

De ontwikkeling van de vegetatie op stuifzand van de Veluwe

Karel Prach (Institute of Botany, Czech Academy of Sciences, 379 82 Třeboň, Czech Republic)

Josef Fanta (DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Postbus 23, 6700 AA Wageningen)

Alena Lukešová (Institute of Soil Biology, Czech Academy of Sciences, 370 00 České Budějovice, Czech Republic)

Jiří Liška (Institute of Botany, Czech Academy of Sciences, 252 43 Průhonice u Prahy, Czech Republic)

The development of the vegetation on mobile sand dunes in the Veluwe

The colonisation of mobile sand dunes in the Veluwe, the Netherlands, was studied, as well as the spontaneous development of the vegetation into pine (*Pinus sylvestris*) forest. Three permanent plots were established, A, B and C, respectively, representing initial and transient stages of the succession. A list of the species is presented, and the abundance of each species in each separate plot is estimated. On account of these data the participation of higher taxonomic groups of species in each stage of the succession is described. It appears that lichens and soil algae appear first on mobile sand dunes, soon to make place for a vegetation consisting of herbs. These in turn suffer a temporary decline once the pine forest develops and forms a closed canopy. Their abundance increases again until the forest is about 100 years old. Then, slowly, bryophytes take their place. The flora on the Veluwe sand dunes is poor in species, as compared to the coastal dunes in the Netherlands. This is ascribed to the acidity of the extremely nutrient-poor soil.

Inleiding

De zandverstuivingen op de Veluwe zijn het onderwerp geweest van gedetailleerde successiestudies. Daarbij is speciale aandacht uitgegaan naar de invloed van verschillende bodemeigenschappen op de ontwikkeling en de ontwikkelingssnelheid van de vegetatie. De resultaten van dit onderzoek zijn elders gepubliceerd.^{1 2} Gedurende het onderzoek werd een schat aan floristische gegevens verzameld, niet alleen over het voorkomen van hogere planten, maar ook van mossen, korstmossen en bodemalgen. Wij menen dat publikatie van een deel van deze gegevens zinvol is, vooral waar zij licht werpen op de rol die de verschillende plantengroepen spelen in de ontwikkeling van de vegetatie.

Tabel 1. Gemiddelde bedekkingsgraad voor elke aangetroffen soort in de proefvlakken A, B en C. Voor de hogere planten, de mossen, de levermosses en de korstmossen is de gemodificeerde Braun-Blanquet schaal gebruikt (zie tekst), waarbij 0.0 aanwezigheid met een zeer lage bedekkingsgraad aangeeft en een liggend streepje (-) afwezigheid. Voor de bodemalgen werd de volgende schaal gebruikt: - betekent afwezig; 1 zeldzaam; 2 algemeen. Bovendien is per proefvlak het oppervlak aan kaal zand gegeven als betrof het de bedekkingsgraad van een plantesoort.

Proefvlak	A	B	C
Kale zandgrond	75.6	0.0	0.0

Hoog opgaande houtige gewassen:

<i>Pinus sylvestris</i>	6.2	31.6	34.2
<i>Betula pendula</i>	0.8	4.0	0.3
<i>Betula pubescens</i>	-	0.0	-
<i>Quercus robur</i>	0.0	0.4	0.7
<i>Quercus petraea</i>	-	0.0	-
<i>Fagus sylvatica</i>	0.0	0.0	0.8
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	-	0.0	0.0
<i>Picea abies</i>	-	-	0.0
<i>Prunus serotina</i>	0.2	0.3	0.2
<i>Sorbus aucuparia</i>	0.0	0.3	0.1
<i>Amelanchier lamarckii</i>	0.0	0.0	0.0
<i>Rhamnus frangula</i>	0.0	0.8	1.4
<i>Lonicera periclymenum</i>	-	0.0	0.0
<i>Ilex aquifolium</i>	-	-	0.0
<i>Juniperus communis</i>	-	-	0.0

Kruidachtige hogere planten, incl. dwergstruikjes:

<i>Ammophila arenaria</i>	0.6	0.0	-
<i>Festuca rubra</i>	1.3	-	-
<i>Corynephorus canescens</i>	3.2	1.3	-
<i>Spergula morisonii</i>	0.1	1.3	0.0
<i>Festuca ovina</i>	0.3	5.2	0.0
<i>Agrostis vinealis</i>	1.1	1.2	0.0
<i>Cerastium fontanum</i> subsp. <i>vulgare</i>	0.0	-	-
<i>Holcus lanatus</i>	0.0	-	-
<i>Poa annua</i>	0.0	-	-
<i>Jasione montana</i>	0.0	-	-
<i>Rumex acetosella</i>	0.0	0.0	-
<i>Taraxacum officinale</i> agg.	0.0	0.0	-
<i>Chamerion angustifolium</i>	0.0	0.0	0.0
<i>Carex arenaria</i>	0.0	1.5	-
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0.2	42.4	34.1
<i>Empetrum nigrum</i>	0.1	2.3	14.3
<i>Galium saxatile</i>	-	0.0	0.1
<i>Ceratocarpus claviculata</i>	0.1	0.2	0.0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.0	0.0	0.2
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	-	-	0.0
<i>Calluna vulgaris</i>	0.4	0.0	0.0
<i>Erica tetralix</i>	0.0	-	0.0
<i>Juncus squarrosus</i>	0.0	-	-
<i>Molinia caerulea</i>	-	0.1	0.0
<i>Hypochaeris radicata</i>	-	0.0	-
<i>Polygonatum multiflorum</i>	-	0.0	-
<i>Aira praecox</i>	-	-	0.0
<i>Carex pilulifera</i>	-	-	0.0

(Tabel 1 vervolgd)

Varens:

<i>Dryopteris carthusiana</i>	0.0	0.0	0.0
<i>Dryopteris dilatata</i>	-	0.0	0.0
<i>Dryopteris carthusiana</i> × <i>D. dilatata</i> is ook gevonden			
<i>Dryopteris filix-mas</i>	-	0.0	0.0
<i>Polypodium vulgare</i>	-	0.0	-

Mossen en levermossen:

<i>Polytrichum piliferum</i>	1.9	2.4	0.0
<i>Pohlia nutans</i>	0.1	0.1	-
<i>Campylopus flexuosus</i>	0.0	0.0	0.0
<i>Dicranum scoparium</i>	0.0	16.0	18.2
<i>Hypnum cupressiforme</i>	0.0	3.3	10.6
<i>Pleurozium schreberi</i>	0.0	2.7	20.7
<i>Polytrichum formosum</i>	0.0	0.0	1.4
<i>Leucobryum glaucum</i>	-	0.0	0.8
<i>Dicranella heteromalla</i>	-	0.0	0.0
<i>Mnium hornum</i>	-	-	0.1
<i>Dicranum polysetum</i>	-	-	0.0
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	-	-	0.6
<i>Hylocomium splendens</i>	-	-	0.0
<i>Eurhynchium praelongum</i>	-	-	0.0
<i>Lepidozia reptans</i>	-	-	0.0
<i>Aulacomnium palustre</i>	-	-	0.0
<i>Sphagnum spec.</i>	-	-	0.0

Korstmossen:

Groep van <i>Cladonia coccifera</i> ⁶	0.0	2.1	0.0
<i>Cladonia mitis</i> Sandst.	-	0.4	0.0

Bodemalgen:

<i>Klebsormidium crenulatum</i> (Kutz.) Lohk.	2	-	-
<i>Gleocystis polydermatica</i> (Kutz.) Hind.	2	-	-
<i>Chlorella reisi</i> S. Watan.	2	-	-
<i>Geminella terricola</i> Boye-Pet.	2	-	-
<i>Klebsormidium mucosum</i> (Boye-Pet.) Lohk.	1	-	-
<i>Spongiochloris excentrica</i> Starr	1	-	-
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i> (Naum.) Kom. & Perm.	1	-	-
<i>Cosmarium decedens</i> (Reinsch) Racib.	1	-	-
<i>Palmogloea papuana</i> S. Watan.	1	-	-
<i>Klebsormidium spec.</i>	1	1	-
<i>Coccomyxa gleobotrydiformis</i> Reisi	2	1	1
<i>Chlorella ellipsoidea</i> Gern.	2	1	1
<i>Neochloris cf. pseudoalveolaris</i> Deason & Bold	1	1	1
<i>Myrmecia bisecta</i> Reisi	1	1	1
<i>Chlorococcum spec.</i>	-	1	-
<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kutz.) Silva, Matt. & Blackw.	2	2	2
<i>Pseudococcomyxa simplex</i> (Mainx) Fott	1	2	2
<i>Stichococcus bacillaris</i> Nag.	1	2	2
<i>Coenochloris spec.</i>	1	2	2
<i>Chlamydomonas macrostellata</i> Lund	-	1	1
<i>Chloromonas spec.</i>	-	1	1
<i>Mesotaenium macrococcum</i> (Kutz.) Roy & Biss.	-	1	1

Methoden

Op de noordelijke Veluwe, bij Harderwijk werden voor dit onderzoek in 1988 drie proefvlakken uitgezet. Deze proefvlakken, A, B en C, zijn gesitueerd in het Huls-horsterzand (natuurreservaat Leuvenhorst) en in het natuurreservaat Leuvenumse Bos. Ze liggen op 10–15 meter boven NAP. Ze meten elk 200 bij 200 meter en zijn gelegen in recente of voormalige stuifzandgebieden. Proefvlak A vertegenwoordigt het vroegste stadium in de successie van stuifzand tot dennenbos, proefvlak C het laatste. Ze zijn zo gekozen dat gebieden waar de historie niet goed bekend van is, of gebieden die onder duidelijke menselijke invloed hebben gestaan, zijn buitengesloten. Ook is geprobeerd alle in het gebied voorkomende reliëfvormen in de proefvlakken in te sluiten.

Elk proefvlak is verdeeld in sub-plots van 10 bij 10 meter. Van elke sub-plot werd een vegetatieopname gemaakt. Om de abundantie van de voorkomende soorten te schatten werd de getransformeerde Braun-Blanquet-schaal gebruikt, waarbij de oorspronkelijke waarden van 1 tot 9 zijn vervangen door respectievelijk 0.02, 0.1, 2.5, 5.0, 8.75, 18.75, 37.5, 62.5 en 87.5.³

De bodemalgen vereisten een aparte aanpak.⁴ Hun identificatie geschiedde door het nemen van grondmonsters, respectievelijk 5, 4 en 2 in de proefvlakken A, B en C, waarbij het aantal grondmonsters per proefvlak afhankelijk was van de mate van heterogeniteit van het proefvlak. Elk grondmonster bestond uit beetjes grond van vijf verschillende plekken. De algen uit de grondmonsters werden gekweekt en vervolgens geïdentificeerd.

Een schatting van de ouderdom van de vegetatie was mogelijk door onderzoek aan de jaarringen van een aantal willekeurig over de proefvlakken verspreide exemplaren van de Grove Den (*Pinus sylvestris*). De volgende ouderdommen werden gemeten:

proefvlak A:	tot 40 jaar
proefvlak B:	40 – 110 jaar
proefvlak C:	115 – 175 jaar

Tabel 1 geeft de gemiddelde abundantie per proefvlak voor elke aangetroffen soort. Dit gemiddelde is gebaseerd op de vegetatieopnamen van de sub-plots.^{5,6}

Resultaten en discussie

In Tabel 2 zijn de totale aantallen soorten van elke plantengroep per proefvlak gegeven, alsmede een aantal totalen. Uit Tabel 1 & 2 kan een aantal conclusies getrokken worden.

Om te beginnen blijkt gedurende de ontwikkeling van de vegetatie het totale aantal soorten hogere planten ongeveer even groot te blijven. Het aantal soorten kruidachtige planten (de dwergstruikjes inbegrepen) neemt in de loop van de tijd af. Deze afname wordt gecompenseerd door een toename van het aantal soorten houtige gewassen.

Ook het totale aantal soorten lagere planten blijft ongeveer gelijk gedurende de ontwikkeling van de vegetatie. Hierbij valt op dat het aantal soorten mossen en levermossen in de loop van de tijd toeneemt. Het aantal soorten bodemalgen daarentegen neemt af.

Tabel 2. Aantallen soorten van de onderscheiden groepen in de proefvlakken A, B en C alsmede het totale aantal soorten per proefvlak, het totale aantal soorten per plantengroep, het totale aantal soorten hogere en lagere planten en het totale aantal soorten planten.

	A	B	C	Totaal
Hoog opgaande houtige gewassen	8	12	13	15
Kruiden, inclusief dwergstruikjes	<u>21</u>	<u>18</u>	<u>15</u>	<u>28</u>
Hogere planten, totaal	29	30	28	43
Varens	1	4	3	4
Mossen en levermossen	8	9	16	17
Korstmossen	1	2	2	2
Bodemalgen	<u>18</u>	<u>13</u>	<u>11</u>	<u>22</u>
Lagere planten, totaal	28	28	32	45
Totaal aantal soorten	58	58	60	88
Aantal soorten voorkomend in een enkel proefvlak	15	6	14	
Aantal soorten voorkomend in alle proefvlakken				33

Tot slot valt op dat het aantal soorten hogere planten ongeveer gelijk is aan het aantal soorten lagere planten gedurende alle stadia van ontwikkeling. Dit geldt ook voor de bedekkingsgraad: de som van de bedekkingsgraden van de drie proefvlakken A, B en C is respectievelijk 2.3, 55.5 en 51.4 voor de hogere planten en 2.1, 27.2 en 51.2 voor de lagere planten. De bodemalgen zijn daarbij buiten beschouwing gelaten.

Indien we alle gegevens die het onderzoek opgeleverd heeft, zoals gepubliceerd door Prach², in beschouwing nemen kan het aandeel van elke groep planten in de diverse stadia van de ontwikkeling van de vegetatie wat nauwkeuriger aangegeven worden. De allereerste pioniers zijn de bodemalgen. Zij spelen een belangrijke rol bij het vastleggen van stuivend zand.^{7 8} Op de Veluwe kunnen zij tot 3 cm dikke lagen vormen, vooral op de noordhellingen van grote duinen. Zodra de kruiden zich gaan vestigen loopt hun aandeel in de vegetatie, in bedekkingsgraad en soortenaantal, snel terug.

Na vestiging nemen de kruiden (de dwergstruikjes daarbij inbegrepen) snel toe, zowel in aantal soorten als in bedekkingsgraad. Dit proces gaat door totdat de Groveden, op ongeveer twintigjarige leeftijd, een gesloten bosdak vormt. Daarna lopen de kruiden in soortenrijkdom en bedekkingsgraad terug. Dit is echter maar tijdelijk. Na een tweede periode van toename stabiliseert het aantal soorten; hun maximale bedekkingsgraad bereiken de kruiden als het dennenbos ongeveer 100 jaar oud is, ongeveer op het moment dat het voorkomen van Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) haar dominantie bereikt.

De mossen laten een ander beeld zien. Hun aandeel in de vegetatie neemt vanaf het begin continu toe, zonder dat er duidelijke pieken aanwijsbaar zijn. In dennenbos van meer dan 100 jaar oud gaat hun toename ten koste van de kruiden.

Korstmossen hebben vooral een belangrijk aandeel in de vroege stadia van de successie, nog voordat de dennen een gesloten bosdak vormen. Daarna kunnen zij alleen overleven op open plekken.

Het grote aandeel van lagere planten in de eerste kolonisatie onder minder gunstige omstandigheden is opvallend. Dit is al vaker opgemerkt, ook zijn er echter uitzonderingen gemeld.⁹

Doorgaans komen in omstandigheden vergelijkbaar met die op de Veluwe ook blauwalgen voor.⁴ Hun totale afwezigheid op de proefvlakken kan waarschijnlijk verklaard worden door de lage pH van de bodem.¹⁰

Opvallend is voorts dat het aantal soorten dat aangetroffen werd op de proefvlakken zoveel lager is dan op vergelijkbare plaatsen in de duinen langs de Nederlandse Westkust.^{11 12} Bovendien is de samenstelling van de flora zeer verschillend. Ook hier biedt de lage pH en de extreme voedselarmoede van het Veluwse stuifzand waarschijnlijk een afdoende verklaring.^{10 13} In dit opzicht lijken zij op de duingebieden langs de Baltische kusten.¹⁴

Dit artikel geeft niet meer dan een grove schets van de ontwikkeling van de vegetatie op de Veluwse stuifzanden. Een dieper inzicht in de dynamiek van deze vegetaties kan alleen verkregen worden indien de voor dit onderzoek uitgezette proefvlakken gedurende langere tijd geobserveerd worden. Wij hopen dat hiertoe in de toekomst gelegenheid zal bestaan.

1. J. Fanta, 1986. Primary forest succession on blown-out areas in the Dutch drift sands. In: J. Fanta (ed.), *Forest dynamics research in Western and Central Europe*: 164–169. Pudoc, Wageningen.
2. K. Prach, 1989. Primary forest succession in sand dune areas. Res. Inst. Forestry and Landscape Planning, rapport nr. 544. Wageningen.
3. E. van der Marel, 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39: 97–114.
4. A. Lukešová & J. Komárek, 1987. Succession of soil algae on dumps from strip-coal mining in the Most region (Czechoslovakia). *Folia Geobot. Phytotax.* 22: 355–362.
5. Epifytische kryptogamen zijn sporadisch aangetroffen in de proefvlakken, maar zijn verder niet opgenomen in de tabel.
6. Bij de korstmossen staat een 'Groep van *Cladonia coccifera*' genoteerd. Deze groep omvat een aantal soorten dat kenmerkend wordt geacht voor droge en open plaatsen in een voortschrijdende successie. Hij omvat *Cladonia coccifera* (L.) Willd., *C. furcata* (Hudson) Schrader, *C. gracilis* (L.) Willd., *C. cf. rei* Schaerer, *C. squamosa* (Scop.) Hoffm., *C. uncialis* (L.) Wiggers en *Coeleocaulon aculeatum* (Schreber) Link. De soorten zijn in het veld moeilijk te onderscheiden. In Tabel 1 & 2 wordt de groep telkens als een enkele soort geteld. Dit is omdat men, indien het voorkomen van de groep geconstateerd wordt, in het veld niet kan nagaan hoeveel soorten van die groep ter plekke voorkomen.
7. J.A.M. van den Ancker, P.D. Jungerius & L.R. Mur, 1985. The role of algae in the stabilization of coastal dune blow-outs. *Earth Surf. Proc. Landf.* 10: 189–192.
8. J.L.A. Pluis & B. de Winder, 1989. Spatial patterns in algae colonization of dune blowouts. *Catena* 16: 499–506.
9. C.J. Burrows, 1990. Processes of vegetation change. Unwin Hyman, London.
10. J.W. van Berghem, A.B.J. Mettievier Meyer, J. Sevink & J.M. Verstraten, 1986. Studies on organic soil profile II: succession of organic matter profiles in the Hulshorster Zand. In: J. Fanta (ed.), *Forest dynamics research in Western and Central Europe*: 85–93. Pudoc, Wageningen.

11. E. van der Marel, 1979. Experimental succession research in a coastal dune grassland, a preliminary report. *Vegetatio* 38: 21–28.
12. E. van der Marel, N. de Cock & E. de Wildt, 1985. Population dynamics of some major woody species in relation to long-term succession on the dunes of Voorne. *Vegetatio* 61: 209–216.
13. I.I.Y. Castel, J. Fanta & E.A. Koster, 1983. Fysisch-geografische streekbeschrijving nr. 4. De Vallei van de Leuvense Beek (Noordwestelijke Veluwe). *K.N.A.G. Geografisch Tijdschrift* 17: 85–104.
14. H. Piotrowska, 1988. The dynamics of the dune vegetation on the Polish Baltic Coast. *Vegetatio* 77: 169–175.