

Veranderingen in droge stuifzandbegroeiingen bij Kootwijk na kappen en verwijderen van Grove dennen

F.J.A. Daniëls & O. Krüger

In de jaren 1965-1975 werden de Veluwe stuifzandbegroeiingen typologisch onderzocht door de Rijksuniversiteit Utrecht, terwijl in de eerste helft van de jaren 80 met name de vegetatiestructuur en vegetatiedynamiek van deze vegetatietypen in de belangstelling stond. Ook door de Westfälische Wilhelms-Universität in Münster, Duitsland en door de Landbouw Universiteit te Wageningen (m.n. door Masselink), wordt nog regelmatig onderzoek verricht aan Nederlandse stuifzandgraslanden. Veel waardevolle gegevens bevinden zich in opnamenboekjes, ongepubliceerde doctoraalverslagen of in concept-publicaties. Er is dus meer plantensociologisch onderzoek verricht aan de Nederlandse stuifzandgraslanden van het binnenland dan het aantal publicaties doet vermoeden (vgl. Westhoff et al. 1995).

Westhoff & Den Held (1969), Cleef et al. (1970) en Masselink (1994) leverden belangrijke bijdragen tot de typologie en synsystematiek van deze vegetatietypen. Stoutjesdijk (1959) bestudeerde vooral ecologische en syndynamische, Barkman (1968) ook methodische aspecten (zie ook Stoutjesdijk & Barkman 1992).

Synusiae in het *Genisto anglicae-Callunetum* R.Tx 1937 en het *Spergulo-Corynephorum canescentis* (R.Tx 1928) Libbert 1933 werden beschreven door Daniëls et al. (1985), terwijl recentelijk Van Rheenen et al. (1995) de biomassa- en de nutriëntenver-

deling in fytoceenosen van deze associaties onderzochten.

Onderzoek naar vegetatieveranderingen in stuifzandgebieden is schaars. Het precieze verloop van de psammoserie is eigenlijk niet bekend. De schema's van bosregeneratie op stuifzand, uitgaande van het *Spergulo-Corynephorum* via het *Genisto-Callunetum* tot het *Leucobryo-Pinetum* of *Betulo-Quercetum* (o.a. Westhoff & Den Held 1969, Ten Houten 1977) berusten op extrapolatie van vegetatiepatronen, en op interpretatie van bodemtypen en vroeger landgebruik.

Onderzoek van permanente kwadraten (PQ's) is hier pas laat en op bescheiden schaal op gang gekomen (vgl. Daniëls et al. 1987, Daniëls 1990). Dit hangt vermoedelijk samen met de aard van de vegetatie (weinig hogere planten, veel 'moeilijke' korstmossen) en het extreme karakter van de standplaats (droog, voedselarm, zuur), hetgeen tot een relatief geringe vegetatiedynamiek leidt, waardoor veranderingen in termen van successie pas generaties later zichtbaar worden.

De laatste jaren valt een verhoogde activiteit te registreren in de vorm van het opzetten van monitoronderzoek in enkele gebieden op de Veluwe, waarbij ook oude en recente opnamen van stuifzandgebieden vergeleken werden, teneinde iets over veranderingen aan de weet te komen (Ketner-Oostra 1993, 1994, 1995).

Permanent kwadraat	KW1	KW4	KW5	KW3	CW4	KW2	CW2	CW5	CW6	CW1	CW3
Jaar 19 -	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82	82
Vegetatietype	ttv	tva	tva	tva	ctv	ctv	ctv	ctv	ctv	ctv	ctv
<u>Kensoorten Spergulo-Corynephorum:</u>											
<i>Spergula morisonii</i>	1a	+	r	+	+	1a	.	1a	1a	.	+
<i>Cetraria muricata*</i>	+	.	1a	1a	.	r
<i>Cladonia zopfii</i>	.	.	.	r	r	.	.	1a	.	.	+
<i>Stereocaulon condensatum</i>	r	.
<u>d variant van <i>Festuca ovina</i> s.l.:</u>											
<i>Festuca ovina</i> s.l.	.	r	3a	2b	4a	r	1a	2a	2a	2b	2b
<i>Agrostis vinealis</i>	.	1a	r	2a	1b	.	.	.	+	+	+
<i>Campylopus introflexus*</i>	.	+	.	4b	2a
<i>Pohlia nutans</i>	.	.	2b	2m
<u>D cladonietosum:</u>											
<i>Polytrichum piliferum</i>	.	+	.	+	2b	5a	4a	5a	4b	2m	+
<i>Cladonia coccifera*</i>	.	.	.	1a	1b	2m	2m	2m	1b	1b	2b
<i>Cladonia floerkeana*</i>	.	.	.	+	2a	1a	1a	1a	2a	2a	2a
<i>Cladonia chlorophaea*</i>	1a	.	+	.	1b	2a	3a
<i>Cladonia gracilis*</i>	.	.	r	.	1a	.	+	1a	+	r	1a
<i>Cladina portentosa</i>	2b	.	r	+	1b	r	+
<u>Kensoorten V/O/K:</u>											
<i>Corynephorus canescens</i>	r	+	.	1a	2a	1a	1a
<i>Ceratodon purpureus</i>	4a	4a
<u>Overige soorten:</u>											
<i>Placynthiella icmalea*</i>	.	.	.	+	+	.	.
<i>Bryum spec.</i>	2a	2a
<i>Pinus juv.</i>	r
<i>Hypogymnia physodes</i>	r

Tabel IA: De floristische samenstelling van de 11 PQ's in 1982.

In Daniels (1990) worden de eerste resultaten van 7 jaar PQ-onderzoek (1982-1989) beschreven. Daarbij stond de vraag centraal welke invloed verstoring door het kappen en verwijderen van *Pinus sylvestris* op dichtgroeïend stuifzand heeft op het gesloten korstmossenrijke *Spergulo-Corynephorum* ('lichenensteppe'). Onderhavige publicatie is hierop een vervolg, en is gebaseerd op de veranderingen die in 12 jaar PQ-onderzoek (1982-1994) geregistreerd werden.

Het gebied en de PQ's

De PQ's liggen in het Caitwickerzand en Kootwijkerzand ten noorden van de auto-

snelweg E8 bij Kootwijk. Het plantendek bestond (en bestaat) hoofdzakelijk uit een gesloten, korstmossenrijke vegetatie met wisselende dominantie van *Corynephorus canescens*, *Agrostis vinealis* en *Festuca ovina* s.l., met verspreid staande vliegdennen. Begrazing speelde en speelt geen rol van betekenis (zie verder Koster 1978, Daniels 1990, Ketner-Oostra 1993).

De volgende beheersmaatregelen werden hier in de jaren 70 doorgevoerd (informatie van Boswachterij Garderen-Oost, Van der Velde 1982).

In het Caitwickerzand werden in de periode 1974/1975 de vliegdennen geveld, de takken (m.b.v. handkracht) verbrand en het hout volgens de 'sortimentenmethode' m.b.v. lichte trekker en een eenassige aan-

Permanent kwadraat	KW1	KW4	KW5	KW3	CW4	KW2	CW2	CW5	CW6	CW1	CW3
Jaar 19 -	94	94	94	94	94	94	94	94	94	94	94
Vegetatietype	ctv	ctv	ctv	ctv	ctv	ctv	ctv	ctv	ctv	ctv	ctv
<u>Kensoorten Spergulo-Corynephorum:</u>											
Spargula morisonii	2m	1a	2m	1a	1b	1b	1a	+	2m	1b	2m
Cetraria muricata*	.	.	r	r	r	+	r	2a	2a	r	1a
Cladonia zopfii	.	r	.	.	1a	+	+	r	.	.	.
Stereocaulon condensatum	r
<u>d variant van Festuca ovina s.l.:</u>											
Festuca ovina s.l.	2b	1a	2a	3a	1b	.	1a	1a	2a	3b	3a
Agrostis vinealis	2b	3a	1a	1b	2b	.	2a	.	+	.	1b
Campylopus introflexus*	3b	3b	3a	3a	2b	1a	.	2b	2a	1a	1a
Pohlia nutans	1a	.	.	+	.	+	.	r	r	.	+
<u>D cladonietosum:</u>											
Polytrichum piliferum	2a	1a	.	2a	2b	4b	4a	4b	3a	1a	1b
Cladonia coccifera*	+	1b	1a	1a	1a	2a	+	2b	2a	2a	2a
Cladonia floerkeana*	1b	2a	2a	1a	2a	1a	2a	2b	2a	2b	2a
Cladonia chlorophaea*	1a	1b	1a	1a	1b	+	2a	1a	2a	2a	2a
Cladonia gracilis*	r	1a	r	r	2a	.	1b	1a	1b	2a	2a
Cladina portentosa	.	r	r	+	1b	.	+	1a	1b	2a	2b
<u>Kensoorten V/O/K:</u>											
Corynephorus canescens	1b	.	2a	1b	2a	2b	2b	2b	2b	.	1a
Ceratodon purpureus
<u>Overige soorten:</u>											
Placynthiella icmalea*	+	.	+	r	1b	r	r	1a	2a	.	r
Cladonia furcata	r	.	.
Rumex acetosella	1a	.
Dicranum scoparium	r

Tabel 1B: De floristische samenstelling van de 11 PQ's in 1994.

hangwagen afgevoerd. Het naaldstrooi-
sel werd in 1974 afgevoerd, met behulp van
een lichte trekker en een eenassige aan-
hangwagen.

In het Kootwijkerzand werden de vlieg-
dennen in 1978/1979 geveld; het houttrans-
port vond plaats volgens de 'langhoutme-
thode' met behulp van een middelzware
trekker en sleeptang. In 1979/1980 werden
de takken verbrand met behulp van shovel
en takkenschuif. Asresten werden begraven;
naaldstrooi- en naaldstrooi- en naaldstrooi-
sel werd in 1978 afgevoerd met behulp van
lichte trekker en eenassige aanhangwagen.

Teneinde de effecten van deze twee ver-
schillende beheersvormen op de vegetatie
te onderzoeken werden enkele jaren later,

in 1982, 11 PQ's van één vierkante meter
uitgezet in 'gestoorde' en 'ongestoorde' fy-
tocoenosen, gelegen in de stabielere, door
de vegetatie vastgelegde delen van de twee
stuifzandgebieden, waar geen zandtrans-
port meer plaatsvindt.

De PQ's op het Caitwickersand, CW1-
6, liggen overwegend in de uitgestoven
laagte van dit gebied. De PQ's KW1 en
KW5 liggen in het laagste, uitgestoven deel
van het Kootwijkerzand, en de PQ's KW2-
4, liggen in het iets hoger gelegen deel van
dit gebied.

Anders dan in Daniels (1990), waarin de
vegetatie van de grasrijke PQ's in 1982 tot
de *Festuca ovina* s.l. gemeenschap of het
Agrostietum coarctatae gerekend werden,
worden nu alle 11 PQ's syntaxonomisch als

	pH	Konduktiviteit [$\mu\text{S}/\text{cm}$]	P ₂ O ₅ [ppm]	K ₂ O [ppm]	Humus [%]	N [ppm]	C [ppm]	C/N
HV	4,64	13,4	140,6	45,9	5,4	1.530	19.250	12,6
CW1	4,65	9,8	73,6	28,5	1,4	600	5.110	8,5
CW3	4,49	11,6	72,7	54,8	1,5	410	6.220	15,2
CW2	4,27	9,9	58,4	24,5	1,5	470	6.860	14,6
CW4	4,07	9,7	59,8	26,9	1,8	710	10.840	15,3
CW5	4,17	8,4	61,3	24,6	1,8	410	5.410	13,2
CW6	4,13	9,2	61,3	27,5	1,7	810	10.880	13,4
KW1	4,42	9,7	52,5	21,0	3,1	500	11.240	22,5
KW2	4,32	10,7	53,8	20,6	1,5	410	6.200	15,1
KW3	4,12	14,1	65,0	19,6	3,3	1.020	17.970	17,6
KW4	4,04	14,7	70,9	20,3	4,5	1.330	22.507	16,9
KW5	4,07	11,3	72,1	14,1	1,8	630	10.180	16,2

Tabel II: Bodemanalyses van de PQ's in 1994. De waarden zijn gebaseerd op gemiddelden uit de bovenste twee minerale bodemlagen (0-4 cm en 4-10 cm). Zie verder de tekst.

Spergulo-Corynephorum beschouwd (zie Tabel I).

Deze associatie wordt door ons onderverdeeld (Tabel I) in de subassociaties *typicum* (op open zand) en *cladonietosum* in de vorm van de typische variant (ctv), een later ontwikkelingsstadium op rustend, wat humusrijker zand met meer mossen en vooral korstmossen en grassen. De subassociatie *typicum* wordt onderverdeeld in een typische variant (ttv) en een variant met *Festuca ovina* s.l. (tva) op iets beschuttere plaatsen, zoals in de windschaduw van bomen en in terreindepressies (vgl. ook Westhoff & Den Held 1969, Masselink 1994).

Eén PQ, HV, is van jongere datum (1986) en ligt in het nationale park 'De Hoge Veluwe', eveneens in een uitgestoven laagte, waar men in de winter van 1985/1986 de vliegdennen heeft verwijderd. HV, en CW1 en CW3 zijn brandplekken van respectievelijk 1986 en winter 1974/1975. Hier werden takken verzameld en met inzet van handkracht verbrand, waarbij ook de vegetatie verbrandde. Het vegetatietype was hier vermoedelijk het *Spergulo-Corynephorum cladonietosum*

met veel *Festuca ovina* s.l.. CW1 en CW3 werden in 1982 geassocieerd als *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* (ctv) (Tabel I).

KW1 en KW4, oorspronkelijk ook *Spergulo-Corynephorum*, zijn in de winter van 1978/1979 beschadigd door uitslepen van langhout, waardoor de vegetatie verwijderd werd en open zand aan de oppervlakte kwam. De vegetatie van KW1 werd in 1982 geassocieerd als *Spergulo-Corynephorum typicum* typische variant (ttv) en die van KW4 als de *Spergulo-Corynephorum typicum* variant met *Festuca ovina* s.l. (tva) (Tabel I).

De vegetaties van KW3 en KW5 behoren eveneens tot deze variant (tva) en zijn in de winter van 1978/1979 'gestoord' door achterblijven van takjes, schors en naalden (kapresten). Ook CW4 ligt bij een boomstomp en in de vegetatie zijn vermoedelijk einde 1974 schorsdeeltjes, naalden en takjes achtergebleven, maar de vegetatie werd minder gestoord dan die van KW3 en KW5. De vegetatie behoorde in 1982 syntaxonomisch tot *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* rijk aan *Festuca ovina* s.l.(ctv)

Permanent kwadraat (1x1m ²)	HV	HV	HV	HV	CW1	CW3	CW1	CW3	CW1	CW3	CW1	CW3
Jaar 19 -	86	89	91	94	83	83	86	86	89	89	94	94
Jaren na brand	< 1	3	5	8	9	9	12	12	15	15	20	20
K ₂ O ppm	1477	--	--	46	--	--	--	--	--	--	29	55
P ₂ O ₅ ppm	220	--	--	141	--	--	--	--	--	--	74	71
<u>Kensoorten Spergulo-Corynephorum:</u>												
Spergula morisonii	.	.	+	2m	1b	2m
Cetraria muricata*	r	.	+	.	+	r	1a
Cladonia zopfii	r	+	.	+	.	+	.	.
Stereocaulon condensatum	r
<u>d variant van Festuca ovina s.l.:</u>												
Festuca ovina s.l.	.	3b	3b	3a	2b	2b	3b	3a	4a	3b	3b	3a
Agrostis vinealis	1a	1a	1a	+	r	+	r	r	+	.	.	1b
Campylopus introflexus*	.	.	.	1a	+	1a	1a
Pohlia nutans	+
<u>D cladonietosum:</u>												
Polytrichum piliferum	.	+	+	2m	3a	1a	3a	3a	4a	3b	1a	1b
Cladonia coccifera*	.	1a	1a	2a	2m	2a	2a	2b	2b	2b	2a	2a
Cladonia floerkeana*	.	+	1b	2a	2a	2a	2b	2b	2b	2b	2b	2a
Cladonia chlorophaea*	.	+	2b	3a	2a	2b	3a	2b	2b	2b	2a	2a
Cladonia gracilis*	.	.	+	1a	+	1a	2a	2a	2a	2a	2a	2a
Cladina portentosa	.	.	+	r	r	+	+	1a	+	2a	2a	2b
<u>Kensoorten V/O/K:</u>												
Corynephorus canescens	.	.	1a	2a	1a	1a	+	+	r	+	.	1a
Ceratodon purpureus	.	5a	4a	2b	2b	3a	1a	2a	+	+	.	.
<u>Overige soorten:</u>												
Bryum spec.	2m	.	1a	.	.	1a
Rumex acetosella	2a	.	r	2a	1a	.	1a	.
Cephaloziella divaricata	1a	1a	.	.
Bryum argenteum	4b
Peltigera didactyla	.	.	+
Cladina arbuscula	r
Placynthiella icmalea*	.	1a	r
Dicranum scoparium	r

Tabel III: Veranderingen in de brand-PQ's.

(Tabel I). Ook de ongestoorde vegetaties van de PQ's CW2, CW5, CW6 en KW2 behoren tot deze subassociatie (ctv, Tabel I). Zij zijn niet zichtbaar beïnvloed bij het kappen en verwijderen van vliegdennen.

Bodemkundige gegevens betreffende de PQ's in 1994 zijn te vinden in de figuren 1, 2, 3 en 4 en in tabel II, waarbij duidelijk wordt dat er enige variatie is in de bodem.

Methoden, opnamen en verwerking

De PQ's CW 1-6 en KW 1-5 werden opgenomen in de herfst van 1982, '83, '84, '85, '86, '87, '89, '91, '92 en '94, en PQ HV van '86, '89, '91 en '94.

De volgende gecombineerde abundantie/bedekking schaal werd gehanteerd: r, 1 of 2 individu(en), spruit(en) of thallus/thalli, bedekking < 5%; +, 3-10 ind.; 1a, 11-50 ind.; 1b, 51-100 ind.; 2m, >100 ind.; 2a, bedekking 5-12,5%; 2b, 12,5-25%; 3a, 25-

CW 4

	82	83	84	85	86	87	89	91	92	94
Jaar 19 -										
Kensoorten <i>Spergulo-Corynephoretum</i> .										
<i>Spergula morisonii</i>			1a	1a	+		1a	1a		1b
<i>Cetraria muricata</i> *										r
<i>Cladonia zopfii</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+
<i>Stereocaulon condensatum</i>										
d variant van <i>Festuca ovina</i> s.l.:										
<i>Festuca ovina</i> s.l.	4a	3a	3a	2b	2b	2a	2a	2a	2a	1b
<i>Agrostis vinealis</i>	1b	2a	1b	2a	1b	1a	2b	3a	3a	2b
<i>Campylopus introflexus</i> *	2a	1a	2a	2a	2a	2a	2b	2a	1b	2b
<i>Pohlia nutans</i>										
<i>D. cladoniotosum</i> .										
<i>Polytrichum piliferum</i>	2b	2b	2b	2a	2a	2a	2b	3b	3a	2b
<i>Cladonia coccifera</i> *	1b	2a	2a	1a	2a	2a	2b	2a	2a	2a
<i>Cladonia floerkeana</i> *	2a	2a	2a	2a	2a	2a	2b	2b	2a	2a
<i>Cladonia chlorophaea</i> *	1a	+	+	1a	2a	1b	+	2a	2b	1b
<i>Cladonia gracilis</i> *	1a	1a	1a	1b	1a	1a	1a	1b	1b	2a
<i>Cladonia portentosa</i>	2b	2b	2a	2a	2a	2a	2a	2a	1b	1b
Kensoorten <i>V/OIK</i> .										
<i>Corynephorus canescens</i>	r	2a
<i>Ceratodon purpureus</i>										
Overige soorten.										
<i>Cephalozia divaricata</i>		1a
<i>Placynthiella icmalea</i> *								1a	1a	.

CW 1

	82	83	84	85	86	87	89	91	92	94
Jaar 19 -										
Kensoorten <i>Spergulo-Corynephoretum</i> .										
<i>Spergula morisonii</i>								1a	1a	1b
<i>Cetraria muricata</i> *										r
<i>Cladonia zopfii</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	.
<i>Stereocaulon condensatum</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	.
d variant van <i>Festuca ovina</i> s.l.:										
<i>Festuca ovina</i> s.l.	2b	2b	3a	3b	3a	4a	4a	4a	4a	3b
<i>Agrostis vinealis</i>	+	r	+	r	1a	+	r	.	.	.
<i>Campylopus introflexus</i> *	1a
<i>Pohlia nutans</i>
<i>D. cladoniotosum</i>
<i>Polytrichum piliferum</i>	2m	3a	4a	3b	3a	3a	4a	3b	1a	1a
<i>Cladonia coccifera</i> *	1b	2m	2a	2b	2a	2a	2b	2b	2b	2a
<i>Cladonia floerkeana</i> *	2a	2a	2a	2b	2b	2a	2a	2a	2b	2b
<i>Cladonia chlorophaea</i> *	2a	2a	3a	3a	3a	3a	2a	2a	2a	2a
<i>Cladonia gracilis</i> *	r	+	1a	1a	2a	1a	2a	2a	1a	2a
<i>Cladonia portentosa</i>	r	r	r	r	+	+	+	1a	1a	2a
Kensoorten <i>V/OIK</i> .										
<i>Corynephorus canescens</i>	1a	1a	1a	+	+	r	r	.	.	.
<i>Ceratodon purpureus</i>	4a	2b	2a	1a	1a	+
Overige soorten.										
<i>Bryum spec.</i>	2a
<i>Rumex acetosella</i>									1a	.
<i>Cephalozia divaricata</i>									r	1a

CW 5

	82	83	84	85	86	87	89	91	92	94
Jaar 19 -										
Kensoorten <i>Spergulo-Corynephoretum</i> .										
<i>Spergula morisonii</i>	1a	1a	1a	.	.	.	1a	+	1a	+
<i>Cetraria muricata</i> *	1a	1a	1a	1a	1b	2a	1a	1b	2a	2a
<i>Cladonia zopfii</i>	1a	1a	+	+	+	+	+	.	1a	r
<i>Stereocaulon condensatum</i>										.
d variant van <i>Festuca ovina</i> s.l.:										
<i>Festuca ovina</i> s.l.	2a	2a	1a	+	1a	+	2a	2a	2a	1a
<i>Agrostis vinealis</i>
<i>Campylopus introflexus</i> *	1a	2a
<i>Pohlia nutans</i>	r
<i>D. cladoniotosum</i>
<i>Polytrichum piliferum</i>	5a	4b	5b	5a	5a	5a	5b	5b	5b	4b
<i>Cladonia coccifera</i> *	2m	2m	2b	2b	3a	2b	3a	2b	2a	2a
<i>Cladonia floerkeana</i> *	1a	1a	2a	2b	2a	2b	2a	2b	2b	2b
<i>Cladonia chlorophaea</i> *	r	1a	1b
<i>Cladonia gracilis</i> *	1a	1a	1a	1a	1a	1a	1a	1a	1a	1a
<i>Cladonia portentosa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Kensoorten <i>V/OIK</i> .										
<i>Corynephorus canescens</i>	1a	1a	1a	1a	1a	1a	2a	2a	2a	2b
<i>Ceratodon purpureus</i>
Overige soorten.										
<i>Placynthiella icmalea</i> *										1a

CW 2

	82	83	84	85	86	87	89	91	92	94
Jaar 19 -										
Kensoorten <i>Spergulo-Corynephoretum</i> .										
<i>Spergula morisonii</i>	+	1a	1a	1a	1a	1b	1b	+	1a	+
<i>Cetraria muricata</i> *	r	.
<i>Cladonia zopfii</i>	.	r	r	+	.
<i>Stereocaulon condensatum</i>
d variant van <i>Festuca ovina</i> s.l.:										
<i>Festuca ovina</i> s.l.	1a	+	+	1a	1a	1a	2a	2a	1a	1a
<i>Agrostis vinealis</i>	1a	2a	1b	2a
<i>Campylopus introflexus</i> *
<i>Pohlia nutans</i>
<i>D. cladoniotosum</i>
<i>Polytrichum piliferum</i>	4a	5a	4b	5b	5b	5a	4b	3b	4a	4a
<i>Cladonia coccifera</i> *	2m	1b	2m	2m	2a	2a	2b	2b	2b	2b
<i>Cladonia floerkeana</i> *	1a	1a	1a	1a	1a	2a	2b	2b	2a	2a
<i>Cladonia chlorophaea</i> *	+	+	+	+	1a	1a	2a	2b	2a	2a
<i>Cladonia gracilis</i> *	+	1a	1a	1a	1a	1a	1a	1b	2a	1b
<i>Cladonia portentosa</i>	r	+	r	r	r	r	+	.	.	+
Kensoorten <i>V/OIK</i> .										
<i>Corynephorus canescens</i>	.	r	+	+	+	+	+	2a	2b	2b
<i>Ceratodon purpureus</i>
Overige soorten.										
<i>Placynthiella icmalea</i> *										1a

KW 4		82	83	84	85	86	87	89	91	92	94
Jaar 19 -											
Kensoorten Sperqulo-Cornephorotum.											
Spergula morisonii											
Cetraria muricata*											
Cladonia zopfii											
Stereocaulon condensatum											
d variant van Festuca ovina s.l.											
Festuca ovina s.l.	r	+	+	+	+	+	+	1a	2a	2a	1a
Agrostis vinealis	1a	1b	2a	2a	2a	2a	2a	3a	2a	2a	3a
Campylopus introflexus*	+	1a	1a	2a	3a	2a	4a	2a	2a	2a	3b
Pohlia nutans	.	+	1a	2a	1a	1b	2a	2a	1a	.	.
D.cladonietosum.
Polytrichum piliferum	+	1a	2a	2b	4a	4b	3b	3b	2m	1a	.
Cladonia coccifera*	.	1a	1a	1a	1b	1b	2a	2m	1b	.	.
Cladonia floerkeana*	.	1a	1a	1b	1b	2a	2a	1b	2a	.	.
Cladonia chlorophaea*
Cladonia gracilis*
Cladina portentosa
Cladina portulaca
Kensoorten V/OJK.
Corynephorus canescens
Ceratodon purpureus
Overige soorten.
Pinus sylvestris
Placynthiella icmalea*

KW 1		82	83	84	85	86	87	89	91	92	94
Jaar 19 -											
ensoorten Sperqulo-Cornephorotum.											
Spergula morisonii											
Cetraria muricata*											
Cladonia zopfii											
Stereocaulon condensatum											
d variant van Festuca ovina s.l.											
Festuca ovina s.l.	.	+	2a	1a	2a	3a	4a	4a	2b	.	.
Agrostis vinealis	.	+	2a	3a	3b	2b	2a	2a	2a	.	.
Campylopus introflexus*	.	+	+	r	r	+	2a	2b	2b	3b	.
Pohlia nutans	.	.	+	r	1a	2a	2a	2a	1a	1a	.
D.cladonietosum.
Polytrichum piliferum
Cladonia coccifera*
Cladonia floerkeana*
Cladonia chlorophaea*
Cladonia gracilis*
Cladina portentosa
Cladina portulaca
Kensoorten V/OJK.
Corynephorus canescens
Ceratodon purpureus
Overige soorten.
Pinus sylvestris
Placynthiella icmalea*

CW 6		82	83	84	85	86	87	89	91	92	94
Jaar 19 -											
Kensoorten Sperqulo-Cornephorotum.											
Spergula morisonii											
Cetraria muricata*											
Cladonia zopfii											
Stereocaulon condensatum											
d variant van Festuca ovina s.l.											
Festuca ovina s.l.	2a	2a	1a	1a	2a	2a	2a	2a	2a	2a	2a
Agrostis vinealis	+	+	1a	1a	r	+	1a	1a	1a	+	.
Campylopus introflexus*
Pohlia nutans
D.cladonietosum.
Polytrichum piliferum	4b	5a	5b	5a	4a	4a	5a	4b	3a	3a	.
Cladonia coccifera*	1b	2a	2a	2a	2b	2b	2b	2b	2a	2a	.
Cladonia floerkeana*	2a	1b	1b	2a	2a	2a	2a	2b	2a	2a	.
Cladonia chlorophaea*	1b	1b	1a	2a	2b	2a	2a	2a	2a	2a	.
Cladonia gracilis*	+	+	+	1a	.	.	.	1a	1a	1b	.
Cladina portentosa	1b	2a	2a	1b	1a	1b	1a	1a	1b	1a	.
Cladina portulaca
Kensoorten V/OJK.
Corynephorus canescens	2a	1a	1a	1a	2a	1a	2a	1a	2b	2b	.
Ceratodon purpureus
Overige soorten.
Placynthiella icmalea*	+	r
Cladonia furcata

CW 3		82	83	84	85	86	87	89	91	92	94
Jaar 19 -											
Kensoorten Sperqulo-Cornephorotum.											
Spergula morisonii											
Cetraria muricata*											
Cladonia zopfii											
Stereocaulon condensatum											
d variant van Festuca ovina s.l.											
Festuca ovina s.l.	2b	2b	2b	2b	3a	3a	3b	3b	3b	3a	.
Agrostis vinealis	+	+	+	r	r
Campylopus introflexus*	.	.	.	r
Pohlia nutans
D.cladonietosum.
Polytrichum piliferum	+	1a	2a	3a	3a	3a	3b	3b	2b	1b	.
Cladonia coccifera*	2b	2a	3a	2b	2b	2b	2a	2a	2a	1a	.
Cladonia floerkeana*	2a	2a	2b	2b	2b	2b	1b	2a	2a	2a	.
Cladonia chlorophaea*	3a	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2a	.
Cladonia gracilis*	1a	1a	1a	2a	2a	2a	1a	2a	2a	2a	.
Cladina portentosa	+	+	1a	1a	1a	1a	2a	2a	2a	2b	.
Cladina portulaca
Kensoorten V/OJK.
Corynephorus canescens	1a	1a	1a	+	+	+	+	+	+	+	.
Ceratodon purpureus	4a	3a	3a	2a	2a	+	+	+	+	+	.
Overige soorten.
Bryum spec.	2a	1a	1a	+
Hypogymnia physodes
Cladonia arbuscula
Placynthiella icmalea*
Dicranum scoparium

KW 2

Jaar 19 -

	82	83	84	85	86	87	89	91	92	94
<u>Kensoorten Spergulo-Cornephorolum:</u>										
<i>Spergula morisonii</i>	1a	2m	1a	1a	1a	1a	1a	1a	1b	
<i>Cetraria muricata</i> *	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Cladonia zopfi</i>
<i>Stereocaulon condensatum</i>
d.variant van <i>Festuca ovina</i> s.l.:										
<i>Festuca ovina</i> s.l.	r	r	r	r	r	r	r	r	r	
<i>Agrostis vinealis</i>
<i>Campylopus introflexus</i> *
<i>Pohlia nutans</i>
<u>D.cladonietsum:</u>										
<i>Polytrichum piliferum</i>	5a	5a	5a	5a	5a	5a	5b	5b	5b	4b
<i>Cladonia coccifera</i> *	2m	1a	2m	1b	1a	1a	1b	1b	1b	+
<i>Cladonia floerkeana</i> *	1a	1b	2m	1b	1a	1a	1b	1b	2a	1a
<i>Cladonia chlorophaea</i> *	+
<i>Cladonia gracilis</i> *
<i>Cladina portentosa</i>
<u>Kensoorten V/O/K:</u>										
<i>Corynephorus canescens</i>	+	1a	2a	2a	2b	2a	2a	1a	2a	2b
<i>Ceratodon purpureus</i>
<u>Overige soorten:</u>										
<i>Placynthiella icmalea</i> *	r

KW 5

Jaar 19 -

	82	83	84	85	86	87	89	91	92	94
<u>Kensoorten Spergulo-Cornephorolum:</u>										
<i>Spergula morisonii</i>	r	1b	1a	r	+	+	1a	+	2m	2m
<i>Cetraria muricata</i> *
<i>Cladonia zopfi</i>
<i>Stereocaulon condensatum</i>
d.variant van <i>Festuca ovina</i> s.l.:										
<i>Festuca ovina</i> s.l.	3a	1a	2a	2a	2a	2b	2b	2a	2a	2a
<i>Agrostis vinealis</i>	r	+	1a	1b	1a	+	2a	1a	+	1a
<i>Campylopus introflexus</i> *	.	.	3a	2a	1a	r	1a	4a	3b	3a
<i>Pohlia nutans</i>	2b	1b	2a	+	r	+	+	1a	1a	.
<u>D.cladonietsum:</u>										
<i>Polytrichum piliferum</i>
<i>Cladonia coccifera</i> *
<i>Cladonia floerkeana</i> *	.	.	1a	1a	2a	2a	3a	3a	3a	2a
<i>Cladonia chlorophaea</i> *	1b
<i>Cladonia gracilis</i> *	1a
<i>Cladina portentosa</i>	r
<u>Kensoorten V/O/K:</u>										
<i>Corynephorus canescens</i>
<i>Ceratodon purpureus</i>
<u>Overige soorten:</u>										
<i>Placynthiella icmalea</i> *	+	1a	2a	2b	3a	3a	1a	1a	2a	+
<i>Quercus robur</i>

KW 3

Jaar 19 -

	82	83	84	85	86	87	89	91	92	94
<u>Kensoorten Spergulo-Cornephorolum:</u>										
<i>Spergula morisonii</i>	+	1a	1a	+	+	1a	.	+	1a	1a
<i>Cetraria muricata</i> *	r
<i>Cladonia zopfi</i>	r	r	+	+	+	+	+	+	+	.
<i>Stereocaulon condensatum</i>
d.variant van <i>Festuca ovina</i> s.l.:										
<i>Festuca ovina</i> s.l.	2b	1a	2b	2a	2a	2b	2b	3a	3a	3a
<i>Agrostis vinealis</i>	2a	2m	1b	2a	2a	1a	1a	1a	+	1b
<i>Campylopus introflexus</i> *	4b	5a	5b	2b	3a	3b	3b	4a	3a	3a
<i>Pohlia nutans</i>	2m	1b	1a	1a	+	1a	1a	+	.	+
<u>D.cladonietsum:</u>										
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	1b	1a	+	r	1a	1a	1b	1b	2a
<i>Cladonia coccifera</i> *	1a	1a	+	1a	1a	1a	2a	2a	2a	1a
<i>Cladonia floerkeana</i> *	+	+	1b	1b	3a	3b	3a	2b	1a	.
<i>Cladonia chlorophaea</i> *	r	r	1a	+	1a	1a
<i>Cladonia gracilis</i> *	r	r	r	+	+	.
<i>Cladina portentosa</i>	+
<u>Kensoorten V/O/K:</u>										
<i>Corynephorus canescens</i>	1b
<i>Ceratodon purpureus</i>
<u>Overige soorten:</u>										
<i>Placynthiella icmalea</i> *	+	+	1a	2b	3b	3a	+	+	1a	r
<i>Pinus sylvestris</i> (Keimling)

HV

Jaar 19 -

	86	87	89	91	92	94
<u>Kensoorten Spergulo-Cornephorolum:</u>						
<i>Spergula morisonii</i>	.	+	.	.	1b	2m
<i>Cetraria muricata</i> *
<i>Cladonia zopfi</i>
<i>Stereocaulon condensatum</i>
d.variant van <i>Festuca ovina</i> s.l.:						
<i>Festuca ovina</i> s.l.	1a	+	1a	1a	+	3a
<i>Agrostis vinealis</i>
<i>Campylopus introflexus</i>	1a
<i>Pohlia nutans</i>
<u>D.cladonietsum:</u>						
<i>Polytrichum piliferum</i>	+
<i>Cladonia coccifera</i> *	+
<i>Cladonia floerkeana</i> *	1a
<i>Cladonia chlorophaea</i> *	1a
<i>Cladonia gracilis</i> *	2b
<i>Cladina portentosa</i>	+
<i>Cladina portentosa</i>	r
<u>Kensoorten V/O/K:</u>						
<i>Corynephorus canescens</i>	1a
<i>Ceratodon purpureus</i>	3a
<u>Overige soorten:</u>						
<i>Rumex acetosella</i>	2a	1b	.	.	.	r
<i>Bryum argenteum</i>	4b	3a	.	.	.	1a
<i>Placynthiella icmalea</i> *	1a
<i>Peltigera didactyla</i>	+

Tabellen IV en V (vorige 3 pag.): Jaarlijkse veranderingen in de vegetatie van de PQ's van het Caitwickerzand, Kootwijkerzand en in die van het nationale park 'De Hoge Veluwe' (HV).

37,5%; 3b, 37,5-50%; 4a, 50-62,5%; 4b, 62,5-75%; 5a, 75-87,5% en 5b, 87,5-100%.

Omdat het onmogelijk is bij morfologisch nauw verwante, maar chemisch verschillende taxa de abundantie/bedekking apart te schatten, zijn sommige korstmossen en mossen in groepen samengevat.

- *Cladonia chlorophaea** omvat soorten van het *Cladonia chlorophaea*-aggregaat, verder *Cladonia ramulosa*, *Cladonia pyxidata*, *Cladonia strepsilis* en *Cladonia cervicornis* ssp. *verticillata*.
- *Cladonia floerkeana** omvat *Cladonia floerkeana*, *Cladonia bacillaris*, *Cladonia macilenta*, *Cladonia subulata*, *Cladonia glauca* en in mindere mate *Cladonia squamosa*.
- *Cladonia gracilis** omvat *Cladonia gracilis*, maar vooral ook *Cladonia crispata* var. *Cetrariiformis*.
- *Cladonia coccifera** omvat overwegend *Cladonia diversa*, maar misschien ook een weinig *Cladonia coccifera*, *Cladonia borealis* en *Cladonia pleurota*.
- *Cetraria muricata** omvat naast *Cetraria muricata* misschien ook een weinig *Cetraria aculeata*, en *Placynthiella icmalea** omvat *Placynthiella icmalea*, *Trapeliopsis granulosa* en *Micarea leprosula*.
- *Campylopus introflexus** omvat *Campylopus introflexus* en misschien een weinig *Campylopus flexuosus*.

Algen werden buiten beschouwing gelaten, omdat hun voorkomen sterk varieert naar gelang de weersgesteldheid.

De floristische verwantschap tussen de PQ's werd berekend met behulp van de Sorensen-coëfficiënt ($100 \times 2c/a + b + 2c$) Sorensen (1948).

Ordinatie van PQ's werd uitgevoerd met DCA via het programma CANOCO (Ter Braak 1988), gevolgd door een CCA

van de assen en een aantal gemeten bodemparameters, zoals pH, conductiviteit, P-, K-, N-, C- en humusgehalten, zoals vermeld in Tabel II. Hiertoe werd de volgende transformatie doorgevoerd: r, 1; +, 2; 1a en 1b, 3; 2m, 4; 2a, 5; 2b, 6; 3a en 3b, 7; 4a en 4b, 8 en 5a en 5b, 9.

De nomenclatuur van de hogere planten volgt Van der Meijden et al. (1990), mossen Margadant & During (1982) en korstmossen Brand et al. (1988).

Methoden, bodemanalyses

Alle variabelen, zoals vermeld in de figuren 2, 3 en 4, zijn gemiddelden van 3 bepalingen aan een mengmonster uit 3 monsters uit de strooisellaag en de minerale bodemlaag van 0-4 cm en van 4-10 cm. De waarden in tabel II zijn gemiddelden van de waarden van deze twee minerale bodemlagen.

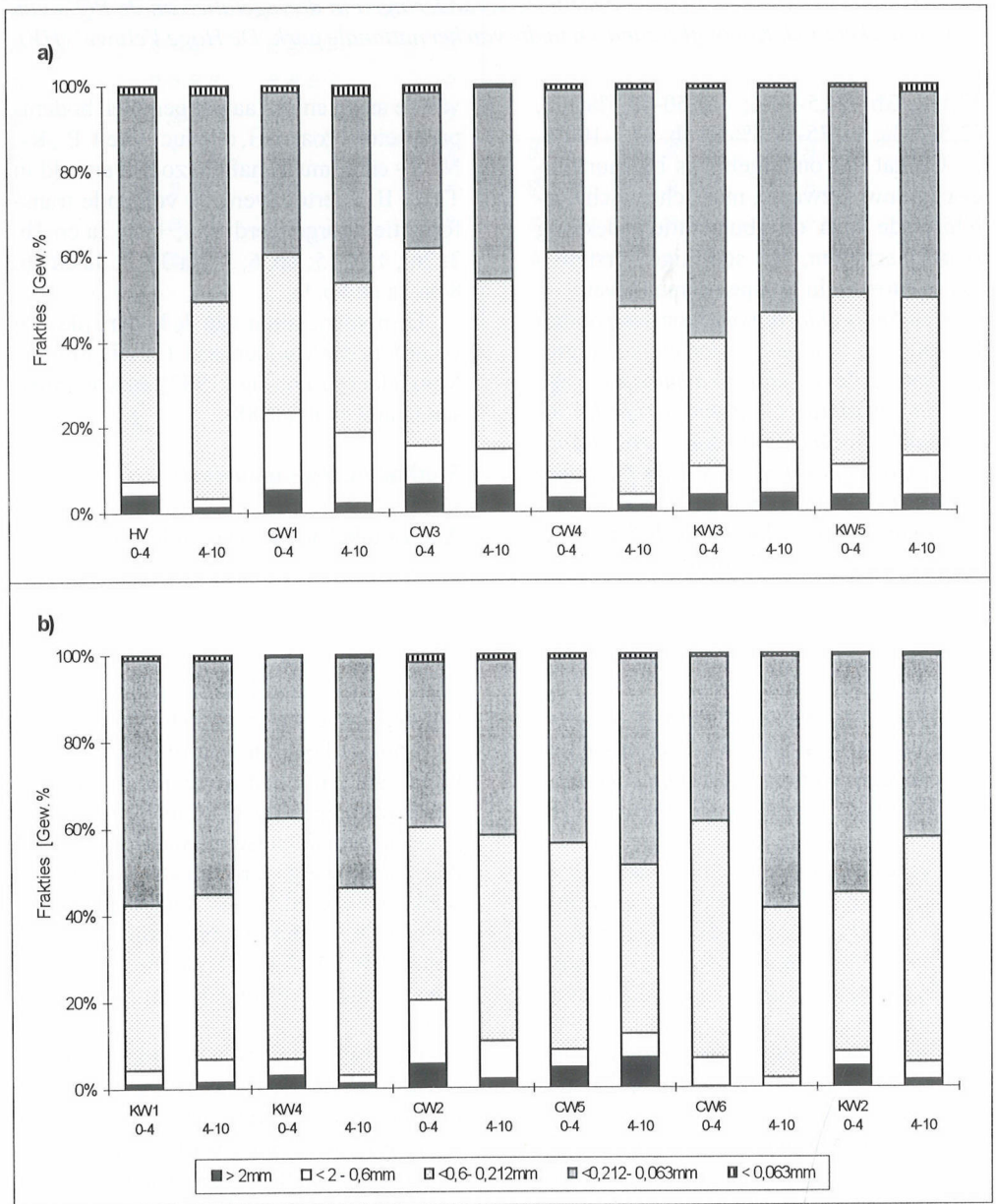
Voor de bepaling van pH en conductiviteit werden luchtdroge mengmonsters van 8 gram opgelost in 20 ml aquadest. Na twee uur schudden (schudmaschine Finfors AG, Basel) werd de pH elektrisch gemeten (elektrode Ingold 405-S7, Digital pH meter, Knick). De conductiviteitsmeting (konduktometer WTW, LF 92) volgde na toevoeging van nog 60 ml aquadest en 1 uur schudden.

Het P-gehalte (P_2O_5) werd volgens de CAL methode (calciumlactaat-azijnzuur methode) spectraalfotometrisch bepaald.

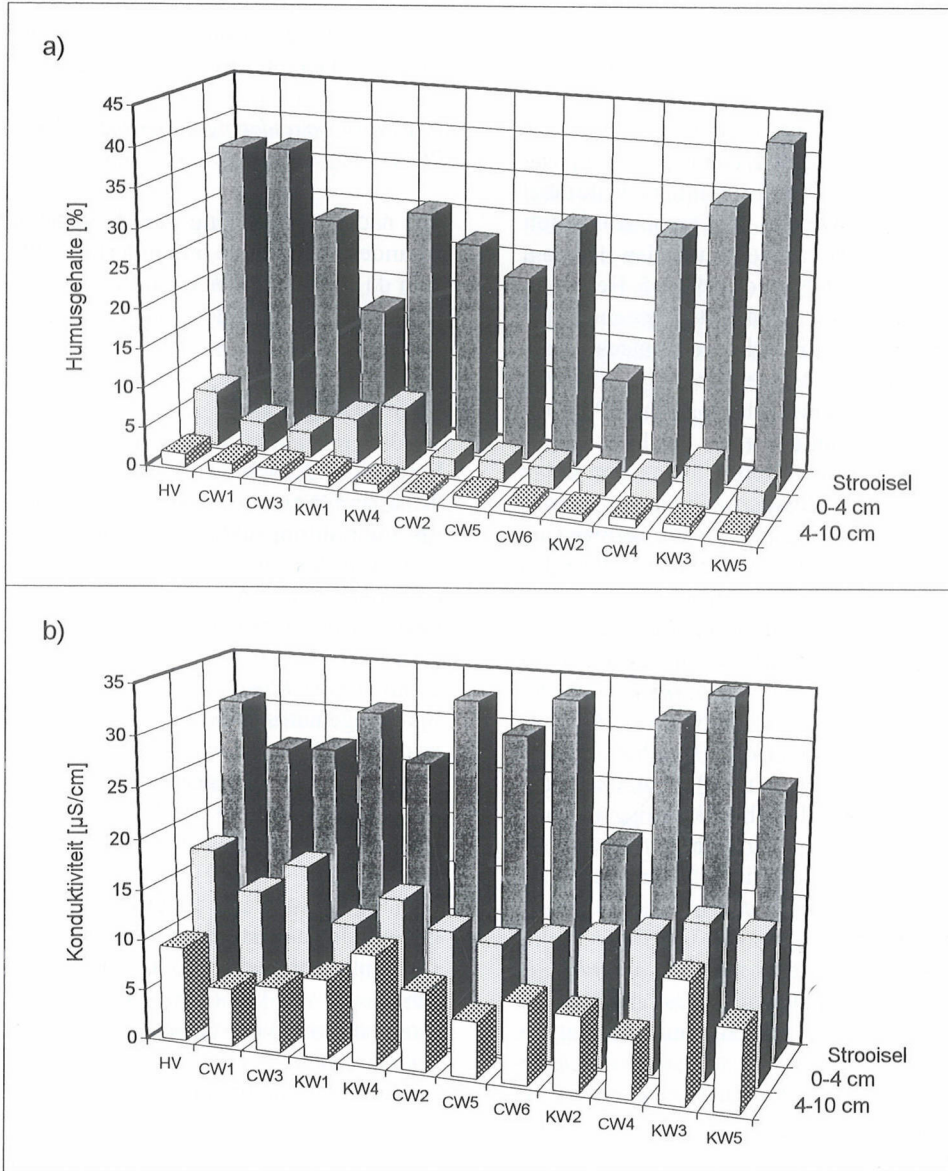
K-gehalte (K_2O) werd eveneens volgens de CAL methode met de atoomabsorptiespectrometer bepaald.

Het humusgehalte werd gravimetrisch bepaald via het gloeiverlies na zes uur verassing bij 600 graden C in een verbrandingsoven (Steubing & Fangmeier 1992).

C- en N-gehalten werden bepaald met een CHN-O-Rapid analysator (Heraeus).



Figuur 1: Diagrammen van de textuur-fracties (in gewichtsprocenten) in de minerale bodemlagen 0-4 cm en 4-10 cm van alle PQ's in 1994. HV=Hoge Veluwe, CW1-6=Caitwickerzand en KW1-5=Kootwijkerzand.



Figuur 2: Staafdiagrammen van het humusgehalte (a) en de conductiviteit (b) in de strooisellaag en de bovenste twee minerale bodemlagen van alle PQ's in 1994. HV=Hoge Veluwe, CW1-6=Caitwickerzand en KW1-5=Kootwijkerzand.

Resultaten

Vergelijking PQ's in 1982 en 1994

De vergelijking van de PQ's van 1982 met die van 1994 (Tabel I) laat in een oogopslag zien, dat in 1994 de differentiatie in de tabel geheel verdwenen is. De homotoniteit (IV+V/II+III) van beide tabellen bedraagt voor 1982 0,86 en voor 1994 6,5. Het aantal constante soorten is dus sterk toegenomen.

Ook de floristische verwantschap tussen de PQ's is groter geworden. In 1982 bedroeg zij gemiddeld 51,9, in 1994 80,3. Dat de vegetatie van de 11 PQ's steeds uniformer wordt is ook goed te zien in het DCA-ordinatiediagram (Figuur 5), waarin we een duidelijke centripetale verplaatsing van de PQ's kunnen waarnemen. Alle pijlen van 1982 naar 1994 wijzen naar het centrum. Het is dus duidelijk, dat er een convergente vegetatieontwikkeling heeft plaatsgevonden. De syntaxonomische status van alle PQ's is nu *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum*. Ook het CCA-ordinatiediagram (Figuur 6) toont, dat de opnamen in 1994 dicht bij elkaar liggen, waarbij we ook zien, dat de floristische variatie hoofdzakelijk door de as 1 wordt bepaald, hoewel de ecologische betekenis hiervan niet duidelijk is.

De associatiekensoorten *Spergula morisonii* en *Cetraria muricata** hebben zich sterk uitgebreid. Ook zijn nu nagenoeg alle scheisoorten van de subassociatie *cladonietosum* in alle PQ's aanwezig, evenals de scheisoorten van de *Festuca ovina* s.l. variant van de typische subassociatie, vooral *Agrostis vinealis* en de mossen *Pohlia nutans* en *Campylopus introflexus**. Deze laatste schijnt meer voor te komen in de PQ's van het Kootwijkerzand dan in die van het Caitwickerzand. Ook *Corynephorus canescens* heeft zich uitgebreid en is nu met hogere abundantie/bedekking aanwezig in bijna alle PQ's.

De mossen *Ceratodon purpureus* en

Bryum ('colonists' sensu During 1992) zijn verdwenen, de humicole *Placynthiella icmalea** daarentegen is nu algemeen.

Jaarlijkse veranderingen der afzonderlijke PQ's

Een nadere bestudering van de vegetatieveranderingen in de afzonderlijke PQ's door de jaren heen (Tabellen IV en V) geeft een gedetailleerd beeld van het verloop van deze veranderingen.

De brand-PQ's

De brand-PQ's CW1 en CW3, die in 1982, dus 8 jaren na brand, floristisch nog duidelijk door storingsindicatoren zoals *Bryum* en *Ceratodon purpureus* gekenmerkt waren, verliezen deze soorten ongeveer 15 jaren na de brandstoring, waarbij *Bryum* eerder verdwijnt dan *Ceratodon purpureus*. *Cladina portentosa* en *Cladonia gracilis** lijken algemener te worden. *Spergula morisonii* en *Campylopus introflexus** verschijnen eerst in de laatste 4 jaren. Tabel III bevat behalve de PQ's CW1 en CW3 ook HV, die binnen een jaar na ontstaan werd opgenomen.

De geconstateerde veranderingen in HV gedurende de eerste jaren na brand kunnen mogelijk licht werpen op de verborgen geschiedenis van CW1 en CW3, die pas 8 jaren na brand voor de eerste keer werden opgenomen.

Eén jaar na brand domineert in HV vooral het mos *Bryum argenteum*; verder is er een weinig *Rumex acetosella* en *Agrostis vinealis*. Na drie jaar zijn *Festuca ovina* s.l. en *Ceratodon purpureus* dominant, en er zijn ook al enkele korstmossen. *Bryum argenteum* is inmiddels weer verdwenen. Ook de ephemere en ruderaal *Peltigera didactyla*, een leermos, is na 5 jaren weer verdwenen. De floristische samenstelling van HV in 1994, 8 jaar na brand, verschilt dus niet meer zo veel van die van CW1 en CW3, die

in 1982 8 jaar oud waren.

De invloed van brand op het *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* is dus na zo'n 15 jaar volledig verdwenen. Er is geen beduidend floristisch verschil meer waar te nemen met de 'ongestoorde' vegetaties.

De overige 'gestoorde' PQ's

De vegetatie van KW1 en KW3, die door wegslepen van het langhout grotendeels verwijderd werd, vertoont een successie in de richting van *Spergulo-Corynephorum cladonietosum*; deze verloopt in KW3 (acht jaar na verstoring) wat sneller dan in KW1, waar de vegetatie zich pas na 14 jaar hersteld heeft. Ook in KW4 en KW5, waar de kapresten zij achtergebleven, lijkt de vegetatie zich pas in de laatste jaren te ontwikkelen tot het *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* met veel grassen en *Campylopus introflexus*. CW4, het PQ dat weinig beïnvloed is, blijft daarentegen door de jaren heen min of meer hetzelfde.

De ongestoorde PQ's

Het *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* is in de PQ's CW2, CW5, CW6 en KW2 gedurende 12 jaar floristisch gezien weinig veranderd. Het vertoont wel enige fluctuatie in abundantie/bedekking van soorten; er is echter geen sprake van successie. In de laatste jaren valt wel een toename van *Campylopus introflexus* te registreren.

Bodem

De textuur verschillen in de bodem van de PQ's in 1994 zijn zeer gering (Figuur 1). De grindfractie in de lagen 0-4 cm en 4-10 cm ligt nergens boven de 10%, de grofzandfractie ligt, op een enkele uitzondering na, steeds onder de 15%. De rest bestaat voor de helft uit middelfijn en voor de helft uit fijn zand. In de PQ's HV, CW1, CW2, CW4, CW5, KW2 en KW3 bevat de bovenste

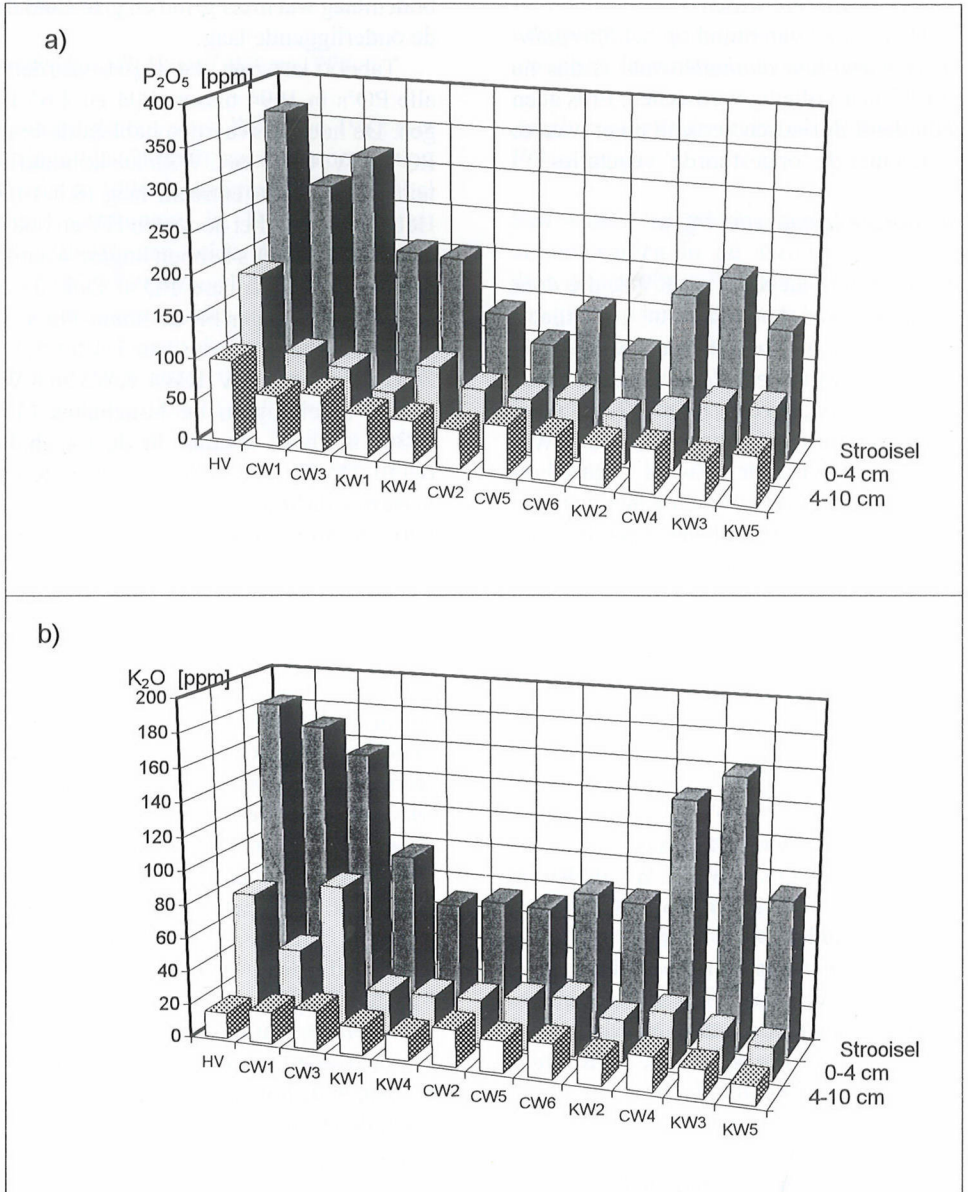
bodemlaag wat meer grind en grof zand dan de onderliggende laag.

Tabel II laat zien, dat de pH-waarden in alle PQ's in 1994 tussen 4,04 en 4,65 liggen. De hoogste waarden hebben de brand PQ's (HV, CW1 en CW3). De conductiviteitswaarden zijn extreem laag (8,4-14,7). Het P-gehalte is het hoogst in HV en ook de andere brand-PQ's hebben hogere waarden dan de meeste andere PQ's. Ook de K-waarden zijn hoger bij de brand-PQ's. De humusgehalten variëren van 1,4 tot 5,4 en zijn het hoogst in HV, KW4, KW3 en KW1.

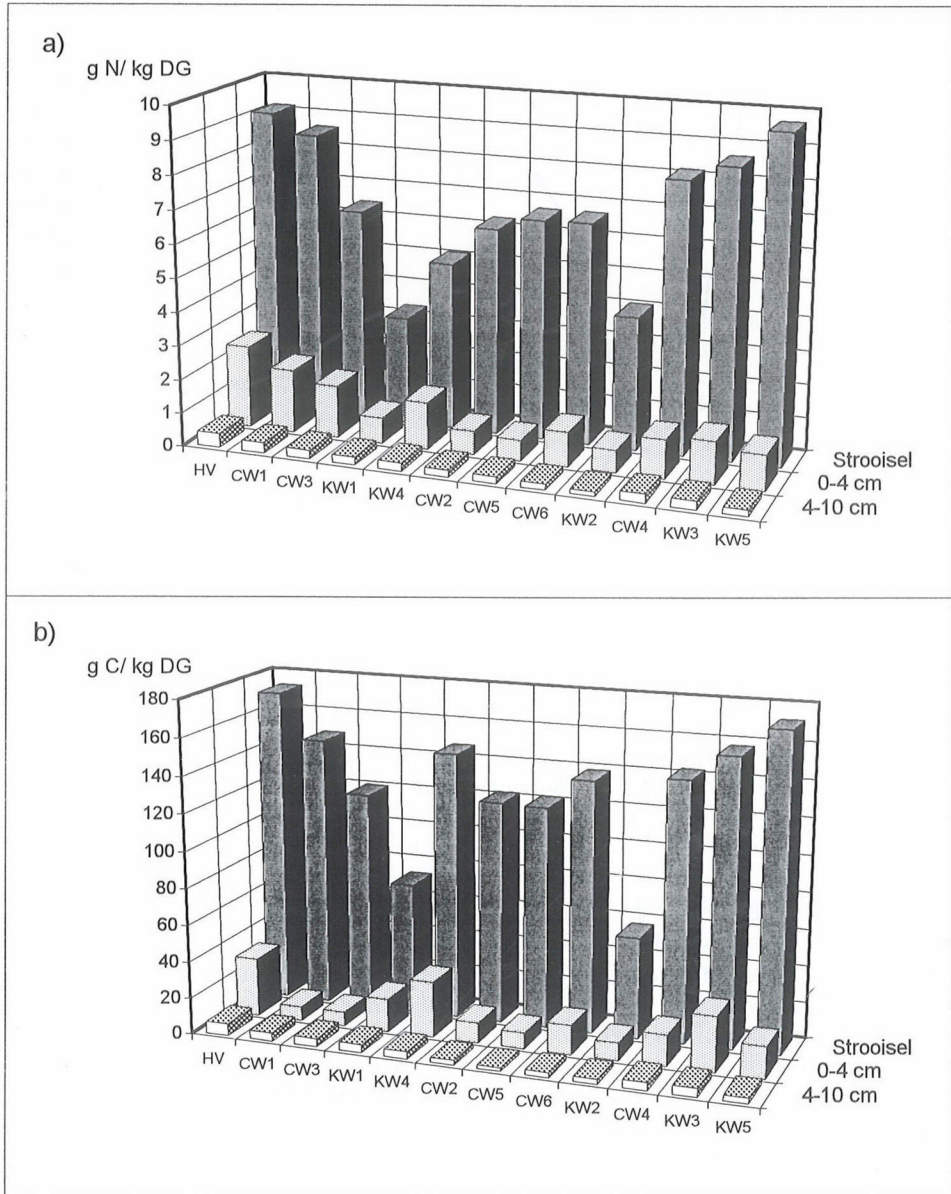
De spreiding in de N-gehaltenes (410-1530) is groot, evenals in de C-gehaltenes (5110-22507). HV, KW3 en KW4 hebben verreweg de hoogste waarden. De C/N ratio varieert van 8,5 (CW1) tot 22,5 (KW1). De overige PQ's hebben vergelijkbare tussenwaarden (12,6-17,6).

Konductiviteit, humus-, P-, K-, N- en C-gehaltenes verschillen onderling, vooral in de strooisellaag. Zij zijn in alle PQ's in de strooisellaag het hoogst en zij nemen naar beneden toe sterk af, waarbij de verschillen sterk gereduceerd worden (Figuren 2, 3 en 4). Met uitzondering van HV is er geen groot verschil in P-gehaltenes van de twee minerale bodemlagen. Alleen bij de brand-PQ's, HV, CW1 en CW3, bevat de bovenste minerale bodemlaag beduidend meer K dan de onderliggende laag. Het humusgehalte van deze laag is in alle PQ's extreem gering (1%). Het is wat hoger in de bovenste minerale bodemlaag. Humus-, C- en N-gehaltenes zijn in de bovenste minerale bodemlaag beduidend hoger dan in de daaronder liggende laag.

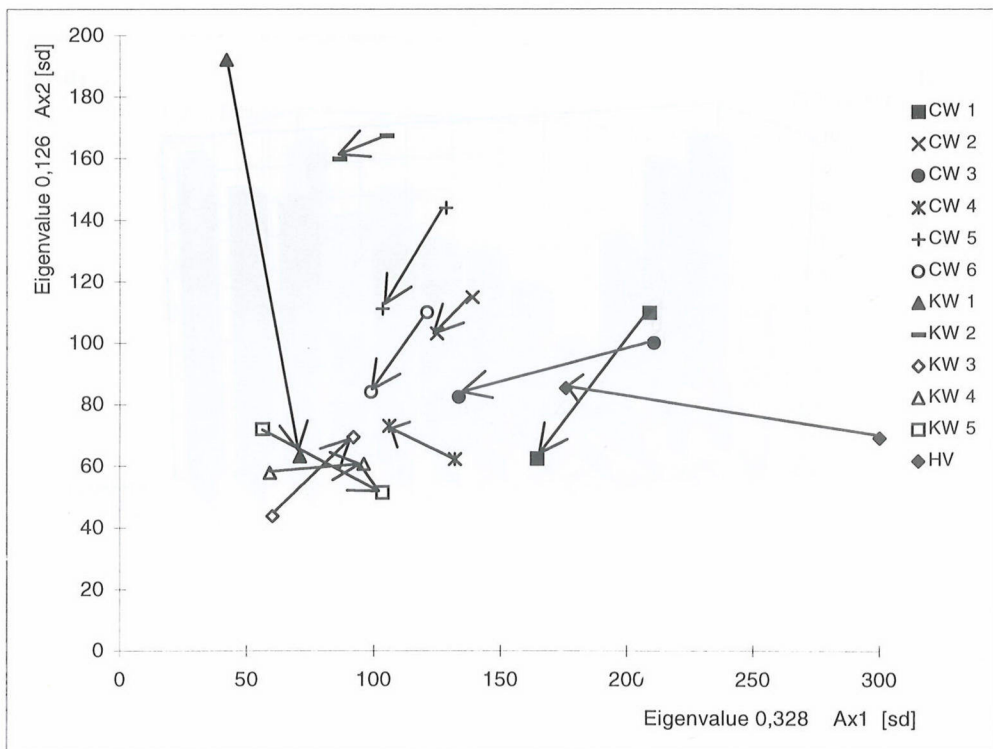
Tabel III toont, dat de K- en P-waarden kort na brand hoog zijn (HV, resp. 1477 en 220). In 1994, 8 jaren later, bedragen zij nog resp. 46 en 141. In 1994, dus 20 jaren na brand, zijn deze waarden in CW1 en CW3 voor K resp. 29 en 55 en voor P 74 en 71.



Figuur 3: Staafdiagrammen van de P (a) (als P₂O₅) en K (b) (als K₂O) gehalten van de strooisellaag en de bovenste twee minerale bodemlagen van alle PQ's in 1994. HV=Hoge Vehuwe, CW1-6=Caitwickerzand en KW1-5=Kootwijkerzand.



Figuur 4: Staafdiagrammen van de N (a) en C (b) gehalten van de strooisellaag en de bovenste twee minerale bodemlagen van alle PQ's in 1994. HV=Hoge Vehuwe, CW1-6=Caitwickerzand en KW1-5=Kootwijkerzand.



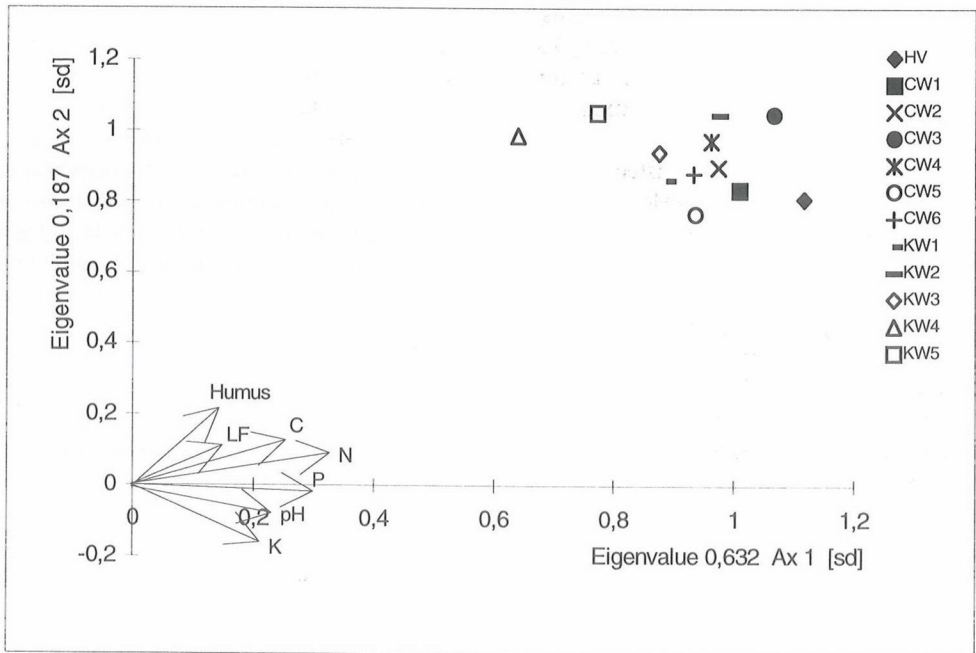
Figuur 5: DCA ordinatiediagram van alle PQ's in 1982 en 1994. HV=Hoge Veluwe, CW1-6=Caitwickerzand en KW1-5=Kootwijkerzand.

Discussie

De resultaten van de jaren 1989-1994 bevestigen de voortzetting van de trend die al eerder werd vastgesteld (Daniels 1990). De door brand (HV, CW1, CW3) en door slepen van langhout (KW1, KW3) sterk 'gestoorde' vegetaties tonen een duidelijke progressieve, lijnvormige successie en hebben zich nu alle weer ontwikkeld tot een korstmossenrijk *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* ('licheensteppe') (Tabel I, Figuur 5).

Het lokaal verzamelen en in handkracht verbranden van takken in het korstmossenrijk *Spergulo-Corynephorum* heeft dus slechts een tijdelijk (negatief) effect op de vegetatie. De nutriëntenstoot na brand ebt vermoedelijk vrij snel weg door uitspoeling uit de humusarme zandbodem, zodat de nog

rijkelijk in de omgeving aanwezige planten en vooral de lichenen, door middel van hun efficiënte verspreiding (door middel van sorediën en isidiën), binnen 10 jaren na brand weer de typische *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* vegetatie hebben doen ontstaan. Bovendien lijken hogere P- en K-gehalten van de bodem een positieve invloed te hebben op vestiging, handhaving en de vitaliteit van vele *Cladonia* soorten (*Cladonia ramulosa*, *Cladonia chlorophaea**, *Cladonia coccifera**, *Cladonia floerkeana**, *Cladonia pyxidata*). Het is zeer opvallend, dat op de wat oudere brandplekken vele *Cladonia*'s rijkelijk apotheciën dragen (vgl. ook Helsper et al. 1983). Het voorkomen van dergelijke soredieuze en isidieuze stift- en bekervormige 'surface lichens' (o.a. Daniels 1993) is ook bekend als successiestadium na brand in boreale



Figuur 6: CCA ordinatiediagram van alle PQ's in 1994 en de bodemparameters uit tabel II. HV=Hoge Veluwe, CW1-6=Caitwickerzand en KW1-5=Kootwijkerzand. LF=conductiviteit.

Cladonio-Pinetum bossen (vgl. Ahti 1977). Lokaal branden in 'lichenensteppen' in stuifzand schaadt de korstmossen niet.

Al eerder werd gewezen op de bijzondere lichenologische betekenis van de na kap overblijvende *Pinus*-stronken (Daniels 1983, 1993).

Ook de begroeiingen van verwonde bodems (KW1 en KW3) tonen een progressieve, lijnvormige successie in de richting van het *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum*, zoals die ook onder natuurlijke omstandigheden optreedt bij het vastleggen van stuifzand. Zo'n 15 jaar na storing heeft zich uit het *Spergulo-Corynephoretum typicum* typische variant (KW1) een *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum* ontwikkeld. Bij de variant van *Festuca ovina* s.l. (KW3) verloopt deze successie wat sneller door de meer gunstige bodemcondities (Tabel II, V).

De grasrijke vegetaties van KW4 en

KW5, beïnvloed door achterblijven van ka-presten, lijken zich langzaam in de richting van een goed ontwikkeld *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum* te ontwikkelen. Het aantal karakteristieke soorten neemt toe; ook *Campylopus introflexus** lijkt zich hier thuis te voelen. De overige, meest ongestoorde vegetatietypen tonen na zo'n 15 tot 20 jaar geen successie en kunnen als 'Dauergesellschaft' getypeerd worden. De bodemkundige waarden komen overeen met die van het Kootwijkerzand en Wekeromse Zand (Ketner-Oostra 1993, 1995) en het nationale park 'De Hoge Veluwe' (Van Rheenen et al. 1995). Toch heeft niet alleen de vegetatie, maar waarschijnlijk ook de bodem van de PQ's een convergente ontwikkeling doorgemaakt, waarbij de aanvankelijke verschillen grotendeels genivelleerd zijn (zie ook Figuur 6). Assen 1 en 2 van het DCA ordinatiediagram van de PQ's in 1982, werden in 1990 nog als respectie-

velijk 'nutriënten-as' (rijk-arm) en 'humus-as' (mineraal-humeus) geïnterpreteerd (Daniels 1990). We hebben nu gezien, dat een dergelijke interpretatie niet meer mogelijk is (Figuur 6).

De wonden in de 'lichenensteppe' zijn dus na zo'n 15 jaar weer geheeld. De doorgevoerde beheersmaatregelen schijnen dus geen blijvende negatieve effecten op het korstmosrijke *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum* te hebben gehad.

Toch is moeilijk te beoordelen, welke vorm van beheer, de subtielere 'Caitwickerzand methode' of de grovere 'Kootwijkerzand methode' ecologisch gezien de voorkeur verdient. In een stuifzandgebied zonder het neofytische mos *Campylopus introflexus* maakt het niet uit welke beheersvorm wordt gehanteerd om de 'lichenensteppe' te behouden. Open zandvlakten zijn altijd nodig voor het ontstaan van de pioniervegetatie *Spergulo-Corynephoretum typicum*. Hieruit ontstaat, wanneer het zand tot rust is gekomen, vanzelf weer het *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum* door successie. De creatie van open zandvlakten is dus een voorwaarde voor het ontstaan van 'lichenensteppe', die na vestiging minstens 20 jaren onveranderd blijven, zoals uit deze studie blijkt, en waarschijnlijk nog veel langer.

Maar de aanwezigheid van *Campylopus introflexus*, die zich sinds 1960 in onze stuifzanden uitbreidt, maant tot voorzichtigheid (vgl. Daniels et al. 1987, Ketner-Oostra 1993, 1994, 1995, Masselink 1994). Biermann & Daniels (1995) toonden aan, dat in het *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum* de korstmossen duidelijk afnemen wanneer *Campylopus introflexus* dominant wordt. Derhalve wordt voorzichtigheidshalve de 'Caitwickerzand methode' of 'sortimentenmethode' aanbevolen, omdat de storing kleinschaliger is en hierdoor *Campylopus introflexus* theoretisch minder kans krijgt zich uit te breiden en dominant te worden. Dit wordt ondersteund door het

feit, dat in de meeste PQ's van het Caitwickerzand minder *Campylopus introflexus** voorkomt dan in die van het Kootwijkerzand, waar de vegetatie tamelijk grof en over grotere vlakken gestoord werd door het uitslepen van langhout met meerassige trekkers, en het achterblijven van kapresten ('langhoutmethode'). In de door brand gestoorde PQ's en de niet-gestoorde PQ's komt veel minder *Campylopus introflexus* voor.

Ook in het Caitwickerzand en Kootwijkerzand is vergrassing, vermossing en veralgung over grote oppervlakten duidelijk zichtbaar. De oorzaken zijn inmiddels bekend. Toch zijn nog goed ontwikkelde 'lichenensteppen' aanwezig. Bovendien werden in de afgelopen 15 jaren geen opvallende veranderingen in de terrestrische lichenenflora waargenomen, hetgeen in overeenstemming is met de bevindingen van Ketner-Oostra (1995) voor vergelijkbare delen van het Wekeromse Zand. De lichenenflora en -vegetatie zijn er dus nog, maar voor hoe lang nog?

Dankwoord

Wij danken Staatsbosbeheer Garderen Oost voor de hulp bij het aanleggen van de PQ's en de directie van het nationale park 'De Hoge Veluwe' voor de toestemming voor het mogen uitvoeren van het stuifzand onderzoek.

Summary

Changes in lichen-rich dry grassland vegetation, *Spergulo-Corynephoretum cladonietosum*, in inland dunes near Kootwijk, the Netherlands are described. Management measures, which resulted into several types of disturbances such as burning, soil damage and left litter, connected with cutting and removal of Scots pines are evaluated. These measures should prevent the loss of the vegetation of lichen-rich *Spergulo-*

Corynephorum vegetation as the result of natural succession into woodland.

Within 8 years after the disturbances 11 one square meter permanent plots have been established, which were annually recorded during the period 1982-1994.

The study revealed recovering of the damaged vegetation within 15 years after disturbance. All disturbed plots developed again into *Spergulo-Corynephorum cladonietosum*. Undisturbed *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* vegetation appeared to be stable over more than 20 years.

Obviously locally burning favors the development and persistence of a vital *Cladonia* vegetation. Soil damage by dragging out cutted Scots pines and left of litter in lichen-rich *Spergulo-Corynephorum* vegetation seems to favor *Campylopus introflexus*.

Thus the cautious 'sortimentenmethode' is preferable to the rough 'langhoutmethode' in cutting and removal Scots pines from lichen rich *Spergulo-Corynephorum* vegetation. However all management measures will fail in preserving this type of vegetation when atmospheric over-dunging continues.

Gerefereerde literatuur

- Ahti, T. (1977). Lichens of the boreal coniferous zone. In: Seaward, R. D. (ed): Lichen Ecology. (Academic Press) London, New York, San Fransisco: 145-181.
- Barkman, J.J. (1968). Das synsystematische Problem der Mikrogenesellschaften innerhalb der Biozönosen. Ber. Int. Symp. Pflanzensoz. Syst. Stolzenau/Weser 1964. Junk, Den Haag: 21-53.
- Biermann, R. & F.J.A. Daniels (1995). *Campylopus introflexus* (Dicranaceae, Bryopsida) in flechtenreichen Silbergrasfluren Mitteleuropas. In: Daniels, F.J.A., M. Schulz & J. Peine (eds): Flechten. Contributions to Lichenology in Honour of Gerhard Follmann. (Geobotanical and Phytotaxonomical Study Group) Cologne: 493-500.
- Braak, C.J.F. ter (1988). CANOCO- a FORTRAN program for canonical community ordination by partial detrended canonical correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis (version 2.1). Technical report: LWA 88-02, Wageningen.
- Brand, A.M., A. Aptroot, A.J. de Bakker & H.F. van Dobben (1988). Standaardlijst van de nederlandse korstmossen. Wet. Med. KNNV. 188.
- Cleef, A.M. & J. Kers & J.Th. de Smidt (1970). De Berger- en Gemeenteheide. Keuze tussen poel van bederf of hoeksteen voor nationaal park Maasduinen. Nat. Hist. Maandblad 59, 1: 3-22.
- Daniels, F.J.A. (1983). Lichen communities on stumps of *Pinus sylvestris* L. in the Netherlands. Phytocoenologia 11: 431-444.
- Daniels, F.J.A. (1990). Changes in dry grassland after cutting of Scots pine in inland dunes near Kootwijk, the Netherlands. In: F. Krahulec, A.D.Q. Agnew, S. Agnew & J.H. Willems (eds): Spatial processes in plant communities. (Academia) Praha: 215-235.
- Daniels, F.J.A. (1993). Succession in lichen vegetation on Scots pine stumps. Phytocoenologia 23: 619-623.
- Daniels, F.J.A., H.P. Koelewijn, H. Mensink & S. Morel (1985). Een overzicht van terrestrische microgemeenschappen in heide- en stuifzandvegetaties van het nationale park 'De Hoge Veluwe'. The Utrecht Plant Ecology News Report 1: 77-83.
- Daniels, F.J.A., J.E. Sloof & H.T.J. van der Wetering (1987). Veranderingen in der Vegetation der Binnendünen in den Niederlanden. In: Schubert, R and W. Hilbig (eds): Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderun-

- gen. Martin Luther Univ. Halle Wittemberg. Wiss. Beiträge, Halle/Saale, 1987/46 (P 31): 24-44.
- During, H.J. (1992). Ecological classification of bryophytes and lichens. In: Bates, J.W. & A.M. Farmer (eds): Bryophytes and Lichens in a Changing Environment. (Clarendon Press) Oxford: 3-31.
- Helsper, H.P.G., D. Glenn-Lewin & M.J.A. Werger (1983). Early regeneration of Calluna heathland under various fertilization treatments. *Oecologia* 58: 208-214.
- Houten, S.M. ten (1977). Rapport van het Veluwe-onderzoek. Een onderzoek van natuur, landschap en cultuurhistorie ten behoeve van de ruimtelijke ordening en het recreatiebeleid. (Pudoc) Wageningen. 263 pp.
- Ketner-Oostra, R. (1993). De korstmosvegetatie van het Kootwijkerzand. Vegetatie- en bodemkundig onderzoek bij de aanleg van permanente kwadraten in het stuifzandgebied. Staatsbosbeheer. Regio Veluwe-Achterhoek. 143 pp.
- Ketner-Oostra, R. (1994). De terrestrische korstmosvegetatie van het Kootwijkerzand. *Buxbaumiella* 35: 4-15.
- Ketner-Oostra, R. (1995). De Korstmos-Vegetatie van het Wekeromse Zand. Intern rapport (in opdracht van de Stichting 'Het Geldersch Landschap'). 44 pp.
- Koster, E.A. (1978). De stuifzanden van de Veluwe; een fysisch-geografische studie. Proefschrift, Amsterdam. 195 pp.
- Margadant, W.D. & H. During (1982). Beknopte flora van Nederlandse Blad- en Levermossen. (Thieme) Zutphen. 517 pp.
- Masselink, A.K. (1994). Pionier- en licheenrijke begroeiingen op stuifzanden benoorden de grote rivieren: typologie en syntaxonomie. *Stratiotes* 8: 32-62.
- Meyden, R. van der, E.J. Weeda, W.J. Holverda & P.H. Hovenkamp (1990). Heukel's Flora van Nederland. (Wolters Noordhoff) Groningen. 662 pp.
- Rheenen, J.W. van, M.J.A. Werger, R. Bobbink, F.J.A. Daniels & W.H.M. Mulders (1995). Short-term accumulation of organic matter and nutrient contents in two dry sand ecosystems. *Vegetatio* 120: 161-171.
- Sorensen, T.A. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *K. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skr.* 4/4: 1-34.
- Steubing, L. & A. Fangmeier (1992). Pflanzenökologisches Praktikum. Gelände- und Laborpraktikum der terrestrischen Pflanzenökologie. (Ulmer) Stuttgart. 205 pp.
- Stoutjesdijk, Ph. (1959). Heaths and inland dunes of the Veluwe. *Wentia* 2: 1-96.
- Stoutjesdijk, Ph. & J.J. Barkman (1992). Microclimate, Vegetation and Fauna. (Opulus Press) Knivsta. 216 pp.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1969). Plantengemeenschappen in Nederland. (Thieme) Zutphen. 324 pp.
- Westhoff, V., J.H.J. Schaminée & K.V. Sykora (1995). De geschiedenis van de plantensociologie in Nederland. In: J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & V. Westhoff: *De Vegetatie van Nederland 1*. (Opulus Press) Uppsala-Leiden: 33-52.