

# Behoud van biodiversiteit in oude duingraslanden

Vegetatie, mycoflora en bodemleven



## Colofon

©2025 OBN Natuurkennis, een samenwerking tussen VBNE, ministerie LVVN en BIJ12.

Onderzoeksrapport nummer 2025/UPN-2022-009-DK  
Driebergen, 15 december 2025

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van BIJ12 en het Ministerie van Landbouw, Visserij, Voedselzekerheid en Natuur. Het onderzoek naar het bodemleven is gefinancierd door de Provincie Friesland, Provincie Noord-Holland, Provincie Zuid-Holland, Dunea, PWN en Waternet.

Deze uitgave is online gepubliceerd op [www.natuurkennis.nl](http://www.natuurkennis.nl)

### *Auteursrecht*

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Foto voorzijde                      Duingrasland in het Noordhollands Duinreservaat  
Fotograaf                              Camiel Aggenbach

### *Wijze van citeren*

Antheunisse, A.M., E. Remke, E. Brouwer, A. Kooijman, N. Flowers, H. Krajenbrink, C. Aggenbach, M. de Bruijn, I. Somhorst, S. Findeisen, E. Verbruggen, 2025. *Behoud van biodiversiteit in oude duingraslanden. Vegetatie, mycoflora en bodemleven*. Rapport nummer 2025/UPN-2022-009-DK, Kennisnetwerk OBN, Driebergen.

### *Samenstelling*

Martijn Antheunisse	KWR Water Research Institute
Eva Remke	B-WARE
Emiel Brouwer	B-WARE
Annemieke Kooijman	UvA
Nina Flowers	KWR Water Research Institute
Henk Krajenbrink	KWR Water Research Institute
Camiel Aggenbach	Paludosa Research
Mila de Bruijn	B-WARE
Inge Somhorst	Paddenstoelen onderzoek NL
Sophia Findeisen	Universiteit Antwerpen
Erik Verbruggen	Universiteit Antwerpen

### *Productie*

Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren (VBNE)  
Adres                                      Princenhof Park 7, 3972 NG Driebergen  
Telefoon                                    0343 – 745 250  
E-mail                                        obn@vbne.nl

---

## Voorwoord

Behoud maar zeker ook het herstel van biodiversiteit behoort tot de kerndoelen van de overheid. Om dit doel te realiseren ontwikkelt en verspreidt OBN Natuurkennis al meer dan 35 jaar daarvoor toepasbare kennis over herstelmaatregelen voor Natura 2000, de aanpak van stikstof, de leefgebiedenbenadering, de ontwikkeling van nieuwe natuur en het cultuurlandschap.

Duingraslanden behoren tot het Natura 2000-habitatype Grijze duinen (H2130) en zijn een belangrijk refugium voor zeldzame planten, korstmossen en paddenstoelen. Grijze duinen zijn uniek door natuurlijke processen zoals verstuiving, successie en grondwaterinvloed. In het verleden lag het accent in het beheer op herstel van dynamiek, waardoor vooral jonge stadia aandacht kregen. Oude(re) successiestadia, die vaak een hoge soortenrijkdom herbergen, bleven tot nu toe onderbelicht. Dit rapport onderzoekt waarom sommige oude duingraslanden soortenrijk blijven en andere verarmen, welke rol stikstofdepositie speelt, en hoe beheer kan bijdragen aan behoud en herstel.

Door dit onderzoek weten we nu veel meer over de omstandigheden die hier voorkomen en is aangetoond hoe belangrijk deze gebieden zijn voor paddenstoelen. De stabiliteit van duingraslanden hangt af van kalkrijkdom, pH, buffering en beheer. Stikstofdepositie blijft een grote bedreiging. De afname die hier tegenwoordig gelukkig wel al optreedt, leidt echter nog niet meteen tot herstel, mede door de erfenis van veranderingen in de bodem. Maar met de nieuwe kennis is het wel weer meer duidelijk over hoe we deze duinen moeten beheren.

Ik wens u veel leesplezier,

Petra Ket  
voorzitter van de OBN Adviescommissie



## Dankwoord

Het onderzoeksrapport dat voor u ligt heeft alleen maar tot stand kunnen komen door de inspanning en bijdragen van velen, in aanvulling op de brede groep auteurs van verschillende affiliatie. We willen graag onze dank uitspreken aan diegene die hun data beschikbaar gesteld hebben (Leo Jalink, Laurence Jones en vele anderen). Verder de beheerders en ervaringsdeskundigen die bijgedragen hebben door ons hen te laten interviewen. De terreineigenaren en -beheerders die toestemming gegeven hebben om bodemonsters te verzamelen en vegetatie- en paddenstoelen opnamen uit te voeren. Labmedewerkers die monster opgewerkt hebben en analyses uitgevoerd. En tot slot het DT OBN Duin- en kustlandschap en daarin begeleidingscommissie van dit project (Mark van Til, Albert Oost, Marion Pross, Mira Heesakkers en Thijs Sanderink). Met hun suggesties en ondersteuning hebben we een compleet – en hopelijk interessant – rapport samen kunnen stellen.

Veel leesplezier,

De auteurs

---

# Inhoudsopgave

<b>1</b>	<b>Inleiding</b> .....	<b>13</b>
1.1	Aanleiding.....	13
1.2	Oude duingraslanden in het duin- en kustlandschap.....	13
1.2.1	Vegetatie.....	13
1.2.2	Vaatplanten, mossen en korstmossen.....	15
1.2.3	Paddenstoelen.....	16
1.2.4	Bodemleven: schimmels en bacteriën.....	17
1.3	Sturende processen in oude successiestadia van duingraslanden.....	18
1.3.1	Dynamiek.....	18
1.3.2	Ontwikkeling organische stof in de bodem.....	18
1.3.3	Zuurgraad.....	19
1.3.4	Vochtbeschikbaarheid.....	20
1.3.5	Stikstofdepositie.....	20
1.4	Onderzoeksvragen.....	23
1.5	Aanpak onderzoek.....	23
1.6	Leeswijzer.....	24
<b>2</b>	<b>Onderzoeksmethodiek</b> .....	<b>25</b>
2.1	Vegetatie in duingraslanden in relatie tot successieleeftijd en bodemchemie.....	25
2.1.1	Vegetatie.....	25
2.1.2	Bodemchemie.....	27
2.1.3	Dataselectie.....	28
2.1.4	Data-analyse.....	32
2.2	Mycoflora.....	34
2.2.1	Onderzoekslocaties.....	34
2.2.2	Bodemchemische analyses en experimenten.....	36
2.3	Bodemleven: bacteriën en schimmels.....	36
2.3.1	Monsternamen en bewerking.....	36
2.3.2	Laboratoriumanalyses.....	36
2.3.3	Statistische analyse.....	38

---

2.4	Onderzoek struweelverwijdering .....	38
2.4.1	Locaties .....	38
2.4.2	Data-analyse .....	39
2.5	Interviews .....	39
<b>3</b>	<b>Mate van stabiliteit van duingraslanden en gevolgen voor biodiversiteit .....</b>	<b>41</b>
3.1	Duingraslanden: stabiel of in transitie .....	41
3.2	Trends in soortenrijkdom en karakteristieke soorten .....	48
<b>4</b>	<b>Bodemkarakteristieken van duingraslanden in relatie tot biodiversiteit .....</b>	<b>52</b>
4.1	Organisch stofgehalte en pH .....	52
4.2	Ontwikkeling bodemparameters in de tijd .....	54
4.3	Biodiversiteit en habitatkwaliteit .....	58
<b>5</b>	<b>Herstel van duingraslanden uit duindoornstruweel .....</b>	<b>62</b>
5.1	Bodemparameters .....	62
5.2	Vegetatie .....	63
<b>6</b>	<b>Mycologische waarden van duingraslanden: een literatuurstudie .....</b>	<b>65</b>
6.1	Ontwikkeling van mycoflora in duingraslanden .....	65
6.2	Ecologie van paddenstoelen in duingraslanden .....	66
6.3	Kenmerkende soorten .....	66
6.4	Betekenis van de mycoflora .....	70
6.5	Gunstige omstandigheden .....	71
6.6	Belangrijke (duin)gebieden voor paddenstoelen .....	71
6.7	Bedreigingen .....	74
6.8	Beheren is maatwerk .....	74
<b>7</b>	<b>Mycoflora van duingraslanden: case-study Middel- en Oostduinen .....</b>	<b>77</b>
7.1	Onderzoeksaanpak .....	77
7.2	Resultaten .....	78
7.3	Ruimtelijke patronen .....	82
7.4	Correlaties vegetatie en fungi .....	83
7.5	Correlaties bodemchemie en fungi .....	85
<b>8</b>	<b>Bacteriën en schimmels in bodem van duingraslanden .....</b>	<b>93</b>

---

8.1	Diversiteit aan schimmels en bacteriën .....	93
8.2	Ecologische interpretatie van schimmelgemeenschappen .....	95
8.3	Abundantie schimmels en bacteriën .....	98
<b>9</b>	<b>Interviews met terreinbeheerders .....</b>	<b>100</b>
9.1	Standplaatsfactoren .....	100
9.2	Beheer van duingraslanden .....	101
9.3	Verstruweling .....	102
<b>10</b>	<b>Beheer van duingraslanden .....</b>	<b>105</b>
10.1	Begrazing .....	105
10.2	Maaien .....	107
10.3	Verwijderen van struweel .....	108
10.4	Verwijderen van (aangeplant) bos .....	108
10.5	Branden .....	109
10.6	Plaggen van de bovengrond .....	109
10.7	Stimuleren van verstuiwing .....	110
10.8	Herintroductie of bijplaatsen van konijnen .....	111
<b>11</b>	<b>Conclusies .....</b>	<b>112</b>
11.1	Biodiversiteit in oude successiestadia van oude duingraslanden .....	112
11.1.1	Vegetatie: vaatplanten, mossen en korstmossen .....	112
11.1.2	Paddenstoelen, schimmels en bacteriën .....	113
11.2	Beantwoording onderzoeksvragen .....	115
11.3	Aanbevelingen voor beheer van oude successiestadia in duingraslanden .....	126
11.3.1	Belangrijke knoppen voor beheerders .....	126
11.3.2	Aandachtspunten .....	127
11.4	Aanbevelingen voor aanvullend en verdiepend onderzoek .....	127
11.4.1	Aanvulling dataset en verbreden onderzoek .....	127
11.4.2	Dataset beheermaatregelen .....	128
11.4.3	Statistische analyse: non-parametrisch mixed model .....	128
<b>12</b>	<b>Referenties .....</b>	<b>130</b>

---

<b>Bijlagen.....</b>	<b>142</b>
Bijlage 1 Categorisering vegetatietypen op basis van vegetatieopnamen .....	143
Bijlage 2 Aanvullende figuren analyse chronosequenties bodemchemie en diversiteit .....	154
Bijlage 3 Lijst typische soorten zoals gebruikt in berekening biodiversiteitsparameters vegetatie ...	161
Bijlage 4 Methodes voor de bewerking van bodemonsters en chemische analyse.....	164
Bijlage 5 Lijst doelsoorten zoals gebruikt in het verstruwelingsonderzoek .....	167
Bijlage 6 Vragenlijst interviews beheerders.....	168
Bijlage 7 Belangrijkste duingraslanden voor paddenstoelen .....	170
Bijlage 8 Vegetatie-opnamen inclusief fungi uit de Middel- en Oostduinen. ....	173



## Samenvatting

Dit rapport brengt kennis samen over het behoud van biodiversiteit in oude duingraslanden langs de Nederlandse kust en in vergelijkbare gebieden met betrekking tot vegetatie, paddenstoelen (mycoflora) en bodemleven, en koppelt deze aan bodemprocessen, successie en beheer. De studie combineert literatuuronderzoek, analyse van bestaande datasets, veldmetingen, DNA-analyses en interviews met terreinbeheerders. Het doel is inzicht te krijgen in de factoren die soortenrijke, oude duingraslanden in stand houden en in effectieve maatregelen voor behoud en herstel.

Duingraslanden behoren tot het Natura 2000-habitatype *Grijze duinen* (H2130) en vormen een belangrijk refugium voor zeldzame planten, korstmossen en paddenstoelen. Hun biodiversiteit wordt bepaald door natuurlijke processen zoals verstuing, successie en grondwaterinvloed. In het verleden lag het accent op herstel van dynamiek, waardoor vooral jonge stadia aandacht kregen. Oude(re) successiestadia, die vaak een hoge soortenrijkdom herbergen, bleven tot nu toe onderbelicht. Dit rapport onderzoekt waarom sommige oude duingraslanden soortenrijk blijven en andere verarmen, welke rol stikstofdepositie speelt, en hoe beheer kan bijdragen aan behoud en herstel, waarin de volgende vragen centraal staan:

- Hoe hangt biodiversiteit samen met de ouderdom van duingraslanden?
- Welke factoren bepalen een hoge soortenrijkdom?
- Hoe beïnvloedt stikstofdepositie biodiversiteit en struweelvorming?
- Welke beheermaatregelen zijn effectief voor behoud en herstel?

Om deze vragen te beantwoorden is een brede aanpak gekozen: analyse van vegetatie en bodemchemie in tijdreeksen van PQ's met duingrasland en in chronosequenties met een serie van duingraslanden van verschillende ouderdom, onderzoek naar paddenstoelen en bodemleven, experimenten met verwijdering van struweel, interviews met beheerders en een synthese van literatuur en praktijkervaring.

Uit de tijdreeksen met PQ's blijkt dat kalkarme en matig kalkrijke duingraslanden stabiel zijn dan kalkrijke typen, die vaker overgaan in struweel of bos. Sinds 2001 is bijna een kwart van de kalkrijke duingraslanden omgevormd naar struweel, bos, heide of soortenarme graslanden. Verzuuring, waarbij kalkrijke duingraslanden overgaan naar kalkarme, komt verspreid voor, vooral in het Waddendistrict. Buffering door overstuiving kan lokaal herstel bevorderen.

De metingen in de chronosequenties tonen aan dat organische stof in de bodem toeneemt met de ouderdom van het duingrasland, terwijl de pH daalt door ontkalking. Kalkrijke duinen starten rond pH 7 en zakken naar circa pH 6; kalkarme typen dalen tot onder pH 5. Het vochtgehalte, gebaseerd op Ellenberg waarden, stijgt met de ouderdom, vooral in kalkarme duinen; het organisch materiaal in de bodem houdt vocht vast. De voedselrijkdom, eveneens gebaseerd op Ellenberg waarden, neemt toe, maar de patronen verschillen per type en worden zeer waarschijnlijk beïnvloed door stikstofdepositie. De soortenrijkdom van vaatplanten stijgt in de eerste tien jaar als de vegetatie zich ontwikkelt, maar daarna treedt variatie op. Kalkrijke duingraslanden bevatten gemiddeld meer vaatplanten, en kalkarme meer mossen en korstmossen. Het aandeel aan karakteristieke duinsoorten neemt af naarmate de successie vordert, deels door toename van algemene soorten. De

diversiteit aan vaatplanten correleert positief met pH en negatief met organische stof. Ook korstmossen nemen af bij hogere organische stofgehalten.

Oude duingraslanden zijn cruciaal voor een groep schrale graslandpaddenstoelen (m.n. *Hygrocybe*, *Entoloma*, *Clavariaceae*, *Geoglossaceae*). Deze soorten zijn sterk bedreigd: 87% staat op de Rode Lijst. In Nederland verdween circa 98% van deze graslanden; de duinen herbergen nu een groot deel van de resterende groeiplaatsen. Goed ontwikkelde "wasplaatgraslanden" komen vooral voor op locaties met langdurige begrazing en stabiele grasmatten. Indicatorsoorten zijn onder meer Scharlaken wasplaat (*Hygrocybe coccinea*) en Grauwe barsthoed (*Dermoloma cuneifolium*). Bedreigingen zijn stikstofdepositie, verzuiging, verstuiving, struweelvorming, afname van konijnen en klimaatverandering.

Een case-study in de Middel- en Oostduinen (Goeree) omvat 15 locaties met meer dan 100 jaar begrazing. Er werden 157 soorten aangetroffen: 88 paddenstoelen, 58 planten en 11 mossen/korstmossen. Vier typen graslanden werden onderscheiden: goed ontwikkeld (meer dan 10 soorten uit de wasplategroep en 10–15 Rode Lijst-soorten), vrij goed (6–10 wasplaten), matig (4–5 wasplaten, veel saprophyten) en verzuurd (nauwelijks wasplaten). Correlaties tonen dat buffering (Ca) en pH cruciaal zijn: onder pH-NaCl 3,8 verdwijnen wasplaten. Fosfaat blijkt niet limiterend; goed ontwikkelde graslanden met een relatief hoge pH en organische stofgehalten bevatten relatief veel plant-beschikbaar fosfaat. Het nitraatgehalte in de bodem is zeer laag, wat kan wijzen op stikstoflimitaties ondanks de nog steeds hoge depositie. Experimenten suggereren dat ammonium vooral door schimmels wordt opgenomen en hierdoor niet meer vrij beschikbaar is voor andere organismen zoals bacteriën of vaatplanten.

DNA-analyse van bodemleven laat zien dat er duizenden soorten bacteriën en schimmels in de bodem zijn. De schimmelgemeenschap wordt gedomineerd door saprotrofen; soorten uit de wasplategroep komen vooral voor in kalkhoudende bodems met lage Al:Ca-verhouding. De schimmel:bacterie-ratio is hoger in kalkrijke gebieden, wat kan wijzen op een grotere rol van schimmels in de nutriëntenkringloop in kalkrijke duingraslanden.

De interviews en de literatuurstudie bevestigen dat buffering, vochtvoorziening en begrazing cruciaal zijn. Begrazing is de belangrijkste maatregel tegen vergrassing, verzuiging en opslag van struweel, maar het effect hangt af van de timing, de intensiteit van de begrazing, het type grazer en karakteristika van het gebied zoals reliëf of productiviteit. Voor herstel van oude successiestadia dient plaggen alleen kleinschalig en ondiep toegepast te worden. Struweelverwijdering lijkt voor kalkrijke duinen te werken, mits gecombineerd met begrazing of regelmatig maaien. Brand wordt niet regulier toegepast, maar kan wel een waardevolle en effectieve toevoeging zijn; bijvoorbeeld bij het omzetten van duindoornstruweel naar duingrasland. Verstuiving kan verzuring tegengaan en de standplaatsvariatie vergroten, maar heeft een negatieve invloed op de mycoflora van oud duingrasland. Herintroductie van konijnen kan bijdragen aan herstel van open duingrasland.

Oude duingraslanden zijn essentieel voor biodiversiteit van verschillende soortengroepen. In dit onderzoek is aangetoond hoe belangrijk zij zijn voor paddenstoelen. De stabiliteit van duingraslanden hangt af van kalkrijkdom, pH, buffering en beheer. Stikstofdepositie blijft een grote bedreiging. De afname hiervan leidt niet automatisch tot herstel, mede door de erfenis van veranderingen in de bodem. Beheer vraagt maatwerk: begrazing, maaien, verwijdering van struweel en kleinschalige verstuiving. Ook continuïteit in het beheer is cruciaal, omdat herstel van de mycoflora decennia vergt.

## Summary

This report brings together knowledge on how to preserve biodiversity in old dune grasslands along the Dutch coast and in similar areas. It looks at vegetation, mushrooms (mycoflora) and soil life, and links these to soil processes, succession, and management. The study combines literature research, analysis of existing datasets, field measurements, DNA-analyses and interviews with site managers. The goal is to gain insight into the factors that maintain species-rich dune grasslands and what management actions are effective for their conservation and restoration.

Dune grasslands belong to the Natura 2000 habitat type *Grey Dunes* (H2130) and form an important refuge for rare plants, lichens, and mushrooms. Their biodiversity is determined by natural processes such as drift, succession, and groundwater influence. In the past, the emphasis was on restoring natural dynamics, which primarily focused on young stages. Older successional stages, often species rich, have so far remained understudied. This report investigates why some older dune grasslands remain species rich while others lose species, what role nitrogen deposition plays, and how management can contribute to conservation and restoration. The report focuses on the following questions:

- How is biodiversity related to the age of dune grasslands?
- What factors determine high species richness?
- How does nitrogen deposition influence biodiversity and scrub formation?
- Which management measures are effective for conservation and restoration?

To answer these questions, a broad approach was chosen: dune grassland data was analyzed from vegetation and soil chemistry time series of PQs and chronosequences from different soil ages, research on mushroom and soil life, scrub removal experiments, interviews with managers, and a synthesis of literature and practical experience.

The time series of PQs shows that lime-poor and moderately lime-rich dune grasslands are more stable than those that are calcareous (lime-rich), which more often transition into scrub or forest. Since 2001, almost a quarter of the calcareous dune grasslands have been converted into scrubs, forests, heathland, or species-poor grasslands. Acidification, where lime-rich dune grasslands transition into lime-poor ones, occurs in some areas, particularly in the Wadden district. The buffering effect caused by sand deposition can promote local recovery.

Chronosequence measurements show that soil organic matter increases with the dune grassland's age, while pH decreases due to decalcification. Calcareous (lime-rich) dunes start at around a pH of 7 and drop to around 6; lime-poor dunes drop below a pH of 5. Moisture content, based on Ellenberg values, increases with age, especially in lime-poor dunes; the organic matter in the soil retains moisture. Nutrient richness, also based on Ellenberg values, increases, but the patterns differ by type and are influenced by nitrogen deposition. The species richness of vascular plants increases in the first ten years as vegetation develops but then becomes more variable. Calcareous dune grasslands have more vascular plants on average, and more mosses and lichen are found in lime-poor dune grasslands. The proportion of characteristic dune species decreases with succession, partly due to an increase in common species. The diversity of vascular plants correlates positively with pH and negatively with soil organic matter. The species richness of lichen also declines when soil organic matter is higher.

Old dune grasslands are crucial for waxcaps and allies, a group of grassland mushrooms (*Hygrocybe*, *Entoloma*, *Clavaria*, *Geoglossaceae*) indicating rather nutrient poor conditions. These species are highly threatened: 87% are on the Red List. In the Netherlands, approximately 98% of these grasslands have disappeared; a large portion of the remaining habitats is present in coastal dunes nowadays. Well-developed waxcap grasslands are primarily found in locations with long-term grazing and stable sward. Indicator species include *Hygrocybe coccinea* and *Dermoloma cuneifolium*. Threats include nitrogen deposition, renewed sand shifts, overgrowth, scrub formation, decline in rabbit populations, and climate change.

A case study in the Middel- and Oostduinen (Goeree) includes 15 locations that have been grazed for over 100 years. Some 157 species were documented: 88 mushrooms, 58 plants, and 11 mosses/lichens. Four types of grasslands were distinguished: well-developed (more than 10 waxcaps and 10–15 Red List species), fairly well-developed (6–10 waxcaps), moderately developed (4–5 waxcaps, many saprophytes), and acidified (hardly any waxcaps). Correlations show that buffering (Ca) and pH are crucial: below a pH (NaCl) of 3.8, waxcaps disappear. Phosphate appears not to be limiting; well-developed grasslands with a relatively high pH and organic matter content contain relatively high amounts of plant-available phosphate. Nitrate levels in the soil are very low, which may indicate nitrogen limitations, despite still high deposition. Experiments suggest that ammonium is primarily absorbed by fungi.

DNA-analysis of soil life reveals that thousands of species of bacteria and fungi exist in the soil. The fungal community is dominated by saprotrophs; species from the waxcap group are particularly prevalent in calcareous soils with low Al:Ca ratios. The fungal:bacterial ratio is higher in calcareous areas, which may indicate a greater role for fungi in nutrient cycling.

The interviews and the literature study confirm that buffering, water supply, and grazing are crucial. Grazing is the most important measure against grass encroachment, overgrowth, and the development of scrub, but its effectiveness depends on the timing, intensity, and type of grazer. Mowing can be effective in wet areas. For the restoration of old successional stages, sod cutting should only be applied on a small scale and at shallow depths. Scrub removal appears to be effective for calcareous dunes, provided it is combined with grazing. Fire is not regularly used, but if it occurs accidentally, it can convert sea buckthorn scrub into dune grassland. Sand drift can counteract acidification and increase habitat diversity, but is negative for the mycoflora of old dune grassland. Reintroduction of rabbits can contribute to the restoration of open dune grassland.

Old dune grasslands are essential for biodiversity, especially for mushrooms. Their stability depends on the lime content, pH, buffering capacity, and management. Nitrogen deposition remains a major threat. Its reduction does not automatically lead to recovery, partly due to the long term soil changes persisting. Management requires tailored approaches: grazing, mowing, scrub removal, and small-scale sand deposition. Continuity in management is also crucial, as the restoration of mycoflora can take decades. Additional research is needed into the effects of reducing nitrogen deposition, sod-cutting depth, dynamics, and interactions between soil life and vegetation.

# 1 Inleiding

## 1.1 Aanleiding

De biodiversiteit in kustduinen hangt voor een groot deel samen met drie natuurlijke processen: verjonging van duinen door verstuiving, successie van bodem en vegetatie, en de beschikbaarheid van grondwater (o.a. Provoost et al., 2011). De interactie van deze drie processen leidt tot een grote verscheidenheid aan duingebieden en tot variatie in ruimte en tijd binnen duingebieden. De laatste drie decennia heeft bij het ecologisch herstel de nadruk gelegen op herstel van eolische dynamiek (Aggenbach et al., 2018). Zulke dynamiek zorgt op kleine tot grote schaal voor het ontstaan van jonge stadia van allerlei habitats waaronder duingraslanden. In de herstel- en beheerpraktijk van de laatste decennia is er minder aandacht voor oude successiestadia en het belang daarvan voor de typische biodiversiteit van kustduinen.

Uit onderzoek naar chronosequenties, ofwel een serie duingraslanden van verschillende ouderdom, blijkt dat de soortenrijkdom van de vegetatie in de loop van de successie hoger wordt (Aggenbach et al., 2017). Ook het bodemleven en de paddenstoelenflora zijn soortenrijker in de oudere stadia. De soortenrijkdom en -samenstelling van oude duingraslanden kunnen zeer divers zijn en worden bepaald door het humusprofiel, de vochthuishouding, de basenhuishouding en de beschikbaarheid van nutriënten, alsmede de veranderingen die daarin optreden.

Waardoor bepaalde oude duingraslanden een hoge biodiversiteit hebben en andere niet, is vaak niet goed duidelijk. Ook is het de vraag in hoeverre de historisch hoge zuur- en stikstofdepositie een belemmering vormt voor de instandhouding van oudere duingraslanden. Daarnaast is het belangrijk om te weten met welk beheer en welke maatregelen deze effecten kunnen worden gemitigeerd zonder de bodem (grootschalig) te verjongen. Het is daarom van belang om meer inzicht te krijgen in hoe oude duingraslanden met een hoge biodiversiteit in stand kunnen worden gehouden en kunnen worden hersteld vanuit soortenarme duingraslanden of opgeslagen struweel. Deze kennis is nodig voor planning van het beheer op de langere termijn, waarbij een afgewogen mix van maatregelen nodig is, gericht op verjonging door eolische dynamiek én op behoud en ontwikkeling van soortenrijke oude stadia.

## 1.2 Oude duingraslanden in het duin- en kustlandschap

### 1.2.1 Vegetatie

Dit onderzoek richt zich primair op droge duingraslanden, en voor Nederland belangrijke habitattypen: H2130 A grijze duinen (kalkrijk) en H2130 B grijze duinen (kalkarm). Beide typen hebben een groot areaal in Nederland. Deels worden ook H2130 C grijze duinen (heischraal) meegenomen in de analyse. Ook wordt aandacht besteed aan habitattypen van droge kustduinen die in tijd en ruimte grenzen aan grijze duinen, zoals duindoornstruwelen (H21260), droge duinbossen (H2180A) en duinheiden met struikhei (H2150), onder meer om de mate van stabiliteit van de verschillende typen droge duingraslanden te kunnen bepalen.

Wat betreft vegetatie behoren zowel de kalkrijke als kalkarme grijze duinen tot de klasse der droge graslanden op zandgrond: de Koelerio-Corynepherea (Schaminée et al., 1996). Binnen deze klasse

worden niet alleen kalkrijke en kalkarme grijze duinen van elkaar gescheiden in verschillende verbonden en vegetatietypen (associaties), maar ook relatief jonge en oudere stadia. In een enigszins versimpeld overzicht worden hieronder de belangrijkste vegetatietypen besproken (zie ook tabel 1.1). In de kalkrijke grijze duinen behoort de pioniergemeenschap tot het verbond Tortulo-Koelerion, met daarin de associatie Phleo-Tortuletum ruraliformis. De oudere duingraslanden worden tot het verbond Polygalo-Koelerion gerekend, met daarin de associaties Taraxaco-Galietum veri, en in het zeedorpenlandschap het Anthyllido-Silenetum en Sileno-Tortuletum ruraliformis. Als er weinig begrazing door konijnen of vee plaatsvindt, kunnen deze graslanden overgaan in de struweelassociatie Hippophao-Ligustretum (Van der Hagen, 2022). In van origine kalkarme of diep-ontkalkte grijze duinen kan de successie ook beginnen met een Phleo-Tortuletum, maar dit wordt meestal snel opgevolgd door de associatie Violo-Coryneporetum (Isermann & Cordes, 1992). Dit is nog steeds een relatief jong stadium in de successie, dat tot het verbond Corynephorion canescentis behoort. De oudere stadia in kalkarme duinen worden tot het verbond Plantagini-Festucion gerekend, met daarin de associatie Festuco-Galietum veri. Bij verdere verzuring wordt dit vervangen door een rompgemeenschap met Gewoon struisgras of met Gewoon gaffeltandmos (Schaminée et al., 1996; van Haperen, 2009; van Til & Mourik, 1999). Ook kan de vegetatie zich ontwikkelen tot duinheide met Struikhei en/of Kraaihei (Isermann & Cordes, 1992; van Til & Mourik, 1999).

Tabel 1.1. Typische associaties voor jonge en oude duingraslanden (en mogelijke) associaties en rompgemeenschappen waarin oude duingraslanden door successie over kunnen gaan (onder invloed van begrazing en verdere verzuring). Dit is geen uitputtende lijst van alle voorkomende vegetatietypen, zie bijlage 1 voor een compleet overzicht.

	Kalkrijke duinen		Kalkarme en diep ontkalkte duinen	
Jonge duingraslanden	Phleo-Tortuletum ruraliformis	Duinsterretje-associatie	Phleo-Tortuletum ruraliformis	Duinsterretje-associatie
			Sileno-Tortuletum ruraliformis	Kegelsilene-associatie
			Violo-Coryneporetum	Duin-Buntgras-associatie
Oude duingraslanden	Taraxaco-Galietum veri	Duin-Paardebloem-associatie	Festuco-Galietum veri	Duin-Struisgras-associatie
	Anthyllido-Silenetum	Associatie van Wondklaver en Nachtsilene		
Latere ontwikkelingsrichtingen	Hippophao-Ligustretum	Associatie van Duindoorn en Liguster	Genisto anglicae-Callunetum	Associatie van Struikhei en Stekelbrem
	Rhamno-Cratagetum	Associatie van Wegedoorn en Eenstijlige meidoorn	Carici arenariae-Empetretum	Associatie van Zandzegge en Kraaihei
	RG Rosa pimpinellifolia	Rompgemeenschap Duinroos	RG Dicranum scoparium	Rompgemeenschap van Gewoon gaffeltandmos
	RG Rubus caesius	Rompgemeenschap Dauwbraam	RG Agrostis capillaris-Hypochaeris radicata	Rompgemeenschap van Gewoon struisgras en Gewoon biggenkruid

### 1.2.2 Vaatplanten, mossen en korstmossen

Duingraslanden vormen een habitat met een groot aantal kenmerkende en zeldzame soorten vaatplanten, mossen en korstmossen. In kalkrijke duingraslanden komen soorten zoals Duinfakkelgras (*Koeleria albescens*), Kruipend stalkruid (*Ononis repens*), Zachte haver (*Avenula pubescens*) Geel walstro (*Galium verum*), Walstrobremraap (*Orobanche caryophyllacea*), Grote tijm (*Thymus pulegioides*), Duinviooltje (*Viola curtisii*), Ruwe klaver (*Trifolium scabrum*) of Duinroos (*Rosa spinosissima*) voor, om maar een klein aantal van mogelijke soorten te noemen. Binnen een mosduin, een door mossen gedomineerd duingrasland, komen zeldzame mossen voor zoals Duinkronkelbladmos (*Tortella flavovirens*), Hakig kronkelbladmos (*Pleurochaete squarrosa*) of Sparrenmos (*Thuidium abietinum*), en korstmossen zoals Duindaalder (*Diploschistes muscorum*) of Fijn zwelmos (*Scytinium pulvinatum*). Op iets opener plekken komen korstmossen als Zomersneeuw (*Cladonia foliacea*), Vals rendiermos (*Cladonia rangiformis*), en Klein leermos (*Peltigera rufescens*) voor. In de kalkarme duingraslanden verschuift de soortensamenstelling naar plantensoorten die beter tegen verzuring kunnen, zoals Gewoon Biggenkruid (*Hypochaeris radicata*), Schapengras (*Festuca ovina* groep bijv. *F. filiformis*.), Klein vogelpootje (*Ornithopus perpusillus*), Muizenoor (*Pilosella officinarum*), Zandblauwtje (*Jasione montana*) en Schermhavikskruid (*Hieracium sect. Hieracioides*). De moslaag bestaat uit algemenere soorten zoals Gesnaveld en Groot Klauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme* en *H. c. var. lacunosum*) en Groot laddermos (*Pseudoscleropodium purum*). In oude, kalkarme duingraslanden met lagere atmosferische stikstofdepositie en zonder intensieve begrazing kunnen korstmossen zeer talrijk worden met soorten zoals Open rendiermos (*Cladonia portentosa*), Dove heidelucifer (*Cladonia macilenta*), Gewoon kraakloof (*Cetraria aculeata*), Gebogen rendiermos (*Cladonia arbuscula*), Bruin heidestaartje (*Cladonia glauca*) en Girafje (*Cladonia gracilis*).

Over het algemeen neemt het aantal planten, mossen en korstmossen toe van pioniervegetaties naar oudere stadia van stabiele successiereeksen. Studies naar plantendiversiteit in duingraslanden bevestigen dit. In een vergelijking van 3862 proefvlakken in de Schotse duinen tussen 1976 en 2010 werd duidelijk dat de soortenrijkdom toenam als pioniervegetaties op kaal zand zich hadden ontwikkeld richting duingrasland, en afnam als dit andersom was (Pakeman et al., 2016). Vergelijkbare patronen werden ook in Nederlandse duinen gevonden, waarbij het aantal plantensoorten toenam van 10-13 in pioniervegetaties, naar 16-18 in oudere stadia (Kooijman et al., 2021). Er zijn echter weinig studies waarin de ontwikkeling van de soortenrijkdom gekoppeld kan worden aan de ouderdom van de bodem. In de studie van Aggenbach et al. (2013) in de Amsterdamse Waterleidingduinen nam het aantal plantensoorten na stabilisatie van de verstuiving binnen enkele jaren snel toe. In zowel kalkrijke als kalkarme duinen was 9 jaar na stabilisatie ongeveer de helft van het proefvlak begroeid, en waren er 11-14 plantensoorten aanwezig. In de kalkrijke duinen stabiliseerde het aantal soorten na 28 jaar op een niveau van rond de 20, ook in duingraslanden van ten minste 100 jaar oud. In de kalkarme duinen nam de diversiteit van de vegetatie na 39 jaar echter weer af, tot gemiddeld 12 soorten in vegetaties van tenminste 100 jaar oud. De afname met de tijd in kalkarme duinen was ook het geval in de studie van Ketner-Oostra en Sykora (2000). Op de 30 jaar oude duinrug bij de Noordsvaarder van Terschelling was het totaal aantal plantensoorten van 31 substantieel lager dan op de duinrug van 40 jaar, en bijna twee keer zo laag als op de duinrug van 70 en 90 jaar oud. Dit verschil werd vooral veroorzaakt door het aantal korstmossoorten, dat gestaag terugliep van 17 naar 6 soorten.

### 1.2.3 Paddenstoelen

Evenals voor vaatplanten, geldt voor paddenstoelen dat er van pionierfase tot oud duingrasland een eigen, kenmerkende paddenstoelengemeenschap of mycoflora aanwezig kan zijn. Meer dan bij vaatplanten geldt dat vooral in de oude, ongestoorde stadia een bijzonder rijke mycoflora tot ontwikkeling kan komen (Ozinga et al., 2013). Vanwege de aanwezigheid van een opvallend gekleurde groep paddenstoelen worden deze ook wel wasplatengraslanden genoemd. Dit zijn schrale ongestoorde graslanden met een bijzondere en vaak kleurrijke paddenstoelenflora van onder andere wasplaten, knotszwammen, satijnzwammen en aardtongen. In totaal gaat het om tussen de 150 en 200 soorten. Hun ecologie is nog niet volledig opgehelderd, maar moleculair onderzoek wijst op een biotrofe relatie met vaatplanten en/of mossen (Halbwachs et al., 2018).

In Nederland is dit type grasland vrijwel verdwenen: naar schatting 98% ging verloren door intensieve landbouw en landinrichting in de vorige eeuw. De resterende gebieden liggen grotendeels in de duinen, waar duingraslanden een belangrijk refugium vormen. De diversiteit aan paddenstoelen neemt toe naarmate graslanden langer ongestoord blijven. Oude graslanden (>50 jaar) herbergen de meest bijzondere soorten, zoals de Scharlaken wasplaat (*Hygrocybe coccinea*), een indicatorsoort van stabiele duingraslanden. Beheer speelt een cruciale rol: verschraling en het tegengaan van verruiging bevorderen deze mycoflora, terwijl dichtgroeien met struweel, beschadiging van de grasmat en veranderingen in waterhuishouding juist bedreigingen vormen. Het Nederlandse natuurbeheer besteedt nog weinig aandacht aan paddenstoelen, maar onderzoek toont aan dat gericht beheer essentieel is om deze unieke graslanden en hun bijzondere soorten te behouden.



*Figuur 1.1. Concentraties van bedreigde paddenstoelen bevinden zich vaak in tamelijk onooglijke grasvegetaties, zoals hier in de Middelduinen, in november 2023, met links de Weidewasplaat (*Hygrocybe pratensis*) en rechts de Elfenwasplaat (*Hygrocybe ceracea*). Foto: Emiel Brouwer*

Onder de graslandpaddenstoelen bevinden zich ook andere ecologische groepen. Zo worden veel duingraslanden al heel lang begraasd en heeft zich een eigen mycoflora ontwikkeld op de mest van grote grazers. Ook hier gaat het om vroeger waarschijnlijk algemene soorten die door intensivering van de landbouw zeldzaam waren geworden. Veel soorten zijn weer opgeleefd toen grote grazers in schrale natuurgebieden werden geïntroduceerd. De duinstreek geldt echter nog steeds als een hotspot voor mest bewonende paddenstoelen, met een diversiteit van meer dan honderd soorten. Een andere grote groep soorten zijn de afbrekers van plantenmateriaal, van verse blaadjes en wortels tot fijne humus. Ook onder deze grote groep van meer dan honderd soorten bevinden zich een aantal duinspecialisten. Een laatste groep met tientallen vertegenwoordigers wordt gevormd door de soorten die met mos samenleven. In totaal zijn er dus vele honderden paddenstoelen die optimaal in graslanden voorkomen, waarvan de meeste ook in oude duingraslanden kunnen worden aangetroffen. Een uitgebreide beschrijving van de mycologische waarde van duingraslanden en de ecologie van karakteristieke paddenstoelen is te vinden in hoofdstuk 7.

#### **1.2.4 Bodemleven: schimmels en bacteriën**

Het overgrote deel van de biodiversiteit in graslanden onttrekt zich aan het oog, doordat dit deel deze vaak microscopisch klein is en zich ondergronds bevindt. Daar vervullen de soorten allerlei vaak nog onbekende ecologische functies, waarin samenwerking met de vegetatie vaak een belangrijke rol speelt. Zonder dit bodemleven zou er geen recycling van organisch materiaal zijn en zouden planten veel minder efficiënt zijn in het opnemen van voedingsstoffen.

Tot voor kort was het vooral gissen naar wat zich in de bodem van onder andere graslanden afspeelt. Maar door de steeds efficiëntere detectie van DNA is het mogelijk geworden om in ieder geval zicht te krijgen op de soortensamenstelling. In enkele grammen bodem blijken dan duizenden soorten bacteriën en schimmels aanwezig te zijn, althans het DNA daarvan. Het meeste DNA behoort tot nog onbeschreven soorten. Van veel soorten die wel een naam hebben, is het niet duidelijk wat hun ecologische functie is. Er zijn echter micro-organismen waarvan we dat wel weten, zoals soorten die betrokken zijn bij de omzetting van stikstof (nitrificeerders), soorten in een samenwerking met planten (symbionten), parasieten op andere organismen of pure humusafbrekers. Een DNA-analyse biedt dus niet alleen een blik op de ondergrondse biodiversiteit, maar geeft ook een eerste inschatting van de ecologische processen die zich daar afspelen. De techniek en de opbouw van referentiegegevens is nog volop in opkomst, dus de investering die door verschillende co-financiers gedaan is in deze extra metingen, leidt enerzijds tot extra ecologische inzichten en is anderzijds ook een investering in de toekomst van het begrijpen van duinecosystemen.

## 1.3 Sturende processen in oude successiestadia van duingraslanden

In deze paragraaf zijn de belangrijkste sturende processen voor successie en diversiteit in oude duingraslanden besproken, op basis van een uitgebreide literatuurstudie.

### 1.3.1 Dynamiek

De ontwikkeling van jonge naar oude stadia in de vegetatie is in de eerste plaats afhankelijk van de verstuuivingsdynamiek (Jungerius & van der Meulen, 1988; Provoost et al., 2011; van Haperen, 2009). Zolang de dynamiek (te) hoog is, worden ontwikkelingen in de bodem geremd, en wordt de ophoping van organische stof en daling van de pH tegengegaan. Hierbij speelt het gebruik van het duinlandschap een grote rol. Uit beschrijvingen uit het verleden komen de duinen naar voren als een bar, sterk stuivend landschap met in vele delen slechts een schaarse begroeiing (Bakker et al., 1982). Dit werd veroorzaakt door het weiden van vee en het oogsten van hout, struiken en maaisel. Ook heeft de jacht op konijnen tot rond 1800 een zeer belangrijke rol gespeeld (van Haperen, 2009). De duinmeiers<sup>1</sup> exploiteerden het konijn op bedrijfsmatige wijze, en voerden de populatiedichtheden op tot grote hoogte, wat mede bijdroeg aan het open karakter van de duinen tot halverwege de 20<sup>e</sup> eeuw.

### 1.3.2 Ontwikkeling organische stof in de bodem

Pas als verstuuiving wegvalt komt de bodemontwikkeling goed op gang (Jungerius & van der Meulen 1988; Provoost et al., 2011; van Haperen, 2009). De hoeveelheid organische stof in de bodem is hierbij een belangrijke factor. In de loop van de successie neemt dit toe, als gevolg van de ontwikkeling van de vegetatie, waarbij dood blad en dode wortels in de bodem terechtkomen. In de kalkrijke en kalkarme chronosequenties van Aggenbach et al. (2013, 2017) bedroeg het organische stofgehalte in de toplaag van de bodem ongeveer 5% na 70 jaar, en ongeveer 6-7% in bodems van meer dan 100 jaar oud. In de kalkarme duinen van Ketner-Oostra en Sykora (2000) bedroeg het C-gehalte na 110 jaar echter maar ongeveer 1%, wat overeenkomt met een organisch stofgehalte van 2%. Dit is veel minder dan in Aggenbach et al. (2013), waarschijnlijk omdat het *Violo-Corynephorum* minder productief is dan het *Taraxaco-Galietum* veri of het *Festuco-Galietum* veri.

Organische stof is een bron van voedingsstoffen zoals stikstof en fosfor, die bij mineralisatie voor de vegetatie beschikbaar kunnen komen (Berendse, 1990; Kooijman & Smit, 2001; Kooijman & van Til, 2023; Veer, 1997). Zo was de N-mineralisatie in vier vergraste locaties bij een eenmalig veldexperiment in van der Meulen et al. (1996) gemiddeld bijna tien keer zo hoog als in het open referentiegrasland. In het Zwanenwater, waar het veldexperiment plaatsvond over zes maanden, was dit drie keer zo hoog (Kooijman & Smit, 2001). Organische stof zorgt ook voor een beter vochtvasthoudend vermogen in droge duinbodems. In de droge duinen is de beschikbaarheid van water een beperkende factor voor kalkrijke en kalkarme grijze duinen. Op zuidhellingen kunnen temperaturen oplopen tot 60 °C (Stoutjesdijk & Barkman, 1992) en is droogtestress van grote invloed op de vegetatie. Daarnaast verhoogt organische stof de adsorptiecapaciteit voor kationen, die in kaal

---

<sup>1</sup> Landbouwer of veehouder die in de duingebieden woonde en werkte in de periode van de late middeleeuwen tot in de 19e eeuw. Duinmeiers hadden de taak om het duingebied te bewaken, te beheren en vaak ook te exploiteren, bijvoorbeeld door vee te laten grazen of plaggen te steken.

zand van nature erg laag is. Het adsorptiecomplex is bij hoge pH verzadigd met basische kationen als Ca en K, en vormt daarmee een buffer tegen verzuring, maar ook een bron van mineralen. Bij lage pH raakt het adsorptiecomplex bezet met zuurionen, aluminium en ijzer, wat toxisch voor de vegetatie kan zijn (Remke et al., 2010). Organische stof speelt ook een rol bij de binding van fosfaat aan ijzerhoudende zandkorrels (Kooijman et al., 1998; Kooijman et al., 2009; Kooijman et al., 2020). In kalkarme bodems met lage pH helpt organische stof bij de omvorming van ijzeroxiden naar complexen van ijzer en organische stof, waardoor de binding van P zwakker wordt, en beter opgenomen kan worden door de vegetatie.

Een hoger organisch stofgehalte in de bodem leidt in het algemeen tot hogere bovengrondse en ondergrondse biomassa (Aggenbach et al., 2017; Kooijman & van Til, 2023). Over de relatie tussen organische stof en de diversiteit van de vegetatie is minder bekend. In eerste instantie kan ophoping van organische stof leiden tot een hogere soortenrijkdom. In Aggenbach et al. (2013, 2017) nam het aantal plantensoorten na stabilisatie van de stuifkuilen in de eerste jaren snel toe, samen met het hogere organische stofgehalte van de bodem. In iets oudere stadia is het aantal soorten echter niet meer afhankelijk van de hoeveelheid organische stof (Kooijman & van Til, 2023). Bij hogere organische stofgehalten kan de bovengrondse biomassa zelfs zo ver toenemen dat licht voor kleine planten een beperkende factor wordt.

### 1.3.3 Zuurgraad

Voor de soortenrijkdom van de vegetatie is de pH van de bodem belangrijker dan de hoeveelheid organische stof. De pH is afhankelijk van het kalkgehalte, de hoeveelheid neerslag, en de hoeveelheid organische stof (Stuyfzand et al., 2019). In zowel kalkrijke als kalkarme duinen is de pH van de bodem hoog in relatief jonge stadia met weinig organische stof (Aggenbach et al., 2013; Aggenbach et al., 2017; Kooijman et al., 2021). De pH neemt over het algemeen af in de loop van de successie, door het oplossen van de kalk en de toename van organische stof. Voor oudere bodems is het kalkgehalte van groot belang. In kalkrijke duinen kan de pH ook bij hogere organische stofgehalten nog relatief hoog zijn (Aggenbach et al., 2017; Kooijman et al., 2020; van Haperen et al., 2020). In de kalkrijke duinen lag de pH na 20 jaar rond de 7, en stabiliseerde na ongeveer 60 jaar op waarden rond 6, ook in oudere bodems van meer dan 100 jaar oud (Aggenbach et al., 2017). In Kooijman et al. (2020) lag de pH in oudere kalkrijke duinen met veel organische stof rond 7,1-7,5. In kalkarme duinen treedt verzuring van de bodem door het lage kalkgehalte echter veel eerder op. In de ontcalcite duinen van Luchterduinen was de pH na 20 jaar al gezakt tot 6, en na 60 jaar gestabiliseerd op waarden rond de 4 (Aggenbach et al., 2017). Op Terschelling was de pH 6,9 in 20 jaar oude duinen, maar gezakt naar 5,4 in 70 en 90 jaar oude duinen, en naar 5.1 in 110 jaar oude duinen (Ketner-Oostra & Sykora, 2000).

In het duingebied is het aantal plantensoorten bij hoge pH over het algemeen hoger dan bij lage pH (Aggenbach et al., 2013; Ketner-Oostra & Sykora, 2000; Kohyani et al., 2008; Kooijman et al., 2020, 2021; Kooijman & van Til, 2023; van Haperen, 2009; van Til & Mourik, 1999). In een chronosequentie in de Amsterdamse Waterleidingduinen vertoonde de soortenrijkdom een optimumcurve in zowel kalkrijke als kalkarme duinen, met een piek rond pH 6 (Aggenbach et al., 2013). De lage waarden bij hoge pH waren vooral te danken aan hele jonge pionierstadia, waarin nog nauwelijks vegetatie aanwezig was. In Kooijman & van Til (2023) nam de soortenrijkdom toe van lage naar hoge pH, met de hoogste waarden rond pH 7,5. Dit correspondeert met de Belgische duinen, waar hoge soortenaantallen vooral voorkwamen rond pH 7,4 (Kohyani et al., 2008). In het onderzoek op Terschelling van Ketner-Oostra en Sykora (2000) was het totaal aantal soorten bij pH 6,3 bijna twee

keer zo hoog en het aantal korstmossen meer dan twee keer zo hoog als bij pH 5,4. Dit geeft aan dat ook in kalkarme duinen de soortenrijkdom van de vegetatie gebaat is bij een iets hogere pH.

Waarom de soortenrijkdom hoger is bij hoge dan bij lage pH is niet geheel duidelijk. Vermoedelijk spelen meerdere factoren een rol, met zowel directe als indirecte effecten. Bij lage pH kan de hoeveelheid aluminium en/of ammonium zo hoog worden dat toxische effecten kunnen optreden (Remke et al., 2010). Aan de andere kant komen toxische Al:Ca-ratio's in de duinen vrijwel niet voor (Nijssen et al., 2014), en wordt ammonium vrij snel omgezet in nitraat, ook bij lage pH (Aggenbach et al., 2017; Kooijman et al., 2017). Bij lage pH kan ook de hoeveelheid organische stof en de beschikbaarheid aan voedingsstoffen als stikstof en fosfor toenemen, waardoor de bovengrondse biomassa te hoog wordt en licht voor kleine soorten een beperkende factor wordt (Kooijman & van Til, 2023). Daarnaast is in Noordwest-Europa het potentieel aantal plantensoorten in kalkrijke standplaatsen hoger dan in kalkarme en verzuurde standplaatsen, waarschijnlijk als gevolg van herkolonisatie vanuit kalkrijke gebieden na de laatste ijstijd (Ewald, 2003). Bij vaatplanten speelt ook de samenwerking met mycorrhiza in de bodem een rol, samen met de vorm waarin fosfor in de bodem aanwezig is (Kooijman et al., 2020; Kooijman et al., 2021; Kooijman & van Til, 2023). Bij hoge pH bestaat een groot deel van de fosfor uit calciumfosfaat, dat bij hoge pH slecht oplosbaar is en zodoende voor veel planten niet beschikbaar. Veel duinplanten behoren echter tot de arbusculaire mycorrhiza (AM) planten, waaronder soorten als Duinviooltje en Geel walstro (Brundett, 2009; Ernst et al., 1984). Deze soorten zijn juist gespecialiseerd in de opname van calciumfosfaat via samenwerking met hun schimmeln netwerk (Hoeksema et al., 2010; Smith & Smith, 2011). Bij lage pH zijn de calciumfosfaten opgelost, en omgezet in organisch en/of zwak aan ijzer gebonden P. Dit zijn P-fractionen die juist gebruikt worden door planten zonder arbusculaire mycorrhiza als Buntgras, Schapenzuring en Zandzegge (Raven et al., 2018), of planten met ericoïde mycorrhiza (Cairney & Meharg, 2003). Het potentieel aantal soorten AM-planten is in de duinen echter veel hoger dan voor niet-AM planten. De hoge soortenrijkdom bij hoge pH wordt dan ook vooral bepaald door het grote aantal AM-plantensoorten (Kooijman et al., 2020; Kooijman et al., 2021). Bij korstmossen is niet geheel duidelijk waarom de soortenrijkdom hoger is bij hoge dan bij lage pH, maar dit kan te maken hebben met de hoeveelheid kaal zand. Bij hoge pH komen vooral soorten van kale minerale bodem voor (Ketner-Oostra & Sykora, 2000), die bij lage pH vrijwel zijn verdwenen.

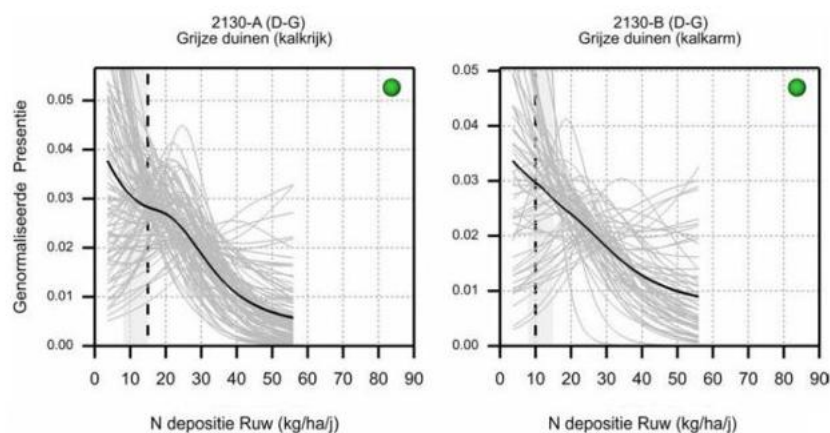
#### **1.3.4 Vochtbeschikbaarheid**

In de droge duinen is water vaak een beperkende factor. Dit is goed te zien aan het verschil tussen noord- en zuidhellingen (Isermann & Cortes, 1992). Op Spiekerroog waren de zuidhellingen vooral begroeid met het *Violo-Corynephorum*, met veel korstmossen, terwijl de noordhellingen gedomineerd werden door *Kraaihei*. Op de zuidhelling kunnen temperaturen oplopen tot 60 °C, terwijl dit op de noordhelling veel minder is (Stoutjesdijk & Barkman, 1992).

#### **1.3.5 Stikstofdepositie**

In veel duingebieden heeft hoge stikstofdepositie in de afgelopen decennia geleid tot vergrassing, het overgroeid raken van voorheen relatief open duingrasland door grote grassen en grasachtigen, waarbij de soortenrijkdom sterk afnam (Jones et al., 2004; Ketner-Oostra & Sykora, 2000, 2004; Kooijman & de Haan, 1995; Plassmann et al., 2008; Remke et al., 2009; Van der Meulen et al., 1996; Veer, 1998). In de kustduinen van Nederland bedroeg de stikstofdepositie in het begin van de jaren 1990 ongeveer 25 kg/ha/jaar (Kooijman & van Til, 2023), wat fors hoger is dan de natuurlijke

depositie in ongestoorde gebieden van 2 kg/ha/jaar. In de Amsterdamse Waterleidingduinen nam de vergrassing in de duingraslanden in verschillende zones tussen 1990 en 2002 toe van 15-40% tot 50-90% van de oppervlakte (Kooijman et al., 2017). In het Zwanenwater waren de duingraslanden in het onbegraasde deel in van het onderzoeksgebied in 1986 nog niet vergrast, maar in 1992 was dit voor meer dan de helft wel het geval (Kooijman & de Haan, 1995). In duingraslanden van Engeland, Wales en Schotland verdubbelde de bovengrondse biomassa min of meer over de gradiënt van 10 tot 30 kg N/ha/jaar, terwijl het aantal soorten halveerde (Jones et al., 2004). Ook rond de Oostzee nam vergrassing toe bij hogere stikstofdepositie, met name door Zandzegge in kalkarme duinen (Remke et al., 2009, 2010). Negatieve effecten begonnen daar al op te treden bij een stikstofdepositie van 8 kg/ha/jaar (Remke et al., 2009), terwijl de huidige kritische depositiewaarden voor de Grijze duinen liggen tussen 11 en 15 kg/ha/jaar (Wamelink et al., 2023). Langs de Schotse kust nam de Ellenberg indicatorwaarde voor stikstof tussen 1976 en 2010 significant toe (Pakeman et al., 2016). Deze toename correleerde met de cumulatieve stikstofdepositie. Hoewel het totaal aantal plantensoorten in Schotland niet afnam, nam het aantal meer eutrofe plantensoorten wel toe. In de Nederlandse duinen nam het aantal plantensoorten echter af van gemiddeld 17 in open duingrasland naar 9 in vergraste vegetaties (Veer & Kooijman, 1997). In de Amsterdamse Waterleidingduinen nam het gemiddeld aantal plantensoorten bij sterke vergrassing af van 15 naar 2 (Kooijman et al., 2017). Ook rond de Oostzee was het aantal plantensoorten bij hoge N depositie significant lager dan bij lage, vooral in met Zandzegge vergraste vegetaties op kalkarme bodem (Remke et al., 2010). In de gehele NW-Europese klimaatszone nam de soortenrijkdom van kalkrijke en kalkarme duingraslanden bij hoge stikstofdepositie gestaag af (figuur 1.2, Wamelink et al., 2021).



Figuur 1.2. De genormaliseerde soortenrijkdom van de vegetatie in kalkrijke en kalkarme duingraslanden in relatie tot de stikstofdepositie. De figuren zijn afkomstig uit Wamelink et al. (2021).

In de kalkrijke duinen heeft de hoge stikstofdepositie mogelijk ook geleid tot versnelde successie naar struweel. Deze toename wordt over het algemeen toegeschreven aan het vastleggingsbeheer, het stoppen van beweiding, en later ook de afname van de konijnenstand (Bakker et al., 1982; Slings, 1994; Van der Hagen, 2022; Van Til et al., 2002). Maar deze ontwikkelingen zijn waarschijnlijk bevorderd door de hoge stikstofdepositie. Van Hinsberg en van der Hoek (2003) laten een sterke correlatie tussen het percentage struweel en bos en hoge stikstofdepositie, met waarden van pakweg 5% van het duinlandschap bij een stikstofdepositie van 10 kg/ha/jaar, naar 90% bij een stikstofdepositie van 25 kg/ha/jaar. Natuurlijk zijn ook andere factoren van belang, maar het lijkt zeer

waarschijnlijk dat de hoge stikstofdepositie in de afgelopen decennia de verstruweling in de kalkrijke duinen heeft versterkt. Zoals eerder aangegeven behoren veel struweelsoorten tot de AM-planten (Brundett, 2009), die gebruik kunnen maken van de voorraad calciumfosfaat in de bodem.

Ook is de verstruweling sterker in oudere bodems, als er meer stikstof uit organische stof beschikbaar is (van der Hagen, 2022). Dat geeft aan dat stikstof een beperkende factor kan zijn, en hoge stikstofdepositie de groei van struweel kan bevorderen. In de kalkarme duinen is verstruweling minder sterk dan in de kalkrijke duinen, mogelijk omdat deze minder geschikt zijn voor AM-planten. De sterke opkomst van Kraaihei in veel duingebieden in het Waddendistrict is echter mogelijk ook door hoge stikstofdepositie bevorderd. In het Zwanenwater nam de oppervlakte aan duinheide in het onbegraasde deel van het studiegebied tussen 1996 en 1992 toe van 20 naar 31% van de oppervlakte. Maar waar in 1986 de helft nog bestond uit vegetatie met Struikheide, werd in 1992 bijna alle heide door Kraaihei gedomineerd (Kooijman & de Haan, 1995). In latere jaren is zelfs de met Helm vergraste vegetatie door Kraaihei overgroeid. Het is echter mogelijk dat de invloed van hoge stikstofdepositie indirect was via accumulatie en afbraak van organische stof, omdat planten met ericoïde mycorrhiza vooral organische vormen van stikstof en fosfor opnemen (Cairney & Meharg, 2003). Experimentele stikstofbemesting met ammoniumnitraat had in vier jaar tijd geen effect op Kraaihei, terwijl de bedekking van Zandzegge duidelijk toenam (Kae et al., 2024). In de kalkarme duinen heeft de hoge stikstofdepositie ook invloed gehad op de invasieve mossoort Grijs kronkelsteeltje, die sinds de jaren 1960 in Nederland voorkomt. In de binnenlandse stuifzanden vertoonde deze soort een positieve relatie met de stikstofdepositie, en kon lokaal erg dominant worden (Sparrius et al., 2011). Op Terschelling raakten in de jaren 1990 met name oudere stadia van het *Violo-Corynephorum* gedomineerd door Grijs kronkelsteeltje (Ketner-Oostra & Sykora, 2000, 2004). Ook in de al dan niet diep ontkalkte duinen langs de Hollandse kust werd Grijs kronkelsteeltje in relatief open duingrasland een dominante soort (van der Meulen et al., 1996). In de afgelopen jaren is de dominantie van Grijs kronkelsteeltje in de kustduinen veel minder geworden (Sparrius & Kooijman, 2012), mogelijk als gevolg van de lagere stikstofdepositie. Maar de achtergebleven, halfvergane dode mospakketten vormen vaak een voedingsbodem voor vergrassing met Zandzegge.

Over de gevolgen van de afname van de stikstofdepositie in de laatste decennia van ongeveer 25 naar 15 kg/ha/jaar is nog niet veel bekend. Zoals hierboven aangegeven lijkt de dominantie van Grijs kronkelsteeltje in de kustduinen af te nemen (Sparrius & Kooijman, 2012). Ook heeft de afname van de stikstofdepositie over de afgelopen decennia geleid tot een daling van de bovengrondse biomassa in zowel vergraste als open duingraslandvegetaties (Kooijman & van Til, 2023). Tussen 1992 en 2021 nam deze in onbegraasde duinen af van 540 naar 130 gram/m<sup>2</sup>. De bovengrondse biomassa wordt echter niet alleen direct beïnvloed door stikstofdepositie, maar ook indirect via de lagere pH en hogere organische stofgehalten van de bodem (Kooijman & van Til, 2023). Op het eerste gezicht leek er bij lagere stikstofdepositie nog geen verbetering te zijn in de soortenrijkdom van de vegetatie (Kooijman & van Til, 2023). Als de vergraste en open duingraslandvegetaties apart van elkaar worden geanalyseerd, lijkt de daling van de stikstofdepositie tussen 1992 en 2021 echter wel effect te hebben, zij het een tegenstrijdig (Kooijman et al., submitted). Binnen de vergraste vegetaties nam het aantal plantensoorten bij lagere stikstofdepositie toe, waarschijnlijk als gevolg van de lagere bovengrondse biomassa en hogere lichtbeschikbaarheid. In de open duingraslanden, waar lichtbeperking geen rol speelt, nam de soortenrijkdom met de lagere stikstofdepositie van de laatste jaren echter verder af, mogelijk als gevolg van versnippering en vermindering van bronpopulaties.

## 1.4 Onderzoeksvragen

Duinen zijn in wezen dynamische systemen, waarbij het hoogste percentage kenmerkende soorten in de jonge, nog niet geheel vastgelegde stadia voorkomt. Dit sluit echter niet uit dat ook oudere, tot rust gekomen stadia zeer soortenrijk kunnen worden. Goede voorbeelden zijn te vinden op de Vroongronden in het Deltagebied en in het Zeedorpenlandschap. Het doel van dit onderzoek is de toestand en trend van de biodiversiteit van (oude) duingraslanden in beeld te brengen en waar mogelijk te achterhalen welke processen en sturende factoren het meest bepalend zijn voor soortenrijkdom, maar ook de stabiliteit van oude duingraslanden. Met deze informatie is het dan vervolgens mogelijk een handreiking voor beheerders op te kunnen stellen. Hierbij worden in de verschillende deelonderzoeken de volgende vragen behandeld:

1. Hoe is biodiversiteit van duingraslanden gerelateerd aan de ouderdom van de bodem en hoe duurzaam is die bij toenemende ouderdom?
2. Welke factoren en processen zijn bepalend voor een hoge biodiversiteit in oude duingraslandstadia?
3. In hoeverre onderdrukt de hoge stikstofdepositie en stikstofaccumulatie een hoge biodiversiteit in oude stadia?
4. In hoeverre bevordert een te hoge stikstofdepositie en stikstofaccumulatie struweelontwikkeling?
5. Welke beheermaatregelen conserveren een hoge biodiversiteit in oude duingraslanden en welke zijn schadelijk?
6. Welke maatregelen leiden tot herstel van duingraslanden met een hoge biodiversiteit op oude bodems?

Onderzoeksvraag-paren 3 en 4 en respectievelijk 5 en 6 zijn in dit onderzoek, discussie en conclusies gezamenlijk opgepakt vanwege de grote onderlinge samenhang. Het continu apart behandelen van deze vragen zou voor onnodig veel herhaling zorgen en daarmee de leesbaarheid van deze rapportage niet ten goede komen.

## 1.5 Aanpak onderzoek

Om de onderzoeksvragen te kunnen beantwoorden is voor een range van elkaar versterkende aanpakken gekozen: review en synthese van bestaande wetenschappelijke en professionele (grijze) literatuur, interviews met experts uit het veld, nieuwe analyses van bestaande data – zowel verzameld in eigen beheer als verkregen van derden – en het verzamelen van nieuwe data door veld-, laboratorium- en digitaal onderzoek. Uniek is het combineren van inzichten in toestand en trend van biodiversiteit op vegetatieniveau, maar ook op het niveau van vaatplanten, mossen en korstmossen, paddenstoelen en bacteriën en schimmels in de bodem.

## 1.6 Leeswijzer

Deze rapportage brengt kennis samen over biodiversiteit in oude duingraslanden en de factoren die deze beïnvloeden. Het document is opgebouwd uit meerdere onderdelen. **Hoofdstuk 1** schetst de achtergrond, aanleiding en onderzoeksvragen, en beschrijft de ecologische processen die bepalend zijn voor het ontstaan en behoud van soortenrijke duingraslanden. **Hoofdstuk 2** licht de gehanteerde methoden toe, waaronder analyse van vegetatie en bodemchemie, onderzoek naar paddenstoelen en bodemleven, experimenten met struweelverwijdering en interviews met terreinbeheerders.

De resultaten zijn gepresenteerd in hoofdstukken 3 t/m 8. **Hoofdstuk 3** behandelt de stabiliteit van duingraslanden en transitie naar andere habitattypen. **Hoofdstuk 4** koppelt bodemkarakteristieken aan biodiversiteit en habitatkwaliteit. **Hoofdstuk 5** beschrijft herstel mogelijkheden na struweelverwijdering. **Hoofdstukken 6 en 7** gaan in op de mycoflora: een literatuurstudie en een case-study in de Middel- en Oostduinen. **Hoofdstuk 8** behandelt de diversiteit van schimmels en bacteriën in de bodem. **Hoofdstuk 9** vat inzichten uit interviews samen, gevolgd door **hoofdstuk 10** over beheermaatregelen.

In **hoofdstuk 11** worden conclusies en aanbevelingen voor beheer en aanvullend onderzoek samengebracht. Bijlagen bevatten aanvullende gegevens, soortenlijsten en methodische details. Deze rapportage is primair bedoeld voor ecologen, beheerders en beleidsmakers met een behoorlijke basiskennis van verschillende aspecten van Nederlandse duinnatuur.

## 2 Onderzoeksmethodiek

In deze rapportage is een aantal uiteenlopende deelonderzoeken naar biodiversiteit in oude successiestadia in duingraslanden bij elkaar gebracht. Elk deelonderzoek heeft een eigen aanpak en daarmee een onderzoek specifieke locatieselectie, en dito praktische en analytische methoden. In dit hoofdstuk wordt per onderdeel beknopt de gebruikte methoden beschreven of verwezen naar achterliggende gepubliceerde rapporten en artikelen waarin dit reeds eerder gedaan is. Het gaat om onderzoek naar vegetatie (planten en korstmossen) in duingraslanden in relatie tot successieleeftijd en bodemchemie, effecten van verwijdering van duindoornstruweel, paddenstoelen in de middel- en Oostduinen, DNA-onderzoek naar bodemschimmels en bacteriën en Interviews met beheerders en andere experts op het gebied van duingraslanden. Aanvullend is er nog uitgebreid literatuuronderzoek gedaan, het resultaat daarvan is verweven in de rapportage en wordt niet verder in dit hoofdstuk besproken.

### 2.1 Vegetatie in duingraslanden in relatie tot successieleeftijd en bodemchemie

Voor dit eerste deelonderzoek zijn vegetatieopnamen uit (deels langjarige) datasets onttrokken en waar mogelijk gecombineerd met bodemchemische gegevens. Op een aantal locaties zijn aanvullende bodemchemische metingen verricht en geanalyseerd. Uit de beschikbare gegevens zijn twee afzonderlijke datasets samengesteld: Tijdreeksen (voor de analyses in Hoofdstuk 3) en Chronosequenties (analyses in Hoofdstuk 4). Achtereenvolgens worden in deze paragraaf de beschikbare datasets, criteria voor dataselectie, kenmerken van de uiteindelijke datasets en een beschrijving de voor dit onderzoek uitgevoerde analyses beschreven.

#### 2.1.1 Vegetatie

Voor dit onderzoek is gebruikt gemaakt van bestaande datasets met vegetatie van verschillende duingebieden. Het betreft grotendeels gegevens uit Nederland, maar ook enkele locaties in het Verenigd Koninkrijk. De datasets worden niet uitgebreid besproken, maar er wordt verwezen naar de oorspronkelijk bron voor de gebruikte methode.

Sinds 1999 worden op duizenden plekken in Nederland permanente kwadraten (PQ's) opgenomen en bijeengebracht in het Landelijk Meetnet Flora (LMF) door CBS en IPO (zie ook: CBS, 2019). Informatie van de vegetatie (soorten en bedekking) worden met een frequentie van eenmaal in de drie tot vier jaar verzameld op telkens dezelfde locatie. Met codes zijn tevens type en mate van verstoringen waargenomen tijdens de opnames genoteerd in deze dataset. Voor ons onderzoek hadden we beschikking over opnamen tussen 1999 en 2022.

Behalve uit de omvangrijke LMF-database hebben we gegevens onttrokken aan verschillende (langjarige) onderzoeken die de afgelopen decennia in de duingebieden zijn uitgevoerd. Vegetatiedata uit de Middel- en Oostduinen op Goeree, onder meer met opnames van PQ's sinds 1974, zijn beschreven in Annema et al. (2020). Gegevens uit de duinen van Meijendel zijn ontsloten in Fujita en Aggenbach (2015b). Vegetatiedata verzameld in de Luchterduinen, onderdeel van de Amsterdamse Waterleidingduinen, zijn beschreven in Aggenbach et al. (2013, 2017). Voor het Noordhollands Duinreservaat hebben we gebruik kunnen maken van het vegetatiemeetnet van

PWN. Tot slot zijn gegevens uit het duingebied Newborough Warren in Wales (Verenigd Koninkrijk) gebruikt, verzameld door Centre for Ecology & Hydrology en ontsloten in Aggenbach et al. (2017).

Alle vegetatieopnames zijn ingevoerd in databases in TURBOVEG-versie 2 (Hennekens & Schaminée, 2001). De opnames uit Nederland zijn ingedeeld volgens de nomenclatuur en indeling van de gereviseerde Vegetatie van Nederland (NL2017 – Schaminée et al., 2017). Voor opnames uit het gebied Newborough Warren (VK) was aanvankelijk een enigszins afwijkende soortenlijst gebruikt. Voor het huidige onderzoek hebben we de nomenclatuur in lijn gebracht met de NL2017-soortenlijst. Op het groot deel van de locaties is de vegetatie opgenomen in meetvlakken met een oppervlakte van 4 m<sup>2</sup> (2x2 m), maar met name de LMF-dataset bevat een groot aantal opnames van meetvlakken met een grotere oppervlakte (veelal 25 m<sup>2</sup>). In tabel 2.3 bij de definitieve dataselectie is een overzicht opgenomen van de verdeling van oppervlakte van de meetvlakken.

Alle vegetatieopnames zijn vervolgens geassocieerd met de Associa-tool in TURBOVEG 2. Op basis van de meest overeenkomende (sub)associatie, rompgemeenschap of derivaatgemeenschap zijn de opnames geclusterd in een aantal vegetatietypen (tabel 2.1). In bijlage 1 is per associatie (176 in totaal voor de gecombineerde dataset) de indeling in categorie gegeven.

Tabel 2.1 De categorieën vegetatietypen zoals gebruikt in deze studie.

Vegetatietype	Doelvegetatie onderzoek
aquatische/ natte vegetatie	nee
primaire duinen	nee
pionier duingrasland	Ja
kalkrijk duingrasland	Ja
kalkarm- of kalkrijk duingrasland	Ja
matig kalkrijk duingrasland	Ja
kalkarm duingrasland	Ja
heide	nee
grasland	nee
duindoornstruweel	nee
struweel/ bos	nee

Belangrijke informatie voor de locaties in de deel-dataset Chronosequentie is de ‘ouderdom’ van de locatie, dat wil zeggen de start van de successie. De ouderdom van de locaties in de Luchterduinen en Newborough Warren zijn reeds in eerdere studies bepaald aan de hand van luchtfoto’s (Aggenbach et al., 2013; Aggenbach et al., 2017; Jones et al., 2008; Jones et al., 2010). Volgens dezelfde methodiek is met behulp van sequentiële luchtfoto’s voor de overige gebieden (Meijendel, Middel- en Oostduinen en Noordhollands Duinreservaat) ook per locatie het startmoment van successie bepaald. Deze foto’s zijn afkomstig uit een combinatie van gedigitaliseerde historische beelden van Waternet, tweejaarlijkse foto’s van Rijkswaterstaat en recente online luchtfoto’s van Nederland verkregen via Esri. Er is hierbij gewerkt met de aanname dat witte plekken op de foto kaal zand aanduiden, waar nog geen humusvorming heeft plaatsgevonden, en dat op plekken waar spaarzame of dichte begroeiing te zien is, wel bodemvorming optreedt. De start van bodemvorming op een locatie ligt tussen het jaartal van de laatste foto waarop nog kaal zand voorkomt en het jaartal van de opname waarop voor het eerst vegetatie is vastgesteld. We hebben het gemiddelde jaartal genomen als start van de successie. In Nederland dateren de eerste luchtfoto’s van de jaren ’30. In het begin bedroegen de opname-intervallen ca. 10 tot 20 jaar; later zijn luchtfoto’s op kortere intervallen gemaakt. Sinds 2005 vliegt Rijkswaterstaat (RWS) jaarlijks in het voorjaar en de zomer over de duinstreek om luchtfoto’s met een hoge resolutie van 8 cm te maken. Hierdoor is het tijdstip

van aanvang van vegetatie- en bodemvorming voor jonge bodems nauwkeuriger vast te stellen dan voor oude bodems.

De leeftijd van een successiestadium is vervolgens bepaald door het jaar van de geselecteerde vegetatieopname te verminderen met het startjaar van de successie. Dus de ouderdom van een locatie waar de start van de successie bepaald is op 1957 met een geselecteerde vegetatieopname uit 2015 is 58 jaar. Voor percelen waar op de eerste beschikbare luchtfoto al vegetatie aanwezig was, zijn historische kaarten en gebiedskennis gebruikt om tot een nauwkeuriger ouderdomsbepaling te komen.

### **2.1.2 Bodemchemie**

Voor bodemchemische informatie hebben we gebruik gemaakt van datasets met bodemgegevens uit eerdere studies in de verschillende duingebieden. Voor een groot deel gaat het om dezelfde studies als waarvoor ook vegetatieopnames beschikbaar zijn (zie paragraaf 2.2.1). Om lacunes in de dataset op te vullen, zijn binnen het huidige onderzoek in 2024 op 49 locaties in het Noordhollands Duinreservaat, de Middel- en Oostduinen, de Luchterduinen en op Terschelling bodemmonsters genomen. Hierbij is zo veel mogelijk aangesloten bij bestaande PQ's. Locaties zijn gekozen op basis van lokale kennis van beheerders en ecologen.

De bestaande datasets bevatten metingen van een breed palet aan bodemchemische variabelen. Niettemin is de ruimtelijke dekking van meeste variabelen vrij beperkt, onder andere doordat de afzonderlijke datasets voor verschillende doeleinden zijn verzameld. We hebben daarom besloten om bij de uiteindelijk selectie van locaties (zie paragraaf 2.2.3) ons te beperken tot metingen van pH (H<sub>2</sub>O) en het gehalte organisch materiaal (% drooggewicht), op verschillende manieren bepaald (LOI, etc.). Voor enkele aanvullende bodemparameters met een redelijke dekking (totaal-N, bulkdichtheid) zijn in de bijlage grafieken opgenomen (zie bijlage 2).

Bodemmonsters voor chemische analyse werden verzameld uit de bovenste 10 cm van het minerale profiel met een humushapper. Omdat dit project zowel bestaande als nieuwe bodemchemische gegevens gebruikt, bestaat er enige variatie in de gebruikte methoden. Afhankelijk van het jaar van bemonstering werden meerdere bodemsubmonsters verzameld en afzonderlijk geanalyseerd, waarna een gemiddelde werd berekend, of werd één gemengd bulkmonster geanalyseerd. Bodemmonsters werden gekoeld vervoerd en ingevroren indien de laboratoriumanalyse niet direct werd uitgevoerd. In het laboratorium werden de monsters gedroogd, levende planten en wortels verwijderd en de bodem fijngemalen, tenzij anders aangegeven.

Volumetrische monsters werden op dezelfde horizon als de chemische monsters verzameld om de bulkdichtheid te berekenen. Het organisch stofgehalte van de bodem werd bepaald met behulp van drie variaties van de verlies-bij-verbranding (LOI) methode. Monsters verzameld vóór 2009 werden verhit tot 350°C om gewichtsverlies te meten (3 PQs). Deze temperatuur is minder effectief voor sterk gehumificeerde organische stof; daarom werden monsters na 2009 verhit tot 550°C. Om de datasets compatibel te maken, werden monsters die bij 350°C waren geanalyseerd omgerekend door vermenigvuldiging met 1,1666. De overige monsters werden of verhit tot een stabiel gewicht (171 PQs) of gedurende 4 uur (21 PQs).

Voor pH werden drie meetmethoden gebruikt en gecombineerd. Monsters werden gemeten in water in situ (21 PQs) of met een bodem-tot-water verhouding van 1:2,5. Voor deze laatste methode werden 10 g bodem in 25 ml demiwater gebracht en werd de pH gemeten met glas-elektrode. Een

deel van deze monsters werd natgehouden (30 PQs) en een ander deel werd gedroogd (127 PQs). Hoewel deze methodologische verschillen kleine variaties in pH-waarden kunnen veroorzaken, maakte het combineren van de data een grotere dataset mogelijk. De resultaten dienen met deze kennis te worden geïnterpreteerd.

Tot slot werd, na verzuring om carbonaten te verwijderen, het totale stikstofgehalte bepaald door verbranding met een Carlo Erba CNS-analyzer.

### 2.1.3 Dataselectie

Hoewel tijdreeksen ideaal zijn om successie door de tijd heen te bestuderen, is het verzamelen ervan zeer arbeidsintensief en beslaat het meestal slechts relatief korte perioden. Chronosequenties daarentegen worden verzameld op locaties waar bodems van verschillende leeftijden voorkomen, waardoor onderzoekers temporele veranderingen kunnen reconstrueren op basis van ruimtelijke patronen (Aggenbach et al., 2017). Deze benadering maakt het mogelijk om ecologische veranderingen over veel langere tijdschalen te bestuderen.

Voor het deelonderzoek naar duingraslandvegetatie in relatie tot successieleeftijd en bodemonderzoek zijn twee deel-datasets samengesteld uit de omvangrijke gecombineerde dataset die hierboven is beschreven:

- **Tijdreeksen**, voor onderzoek naar de stabiliteit van duingraslanden gedurende successie. Deze dataset vormt de basis van de resultaten in Hoofdstuk 3;
- **Chronosequenties**, voor onderzoek naar ouderdom van duingraslanden in relatie tot bodemkarakteristieken. Deze dataset ligt aan de basis van de resultaten in Hoofdstuk 4.

We hebben verschillende criteria gehanteerd om alleen de meest relevante locaties en datapunten uit de gecombineerde datasets te selecteren. Voor beide deel-datasets geldt dat alleen zijn locaties geselecteerd met een nauwkeurige georeferentie (onzekerheid < 5m), bij voorkeur ingemeten met GPS en niet bepaald aan de hand van een topografische kaart. De overige criteria en kenmerken van de uiteindelijke selecties worden hieronder beschreven.

#### Tijdreeksen

De verschillende datasets met locaties in Nederland leverden een preselectie van ongeveer 1200 permanente kwadraten (PQ's) met meerdere opnames (tijdreeksen) op. Na stapsgewijs filteren aan de hand van onderstaande criteria hebben we het aantal tijdreeksen teruggebracht tot 294 (zie Figuur 2.1 voor de geografische spreiding), bestaande uit in totaal 1913 vegetatieopnames:

- Uitsluiting van locaties waarvan bekend is dat er *na* 1980 nog grote ingrepen plaatsgevonden hebben. Het gaat dan bijvoorbeeld over het verwijderen van struiken en het creëren van stuifkuilen. Doordat deze informatie niet voor alle locaties beschikbaar was, is er nog steeds wel enige 'ruis' aanwezig in de dataset.
- De tijd tussen de eerste en laatste opname in de tijdreeks is minstens 15 jaar. De tijdreeks omvat minstens drie opnames te omvatten

Vervolgens zijn de punten toegewezen aan drie kustdistricten (Wadden, Renodunaal en Delta), dit is gedaan op basis van de breedtegraad. Alle locaties gelegen ten zuiden van breedte 51.85128° zijn toegewezen aan Delta, alles ten noorden van 52.66308° aan Wadden en de tussenliggende locaties aan Renodunaal.

Zoals in paragraaf 2.2.1 is beschreven, hebben niet alle permanente kwadraten dezelfde oppervlakte. Een belangrijk deel van de PQ's die afkomstig zijn uit de LMF-dataset, hebben een oppervlakte van 25 m<sup>2</sup>, terwijl een groot deel van de meetvlakken in afzonderlijke duinonderzoeken, waaronder de Luchterduinen en Newborough Warren, een oppervlakte van 4 m<sup>2</sup> hebben. Daarnaast komt het voor dat binnen de tijdreeks de oppervlakte van het onderzochte kwadraat varieert in de tijd. Tabel 2.2 geeft inzicht in de variatie van oppervlakten van de afzonderlijke vegetatieopnamen.



*Figuur 2.1. Geografische spreiding van locaties van tijdreeks-PQ's die definitief geselecteerd zijn voor de de analyse (H3)*

Tabel 2.2 Variatie in oppervlakte van PQ's in de uiteindelijke dataset.

Oppervlakte (m <sup>2</sup> )	Aantal vegetatieopnamen
1-4	622
5-9	248
10-16	298
17-25	719
> 25	26
<b>Totaal</b>	<b>1913</b>

## Chronosequenties

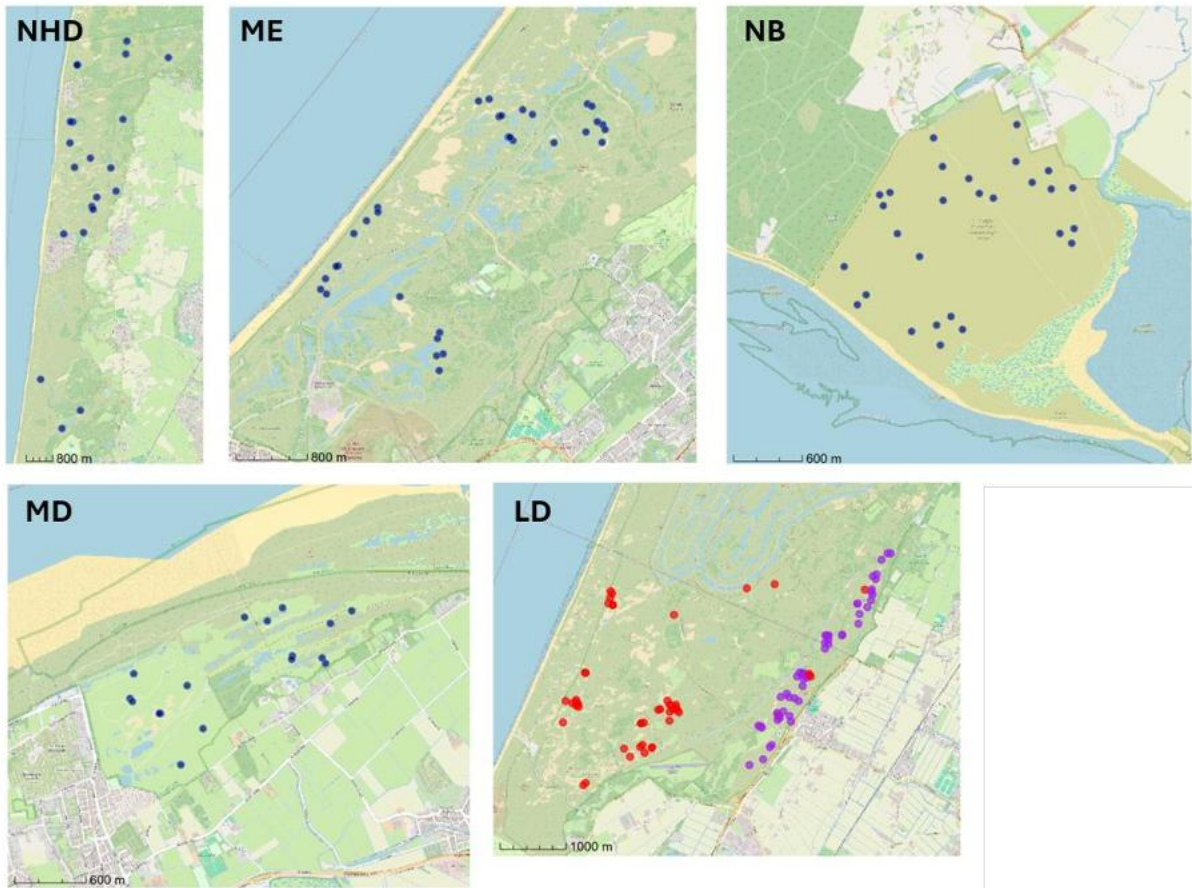
De complete dataset omvat ongeveer 1000 locaties met een bekende ouderdom, onder te verdelen in zes deelgebieden (tabel 2.3). Na stapsgewijs filteren aan de hand van onderstaande criteria werd dit teruggebracht naar 200 (zie Figuur 2.2 voor de geografische spreiding):

- Niet voor elke locatie in de volledige dataset zijn gegevens voor elke bodemchemische variabele beschikbaar zijn. Voor selectie dient op een locatie minstens één meting van bodem-pH en/of bodemorganisch materiaal beschikbaar te zijn.
- Het vegetatietype in een of meerdere van de vegetatieopname valt onder een van de doelvegetatietypen van het onderzoek (zie tabel 2.1).
- De metingen van de bodemchemie zijn waar mogelijk gedaan in hetzelfde jaar als de vegetatieopname. Op de locaties waar dit niet het geval was, zit maximaal vijf jaar tussen vegetatieopname en de bodemchemische metingen.

Voor een groot deel van de locaties was slechts één vegetatieopname beschikbaar en was het niet nodig een keuze te maken voor een specifieke opname (en bijbehorende jaartal voor bepaling van de ouderdom van de chronosequentie). Voor de ruim 25 locaties waar dit wel nodig was, hebben we opnames uit jaren met extreme droogte of natte condities weggelaten en vervolgens de opname geselecteerd die in de tijd het dichtst bij het bepalen van bodemparameters lag.

Tabel 2.3. Definitieve selectie chronosequenties per deelgebied

Gebiedscode	Gebiedsnaam	Aantal locaties
<b>MD</b>	Middel- en Oostduinen	17
<b>ME</b>	Meijendel	32
<b>LDka</b>	Luchterduinen start kalkarm	54
<b>LDkr</b>	Luchterduinen start kalkrijk	48
<b>NB</b>	Newborough Warren	28
<b>NHD</b>	Noordhollands Duinreservaat	21
	<i>Totaal</i>	<i>200</i>



Figuur 2.2. Geografische spreiding van gebieden met chronosequenties (boven) en locaties per gebied (onder) die definitief geselecteerd voor de analyse (H4), in Wales (UK) en een viertal Nederlandse gebieden. NHD = Noordhollands Duinreservaat, ME = Meijndel, NB = Newborough Warren (UK), MD = Middel- en Oostduinen) en LD = Luchterduinen (die laatste uitgesplitst naar chronosequenties met een kalkrijke start (rood) en kalkarme start (paars)).

#### **2.1.4 Data-analyse**

Voor elke vegetatieopname in de dataset is de totale soortenrijkdom, het aantal vaatplanten en het aantal (korst)mossen bepaald. Daarnaast is het percentage soorten in elk perceel dat typisch is voor duingraslanden berekend door na te gaan welke soorten in het perceel voorkomen in het Natura 2000-profiel document voor kalkrijke en kalkarme grijze duinen (bijlage 3) en dit te delen door de totale soortenrijkdom van het perceel. Dit is ook gedaan voor alle soorten samen, alleen voor vaatplanten, evenals voor mossen en korstmossen samen.

#### **Bepaling categorieën stabiel duingrasland of duingrasland in transitie**

Op basis van het eerste en laatste vegetatietype is per tijdserie een transitie categorie vastgesteld. Hierbij is het eerste en laatste vegetatietypen (zie tabel 2.1) vergeleken, waarbij alleen transities voor tijdseries startend in een van de zes 'duingrasland' vegetatietypen zijn bekeken, dit is ook de definitieve selectie zoals geanalyseerd in hoofdstuk 3. In totaal 40 typen combinaties eerste en laatste vegetatietypen zijn in tien categorieën transities en stabiele situaties geclusterd (tabel 2.4). Deze zijn in drie grotere groepen samen te vatten: in stabiele situaties, duingraslanden met verandering in buffering en duingraslanden overgegaan in andere vegetatietypen. Een deel van de vegetatieopnames is niet duidelijk als kalkarm of kalkrijk te classificeren. Deze punten zijn zowel bij kalkarm als kalkrijk meegenomen (tabel 2.1).

Tabel 2.4. Indeling van veranderingen (of gelijkblijven) naar categorieën van stabiele duingraslanden en duingraslanden in transitie, gebaseerd op eerste en laatste vegetatietype per PQ. Het vegetatietype tussen haakjes (kalkarm- of kalkrijk) verwijst naar duingraslanden die zowel voor kunnen komen in kalkrijke of kalkarme duinen. In deze tabel zijn alleen de transities opgenomen die in de dataset aanwezig zijn – andere overgangen zijn zeker ook mogelijk maar kwamen niet in deze dataset voor.

Stabiele duingraslanden	
Stabiel duingrasland	<b> Slechts duingraslanden vegetatietypen:</b> (kalkarm- of kalkrijk) → (kalkarm- of kalkrijk)
Stabiel duingrasland kalkarm	<b> Slechts duingraslanden vegetatietypen:</b> kalkarm → kalkarm; kalkarm → (kalkarm- of kalkrijk); kalkarm → matig kalkrijk; (kalkarm- of kalkrijk) → kalkarm
Stabiel duingrasland kalkrijk	<b> Slechts duingraslanden vegetatietypen:</b> (kalkarm- of kalkrijk) → kalkrijk; (kalkarm- of kalkrijk) → matig kalkrijk; kalkrijk → kalkrijk; kalkrijk → matig kalkrijk; matig kalkrijk → kalkrijk; matig kalkrijk → matig kalkrijk; pionier → kalkrijk; pionier → pionier
Duingraslanden met veranderende buffering	
Duingraslanden met een verbeterende buffering	<b> Slechts duingraslanden vegetatietypen:</b> kalkarm → kalkrijk; kalkarm → pionier; kalkrijk → pionier
Verzurend duingrasland	<b> Slechts duingraslanden vegetatietypen:</b> kalkrijk → kalkarm; matig kalkrijk → kalkarm; pionier → kalkarm
Transitie naar andere vegetatietypen	
Transitie naar grasland	<b> naar (generiek) grasland vanuit:</b> kalkarm duingrasland; (kalkarm of kalkrijk) duingrasland; kalkrijk duingrasland; matig kalkrijk duingrasland
Transitie naar heide	<b> naar heide vanuit:</b> kalkarm duingrasland; kalkrijk duingrasland; matig kalkrijk duingrasland
Transitie naar duindoornstruweel	<b> naar duindoornstruweel vanuit:</b> kalkarm duingrasland; (kalkarm- of kalkrijk) duingrasland; kalkrijk duingrasland; matig kalkrijk duingrasland; pionier duingrasland
Transitie naar struweel overig/ bos	<b> naar struweel overig / bos vanuit:</b> kalkarm duingrasland; (kalkarm- of kalkrijk) duingrasland; kalkrijk duingrasland; matig kalkrijk duingrasland; pionier duingrasland
Overige transities	kalkrijk duingrasland → aquatische / natte vegetatie; kalkrijk duingrasland → primaire duinen

### Functionele diversiteit

Op basis van informatie uit de GermanSL referentielijst (Jansen & Dengler, 2008) is voor Ellenberg-indices R (Reaktion – zuurgraad), F (Feucht – vochtgehalte) en N (Nahrung – voedselrijkdom) per vegetatieopname een gewogen score voor alle soortengroepen gezamenlijk en voor vaatplanten apart berekend. Voor de weging is gebruikt gemaakt van met Turboveg berekende procentuele abundantie. Deze Ellenberg-indices waren niet voor alle taxa in de dataset beschikbaar. De gewogen scores per vegetatieopname is alleen bepaald op basis van de taxa in de opname waarvoor wel Ellenberg-waarden beschikbaar waren. In de meeste gevallen gaat het om soorten die een beperkte

bedekking in een vegetatieopname (<5%). We nemen daarom aan dat deze omissies geen groot effect op de berekende Ellenberg-scores zullen hebben gehad.

### **Statistische analyses**

Om relaties tussen onderzochte parameters in de chronosequentie analyse (hoofdstuk 4) te visualiseren is een LOESS-curve (Locally Estimated Scatterplot Smoothing) toegevoegd. LOESS is een niet-parametrische regressiemethode die geen vooraf gedefinieerde functievorm (zoals lineair of exponentieel) veronderstelt. In plaats daarvan past de methode lokaal gewogen regressies toe: voor elk punt op de x-as wordt een gewogen regressie berekend waarbij nabijgelegen datapunten meer gewicht krijgen dan verafgelegen punten. Het gewicht neemt af volgens een tricube-functie, waarbij de afstand van elk datapunt tot het focuspunt bepalend is.

De gladheid van de LOESS-curve wordt bepaald door de span-parameter, die de fractie van datapunten aangeeft die bij elke lokale regressie worden gebruikt. Een kleinere span resulteert in een meer flexibele curve die nauw de lokale variatie volgt, terwijl een grotere span een geleidelijker, meer gegeneraliseerde trend oplevert. In deze analyse is de standaard span-waarde gebruikt (0,75), wat een balans biedt tussen het volgen van lokale patronen en het vermijden van overfitting op individuele observaties. Rondom elke LOESS-curve is een 95%-betrouwbaarheidsinterval weergegeven (lichtgrijze arcering), dat de onzekerheid van de geschatte trend weergeeft. Dit interval is breder waar datapunten schaars zijn en smaller waar de datadichtheid hoger is. Mede hierom is ervoor gekozen de LOESS alleen weer te geven voor de (deel)figuren waar het aantal beschikbare datapunten relatief groot is.

## **2.2 Mycoflora**

De bijdrage van bovengrondse paddenstoelen aan de biodiversiteit van oude duingraslanden is bekeken in twee duingebieden: de Amsterdamse Waterleidingduinen en de Middel- en Oostduinen op Goeree.

### **2.2.1 Onderzoekslocaties**

#### **Amsterdamse Waterleidingduinen**

Een paddenstoelenwerkgroep onder leiding van Leo Jalink verzorgt een langlopende monitoring van de mycoflora van duingraslanden in de Amsterdamse Waterleidingduinen (AWD). Het betreft een brede range aan standplaatsen, variërend in kalkgehalte en mate van grondwaterinvloed. Voor het voorliggend project is hieruit een selectie gemaakt en via Leo Jalink zijn de monitoringsgegevens verkregen. Het gaat slechts om een beperkt aantal locaties; de meeste goede locaties voor paddenstoelen hebben enige mate van grondwaterinvloed en waren niet geschikt voor het onderzoek. Een tweede probleem is dat de paddenstoelenwerkgroep alleen gekeken heeft naar in het veld goed herkenbare soorten die behoren tot de wasplatengroep. In de praktijk zijn dus vrijwel alleen soorten van de genera *Hygrocybe*, *Clavaria*, *Clavulinopsis* en *Geoglossum* meegenomen.

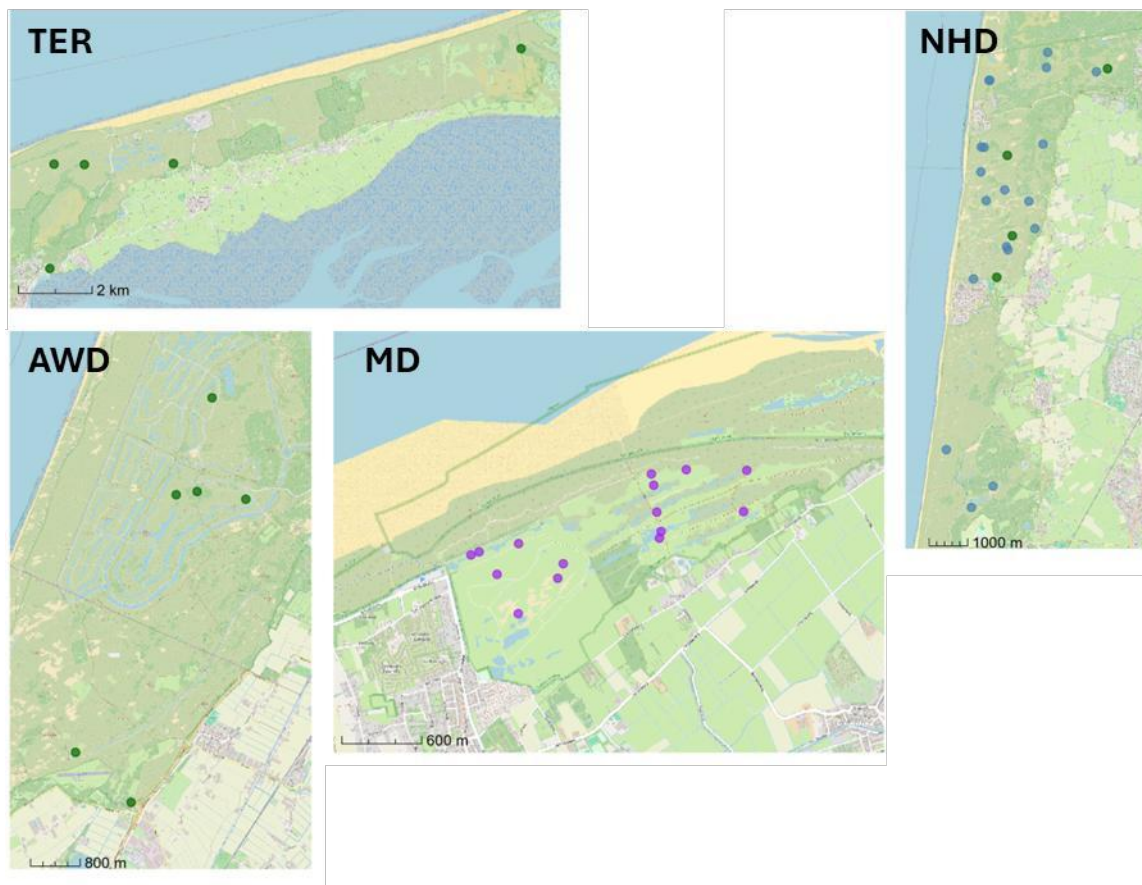
#### **Middel- en Oostduinen, Goeree**

In de Middel- en Oostduinen zijn voor het project een aantal bestaande PQ's voor vegetatie ook geïnventariseerd op paddenstoelen. De locaties moesten voldoen aan de volgende voorwaarden:

- Oude successiestadia van droge duingraslanden, die de afgelopen jaar duingrasland zijn geweest

- Indien mogelijk een evenwichtige verdeling over kalkrijke en kalkarme bodems

In eerste instantie zijn 26 locaties geselecteerd. Tijdens een veldbezoek in 2023 is dat verder ingeperkt tot 15 locaties (Figuur 2.3); locaties met verstuiwingsinvloeden, veel open zand, struweelontwikkeling of te veel grondwaterinvloed zijn afgevallen. Ook bleek het op het kalkarme zand van Goeree niet mogelijk om even veel kalkrijke, oude duingraslanden als kalkarme duingraslanden te vinden, de meeste locaties zijn kalkarm maar wel nog baserijk.



*Figuur 2.3. Monsterlocaties (PQ's) van de deelonderzoeken naar vegetatie, mycoflora (bovengronds), bodemleven (schimmels en bacteriën, zie paragraaf 2.3) en verzamelde bodemmonsters in de deelgebieden Terschelling (TER), Noordhollands Duinreservaat (NHD), Amsterdamse Waterleidingduinen (AWD) en Middel- en Oostduinen (MD). Paars: monsters verzameld voor bodemchemische analyse, bodemleven en opnames mycoflora, Groen: monster verzameld voor bodemchemische analyse en bodemleven, en blauw: monsters verzameld voor bodemchemische analyses (aanvulling dataset chronosequenties).*

De bestaande proefvlakken voor vegetatie in de Middel- en Oostduinen zijn 2 x 2 meter. Het bepalen van de exacte locatie bleek lastig: slechts in een enkel geval waren in het veld markeringen aanwezig. Een tweede, en groter, probleem zijn de kleine afmetingen van het proefvlak. Veel mycelia van paddenstoelen zijn groter dan een proefvlak en voor een goede indruk van de mycoflora is eigenlijk een grootte nodig van ongeveer 1000 m<sup>2</sup>, maar dit is in de praktijk in het duinlandschap geen homogene vegetatie meer. Er is daarom gekozen voor een proefvlakgrootte van ongeveer 10 x 10 meter, met het permanente proefvlak in het midden. Ook was een vereiste dat de vegetatie in het grote vlak op het oog niet afwijkend was van die in het kleine vlak. Om hieraan te voldoen is de vorm van het proefvlak soms aangepast. De proefvlakken zijn op vier data bezocht: 9 november 2023, 4 oktober en 29 november 2024 en 10 oktober 2025. In de proefvlakken is alleen gekeken van welke

soorten vruchtlichamen (paddenstoelen) aanwezig waren, er zijn geen tellingen of schattingen verricht aan het aantal vruchtlichamen. Deze aantallen fluctueren sterk tussen seizoenen en in de loop van een seizoen. Er zijn 7 proefvlakken in de Middelduinen bekeken en 8 proefvlakken in de Oostduinen.

### 2.2.2 Bodemchemische analyses en experimenten

Van verzamelde bodemmonsters zijn naast bulkdichtheid, organisch materiaal (gloeiverlies, LOI) en pH-waarde (NaCl- en water extract) ook nitraat, ammonium, aluminium en calcium via een zout-extract (NaCl) en fosfaat via P-Olsen en een oxalaat extractie bepaald. De analysemethoden worden in bijlage 5 in detail beschreven. Dezelfde analyses zijn gebruikt voor het onderzoek naar het bodemleven (H 2.3) en struweelverwijdering.

Enkele bodems van de Middel- en Oostduinen zijn ook betrokken bij een experiment uitgevoerd door een stagestudent bij B-WARE (Buskens, 2025). Hier is onder meer gekeken naar de nitrificatiesnelheden van zure duingraslanden en van oude duingraslanden die rijk zijn aan wasplaten. Hiervoor is 15 gram verse bodem gemengd met 250 milliliter gedemineraliseerd water in een polypropyleen pot. Deze is afgedekt met parafilm om gasuitwisseling mogelijk te maken. Daarna is 100 milliliter bufferoplossing (0,3 mM  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , 0,7 mM  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ , en 2 mM  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ) toegevoegd. De potjes zijn op een schudmachine geplaatst (180 rpm) in een donkere ruimte, en na 0, 6, 24 en 48 uur zijn 5 ml monsters genomen met behulp van een rhizon. Deze procedure is herhaald met een andere buffer (30mM 2-Morpholinoethanesulphonic acid (MES) met daarin 2mM  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ). Vervolgens is van de monsters de  $\text{NH}_4^+$  en  $\text{NO}_3^-$  concentratie bepaald middels colorimetrische methoden op een auto-analyser. Uit de snelheid waarmee de ammoniumconcentratie daalt is een nitrificatiesnelheid berekend.

## 2.3 Bodemleven: bacteriën en schimmels

### 2.3.1 Monsternamen en bewerking

Voor het onderzoek naar het bodemleven zijn op een subset van de locaties met bestaande vegetatieopnames uit de tijdreeksen en chronosequenties (H2.1.3) bodemmonsters genomen voor een chemische bodemanalyse maar ook apart voor de analyse van de samenstelling van het bodemleven, de samenstelling en abundantie van de schimmels en bacteriën. Het zijn in totaal 30 monsters van de Middel- en Oostduinen (MD, 15 monsters), de Amsterdamse Waterleidingduinen (AWD, 6 monsters), het Noordhollands Duinreservaat (NHD, 4 monsters) en van Terschelling (TER, 5 monsters), zie Figuur 2.3. Rond een vegetatieopname is 10 x met een dunne bodemguts de bovenste 10 cm bemonsterd. De bodemguts is tussen de verschillende proefvlakken grondig schoon gemaakt, om verontreinigingen tussen de plots te voorkomen. Alle monsters werden op het laboratorium van de universiteit Antwerpen gehomogeniseerd en gevriesdroogd.

### 2.3.2 Laboratoriumanalyses

DNA werd vervolgens geïsoleerd van 0,1-0,2 g mengmonster met behulp van DNeasy PowerSoil Kit volgens standaardprocedure (Qiagen, Venlo, the Netherlands), gevolgd door een extra schoonmaakstap met de OneStep PCR inhibitor removal kit (Zymo Research). DNA-concentraties

werden gekwantificeerd met de dsDNA Assay Kit en Qubit fluorometer (Invitrogen). In dit onderzoek werd 'metabarcoding' toegepast om informatie te verkrijgen over de samenstelling van de schimmelmicrobiële gemeenschap en de gemeenschap van bacteriën (eubacteriën en archaea). Verder is er gebruik gemaakt van qPCR (quantitative Polymerase Chain Reaction) voor het bepalen van schimmel- en bacterie-abundanties.

### ***DNA metabarcoding van de schimmel en bacteriegemeenschap (High-throughput amplicon sequencing)***

'Metabarcoding' of sequencing van het DNA-materiaal in de bodem levert vele duizenden Amplicon Sequencing Variants (ASV's) op. We nemen hierbij aan dat deze de microben op ongeveer "soort" niveau onderscheiden. Op basis van het aantal 'reads' van een bepaalde ASV dat gevonden wordt in de bodem, kan verder ook een ruwe schatting worden gemaakt van de (relatieve) abundantie van de betreffende ASV's ('soorten') in de bodem.

Voor schimmels werd de ITS1 regio geamplificeerd met behulp van primers ITS1f en ITS2, volgens Smith en Peay (2014). Voor bacteriën werd de V4 regio van 16S rRNA geamplificeerd met behulp van primers F515 en R806 (Caporaso et al., 2011). Elk reactiemengsel van 25 µl bevatte 1 µl van het monster, 0,5 µM van elke forward en reverse primer, 1X PCR-buffer, 200 µM dNTPs, 1 U Phusion High-Fidelity DNA-polymerase (New England Biolabs, Ipswich, MA, USA) en 1 µl BSA. PCR-omstandigheden waren als volgt: initiële denaturatie bij 98 °C gedurende 60 s, gevolgd door 30 cycli (16S: 25 cycli) van: denaturatie bij 98 °C gedurende 30 s, annealing bij 55 °C gedurende 30 s, extensie bij 72 °C gedurende 30 s; en een extra extensie bij 72 °C gedurende 10 minuten. Het succes van amplificatie werd getest op 1,5% agarose gel. Succesvolle PCR-producten werden 50 x verdund en een tweede PCR werd uitgevoerd met behulp van primers met dubbele barcode met Illumina-adapters (2,5 µl verdunde PCR-producten en 0,1 µM van elke primer). De omstandigheden waren: 98 °C voor 60 s, 12 cycli: bij 98 °C voor 10 s, 63 °C voor 30 s, 72 °C voor 30 s; en 72 °C gedurende 5 minuten. PCR-producten op een agarosegel gezet en succesvolle amplicons werden samengevoegd tot één bibliotheek per merker (16S of ITS). De bibliotheek werd gezuiverd met behulp van Machery Nagel gel purificatiekits en gekwantificeerd met behulp van qPCR (KAPA Library Quantification Kits, Kapa Biosystems, Wilmington, MA, USA). Sequencing werd uitgevoerd met behulp van het Illumina MiSeq platform (Illumina Inc; San Diego, CA, USA) met 2x300 cycli voor forward en reverse reads.

De verkregen data werden verder geanalyseerd met behulp van de Dada2 pipeline (Callahan et al., 2016) in R. Resulterende 1 ASV's werden geïdentificeerd met de "assign taxonomy" functie in combinatie met de SILVA database (v38), of de UNITE-database (v100521), voor bacteriën en schimmels, respectievelijk. Alle niet-schimmel of niet-bacterie sequenties werden verwijderd, en voor schimmels werden ASV's verder onderverdeeld in functionele groepen door het geslachtsniveau te matchen aan de "fungaltraits" database (vergelijkbaar met FUNGuild, Nguyen et al., 2015). Om de diversiteit van ASV's goed te kunnen vergelijken werd elk sample voorafgaand aan alle analyses gesubsampled naar 10.000 reads voor 16S en 5.000 reads voor ITS1 door middel van rarefaction.

### ***Schimmel- en bacterie-abundanties (qPCR)***

Voor de bepaling van de microbiële abundantie werden specifieke fragmenten van DNA-materiaal van schimmels (een stukje van het ITS rDNA-gen) en bacteriën (een stukje van het 16S rRNA-gen) geamplificeerd met behulp van primers en qPCR. Hierdoor kunnen we een vrij ruwe schatting maken van de kwantitatieve aanwezigheid van schimmels en bacteriën en hun verhouding in de bodem. Specifieke fragmenten DNA-materiaal van schimmels (ITS1 regio) en bacteriën (een stuk van het 16S rRNA gen) werden vermeerderd met behulp van primers en qPCR (zelfde primers als metabarcoding,

maar zonder adapters). Deze methode levert een proxy voor microbiële abundantie. Zo kan een tamelijk grove schatting worden gemaakt van het kwantitatieve voorkomen van schimmels en bacteriën in de bodem, wat nuttig is wanneer bijvoorbeeld verschillende behandelingen met elkaar worden vergeleken. Elke reactie had 4 µl monster, 10 µl 2X KAPA SYBR FAST qPCR Master Mix, 4.2 µl water, 0.4 µl van elke primer (1:10 verdund), 0.4 µl ROX high en 1 µl BSA. qPCR werd uitgevoerd op een Bio-Rad CFX96 Real-Time Thermal Cycler (Bio-Rad, Hercules, CA, USA). Standaardcurves zijn gemaakt op basis van een 10x verdunning van PCR-product waarvan de concentratie op voorhand was bepaald. Een hoge precisie is gegarandeerd door de sterke lineaire relatie tussen log-getransformeerde concentraties en cq-waarden ( $R^2 > 0.95$ )

### 2.3.3 Statistische analyse

Gelijkenissen of verschillen in de samenstelling van microbiële gemeenschappen werden gevisualiseerd met behulp van 'non-metric multidimensional scaling' (NMDS). In een NMDS-plot stelt elk punt een monster voor en de afstand tussen de punten geeft de mate van gelijkheid in de samenstelling van de gemeenschap weer: monsters die dicht bij elkaar liggen, lijken meer op elkaar, terwijl monsters die verder uit elkaar liggen, meer van elkaar verschillen. De assen van een NMDS-plot hebben geen vaste betekenis; de methode richt zich veeleer op het behoud van de relatieve afstanden tussen de monsters. We testen of verschillen in de samenstelling van de gemeenschap tussen locaties statistisch significant zijn met 'permutational multivariate analysis of variance' (PERMANOVA). Daarnaast gebruiken we de functie envfit om omgevingsvariabelen (zoals pH, organisch materiaal en nutriëntenconcentraties in de bodem) te koppelen aan de NMDS-ordinatie. Deze analyse berekent in welke mate en richting elke omgevingsvariabele samenhangt met de verdeling van de monsters in de NMDS-ruimte. De resultaten worden vaak weergegeven als pijlen in de NMDS-plot: de richting van een pijl geeft aan met welke gradiënt in de gemeenschapssamenstelling de variabele samenhangt, en de lengte van de pijl geeft de sterkte van die relatie weer. Statistische significantie wordt getest via permutaties. Verder testen we verschillen in de abundantie van bacteriën en schimmels tussen de behandelingen en vegetatie typen met een Kruskal-Wallis-test. De p-waarden zijn gecorrigeerd voor meervoudige toetsing (Bonferroni-correctie).

## 2.4 Onderzoek struweelverwijdering

### 2.4.1 Locaties

Losstaand van het overige vegetatieonderzoek is er in 2024 een deelonderzoek uitgevoerd naar verwijderen van duindoornstruweel in het kader van een masterstage aan Radboud Universiteit Nijmegen en onder begeleiding van Eva Remke van onderzoekcentrum B-WARE (De Bruijn, 2024).

Op basis van aanwijzingen van beheerders zijn voor dit onderzoek drie locaties onderzocht: de Westhoek (België), het Noordhollands Duinreservaat (Nederland) en Voorne (Nederland, zie figuur 2.4). Per locatie zijn plots onderzocht in drie stadia, te weten duingrasland, struweel en struweel verwijderd, waarbij bodemopbouw, bodemchemische eigenschappen en vegetatie zijn geanalyseerd. Het struweel was op de onderzoeklocaties meestal meer dan 10 jaar of langer geleden verwijderd. De vegetatieopnamen zijn vergeleken met een samengestelde doelsoortenlijst. Soorten die op

meerdere lijsten voorkwamen, zijn als doelsoorten beschouwd (zie bijlage 5 voor de doelsoortenlijst weergegeven).



Figuur 2.4. Overzichtskarten van de onderzoekslocaties van het verstruwelingsonderzoek (1 = Westhoek, 2 = Noordhollands Duinreservaat, 3 = Voorne). De verschillende plots zijn weergegeven met kleuren (groen = duingrasland, rood = struweel, blauw = struweel verwijderd).

### 2.4.2 Data-analyse

De data zijn gecontroleerd op normaliteit met de Shapiro-Wilk-test. Voor het vergelijken van groepen is de Kruskal-Wallis-test toegepast. Indien een significant verschil werd gevonden, is een post-hoc analyse uitgevoerd met de Mann-Whitney U-test. De vegetatieresultaten werden geanalyseerd met behulp van TURBOVEG 2 (Hennekens & Schaminée, 2001). Uit deze gegevens werden de volgende waarden verkregen: Shannon-diversiteitsindex, aantal soorten per perceel, vochtigheid (Ellenberg-indicatorwaarde) en continent (Ellenberg-indicatorwaarde). De resultaten van de vegetatierelèvs zijn geëvalueerd en vergeleken met een lijst van doelsoorten. Deze lijst bevat referenties uit N08.02, H2130, een persoonlijke lijst van Sam Provoost, Imf-a en een rode lijst (geclassificeerd op basis van duingraslandsoorten) (De Beer & Nienhuis, 2009; N08.02 Open Duin - BIJ12, n.d.; Rode Lijsten: Soort van Rode Lijst Vaatplanten | Beschermde Natuur in Nederland, n.d.; Smits & Kooijman, 2014.; Sparrius & van der Hak, 2021). Wanneer een soort twee of meer keer op de verschillende lijsten voorkwam, werd deze geclassificeerd als doelsoort (zie bijlage 5). Het pakket “vegan versie 2.6-6.1” is gebruikt, om een niet-metrische multidimensionale schaalverdeling (NMDS) uit te voeren met behulp van de monoMDS-methode om de vegetatiesamenstelling in verschillende stadia en locaties grafisch te analyseren.

## 2.5 Interviews

Niet alle kennis over het voorkomen van bepaalde vegetaties, belangrijke randvoorwaarden voor het voorkomen of het beheer hiervan is schriftelijk beschikbaar. Om ook die praktijkkennis samen te

vatten, zijn interviews met diverse beheerders van duingebieden vooral in Nederland maar ook in België en Duitsland uitgevoerd:

- Anton van Haperen – vooral Zeeuwse duinen (gepensioneerd, vroeger Staatsbosbeheer-SBB)
- Wouter van Steenis & Matthijs Broere – Zeeuwse duinen (Natuurmonumenten-NM)
- Harrie van der Hagen, Maarten Werink & Laura van Duijn - Meijendel (Dunea, HvdH gepensioneerd)
- Mark van Til – Amsterdamse Waterleidingduinen (Waternet)
- Q.L. (Rienk) Slings, Natasja Nachbar, Sven Pekel – beheergebied PWN (PWN, RS gepensioneerd)
- Erik van der Spek – Texel, Waddeneilanden (gepensioneerd, vroeger SBB)
- Jan Meijer – Waddeneilanden (SBB)
- Piet Zumkehr – Waddeneilanden (zelfstandig)
- Sam Provoost – Belgische duinen (Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek-INBO, België)
- Maïke Isermann – Duitse Waddeneilanden en Oostzee (Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer, Duitsland)

Zie bijlage 6 voor de vragen die tijdens het interview aan de orde gekomen zijn. Beheerders hebben vooral vanuit hun eigen beheergebied informatie gegeven, maar ook deels buiten hun eigen gebied.

## 3 Mate van stabiliteit van duingraslanden en gevolgen voor biodiversiteit

Dit hoofdstuk onderzoekt de mate van stabiliteit van duingraslanden en de transities naar andere habitattypen, op basis van tijdreeksen van permanente kwadraten (PQ's) in de drie kustdistricten.

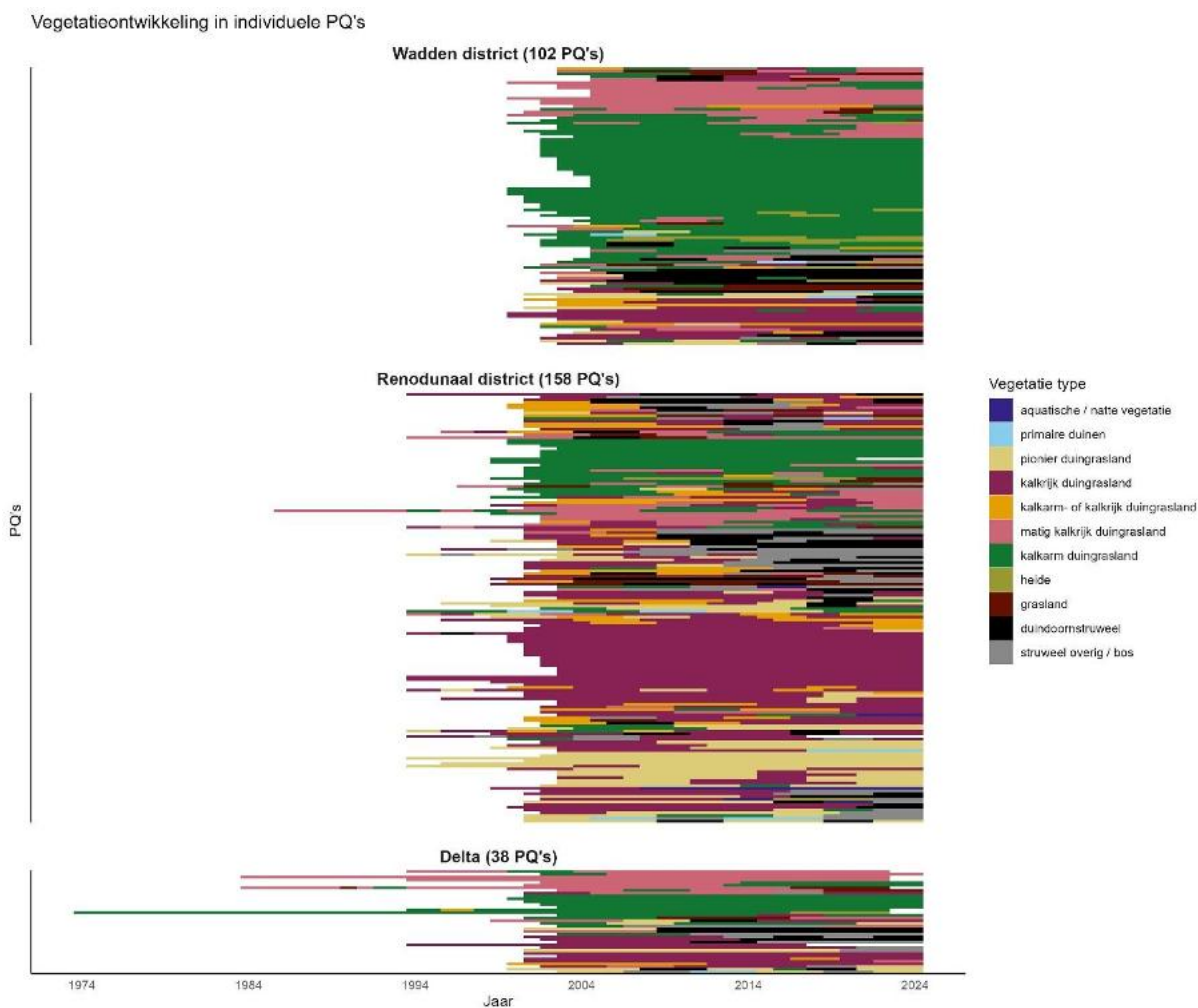
De resultaten tonen dat kalkarme en matig kalkrijke duingraslanden over het algemeen stabiel zijn dan kalkrijke typen, die vaker overgaan in struweel of bos. Deze verstruweling is vooral uitgesproken in het Renodunaal district, waar kalkrijke duingraslanden domineren. Sinds 2001 is bijna een kwart van de PQ's met kalkrijk duingrasland omgevormd naar struweel, bos, heide of soortenarme graslanden. Kalkarme duingraslanden blijven relatief stabiel en gaan vooral over in heide of matig kalkrijk duingrasland. Verzuring, waarbij kalkrijke duingraslanden overgaan naar kalkarme, komt verspreid voor, met een zwaartepunt in het Waddendistrict. Omgekeerd treedt soms buffering op door overpoedering met kalkrijk zand na dynamiseringsmaatregelen.

Historische gegevens bevestigen dat verstruweling al decennia toeneemt, mede door het wegvallen van begrazing, afname van konijnen en hoge stikstofdepositie. Beheermaatregelen zoals begrazing en dynamisering lijken deze trend deels te remmen, maar niet volledig.

Qua biodiversiteit is de jaarlijkse verandering in soortenrijkdom klein, maar stabiele kalkrijke duingraslanden bevatten gemiddeld meer vaatplanten, terwijl kalkarme typen meer mossen en korstmossen herbergen. Het aantal karakteristieke soorten neemt sterk af bij transities naar andere vegetatietypen. Stabiele duingraslanden behouden gemiddeld vijf karakteristieke soorten, tegenover hooguit de helft in PQ's die een transitie naar struweel, heide of grasland ondergaan.

### 3.1 Duingraslanden: stabiel of in transitie

De analyse van de tijdreeksen van de PQ's maakt het mogelijk de stabiliteit van duingraslanden (in de tijd) vast te stellen, maar ook om in beeld te brengen welke transities er optreden naar andere habitattypen, hoe dit samenhangt met biodiversiteit en welke regionale patronen te onderscheiden zijn. In totaal voldeden 298 PQ's aan de criteria voor de tijdreeksanalyse (zie methoden). In figuur 3.1 is de ontwikkeling van het type vegetatie gedurende de tijd weergegeven. Vóór 2000 is van slechts een klein deel van de PQ's informatie beschikbaar. Daarna is het Landelijk Meetnet Flora (LMF) uitgerold en is er van alle PQ's informatie beschikbaar gedurende minstens 20 jaar.



Figuur 3.1. Ontwikkeling van vegetatietype van individuele PQ's sinds 1974. Locaties in de Middel- en Oostduinen (Goeree) zijn ingedeeld in 'Delta'.

In het Wadden-district is kalkarm en matig kalkrijk duingrasland dominant, terwijl in het Renodunaal district de overheersende vegetatietypen pionier duingrasland en kalkrijk duingrasland zijn. In het Delta-district komen zowel kalkarm als matig kalkrijk en kalkrijk duingrasland voor. Kalkarm en matig kalkrijk duingrasland lijkt over het algemeen stabiel dan kalkrijk duingrasland. Daarbij moet wel opgemerkt worden dat de tijdreeksen relatief kort zijn (over het algemeen niet langer dan 25 jaar), waardoor maar een relatief klein deel van een successiereeks, die tot wel 150 jaar oud kan zijn (zie ook hoofdstuk 4), in beeld is. Toch sluit dit algemene beeld goed aan bij bevindingen van Aggenbach et al. (2013), waarbij na 28 jaar stabilisatie van de stuifkuil in de kalkrijke duinen een duidelijke verschuiving plaatsvond. De successie begon met een Phleo-Tortuletum ruraliformis, met soorten als Zanddoddegras, Duinsterretje en Muurpeper. Dit werd na 28 jaar vervangen door een Taraxo-Galietum veri, waarin soorten als Paardenbloem, Geel walstro en Smal fakkelgras een plaats vonden. In de kalkrijke duinen van ter Yde in België was er binnen 22 jaar vanuit stabiliserend kaal zand mosduin ontstaan, een pioniergemeenschap met een Phleo-Tortuletum ruraliformis (Provoost et al., 2020).

Ook is er een fors aantal PQ's dat meerdere transities doorgemaakt heeft, zowel naar oudere als weer terug naar jongere stadia. Zo ging bijvoorbeeld een PQ in de Kop van Noord-Holland in slechts 22 jaar van kalkarm- of kalkrijk duingrasland, naar kalkarm duingrasland, struweel overig/ bos, kalkrijk duingrasland en weer matig kalkrijk duingrasland. Duingraslanden worden (historisch) ook gekenmerkt door een hoge mate van dynamiek, die de successie weer terug kan zetten. In het verleden bestonden de kalkrijke duinen uit een dynamisch kaal, sterk stuivend open landschap met schaarse begroeiing (Bakker et al., 1982).

In de afgelopen anderhalve eeuw is veel kalkrijk duingrasland verdwenen en vervangen door struweel en bos (Bakker et al., 1982). De afname van kalkrijk duingrasland in de PQ-tijdreeks van het huidige onderzoek laat zien dat dit proces nog steeds gaande is. Gedurende de laatste decennia is een substantieel deel van de kalkrijke duingraslanden in de dataset overgegaan in struweel (of bos). Ook in de duinen langs de Belgische kust neemt de verstruweling van duingrasland nog steeds toe (Provoost et al., 2020). De opslag van struweel is een natuurlijke ontwikkeling in de kalkrijke duinen, die voorheen werd tegengegaan door intensief gebruik van het duingebied. Door het stringente vastleggingsbeheer, in combinatie met het stoppen van beweiding, en later de afname van de konijnenstand door myxomatose, nam de oppervlakte aan struweel sterk toe (van Til et al., 2002). Mogelijk heeft de hoge stikstofdepositie hierbij geholpen (van Hinsberg & van der Hoek, 2003).

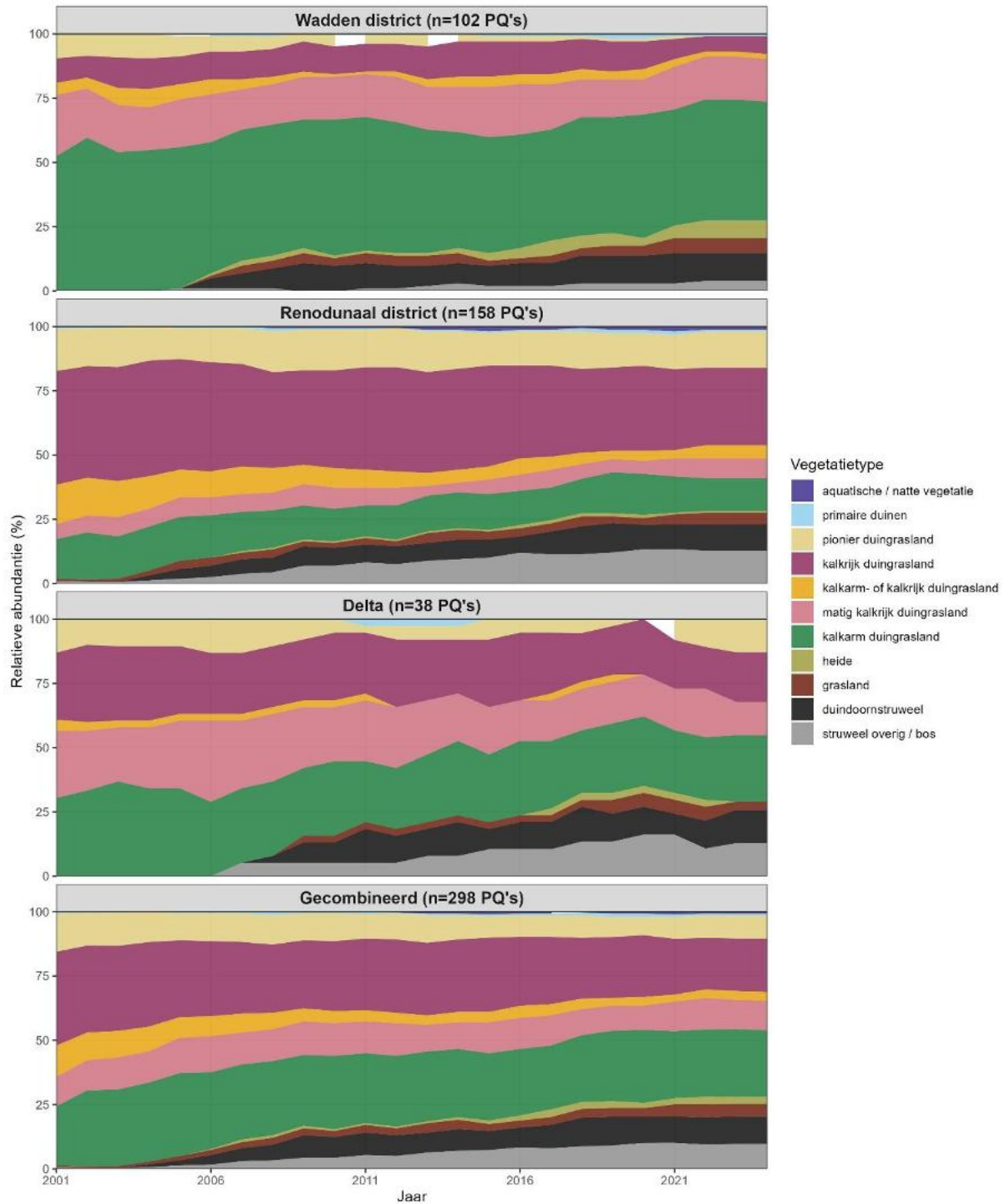
In het huidige onderzoek was er soms (en vooral in het Renodunaal district) later in de tijd weer een transitie terug naar duingrasland. Per PQ is niet bekend of en wanneer specifieke beheermaatregelen (zoals verwijdering van struweel) plaatsgevonden hebben, waardoor het niet mogelijk is dergelijke transitie toe te kennen aan ingrepen of natuurlijke successie. Kalkarme duingraslanden lijken in de tijd iets stabiel en gaan vooral over in heide en matig kalkrijk duingrasland.

Per district is vervolgens de (relatieve) abundantie van de verschillende vegetatietypen in beeld gebracht (Figuur 3.2). Hierbij is alleen de periode vanaf 2001 weergegeven, aangezien het relatief kleine aantal PQ's met (ook) informatie tot en met 2000 vooral veel fluctuaties en niet de trends in beeld brengt. Sinds 2001 is een afname te zien in de abundantie van PQ's met kalkrijk duingrasland, ten gunste van vegetatietypen die kenmerkend zijn voor (duindoorn)struweel, bos, (duin)heide en algemene (soortenarme) graslanden. In ruim 20 jaar wordt bijna een kwart van de PQ's met kalkrijk duingrasland omgevormd naar iets anders. De abundantie van kalkarm en matig kalkrijk duingrasland neemt veel minder af. De veranderingen zijn het meest uitgesproken in het Renodunaal district, mede omdat kalkrijke duingraslanden juist daar veel voorkomen. Over de gehele dataset bezien is de verhouding tussen de twee categorieën struweel (duindoornstruweel en overig struweel en bos) in het laatste meetjaar (2024) ongeveer gelijk, maar wel verschillend per district. In het Waddendistrict is er vooral ontwikkeling naar duindoornstruweel, terwijl er in het Renodunaal district ook veel struweelvegetaties ontstaan die zijn gedomineerd door rozen en meidoorns. Ook zijn daar meer transities naar bos.

Dit is een totaal andere situatie dan in het verleden. In het zeedorpenlandschap bij Wijk aan Zee was struweel in 1935 en 1945 in het noordelijk deel van de Rellen nog nauwelijks aanwezig (Slings, 1994). Na 1980 was ongeveer de helft van dit gebied begroeid met struweel. In Meijendel bestond in 1938 het overgrote deel van het gebied volgens de luchtfoto's nog uit kaal zand en open vegetatie (Van der Hagen, 2022). In 1966 was echter al meer dan de helft van het gebied begroeid met struweel en bos. In deelgebieden, die gevolgd zijn sinds 1975, nam de oppervlakte aan struweel toe tot 1990, toen begrazing werd ingesteld. In Meijendel bestonden de permanente kwadraten in 1953 voor iets meer dan de helft uit duingrasland. In 1992 en 2012 was daar echter nog maar 30% en 12% van over,

ondanks het instellen van begrazing. Het open duingrasland was grotendeels vervangen door struweel en bos. Vergelijkbare patronen waren zichtbaar in de Luchterduinen, Oostvoorne en Goeree (van Til et al., 2002). Hier bestond het grootste deel van het duingebied rond 1958 nog uit open duinlandschap, maar na enkele decennia was de oppervlakte aan struweel en bos echter met 30% toegenomen. Bij Castricum bestond de vegetatie in 1987 nog voor ongeveer 90% uit open duin (Wouters et al., 2012). In 1995 was struweel en bos echter toegenomen tot ongeveer de helft van de oppervlakte, en in 2003 tot 65%, ook in het sinds 1999 begraasde deel. Ook in duingraslandgebieden in de Amsterdamse Waterleidingduinen nam de oppervlakte aan struweel en bos in de jaren 1990 toe, in zowel onbegraasde als begraasde delen (Kooijman et al., 2017). In de Amsterdamse Waterleidingduinen zijn ook exclosures ingezet, om het effect van het buitensluiten van (dam)herten en konijnen te toetsen (van Breukelen et al., 2002). Hieruit bleek dat de groei van Zomereik en Wilde kardinaalsmuts werd geremd door natuurlijke begrazing, terwijl Gewone esdoorn en Eenstijlige meidoorn vooral gevoelig waren voor konijnen. De groei van Duindoorn werd destijds niet beïnvloed door begrazing van (dam)herten, maar de enorme toename van damherten tussen 2002 en 2016 heeft geleid tot overbegrazing en sterke achteruitgang van het lage duinstruweel (Van der Spek 2024; Van Til et al., in prep).

Uit onderzoek naar exclosures in Meijendel kwam naar voren dat ontwikkeling van struweel in jonge successiestadia minder snel verloopt dan in oudere vegetaties (van der Hagen, 2022). In de kalkrijke pioniervegetatie (Phleo-Tortuletum ruraliformis) was er 40 jaar na het buitensluiten van konijnen nog vrijwel geen struweel opgeslagen. Op de oudere, maar nog steeds kalkrijke bodem (Anthyllido-Silenetum) bestond de vegetatie na 40 jaar echter uit dicht meidoornstruweel van 1,5 m hoogte. In ondiep ontcalcite duinen was de vegetatie van duinriet en zandzegge na 40 jaar veranderd in meidoornstruweel van 3 m hoogte, en bos van ratelpopulier en zomereik. Ook in de Amsterdamse Waterleidingduinen was de toename aan struweel en bos in de jonge voorduinen in de jaren 1990 lager dan in de oudere midden- en binnenduinen (Kooijman et al., 2017). Dit geeft aan dat de verstruweling niet alleen samenhangt met het gebruik van de duinen, maar ook met de samenstelling van de bodem.



Figuur 3.2. Relatieve abundantie van vegetatietypen in de verschillende districten en gecombineerde sites voor de periode 2001-2024. Locaties in de Middel- en Oostduinen (Goeree) zijn ingedeeld in 'Delta'.

In hoeverre (individuele) PQ's stabiel zijn qua vegetatietype is weergegeven in figuur 3.3. Langs de hele kust komen stabiele kalkarme en kalkrijke duingraslanden voor, waarbij de kalkarme (zoals ook eerder al vastgesteld) dominant zijn in het Wadden district (tabel 3.1). Er is echter ook binnen de districten sprake van ruimtelijke verschillen. In het Waddendistrict is vooral op Vlieland een groot

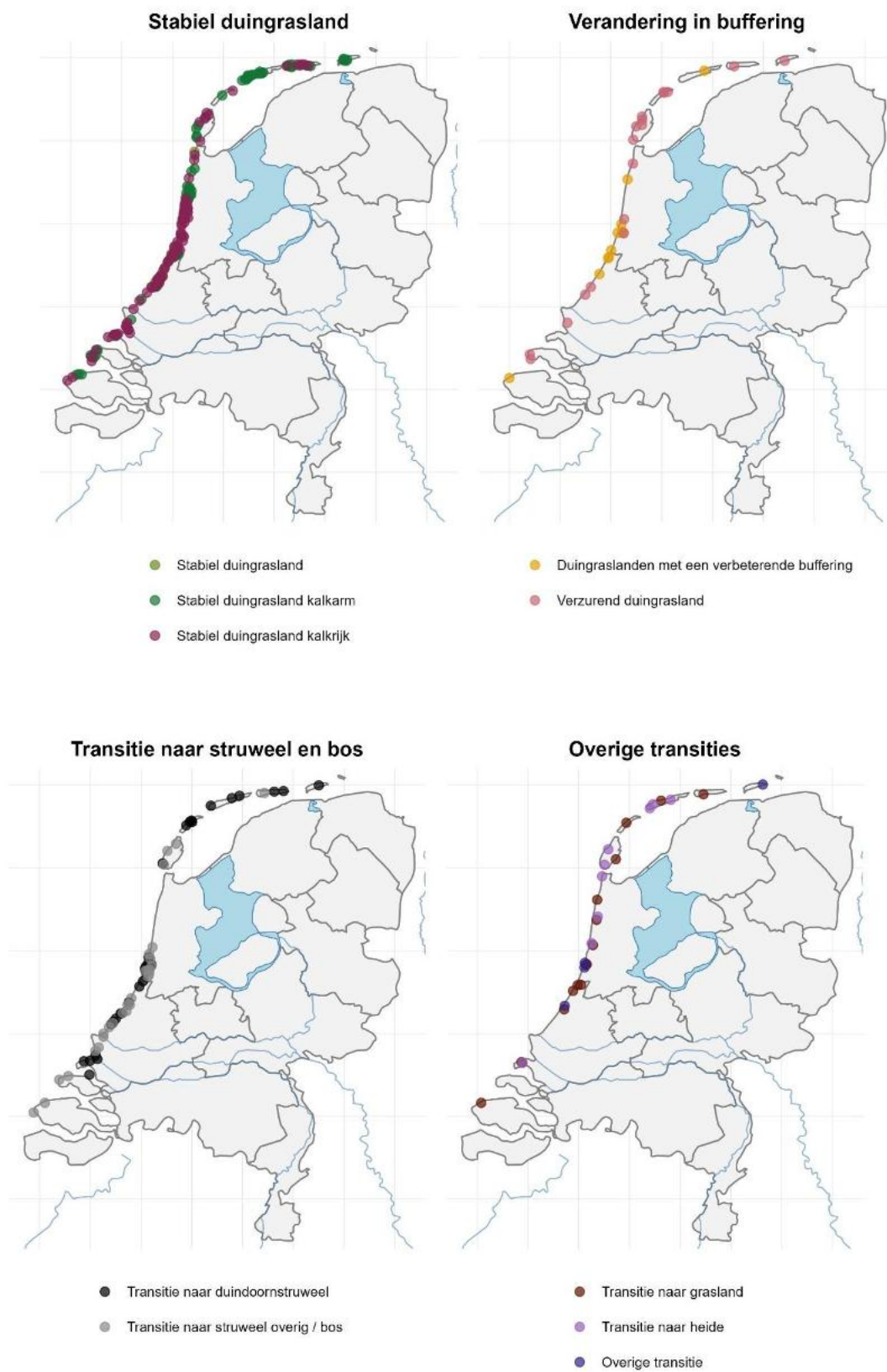
deel van de PQ's overgegaan van duingrasland naar duindoornstruweel. Binnen het Renodunale district zijn er ten noorden van het Noordzeekanaal relatief weinig transities van duingrasland naar struweel en bos, terwijl deze in het zuidelijk deel van Noord-Holland en in Zuid-Holland aanmerkelijk vaker voorkomen.

Dit bevestigt het bestaande beeld dat in veel duingraslanden opslag van struweel plaatsgevonden heeft. Als de gepubliceerde cijfers voor struweelopslag op een rijtje worden gezet, ligt de uitbreiding in de afgelopen decennia gemiddeld rond 0,9-1,7% van het oppervlak per jaar (Kooijman et al., 2017; Slings, 1994; van der Hagen, 2022; van Til et al., 2002). In figuur 3.2 is te zien dat gedurende 23 jaar het aantal PQ's met struweel (en bos) begroeiing toeneemt met zo'n 20%. Met een berekende jaarlijkse toename van 0,9 is dit in het lage bereik van eerder gerapporteerde waarden. Mogelijk dat de verstruweling (door beheeringrepen en afname van stikstofdepositie) langzaam een halt toegeroepen wordt en in ieder geval afgeremd.

In de smallere duinzones tussen Hoek van Holland en Den Haag zijn de transities naar struweel en bos zelfs dominant. Verzuring, waarbij PQ's overgaan van kalkrijk naar kalkarm duingrasland, is eveneens verspreid. Het zwaartepunt van deze verzuring ligt in het Waddendistrict, met name op Texel en Vlieland. Maar ook vindt er hernieuwde buffering plaats, waarbij kalkarm duingrasland overgaat naar kalkrijk duingrasland. Dit is mogelijk veroorzaakt door overpoeding met kalkrijker zand na redynamisering van een stuifkuil of de zeereep. Dit is ook het geval voor meerdere punten langs de Zuid- en Noord-Hollandse kust, waar in de afgelopen jaren veel dynamiseringsmaatregelen zijn geïmplementeerd.

Tabel 3.1 Aantal PQ's (en percentage) per verschillende categorieën transities of stabiele situaties per district.

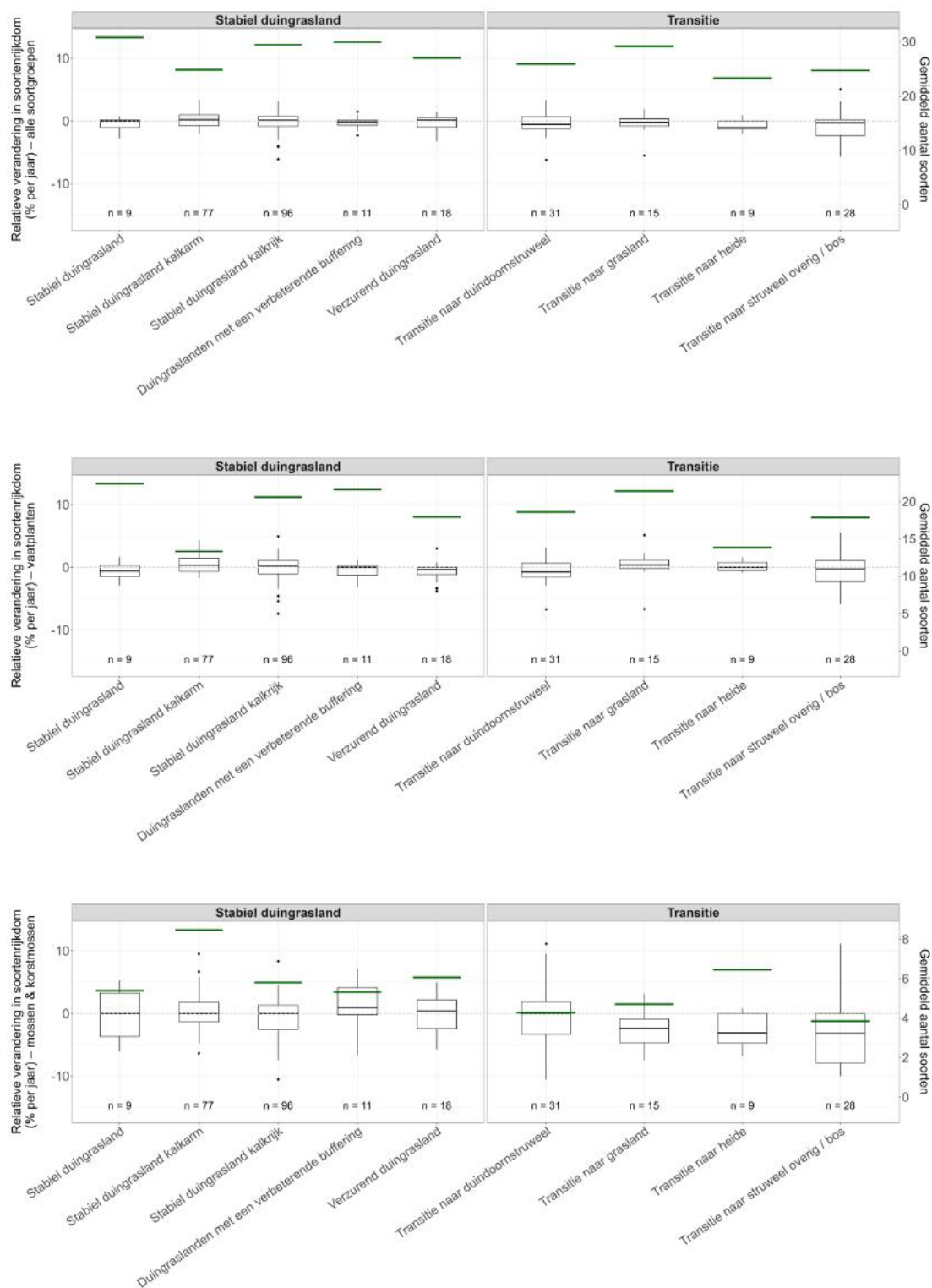
<b>Stabiel of transitie</b>	<b>Wadden district</b>	<b>Renodunaal district</b>	<b>Delta</b>	<b>Gecombineerd</b>
<b>Stabiel duingrasland</b>	1 (1%)	8 (5%)	0 (0%)	9 (3%)
<b>Stabiel duingrasland kalkarm</b>	44 (43%)	22 (14%)	11 (29%)	77 (26%)
<b>Stabiel duingrasland kalkrijk</b>	15 (15%)	68 (43%)	13 (34%)	96 (32%)
<b>Duingraslanden met een verbeterende buffering</b>	2 (2%)	8 (5%)	1 (3%)	11 (4%)
<b>Transitie naar grasland</b>	6 (6%)	7 (4%)	2 (5%)	15 (5%)
<b>Verzurend duingrasland</b>	11 (11%)	5 (3%)	2 (5%)	18 (6%)
<b>Transitie naar heide</b>	7 (7%)	1 (1%)	1 (3%)	9 (3%)
<b>Transitie naar duindoornstruweel</b>	11 (11%)	16 (10%)	4 (11%)	31 (10%)
<b>Transitie naar struweel overig/ bos</b>	4 (4%)	20 (13%)	4 (11%)	28 (9%)
<b>Overige transitie</b>	1 (1%)	3 (2%)	0 (0%)	4 (1%)
<b>Totaal</b>	<b>102 (100%)</b>	<b>158 (100%)</b>	<b>38 (100%)</b>	<b>298 (100%)</b>



*Figuur 3.3. Ruimtelijke patronen van stabiele duingraslanden (linksboven) en duingraslanden in verschillende vormen van transitie. Het gaat hierbij om de periode 1974-2024, waarbij vegetatietypen van de eerste en de laatste opname van een PQ met elkaar vergeleken zijn.*

### **3.2 Trends in soortenrijkdom en karakteristieke soorten**

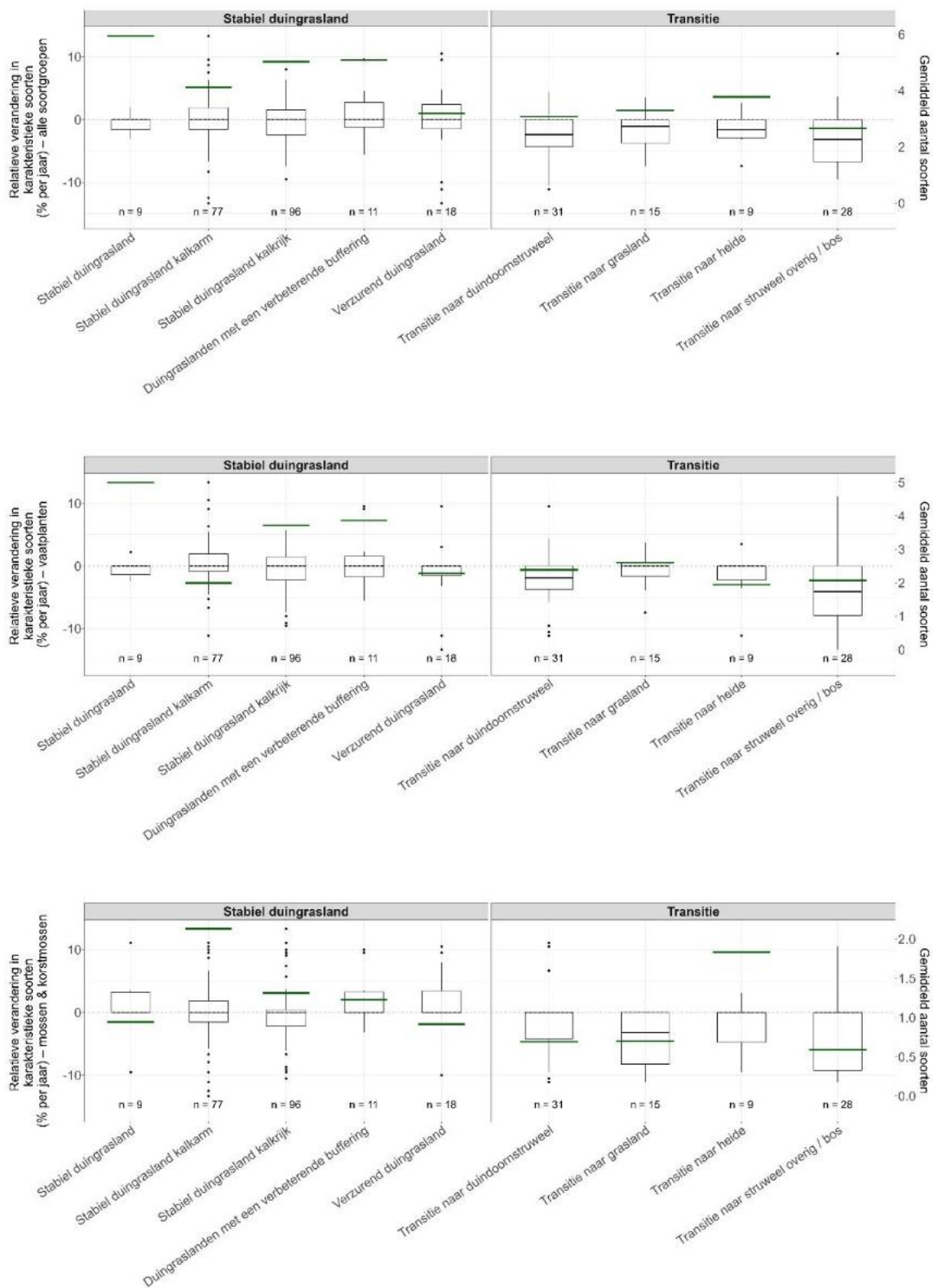
Met de informatie uit de eerste en laatste opnames per PQ is het mogelijk de uiteindelijk verandering in soortenrijkdom en het aantal karakteristieke soorten gedurende de tijd in beeld te brengen. De procentuele jaarlijkse verandering in het aantal soorten is voor de vaatplanten zeer klein en niet onderscheidend tussen stabiele duingraslanden en duingraslanden in transitie (figuur 3.4). Wel zijn er duidelijke verschillen in gemiddeld aantal soorten (een stuk lager voor stabiele kalkarme duingraslanden en duingraslanden in transitie naar heide), dit zijn intrinsieke verschillen, zoals ook in hoofdstuk 4 beschreven en toegelicht worden. Voor mossen en korstmossen is er wel een afname te zien in soortenrijkdom voor duingraslanden in transitie, met uitzondering van de duindoornstruwelen.



Figuur 3.4. Met boxplots is de relatieve verandering in soortenrijkdom (aantal soorten) in % toe- of afname per jaar per categorie 'transitie' of 'stabiel' weergegeven op de linker-as. Het absolute aantal soorten tijdens de meest recente opname is per categorie weergegeven met een gekleurde groene liggende balk. Figuren voor alle soortgroepen (linksboven), alleen vaatplanten (rechtsboven) en alleen mossen en korstmossen (linksonder).

In duingraslanden met een verbeterende buffering is een toename te zien in de relatieve verandering van soortenrijkdom, mogelijk als gevolg van overpoeding met kalkrijker zand. In de kalkarme en verzurende duingraslanden is het aantal vaatplanten lager, maar het aantal mossen en korstmossen is juist hoger, waardoor het totale aantal soorten nauwelijks verschilt.

Indien alleen gekeken wordt naar de *karakteristieke* soorten voor duingraslanden zijn de onderlinge verschillen groter (figuur 3.5). Het aantal karakteristieke soorten neemt af bij elke transitie naar een ander vegetatietype. In de stabiele duingraslanden zijn er bij de laatste meting nog rond de 5 karakteristieke soorten per opname, terwijl dit bij de PQ's in transitie hooguit de helft bedraagt. Karakteristieke vaatplanten doen het vooral goed in de kalkrijke stabiele duingraslanden. Mossen en met name korstmossen doen het vooral goed in het kalkarme duingrasland. Bij transitie van duingrasland naar andere vegetatietypen was het beeld voor het totaal aantal soorten al licht negatief, maar het aantal karakteristieke soorten neemt nog sterker af. In verzurende duingraslanden nemen karakteristieke soorten vaatplanten duidelijk af, vergelijkbaar met de trend bij alle soorten. Verder valt de grote spreiding op bij de veranderingen binnen de duingraslanden. De stabiele duingraslanden kennen een duidelijke scheiding van juist sterke positieve en juist sterke negatieve veranderingen. Met aanvullende beheerdata zou hiervoor een verklaring kunnen worden gegeven. Helaas beschikken we niet over informatie op dit detailniveau.



Figuur 3.5. Met boxplots is de relatieve verandering van het aantal karakteristieke soorten voor duingraslanden in % toe- of afname per jaar per categorie 'transitie' of 'stabiel' weergegeven op de linker-as. Het absolute aantal karakteristieke soorten tijdens de meest recente opname is per categorie weergegeven met een gekleurde groene liggende balk. Figuren voor alle soortgroepen (linksboven), alleen vaatplanten (rechtsboven) en alleen mossen en korstmossen (linksonder).

## 4 Bodemkarakteristieken van duingraslanden in relatie tot biodiversiteit

In dit hoofdstuk worden de relaties tussen bodemkenmerken van duingraslanden en biodiversiteit onderzocht aan de hand van chronosequenties in vijf Nederlandse gebieden en Newborough Warren in Wales. Door meerdere proefvlakken met bekende successieleeftijd te analyseren, is het mogelijk om vegetatiesamenstelling, habitatkwaliteit en bodemchemische eigenschappen te koppelen aan de ouderdom van het duingrasland. De dataset omvat ongeveer 200 meetpunten met informatie over vegetatie en bodemparameters, hoewel dit per parameter varieert (zie figuren 4.1 t/m 4.8 en bijlage 2).

De resultaten tonen dat het organische stofgehalte toeneemt naarmate de successie vordert, terwijl de pH daalt door ontkalking en uitspoeling. Kalkrijke duingraslanden starten met een pH van circa 7 en zakken naar ongeveer 6, terwijl kalkarme typen uiteindelijk onder pH 5 komen. Locaties in het Noordhollands Duinreservaat volgen niet hetzelfde patroon, mogelijk veroorzaakt door ontwikkeling in de dynamiek en deels misschien door een afwijkende geschiedenis wat betreft vochtthuishouding en/of ontwikkeling in d. Het vochtgehalte stijgt met de ouderdom, vooral in kalkarme duinen, en hangt sterk samen met organische stof. Voedselrijkdom neemt in de totale dataset toe, maar dit patroon is niet consistent per type en wordt beïnvloed door stikstofdepositie.

Newborough Warren onderscheidt zich door een lage stikstofbelasting. De Luchterduinen omvat zowel kalkrijke locaties (met name voorduin) als kalkarme locaties (met name midden- en binnenduin).

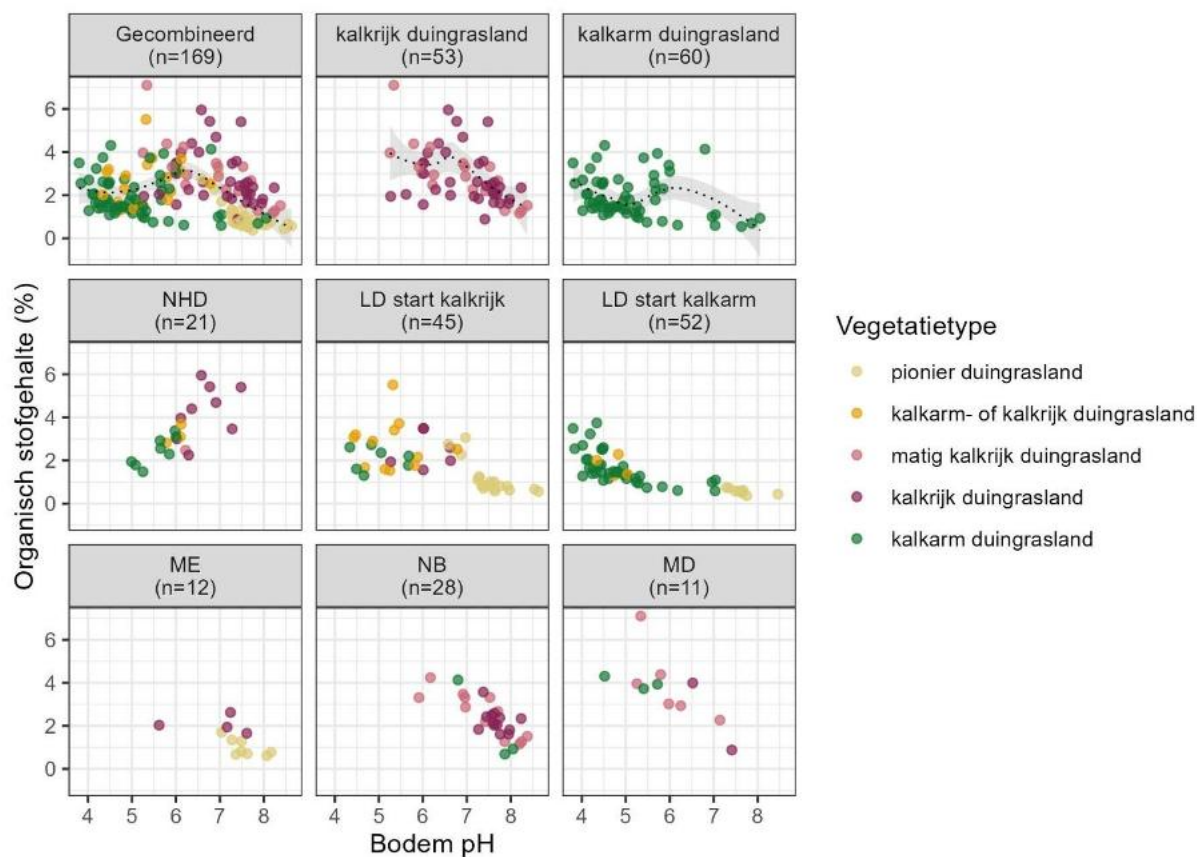
De soortenrijkdom van vaatplanten neemt in de eerste tien jaar sterk toe, waarna grote variatie optreedt. Kalkrijke duinen bevatten gemiddeld meer soorten dan kalkarme, terwijl mossen en korstmossen juist afnemen in oudere stadia. Het aandeel karakteristieke soorten daalt naarmate successie vordert door de toename van algemene soorten. Vaatplantendiversiteit neemt toe met de pH, terwijl korstmossen afnemen bij hogere organische stofgehalten. Deze bevindingen benadrukken dat bodemverzuring en organische stofopbouw een cruciale rol spelen in de ontwikkeling van habitatkwaliteit en soortenrijkdom, waarbij kalkrijkdom en stikstofdepositie regionale verschillen veroorzaken.

### 4.1 Organisch stofgehalte en pH

De relatie tussen bodem-pH en organische stof is negatief (zie figuur 4.1). De bodemopbouw – en daarmee de toename van het gehalte aan organische stof – loopt parallel met ontkalking en uitspoeling van de bodem. In de afzonderlijke gebieden is deze trend over het algemeen ook zichtbaar: een hoger organische stofgehalte treedt op bij een lagere pH. Dit bevestigt eerdere onderzoeken in Nederlandse duingraslanden (Aggenbach et al., 2013; Aggenbach et al., 2017; Kooijman et al., 2021) waarbij de pH van de bodem hoog was in relatief jonge stadia met weinig organische stof, in zowel kalkrijke als kalkarme duinen. Dit is goed terug te zien in de positie van de pionierduingraslanden in deze plot. Locaties met een vegetatie typerend voor kalkarme duingraslanden hebben gemiddeld een lagere bodem-pH (gemiddeld rond de 5) dan kalkrijke duingraslanden (gemiddelde pH rond de 7). Dit komt overeen met eerder onderzoek, waarbij locaties

in kalkrijke duinen een hogere pH hebben dan kalkarme duinen, ook bij relatief hoge organische stofgehaltes (Aggenbach et al., 2017; Kooijman et al., 2020; van Haperen et al., 2015).

Het Noordhollands Duinreservaat laat echter juist een tegenovergesteld beeld zien, met een positieve relatie tussen pH en organische stof. In dit gebied hebben de kalkrijke duingraslanden met een hoge pH juist ook een hoog gehalte aan organische stof in de bodem (figuur 4.1). Deze regio van het Noordhollands Duinreservaat had in de laatste jaren te maken met een versterkte dynamiek (mondelijke mededeling Natasja Nachbar). Hierbij zijn oudere, organische stofrijke bodems waarschijnlijk met kalkrijk zand overpoederd, waardoor de pH weer werd verhoogd. Het afwijkende beeld voor Noordhollands Duinreservaat zou ook aan een vochtiger verleden kunnen liggen, waardoor er door een betere vochtvoorziening meer opbouw van organische stof plaats heeft kunnen vinden bij kalkrijke bodemcondities. Dit werd slechts voor een klein deel van de locaties bevestigd door beheerders van PWN.

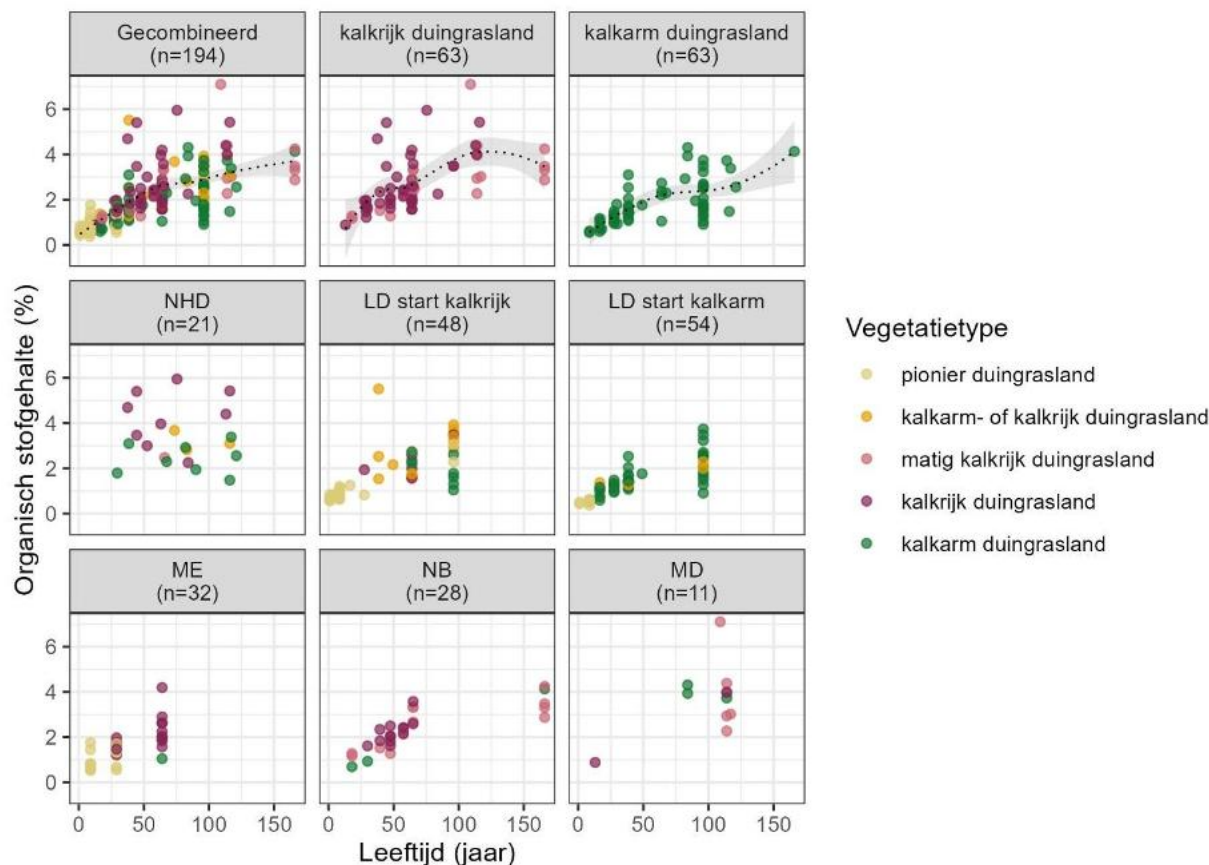


Figuur 4.1. De relatie tussen pH en organische stof in de bodem voor de gehele dataset, locaties die op basis van de vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijendel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.

## 4.2 Ontwikkeling bodemparameters in de tijd

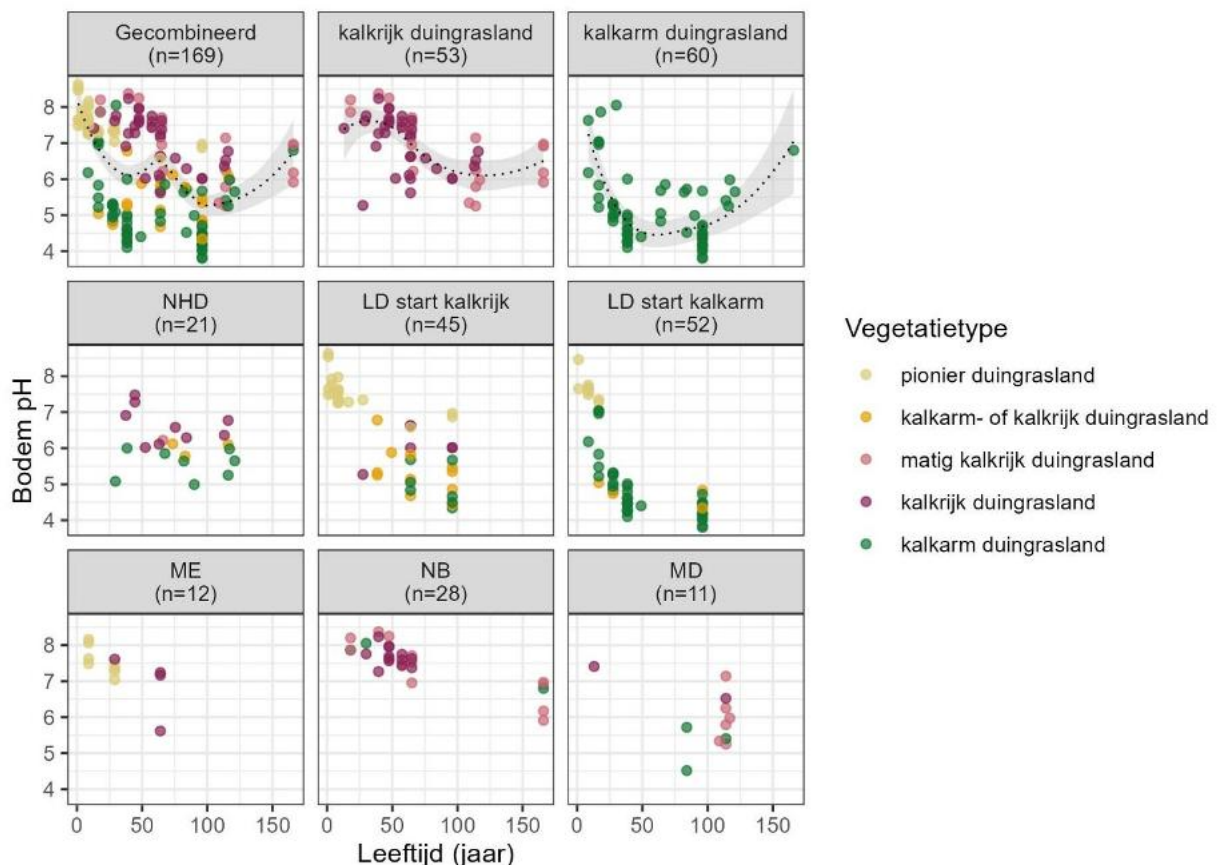
De vastgestelde successieleeftijd van de locaties maakt het mogelijk de ontwikkeling van belangrijke bodemparameters (organisch stofgehalte, pH en vochtgehalte) in de tijd in beeld te brengen. Voor organische stof en de pH zijn directe bodemmetingen beschikbaar, maar het vochtgehalte is op basis van gewogen Ellenberg-index F bepaald. Aanvullend is ook voor elk meetpunt Ellenberg-index N (voedselrijkdom) en R (zuurgraad) bepaald.

In bijna alle gebieden nam het organische stofgehalte toe met de ouderdom van de bodem (figuur 4.2). Een uitzondering hierop is het Noordhollands Duinreservaat, waar de normale successiepatronen zijn verstoord door de verhoogde dynamiek. Indien het Noordhollands Duinreservaat buiten beschouwing wordt gelaten, zijn de gehalten aan organische stof in de kalkarme en kalkrijke duingraslanden nagenoeg gelijk, en gaat ook de ontwikkeling gelijk op. Ook na 150 jaar successie is er zowel in kalkrijke als kalkarme typen duinen nog steeds opbouw van organische stof. De (jonge) pionier duingraslanden hebben echter in geen enkel gebied een organisch stofgehalte van meer dan 2 %. Een dergelijk toename van de hoeveelheid organische stof in de bodem is een gevolg van de ontwikkeling van de vegetatie, waarbij dood blad en wortels in de bodem terechtkomen. In de kalkrijke en kalkarme chronoseries van Aggenbach et al. (2013, 2017) bedroeg het organische stofgehalte in de toplaag van de bodem ongeveer 5% na 70 jaar, en ongeveer 6-7% in bodems van meer dan 100 jaar oud. In de kalkarme duinen van Ketner-Oostra en Sykora (2000) bedroeg het C-gehalte na 110 jaar echter maar ongeveer 1%, wat overeenkomt met een organisch stofgehalte van 2% – een stuk lager dan de hoogste waarden voor kalkarm duingrasland in figuur 4.2 waarbij 4% geen uitzondering is voor kalkarme duingraslanden. Er is zelfs weinig verschil in organische stofgehalte tussen beide typen, zeker niet als de afwijkende punten in het Noordhollands Duinreservaat (met al zeer hoge gehalten organische stof in de bodem in relatief jonge kalkrijke duingraslanden (50 jaar).



Figuur 4.2. De relatie tussen de successieleeftijd van het duingrasland en organische stof in de bodem voor de gehele dataset, locaties die op basis van vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijendel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.

In de kalkarme duingraslanden is de pH van de bodem gemiddeld een stuk lager dan in de kalkrijke duingraslanden. Voor beide typen geldt echter dat de pH afneemt naarmate de successie vordert (figuur 4.3), als gevolg van het oplossen van de kalk en de toename van organische stof. Wel is de afname sterker voor kalkrijke duingraslanden (van circa pH 8 naar 6), maar zeker is de pH daar nog een stuk hoger dan in de kalkarme duingraslanden, waar de zuurgraad tot pH 4-5 kan zakken. Aggenbach et al. (2017) vond voor kalkrijke duinen dat de pH na 20 jaar rond de 7 lag en stabiliseerde na ongeveer 60 jaar met waarden rond 6, ook in oudere bodems van meer dan 100 jaar oud. De gegevens in dit onderzoek zijn deels op dezelfde dataset gebaseerd, maar aanvullende data laten zien dat de pH ook in kalkrijke duingraslanden tot onder de pH 6 kan dalen. In de ontcalcite duinen was de pH na 20 jaar al gedaald tot 6, en na 60 jaar gestabiliseerd op waarden rond de 4 (Aggenbach et al., 2017), een patroon dat sterk overeenkomt met wat in de huidige studie gevonden is.

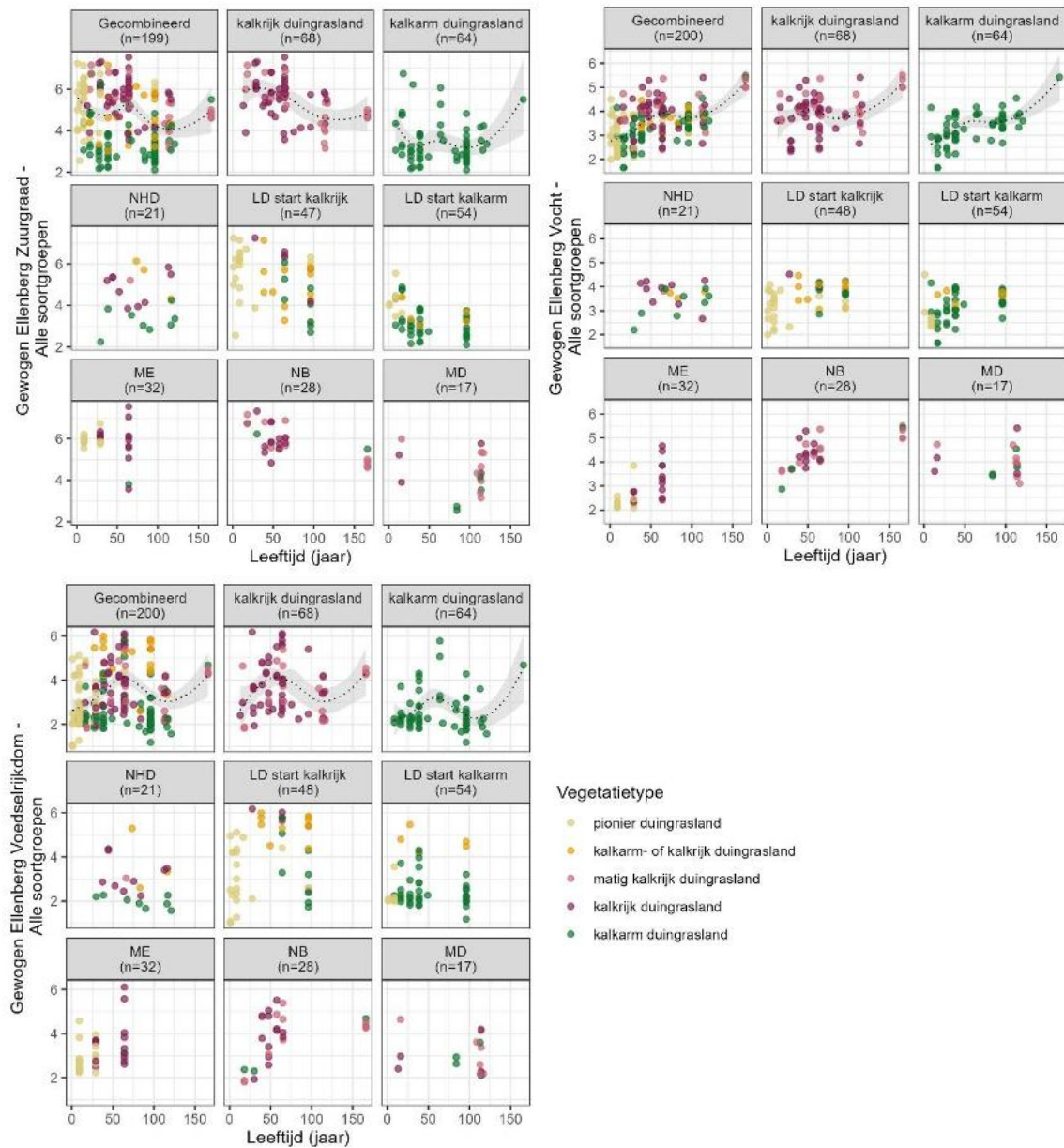


Figuur 4.3. De relatie tussen de successieleeftijd van het duingrasland en pH voor de gehele dataset, locaties die op basis van vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijendel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.

Als er in plaats van naar de gemeten bodem-pH naar de Ellenbergwaarden voor zuurgraad (R) wordt gekeken, blijft dit patroon grotendeels overeen (figuur 4.4, linksboven).

In de droge duinen is water vaak een beperkende factor, wat onder meer sterk bepaald wordt door inclinatie en expositie. Op de zuidhelling kunnen temperaturen oplopen tot 60 °C, terwijl dit op de noordhelling veel minder is (Stoutjesdijk & Barkman, 1992). Lokale variatie in deze factoren kan dus uiteindelijk sterk bepalend zijn voor de vochthuishouding en daardoor ook voor de vegetatie.

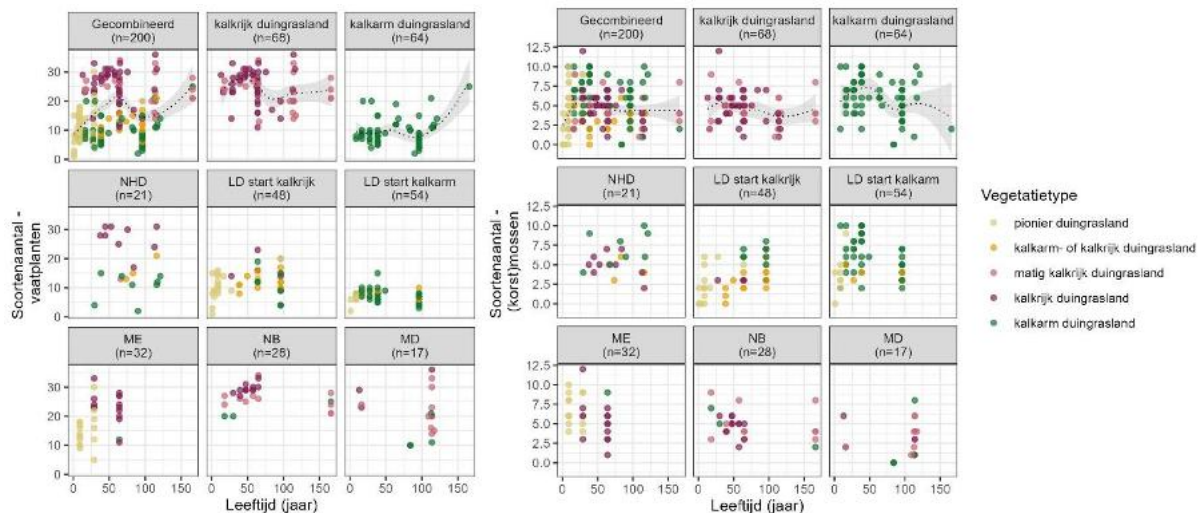
Wanneer de gehele dataset wordt beschouwd neemt voedselrijkdom – gebaseerd op waarden van Ellenberg-index N – toe met de ouderdom van het duingrasland. Dit is echter niet terug te zien wanneer kalkarme en kalkrijke duingraslanden apart bekeken worden, en lijkt vooral bepaald te worden door de relatief jonge duingraslanden met lage Ellenberg N-waarden. Wanneer de gebieden apart beschouwd worden is er alleen een positieve relatie voor Newborough Warren met een historie van lage stikstofdepositie en Meijendel met relatief veel jonge pionierduingraslanden. Mogelijk dat in de overige sites de verhoogde stikstofdepositie sinds de jaren '90 (Kooijman et al., 1998; Veer, 1998) ook jongere stadia (en niet alleen oude) voedselrijker en productiever maakt.



Figuur 4.4. De relatie tussen de successieleeftijd van het duingrasland en Ellenberg zuurgraad (R; linksboven), vochtgehalte (F; rechtsboven) en voedselrijkdom (N; linksonder) voor de gehele dataset, locaties die op basis van vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijndel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.

### 4.3 Biodiversiteit en habitatkwaliteit

Het aantal vaatplanten neemt in de eerste tien jaar sterk toe door de overgang van pionierduingrasland naar oudere successiestadia (figuur 4.5 links). Hierdoor is er voor de gehele dataset een positieve relatie tussen ouderdom van het duingrasland en het aantal soorten, hoewel er daarna vooral een grote spreiding in de data zichtbaar is. In de kalkrijke duingraslanden ligt het totale aantal vaatplanten met rond de 30 soorten per plot hoger dan in de kalkarme duingraslanden, waar gemiddeld 10 soorten per plot voorkomen. In eerdere studies werden voor kalkarme duingraslanden vergelijkbare aantallen gevonden, waarbij het aantal plantensoorten toenam van 10-13 in per plot pioniervegetaties, naar 16-18 in oudere stadia (Kooijman et al., 2021). De eerder gerapporteerde algemene achteruitgang in soorten-aantal (Aggenbach et al., 2013; Ketner-Oostra & Sykora, 2000) is met dit onderzoek niet te bevestigen, wel zijn er schommelingen in gemiddeld aantal soorten te zien in de tijd – de uitkomsten van elke analyse is zeer sterk afhankelijk van welke datapunten in een analyse geselecteerd worden. Door de grote variatie in soortenrijkdom tussen de gebieden zijn er geen significante (lineaire) correlaties. Ook vond de achteruitgang in soortenrijkdom in oudere en zuurdere duingraslanden in de genoemde onderzoeken plaats in de kalkarme duinen, die in het huidige onderzoek minder prominent aanwezig zijn.

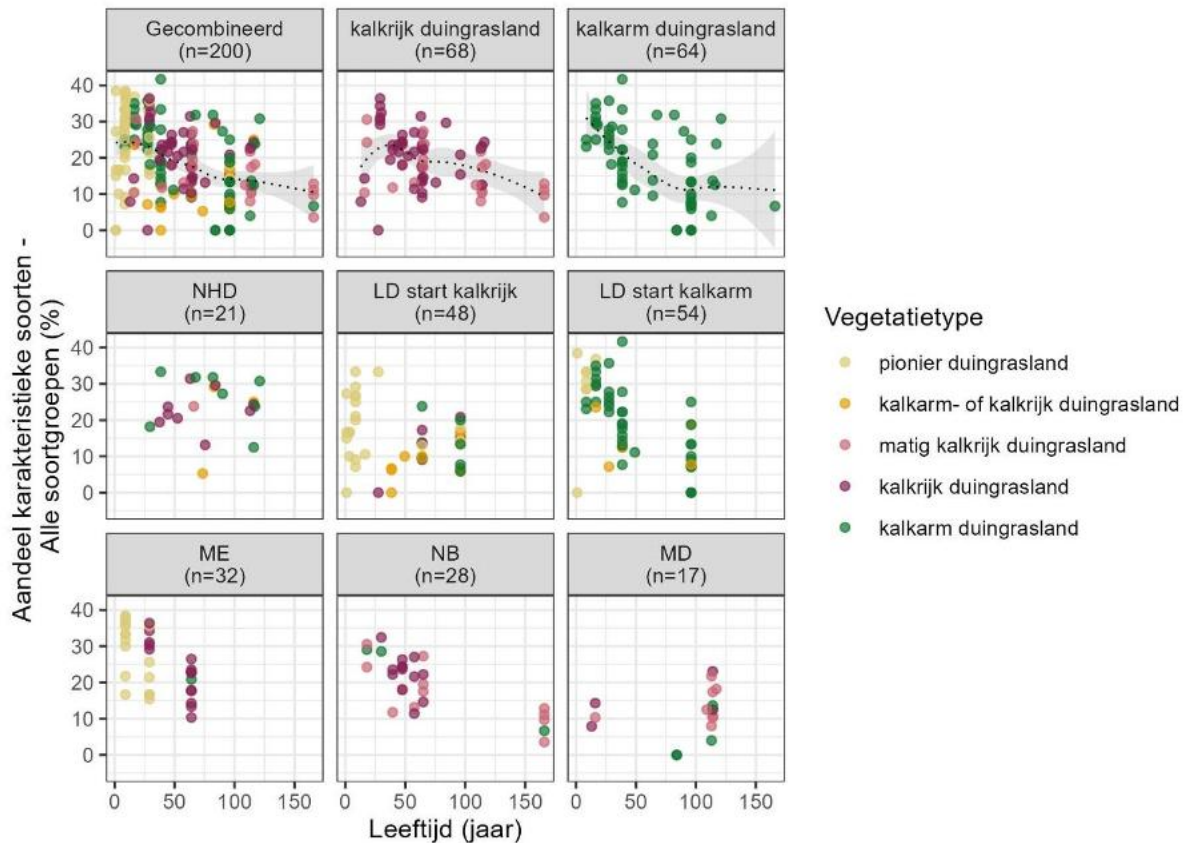


Figuur 4.5. De relatie tussen de successieleeftijd van het duingrasland en het aantal soorten (links: vaatplanten en rechts: (korst)mossen) voor de gehele dataset, locaties die op basis van vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijndel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat).

Het aantal mossen en korstmossen is met vijf soorten gemiddeld een stuk lager dan het aantal vaatplanten (figuur 4.5 rechts). Ook is er eerder een algemene afname in soortenrijkdom gedurende de successie dan een toename. Deze aantallen zijn lager dan gerapporteerd in Ketner-Oostra en Sykora (2000), maar ook deze auteurs lieten een daling zien van het aantal korstmossen in de loop van de tijd.

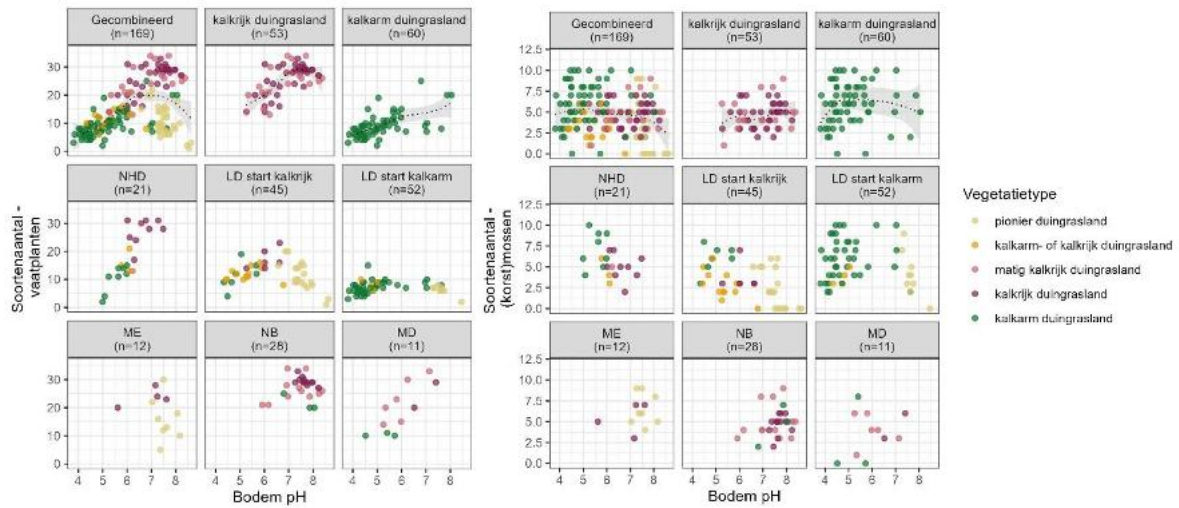
Naarmate de successie in de duingraslanden vordert, neemt het aandeel van de karakteristieke soorten als percentage van het totaal aantal soorten sterk af (figuur 4.6). Dit wordt veroorzaakt door zowel een afname in karakteristieke soorten, als een toename van algemene soorten (zie ook figuur 4.5). In de relatief soortenarme pionier duingraslanden en jongere duingraslanden is het aandeel

karakteristieke soorten het hoogst, maar dit neemt af in oudere kalkrijke en kalkarme duingraslanden. Een dergelijke ontwikkeling is ook bekend van successie in kalkarme duinen (Aggenbach et al., 2013), waar zich eerst een vegetatie vestigde met karakteristieke soorten als Buntgras, Duinviooltje en Grijszand, terwijl later grasachtige soorten als Schapengras, Gewone veldbies en Gewoon struisgras meer op de voorgrond traden



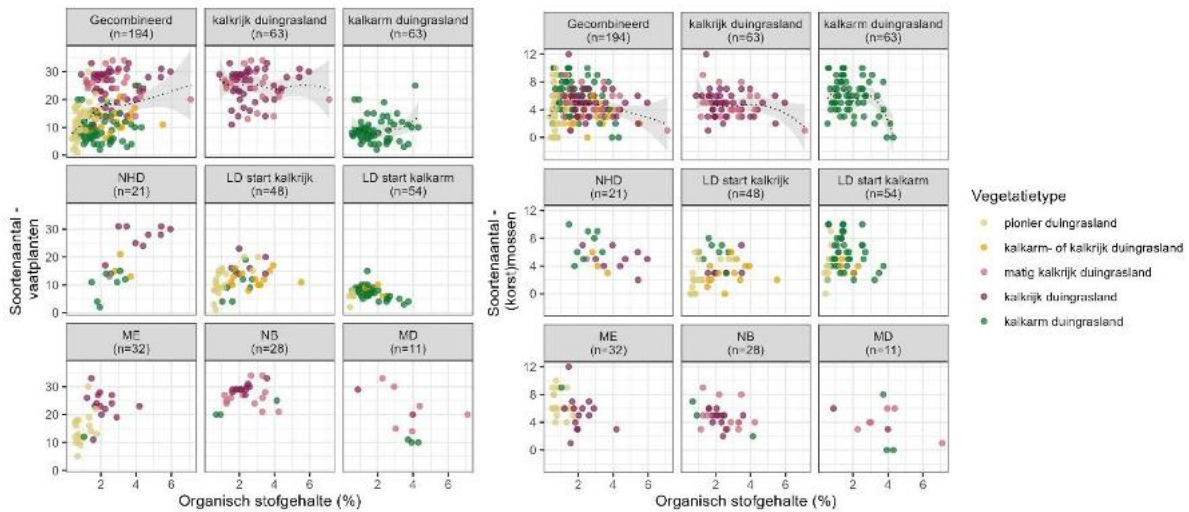
Figuur 4.6. De relatie tussen de successieleeftijd van het duingrasland en het aandeel karakteristieke soorten (% van totaal aantal soorten vaatplanten + (korst)mossen) voor de gehele dataset, locaties die op basis van vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijendel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat.

Er is een duidelijke positieve relatie tussen de pH van de bodem en het aantal vaatplanten, zowel voor kalkrijke als kalkarme duingraslanden (figuur 4.7, links). De pionierduingraslanden zijn hierbij echter buiten beschouwing gelaten, omdat deze wel een hoge pH hebben, maar vanwege hun jonge leeftijd nog maar weinig soorten. De jonge pionierduingraslanden zijn nog sterk in ontwikkeling, hebben nog weinig bedekking en daarom ook relatief lage soorten aantallen. Juist wanneer deze overgaan naar oudere stadia ontstaat de karakteristieke soortenrijkdom. Voor mossen en korstmossen is er juist een lichte afname te zien (figuur 4.7, rechts), waarbij wel opgemerkt moet worden dat de spreiding in de data zeer groot is, en het aantal soorten per opname relatief laag.



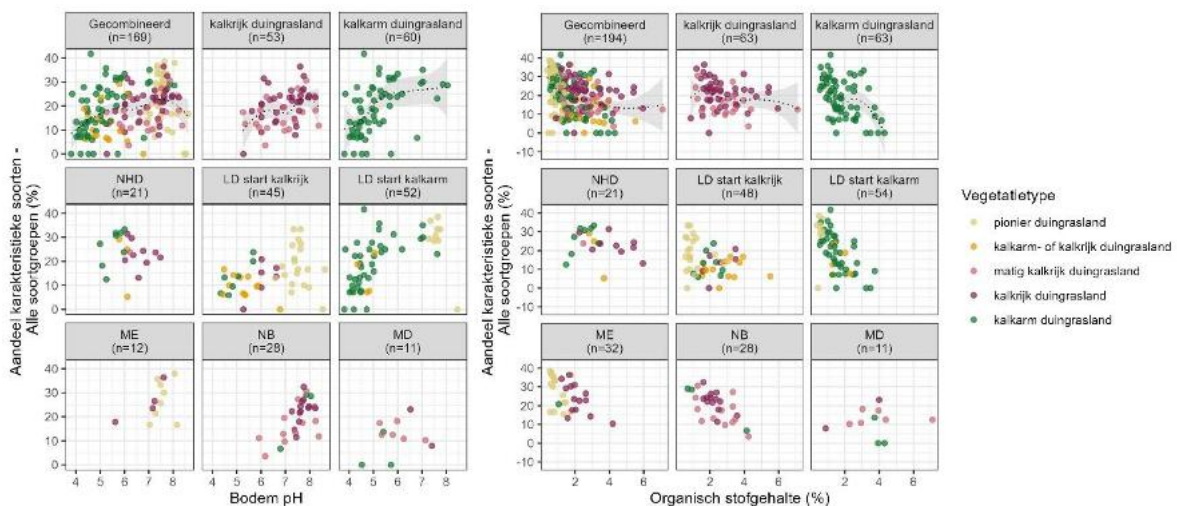
Figuur 4.7. De relatie tussen bodem pH en het aantal soorten (links: vaatplanten en rechts: (korst)mossen) voor de gehele dataset, locaties die op basis van vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijendel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat).

Er is eveneens positieve relaties het aantal vaatplanten en het gehalte aan organische stof in de bodem (figuur 4.8 links), maar dit wordt vooral veroorzaakt door de intrinsieke verschillen tussen kalkrijke en kalkarme duingraslanden. Wanneer de typen apart van elkaar beoordeeld is dit niet meer zichtbaar. Voor mossen en korstmossen is er vooral een negatief relatie van organische materiaal met soortenaantal in kalkarme duingraslanden. Bij opbouw van organische stof in de bodem en daaraan gekoppeld een toename van voorziening worden de standplaatscondities minder geschikt voor korstmossen.



Figuur 4.8. De relatie tussen organische stofgehalte en het aantal soorten (links: vaatplanten en rechts: (korst)mossen) voor de gehele dataset, locaties die op basis van vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijndel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat).

Diversiteit gemeten als aandeel karakteristieke soorten is groter bij hogere pH en lager bij een hoger organische stofgehalte. Dit komt overeen met de positieve relatie tussen de diversiteit van vaatplanten en de pH in andere duingraslanden (o.a. Aggenbach et al., 2013; Ketner-Oostra & Sykora 2000; Kohyani et al., 2008; Kooijman et al., 2020; Kooijman et al., 2021; Kooijman & van Til, 2023; van Haperen, 2009; van Til & Mourik, 1999). De relatie met organisch stofgehalte is complexer, doordat deze variabele vooral in kalkarme duinen de pH sterk kan beïnvloeden. In Aggenbach et al. (2013, 2017) nam het aantal plantensoorten na stabilisatie van de stuifkuil snel toe, samen met het organisch stofgehalte van de bodem. In iets oudere stadia is het aantal soorten echter niet meer afhankelijk van de hoeveelheid organische stof (Kooijman & van Til, 2023).



Figuur 4.9 De relatie tussen het aandeel van karakteristieke soorten en links: pH en rechts: organische stof voor de gehele dataset, locaties die op basis van de vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijndel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.

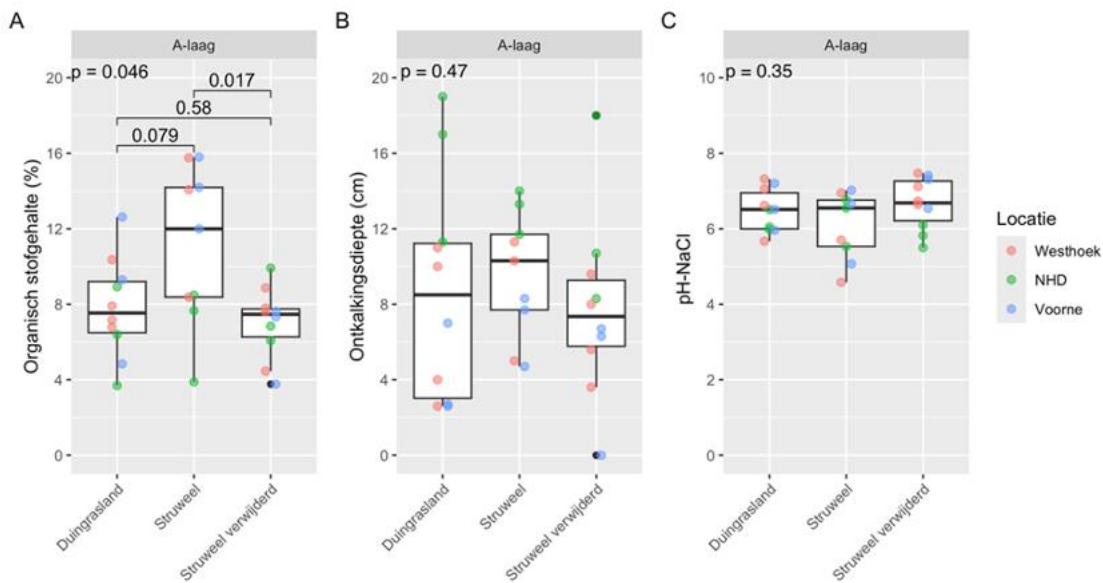
## 5 Herstel van duingraslanden uit duindoornstruweel

Dit hoofdstuk beschrijft de resultaten van onderzoek dat is uitgevoerd als onderdeel van een masterstage (De Bruijn, 2024) aan de Radboud Universiteit, gericht op onderzoeken van struweelverwijdering als beheermaatregel tot het herstel van soortenrijk, oud duingrasland. Uit het onderzoek blijkt dat struweelverwijdering zowel de bodem als de vegetatie positief beïnvloedt. Het organische stofgehalte in de bovenste bodemlaag is significant lager in plots waar struweel is verwijderd dan in struweelplots, en vergelijkbaar met natuurlijke duingraslanden (zie ook voorgaande hoofdstuk). Dit wijst erop dat struweelverwijdering de afbraak van organisch materiaal versnelt, wat gunstig is voor herstel. De pH en ontkalkingsdiepte bleken niet te verschillen tussen de stadia, wat suggereert dat struweel geen extra verzuring veroorzaakt. In de vegetatie is het effect duidelijk: na verwijdering van struweel neemt het aantal soorten en doelsoorten sterk toe en benadert het niveau van natuurlijke duingraslanden. Een NMDS-analyse bevestigt dat de soortensamenstelling van deze plots sterk overeenkomt met die van intacte duingraslanden, terwijl struweelplots duidelijk afwijken.

De resultaten onderstrepen dat struweelverwijdering een effectieve maatregel is om kalkrijke duingraslanden te herstellen, mits gecombineerd met begrazing om hernieuwde opslag te voorkomen. Dit biedt belangrijke handvatten voor beheer in gebieden waar verstruweling de biodiversiteit bedreigt.

### 5.1 Bodemparameters

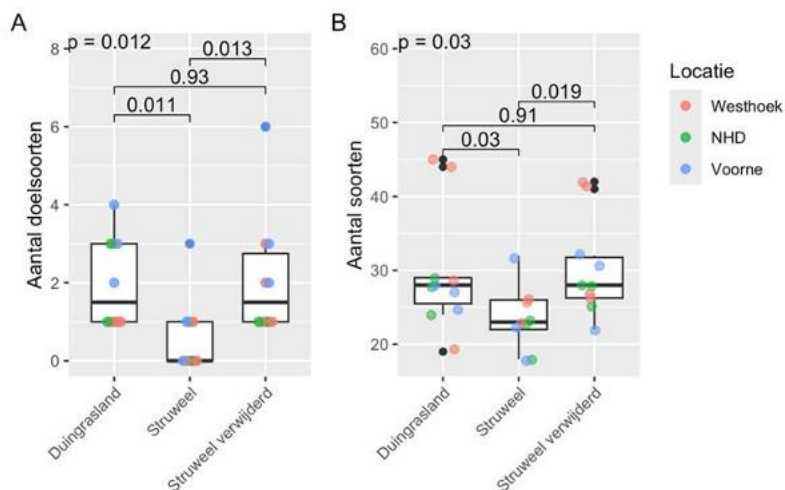
De resultaten tonen aan dat het organische stofgehalte in de bovenste bodemlaag, de Ah-laag, een sleutelrol speelt bij het herstel van duingraslanden (Figuur 5.1; Panel A). Plots met struweel bevatten significant meer organische stof dan plots waarin het struweel is verwijderd. Na verwijdering van struweel bleek het organische stofgehalte te dalen tot niveaus vergelijkbaar met die van de duingraslanden zonder struweel. Dit komt overeen met bevindingen uit eerdere studies op o.a. Spiekeroog en Norderney (Isermann et al., 2007), Newborough Warren (Hodgkin, 1984) en Azerbeidzjan (Erfanzadeh et al., 2016). Verwijderen van struweel zorgt voor meer zoninstraling en warmte, waardoor organisch materiaal sneller afbreekt (Blume et al., 2015; King et al., 2012). Bovendien verteren grassen sneller dan struweel vanwege hun lagere ligninegehalte (Austin & Ballaré, 2010), wat leidt tot een snellere afbraak van organische stof. Eerdere studies laten ook zien dat struweel de pH van de bovengrond (0–15 cm) kan verlagen (Eldridge et al., 2011), mogelijk door het verzurende effect van dichte wortelnetwerken (Jobbágy & Sala, 2000). Dit zou de bufferende capaciteit van calciumcarbonaat in kalkrijke bodems verminderen, en leiden tot snellere decalcificatie (Eldridge et al., 2011; Gocke et al., 2011; Yang et al., 2012a; Yang et al., 2012b). In ons onderzoek is dat echter niet het geval. In de plots met struweel zijn de ontkalkingsdiepte en de pH niet lager dan in plots waarin struweel is verwijderd (Figuur 5.1; Panel B en C).



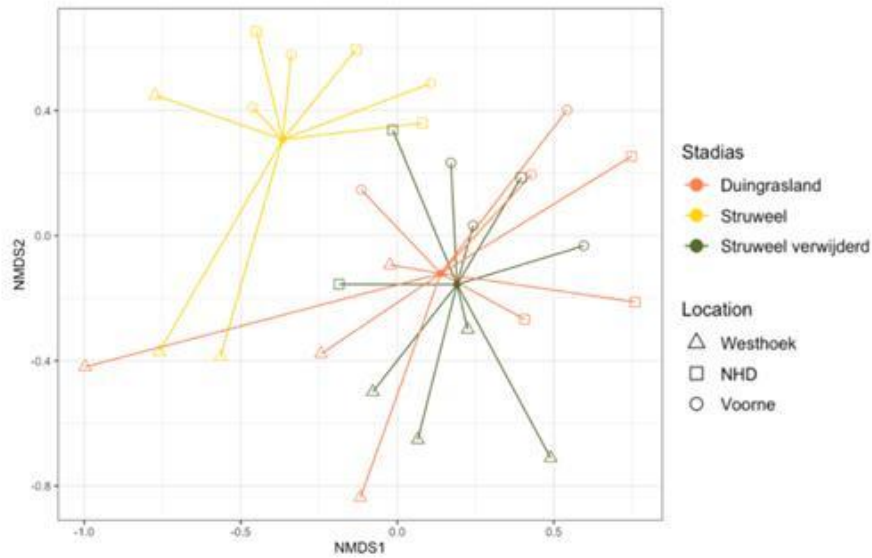
Figuur 5.1. Organische stofgehalte per stadium (duingrasland, struweel, struweel verwijderd) voor bodemlaag A. De gekleurde punten in de boxplot geven de waarden per onderzoekslocatie weer (roze = Westhoek; groen = NHD = Noordhollands duinreservaat; blauw = Voorne). De p-waarden linksboven tonen de Kruskal-Wallis-toets; bij  $p < 0,05$  zijn parenvergelijkingen uitgevoerd met een Mann-Whitney U-toets, waarvan de resultaten tussen de boxplots staan.

## 5.2 Vegetatie

De analyses lieten zien dat de samenstelling van de vegetatie in plots waarin struweel is verwijderd sterk lijkt op die in natuurlijke duingraslanden zonder struweel. Het aantal soorten en doelsoorten was in beide gevallen echter beduidend hoger dan in de plots met struweel (Figuur 5.2). Een NMDS-analyse bevestigde dat plots met duingrasland of verwijderd struweel qua soortensamenstelling sterk overlappen, terwijl de plots met struweel duidelijk afwijken (Figuur 5.3).



Figuur 5.2. Aantal doelsoorten (A), aantal soorten (B) per stadia (duingrasland, struweel, struweel verwijderd). De gekleurde punten in de boxplot geven de waarden per onderzoekslocatie weer (roze = Westhoek; groen = NHD = Noordhollands duinreservaat; blauw = Voorne). De p-waarden linksboven tonen de Kruskal-Wallis-toets; bij  $p < 0,05$  zijn parenvergelijkingen uitgevoerd met een Mann-Whitney U-toets, waarvan de resultaten tussen de boxplots staan.



*Figuur 5.3. NMDS-analyse (k = 3, negen keer herhaald, stresswaarde van 0,154), gebaseerd op stadia weergegeven met verschillende kleuren (oranje = duingrasland; geel = struweel; donkergroen = struweel verwijderd). Verschillende onderzoek locaties zijn weergegeven met verschillende symbolen (open driehoek = Westhoek; open vierkant = NHD = Noordhollands duinreservaat; open cirkel = Voorne).*

## 6 Mycologische waarden van duingraslanden: een literatuurstudie

De paddenstoelenflora vormt een belangrijk onderdeel van de biodiversiteit in duingraslanden. In dit hoofdstuk is het resultaat van een uitgebreid literatuuronderzoek opgenomen naar toestand, ecologie en bedreigingen van deze soortgroepen. Duingraslanden vormen een belangrijk deel van de wasplatingraslanden die Nederland nog rijk is. Wasplatingraslanden zijn tamelijk schrale ongestoorde graslanden waar een bijzondere en vaak kleurrijke paddenstoelenflora voorkomt, van onder andere wasplaten, knotszwammen en aardtongen. Deze worden bedreigd door o.a. dichtgroeien met struweel, vergrassing en verruiging. Daarnaast kunnen beheeringrepen en veranderingen in waterhuishouding effecten hebben op de kwaliteit van deze graslanden. In het beheer van de Nederlandse natuur is tot nog toe weinig aandacht aan paddenstoelen besteed, maar onderzoeken en ervaringen uit het verleden laten zien dat verschralen en terugdringen van de verruiging een positief effect kunnen hebben. Welke methode daarvoor het meest gunstig is, is afhankelijk van de eigenschappen van het terrein en de problematiek die er speelt.

### 6.1 Ontwikkeling van mycoflora in duingraslanden

Duingraslanden zijn van grote betekenis voor de groep paddenstoelen die kenmerkend is voor stabiele, min of meer voedselarme graslanden: wasplaten, satijnzwammen, aardtongen, knotszwammen en enkele kleinere geslachten. Naarmate deze graslanden langere tijd ongestoord blijven en er geen grondbewerking anders dan natuurlijke heeft plaatsgevonden, neemt de diversiteit van deze groep paddenstoelen toe. De eerste soorten kunnen zich binnen 10 jaar gunstig beheer vestigen, maar dan is nog geen sprake van een gemeenschap van schraalgrasland paddenstoelen. Een grasland wordt als wasplatingrasland beschouwd als er vijf of meer soorten wasplaten voorkomen, en daarnaast andere kenmerkende soorten (Arnolds in Bas et al. 1988). De meest bijzondere en zeldzaamste soorten komen voor in graslanden die decennialang ongestoord zijn gebleven. Intensieve landbouwmethoden en veranderde landinrichting in de vorige eeuw hebben desastreuze gevolgen gehad op het voorkomen van deze graslanden, naar schatting 98% van de wasplatingraslanden in Nederland is toen verdwenen (Arnolds, 1994). In het huidige Nederland zijn weinig terreinen die aan de benodigde condities voldoen, en een belangrijk deel daarvan ligt in de duinen. Veel soorten uit deze groep graslandpaddenstoelen staan op de Rode Lijst paddenstoelen (Arnolds & Veerkamp, 2008). Ook in het buitenland staan deze graslanden sterk onder druk.

Droge schrale graslanden in de duinen (in het vervolg aangeduid als duingraslanden) behoren in de lijst van Natura 2000-habitattypen tot de Grijze duinen (H2130). Daaronder vallen zowel open pioniergraslanden (duinsterretjes-associatie), als stabiele gesloten graslanden, die ieder een heel eigen mycoflora hebben (Ozinga et al., 2013). In dit hoofdstuk beperken we ons tot de gesloten duingraslanden waarin we kalkrijke en kalkarme graslanden onderscheiden. Kalkrijke graslanden in de duinen zijn verwant aan binnenlandse droge schraallanden, en de kalkarme graslanden vertonen overeenkomsten met droge heischrale graslanden. Dat geldt zowel voor de vegetatie als voor de mycoflora (Ozinga et al., 2013). In kalkrijke gebieden komen mozaïeken voor met locaties waar de bodem oppervlakkig ontkalkt is. De paddenstoelen die kenmerkend zijn voor schrale graslanden komen het meest voor op de wat vochtiger delen (Jalink, 2011). Daarnaast kunnen ook in vochtige duinvalleien paddenstoelen van schrale graslanden voorkomen.

De leeftijd van de graslanden in de duinen varieert sterk. Naarmate de graslanden langer ongestoord zijn gebleven kan het aantal soorten van wasplatengraslanden toenemen. In dit hoofdstuk is de indeling aangehouden volgens Arnolds (2015b): jonge graslanden met minder dan 15 jaar verschrallend beheer en ongestoorde bodem, middeloude graslanden 15-50 jaar en oude graslanden meer dan 50 jaar. De meest verspreide soort in de duinen die beschouwd wordt als soort van oude graslanden is de Scharlaken wasplaat (*Hygrocybe coccinea*) (Figuur 7.1) die voorkomt van Voorne tot aan Schiermonnikoog. Scharlaken wasplaat kan dan ook gezien worden als indicatorsoort van oude duingraslanden.

## 6.2 Ecologie van paddenstoelen in duingraslanden

De ecologie van de groep soorten van onbewerkte schrale graslanden is nog niet geheel opgehelderd. In het verleden werd ervan uitgegaan dat deze soorten leefden als afbrekers van bepaalde oudere fracties van humus in de bodem (Ozinga et al., 2013). Al langere tijd zijn hier twijfels over en verschillende onderzoeken leidden tot verschillende hypothesen hierover. Omdat het niet lukt om deze soorten te kweken is onderzoek hiernaar lastig uitvoerbaar (Griffith et al., 2013; Lodge et al., 2013). Moleculair onderzoek heeft nu aangetoond dat tenminste een deel van de soorten, in elk geval de wasplaten en de aardtongen, een biotrofe levenswijze heeft. Levend materiaal van een wasplaat is aangetroffen in levend materiaal van planten, o.a. smalle weegbree (*Plantago lanceolata*). De precieze aard van die levenswijze is nog onbekend, mogelijk gaat het om een vorm van symbiose, met vaatplanten en/of mossen (Díaz-Escandón et al., 2022; Ohenoja et al., 2010, Seitzman et al., 2011).

In Europa groeien deze soorten vooral in min of meer voedselarme, ongestoorde graslanden en andere grazige terreinen die door beheer schraal gehouden worden zoals wegbermen, dijken en begraafplaatsen. In Noord-Amerika komen wasplaten c.s. vooral voor in bossen. Het betreft hier dezelfde soorten of nauwe verwanten van Europese soorten (Boertmann, 2010; Seitzman et al., 2011). Zij groeien daar in verschillende bostypen, maar worden ook wel gevonden in graslanden. In Nederland vinden we soorten uit deze groep sporadisch in bossen, het betreft dan bossen op lemige bodem, rivierklei of potklei, en ook in essenbermen op kleibodems worden deze soorten gevonden. Een hypothese is dat er een verband is van deze groep soorten met arbusculaire mycorrhiza, een veel voorkomende vorm van symbiose van schimmels en planten, waarbij voedingsstoffen uitgewisseld worden (Brouwer, 2024). De schimmels die arbusculaire mycorrhiza's vormen, vormen geen paddenstoelen.

## 6.3 Kenmerkende soorten

Tot de soorten van de zogenaamde wasplatengraslanden behoren knotszwammen (*Clavaria*, *Camarophylloopsis*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis*), 32 soorten in Nederland, wasplaten (*Hygrocybe* s.l.) 54 soorten, een deel van de satijnzwammen (*Entoloma*) > 50 soorten, aardtongen (*Geoglossaceae*) 15 soorten, en barsthoeden (*Dermoloma*) 4 soorten. Deze groep soorten wordt wel afgekort als CHEGD, naar de beginletters van de verschillende geslachten. In totaal komen in Nederland ca. 163 soorten voor die kenmerkend zijn voor wasplatengraslanden. Vaak groeien verschillende soorten uit deze groepen bij elkaar in een terrein. Het geslacht satijnzwammen is het meest soortenrijke geslacht, waarvan de individuele soorten echter vaak lastig op naam te brengen zijn, en de

taxonomie van deze groep is nog in beweging. Inventarisaties zijn op het gebied van satijnzwammen mogelijk niet volledig.

In Nederland hebben 82 soorten paddenstoelen hun optimum in graslanden op niet of zwak bemest, (matig) droog zand in de duinen (Arnolds & van den Berg, 2013). Daarvan behoren 62 soorten tot de graslandpaddenstoelen, 13 soorten zijn mestbewoners en 7 soorten groeien op mos, leven in symbiose met bomen of zeggen, of zijn parasitair op andere paddenstoelen. Meer dan de helft van de graslandpaddenstoelen die kenmerkend zijn voor duingraslanden, 34 soorten (55 %), behoren tot de CHEGD-groep van de schrale graslandsoorten.

Naast deze groep van CHEGD-paddenstoelen zijn 28 (45 %) andere soorten kenmerkend voor duingraslanden waaronder Duinparasolzwam (*Lepiota erminia*), Roetkleurige schijntrechterzwam (*Pseudoclitocybe expallens*), Zwartwordende zalmplaat (*Clitopilus popinalis*) en diverse soorten uit het geslacht Veldridderzwam (*Melanoleuca*) en Champignon (*Agaricus*). Deze soorten hebben een saprotrofe levenswijze en breken dood organisch materiaal af.

Tabel 6.1. Soorten van wasplatengraslanden met een optimum in niet of zwak bemest, (matig) droog zand in de duinen en soorten waarvan een aanzienlijk deel van de waarnemingen in duingraslanden is gedaan. Aantalsklasse = 1 (zeer zeldzaam) t/m 9 (zeer algemeen).

Soortnaam	Nederlandse naam	Rode lijst	Habitat	Aantals- klasse	Leeftijd grasland
<i>Clavaria argillacea</i>	Heideknotszwam	KW	heide, droog, binnenland	7	
<i>Clavaria asperulispora</i>	Zwarte knotszwam	NB	duinvallei	1	
<i>Clavaria falcata</i>	Spitse knotszwam	TNB	weiland, matig bemest	7	jong
<i>Clavaria fragilis</i>	Wormvormige knotszwam	KW	grasland, kalkarm zand, binnenland	6	middel
<i>Clavaria greletii</i>	Donkere knotszwam	EB	grasland, arm, duinen	3	
<i>Clavaria straminea</i>	Strogele knotszwam	BE	grasland, kalkarm zand, binnenland	4	jong
<i>Clavulinopsis corniculata</i>	Sikkelkoraalzwam	KW	grasland, kalkarm zand, binnenland	6	middel
<i>Clavulinopsis fusiformis</i>	Bundelknotszwam	EB	grasland, kalkrijk zand, rivieren	3	oud
<i>Clavulinopsis helvola</i>	Gele knotszwam	GE	grasland, kalkarm zand, binnenland	7	middel
<i>Clavulinopsis laeticolor</i>	Fraaie knotszwam	KW	grasland, kalkarm zand, binnenland	7	middel
<i>Clavulinopsis luteoalba</i>	Verblekende knotszwam	KW	heischraal grasland, droog	6	middel
<i>Clavulinopsis subtilis</i>	Bleke sikkelkoraalzwam	GE	grasland, kalkarm zand, binnenland	4	jong
<i>Dermoloma cuneifolium</i>	Grauwe barsthoed	BE	hooiland, droog, klei	5	oud
<i>Dermoloma josserandi</i>	Variabele barsthoed	BE	hooiland, droog, klei	3	middel
<i>Entoloma chalybaeum</i>	Blauwplaatstaalsteeltje	KW	grasland, arm, duinen	6	middel

Soortnaam	Nederlandse naam	Rode lijst	Habitat	Aantals- klasse	Leeftijd grasland
<i>Entoloma corvinum</i>	Blauwzwarte satijnzwam	KW	grasland, arm, duinen	4	middel
<i>Entoloma kuehnerianum</i>	Stopverfsatijnzwam	KW	grasland, arm, duinen	4	
<i>Entoloma lucidum</i>	Zijdeglanssatijnzwam	BE	grasland, arm, duinen	3	
<i>Entoloma mougeotii</i>	Lilagrije satijnzwam	KW	duinvallei	4	middel
<i>Entoloma poliopus</i>	Somber staalsteeltje	KW	grasland, arm, duinen	5	middel
<i>Entoloma pseudoturci</i>	Grauwbruin staalsteeltje	KW	grasland, arm, duinen	4	middel
<i>Entoloma sericeum</i> var. <i>cinereoopacum</i>	Bruine satijnzwam	TNB*	grasland, arm, duinen	5	
<i>Entoloma serrulatum</i>	Zwartsneesatijnzwam	KW	grasland, arm, duinen	6	middel
<i>Entoloma sodale</i>	Bleekbruin staalsteeltje	BE	grasland, krijthelling, arm	4	middel
<i>Entoloma turci</i>	Rozevoetsatijnzwam	BE	grasland, arm, duinen	4	middel
<i>Entoloma undatum</i>	Geribbelde satijnzwam	KW	Gras- en hooilanden	6	jong
<i>Hygrocybe acutoconica</i>	Puntmutswasplaat	KW	grasland, arm, duinen	6	jong
<i>Hygrocybe cantharellus</i>	Trechterwasplaat	TNB	heischraal grasland, vochtig	6	middel
<i>Hygrocybe ceracea</i>	Elfenwasplaat	GE	grasland, kalkarm zand, binnenland	7	middel
<i>Hygrocybe chlorophana</i>	Gele wasplaat	KW	hooiland, droog, klei	5	oud
<i>Hygrocybe coccinea</i>	Scharlaken wasplaat	BE	grasland, arm, duinen	5	oud
<i>Hygrocybe colemanniana</i>	Bruine wasplaat	KW	grasland, krijthelling, arm	4	middel
<i>Hygrocybe conica</i>	Zwartwordende wasplaat	TNB	weiland, matig bemest	8	jong
<i>Hygrocybe constrictospora</i>	Vermiljoenwasplaat	OG	grasland, arm, duinen	3	middel
<i>Hygrocybe insipida</i>	Kabouterwasplaat	KW	grasland, kalkarm zand, binnenland	6	jong
<i>Hygrocybe irrigata</i>	Grauwe wasplaat	KW	hooiland, droog, klei	5	middel
<i>Hygrocybe konradii</i>	Gebochelde wasplaat	EB	grasland, krijthelling, arm	4	jong
<i>Hygrocybe lacmus</i>	Violetgrijze wasplaat	BE	heischraal grasland, droog	4	middel
<i>Hygrocybe laeta</i>	Slijmwasplaat	KW	heischraal grasland, vochtig	6	middel
<i>Hygrocybe marchii</i>	Beemdwasplaat	EB	hooiland, droog, klei	3	middel
<i>Hygrocybe miniata</i>	Gewoon vuurzwammetje	TNB	heischraal grasland, droog	8	jong
<i>Hygrocybe mucronella</i>	Bittere wasplaat	BE	grasland, krijthelling, arm	4	middel
<i>Hygrocybe nitrata</i>	Apothekerswasplaat	EB	heischraal grasland, droog	3	oud
<i>Hygrocybe obrussea</i>	Wantsenwasplaat	BE	hooiland, droog, klei	4	middel

Soortnaam	Nederlandse naam	Rode lijst	Habitat	Aantals- klasse	Leeftijd grasland
<i>Hygrocybe ortoniana</i>	Kleverige wasplaat	KW	hooiland, nat, arm	5	middel
<i>Hygrocybe perplexa</i>	Bruinrode wasplaat	BE	grasland, krijthelling, arm	2	oud
<i>Hygrocybe phaeococcinea</i>	Karmozijnwasplaat	BE	duinvallei	5	middel
<i>Hygrocybe pratensis</i> var. <i>pratensis</i>	Weidewasplaat	KW	grasland, kalkarm zand, binnenland	6	middel
<i>Hygrocybe pratensis</i> var. <i>vitulina</i>	Kleine weidewasplaat	KW*	grasland, arm, duinen	1	middel
<i>Hygrocybe psittacina</i>	Papegaaizwammetje	GE	weiland, matig bemest	7	middel
<i>Hygrocybe punicea</i>	Granaatbloemwasplaat	EB	grasland, krijthelling, arm	3	oud
<i>Hygrocybe radiata</i>	Bruingestreepte wasplaat	BE	grasland, kalkrijk zand, rivieren	3	oud
<i>Hygrocybe reidii</i>	Honingwasplaat	KW	grasland, krijthelling, arm	4	oud
<i>Hygrocybe russocoriacea</i>	Geurende wasplaat	BE	grasland, arm, duinen	6	middel
<i>Hygrocybe virginea</i> var. <i>fuscescens</i>	Gevlekt sneeuwzwammetje	GE*	grasland, arm, duinen	4	middel
<i>Hygrocybe virginea</i> var. <i>ochraceopallida</i>	Smoezelig sneeuwzwammetje	GE*	grasland, krijthelling, arm	5	middel
<i>Hygrocybe vitellina</i>	Verblekende wasplaat	KW	grasland, arm, duinen	4	middel
<i>Geoglossum cookeanum</i>	Brede aardtong	KW	grasland, arm, duinen	6	middel
<i>Geoglossum difforme</i>	Veelseptige aardtong	BE	grasland, arm, duinen	3	middel
<i>Geoglossum elongatum</i>	Kortsporige aardtong	NB	grasland, arm, duinen	5	
<i>Geoglossum fallax</i>	Fijngeschubde aardtong	TNB	grasland, arm, duinen	6	middel
<i>Geoglossum umbratile</i>	Slanke aardtong	KW	grasland, kalkarm zand, binnenland	6	middel
<i>Microglossum olivaceum</i>	Olijfgroene aardtong	GE	grasland, arm, duinen	1	oud
<i>Microglossum rufescens</i>	Bruine aardtong	NB	Gras- en hooilanden	2	
<i>Thuemenidium</i> <i>atropurpureum</i>	Purperbruine aardtong	EB	grasland, arm, duinen	3	oud
<i>Trichoglossum hirsutum</i>	Gewone ruige aardtong	KW	grasland, arm, duinen	6	middel
<i>Trichoglossum</i> <i>tetrasporum</i>	Viersporige aardtong	NB	park, plantsoen	1	
<i>Trichoglossum walteri</i>	Middelsporige ruige aardtong	NB	grasland, arm, duinen	1	middel

Naast deze kenmerkende soorten komen in duingraslanden veel soorten voor die ook in (matig) droge schrale graslanden in het binnenland voorkomen. In de zuurdere en voedselarmere duingraslanden leven soorten met een optimum in heischrale graslanden. Het overgrote deel van het totale aantal soorten van wasplatengraslanden in Nederland wordt regelmatig of incidenteel in duingraslanden gevonden. Uitzonderingen zijn met name soorten met een voorkeur voor klei- of kalkbodems. Duingraslanden zijn dan ook een heel soortenrijke habitat en paddenstoelen kunnen een groot deel van de biodiversiteit vormen. In dit hoofdstuk worden in de uitwerking ook soorten beschouwd die niet kenmerkend zijn voor duingraslanden, maar waarvan een aanzienlijk deel van de waarnemingen afkomstig is uit duingraslanden, in totaal 68 soorten (Tabel 6.1). Voor satijnzwammen worden vrijwel alleen de voor duingraslanden gekenmerkte soorten opgenomen.

#### **6.4 Betekenis van de mycoflora**

Van de kenmerkende soorten van duingraslanden (alle groepen) staat 71% op de Rode Lijst 2008. Duingraslanden zijn echter ook belangrijk voor de totale groep van de soorten van graslanden op voedselarme bodems. Van de groep die in Nederland als kenmerkend staan geclassificeerd voor (matig) droge schrale graslanden (179 soorten) staat 82% op de Rode Lijst. Bij beschouwing van de lijst van soorten van wasplatengraslanden is de situatie zo mogelijk nog ernstiger: van de door Arnolds (2015) besproken lijst van 163 taxa van wasplatengraslanden staan 142 soorten (87%) op de Rode Lijst, acht zijn geclassificeerd als “thans niet bedreigd” en van 13 soorten is de Rode Lijst categorie om verschillende redenen niet bepaald. Van de in dit hoofdstuk 68 geselecteerde soorten waarvoor duingraslanden een belangrijke habitat zijn (tabel 6.1), zijn vijf soorten “thans niet bedreigd” en is van zeven soorten de Rode Lijst categorie onbepaald. 56 soorten (81%) uit deze groep staan op de Rode Lijst.

Het precieze aantal wasplatengraslanden in Nederland, waarin tenminste 5 of meer soorten wasplaten voorkomen, is niet bekend; veel gegevens zijn verzameld op kilometerhok-niveau en zonder aanduiding van het precieze terrein. Uit verspreidingsgegevens blijkt dat in de periode 1990-2010 in 178 kilometerhokken 5 of meer soorten wasplaten aanwezig waren. Dat is nog geen 0,5% van het totaal aantal kilometerhokken in Nederland (Arnolds 2015b). Wasplatengraslanden zijn in Nederland dus erg zeldzaam en in de duinen ligt een groot aandeel hiervan. Van de 41 belangrijkste terreinen genoemd door Arnolds (2015b) is de duinstreek met 15 terreinen (37%) het best vertegenwoordigd. Daarvan liggen er 10 in het renodunaal district, en 5 in het waddendistrict. In duingraslanden is de diversiteit van paddenstoelen van wasplaatgraslanden vaak hoog als gevolg van diversiteit in het terrein. Door het reliëf in de duinen zijn er grote verschillen in vochtgehalte en expositie. Kalkrijke en oppervlakkig ontkalkte locaties kunnen in één terrein voorkomen.

Uit Zweeds onderzoek is gebleken dat de botanische en mycologische waarde van graslanden slechts een zwakke correlatie vertoont (Öster 2008). Een mooi voorbeeld hiervan vinden we in wasplatenreservaat Rotstergaasterwallen (Friesland), waar in extensief beweide oude graslanden op rivierduinen langs de Tjonger bijzondere soorten zowel in botanisch rijke, als in betrekkelijk uniforme graslanden voorkomen. Floristisch minder interessante terreinen kunnen dus een hoge mycologische waarde hebben. Andersom geldt dat botanische hotspots niet altijd interessant zijn voor paddenstoelen.

Soorten van wasplatengraslanden staan in heel Europa onder druk, door het verdwijnen van groeiplaatsen en door de gevolgen van stikstofdepositie en mogelijk klimaatverandering. In met

name Groot-Brittannië, Ierland en Scandinavië is er veel aandacht voor deze groep paddenstoelen (Griffith et al., 2013; Jordal et al., 2016; McHugh et al., 2001; Newton et al., 2003; Nitare, 1988). Een aantal van de soorten die in de Nederlandse duingraslanden voorkomt staat op de internationale Rode Lijst van de IUCN: [https://redlist.info/iucn/species\\_list/](https://redlist.info/iucn/species_list/). Het betreft onder meer Verblekende wasplaat, Granaatbloemwasplaat en Honingwasplaat.

## 6.5 Gunstige omstandigheden

Ondanks dat er over de ecologie van de groep soorten van onbewerkte schrale graslanden nog veel vraagtekens zijn, is wel bekend welke omstandigheden gunstig zijn voor het voorkomen van deze soorten (Keizer, 2003). Deze omstandigheden bieden een aanknopingspunt voor verantwoord beheer.

De grootste soortenrijkdom wordt gevonden in graslanden die al decennialang als zodanig beheerd worden. In deze periode is de bodem niet bewerkt geweest en de bemesting hooguit licht; een (kunst)mestgift vernietigt deze mycoflora (Arnolds, 2015a; Griffith et al., 2002). De bodem is arm, met lage concentraties aan direct beschikbaar fosfaat en stikstof; de voor planten beschikbare, gebonden fractie, lijkt veel minder een rol te spelen (Brouwer, 2023; Ejrnaes & Bruun, 1995). Onder optimale omstandigheden neemt de diversiteit van soorten uit deze groep alleen maar toe; vroeger gevestigde soorten blijven terwijl kritischer soorten zich vestigen. De meest kritische soorten verschijnen pas na 50 jaar of langer ongestoord beheer.

Kansrijke terreinen zijn mosrijke graslanden met een lage productie, vaak met enig reliëf. Bij voorkeur betreft dit natuurlijk reliëf zoals in de duinen, maar ook op bijvoorbeeld oude dijken komen goede wasplaatgraslanden voor. De bodem kan voor wat betreft samenstelling, zuurgraad en vochtgehalte heel divers zijn, maar natte en heel zure bodems zijn ongunstig, al zijn er enkele uitzonderingen.

## 6.6 Belangrijke (duin)gebieden voor paddenstoelen

In tabel 6.2 staan 16 gebieden genoemd met duingraslanden die tot de beste wasplaatgraslanden van Nederland behoren. Daarvan is sprake als tenminste 5 wasplaten en in totaal 20 soorten van schrale graslanden voorkomen. 10 gebieden liggen in het renodunaal district, en 6 in het waddendistrict. De omvang van de gebieden is heel verschillend en ook de inventarisatie-inspanning in de verschillende terreinen is niet gelijk. De meeste waarnemingen zijn gedaan op kilometerhokniveau waardoor de precieze locatie niet bekend is. In dit overzicht zijn alleen de 68 geselecteerde soorten meegenomen waarvan een aanzienlijk deel van de waarnemingen uit de duingraslanden afkomstig is.

Het meest divers zijn de terreinen in het renodunaal district, met name Groot Zwartenveld en Witteveld in de Amsterdamse Waterleidingduinen, de Westduinen op Goeree, en de duingraslanden in Meijndel. In het waddendistrict is het Zwanenwater het meest soortenrijk, gevolgd door Kroon's polders op Vlieland. Er is relatief weinig verschil in de soortensamenstelling tussen de terreinen in het renodunaal district en die in het waddendistrict. Een van de oorzaken is het voorkomen van (oppervlakkig) ontkalkte delen in de kalkrijke duinen.

Tabel 6.2 Overzicht van de belangrijkste duingraslanden voor paddenstoelen in de Nederlandse duinen.

Terrein	# ssp	Plantengemeenschap	Buffering	Km- hok	# ssp oud grasland
<i>Renodunaal district</i>					
Vogelenzang, Groot Zwartenveld AW duinen	43	Struisgrasverbond,	Kalkrijk	96-483, 97-483	2
Ouddorp, Westduinen	39	Struisgrasverbond, Borstelgrasverbond	Heischraal	51-425	5
Katwijk Coepelduinen	36	Struisgrasverbond, kalkrijk duingrasland		88-470, 88-471, 89-471	3
Vogelenzang, AW Duinen Witte Veld	32	Struisgrasverbond, kalkrijk duingrasland		96-482	1
Haamstede, Vroongronden	24	Struisgrasverbond, Knobbiesverbond	Heischraal	41-415	0
Katwijk, Zuid-Duinen	24		Kalkrijk	87-461	0
Ouddorp, Middelduinen	24	Struisgrasverbond, Borstelgrasverbond		55-427	3
Casticum, Doornduyn	35	Struisgrasverbond	Kalkrijk	104 - 510, 105-510	4
Voorne, Weeversduin	29	Struisgrasverbond, Knobbiesverbond	Kalkrijk	64-435	5
Wassenaar Meijendel	45		Kalkrijk	81-85 x 459-463	2
<i>Waddendistrict</i>					
Texel, Den Hoorn, De Geul	38	Struisgrasverbond, Knobbiesverbond		110-558, 11-558	2
Texel, De Koog, de Muy	30	Struisgrasverbond, Knobbiesverbond		114-570, 115-570	1
Vlieland, Kroon's polders	23	Struisgrasverbond, Knobbiesverbond		126-586, 125-585	4
Schiermonnikoog, Kapenglop	22	Struisgrasverbond, Knobbiesverbond		206-611	2
Terschelling, Oosterend Paardenwei	26		Heischraal	154-602, 155-602	3
Zwanenwater	42			105-109 x 535-539	2

Internationaal gezien zijn er verschillende methodes om de mycologische waarde van wasplaten te bepalen. Een Deense methode berekent deze waarde op basis van alleen de diversiteit van wasplaten, waarbij terreinen met ten minste 21 soorten internationale betekenis hebben (Boertmann, 2010). Een terrein met 13 soorten wasplaten zou daarbij van regionale

betekenis zijn in het kader van natuurbehoud. Nitare (1988) beschouwd alle karakteristieke soortgroepen volgens een bepaald schema. Arnolds (2015b) vereenvoudigt deze methode door eenvoudigweg het aantal kenmerkende soorten te beschouwen: Daarbij worden terreinen met minimaal 40 kenmerkende soorten beoordeeld als van internationale betekenis. Volgens deze laatste methode zouden de beste duingraslanden langs de Nederlandse kust van internationale betekenis zijn. Omdat in de beschouwing alleen naar soorten van wasplatingraslanden is gekeken die te verwachten zijn in (matig) droge duingraslanden en met name Satijnzwammen niet volledig zijn opgenomen is het aantal wasplaten en het totaal aantal soorten van wasplatingraslanden per locatie niet exact bekend en mogelijk enigszins onderschat. In het Groot Zwartenveld zijn tenminste 18 soorten wasplaten aangetroffen tussen 1980-2024.

Een tiental paddenstoelen voorkomend in duingraslanden wordt als kenmerkend voor oude ongestoorde schrale graslanden (tabel 6.3) beschouwd. Naast de al genoemde Scharlaken wasplaat (*Hygrocybe coccinea*) zijn dit *H. chlorophana*, *Dermoloma cuneifolium*, en de zeer zeldzame soorten *H. nitrata*, *H. punicea*, *H. perplexa*, *Thuemenidium atropurpureum*, *Microglossum olivaceum*, en *Clavulinopsis fusiformis*). Wasplatingraslanden worden bij veroudering en gunstig beheer in principe soortenrijker. Bij vergelijking van de totale diversiteit en het aantal soorten van oude graslanden valt op dat dit niet altijd samengaat. De meeste soorten van oude graslanden zijn waargenomen in de Westduinen van Goeree en Weeversduin op Voorne, en Doornduyn bij Castricum. In het renodunaal district is Kroon's polders het terrein met de meeste soorten van oude schrale graslanden. Met name Weeversduin en Doornduyn hebben een hoog aantal soorten van oude graslanden in verhouding tot het totaal aantal soorten van schrale graslanden. Op de Vroongronden in Haamstede en de Zuid Duinen in Katwijk zijn vooralsnog geen soorten van oude graslanden aangetroffen.

Jalink et al. (2000) vond in de Amsterdamse Waterleiding Duinen na terugdringen van de verruiging geen verschil in diversiteit tussen oude graslanden (150 jaar) en graslanden van enkele decennia oud. Dit lijkt erop te wijzen dat na geslaagde herstelwerkzaamheden de mycoflora wel weer op gang kan komen maar vanaf de jongste fase moet opbouwen.

Tabel 6.3. Overzicht van graslandpaddenstoelen die gezien worden als indicatoren van oud, stabiel, onbemest grasland, met het voorkomen in de 16 soortenrijkste wasplatingraslanden in de duinen. NDFG-gegevens vanaf 1980.

Terrein:	Renodunaal district										Wadden district					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Clavulinopsis fusiformis</i>									1							
<i>Dermoloma cuneifolium</i>			1				1	1	1						1	1
<i>Hygrocybe chlorophana</i>	1	1	1				1	1	1	1			1			
<i>Hygrocybe coccinea</i>	1	1	1	1			1		1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hygrocybe nitrata</i>		1													1	
<i>Hygrocybe perplexa</i>		1														
<i>Hygrocybe punicea</i>				1					1							
<i>Hygrocybe reidii</i>								1								
<i>Thuemenidium atropurpureum</i>								1			1		1	1		
<i>Microglossum olivaceum</i>													1			
Aantal indicatoren oud grasland	2	5	3	1			3	4	5	2	2	1	4	2	3	2

## 6.7 Bedreigingen

In de vorige eeuw is een groot deel (naar schatting 98%) van de wasplatengraslanden verloren gegaan door landinrichting en vermessing (Arnolds, 1994). Ook in het buitenland staan deze terreinen en daarmee de kenmerkende soorten sterk onder druk. Verstoring is zeer gemakkelijk en onomkeerbaar. Met name bodemverstoring en het gebruik van kunstmest of andere zware bemesting zijn desastreus. Maar ook inadequaat beheer kan snel leiden tot vermessing en een ruigere vegetatie en tot achteruitgang en uiteindelijk het verdwijnen van de kenmerkende mycoflora.

De meest ernstige bedreiging voor de duingraslanden is het dichtgroeien met struweel en verruiging met grassen en ruigtekruiden onder invloed van stikstofdepositie. Ook als deze af zou nemen blijft de overtollige stikstof nog lang in het systeem aanwezig en zullen maatregelen nodig blijven. Ook de afname van konijnen in de duinen draagt bij aan vergrassing en verruiging. Tenminste in het najaar moet de vegetatie van duingraslanden laag zijn. Een andere bedreiging ligt in klimaatverandering, met lange perioden van droogte en hoge temperaturen in de zomer. Droogte heeft direct invloed op de fructificatie van paddenstoelen, maar kan bij voortduring ook negatief zijn voor het mycelium. Een aanwijzing hiervoor is dat in de duingraslanden de meeste soorten van schrale graslanden voorkomen op de wat vochtiger locaties. Een aanzienlijk deel van de duingraslanden ligt in waterwingebieden. Door inlaten van voedselrijk infiltratiewater kan vermessing optreden.

Ook “herstelmaatregelen” kunnen negatieve effecten hebben. Vernatting kan slecht uitpakken voor de mycoflora, en sommige soorten verdragen geen inundatie langer dan enkele dagen (Bremer, 2014). Dit is wel een aandachtspunt bij het o.a. provinciale beleid om verdroogde duinvalleien weer zo veel mogelijk te vernatten. Vooral de combinatie van vernatting met het optreden van extreem natte jaren zoals in 2023/2024 kan leiden tot het verdwijnen van vrijwel de complete mycoflora.

Daarnaast is verstoring en verdichting van de bodem bijzonder ongunstig. Wasplatengraslanden kunnen door foutief beheer gemakkelijk voor vele decennia of voor altijd verdwijnen. Het is dan ook van groot belang dat de terreinbeheerder kennis heeft van de aanwezigheid van mycologisch waardevolle graslanden in het terrein. In veel gevallen gaat het om locaties van beperkte omvang, die wellicht gemakkelijk over het hoofd gezien worden. Is die kennis in het team niet aanwezig, dan zou al in de planningsfase van ingrepen en maatregelen contact gezocht moeten worden met mycologen die de situatie in het gebied goed kennen.

## 6.8 Beheren is maatwerk

Wasplatengraslanden zijn gebaat bij een continu beheer dat is afgestemd op de situatie ter plaatse. De belangrijkste beheersmaatregel voor het behoud of het verbeteren van duingraslanden ten behoeve van deze kwetsbare groep paddenstoelen is verschralen. Door de voortdurende vermessing vanuit de lucht is het noodzakelijk om deze voedingsstoffen ook weer af te voeren. Ook is de begrazing door konijnen door ziekten in veel duingebieden sterk verminderd, waardoor verruiging en verdichting van de vegetatie sneller kunnen optreden. Naast verschralen is het belangrijk om de waterhuishouding constant te houden en de bodem niet te verdichten.

Er zijn verschillende mogelijkheden om een terrein te verschralen. Welke methode het beste uitpakt is afhankelijk van de situatie ter plaatse, de bodem, en de historie van het terrein en is dan ook maatwerk. Eeuwenlange begrazing hebben in de Westduinen en Middelduinen op Goeree geleid tot duingraslanden met een zeer hoge mycologische waarde. Ook in andere delen van Europa zien we

juist een rijke mycoflora in gebieden die al eeuwenlang extensief begraasd worden. Maar onder andere omstandigheden kan begrazing juist leiden tot verrijking, met als gevolg een afname of het verdwijnen van waardevolle paddenstoelen. Een belangrijk uitgangspunt is dat tenminste in het najaar de grasmat kort is.

Uit langjarige monitoring van proefvlakken met verschillend beheer in de Amsterdamse waterleidingduinen is gebleken dat maaien en afvoeren de meest gunstige beheersmaatregel is in vochtige (delen van) terreinen. Het maaien moet bij voorkeur in augustus of september plaatsvinden. Jalink (2011) zag in proefvlakken die aanvankelijk goed reageerden op het maaien en afvoeren, geen duurzame significante toename van het aantal soorten en aantal vruchtlichamen, wat met de continuering van het beheer (destijds hooguit enkele decennia) wel verwacht werd. Mogelijk ligt de oorzaak in verzuring of verandering in de waterhuishouding, door toename van de neerslag en hydrologisch herstel. Ook is wel geopperd dat één keer per jaar maaien niet voldoende is, om te verschralen tegen de huidige stikstofdepositie (Bakker et al., 2013). Voorbeelden in Groot-Brittannië, waar een aantal wasplatengraslanden als gazon beheerd worden, tonen aan dat vaker maaien voor de paddenstoelen geen probleem hoeft te zijn (Arnolds, 2015a). Maaien met nabeweidings is een mogelijk alternatief. In vochtige terreinen kan dit het best gebeuren door schapenbeweidings, omdat schapen lichter zijn en daardoor de bodem minder vertrappen.

In drogere terreinen kan begrazen een alternatief vormen voor maaien, of een combinatie van maaien en begrazen. Bij begrazing ontstaat meer variatie in het terrein en blijft het microreliëf beter intact. Begrazing wordt toenemend ingezet tegen het dichtgroeien van het grijze duin en kan plaatsvinden met paarden, runderen of schapen. Begrazing kan op verschillende locaties verschillend uitpakken. Aanwezigheid van calcium en ijzer in de bodem, zoals deze in hogere concentraties voorkomt in de niet ontkalkte delen van het Renodunaal district, spelen een rol in de binding van fosfor. Afwezigheid van direct beschikbaar fosfor en stikstof zijn gunstig voor de mycoflora (Brouwer, 2023; en hoofdstuk 7.5). Lagere concentraties voor planten beschikbaar fosfor en stikstof leiden minder snel tot verrijking (Kooijman et al., 2005). Ook vocht is een belangrijke factor. Op vochtiger locaties vertrappen paarden en runderen de bodem waardoor deze verdicht en tenslotte verrijgd. Het vaststellen van de juiste begrazingsdruk is maatwerk en dient zorgvuldig gemonitord te worden. In een verrijgde uitgangspositie kan begrazing (aanvankelijk) goed werken (Jalink et al., 2000). Maar Jalink (2011) zag in proefvlakken die extensief begraasd werden en in eerste instantie goed reageerden op begrazing, bij voortzetting van dit beheer een afname van het aantal soorten en het aantal vruchtlichamen. Deels kan dit een methodisch effect zijn (de ligging van de proefvlakken), doordat er differentiatie ontstaat in het terrein en de proefvlakken van beperkte afmeting (200-400 m<sup>2</sup>) zijn. Vochtige delen verrijgden, maar de afname was ook zichtbaar in drogere terreindelen, zonder dat een directe oorzaak daarvan duidelijk is. Door begrazing worden geen voedingsstoffen aan het systeem onttrokken. Mogelijk zou een hogere begrazingsdruk (Arnolds, 2014; Ruiter, 2005) in bepaalde situaties beter kunnen werken.

Op locaties waar zich problemen voordoen kan kleinschalig plaggen een overweging zijn. Bij voorkeur wordt oppervlakkig geplagd (hooguit enkele centimeters, en altijd kleinschalig), of alleen de vegetatie met wat strooisel verwijderd. Dit kan bij een vervilte of dichtgegroeide grasmat positief uitpakken (Arnolds, 2015b; Jalink, pers. comm). Relatief snel, binnen enkele jaren, kunnen mycelia zich herstellen. Stagnerend water op geplagde delen in de winter zal desastreus uitpakken. Bij dieper (kleinschalig) plaggen worden de mycelia van de paddenstoelen vernietigd. Kleinschalig plaggen is alleen een optie in situaties waarbij de paddenstoelen al zijn verdwenen en er geen andere

mogelijkheid is om de situatie te herstellen, bijvoorbeeld bij dieper wortelende ruigtekruiden. De bodem is na plaggen voedselarmer en vrij van vegetatie en zal opnieuw gekoloniseerd moeten worden om uiteindelijk weer een wasplatengrasland te kunnen vormen. Dit is altijd een kwestie van lange adem.

In de jaren '90 van de vorige eeuw is geplagd op een beperkt aantal locaties in de Amsterdamse Waterleidingduinen (Jalink et al., 2000; Jalink, 2011). Deze behoren nu na ruim 30 jaar tot de betere wasplaatgraslanden aldaar (pers. communicatie L. Jalink).

Omdat het ontstaan van goede wasplaten graslanden tenminste vele decennia vergt en het onder de huidige hoge stikstofbelasting vrijwel onmogelijk lijkt nieuwe wasplatengraslanden te creëren, is het van groot belang om de huidige terreinen die nog in goede staat verkeren te houden. Dit geldt in het bijzonder voor locaties waar soorten van oude graslanden voorkomen. Voor een verruigde uitgangssituatie kan maaien en/of begrazen een methode zijn om de mycoflora van schrale graslanden weer tot leven te roepen. Om vanuit die positie een stabiel en steeds diverser wordend wasplatengrasland te ontwikkelen is een stabiel beheer op maat noodzakelijk.

## 7 Mycoflora van duingraslanden: case-study Middel- en Oostduinen

In dit hoofdstuk wordt de mycoflora van duingraslanden in de Middel- en Oostduinen op Goeree beschreven, met een van de langst lopende monitoringsreeksen van vegetatie in Nederland. Het onderzoek richtte zich op 15 locaties op 1-5 meter boven het gemiddelde grondwaterpeil die verschillen in ouderdom en kalkrijkdom, met speciale aandacht voor paddenstoelengemeenschappen en hun relatie tot vegetatie en bodemchemie. In totaal werden 157 soorten aangetroffen: 88 paddenstoelen, 58 hogere planten, 8 mossen en 3 korstmossen. De paddenstoelen zijn ingedeeld in vier ecologische groepen: wasplaten, saprofyten, coprofiele soorten en mosbewoners. Vooral de wasplatingroep is kenmerkend voor oude, goed ontwikkelde duingraslanden en bevat veel bedreigde soorten.

Vier typen graslanden konden worden onderscheiden op basis van de ontwikkeling van de wasplatingroep: goed ontwikkeld (10–15 soorten, inclusief kensoorten), vrij goed ontwikkeld (6–10 soorten), matig ontwikkeld (4–5 soorten) en verzuurd (nauwelijks wasplaten). Goed ontwikkelde wasplaatgraslanden bevatten ook het hoogste aantal rode lijst-soorten. De ontwikkeling van deze graslanden blijkt sterk samen te hangen met langdurige begrazing en een stabiele grasmat, terwijl verzuurde locaties duidelijk soortenarm zijn. Ook de vochtvoorziening speelt een rol; bodems die duidelijk buiten de grondwaterinvloed liggen moeten niet te sterk uitdrogen, bijvoorbeeld doordat ze een hoog percentage organisch materiaal bevatten of omdat ze weinig zoninstraling ontvangen.

Correlaties met bodemchemie tonen dat buffering (calcium) en pH cruciaal zijn: onder pH 3,8–4,0 verdwijnen wasplaten vrijwel geheel. Fosfaat blijkt in de duinen niet limiterend; goed ontwikkelde wasplaatgraslanden bevatten zelfs relatief veel plant-beschikbaar fosfaat. Nitraat daarentegen is zeer laag, wat wijst op stikstoflimitaties ondanks hoge atmosferische depositie. Experimenten suggereren dat ammonium in deze bodems vooral door schimmels wordt opgenomen, wat mogelijk bijdraagt aan het behoud van deze bijzondere gemeenschap.

De resultaten bevestigen dat wasplaatgraslanden indicatoren zijn voor oude, stabiele en begraasde duingraslanden. Hun behoud vraagt om continuïteit in begrazing en bescherming tegen verzuring, terwijl stikstofdynamiek en bodemprocessen een sleutelrol spelen in hun ecologie.

### 7.1 Onderzoeksaanpak

Eén van de langst lopende monitoringsreeksen van de vegetatie van duingraslanden is die van de Middel- en Oostduinen op Goeree. Met name in de Middelduinen is al meer dan 100 jaar duingrasland aanwezig in begraasde binnenduinen die niet of nauwelijks meer onder invloed van verstuiving staan. In deze duinen is een set van 15 locaties geselecteerd die voornamelijk verschillen in leeftijd en kalkrijkdom. In deze set is gekeken hoe de mycoflora, de samenstelling van de paddenstoelengemeenschap, zich heeft ontwikkeld. In de sectie methoden is al beschreven dat het niet mogelijk is om de vegetatie en de mycoflora één op één over elkaar heen te leggen, vooral omdat de mycelia van paddenstoelen veel meer ruimte innemen dan een gemiddelde graslandplant. Er is een compromis gemaakt door rondom de vegetatie-opname van 2x2 meter een oppervlak van 100 m<sup>2</sup> met gelijkaardige vegetatie te zoeken en hier de paddenstoelen te noteren. Voor een meer compleet inzicht in de mycoflora is eigenlijk een groter oppervlak nodig van 500-1000 m<sup>2</sup>, en een

groter aantal veldbezoeken (Arnolds, 1981). Niettemin zijn met de gehanteerde methode interessante correlaties met vegetatie en bodemchemie gevonden, die inzicht bieden in de ontwikkeling van de mycoflora in duingraslanden.

## 7.2 Resultaten

Alle geselecteerde proefvlakken in de Middel- en Oostduinen zijn oude duingraslanden. Vanwege deze gemeenschappelijke geschiedenis en ligging is de te verwachten variatie in plantengroei niet heel groot. Deze hangt vooral samen met de mate waarin de duinen nog gebufferd zijn; er zijn zowel verzuurde als kalkhoudende locaties geselecteerd.

In totaal zijn in de 15 proefvlakken 157 soorten aangetroffen: 88 paddenstoelen, 58 hogere planten, 8 mossen en 3 korstmossen. De relatief lage aantallen weerspiegelen de vrij grote homogeniteit; overgangen naar natte bodems, open zand en naar struweel en bos waren zo goed als afwezig. Ten opzichte van eerdere vegetatie-opnamen uit 2017 ontbreken bij de planten bovendien wat plantensoorten die in oktober moeilijk herkenbaar of afwezig zijn, maar dat betreft hooguit een tiental soorten.

De locaties zijn handmatig ingedeeld. Dit is gebeurd op basis van de paddenstoelen. Deze zijn ingedeeld in 4 grove, ecologische groepen:

1 De wasplatingroep. Dit zijn soorten die op een nog onbekende wijze samenleven met planten en mogelijk ook andere organismen in de bodem. De verhouding van de verschillende koolstof- en stikstofisotopen in hun weefsel wijst op koolstof en stikstof dat via andere organismen is verkregen (Griffith et al., 2002; Halbwachs et al., 2018). Het hoge aandeel  $^{15}\text{N}$  wijst erop dat veel stikstof wordt doorgegeven aan andere organismen, waarbij vooral  $^{14}\text{N}$  wordt doorgegeven. Het lage aandeel  $^{13}\text{C}$  wijst er juist op dat dit koolstof wordt ontvangen van andere partners. Het betreft soorten uit slechts enkele genera en families: de genera *Hygrocybe*, *Entoloma* (deels), *Camarophylloopsis* en *Dermoloma*, en een groot deel van de Clavariaceae en Geoglossaceae. Vooral wasplaten zijn vaak kleurige paddenstoelen (figuur 7.1).

2 Saprophyten (strooisel- en humusafbrekers). Dit zijn soorten die leven van de afbraak van organisch materiaal. Dat kan variëren van net afgestorven stengels en kruiden (zoals het Gewoon donsvoetje (*Tubaria furfuracea*)) tot afbrekers van fijne humus (zoals de meeste bovisten). Het meest soortenrijk en alomtegenwoordig is het genus *Mycena*.

3 Coprofiele soorten (mestbewoners). Deze leven van de afbraak van ruwe mest, meestal vooral van het nog niet afgebroken organisch materiaal hierin. Ook valt niet uit te sluiten dat sommige soorten ook leven van levende of dode micro-organismen. De groep bestaat vooral uit vlekplaten (*Panaeolus* soorten) en kaalkopjes (*Psilocybe s.l.* soorten).

4 Mosbewoners. Deze leven samen met mossen, waarbij de relatie waarschijnlijk vooral symbiotisch is. Onder de mosbewoners is een successiereeks te onderscheiden: van pioniers op topkapselmossen (*Octospora* en *Lamprospora* soorten, niet aanwezig op de locaties), via soorten die in een later stadium op topkapselmossen zitten (vrnl. *Omphalina* soorten, vrijwel afwezig), naar soorten in goed ontwikkelde matten van slaapmossen (*Rickenella* en *Galerina* soorten).



Figuur 7.1. Scharlaken wasplaat (*Hygrocybe coccinea*), een kensoort van goed ontwikkelde wasplaatgraslanden, is alleen gevonden rond de proefvlakken 60 en 62. Foto: Emiel Brouwer

Niet alle groepen bleken even geschikt om een indeling van locaties te kunnen maken. Zo zijn coprofiele soorten vooral afhankelijk van de mest van grote grazers, en deze ligt tamelijk willekeurig door het terrein verspreid. Ook de mosbewoners bleken niet erg geschikt om een indeling te maken; het aantal aangetroffen soorten was klein en de meest algemene soorten kwamen in vrijwel alle proefvlakken voor. Hierdoor bleven twee grote groepen over om een indeling op te kunnen baseren: de wasplategroep en de saprofyten. Hierin was een opvallend verschil aanwezig, het aantal saprotrofe soorten was tamelijk gelijk over de proefvlakken verdeeld, met meestal zo'n 10-15 soorten per proefvlak. Alleen op de zuurste locaties was dat minder. Het aantal soorten van de wasplategroep varieerde sterker. Juist deze wasplategroep is kenmerkend voor oude graslanden, en de vele bedreigde soorten hebben vaak nog een zwaartepunt van verspreiding in duingraslanden. De indeling in standplaatsen is daarom primair gebaseerd op soorten uit de wasplategroep (tabel 7.1).

De eerste groep van 4 locaties, links in tabel 7.1, betreft de locaties met een goed ontwikkelde mycoflora van de wasplategroep. Er zijn meer dan 10 soorten uit deze groep aanwezig, en er zijn ook 1 of meer kenmerkende soorten aanwezig van oude, goed ontwikkelde stadia (Arnolds, 1994; Ozinga et al., 2013). De tweede groep van 6 locaties kent ook een vrij goede ontwikkeling van de wasplategroep, met 6-10 soorten. Wel ontbreken de kensoorten van goed ontwikkelde stadia. De derde groep met de locaties 152, 57 en 66 kent een slechts matig ontwikkelde mycoflora van de wasplategroep, met 4 of 5 soorten. Opvallend is dat het aantal soorten met een saprotrofe levenswijze in deze groep het hoogst is. Een aantal saprotrofe soorten heeft hier een bescheiden optimum. Het betreft soorten van enerzijds wat voedselrijkere graslanden zoals Weidekringzwam (*Marasmius oreades*) en Afgeplatte stuifzwam (*Vascellum pratense*) en anderzijds soorten van bodems met wat meer verstoring of dynamiek zoals Zandkaalkopje (*Deconica montana*) en

Ruitjesbovist (*Calvatia utriformis*). De vierde groep bestaat uit twee opnamen op licht (126) tot sterk (143) verzuurde bodem. Deze twee opnamen kenmerken zich vooral door het ontbreken van veel soorten. Alleen enkele mosbewoners van zure omstandigheden kennen hier min of meer een optimum.

Na het maken van deze indeling op basis van paddenstoelen is ook gekeken welke vegetatie in de 4 groepen aanwezig is. Evenals voor de mycoflora geldt voor de vegetatie dat de verschillen tussen de proefvlakken niet heel groot zijn. Als eerste kunnen de twee verzuurde standplaatsen worden afgesplitst op basis van het ontbreken van veel soorten van goed gebufferde bodem, en een optimaal voorkomen van o.a. Zandhaarmos (*Polytrichum juniperinum*) en rendiermossen (*Cladonia* spp). Op de niet verzuurde standplaatsen valt de groep met de best ontwikkelde wasplaatgraslanden op door de aanwezigheid van enkele soorten van beter gebufferde omstandigheden zoals Grote tijm (*Thymus pulegioides*), Echte kruisdistel (*Eryngium campestre*) en Nachtsilene (*Silene nutans*). Opvallend was dat soorten uit de wasplaatengroep vaak niet tussen deze soorten staan, maar eerder in de gesloten grasmatten naast deze soorten. De grote groep met vrij goed ontwikkelde wasplaatgraslanden onderscheidt zich van de goed ontwikkelde plekken door het ontbreken van boven genoemde soorten, en van de matig ontwikkelde wasplaatgraslanden door de aanwezigheid van enkele algemene graslandsoorten als Duizendblad (*Achillea millefolium*) en Engels raaigras (*Lolium perenne*). De matig ontwikkelde wasplaatgraslanden lijken wat meer bodemverstoring of bodemdynamiek te hebben, waar naast de paddenstoelen ook Smal fakkelgras (*Koeleria macrantha*) en jonge rozetten van reigersbek (*Erodium spec.*) op wijzen.

Tabel 7.1: Overzicht van soorten die het meest bijdragen aan een indeling van de 15 proefvlakken in 4 typen. Paddenstoelen: 1 = aanwezig. Abundantie plantensoorten volgens de schaal van Londo.

Nummer proefvlak	60	62	55	127	56	121	141	147	120	125	152	57	66	126	143	
	Goed ontwikkeld wasplaatgrasland				Vrij goed ontwikkeld wasplaatgrasland					Matig ontwikkeld			Zuur			
Hygrocybe pratensis	1	1	1													Gewone weidewasplaat
Hygrocybe coccinea	1	1														Scharlaken wasplaat
Dermoloma cuneifolium	1			1												Grauwe barsthoed
Clavulinopsis corniculata	1	1	1	1	1	1			1	1	1					Sikkelkoraalzwam
Clavulinopsis laeticolor	1				1					1						Fraaie knotszwam
Clavulinopsis luteoalba	1	1	1	1	1	1			1	1		1				Verblekende knotszwam
Entoloma clandestinum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1		Dikplaatstijnzwam
Entoloma dysthaloides	1		1					1	1							Kleinsporige vloksteels.
Entoloma sericellum	1	1			1											Sneeuwlokstijnzwam
Entoloma serrulatum	1			1				1	1			1				Zwartsneesatijnzwam
Hygrocybe ceracea	1															Elfenwasplaat
Hygrocybe insipida	1	1					1	1								Kabouterwasplaat
Hygrocybe russocoriacea	1									1		1				Geurende wasplaat
Hygrocybe virginea	1	1	1	1	1			1	1		1					Sneeuwzwammetje
Entoloma hebes		1														Dunsteelsatijnzwam
Hygrocybe psittacina		1	1	1	1			1						1		Papagaaijzwammetje
Hygrocybe acutoconica			1	1												Puntmutswasplaat
Clavulinopsis helveola s.s.						1	1									Gele knotszwam
Entoloma caesiocinctum						1				1						Bruine zwartsnees.
Geoglossum glutinosum						1	1									Kleverige aardtong
Geoglossum elongatum	1		1			1	1		1							Kortsporige aardtong
Calvatia utriformis			1			1			1		1	1	1			Ruitjesbovist
Marasmius oreades	1				1						1	1				Weidekringzwam
Vascellum pratense		1		1								1	1	1		Afgeplatte stuifzwam
Bovista plumbea	1			1	1			1		1	1	1	1			Loodgrijze bovist
Psilocybe montana s.l.											1	1	1		1	Psilocybe montana s.l.
Psilocybe semilanceata	1				1							1	1			Puntig kaalkopje
Galerina mniophila s.l.						1									1	Galerina mniophila s.l.
Neottiella rutilans s.s.														1		Oranje mosbekertje
Rumex acetosa	a1	p1	p1	p1	r1											Veldzuring
Thymus pulegioides	a4	a1	a2	a1	p1					r1						Grote tijm
Eryngium campestre	p2	a2	2	p2				a4								Echte kruisdistel
Ononis repens s. repens		a2		p1												Kruipend stalkruid
Silene nutans		p1														Nachtsilene
Rhytidiadelphus squarrosus	r1		2		1-			r1								Gewoon haakmos
Lolium perenne	1	m2	m2	a1	m2			m2	r1		p1					Engels raaigras
Poa pratensis	1	a2	r1					m2	p1							Veldbeemdgras
Achillea millefolium	a2	a2	m2	m4	m4	a1	a2	m4			p1					Gewoon duizendblad
Pheum pratense s.l.			a2	p1	p1			r1								Timoteegras (groep)
Koeleria macrantha			p1		p1			1-			1-	m2	m2	r1		Smal fakkelgras
Erodium species		p1						a1			p1	r1	a1			Reigersbek (G)
Dicranum scoparium	m4	a1				a1	m2		a1	m2	a2	m4	m4	p1	m2	Gewoon gaffeltandmos
Polytrichum juniperinum		a1									m4	a1		1	2	Zandhaarmos
Cladonia ciliata													m2		3	Sierlijk rendiermos

Doordat bijna 90% van de soorten uit de wasplaatengroep op de rode lijst met bedreigde paddenstoelen staat, hebben de goed ontwikkelde wasplaatgraslanden ook het hoogste aantal rode lijst soorten: maar liefst 10-15 soorten per opname. Dit daalt naar 4-10 in de vrij goed ontwikkelde wasplaatgraslanden, 3-5 in de matig ontwikkelde wasplaatgraslanden en 0-2 in de zure duingraslanden. Wat betreft hogere planten zijn er 0-2 rode lijst soorten aangetroffen in de goed ontwikkelde wasplaatgraslanden, 0-1 in de vrij goed ontwikkelde wasplaatgraslanden en geen in de matig ontwikkelde wasplaatgraslanden en de zure duingraslanden. Ook zijn er geen rode lijst soorten mossen of korstmossen aangetroffen.

De Middelduinen staan op de kaarten van 1880 ongeveer hetzelfde afgebeeld als in de huidige toestand; er lijkt daar de afgelopen 150 jaar weinig veranderd. Dit is heel anders voor de Oostduinen. Pas op de kaarten van na 1945 verandert het oorspronkelijke duingebied in een afgevlakt landschap met allerlei watergangen ten behoeve van de drinkwaterwinning. Dat gebruik als drinkwaterwinning

heeft ook een wat grotere verstoring tot gevolg; met name voor aanleg en onderhoud van paden, winputten en watergangen. Is dit verschil in historie ook terug te zien in de soortensamenstelling? Het is in ieder geval zo dat het merendeel van de (vrij) goed ontwikkelde wasplaatgraslanden in de Middelduinen zijn gelegen. Een vergelijking van de soortensamenstelling van beide gebieden laat zien dat paddenstoelen die een zwaartepunt hebben in de Middelduinen veelal tot de wasplategroep behoren, terwijl de kenmerkende soorten van de Oostduinen vooral saprophyten zijn (tabel 7.2). Deze saprophyten zijn vooral buikzwammen en het betreft soorten die al in jonge graslanden met een aanzienlijke bodemdynamiek aanwezig kunnen zijn. Alleen de Zwartsneesaatijnzwam (*Entoloma serrulatum*) behoort tot de wasplategroep; de Zwartbruine saaijzwam (*Entoloma vindobonense*) is weinig indicatief. Het lijkt er dus wel op dat toenemende ouderdom en stabiliteit een factor is in de ontwikkeling van wasplaatgraslanden in de duinen.

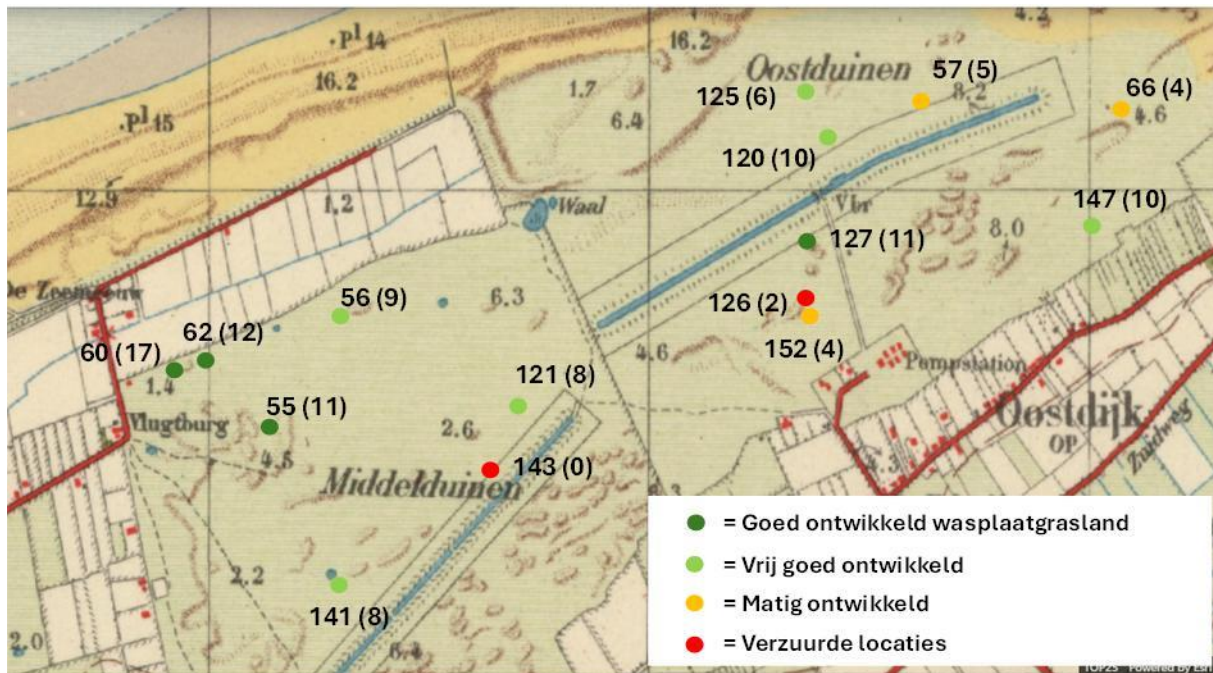
Tabel 7.2. Overzicht van de soorten die een duidelijke voorkeur hebben voor de Middelduinen of de Oostduinen. Weergegeven zijn soorten die meer dan 2x zo vaak in het ene gebied voorkomen als in het andere, en die 2 of meer maal zijn waargenomen. Paddenstoelen: 1 = aanwezig. Bedekking hogere planten volgens de schaal van Londo.

Nummer proefvlak	Middelduinen						Oostduinen								
	60	62	55	56	121	141	127	147	120	125	152	57	66		
<i>Hygrocybe pratensis</i> v. <i>pratensis</i>	1	1	1											Gewone weidewasplaat	
<i>Hygrocybe coccinea</i>	1	1												Scharlaken wasplaat	
<i>Entoloma sericellum</i>	1	1		1										Sneeuwvlksatijnzwam	
<i>Clavulinopsis helveola</i> s.s.					1	1								Gele knotszwam	
<i>Geoglossum glutinosum</i>					1	1								Kleverige aardtong	
<i>Geoglossum elongatum</i>	1		1		1	1			1					Kortsporige aardtong	
<i>Crinipellis scabellus</i>	1		1	1	1	1							1	Piekhaarzwammetje	
<i>Rumex acetosa</i>	a1	p1	p1	r1			p1							Veldzuring	
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	r1		2	1-				r1						Gewoon haakmos	
<i>Equisetum arvense</i>	p1	r1												Heermoes	
<i>Ornithopus perpusillus</i>	r1	r1												Klein vogelpootje	
<i>Entoloma serrulatum</i>	1						1	1	1				1	Zwartsneesaatijnzwam	
<i>Entoloma vindobonense</i>						1	1	1					1	1	Zwartbruine saaijzwam
<i>Vascellum pratense</i>		1					1						1	1	Afgeplatte stuifzwam
<i>Bovista plumbea</i>	1			1			1	1		1	1	1	1	1	Loodgrijze bovist
<i>Psilocybe montana</i> s.l.											1			1	<i>Psilocybe montana</i> s.l.
<i>Clitocybe agrestis</i>	1							1	1		1			1	Bleke veldtrechterzwam
<i>Clitocybe rivulosa</i>	1						1		1	1	1	1			Giftige weidetrechterzwam
<i>Macrolepiota procera</i>		1		1			1	1	1	1	1			1	Grote parasolzwam
<i>Psilocybe coprophila</i> s.s.	1						1		1	1				1	Mestkaalkopje
<i>Carex caryophylla</i>									m2	m2					Voorjaarszegge

### 7.3 Ruimtelijke patronen

Wasplaatgraslanden ontwikkelen zich vanuit jong duingrasland door een constante en vrij hoge graasdruk. Dat blijkt onder meer uit de voorkeur van gewone graslandsoorten, als Veldzuring (*Rumex acetosa*) en Weidehaakmos (*Rhytidiadelphus squarrosus*), voor goed ontwikkelde wasplaatgraslanden. De graasdruk is in tijd en ruimte echter niet constant. Wanneer de rijkdom aan soorten uit de wasplategroep op een kaart wordt weergegeven ontstaat een interessant patroon (figuur 7.2). Enkele locaties aan de binnenduin-kant zijn het meest verzuurd (143, 126 en in mindere mate 152) en daardoor arm aan soorten uit de wasplategroep. Maar de meest soortenrijke locaties lijken zich te bevinden op de plekken die door de jaren heen het sterkst zijn begraasd. Het betreft allereerst de ingang van de Middelduinen, die zich van oudsher bevond bij de Vlughtburg of Blankenburg, een gebouwencomplex dat ook op de kaart van 1850 al aanwezig is. In de Oostduinen bevindt de toegang zich aan de zuidzijde, bij het dorp Oostdijk. De twee meest nabije locaties zijn

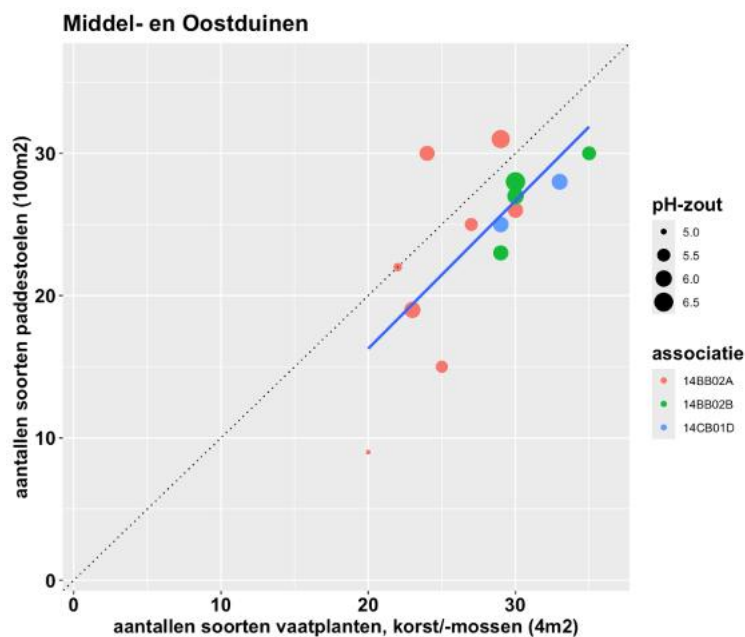
verzuurd, maar de andere centrale locaties zijn vrij rijk aan soorten uit de wasplategroep. Dat geldt ook voor locatie 147, die vrij dicht bij het dorp ligt. De meer richting het buitenduin gelegen locaties zijn duidelijk armer aan soorten uit de wasplategroep.



Figuur 7.2. Kaart van de Middel- en Oostduinen van rond 1950 (bron: [www.topotijdreis.nl](http://www.topotijdreis.nl)), met hierop weergegeven de onderzochte locaties met locatienummer en tussen haakjes het aantal soorten uit de wasplategroep. De op de kaart zichtbare kanalen waren pas aangelegd, maar zijn kort daarna verlegd of gedempt.

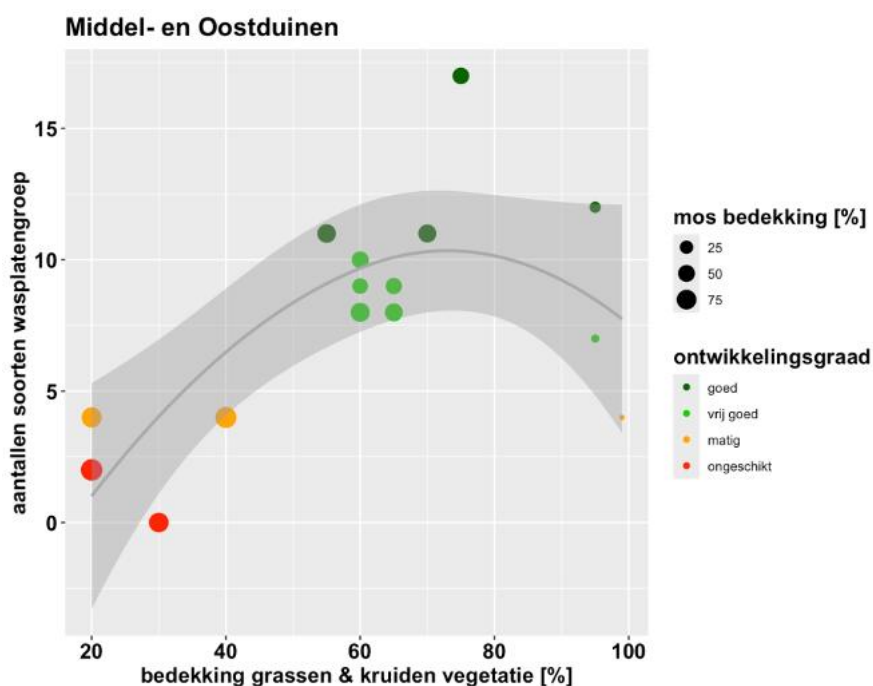
## 7.4 Correlaties vegetatie en fungi

Er is ook met een meer getalsmatige benadering naar de relatie tussen vegetatie en paddenstoelen gekeken. Hiervoor is uitgegaan van de opnamen uit 2017, die in het zomerseizoen zijn genomen en daardoor wat completer zijn dan de vegetatie-opnamen uit oktober 2025. De meest eenvoudige is de correlatie tussen het aantal soorten planten en paddenstoelen (figuur 7.3). Deze correlatie is duidelijk positief; de paddenstoelrijke graslanden zijn ook rijk aan plantensoorten. Wat in figuur 7.3 ook opvalt is dat de meest verzuurde locatie duidelijk armer is aan zowel planten als paddenstoelen.



Figuur 7.3: Correlatie tussen het aantal soorten vaatplanten, mossen en korstmossen dat is waargenomen in de plots van 2x2 meter in 2017, en het aantal soorten paddenstoelen dat is waargenomen in de plots van 1000 m<sup>2</sup> in de jaren 2023-2025 ( $p < 0.01$ ,  $R^2 = 0,53$ ).

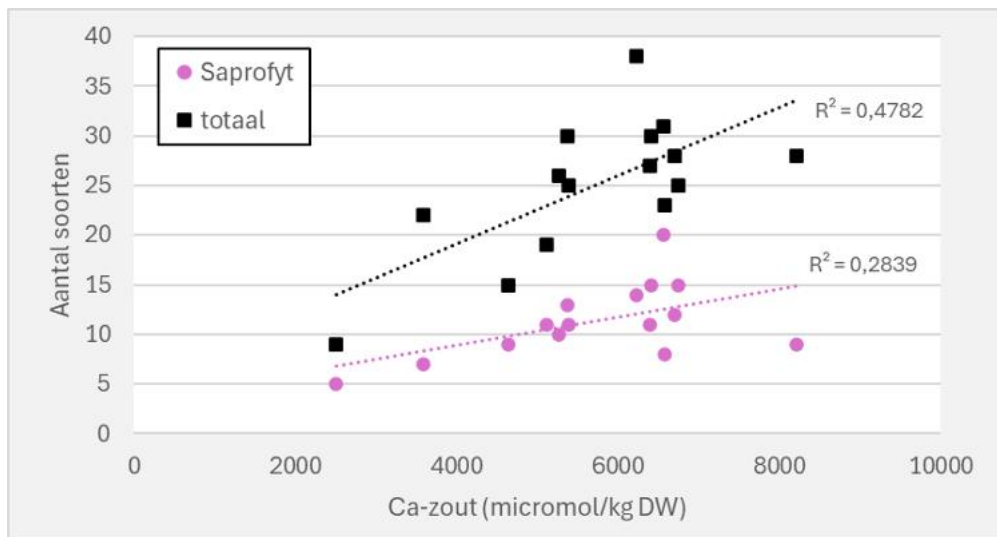
Meer specifiek is ook duidelijk dat de ontwikkeling van wasplaatgrasland alleen plaatsvindt op locaties met een goed ontwikkelde grasmat. Hierin kan een vrij groot aandeel mossen aanwezig zijn, maar de bedekking van kruiden en grassen ligt tussen 55 en 95% (figuur 7.4). Het aandeel mossen is vaak aanzienlijk omdat de grasmat kort gehouden wordt door een vrij intensieve begrazing.



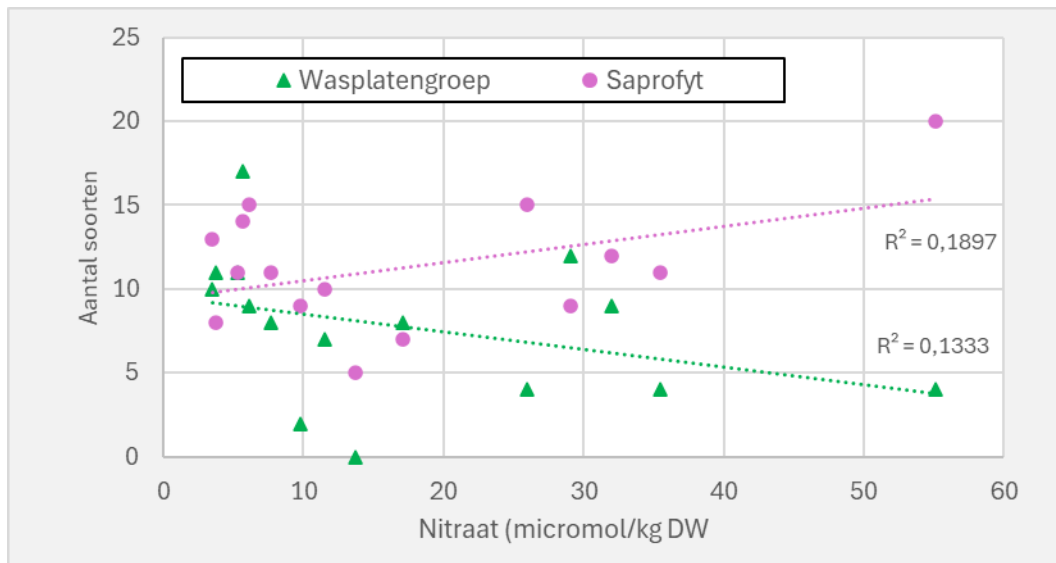
Figuur 7.4: Correlatie tussen de bedekking van kruiden en grassen die is waargenomen in de plots van 2x2 meter in 2017, en het aantal soorten paddenstoelen uit de wasplatengroep dat is waargenomen in de plots van 1000 m<sup>2</sup> in de jaren 2023-2025 ( $p < 0.01$ ).

## 7.5 Correlaties bodemchemie en fungi

De correlaties met de meeste parameters die aan de bodem gemeten zijn, waren over het algemeen zwak tot vrijwel afwezig. Het eerste wat opvalt is dat er een ondergrens lijkt te zijn wat betreft zuurgraad; beneden een pH-zout van ongeveer 3,8-4,0 zijn geen soorten uit de wasplatengroep meer aanwezig en worden ook saprofyten schaars. Deze ondergrens draagt bij aan de sterkste correlatie die is gevonden, namelijk die tussen de buffering (uitgedrukt in hoeveelheid zout-extraheerbaar calcium) en de soortenrijkdom aan paddenstoelen (figuur 7.5). De lijnen in figuur 7.5 suggereren een rechtlijnig verband, maar waarschijnlijk is er eerder sprake van ondergrenzen. De afbraak van organisch materiaal verloopt makkelijker in niet verzuurde bodem; in verzuurde bodem is alleen een beperkte groep specialisten nog in staat organisch materiaal af te breken, zoals bijvoorbeeld Zandkaalkopje (*Deconica montana*) en Valse hanenkam (*Hygrophoropsis aurantiaca*). Onder meer gebufferde condities is vaak een flinke variatie aan breeksteeltjes (*Conocybe* spp.), franjehoeden (*Psathyrella* spp.), champignons (*Agaricus* spp.) en parasolzwammen (*Lepiota* spp. en aanverwanten) aanwezig.

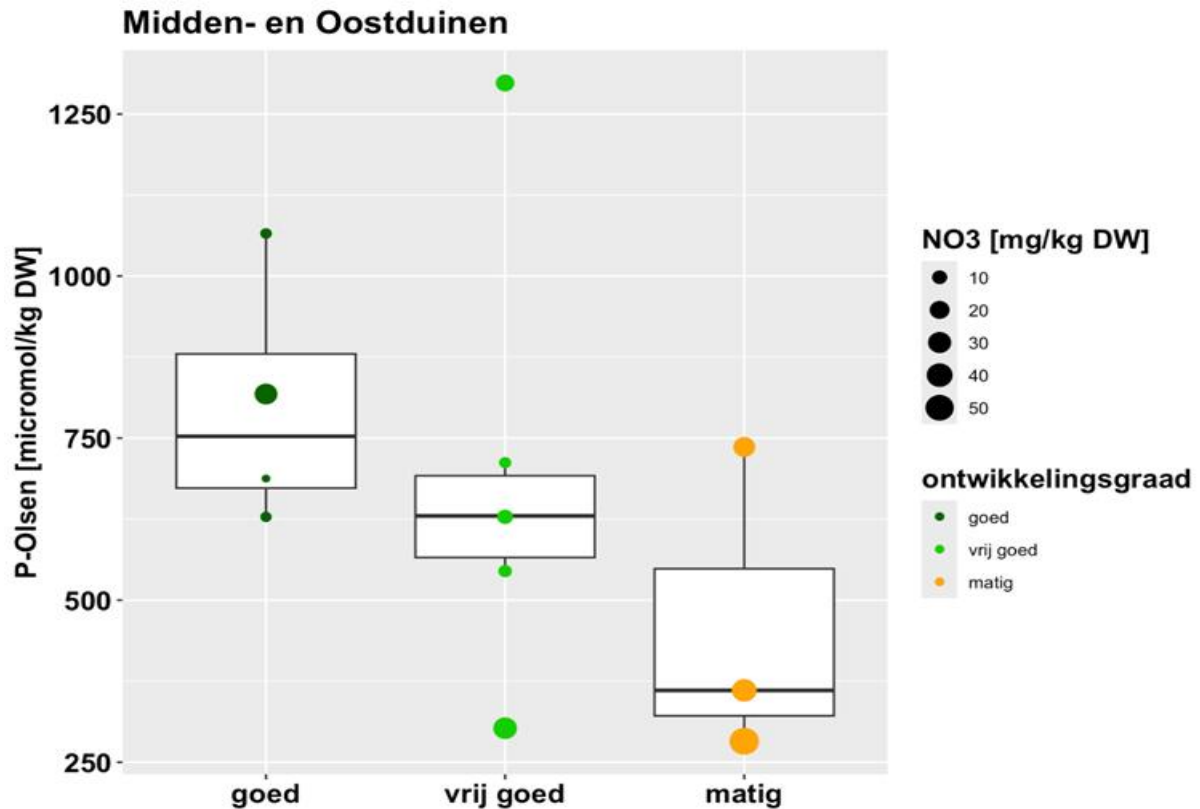


Figuur 7.5. Correlatie tussen de hoeveelheid zout-extraheerbaar calcium en het aantal waargenomen soorten paddenstoelen per locatie.



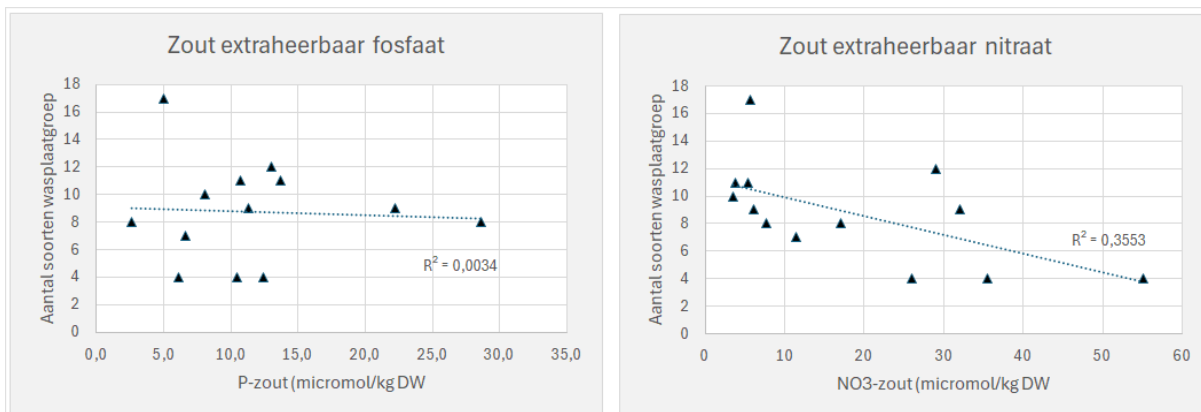
Figuur 7.6. Correlatie tussen de hoeveelheid zout-extraheerbaar nitraat en het aantal waargenomen soorten paddenstoelen van de twee grote ecologische groepen.

De twee grote ecologische groepen paddenstoelen reageren verschillend op voedingsstoffen, met name stikstof (figuur 7.6). Het aantal soorten saprofyten neemt niet af bij een toenemende nitraatconcentratie, terwijl de soorten uit de wasplatengroep wel licht afnemen. Wel is de hoeveelheid verklaarde variantie klein; het aantal soorten wasplaten en saprofyten wordt ook meer door andere factoren bepaald, zoals de mate van buffering (figuur 7.5). Overigens is er ook geen sprake van vervanging; bij hoge aantallen soorten (en vruchtlichamen) uit de wasplatengroep neemt het aantal saprofyten niet significant af. In de goed ontwikkelde wasplaatgraslanden zijn 8-14 soorten saprofyten aangetroffen, en in de matig ontwikkelde graslanden is dit 10-20. Dit bevestigt het vermoeden dat soorten uit de wasplatengroep een andere ecologische niche bezetten. In het verleden werden soorten uit de wasplatengroep vaak tot de saprofyten gerekend.



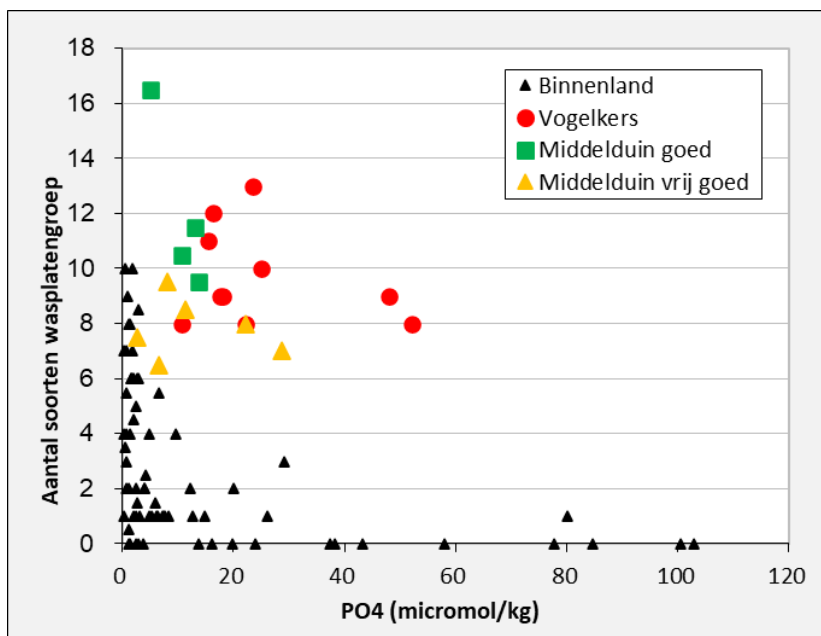
Figuur 7.7. Hoeveelheid plant-beschikbaar fosfaat in goed, vrij goed en matige ontwikkelde wasplaatgraslanden in de Middel- en Oostduinen (Kruskal-Wallis  $p=0,1646$  n.s.).

Wasplaten worden traditioneel gezien als indicatoren voor oude, schrale graslanden. Daarmee is de verwachting dat het aantal soorten uit de wasplaten-groep negatief is gecorreleerd met de hoeveelheid voedingsstoffen. Daarom is het opmerkelijk dat de correlatie met plant-beschikbaar fosfaat niet significant en eerder positief is (figuur 7.7). De beste wasplaatgraslanden lijken het meeste plant-beschikbaar fosfaat te bevatten, hoewel de verschillen vanwege de grote variatie in de middengroep niet significant zijn. Ook moet hierbij worden opgemerkt dat de fosfaatrijke plekken nog steeds ruim binnen de range voor matig voedselrijke graslanden passen. Daarnaast is plant-beschikbaar fosfaat niet altijd direct beschikbaar; hieronder valt ook een fractie die alleen door middel van aanpassingen van de vegetatie (uitscheiden zuren) of samenwerking met schimmels verkregen kan worden. Voor vegetatiekundig goed ontwikkelde duingraslanden ligt de range voor plant-beschikbaar fosfaat vooral tussen 200 en 500 micromol Olsen-P. Voor de wasplaatgraslanden gaat het dan echter om de matig ontwikkelde vorm. Een mogelijke oorzaak voor de relatief hoge fosfaatbeschikbaarheid is de accumulatie van organisch (fosfaat houdend) materiaal in deze graslanden, die er tevens voor zorgt dat er in de zomer meer vocht wordt vastgehouden, wat gunstig is voor graslandpaddenstoelen. De verschillen zijn echter gering: gemiddeld 4,6% voor de goed ontwikkelde wasplaatgraslanden, en 4,3 en 3,7% voor de vrij goed versus matig ontwikkelde wasplaatgraslanden.



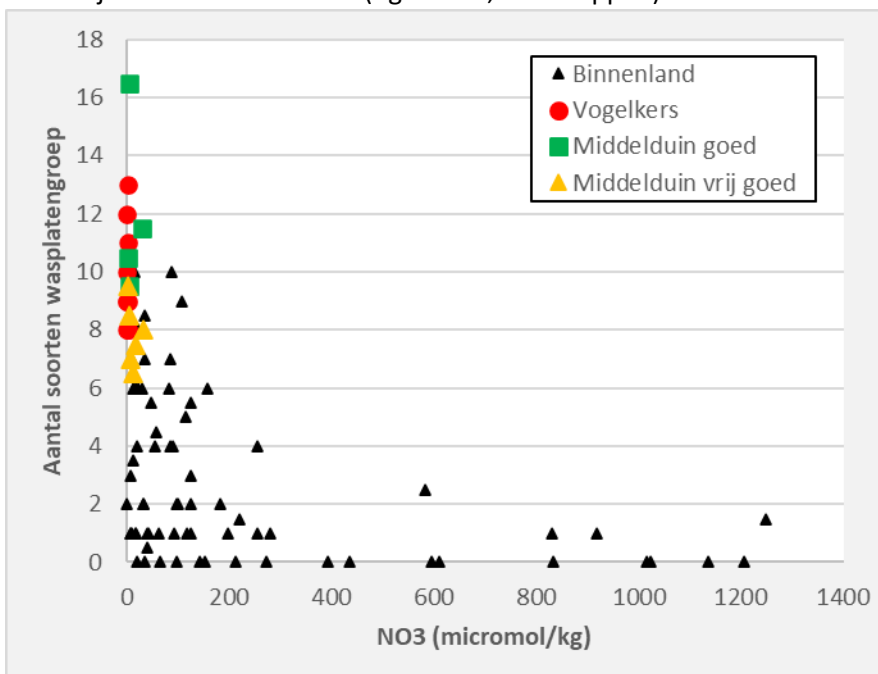
Figuur 7.8. Correlatie tussen het aantal aangetroffen soorten uit de wasplatenengroep en de hoeveelheid makkelijk beschikbaar fosfaat (links) en nitraat (rechts). De twee verzuurde locaties zonder wasplaten zijn weggelaten (verschil met grafiek 3.6, hier zijn deze juist nog erbij).

Een andere parameter is de zout-extraheerbare fractie van voedingsstoffen (figuur 7.8). Dit is de makkelijk oplosbare fractie, die voor alle organismen beschikbaar is. Hier is voor fosfaat geen correlatie aanwezig (figuur 7.8, links). En nog opmerkelijker is dat er overal een aanzienlijke concentratie van makkelijk beschikbaar fosfaat aanwezig is; fosfaat lijkt hiermee niet de belangrijkste groei limiterende factor. Anders is dit voor nitraat. Dit is in zeer lage concentraties aanwezig en de locaties met de laagste concentraties hebben het hoogste aantal soorten uit de wasplatenengroep. De correlatie die getoond wordt in figuur 7.8 is sterker dan die in figuur 7.6, omdat de twee zure locaties zijn weggelaten. Voor ammonium was er ook na het weglaten van de zure locaties nauwelijks een correlatie aanwezig; de gemiddeld hoogste concentraties zijn gevonden in de groep met vrij goed ontwikkelde wasplaatgraslanden.



Figuur 7.9: Correlatie tussen de hoeveelheid zout-extraheerbaar fosfaat en het aantal soorten uit de wasplatenengroep dat is aangetroffen. De zwarte locaties liggen verspreid over Nederland, inclusief het landbouwgebied van Terschelling. Vogelkers = bosje met Amerikaanse vogelkers in de duinen van Terschelling. Middelduin = locaties met (vrij) goed ontwikkelde wasplaatgrasland.

Om de gegevens uit de Middel- en Oostduinen in een breder perspectief te plaatsen, is een vergelijking gemaakt met metingen in wasplaatgraslanden elders in Nederland. Dit betreft nog ongepubliceerde gegevens van B-WARE. In deze grotere dataset wordt de sterkste correlatie tussen het aantal soorten en bepaalde voedingsstoffen gevonden voor de zout-extraheerbare fosfaatfractie (Brouwer, 2025b). Goed ontwikkelde wasplaatgraslanden hebben over het algemeen minder dan 5 micromol/liter zout-extraheerbaar fosfaat. Maar in de graslanden van de Middelduinen zijn afwijkende waarden gemeten (figuur 7.9). Voor drie van de vier goed ontwikkelde wasplaatgraslanden van de Middel- en Oostduinen liggen de waarden iets hoger. Dit wordt mede veroorzaakt door bodemeigenschappen; het vrij kalkarme duinzand heeft weinig capaciteit om fosfaat vast te houden, terwijl de binnenlandse locaties grotendeels bestaan uit klei- en leembodems waar fosfaat sterk aan calcium en/of ijzer kan worden gebonden. Voor de duinen heeft B-WARE ook gegevens van een bosje met Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*), waarin tientallen soorten uit de wasplaten groep voorkomen (Brouwer, 2025a). Ook hier is sprake van vrij hoge concentraties aan makkelijk beschikbaar fosfaat (figuur 7.9, rode stippen).



Figuur 7.10: Correlatie tussen de hoeveelheid zout-extraheerbaar nitraat en het aantal soorten uit de wasplaten groep dat is aangetroffen. De zwarte locaties liggen verspreid over Nederland, inclusief het landbouwgebied van Terschelling. Vogelkers = bosje met Amerikaanse vogelkers in de duinen van Terschelling. Middelduin = locaties met (vrij) goed ontwikkeld wasplaatgrasland.

De vergelijking met binnenlandse groeiplaatsen levert voor nitraat een ander beeld op (figuur 7.10). In het binnenland is het verband tussen soortenrijkdom en nitraat minder duidelijk dan voor fosfaat; op goed ontwikkelde wasplaatgraslanden kan soms meer dan 100 micromol/liter nitraat aanwezig zijn. Voor de beide series uit de duinen zijn de waarden echter veel lager. In de Middel- en Oostduinen is minder dan 20 micromol/kg droge bodem aangetroffen en in het vogelkersbosje was nitraat nauwelijks aantoonbaar.

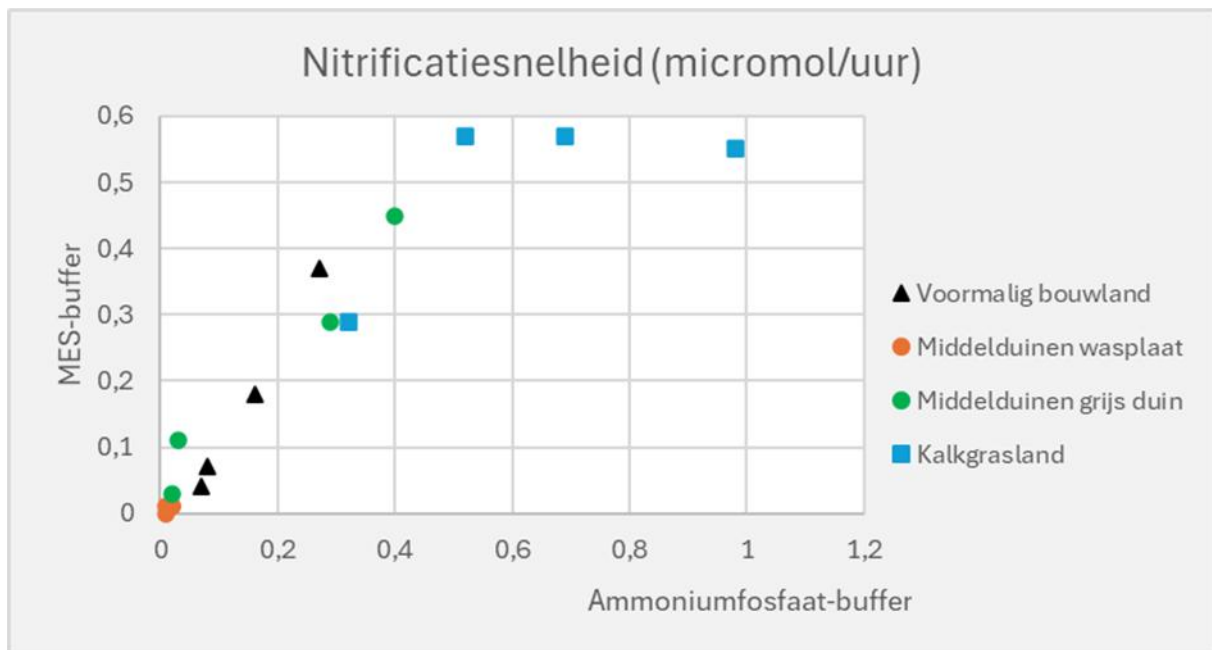
In tegenstelling tot de binnenlandse locaties worden de wasplaatplekken in de duinen gekenmerkt door lage waarden voor nitraat, maar relatief hoge voor fosfaat. Wel kunnen deze concentraties door

het jaar heen flink fluctueren. Ook in andere duingraslanden worden vaak lage nitraatconcentraties gemeten, maar met enige regelmaat ook wel concentraties boven de 100 micromol/kg droge bodem.

De vraag is waarom zulke lage nitraatwaarden gemeten zijn in de wasplaatgraslanden in de duinen. Nitraat wordt aangevoerd via de stikstofdepositie, die ook in de duinen vaak nog boven de kritische depositiewaarde is. Ook kan ammonium worden omgezet naar nitraat door bacteriën in de bodem, bij de zogenoemde nitrificatie. In eerdere experimenten in duingraslanden werd veel van het gelabelde ammonium tijdens het mineralisatieproces omgezet in nitraat (Kooijman et al., 2017). Nitraat kan vervolgens worden opgenomen door de vegetatie, of uitspoelen naar het grondwater. In het huidige onderzoek is de nitrificatiesnelheid gemeten door Buskens (2025), in verschillende bodemtypen variërend van voormalig bouwland en kalkgrasland tot duinbodems in de Middelduinen. Onder de geteste duinbodems bevonden zich vier bodems van de goed ontwikkelde wasplaatgraslanden, en vier bodems van verzuurde duingraslanden (figuur 7.11). De nitrificatiesnelheid is getest in twee pH-buffers, die verzuring als gevolg van nitrificatie voorkomen (figuur 7.12). Over het algemeen is de nitrificatie in de bodem hoger bij hoge dan bij lage pH (Jia et al., 2025). In het huidige onderzoek was de nitrificatiesnelheid in kalkgraslanden inderdaad veel hoger dan in de andere bodems. Toch was de nitrificatie in de verzuurde duingraslanden nog steeds aantoonbaar, net als in Kooijman et al. (2017). In de wasplaatgraslanden trad er echter nauwelijks nitrificatie op, ondanks de relatief hoge pH.

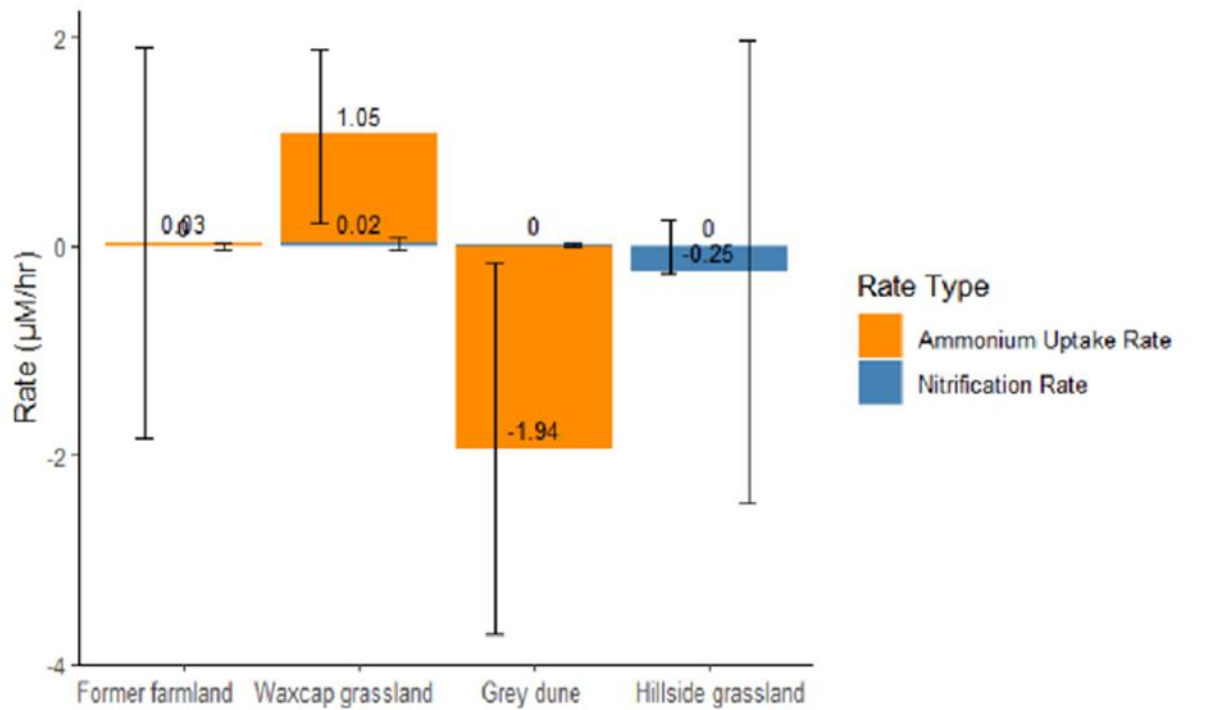


*Figuur 7.11.: Impressie van de locatie in de Middelduinen waar 4 intacte bodems zijn verzameld uit de grijze duinen. Foto: Emiel Brouwer*



Figuur 7.12. Snelheid waarmee ammonium wordt omgezet in nitraat (nitrificatie) door een beetje bodem in een bufferoplossing met 2 millimol ammonium te doen. Er zijn 4 bodemtypen (n=4) getest in twee verschillende bufferoplossingen. Uit: Buskens, 2025.

Om te testen of de stikstof door de vegetatie en/of bodemorganismen wordt opgenomen is een experiment uitgevoerd door een ammonium-oplossing toe te dienen aan intacte bodemkernen (zie foto). Hierna werd vervolgens na enkele dagen de ammonium- en nitraatconcentratie gemeten. Dit leverde zeer wisselende resultaten op (figuur 7.13). In het verzuurde duingrasland kwam er netto ammonium vrij, mogelijk als gevolg van de mineralisatie van organisch N in de bodem. In de wasplaatgraslanden werd ammonium juist opgenomen. Aangezien de vegetatie in deze locaties ongeveer hetzelfde was, maar de aanwezigheid van paddenstoelen zeer verschillend, is de meest waarschijnlijke verklaring dat deze stikstof werd opgenomen door het schimmeln netwerk. Dit kan vervolgens worden gedeeld. Soorten uit de wasplaatengroep maken over het algemeen vrij grote vruchtlichamen, wat doet vermoeden dat ze ook een groot schimmeln netwerk vormen.



Figuur 7.13: Snelheid waarmee ammonium wordt opgenomen (oranje) of genitrificeerd (blauw) na toediening van ammonium aan intacte bodems. Het tweede balkje (waxcap grassland) betreft de wasplaatgraslanden. De snelheid is berekend uit de concentratieverschillen tussen  $t=0$  en de concentraties na 2 dagen. Uit: Buskens, 2025.

## 8 Bacteriën en schimmels in bodem van duingraslanden

In dit hoofdstuk is een beschrijving van de belangrijkste bevindingen van het onderzoek uitgevoerd door Antwerpen University (met aanvullende financiering) naar de diversiteit van bodemleven in duingraslanden. De samenstelling van zowel bacteriële als schimmelmilieus verschilt significant tussen de duingebieden. Bacteriën reageren sterker op gebiedsverschillen en bodemvariabelen zoals pH, de verhouding Al:Ca en de bodemvruchtbaarheid dan schimmels. De bacteriële gemeenschappen hangen in de Middel- en Oostduinen samen met meer organische stof en beschikbaar fosfor, in de Amsterdamse Waterleidingduinen met zure, kalkarme bodems en in het Noordhollands Duinreservaat en Terschelling met een lager organisch stofgehalte en/of een lagere voedselrijkdom.

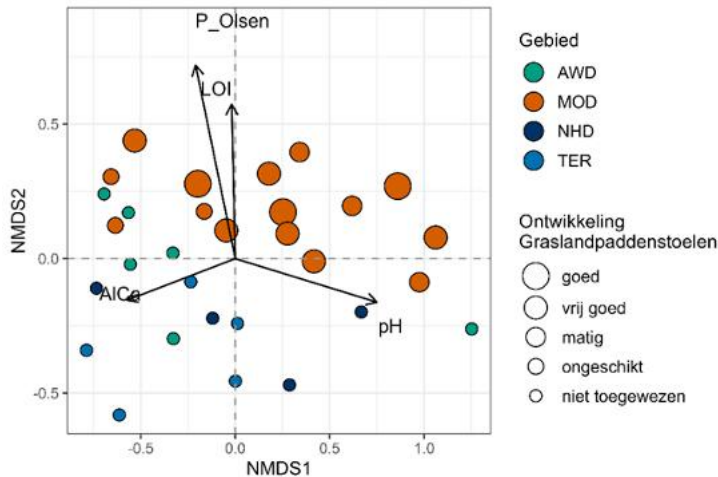
Schimmelmilieus vertonen grotere variatie binnen de gebieden dan bacteriën, maar ook hier werd de eerste as bepaald door pH en Al:Ca, en de tweede door organische stof en voedselrijkdom. De schimmelmilieus wordt vooral gedomineerd door saprotrofe taxa, die betrokken zijn bij de afbraak van organisch materiaal en de kringloop van nutriënten.

Graslandindicatoren, zoals *Clavulinopsis*, *Hygrocybe*, *Ramariopsis* en *Dermoloma*, kwamen vooral voor in Middel- en Oostduinen en Noordhollands duinreservaat. Deze gebieden kenmerken zich door een hogere schimmel:bacterie-ratio en een kalkrijkere bodem, wat suggereert dat deze schimmels en indicatorpaddenstoelen voorkeur hebben voor beter gebufferde, voedselarme omstandigheden.

Amsterdamse Waterleidingduinen en Terschelling, met lagere schimmel:bacterie-ratio's en kalkarme, zure bodems, bevatten minder graslandpaddenstoelen. Dit wordt verder bevestigd door de significant negatieve relatie tussen de relatieve abundantie van graslandpaddenstoelen en de Al:Ca-verhouding in de bodem.

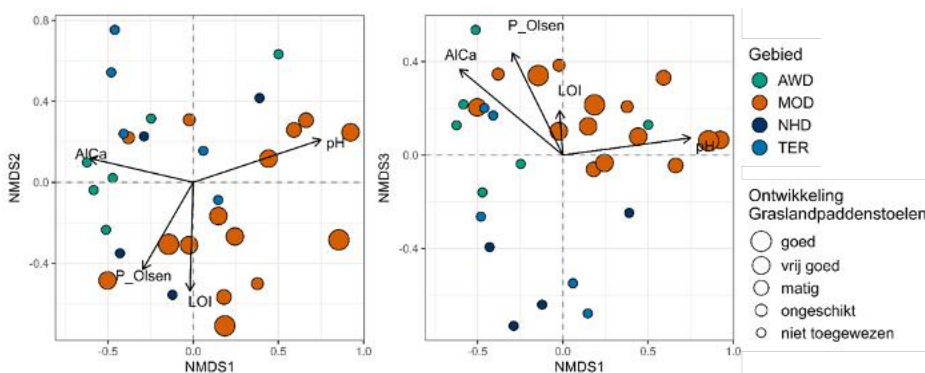
### 8.1 Diversiteit aan schimmels en bacteriën

In dit onderzoek zijn er in totaal 3.664 unieke bacteriële ASV's ('soorten') en in totaal 2.043 unieke schimmel-ASV's gemeten. Het gebied heeft een significant effect op de samenstelling van zowel bacteriële als schimmelmilieus, waarbij het effect sterker is voor bacteriën ( $R^2 = 0,19$ ,  $p = 0,003$  vs.  $R^2 = 0,14$ ,  $p = 0,006$ ). Voor de bacteriële gemeenschap was de samenstelling significant gecorreleerd met bodemvariabelen (Figuur 8.1). Net als in de duinen van Kinsbergen et al. (2025) was pH van de bodem de belangrijkste factor. De eerste NMDS-as was gecorreleerd met een gradiënt van hoge naar lage pH ( $R^2 = 0,82$ ,  $p = 0,001$ ) en van lage naar hoge Al:Ca-verhoudingen ( $R^2 = -0,74$ ,  $p = 0,004$ ). De tweede NMDS-as was significant gecorreleerd met het gehalte aan organisch materiaal en de voedselrijkdom (LOI:  $R^2 = -0,60$ ,  $p = 0,004$ ,  $P_{Olsen}$ :  $R^2 = -0,56$ ,  $p = 0,001$ ). De samenstelling van de bacteriële gemeenschap in Middel- en Oostduinen correleerde met hogere concentraties organisch materiaal en beschikbaar P in de bodem, terwijl deze een grote variatie vertoonde langs de pH-gradiënt. De samenstelling van bacteriële gemeenschappen in Amsterdamse Waterleidingduinen hing samen met een lagere pH en een hogere Al:Ca-verhouding, en variabele gehalten aan organisch materiaal. Noordhollands duinreservaat en Terschelling hebben over het algemeen minder organisch materiaal en vertonen veel variatie in pH.



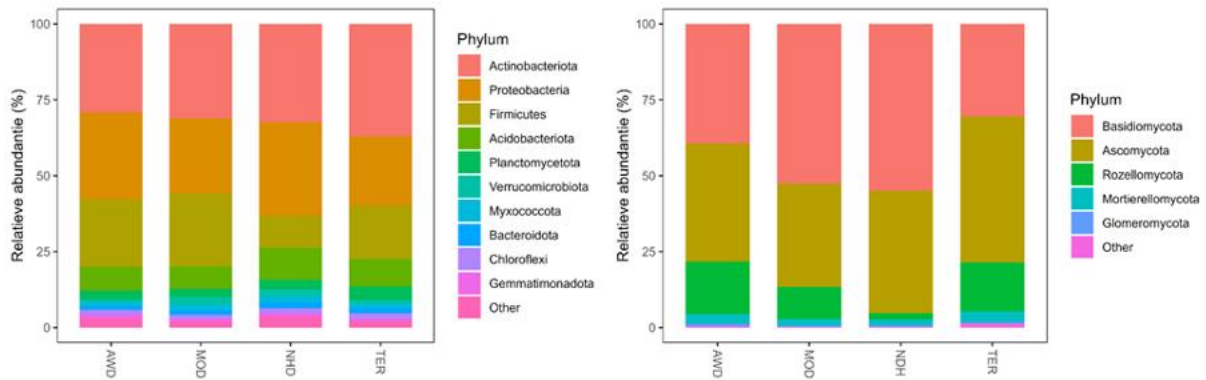
Figuur 8.1: NMDS ordinatie van de bacteriële gemeenschap ( $k = 2$ , stress = 0,11) in Duingraslanden. De kleur illustreert het gebied (AWD, Amsterdamse Waterleidingduinen; MOD, Middel- en Oostduinen; NHD, Noordhollands duinreservaat; TER, Terschelling). De analyses zijn gebaseerd op de Bray-Curtis dissimilariteitsindices van de genormaliseerde sample\*ASV-Matrices. Resultaten van de PERMANOVA-analyse (999 iteraties) worden getoond en significantie wordt als volgt gecodeerd: \*\*,  $p < 0.01$ . De grafiek toont een vectoroverlay van de chemische eigenschappen van de bodem die significant gecorreleerd zijn ( $p < 0.05$ ) met de samenstelling van de bacteriële gemeenschap (berekend met envfit). AICa, Al:Ca ratio; LOI, organisch materiaal. Gebied:  $R^2 = 0.19^{**}$

De variatie in de samenstelling van schimmeligemeenschappen binnen de gebieden was groter dan die in de bacteriegemeenschappen (Figuur 8.2). Daarom waren drie dimensies nodig om de variatie weer te geven, en zijn de correlaties met de bodemchemische variabelen ook zwakker, net als in Kinsbergen et al. (2025). Desalniettemin was ook voor de schimmeligemeenschap NMDS1 significant positief gecorreleerd met de pH van de bodem ( $R^2 = 0,81$ ,  $p = 0,001$ ), en negatief met de Al:Ca-verhouding ( $R^2 = -0,66$ ,  $p = 0,001$ ). Ook is NMDS2 significant positief gecorreleerd met het gehalte aan organische stof (LOI,  $R^2 = 0,58$ ,  $p = 0,03$ ) en met  $P_{Olsen}$  ( $R^2 = 0,47$ ,  $p = 0,002$ ). NMDS3 daarentegen is zwak negatief gecorreleerd met het gehalte aan organische stof ( $R^2 = -0,20$ ),  $P_{Olsen}$  ( $R^2 = -0,47$ ) en Al:Ca-verhouding ( $R^2 = -0,39$ ).



Figuur 8.2: NMDS ordinatie van schimmeligemeenschappen ( $k = 3$ , stress = 0,12) in Duingraslanden. De kleur illustreert het gebied (AWD, Amserdamse Waterleidingduinen; MOD, Midden en Oostduinen; NHD, Noordhollands duinreservaat; TER, Terschelling). De ordinatie bevat 3 dimensies, dus links tonen we de NMDS-assen 1 en 2 en rechts de assen NMDS1 en NMDS3. De analyses zijn gebaseerd op de Bray-Curtis dissimilariteitsindices van de genormaliseerde sample\*ASV-Matrices. Resultaten van de PERMANOVA-analyse (999 iteraties) worden getoond en significantie wordt als volgt gecodeerd: \*\*,  $p < 0.01$ . De grafiek toont een vectoroverlay van de chemische eigenschappen van de bodem die significant gecorreleerd zijn ( $p < 0.05$ ) met de samenstelling van de schimmeligemeenschap (berekend met envfit). AICa, Al:Ca ratio; LOI, organisch materiaal. Gebied:  $R^2 = 0.14^{**}$  (beide figuren)

In alle gebieden werden de bacteriële gemeenschappen gedomineerd door Actinobacteriota en Proteobacteria, gevolgd door Firmicutes en Acidobacteria. Deze groepen domineren doorgaans het bodem-microbioom en vervullen samen essentiële functies, variërend van snelle afbraak en recycling van nutriënten (Proteobacteria) tot de langzame afbraak van complexe organische stoffen en langdurige stabilisatie van koolstof in de bodem (Actinobacteriota en Acidobacteria). Op het niveau van de stam (phylum) waren er tussen de gebieden geen significante verschillen in de taxonomische samenstelling van bacteriën (Figuur 8.3, links). Dit was ook niet het geval op familieniveau. In de taxonomische samenstelling van de schimmelgemeenschap waren er kleine verschillen tussen de gebieden (Figuur 8.3, rechts). In Noordhollands duinreservaat vonden we het hoogste aandeel Basidiomycota en Ascomycota. In de gebieden Amsterdamse Waterleidingduinen en Terschelling vonden we een hogere abundantie van Rozellomycota dan in de andere gebieden. Rozellomycota vormen een cryptisch en divers phylum waarvan de leden geen chitine in hun celwanden hebben, waardoor ze niet het standaard bouwplan van schimmels volgen.

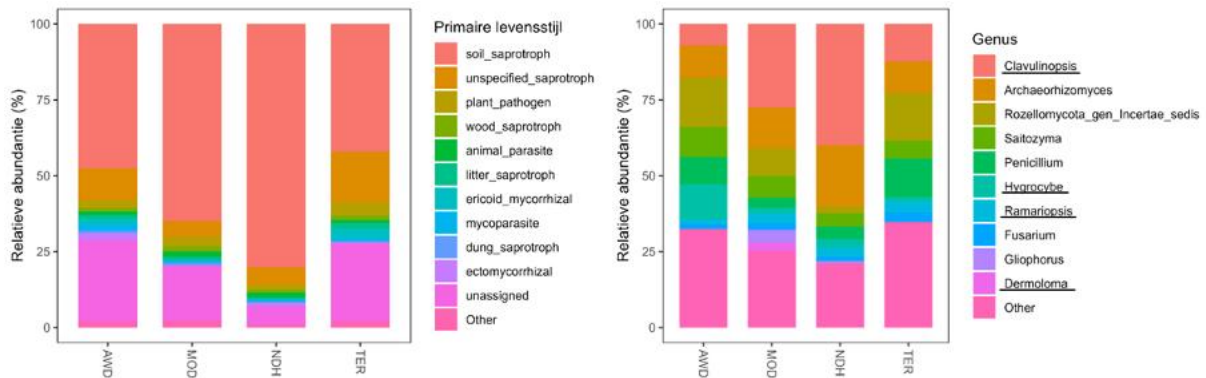


Figuur 8.3: Gemiddelde aandeel (als % reads) van de dominante stammen binnen de bacteria (links) en schimmels (rechts) in de verschillende gebieden (AWD, Amsterdamse Waterleidingduinen; MOD, Middel- en Oostduinen; NHD, Noordhollands duinreservaat; TER, Terschelling).

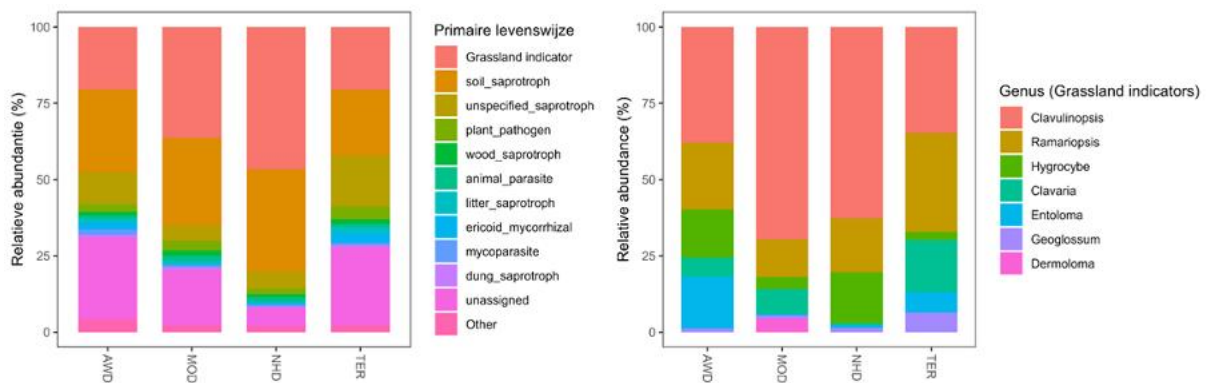
## 8.2 Ecologische interpretatie van schimmelgemeenschappen

Om inzicht te krijgen in de ecologische functies van de schimmelgemeenschappen op de verschillende gebieden, hebben we bekende primaire levenswijzen uit de Fungal Traits-database toegewezen aan alle ASV's die op genusniveau konden worden geïdentificeerd (Figuur 8.4, links). ASV's die niet tot een genus konden worden herleid, werden gegroepeerd als "unassigned". We hebben mycorrhiza-schimmels in zeer lage abundanties aangetroffen. Ericoïde mycorrhiza-schimmels kwamen voor in alle gebieden, en ectomycorrhiza-schimmels alleen in Amsterdamse Waterleidingduinen en Noordhollands duinreservaat. Schimmels die parasiteren op planten, dieren of andere schimmels waren ook in lage aantallen in alle gebieden aanwezig. In alle gebieden werden de schimmelgemeenschappen duidelijk gedomineerd door taxa met een saprotrofe levenswijze, die doorgaans betrokken zijn bij de afbraak van organisch materiaal en de recycling van voedingsstoffen. Vervolgens hebben we de samenstelling van de saprotrofe groep nader onderzocht. De meest prominente zijn de geslachten *Clavulinopsis*, *Archaeorhizomyces*, *Saitozyma*, *Penicillium* en één geslacht behorend tot de Rozellomycota (Figuur 8.4a rechts). Hiervan kwam *Clavulinopsis* bijzonder veel voor: deze soort domineerde de saprotrofe gemeenschap in Noordhollands duinreservaat en was ook abundant in Middel- en Oostduinen. *Clavulinopsis* vormt knots- of koraalvormige,

felgekleurde vruchtlichamen en is typisch voor (matig-) voedselarme graslanden. ASV's die behoren tot andere graslandpaddenstoelen, zoals *Hygrocybe* en *Ramariopsis*, werden in alle gebieden in lage abundantie aangetroffen, terwijl *Dermoloma* alleen in Middel- en Oostduinen werd gevonden. Deze schimmels zijn typisch voor (matig) voedselarme graslanden met een lange geschiedenis van hooibeheer of tamelijk intensieve begrazing. Naarmate zo'n grasland voedselrijker is, leidt het wegvallen van zulk beheer snel tot verdwijnen van deze soorten. Hierdoor is meer dan 90% van de soorten uit deze groep op de rode lijst met bedreigde soorten beland.



Figuur 8.4a. Gemiddelde relatieve abundanties (als % reads) van de dominante schimmeltypen (links). Het rechterpaneel toont de verdeling van dominante geslachten binnen de groep “soil saprotrophs” tussen de verschillende Duingraslandenlocaties. De onderstreepte geslachten zijn voor verdere analyse onder andere ook opgenomen in de groep “Graslandpaddenstoelen”.



Figuur 8.4b. Gemiddelde relatieve abundanties (als % reads) van de dominante schimmeltypen (links). Het rechterpaneel toont de verdeling van dominante geslachten binnen de groep “Grassland indicators” tussen de verschillende Duingraslandenlocaties.



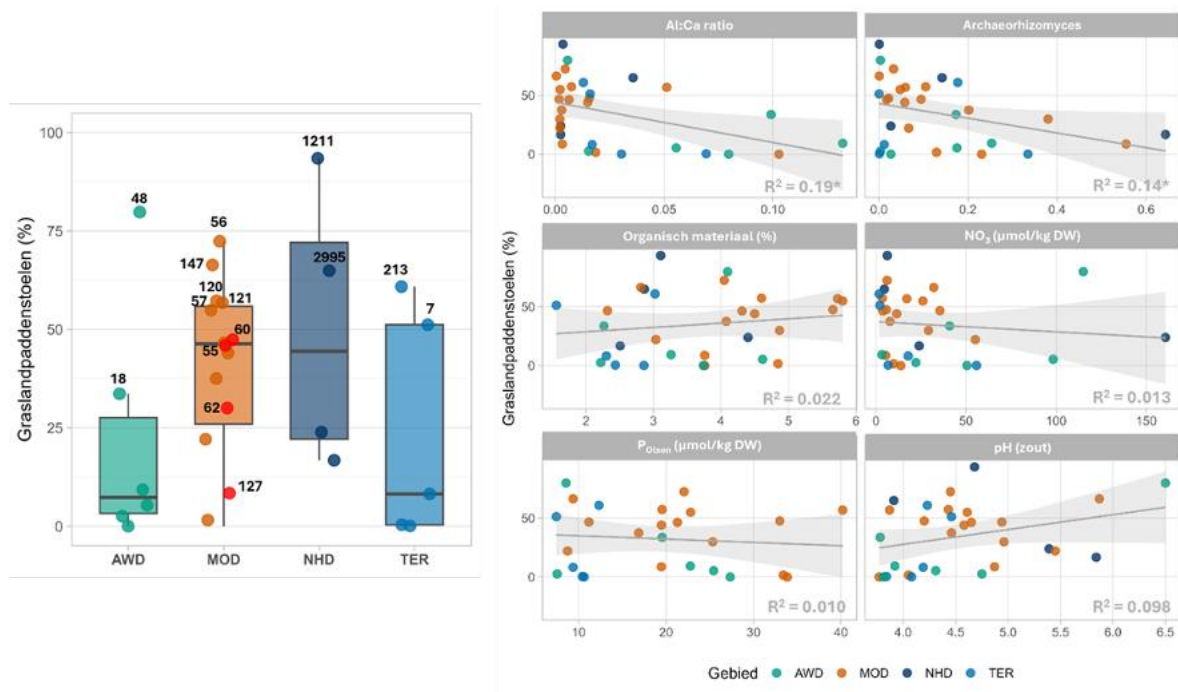
Figuur 8.5.: Vruchtlichaam van Gele knotszwam (*Clavulinopsis helvola*) in de Betuwe, één van de 4 soorten *Clavulinopsis* die nog vrij weid verspreid zijn en tot het grote aandeel *Clavulinopsis* DNA leiden in de analyses. Foto: Emiel Brouwer.

We hebben ons verder gericht op schimmels die in duingraslanden bovengrondse vruchtlichamen vormen, die ook tijdens dit project zijn onderzocht. Hiervoor hebben we een lijst samengesteld van graslandpaddenstoelen die typisch zijn voor oude, soortenrijke duingraslanden.

Vervolgens hebben we deze lijst vergeleken met de gegevens van het bodem-DNA om te zien welke geslachten die als vruchtlichamen werden geïdentificeerd, ook ondergronds konden worden gedetecteerd. Verschillende van de in de lijst "Graslandpaddenstoelen" opgenomen geslachten kwamen voor in de DNA-gegevens, waaronder *Hygrocybe* (wasplaten), *Entoloma* (satijnzwammen), *Dermoloma* (barsthoeden), *Clavaria*, *Ramariopsis*, *Clavulinopsis* (koraal- en knotszwammen, figuur 8.5) en *Geoglossum* (aardtongen). Daarentegen ontbraken ASV's van andere geslachten, die wel op de lijst stonden, maar niet in het veld met vruchtlichamen zijn aangetroffen, zoals *Camarophylloopsis*, *Trichoglossum* en *Microglossum* (aardtongen). Deze vergelijking laat zien dat DNA-onderzoek een aanvulling vormt op de informatie die wordt verkregen uit waarnemingen van bovengrondse vruchtlichamen.

Graslandpaddenstoelen kwamen het meest voor in de gebieden Middel- en Oostduinen en Noordhollands duinreservaat (Figuur 8.6), wat vooral wordt veroorzaakt door de hoge abundantie van "saprotrofe" schimmels (incl de wasplatingroep), waaronder *Clavulinopsis* (Figuur 8.4). In de twee andere gebieden, waar de abundantie van "saprotrofe" schimmels lager is, vonden wij ook een lagere abundantie van graslandpaddenstoelen. Dit zijn over het algemeen zuurdere gebieden, die veelal te zuur zijn voor deze groep. De schimmelgemeenschappen die graslandpaddenstoelen

bevatten, lijken vooral voor te komen in bodems met een hoger gehalte aan organische stof en  $P_{\text{Olsen}}$  (Figuur 8.2). Wanneer we echter de abundantie van graslandpaddenstoelen in ASV's correleren met de afzonderlijke bodemvariabelen, blijkt alleen de Al/Ca-ratio in de bodem significant samen te hangen met een afname in hun abundantie ( $R^2 = 0.19$ ,  $p = 0.015$ , Figuur 8.6).



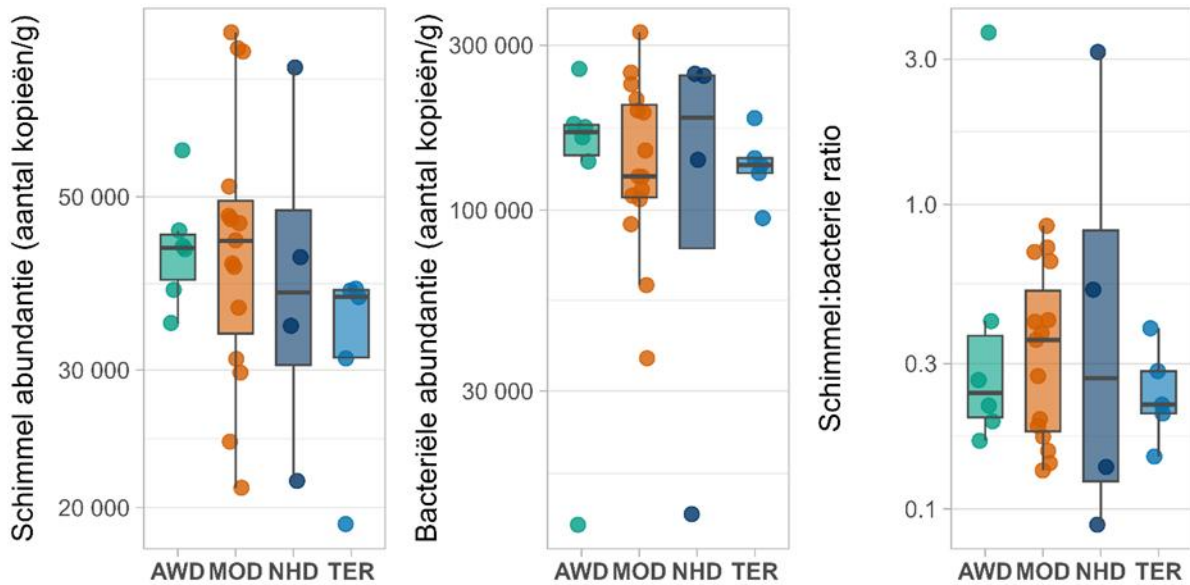
Figuur 8.6. Gemiddelde relatieve abundanties (als % reads) van schimmelgeslachten typisch voor goed ontwikkelde duingraslanden graslanden per locatie (links). In rood de locaties met een goed ontwikkelde bovengrondse mycoflora. Rechts wordt de relatie weergegeven tussen de relatieve abundantie van graslandpaddenstoelen en bodemchemische variabelen. De resultaten van de lineaire modellen worden weergegeven en significantie wordt als volgt gecodeerd: \*,  $p < 0.05$ . AWD, Amsterdamse Waterleidingduinen; MOD, Middel- en Oostduinen; NHD, Noordhollands duinreservaat; TER, Terschelling.

### 8.3 Abundantie schimmels en bacteriën

De schimmel:bacterie-ratio geeft de relatieve aanwezigheid van schimmels ten opzichte van bacteriën in de bodem weer en biedt inzicht in de dominante microbiële groepen. Deze verhouding kan belangrijke informatie verschaffen over bodemprocessen, zoals de mineralisatie van organisch materiaal en de stabilisatie van koolstof.

In verzuurde (duin)bodems is de schimmelabundantie over het algemeen hoger dan in kalkrijke bodems (Kooijman et al. 2020; Jia et al. 2025). In het huidige onderzoek zijn er echter geen significante verschillen in schimmelabundantie tussen de gebieden, hoewel ze wel verschillen in de samenstelling van de bodem (Figuur 8.7). Wel zien we vooral binnen Middel- en Oostduinen en Noordhollands Duinreservaat een brede variatie in schimmelabundantie, mogelijk omdat daar locaties met zowel hoge als lage pH zijn bemonsterd. Voor de abundantie aan bacteriën zijn de patronen in de literatuur minder duidelijk (Kooijman et al., 2020; Jia et al., 2025). Wel is de schimmel:bacterie ratio in verzuurde bodems meestal hoger dan in kalkrijke. In het huidige onderzoek waren er voor de abundantie van bacteriën geen duidelijke verschillen tussen de gebieden. Omdat ook de schimmelabundantie niet verschilde, zijn er tussen de gebieden geen significante verschillen in de schimmel:bacterie ratio. Wel was de variatie hierin groter in Middel- en

Oostduinen en Noordhollands duinreservaat, mogelijk als gevolg van de bredere range in bodemtypen. Opvallend is dat in Amsterdamse Waterleidingduinen en Terschelling, de gebieden met relatief kalkarme bodems, vooral lage waarden voor de schimmel:bacterie ratio voorkomen. In Middel- en Oostduinen, komen echter ook hoge ratio's voor. De minder grote spreiding van de ratio in de AWD en Terschelling dan in de Middel- en Oostduinen of NHD ligt waarschijnlijk eerder aan de plotkeuze dan aan werkelijke verschillen. Zo zijn op Terschelling bijvoorbeeld geen plots in de zone achter de zeereep of dicht bij een actieve stuifkuil gekozen met een betere buffering in de bodem, maar alleen op locaties die hoog en droog lagen en verder inlands.



Figuur 8.7. Schimmelabundantie, bacteriële abundantie en schimmel:bacterie ratio's in Duingraslanden in verschillende locaties. Schimmel- en bacteriële (eubacteriën en archaea) abundanties zijn berekend met qPCR en uitgedrukt in genkopienummers per g bodem.

## 9 Interviews met terreinbeheerders

Dit hoofdstuk bundelt inzichten uit interviews met terreinbeheerders over factoren die het behoud en herstel van soortenrijke, oude duingraslanden beïnvloeden. De gesprekken bevestigen, dat buffering (door kalkrijk zand of grondwaterinvloed), vochtvoorziening en begrazing cruciale voorwaarden zijn voor het ontstaan en behoud van deze habitats. Kalkrijke duingraslanden blijken kwetsbaar voor verstruweling, terwijl kalkarme typen stabiel zijn maar gevoelig voor verzuring. Begrazing komt in alle interviews naar voren als dé sleutelmaatregel, mits zorgvuldig afgestemd op vegetatietype, timing en intensiteit. Machinale verwijdering van struweel kan herstel versnellen, vooral in kalkrijke gebieden, maar succes hangt sterk af van lokale omstandigheden en aanwezigheid van bronpopulaties. Nabeheer door begrazing is essentieel om hergroei van struweel te voorkomen. Plaggen en chopperen worden meestal afgeraden vanwege verlies van zaadbank, behalve in enkele kleinschalige, succesvolle toepassingen. Brand blijkt incidenteel effectief, maar wordt niet meer toegepast als regulier beheer. De interviews benadrukken dat maatwerk en kennis van lokale dynamiek onmisbaar zijn voor effectief beheer.

Hieronder worden de belangrijkste resultaten uit de interviews per onderwerp samengevat. In het geval van unieke informatie en ervaring wordt de persoon vermeld (zie paragraaf 2.5 voor een overzicht van alle geïnterviewden).

### 9.1 Standplaatsfactoren

Oude, soortenrijke successiestadia van duingraslanden komen vooral op licht gebufferde en vaak iets vochtigere standplaatsen voor. De buffering lijkt een belangrijke rol te spelen bij oude, soortenrijke duingraslanden. Deze buffering kan vanuit een lichte overpoedering met kalkrijk zand maar ook door de invloed van grondwater en capillaire opstijging tot stand komen. In kalkrijke gebieden lijken op locaties die ontkalkt zijn, maar niet sterk verzuurd eveneens soortenrijke duingraslanden voor te kunnen komen (Harrie van der Hagen - HvdH, Rienk Slings - RS). In Meijendel blijken noordhellingen soortenrijker te zijn dan de zuidhellingen (HvdH). Dit hangt zeer waarschijnlijk samen met een iets beter vochtvoorziening door de expositie. Een lichte overpoedering met kalkrijker zand wordt door meerdere geïnterviewde als een belangrijke factor aangegeven. In de Amsterdamse Waterleidingduinen is de soortenrijkdom in duingraslanden in de laatste 6-8 jaar vooral dicht bij de kust toegenomen en lijken soortenaantallen in duingraslanden verder van de kust zonder aanvullende herstelwerkzaamheden terug te lopen. Tegelijk is de verspreiding van het konijn eveneens afgenomen en concentreert zich nu vooral in de kuststrook (Oosterbaan, 2025). Voor het beheergebied van PWN wordt dit ook waargenomen, verder van de kust afnemende diversiteit in duingraslanden (RS). Op de Waddeneilanden komen juist in de zone achter de zeereep of nabij een stuivend duin of stuifkuil soortenrijke duingraslanden voor (Jan Meijer - JM, Piet Zumkehr - PZ). In het kalkarme Waddendistrict zijn het vooral de gebieden die iets meer kalk in het moedermateriaal hebben waar soortenrijke, oude duingraslanden kunnen voorkomen (Erik van der Spek - EvdS). Belangrijke kanttekening die bij al deze informatie gegeven moet worden, is dat we kennis samenvatten uit een periode met zeer hoge tot hoge atmosferische stikstofdepositie. Vooral op kalkarme standplaatsen komen in gebieden met lage stikstofdepositie grote oppervlaktes met zeer korstmosrijke duingraslanden voor. Deze zijn in Nederland grotendeels niet meer aanwezig en zijn alleen in buitenlandse gebieden te zien. In het buitenland worden deze kalkarme, soortenrijke duingraslanden verder niet beheerd, ook niet begrast door huisvee en alleen beperkt door wilde

grazers. Maïke Isermann (MI) refereert eveneens naar korstmosrijke oude, soortenrijke duingraslanden voor Duitse gebieden: ook tot ver naar het achterland bestaan deze zonder enige vorm van begrazing, ook niet door konijnen. Wel ook met de randvoorwaarde, dat er iets van overpoeding met (kalkrijker) zand plaats vindt. In de Belgische kustduinen zijn soortenrijke duingraslanden vooral ‘mesofiele’ graslanden. Dit zijn graslanden die ofwel nog enigszins onder invloed staan van grondwater (capillaire werking en diepe wortels) óf graslanden met vochthoudende capaciteiten omwille van de organische bodem (Sam Provoost - SP). De vochtvoorziening via grondwater is echter niet zeer hoog en in Nederland zouden we bij deze standplaatsen van heischrale duingraslanden spreken, en dan vooral de drogere kant en nog wel met enige capillaire verzorging met grondwater. Duidelijk is wel, dat de ‘mesofiele’ duingraslanden allemaal een relatief hoog organisch stofgehalte kennen. Deze is misschien ontstaan, omdat de graslanden relatief dicht bij het grondwater staan, voldoende waterverzorging via capillaire opstijging kennen, maar bovendien zorgt deze hoge organische stofgehalte ook zelf ervoor dat de vochtvoorziening stabiel is en de graslanden tijdens droogte langer vochtig blijven. Anton van Haperen geeft vooral soortenrijke stadia langs de binnenduïnrans aan, die wederom iets vochtiger en beter gebufferd zijn en niet zeer droog en snel verzuren.

## 9.2 Beheer van duingraslanden

Bij het beheer van soortenrijke, oude successiestadia van duingraslanden komt naar voren, dat voor het behoud begrazing een zeer belangrijke factor is. Begrazing is niet gelijk aan begrazing en timing; het type grazer en eigenschappen van het terrein bepalen in sterke mate de uitkomst<sup>2</sup>. Het is maatwerk en niet ‘one size fits all’. Als er andere ingrepen gedaan worden, dan zijn het eerder kleinschalige en voorzichtige ingrepen. Als duingraslanden nog soortenrijk zijn, dan is eerder afblijven het advies en hooguit met zeer lage intensiteit begrazen; maatregelen als bijvoorbeeld chopperen of plaggen worden sterk afgeraden (HvdH, EvdS). Anton van Haperen waarschuwt, dat je zuinig moet zijn op je zaadbank. Vooral tijdens plaggen kan je veel van je diaspora verliezen. Alleen Mark van Til (MvT) in de Amsterdamse Waterleidingduinen gaf aan positieve ervaringen te hebben met kleinschalig en ondiep plaggen (5 cm) in oude, sterk verroegde duingraslanden. Op sterk verroegde locaties ontwikkelden zich binnen 10 jaar weer soortenrijke duingraslanden. Succesfactor bij deze maatregel was de kleinschaligheid, het ondiepe plaggen waardoor de zaadbank niet geheel verwijderd werd en vooral soortenrijk en goed ontwikkeld duingrasland dichtbij (Van Til et al., 2014). Piet Zumkehr gaf aan, dat door maaien en ook chopperen wel het gevolg heeft van egalisatie van het terrein en er het micro-reliëf niet meer groot is. In de kalkarme gebieden wordt in deze oude successiestadia van duingraslanden ook weinig beheer uitgevoerd behalve begrazing, alleen deels opslag verwijderd (EvdS). Begrazing springt bij alle bevroegden als een overeenkomend beheer eruit. Begrazing vindt dan liever subtiel plaats en met licht vee; dus liever schapen dan runderen, maar dit hangt ook sterk van het gewenste doel en vegetatietype af (RS, EvdS – zie ook voetnoot 1). In de zomer kunnen aantallen verlaagd worden, omdat vooral schapen anders te veel bloemen afvreten maar ook om een continuüm in uitwerpselen in het terrein te hebben voor bijhorende mestfauna

---

<sup>2</sup> De vorm van begrazing kan bijvoorbeeld leiden tot de overgang van een vegetatie associatie naar een andere. Het behoud van een Taraxaco-Galietum kan met een lage dichtheid begrazing door lichte schapenrassen bereikt worden. Bij een Anthyllido-Silenetum kan dit met koeien bereikt worden; wordt daarentegen met schapen begrast verarmt deze vegetatie floristisch. Wordt een Taraxaco-Galietum weerom niet met schapen maar met koeien begrast, gaat deze over in een Anthyllido-Silentum (Ervaringen Noordhollands duinreservaat, RS)

(RS, EvdS). Soortenrijke duingraslanden kunnen pas met begrazing (of maaien) ontstaan in de Belgische duinen (SP), zonder beheer is dit volgens Sam Provoost in het huidige landschap niet mogelijk. Een gebied met zeer soortenrijke duingraslanden (ook zeer rijk in wasplaten) is het Koningsbos Noord (RS). Dit gebied wordt al sinds 'mensenheugenis' begraasd en hier wordt tegenwoordig seizoens-begraasd (RS). Op de Waddeneilanden zijn goede ervaring met alleen winterbegrazing gemaakt (JM); in de Amsterdamse Waterleidingsduinen juist seizoensbeweiding van juni tot november met koeien of een gescheperde schaapskudde (MvT). Het konijn als optimale grazer in de duinen, om soortenrijke duingraslanden en een kleinmazig mozaïek van verschillende habitats te onderhouden, wordt door bijna iedereen aangehaald. Door doelgericht maaien van hoger grasland in de buurt van konijnenpopulaties kan kort, soortenrijk duingrasland uitgebreid worden (JM).

### 9.3 Verstruweling

Het dichtgroeien van het duinlandschap met struweel verschilt duidelijk tussen het kalkarme en kalkrijke duingebied. Ecologen en beheerders uit de Waddenregio of andere kalkarmere duingebieden gaven aan, dat vooral heideterreinen (struikhei en kraaihei) met struweel (Amerikaanse vogelkers) of bomen (berk, grove den, eik etc.) dicht lopen en niet zo zeer het duingrasland (JM, PZ, EvdS, IM). In duingraslanden die al lang worden begraasd (Vlieland sinds 1993, Terschelling en Ameland sinds jaren 1980) groeit nauwelijks opslag van struweel of bomen (JM). Op locaties veer van de zeereep die waarschijnlijk sterk verzuurd zijn, is opslag van ratelpopulier en Amerikaanse vogelkers wel aanwezig (JM). In kalkrijk duingebieden kunnen duingraslanden daarentegen snel dicht groeien met struweel, in het begin vaak met duindoorn of meidoorn met toenemend ouderdom ook andere soorten zoals liguster, kardinaalsmuts, vlierbes, rozen etc. Anton van Haperen geeft aan, dat er voor de Zeeuwse duinen geen beschrijvingen van dichtgegroeide stukken met struweel tussen 1600 en 1900 te vinden zijn. Het was een open landschap. Dit ligt zeer waarschijnlijk aan het vele malen intensiever gebruik van het duinlandschap in deze tijd (zie ook proefschrift Anton van Haperen, 2009). Ervaring uit het beheer in het kalkrijke duingebied leert, dat het terugdringen van jong en stabiel duindoornstruweel door alleen integrale begrazing niet te bereiken is (SP, HvdH). Door openingen te creëren, dus struweel lokaal machinaal weg te halen, kan wel duingrasland die ingesloten is in struweel toegankelijk gemaakt worden voor grazers en zo soortenrijke graslanden uit verruigde situaties ontstaan of/en blijven bestaan (Natasja Nachbar - NN, Sven Pekel - SPE). Verder kan oud duindoornstruweel, dat aan het afsterven en openbreken is, door begrazing alleen (zonder aanvullende maatregelen) weer teruggebracht worden naar duingrasland (RS, NN, SPE). Dit is wel een proces van de lange adem en kan makkelijk 10-20 jaar duren.

Verder wordt in enkele gebieden het struweel machinaal verwijderd, om weer tot duingrasland terug te ontwikkelen. Dit wordt ook wel ontstruwelen genoemd (SP) en in algemenere term opslag verwijderen (JM). De machinale en directe omvorming van duindoorn/meidoorn struweel naar oud, soortenrijk duingrasland lijkt in kalkrijke duingebieden vooral effectief te zijn, wanneer de bodem met rust wordt gelaten en er geen sprake is van struwelen met een flinke humusopbouw in de bodem (NN, Wouter Steenis - WS, Matthijs Broere - MB). Wortels worden alleen verwijderd in vochtige situaties en bij plaatselijk plaggen; bij herstel in en naar droog duingrasland worden geen wortels verwijderd (WS, MB). Een lichte bodemroering kan in vegetaties die een dikke verzuurde, organische toplaag hebben, wel een positief effect als hierdoor kalkrijk, mineraal zand in beperkte mate aan het maaiveld komt (SP). Op de Waddeneilanden wordt ondiep plaggen samen met

Amerikaanse vogelkers verwijderen op zuidwesthellingen succesvol uitgevoerd, maar dit zijn dan meer heidevegetaties dan duingraslanden (EvdS). Op Terschelling en Vlieland worden struiken en jonge bomen met de kraan of paardenkracht uit de bodem getrokken en alleen rijsporen en locaties met uitgetrokken bomen geplagd; plaggen wordt vooral bij Amerikaanse vogelkers en ratelpopulier gedaan en niet bij dennen of berken (JM). In het Amsterdamse Waterleidingduinen is grootschalig Amerikaanse vogelkers struweel met wortelen en organische toplaag verwijderd (MvT). Dit heeft tot kaal zand geleid die zich langzaam op de lange termijn weer kan ontwikkelen in richting duingrasland.

In kalkrijke duinen wordt het (duindoorn)struweel geklepeld of andere wijze bovengronds verwijderd en het klepelmateriaal volledig verwijderd. Hierbij worden de wortels van de struiken niet uit de grond gehaald. Herstel verloopt het best in gebieden grenzend aan soortenrijk duingrasland, waar bronpopulaties herkolonisatie mogelijk maken. Verder zijn op deze manier omgevormde struwelen alleen niet te oude duindoornstruwelen met vooral stikstof minnende soorten in de ondergroei, maar juist struwelen (duindoorn/meidoorn) met nog kleine resten van duingraslanden tussen de struiken. Er bestaat dus een restpopulatie van duingrasland en diasporen op de locatie. De 'leeftijd' van het struweel en uit welke vegetatie het is ontstaan bepaald in sterke mate hoe succesvol het ontstruwelen is, om weer een duingrasland te herstellen (SP). In de Westhoek (België) en het Noordhollands Duinreservaat (PWN) is wel geëxperimenteerd met ook het verwijderen van de wortels, maar een duingrasland met doelsoorten kon hiermee niet behaald worden. Ruderale soorten en grassen zoals duinriet domineerden de locaties een lange tijd in de jaren na de ingreep. Een belangrijke kanttekening is hierbij zeer waarschijnlijk, dat de bodem relatief humusrijk was en daardoor relatief voedselrijk. Wanneer met het verwijderen van struweel ook alles organische materiaal verwijderd wordt (wortelen, humus en organische rijke minerale bodemlaagtes), dan kan zich op deze locaties over enkele decennia weer een duingrasland ontwikkelen, maar het duurt wel lang.

In de Amsterdamse Waterleidingduinen bleek dat na brand (niet toegepast als beheermaatregel) duindoornstruweel definitief verdwenen was en zich de locatie ontwikkelde tot een jong stadium van kalkrijk duingrasland (van Til et al., 2014). Wat daarbij waarschijnlijk geholpen heeft, is de aanwezigheid van een gezonde konijnenpopulatie in de periode na de brand (MvT). Harrie van der Hagen en Rienk Slings berichten over vergelijkbare positieve ervaring van branden van duindoornstruwelen en hierna ontstaan van jong duingrasland, behalve als het duindoornstruweel jong en vitaal is (RS). Op Texel werd tot ca. 1970 duinheide en verruigde laagtes in de duinen gebrand door de duinboeren maar ook als regulier beheerbrand door Staatsbosbeheer (EvdS). Duinboren branden voor schapenbegrazing te ruige vegetatie in het duin als ze met het gewas niets anders konden zoals bijvoorbeeld maaisel als bollendek in de polder of als strooisel in de stal gebruiken. In 1970 is dit een keer flink misgegaan en hierna is het bewuste afbranden van vegetatie in duinen gestopt (EvdS). Verruigd duingrasland heeft op Ameland een keer gebrand (beheerbrand), is daarna nog geplagd en begraasd, maar dit alles heeft tot nu toe niet tot een soortenrijk duingrasland geleid (JM).

Na het bovengrondse verwijderen van struweel (machinaal of brand) is nabeheer door begrazing (huisvee of wilde dieren) of maaien essentieel, om hergroei van struweel te voorkomen. Dit wordt bijna van iedereen bevestigd. Plaggen of chopperen als nabeheer op machinaal ontstruwelen in droog duingrasland wordt vermeden vanwege verlies aan zaadbank en verstoring van de bodemstructuur.

Belangrijke kanttekening bij alle deze ervaringen, zijn de lokale bijzonderheden; wat in het ene gebied werkt, hoeft niet per se ook in het volgende gebied te werken. Zo groeit bijvoorbeeld Amerikaanse vogelkers vele malen sterker terug op Vlieland dan op Terschelling of Texel. In het ene terrein is met drukbegrazing en regelmatig maaien, uittrekken bijna niet bovenop te komen en Amerikaanse vogelkers groeit sterk terug, in de anderen gebieden is de vogelkers makkelijk te controleren of helemaal te verwijderen. Machinaal ontstruwelen werkt in het Voorne, Noordhollands Duinreservaat en Belgische duinen wel, maar op Goeree vergt het intensiever nabeheer, is er een langere tijd nodig tot he lukt en is er een groter oppervlak waar het omvormen van struweel naar duingrasland niet lukt. Waaraan dit ligt is niet duidelijk, maar kan aan de bodemsamenstelling en ontstaansgeschiedenis van Goeree liggen. Verklarende factoren voor het wel of niet succesvol uitvoeren van maatregelen zijn niet altijd te vinden en gebieden blijven soms uniek in de eigen reactie op maatregelen.

## 10 Beheer van duingraslanden

In dit hoofdstuk worden op basis van bestaande kennis, ervaring en een uitgebreid literatuuronderzoek meerdere beheermaatregelen besproken, inclusief de effecten op de biodiversiteit en de (on)wenselijkheid van toepassen. Anno 2025 is beheer noodzakelijk voor het in standhouden van de biodiversiteit van de huidige duingraslanden. Het historische open duinlandschap van destijds was namelijk te danken aan intensief gebruik door de mens (Annema et al. 2020; Bakker et al., 1982). De verstruweling van het duin in de laatste eeuw nam vooral toe als gevolg van het vastleggingsbeheer, het stoppen van beweiding en de afname van de konijnenstand (van Til et al., 2002), in combinatie met de hoge stikstofdepositie (van Hinsberg & van der Hoek, 2003). In de Deense duinen bleek verstoring in de vorm van gesimuleerde begrazing, vertrapping en verstuiving zelfs belangrijker te zijn voor de soortenrijkdom van het duingrasland dan hoge stikstofdepositie (Brunbjerg et al., 2014).

### 10.1 Begrazing

Als begrazing stopt verandert duingrasland in kalkrijke duinen al snel in struweel en bos, hoewel dit in oudere vegetaties en bodems sneller gaat dan in jonge (van der Hagen, 2022). In de exclusures van Meijndel was het oudere maar nog kalkrijke Anthyllido-Silenetum na 40 jaar dichtgegroeid met 1,5 m hoog meidoornstruweel, en het nog oudere kalkarme duingrasland met 3 m hoog struweel en bos (van der Hagen, 2022). Door begrazing worden grasachtigen bevorderd ten opzichte van struweelsoorten, omdat hun meristeem vlak bij de grond zit en niet door de grazers wordt beschadigd. Ook geven experimenten met begrazing en verhoogde stikstofdepositie aan dat begrazing de negatieve effecten van hoge stikstofdepositie kan verminderen (Jones et al., 2017). Begrazing leidt in het algemeen tot hogere diversiteit in de vegetatie. In 12 Belgische duingebieden kwamen er in begraasde gebieden gemiddeld vijf plantensoorten meer voor dan in onbegraasde gebieden (Kohyani et al., 2008). Ook de meeste wasplaatgraslanden in de duinen worden begraasd.

Een aantal studies maakt duidelijk hoe belangrijk begrazing is voor het tegengaan van vergrassing van open duinen. In de kalkarme duinen van het Zwanenwater nam de oppervlakte aan open duingrasland tussen 1986 en 1992 in het onbegraasde deel af van 77% naar 17% (Kooijman & de Haan, 1995). In die periode nam de met helm vergraste vegetatie toe van 0 naar 54%. In de begraasde delen was de vergrassing echter veel minder, en nam open duingrasland af van ongeveer 58% naar 42%, en vergraste vegetatie toe van 2 naar 22%. De latere ontwikkelingen in het Zwanenwater met begrazing waren nog positiever, met een duidelijke afname van het oppervlak aan verruigd duingrasland, en een toename aan soortenrijk duingrasland (Kooijman et al., 2005). In de Amsterdamse Waterleidingduinen leidde begrazing sinds 1990 in duingraslanden tot een afname van de vergrassing, in zowel kalkrijke als kalkarme duinzones (Kooijman et al., 2017). De toename van konijnen door het uitdoven van RHD1-virus leidde na 2003 tot spontane afname van de mate van vergrassing. Hiervan was vooral sprake in de kalkrijke voorduinen, maar lokaal ook in ontkalkt middenduin (PQ-gegevens Amsterdamse Waterleidingduinen). Het terugdringen van vergrassing werd eveneens gevonden in een grote overzichtsstudie in 24 verschillende duinterreinen, waarin begrazing leidde tot afname van de bovengrondse biomassa en strooisel (Nijssen et al., 2014). In de vroongronden van Goeree is de met Zandzegge vergraste vegetatie van 1991 door beweiding teruggezet naar soortenrijk duingrasland (Annema et al., 2020). Uit al deze studies wordt duidelijk, dat begrazing een effectieve maatregel tegen vergrassing kan zijn. Het is echter lastig om een goede

balans in de begrazing te vinden om het open duinlandschap te behouden. In Nationaal Park Zuid-Kennemerland Zuid is in 1991 gestart met begrazing door hooglanders en paarden. In het onderzochte noordelijk deel van dit gebied was verruigd duingrasland deels verdwenen, maar vooral door ontwikkeling naar struweel (Kooijman et al., 2005). In plaats daarvan was er nieuw verruigd duingrasland bijgekomen. In Meijendel is begrazing ingesteld in 1990, om de grootschalige vergrassing en verstruweling tegen te gaan (van der Hagen, 2022). Het effect hiervan op de oppervlakte en kwaliteit van de duingraslanden was echter minder duidelijk dan in andere gebieden. De oppervlakte aan struweel nam af na het instellen van de begrazing, en de oppervlakte aan open vegetatie toe, maar dit gebeurde in zowel begraasde als onbegraasde gebieden. In de duingraslanden was er ondanks de begrazing echter juist sprake van verdere opslag van struweel. In 1953 bestond iets meer dan de helft van de ingestelde permanente kwadraten uit duingrasland, maar in 2012 was daar nog maar 12% van over. Ook in veel Belgische duingebieden nam de oppervlakte aan struweel in de laatste decennia sterk toe, ondanks een begrazingsbeheer (Provoost et al., 2020).

Het lukt in veel gevallen wel om vergrassing in bestaande duingraslanden terug te dringen (Cromsigt et al., 2017; Everts et al., 2013; Kooijman & de Haan, 1995; Kooijman et al., 2006; Kooijman et al., 2017; Nijssen et al., 2014; Plassmann et al., 2008; Provoost et al., 2020). Ook lukt het met begrazing om de diversiteit van de vegetatie in kalkrijke duinen te verhogen (Annema et al., 2020; Kohyani et al. 2008). Het onderzoek aan de mycoflora van duingraslanden laat zien dat de diversiteit in de mycoflora afhankelijk is van een stabiele grasmat. Er is dus deels een tegenstelling tussen de vegetatie en de mycoflora; een reeks typische vaatplanten van duingraslanden handhaven zich beter als de grasmat wat openblijft en ruimte is voor kieming. De ruimte ontstaat door bijvoorbeeld vertrapping en verstuwing. Hierentegen ontwikkelt zich de mycoflora van oude duingraslanden optimaal in een gesloten grasmat waar zich geleidelijk organisch materiaal ophoopt zonder dat deze te sterk verzuurd. In kalkarme duinen leidt begrazing echter wel tot afname van de vergrassing, maar niet tot verbetering van de kwaliteit van het duingrasland (Everts et al., 2013). Ook is het via begrazing minder gemakkelijk of bijna onmogelijk, om de uitbreiding van struweel of bos tegen te gaan (Kooijman et al., 2005; Provoost et al., 2020; van der Hagen, 2022). Zo konden de wisenten in het Kraansvlak de ontwikkeling van struweel wel vertragen, maar niet stoppen (Cromsigt et al., 2017). De bedekking van houtachtige gewassen nam alleen af in de door de wisent meest intensief gebruikte delen van het gebied. Bovendien kan begrazing negatieve effecten hebben, zoals het vertragen van korstmossen (Kooijman et al., 2005), nesten van broedvogels van het open duin en achteruitgang van de ongewervelde bodemfauna (Bonte & Maes, 2008; Nijssen et al., 2014). Extensieve begrazing kan positief zijn voor karakteristieke dagvlindersoorten, maar bij te intensieve begrazing (door bijvoorbeeld damherten of drukbegrazing met geiten) komen planten nauwelijks tot bloei, en gaan karakteristieke duinvlinders achteruit (Mourik & Oosterbaan, 2020; van der Spek, 2024; Wallis de Vries et al., 2017).

Begrazing kan ook negatief zijn voor de vegetatie van oude duingraslanden. In de Amsterdamse Waterleidingduinen leidde overbegrazing door damherten rond 2016 weliswaar tot een afname in duinstruweel en een toename in grazige vegetatie, maar de kwaliteit hiervan was sterk verminderd (van der Spek, 2024). Bloeiende planten en bloembezoekende insecten kwamen nauwelijks meer voor (Mourik & Oosterbaan, 2020; Wallis de Vries et al., 2017). Ook in Belgische duingebieden als de Noordduinen vindt overbegrazing plaats, waardoor duingrasland wordt teruggezet naar mosduin. Daarnaast zijn er ongewenste neveneffecten van begrazing, zoals de uitbreiding van Adelaarsvaren, zoals in de ontkalkte binnenduinen van de Amsterdamse Waterleidingduinen (Geelen & Wiltink, 2021; van Til et al., 2018). Door begrazing is de dominantie van Zandzegge en Duinriet sterk

afgenomen, maar omdat Adelaarsvaren giftig is en niet wordt opgegeten, heeft deze soort zich sterk uitgebreid ten koste van het herstelde duingrasland. Voor korstmossen is begrazing sterk afhankelijk van de intensiteit; wanneer de grasdruk en vooral de vertrapping te hoog wordt, neemt de dichtheid en hoogte van korstmossen in duingraslanden af (Remke et al., 2009). De mycoflora van duingraslanden ontwikkelt zich optimaal bij een constante en vrij hoge begrazingsdruk, maar ook de diversiteit in de mycoflora gaat achteruit bij te intensieve begrazing.

De effecten van begrazing hangen dus sterk af van het type begrazingsbeheer en de uitgangssituatie van het terrein. De beheerder heeft hierbij niet alleen invloed op de begrazingsvorm, maar kan ook met een verstandige keuze van begrenzing en eventueel uitrasteren van terreindelen ook de uitgangssituatie van het te begrazen terrein beïnvloeden (Nijssen et al., 2014). In de vroongronden van Goeree is soortenrijk duingrasland teruggekeerd door alleen in de zomer, herfst en winter te beweiden, na de eerste zaadzetting (Annema et al., 2020). Daarnaast wordt de begrazingsintensiteit afgestemd op de wisselende productiviteit als gevolg van fluctuaties in het weer. Tijdelijke drukbegrazing met schapen kan ook een oplossing zijn. Ook wisselbegrazing biedt perspectieven om het bloemaanbod voor insecten en de zaadvorming van specifieke plantensoorten tijdelijk te verhogen, maar dit is nog niet voldoende onderzocht. Verder is duidelijk dat het begrazingsbeheer afhankelijk is van het gewenste natuurtype; oude, stabiele graslanden met een rijke mycoflora vergen een meer constante en intensieve begrazing dan jongere stadia waar de soortenrijkdom van flora en fauna afhankelijk is van enige dynamiek.

## 10.2 Maaïen

Maaïen is een beheersmaatregel om de bovengrondse biomassa te verminderen zonder dat de bodem wordt verstoord. Met maaïen wordt relatief weinig stikstof verwijderd in vergelijking met intensievere maatregelen zoals chopperen of plaggen en ongeveer drie keer zoveel als met begrazing (Jones et al., 2017; Fottner, 2006). Ook wordt in de droge duinen weinig gemaaid vanwege de hoogteverschillen in het terrein. Er zijn in het verleden een aantal experimenten uitgevoerd met eenmalig en jaarlijks maaïen (Kooijman et al., 2005; van der Meulen et al., 1996). Op vier locaties langs de Nederlandse kust is een maaiproef uitgevoerd van 1991-1998: het kalkrijke Tortulo-Phleetum met strandkweek als vergrasser, het kalkrijke Anthyllido-Silenetum met helm en duinriet als vergrasser, het ondiep-ontkalkte Festuco-Galietum koelrietosum met duinriet als vergrasser en het kalkarme Festuco-Galietum agrostietosum met zandzegge als vergrasser. In 1991 varieerde de bovengrondse biomassa in de vergraste vegetaties van ca. 800 tot 1100 g/m<sup>2</sup>. Eenmalig maaïen had relatief weinig effect. Bij jaarlijks maaïen was het effect op de bovengrondse biomassa en het aantal plantensoorten wel significant. Nadat de vegetatie drie jaar was gemaaid was de bovengrondse biomassa in de kalkrijke typen nog gemiddeld 16% van die in niet gemaaide plots, en in de kalkarme typen 37%. Deze patronen bleven na zeven jaar maaïen min of meer in stand. Ook het aantal soorten was na zeven jaar maaïen significant hoger dan in de vergraste vegetaties. De positieve effecten van maaïen op de vegetatie werden bevestigd in een meta-analyse waarbij naast de hierboven genoemde locaties drie nieuwe locaties werden meegenomen (Fujita & Aggenbach, 2015a).

Maaïen is waarschijnlijk echter minder geschikt om korstmosrijke vegetaties in stand te houden. Het aantal korstmossoorten nam toe bij handmatig maaïen vergeleken met de vergraste vegetatie (Kooijman et al., 2005), maar bleef lager ten opzichte van goed-ontwikkelde referentievegetatie. Maaïen met de machine zal de korstmossen waarschijnlijk sterk beschadigen, vooral als dit jaarlijks

gebeurt. In de Amsterdamse Waterleidingduinen blijkt maaien en afvoeren wel een effectieve maatregel om paddenstoelrijke, oude duingraslanden in stand te houden.

### **10.3 Verwijderen van struweel**

Het verwijderen van struweel is opgenomen in de herstelstrategie voor kalkrijke Grijze duinen (Smits & Kooijman, 2014), en wordt in veel duingebieden toegepast. Er is echter nog weinig bekend over het succes van deze maatregel. In de duinen van Israël is verwijdering van struweel toegepast om meer open duin te krijgen (Kutiel et al., 2000). Dit was sinds 1944 grotendeels met houtige vegetatie begroeid geraakt. Drie jaar na verwijdering van het struweel was de diversiteit van de vegetatie toegenomen, vooral door hogere bedekking van kenmerkende soorten voor het open duin. In de Belgische duinen van Ter Yde is struweel verwijderd rondom de nog actieve witte duinen (Provoost et al., 2020). Hoewel de totale oppervlakte aan duingrasland in het gebied afnam als gevolg van verruiging, verstruweling en verbossing, heeft het weghalen van struweel een deel van deze afname kunnen compenseren. In de Nederlandse duinen is op Voorne op twee locaties struweel verwijderd in 2005 en 2006, gevolgd door begrazing (Fujita & Aggenbach, 2015a). Dit leidde na vijf-zes jaar tot positieve effecten op de bedekking van de kruidlaag en de soortenrijkdom van de vegetatie, die meer op het doeltypen duingrasland begon te lijken. De verschillen met de uitgangssituatie waren na vijf-zes jaar echter nog niet significant, mogelijk vanwege de korte tijdsduur. Wel kan verwijderen van struweel zonder plaggen op korte termijn leiden tot uitbreiding van Duinriet. In de Amsterdamse Waterleidingduinen is op grote schaal Amerikaanse vogelkers verwijderd. Dit heeft geleid tot meer open duingrasland, maar de ontwikkelingen in de soortenrijkdom zijn nog niet onderzocht.

Binnen het huidige project is een studentenonderzoek uitgevoerd naar het effect van het verwijderen van duindoorn- en meidoornstruweel op het herstel van oud duingrasland (de Bruijn, 2024; zie hoofdstuk 5). Het onderzoek toont aan dat het verwijderen van bovengronds struweel, zonder daarbij de bodem te verstoren, effectief bijdraagt aan het herstel van soortenrijke, kalkrijke duingraslanden. Wel is langdurig nabehoor nodig, door begrazen en/of maaien. Zowel de bodem als de vegetatie lieten herstel zien richting de natuurlijke duingraslanden. Het organische stofgehalte nam af, maar het aantal doelsoorten toe. Het behoud van de bodemstructuur en het voorkomen van diepe verstoring zijn cruciaal voor een duurzaam herstel.

### **10.4 Verwijderen van (aangeplant) bos**

Deze maatregel wordt hier en daar toegepast om duingraslanden te herstellen, maar er is nog weinig onderzoek naar de resultaten gedaan. In de Meeuwenlekken bij Bergen aan Zee is ruim 20 jaar geleden een aangeplant dennenbos omgevormd tot open duin (Bol & Groenendijk, 2025). De omvorming vond plaats door de bomen te rooien en de stronken en strooisellaag te verwijderen. Diverse soorten planten en dieren hebben zich nu gevestigd, waaronder 55 karakteristieke duinsoorten. De ontwikkeling van het open, zandige duinlandschap gaat echter langzaam. In de Amsterdamse Waterleidingduinen is in 2014 een dennenbos op het Haasveld gekapt, dat rond 1950 was aangeplant. In het droge deel van het gebied zijn ook de stronken en bovengrond weggehaald, en stuifkuilen aangelegd. In het vochtige deel zijn alleen de bomen en de strooisellaag verwijderd, maar zijn de wortelstronken achtergebleven. Er zijn nog geen resultaten bekend, maar op de plekken rondom de nieuwe stuifkuilen is vooral pioniervegetatie te vinden. Uit veldbezoeken blijkt dat in het droge deel waar bovengrond en stronken zijn verwijderd inmiddels een ontwikkeling richting

pionierduingrasland op gang is gekomen (Van Til, pers. comm.). Op plekken waar de oude bodem nog aanwezig is lijkt de vegetatie echter nog steeds sterk verruigd en wordt de vegetatie gemaaid. Op de Tonneblink in de Amsterdamse Waterleidingduinen is in 2001 een pilot uitgevoerd met verwijderen van dennenbos ten behoeve van omvorming naar duingrasland. Na kappen en aanvullend plaggen heeft zich in 15 tot 20 jaar tijd een soortenrijk kalkrijk pionierduingrasland ontwikkeld. Op plekken waar na kappen alleen het strooisel is verwijderd ontwikkelt zich een soortenarm, kalkarm duingrasland (pq-gegevens Waternet). In de kalkarme duinen van Cabour in België is spontaan opgekomen bos verwijderd, vaak bestaande uit opslag van Canadapopulier (Provoost et al., 2020). Dit heeft, in combinatie met begrazing, geleid tot een toename van mosduin, wat gerekend wordt tot het habitatype kalkarme grijze duinen. Verwijdering van bos in het open duin moet ook worden afgewogen tegen o.a. de mycologische waarden die zich hier ontwikkelen. Door de voedselarme, kalkhoudende bodem ontwikkelt zich soms een voor Nederland uitzonderlijk bostype met een groot aantal soorten bedreigde paddenstoelen. Bijvoorbeeld in het Baaknolbos bij Schoorl.

## 10.5 Branden

Door brand kan een groot deel van de bovengrondse biomassa op een relatief makkelijke manier verwijderd worden (Jones et al. 2017). Als maatregel wordt branden in de duinen niet vaak gebruikt, maar spontane branden komen wel voor. In 1993 vloog een korstmosrijk maar vergrast *Violo-Coryneporetum* op Terschelling in brand (Ketner-Oostra et al., 2006). Acht jaar later had de korstmosvegetatie, die al onder druk stond door de vergrassing, zich nauwelijks hersteld. Wel was de vergrassing teruggekomen, en werd meer dan de helft van de moslaag door grijs kronkelsteeltje gedomineerd. In Vogels et al. (2006) wordt een overzicht gegeven van latere spontane en gecontroleerde branden in de duinen van Ameland en Terschelling. Ook dit leidde niet per se tot gunstige resultaten. Bij intensieve zomerbrand werd er meer bovengrondse biomassa verwijderd dan bij een gecontroleerde winterbrand, waarschijnlijk omdat het in de winter vaak veel vochtiger is. Ook is na de brand begrazing nodig, omdat bij de brand veel voedingsstoffen vrijkomen, waardoor de vegetatie opnieuw kan veruigen.

In de kalkrijke duinen kan branden wel een zinvol instrument zijn, met name voor het omzetten van duindoornstruweel naar duingrasland. In de Kennemerduinen is in 1994 een gebied van 25 ha met duingrasland en duindoornstruweel verbrand (Vogels et al., 2006; van Til et al., 2014). Het duindoornstruweel kwam na de brand niet meer terug. In eerste instantie kwam vooral duinriet op, maar nadat begrazing werd ingesteld kwam de ontwikkeling van duingrasland goed op gang. In de Amsterdamse Waterleidingduinen is er in 2004 een spontane brand uitgebroken in een duindoornstruweel in de kalkrijke voorduinen (van Til et al., 2014). Voor de brand bestond de vegetatie voor 50% uit duindoorn en hoge grassen, en voor 50% uit open duingrasland. Zeven jaar na de brand was dit voor bijna 100% omgevormd naar open duingrasland. Wel was dit in een periode dat de konijnenstand zich had hersteld.

## 10.6 Plaggen van de bovengrond

Met chopperen en plaggen wordt een deel van de organische stofrijke bovengrond weggehaald. Het verschil zit in de diepte, waar bij chopperen de volledige vegetatie, moslaag en een deel van de humus weggehaald wordt, wordt bij plaggen bovendien nog de volledige humuslaag en organisch

rijke toplaag (A-horizont) weggehaald. Er blijft meestal nog een beetje organisch materiaal over met een vlekkenpatroon vergelijkbaar met dat van een Fries-Hollandse koe. Door het weghalen van de organische stof wordt de vooraard stikstof flink verminderd, wat kan leiden tot lagere mineralisatie en biomassa-productie (Jones et al. 2017). Zelfs zeven jaar na het plaggen was de bovengrondse biomassa nog significant lager dan in de niet geplagde plots (Fujita & Aggenbach, 2015a; Kooijman et al., 2005). Plaggen kan al snel een positief effect hebben, vooral als er niet te diep geplagd wordt. Na ondiep plaggen trad in de Amsterdamse Waterleidingduinen binnen 4 tot 10 jaar herstel op wat betreft karakteristieke plantensoorten, konijnen, vlinders en sprinkhanen (van Til & Kooijman, 2007; Van Til et al., 2014). Hierbij was de organische bovenlaag deels weggehaald, waardoor kalkhoudend zand aan de oppervlakte kwam, maar ook een deel van de zaadbank en ondergronds levende plantendelen aanwezig bleef. Die laatste aspecten hebben voor belangrijk deel bijgedragen aan het succes van de maatregel (Van Til, pers. comm.). De ontwikkeling van soortenrijke graslanden kan tussen locaties echter sterk verschillen. In het onderzoek naar effectgerichte maatregelen (van der Meulen et al. 1996) was in de kalkrijke duinlocaties met een pH van 6,6-7,1 de soortenrijkdom in geplagde plekken na drie jaar nog nauwelijks hersteld. Na zeven jaar was dit beter, en nam het aantal soorten toe tot 88% van die in vergraste vegetatie, en 63% van die in de goed-ontwikkelde referenties (Kooijman et al., 2005). In de kalkarme locatie op Goeree was het aantal soorten na plaggen na drie en vooral na zeven jaar echter hoger dan in de vergraste locatie, hoewel herstel vergeleken met de referentie wat achterbleef. Op het kalkarme Terschelling bleek plaggen van met Grijs kronkelsteeltje vermoste locaties echter niet te leiden tot herstel van de korstmosvegetatie (Ketner-Oostra & Sykora, 2000). Het is dus niet altijd duidelijk of plaggen een zinvolle maatregel is. Ook is het goed om "vergraste" of "gedegradeerde" duingraslanden voorafgaand aan plaggen mycologisch te onderzoeken; vooral niet verzuurde stadia kunnen rijk zijn aan bijzondere graslandpaddenstoelen. Door diep te plaggen met de verwijdering van de gehele organische toplaag (humus en minerale horizont) verdwijnen deze langdurig.

Met chopperen en plaggen wordt een groot deel van het bodemleven verwijderd. Terwijl dit juist complexer en diverser wordt naarmate er meer organische stof in de bodem zit (Kooijman et al., 2014). Dit kan ook gelden voor de sporen van arbusculaire mycorrhiza, die in heide met wolverlei grotendeels werden weggehaald, en 2,5 jaar na het plaggen nog steeds minder abundant waren dan in de niet-geplagde referentie (Vergeer et al. 2006). Dit kan de herkolonisatie van karakteristieke AM-planten verminderen, wat vooral in kalkrijke duinbodems van belang is. Daarnaast wordt ook een deel van de zaadbank verwijderd. Mogelijk leidt ondiep plaggen tot sneller herstel, omdat er dan wat organische stof achterblijft, maar dit is nog niet goed onderzocht (Fujita & Aggenbach, 2015a). Daarnaast is plaggen in kalkrijke duingraslanden minder nodig dan in kalkarme, omdat deze vaak minder zijn vergrast (Kooijman et al., 2017). Voor het verwijderen van struweel, dat vaak op nog enigszins kalkhoudende bodem is opgekomen, is het nog niet bekend of plaggen wel of niet nodig is. Aan de ene kant kan het laten zitten van de organische stofrijke bodem op korte termijn leiden tot vergrassing, vooral als er niet begraasd wordt (Fujita & Aggenbach, 2015a). Aan de andere kant kan een kalkrijke bodem met veel organische stof juist voor herstel van oudere duingraslanden een goed uitgangspunt zijn.

## 10.7 Stimuleren van verstuing

Het stimuleren van verstuing is een maatregel die zowel op grote als kleine schaal kan worden toegepast. Sterke verstuing vanuit de zeereep lijkt voor oude successiestadia echter minder zinvol,

omdat dit vooral leidt tot kaal zand en pionievormen van de grijze duinen, maar juist niet tot stabiele grijze duinen (Arens et al., 2013). Tussen 2012 en 2024 nam in de meest dynamische gebieden in zowel kalkrijke als kalkarme duinen vooral het areaal aan actieve Witte duinen toe (Aristou, 2025; Locketta, 2025). Voor het behoud en herstel van oudere successiestadia is kleinschalige verstuiving van groter belang (Aggenbach et al., 2018; Everts et al., 2013). Verstuiving gaat de vergrassing niet direct tegen, maar zorgt lokaal voor een opener vegetatie, een hogere pH van de bodem, een hogere diversiteit van de vegetatie, en toename van de landschappelijke variatie. Lichte verstuiving vanuit de zeereep bleek de korstmosvegetatie op Terschelling te stimuleren (Ketner-Oostra & Sykora, 2000). In actieve of gereactiveerde stuifkuilen op de Waddeneilanden was het maximale aantal plantensoorten gemiddeld 5 soorten hoger dan in gestabiliseerde stuifkuilen. Ook lag de pH in actieve of gereactiveerde stuifkuilen gemiddeld tussen 4,9 en 7,4, terwijl dit in gestabiliseerde kuilen tussen 4,0 en 5,3 bedroeg (Aggenbach et al., 2018). In actieve en gestabiliseerde stuifkuilen langs de Hollandse kust bevatte de vegetatie in de door de stuifkuil beïnvloede zone 7-9 meer plantensoorten dan aan de rand.

Kleinschalige verstuiving kan ook van belang zijn voor oudere bodems met veel organische stof, omdat dit de pH van de bodem kan verhogen (van Haperen et al., 2020). Oudere kalkrijke duingraslanden met een hoge pH en een hoog organisch stofgehalte zijn vaak soortenrijk en herbergen bijzondere soorten als liggend bergvlas en kruisbladgentiaan. De organische stofrijke bodem zorgt voor een groter watervasthoudend vermogen, maar kan tevens leiden tot verzuring. Op de Belgische standplaatsen van liggend bergvlas is het kalkgehalte hoog genoeg om de pH bij hoge organische stofgehalten op peil te houden. In Nederland is het kalkgehalte echter lager, en lijkt een hoge pH alleen mogelijk met lokale, lichte overstuiving. Hier is echter nog weinig ervaring mee, en het kan lokaal leiden tot enige verzuuring.

In oude duingraslanden met een rijke mycoflora is verstuiving op de korte termijn geen goede maatregel. Zowel de beschadiging van de grasmat (bij flinke overstuiving) als de stimulering van afbraak van organisch materiaal (bij lichte overstuiving met kalkhoudend materiaal) verminderen de soortenrijkdom van de mycoflora. Echter, op de lange termijn kan de kalkaanvoer bijdragen aan het tegengaan van verzuring, wat ook voor de mycoflora gunstig is.

## **10.8 Herintroductie of bijplaatsen van konijnen**

Voor het ecosysteem van de duinen zijn konijnen een belangrijke schakel. Zij kunnen het open duingrasland in stand houden, en verstruweling tegengaan door het eten van kruiden, grassen en kiemplanten van struiken en bomen (van der Hagen, 2022). De dichtheid van konijnen is echter sinds de jaren 1950 sterk achteruitgegaan, als gevolg van verschillende virusziektes als myxomatose, RHD1 en RHD2. Op verschillende plaatsen wordt geëxperimenteerd met het bijplaatsen of opnieuw introduceren van konijnen (Dekker et al., 2022; Neefjes, 2018). Hierbij worden konijnen gevangen op plekken waar er (te) veel van zijn, zoals op de tweede Maasvlakte, of bungalowterreinen in de duinen. Op bijvoorbeeld Vlieland lijkt het experiment voorzichtig succesvol (Staatsbosbeheer, 2025). Maar ook als het lukt om konijnen zich weer op meerdere plekken in de duinen te laten thuis voelen, is succes niet gegarandeerd. De verplaatste konijnen worden getest op virussen als, of krijgen een vaccin, maar dat maakt hun nageslacht helaas niet immuun. Als de virussen na een paar jaar via muggen de populatie weer weten te vinden, kan de dichtheid weer snel afnemen.

## 11 Conclusies

In dit afsluitende hoofdstuk worden de inzichten en belangrijkste uitkomsten in de verschillende studies bij elkaar gebracht. Het beantwoorden van de onderzoeksvragen staat centraal, maar ook is er aandacht voor de belangrijkste

### 11.1 Biodiversiteit in oude successiestadia van oude duingraslanden

#### 11.1.1 Vegetatie: vaatplanten, mossen en korstmossen

Uit de analyse van de PQ's blijkt dat kalkarme en matig kalkrijke duingraslanden over het algemeen stabiel zijn dan kalkrijke typen, die vaker overgaan in struweel of bos. Deze verstruweling is vooral uitgesproken in het Renodunaal district, waar kalkrijke duingraslanden domineren. Sinds 2001 is bijna een kwart van de permanente kwadraten (PQ's) met kalkrijk duingrasland omgevormd naar struweel, bos, heide of soortenarme graslanden. Kalkarme duingraslanden blijven relatief stabiel en gaan vooral over in heide of matig kalkrijk duingrasland. Verzuring, waarbij kalkrijke duingraslanden overgaan naar kalkarme, komt verspreid voor, met een zwaartepunt in het Waddendistrict. Omgekeerd treedt soms buffering op door overpoedering met kalkrijk zand na dynamiseringsmaatregelen. Historische gegevens bevestigen dat verstruweling al decennia toeneemt, mede door het wegvallen van begrazing, afname van konijnen en hoge stikstofdepositie. Beheermaatregelen zoals begrazing en dynamisering lijken deze trend deels te remmen, maar niet volledig.

In de PQ's is de verandering in biodiversiteit slechts beperkt, maar stabiele kalkrijke duingraslanden bevatten gemiddeld meer vaatplanten, terwijl kalkarme typen meer mossen en korstmossen herbergen. Het aantal karakteristieke duinsoorten neemt sterk af bij transitie naar andere vegetatietypen. Stabiele duingraslanden behouden gemiddeld vijf karakteristieke soorten, terwijl minstens de helft verdwijnt in PQ's die overgaan naar struweel, heide of ander grasland.

Daarnaast is onderzocht hoe bodemkenmerken samenhangen met biodiversiteit, op basis van chronosequenties van duingraslanden van verschillende ouderdom in vijf Nederlandse gebieden en Newborough Warren in Wales. In deze reeksen kon de samenstelling van de vegetatie, de kwaliteit van de standplaats en bodemchemische eigenschappen worden gekoppeld aan de ouderdom van het duingrasland. De resultaten tonen aan dat het organische stofgehalte toeneemt naarmate de successie vordert, terwijl de pH daalt door ontkalking en uitspoeling. Kalkrijke duingraslanden starten met een pH van circa 7 en zakken naar ongeveer 6, terwijl kalkarme typen uiteindelijk onder pH 5 komen. De gemiddelde Ellenbergwaarde voor het vochtgehalte stijgt met de ouderdom, vooral in kalkarme duinen, samen met de toename van organische stof in de bodem. Ook de voedselrijkdom neemt in de totale dataset toe, maar dit patroon is voor verschillende vegetatietypen niet consistent en wordt beïnvloed door stikstofdepositie. Newborough Warren onderscheidt zich van de Nederlandse gebieden door een lage stikstofbelasting.

De soortenrijkdom van vaatplanten neemt in de eerste tien jaar sterk toe door de ontwikkeling van de vegetatie, maar daarna is de variatie vrij groot. Wel bevatten kalkrijke duinen gemiddeld meer soorten dan kalkarme. Ook nemen mossen en korstmossen af in oudere stadia. Het aandeel van de karakteristieke duinsoorten daalt naarmate de successie vordert, vooral door de toename van

algemene soorten. De diversiteit in de vaatplanten neemt toe bij hogere pH, terwijl korstmossen afnemen bij hogere organische stofgehaltenes.

### 11.1.2 Paddenstoelen, schimmels en bacteriën

Uit de literatuurstudie (hoofdstuk 7) blijkt dat de kustduinen een belangrijk refugium vormen voor een kleine 200 soorten graslandpaddenstoelen in Nederland. Het gaat dan vooral om soorten uit een groep met een gelijke ecologische niche, die waarschijnlijk in symbiose leven met planten of met ander bodemleven. De wasplaten (*Hygrocybe* spp) zijn hiervan de opvallendste vertegenwoordigers. Het areaal aan geschikte graslanden is landelijk met 98% afgenomen en ruim een derde van de overgebleven groeiplaatsen is gelegen in de kustduinen. Met name de oude duingraslanden op matig vochtige tot matig droge bodem spelen een belangrijke rol. Door hun ouderdom hebben deze duingraslanden ook op de droge delen voldoende organisch stof opgebouwd om voldoende vocht vast te houden voor een rijke mycoflora. Daarbij is het lang niet altijd zo dat de voor paddenstoelen belangrijke graslanden ook botanisch het meest interessant zijn.

De soorten uit deze wasplategroep zijn onder de huidige omstandigheden gebaat bij een vrij intensief beheer van maaien of begrazen. Op dit moment zijn stikstofdepositie, achterstallig beheer en klimaatverandering (drogere zomers en langdurige inundatie in natte jaren) de belangrijkste bedreigingen voor duingraslanden die rijk zijn aan paddenstoelen uit de wasplategroep. Indien de wasplategroep uit een grasland verdwijnt, is het herstel van deze soorten uiterst moeizaam.

De diversiteit van de mycoflora in de Middel- en Oostduinen wordt vooral vertegenwoordigd door twee groepen: de strooiselafbrekers en de wasplategroep. Onder de strooiselafbrekers zijn veel kenmerkende soorten van de duinen, althans van goed gebufferd zand met een pioniervegetatie of een gesloten grasmatt. De soorten uit de wasplategroep bezetten een andere ecologische niche dan de strooiselafbrekers; ze vormen een extra element van de aanwezige mycoflora en leiden niet of nauwelijks tot lagere aantallen soorten strooiselafbrekers. Aangezien vrijwel alle soorten uit deze groep op de rode lijst staan, vormen soorten uit deze groep de bulk van de aangetroffen bedreigde soorten.

Goed ontwikkelde wasplaatgraslanden zijn vooral aanwezig op locaties die al een lange historie van constante en vrij hoge graasdruk kennen. De graslanden in de Middelduinen zijn ouder en stabielere dan die in de Oostduinen, wasplaatgraslanden zijn hier beter ontwikkeld. Er lijkt sprake van een gradiënt van goed ontwikkelde wasplaatgraslanden bij de ingangen van de terreinen, naar matig ontwikkelde graslanden in de uithoeken.

De meest zure duingraslanden kennen geen gesloten grasmatt meer en zijn arm aan paddenstoelen. De ondergrens voor goed ontwikkelde wasplaatgraslanden lijkt te liggen rond een pH-NaCl van 3,8 tot 4,0. Verder valt op dat de wasplaatgraslanden over het algemeen vrij kalkarm zijn.

Wasplaatgraslanden komen alleen tot ontwikkeling indien stikstof en/of fosfaat onvoldoende in makkelijk beschikbare vorm aanwezig is. In de onderzochte duingraslanden is vrij fosfaat in gematigde hoeveelheden beschikbaar, mogelijk door de hoge organische stofgehalten in de bodem en relatief zwakke binding van fosfaat. Stikstof, daarentegen, was in de verse bodemmonsters nauwelijks in makkelijk opneembare vorm aanwezig.: meest <20 micromol nitraat en ongeveer 100 micromol ammonium per kilo droge bodem.

De schimmelnetwerken van de soorten uit de wasplategroep lijken een actieve rol te spelen in de opname van stikstof. Als dat zo is, dragen ze bij aan het in stand houden van een stikstof gelimiteerd systeem, waarbij het schimmelnetwerk de controle houdt over de verdere verdeling van stikstof naar andere soortgroepen.

De lage concentraties beschikbaar stikstof maken de wasplaatgraslanden met de huidige stikstofdepositie gevoelig voor vermindering van graasdruk; hierdoor kan de mate van stikstofafvoer afnemen, waardoor stikstofdepositie kan leiden tot vrij beschikbaar stikstof en kan het schimmelnetwerk van de wasplategroep weggedrukt worden door meer opportunistische soorten. Ecologisch gezien vertoont dit overeenkomsten met het verdwijnen van ectomycorrhiza-paddenstoelen uit bossen. Echter, dergelijke vermoedens kunnen alleen worden bevestigd met meer diepgaand onderzoek.

De locaties in de Middel- en Oostduinen zijn ook via DNA-analyses op de samenstelling van de mycoflora onderzocht. Deze resultaten laten zien dat op plekken met een goed ontwikkelde, bovengronds zichtbare, graslandmycoflora het schimmel-DNA voor maar liefst meer dan de helft bestaat uit DNA van soorten uit de wasplategroep. Opmerkelijk, want deze soorten maken nog geen 10% uit van de meer dan 2000 soorten schimmels die met behulp van de DNA-analyses zijn aangetroffen. Ook andere onderzoek hebben dit grote aandeel al geconstateerd (Halbwachs et al., 2018). Deze resultaten bevestigen de dominante ecologische rol die soorten uit de wasplategroep spelen in de bodem van veel duingraslanden.

Op grond van de DNA-analyses kunnen in grote lijnen dezelfde conclusies getrokken worden als op basis van de veldwaarnemingen. Op sterk zure bodem komen nauwelijks nog soorten uit de wasplategroep voor. Ook wat betreft de soortensamenstelling van overige schimmels en de bacteriën wijken de zure graslanden sterk af.

Toch zijn er ook grote verschillen tussen de resultaten van de veldwaarnemingen en de DNA-analyses. De genera uit de wasplategroep zijn wat uitgebreider met elkaar vergeleken. In het veld zijn relatief veel wasplaten en satijnzwammen waargenomen (zowel in soortenaantal als aantal vruchtlichamen), terwijl de DNA-analyse een dominantie van DNA van knotszwammen (*Clavulinopsis* soorten) en in mindere mate koraaltjes (*Ramariopsis* soorten) meet. In het veld zijn mengmonsters van 10 stekers verspreid over de 2x2 meter proefvlakken voor vegetatie verzameld. Dit kan wat verschillen verklaren met de veldwaarnemingen uit grotere vlakken (10x), maar niet de systematische en grote verschillen tussen de abundantie van genera. Er bevinden zich in het onderzoek ook enkele locaties waar juist wel veel DNA van wasplaten en satijnzwammen is gedetecteerd, dus het is niet zo dat deze genera met de gehanteerde methode niet of nauwelijks worden opgepikt. Zo lang de oorzaken voor verschillen in waargenomen abundantie niet duidelijk zijn, moeten abundantieschattingen (qua DNA, maar wellicht ook in het veld) met een flinke bandbreedte worden omgeven.

De resultaten uit dit onderzoek zijn ook vergeleken met de resultaten van een lang lopende monitoring van wasplaatgraslanden in de Amsterdamse Waterleidingduinen (Jalink, 2011). Helaas werd deze vergelijking gehinderd door de zeer hoge waterstanden in de duinen in 2023 en 2024 waardoor de meeste locaties onder water stonden. Op 6 locaties konden bodemmonsters worden verzameld voor bodemleven en bodemsamenstelling. Wel heeft Leo Jalink ook recentere monitoringsdata ter beschikking gesteld van deze vlakken. Evenals in de Middel- en Oostduinen kon hier worden geconstateerd dat sterke verzuring (tot beneden pH-NaCl 4,0) meestal samengaat met

een sterke verarming van de mycoflora zoals vastgesteld via DNA-analyses. De correlatie met de veldwaarnemingen was veel minder goed, waarschijnlijk doordat de gekozen monsterlocaties niet altijd representatief waren voor het tamelijk grote vlak (200-400 m<sup>2</sup>) dat op paddenstoelen gemonitord wordt.

## 11.2 Beantwoording onderzoeksvragen

### ***1. Hoe is biodiversiteit van duingraslanden gerelateerd aan de ouderdom van de bodem en hoe duurzaam is die bij toenemende ouderdom?***

Uit het onderzoek van de tijdreeksen met de PQ's en de chronosequenties met duingraslanden van verschillende ouderdom kunnen een reeks antwoorden gegeven worden. Voor het totale aantal soorten vaatplanten of korstmossen/ mossen zijn geen duidelijke trends te zien met de ouderdom van het duingrasland, behalve een toename in de eerste paar jaar als de vegetatie zich nog moet ontwikkelen (H4.3). Wel neemt het aantal karakteristieke duinsoorten af als het duingrasland ouder wordt, in zowel kalkarme als kalkrijke duingraslanden. Dit is mogelijk het gevolg van de afname van de pH van de bodem in de loop van de tijd. Met een afname van de buffering en toename van de verzuring neemt het aantal soorten af (zie ook H3.2 en vraag 2). Dus indien ouderdom een duidelijke verzuring betekent, neemt het aantal soorten af, vooral voor karakteristieke duinsoorten. De invloed van het organisch stofgehalte op de soortenrijkdom is minder duidelijk. Met toenemende ouderdom van het duingrasland neemt in het algemeen ook het organisch stofgehalte toe (H4.2). Dit leidde echter alleen in Meijndel, het kalkarme deel van de Luchterduinen en Newborough Warren tot een lager aantal karakteristieke soorten (H4.3). De ouderdom van een duingrasland heeft vooral een negatieve invloed op het aantal karakteristieke plantensoorten door de combinatie van ophoping van organische stof en verzuring. Uit interviews met duinbeheerders en duinecologen kwam de buffering als een belangrijke randvoorwaarde naar voren voor het langdurig voortbestaan van soortenrijke duingraslanden. Dit kan bereikt worden door lichte overpoedering met kalkrijker zand, door capillaire opstijging van basenrijk grondwater, of door bioturbatie door konijnen en mieren.

In de mycoflora van duingraslanden treedt gedurende de successie een duidelijke verschuiving in soortensamenstelling op. De stuivende, witte duinen bevatten een soortenrijke mycoflora die leeft van de afbraak van wortels en bladeren van met name Helm (Vaessen & Noordeloos, 2024). Het gaat om vele tientallen soorten, waarvan sommige voor de Nederlandse kustduinen nieuw beschreven zijn. Kenmerkend zijn bijvoorbeeld duinfranjehoed, duinstinkzwam, duin-veldridder en zandtulpje. Deze mycoflora verandert sterk als de verstuiving sterk vermindert en de duinsterretjes-associatie zich ontwikkelt. Ook dit stadium wordt gedomineerd door strooisel- en humusafbrekers, maar de soortensamenstelling is vrijwel compleet anders, met buikzwammen als aardsterren, bovisten en stuifballen. Ook kenmerkend zijn paddenstoelen die met mos geassocieerd zijn. De volgende sterke verandering doet zich voor als zich een duingrasland met een stabiele, gesloten vegetatie ontwikkelt en zich organisch materiaal opbouwt in de bodem. De soortensamenstelling verschuift sterk van mosbewoners naar soorten van latere successiestadia. Indien er begrazing plaatsvindt ontwikkelt zich ook een rijke mycoflora op de ruwe mest. Onder de saprotrofen verdwijnen onder meer de aardsterren en stuifballen, maar nemen o.a. mycena's, breeksteeltjes, en stropharia's in soortenrijkdom toe. Maar het meest opvallend is de ontwikkeling van soorten uit de wasplatengroep, die samenwerken met planten en/of bodemorganismen. De ontwikkeling van deze groep neemt

minstens enkele decennia in beslag en ook daarna blijft de soortenrijkdom nog toenemen. Dit eindstadium blijft stabiel zo lang er geen verzuring, vermesting of (o)verstuiving plaatsvindt.

## ***2. Welke factoren en processen zijn bepalend voor een hoge biodiversiteit in oude duingraslandstadia?***

Het antwoord op deze vraag is gebaseerd op de literatuurstudie, het onderzoek van de tijdreeksen met de PQ's en het onderzoek naar de chronosequenties met duingraslanden van verschillende ouderdom. In stabiele kalkrijke duingraslanden of graslanden met een verbeterende buffering was de totale soortenrijkdom en die aan vaatplanten ongeveer dubbel zo hoog dan in stabiele kalkarme of verzurende duingraslanden. Voor mossen en korstmossen is het juist andersom, met hoge soortenaantallen in de kalkarme duingraslanden (H3.2). Bij de overgang van duingrasland naar een algemener grasland, heide, struweel of bos nam het aantal soorten af, vooral voor mossen en korstmossen, maar ook voor vaatplanten. Voor karakteristieke soorten was dit patroon nog duidelijker, met een sterke afname van het relatieve aandeel bij verzuring van het duingrasland (H3.2). Dit geldt vooral voor vaatplanten. Voor duingraslanden met een verbeterende buffering was er echter geen duidelijk positieve trend te zien. Bij stabiele duingraslanden valt de grote spreiding in karakteristieke soorten op, en de splitsing in twee groepen met een sterke positieve en sterke negatieve trend. De oorzaak hiervan zou heel goed in variatie in beheer kunnen liggen, maar hiervoor is momenteel geen informatie centraal beschikbaar om dit te kunnen onderbouwen. Al met al is het voor zowel kalkrijke als kalkarme duingraslanden van belang om de pH hoog te houden of te krijgen. Voor korstmosrijke kalkarme duingraslanden is ook van belang dat het organische stofgehalte van de bodem laag blijft.

Voor de mycoflora is vooral van belang, dat de vegetatie intact blijft. De DNA-analyse laat zien dat soorten uit de wasplatengroep dominant worden in de schimmelgemeenschap. Deze vormen waarschijnlijk een uitgebreid netwerk, dat geassocieerd is met het wortelmilieu van de overblijvende grassen en kruiden. Verstoring van deze wortelmat, door bijvoorbeeld overmatige verstuiving of schade als gevolg van langdurige droogte, leidt tot verdwijning van de soorten uit de wasplatengroep. Goed ontwikkelde wasplaatgraslanden zijn alleen aanwezig indien nitraat en/of ortho-fosfaat slechts in geringe concentraties aanwezig zijn. Waarschijnlijk draagt het uitgebreide schimmelnetwerk bij aan deze lage concentraties. Voedingsstoffen worden snel opgenomen en waarschijnlijk gedeeld met samenwerkingspartners.

## ***3. In hoeverre onderdrukt de hoge stikstofdepositie en stikstofaccumulatie een hoge biodiversiteit in oude stadia en 4. In hoeverre bevordert een te hoge stikstofdepositie en stikstofaccumulatie struweelontwikkeling?***

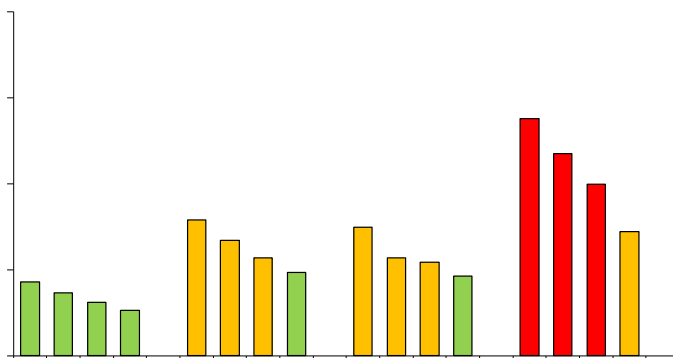
Het antwoord op deze vraag is hoofdzakelijk gebaseerd op de literatuurstudie. Een hoge stikstofdepositie leidt in de duinen tot vergrassing van de vegetatie, hogere bovengrondse biomassa en minder licht op de bodem voor kleine kruiden, mossen en korstmossen (Aggenbach et al., 2017; Jones et al., 2004; Plassmann et al., 2008; Remke et al., 2009; Remke et al., 2010; Veer & Kooijman, 1997). Ook is het denkbaar dat zich sterk uitbreidende soorten als kraaihei en adelaarsvaren profiteren van hoge stikstofdepositie (van Til et al., 2018). Het aantal plantensoorten neemt in vergraste vegetaties sterk af (Ketner-Oostra & Sykora, 2004; Kooijman et al., 2017; Veer & Kooijman, 1997), en wordt deels vervangen door meer eutrafente soorten (Pakeman et al., 2016).

Voor accumulatie van stikstof in de bodem als gevolg hoge stikstofdepositie zijn in de duinen echter weinig aanwijzingen, in tegentelling tot het binnenland. Natuurlijk neemt de voorraad N in de bodem

toe bij hogere organische stofgehalten. Maar in de duinen van het Verenigd Koninkrijk en rond de Oostzee nam de C:N ratio van de bodem bij hoge stikstofdepositie toe in plaats van af, waardoor het relatieve N-gehalte lager werd in plaats van hoger (Jones et al., 2004; Remke et al., 2010). Ook was er in kalkrijke chronoseries geen verschil in accumulatie van stikstof in de bodem tussen de Amsterdamse Waterleidingduinen en Wales, ondanks grote verschillen in stikstofdepositie (Aggenbach et al., 2017). Een mogelijke verklaring hiervoor is de hoge nitrificatie in de duinen, zelfs bij lage pH, waarbij ammonium wordt omgezet in nitraat, dat vervolgens uit kan spoelen naar het grondwater (Aggenbach et al., 2017; Kooijman et al., 2017; Ten Harkel & van der Meulen, 1995).

Het effect van hoge stikstofdepositie op de bovengrondse biomassa, en daarmee op de soortenrijkdom van de vegetatie, hangt mede af van het organische stofgehalte en de pH van de bodem (Kooijman & van Til, 2023). De bovengrondse biomassa in onbegraasde duingraslandvegetatie nam niet alleen toe bij hoge stikstofdepositie, maar ook bij hoge organische stofgehalten (Figuur 11.1), vermoedelijk door de daarmee gepaard gaande hogere N-mineralisatie. Bij lage organische stofgehalten was de vegetatie N-gelimiteerd, maar deze limitatie werd opgeheven bij toename van het organische stofgehalte en de N-mineralisatie. Bij hoge pH nam de bovengrondse biomassa echter juist af. Dit is waarschijnlijk het gevolg van de dominantie van AM-plantensoorten, die een deel van hun fotosyntheseproducten afstaan aan hun AM-schimmelnetwerk, om het slecht beschikbare calciumfosfaat op te kunnen nemen (Qu et al., 2021). Hoge stikstofdepositie kan bij hoge pH tot meer biomassa leiden, omdat P voor AM-planten geen beperkende factor is.

De rol van schimmels uit de wasplaten groep is nog grotendeels onbekend, maar uit deze studie blijkt dat deze soorten vooral voorkomen bij een lage nitraat- (en in mindere mate ammonium-) beschikbaarheid. Waarschijnlijk is deze groep dus gevoelig voor stikstofdepositie, naar analogie van ectomycorrhiza-paddenstoelen bij bomen.



*Figuur 11.1. De invloed van stikstofdepositie, pH en organische stof (OM) in de bodem op de bovengrondse biomassa van de kruidlaag. Groen = goede lichtcondities; oranje = matige lichtcondities en rood = slechte lichtcondities. De gegevens zijn gebaseerd op elf afzonderlijke studies in onbegraasde duingraslanden tussen 1992 en 2021 (Kooijman & van Til 2023).*

Bij lage pH nam de bovengrondse biomassa juist toe. Dit heeft waarschijnlijk te maken met de hogere P-beschikbaarheid, als gevolg van het oplossen van calciumfosfaat en de vorming van organisch en/of zwak-gebonden P (Kooijman et al., 1998). Ook zijn er bij lage pH minder AM-planten die een schimmeln netwerk moeten onderhouden (Kooijman et al., 2020; Kooijman et al., 2021). Soorten als Duinriet en Helm behoren in principe wel tot de AM-planten, maar bij snelgroeiende soorten is de infectie met AM-schimmels vaak beperkt (Kozioł & Bever, 2015). Ook hebben Duinriet en Helm veel fijne wortels, die relatief weinig investering vragen, maar wel veel water en nutriënten kunnen opnemen (Enderle et al., 2025). Omdat P bij lage pH geen beperkende factor is, kon de vergrassing bij hoge stikstofdepositie verder toenemen. De bovengrondse biomassa was bovendien extra hoog bij lage pH en hoge organische stofgehalten, bij hoge beschikbaarheid van zowel N als P. Nu de stikstofdepositie is gedaald van ongeveer 25 naar 15 kg ha<sup>-1</sup> jaar<sup>-1</sup>, kan de bovengrondse biomassa in principe dalen. Maar de bovenstaande gegevens laten zien dat dit niet het geval hoeft te zijn als er in de afgelopen decennia een dikke strooisellaag is opgebouwd, en/of de pH van de bodem flink is gedaald.

Het bovenstaande betekent ook dat verschillende vegetatietypen in de droge duinen in verschillende mate gevoelig zijn voor hoge stikstofdepositie. Het jonge Phleo-Tortuletum zal door de hoge pH en de lage organische stofgehalten altijd een relatief lage bovengrondse biomassa hebben gehad, zelfs bij hoge stikstofdepositie. Het kalkarme Violo-Coryneporetum werd bij lage stikstofdepositie beschermd door het lage organische stofgehalte, dat na 110 jaar nog steeds maar 2% bedroeg (Ketner-Oostra & Sykora, 2000). Bij lage stikstofdepositie konden ook de korstmosrijke duingraslanden van Remke et al. (2009, 2010) in stand blijven, zelfs zonder beheer. Bij hoge stikstofdepositie kan de lage pH en de hoge P-beschikbaarheid echter een probleem worden, waarbij vergrassing een kans kreeg, zeker bij het wegvallen van begrazing (konijnen). In het kalkrijke Taraxaco-Galietum en het Anthyllido-Silenetum werd de biomassaproductie enigszins geremd door de hoge pH en de dominantie van AM-planten. Het organische stofgehalte in de bodem kon echter oplopen tot 6% (Aggenbach et al., 2013), wat leidde tot hogere N-mineralisatie en hogere bovengrondse biomassa, zeker bij hoge stikstofdepositie. Ook het Festuco-Galietum en de daaropvolgende rompgemeenschap met gewoon struisgras hadden te maken met relatief hoge organische stofgehalten en N-mineralisatie (Aggenbach et al., 2013). In deze vegetatietypen was echter ook de pH sterk gedaald, waardoor de P-beschikbaarheid toenam, en hoge stikstofdepositie leidde tot extra hoge biomassaproductie.

Over de invloed van hoge stikstofdepositie op de opslag van struweel en bos is minder bekend. Het is echter wel zo dat vegetatietypen die gevoeliger zijn voor vergrassing ook gevoeliger bleken voor de opslag van struweel en bos (van der Hagen, 2022). In het Phleo-Tortuletum, met hoge pH en lage organische stofgehalten, trad ook na 40 buitensluiten van konijnen en andere grazers nog weinig verstruweling op. In de enclosure met Anthyllido-Siletum, met hoge pH, maar ook hogere organische stofgehalten, had zich na 40 jaar een meidoornstruweel ontwikkeld van 1,5 m hoogte. In de enclosures van het Festuco-Galietum, of eigenlijk de rompgemeenschap met duinriet en zandzegge, was er struweel en bos opgeschoten van 3 m hoogte. Het is denkbaar dat de opslag van struweel, behalve door een lage pH en een hoog organisch stofgehalte, ook wordt gestimuleerd door hoge stikstofdepositie. In het algemeen wordt de opslag van struweel en bos toegeschreven aan de afname van begrazing (van Til et al., 2002), maar in van Hinsberg & van der Hoek (2003) bleek er op basis van acht verschillende duingebieden een sterke correlatie te zijn tussen de hoogte van de stikstofdepositie en de toename van struweel en bos. Ook in de binnenlandse duinen lijkt er een duidelijk verband te zijn tussen stikstofdepositie en de uitbreiding van bos in de stuifzanden (Sparrius

et al., 2025). Het is ook denkbaar dat de sterke uitbreiding van kraaihei (Kooijman & de Haan, 1995) en adelaarsvaren (Geelen & Wiltink, 2021; van Til et al., 2018) in kalkarme duinen is bevorderd door hoge stikstofdepositie, hoewel in het laatste geval ook het terugdringen van Duinriet en Zandzegge door begrazing een rol heeft gespeeld.

## **5. Welke beheermaatregelen conserveren een hoge biodiversiteit in oude duingraslanden, welke zijn schadelijk en 6. Welke maatregelen leiden tot herstel van duingraslanden met een hoge biodiversiteit op oude bodems?**

Het antwoord op deze vragen is gebaseerd op de literatuurstudie en de interviews met beheerders en ecologen die langjarige ervaring met het duinbeheer hebben. Dit is aangevuld met het onderzoek naar het verwijderen van duindoornstruweel om duingraslanden te herstellen (de Bruijn, 2024). In tabel 11.1 is de huidige stand van kennis samengevat.

De maatregelen kunnen op hoofdlijnen in vier categorieën samengevat worden:

- Maatregelen die de status quo (soortenrijkdom, structuur etc.) van duingraslanden behouden of verbeteren zonder het bestaande duingrasland te verstoren;
- Maatregelen die verruigde of verstruweelde duingraslanden terugzetten naar soortenrijk duingrasland;
- Maatregelen die een nieuw habitat willen creëren om op termijn weer een soortenrijk duingrasland door successie te laten ontstaan;
- En aanvullende maatregelen die waarschijnlijk belangrijk zijn voor een divers en structuurrijk duingrasland.

De vragen richten zich alleen op de eerste en tweede categorie van maatregelen voor behoud en herstel van de soortenrijkdom in het oude(re) duingrasland. In tabel 11.1 is getracht een relatief compleet overzicht van de maatregelen weer te geven.

Onder de huidige omstandigheden is begrazing door konijnen, vee of wild een belangrijke randvoorwaarde voor het voortbestaan van oude successiestadia van duingraslanden. Vanwege de sterke neiging tot struweelvorming lijkt dit in kalkrijke duingraslanden nog belangrijker te zijn dan in kalkarme. Voor het bestaan van kalkarme, oude duingraslanden met een grote diversiteit van korstmossen lijkt vooral de atmosferische stikstofdepositie van belang. Bij waarden (ver) onder de kritische depositiewaarde (Bobbink et al., 2022) is voor kalkarme duinen waarschijnlijk geen beheer of begrazing nodig (Remke et al., 2009; Remke et al., 2010). Bij hogere stikstofdepositie blijft de soortenrijkdom in duingraslanden alleen langdurig hoog als ze niet sterk verzuren. De soortenrijkdom van bestaande duingraslanden kan behouden of verhoogd worden door buffering via een lichte overpoedering met kalkhoudend zand, capillaire opstijging van basenrijk grondwater of bioturbatie door konijnen of mieren. Kleinschalige verstuing leidt dicht bij de oude duingraslanden mogelijk tot vernietiging, maar tot behoud en verbetering van het duingrasland in het algemeen door de toevoer van kalkhoudend zand over een groot oppervlak. Voor verruigde of verstruweelde duingraslanden zijn verschillende beheeropties mogelijk om deze op korte termijn te herstellen, zoals maaien of bovengronds kappen van struweel met een nabehoor van maaien en/of begrazen. In kalkrijke maar ook licht-gebufferde gebieden kan ook branden van duindoornstruweel en vergraste duingraslanden leiden tot herstel van duingrasland, mits – zeker in voormalige duingraslanden – de vegetatie direct begraasd wordt. Daarentegen is het branden van vergraste duingraslanden in kalkarme systemen tot op heden niet succesvol gebleken.

Het verwijderen van struweel in zijn totaliteit, met wortel en al en in combinatie met plaggen van de organische stofrijke bovengrond, leidt alleen op de lange termijn (> 30 jaar) tot een oud, soortenrijk duingrasland. De hele successie van open zand naar pionier graslanden tot ouder duingrasland moet eerst doorlopen worden, en dit duurt minstens enige decennia (Aggenbach et al., 2013; Provoost et al., 2020). Chopperen of ondiep plaggen, waarbij door bodemverstoring weer wat kalkhoudend zand aan het oppervlak kan komen, kan in ongeveer tien jaar weer tot herstel van een soortenrijk, oud duingrasland leiden.

Voor een hoge soortenrijkdom aan karakteristieke paddenstoelen van oude successiestadia duingraslanden zijn een relatief constant vochtgehalte en schrale bodem die niet sterk verdicht is, belangrijke randvoorwaarden. Het beheer moet hierop ingesteld zijn en geen sterke schommelingen bevatten. Een hoog percentage organisch stof stabiliseert de vochthuishouding en maakt het mogelijk dat wasplaatgraslanden zich ook in droge duinen ontwikkelen. Begrazen met licht vee of maaien zijn mogelijkheden om een lage vegetatiemat te behouden. Vooral in het najaar moet deze kort zijn. Ondiep plaggen kan op de lange termijn (20-30 jaar) tot paddenstoelrijke duingraslanden leiden, mits het duingrasland in de winter niet langdurig inundeert en er enige organisch stof in de bodem achterblijft na uitvoering van de herstelmaatregel. Echter, plaggen in bestaande wasplaatgraslanden leidt tot het verdwijnen van de kenmerkende mycoflora.

Tabel 11.1. Overzicht van mogelijke beheer- en herstelmaatregelen voor oude duingraslanden waarvan in het onderzoek de effecten zijn bediscussieerd. Er is kennis uit literatuur gehaald, maar vooral ook tijdens de interviews is kennis vanuit de praktijk van deze of andere maatregelen bediscussieerd. Een duiding van de effecten van deze maatregelen is niet overal bewezen en er zijn ook maatregelen opgenomen met een potentieel negatief effect. Type: B = beheer, H = herstel. Potentieel perspectief voor biodiversiteit oude duingraslanden: ++ = sterk positief effect, + = klein/ matig positief, - = klein/matig negatief effect, -- = verdwijnt, ? = onbekend.

Maatregel	Type	(Potentieel) perspectief voor biodiverse, oude stadia	Kennislacunes	Mate van toepassing	Effect op bodem	Effect op vegetatie
Maaien en afvoeren	H/ B	+	Geen	Vooral om vergraste delen herstellen naar duingrasland; door lage vegetatie bevorderen konijnbegrazing;  Ook als nabeheer na ontstruwelen/ opslag verwijderen	Verminderen van toevoer biomassa  Egalisatie maaiveld	Verwijderen vergraste vegetatielaag, meer licht dicht boven de bodem, toename soortenrijkdom
Chopperen en afvoeren	H	Behouden zaadbank, maar destructief; duurt lang (>10 jaar) voor herstel naar oud stadia	In kalkarm deel succesvol toegepast, herstel doelsoorten, maar kalkrijk duin?	Misschien perspectief voor vergraste vegetaties?	Sterkere mineralisatie en afbraak organisch stof door expositie zon?	Openen vegetatie, mos en of grasdominantie verwijderen?
Begrazen	B	++ (bij lage druk)  zeer variabel en sterk afhankelijk van beweidingsdruk, type grazer, methode en productiviteit gebied	Geen	Bijna overal – zelden oude stadia onbegraasd	Lokaal openen van toplaag, reallocatie van nutriënten	Korte, soortenrijke vegetatie, hogere bedekking mossen; bij hoger graasdruk dunne laag en lagere bedekking korstmossen
Bevorderen konijnen	H	++	Onbekend hoe konijnpopulaties in stand gehouden of uitgebreid kunnen worden.	weinig en vooral experimenteel	meer schraap- en graafplekken, meer heterogeniteit, opwerken kalkhoudend zand, aanzet vorming kleine stuifkuilen	Korte, soortenrijke vegetatie met kleinmazig mozaïk, verschillende stadia, meer mossen en korstmossen

Maatregel	Type	(Potentieel) perspectief voor biodiverse, oude stadia	Kennislacunes	Mate van toepassing	Effect op bodem	Effect op vegetatie
Bevorderen grondmieren	H	++?	onduidelijk is waarom veel oude duingraslanden arm zijn aan grondmieren	niet	bioturbatie, op ondiep ontkalkte bodem verhoging pH in bodemtoplaag, ontstaan dikke Ah laag; ontstaan microtopografie	meer basenminnende soorten; kleinschalige dynamiek
Terugzetten struweel = ontstruwelen (doel continuüm duingrasland) – kalkrijk gebied	H	++	Tot nu toe in kalkrijk gebied vooral succesvol zonder bodemverstoring; weinig vervolgmonitoring voor gebieden met bodemverstoring	lokaal-grootschalig, periodiek, vereist nabeheer (maaien of begrazen)	bodembeschadiging door rijsporen, tijdelijke verhoging mineralisatie	meer licht op de bodem, tijdelijke verruiging met grassen en bramen
Lokaal verwijderen houtige opslag – kalkarm gebied	H	++	Geen	Regelmatig; machinaal struiken en bomen uittrekken, lokaal plaggen	Bodem verstoring, deels plaggen en verwijderen organische toplaag	Lokale verstoring en opnieuw start successie
Grootschalig verwijderen struweel met wortel en toplaag bodem	H	+	Wel toegepast i.v.m. exotenbestrijding, maar weinig gericht onderzoek?	Lokaal en alleen beperkt; periodiek, zeer intensieve ingreep; deels nabeheer (verwijderen wortelstokken)	Verstoring, verwijderen van organisch rijke bodemlaag, puur zand als resultaat; met buffering in diepte bodem ook verhogen buffering mogelijk	Volledig verwijderen, start van nieuwe successie vanaf 100% zand; duurt lang (>30 jaar) voor herstel gesloten en iets oudere successiestadia duingrasland
Ondiep plaggen	H	+ op middellange termijn (10jaar)	Nog niet vaak toegepast (alleen Amsterdamse Waterleidingduinen en Texel)	Periodiek of eenmalig, kleinschalig – alleen bij soortenarme vegetaties of verruigde stadia	Verwijderen deel organische stof; restant diasporen en bodemleven blijft aanwezig: belangrijk	niet volledig herstart successie, eerder hergroeit, middellange termijn tot herstel oud, gesloten duingrasland

Maatregel	Type	(Potentieel) perspectief voor biodiverse, oude stadia	Kennislacunes	Mate van toepassing	Effect op bodem	Effect op vegetatie
					kalkrijker bodem ook naar oppervlak brengen	
Diep afplaggen	H	- op zeer lange termijn +	?	Periodiek, als aanvulling o grootschalig verwijderen struweel of brand	100% verwijderen organische toplaag bodem (humus, A-laag);	100% herstart successie, zeer lange termijn tot herstel oud, gesloten duingrasland
Kleinschalig plaggen (enkele m <sup>2</sup> )	H	Verwijderen op korte termijn – op lange termijn +	Geen: waarschijnlijk positief voor arthropoden, maar niet onderzocht	Lokaal, periodiek: wordt in meerdere gebieden al gedaan	Totaal verwijderen organische toplaag, vaak met kleine machines of handmatig – weinig verstoring rest perceel	Successie begint opnieuw, met goed staat van instandhouding duingrasland in de buurt, snelle herkolonisatie
Branden	H	verstruweeld duingrasland – met duindoorn + ; met duinroos/duinriet+ (kortdurig enkele jaar)  (++ duinheide)	Alleen goed bekend en positief voor duinheide en verwijderen duindoorn struweel met duingrasland als resultaat; duinriet/duinroos na enkele jaar weer verruiging  Effect vergrast duingrasland onduidelijk; op licht gebufferd bodem met nabegrazing (liefst konijn) positief	Huidig alleen wild branden in NL; vroeger regulier beheer	verbranden strooisel; bij struweel (vooral duindoorn) ook verbranden wortels; verlagen organisch gehalte; sterke flux nutriënten	verbranden bovengrondse vegetatie, terugkeer duingraslanden mogelijk vanuit gebrand struweel

Maatregel	Type	(Potentieel) perspectief voor biodiverse, oude stadia	Kennislacunes	Mate van toepassing	Effect op bodem	Effect op vegetatie
Aanleggen secundaire stuifkuilen of verkerving zeerreep	H	- dichtbij stuifkuil/kerf; ++ in invloedzone overstuiving/ lichte overpoedering: (N.B. voorzichtig zijn bij soortenrijke stadia, hier liever niet toepassen; vooral bij verzuurd, soortenarm duingrasland positief)	Afstand tot waar overpoedering een effect kan hebben	Verspreid over gebied; nabeheer noodzakelijk	verhogen basenrijkdom in geval van kalkhoudend zand), verlagen organisch stofgehalte, dichtbij kuil/ zeerreep terugzetten successie	Dichtbij kuil/ zeerreep verdwijnen oude stadia; overpoederingszone toename basenminnende soorten in geval van kalkhoudend zand, bevorderen pioniersoorten dichtbij kuil; negatief voor soortenrijkdom graslandpaddenstoelen
Inbreng soorten van donorlocatie	H	+?	Nog experimenteel, onderzoek loopt	Alleen beperkte ervaring in droge duingraslanden – tot nu toe alleen gericht inbrengen van specifieke soorten (bijv. rozenkransje)	Weinig – hangt van soort af?	Verhogen soortenrijkdom? Nog geen bewijs
Inbreng bodemmateriaal van donor locatie	H	Neutraal voor pionier, onbekend voor oude bodems en vegetatie	Alleen op puur kalkrijk zand onderzocht, niet oude, organisch rijke bodems of bestaand grasland <sup>3</sup>	In droge duingraslanden alleen experimenteel – TERRA Dune	Alleen op puur zand getest; bodem donor verandert samenstelling fungi, niet bacteriën ondergronds; vooral bodemchemie verandering door inoculatie in pionier belangrijk, niet bodem biota	vegetatie bepaald in jonge successiestadia ontwikkeling, niet bodeminoculatie: in oude stadia juist anders om is de verwachting

<sup>3</sup> TERRA Dune experiment Meijndel (Gao, C., 2023)

Maatregel	Type	(Potentieel) perspectief voor biodiverse, oude stadia	Kennislacunes	Mate van toepassing	Effect op bodem	Effect op vegetatie
Transplantatie vegetatieplaggen duingrasland	H	+?	nog weinig onderzocht, alleen kalkrijke duinen <sup>4</sup>	Incidenteel om vegetatieontwikkeling te versnellen	Niet onderzocht, toevoeging hele bodem en hiermee verandering bodem met plagmateriaal	Snelle ontwikkeling vegetatie, meteen classificierend als duingrasland

---

<sup>4</sup> Zie bijvoorbeeld Tolman & Pranger (2025) of van Roojen & van der Hagen (2025)

## 11.3 Aanbevelingen voor beheer van oude successiestadia in duingraslanden

Het behoud en herstel van soortenrijke, oude duingraslanden vraagt om een beheer dat goed ecologisch onderbouwd is, en waarin vooral rekening gehouden wordt met lokale condities en historie van een gebied. De interviews en literatuurstudie maken duidelijk dat er geen uniforme aanpak bestaat: wat in het ene gebied werkt, kan elders averechts uitpakken. Toch zijn er zeker algemene richtlijnen te formuleren. Begrazing vormt de spil van het beheer, mits zorgvuldig afgestemd op vegetatietype met aandacht voor timing en intensiteit. Bij het beheer en behoud van oude, soortenrijke duingraslanden is het belangrijk een bepaalde mate aan buffering van de bodem te behouden, zei het door kleine bodemverstoringen zodat kalkrijker zand aan het oppervlak komt, een lichte overpoedering met kalkrijk zand of door buffering via bodemvocht (capillaire opstijging vanuit het diepere grondwater). Een complicerende factor is dat de kenmerkende paddenstoelen uit de wasplatengroep juist gebaat zijn bij het achterwege blijven van overstuiving. Bij het uitvoeren van maatregelen moet hier zoveel mogelijk rekening gehouden mee worden, waarbij de nadruk ligt op kleine, selectieve maatregelen en minder op grote invasieve maatregelen.

### 11.3.1 Belangrijke knoppen voor beheerders

De meest invloedrijke stuurknop is **begrazing**. Niet alleen de aanwezigheid van grazers, maar vooral de vorm van begrazing is een belangrijke succesfactor voor het behoud van diversiteit in duingraslanden. Het type grazer, de seizoensdruk en aanpassing aan het terrein (grootte, reliëf, productiviteit etc.) moeten aansluiten bij het behoud van een soortenrijk duingrasland. Oude, stabiele graslanden met een rijke mycoflora vragen om een constante en niet te intensieve begrazing, terwijl jongere stadia juist profiteren van dynamiek en variatie. Lichte grazers zoals schapen zijn vaak geschikter dan runderen, maar dit hangt af van het vegetatietype en de gewenste structuur. In de Amsterdamse Waterleidingduinen wordt bijvoorbeeld seizoensbegrazing toegepast van juni tot november met koeien of een gescheperde schaapskudde, terwijl op de Waddeneilanden juist winterbegrazing goede resultaten geeft. Maatwerk is dus essentieel.

Naast begrazing is het **toegankelijk maken van duingraslanden voor grazers** ook van groot belang. In kalkrijke duinen groeit struweel snel dicht, waardoor grazers het terrein niet meer bereiken. Het lokaal verwijderen van duindoorn of meidoorn, opent het landschap en vergroot de kans op herstel. In Voorne en het Noordhollands Duinreservaat is gebleken dat machinaal ontstruwelen, gevolgd door begrazing, binnen enkele jaren leidt tot een kruidlaag die meer op het doeltypische duingrasland lijkt. Het behoud van de bodemstructuur en zaadbank is hierbij cruciaal: waar wortels volledig werden verwijderd en ook humus of de organisch rijke zandlaag zijn verwijderd, duurt het decennia voordat er weer een soortenrijke, ouder duingrasland is ontstaan. Bij bodemstoring en tegelijk een organisch rijke bodem is het zeer waarschijnlijk, dat ruderaal soorten lang de vegetatie overheersen en het nabeheer veel aandacht vraagt.

Ook **maaien** kan, waar het terrein dit toelaat, een nuttige aanvulling zijn om biomassa te reduceren en soortenrijkdom te bevorderen, vooral in paddenstoelrijke graslanden. In de Amsterdamse Waterleidingduinen blijkt maaien en afvoeren effectief om oude duingraslanden met een rijke mycoflora in stand te houden.

Stimuleren van **kleinschalige verstuiving** kan mits zorgvuldig toegepast, de pH verhogen door hernieuwde overpoedering en variatie kan toevoegen.

Indien **plaggen** noodzakelijk lijkt, omdat de vegetatie verruigd of zeer soortenarm is, kies dan voor een kleinschalige en ondiepe aanpak, zodat een deel van de zaadbank en organische laag behouden blijft. Een voorbeeld hiervan is het kleinschalige plaggen in de Amsterdamse Waterleidingduinen,

waar binnen tien jaar weer soortenrijke duingraslanden ontstonden dankzij het ondiep verwijderen van de bovenlaag en de nabijheid van goed ontwikkeld duingrasland.

Een nog te weinig gebruikte maar wel een maatregel die vaak succesvol is voor het herstel van duingrasland, is een **beheerbrand** ('prescribed burning'). Maatschappelijk geen makkelijk thema en het vraagt een deskundigheid die nog niet overal beschikbaar is. Dit zijn belangrijke redenen waarom beheerders nog nauwelijks gebruik maken van deze maatregel. Indien snel een hergroei van duingrasland in een nieuw aangelegd gebied of kale zandvlakte gewenst is, lijkt het **plaatsen van duingraslandplaggen** passend bij het bodemtype een relatief nieuwe en succesvolle maatregel.

### 11.3.2 Aandachtspunten

De grootste valkuilen liggen bij te intensieve ingrepen en het negeren van lokale variatie. Overbegrazing, zoals bij hoge dichtheden damherten in de Amsterdamse Waterleidingduinen, kan leiden tot een kale grasmat zonder bloeiende planten, waardoor insecten en korstmossen verdwijnen. Brand is als gecontroleerd instrument wel wenselijk: branden kan het kalkrijke duindoornstruweel omvormen naar duingrasland maar een te intensieve wildbrand in de zomer kan tot langdurige verarming van de soortenrijkdom van duingraslanden lijden (onder andere dominantie van Grijs kronkelsteeltje). Plaggen en chopperen verwijderen niet alleen organische stof, maar ook bodemleven en mycorrhiza; mycologische waarden kunnen hierdoor voor vele decennia verdwijnen.

## 11.4 Aanbevelingen voor aanvullend en verdiepend onderzoek

Tijdens het uitvoeren van het onderzoek en afronden van deze rapportage is gebleken dat er nog veel meer mogelijk is met de verzamelde datasets, maar ook dat met aanvullende informatie de verzamelde data nog veel waardevoller kan zijn. In deze paragraaf worden kort de belangrijkste aanbevelingen voor vervolgstudies besproken.

### 11.4.1 Aanvulling dataset en verbreden onderzoek

Ondanks de omvang van de verzamelde datasets, bleken er nog leemtes te zijn in. Zo is bijvoorbeeld wel gebruik gemaakt van een Europees dataset met een grote range aan stikstofdepositie van duingraslanden en bodemchemie, samengesteld door Aggenbach en Krajenbrink (2021), maar het lijkt erg moeilijk te zijn hiervan goede en oude luchtfoto's te vinden. In het kader van dit onderzoek zijn verschillende partijen (o.a. in Duitsland) benaderd voor aanvullende informatie om dit wel te kunnen afleiden, maar dit heeft weinig tot niets opgeleverd.

Het was enorm waardevol om van één locatie zowel vegetatie, mycoflora, bodemchemie en de samenstelling en abundantie van ondergrondse schimmels en bacteriën te kunnen onderzoeken. De focus lag nu op een kalkrijk duingebied, de Middel- en Oostduinen en op duingraslanden. Een uitbreiding van deze aanpak naar andere vegetatietypen en kalkarme duinregio's lijkt dan zeer voor de hand liggend.

#### **11.4.2 Dataset beheermaatregelen**

Dit onderzoek maakt – nog maar eens - duidelijk dat er grote regionale (en zelfs lokale) verschillen zijn tussen duingraslanden en hoe vegetaties zich totaal verschillend ontwikkelen, ogenschijnlijk onder min of meer vergelijkbare omgevingscondities. Het is evident dat beheer, beheerveranderingen, inrichtingsmaatregelen en veranderingen in gebruik een van de grootste verklarende factoren kunnen zijn voor veranderingen in de biodiversiteit van duingraslanden.

Vegetatieopnames verzameld binnen het Landelijk Meetnet Flora (CBS, 2019) zijn in veel gevallen geannoteerd met waarnemingen van de opnemers met betrekking tot beheer en inrichting, en beschikbaar in de Turboveg database. Deze annotaties zijn echter veelal gebaseerd op waarnemingen op één moment (in de drie jaar), en het is dus heel goed mogelijk dat relevante activiteiten niet opgemerkt kunnen worden.

Beheerders van duingebieden hebben allen een andere manier, soms digitaal systeem, maar vaak ook versnipperd om beheerinformatie op te slaan. Waar er een gedigitaliseerd, centraal systeem is zal dit vooral gericht zijn op meer recentere beheer en ingrepen en niet maatregelen die langer geleden genomen zijn, maar nog wel steeds heel relevant.

Voor een gedegen analyse van de beheermaatregelen zou het zeer wenselijk zijn om van alle geselecteerde PQ's en meetlocaties – in elk aspect van deze studie – een gedetailleerd overzicht van historisch beheer beschikbaar te hebben. Waarbij in ieder geval type beheermaatregel/ ingreep, jaar en maand van ingreep, wijze van uitvoering van maatregel (begrazingsdichtheid, type gebruikte machine, diepte plaggen etc.), omvang (in tijd en ruimte) van maatregel, maar ook het beoogde doel van de maatregel.

Met deze informatie is het namelijk niet alleen mogelijk om naar verwachting beter de waargenomen patronen uit de analyses in deze studie te verklaren, maar het zou ook verder kunnen bijdragen aan het finetunen van beheermaatregelen die momenteel onderdeel uitmaken van de toolbox van de duinbeheerders.

Dit is echter een enorme uitzoekklus, waardoor dit ook niet binnen de termijn en reikwijdte van dit project uitgevoerd kon worden. Voor veel locaties en PQ's zal het überhaupt niet meer mogelijk zijn om een beheergeschiedenis te achterhalen. Toch is het zeer de moeite waard deze verdieping verder te verkennen.

#### **11.4.3 Statistische analyse: non-parametrisch mixed model**

De resultaten van deze studie benadrukken de complexiteit van relaties tussen milieuparameters, ouderdom en respons variabelen. Om de factoren die van invloed zijn op de biodiversiteit te ontrafelen, is een Mixed-model aanpak nodig, waar alle (mogelijk) verklarende variabelen in een model samengebracht worden: namelijk bodem pH, organische stofgehalte, leeftijd, stikstofdepositie en kalkrijkdom, inclusief interacties tussen leeftijd, bodem pH en organische stofgehalte. Aangezien PQ's geclusterd zijn binnen verschillende bemonsteringslocaties (Noordhollands Duinreservaat, Luchterduinen, Middel- en Oostduinen, Meijendel en Newborough Warren), moeten al deze locaties als een willekeurig effect in het model worden opgenomen. De huidige gegevens maken deze aanpak echter niet mogelijk. De stratificatie in historische stikstofdepositie was beperkt tot slechts één locatie met lage depositie (Newborough Warren) en vijf locaties met hoge depositie in Nederland, waardoor het effect van stikstof niet kan worden gescheiden van locatiespecifieke kenmerken.

Om het effect van stikstofdepositie op de soortenrijkdom in oude duingraslanden goed te kunnen beoordelen, is het nodig om gegevens te verzamelen van meer locaties met een lage depositie. (Zie ook 11.4.2) Dit zou ook de steekproefomvang vergroten (momenteel zes locaties), wat de beperkende factor is voor het aantal voorspellende variabelen en interacties dat in het model kan worden opgenomen. Helaas viel dit buiten het bereik van wat voor dit project kon worden verzameld. Een alternatief zou zijn om gegevens te verzamelen over PQ-specifieke stikstofniveaus in plaats van locaties met hoge of lage stikstofdepositie. Dit zou kunnen worden gedaan door PQ-locaties op stikstofdepositiekaarten in kaart te brengen om zodoende continue stikstofdepositievariabele te verkrijgen. Bovendien zou de categorisering van kalkrijkdom kunnen worden gekwantificeerd door deze op PQ-niveau te meten in plaats van op grove locatiecategorieën. Deze verbeteringen zouden een robuust model mogelijk maken om te testen wat de biodiversiteit in oude duingraslanden beïnvloedt.

## 12 Referenties

- Aggenbach, C. J. S., Kooijman, A. M., Bartholomeus, R. P., & Fujita, Y. (2013).** Herstelbaarheid van droge duingraslanden in relatie tot accumulatie van organisch stof en stikstof in de bodem (Issue 2013.028). KWR.
- Aggenbach, C. J. S., Kooijman, A. M., Fujita, Y., van der Hagen, H., van Til, M., Cooper, D., & Jones, L. (2017).** Does atmospheric nitrogen deposition lead to greater nitrogen and carbon accumulation in coastal sand dunes? *Biological Conservation*, *212*, 416–422.
- Aggenbach, C., Arens, S., Fujita, Y., Kooijman, A., Neijmeijer, T., Nijssen, M., Stuyfzand, P., van Til, M., van Boxel, J., & Cammeraat, L. (2018).** Herstel grijze duinen door reactiveren kleinschalige dynamiek. OBN223-DK. VBNE, Driebergen.
- Aggenbach, C., Krajenbrink, H.J. (2021).** International dataset for studying the combined influence of N-deposition and climate on European coastal dune grasslands and inland acid grasslands. KWR-report 2021.044.
- Annema, M., Aggenbach, C. J. S., & Jansen, A. J. M. (2020).** Het vroom ontrafeld. Veertig jaar waterwinning en natuurbeheer in de Middel- en Oostduinen op Goeree. Evides Waterbedrijf, Rotterdam / Natuurmedia, Goedereede.
- Arens, S. M., Everts, F. H., Kooijman, A. M., Lammerts, E. J., Leek, S. T., Nijssen, M., van der Valk, B., & de Vries, N. P. J. (2013).** Geomorfologische en ecologische effecten van zandsuppleties op duinen. *De Levende Natuur*, *114*, 246–251.
- Aristou, A. (2025).** The ecological effects of foredune dynamics on the coastal dunes of Texel and Vlieland (Master's thesis, University of Amsterdam).
- Arnolds, E. (1981).** Ecology and coenology of macrofungi in grasslands in Drenthe, The Netherlands.
- Arnolds, E. (1994).** Paddestoelen en graslandbeheer. In Th. Kuyper (Ed.), *Paddestoelen en natuurbeheer* (Wet. Med. KNNV, 212, pp. 74–89).
- Arnolds, E., & Veerkamp, M. (2008).** Basisrapport Rode Lijst Paddenstoelen. Nederlandse Mycologische Vereniging, Utrecht.
- Arnolds, E., & van den Berg, A. (2013).** Beknopte standaardlijst van de Nederlandse paddenstoelen. Nederlandse Mycologische Vereniging.
- Arnolds, E. (2015a).** Wasplatengraslanden in Nederland. Deel I. Ecologische en vegetatiekundige aspecten. *Stratiotes*, *47*, 45–75.
- Arnolds, E. (2015b).** Wasplatengraslanden in Nederland II: de belangrijkste terreinen en natuurbeheersaspecten. *Stratiotes*, *48*, 15–32.

- Austin, A. T., & Ballaré, C. L. (2010).** Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(10), 4618-4622.
- Bakker, J., de Vries, Y., & Smit, C. (2013).** De effectiviteit van hooien met verschillende frequenties na 40 jaar. *De Levende Natuur*, *114*, 244–245.
- Bakker, T. W. M., Klein, J. A., & van Zadelhoff, F. J. (1982).** Nederlandse duinen, Landschapsecologie. Pudoc, Wageningen.
- Bas, C., Th.W. Kuyper, M.E. Noordeloos & E.C. Vellinga (eds) (1988).** Flora Agaricina Neerlandica 1. Balkema, Rotterdam, Brookfield.
- Berendse, F. (1990).** Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. *Journal of Ecology*, *78*, 413–427.
- Birkebak, J. M., Mayor, J. R., Ryberg, K. M., & Matheny, P. B. (2013).** A systematic, morphological and ecological overview of the Clavariaceae (Agaricales). *Mycologia*, *105*, 896–911.
- Blume, H. P., Brümmer, G. W., Fleige, H., Horn, R., Kandeler, E., Kögel-Knabner, I., Kretschmas, R., Stahr, K., & Wilke, B. M. (2015).** Chemical properties and processes. In *Scheffer/Schachtschabel Soil Science* (pp. 123-174). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Bobbink, R., Loran, C., & Tomassen, H. (2022).** Review and revision of empirical critical loads of nitrogen for Europe. German Environment Agency, Texte 110/2022.
- Boertmann, D. (2010).** The genus *Hygrocybe*. Fungi of Northern Europe 1 (2nd ed.). Svampetryk, Greve, Denmark.
- Bol, W., & Groenendijk, D. (2025).** Terugkeer bijzondere duinsoorten Meeuwenlekken na omvorming bos. *Tussen Natuur en Dijk, Natuur in Noord-Holland*, *24*, 8–11.
- Bonte, D., & Maes, D. (2008).** Trampling affects the distribution of specialised coastal dune arthropods. *Basic and Applied Ecology*, *9*, 426.
- Bremer, P. (2014).** Paddenstoelen in het Kievitsbloemhooiland (Fritillario-Alopecuretum) (Natura2000, habitatype H6510B). *Coolia*, *57*, 109–114.
- Brouwer, E. (2023).** Paddenstoelen als indicatoren voor bodemsamenstelling en natuurkwaliteit. Nederlandse Mycologische Vereniging. [https://drive.google.com/file/d/1YUfn6pOFh-dorSoHyQvFZ\\_9I9PUejVHN/view](https://drive.google.com/file/d/1YUfn6pOFh-dorSoHyQvFZ_9I9PUejVHN/view)
- Brouwer, E. (2024).** Graslandpaddenstoelen zonder grasland, deel 1: lanen. *Coolia*, *67*(2), 51–60.
- Brouwer, E. (2025a).** Graslandpaddenstoelen zonder grasland, deel 2: bossen. *Coolia*, *68*(2), 59–71.
- Brouwer, E. (2025b).** Paddenstoelen als indicatoren voor natuurontwikkeling op voormalige landbouwgronden. *Vakblad Bodem* *35*(5): 6-9.

**Brunbjerg, A. K., Svenning, J. C., & Ejrnæs, R. (2014).** Experimental evidence for disturbance as key to the conservation of dune grassland. *Biological Conservation*, *174*, 101–110.

**Brundett, M. C. (2009).** Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, *320*, 37–77.

**Buskens, B. (2025).** Diverse grasslands, diverse nitrification: a study across the Netherlands. Stageverslag Radboud Universiteit, Afdeling Microbiologie & Onderzoekcentrum B-WARE.

**Cairney, J. W. G., & Meharg, A. A. (2003).** Ericoid mycorrhiza: a partnership that exploits harsh edaphic conditions. *European Journal of Soil Science*, *54*, 735–740.

**Callahan, B. J., McMurdie, P. J., Rosen, M. J., Han, A. W., Johnson, A. J., & Holmes, S. P. (2016).** DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature methods*, *13*(7), 581–583. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3869>

**Caporaso, J. G., Lauber, C. L., Walters, W. A., Berg-Lyons, D., Lozupone, C. A., Turnbaugh, P. J., Fierer, N., & Knight, R. (2011).** Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(Supplement 1), 4516–4522. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000080107>

**CBS. (2019).** Handleiding voor het Landelijk Meetnet Flora - Milieu- en Natuurkwaliteit. Centraal Bureau voor de Statistiek. <https://www.netwerkecologischemonitoring.nl/wp-content/uploads/2020/04/Veldhandleiding.pdf>

**Cromsigt, J., Wassen, M., Groenendijk, D., Rodriguez, E., Kivit, H., & Voeten, H. (2017).** 10 jaar ecologische monitoring van de Kraansvlak wisentpilot. *Vakblad Natuur, Bos en Landschap*, *138*, 7–13.

**De Beer, R., & Nienhuis, P. (2009).** Schapenwei en Oosterduinrel in de AWD. Van der Goes en Groot Ecologisch Onderzoeks- en Adviesbureau, G&G-rapport 2009-3.

**De Bruijn, M. (2024).** From shrub to dune grassland: how do we go back? How do management measures affect chemical soil properties and the shift in vegetation composition. Master thesis, Radboud Universiteit/Onderzoekcentrum B-WARE.

**Dekker, J. J. A., Drees, J. M., Moerman, M. P., Nijssen, M., Oostermeijer, J. G. B., & Seip, L. (2022).** Herstel konijnenpopulaties in de kustduinen. Rapport OBN-2017-86-DK, VBNE, Driebergen.

**Díaz-Escandón, D., Tagirdzhanova, G., Vanderpool, D., Allen, C. C. G., Aptroot, A., et al. (2022).** Genome-level analyses resolve an ancient lineage of symbiotic ascomycetes. *Current Biology*, *32*(23), 5209–5218.

**Ejrnæs, R., & Bruun, H. H. (1995).** Prediction of grassland quality for environmental management. *Journal of Environmental Management*, *41*, 171–183.

- Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Maestre, F. T., Roger, E., Reynolds, J. F., & Whitford, W. G. (2011).** Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology letters*, *14*(7), 709-722.
- Ellenberg, H. (1996).** *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. Stuttgart: Ulmer.
- Enderle, E., Hou, F., Hinojosa, L., Kottman, H., Kasirga, N., & de Vries, F. T. (2025).** Plant–soil feedback responses to drought are species-specific and only marginally predicted by root traits. *Plant and Soil*, *511*, 1205–1220.
- Erfanzadeh, R., Kamali, P., Ghelichnia, H., & Pétilion, J. (2016).** Effect of grazing removal on aboveground vegetation and soil seed bank composition in sub-alpine grasslands of northern Iran. *Plant Ecology & Diversity*, *9*(3), 309-320.
- Ernst, W. H. O., van Duin, W. E., & Oolbekking, G. T. (1984).** Vesicular-arbuscular mycorrhiza in dune vegetation. *Acta Botanica Neerlandica*, *33*, 151–160.
- Everts, F. H., de Vries, N. P. J., Tolman, M. J., Jongman, M., Pranger, D. P., Lammerts, E. J., Grootjans, A. P., & Kooijman, A. M. (2013).** *Vegetatie-trends van N-depositie gevoelige duinhabitats op de Waddeneilanden* (Rapport nr. 2013/OBN180-DK). Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken.
- Ewald, J. (2003).** The calcareous riddle. *Folia Geobotanica*, *38*, 357–366.
- Fruleux, A., Duclercq, J., Dubois, F., & Decoc, G. (2023).** First report of ectomycorrhizae in *Prunus serotina* in the exotic range. *Plant and Soil*, *484*, 171–181.
- Fottner, S. (2006)** Traditionelle Schafbeweidung und ihre Auswirkung auf den Nährstoffhaushalt von Calluna-Heiden Nordwestdeutschlands. Dissertation Universität Lüneburg.
- Fujita, Y., & Aggenbach, C. J. S. (2015a).** Effects of mowing, sod-cutting, and drift sand on development of soil and vegetation in Grey Dunes. KWR Rapport 2015.029.
- Fujita, Y., & Aggenbach, C. J. S. (2015b).** Patterns of soil development and plant species diversity in Grey Dunes in Meijendel. KWR Watercycle Research Institute.
- Geelen, L., & Wiltink, M. (2021).** Vaarwel Adelaarsvaren? *Natuuronderzoek: Natuurberichten uit de Amsterdamse Waterleidingduinen*, *30*, 2–4.
- Griffith, G. W., Easton, G. L., & Jones, A. W. (2002).** Ecology and diversity of waxcap (*Hygrocybe* spp.) fungi. *Botanical Journal of Scotland*, *54*, 7–22.
- Griffith, G. W., Gamarra, J. G. P., Holden, E. M., Mitchel, D., Graham, A., Evans, D. A., Evans, S. E., Aron, C., Noordeloos, M. E., Kirk, P. M., Smith, S. L. N., Woods, R. G., Hale, A. D., Easton, G. L., Ratkowsky, D. A., Stevens, D. P., & Halbwachs, H. (2013).** The international conservation importance of Welsh 'waxcap' grasslands. *Mycosphere*, *4*, 969–984.

- Halbwachs, H., Easton, G. L., Bol, R., Hobbie, E. A., Garnett, M. H., Peršoh, D., Dixon, L., Ostle, N., Karasch, P., & Griffith, G. W. (2018).** Isotopic evidence of biotrophy and unusual nitrogen nutrition in soil-dwelling Hygrophoraceae. *Environmental Microbiology*. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14327>
- Hennekens, S. M., & Schaminée, J. H. J. (2001).** TURBOVEG, a comprehensive database management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 12(4). <https://doi.org/10.2307/3237010>
- Hodgkin, S. E. (1984).** Scrub encroachment and its effects on soil fertility on Newborough Warren, Anglesey, Wales. *Biological Conservation*, 29(2), 99-119.
- Hoeksema, J. D., Chaudhary, B. V., Gehring, C. A., Johnson, N. C., Karst, J., Koide, R. T., Pringle, A., Zabinski, C., Bever, J. D., Moore, J. C., Wilson, G. W. T., Klironomos, J. N., & Umbanhowar, J. (2010).** A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters*, 13, 394–407.
- Isermann, M., & Cordes, H. (1992).** Changes in dune vegetation on Spiekeroog (East Frisian Islands) over a 30-year period. In R. W. G. Carter, T. G. F. Curtis, & S. M. J. Sheehy (Eds.), *Coastal dunes: Geomorphology, ecology, and management for conservation* (pp. 201–209). Balkema.
- Isermann, M., Diekmann, M., & Heemann, S. (2007).** Effects of the expansion by *Hippophaë rhamnoides* on plant species richness in coastal dunes. *Applied Vegetation Science*, 10(1), 33-42.
- Jalink, L. M., Nauta, M. M., & Becker, A. G. (2000).** De mycoflora van het Groot Zwanterveld en enkele andere duingraslanden in de Amsterdamse Waterleidingduinen in relatie tot beheer en vegetatie. Rapport Gemeentewaterleidingen, Amsterdam & Myco-consult, Oegstgeest.
- Jalink, L. M. (2011).** Wasplaatgraslanden in de Amsterdamse Waterleidingduinen: De resultaten van bijna 10 jaar monitoring. Myco-consult / Waternet.
- Jansen, F., & Dengler, J. (2008).** GermanSL: Eine universelle taxonomische Referenzliste für Vegetationsdatenbanken. *Tuexenia*, 28.
- Jia, M., Kooijman, A., Bol, R., Wessel, W. W., Hassler, K., & Tietema, A. (2025).** Gross soil N transformations and microbial communities in Luxembourg beech forest (*Fagus sylvatica* L.) soils along a pH gradient. *Geoderma*, 454, 117194. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2024.117194>
- Jobbágy, E. G., & Sala, O. E. (2000).** Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications*, 10(2), 541-549.
- Jones, M. L. M., Wallace, H. L., Norris, D., Brittain, S. A., Haria, S., Jones, R. E., Rhind, P. M., Reynolds, B. R., & Emmett, B. A. (2004).** Changes in vegetation and soil characteristics in coastal sand dunes along a gradient of atmospheric nitrogen deposition. *Plant Biology*, 6, 598–605.
- Jones, L., Stevens, C., Rowe, E. C., Payne, R., Caporn, S. J. M., Evans, C. D., Field, C., & Dale, S. (2017).** Can on-site management mitigate nitrogen deposition impacts in non-wooded habitats? *Biological Conservation*, 212, 464–475.

**Jordal, J. B., Evju, M., & Gaarder, G. (2016).** Habitat specificity of selected grassland fungi in Norway. *Agarica*, 37, 5–32.

**Jungerius, P. D., & van der Meulen, F. (1988).** Erosion processes in a dune landscape along the Dutch coast. *Catena*, 15, 217–228.

**Kaee, M. E., Hu, F., Bak, J. L., Strandberg, M. T., & Damgaard, C. F. (2024).** How do nitrogen deposition, mowing, and deer grazing drive vegetation changes on dune heaths? *Ecologies*, 5, 116–131.

**Keizer, P.-J. (2003).** Paddenstoelvriendelijk natuurbeheer. KNNV uitgeverij.

**Ketner-Oostra, R., & Sykora, K. V. (2000).** Vegetation succession and lichen diversity of dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments. *Journal of Coastal Conservation*, 6, 191–2006.

**Ketner-Oostra, R., & Sykora, K. V. (2004).** Decline in lichen diversity in calcium-poor coastal dune vegetation since the 1970s, related to grass and moss encroachment. *Phytocoenologia*, 34, 521–549.

**Ketner-Oostra, R., van der Peijl, M. J., & Sykora, K. V. (2006).** Restoration of lichen diversity in grass-dominated vegetation of coastal dunes after wildfire. *Journal of Vegetation Science*, 17, 147–156.

**King, J. Y., Brandt, L. A., & Adair, E. C. (2012).** Shedding light on plant litter decomposition: advances, implications and new directions in understanding the role of photodegradation. *Biogeochemistry*, 111(1), 57–81.

**Kinsbergen, D. T. P., Kooijman, A. M., Morrien, E., English, K., & Oostermeijer, J. G. B. (2025).** Abiotic and biotic drivers of soil microbial diversity in an intensively grazed natural ecosystem. *npj Biodiversity*, 4(1), 10. <https://doi.org/10.1038/s41531-025-00110-0>

**Kohyani, P. T., Bossuyt, B., Bonte, D., & Hoffmann, M. (2008).** Grazing as a management tool in dune grasslands: Evidence of soil and scale dependence of the effect of large herbivores on plant diversity. *Biological Conservation*, 141, 1687–1694.

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

**Kooijman, A. M., Dopheide, J. C. R., Sevink, J., Takken, I., & Verstraten, J. M. (1998).** Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes; lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands. *Journal of Ecology*, 86, 511–526.

**Kooijman, A. M., & Smit, A. (2001).** Grazing as a measure to reduce nutrient availability and plant productivity in acid dune grasslands and pine forests in the Netherlands. *Ecological Engineering*, 17, 63–77.

**Kooijman, A. M., & Besse, M. (2002).** On 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.

**Kooijman, A. M., M. Besse, R. Haak, J. H. Boxtel, H. Esselink, C. ten Haaf, M. Nijssen, M. van Til, & C. van Turnhout. (2005).** Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiering in open droge duinen: Eindrapport fase 2. Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Ede. Rapport DK nr. 2005/dk008-O.

**Kooijman, A. M., Lubbers, I., & Van Til, M. (2009).** Iron-rich dune grasslands: Relations between soil organic matter and sorption of Fe and P. *Environmental Pollution*, *157*, 3158–3165.

**Kooijman, A. M., Bloem, J., Cerli, C., Jagers op Akkerhuis, G. A. J. M., Kalbitz, K., Dimmers, W., Vos, A., Peest, A. K., & Kemmers, R. H. (2014).** Stikstofkringloop in kalkrijke en kalkarme duinbodems en de implicaties daarvan voor de effectiviteit van plaggen. Rapport nr. 2014/OBN 189-DK. Directie Agro-kennis, Ministerie van Economische Zaken.

**Kooijman, A. M., van Til, M., Noordijk, E., Remke, E., & Kalbitz, K. (2017).** N-deposition and grass-encroachment in calcareous and acidic Grey Dunes (H2130) in NW-Europe. *Biological Conservation*, *212*, 406–415.

**Kooijman, A. M., Morriën, E., Jagers op Akkerhuis, G., Missong, A., Bol, R., Klumpp, E., van Hall, R., van Til, M., Kalbitz, K., & Bloem, J. (2020).** Resilience in coastal dune grasslands: pH and SOM effects on P nutrition, plant strategies and soil communities. *Ecosphere*, *11*(5), e03175.

**Kooijman, A. M., Arens, S. M., Postema, A. E. L., van Dalen, B. R., & Cammeraat, L. H. (2021).** Lime-rich and lime-poor coastal dunes: Natural blowout activity differs with sensitivity to high N deposition through differences in P availability to the vegetation. *Science of the Total Environment*, *779*, 146461.

**Kooijman, A., & van Til, M. (2023).** *Daling stikstofdepositie duinen: aanzet tot herstel vegetatie.* *Levende Natuur*, *124*, 105–110.

**Kozioł, L., & Bever, J. D. (2015).** Mycorrhizal response trades off with plant growth rate and increases with plant successional status. *Ecology*, *96*(7), 1768–1774.

**KWR Watercycle Research Institute. (2019).** *Kustduinen: Status quo, toekomst en maatregelen.* Nieuwegein.

**Kutiel, P., Peled, Y., & Geffen, E. (2000).** The effect of removing shrub cover on annual plants and small mammals in a coastal sand dune ecosystem. *Biological Conservation*, *94*(2), 235–242.

**Lochetta, M. (2025).** *Assessing the ecological effects of foredune dynamics: A comparative analysis of 2012 and 2025 in the North Holland Dune Reserve* (MSc thesis). University of Amsterdam.

**Lodge, D. J., Padamsee, M., Matheny, P. B., Aime, M. C., Cantrell, S. A., Boertmann, D., Kovalenko, A., Vizzini, A., Dentinger, B. T. M., Kirk, P. M., Ainsworth, A. M., Moncalvo, J.-M., Vilgalys, R., Larsson, E., Lücking, R., Griffith, G. W., Smith, M. E., Norvell, L. L., Desjardin, D. E., Redhead, S. A., Ovrebo, C. L., Lickey, E. B., Ercole, E., Hughes, K. W., Courtecuisse, R., Young, A., Binder, M., Minnis, A. M., Lindner, D. L., Ortiz-Santana, B., Haight, J., Læssøe, T., Baroni, T. J., Geml, J., & Hattori, T. (2013).** Molecular phylogeny, morphology, pigment chemistry and ecology in Hygrophoraceae (Agaricales). *Fungal Diversity*, *64*(1), 1–99.

**McHugh, R., Mitchel, D., Wright, M., & Anderson, R. (2001).** *The fungi of Irish grasslands and their ...* [incomplete citation—add journal/book info if available].

**Mourik, J., & Oosterbaan, B. W. J. (2020).** *Invloed van Damherten op de vegetatie in de AWD: een analyse van flora- en vegetatiegegevens tussen 1997 en 2017.* Van der Goes en Groot ecologisch onderzoeks- en adviesbureau, rapport 2020-6.

**Neefjes, M. (2018).** Stelling: “Uitzetten van konijnen in de duinen is onzin”. *Vakblad Natuur Bos Landschap*, 145, 8–9.

**Newton, A. C., Davy, L. M., Holden, E., Silverside, A., Watling, R., & Ward, S. D. (2003).** Status, distribution and definition of mycologically important grasslands in Scotland. *Biological Conservation*, 111, 11–23.

**Nguyen, N. H., Song, Z., Bates, S. T., Branco, S., Tedersoo, L., Menke, J., Schilling J.S., & Kennedy, P. G. (2016).** FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal ecology*, 20, 241–248.

**Nijssen, M., Wouters, B., Vogels, J., Kooijman, A. M., van Oosten, H., van Turnhout, C., Wallis de Vries, M., Dekker, J., & Janssen, I. (2014).** *Begrazingsbeheer in relatie tot herstel van faunagemeenschappen in droge duingraslanden. Eindrapportage 2009-2013.* Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken, Rapport nr. 2014/OBN 190-DK.

**Nitare, J. (1988).** Jordtunger, en svampgrupp på tillbakagång i naturliga fodermarker. *Botaniska Tidskriften*, 82, 341–368.

**Ohenoja, E., Wang, Z., Townsend, J. P., Mitchel, D., & Voitk, A. (2010).** Northern species of earth tongue genus *Thuemenidium* revisited, considering morphology, ecology and molecular phylogeny. *Mycologia*, 102, 1089–1095.

**Oosterbaan, B. J. W. (2025).** *Florakartering Amsterdamse Waterleidingsduinen, Boogkanaal en de Blink 2023-2024.*

**Öster, M. (2008).** Low congruence between the diversity of Waxcap (*Hygrocybe* spp.) fungi and vascular plants in semi-natural grasslands. *Basic and Applied Ecology*, 9, 514–522.

**Ozinga, W. A., Arnolds, E., Keizer, P. J., & Kuyper, T. W. (2013).** *Paddenstoelen in het natuurbeheer.* OBN Preadvies Paddenstoelen.

**Pakeman, R. J., Alexander, J., Brooker, R., Cummins, R., Fielding, D., Gore, S., Hewison, R., Mitchell, R., Moore, E., Orford, K., Pemberton, C., Trinde, C., & Lewis, R. (2016).** Long-term impacts of nitrogen deposition on coastal plant communities. *Environmental Pollution*, 212, 337–347.

**Plassmann, K., Edwards-Jones, G., & Jones, M. L. M. (2008).** The effects of low levels of nitrogen deposition and grazing on dune grassland. *Science of the Total Environment*, 407, 1391–1404.

**Provoost, S., Jones, M. L., & Edmonson, S. E. (2011).** Changes in landscape and vegetation of coastal dunes in northwest Europe: A review. *Journal of Coastal Conservation*, 15, 207–226.

**Provoost, S., Van Gompel, W., & Vercruyse, E. (2020).** *Beheerevaluatie kust. Eindrapport 2015-2019*. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, 2020(18). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. <https://doi.org/10.21436/inbor.18039583>

**Qu, L., Wang, M., & Biere, A. (2021).** Interactive effects of mycorrhizae, soil phosphorus, and light on growth and induction and priming of defense in *Plantago lanceolata*. *Frontiers in Plant Science*, *12*, 647372.

**Raven, J. A., Lambers, H., Smith, S. E., & Westoby, M. (2018).** Costs of acquiring phosphorus by vascular land plants: Patterns and implications for plant coexistence. *New Phytologist*, *217*, 1420–1427.

**Remke, E., Brouwer, E., Kooijman, A. M., Blindow, I., Esselink, H., & Roelofs, J. G. M. (2009).** Even low to medium nitrogen deposition impacts vegetation of dry, coastal dunes around the Baltic Sea. *Environmental Pollution*, *157*, 792–800.

**Remke, E., Brouwer, E., Kooijman, A. M., Blindow, I., & Roelofs, J. G. M. (2010).** Low atmospheric nitrogen loads lead to grass encroachment in coastal dunes, but only on acid soil. *Ecosystems*, *12*, 1173–1188.

**Schaminée, J. H. J., Stortelder, A. H. F., & Weeda, E. J. (1996).** *De Vegetatie van Nederland deel 3. Graslanden, zomen en droge heiden*. Opulus press, Uppsala/Leiden.

**Schaminée, J., Haveman, R., Hommel, P. W. F. M., Janssen, J. A. M., de Ronde, I., Schipper, P. C., Weeda, E. J., van Dort, K. W., & Bal, D. (2017).** *Revisie vegetatie van Nederland*. Westerlaan Publisher.

**Seitzman, B. H., Ouimette, A., Mixon, R. L., Hobbie, E. A., & Hibbett, D. S. (2011).** Conservation of biotrophy in Hygrophoraceae inferred from combined stable isotope and phylogenetic analysis. *Mycologia*, *103*(2), 280–290.

**Slings, Q. L. (1994).** De kalkgraslanden van de duinen. *De Levende Natuur*, *95*, 120–130.

**Smith, S. E., & Smith, F. A. (2011).** Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: New paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, *62*, 227–250.

**Smith, D. P., & Peay, K. G. (2014).** Sequence depth, not PCR replication, improves ecological inference from next generation DNA sequencing. *PLoS one*, *9*(2), e90234.

**Smits, N. A. C., & Kooijman, A. M. (2014).** *Herstelstrategie H2130A: Grijze duinen (kalkrijk)*.

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

**Sparrius, L. B., & Kooijman, A. M. (2012).** Langere-termijneffecten van een invasie van Grijs kronkelsteeltje in kustduinen en stuifzanden. OBN-publicatie Bosschap; Bedrijfschap voor Bos en

Natuur, Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie, Directie Kennis en Innovatie, 40 pp.

**Sparrius, L. B., & van der Hak, D. D. (2021).** *Trends van planten in het LMF-A in Berkheide, Meijendel en Solleveld in de periode 1999–2019* (FLORON-rapport 2021.010). FLORON.

**Sparrius, L. B., Dijnsens, M. J., Kollen, D., Riksen, M. J. P. M., & van Strien, A. J. (2025).** Nitrogen deposition increases spontaneous forest establishment and loss of lichen vegetation in inland dune areas across the Netherlands. *Applied Vegetation Science*, 28, e70029.

**Staatsbosbeheer. (2025).** Duinen en konijnen, een perfect duo. *Nature Today*, 33546.

**Stoutjesdijk, P. H., & Barkman, J. J. (1992).** *Microclimate, vegetation and fauna*. Opulus Press, Uppsala, SE.

**Stuyfzand, P. J., Aggenbach, C. J. S., & Fujita, Y. (2019).** Ontkalking en verzuring van de Nederlandse

**Ten Harkel, M. J., & van der Meulen, F. (1996).** Impact of grazing and atmospheric nitrogen deposition on the vegetation of dry coastal dune grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 6, 445–452.

**Tolman, M.E. & Pranger, D.P. (2025)** Vegetatie- en florakartering Natuurbruggen Zuid Kennemerland, 2024. EGG consult & Pranger en Tolman ecologen, Groningen.

**Vaessen, A., & Noordeloos, M. (2024).** De Van Limburg Stirumvallei: Paddenstoelenhotspots in de duinen. *Coolia*, 67(4), 166–184.

**Van Breukelen, L., Cosyns, E., & van Wieren, S. (2002).** Wat weten we van terugdringen van duinstruwelen door herbivore zoogdieren? *Levende Natuur*, 103(3), 101–105.

**Van der Hagen, H. G. J. M. (2022).** *Rabbits rule: Evaluating livestock grazing in coastal sand dunes of Meijendel, the Netherlands* (Doctoral dissertation, Wageningen University).

**Van der Meulen, F., Kooijman, A. M., Veer, M. A. C., & van Boxel, J. H. (1996).** *Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiering in open droge duinen. Eindrapport Fase I: 1991-1995*. Amsterdam.

**Van der Spek, V. (2024).** The impact of fallow deer (*Dama dama*) grazing on the biodiversity of a Dutch coastal dune system. *Lutra*, 67, 3–20.

**Van Haperen, A. M. M. (2009).** *Een wereld van verschil: Landschap en plantengroei van de duinen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden* (Doctoral dissertation, Wageningen University).

**Van Haperen, A., Oostermeijer, G., Arens, B., Kooijman, A., & van Til, M. (2020).** Maatwerk voor Liggend Bergglas. *De Levende Natuur*, 121, 215–219.

**Van Hinsberg, A., & van der Hoek, D. C. J. (2003).** Oproep: meer onderzoek naar oorzaken van verstruiking. *De Levende Natuur*, 104, 58–59.

- van Rooijen, N.M. & van der Hagen, H.J.G.M. (2024)** Transplantaties van Grijs duingrasland op de Noordwijkse golfclub, Vegetatieanalyse van het pluggenexperiment. Wageningen Environmental Research.
- Van Til, M., & Mourik, J. (1999).** *Hiëroglyfen in het zand; Vegetatie en landschap van de Amsterdamse Waterleidingduinen*. Amsterdam: Gemeentewaterleidingen.
- Van Til, M., Ketner, P., & Provoost, S. (2002).** Duinstruwelen in opmars. *De Levende Natuur*, 103, 74–77.
- Van Til, M., & Kooijman, A. (2007).** Rapid improvement of grey dunes after shallow sod cutting. *Coastline Reports*, 7, 53–60.
- Van Til, M., Kuiters, A. T., Doveren, F., Kerkhof, W., & Geelen, L. H. W. T. (2014).** Successful recovery of grey dunes after shallow sod cutting and wild fire. In *Coastal dunes management strategies and practices: Perspectives and case studies* (Dynamiques environnementales, 33, pp. 180–189).
- Van Til, M., Stuulen, W., & Geelen, L. (2018).** Adelaarsvaren bij de Zilk. *Natuuronderzoek: Natuurberichten uit de Amsterdamse Waterleidingduinen*, 28, 22–23.
- Veer, M. A. C. (1997).** Nitrogen availability in relation to vegetation changes resulting from grass encroachment in Dutch dry dunes. *Journal of Coastal Conservation*, 3, 41–48.
- Veer, M. A. C., & Kooijman, A. M. (1997).** Effects of grass encroachment on vegetation and soil in Dutch dry dune grasslands. *Plant and Soil*, 192, 119–128.
- Veer, M. A. C. (1998).** *Effects of grass encroachment and management measures on vegetation and soil of coastal dry dune grasslands* (Doctoral dissertation, University of Amsterdam).
- Vergeer, P., van den Berg, L. J. L., Baar, J., Ouborg, N. J., & Roelofs, J. G. M. (2006).** The effect of turf cutting on plant and arbuscular mycorrhizal spore recolonisation: Implications for heathland restoration. *Biological Conservation*, 129, 226–235.
- Vogels, J., Nijssen, M., Boer, P., Kooijman, A. M., & Esselink, H. (2006).** *Effecten van brand op vegetatie en fauna in de Nederlandse duinen*. Rapport Stichting Bargerveen.
- Wallis de Vries, M. F. (2017).** *Effecten van damherten op bloemen en vlinders in de Amsterdamse Waterleidingduinen* (Rapport VS2017.008). De Vlinderstichting, Wageningen, the Netherlands.
- Wamelink, G. W. W., Goedhart, P. W., Roelofsen, H. D., Bobbink, R., Posch, M., van Dobben, H. F., & Dataproviders. (2021).** *Relaties tussen de hoeveelheid stikstofdepositie en de kwaliteit van habitattypen* (Rapport 3089). Wageningen Environmental Research.
- Wamelink, W., van Dobben, H., van der Zee, F., van Hinsberg, A., & Bobbink, R. (2023).** *Overzicht van kritische depositiewaarden voor stikstof, toegepast op habitattypen en leefgebieden van Natura 2000: Herziening 2023* (Rapport 3272). Wageningen Environmental Research.

**Wouters, B., Nijssen, M., Geerling, G., van Kleef, H., Remke, E., & Verberk, W. (2012).** The effects of shifting vegetation mosaics on habitat suitability for coastal dune fauna—a case study on sand lizards (*Lacerta agilis*). *Journal of Coastal Conservation*, *16*, 89–99.

**Yang, Y., Ji, C., Ma, W., Wang, S., Wang, S., Han, W., Mohammay, A., Robinson, D., & Smith, P. (2012a).** Significant soil acidification across northern China's grasslands during 1980s–2000s. *Global Change Biology*, *18*(7), 2292–2300.

**Yang, Y., Fang, J., Ji, C., Ma, W., Mohammat, A., Wang, S., Wang, S., Datta, A., Robinson, D., & Smith, P. (2012b).** Widespread decreases in topsoil inorganic carbon stocks across China's grasslands during 1980s–2000s. *Global Change Biology*, *18*(12), 3672–3680.

# Bijlagen

## Bijlage 1 Categorijsering vegetatietypen op basis van vegetatieopnamen

Met behulp van Associa (Turboveg 2.0) zijn alle vegetatieopname geclassificeerd als (sub)associatie, rompgemeenschap of derivaatgemeenschap volgens de systematiek van de gereviseerde Vegetatie van Nederland. Er is in de verdere analyse alleen gebruikt gemaakt van de eerste classificatie (ongeacht de mate van zekerheid van deze classificatie). Dit resulteerde in 176 verschillende classificaties, uiteenlopend van aquatische tot bostypen. Vervolgens is op basis van ervaring en kennis een indeling op niveau van kenmerkende duinvegetatietypen gemaakt: pionier duingrasland, verschillende typen kalkarm en kalkrijk duingrasland, maar bijvoorbeeld ook struweel, bos, primaire duinen en heide. De indeling is terug te vinden in kolom vier van tabel B.1. Voor analyses en visualisaties zijn in veel gevallen alleen de PQ's geselecteerd die op relevante momenten (aanvang van tijdreeks of jaar van verzamelen bodemchemische data) als 'typisch duingrasland' classificeerden, te weten: pionier duingrasland, kalkrijk duingrasland, matig kalkrijk duingrasland, kalkarm- of kalkrijkgrasland en kalkarm duingrasland, zoals aangegeven in kolom vijf van tabel B.1.

Tabel B1.1. Indeling en selectie van in de dataset voorkomende (sub)associaties, rompgemeenschappen en derivaatgemeenschappen.

(Sub)associatie, romp- of derivaat-gemeenschap	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Categorie vegetatietype	Selectie typisch duingrasland
r01AA01A	Wolffio-Lemnetum typicum	Associatie van Bultkroos en Wortelloos kroos; typische subassociatie	aquatische / natte vegetatie	nee
r04BB02	Lemno-Nitellatum capillaris	Associatie van Kleinhoofdig glanswier	aquatische / natte vegetatie	nee
r05BC04	Potametum obtusifolii	Associatie van Stomp fonteinkruid	aquatische / natte vegetatie	nee
r05RG08	RG Ranunculus peltatus-[Ranunculion peltati]	RG Grote waterranonkel [Verbond van Grote waterranonkel]	aquatische / natte vegetatie	nee
r05RG10	RG Ranunculus aquatilis-[Potametea]	RG Fijne waterranonkel [Fonteinkruiden-klasse]	aquatische / natte vegetatie	nee
r06AD01	Littorello-Eleocharitetum acicularis	Naaldwaterbies-associatie	aquatische / natte vegetatie	nee
r06RG01	RG Apium inundatum-[Hydrocotylo-Baldellion]	RG Ondergedoken moerasscherm [Verbond van Waternavel en Stijve moerasweegbree]	aquatische / natte vegetatie	nee
r08AA02	Polygono-Veronicetum anagallidis-aquaticae	Associatie van Blauwe waterereprijs en Waterpeper	aquatische / natte vegetatie	nee
r08BA01	Cicuto-Calletum	Associatie van Slangewortel en Waterscheerling	aquatische / natte vegetatie	nee
r08BB04A	Typho-Phragmitetum typhetosum angustifoliae	Riet-associatie; subassociatie met Kleine lisdodde	aquatische / natte vegetatie	nee
r09AA01	Caricetum trinervi-nigrae	Associatie van Drienvrige en Zwarte zegge	aquatische / natte vegetatie	nee
r09BA03	Parnassio-Juncetum atricapilli	Associatie van Duinrus en Parnassia	aquatische / natte vegetatie	nee

(Sub)associatie, romp- of derivaat-gemeenschap	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Categorie vegetatietype	Selectie typisch duingrasland
r09BA04A	<i>Junco baltici-Schoenetum typicum</i>	Knobbies-associatie; typische subassociatie	aquatische / natte vegetatie	nee
r09BA04B	<i>Junco baltici-Schoenetum trifolietosum</i>	Knobbies-associatie; Knobbies-arme subassociatie	aquatische / natte vegetatie	nee
r09DG01	DG <i>Vaccinium macrocarpon</i> -[Parvocaricetea]	DG Cranberry [Klasse van de kleine zeggen]	aquatische / natte vegetatie	nee
r09RG01	RG <i>Carex nigra-Agrostis canina</i> -[Caricion nigrae]	RG Zwarte zegge en Moerasstruisgras [Verbond van Zwarte zegge]	aquatische / natte vegetatie	nee
r09RG09	RG <i>Carex oederi</i> subsp. <i>oederi</i> -[Parvocaricetea]	RG Dwergzegge [Klasse van de kleine zeggen]	aquatische / natte vegetatie	nee
r09RG12	RG <i>Carex disticha</i> -[Parvocaricetea]	RG Tweerijige zegge [Klasse van de kleine zeggen]	aquatische / natte vegetatie	nee
r09RG13	RG <i>Calamagrostis epigejos-Ophioglossum vulgatum</i> -[Parvocaricetea]	RG Duinriet en Addertong [Klasse van de kleine zeggen]	aquatische / natte vegetatie	nee
r09RG15	RG <i>Carex flacca</i> -[Parvocaricetea/Molinio-Arrhenatheretea]	RG Zeegroene zegge [Klasse van de kleine zeggen/Klasse van de matig voedselrijke graslanden]	aquatische / natte vegetatie	nee
r10AB01	<i>Eriophoro-Caricetum lasiocarpae</i>	Associatie van Draadzegge en Veenpluis	aquatische / natte vegetatie	nee
r11AA03B	<i>Empetro-Ericetum gymnocoleetosum</i>	Associatie van Kraaihei en Gewone dophei; subassociatie met Broedkelkje	aquatische / natte vegetatie	nee
r12AA01E	<i>Plantagini-Lolietum plantaginetosum coronopodis</i>	Associatie van Engels raaigras en Grote weegbree; subassociatie met Hertshoornweegbree	grasland	nee
r12AA02B	<i>Coronopodo-Matricarietum spergularietosum salinae</i>	Associatie van Varkenskers en Schijfkamille; subassociatie met Zilte schijnspurrie	grasland	nee
r12AA03A	<i>Bryo-Saginetum typicum</i>	Associatie van Vetmuur en Zilvermos; typische subassociatie	grasland	nee
r12AA03B	<i>Bryo-Saginetum eragrostietosum</i>	Associatie van Vetmuur en Zilvermos; subassociatie met Straatliefdegras	grasland	nee
r12RG01	RG <i>Agrostis stolonifera</i> -[Lolio-Potentillion anserinae]	RG Fioringras [Zilverschoonverbond]	grasland	nee
r14AA01A	<i>Spergulo-Coryneporetum inops</i>	Associatie van Buntgras en Heidespurrie; arme subassociatie	kalkarm duingrasland	ja

(Sub)associatie, romp- of derivaat-gemeenschap	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Categorie vegetatietype	Selectie typisch duingrasland
r14AA01B	Spergulo-Corynephorum cladonietosum	Associatie van Buntgras en Heidespurrie; subassociatie met korstmossen	kalkarm duingrasland	ja
r14AA02A	Violo-Corynephorum typicum	Duin-Buntgras-associatie; typische subassociatie	kalkarm duingrasland	ja
r14AA02B	Violo-Corynephorum koelerietosum	Duin-Buntgras-associatie; subassociatie met Smal fakkelgras	kalkarm duingrasland	ja
r14BA01	Ornithopodo-Corynephorum	Vogelpootjes-associatie	kalkarm duingrasland	ja
r14BB01A	Festuco-Thymetum jasionetosum	Associatie van Schapengras en Tijn; subassociatie met Zandblauwtje	matig kalkrijk duingrasland	ja
r14BB01B	Festuco-Thymetum anthoxanthetosum	Associatie van Schapengras en Tijn; subassociatie met Gewoon reukgras	matig kalkrijk duingrasland	ja
r14BB02A	Festuco-Galietum typicum	Duin-Struisgras-associatie; typische subassociatie	matig kalkrijk duingrasland	ja
r14BB02B	Festuco-Galietum trifolietosum	Duin-Struisgras-associatie; subassociatie met Klavertjes	matig kalkrijk duingrasland	ja
r14BC01A	Sedo-Thymetum ornithopodetosum	Associatie van Vetkruid en Tijn; subassociatie met Klein vogelpootje	matig kalkrijk duingrasland	ja
r14BC02B	Medicagini-Avenetum arrhenatheretosum	Associatie van Sikkellaver en Zachte haver; subassociatie met Glanshaver	grasland	nee
r14CA01A	Phleo-Tortuletum typicum	Duinsterretjes-associatie; typische subassociatie	pionier duingrasland	ja
r14CA01B	Phleo-Tortuletum cladonietosum	Duinsterretjes-associatie; subassociatie met korstmossen	pionier duingrasland	ja
r14CA01C	Phleo-Tortuletum brachythecietosum	Duinsterretjes-associatie; subassociatie met Bleek dikkopmos	pionier duingrasland	ja
r14CA02A	Sileno-Tortuletum corynephoretosum	Kegelsilene-associatie; subassociatie met Buntgras	pionier duingrasland	ja
r14CA02B	Sileno-Tortuletum picridetosum	Kegelsilene-associatie; subassociatie met Echt bitterkruid	pionier duingrasland	ja
r14CA02C	Sileno-Tortuletum inops	Kegelsilene-associatie; arme subassociatie	pionier duingrasland	ja
r14CA03A	Tortello-Bryoerythrophyllum typicum	Associatie van Oranjesteeltje en Langkapselsterretje; typische subassociatie	pionier duingrasland	ja
r14CA03B	Tortello-Bryoerythrophyllum encalyptetosum	Associatie van Oranjesteeltje en Langkapselsterretje;	pionier duingrasland	ja

(Sub)associatie, romp- of derivaat-gemeenschap	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Categorie vegetatietype	Selectie typisch duingrasland
		subassociatie met Groot klokhoedje		
r14CB01A	Taraxaco-Galietum cladonietosum	Duin-Paardenbloem-associatie; subassociatie met korstmossen	kalkrijk duingrasland	ja
r14CB01B	Taraxaco-Galietum typicum	Duin-Paardenbloem-associatie; typische subassociatie	kalkrijk duingrasland	ja
r14CB01C	Taraxaco-Galietum fragarietosum	Duin-Paardenbloem-associatie; subassociatie met Bosaardbei	kalkrijk duingrasland	ja
r14CB01D	Taraxaco-Galietum plantaginetosum	Duin-Paardenbloem-associatie; subassociatie met Smalle weegbree	kalkrijk duingrasland	ja
r14CB02A	Anthyllido-Silenetum sedetosum	Associatie van Wondklaver en Nachtsilene; subassociatie met Muurpeper	kalkrijk duingrasland	ja
r14CB02B	Anthyllido-Silenetum rhytidiadelphetosum	Associatie van Wondklaver en Nachtsilene; subassociatie met Pluimstaartmos	kalkrijk duingrasland	ja
r14DG01	DG Campylopus introflexus-[Koelerio-Coryneporetea]	DG Grijs kronkelsteeltje [Klasse van de droge graslanden op zandgrond]	kalkarm duingrasland	ja
r14RG01	RG Polytrichum piliferum-[Corynephorion canescentis]	RG Ruig haarmos [Buntgras-verbond]	kalkarm duingrasland	ja
r14RG02	RG Agrostis vinealis-[Corynephorion canescentis]	RG Zandstruisgras [Buntgras-verbond]	kalkarm duingrasland	ja
r14RG03	RG Juncus squarrosus-Oligotrichum hercynicum-[Corynephorion canescentis]	RG Trekrus en Noors mos [Buntgras-verbond]	kalkarm duingrasland	ja
r14RG04	RG Vulpia bromoides-[Plantagini-Festucion]	RG Eekhoorngras [Verbond van Gewoon struisgras]	kalkrijk duingrasland	ja
r14RG05	RG Agrostis capillaris-Hypochaeris radicata-[Trifolio-Festucetalia ovinae]	RG Gewoon struisgras en Gewoon biggenkruid [Struisgras-orde]	kalkarm duingrasland	ja
r14RG07	RG Hypericum perforatum-[Trifolio-Festucetalia ovinae]	RG Sint-Janskruid [Struisgras-orde]	kalkarm duingrasland	ja
r14RG08	RG Rosa pimpinellifolia-[Polygalo-Koelerion]	RG Duinroosje [Verbond van de droge, kalkrijke duingraslanden]	kalkarm- of kalkrijk duingrasland	ja
r14RG09	RG Rubus caesius-[Polygalo-Koelerion]	RG Dauwbraam [Verbond van de droge, kalkrijke duingraslanden]	kalkrijk duingrasland	ja
r14RG10	RG Picris hieracioides-[Polygalo-Koelerion]	RG Echt bitterkruid [Verbond van de droge, kalkrijke duingraslanden]	kalkrijk duingrasland	ja

(Sub)associatie, romp- of derivaat-gemeenschap	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Categorie vegetatietype	Selectie typisch duingrasland
r14RG11	RG Elytrigia maritima-[Cladonio-Koelerietalia]	RG Zandkweek [Fakkelgras-orde]	kalkrijk duingrasland	ja
r14RG12	RG Ononis repens subsp. repens-[Cladonio-Koelerietalia]	RG Kruipeend stalkruid [Fakkelgras-orde]	kalkrijk duingrasland	ja
r14RG13	RG Calamagrostis epigejos-[Cladonio-Koelerietalia]	RG Duinriet [Fakkelgras-orde]	kalkarm- of kalkrijk duingrasland	ja
r14RG14	RG Polypodium vulgare-[Cladonio-Koelerietalia]	RG Gewone eikvaren [Fakkelgras-orde]	kalkarm duingrasland	ja
r14RG15	RG Aira praecox-[Koelerio-Coryneporetea]	RG Vroege haver [Klasse van de droge graslanden op zandgrond]	kalkarm duingrasland	ja
r14RG16	RG Dicranum scoparium-[Koelerio-Coryneporetea]	RG Gewoon gaffeltandmos [Klasse van de droge graslanden op zandgrond]	kalkarm duingrasland	ja
r14RG17	RG Euphorbia cyparissias-[Koelerio-Coryneporetea]	RG Cipreswolfsmelk [Klasse van de droge graslanden op zandgrond]	kalkrijk duingrasland	ja
r14RG18	RG Carex arenaria-[Cladonio-Koelerietalia]	RG Zandzegge [Fakkelgras-orde]	kalkarm duingrasland	ja
r14RG19	RG Rumex acetosella-[Koelerio-Coryneporetea/Arrhenatheretalia]	RG Schapenzuring [Klasse van de droge graslanden op zandgrond/Glanshaver-orde]	kalkarm duingrasland	ja
r14RG20	RG Plantago lanceolata-[Koelerio-Coryneporetea/Arrhenatheretalia]	RG Smalle weegbree [Klasse van de droge graslanden op zandgrond/Glanshaver-orde]	grasland	nee
r14RG21	RG Jacobaea vulgaris-[Koelerio-Coryneporetea]	RG Jakobskruid [Klasse van de droge graslanden op zandgrond]	kalkarm- of kalkrijk duingrasland	ja
r16AA01D	Cirsio dissecti-Molinietum parnassietosum	Blauwgrasland; subassociatie met Parnassia	aquatiscbe / natte vegetatie	nee
r16BA01C	Fritillario-Alopecuretum calthetosum	Kievitsbloem-associatie; subassociatie met Gewone dotterbloem	aquatiscbe / natte vegetatie	nee
r16BB01B	Arrhenatheretum festucetosum arundinaceae	Glanshaver-associatie; subassociatie met Rietzwenkgras	grasland	nee
r16BB01C	Arrhenatheretum luzuletosum campestris	Glanshaver-associatie; subassociatie met Gewone veldbies	grasland	nee
r16BB01D	Arrhenatheretum medicaginetosum falcatae	Glanshaver-associatie; subassociatie met Sikkelklaver	grasland	nee
r16BC01A	Lolio-Cynosuretum typicum	Kamgrasweide; typische subassociatie	grasland	nee
r16BC01B	Lolio-Cynosuretum lotetosum uliginosi	Kamgrasweide; subassociatie met Moerasrolklaver	grasland	nee

(Sub)associatie, romp- of derivaat-gemeenschap	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Categorie vegetatietype	Selectie typisch duingrasland
r16RG05	RG Festuca rubra-Lotus pedunculatus-[Calthion palustris]	RG Rood zwenkgras en Moerasrolklaver [Dotterbloem-verbond]	aquatische / natte vegetatie	nee
r16RG09	RG Bromus racemosus-[Alopecurion pratensis]	RG Trosdravik [Verbond van Grote vossenstaart]	aquatische / natte vegetatie	nee
r16RG16	RG Gagea pratensis-[Arrhenatheretalia]	RG Weidegeelster [Glanshaver-orde]	grasland	nee
r16RG18	RG Arrhenatherum elatius-[Arrhenatheretalia]	RG Glanshaver [Glanshaver-orde]	grasland	nee
r16RG19	RG Bromus hordeaceus-[Arrhenatheretalia]	RG Zachte dravik [Glanshaver-orde]	grasland	nee
r16RG20	RG Jacobaea vulgaris-[Arrhenatheretalia]	RG Jakobskruiskruid [Glanshaver-orde]	grasland	nee
r16RG21	RG Trifolium pratense-[Arrhenatheretalia/Plantaginetea majoris]	RG Rode klaver [Glanshaver-orde/Weegbree-klasse]	grasland	nee
r16RG24	RG Anthoxanthum odoratum-[Molinio-Arrhenatheretea]	RG Gewoon reukgras [Klasse van de matig voedselrijke graslanden]	grasland	nee
r16RG26	RG Rhinanthus angustifolius-[Molinio-Arrhenatheretea]	RG Grote ratelaar [Klasse van de matig voedselrijke graslanden]	grasland	nee
r17AA01A	Rubo-Origanetum typicum	Associatie van Dauwbraam en Marjolein; typische subassociatie	grasland	nee
r17AA02	Polygonato-Lithospermetum	Associatie van Parelzaad en Salomonszegel	grasland	nee
r18RG06	RG Blechnum spicant-[Holco mollis-Athyrium filicis-feminae]	RG Dubbelloof [Dubbelloof-verbond]	grasland	nee
r19AA01A	Galio hercynici-Festucetum typicum	Associatie van Liggend walstro en Schapengras; typische subassociatie	grasland	nee
r19AA03	Botrychio-Polygaletum	Associatie van Maanvaren en Vleugeltjesbloem	grasland	nee
r19AA05A	Polygalo vulgaris-Nardetum agrostietosum vinealis	Associatie van Hondsviooltje en Gewoon struisgras; subassociatie met Zandstruisgras	grasland	nee
r19AA05B	Polygalo vulgaris-Nardetum plantaginetosum	Associatie van Hondsviooltje en Gewoon struisgras; subassociatie met Smalle weegbree	grasland	nee
r20AA01A	Genisto pilosae-Callunetum cladonietosum cervicornis	Associatie van Struikhei en Stekelbrem; subassociatie met Gewoon stapelbekertje	heide	nee

(Sub)associatie, romp- of derivaat-gemeenschap	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Categorie vegetatietype	Selectie typisch duingrasland
r20AA01B	Genisto pilosae-Callunetum typicum	Associatie van Struikhei en Stekelbrem; typische subassociatie	heide	nee
r20AA01C	Genisto pilosae-Callunetum danthonietosum	Associatie van Struikhei en Stekelbrem; subassociatie met Tandjesgras	heide	nee
r20AA02	Vaccinio-Callunetum	Associatie van Struikhei en Bosbes	heide	nee
r20AB01	Carici arenariae-Empetretum	Associatie van Zandzegge en Kraaihei	heide	nee
r20AB02	Polypodio-Empetretum	Associatie van Eikvaren en Kraaihei	heide	nee
r20AB03	Salici repentis-Empetretum	Associatie van Kruiwilg en Kraaihei	heide	nee
r21AA01	Asplenio-Parietarium judaicae	Associatie van Klein glaskruid	primaire duinen	nee
r23AA01B	Atriplicetum littoralis cirsietosum	Strandmelde-associatie; subassociatie met Akkerdistel	primaire duinen	nee
r23AB01A	Salsolo-Cakiletum typicum	Associatie van Loogkruid en Zeeraket; typische subassociatie	primaire duinen	nee
r24AB01A	Elymo-Ammophiletum typicum	Associatie van Zandhaver en Helm; typische subassociatie	primaire duinen	nee
r24AB01B	Elymo-Ammophiletum festucetosum	Associatie van Zandhaver en Helm; subassociatie met Duinzwenkgras	primaire duinen	nee
r24RG02	RG Ammophila arenaria-Carex arenaria-[Ammophiletea/Koelerio-Corynephoretea]	RG Helm en Zandzegge [Helm-klasse/Klasse van de droge graslanden op zandgrond]	primaire duinen	nee
r25AA02	Spartinetum townsendii	Associatie van Engels slijkgras	aquatische / natte vegetatie	nee
r26AA02	Salicornietum brachystachyae	Associatie van Kortarige zeekraal	aquatische / natte vegetatie	nee
r27AB03	Puccinellietum capillaris	Associatie van Bleek kweldergras	aquatische / natte vegetatie	nee
r27RG05	RG Spergularia salina-[Asteretea tripolii]	RG Zilte schijnspurrie [Zeeaster-Klasse]	aquatische / natte vegetatie	nee
r28AA02A	Centaurio-Saginetum trifolietosum fragiferi	Associatie van Strandduizendguldenkruid en Krielparnassia; subassociatie met Aardbeiklaver	aquatische / natte vegetatie	nee
r28AA02B	Centaurio-Saginetum samoletosum	Associatie van Strandduizendguldenkruid en Krielparnassia; subassociatie met Waterpunge	aquatische / natte vegetatie	nee

(Sub)associatie, romp- of derivaat-gemeenschap	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Categorie vegetatietype	Selectie typisch duingrasland
r29AA01A	Cicendietum filiformis centunculetosum	Draadgentiaan-associatie; subassociatie met Dwergbloem	aquatische / natte vegetatie	nee
r29AA04B	Digitario-Illecebretrum peplidetosum	Grondster-associatie; subassociatie met Waterpostelein	aquatische / natte vegetatie	nee
r29RG01	RG Gnaphalium luteo-album-[Nanocyperion flavescens/Polygonion aviculare]	RG Bleekgele droogbloem [Dwergbiezen-verbond/Varkensgras-verbond ]	aquatische / natte vegetatie	nee
r30AA03A	Chenopodietum rubri spergularietosum	Associatie van Ganzenvoeten en Beklierde duizendknoop; subassociatie met Zilte schijnspurrie	aquatische / natte vegetatie	nee
r30RG04	RG Ranunculus sceleratus-[Bidentetea tripartitae/Phragmitetea]	RG Blaartrekkende boterbloem [Tandzaad-klasse/Riet-klasse]	aquatische / natte vegetatie	nee
r30RG06	RG Cotula coronopifolia-[Bidentetea tripartitae/Asteretea tripolii]	RG Goudknopje [Tandzaad-klasse/Zeeaster-klasse]	primaire duinen	nee
r31BB02B	Echinochloo-Setarietum inops	Hanenpoot-associatie; arme subassociatie	primaire duinen	nee
r32AA01	Bromo-Corispermetum	Vlieszaad-associatie	struweel / bos	nee
r32AA02A	Erigeronto-Lactucetum papaveretosum	Associatie van Raketten en Kompassla; subassociatie met Bleke klaproos	struweel / bos	nee
r32AB01A	Urtico-Malvetum atriplicetosum	Associatie van Kleine brandnetel; subassociatie met Meldes	struweel / bos	nee
r32AB01C	Urtico-Malvetum lycopsidetosum	Associatie van Kleine brandnetel; subassociatie met Kromhals	struweel / bos	nee
r32AB03B	Balloto-Arctietum diplotaxietosum	Associatie van Ballote en andere Netels; subassociatie met Grote zandkool	struweel / bos	nee
r32BA01A	Echio-Verbascetum lycopsidetosum	Slangenkruid-associatie; subassociatie met Kromhals	struweel / bos	nee
r32BA01B	Echio-Verbascetum typicum	Slangenkruid-associatie; typische subassociatie	struweel / bos	nee
r32CA01A	Echio-Melilotetum berterietosum	Honingklaver-associatie; subassociatie met Grijskruid	struweel / bos	nee
r32CA03A	Tanaceto-Artemisietum agrostietosum	Wormkruid-associatie; subassociatie met Gewoon struisgras	struweel / bos	nee
r33RG09	RG Pulicaria dysenterica-[Convolvulo-	RG Heelblaadjes [Klasse van de natte	struweel / bos	nee

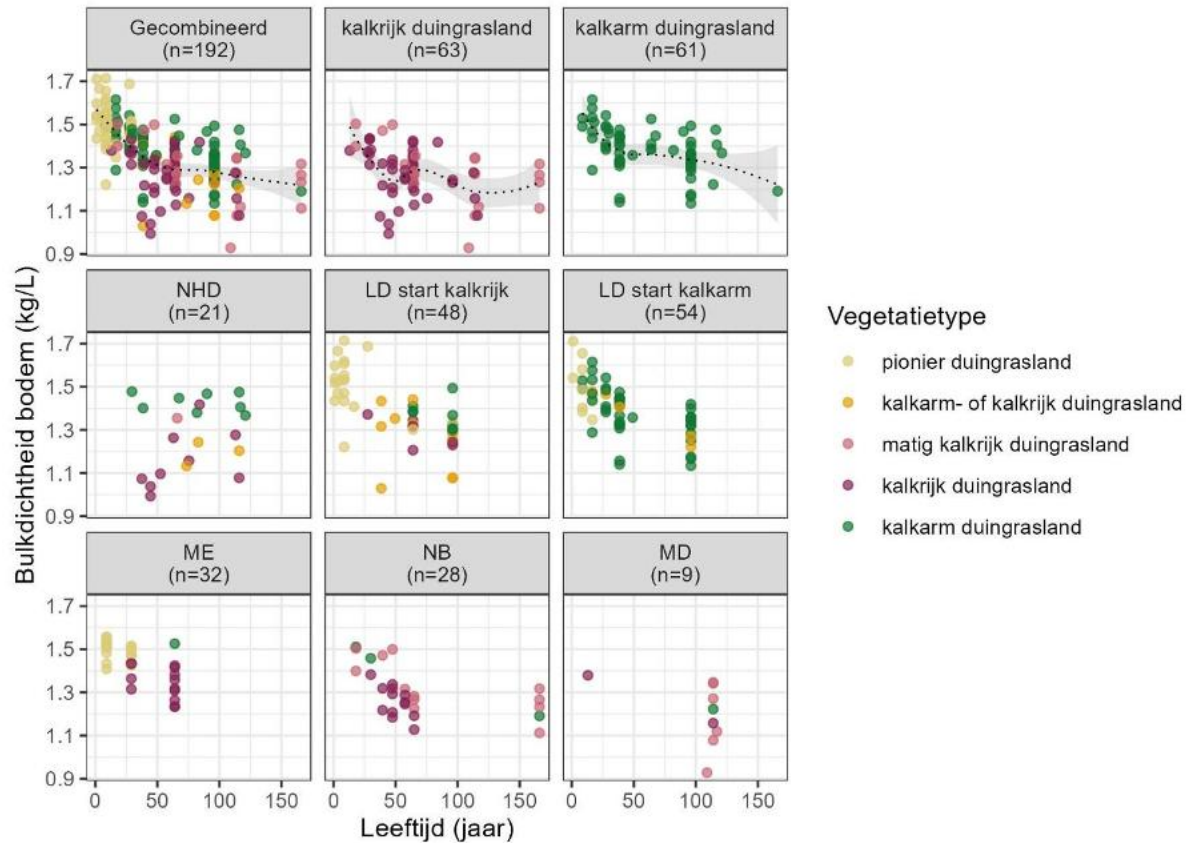
(Sub)associatie, romp- of derivaat-gemeenschap	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Categorie vegetatietype	Selectie typisch duingrasland
	Filipenduletea/Agrostietalia stoloniferae]	strooiselruigten/Fioringras-orde]		
r34AA01	Claytonio-Anthriscetum caucalidis	Associatie van Fijne kervel en Winterpostelein	struweel / bos	nee
r34AA04C	Alliario-Chaerophylletum inops	Associatie van Look-zonderlook en Dolle kervel; arme subassociatie	struweel / bos	nee
r34RG01	RG Urtica dioica-[Galio-Urticetea]	RG Grote brandnetel [Klasse van de nitrofiële zomen]	struweel / bos	nee
r36AA01	Rubetum grati	Associatie van Zoete haarbraam	struweel / bos	nee
r36AA03	Rubetum silvatici	Associatie van Donkere pluimbraam	struweel / bos	nee
r38AA01A	Hippophao-Salicetum sonchetosum	Associatie van Duindoorn en Kruiwilg; subassociatie met Zeemelkdistel	duindoornstruweel	nee
r38AA01B	Hippophao-Salicetum tortuletosum	Associatie van Duindoorn en Kruiwilg; subassociatie met Duinsterretje	duindoornstruweel	nee
r38AA01C	Hippophao-Salicetum moehringietosum trinerviae	Associatie van Duindoorn en Kruiwilg; subassociatie met Drienerfmuur	duindoornstruweel	nee
r38AA01D	Hippophao-Salicetum sambucetosum nigrae	Associatie van Duindoorn en Kruiwilg; subassociatie met Gewone vlier	duindoornstruweel	nee
r38AA02	Pyrolo rotundifoliae-Hippophaetum	Associatie van Wintergroen en Kruiwilg	duindoornstruweel	nee
r38AB01A	Hippophao-Ligustretum cerastietosum semidecandri	Associatie van Duindoorn en Liguster; subassociatie met Zandhoornbloem	duindoornstruweel	nee
r38AB01B	Hippophao-Ligustretum anthriscetosum caucalidis	Associatie van Duindoorn en Liguster; subassociatie met Fijne kervel	duindoornstruweel	nee
r38AB01C	Hippophao-Ligustretum typicum	Associatie van Duindoorn en Liguster; typische subassociatie	duindoornstruweel	nee
r38AB01D	Hippophao-Ligustretum rubetosum affinis	Associatie van Duindoorn en Liguster; subassociatie met Gedraaide koepelbraam	duindoornstruweel	nee
r38AB02A	Rosetum spinosissimae typicum	Duinroos-associatie; typische subassociatie	struweel / bos	nee
r38AB02B	Rosetum spinosissimae festucetosum filiformis	Duinroos-associatie; subassociatie met Fijn schapengras	struweel / bos	nee

(Sub)associatie, romp- of derivaat-gemeenschap	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Categorie vegetatietype	Selectie typisch duingrasland
r38DG01	DG Rosa rugosa-[Salicetea arenariae]	DG Rimpelroos [Klasse van de Kruipwilg- en Duindoornstruwelen]	struweel / bos	nee
r38RG01	RG Ligustrum vulgare-[Salicetea arenariae]	RG Liguster [Klasse van de Kruipwilg- en Duindoornstruwelen]	struweel / bos	nee
r40AA03	Roso rubiginosae-Rubetum affinis	Associatie van Egelantier en Gedraaide koepelbraam	struweel / bos	nee
r40AC01	Rhamno-Crataegetum	Associatie van Wegedoorn en Eenstijlige meidoorn	struweel / bos	nee
r40BA01A	Salicetum capreae agrostietosum capillaris	Boswilg-associatie; subassociatie met Gewoon struisgras	struweel / bos	nee
r40BB01B	Senecioni ovati-Rubetum typicum	Associatie van Schaduwkruiskruid en Tere woudbraam; typische subassociatie	struweel / bos	nee
r40DG01	DG Rubus armeniacus-[Rhamno-Prunetea]	DG Dijkviltbraam [Klasse van de doornstruwelen]	struweel / bos	nee
r41AA02A	Irido-Salicetum menthetosum	Lissen-ooibos; subassociatie met Watermunt	struweel / bos	nee
r41AA03C	Cardamino amarae-Salicetum urticetosum	Veldkers-ooibos; subassociatie met Grote brandnetel	struweel / bos	nee
r41AA03D	Cardamino amarae-Salicetum inops	Veldkers-ooibos; arme subassociatie	struweel / bos	nee
r43DG01	DG Aronia x prunifolia-[Betulion pubescentis]	DG Appelbes [Verbond van de berkenbroekbossen]	struweel / bos	nee
r44AA02A	Cladonio-Pinetum cladonietosum	Korstmossen-Dennenbos; subassociatie met Korstmossen	struweel / bos	nee
r44AA02B	Cladonio-Pinetum dicranetosum polyseti	Korstmossen-Dennenbos; subassociatie met Gerimpeld gaffeltandmos	struweel / bos	nee
r44DG01	DG Carex arenaria-Calamagrostis epigejos-[Dicrano-Pinion]	DG Zandzegge en Duinriet [Verbond van de naaldbossen]	struweel / bos	nee
r44RG03	RG Pleurozium schreberi-Polytrichum formosum-[Vaccinio-Piceetea]	RG Bronsmos en Fraai haarmos [Klasse van de naaldbossen]	struweel / bos	nee
r44RG04	RG Kindbergia praelonga-Pseudoscleropodium purum-[Vaccinio-Piceetea]	RG Fijn laddermos en Groot laddermos [Klasse van de naaldbossen]	struweel / bos	nee
r45AA01A	Cynoglossa-Quercetum festucetosum filiformis	Hondstong-Eikenbos; subassociatie met Fijn schapengras	struweel / bos	nee

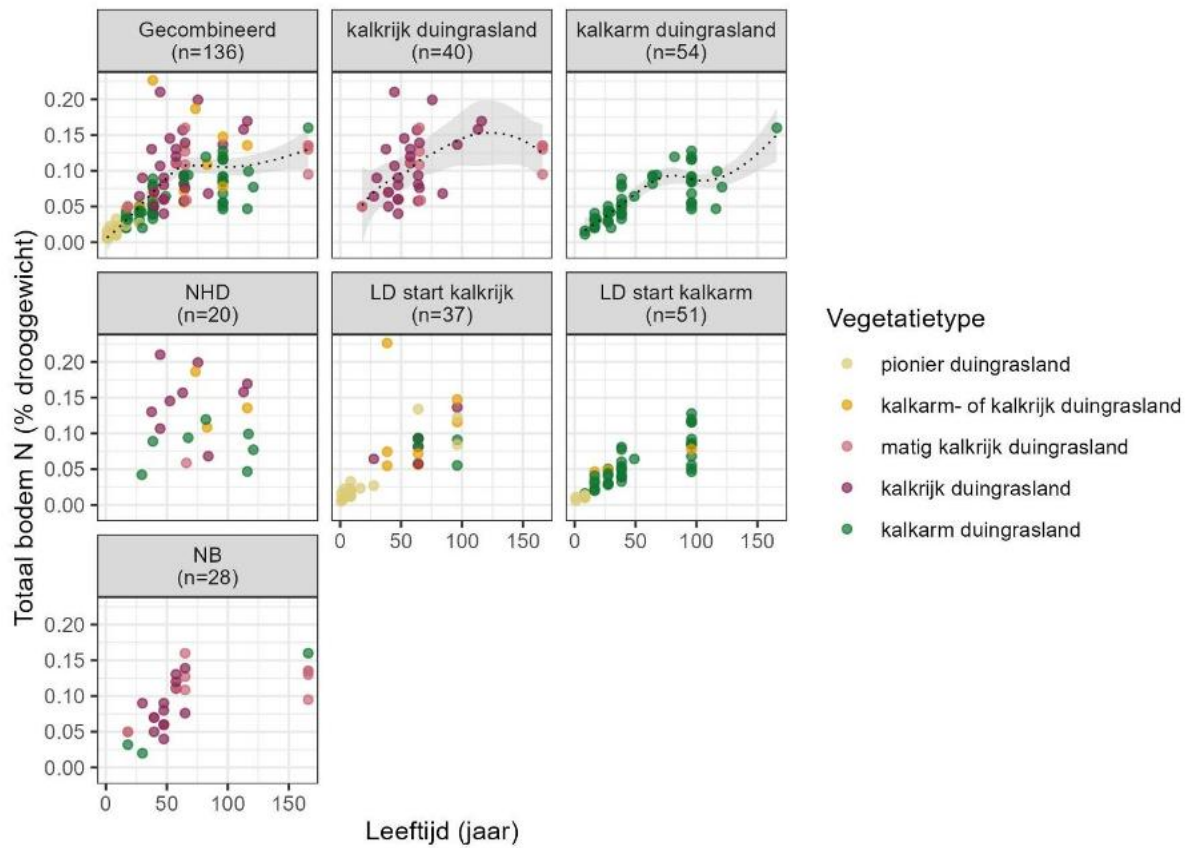
(Sub)associatie, romp- of derivaat-gemeenschap	Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Categorie vegetatietype	Selectie typisch duingrasland
r45AA01B	Cynoglosso-Quercetum typicum	Hondstong-Eikenbos; typische subassociatie	struweel / bos	nee
r45AA02	Dicrano-Quercetum roboris	Gaffeltandmos-Eikenbos	struweel / bos	nee
r45DG01	DG Quercus rubra-[Quercetea robori-petraeae]	DG Amerikaanse eik [Klasse van de eiken- en beukenbossen op voedselarme grond]	struweel / bos	nee
r45DG02	DG Rhododendron ponticum-[Quercetea robori-petraeae]	DG Pontische rododendron [Klasse van de eiken- en beukenbossen op voedselarme grond]	struweel / bos	nee
r45RG02	RG Hypnum cupressiforme-Dicranum scoparium-[Quercetea robori-petraeae]	RG Gewoon klauwtjesmos en Gewoon gaffeltandmos [Klasse van de eiken- en beukenbossen op voedselarme grond]	struweel / bos	nee
r45RG04	RG Holcus lanatus-Agrostis capillaris-[Quercion roboris/Dicrano-Pinion]	RG Gestreepte witbol en Gewoon struisgras [Zomereikverbond/Verbond van de naaldbossen]	struweel / bos	nee
r45RG06	RG Rubus bellardii-[Quercetea robori-petraeae]	RG Sierlijke woudbraam [Klasse van beuken- en eikenbossen op droge zandgrond]	struweel / bos	nee
r46RG01	RG Anthriscus sylvestris-[Alno-Padion]	RG Fluitenkruid [Verbond van Els en Vogelkers]	struweel / bos	nee
r46RG03	RG Rubus caesius-Ligustrum vulgare-[Alno-Padion]	RG Dauwbraam en Wilde liguster [Verbond van Els en Vogelkers]	struweel / bos	nee
r46RG04	RG Calamagrostis epigejos-[Alno-Padion]	RG Grote brandnetel [Verbond van Els en Vogelkers]	struweel / bos	nee
r46RG09	RG Rubus macrophyllus-[Querco-Fagetetea/Quercetea robori-petraeae]	RG Bolle haarbraam [Klasse van de eiken- en beukenbossen op voedselrijke grond/Klasse van de eiken- en beukenbossen op voedselarme grond]	struweel / bos	nee

## Bijlage 2 Aanvullende figuren analyse chronosequenties bodemchemie en diversiteit

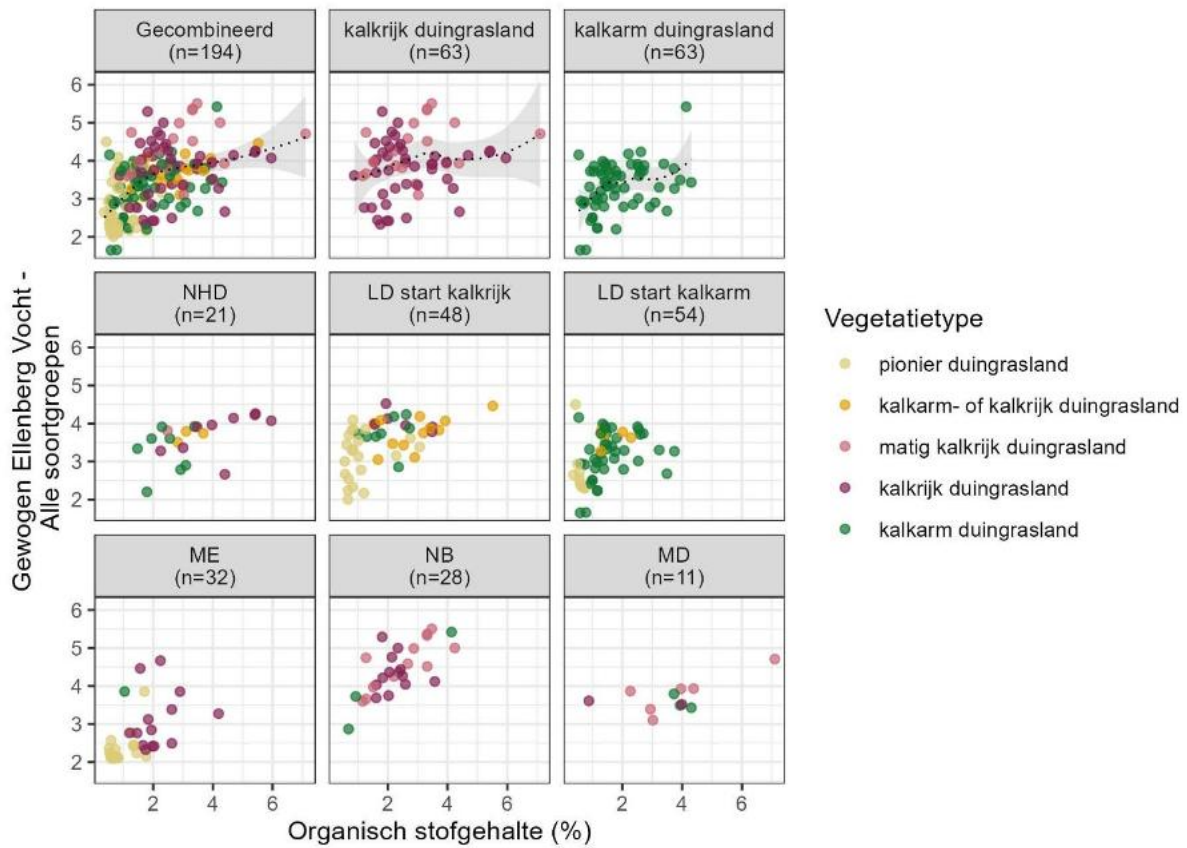
In aanvulling op de figuren in hoofdstuk 4 zijn in deze bijlage figuren opgenomen met aanvullende bodemparameters en soortenrijkdom variabelen.



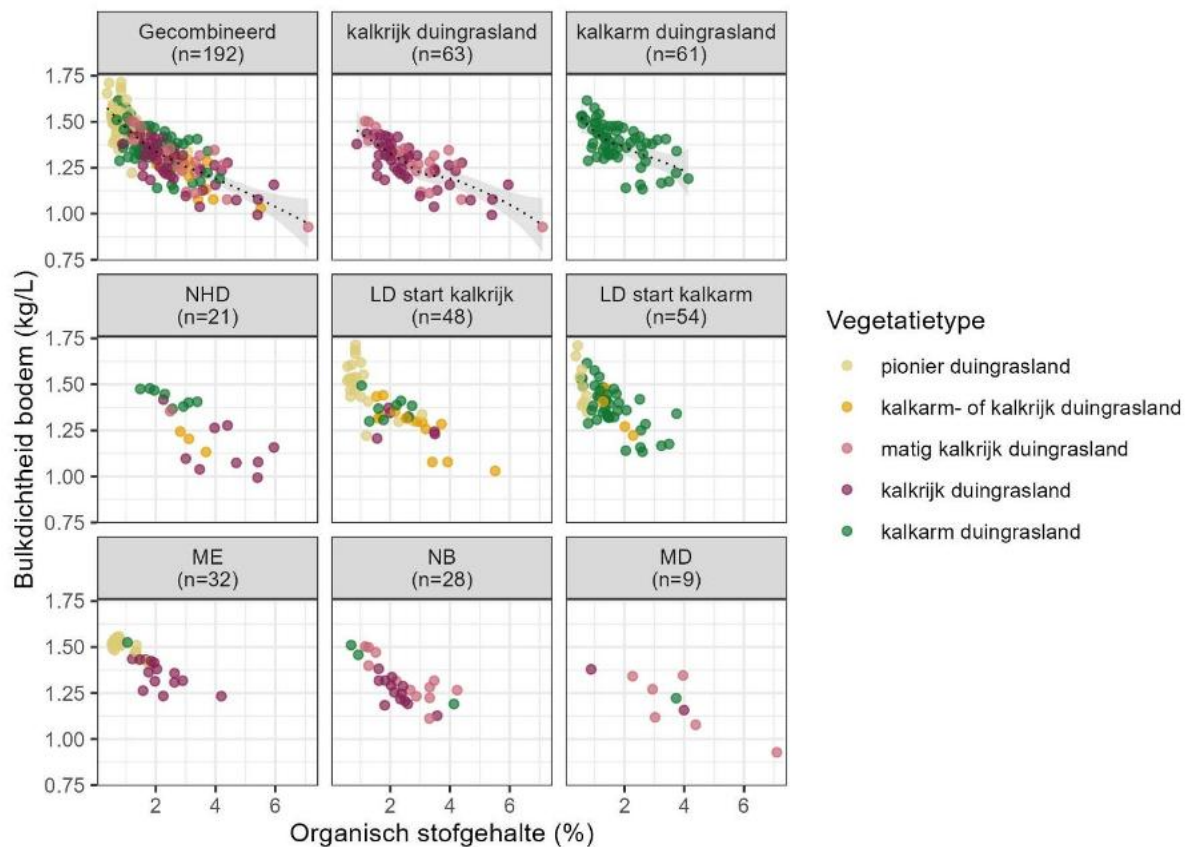
Figuur B2.1. De relatie tussen successieleeftijd en bulkdichtheid voor de gehele dataset, locaties die op basis van de vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijndel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.



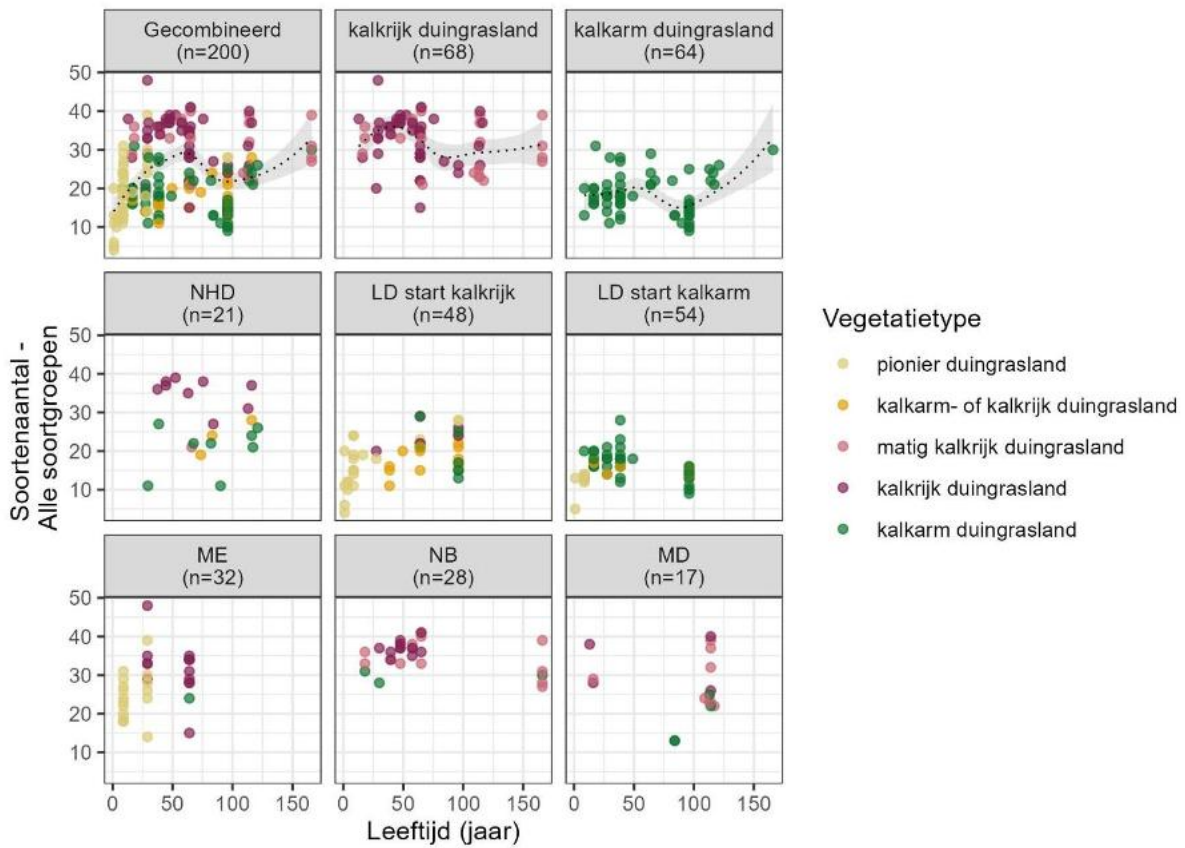
Figuur B2.2. De relatie tussen successieleeftijd en totaal N gehalte in de bodem voor de gehele dataset, locaties die op basis van de vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijendel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.



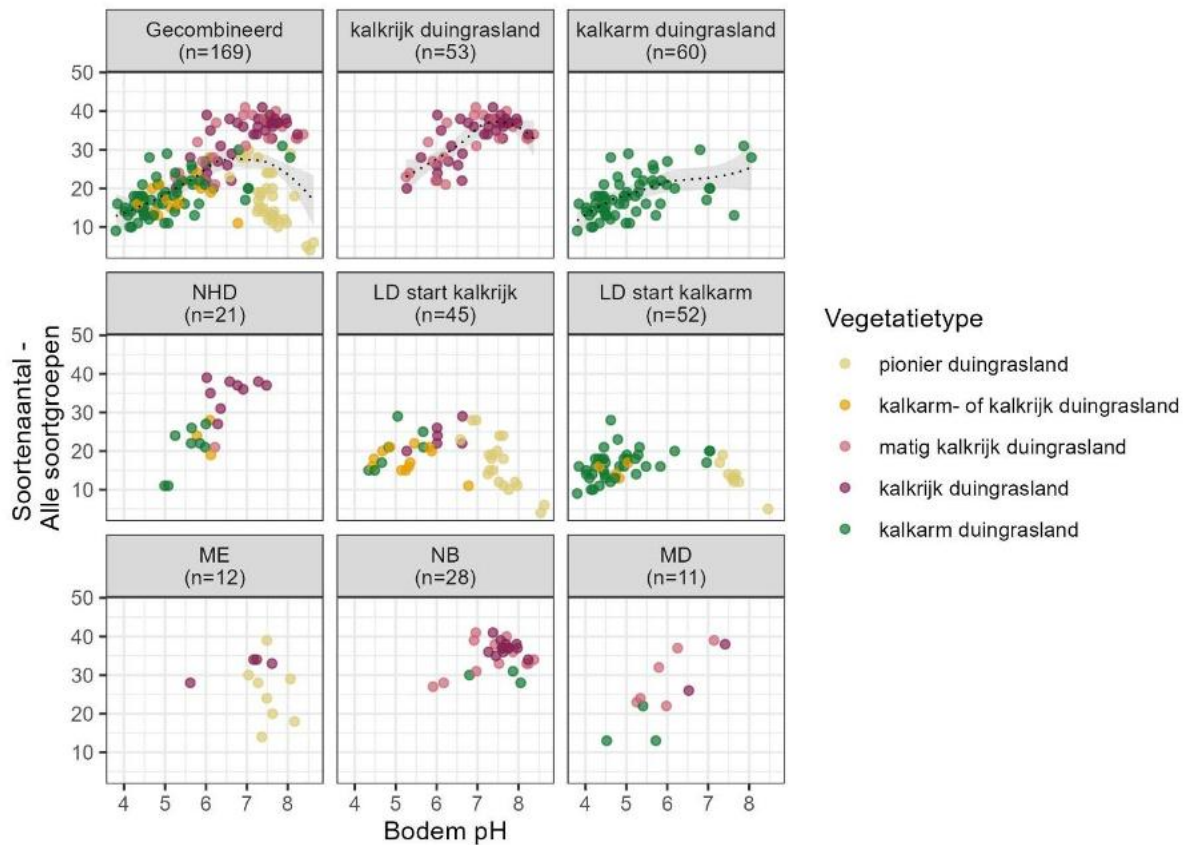
Figuur B2.3. De relatie tussen organisch stofgehalte en gewogen Ellenberg Vocht (alle soortgroepen) de gehele dataset, locaties die op basis van de vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijendel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.



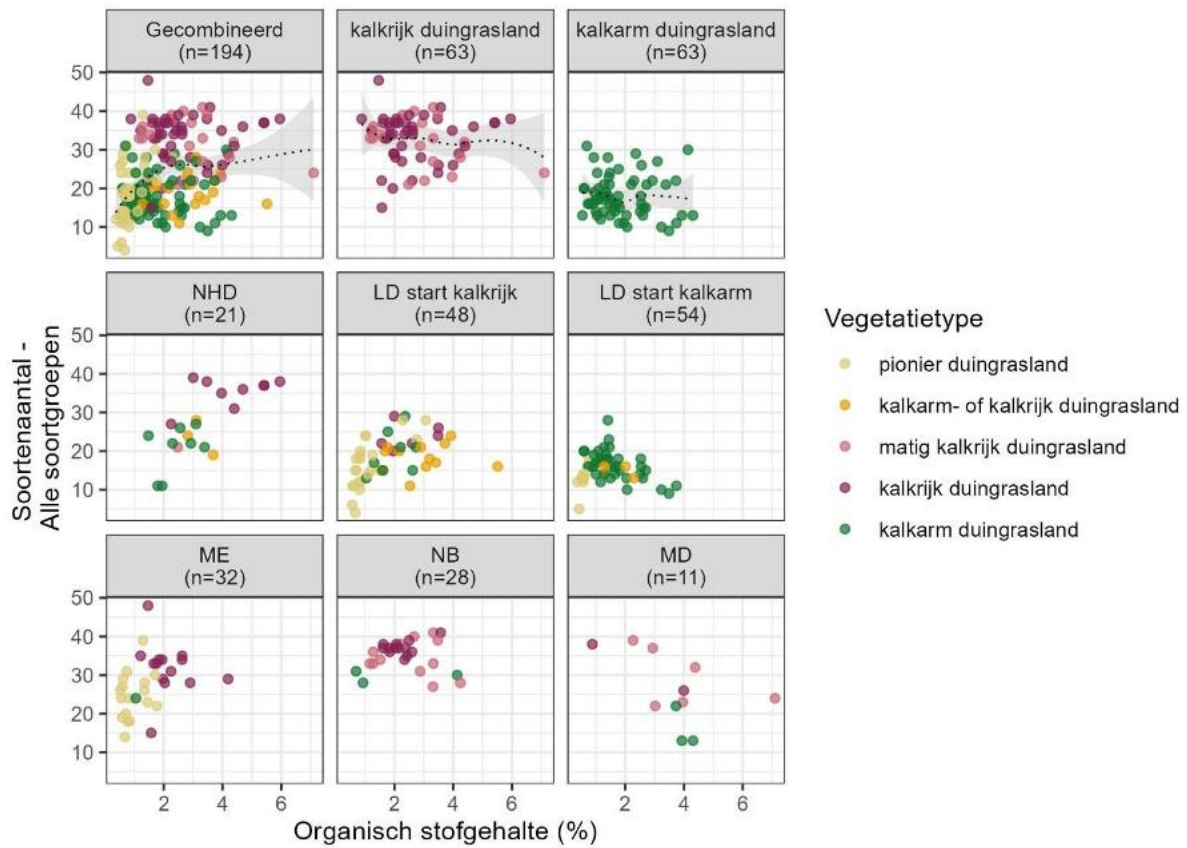
Figuur B2.4. De relatie tussen organisch stofgehalte en bodemdichtheid voor de gehele dataset, locaties die op basis van de vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijendel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.



*Figuur B2.5. De relatie tussen successieleeftijd en totaal aantal soorten de gehele dataset, locaties die op basis van de vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijndel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.*



Figuur B2.6 De relatie tussen pH en totaal aantal soorten de gehele dataset, locaties die op basis van de vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijendel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.



Figuur B2.7. De relatie tussen organisch stofgehalte en totaal aantal soorten de gehele dataset, locaties die op basis van de vegetatie classificeren als (matig) kalkrijk en kalkarm duingrasland en de zes deelgebieden (LD = Luchterduinen, MD = Middel- en Oostduinen, ME = Meijndel, NB = Newborough Warren en NHD = Noordhollands Duinreservaat. 'n' geeft het aantal datapunten per paneel met aanwezige data alleen sites met een vegetatietype behorend tot typisch duingrasland zijn opgenomen.

### Bijlage 3 Lijst typische soorten zoals gebruikt in berekening biodiversiteitsparameters vegetatie

Karakteristieke soortenlijst van duingraslanden, gebaseerd op het Natura 2000-profiel document voor kalkarme en kalkrijke grijze duinen.

Tabel B3.1. Karakteristieke soortenlijst van duingraslanden, gebaseerd op het Natura 2000-profiel document voor kalkarme en kalkrijke grijze duinen.

Soortnummer	Soortnaam	Taxagroep
44	<i>Alyssum alyssoides</i>	Vaatplanten
51	<i>Anacamptis pyramidalis</i>	Vaatplanten
61	<i>Antennaria dioica</i>	Vaatplanten
71	<i>Anthyllis vulneraria</i>	Vaatplanten
82	<i>Arabis hirsuta s. hirsuta</i>	Vaatplanten
99	<i>Artemisia campestris s. maritima</i>	Vaatplanten
105	<i>Asparagus officinalis s. prostratus</i>	Vaatplanten
148	<i>Botrychium lunaria</i>	Vaatplanten
218	<i>Carex caryophyllea</i>	Vaatplanten
1141	<i>Clinopodium acinos</i>	Vaatplanten
1143	<i>Clinopodium vulgare</i>	Vaatplanten
367	<i>Corynephorus canescens</i>	Vaatplanten
481	<i>Erodium lebelii</i>	Vaatplanten
557	<i>Galium verum s.l.</i>	Vaatplanten
566	<i>Gentiana cruciata</i>	Vaatplanten
1407	<i>Hieracium peleterianum</i>	Vaatplanten
621	<i>Hieracium pilosella</i>	Vaatplanten
30118	<i>Hieracium sect. Hieracioides</i>	Vaatplanten
669	<i>Jasione montana</i>	Vaatplanten
693	<i>Koeleria macrantha</i>	Vaatplanten
693	<i>Koeleria macrantha</i>	Vaatplanten
747	<i>Linum catharticum</i>	Vaatplanten
752	<i>Lithospermum officinale</i>	Vaatplanten
800	<i>Medicago minima</i>	Vaatplanten
827	<i>Milium vernale</i>	Vaatplanten
843	<i>Myosotis ramosissima</i>	Vaatplanten
876	<i>Ononis repens s. repens</i>	Vaatplanten
907	<i>Orobanche caryophyllacea</i>	Vaatplanten
902	<i>Orobanche picridis</i>	Vaatplanten

Soortnummer	Soortnaam	Taxagroep
903	<i>Orobanche purpurea</i>	Vaatplanten
931	<i>Phleum arenarium</i>	Vaatplanten
938	<i>Picris hieracioides</i>	Vaatplanten
963	<i>Polygala vulgaris</i>	Vaatplanten
965	<i>Polygonatum odoratum</i>	Vaatplanten
1083	<i>Rosa spinosissima</i>	Vaatplanten
1136	<i>Sanguisorba minor</i>	Vaatplanten
5450	<i>Sanguisorba minor s. minor</i>	Vaatplanten
1202	<i>Silene conica</i>	Vaatplanten
1204	<i>Silene nutans</i>	Vaatplanten
1205	<i>Silene otites</i>	Vaatplanten
1953	<i>Thalictrum minus</i>	Vaatplanten
1278	<i>Thesium humifusum</i>	Vaatplanten
1283	<i>Thymus pulegioides</i>	Vaatplanten
1307	<i>Trifolium scabrum</i>	Vaatplanten
1308	<i>Trifolium striatum</i>	Vaatplanten
1309	<i>Trifolium subterraneum</i>	Vaatplanten
1313	<i>Tuberaria guttata</i>	Vaatplanten
1355	<i>Veronica officinalis</i>	Vaatplanten
1366	<i>Veronica verna</i>	Vaatplanten
1380	<i>Viola canina</i>	Vaatplanten
1381	<i>Viola curtisii</i>	Vaatplanten
1382	<i>Viola hirta</i>	Vaatplanten
1388	<i>Viola rupestris</i>	Vaatplanten
2573	<i>Bryoerythrophyllum recurvirostre</i>	Mossen
3249	<i>Bryum provinciale</i>	Mossen
2626	<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i>	Mossen
2635	<i>Campylopus fragilis s.s.</i>	Mossen
2695	<i>Ditrichum flexicaule</i>	Mossen
3565	<i>Ditrichum flexicaule v. flexicaule</i>	Mossen
3566	<i>Ditrichum flexicaule v. sterile</i>	Mossen
2712	<i>Encalypta streptocarpa</i>	Mossen
2713	<i>Encalypta vulgaris</i>	Mossen
2735	<i>Fissidens adianthoides</i>	Mossen
3184	<i>Fissidens dubius</i>	Mossen

Soortnummer	Soortnaam	Taxagroep
2741	<i>Fissidens dubius v. mucronatus</i>	Mossen
3360	<i>Frullania tamarisci</i>	Mossen
2775	<i>Homalothecium lutescens</i>	Mossen
3391	<i>Lophozia excisa</i>	Mossen
2905	<i>Pleurochaete squarrosa</i>	Mossen
2927	<i>Polytrichum piliferum</i>	Mossen
2955	<i>Racomitrium canescens v. canescens</i>	Mossen
3233	<i>Racomitrium canescens v. intermedium</i>	Mossen
2964	<i>Rhodobryum roseum</i>	Mossen
2977	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	Mossen
2979	<i>Rhytidium rugosum</i>	Mossen
3066	<i>Syntrichia ruralis v. arenicola</i>	Mossen
3041	<i>Thuidium abietinum</i>	Mossen
3050	<i>Tortella flavovirens</i>	Mossen
3068	<i>Tortula subulata</i>	Mossen
4205	<i>Cetraria aculeata</i>	Korstmossen
4148	<i>Cladonia arbuscula</i>	Korstmossen
4153	<i>Cladonia cervicornis</i>	Korstmossen
4156	<i>Cladonia ciliata</i>	Korstmossen
4160	<i>Cladonia cornuta</i>	Korstmossen
4169	<i>Cladonia foliacea</i>	Korstmossen
4181	<i>Cladonia pocillum</i>	Korstmossen
4183	<i>Cladonia portentosa</i>	Korstmossen
4186	<i>Cladonia rangiformis</i>	Korstmossen
4453	<i>Peltigera canina</i>	Korstmossen
4456	<i>Peltigera neckeri</i>	Korstmossen
4458	<i>Peltigera rufescens</i>	Korstmossen

## Bijlage 4 Methoden voor de bewerking van bodemmonsters en chemische analyse

### Bewerking van bodemmonsters

#### Drooggewicht en organisch stofgehalte

Om het vochtgehalte van het verse bodemmateriaal te bepalen werd het vochtverlies gemeten door bodemmateriaal in duplo in aluminiumbakjes (57mm, VWR, Radnor, V.S.) af te wegen met een nauwkeurigheid van 0,01 g. De bakjes werden precies tot aan de rand afgevuld (volume = 40,5 ml), zodat de soortelijke massa van de bodem kan worden bepaald. De bodems werden gedurende minimaal 48 uur gedroogd in een stoof (ED Serie, Binder, Tuttlingen, Duitsland) bij 60°C. Vervolgens werd het bakje met bodemmateriaal opnieuw gewogen en werd het vochtverlies berekend. Gedroogd materiaal uit één bakje werd vervolgens fijngemalen met een RM200 maler (Retsch, Haan, Duitsland) voor verdere analyses, terwijl het andere bakje werd gebruikt voor het bepalen van het gloeiverlies. Hiertoe werd een bekend gewicht aan gedroogd bodemmateriaal gedurende 4 uur verast in een oven (B170 of L9/13, Nabertherm, Lilienthal, Duitsland) bij 550°C. Na het uitgloeien werd het bakje met bodemmateriaal weer gewogen en werd het gloeiverlies berekend. Het gloeiverlies komt bij benadering overeen met het gehalte aan organisch materiaal in de bodem.

#### Destructie

Door bodem- en plantmateriaal te destrueren (ontsluiten) is het mogelijk de verweerbare concentratie van bijna alle elementen in het materiaal te bepalen. Hiervoor werd 200 mg fijngemalen, gedroogd en gehomogeniseerd bodemmateriaal nauwkeurig afgewogen (Quintix, Satorius, Göttingen, Duitsland, nauwkeurigheid 0,0001 g) en in teflon destructievaatjes overgebracht. Aan het bodem- of plantmateriaal werd 5 ml geconcentreerd salpeterzuur (HNO<sub>3</sub>, 65%, AnalaR, VWR, Radnor, V.S.) en 2 ml waterstofperoxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 30%, Emsure, Supleco, Darmstadt, Duitsland) toegevoegd, waarna de vaatjes in een destructiemagnetron (Ethos Easy met Rotor Maxi-44, Milestone, Sorisole, Italië) werden geplaatst. Het programma bestond uit 20 minuten opwarmen met 1400W tot 140°C, gevolgd door 20 minuten bij 1000W (140°C) en 20 minuten afkoelen. Na destructie werd het destruaat nauwkeurig overgebracht in een 100 ml maatkolf en aangevuld tot 100 ml met demiwater. Het destruaat werd bewaard bij 4 °C tot verdere analyse op de ICP-OES.

#### Olsenextractie

Aan de hand van een Olsenextractie (volgens Olsen, 1954) kan de concentratie plantbeschikbaar fosfor worden bepaald. Hiertoe werd aan 3 gram fijngemalen droog bodemmateriaal 60 ml 0,5 mol l<sup>-1</sup> natriumbicarbonaatoplossing (NaHCO<sub>3</sub>, >98%, VWR, Radnor, V.S.) toegevoegd. De pH van het extractiemedium werd vooraf op pH 8,5 gesteld met behulp van 2 mol l<sup>-1</sup> natronloog (NaOH, 98.5%, Arcos Organics, Geel, België). Gedurende 30 minuten werden de monsters uitgeschud (105 rpm) op een schudmachine (Laboshake LS500, Gerhardt, Königswinter, Duitsland), waarna het supernatant onder vacuüm werd verzameld met behulp van polyethersulfon poriewaterbemonsteraars (0,15 µm Rhizon SMS, Eijkelkamp, Giesbeek, Nederland). Het extract werd vijf keer verdund met demiwater met behulp van een verdunningsapparaat (Microlab Serie 600, Hamilton, Reno, V.S.) en bewaard bij 4°C tot verdere analyse op de ICP-OES.

### **Water- en zoutextractie**

Met een water- en zoutextractie kunnen respectievelijk de vrij in de bodem aanwezige ionen of de zoutuitwisselbare ionen bepaald worden. Hiervoor werd 17,5 gram verse bodem met 50 ml demiwater of 50 ml zoutoplossing ( $0,2 \text{ mol l}^{-1} \text{ NaCl}$ , Rectapur, VWR, Radnor, V.S.) gedurende 2 uur geschud op een schudmachine (Laboshake LS500, Gerhardt, Königswinter, Duitsland) bij 105 rpm. De pH werd gemeten met een HQD pH-electrode (PHC101 met HQ430d, Hach, Loveland, V.S.). De extracten werden gefilterd met behulp van polyethersulfon poriewaterbemonsteraars ( $0,15 \mu\text{m}$  Rhizon SMS, Eijkelkamp, Giesbeek, Nederland). Voor analyse op de ICP-OES werd een deel van het filtraat aangezuurd met salpeterzuur (eindconcentratie  $1\% \text{ HNO}_3$ , AnalaR, VWR, Radnor, V.S.) en bewaard bij  $4^\circ \text{C}$  tot verdere analyse. Voor analyse op de auto-analyzers werd niet-aangezuurd filtraat bewaard bij  $-18^\circ \text{C}$  tot verdere analyse.

### **Oxalaatextractie**

Met een oxalaatextractie kan de concentratie aan amorfe ijzer- en aluminium(hydr)oxides gebonden fosfaat worden bepaald. Hiervoor werd vers materiaal ingewogen overeenkomstig met 2,5 gram droog materiaal en 50 ml extractiemedium ( $(\text{COONH}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ :  $0,12 \text{ mol l}^{-1}$  en  $\text{H}_2\text{C}_2\text{O}_4$ :  $0,12 \text{ mol l}^{-1}$ , beiden 99+%, Arcos Organics, Geel, België) uitgeschud op een schudmachine bij 105 rpm voor 2 uur (Laboshake LS500, Gerhardt, Königswinter, Duitsland). De extracten werden gefilterd met behulp van polyethersulfon poriewaterbemonsteraars ( $0,15 \mu\text{m}$  Rhizon SMS, Eijkelkamp, Giesbeek, Nederland) en het filtraat werd niet-aangezuurd bewaard bij  $4^\circ \text{C}$  tot verdere analyse op de ICP-OES.

### **C/N-analyse bodemmateriaal**

Voor de analyse van de totale hoeveelheid koolstof en stikstof werd een deel van het verzamelde bodem- of plantmateriaal fijngemalen. Voor bodemmateriaal zie "drooggewicht bepaling". Planten werden afhankelijk van de grootte eerst in kleinere stukken geknipt en daarna gemalen in een rotatiemaler (ZM200 Retsch, Haan, zeef grootte maximaal  $0,5 \text{ mm}$ , Duitsland of CT 293, Foss Analytics, Hillerød, Denemarken). Afhankelijk van het soortelijk gewicht van het materiaal en de verwachte concentraties, werd een kleine hoeveelheid (3-40 mg) van het gemalen materiaal in een tinnen container (plant materiaal in D1013, bodems in D1008, Elemental Microanalysis Ltd. Okehampton, V.K.) afgewogen met een nauwkeurigheid van  $0,001 \text{ mg}$ , waarna het met een CNSH-elementenalyzer (Vario Micro Cube, Elementar Analysensysteme, Langensfeld, Duitsland) werd geanalyseerd. Hierbij werd het monster bij  $950^\circ \text{C}$  onder toediening van zuurstof verbrand en over de kolommen van de analyzer geleid. De kolommen waren gevuld volgens de handleiding van de fabrikant.

## **Chemische analyses**

### **Elementenanalyse (ICP en auto-analyzers)**

De concentraties calcium (Ca), magnesium (Mg), aluminium (Al), ijzer (Fe), mangaan (Mn), fosfor (P), zwavel (S; als maat voor sulfaat), silicium (Si) en zink (Zn) werden bepaald met behulp van een Inductively Coupled Plasma Spectrofotometer (ARCOS MV of GREEN DUO, Spectro, Kleve, Duitsland). De analyses van de watermonsters, destructies en zware metalen werden verricht op de ARCOS MV, met een horizontaal plasma en een axiale plasma observatie. De monsters werden verstoven tot een aerosol door een Seaspray verstuiver en een cyclonische verstuiverkamer. Voor alle extracten werd de GREEN DUO gebruikt, met een verticaal plasma in combinatie met een Crossflow verstuiver en een Scott verstuiverkamer. Meer informatie is in bijgevoegde tabel te vinden.

Om de nutriënten ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), nitraat/nitriet ( $\text{NO}_x$ ) en fosfaat ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) te meten werden meerdere doorstroomanalyzers gebruikt, waarbij het monster in een ononderbroken stroom (segmented flow) in contact komt met reagentia, waardoor er een kleurreactie plaatsvindt. De concentraties  $\text{NO}_x$ ,  $\text{NH}_4^+$  werden gemeten met een Autoanalyzer AA500 en de concentratie  $\text{PO}_4^{3-}$  met een autoanalyzer AA3 (SEAL Analytic Norderstedt, Duitsland). Voor de kleurreactie dienden resp. hydrazinesulfaat ( $58 \text{ mmol l}^{-1}$ ), salicylaatreagens ( $1,2 \text{ mol l}^{-1}$ ) en ammoniummolybdaat ( $24 \text{ mmol l}^{-1}$ ) /ascorbinezuur ( $56 \text{ mmol l}^{-1}$ ).

Voor de ionen chloride ( $\text{Cl}^-$ ), natrium ( $\text{Na}^+$ ) en kalium ( $\text{K}^+$ ) werd gebruik gemaakt van een autoanalyzer AA3 (SEAL Analytical, Norderstedt, Duitsland). Hierbij werd  $\text{Cl}^-$  colorimetrisch bepaald met behulp van mercurithiocyanide ( $1,68 \text{ mmol l}^{-1}$ ), terwijl  $\text{Na}^+$  en  $\text{K}^+$  vlamfotometrisch werden bepaald met een Sherwood Model 420 Flame Photometer (Sherwood Scientific, Cambridge, V.K.).

## Bijlage 5 Lijst doelsoorten zoals gebruikt in het verstruwelingsonderzoek

Tabel B5.1. Geselecteerde doelsoorten voor soortenrijke kalkrijke duingrasland (Bronnen: de Beer & Nienhuis, 2009; N08.02 Open Duin - BIJ12, z.d.; Rode Lijsten: Soort van Rode Lijst Vaatplanten | Beschermde Natuur in Nederland, z.d.; Smits & Kooijman, 2014; Sparrius & van der Hak, 2021)

Doelsoort
<i>Anacamptis morio</i>
<i>Anisantha tectorum</i>
<i>Arabis hirsuta</i> subsp. <i>hirsuta</i>
<i>Artemisia campestris</i> subsp. <i>maritima</i>
<i>Artemisia campestris</i>
<i>Asperugo procumbens</i>
<i>Briza media</i>
<i>Carlina vulgaris</i>
<i>Centaurea scabiosa</i>
<i>Cuscuta epithymum</i>
<i>Eryngium campestre</i>
<i>Eryngium maritimum</i>
<i>Euphorbia cyparissias</i>
<i>Euphorbia stricta</i>
<i>Euphrasia tetraquetra</i>
<i>Genista tinctoria</i>
<i>Himantoglossum hircinum</i>
<i>Leymus arenarius</i>
<i>Medicago minima</i>
<i>Muscari comosum</i>
<i>Myosotis ramosissima</i>
<i>Oenothera oakesiana</i>
<i>Ophrys apifera</i>
<i>Phleum arenarium</i>
<i>Pilosella peleteriana</i>
<i>Polygonatum odoratum</i>
<i>Polypodium vulgare</i>
<i>Pyrola minor</i>
<i>Pyrola rotundifolia</i>
<i>Sagina apetala</i>
<i>Sagina nodosa</i>
<i>Spiranthes spiralis</i>
<i>Thalictrum minus</i>
<i>Thymus pulegioides</i>
<i>Trifolium arvense</i>
<i>Turritis glabra</i>
<i>Viola hirta</i>
<i>Vulpia ciliata</i> subsp. <i>ambigua</i>

## **Bijlage 6 Vragenlijst interviews beheerders**

Tijdens de interviews met de beheerders (zie hoofdstuk 9) zijn minimaal de volgende vragen aan de orde gekomen.

*1) Waar liggen duingraslanden die al lange tijd bestaan (meerdere decennia of nog langer) en soortenrijk zijn (vaatplanten, mossen, korstmossen en/ of paddenstoelen)? Zijn er gegevens beschikbaar van deze locaties? (In principe hebben we de LMF data van Nederland, maar hier staat bijvoorbeeld geen data over paddenstoelen.)*

*2) Weet u of er datasets en publicaties bestaan die de moeite waard zijn voor het OBN-onderzoek? Zo dan graag aangeven welke dit zijn en waar die te verkrijgen zijn.*

*3) Beschikt u of uw organisatie over oude (voor 2000) digitale, geo-gerefereerde luchtfoto's voor deze interessante locaties?*

*4) Welke kennis en ervaring heeft u over het beheer dat leidt tot het ontstaan en/of het in stand houden van soortenrijk duingraslanden? Zie ook tabel 4 hieronder voor een voorlopige samenvatting.*

*5) Welke maatregelen bevorderen het instant houden van oude duingraslanden? Discussie onderstaande tabel.*

*6) Is er (opgeschreven) ervaring met het omvormen van struweel naar duingrasland? En zo ja, in welke rapporten? En mogen we die ontvangen?*

*7) Welke kennis bestaat over de soortenrijkdom van paddenstoelen in duingraslanden en mogelijk positief of negatief invloed van verschillende maatregelen of beheer?*

Ter illustratie en discussie is de tabel van maatregelen zoals opgenomen in het Plan van Aanpak behorende bij dit project overlegd (zie tabel B6.1).

Tabel B6.1. Overzicht van mogelijke maatregelen en effect, afkomstig uit Plan van Aanpak – p. 24

Maatregel	Type	(Potentieel) perspectief voor biodiverse oude stadia	Kennislacunes	Mate van toepassing	Effect op bodem	Effect op vegetatie
Maaien/chopperen en afvoeren	H	++	herhaalbaarheid van de maatregel	vaak lokaal en voor beperkte tijdsduur; wordt vooral toegepast in vochtige delen en na plaggen op kalkrijke bodem om struweelvorming te onderdrukken	verwijderen strooisellaag	verwijderen struiken en vergaste vegetatielaag, meer licht dicht boven de bodem, toename soortenrijkdom
Beweiden	B	zeer variabel en sterk afhankelijk van beweidingsdruk en methode	invloed beweidingsdruk, variëren in de tijd met beweidingsdruk	vaak, voor lange duur	compactie, lokaal beschadiging, realllocatie van nutriënten	korte vegetatie, meer mossen
Bevorderen konijnen	H	++	hoe succesvol konijnenpopulatie bevorderen?	weinig en alleen experimenteel	meer schraap- en graafplekken, meer heterogeniteit, opwerken kalkhoudend zand	korte vegetatie, meer mossen en krstmossen
Bevorderen grondmieren	H	++?	onduidelijk is waarom veel oude duingraslanden arm zijn aan grondmieren, mogelijk samenhang met beweiding/ korte vegetatie	niet	bioturbatie, op ondiep ontkalkte bodem verhoging pH in bodemtoplaag, ontstaan dikke Ah laag; ontstaan microtopografie	meer basenminnende soorten; kleinschalige dynamiek
Verminderen overbegrazing	H	++	tijdsduur voor herstel na verlaging begrazingsdruk	weinig	decompactie	toename bovengrondse biomassa, herstel kruiden
Terugzetten struweel	H	++?	lange termijn effecten onduidelijk, hangt ook af van nabeheer en regulier beheer	lokaal-grootschalig, periodiek, vereist nabeheer	beschadiging, compactie door rijsporen, ?tijdelijke verhoging mineralisatie	meer licht op de bodem, ?tijdelijke verrijking met grassen en bramen
Ondiep plaggen	H	+? op lange middeltermijn	lange termijn effecten onduidelijk, hangt ook	regelmatig, kleine en grote schaal	verwijderen humushoudende toplaag,	

Maatregel	Type	(Potentieel) perspectief voor biodiverse oude stadia	Kennislacunes	Mate van toepassing	Effect op bodem	Effect op vegetatie
Diep afplaggen/afgraven		-- op korte termijn +? op lange termijn	af van nabeheer en regulier beheer; effect van schaal onduidelijk		meer droogtestress, verlaging N-mineralisatie	pioniersoorten, meer licht op de bodem, vestiging uit diasporenbank en omgeving
Branden	H	+? duingrasland (++ duinheide)	geen documentatie lange termijn effecten	af en toe, lokaal-grootschalig; ongewenste zomerbranden	verbranden strooisel	verbranden bovengrondse vegetatie, terugkeer duingraslanden mogelijk
Aanleggen secundaire stuifkuilen	H	- op korte termijn +/ ++ deels op lange termijn	lange termijn effecten	tegenwoordig veel	verhogen basenrijkdom in geval van kalkhoudend zand), verlagen organisch stofgehalte, deels terugzetten successie	verdwijnen oude stadia; toename basenminnende soorten in geval van kalkhoudend zand, bevorderen pioniersoorten; snel effect bij lichte instuiving op oude bodems; ontwikkeling van oude stadia vergt minstens na stabilisatie van nieuwe bodems vergt enkele decennia
Inbreng soorten van donorlocatie	H	?	geen ervaring mee?	nog niet gedaan?	?	?
Inbreng bodemmateriaal van donorlocatie	H	?	geen ervaring mee?	nog niet gedaan?	?	?

## Bijlage 7 Belangrijkste duingraslanden voor paddenstoelen

Tabel B7.1.

Soorten	RL	terrein: renodunaal district										wadden district					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Clavaria argillacea</i>	KW	x		x		x					x	x	x			x	x
<i>Clavaria asperulispora</i>						x					x						
<i>Clavaria falcata</i>	TNB			x	x		x	x	x		x	x		x			x
<i>Clavaria fragilis</i>	KW	x	x		x	x		x		x	x		x	x			x
<i>Clavaria greletii</i>	EB										x						
<i>Clavaria straminea</i>	BE			x							x						x
<i>Clavulinopsis corniculata</i>	KW	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Clavulinopsis fusiformis</i>	EB									x							
<i>Clavulinopsis helvola</i>	GE	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Clavulinopsis laeticolor</i>	KW	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x	x	x
<i>Clavulinopsis luteoalba</i>	KW	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Clavulinopsis subtilis</i>	GE										x		x		x		x
<i>Dermoloma cuneifolium</i>	BE		x					x	x	x						x	x
<i>Dermoloma josserandi</i>	BE								x			x					x
<i>Entoloma chalybaeum</i>	KW	x	x	x	x		x	x	x		x	x		x			x
<i>Entoloma cinereoopacum</i>		x	x	x		x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Entoloma corvinum</i>	KW	x	x	x	x		x			x	x	x		x			x
<i>Entoloma kuehnerianum</i>	KW	x						x	x			x					
<i>Entoloma lucidum</i>	BE		x	x													
<i>Entoloma mougeotii</i>	KW	x			x			x	x	x	x	x					x
<i>Entoloma poliopus</i>	KW	x	x	x	x		x		x		x		x				
<i>Entoloma pseudoturci</i>	KW	x		x	x		x			x	x	x		x			x
<i>Entoloma serrulatum</i>	KW	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x		x		x
<i>Entoloma sodale</i>	BE						x			x	x	x	x				x
<i>Entoloma turci</i>	BE		x				x				x						x
<i>Entoloma undatum</i>	KW	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x				x

Soorten	RL	terrein: renodunaal district										wadden district					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Geoglossum cookeanum</i>	KW	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Geoglossum difforme</i>	BE	x															
<i>Geoglossum elongatum</i>		x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
<i>Geoglossum fallax</i>	TNB	x	x					x	x		x			x			x
<i>Geoglossum umbratile</i>	KW		x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x
<i>Hygrocybe acutoconica</i>	KW	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hygrocybe cantharellus</i>	TNB	x			x										x		
<i>Hygrocybe ceracea</i>	GE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x
<i>Hygrocybe chlorophana</i>	KW	x	x	x				x	x	x	x			x			
<i>Hygrocybe coccinea</i>	BE	x	x	x	x			x		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hygrocybe colemanniana</i>	KW		x					x	x								x
<i>Hygrocybe conica</i>	TNB	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hygrocybe constrictospora</i>	OG				x						x						
<i>Hygrocybe insipida</i>	KW	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hygrocybe irrigata</i>	KW	x															
<i>Hygrocybe konradii</i>	EB			x	x												
<i>Hygrocybe lacmus</i>	BE		x			x											
<i>Hygrocybe laeta</i>	KW	x	x		x	x						x	x	x	x	x	x
<i>Hygrocybe marchii</i>	EB		x									x					
<i>Hygrocybe miniata</i>	TNB	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hygrocybe mucronella</i>	BE	x			x					x	x						x
<i>Hygrocybe nitrata</i>	EB		x														x
<i>Hygrocybe obrussea</i>	BE							x	x								
<i>Hygrocybe ortoniana</i>	KW	x			x			x								x	
<i>Hygrocybe perplexa</i>	BE		x														
<i>Hygrocybe phaeococcinea</i>	BE	x			x						x	x		x			x
<i>Hygrocybe pratensis</i>	KW	x	x					x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hygrocybe pratensis var. vitulina</i>	KW																x

Soorten	RL	terrein: renodunaal district										wadden district					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Hygrocybe psittacina</i>	GE	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hygrocybe punicea</i>	EB			x						x							
<i>Hygrocybe radiata</i>	BE								x								
<i>Hygrocybe reidii</i>	KW								x								
<i>Hygrocybe russocoriacea</i>	BE	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hygrocybe virginea var. fuscescens</i>	GE	x	x	x	x		x	x		x			x		x		
<i>Hygrocybe virginea v. ochraceopallida</i>	GE	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x		x	x		
<i>Hygrocybe vitellina</i>	KW	x		x	x								x	x		x	x
<i>Microglossum olivaceum</i>	GE												x				
<i>Microglossum rufescens</i>														x			
<i>Thuemenidium atropurpureum</i>	EB								x			x		x	x		
<i>Trichoglossum hirsutum</i>	KW	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Trichoglossum tetrasporum</i>	NB				x												
<i>Trichoglossum walteri</i>											x						
<b>Totaal aantal</b>		39	37	33	36	21	25	30	34	29	42	34	28	30	26	24	38

## Bijlage 8 Vegetatie-opnamen inclusief fungi uit de Middel- en Oostduinen.

Tabel B8.1. Vegetatieopnamen (2x2 m) inclusief een opname van de bovengrondse fungi (100 m<sup>2</sup>) in de Middel- en Oostduinen: B = Bryopfyt. Ecologische groepen paddenstoelen: W=wasplaatgroep, S = saprofyt, C = coprofiel, M = mosbewoner. Paddenstoelen zijn met aanwezigheid (1) of afwezigheid gekarteerd (lege cel), vegetatie met een Tansley schaal.

Nummer locatie		60	62	55	127	56	121	141	147	120	125	152	57	66	126	143	
Bedekking totaal (%)		95	92	92	92	95	92	92	95	92	95	92	95	95	90	92	
Hygrocybe pratensis v. pratensis	w	1	1	1													Gewone weidewasplaat
Hygrocybe coccinea	w	1	1														Scharlaken wasplaat
Dermoloma cuneifolium	w	1			1												Grauwe barsthoed
Clavulinopsis corniculata	w	1	1	1	1	1	1			1	1	1					Sikkelkoraalzwam
Clavulinopsis laeticolor	w	1				1					1						Fraaie knotszwam
Clavulinopsis luteoalba	w	1	1	1	1	1	1			1	1				1		Verblekende knotszwam
Entoloma clandestinum	w	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1	Dikplaatsatijnzwam
Entoloma dysthaloides	w	1		1						1	1						Kleinsporige vloksteelsatijnzwam
Entoloma sericellum	w	1	1			1											Sneeuwvloksatijnzwam
Entoloma serrulatum	w	1				1				1	1				1		Zwartsneesatijnzwam
Hygrocybe ceracea	w	1															Elfenwasplaat
Hygrocybe insipida	w	1	1					1	1								Kabouterwasplaat
Hygrocybe russocoriacea	w	1									1			1			Geurende wasplaat
Hygrocybe virginea v. virginea	w	1	1	1	1	1			1	1			1				Sneeuwzwanmetje
Entoloma hebes	w		1														Dunsteelsatijnzwam
Hygrocybe psittacina	w		1	1	1	1			1						1		Papagaai-zwanmetje
Hygrocybe acutoconica	w			1	1												Puntmutswasplaat
Clavulinopsis helveola s.s.	w						1	1									Gele knotszwam
Entoloma caesiocinctum	w						1				1						Bruine zwartsneesatijnzwam
Geoglossum glutinosum	w						1	1									Kleverige aardtong
Geoglossum elongatum	w	1		1			1	1		1							
Hygrocybe conica	w	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				1		Zwartwordende wasplaat
Entoloma sericeum	w	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	Bruine satijnzwam
Entoloma undatum	w							1									Geribbelde satijnzwam
Clavaria falcata	w									1							Spitse knotszwam
Entoloma vindobonense	w				1			1	1					1	1		
Entoloma species	w								1								
Calvatia utriformis	s			1			1		1			1	1	1			Ruitjesbovist
Marasmius oreades	s	1				1						1	1				Weidekringzwam
Vascellum pratense	s		1		1									1			Afgeplatte stuifzwam
Bovista plumbea	s	1			1	1			1		1	1	1	1			Loodgrijze bovist
Psilocybe montana s.l.	s												1	1		1	Psilocybe montana s.l.
Psilocybe semilanceata	s	1			1									1			Puntig kaalkopje
Bolbitius vitellinus	s	1					1										Dooiergele mestzwam
Calocybe carnea	s	1			1	1				1					1		Roze pronkridder
Clitocybe agrestis	s	1							1	1		1	1				Bleke veldtrechterzwam
Clitocybe rivulosa	s	1			1					1	1	1	1		1		Giftige weidetrechterzwam
Crinipellis scabellus	s	1		1		1	1	1							1		Piekhaarzwanmetje
Lycoperdon lividum	s	1			1	1	1			1	1		1	1	1	1	Melige stuifzwam
Melanoleuca polioleuca	s	1	1		1			1	1								Zwartwitte veldridderzwam
Mycena aetites	s	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	Grijsbruine grasmycena
Mycena flavoalba	s	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Bleekgele mycena

Nummer locatie		60	62	55	127	56	121	141	147	120	125	152	57	66	126	143		
Bedekking totaal (%)		95	92	92	92	95	92	92	95	92	95	92	95	95	90	92		
<i>Mycena olivaceomarginata</i>	s	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Bruinsnedemycena	
<i>Cystoderma amianthinum</i> s.l.	s	1	1					1	1	1			1		1		<i>Cystoderma amianthinum</i> s.l.	
<i>Lepiota alba</i>	s	1	1		1			1	1	1	1			1	1		Duinparasolzwam	
<i>Macrolepiota procera</i>	s	1		1	1			1	1	1	1			1	1		Grote parasolzwam	
<i>Mycena leptcephala</i>	s	1												1			Stinkmycena	
<i>Omphalina pyxidata</i>	s	1								1							Roodbruin trechtertje	
<i>Hemimycena delectabilis</i>	s			1	1		1		1	1							Witte stinkmycena	
<i>Agaricus porphyron</i>	s					1								1			Purperen champignon	
<i>Bovista pusilla</i> s.l.	s					1				1					1		<i>Bovista pusilla</i> s.l.	
<i>Clitocybe fragrans</i>	s					1											Slanke anijstrechtterzwam	
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i> s.s.	s						1			1							Valse hanekam	
<i>Mycena filipes</i>	s							1									<i>Mycena filipes</i>	
<i>Bovista aestivalis</i>	s													1			Melige bovist	
<i>Gamundia striatula</i>	s													1			Kleverig trechtertje	
<i>Lepiota castanea</i>	s													1			Kastanjeparasolzwam	
<i>Simocybe reducta</i>	s								1					1			Halmmatkopje	
<i>Agaricus campester</i> s.s.	s								1								Weidechampignon	
<i>Mycena chlorantha</i>	s								1								Groene mycena	
<i>Agrocybe pusiola</i>	s				1												Dwergleemhoed	
<i>Conocybe aberrans</i>	s													1			Bepoederd breeksteeltje	
<i>Lycoperdon perlatum</i>	s													1			Parelstufzwam	
<i>Tubaria furfuracea</i>	s													1			Gewoon donsvoetje	
<i>Deconica micropora</i>	s	1												1				
<i>Mycena sepia</i>	s							1									1	Donkerbruine mycena
<i>Galerina laevis</i>	m	1	1		1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1		Grasmosklokje
<i>Galerina vittaeformis</i>	m	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Barnsteenmosklokje
<i>Rickenella fibula</i>	m	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Oranjegeel trechtertje
<i>Rickenella swartzii</i>	m	1						1	1					1				Paarshartrechttertje
<i>Galerina mniophila</i> s.l.	m						1									1		<i>Galerina mniophila</i> s.l.
<i>Neottiella rutilans</i> s.s.	m															1		Oranje mosbekertje
<i>Galerina uncialis</i>	m							1			1							Duinmosklokje
<i>Galerina alluviana</i>	m		1	1														Zandmosklokje
<i>Galerina vittaeformis</i> v. <i>atkinsoniana</i>	m		1															<i>Galerina vittaeformis</i> v. <i>atkinsoniana</i>
<i>Galerina vittaeformis</i> v. <i>vittaeformis</i>	m		1															<i>Galerina vittaeformis</i> v. <i>vittaeformis</i>
<i>Panaeolus acuminatus</i>	c	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1			Spitse vlekplaat
<i>Panaeolus foenicicii</i>	c	1																Gazonvlekplaat
<i>Psilocybe coprophila</i> s.s.	c	1			1					1	1		1					Mestkaalkopje
<i>Panaeolus papilionaceus</i>	c					1	1		1	1	1		1					Witte vlekplaat
<i>Psilocybe semiglobata</i>	c					1	1									1		Kleefsteelstropharia
<i>Poronia punctata</i>	c						1											Grote speldeprikzwam
<i>Psilocybe merdicola</i>	c															1		Keutelkaalkopje
<i>Psilocybe subcoprophila</i>	c															1		Grootsporig mestkaalkopje

Nummer locatie	60	62	55	127	56	121	141	147	120	125	152	57	66	126	143		
Bedekking totaal (%)	95	92	92	92	95	92	92	95	92	95	92	95	95	90	92		
<i>Cheilymenia granulata</i>	c							1								Oranje mestzwammetje	
<i>Conocybe lenticulospora</i>	c									1						Paardevijgbreeksteeltje	
<i>Panaeolus fimicola</i>	c									1						Grauwe vlekplaat	
<i>Conocybe magnispora</i>	c					1											
<i>Rumex acetosa</i>		a1	p1	p1	p1	r1										Veldzuring	
<i>Thymus pulegioides</i>		a4	a1	a2	a1	p1				r1						Grote tijm	
<i>Eryngium campestre</i>		p2	a2	2	p2			a4								Echte kruisdistel	
<i>Ononis repens s. repens</i>			a2		p1											Kruipend stalkruid	
<i>Silene nutans</i>			p1		r1											Nachtsilene	
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	b	r1	2		1-			r1								Gewoon haakmos	
<i>Lolium perenne</i>		1	m2	m2	a1	m2		m2	r1			p1				Engels raai gras	
<i>Poa pratensis</i>		1	a2	r1				m2	p1							Veldbeemdgras	
<i>Achillea millefolium</i>		a2	a2	m2	m4	m4	a1	a2	m4				p1			Gewoon duizendblad	
<i>Phleum pratense s.l.</i>			a2	p1	p1			r1								Timoteegras (groep)	
<i>Koeleria macrantha</i>				p1	p1			1-		1-	m2	m2	r1			Smal fakkelgras	
<i>Erodium species</i>			p1				a1			p1	r1	a1				Reigersbek (G)	
<i>Dicranum scoparium</i>		m4	a1			a1	m2		a1	m2	a2	m4	m4	p1	m2	Gewoon gaffeltandmos	
<i>Polytrichum juniperinum</i>	b		a1								m4	a1		1	2	Zandhaarmos	
<i>Cladonia ciliata</i>													m2		3	Sierlijk rendiermos	
<i>Hypnum cupressiforme v. lacunosum</i>	b		m4	1+	2	m4		4	4	2	3	4	1-	3	1	2	Groot klauwtjesmos
<i>Bryum species</i>	b	r1		p1													Knikmos (G)
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	b	2	1	1-	a2	2	3			m4			3	1-			Groot laddermos
<i>Rhynchostegium megapolitanum</i>	b			p1	p1			a1		a1							Duinsnavelmos
<i>Syntrichia ruralis s.l.</i>	b							p1									Syntrichia ruralis s.l.
<i>Plagiomnium affine</i>	b				p1												Rond boogsterrenmos
<i>Agrostis capillaris</i>		m4		a2	a2	a1	m4	a2	a2	a2	p1	a1	p1		a1	a2	Gewoon struisgras
<i>Aira praecox</i>		p1	m1														Vroege haver
<i>Carex arenaria</i>		1	2	1	a2	m4	a2	m4	1+	1	1-	1-	m2	2	m4	m4	Zandzegge
<i>Cerastium arvense</i>		a2	a4	m2	m2	m2	p1	m4	m4	p1	p1	p1	m4	p1	p1		Akkerhoornbloem
<i>Equisetum arvense</i>		p1	r1														Heermoes
<i>Hieracium pilosella</i>		1	2	2	a1		2	a2		1-	m2	a2			1+	1-	Muizenoor
<i>Hypochaeris radicata</i>		a1	p1	a1	p1	p1	m4	m2	a1	a1	m4	p1	a2	a1	a1	m4	Gewoon biggenkruid
<i>Leontodon saxatilis</i>		a1		a1	m2	a1	m2	m2	a2	p1	a1	a1					Kleine leeuwentand
<i>Lotus corniculatus s.str.</i>		a4	p1	p1	m2	m2	m4	a1	a1	m2	m4	p1	p1	m2	p1		Gewone rolklaver
<i>Luzula campestris</i>		a4		a1	m4	m4	m4	1-	a1	a2	a2		m2		a1	m4	Gewone veldbies
<i>Ornithopus perpusillus</i>		r1	r1												p1		Klein vogelpootje
<i>Plantago lanceolata</i>		p1	p1	m2	p1	a2	a1	a1	a1	a1	p1	p1	a1	a2	a1	r1	Smalle weegbree
<i>Rumex acetosella</i>		a2		p1	a1		m2	a1	m2	m4	m2	a2	1-	m4	a1	a2	Schapenzuring
<i>Danthonia decumbens</i>		p1		p1	m4	a2	p1	r1		r1	a4		a4		a2	r1	Tandjesgras
<i>Trifolium dubium</i>		m2															Kleine klaver
<i>Festuca filiformis</i>		3	2	1	1+	1+	4	3	a2	5	5	1+	5	a1	1-	1+	Fijn schapengras
<i>Jacobaea vulgaris s.l.</i>		a1	a2	r1	a1	a2	a1	m2	a2	a2	p1	p1	r1	a2			Jakobskruiskruid (groep)

Nummer locatie	60	62	55	127	56	121	141	147	120	125	152	57	66	126	143	
Bedekking totaal (%)	95	92	92	92	95	92	92	95	92	95	92	95	95	90	92	
<i>Vicia species</i>	a1			p1	a2		a1				p1	p1	a1	p1	r1	Wikke (G)
<i>Anthoxanthum odoratum</i>		a1	a2	p1	a2	a2					p1			p1	a2	Gewoon reukgras
<i>Geranium molle</i>		r1	r1	r1	p1			p1					a1			Zachte ooievaarsbek
<i>Taraxacum sect. Erythrosperma</i>		r1	p1		p1			r1				r1				Zandpaardenbloemen
<i>Galium verum s. maritimum</i>	a1	1+	1-	1+	1-	m2	2	m4	a2	1-	a2	m4	1-	2	p1	Groot geel walstro
<i>Cladonia furcata</i>		1-	p1	p1	p1			p1	p1	m2	m2		1-	m2	1+	Gevorkt heidestaartje
<i>Trifolium species</i>		m2		m2	m2		a1	m4	m2	m2	m2	m2	a1	m4		Klaver (G)
<i>Briza media</i>			a1													Beventjes
<i>Cerastium fontanum s. vulgare</i>			p1													Gewone hoornbloem
<i>Sedum acre</i>			r1													Muurpeper
<i>Trifolium repens</i>			a1	m2	a1											Witte klaver
<i>Viola canina</i>			r1													Hondsviooltje
<i>Peltigera canina</i>			r1													Groot leermos
<i>Vicia species</i>			p1													Wikke (G)
<i>Holcus lanatus</i>				p1		p1			r1							Gestreepte witbol
<i>Polygala vulgaris</i>				p1		r1										Gewone vleugeltjesbloem
<i>Veronica officinalis</i>						r1										Mannetjesereprijs
<i>Hypericum perforatum</i>				r1						p1				m4		Sint-Janskruid
<i>Ammophila arenaria</i>														p1		Helm
<i>Calamagrostis epigejos</i>														a2		Duinriet
<i>Crepis capillaris</i>														r1		Klein streepzaad
<i>Helictotrichon pubescens</i>								m4						m4		Zachte haver
<i>Hippophae rhamnoides</i>														p2		Duindoorn
<i>Convolvulus arvensis</i>								a1								Akkerwinde
<i>Allium vineale</i>				r1												Kraailook
<i>Dactylis glomerata</i>				r1												Kropaar
<i>Rhinanthus angustifolius</i>				p1												Grote ratelaar
<i>Trifolium pratense</i>				a2												Rode klaver
<i>Centaurea jacea s.l.</i>				r1												Knoopkruid
<i>Carex caryophylla</i>									m2	m2						Voorjaarszegge
<i>Ranunculus bulbosus</i>														r1		Knolboterbloem





Ministerie van Landbouw,  
Voedselzekerheid en Natuur



OBN Natuurkennis wordt gecoördineerd door de VBNE en gefinancierd door het ministerie van Landbouw, Visserij, Voedselzekerheid en Natuur en BIJ12.



Alle publicaties en producten van OBN Natuurkennis zijn te vinden op  
[www.natuurkennis.nl](http://www.natuurkennis.nl)

