius, P.D & R. Ketner-Oostra (2006). Vooronderzoek voor de toepassing van Effectgerichte Maatregelen in het stuifzandlandschap van het Hulshorster Zand. i.s.m H. van den Ancker, A. Aptroot, P. Boer, P.J. Keizer, G. Koopmans, J. Noordijk, H. Raaijmakers, M. Riksen, R. Struyk & L. Verkerk. I.o.v. Vereniging Natuurmonumenten.
- Jungerius, P.D., A.J.T. Verheggen, A.J. Wiggers (1981). The development of blowouts in 'De Blink', a coastal dune area near Noordwijkerhout, The Netherlands. *Earth Surface Processes and Landforms* 6: 375-396.

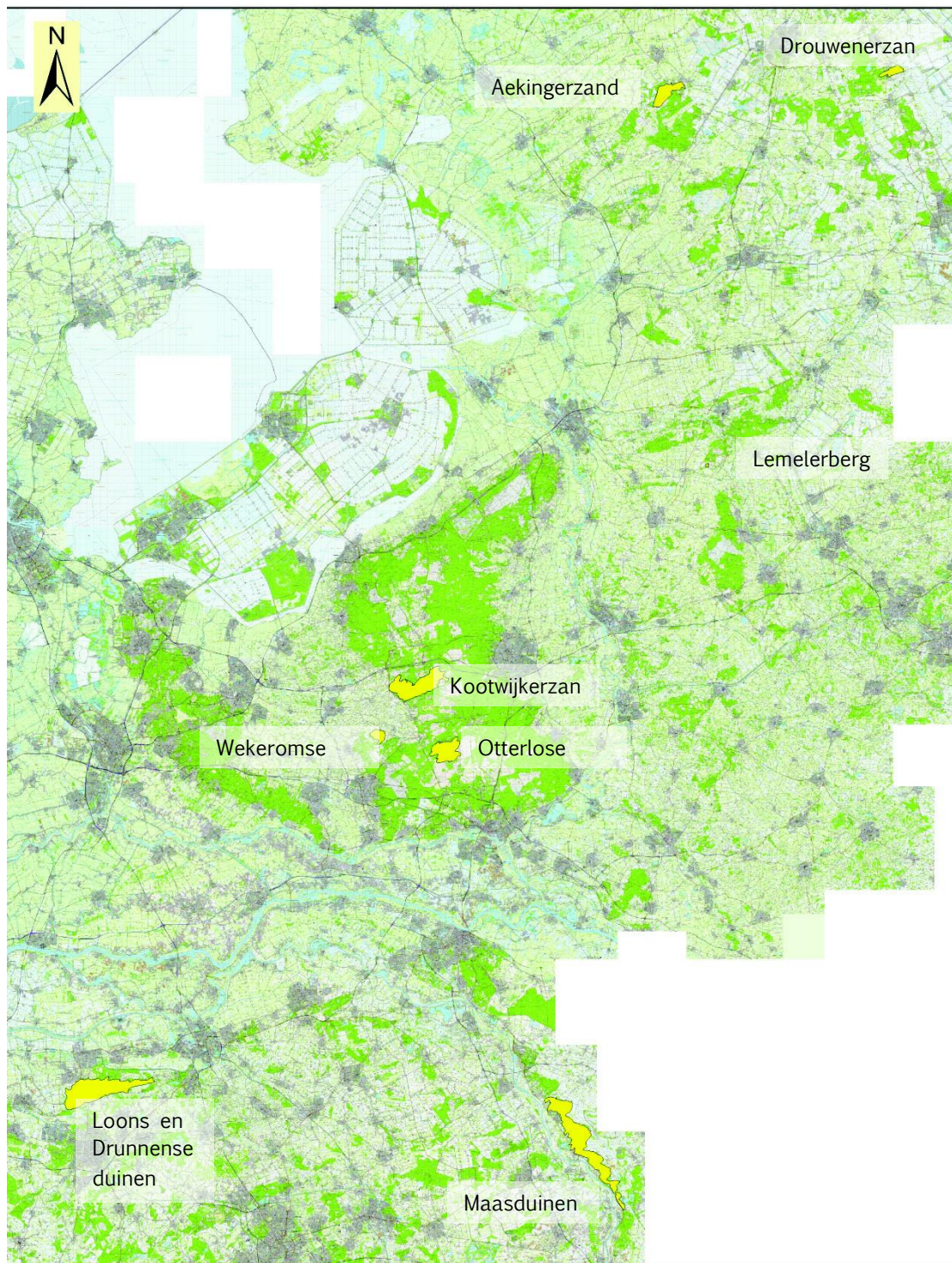
- Jungerius, P.D., Th. Bakker & J.A.M. van den Ancker (2004). Beheer- en inrichtingsvisie Loonse en Drunense Duinen. Rapport Ten Haaf & Bakker en Stichting Geomorfologie & Landschap i.o.v. Vereniging Natuurmonumenten. 36p + bijlage.
- Jungerius, P.D. m.m.v. J.A.M. van den Ancker, R. Ketner-Oostra, M. Nijssen, T.M.J. Peeters & M.J.P.M. Riksen (2005). Onderzoek voor het herstelplan van de zandverstuivingen Lange en Korte Duinen bij Soest. Rapport Stichting G&L i.o.v. Bosgroep Midden Nederland.
- Kaboli, M., M. Aliabadian, A. Guillaumet, C.S. Roselaar & R. Prodon (2007). Ecomorphology of the wheatears (genus *Oenanthe*). *Ibis* 149: 792–805.
- Ketner-Oostra, R. (1994). De terrestrische korstmosvegetatie van het Kootwijkerzand. *Buxbaumiella* 35: 4-16.
- Ketner-Oostra, R. (2002). Branden als beheermaatregel voor vermoste stuifzandvegetaties? *Levende Natuur* 103: 37-42.
- Ketner-Oostra, R. (2006). Evaluatie van het Monitor-programma 1996 - 2005. Vegetatie- en bodemontwikkeling in het Hulshorsterzand na beheersingrepen uit de 1990er jaren, Natuurmonumenten Noordwest Veluwe, Intern rapport.
- Ketner-Oostra, R. & M. Riksen (2005). Actief beheer voor het behoud van levende stuifzand. Eindrapport effect van beheersmaatregelen Kootwijkerzand. Deel 1. Vegetatie- en Winderosie-onderzoek. Rapport Wageningen Universiteit. 100 p. + supplement.
- Ketner-Oostra, R. & K. Sýkora (2008) Vegetation change in a lichen- rich inland drift sand area in the Netherlands. *Phytocoenologia* 38: 267-286.
- Ketner-Oostra, R., G. Sanders & L.B. Sparrius (2009). Herstelbeheer van vergrast stuifzand op het Deelensche Zand (Hoge Veluwe). *Buxbaumiella* 82: 14-21.
- Kleukers, R. (1992). Sprinkhanenweekend 'Wezep'1992: a. Het voorkomen van de zanddoorworm *Labidura riparia* (Pallas) in Nederland. Nieuwsbrief Saltabel 8: 1-4.
- Kleukers, R., E. van Nieuwerkerken, B. Odé, J. Willemse, and W. van Wingerden (1997). *De sprinkhanen en krekels van Nederland (Orthoptera)*. *Nederlandse fauna*. Vol. 1. Nationaal Natuurhistorisch Museum, Utrecht.
- Litzgus, J.D., S.E. DuRant, I. Raemakers & R.M.J.C. Kleukers (1999). De sneeuwspringer *Boreus hyemalis* in Nederland (*Mecoptera: Boreidae*). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 8: 1-10.
- KNMI (2009). Klimaatverandering in Nederland. Aanvullingen op de KNMI'06 scenario's.
- Koerselman, W. & A.M.F. Meuleman (1996). The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33: 1441-1450.
- Kooijman, A.M. & M. Besse (2002). The higher availability of N and P in lime-poor than in lime-rich coastal dunes in the Netherlands. *Journal of Ecology* 90: 394-403.
- Koomen, A., G. Maas & P.D. Jungerius (2004). Het zandverstuivingslandschap als natuurverschijnsel. *Landschap* 3: 159-169.
- Koster, E.A. (1978). De stuifzanden van de Veluwe: een fysisch-geografische studie. Ph.D. Thesis, Universiteit van Amsterdam. 195 p.
- Koster, E.A. (2005). *The Physical Geography of Western Europe*. Oxford, Oxford University Press. 438 p.
- Koster, E.A., I.I.Y. Castel & R. Nap (1993). Genesis and sedimentary structures of late Holocene aeolian drift sands in northwest Europe. In: K. Pye (Ed.), *The Dynamics and Environmental Context of Aeolian Sedimentary Systems*. Geological Society Special Publication 72: 247-267.
- Lehmann, U., Großenhain & D. Matzke (2004). Beobachtungen zum Fluchtverhalten von Ohrwürmern am licht in Siedlungsgebieten (Insecta, Dermaptera), *Insecta*, heft 9 2004: 81-85.
- Man, M.J. de (1984). Topographische kaart van de Veluwe en de Veluwezoom. Canaletto, Alphen aan den Rijn.
- Masselink, A.K. (1994). Pionier- en lichenrijke begroeiingen op stuifzanden benoorden de grote rivieren: typologie en syntaxonomie. *Stratiotes* 8: 32-62.
- Melton, F.A. (1940). A tentative classification of sand dunes: its application to dune history in the southern High Plains. *Journal of Geology* 48: 113-174.
- Moerman, J.D. (1925). Het Harskamper Zand. *De Levende Natuur* 30: 88-96.
- Moerman, J.D. (1934). Veluwse beken en daling van het grondwaterpeil. *Tijdschrift van de KNAG* 51: 495-520 en 676-697.

- Mourik, J.M. van (ed.) (1988). Landschap in beweging: Ontwikkeling en bewoning van een stuifzandlandschap in de Kempen. Nederlandse Geografische Studies 74, 191 p.
- Nieuwenhuijsen, H. (2004). De vuurspindoder *Eoferreola rhombica* (Christ, 1791) in Nederland. Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera 20: 73.
- Nijssen, M., J.A.M. van de Ancker, P.D. Jungerius, R. Ketner-Oostra, T. Peeters & H. Esselink (2007). Effecten van verstuivingsmaatregelen op het Wekeromse Zand-geomorfologie, vegetatie en fauna 10 jaar na EGM. Rapport Stichting Bargerveen/Afdeling Dierecologie, Radboud Universiteit Nijmegen & Stichting Geomorfologie & Landschap, in opdracht van Stichting Het Geldersch Landschap.
- Peeters, T.M.J., C. van Achterberg, W.R.B. Heitmans, W.F. Klein, V. Lefeber, A.J. van Loon, A.A. Mabelis, H. Nieuwenhuijsen, M. Reemer, J. de Rond, J. Smit & H.H.W. Velthuis (2004). *De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata)*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Quispel (1949). De Mieren van de Hoge Veluwe. Tijdschrift voor Bosbouw.
- Raemakers, I. & P.J. van Helsdingen (1999). De vuurspindoder *Eoferreola rhombica*, een voor Nederland nieuwe spinnendoder, en haar bijzondere waard: de lentevuurspin *Eresus sandaliatus* (Hymenoptera: Pompilidae; Araneae: Eresidae). Nederlandse Faunistische Mededelingen 9: 1-6.
- Remke, E., E. Brouwer, A.M. Kooijman, I. Blindow, H. Esselink & J.G.M. Roelofs (2009). Even low to medium nitrogen deposition impacts vegetation of dry, coastal dunes around the Baltic Sea. Environmental Pollution 157: 792-800.
- Riksen, M.J.P.M. & D. Goossens (2005). Tillage techniques to reactivate aeolian erosion on inland drift-sand. Soil & Tillage Research 83: 218-236.
- Riksen, M.J.P.M. & D. Goossens (2007). The role of wind and splash erosion in inland drift-sand areas in the Netherlands. Geomorphology 88: 179-192
- Riksen, M.J.P.M., R. Ketner-Oostra, C. van Turnhout, M. Nijssen, D. Goossens, P.D. Jungerius & W. Spaan (2006). Will we lose the last active inland drift sands of Western Europe? The origin and development of the inland drift-sand ecotype in The Netherlands. Landscape Ecology 21: 431-447.
- Riksen, M.J.P.M., W.P. Spaan & L. Stroosnijder (2008). How to use wind erosion to restore and maintain the inland drift-sand ecotype in the Netherlands? Journal for Nature Conservation 16: 26-43.
- Roessingh, H.K. (1979). The cattle census of 1526 in the Veluwe Quarter of Gelderland. Afdeling Agrarische Geschiedenis Landbouwhogeschool. Bijdrage 22: 40-42.
- Schimmel, H. (1975). Atlantische woestijnen. De Veluwe zandverstuivingen. Natuur en Landschap 29: 11-44.
- Schlick-Steiner, B.C., F.M. Steiner, K. Moder, A. Bruckner, K. Fiedler & E. Christian (2006). Assessing ant assemblages: pitfall trapping versus nest counting (Hymenoptera, Formicidae). [Insectes Sociaux](#) 53-3.
- Siepel, H. (1996). Biodiversity of soil microarthropods: the filtering of species. Biodiversity and Conservation 5: 251-260.
- Sluijter, R.J.C.F. & J. Nellestijn (2009). *KNMI Klimaatatlas van Nederland*. Uitgeverij Elmar, Rijswijk.
- Sparrius, L.B., A. Aptroot, C.M. van Herk, & L. van Duuren (2009). Landelijk Meetnet Korstmossen (NEM), Inhoudelijke rapportage 2008. Trendberekeningen 1999-2008, BLWG-rapport 9.
- Spek, T. (2004). *Het Drentse esdorpenlandschap, een historisch-geografische studie*. Matrijs, Utrecht.
- Speight, M.R., M.D. Hunter, A.D. Watt (2008). Ecology of insects: concepts and applications. Chapter 2: Insect and climate: 26-46.
- St. John, M., D.H. Wall & H.W. Hunt (2006). Are soil mite assemblages structured by the identity of native and invasive alien grasses? Ecology 87: 1314-1324.
- Tawfik, M.F.S., S. Abul-Nasr & M.M. El Hussein (1972). The biology of *Labidura riparia*. Pall. Zool. Anz. 133: 185-202.
- Tesch, P., E. Hesselink & J. Valckenier Suringar (1926). *De zandverstuivingen bij Kootwijk in woord en beeld. (tekst bij den platenatlas)*. Staatsboschbeheer, Utrecht. 70 p.
- Thomas, M.B. & S. Blanford (2003). Thermal biology in insect-parasite interactions. Trends in Ecology & Evolution 18: 344-350.

- Tietema, A. (1992). Nitrogen cycling and soil acidification in forest ecosystems in the Netherlands, Proefschrift, Universiteit van Amsterdam. 144 p.
- Tol, R.S.J. & A. Langen (2000). A concise history of Dutch river floods. *Climatic Change* 46: 357-369.
- Turin, H. (2000). *Atlas van de Nederlandse Loopkevers*. KNNV, EIS-Nederland.
- Turin, H., K Alders, P.J. den Boer, S. van Essen, Th. Heyerman, W. Laane & E. Penterman (1991). Ecological characterization of carabid species (*Coleoptera, Carabidae*) in The Netherlands from thirty years of pitfall sampling. *T. Entomologie* 134: 279-304.
- Turnhout, C. van, W. van Manen, J.W. Vergeer (2006). Het jaar van de Tapuit 2005. SOVON onderzoeksrapport, 2006 - sovon.nl
- Veerkamp, M. & A. Gutter (2005). Paddestoelen zoeken in stuifzanden. Oproep tot inventariseren. *Coolia* 48: 127-130.
- Vera, H.L.M. (2002). Potstallen en esdekken. *Brabants Heem* 54: 55-66.
- Vliet-Lanoë, B. van, M. Seppälä & J. Käyhkö (1993). Dune dynamics and cryoturbation features controlled by Holocene water level change, Hietatievat, Finnish Lapland. *Geologie en Mijnbouw* 72: 211-224.
- Wallenstein, M.D. (2003). Effects of nitrogen fertilization on soil microbial communities. *Geophysical Research Abstracts. European Geophysical Society* 5: 13-87.
- Wallenstein, M.D., S. McNulty, I.J. Fernandez, J. Boggs & W.H. Schlesinger (2006). Nitrogen fertilization decreases forest soil fungal and bacterial biomass in three long-term experiments. *Forest Ecology & Management* 222: 459-468.
- Ward, P.J., H. Renssen, J.C.J.H. Aerts, R.I. van Balen & J. Vandenberghe (2008). Strong increases in flood frequency and discharge of the River Meuse over the late Holocene: impacts of long-term anthropogenic land use change and climate variability. *Hydrology and Earth System Sciences* 12: 159-175.
- Waterbolk, H.T. (1961). Hauptzüge der eisenzeitlichen Besiedlung der nördlichen Niederlande. *Offa* 19: 9-46.
- Weidner, H., (1941). Vorkommen und Lebensweise des Sandohrwurms, *Labidura riparia* Pall. *Zool. Anz.* 133: 185-202.

Bijlagen

Bijlage bij Hoofdstuk 1: Inleiding
Ligging onderzoeksgebieden OBN stuifzandonderzoek 2006 – 2010



0 10 20 Kilometers

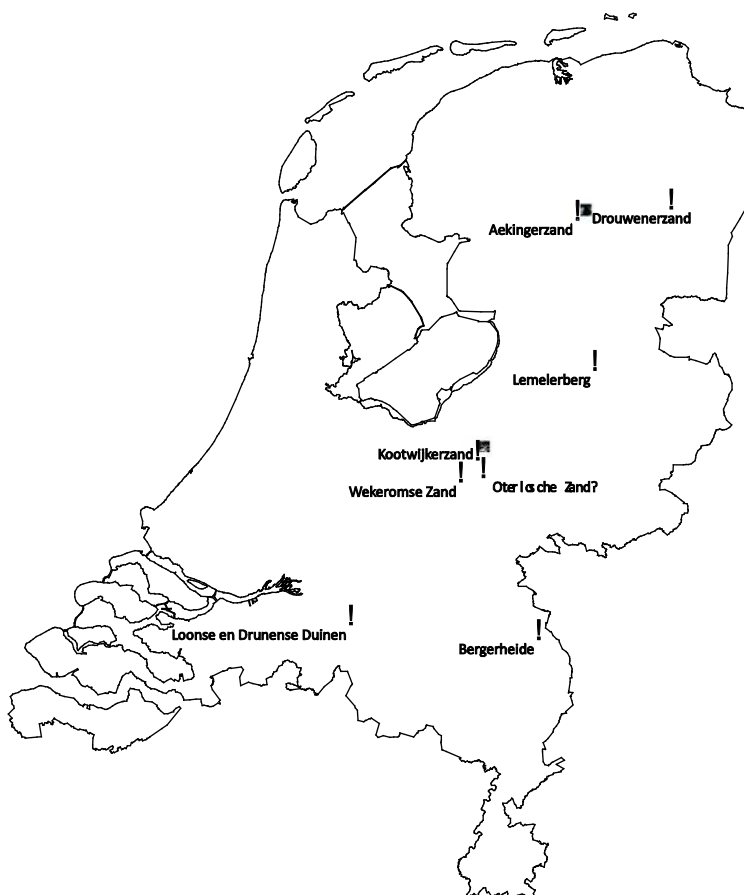
Legenda

 Onderzoeksgebieden OBN Stuifzandonderzoek 2006 - 2010

Bijlage bij H2: Luchtfotoanalyse en vegetatieonderzoek

Luchtfotoanalyse

Voor de luchtfotoanalyse werden acht stuifzandgebieden gekozen (Fig H2.1; Tabel H2.1.), verdeeld over het Pleistoceen van Nederland, in grootte variërend van 15 tot 86 ha.

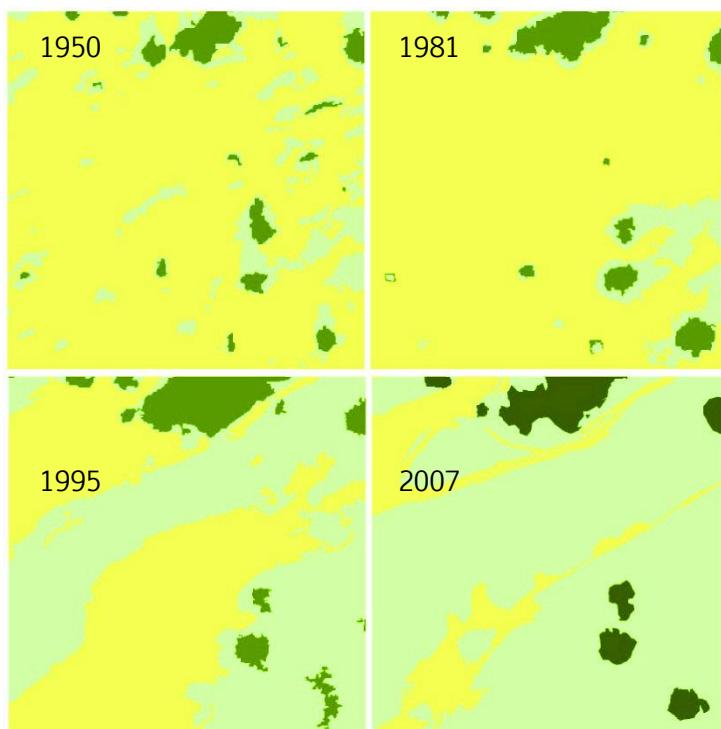


Figuur H2.1. Locaties van de gekozen gebieden in de luchtfotoanalyse.

Tabel H2.1. Kerngegevens van de onderzoeksgebieden in de luchtfotoanalyse.

Naam gebied	Grootte van het onderzochte deel (ha)	Geschat aantal bezoekers per jaar X 1000	Neerslag mm jr ⁻¹	Stikstofdepositie kg ha ⁻¹ jr ⁻¹
Drouwenerzand (Dr)	40,5	10	775	25.9
Aekingerzand (Fr)	39,6	50	750	25.5
Otterlosche Zand (Ge)	26,0	50	800	33.3
Loonse en Drunense Duinen (NB)	47,1	500	700	34.7
Lemelerberg (Ov)	20,2	20	750	34.7
Kootwijkerzand (Ge)	45,8	250	800	37.2
Bergerheide (Li)	15,1	0,5	700	45.8
Wekeromse Zand (Ge)	86,0	50	800	52.2

Luchtfoto's met een resolutie van < 1x1 m/pixel uit 1950 (+/-4 jaar), 1981, 1995 and 2007 (m.u.v. 2007 gekocht bij Het Kadaster als tif-bestanden) werden gegeoreferend en geclassificeerd in 3 klassen (1. openzand, 2. pionier vegetatie, 3. heide en bos) met Definiens Developer and ArcGIS 9.3. Behalve reflectie werd ook patroonherkenning gebruikt voor het correct classificeren van vrijstaande bomen. Paden en wegen werden gedigitaliseerd als lijnelementen (Fig. H2.2).



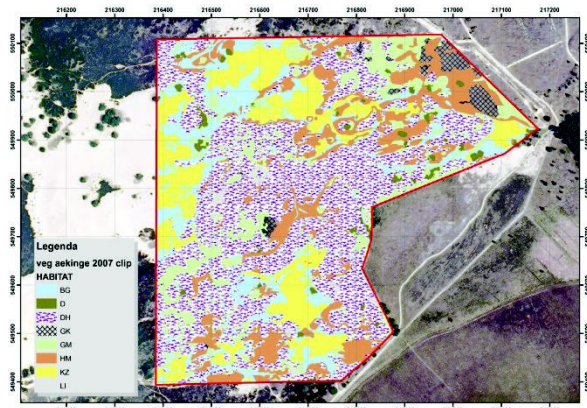
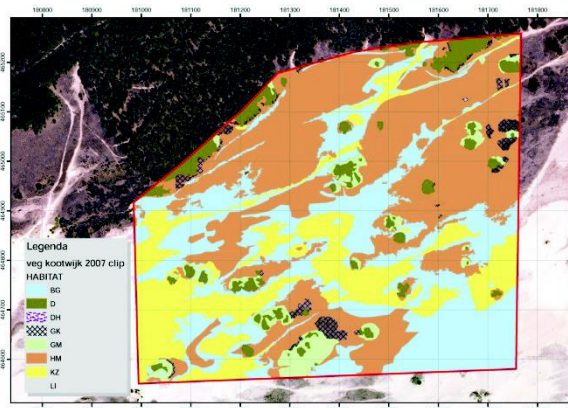
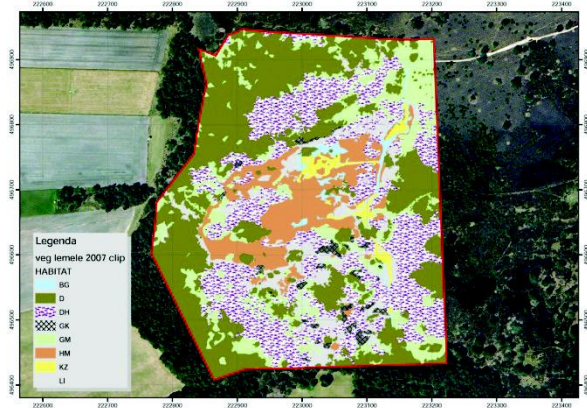
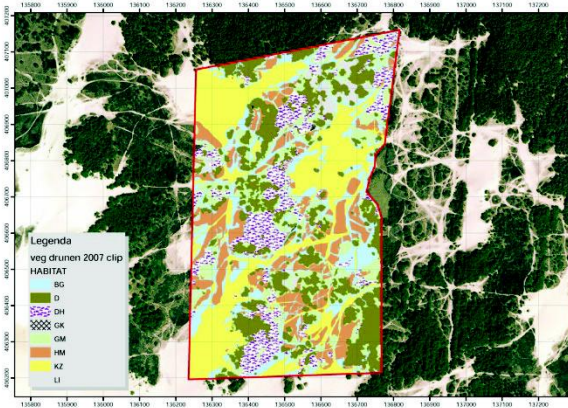
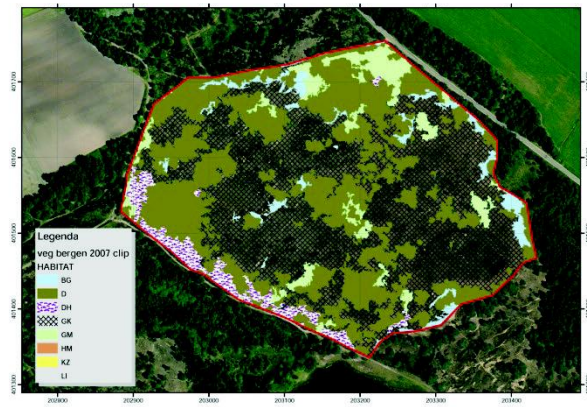
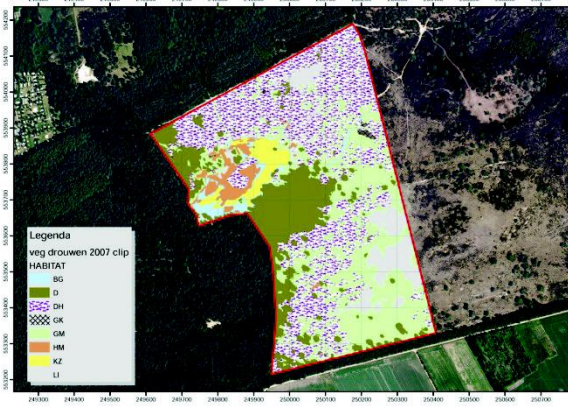
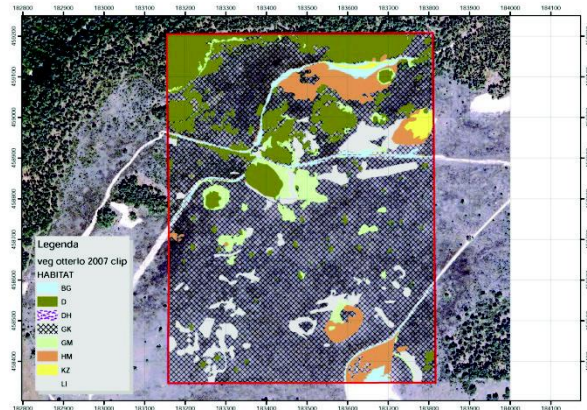
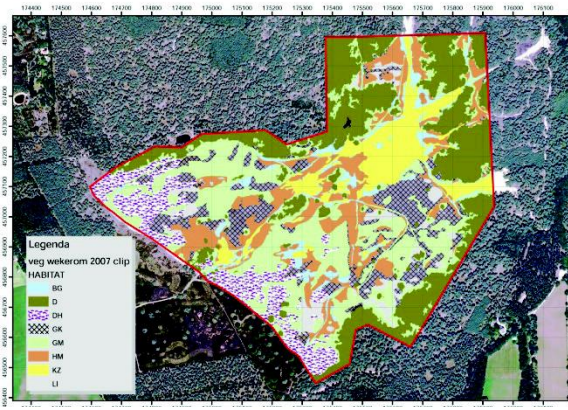
Figuur H2.2. Een geclassificeerde luchtfotoserie van het Kootwijkerzand (300 x 300 m). Geel: zand; lichtgroen: pioniervegetatie; donkergroen: bos en heide.

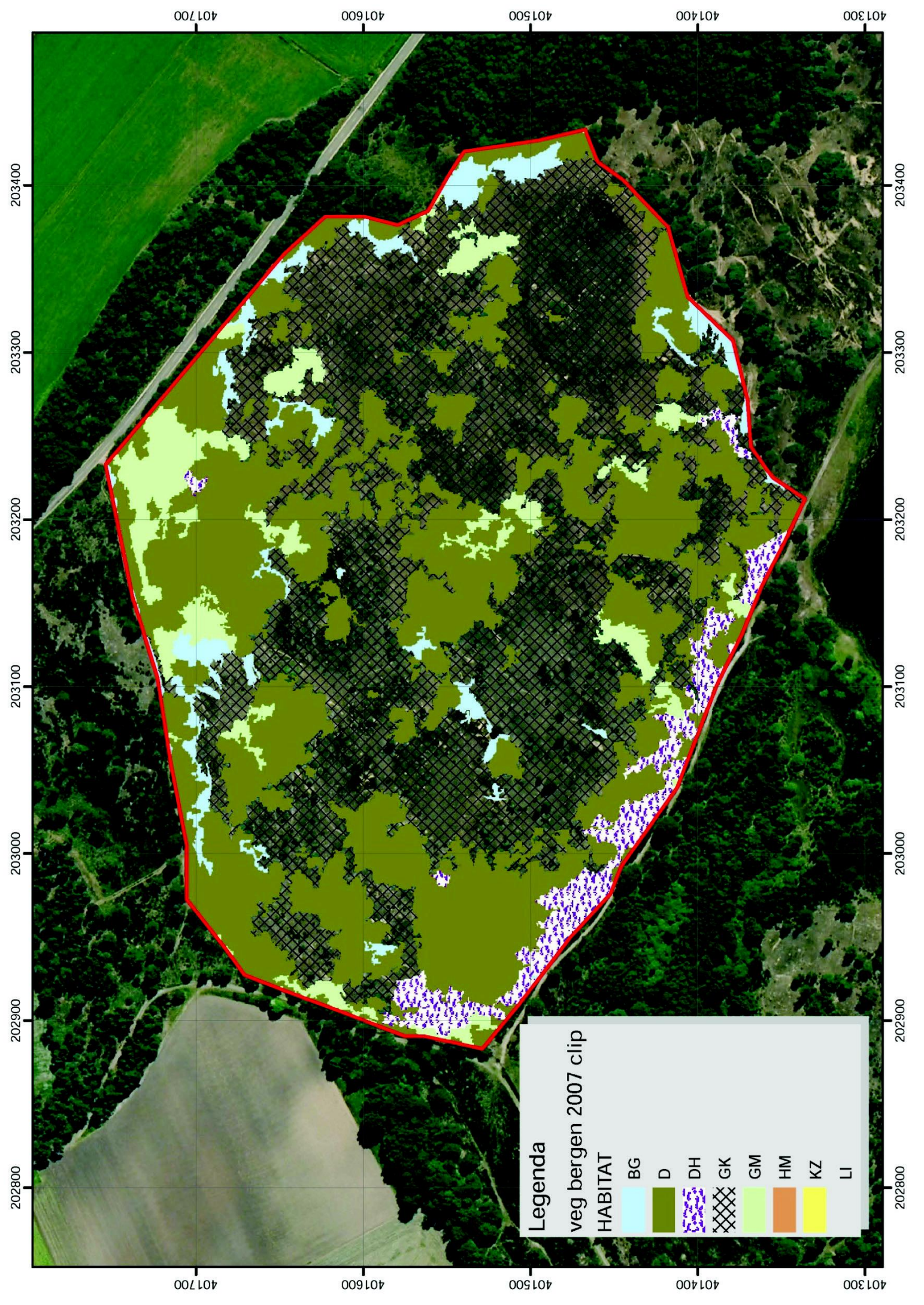
Een gedeeltelijke vegetatiekartering van de subhabitattypen werd uitgevoerd in 2007 op circa 1 meter resolutie volgens onderstaand schema (Fig. H2.2). Deze gedeeltelijke vegetatiekartering (excl. openzand, bos en grassen) werd over de luchtfotoclassificatie gelegd. De karteereenheden zijn gebaseerd op Hasse (2005), zij het dat de klassen genoemd zijn naar de dominante soort/soortgroep.

Successie →						
Openzand		Pionier vegetatie			Heide en bos	
Zand (KZ)	Buntgras (BG)	Haarmoss (HM)	Korstmossen (klein, groot) (LI)	Grassen, mossen, korstmossen (GM)	Stuifzandheid (DH)	Bos (D)
			Grijs kronkelsteeltje (GK)			

Figuur H2.3. Generalisatie van de vegetatiesuccessie in stuifzanden met habitattypen (boven) en subhabitattypen (onder), met gebruikt afkortingen in de legenda van de vegetatiekaarten tussen haakjes.

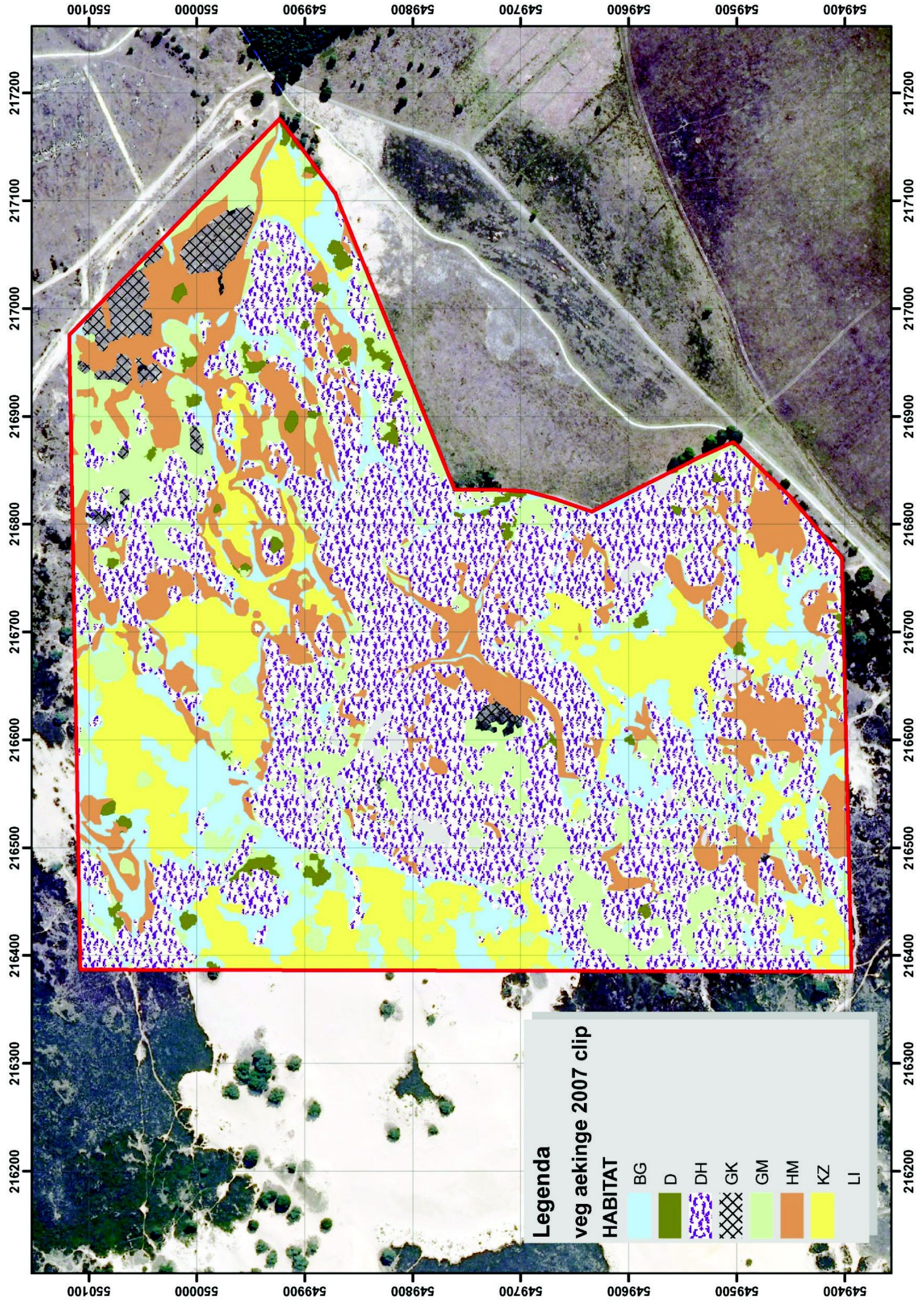
Vegetatiekaarten onderzoeksgebieden





Legenda
veg bergen 2007 clip

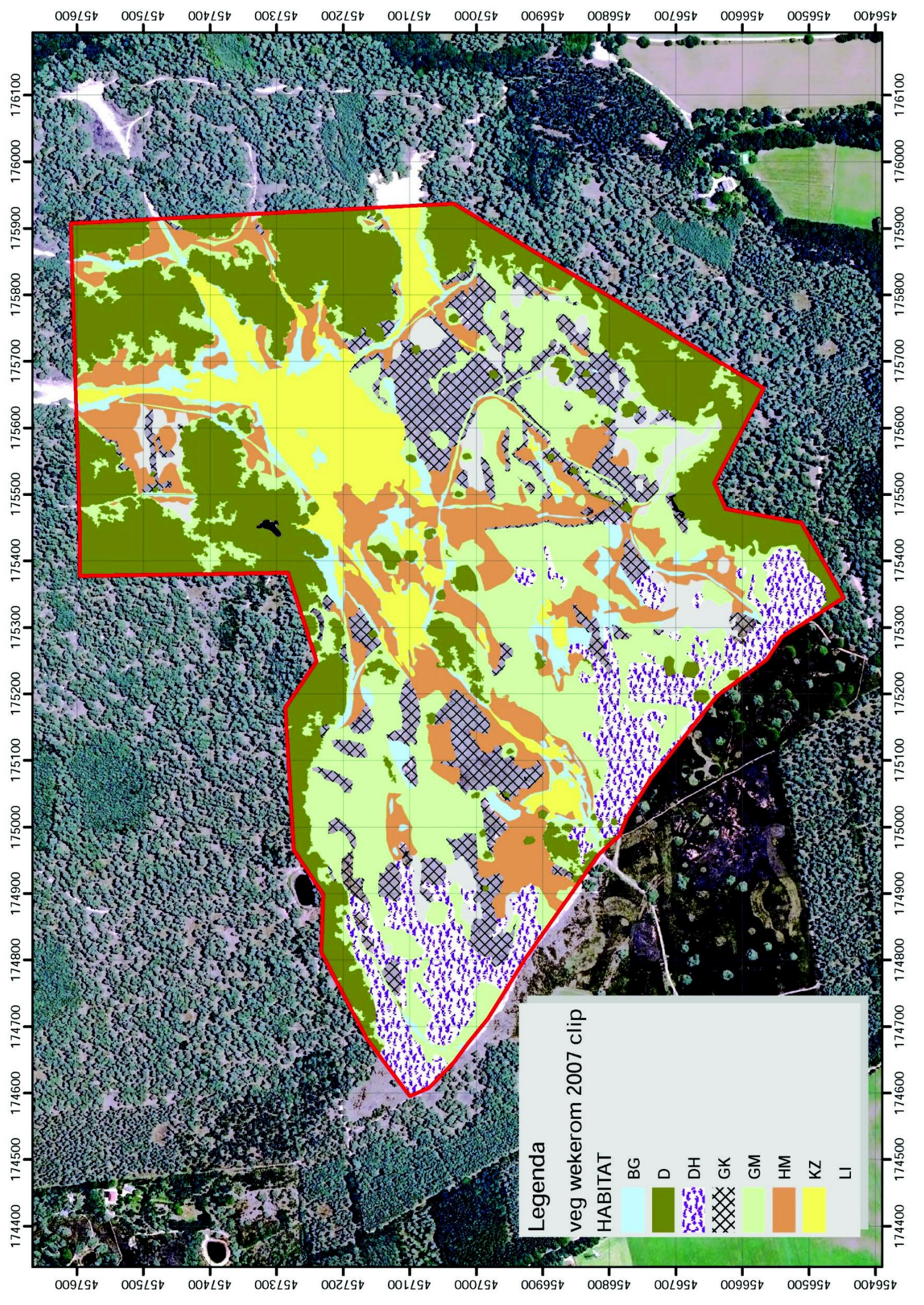
HABITAT	Color/Pattern
BG	Light Blue
D	Dark Green
DH	Purple Cross-hatch
GK	Black Cross-hatch
GM	Light Green
HM	Orange
KZ	Yellow
LI	Grey



Legenda
veg aekinge 2007 clip

HABITAT

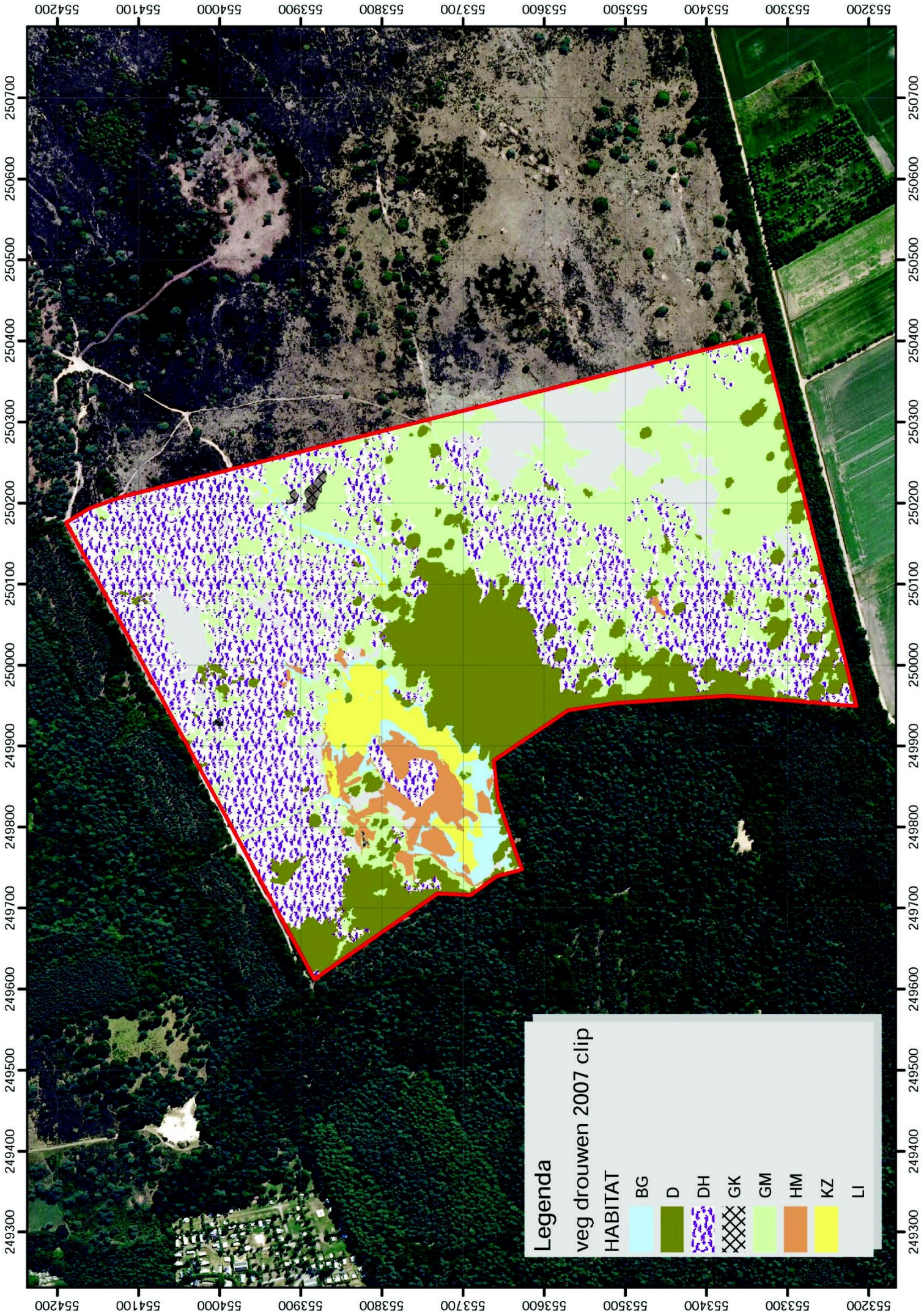
BG	LI
D	KZ
DH	HM
GK	GM
	BG



Legenda

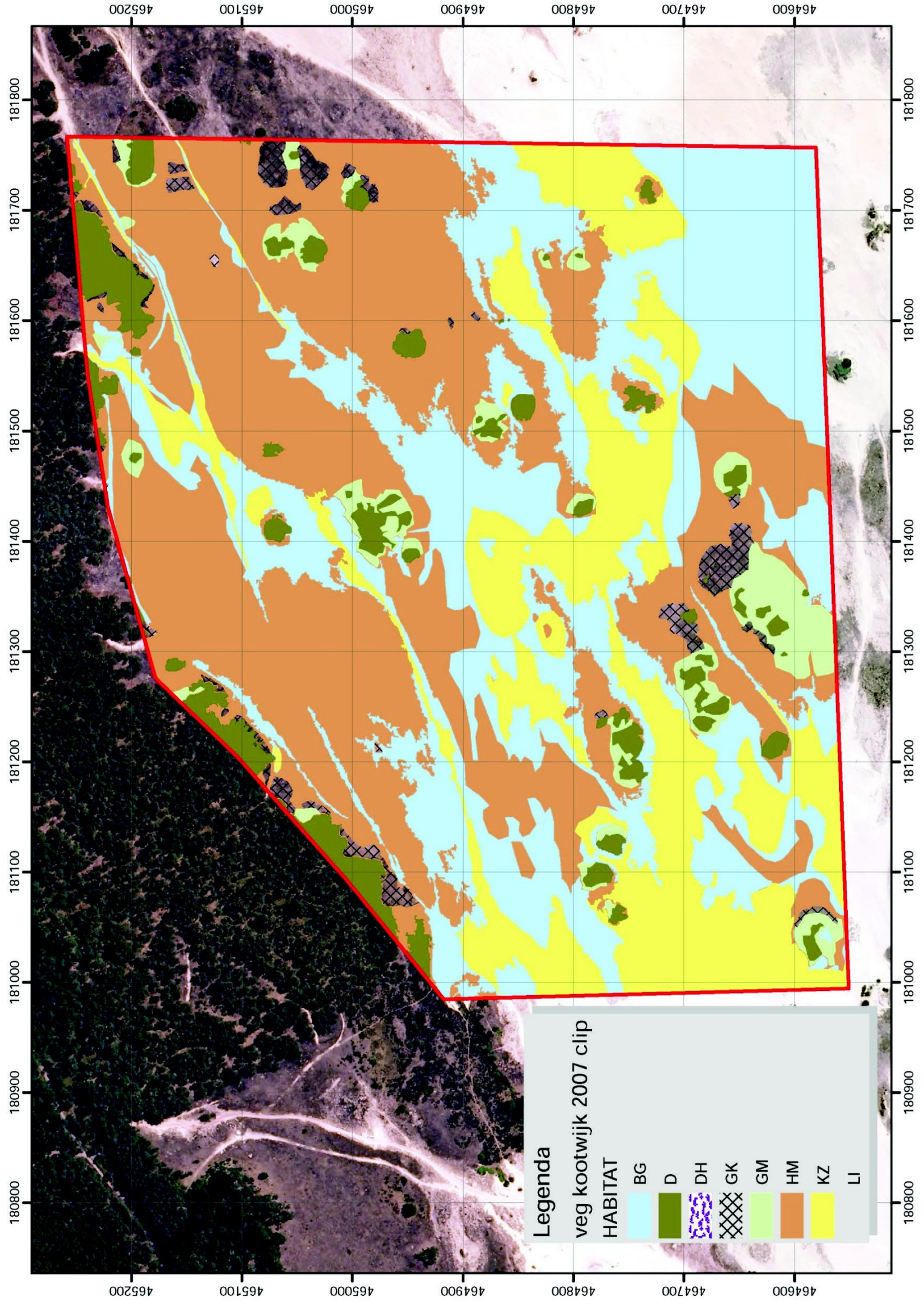
veg wekerom 2007 clip

HABITAT	Symbol
BG	Light Blue
D	Dark Green
DH	Purple with dots
GK	Black with X's
GM	Light Green
HM	Orange
KZ	Yellow
LI	White



Legenda
veg drouwen 2007 clip

HABITAT	Color/Pattern
BG	Light Blue
D	Dark Green
DH	Blue Dotted Pattern
GK	Black X Pattern
GM	Light Green
HM	Orange
KZ	Yellow
LI	White



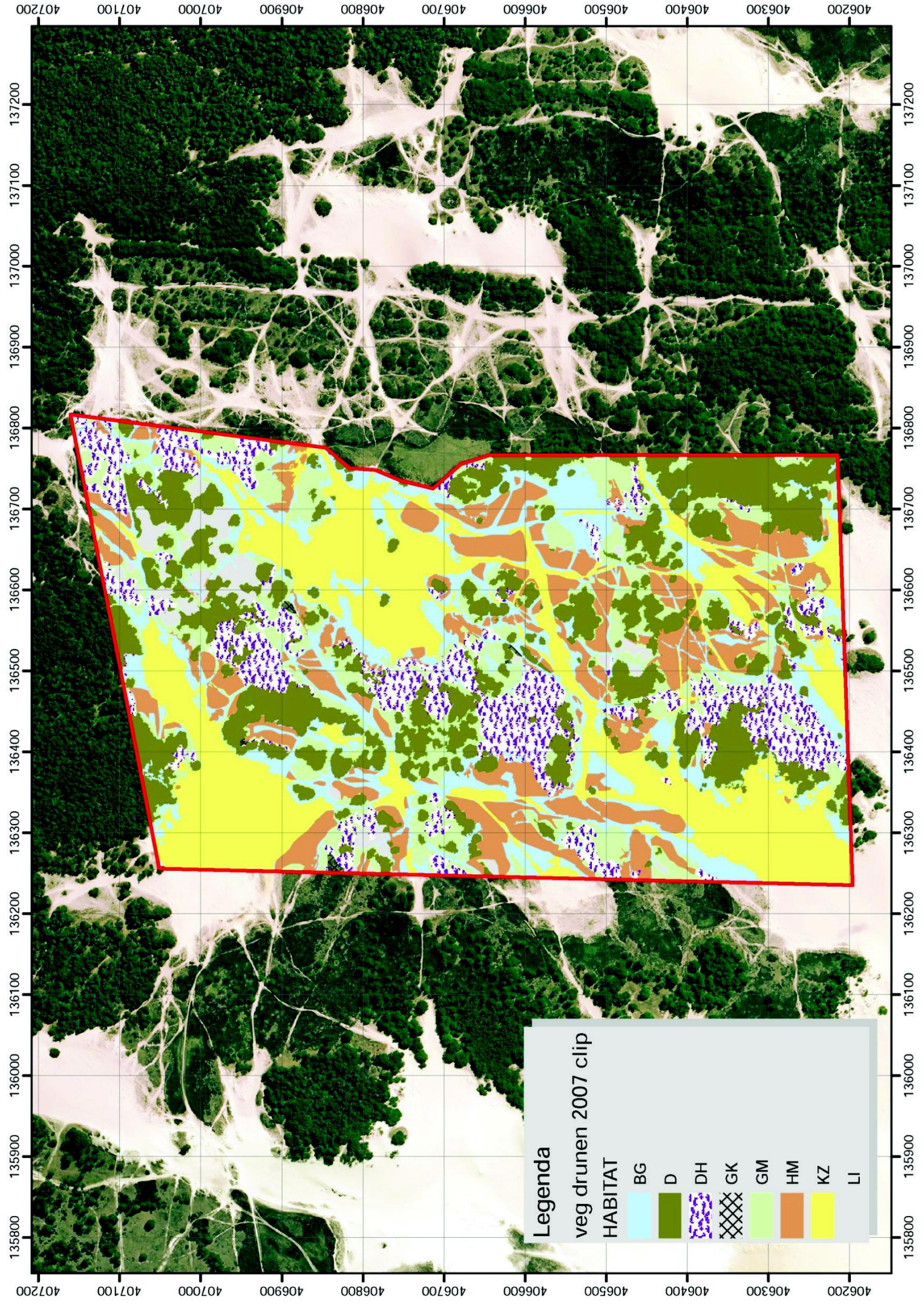
Legenda
veg kootwijk 2007 clip

HABITAT	
BG	[Light Blue Swatch]
D	[Dark Green Swatch]
DH	[Blue Cross-hatch Pattern]
GK	[Black Cross-hatch Pattern]
GM	[Light Green Swatch]
HM	[Orange Swatch]
KZ	[Yellow Swatch]
LI	[White Swatch]



Legenda
veg lemele 2007 clip

HABITAT	Code
(Light Blue)	BG
(Dark Green)	D
(Purple Pattern)	DH
(Black Cross-hatch)	GK
(Light Green)	GM
(Orange)	HM
(Yellow)	KZ
(Grey)	LI

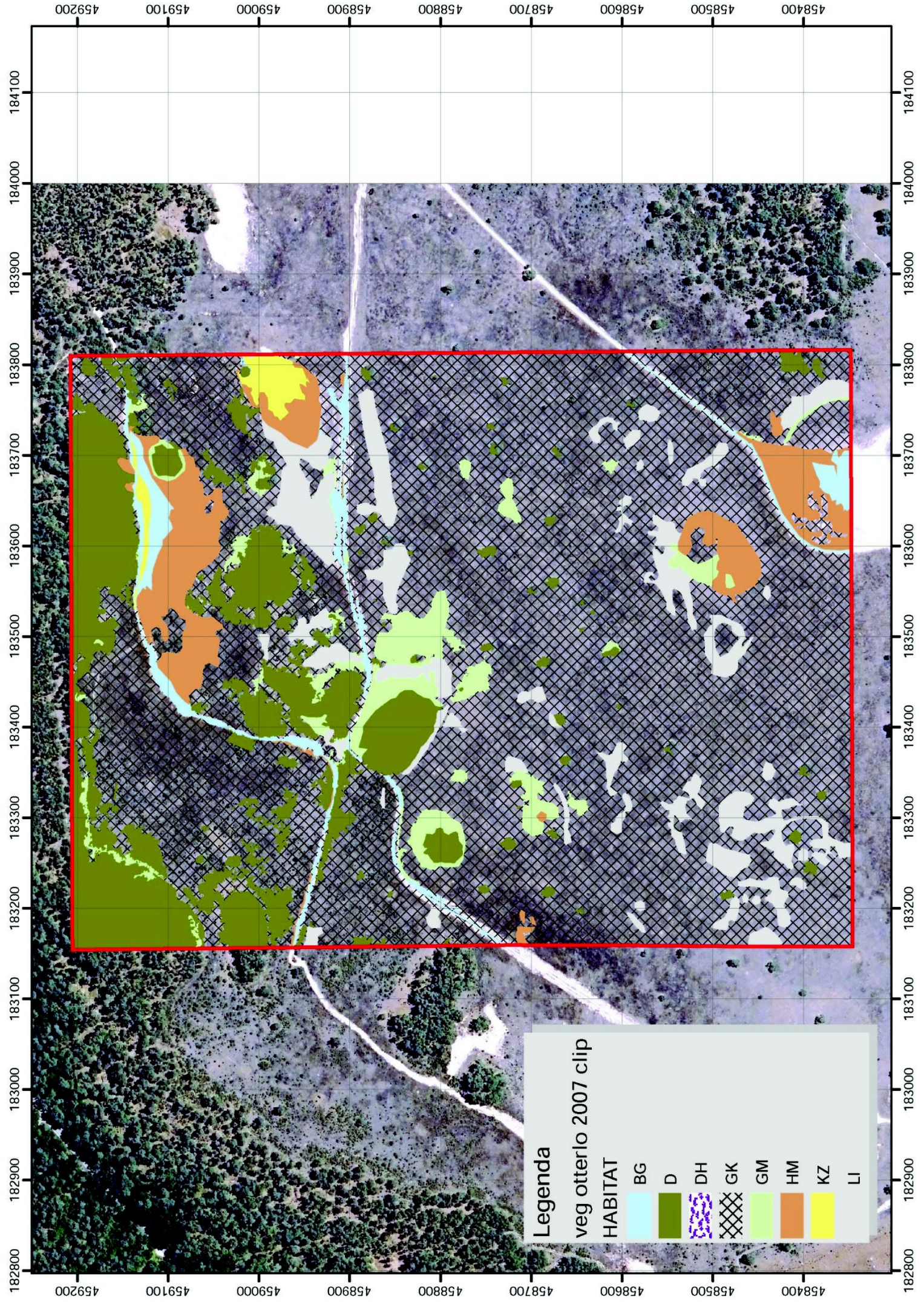


Legenda

veg drunen 2007 clip

HABITAT

BG	Light blue
D	Dark green
DH	Blue cross-hatch pattern
GK	Black cross-hatch pattern
GM	Light green
HM	Orange
KZ	Yellow
LI	Light grey



Legenda
veg otterlo 2007 clip

HABITAT	Symbol
BG	Light blue square
D	Dark green square
DH	Purple cross-hatch pattern
GK	Black cross-hatch pattern
GM	Light green square
HM	Orange square
KZ	Yellow square
LI	White square

Geomorfologie is handmatig gekarteerd aan de hand van het Actueel Hoogtebestand Nederland en validatie in het veld. De kaart is onderverdeeld in drie klassen vergelijkbaar met de methode die door Castel & Koster (1987) in het Hulshorsterzand is gebruikt: 1) stuifzand (a laag van meer dan 20 cm stuifzand), 2) uitgestoven laagten dekzand of perfluvioglaciale afzettingen al dan niet met een dun laagje stuifzand, and 3) forten (plateaurestduinen met een oude podsol of veenbodem nabij de top).

Stikstofdepositie: de totale stikstofdepositie in 2006 in mol ha⁻¹ jr⁻¹ (de Haan *et al.* 2008).

Recreatie is gebaseerd op het aantal bezoekers per jaar in de terreinen (diverse bronnen bij terreinbeheerders) gedeeld door het oppervlak aan paden door de terreinen met een bufferzone van 10 meter.

Gemiddelde neerslag in mm is afkomstig uit Sluijter & Nellestijn (2009).

Gegevensverwerking. Alle kaartlagen zijn met *union* in ArcGIS 9.3 samengevoegd, resulterend in een fijn patroon van $7.9 \cdot 10^5$ polygonen met een totaal oppervlak van 3.5 km^2 , met elk een unieke combinatie van vegetatie, geomorfologie en recreatie-intensiteit. Om onderscheid te maken tussen autonome successie en beheersmaatregelen op de successie terug te zetten (plaggen), is een selectie gemaakt van polygonen die in alle opeenvolgende luchtfotojaren een gelijkblijvend of oplopend successiestadium toegewezen hebben gekregen. Deze set bevatte $4.7 \cdot 10^5$ polygonen en bedekt 2.2 km^2 . Dit was de beste methode om effecten van herstelbeheer uit te filteren, hoewel kleinschalige maatregelen zoals het verwijderen van opslag niet meegerekend kan worden.

Levensduur van openzand is the tijd waarin het zand geheel verdwenen is, gebaseerd op een lineaire extrapolatie van het jaarlijks verlies van openzand, zoals berekend uit de *forward succession* dataset. We gebruikten de volgens formule voor het bepalen van de levensduur:

$$\text{levensduur} = A_0 (t_0 - t) / (A_0 - A_t)$$

waarin A_0 het oppervlak aan openzand is op begintijdstip t_0 , en A_t het oppervlak openzand op een willekeurig later moment t .

Statistische analyse is uitgevoerd met R voor Windows 2.10 en Microsoft Office Excel en Access 2007.

Bijlage 2.2. Uitgebreide scenariotabellen voor de KNMI'06 scenario's. Weergegeven is de klimaatverandering in Nederland rond 2050 ten opzichte van het basisjaar 1990 (Bron: KNMI, 2009).

	G	G+	W	W+
G Gematigd	1°C temperatuurstijging op aarde in 2050 ten opzichte van 1990 geen verandering in luchtstromingspatronen in West Europa			
G+ Gematigd +	1°C temperatuurstijging op aarde in 2050 ten opzichte van 1990 + winters zachter en natter door meer westenwind + zomers warmer en droger door meer oostenwind			
W Warm	2°C temperatuurstijging op aarde in 2050 ten opzichte van 1990 geen verandering in luchtstromingspatronen in West Europa			
W+ Warm +	2°C temperatuurstijging op aarde in 2050 ten opzichte van 1990 + winters zachter en natter door meer westenwind + zomers warmer en droger door meer oostenwind			
	G	G+	W	W+
Wereldwijde temperatuurstijging	+1°C	+1°C	+2°C	+2°C
Verandering in luchtstromingspatronen	nee	ja	nee	ja
Januari				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,1°C	+1,8°C	+2,3°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+4%	+8%	+7%	+15%
Februari				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,2°C	+1,8°C	+2,3°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+4%	+7%	+7%	+14%
Maart				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,2°C	+1,8°C	+2,4°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+3%	+5%	+7%	+10%
April				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,2°C	+1,8°C	+2,5°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+3%	+1%	+6%	+3%
Mei				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,3°C	+1,7°C	+2,6°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+3%	-3%	+6%	-5%
Juni				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,4°C	+1,7°C	+2,7°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+3%	-7%	+6%	-13%
Juli				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,4°C	+1,7°C	+2,8°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+3%	-10%	+5%	-20%
Augustus				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,4°C	+1,7°C	+2,9°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+3%	-12%	+6%	-24%
September				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,4°C	+1,7°C	+2,8°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+3%	-10%	+6%	-19%
Oktober				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,3°C	+1,8°C	+2,6°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+3%	-3%	+6%	-5%
November				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,2°C	+1,8°C	+2,4°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+4%	+3%	+7%	+7%
December				
gemiddelde temperatuur	+0,9°C	+1,2°C	+1,8°C	+2,3°C
gemiddelde neerslaghoeveelheid	+4%	+7%	+7%	+13%

Bijlage bij H5 Bemestingsexperiment

Onderzoeklocaties zijn twee stuifzanden, het Aekingerzand in de gebied met lage stikstofdepositie ($1800 \text{ mol ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$), en het Kootwijkerzand met hoge stikstofdepositie ($2300 \text{ mol ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$). In beide gebieden zijn plots gemarkeerd in 3 verschillende habitattypen, waarbij in elk plot bestond uit 4 behandelmethoden met 4 replica's van 1 x 1 m. Een overzicht van de gebieden en plots staat in Tabel H5.1. Vegetatieopnamen van alle 96 plots zijn gemaakt in november 2006, november 2008 en juli 2009.

Tabel H5.1. Overzicht van locaties en successiestadia.

	Aekinge	Kootwijk
Haarmosmatten met 90% <i>Polytrichum piliferum</i>	+	+
Korstmossenvegetaties	+	+
Matten van <i>Campylopus introflexus</i>	+	+

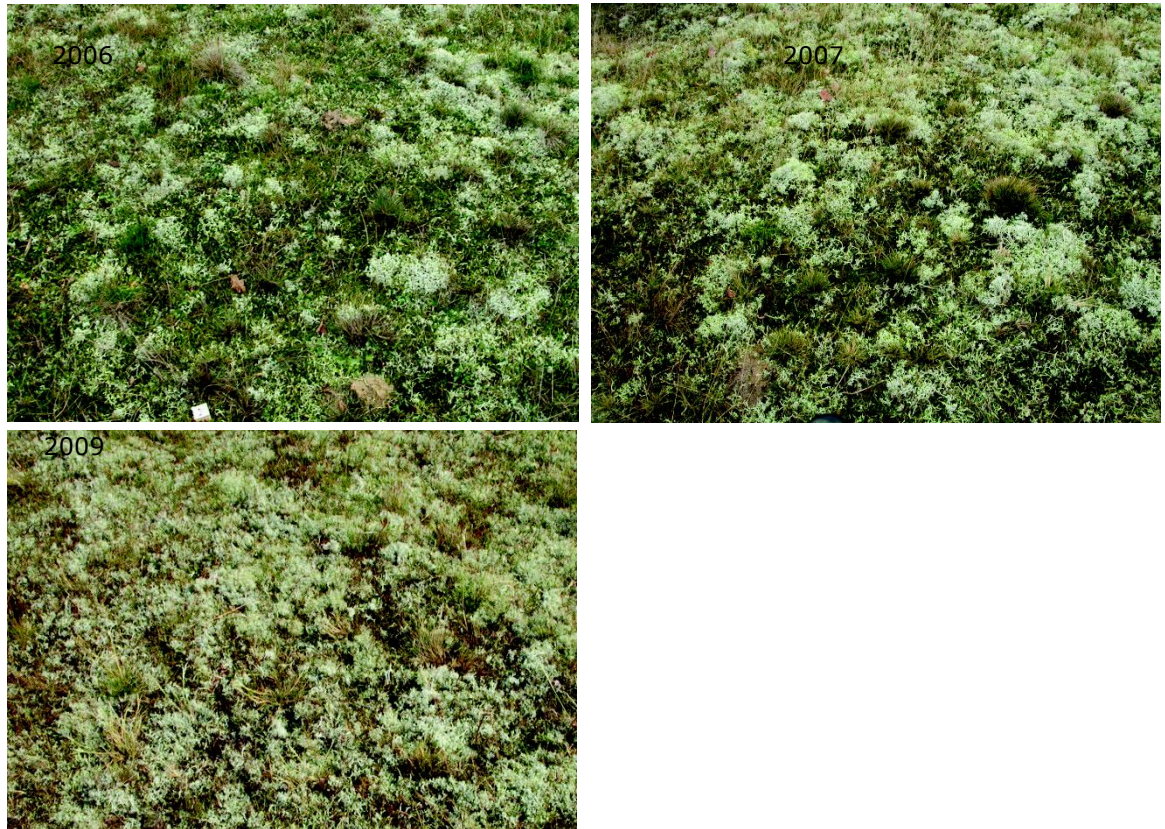
Experimentele bemesting in de plots werd uitgevoerd met een controle en drie behandelingen: stikstof ('N', als NH_4NO_3), fosfor ('P', als Na_2HPO_3) en stikstof + fosfor ('NP'). Alle subplots van 1x1 m, behalve de controleplots zijn zes maal per jaar besproeid met 500 ml gedemineraliseerd water met nutriënten. Het experiment liep van november 2006 tot juli 2009. Stikstof werd toegediend in een dosis van $6000 \text{ mol N ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$, fosfaat in een hoeveelheid $600 \text{ mol P ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$. $6000 \text{ mol N ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$ is ongeveer 2,5 maal de gemiddelde stikstofdepositie in het Kootwijkerzand. De totale stikstofdepositie (achtergrond + bemesting) in het Drouwenerzand is $7800 \text{ mol ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$ en in het Kootwijkerzand ($8300 \text{ mol ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$).

Bodemmonsters van 5 cm van de bovengrond werden verzameld vooraf en na afloop van het experiment (per subplot gemengd van 3 monsters). De monsters werden gedroogd bij $60 \text{ }^\circ\text{C}$ en geanalyseerd op een CNS-analysator om het gehalte aan koolstof en stikstof te bepalen. Monsters werden ook geschud met water in een verhouding van 1:2,5 (bodem:water) en gefiltreerd over een $0,2 \text{ }\mu\text{m}$ membraan. Opgelost organisch koolstof (DOC), fosfaat en anorganisch stikstof (NH_4^+ , NO_3^-) werden gemeten met een Auto Analyzer III (Bran+Luebbe). Kationconcentraties werden gemeten op een Inductively Coupled Plasma Analyser (Fisher Iris Intrepid II). Daarnaast werd ook de pH en geleidbaarheid (EC_{25}) van de waterextracten gemeten.

Vegetatiemonsters zijn alleen aan het einde van het experiment verzameld in het bloeiseizoen van de grassen. De grassen *C. canescens*, *Agrostis vinealis*, *Festuca ovina* and *F. filiformis*, en het rendiermos *Cladonia portentosa* werden met de hand geplukt, gewogen en gedroogd bij $60 \text{ }^\circ\text{C}$. Plantenmateriaal werd fijngemalen tot fragmenten kleiner dan $0,2 \text{ mm}$ en opgelost in geconcentreerd salpeterzuur en zoutzuur en vervolgens voor 25 minuten onder druk gekookt in een magnetron. Kationen, zwavel en fosfor zijn gemeten met een Inductively Coupled Plasma Analyser. Daarnaast werd het koolstof- en stikstofgehalte gemeten met een CNS-analysator.

De hoogte, grootteklassen en aantal stengels van grassen, mossen en korstmossen werden in juli 2009 gemeten in een subplot van $50 \times 50 \text{ cm}$ in het midden van de subplots van $1 \times 1 \text{ meter}$. Polvormige grassen (*Corynephorus* en *Festuca*) werden in klassen van grootte en vitaliteit ingedeeld en het aantal en de lengte van de bloeistengels werd geteld. Voor de matvormende *Agrostis vinealis* werden alleen stengels geteld. Voor de mossen (*Polytrichum piliferum* en *Campylopus introflexus*) en korstmossen (*Cladonia* spp.), werd de gemiddelde hoogte van 3 of 4 individuen gemeten.

Figuur H5.1 toont het effect van een behandeling met natriumwaterstoffsfaat.



Figuur H5.1. De met fosfaat bemeste plot op het Drouwenerzand laat zien dat rendiermossen sterk toenamen van december 2006 (start van het experiment), december 2007 en juli 2009 (einde van het experiment).

Campylopus en korstmossen in haarmosmatten

De bezetting van *Campylopus introflexus* en korstmossen in jonge matten van *Polytrichum piliferum* werd gemeten in transecten van 20 meter lengte en 20 cm breedte, 1 of 2 transecten per stuifzandgebied in 15 gebieden ($n = 25$). De transecten zijn onderverdeeld in segmenten van 1 m. Voor elk segment werd alleen de aanwezigheid van *Campylopus* of korstmossen (*Cladonia* spp. or *Cetraria aculeata*) of beide soorten genoteerd. Alleen groeiplekken $> 1 \text{ cm}^2$ werden meegeteld. Alleen transecten waarbij minder dan 80% en meer dan 20% van de segmenten met een soort bezet was zijn meegeteld. Hierdoor wordt alleen de allereerste vestiging van de soorten bepaald. De gekozen matten van *Polytrichum piliferum* bestonden gewoonlijk uit 90-100% bedekking met *Polytrichum piliferum* en maximaal 10% aan verspreid staande pollen *Corynephorus canescens* en een zeer geringe bedekking aan andere soorten.

Uitzaaien van Campylopus en korstmossen in haarmosmatten

Het uitzaaien van *Campylopus introflexus* en korstmossen in matten van *Polytrichum piliferum* is uitgevoerd in het Wekeromse Zand (gebied met zeer hoge stikstofdepositie) en het Drouwenerzand (lage stikstofdepositie). De volgende soorten werden uitgezaaid: *Campylopus introflexus*, *Cladonia strepsilis*, *Stereocaulon condensatum*, *Cladonia portentosa*, *Cladonia coccifera*. Elke behandeling werd in viervoud uitgevoerd met een controleplot. De subplots hadden een afmetingen van 50x50 cm en hadden voorafgaand aan het uitzaaien een bedekking van 90% *Polytrichum piliferum* en 1 of 2 pollen van *Corynephorus canescens*. De bodem bestond uit een minimaal 30 cm dikke laag stuifzand met een A_n -horizont van circa 2 cm bestaande uit *Polytrichum*-rhizomen. Het aantal uitgezaaide fragmenten bedroeg gemiddeld 35 per subplot. Het aantal fragmenten is geteld aan het begin (3 april 2008) en einde (30 maart 2009) van het experiment.

Kweek van *Campylopus introflexus* op verschillende substraten

Een kweekproef van *Campylopus introflexus* op zand met verschillend organisch stofgehalte en stikstoftoediening is uitgevoerd in Amsterdam met zand van het Kootwijkerzand. Stuifzand (koolstofgehalte: 0,1%) werd vermengd met een sterk organische bodem uit het Aekingerzand (een gebied met lage stikstofdepositie) wat resulteerde in een serie van 0,1%, 0,75% en 1,5% koolstofgehalte. *Campylopus introflexus* werd tot fragmenten van 1 mm gemalen en uitgezaaid in potjes van 8 cm diameter en buiten op een beschutte open plek opgesteld in de periode van 19 juni 2009 tot 23 april 2009. Elke maand werd stikstof toegediend in de vorm van 0, 5 en 10 ml ammoniumnitraatoplossing, equivalent aan 0, 12 en 24 g N m⁻² jr⁻¹. De achtergronddepositie in Amsterdam is ongeveer 23,1 kg N ha⁻² jr⁻¹, waarmee de depositie in de potjes 23,5, 35,1 en 47,1 kg N ha⁻² jr⁻¹ bedroeg. Elke behandeling werd in zesvoud uitgevoerd. Controlepotjes waar geen mosfragmenten werden uitgezaaid vertoonden geen mosgroei aan het einde van het experiment. Alle potjes zijn gefotografeerd onder dezelfde lichtomstandigheden en de foto's zijn daarna geanalyseerd. De relatieve mosbedekking werd bepaald aan de hand van de gemiddelde groenwaarde van de digitale foto's (0 ... 255), minus de groenwaarde van kaal zand. De uitkomst is globaal gelijk aan een zichtbeoordeling, maar objectiever en gedetailleerder.

Mineralisatie-experiment

Voor het bepalen van microbiële activiteit en stikstofmineralisatie vergeleken we het Aekingerzand (een gebied met lage stikstofdepositie, ca. 2000 mol N ha⁻¹ jr⁻¹) en het Wekeromse Zand (hoge stikstofdepositie, ca. 2000 mol N ha⁻¹ jr⁻¹). In beide gebieden werden verschillende successiestadia gekozen (kaal zand, *Polytrichum piliferum*-matten, *Campylopus introflexus*-matten, korstmossenvegetaties, en door *Agrostis vinealis* gedomineerd grasland; Tabel H5.3). In elk geval werden twee series gemaakt: één in de gewone successie vanuit stuivend zand, en een tweede beginnend op een organisch stofrijke bodem op ondiep afgeplagde kapvlaktes.

Tabel H5.2. Kenmerken van de vijf successiestadia.

Successiestadium	Vegetatie
Kaal zand	Kaal zand met hier en daar algen en losse planten van <i>Corynephorus canescens</i>
Polytrichum	90-100% <i>Polytrichum piliferum</i> met losse planten van <i>Corynephorus canescens</i>
Korstmossen	Door <i>Cladonia</i> spp. gedomineerde vegetatie (e.g. <i>macilenta</i> , <i>glauca</i> , <i>ramulosa</i> , <i>strepsilis</i>) op matten van <i>Polytrichum piliferum</i>
Campylopus	80-100% <i>Campylopus introflexus</i> ; met <i>Corynephorus</i> , <i>Polytrichum piliferum</i>
Grassen, mossen, korstmossen	80-90% <i>Agrostis vinealis</i> , <i>Festuca filiformis</i>

Monsters werden in de laatste week van oktober 2008 verzameld bij droog weer.

Verse bodemmonsters werden genomen uit de bovenste 0 - 5 cm van de bodem. Daarnaast werd van *Campylopus* en korstmossen en ectorganische laag verzameld. Bij *Campylopus* is dit het bruine deel van de plant, bij korstmossen het onderste witte deel. Alle monsters werden in viervoud verzameld, in totaal 108 bodemmonsters.

Een deel van de verse monsters werd gedroogd bij 60 °C en koolstof en stikstof werden gemeten in een CNS-analysator (Fisher EA1110). Kationen, nitraat, ammonium en fosfaat werden gemeten met waterextracten met schudverhouding 1:2,5 (monster:water) op een Auto Analyzer III (Bran+Luebbe) en Inductively Coupled Plasma Analyser (Fisher Iris Intrepid II).

Microbiële massa werd bepaald met een deel van de verse monsters na chloroformfumigatie en daarna gemeten als hiervoor beschreven.

Om de stikstofmineralisatie te bepalen werd een deel van de verse monsters eerst twee maanden in petrischalen in het donker bij 14 °C en 90% relatieve luchtvochtigheid bewaard en daarna gemeten als hiervoor beschreven.

Om de microbiële activiteit te bepalen werd de CO₂-productie van de verse monsters bepaald bij kamertemperatuur gedurende tussenpozen van 30 minuten met behulp van gaschromatografie.

Door middel van de bodemdichtheid konden waarden worden omgerekend naar concentraties of activiteit per m² in de bovenste 0-5 cm van de bodem.

Meting van stikstofdepositie

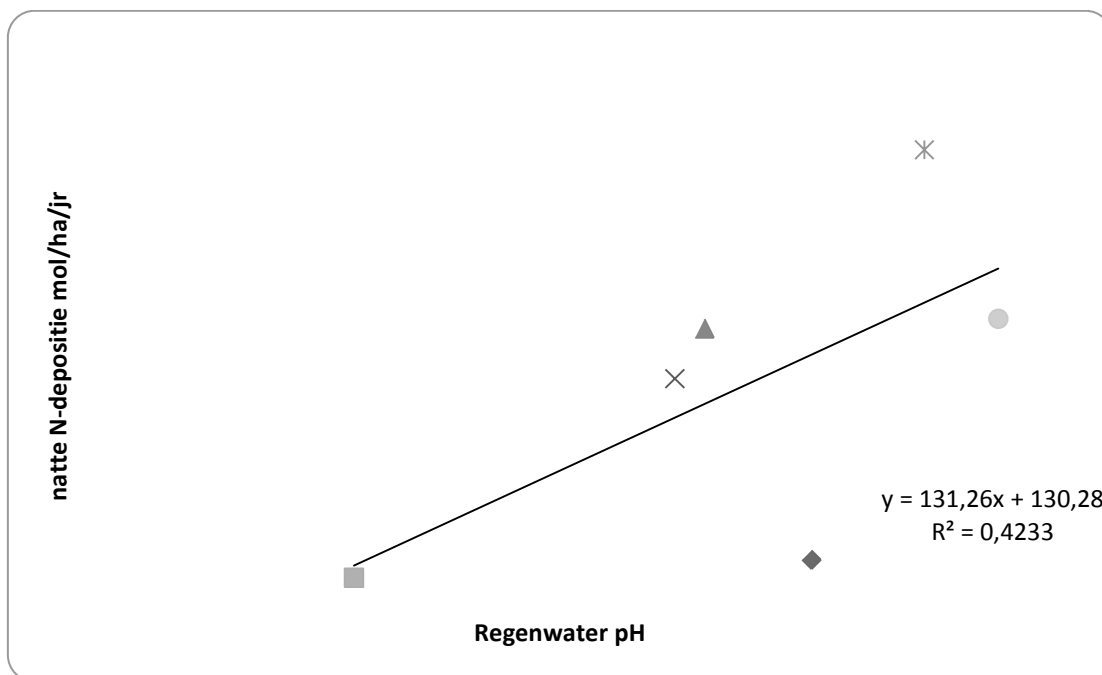
Stikstofdepositie is gemeten in acht van de in dit rapport besproken onderzoeksgebieden. Natte depositie is in de periode mei 2008-april 2009 gemeten in duplo met vangbekers die elke maand werden vervangen. Tegelijk werd droge depositie in duplo gemeten met absorptiebuisjes van Gradko Ltd. De buisjes werden aan het begin van de maand vervangen en opgestuurd ter analyse. In Tabel H5.3 staan de meetduurgewogen gemiddelden van alle metingen. De luchtconcentratie ammoniak was gemiddeld 40% hoger in de zomermaanden, dan in de wintermaanden. De zuurgraad van regenwater hangt in zekere mate af van de stikstofdepositie, die met name uit ammonium bestaat (Fig. H5.2). Tabel H5.4 geeft de depositie van andere stoffen in het regenwater aan. Bij expert judgement is uitgegaan van de luchtconcentratie ammoniak. Deze is omgerekend naar depositie met behulp van een formule uit Cape et al. (2009) bij een depositiesnelheid van 15 cm/s. Voor de gebieden waar geen ammoniak is gemeten is de verhouding tussen de gemodelleerde waarden (Tabel H5.3: RIVM: N_{tot}) en de geschatte waarden voor de gebieden waarin wel is gemeten.

Tabel H5.3. Totale stikstofdepositie in de verschillende stuifzandterreinen op basis van eigen metingen en andere bronnen.

Gebied	Expert Judgement		Eigen metingen			RIVM + EMEP			
	Totaal N-depositie mol/ha/jr	Totaal N-dep. kg/ha/jr	N _{nat} mol/h a/jr	NH ₃ µg/m ³	NH ₄ /NO _x	NH ₄	NO ₃	NH ₄ /NO _x	N _{tot}
TUPs Brandenburg-Z*	1064	14.9	-	-	-	375	262	3,6**	637
Hulshorsterzand	1760	24.6	-	-	-	1410	350	4,0	1760
Aekingerzand	1570	25.5	787	6,2	1,9	1340	480	2,8	1820
Drouwenerzand	1570	25.9	795	6,2	1,9	1225	535	2,3	1760
Weert	2250	32.5	-	-	-	1620	700	2,3	2320
Otterlose Zand	2290	33.3	-	-	-	1490	890	1,7	2380
Lemelerberg	2357	34.7	909	8,2	1,2	1900	580	3,3	2480
Loonse en Dr. Duinen	2357	34.7	-	-	-	2280	200	11,4	2480
Kootwijkerzand	2000	37.2	884	7,9	2,3	1510	1150	1,3	2660
Bergerheide	2500	45.8	913	9,3	1,1	2290	680	3,4	2970
Wekeromse Zand	2857	52.2	996	10,4	2,1	3040	690	4,4	3730
Strabrechtse heide	2857	52.2	-	-	-	2980	750	4,0	3730

* Jueterbog, Reicherskreuzerheide, Lieberhose

** Schatting, berekening alleen mogelijk over natte depositie



Figuur H5.2. Het verband tussen de natte depositie van stikstof en de pH van de regenwatermonsters (gemiddelden voor acht gebieden).

Tabel H5.4. Gevonden stoffen in regenwatermonsters in alle stuifzandgebieden samen, met de gemiddelde concentratie van de stoffen in individuele regenwatermonsters en de depositie per jaar. Verschillen tussen gebieden waren niet significant, behalve voor ammonium en nitraat.

Parameter	Gemiddelde concentratie $\mu\text{mol/l}$	Totale depositie mol/ha/jaar
Na	73,6	385
K	17,8	93
Ca	26,3	137
Mg	12,3	64
Fe	0,10	1
Al	0,30	2
Zn	17,4	91
Mn	0,20	1
Si	1,40	7
P	4,80	25
PO ₄	4,40	23
S	35,0	183
NO ₃	59,1	309
NH ₄	109	572

Bijlagen bij hoofdstuk 6

Bijlage 6.1. Materiaal en methoden faunaonderzoek stuifzanden

Bodemmesofauna

Bemonstering van de bodemmicoarthropoden vond plaats tussen 6 november en 12 december 2006. De bodemmicoarthropoden zijn bemonsterd met behulp van metalen pf-ringen van 5 centimeter doorsnede en 5 centimeter diep. Elk bodemmonster bestaat uit 6 deelmonsters. Hiervan worden in principe de eerste 4 monsters gebruikt voor de analyse, de 2 andere monsters dienen als reserve voor het geval de extractie van bodemmicoarthropoden uit één van de 4 eerste monsters mislukt. Uit proefbemonsteringen bleek dat een aanzienlijk deel van de individuen (9-28 %) dieper dan 5 centimeter in de bodem zit. Er is daarom besloten om alle bodemmonsters tot 10 centimeter diep te steken, dus met twee pf-ringen op elkaar gestapeld. De monsters zijn opgebouwd uit een mos en/of korstmoslaag, strooisel, humus, organische bodem en minerale bodem. Van elke monster zijn de dwarsprofielen van de bodemopbouw beschreven. De bovengrondse vegetatielaag van hogere planten is verwijderd.

Extractie van bodemmicoarthropoden is uitgevoerd met behulp van Tullgren-trechters. Hierbij zijn de beide ringen van één monster bij elkaar in een zeef met opvangbuisje geplaatst voor een periode van een week. De eerste 3 dagen zijn de monsters aan de lucht gedroogd, daarna is een temperatuurgradiënt aangebracht met behulp van warmtelampen boven de monsters. Door in 4 dagen bovenaf steeds sterker te verwarmen, verplaatst de temperatuurgradiënt zich naar beneden. De bodemmicoarthropoden verplaatsen zich met de temperatuur en vallen uiteindelijk door de zeef in de verzamelpot.

Per monster is een mengmonster gemaakt van 4 submonsters. Dit monster is in 10 ml gel gebracht en gehomogeniseerd. Vervolgens zijn 4 steekproeven genomen van 1 ml. In elke steekproef zijn alle individuen geteld en van alle steekproeven samen zijn de eerste 100 individuen gedetermineerd. Determinatie heeft plaatsgevonden tot op een taxonomisch niveau dat een indeling in levensstrategieën en voedselgilden mogelijk was. Hierdoor is een deel van de individuen tot op soort gedetermineerd, een deel tot op geslacht en een ander deel tot op familie of orde. De resultaten uit de steekproeven zijn voor elk taxon omgerekend in dichtheden per vierkante meter.

Bodemmacrofauna

De diversiteit van de bodemmacrofauna in Nederlandse stuifzanden is bepaald aan de hand van bodemmonsters. Deze bodemmonsters zijn plaggen met een afmeting van 60x60 centimeter en een diepte van 5 centimeter. Deze plaggen zijn verdeeld in 9 pseudoreplica's van 20 bij 20 centimeter. De diepte van 5 centimeter is gekozen omdat uit proefmonsters bleek dat minimaal 85% van de bodemfauna zich tijdens de bemonsteringsperiode in deze bodemlaag bevond. Bovendien is de bodemfauna in deze bovenste laag in veel hogere mate beschikbaar voor predatoren (zoals de Tapuit) dan de bodemfauna in diepere lagen. De bemonsteringen zijn verdeeld over de vegetatietypen Buntgras, Ruig Haarmos, lichenen en Grijs Kronkelsteeltje. De monsters zijn genomen in verschillende stuifzandterreinen die verschillen in mate van stikstofdepositie. Voor elk vegetatietype zijn zowel in terreinen met relatief lage (25 kg/ha/jr), hoge (35 kg/ha/jr) als zeer hoge stikstofdepositie (50 kg/ha/jr) telkens 4 plaggen gestoken. Alleen de lichenen vegetaties waren enkel aanwezig in gebieden met een lage tot gemiddelde stikstofdepositie en konden bij hoge stikstofdepositie niet worden bemonsterd. De bemonstering is zoveel mogelijk verdeeld over verschillende terreinen (zie tabel H6.1). Tot de bodemfauna worden hier alle diergroepen gerekend die tenminste een deel van hun leven in de bodem (inclusief strooisellaag) leven.

Tabel H6. 1. Overzicht van bemonsteringslocaties bodemmacrofauna in stuifzandterreinen

stuifzandterrein	stikstof-depositie	vegetatie type			
		Buntgras	Ruig Haarmos	Lichenen	Grijs Kronkelsteeltje
Aekingerzand	25.9	4	2		4
Drouwenerzand	25.5		2	4	
Kootwijkerzand	37.2	4	2		2
Otterlose zand	33.3		2	4	2
Bergerheide	45.8				2
Wekeromse Zand	52.2	4	4		2
n plaggen	totaal 44	12	12	8	12
n pseudoreplica's	totaal 396	108	108	72	108

Populatiedynamiek Zandoorworm

Van alle exemplaren van *L. riparia* uit potvalvangsten uit seizoen 2003 en het voorjaar van 2004 van het Wekeromse Zand en de seizoenen 2005 en 2007 van het Kootwijkerzand is het ontwikkelingsstadium (nimf of adult) en het geslacht van adulte dieren bepaald. Van alle dieren is met behulp van een binoculair de kopschildbreedte gemeten, die vervolgens per jaar zijn uitgezet in een grafiek. De breedtes zijn ingedeeld in klassen waarmee de verschillende stadia van vervelling van de nimfen herkend kunnen worden. Vervolgens is elk individu ingedeeld naar nimfenstadium. Met behulp van de database van het KNMI is er voor elk van de bemonsterde seizoenen een overzicht gemaakt van de gemiddelde temperatuur en het aantal zonuren. De gegevens zijn afkomstig van weerstation nummer 275 (Deelen). Dit weerstation ligt in de buurt van bemonsteringslocaties. Deze klimaatgegevens zijn gekoppeld aan de verzamelde data van *L. riparia*.

Bepaling voedselkwaliteit Buntgras:

Scheiding in water, vaste stof en chloroform

1. Knip het Buntgras fijn en vermaal het in de kogelmortier
2. weeg het Buntgras
3. breng in oplossing met 1 ml demiwater in een ep (tot#)
Na deze stap kan het monster worden ingevroren
4. voeg 0,4 ml chloroform toe en schud
5. centrifugeer 4 minuten op 12.000 rpm.

Het epje bevat nu 3 lagen, van boven naar onder zijn dat:

De waterlaag bevat nu vitamine B2

De chloroformlaag bevat nu carotenen en chlorofyl.

Daar tussenin bevindt zich nog een vaste stof laag.

De waterfractie (wf)

1. weeg de ep (wf#) waar je de waterfractie in gaat pipetteren
2. pipetteer zorgvuldig de waterfractie over in de nieuwe ep, en weeg opnieuw.
3. Vries ep wf# voor de vitamine B2 bepaling

Chloroform fractie (chl)

1. weeg een ep (chl#)
2. Pipetteer de chloroform uit de tot# ep (waar nu nog alleen vaste stof en chloroform in zit, steek hiervoor de pipet door de vaste stof heen) in de chl# ep.
3. weeg de ep nogmaals
4. pipetteer 0,1 ml in een cuvet en meet het extinctiespectrum. Noteer de maximale extinctiewaarde van caroteen (~460 nm) en van chlorofyl (~668 nm), en de precieze golflengte vd pieken. In het geval dat een monster te donker is voor het apparaat, en het buiten het meetbereik valt, nog een keer 1:1 verdunnen met chloroform.

Sprinkhanen:

- Alle (droog)gewichten worden in 4 decimalen achter de komma (tot 0,0001 g) gewogen.
- Na drogen (in stoof of warmteblok) controleren of de sample droog is door het epje onder koud water te houden.

Verdeel de sprinkhanen in 2 groepen

Groep 1 wordt gebruikt voor drooggewichtbepaling

Indien een sprinkhaan één poot heeft, gebruiken voor drooggewicht. Poot en lichaam apart wegen.

Groep 2 wordt gebruikt voor de bepaling van de hoeveelheid vet, chitine, vitamine B2 (riboflavine), en carotenen

Groep 1: Drooggewicht bepaling

1. Bepaal het geslacht en de soort van de sprinkhaan (en het gebied)
2. Bepaal het versgewicht
3. Droog 24 uur in de stoof bij 104 °C, tot al het water verdampt is
4. Bepaal het drooggewicht van de sprinkhaan

Groep 2: Scheiding in water, vaste stof en chloroform

1. Bepaal het versgewicht van de sprinkhaan
2. verknip de sprinkhaan en mortier hem met 0,5 ml demiwater
3. voeg nog eens 0,5 ml demiwater toe en mortier verder
4. weeg een epje (tot#)
5. Pipetteer de vloeistof in een epje
 - i. Na deze stap kan het monster worden ingevroren
6. voeg 0,4 ml chloroform toe en schud
7. centrifugeer 4 minuten op 12.000 rpm.

Het epje bevat nu 3 lagen, van boven naar onder zijn dat:

De waterlaag bevat nu wateroplosbare eiwitten en vitamine B2

De vaste stof laag bevat nu chitine, vaste eiwitten en grote lipoproteïnen

De chloroformlaag bevat nu vetten, carotenen en chlorofyl.

De waterfractie (wf)

1. weeg de ep (wf#) waar je de waterfractie in gaat pipetteren
2. pipetteer zorgvuldig de waterfractie over in de nieuwe ep, en weeg opnieuw.
3. Weeg een ep (wf#a)
4. pipetteer 0,4 ml van de waterfractie in deze ep
5. Laat overnacht indampen in een warmteblok bij 95 °C. Laat de ep open staan
6. Bepaal het gewicht van de ep. Het verschil in gewicht is de hoeveelheid wateroplosbaar eiwit in 0,4 ml water
7. Vries ep wf# voor de vitamine B2 bepaling

Chloroform fractie (chl)

1. weeg een ep (chl#)
2. Pipetteer de chloroform uit de tot# ep (waar nu nog alleen vaste stof en chloroform in zit, steek hiervoor de pipet door de vaste stof heen) in de chl# ep.
3. weeg de ep nogmaals
4. pipetteer 0,1 ml in cuvet en meet het extinctiespectrum. Noteer de maximale extinctiewaarde van caroteen (~460 nm) en van chlorofyl (~668 nm), en de precieze golflengte vd pieken.
5. pipetteer *zoveel mogelijk* terug in de ep
6. laat de ep indampen op 60 °C.
7. Weeg de ep. Het verschil in gewicht is de hoeveelheid vet

Vaste fractie (tot#)

De tot# epjes bevatten alleen nog vaste stof

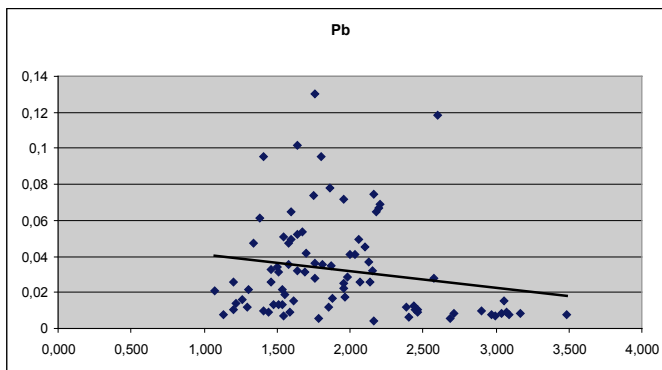
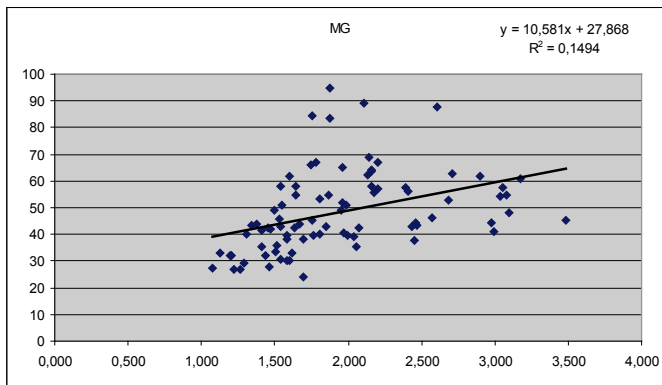
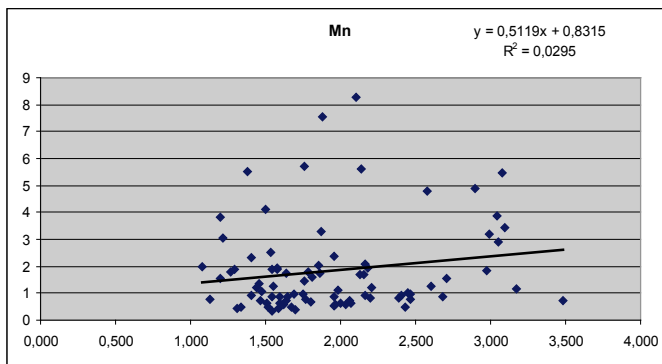
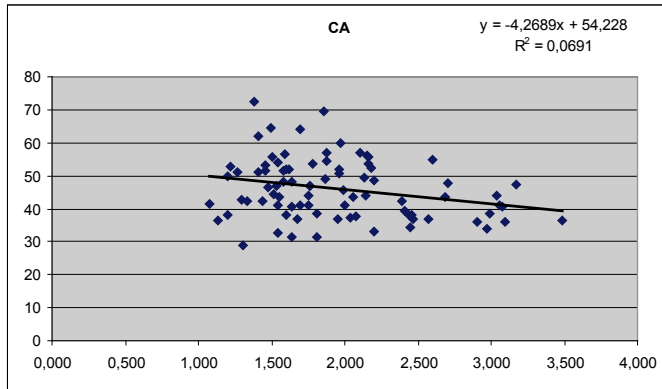
1. Zet de epjes overnacht in warmteblok op 60 °C, om al het resterende vocht uit te dampen. Doe dit niet op 95 °C, dan kan de fractie eruit waaien.
2. Weeg de ep.

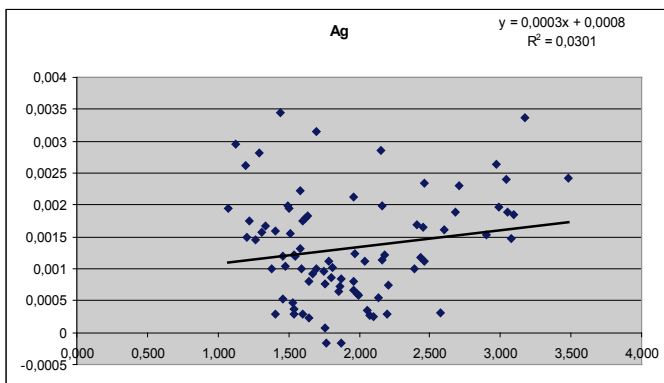
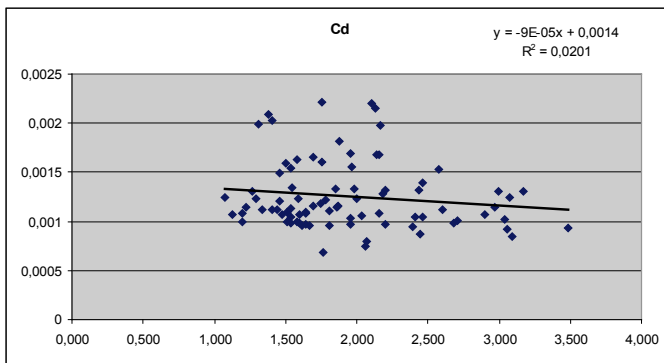
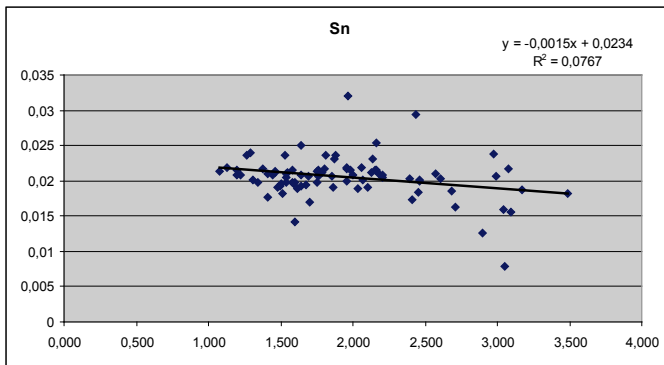
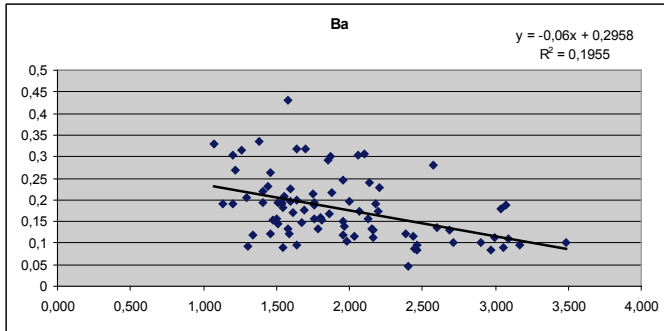
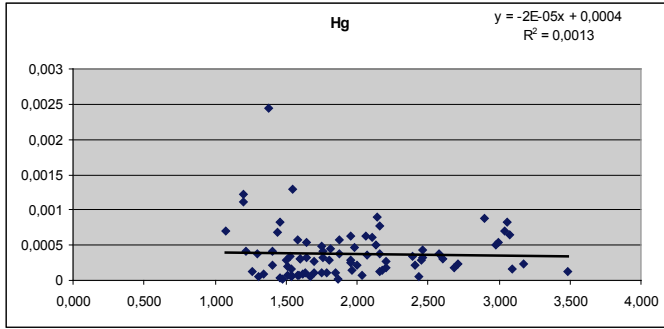
3. Voeg 1 ml 15% KOH toe (=2,7 M). (Het vaste eiwit wordt wateroplosbaar, de chitine wordt verzeept)
4. Maak een gaatje in de dop van de ep en zet hem 10 min in het warmteblok bij 95 °C (kookpunt van KOH)
5. Vervang de dop van de ep en centrifugeer 4 min bij 12.000 rpm.
6. Gooi de supernatant weg (de chitine zit in de pallet)
7. Voeg 1 ml water toe
8. Centrifugeer 4 min bij 12.000 rpm
9. Gooi de supernatant weg
10. Herhaal stap 6 t/m 8, totdat de vloeistof vrijwel helder is na centrifugeren.
11. Damp de pallet in. Zet de ep daarvoor in het warmteblok bij 95 °C, ongeveer een uur.
12. Zet de oude dop er weer op en weeg de ep. Het verschil in gewicht met de lege ep is de chitine fractie, het verschil in gewicht met de ep die overnacht gestaan heeft in het warmteblok (vaste fractie punt 2) is de eiwitfractie.

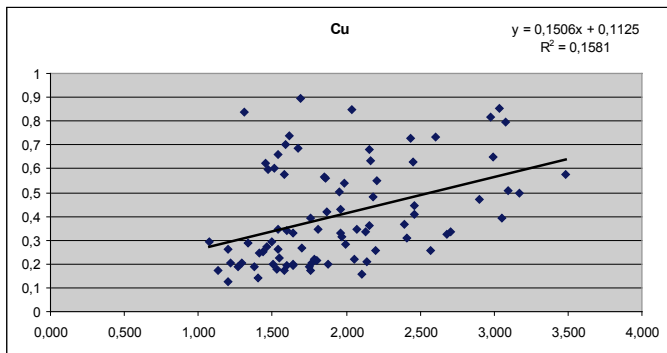
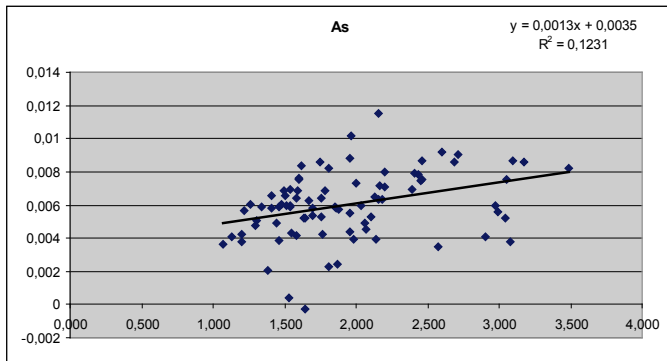
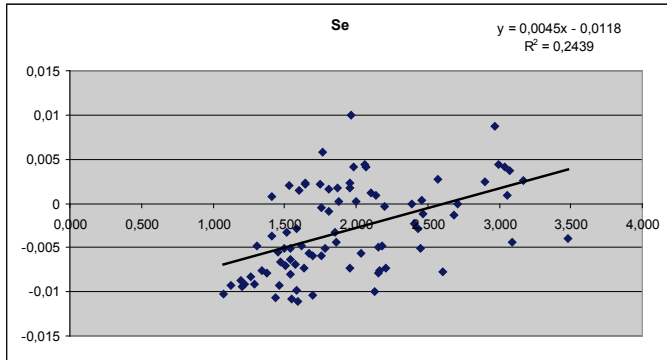
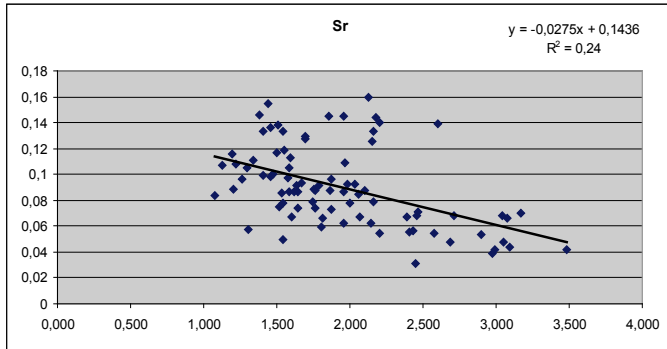
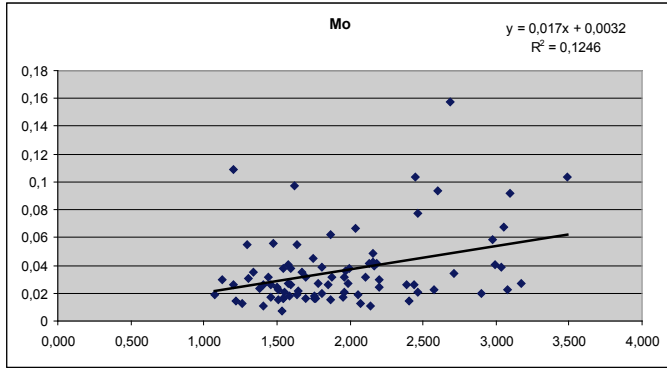
Vitamine B2 bepaling

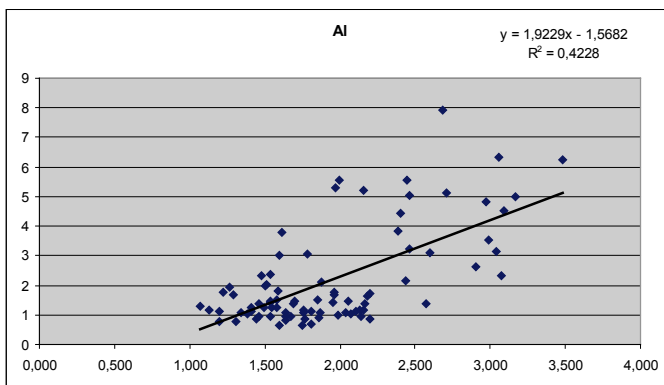
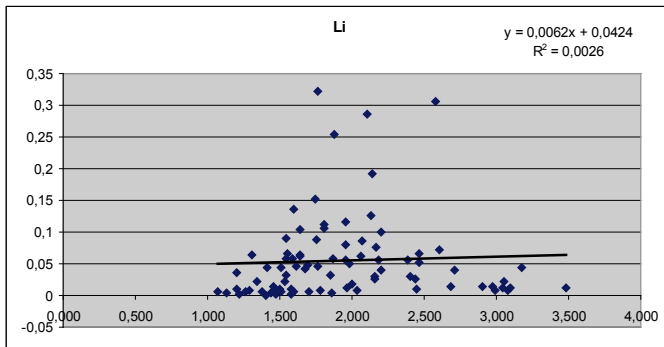
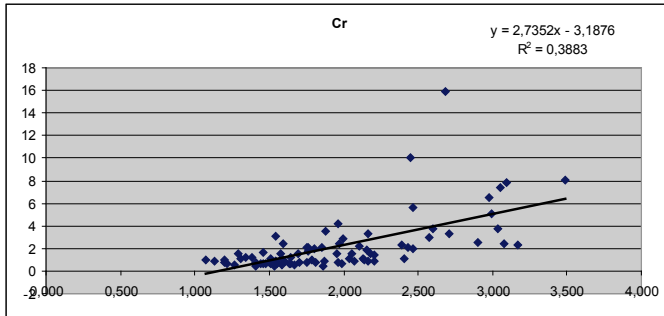
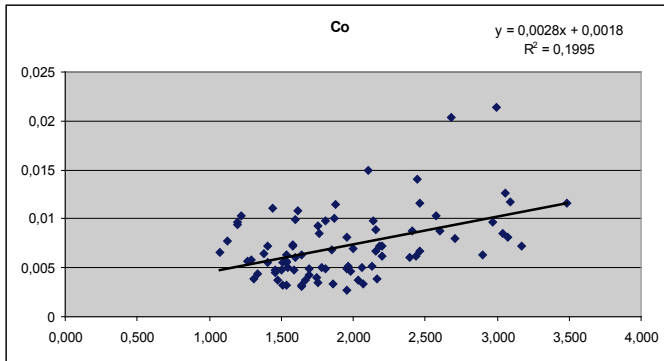
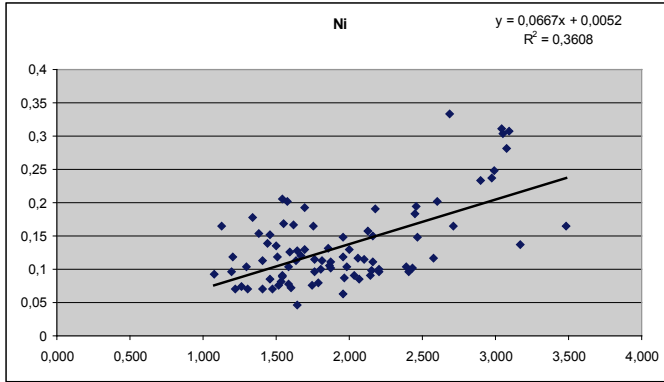
1. Laat ep wf# ontdooien
2. Pipetteer 100 µl over in ep B2#
3. Voeg aan ep B2# 75 µl 6 molair HCl toe (gbruik handschoenen, in zuurkast).
4. Maak een gaatje in de dop van de ep. Zet de ep 75 minuten in een warmteblok bij 95 °C.
5. Centrifugeer 5 minuten bij 12.000 rpm
6. Weeg ep wf#b
7. Pipetteer de supernatant over in ep wf#b
8. Voeg KMnO₄ toe in druppels van 1 µl, tot de roze kleur pas na ongeveer 20 seconden verdwijnt
9. Vries in voor latere analyse

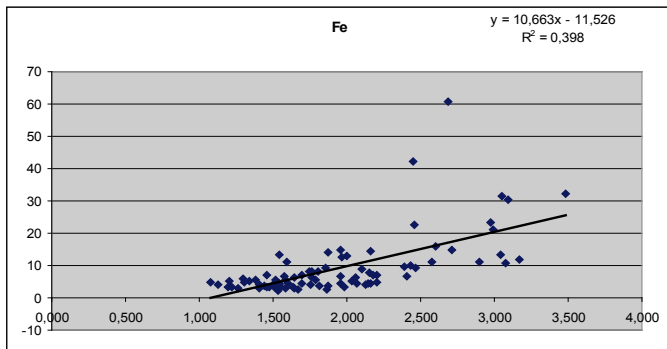
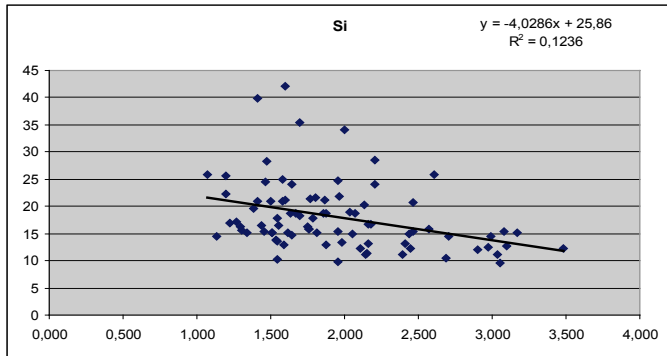
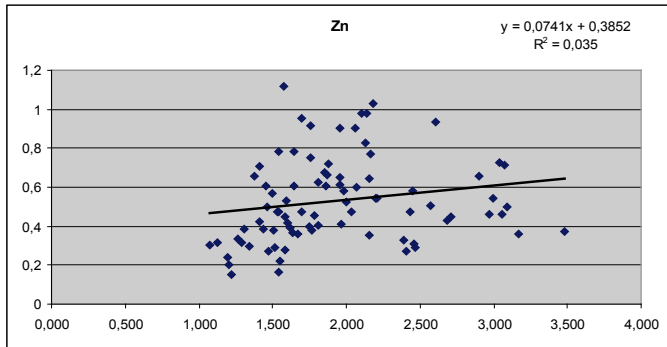
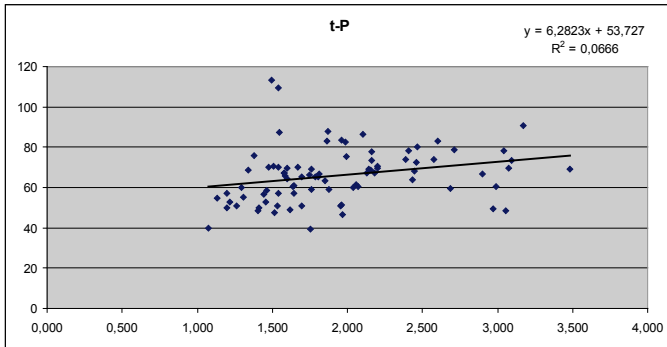
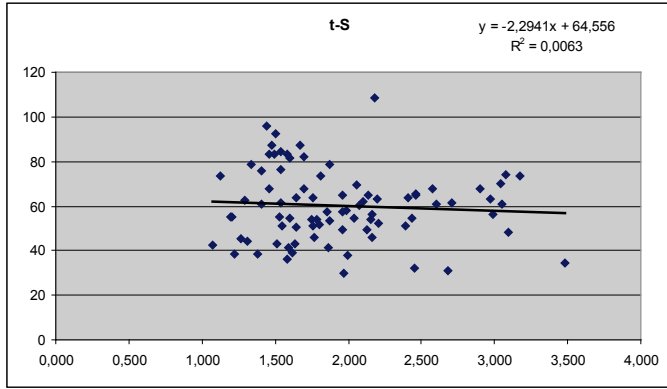
Bijlage 6.3 Grafieken analyse correlatie mineralgehaltenes en stikstofconcentratie in Buntgrasplanten







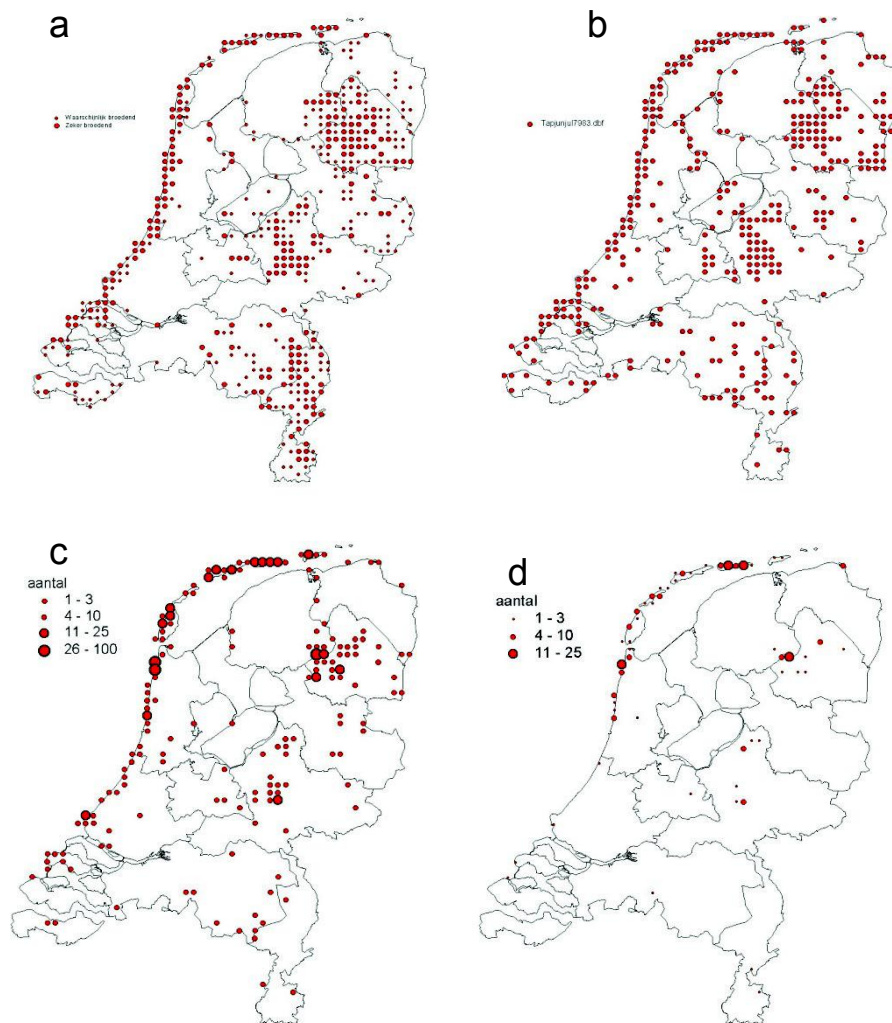




Bijlage 6.4: Regionale trends van de Tapuitenpopulaties in Nederland

De recente afname van de Tapuitenpopulaties in Nederland verloopt niet synchroon in alle delen van het land. Tot in de jaren '60 van de vorige eeuw kwam de soort voor in agrarisch gebied, mits niet al te intensief gebruikt. De Tapuit is uit de agrarische gebieden al enkele decennia volledig verdwenen en komt sindsdien enkel nog voor in heiden, stuifzanden en kustduinen (van Turnhout et al 2006).

Op de heideterreinen van de Veluwe worden de hoogste aantallen begin jaren tachtig geregistreerd, na een toename in de jaren daarvoor. Sinds die tijd is van een continue afname sprake, en dat geldt in vergelijkbare mate ook voor de Brabantse en Limburgse heidevelden (Fig. H6.1). De Drentse heidevelden laten een wat afwijkend patroon zien, met een toename in de jaren tachtig en maximale aantallen begin jaren negentig.

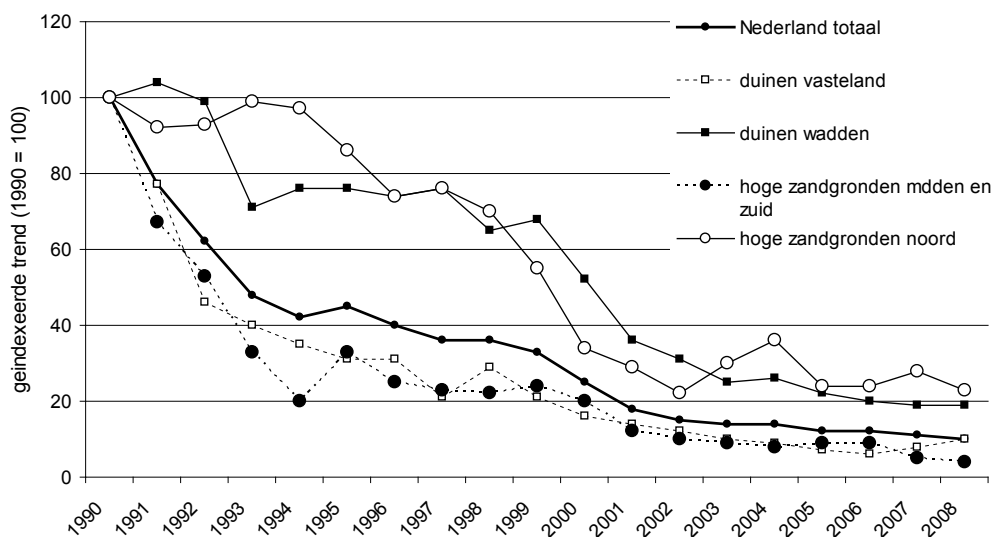


Figuur H6.1. Verspreiding en aantallen van de Tapuit in Nederland per atlasblok in (a) 1973-77 (Teixeira 1979; alleen waarschijnlijke en zekere broedgevallen opgenomen), (b) 1978-83 (SOVON 1987; alleen atlasblokken waar de soort zowel in juni als in juli werd waargenomen), (c) 1998-2000 en (d) 2005 (SOVON 2002 & 2007; alleen waarschijnlijke en zekere broedgevallen opgenomen).

Ook hier is echter de afgelopen tien jaar van een sterke afname sprake. De verlate reactie op de noordelijke zandgronden komt, zeker voor de jaren negentig van de vorige eeuw, voor een deel op conto van het Aekingerzand, waar vanaf ongeveer 1990 op grote schaal bos is gekapt en Tapuiten zich vestigden op de geaccidenteerde kapvlaktes.

In de jaren negentig van de vorige eeuw verdwijnt de soort goeddeels uit de Zuid- en Midden-Nederlandse heide- en stuifzandgebieden. De areaalinkrimping zet zich voort in de huidige eeuw. Uit de kaart van 2005 komt duidelijk naar voren dat de verspreiding in noordelijke richting inkrimpt (Fig. H6.2). De heidegebieden van Noord-Brabant en Limburg, alsmede de duinen ten zuiden van het Noordzeekanaal zijn inmiddels nagenoeg verlaten, terwijl ook de verspreiding in Drenthe duidelijk ijler geworden is. In de duinen nemen de aantallen vanaf 1960 aanvankelijk sterk toe, om eind jaren zeventig een maximum te bereiken. Vanaf de jaren tachtig namen de aantallen Tapuiten in de duinen sterk af, ogenschijnlijk nog het minst in de vastelandsduinen ten noorden van het Noordzeekanaal. Vanaf begin jaren negentig gaat de afname sneller, vooral in de vastelandsduinen ten zuiden van het Noordzeekanaal (Fig. H6.2).

In 2008 broedden tussen de 230-270 paren Tapuiten in Nederland, waarmee de soort even zeldzaam is als de Grauwe Klauwier! De belangrijkste gebieden voor de Tapuit in Nederland zijn de duinen van Noord-Holland (33 %), de Waddeneilanden (26%) en de stuifzandgebieden in Noord-Nederland (27%). Het Aekingerzand en de Kop van Noord-Holland (Noordduinen) zijn de belangrijkste broedgebieden voor Tapuiten in Nederland. Het Aekingerzand herbergt ongeveer 62% van de binnenlandse populatie. In vergelijking met 2005 zijn de Tapuitenpopulaties in de Noord-Hollandse duinen stabiel en de populatie op het Aekingerzand stabiel en wellicht toegenomen. De overige populaties zijn (waarschijnlijk) licht tot sterk afgenomen. Ondanks de marginaal positieve geluiden uit de vastelandsduinen en het Aekingerzand blijft (her)kolonisatie van ogenschijnlijk geschikte broedterreinen vooralsnog uit. Uit recent onderzoek blijkt dat Tapuiten behoorlijk trouw zijn aan hun geboortegrond. Er is een geringe mate van uitwisseling door eerstejaars vogels tussen bestaande populaties in de Noord-Hollandse duinen, maar dispersie naar voorheen niet-bezette terreinen is slechts 1 keer waargenomen binnen een afstand van 7 kilometer van de populatie in het Vogelduin (Van Oosten *et al.* 2009).



Figuur H6.2. Aantalsontwikkeling van de Tapuit als broedvogel in verschillende regio's in Nederland de vastelandsduinen ten zuiden van Noordzeekanaal, vastelandsduinen ten noorden van Noordzeekanaal en duinen op de Waddeneilanden, heide- en stuifzandgebieden in Noord-Brabant en Limburg, op de Veluwe en Utrecht (midden en zuid) en in Drenthe en Friesland (noord). De index in 1990 is op 100 gesteld. Bron: BMP/LSB/OT (NEM, SOVON/CBS).