

Lange-termijneffecten van een invasie van Grijs kronkelsteeltje

in kustduinen en stuifzanden

L.B. Sparrius
A.M. Kooijman



UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM



Ministerie van Economische Zaken

© 2012 Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken

Rapport nr. 2012/OBN156-DKDZ
Den Haag, 2012

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

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij het Bosschap onder vermelding van code 2012/OBN156-DKDZ en het aantal exemplaren.

Oplage 150 exemplaren

Samenstelling L.B. Sparrius, Universiteit van Amsterdam

Druk Ministerie van EZ, directie IFZ/Bedrijfsuitgeverij

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

Voorwoord

Het doel van het Kennisnetwerk Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit (O+BN) is het ontwikkelen, verspreiden en benutten van kennis voor terreinbeheerders over natuurherstel, Natura 2000, leefgebiedenbenadering en ontwikkeling van nieuwe natuur.

In 133 van de 166 Nederlandse Natura 2000-gebieden worden de aanwezige natuurwaarden al jaren bedreigd door een te hoge neerslag van stikstof. Dit had tot gevolg dat rond deze gebieden steeds minder vergunningen werden verleend voor nieuwe economische activiteiten die tot extra uitstoot van stikstof konden leiden. Om deze vastgelopen vergunningverlening weer vlot te trekken, besloot in 2009 het toenmalige kabinet tot een Programmatische Aanpak Stikstof (PAS).

De hoge stikstofdepositie veroorzaakt in stuifzandvegetaties habitatype H2330 en in de grijze duinen habitatype H2130 dominantie van de exotische mossoort Grijs kronkelsteeltje. Het doel van dit onderzoek is inventariseren hoe plekken met mostapijten zich ontwikkelen. Dit is van belang voor het ontwikkelen van effectieve maatregelen in het kader van de PAS.

In hoofdstuk 8.2 staan de aanbevelingen voor het beheer; welke maatregelen genomen moeten worden bij een hoge en bij een lage stikstofdepositie in stuifzanden en in kalkrijke of kalkarme duinen.

Ik wens u veel leesplezier.

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

Summary

This OBN-report deals with longer-term effects of the invasive moss species *Campylopus introflexus* in Drift sand habitats (H2330) and coastal dune habitats such as lime-rich and lime-poor Grey dunes (H2130A and H2130B). The dominance of *C. introflexus*, which arrived in the Netherlands in the 1960's, is associated with high atmospheric nitrogen deposition, as described in the PhD-thesis of Sparrius (2011). In the present report, changes in vegetation dominated by *C. introflexus* in the recent past were studied in drift sands and coastal dunes, in order to learn how long such vegetation can persist, and if it doesn't, in which direction it would change. This information is needed to discuss whether management measures are necessary at all, and if so, which ones would be best.

The report consists of six separate studies, four in drift sands and two in coastal dunes. The studies generally evaluate changes in vegetation in permanent quadrats, but the length of the study period may vary from a few years to several decades. In some studies, soil data were also included.

In drift sands, invasion of *C. introflexus* may be limited in vegetation already rich in lichens. In addition, nitrogen deposition is an important factor. At both high and low nitrogen deposition, with aerial ammonia concentration above or below $7 \mu\text{g NH}_3/\text{m}^3$, *C. introflexus* may decrease. However, high nitrogen deposition mainly seems to lead to increase of grass cover, while at low nitrogen deposition, *C. introflexus* may be replaced by large, humicole lichen species such as *Cladonia portentosa*. Characteristic lichen species of open sandy habitats such as *Stereocaulon condensatum* and *Cladonia zopfii* are less likely to return after invasion with *C. introflexus*, possibly due to the accumulation of soil organic matter.

In coastal dunes, *C. introflexus* is more common in lime-poor than in lime-rich dunes. The species strongly decreased from the early nineties to the present in two coastal dune areas, probably due to the decrease in N-deposition. However, vegetation formerly dominated by *C. introflexus* seems to be affected by grass-encroachment rather than increase of lichen-rich vegetation. Under grazed conditions, *C. introflexus* did not decrease at all.

In terms of management, *C. introflexus* is not a real problem. In drift sands with low nitrogen deposition the species is replaced by lichens, and may only be a problem in restored areas where topsoil rich in organic matter has been left behind. Lichen-rich vegetation should only be protected from damage by walking people or large animals. In drift sands with high nitrogen deposition, or in coastal dunes, *C. introflexus* may also disappear spontaneously, or at least show decreased cover values. However, in this case, grass-encroachment may be a serious threat, and measures against this process may be needed.

Samenvatting

In dit OBN-onderzoek is het verloop van de invasie van de invasieve exoot Grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*) onderzocht in de voornaamste Natura 2000-habitattypen waarin deze voorkomt: stuifzandvegetaties (habitatype H2330) en grijze duinen (habitatype H2130).

In stuifzanden is de ontwikkeling van mosmatten of diverse plekken gevolgd, over een periode van 3, 7, 14 of 17 jaar. In het algemeen kan worden gesteld dat de soort gebieden relatief snel koloniseert en vaak langer dan 10 jaar aanwezig is, waarna de successie naar grasrijke vegetaties verloopt. Dit heeft tot gevolg dat in stuifzanden waar Grijs kronkelsteeltje dominant is, de voor dit habitatype kenmerkende korstmossenvegetaties minder vaak voorkomen. De onderzoeksresultaten laten geen eenduidig beeld van de ontwikkelingen zien. Er kan gesteld worden dat de vestigingsomstandigheden voor Grijs kronkelsteeltje nog steeds gunstig zijn in veel stuifzandgebieden, met uitzondering van het noorden van het land. Oorzaken daarvan zijn een te hoge stikstofdepositie (> 25 kg/ha/jaar) en in enkele gevallen beheermaatregelen zoals te ondiep plaggen, frezen, eggen of begrazing met grote grazers, waardoor kaal humeus zand aan het oppervlak komt te liggen, wat de vestiging van Grijs kronkelsteeltje in de hand werkt.

In de Grijze duinen werd in periode 1970-1990 een sterke toename van Grijs kronkelsteeltje waargenomen. In de kalkrijke duinen is daar in 2011 nauwelijks meer iets van over. Vermoedelijk is door afname van zure regen na 1990 de bodemverzuring afgenomen, waardoor het milieu ongeschikt werd voor de soort. In veel gevallen vinden we op plekken waar de soort in de jaren '80 dominant voorkwam nu duingraslanden van een betere kwaliteit. In de kalkarme duinen is het beeld wisselend. Door de lage stikstofdepositie is Grijs kronkelsteeltje nergens echt dominant. Wel komt op plekken waar de soort in 1983 veel voorkwam nu een soortenarme vegetatie met zandzegge voor, waarmee een verdere achteruitgang van de kwaliteit van de kalkarme duingraslanden in gang wordt gezet.

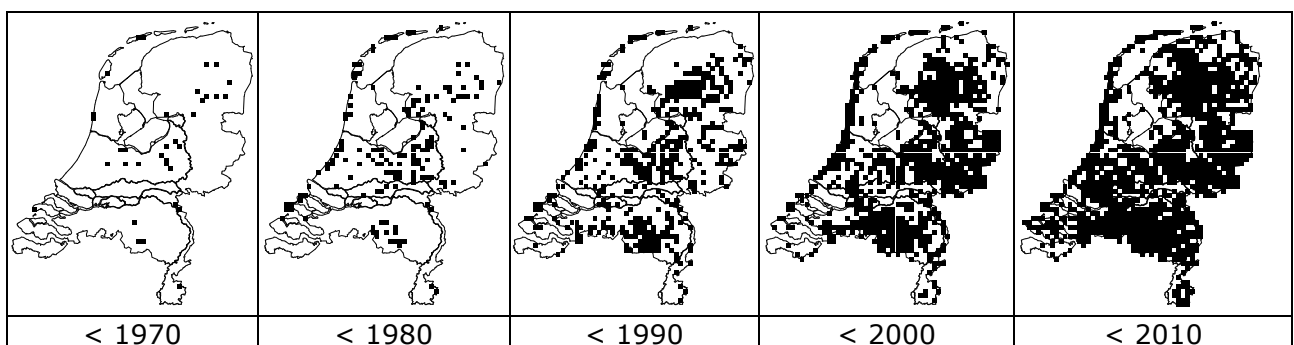
Inhoudsopgave

1	INLEIDING	7
1.1	Mogelijke oorzaken van de invasie van Grijs kronkelsteeltje	7
1.2	Onderzoeksvragen	8
1.3	Hypothesen over langere-termijneffecten	8
1.4	Dankwoord	9
2	SUCCESSIE IN STUIFZANDEN IN DE PERIODE 2007-2010	10
2.1	Veranderingen in dikte en vorm van mostapijten	10
2.2	Veranderingen in de vegetatie	12
2.3	Conclusie	14
3	SUCCESSIE IN DE PERIODE 2008-2010	16
3.1	Ontwikkelingen in het Otterlosche zand	16
3.2	Conclusie	18
4	ONDERZOEK OP HET KOOTWIJKERZAND (1993)-2004-2011	19
4.1	Bedekking in PQ-reeksen	19
4.2	Soorten in PQ-reeksen	22
4.3	Conclusie	23
5	ONDERZOEK VAN FRED DANIËLS 1994-2008	24
5.1	Veranderingen in het Oud-Reemsterzand	24
5.2	Conclusie	24

6	GRIJS KRONKELSTEELTJE IN HET NOORD-HOLLANDS DUINRESERVAAT 1983-2011	26
6.1	Inleiding	26
6.2	Onderzoeksmethode	26
6.3	Veranderingen in bodem en vegetatie	28
6.4	Afname van Grijs kronkelsteeltje in het Noord-Hollands Duinreservaat	31
6.5	De ontwikkeling van matten van Grijs kronkelsteeltje in kalkarme duinen	34
6.6	Conclusie	36
7	GRIJS KRONKELSTEELTJE IN DE AMSTERDAMSE WATERLEIDING DUINEN 1990-2011	37
7.1	Inleiding	37
7.2	Vegetatiekartering	37
7.3	Luchtfoto's Vogelenveld	38
7.4	Permanente kwadraten	39
7.5	Conclusie	40
8	CONCLUSIES EN AANBEVELINGEN VOOR HET BEHEER	41
8.1	Ontwikkeling van vegetaties met Grijs kronkelsteeltje	41
8.2	Aanbevelingen voor het beheer	45
9	LITERATUUR	47

1 Inleiding

Grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*) is pas sinds 1961 in Nederland aanwezig, maar is een probleemsoort in stuifzanden en kustduinen (Figuur 1). Dit is vooral het geval in Natura 2000-habitattypen als Stuifzanden (H2330) en Grijze duinen (H2130). OBN-onderzoek in de periode 2006-2010 naar het beheer van stuifzandvegetaties heeft duidelijk gemaakt dat een invasie van Grijs kronkelsteeltje kan leiden tot achteruitgang van soortenrijke korstmossenvegetaties (Nijssen et al. 2011, Sparrius 2011). Ook in de kustduinen kan de soort massaal voorkomen (Van der Meulen et al. 1987; Ketner-Oostra et al. 2006). Dit rapport beschrijft de gevolgen op de langere termijn van de invasie van Grijs kronkelsteeltje in zowel stuifzanden als in de kustduinen, op basis van bestaande gegevens en aanvullend onderzoek in de periode 2010-2011. Het aantal oudere gegevens is echter beperkt. De beelden die ontstaan zijn relatief eenduidig, maar gezien de beperkte hoeveelheid lange-termijn datasets zeker niet volledig.



Figuur 1. De invasie van Grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*) in Nederland sinds de eerste vermelding in 1961. Bron: BLWG Mossendatabase, gebaseerd op veldwaarnemingen en herbariummateriaal, weergegeven in 5 x 5 km gridcellen. De soort is het meest abundant in de Pleistocene dekzandgebieden (inclusief stuifzanden) en de kustduinen.

1.1 Mogelijke oorzaken van de invasie van Grijs kronkelsteeltje

Een invasie van Grijs kronkelsteeltje in stuifzanden kan meerdere oorzaken hebben. Zo is aangetoond dat dominantie van deze invasieve mossoort kan optreden na bodemverstoring in korstmossenvegetaties (Daniëls et al. 2008). Ook heeft dominantie van Grijs kronkelsteeltje een duidelijke relatie met hoge stikstofdepositie, al dan niet in combinatie met het achterlaten van organisch materiaal na herstelmaatregelen (Sparrius & Kooijman 2011).

Er zijn weinig gegevens beschikbaar over wat er na zo'n invasie gebeurt en die laten zowel gunstige (Daniëls et al. 2008 voor de Hoge Veluwe) als minder gunstige (Ketner-Oostra & Riksen 2005 voor het Kootwijkerzand; Nijssen et al. 2011 voor de Maasduinen) perspectieven zien. In sommige stuifzanden liggen anno 2011 ondanks gedaalde stikstofdepositieniveaus nog altijd grote oppervlakken Grijs kronkelsteeltje. Ook vestigt de soort zich nog steeds na recente herstelmaatregelen. De mogelijkheden voor de beheerder om de soort kwijt te raken en korstmossenrijke vegetaties terug te krijgen lijken daarmee in deze situaties beperkt.

Ook in de kustduinen werd in de jaren 1980-1990 op veel plaatsen dominantie van Grijs kronkelsteeltje gezien, zowel in de kalkarme als kalkrijke duinen. In de kalkarme duinen werd op kleine schaal spontane toename van Grijs kronkelsteeltje waargenomen. Voor de kalkrijke duinen kunnen Van der Meulen et al. (1987) geen duidelijke oorzaak geven, al speelt oppervlakkige verzuring van kalkrijke bodem door zure regen waarschijnlijk een rol. Ook hier kan verstoring een rol spelen, gezien het voorkomen op oudere akkertjes, bij overbegrazing of na chopperen (mond. med. Harrie van der Hagen en Rienk Slings). Ook kunnen duinbranden een positief effect op de vestiging van Grijs kronkelsteeltje hebben, met name in kalkarme duinen (Ketner-Oostra et al. 2006; van der Tol 2011). De soort lijkt te verdwijnen na lichte overstuiving met kalkrijk zand, maar weghalen van de mostapijten heeft weinig zin als niet ook de verzuurde bodem eronder wordt weggehaald (van der Meulen et al. 1996).

1.2 Onderzoeksvragen

Dit onderzoek heeft zich specifiek gericht op de ontwikkeling van bestaande mostapijten van Grijs kronkelsteeltje, dus nadat de soort zich heeft gevestigd, met als doel antwoord te krijgen op de volgende vragen:

1. Hoeveel tijd blijven matten van Grijs kronkelsteeltje aanwezig na de invasie?
2. In welke richting ontwikkelen de mostapijten van Grijs kronkelsteeltje zich in de stuifzanden en de kustduinen, en is dit afhankelijk van specifieke factoren (geomorfologie, stikstofdepositie, bodemeigenschappen)?
3. Hoe kan men in het beheer het beste omgaan met mostapijten van Grijs kronkelsteeltje in de verschillende situaties?

1.3 Hypothesen over langere-termijneffecten

Uitgaande van een situatie waarin Grijs kronkelsteeltje een nog dunne, uitgestrekte mat heeft gevormd zijn er diverse scenario's mogelijk. De onderstaande scenario's zijn in ieder geval in de Nederlandse stuifzanden waargenomen:

1. Blijvende aanwezigheid van Grijs kronkelsteeltje: door de jaarlijks toenemende dikte valt de mat in blokjes uit elkaar. Krimp door uitdroging na vochtopname en speelt hierbij een rol. Wanneer de mat uit elkaar valt, kan zich opnieuw Grijs kronkelsteeltje op de verterende moslaag vestigen. Hiermee herhaalt de invasie zich en krijgen korstmossen en kruiden weinig kans.
2. Vestiging van korstmossen: wanneer de mat uit elkaar is gevallen, kunnen humicole korstmossen op de zijkanten van de blokjes gaan groeien. Humicole soorten zijn soorten die ook op hout en strooisel kunnen groeien, zoals Dove heidelucifer (*Cladonia macilenta*), Rafelig bekermos (*Cladonia ramulosa*) en ze zijn niet erg karakteristiek voor stuifzandvegetaties. Soms komt in de barsten tussen de blokjes echter kaal zand aan het oppervlak. Hierin kunnen zich weer karakteristieke korstmossen vestigen, zoals Stapelbekertjes (*Cladonia cervicornis* s.l.).
3. Vergrassing: in de gesloten of verbrokkelde mat vestigen zich geen kleine polvormende grassen meer. De isolerende werking en het verhoogde vochtvasthoudende vermogen van de mat biedt echter wel een kans voor grassen die zich met uitlopers verspreiden, zoals Zandstruisgras (*Agrostis capillaris*) en Zandzegge (*Carex arenaria*). In licht vergraste vegetaties kunnen zich voor korte of lange tijd Rendiermossen (*Cladonia arbuscula*, *Cladonia portentosa* en *Cladonia ciliata*) vestigen. In sterk vergraste vegetaties verdwijnen deze weer.

Deze scenario's voltrekken zich mogelijk onder specifieke condities. In de stuifzanden is vooral gekeken naar verschillen tussen uitgestoven laagten en stuifzandduinen, maar ook naar gebieden met hoge en lage N-depositie. In de kustduinen was differentiering naar N-depositie niet mogelijk, omdat het onderzoek hoofdzakelijk plaatsvond in het Noord-Hollands Duinreservaat en de AWD, waarin de verschillen in N-depositie niet groot genoeg zijn. In de kustduinen is echter wel gekeken naar verschillen tussen kalkrijke en (relatief) kalkarme duinen. In de hierna volgende hoofdstukken worden deelonderzoeken beschreven waarin deze situaties aan bod komen.

1.4 Dankwoord

Voor de analyse van ontwikkeling van pq-reeksen hebben de auteurs gebruik gemaakt van gegevens van de volgende personen: Rita Ketner-Oostra, Fred Daniëls (Universiteit van Münster), Harrie van der Hagen (Dunea), Hubert Kievit en Rienk Slings (NV PWN) en Mark van Til (Waternet). Wij willen allen hartelijk danken voor hun bijdrage aan dit onderzoek. Ook willen we Rita Ketner-Oostra, Jan den Ouden en Michel Riksen danken voor hun waardevolle opmerkingen.

2 Successie in stuifzanden in de periode 2007-2010

2.1 Veranderingen in dikte en vorm van mostapijten

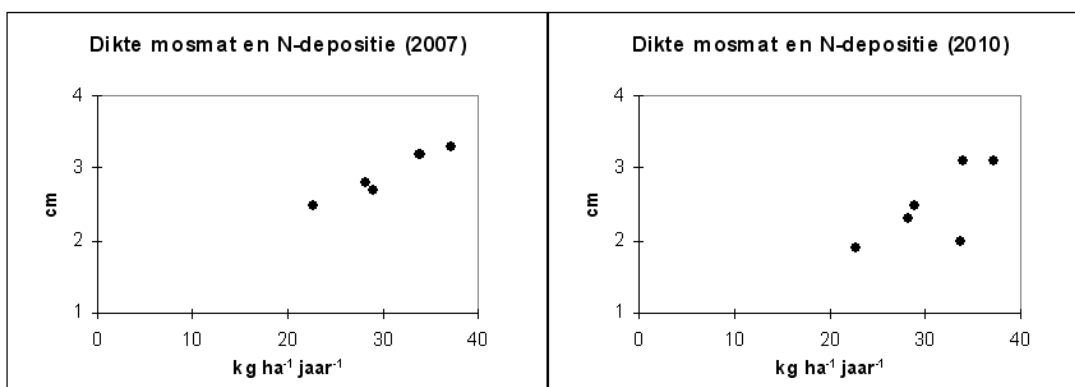
De dikte en de vorm van mostapijten van Grijs kronkelsteeltje zijn in 2007 en 2010 in 238 proefvlakken gemeten in de volgende zes stuifzandgebieden: Aekingerzand, Lemelerberg, Loonse en Drunense Duinen, Otterlosche Zand, Kootwijkerzand en Bergerheide (Tabel 1). Dit gebeurde steeds op plekken waar in 2007 de soort over een groter oppervlak aanwezig was. In gebieden waar Grijs kronkelsteeltje veel voorkomt, maar niet dominant is zijn meer metingen verricht dan in gebieden waar de soort dominant voorkomt. De meetpunten zijn in 2007 met GPS ingemeten en in 2010 op dezelfde plek (met een maximale afwijking van circa 5 meter) nagemeten. De metingen werden steeds op een representatieve plek genomen. De stuifzandgebieden worden gekenmerkt door een verschillende N-depositie. Volgens het OPS-model (van Jaarsveld 2004) bedroeg de op 5x5 km gemodelleerde N-depositie voor 2006 -met tussen haakjes de jaargemiddelde luchtconcentratie ammoniak gemeten in 2008 (Sparrius 2011)- in het Aekingerzand 22,6 kg N/ha/jaar (5,8 $\mu\text{g NH}_3/\text{m}^3$), voor Lemelerberg 33,7 (7,6), voor de Loonse en Drunense Duinen 28,3 (7,5), voor het Otterlosche Zand 34,0, voor het Kootwijkerzand 29,0 (7,9), en voor Bergerheide 37,1 (10,0). In dit kortlopende onderzoek wordt aangenomen dat de stikstofdepositie in die periode niet is veranderd.

Uit de resultaten blijkt dat de dikte van de mat van Grijs kronkelsteeltje in geen van de zes gebieden is afgenomen (Tabel 1). Wel is er een significante afname in dikte opgetreden in het Aekingerzand en op de Lemelerberg. In de andere gebieden is er tussen 2007 en 2010 geen significante verandering in dikte waargenomen.

Tabel 1. Dikte van mostapijten (gemiddelden en standaarddeviaties) van Grijs kronkelsteeltje in 2007 en 2010 in zes stuifzandgebieden gerangschikt naar oplopende N-depositie. ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s. = niet significant (t-toets).

	Aantal metingen	Dikte van mosblokjes (cm)	
		2007	2010
Aekingerzand **	11	2,5 (0,5)	1,9 (0,3)
Lemelerberg ***	24	3,2 (0,4)	2,0 (0,7)
L. Drunense duinen	4	2,8 (0,5)	2,3 (0,5)
n.s.			
Otterlosche zand n.s.	77	3,2 (0,8)	3,1 (1,1)
Kootwijkerzand n.s.	35	2,7 (1,0)	2,5 (1,1)
Bergerheide n.s.	81	3,3 (0,6)	3,1 (0,8)

In 2007 lijkt de dikte van de mat van Grijs kronkelsteeltje samen te hangen met de hoogte van de N-depositie (Figuur 2). In gebieden met lage N-depositie, zoals het Aekingerzand, zijn de mosplantjes duidelijk kleiner dan in gebieden met hoge N-depositie als Bergerheide. In 2010 is dit verband minder duidelijk, mogelijk omdat ook in 2010 nog met N-depositiewaarden van 2006 is gewerkt. In gebieden met lage N-depositie als Aekingerzand is de dikte van de moslaag in 2010 afgenomen. Maar ook in Lemelerberg, dat in 2006 een relatief hoge N-depositie had, is de afname in dikte significant. In gebieden met hoge N-depositie als Bergerheide blijft de moslaag relatief dik.



Figuur 2. Gemiddelde dikte van mostapijten van *Campylopus introflexus* in 2007 en 2010 in zes stuifzandgebieden in relatie tot de volgens het OPS-model gemodelleerde N-depositie voor 2006 (5x5 km). De correlatiecoëfficiënt bedroeg 0.94 in 2007 en 0.51 in 2010.

Mogelijk speelt ook de geomorfologische situatie een rol. In de relatief stabiele uitgestoven laagten, die in vrijwel alle gebieden voorkomen, is de dikte van de mosmat gelijk gebleven, terwijl deze op de meer dynamische stuifzandduinen significant afnam (Tabel 2).

Tabel 2. Dikte van mostapijten van Grijs kronkelsteeltje in 2007 en 2010 in zes stuifzandgebieden in uitgestoven laagten en op stuifzandduinen. Gemiddelden en standaarddeviaties op basis van steekproefgrootte $n = 60$ (uitgestoven laagten) en 178 (duinen). *** $p < 0.001$, n.s. = niet significant (t-toets).

	Dikte van mosblokjes (cm)	
	2007	2010
Uitgestoven laagten n.s.	3,2 (0,8)	3,0 (1,1)
Stuifzandduinen ***	3,1 (0,7)	2,7 (1,0)

In Tabel 3 staat informatie over de ontwikkeling van mostapijten. De mostapijten kunnen glad (1) of verbrokken (2) zijn. Uit de gegevens blijkt dat het Aekingerzand, de Lemelerberg en het Kootwijkerzand in 2007 vooral gladde tapijten van Grijs kronkelsteeltje bevatten, terwijl in de Drunense duinen, het Otterlosche zand en de Bergerheide het brokjesstadium algemener was. In het Aekingerzand, waar de N-depositie relatief laag is, bleven de gladde tapijten in stand, hoewel de dikte afnam. In Lemelerberg en Kootwijk ging ongeveer de helft van de tapijten over naar het blokjesstadium. In het Otterlosche zand en de Bergerheide, waar het blokjesstadium in 2007

al meer algemeen was, ging ook het merendeel van de resterende tapijten over in het blokjesstadium. De plots met blokjes bleven over het algemeen in het blokjesstadium hangen. De overgang van het blokjesstadium naar gladde mostapijten was veel minder algemeen, maar gebeurde in Bergerheide toch nog in 14% van het totale aantal plots met Grijs kronkelsteeltje.

Tabel 3. Toestand van de mosmat van Grijs kronkelsteeltje in 2007 en 2010 in zes stuifzandgebieden in Nederland. De veranderingen zijn weergegeven in procenten van het totaal aantal meetpunten met Grijs kronkelsteeltje in een bepaald gebied. De gebieden zijn geordend van hoge naar lage N-depositie.

	Richting van de verandering als % van de meetpunten			
	Glad -> glad	Glad -> blokjes	Blokjes -> blokjes	Blokjes -> glad
Aekingerzand	55	-	36	9
Lemelerberg	42	38	16	4
L. Drunense duinen	-	-	100	-
Otterlosche zand	13	29	53	5
Kootwijkerzand	40	36	14	-
Bergerheide	7	17	62	14

Ook de geomorfologische situatie speelt een rol (Tabel 4). In uitgestoven laagten was het blokjesstadium in 2007 algemener dan de gladde tapijten, en dat bleef zo in 2010. In stuifduinen kwamen beide stadia in 2007 ongeveer evenveel voor, maar in 2010 had er een verschuiving plaatsgevonden richting blokjesstadium, vooral vanuit de gladde tapijten. De ontwikkeling van (nieuwe) gladde tapijten vanuit het blokjesstadium kwam alleen in stuifduinen voor, hoewel dit ook hier geen dominant proces was.

Tabel 4. Toestand van de mosmat van Grijs kronkelsteeltje in 2007 en 2010 in uitgestoven laagten en stuifzandduinen. n = 178 (duinen) en n = 60 (uitgestoven laagten). De veranderingen zijn weergegeven in procenten van het totaal aantal meetpunten met Grijs kronkelsteeltje in een bepaalde stuifzandzone.

	Richting van de verandering als % van de meetpunten			
	Glad -> glad	Glad -> blokjes	Blokjes -> blokjes	Blokjes -> glad
Uitgestoven laagten	15	8	77	-
Stuifzandduinen	22	25	41	12

2.2 Veranderingen in de vegetatie

In de plots waar de dikte van de mat van Grijs kronkelsteeltje is gemeten is in 2007 en 2010 ook het vegetatietype bepaald. In Tabel 5 is voor alle 163 meetpunten die in 2007 het vegetatietype "Gesloten mat van Grijs kronkelsteeltje" hadden, weergegeven welk vegetatietype in 2010 werd aangetroffen. Voor de overige 75 plots is dit niet gedaan, omdat de metingen in andere vegetatietypen lagen en niet representatief genoeg zijn voor een groter gebied.

Het grootste deel van de vegetaties met Grijs kronkelsteeltje is als zodanig in stand gebleven. In de meeste gebieden bestaat de vegetatie nog steeds uit

Grijs kronkelsteeltje. In het Aekingerzand en de Lemelerberg is daarnaast een ontwikkeling richting korstmossenrijke vegetatie waar te nemen. In het Kootwijkerzand, de Drunense duinen en de Bergerheide vindt echter vooral ontwikkeling in de richting van grasrijke stadia plaats.

Tabel 5. Vegetatietype op de puntlocaties waar de dikte van mostapijten werd gemeten. De vegetatie werd in 2007 geclassificeerd als een gesloten mat Grijs kronkelsteeltje. In de tabel staat welk vegetatietype in 2010 werd aangetroffen als percentage van het aantal onderzochte punten in een bepaald gebied. De gebieden zijn geordend van hoge naar lage N-depositie.

	Vegetatietypen in 2010				Aantal plots
	Grijs kronkelsteeltje	Korstmossen	Grassen, mossen en korstmossen	Stuifzandheide	
Aekingerzand	75	25	-	-	4
Lemelerberg	52	35	12	-	17
L. Drunense duinen	-	-	100	-	1
Otterlosche zand	97	3	-	-	62
Kootwijkerzand	57	-	43	-	14
Bergerheide	75	8	15	2	65

Ook de geomorfologie speelt een rol: in uitgestoven laagten verandert de vegetatie bijna niet, terwijl op stuifzandduinen vergrassing maar ook vorming van korstmossenvegetaties optrad (Tabel 6).

Tabel 6. Vegetatietype op de puntlocaties waarin de dikte van mostapijten werd gemeten. De vegetatie werd in 2007 geclassificeerd als een gesloten mat Grijs kronkelsteeltje. In de tabel staat in procenten van het aantal onderzochte punten in uitgestoven laagten of stuifzandduinen aangegeven welk vegetatietype in 2010 werd aangetroffen.

	Vegetatietypen in 2010				Aantal plots
	Grijs kronkelsteeltje	Korstmossen	Grassen, mossen en korstmossen	Stuifzandheide	
Uitgestoven laagten	96	4	-	-	54
Stuifzandduinen	71	11	17	2	109

Naast de waarnemingen op de puntlocaties is van zes stuifzanden in 2007 en 2010 ook een complete vegetatiekaart gemaakt. Aanvullend op de eerder genoemde onderzoeksgebieden is ook het Wekeromse zand hierbij betrokken, maar zijn de Loonse en Drunense duinen weggelaten, omdat hier maar weinig Grijs kronkelsteeltje voorkomt.

De veranderingen in de in 2007 als Grijs kronkelsteeltje gekarteerde delen zijn weergegeven in Tabel 7. Hieruit blijkt dat, net als in de puntlocaties, grote delen van de matten van Grijs kronkelsteeltje in het Aekingerzand en de Lemelerberg zich in de richting van korstmossenvegetaties hebben ontwikkeld. In het Otterlosche en het Wekeromse zand blijft de vegetatie met Grijs kronkelsteeltje echter grotendeels in stand, hoewel plaatselijk ook hoge dichtheden van *Festuca ovina* ssp. *hirtula* zijn gevonden. In het Kootwijkerzand veranderde een deel van de vegetaties met Grijs kronkelsteeltje in de richting van door gras gedomineerde vegetatie, vooral

met Zandstruisgras (*Agrostis vinealis*). De meeste vergrassing vond echter plaats in Bergerheide, voornamelijk met Zandzegge (*Carex arenaria*). In de vergraste delen vestigden zich soms ook twee grotere korstmossoorten (*Cladonia portentosa* en *C. uncialis*), waardoor deze richting korstmossenvegetatie opschoven.

Tabel 7. Veranderingen in de vegetatie van 2010 ten opzichte van 2007 in zes stuifzandgebieden. In percentages (afgerond op hele %) is aangegeven tot welk vegetatietype de in 2007 als Grijs kronkelsteeltje getypeerde terreindelen nu behoren.

Gebied	Vegetatietypen in 2010					Totaal oppervlak (ha)
	Ruig haarmos	Grijs kronkelsteeltje	Korst-mossen	Grassen, mossen en korstmossen	Naaldbos	
Aekingse	6	42	49	3	0	0,54
Lemele	0	34	66	0	0	0,01
Otterlo	0	99	1	0	0	40,26
Wekerom	0	99	1	0	0	9,73
Kootwijk	1	66	1	32	0	0,27
Bergen	0	2	14	84	0	0,82

Veranderingen in de vegetatie met Grijs kronkelsteeltje treden, net als in de puntlocaties, bijna niet op in de uitgestoven laagten (Tabel 8). Alleen in de stuifzandduinen vindt een verschuiving plaats. In gebieden met lage N-depositie gaat dit vooral richting korstmosrijke vegetaties, maar bij hoge N-depositie toch vooral in de richting van vergraste vegetaties, eventueel met rendiermossen.

Tabel 8. Veranderingen in de vegetatiekartering van 2010 ten opzichte van 2007 in uitgestoven laagten en stuifzandduinen. In percentages is aangegeven tot welk vegetatietype de in 2007 als Grijs kronkelsteeltje getypeerde terreindelen nu behoren.

	Vegetatietypen in 2010					Totaal oppervlak (ha)
	Ruig haarmos	Grijs kronkelsteeltje	Korstmossen	Grassen, mossen en korstmossen	Naaldbos	
Uitgestoven laagten	0,2%	98,9%	0,9%	0,0%	0,0%	3,9
Stuifzandduinen	0,4%	88,2%	4,5%	6,5%	0,4%	1,2

2.3 Conclusie

Terreindelen die in 2007 met Grijs kronkelsteeltje bedekt waren, waren dat in 2010 grotendeels nog steeds. Ook de dikte en de vorm van de mosmatten is vrijwel niet veranderd. Op stuifzandduinen waren de veranderingen wel groter dan in uitgestoven laagten, mogelijk door een hogere dynamiek, zoals verstuiving en watererosie op hellingen.

De snelheid van de ontwikkeling van de mosmat lijkt, net als de dikte van de mosmat, vooral af te hangen van de N-depositie. In gebieden met lage N-depositie namen de mostapijten verder in dikte af, trad geen verbrokkeling op en ontwikkelde de vegetatie zich in de richting van korstmossenrijke stadia. In gebieden met hogere N-depositie, zoals het Kootwijkerzand en Bergerheide, bleef de dikte van de mosmat gelijk, domineerden de blokjestadia, werden mostapijten voor een deel omgezet in blokjes, en

ontwikkelde de vegetatie zich vooral in de richting van door gras gedomineerde vegetatie.

3 Successie in de periode 2008-2010

3.1 Ontwikkelingen in het Otterlosche zand

Eind 2008 zijn vijf permanente kwadraten (PQ's) op het Otterlosche Zand geïnstalleerd om de vestiging en verder successie van mostapijten van Grijs kronkelsteeltje op de korte termijn te kunnen volgen. Hierbij zijn vijf uitgangssituaties onderzocht:

- Uniforme tapijten van Ruig haarmos met een zeer geringe bedekking aan Grijs kronkelsteeltje, om de kolonisationsnelheid te bepalen;
- Niet-verbrokkelde mostapijten op een duin;
- Verbrokkelde mostapijten op een duin;
- Niet-verbrokkelde mostapijten in een laagte;
- Een kapvlakte waarbij op een stuifzandvegetatie een centimeter dikke laag naaldenstrooisel is achtergebleven, om te bepalen of strooisel daadwerkelijk door Grijs kronkelsteeltje wordt gekoloniseerd.

Al deze uitgangssituaties zijn in viervoud (bij elkaar gelegen subplots met nagenoeg identieke begroeiing) bemonsterd. Naast de bedekking van de soort(groep)en is ook de dikte van de mosmat gemeten, alsmede het aantal vertakkingen (als maat voor de ouderdom van de mostapijten), steeds in tweevoud per plot (acht metingen per uitgangssituaties).

In Tabel 9 staan de resultaten van de metingen. De volgende veranderingen werden waargenomen:

- De kolonisatie van Ruig haarmostapijten door andere soorten was in twee jaar tijd zeer laag. De begroeiing is hier nauwelijks veranderd. Dit stemt ook overeen met eerder onderzoek waarbij een ontwikkelingstijd van circa tien jaar voor het ontstaan van een mostapijt van Grijs kronkelsteeltje werd gevonden (Nijssen et al. 2011).
- Op naaldenstrooisel op de kapvlakte ontwikkelde zich echter in twee jaar tijd wel een dik mostapijt. De bedekking van Grijs kronkelsteeltje nam toe van 2,7% naar 50%. Ook kwamen hier humicole korstmossen in voor, zoals *Cladonia macilenta* en *C. floerkeana*. Dit zijn soorten die weliswaar veel in stuifzanden voorkomen, maar ook op dood hout en bomen kunnen groeien en dus niet strikt aan minerale bodem zijn gebonden zoals de echte kenmerkende stuifzandsoorten.
- Als we de ontwikkeling van niet-verbrokkelde mostapijten op stuifzandduinen vergelijken met uitgestoven laagten, dan blijkt er net als in het vorige hoofdstuk, op stuifduinen meer verbrokking van de blokjes op te treden. Ook nam de vergrassing op duinen sterker toe dan in laagten. In beide terreindelen nam het oppervlak aan korstmossen af.
- Als we de ontwikkeling van gladde (jongere) en verbrokkelde (oudere) mostapijten vergelijken, dan zien we dat deze allebei stabiel blijven en

zich op een termijn van twee jaar nauwelijks ontwikkelen. In beide stadia nemen grassen toe, nemen korstmossen af en wordt door verbrokkeling ontstane kale grond opnieuw door Grijs kronkelsteeltje gekoloniseerd.

Tabel 9. Ontwikkeling van mostapijten van Grijs kronkelsteeltje op de korte termijn op het Otterlosche zand. De gemiddelde bedekking (in procent) en standaarddeviaties zijn gebaseerd op een steekproef met $n = 4$. * $p < 0.05$ (t-toets tussen jaren); de overige verschillen zijn niet significant.

Vegetatietype	Jaar	Camp	Kaal	Gras	Lich	Mos	Blokjes
1. Ruig haarmos	2008	0,0 (0,0)	5,2 (0,9)	2,5 (0,5)	0,0 (0,0)	93 (0,8)	0,0 (0,0)
	2010	0,7 (0,8)	6,5 (5,9)	2,0 (1,6)	0,1 (0,0) *	93 (4,2)	0,0 (0,0)
2. Mostapijt op duin (glad)	2008	95 (2,8)	0,5 (0,0)	4,2 (0,5)	0,1 (0,0)	96 (1,5)	3,5 (4,3)
	2010	91 (5,3)	4,0 (4,0)	7,5 (2,0) *	0,1 (0,0)	94 (4,6)	10 (8,6)
3. Mostapijt in laagte (blokjes)	2008	71 (6,2)	19 (2,6)	11 (2,5)	2,1 (0,6)	72 (6,7)	80 (0,0)
	2010	90 (0,0) *	3,5 (1,2) *	14 (4,3)	1,0 (0,0) *	90 (0,0) *	80 (8,1)
4. Mostapijt in laagte (glad)	2008	89 (1,4)	12 (2,0)	8,5 (2,3)	1,5 (1,0)	91 (1,4)	0,5 (0,3)
	2010	96 (1,5) *	0,2 (0,5) *	12,7 (3,0)	0,8 (0,2)	96 (1,5) *	1,2 (0,9)
5. Kapvlakte met naaldenstrooisel	2008	2,7 (2,0)	0,0 (0,0)	0,6 (0,4)	0,4 (0,4)	2,7 (2,0)	0,0 (0,0)
	2010	50 (8,1) *	0,0 (0,0)	29 (15) *	5,5 (1) *	55 (9,8) *	0,0 (0,0)

De gemeten veranderingen in de dikte van de mostapijten (Tabel 10) suggereren dat de niet-gebarsten tapijten zich in uitgestoven laagten (situatie 4) ongestoord hebben kunnen ontwikkelen. De dikte nam in twee jaar tijd met 0,5 cm toe, terwijl het aantal vertakkingen met 1,5 toenam. Hieruit kunnen we afleiden dat de groei van de mosmat circa 0,25 cm per jaar bedraagt en dat er bijna jaarlijks een vertakking wordt gevormd. De mostapijten op stuifzandduinen (situatie 2) lieten een toename van gras zien, zoals ook in het voorgaande hoofdstuk is vastgesteld.

Tabel 10. Ontwikkeling van de dikte en ouderdom van mostapijten op de korte termijn op het Otterlosche zand (gemiddelde waarden en standaarddeviaties gebaseerd op steekproef met $n = 8$). * $p < 0.05$ (t-toets), overige verschillen zijn niet significant.

Vegetatietype		Dikte moslaag (cm)	Aantal vertakkingen
2. Mostapijt op duin (glad)	2008	1,7 (0,8)	3,5 (1,3)
	2010	2,5 (1,0)	4,3 (1,3)
3. Mostapijt in laagte (blokjes)	2008	2,5 (0,7)	4,4 (0,9)
	2010	2,2 (0,4)	4,1 (0,6)
4. Mostapijt in laagte (glad)	2008	2,3 (0,4)	4,3 (0,5)
	2010	2,8 (0,3) *	5,8 (1,4) *

De verbrokkelde tapijten in laagten (situatie 3) lieten geen duidelijke veranderingen in dikte en aantal vertakkingen zien. De matten zijn iets dunner geworden, maar het verschil is niet significant. Vermoedelijk komt dit door de afname van kaal zand (de ruimte tussen de in 2008 vers gebarsten

blokjes) in de plots: het kale zand raakte met Grijs kronkelsteeltje begroeid, waardoor verjonging van de mosmat optrad. Vermoedelijk is twee jaar te kort om in de plots vergrassing of vestiging van korstmossen waar te nemen.

3.2 Conclusie

De dikte van een jong tapijt van Grijs kronkelsteeltje kan in twee jaar toenemen met zo'n halve centimeter. Onder gunstige omstandigheden, zoals een kapvlakte met naaldenstrooisel van grove den, kan de bedekking in die periode toenemen van 3% naar 50%.

4 Onderzoek op het Kootwijkerzand (1993)-2004-2011

4.1 Bedekking in PQ-reeksen

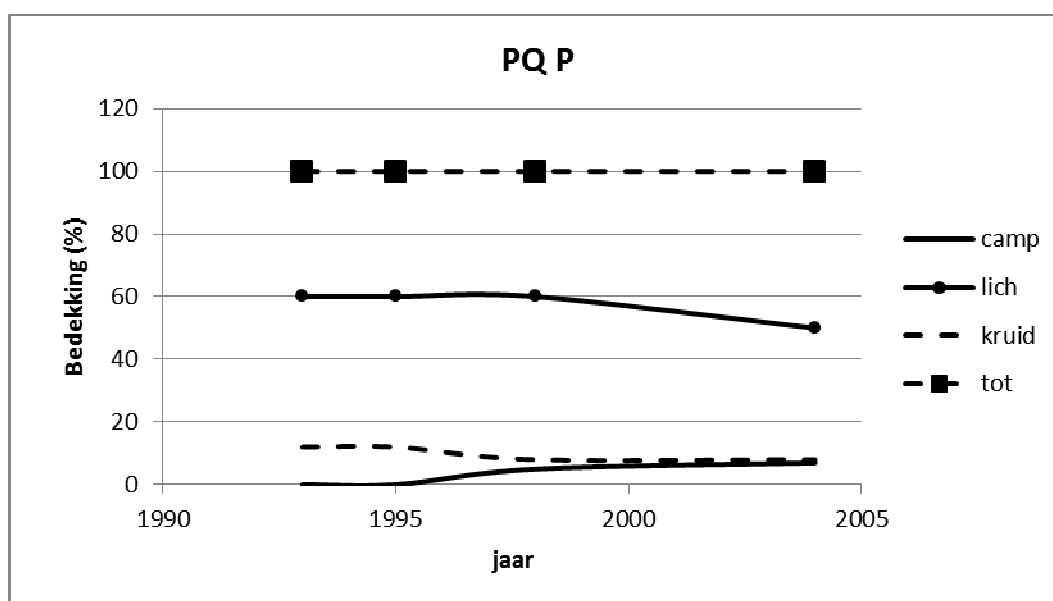
In het kader van het opstellen van een beheerplan voor het Kootwijkerzand, een stuifzandgebied met relatief hoge stikstofdepositie, zijn in 2004 vegetatieopnamen in 22 permanente kwadraten (PQ's) gemaakt, en op andere, niet-permanent gemarkeerde punten (Ketner-Oostra & Riksen 2005). Deze PQ's en meetpunten maakten onderdeel uit van de evaluatie van het Monitorprogramma 1993-2004 dat door Ketner-Oostra in 1993 (en deels in 1995) in stuifzandvegetatie was opgezet (Ketner-Oostra 1994; 1996). In 2011 zijn door de eerste auteur en Rita Ketner-Oostra opnieuw vegetatieopnamen gemaakt van een aantal van deze PQ's en op enkele niet-permanent gemarkeerde punten voor zover ze mostapijten van Grijs kronkelsteeltje bevatten. Door de oude en recente opnamen onderling te vergelijken kan een inschatting worden gemaakt van de ontwikkeling van de mostapijten op de langere termijn (7 tot 18 jaar).

Voor alle PQ's die in 2004 door Grijs kronkelsteeltje werden gedomineerd nam de gemiddelde bedekking van Grijs kronkelsteeltje significant af van ca 70% in 2004 naar 52% in 2011. Bij het uitwerken van de resultaten is verder onderscheid gemaakt tussen uitgestoven laagten en stuifzandduinen (Tabel 11). De bedekking van Grijs kronkelsteeltje (en de moslaag als geheel) nam in beide terreintypen af, hoewel de afname alleen in uitgestoven laagten significant was. De bedekking aan korstmossen veranderde echter niet. In plaats daarvan nam in beide terreintypen de bedekking van grassen significant toe: in zeven jaar is de kruidlaag in bedekking verdubbeld. De bedekking van de kruidlaag werd echter niet groter dan ca. 34%, en de belangrijkste soort was Zandstruisgras (*Agrostis vinealis*), een soort met een ijle groeivorm die daardoor een betrekkelijk kleine bedekking heeft.

Tabel 11. Ontwikkeling van vegetatie met mostapijten op de lange termijn op het Kootwijkerzand laten een toename van gras en afname van Grijs kronkelsteeltje zien (gemiddelde waarden en standaarddeviaties gebaseerd op steekproef met $n = 10$ voor uitgestoven laagten en $n = 12$ voor stuifzandduinen). * $p < 0.05$ (gepaarde t-toets); de overige verschillen zijn niet significant.

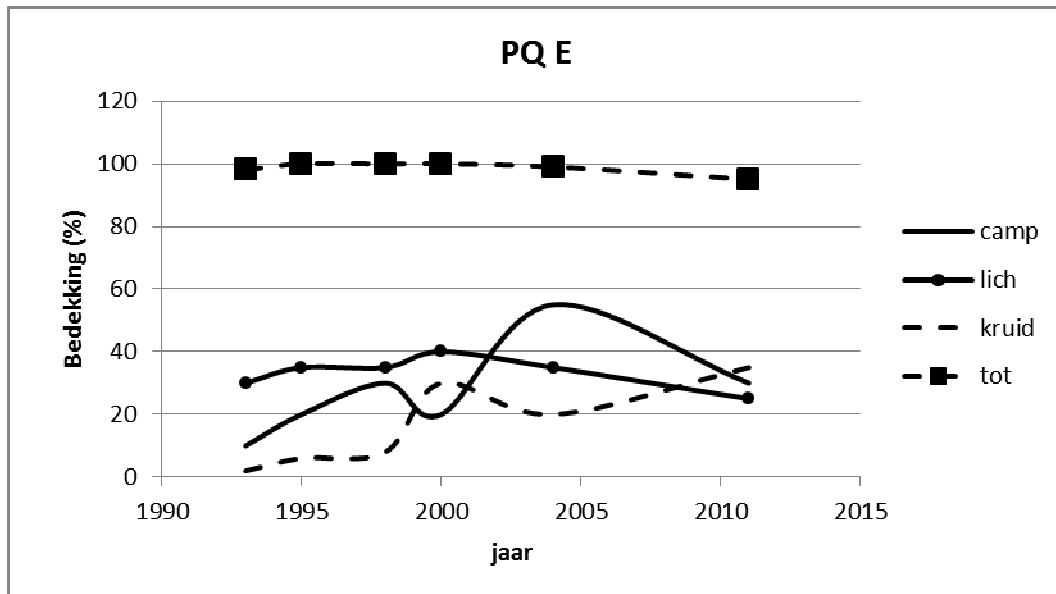
Geomorfologie	Jaar	Bedekking				
		Totaal	Grassen	Mossen	Korstmos	Grijs kronkelsteeltje
Uitgestoven laagten	2004	99 (1)	18 (13) *	67 (34) *	16 (18)	72 (19) *
	2011	97 (3)	34 (16)	58 (32)	18 (13)	56 (26)
Duinen	2004	99 (0)	13 (9) *	81 (18)	14 (16)	66 (23)
	2011	97 (2)	26 (14)	60 (29)	18 (18)	45 (32)

Niet alle PQ's reageren echter op dezelfde manier. Behalve de geomorfologische situatie, zoals uitgestoven laagten en stuifzandduinen, speelt waarschijnlijk ook de initiële bedekking aan korstmossen een rol. In Figuur 3-6 staan een aantal karakteristieke PQ's weergegeven die al vanaf 1993 zijn gevolgd. In vrijwel alle PQ's is een toename van grassen zichtbaar, maar elk PQ heeft –zoals uit de figuren blijkt– een andere Ausgangssituatie en verloop met betrekking tot de bedekking aan korstmossen en Grijs kronkelsteeltje. In PQ P (Figuur 3) is sprake van een stabiele korstmossenvegetatie met kleine, kenmerkende stuifzandkorstmossen, met een relatief hoge bedekking van 60%. In dit PQ heeft in 2000 wat omwoeling door zwijnen plaatsgevonden, maar de hoge bedekking aan korstmossen heeft de vestiging van Grijs kronkelsteeltje waarschijnlijk belemmerd. Iets dergelijks is ook door Hasse (2007) beschreven voor plots op de Hoge Veluwe.

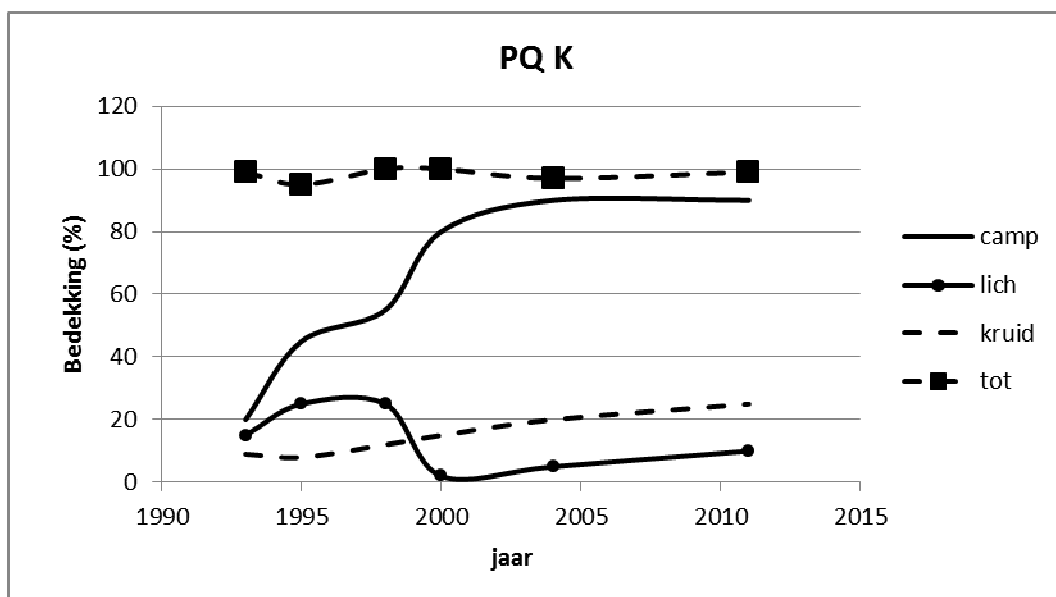


Figuur 3. Plot met in 1993 een hoge korstmossenbedekking. In een periode van 12 jaar verandert er vrijwel niets, en Grijs kronkelsteeltje krijgt geen kans. Camp = Grijs kronkelsteeltje, lich = korstmossen, kruid = kruiden en grassen en tot = totale bedekking.

Als de korstmosbedekking lager is, is de kans op vestiging van Grijs kronkelsteeltje groter. In PQ E (Figuur 4), waar de korstmosbedekking vanaf 1993 constant ca. 40% bedraagt, is de bedekking van Grijs kronkelsteeltje hoger dan in de door korstmossen gedomineerde PQ P. Grijs kronkelsteeltje komt echter in al die jaren niet tot dominantie. Ketner-Oostra & Riksen (2005) zien een verband met matig instuivend zand vanuit het noordwesten en geen verstoring door recreatie en wilde zwijnen. In PQ K (Figuur 5) op dagzomende dekzand, daarentegen, waar de korstmosbedekking in 1993 minder dan 20%, en werd Grijs kronkelsteeltje al snel de dominante soort met 60% in 1998. In 2000 bleek het PQ omwoeld door wilde zwijnen en lag er 80% dood mos inclusief dode korstmossen (zie dip in korstmossen in Figuur 5). In 2004 was er echter weer 90% Grijs kronkelsteeltje, met 11 soorten vooral humicole soorten korstmossen (bedekking 5%) waaronder Kraakloof en Gewoon stapelbekertje. Ook in 2011 is de bedekking van Grijs kronkelsteeltje meer dan 80%. De korstmosvegetatie heeft zich verder ontwikkeld, maar dan met vooral met grote soorten zoals *Cladonia gracilis* en *C. portentosa*.



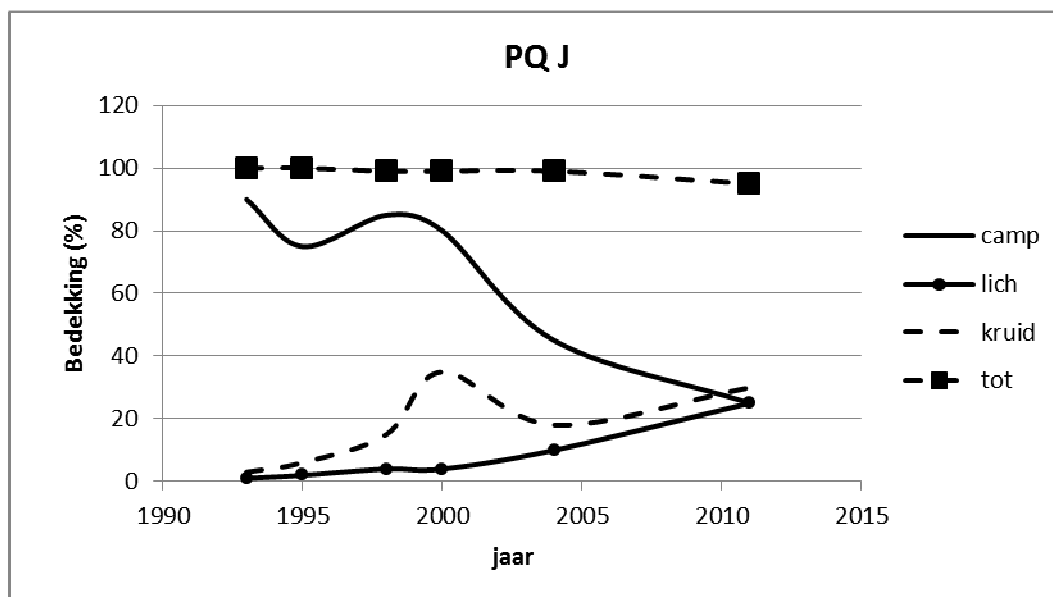
Figuur 4. Plot met in 1993 vooral Haarmos met een gemiddelde bedekking van korstmossen. De bedekking van Grijs kronkelsteeltje neemt wel toe, maar wordt nooit hoger dan 50%. Camp = Grijs kronkelsteeltje, lich = korstmossen, kruid = kruiden en grassen en tot = totale bedekking.



Figuur 5. Plot met in 1993 vooral Haarmos met een relatief lage bedekking aan korstmossen, en een sterke toename van Grijs kronkelsteeltje. In 2000 is het PQ voor 75% omgewoeld door wilde zwijnen. Camp = Grijs kronkelsteeltje, lich = korstmossen, kruid = kruiden en grassen en tot = totale bedekking.

Maar zoals eerder aangegeven neemt de gemiddelde bedekking van Grijs kronkelsteeltje over de periode 1993-2011 in PQ's waar deze dominant was af. Er zijn ook situaties waarin Grijs kronkelsteeltje bijna verdwenen is, zoals PQ J (Figuur 6), waar de soort in 1993 dominant was, toen echter omwoeld door vogels en schijnbaar grotendeels dood. Na een aanvankelijk herstel nam de vitaliteit van dit mos gestaag af. Dit leidde tot de vestiging van een korstmosvegetatie (totaal 13 soorten met drie Rode lijst soorten), maar ook grassen namen toe. Het extreme microklimaat van het PQ dat op een ZW-

helling lag (inclinatie 10°) kan van invloed zijn geweest op deze voor de korstmossen positieve ontwikkeling.



Figuur 6. Plot met al in 1993 een hoge bedekking van Grijs kronkelsteeltje. Deze soort neemt na ca 10 jaar af, waarna korstmossen weer toe kunnen nemen. Camp = Grijs kronkelsteeltje, lich = korstmossen, kruid = kruiden en grassen en tot = totale bedekking.

4.2 Soorten in PQ-reeksen

De PQ's kunnen worden ingedeeld in twee groepen: met en zonder Grijs kronkelsteeltje (Tabel 12). In de PQ's met Grijs kronkelsteeltje nemen kenmerkende stuifzandsoorten af, zoals korstmossen van matig humeuze, minerale bodem met soorten als *Stereocaulon condensatum*, *Cladonia zopfii* en *Cladonia coccifera*. Humicole soorten die ook op strooisel en hout kunnen groeien zoals *Cladonia macilenta* en *C. grayi*, nemen na een invasie van Grijs kronkelsteeltje daarentegen toe.

Tabel 12. Saldo, toe en afname in het aantal pq's waarin een soort is gevonden. Een toename van 1 betekent dat de soort in 1 pq vooruit is gegaan in de periode 1993-2004 (opnamen van R. Ketner-Oostra). In het bovenste gedeelte voor pq's waarin Grijs kronkelsteeltje niet of nauwelijks aanwezig was (n=4). In het onderste gedeelte voor pq's waarin Grijs kronkelsteeltje dominant was of werd (n=5).

Soort	toe	af	saldo
<i>In pq's met geen of weinig Grijs kronkelsteeltje</i>			
Cladonia gracilis	0	1	-1
Cladonia portentosa	0	1	-1
Polytrichum piliferum	0	1	-1
Agrostis vinealis	1	0	1
Campylopus introflexus	1	0	1
Cladonia ramulosa	1	0	1
Cladonia zopfii	1	0	1
Cladonia coccifera	3	0	3
Cladonia glauca	3	0	3
Cladonia macilenta	3	0	3
Festuca ovina	3	0	3
Cladonia floerkeana	4	0	4
Cladonia grayi	4	0	4
<i>In pq's met dominantie van Grijs kronkelsteeltje</i>			
Cladonia zopfii	0	2	-2
Polytrichum piliferum	0	2	-2
Stereocaulon condensatum	0	2	-2
Cladonia coccifera	0	2	-2
Cetraria aculeata	0	1	-1
Cladonia cervicornis	0	1	-1
Cladonia strepsilis	0	1	-1
Cladonia gracilis	1	0	1
Cladonia macilenta	1	0	1
Cladonia portentosa	1	0	1
Corynephorus canescens	1	0	1
Festuca ovina	1	0	1
Cladonia crispata	2	1	1
Agrostis vinealis	2	0	2
Cladonia floerkeana	2	0	2
Cladonia grayi	2	0	2
Cladonia ramulosa	2	0	2
Cladonia subulata	2	0	2
Campylopus introflexus	4	0	4

4.3 Conclusie

De kans op invasie door Grijs kronkelsteeltje lijkt mede af te hangen van de initiële bedekking met korstmossen. Zijn die er al, dan is de vestigingkans van Grijs kronkelsteeltje vermoedelijk kleiner. In de 22 PQ's op het Kootwijkerzand die in 2004 gedomineerd werden door Grijs kronkelsteeltje nam de gemiddelde bedekking af van ca 70% tot 52% in 2011. Dat is waarschijnlijk voor een deel te wijten aan de intensivering van het beheer, en voor een deel ook aan de afname van de N-depositie, hoewel die in Kootwijk nog steeds te hoog is. De afname in Grijs kronkelsteeltje gaat echter meestal niet gepaard met een toename van korstmossen, maar met een toename van grassen. Bij invasie door Grijs kronkelsteeltje nemen kenmerkende stuifzandsoorten als *Stereocaulon condensatum*, *Cladonia zopfii* en *Cladonia coccifera* af. Voor een deel worden ze vervangen door humicole korstmossen als *Cladonia grayi* en *C. ramulosa*.

5 Onderzoek van Fred Daniëls 1994-2008

5.1 Veranderingen in het Oud-Reemsterzand

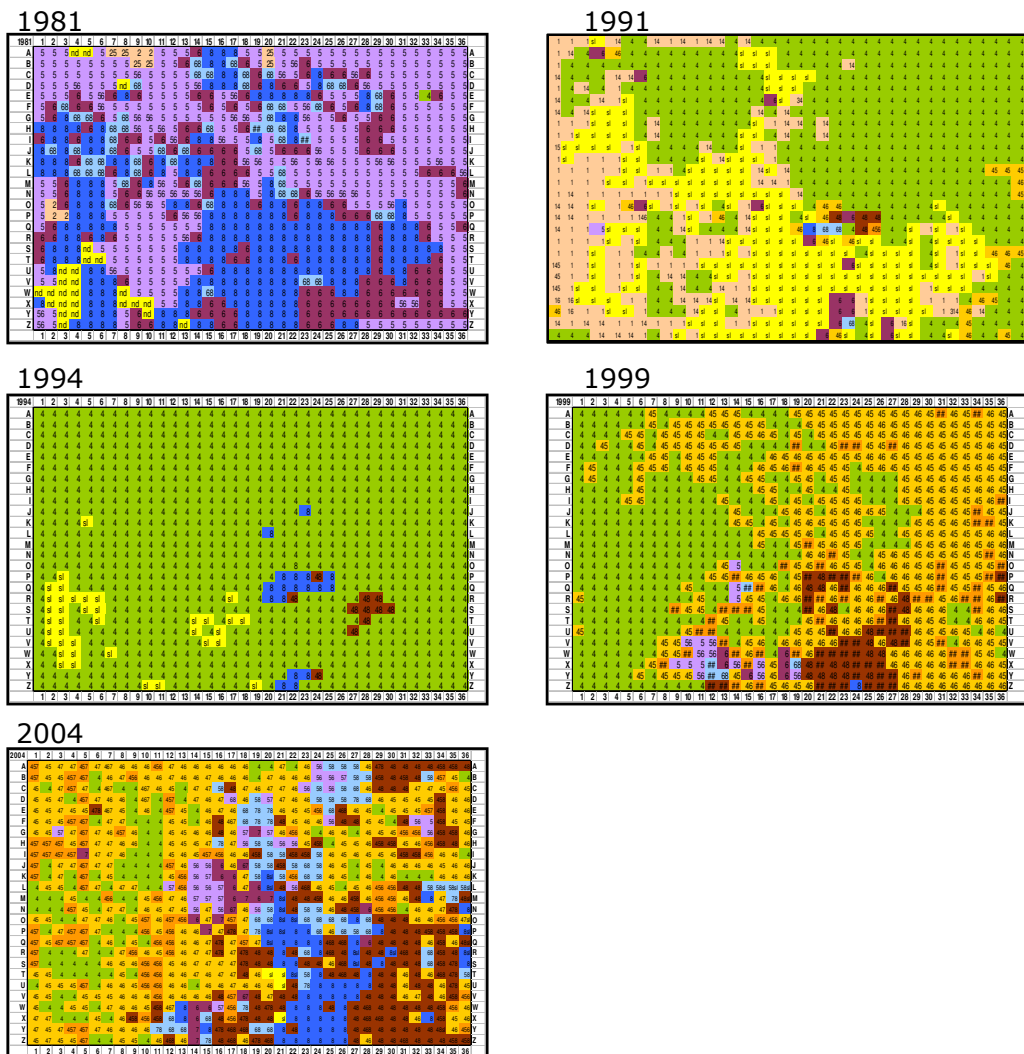
Op de flank van de stuwwal van het Oud-Reemsterzand is door Fred Daniëls (Daniëls et al. 2008, en verwijzingen daarin) een groot PQ bestaande uit 936 subplots van 1 m² gevolgd in de periode 1981 tot heden, waarbij de laatste opname in 2004 is geweest.

Deze studie is niet uitgevoerd in een echt stuifzand, maar wel een van de weinige gedocumenteerde gevallen van een invasie van Grijs kronkelsteeltje op een licht verstoven stuwwalbodem met stuifzandheidevegetatie, die vooral verschilt van andere stuifzanden op de Veluwe door de mineralenrijkere bodem. Het voorbeeld is vooral exemplarisch voor kleinere stuifzandvegetaties te midden van heidegebieden elders in het land. Daniëls beschreef hoe de sterke toename van de wildstand binnen het Nationale Park De Hoge Veluwe in de jaren tachtig leidde tot een hevige vertrapping van de korstmossenvegetatie op het Oud-Reemsterzand. Bovendien waren de winters in de jaren tachtig erg koud, waardoor grassen (toen vooral *Festuca ovina* ssp. *hirtula*) zich niet herstelden.

De uitgangssituatie was een mix van een soortenrijke vegetatie met kenmerkende stuifzandkorstmossen en een iets minder soortenrijke rendiermosvegetatie (Figuur 7). In 1994 was het PQ echter vrijwel geheel in een mat van Grijs kronkelsteeltje veranderd, waarbij er kleine eilandjes overbleven waar de oorspronkelijke soorten nog voorkwamen. In de jaren daarna werd het PQ minder vertrapt en in 1999 had de gras- en korstmossenbedekking zich enigszins hersteld. De vegetatie met kenmerkende stuifzandkorstmossen kwam echter niet meer terug, waarschijnlijk omdat de oorspronkelijke zandige bodem door een humeuze bovengrond is bedekt. In 2004 bestond de vegetatie voornamelijk uit en Rendiermossen, die veelal voorkomen op meer humeuze bodem, en kunnen profiteren van de hoge interceptie van regenwater door de mosblokjes van Grijs kronkelsteeltje (zie Nijssen et al. 2011).

5.2 Conclusie

Hoewel niet in stuifzanden uitgevoerd, laat dit onderzoek zien dat Grijs kronkelsteeltje zich (na verstoring) massaal kan vestigen, maar ook weer verdwijnen. In dit geval duurde de invasie zo'n 15 jaar. De korstmossenrijke vegetatie kon zich daarbij gedeeltelijk herstellen, maar bestaat nu vooral uit rendiermossen. Karakteristieke kleine, kenmerkende stuifzandkorstmossen komen maar voor een zeer klein deel terug.



Figuur 7. Verloop van de successie op de stuwwalflank van het Oud-Reemsterzand in de jaren 1981, 1991, 1994, 1999 en 2004. Paarse tinten zijn vegetaties met “kleine” voor stuifzanden karakteristieke korstmossen van kaal zand; Blauw is vegetatie met rendiermossen; Groen is Grijs kronkelsteeltje. Oranje en gele tinten geven aan waar Grijs kronkelsteeltje overgroeid is geraakt met korstmossen (Bron: Daniëls et al. 2008; overname met toestemming van de auteur).

6 Grijs kronkelsteeltje in het Noord-Hollands Duinreservaat 1983-2011

6.1 Inleiding

In de jaren tachtig van de vorige eeuw is onderzoek gedaan naar het massaal voorkomen van Grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*) in duingraslanden in de Hollandse duinen (Van der Meulen et al. 1987). Zowel in de kalkarme als in de kalkrijke duinen was sprake van grootschalige vermossing door deze soort op zeer oppervlakkig tot diep ontkalkte bodems.

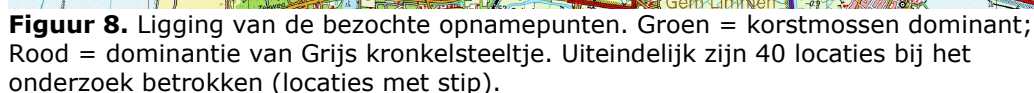
In dit hoofdstuk zijn vegetatieopnamen in kalkrijke en kalkarme duinen van het Noord-Hollands Duinreservaat (beheerd door PWN) uit de jaren tachtig-negentig herhaald om te onderzoeken hoe de vegetatie is veranderd en welke factoren hierbij een rol kunnen spelen.

6.2 Onderzoeksmethode

Het onderzoek in de kustduinen van het Noord-Hollands Duinreservaat is gebaseerd op vegetatieopnamen die bij deze organisatie bekend zijn. Deze opnamepunten zijn ook door Van der Meulen et al. (1987) gebruikt en zijn in 2011 opnieuw bekeken. In het Noord-Hollands Duinreservaat komen zowel kalkarme duinen voor als de van origine kalkrijke duinen. Voor dit onderzoeksgebied is gekozen omdat de kalkrijke duinen kenmerkend voor het Renodunaal district zijn, terwijl de kalkarme duinen rond Bergen aan Zee kenmerkend zijn voor het Waddendistrict.

Er is een voorselectie gemaakt van opnamen die een hoge bedekking aan korstmossen hebben (> 30% bedekking) en opnamen met matten van Grijs kronkelsteeltje (> 60% mosbedekking). Deze selecties sluiten elkaar min of meer uit. Ook zijn alleen opnamen gebruikt waarvan de bedekking aan korstmossen was ingevuld. Om de nauwkeurigheid van de locatie te waarborgen, zijn alleen opnamen geselecteerd waarvan de locatie oorspronkelijk op 1 tot 10 meter nauwkeurig is vastgelegd. Sommige van deze opnamen zijn in het verleden op een kaart ingetekend of voorzien van paaltjes (PQ's). Met GPS zijn de punten in het veld opgespoord. De vooraf geselecteerde opnamepunten zijn weergegeven in Figuur 8. Bij het veldwerk bleek dat veel locaties in de loop van de tijd zijn afgeplagd of verkeerd gelokaliseerd waren. Ook zijn alleen opnamen uit de jaren 1982-1993 en een enkele recentere (tot 1999) gebruikt; het gemiddelde jaartal van de opnamen is 1988. Hierdoor bleven uiteindelijk 40 herhaalbare opnamen over, waarvan 21 plots vroeger met veel Grijs kronkelsteeltje en 19 plots met veel korstmossen begroeid waren. Beide vegetatietypen kwamen voor in zowel het relatief kalkarme als het initieel kalkrijke duingebied. De opnamen zijn in het

Daarnaast is in de kalkarme duinen vlak ten westen van Bergen een reeks van 16 opnamen gemaakt waarin de ontwikkeling van mostapijten zichtbaar is: 1) dunne, gladde mosmat, 2) mosblokjes 3) met korstmossen overgroeide blokjes, 4) met zandzegge vergraste blokjes. Aanvullend is voor alle opnamen genoteerd: de dikte van de A_n-horizont en de zon/windexpositie. Ook zijn bij 33 van de 40 herhaalde opnamen en de 16 opnamen uit de vervangingsreeks van gladde tapijten tot mosblokjes bodemon monsters genomen (0-5 cm van de bovengrond). De bodemon monsters zijn geanalyseerd op pH(H₂O), EGV, koolstof en stikstofgehalte, aanwezigheid van schelpdeeltjes, en concentraties in waterextracten (bodem:water = 1:2.5) van K, Na, Mg, Ca, Zn, Fe, Al, Cu, Mn (met ICP-OES), DOC, NH₄, NO₃ en PO₄ (met auto-analyzer).



6.3 Veranderingen in bodem en vegetatie

Plots die in de jaren 1980-1990 een hoge bedekking aan korstmossen hadden, hadden vrijwel zonder uitzondering ook een hoge bedekking aan Grijs kronkelsteeltje. De bedekking aan Grijs kronkelsteeltje was in het startjaar zelfs vergelijkbaar met de plots die geselecteerd waren op dominantie van deze soort en een lage korstmossenbedekking hadden (Tabel 13).

Tabel 13. Overzicht van de vegetatiebedekking in het startjaar en in 2011 op locaties met oorspronkelijk een hoge bedekking aan korstmossen en een hoge bedekking aan Grijs kronkelsteeltje. Een * na een getal geeft aan dat er een significant verschil ($P < 0,05$) is tussen het startjaar en 2011. Een * in de laatste kolom geeft aan als het verschil tussen door korstmossen en Grijs kronkelsteeltje gedomineerde plots significant is. De plots van de kalkrijke en relatief kalkarme duinen zijn gecombineerd, omdat er weinig verschil in respons bleek te zijn. De bedekking van de soorten is geschat in een bedekkingsschaal, terwijl de bedekking van kale bodem, lagen en soortgroepen in percentages zijn geschat. Daardoor is bijv. de bedekking Grijs kronkelsteeltje hoger dan de bedekking van de moslaag.

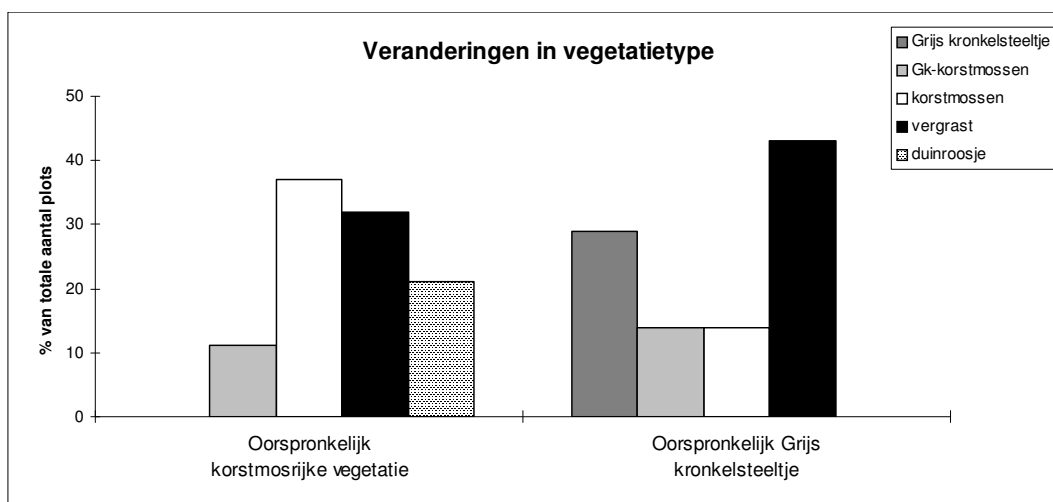
	Korstmossen (n=19)	Grijs kronkelsteeltje (n=21)	Significantie
	Gemiddelde (Stdev)	Gemiddelde (Stdev)	$P < 0,05$
<i>Vegetatiebedekking startjaar (%)</i>			
Grijs kronkelsteeltje	72 (17)	77 (15)	
Moslaag	68 (23)	77 (15)	
Korstmossen	54 (17)	25 (9)	*
Kaal	17 (10)	16 (9)	
Kruidlaag	29 (18)	29 (16)	
Struiklaag	5 (10)	6 (16)	
<i>Vegetatiebedekking 2011 (%)</i>			
Grijs kronkelsteeltje	4 (7) *	27 (31) *	*
Moslaag	41 (24) *	59 (29) *	*
Korstmossen	37 (30)	21 (14)	*
Kaal	8 (23)	6 (9) *	
Kruidlaag	39 (21)	35 (20)	
Struiklaag	10 (15)	4 (6)	



Figuur 9. Twee locaties in de kalkrijke duinen waar Grijs kronkelsteeltje in de jaren tachtig dominant was. boven: mosblokjes zijn nog aanwezig, maar een kalkminnende flora (*Viola curtisii*) manifesteert zich duidelijk. onder: Grijs kronkelsteeltje geheel verdwenen. Oppervlakkig verzuurde bodem in bosrand met zure cryptogamen (Klauwtjesmos en Open rendiermos) en kalkminnende kruiden (o.a. *Galium verum* en *Jacobaea vulgaris*).

In 2011 is de situatie in beide vegetatietypen sterk veranderd. In de korstmossenrijke plots is Grijs kronkelsteeltje bijna geheel verdwenen, maar is ook de gemiddelde bedekking aan korstmossen significant afgenomen. In de plaats van korstmossen zijn vooral kruiden en grassen (Zandzegge),

slaapmossen en struiken (Duinroos) gekomen (Figuur 10). Van de korstmossenrijke plots uit de jaren tachtig-negentig behoort in 2011 nog ongeveer de helft tot dit type, wanneer ook de vegetaties met Grijs kronkelsteeltje en korstmossen worden meegerekend (Figuur 10). De andere helft is vergrast (kalkrijke duinen), of wordt nu gedomineerd door Duinroos (kalkarme duinen). In de oorspronkelijk door Grijs kronkelsteeltje gedomineerde plots is de bedekking van deze soort ook significant afgenomen, hoewel minder sterk. De gemiddelde bedekking bedraagt nu 27% in plaats van 72%. Van deze plots wordt in 2011, (ruim) meer dan 14 jaar later, nog 43% tot een Grijs kronkelsteeltje-type gerekend, hoewel een deel bestaat uit een mengvorm met korstmossen. Ook de ontwikkeling tot korstmosrijke vegetatie komt voor. Maar een groot deel van de oorspronkelijke plots met Grijs kronkelsteeltje is vergrast, in zowel de kalkrijke als kalkarme duinen.



Figuur 10. De huidige verdeling van vegetatietypen over plots die in de jaren 1980-1990 gedomineerd werden door korstmossen ($n = 19$) of Grijs kronkelsteeltje ($n = 21$). De plots van de kalkrijke en relatief kalkarme duinen zijn gecombineerd, omdat er weinig verschil in respons bleek te zijn. Vergrast zijn plots met hoofdzakelijk grassen (30-100% bedekking), met een gering (<5%) percentage kale bodem, korstmossen of Grijs kronkelsteeltje.

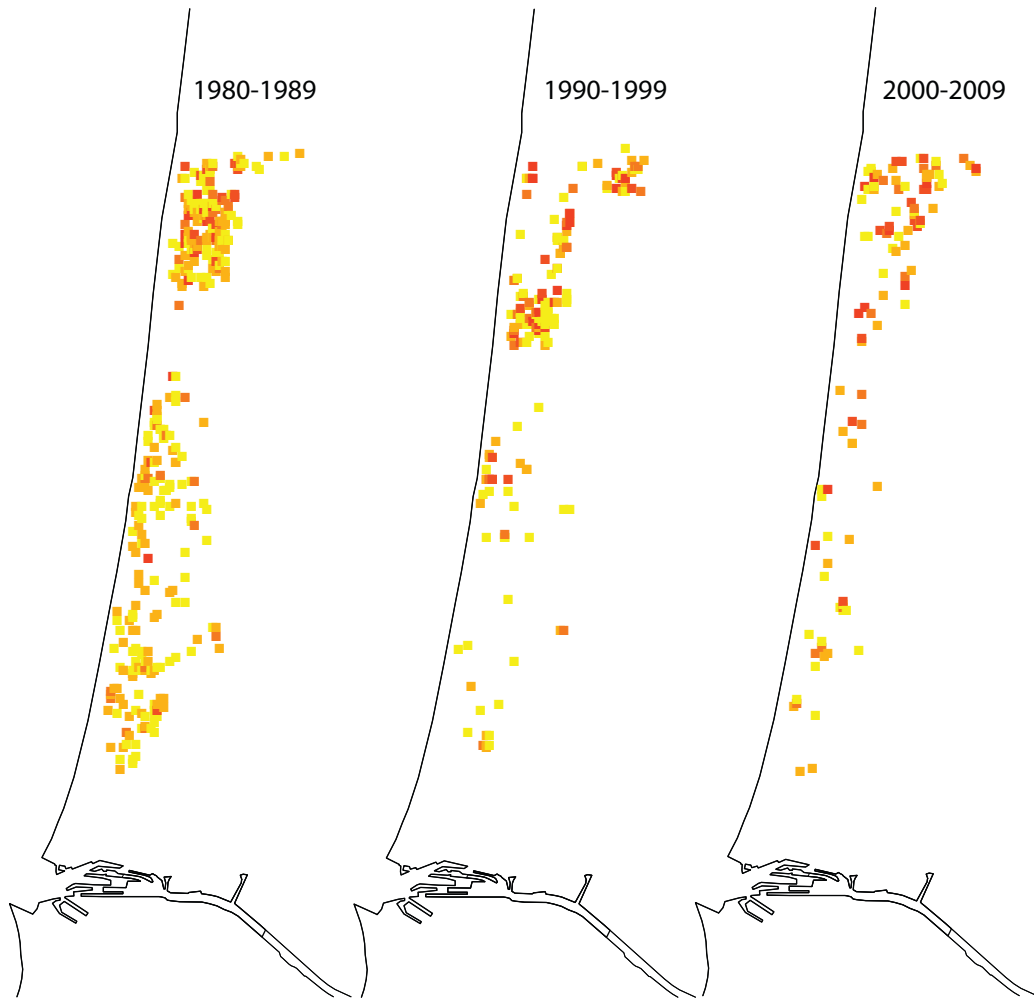
Wanneer we naar de huidige bodemeigenschappen kijken, dan zit er een belangrijk verschil tussen de ooit door korstmossen en Grijs kronkelsteeltje gedomineerde plots. In de oorspronkelijke plots met korstmossen zijn de pH en de calciumconcentraties in de bodem hoger dan voor de plots met Grijs kronkelsteeltje, vooral in de kalkrijke duinen. Maar het gehalte aan organische stof (als C%) is juist lager voor Grijs kronkelsteeltje, en de bulkdichtheid hoger, wat wijst op een relatief jonge bodem. De geringe verschillen in ammonium en nitraat wijzen niet direct op een effect van lokale verschillen in stikstofbeschikbaarheid als oorzaak voor dominantie van Grijs kronkelsteeltje. Deze resultaten versterken het vermoeden dat oppervlakkige bodemverzuring door "zure regen" in de periode 1970-1990 ten grondslag heeft gelegen aan de dominantie van Grijs kronkelsteeltje.

Tabel 14. Overzicht van de bodemeigenschappen in 2011 op locaties met oorspronkelijk een hoge bedekking aan korstmossen en een hoge bedekking aan Grijs kronkelsteeltje. Een * geeft aan dat het verschil tussen door korstmossen en Grijs kronkelsteeltje gedomineerde plots significant is voor de kalkarme en kalkrijke plots samen.

Bodemeigenschappen				
	Korstmossen kalkrijk (n = 13)	Korstmossen kalkarm (n = 6)	Grijs kronkelsteeltje kalkrijk (n = 11)	Grijs kronkelsteeltje kalkarm (n = 10)
pH (H ₂ O)*	6.1 (0.9)	5.2 (0.6)	5.3 (0.7)	5.0 (0.4)
EC (μS/cm)*	74 (33)	39 (9)	43 (28)	32 (16)
Ca (mmol/m ²)*	35 (25)	3 (1)	14 (9)	3 (2)
Mg (mmol/m ²)	8 (4)	2 (0)	6 (4)	3 (2)
Na (mmol/m ²)	19 (4)	15 (2)	19 (4)	17 (6)
K (mmol/m ²)	10 (6)	13 (2)	7 (3)	12 (6)
Fe (mmol/m ²)	0.6 (0.6)	1.0 (0.4)	0.8 (0.3)	1.0 (0.4)
Al:Ca ratio (mol/mol)	0.1 (0.2)	0.7 (0.0)	0.3 (0.2)	0.9 (0.6)
Bulkdichtheid (g/cm ³)*	1.25 (0.13)	1.27 (0.3)	1.35 (0.09)	1.35 (0.15)
C (%)*	1.6 (0.7)	1.3 (0.8)	1.3 (0.5)	0.8 (0.5)
C:N ratio (g/g)	12.9 (1.4)	14.6 (0.1)	13.2 (1.0)	13.7 (1.2)
NH ₄ (mmol/m ²)	16 (12)	9 (13)	8 (6)	8 (12)
NO ₃ (mmol/m ²)	4 (3)	1 (0)	4 (3)	2 (1)
PO ₄ (μmol/m ²)	2 (2)	1 (1)	2 (9)	3 (3)

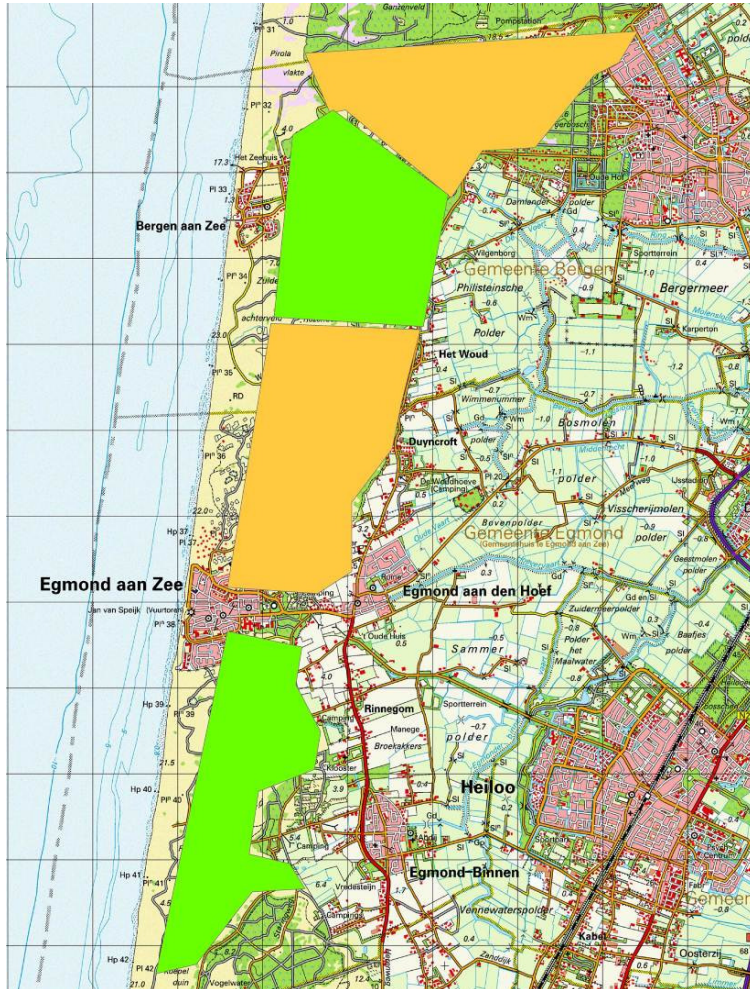
6.4 Afname van Grijs kronkelsteeltje in het Noord-Hollands Duinreservaat

In het artikel van Van der Meulen et al. (1987) is een kaart opgenomen met de abundantie van Grijs kronkelsteeltje in het Noord-Hollands Duinreservaat in de duinen in het gebied ten zuiden van Bergen aan Zee. Met de database met vegetatieopnamen van PWN van de afgelopen drie decennia is deze kaart opnieuw gemaakt (Figuur 11). Te zien is hoe de soort uit het hele gebied ten zuiden van Egmond zeer sterk is afgenomen. Meer naar het noorden, boven de kalkgrens, bij Bergen aan Zee, is de soort minder afgenomen, en het meest nog in de voorduinen. In de nog noordelijker gelegen duinen bij Bergen lijkt de situatie vrijwel onveranderd, en is de soort plaatselijk dominant (Figuur 12). Tijdens het veldwerk is globaal bijgehouden hoeveel Grijs kronkelsteeltje in de vegetatie aanwezig is. Het voorkomen hangt voor een belangrijk deel samen met ontkalking (Figuur 13). Zo is de soort afwezig in de zeereep en plekken met kaal kalkrijk zand, terwijl de soort vaker voorkomt in de middenduinen en binnenduinen komt.

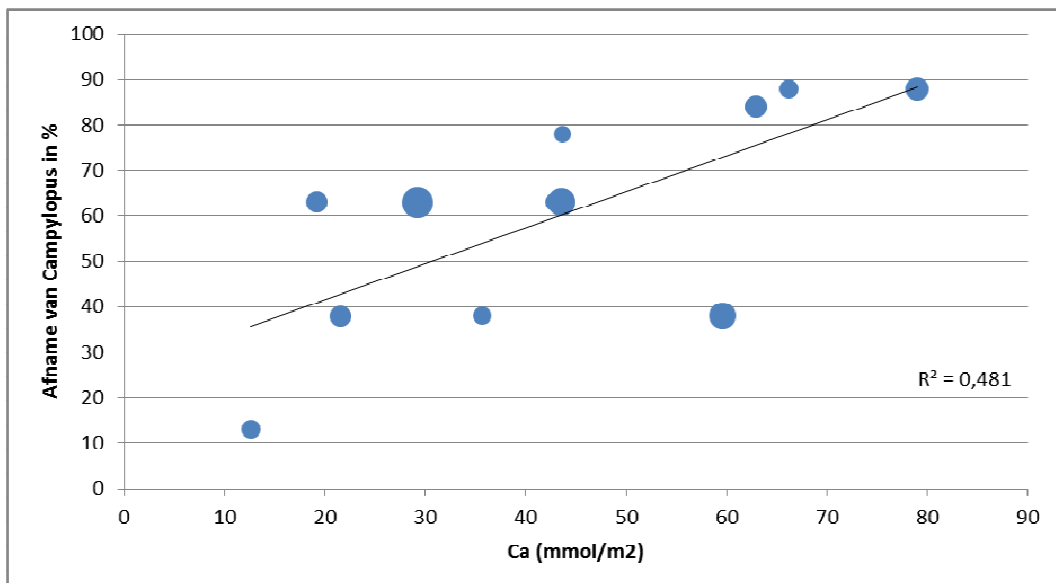


Figuur 11. Bedekking van Grijs kronkelsteeltje in enkele honderden opnamen gemaakt in het Noord-Hollands Duinreservaat van Wijk aan Zee tot Bergen in drie perioden. Gele tinten geven een lage bedekking binnen een plot weer (<5%), oranje een intermediaire (5-50%) en rode een hoge (> 50%). Opgemerkt moet worden dat de plots niet op dezelfde locaties liggen door de jaren heen. In de eerste periode zijn de Wimmerduinen niet gekarteerd. In de middelste periode zijn vooral duinvalleien gekarteerd waar de soort minder voorkomt.

De afname van Grijs kronkelsteeltje kan deels worden verklaard aan de hand van de afname van zure regen. In de jaren tachtig (Van der Meulen et al. 1987) werden voor de duinen in Noord- en Zuid-Holland pH-waarden van het regenwater gemeld van 4,4 à 4,6, terwijl die nu gemiddeld één pH-eenheid hoger ligt. Dit heeft vermoedelijk een grote invloed gehad op de oplossing van calciumcarbonaat en de uitspoeling van metaalkationen aan het adsorptiecomplex in de bovenste mm's duinzand, waardoor de bodem zuur genoeg werd voor deze soort om zich te vestigen. Door verstuiving, bioturbatie en mineralenrijk strooisel van vaatplanten heeft de buffercapaciteit zich hersteld, waardoor de soort in abundantie afnam en bodemverzuring nu niet meer te meten is. Ook de stikstofdepositie is in de afgelopen dertig jaar sterk afgenomen. Door Sparrius & Kooijman (2011) is voor de binnenlandse stuifzanden een duidelijke correlatie gevonden tussen het voorkomen van Grijs kronkelsteeltje en de stikstofdepositie, waarbij de soort boven de $7 \mu\text{g NH}_3/\text{m}^3$ (of 30 kg/ha/jr (OPS $5 \times 5 \text{ km}$)) veelvuldig voorkwam. Voor de duinen bij Meijndel (Van der Meulen et al. 1987) werd in de jaren tachtig een



Figuur 12. Kaart met de globale dichtheid van Grijs kronkelsteeltje in duingraslanden in het in 2011 onderzochte gebied. Niet gearceerd = afwezig; Groen = weinig aanwezig. Oranje = regelmatig aanwezig en plaatselijk dominant.



Figuur 13. De afname van Grijs kronkelsteeltje als functie van de hoeveelheid calcium in de bodem. De stipgrootte is de relatieve hoeveelheid ammonium. Plots uit de kalkarme en oppervlakkig ontcalcite duinen (Ca-concentratie < 10) zijn weggelaten.

depositie van 30 kg N/ha/jr gemeten. Inmiddels bedraagt de stikstofdepositie hier volgens de modellen nog maar 12 tot 17 kg N/ha/jr, hoewel dit vermoedelijk een onderschatting van de werkelijke situatie kan zijn (Kooijman et al. 2009; 2010).

6.5 De ontwikkeling van matten van Grijs kronkelsteeltje in kalkarme duinen

Als onderdeel van het veldonderzoek is de ontwikkeling van de mostapijten van Grijs kronkelsteeltje onderzocht in de kalkarme duinen ten westen van Bergen. Hiertoe zijn vegetatieopnamen en bodemonsters in drie stadia van mostapijten genomen: 1) gladde matten, 2) verbrokkelde matten waarop zich deels korstmossen hebben gevestigd en 3) mostapijten met een hoge bedekking aan grasachtigen, zoals Zandzegge (Figuur 14). In het laatste stadium zijn vaak alleen dikke, halfverteerde mostapijten tussen het gras aanwezig.

Tijdens de ontwikkeling van gladde mosmat naar verbrokkelde stadia verandert de bovengrondse vegetatie heel sterk (Tabel 15). De moslaag neemt af, korstmossen nemen toe en weer af, en de kruidlaag (vergrassing) neemt toe. De eigenschappen van de minerale bodem veranderen echter nauwelijks. De pH blijft hetzelfde, en het organische stofgehalte verandert niet, hoewel de C:N ratio significant hoger is in de vergraste stadia. Alleen het ijzergehalte van de waterextracten nam significant af in de oudere stadia met blokjes en vergrassing. Het verval van de matten van Grijs kronkelsteeltje en de ontwikkeling richting vergraste vegetaties lijkt derhalve niet samen te hangen met veranderingen in de minerale bodem. Mogelijk speelt verhoogde mineralisatie en beschikbaarheid van voedingsstoffen in de ectorganische laag bij het uiteenvallen van de mosblokjes een rol (Sparrius 2011), maar dat moet nader onderzocht worden.



Figuur 14. Stadia van mostapijten van Grijs kronkelsteeltje onder naar boven: 1) glad, 2) gebarsten en deels met korstmossen overgroeid, 3) vergraste mosmat met zandzegge.

Tabel 15. Vegetatie- en bodemgegevens in drie ontwikkelingsstadia van mostapijen van Grijs kronkelsteeltje. Verschillende letters geven significante verschillen ($P < 0,05$) tussen stadia aan.

	Stadium van de mostapijen		
	glad	blokjes met korstmossen	vergrast
<i>Vegetatiebedekking (%)</i>			
Kaal	1,6 (0,5)	3,5 (3,9)	8,2 (17,7)
Strooisel	1,8 (1) ^a	5,5 (4,8) ^{ab}	11 (7,4) ^b
Struiklaag	0,2 (0,4)	0,5 (0,8)	0,0 (0,0)
Kruidlaag	15 (8) ^a	28 (16) ^{ab}	56 (31) ^b
Moslaag	91 (2) ^a	59 (28) ^b	28 (19) ^b
Korstmossen	7 (5) ^a	41 (17) ^b	26 (32) ^{ab}
Grijs kronkelsteeltje	84 (9) ^a	53 (26) ^b	21 (20) ^c
<i>Bodemparameters</i>			
Bulkdichtheid (g/cm ³)	1,5 (0,1)	1,4 (0,1)	1,3 (0,1)
pH (H ₂ O)	4,5 (0,1)	4,5 (0,1)	4,4 (0,2)
NH ₄ (mmol / m ²)	2,1 (2,1)	0,9 (1,0)	1,4 (1,5)
NO ₃ +NO ₂	0,5 (0,5)	1,5 (1,1)	0,9 (0,3)
PO ₄	0,8 (0,3)	0,7 (0,4)	1,0 (0,5)
K	10,7 (6,3)	6,9 (3,4)	5,9 (2,8)
Na	12,6 (3,4)	11,7 (1,6)	11,9 (3,7)
Ca	1,6 (0,7)	1,4 (0,6)	1,2 (0,7)
Mg	1,4 (0,5)	1,6 (0,6)	1,5 (0,8)
Al	1,8 (0,4)	1,7 (0,6)	1,3 (0,4)
Fe	1,1 (0,2) ^a	0,8 (0,2) ^{ab}	0,7 (0,2) ^b
S	5,6 (2,2)	4,2 (1,5)	4,0 (1,8)
N (%)	0,05 (0,02)	0,04 (0,00)	0,05 (0,02)
C (%)	0,7 (0,4)	0,5 (0,1)	0,7 (0,3)
C/N	12,5 (3,1) ^{ab}	12,4 (1,0) ^a	13,9 (0,9) ^b

6.6 Conclusie

In de jaren 1980-1990 kwam Grijs kronkelsteeltje vrij massaal voor in de kalkrijke en relatief kalkarme duinen van het Noord-Hollands Duinreservaat tussen Wijk aan Zee en Bergen. De bedekking van Grijs kronkelsteeltje is sindsdien sterk afgenomen, vooral in de kalkrijke duinen. Dit is waarschijnlijk het gevolg van de afname van de atmosferische depositie van zowel zuur als stikstof. In de kalkarme duinen is de situatie echter minder gunstig, en komen door Grijs kronkelsteeltje gedomineerde vegetaties nog veel voor. Sowieso zijn in beide gebieden de ontwikkelingen niet onverdeeld gunstig. Dominantie van Grijs kronkelsteeltje lijkt vooral een voorbode van vergrassing te zijn. Korstmossenrijke vegetaties bleven in slechts 37% van de oorspronkelijke korstmosplots in stand, en slechts 28% van Grijs kronkelsteeltje plots ontwikkelde zich tot een korstmossenvegetatie, waarvan de helft ook nog bestond uit een mengvorm met Grijs kronkelsteeltje.

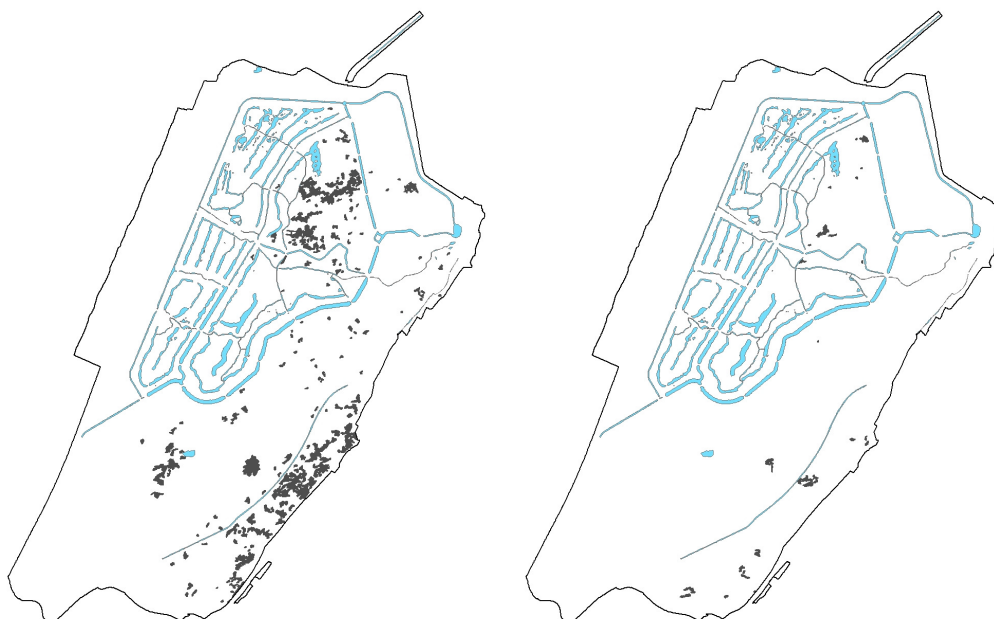
7 Grijs kronkelsteeltje in de Amsterdamse Waterleiding Duinen 1990-2011

7.1 Inleiding

Het onderzoek naar de lange-termijneffecten van Grijs kronkelsteeltje in de kustduinen is grotendeels gebaseerd op het gebied van het Noord-Hollands Duinreservaat. Ter aanvulling zijn ook gegevens van Mark van Til over de Amsterdamse waterleidingduinen (beheerd door Waternet) opgenomen, om te toetsen of de gevonden patronen van afname van Grijs kronkelsteeltje en eventuele toename van vergrassing ook in andere kustduingebieden optreden. Dit overzicht bestaat uit drie delen: (1) een overzicht van Grijs kronkelsteeltjevegetatie in 1993 en 2007, gebaseerd op integrale kartering van de vegetatie, (2) luchtfoto's van het Vogelenveld in 1990 en 2006, een droge duinvallei in het kalkarme deel van het gebied, waarin door Grijs kronkelsteeltje gedomineerde vegetatie is vervangen door verruigd grasland, en (3) een aantal permanente kwadraten waarin de bedekking van Grijs kronkelsteeltje wordt weergegeven over de periode 1992–2011.

7.2 Vegetatiekartering

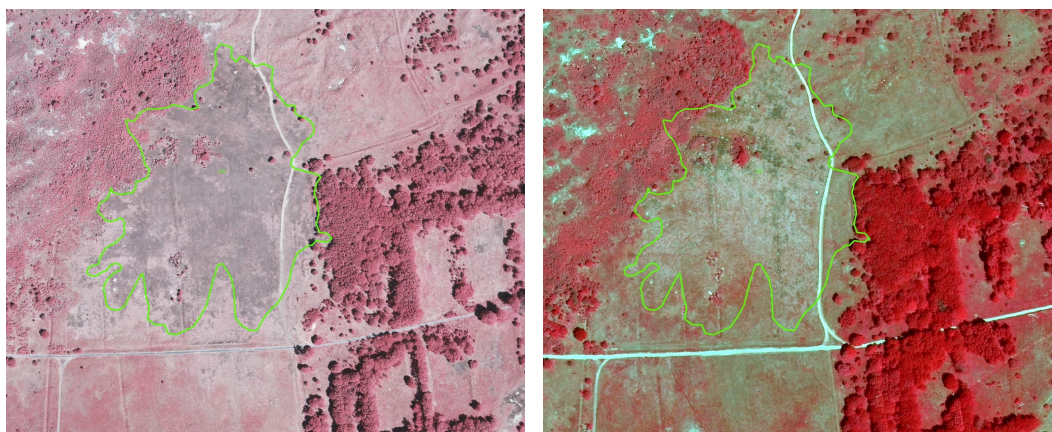
In de Amsterdamse waterleidingduinen vormt Grijs kronkelsteeltje alleen lokaal een probleem. In de vegetatiedataset van 1183 opnamen komt Grijs kronkelsteeltje slechts in 11% van de gevallen voor, vooral in het type M5 cf. typologie AWD (Van Til & Mourik 1999): Grijs kronkelsteeltjevegetatie met korstmossen en Schapenzuring. Op de vegetatiekaarten van Figuur 15 staan alle vegetatievlakken die als dit type gekarteerd zijn vermeld. De vegetatie wordt meestal gedomineerd door Grijs kronkelsteeltje, maar ook Gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*) kan lokaal domineren. De Grijs kronkelsteeltjevegetaties waren in 1993 vooral in de meer ontkalkte delen van het duingebied prominent aanwezig, met name in uitgestrekte droge duinvalleien als het Middenveld, (Achter)Haasveld en Vogelenveld. In 2007 is hier echter nog maar een fractie van over. In de meeste gevallen zijn de open vegetaties met Grijs kronkelsteeltje vergrast en vervangen door verruigd duingrasland met Zandstruisgras, Zandzegge en/of Duinriet. Een van de zwaartepunten van Grijs kronkelsteeltje bevindt zich bijvoorbeeld in het zuidoostelijk deel van de AWD, een gebied met kalkarme kopjesduinen, dat relatief lang in verstuiving is gebleven. Dit gebied bestond in 1990 nog voor 73% uit open zand, pioniervegetaties en open duingrasland (Mulder 2010). In 2007 was echter 78% van het gebied sterk vergrast geraakt.



Figuur 15. Het voorkomen van Grijs kronkelsteeltjevegetatie met korstmossen en Schapenzuring (type M5 cf. typologie AWD; van Til & Mourik 1999) in de Amsterdamse waterleidingduinen in 1993 (links) en 2007 (rechts).

7.3 Luchtfoto's Vogelenveld

In het Vogelenveld, een karakteristieke droge duinvalei in het kalkarme deel van de AWD, zijn luchtfoto's genomen in 1990 en 2006 (Figuur 16).

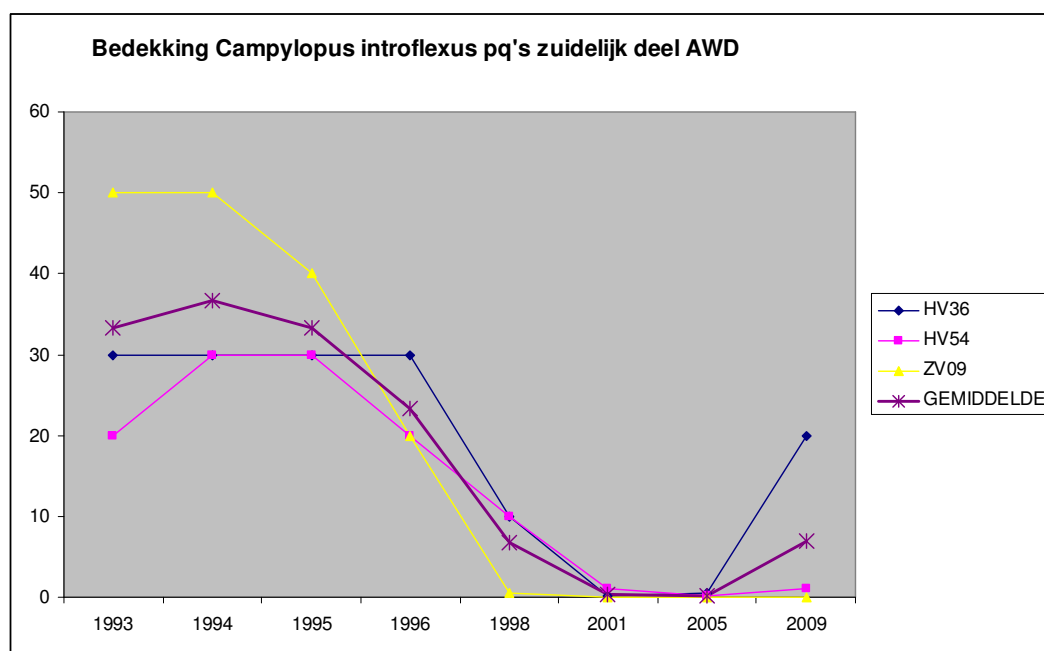


Figuur 16. False colour luchtfoto's van het Vogelenveld in de AWD in 1990 (links) en 2006 (rechts). De schaal van de foto is 1:5000. In 1990 werd de vegetatie gedomineerd door mossen, vooral door Grijs kronkelsteeltje. In 2006 was de vegetatie vergrast en bestond voornamelijk uit verruigd duingrasland met Duinriet en Zandzegge.

Aan de hand van de luchtfoto's is te zien dat de vegetatie in 1990 nog open was, maar al wel werd gedomineerd door Grijs kronkelsteeltje. In 2006 is de vegetatie vergrast, en gedomineerd door verruigd duingrasland met Duinriet en Zandzegge.

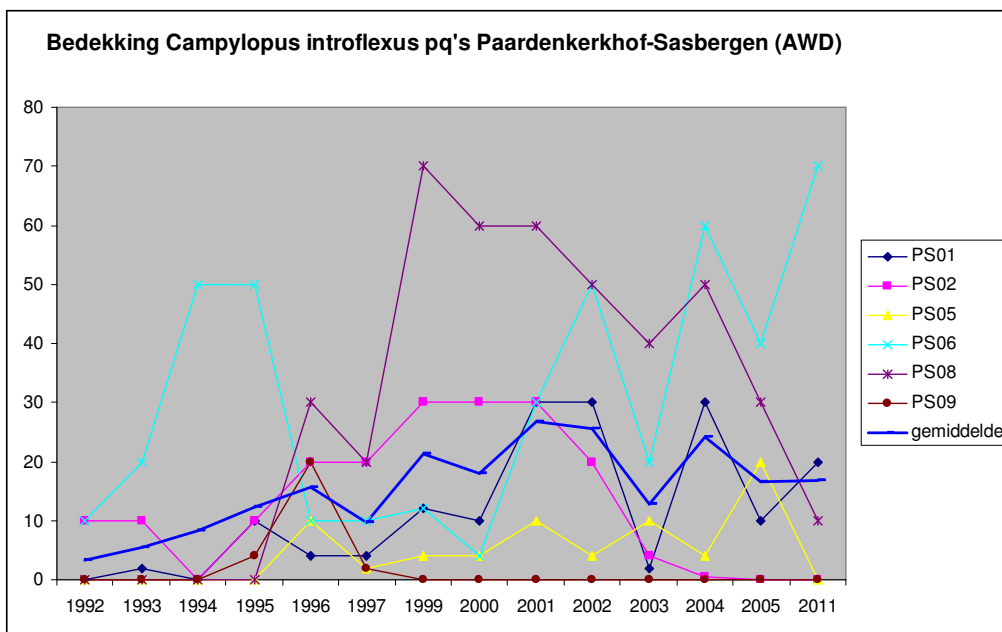
7.4 Permanente kwadraten

In het zuidelijke, kalkarme deel van de AWD zijn drie PQ's gevolgd in het deelgebied dat tot voor kort (2007) onbegraasd was (Figuur 17). De bedekking van Grijs kronkelsteeltje was relatief hoog in 1993-1995, maar is sterk afgenomen in de jaren daarna. Ook deze plots zijn nu vergrast. Het lijkt erop dat Grijs kronkelsteeltje uit al te dichte vegetaties wordt verdreven, waarschijnlijk als gevolg van gebrek aan licht.



Figuur 17. De bedekking van Grijs kronkelsteeltje in drie permanente kwadraten in het tot voor kort onbegraasde deel van de zuidelijke, kalkarme duinen in de AWD.

In het al langer begraasde deel van de zuidelijke AWD, waar sinds begin jaren negentig begrazing met schapen plaatsvindt, zijn zes PQ's gevolgd (Figuur 18). In tegenstelling tot de PQ's in het onbegraasde deel blijft Grijs kronkelsteeltje in de begraasde plots in stand, hoewel de bedekking van jaar tot jaar sterk kan fluctueren, en meestal niet hoger wordt dan 30%. Het in stand blijven heeft waarschijnlijk vooral te maken met het open houden van de vegetatie, waardoor de lichtbeschikbaarheid voor Grijs kronkelsteeltje voldoende hoog blijft. Ook kunnen door vertrapping lokaal open plekken ontstaan, waar de soort zich (weer) kan vestigen.



Figuur 18. De bedekking van Grijs kronkelsteeltje in zes permanente kwadraten in het sinds begin jaren negentig met schapen begraasde deel van de zuidelijke, kalkarme duinen in de AWD.

7.5 Conclusie

Ook in de Amsterdamse waterleidingduinen spelen de problemen met Grijs kronkelsteeltje zich vooral lokaal af, met name in de kalkarme duinen verder van zee. Net als in het Noord-Hollands Duinreservaat is Grijs kronkelsteeltje sterk afgenomen tussen begin jaren negentig en nu, behalve in begraasd gebied, waar de soort zich lijkt te handhaven, mogelijk als gevolg van het openhouden van de vegetatie. In de rest van het gebied zijn zowel de oppervlakte aan vegetaties met Grijs kronkelsteeltje als de bedekking van deze soort in individuele PQ's sterk afgenomen. Helaas gaat deze afname niet gepaard met een verbetering van de kwaliteit van duingraslanden, maar vooral met vergrassing.

8 Conclusies en aanbevelingen voor het beheer

8.1 Ontwikkeling van vegetaties met Grijs kronkelsteeltje

Het onderzoek is gebaseerd op stukjes informatie van zeer verschillende aard. Lange-termijngegevens die gebruikt kunnen worden voor een tijdsanalyse van de ontwikkeling van tapijten van Grijs kronkelsteeltje over enkele decennia zijn schaars. De beperkte datasets zijn aangevuld met gegevens over de kortere termijn, die uiteraard alleen ontwikkelingen weergeven over een tijdschaal van een paar jaar. Toch kan uit dit samenraapsel van informatie een min of meer samenhangend beeld worden geschetst.

Vestiging en opbouwfase Grijs kronkelsteeltje

Eerder onderzoek door Sparrius & Kooijman (2011) heeft aangetoond dat Grijs kronkelsteeltje zich vooral vestigt op humeuze kale (zandige) bodems en invasief is in korstmossenvegetaties in gebieden met een hoge stikstofdepositie.

Wat een hoge N-depositie is, is lastig precies te bepalen. De voor dominantie van Grijs kronkelsteeltje kritische grens is een jaargemiddelde ammoniakconcentratie van $7 \mu\text{g}/\text{m}^3$. Dit komt in de modellen van het RIVM overeen met een depositie van circa 30 kg N/ha/jr bij een resolutie van 5x5 km, en op circa 25 kg/ha/jr bij een resolutie van 250x250 m. Bij regenwatermetingen komt een ammoniakconcentratie van $7 \mu\text{g}/\text{m}^3$ overeen met circa 12 kg/ha/jr, maar daarbij wordt geen rekening gehouden met de adsorptie van ammoniak aan planten. Beheerders van Natura2000-terreinen kunnen zich het beste richten op de directe meting van de ammoniakconcentratie door middel van absorptiebuisjes. Zij kunnen het beste deze eigen metingen gebruiken om de gevoeligheid van hun terrein voor een invasie van Grijs kronkelsteeltje te bepalen.

Veranderingen in matten van Grijs kronkelsteeltje

Het onderzoek laat zien dat op een termijn van een paar jaar de veranderingen in een mat van Grijs kronkelsteeltje al aanzienlijk kunnen zijn. Dit betreft vooral de opbouwfase van de mosmat. In twee jaar tijd kan een jonge mosmat een halve cm in dikte groeien, en zich soms wel uitbreiden van een bedekking van 3% naar 50% (hoofdstuk 3). Ook in de jaren negentig werd in sommige stuifzandplots een sterke toename van Grijs kronkelsteeltje gesignaleerd, van 20% naar 80% in zeven jaar tijd (hoofdstuk 4).

De vestiging en dominantie van Grijs kronkelsteeltje hangt mede af van de bestaande situatie. In het Kootwijkerzand zijn vegetaties die begin jaren negentig al korstmossenrijk waren nauwelijks door Grijs kronkelsteeltje gekoloniseerd (hoofdstuk 4). Dit sluit aan bij eerdere observaties dat de huidige korstmossenrijke vegetaties in stuifzanden in gebieden met hoge N-depositie, waar nieuwvorming beperkt is, waarschijnlijk gevormd zijn voor de intrede van Grijs kronkelsteeltje in Nederland (Sparrius 2011).

In de kustduinen van het Noord-Hollands Duinreservaat was de bedekking van Grijs kronkelsteeltje in korstmossenrijke vegetatie in de jaren tachtig-negentig weliswaar vrij hoog, maar deze nam af tot slechts een paar procent in 2011 (hoofdstuk 6). Ook kon bijna 50% van de korstmossenvegetaties zich handhaven, hoewel voor een deel met bijmenging van Grijs kronkelsteeltje.

Verbrokkelingsfase Grijs kronkelsteeltje

Als de mosmat van Grijs kronkelsteeltje eenmaal volgroeid is, lijkt verdere diktegroei niet op te treden. Wel is de dikte in stuifzanden mede afhankelijk van de N-depositie: hoe hoger de N-depositie, hoe dikker de mosmat (hoofdstuk 2). Dit sluit aan bij eerder onderzoek (Sparrius en Kooijman 2011, Sparrius 2011), waarin duidelijk wordt dat Grijs kronkelsteeltje het beter doet bij hoge dan bij lage N-depositie, tenzij er bij beheermaatregelen een strooisellaag achterblijft. De dikte van de mosmat kan wel afnemen in het geval van lage N-depositie.

De volgroeide mosmat gaat in de meeste gevallen over in een verbrokkeld stadium. In stuifzandgebieden met hoge N-depositie was de mosmat in 2007 al hoofdzakelijk verbrokkeld. Binnen vier jaar was minstens de helft van de nog gladde tapijten ook verbrokkeld. De verdere ontwikkeling van de vegetatie kan drie kanten op gaan: wederom een vegetatie met Grijs kronkelsteeltje, ontwikkeling in de richting van korstmossenrijke vegetatie en ontwikkeling richting vergraste vegetaties.

In stand blijven van matten van Grijs kronkelsteeltje

In de stuifzanden kan een klein deel van de verbrokkelde stukjes van Grijs kronkelsteeltje stadia zich terug ontwikkelen tot gladde mostapijten (hoofdstuk 2). Dit gebeurt niet in uitgestoven laagten, mogelijk wegens gebrek aan dynamiek, maar wel op stuifzandduinen, en vooral bij hoge N-depositie. In veel stuifzandgebieden blijft een groot deel van de vegetaties met Grijs kronkelsteeltje op een termijn van vier jaar in stand. In de uitgestoven laagten treden op zo'n termijn vrijwel helemaal geen veranderingen op. In het Aekingerzand en de Lemelerberg ontwikkelt een fors deel van de vegetatie met Grijs kronkelsteeltje zich echter richting korstmossenrijke vegetatie, en in het Kootwijkerzand en de Bergerheide richting vergraste vegetaties. In de lange-termijn dataset van het Kootwijkerzand zijn geen plots bekend waar Grijs kronkelsteeltje zich vanaf 1993 als dominante soort heeft gehandhaafd (hoofdstuk 4), maar het betreft een beperkte dataset. In de plot op een ZW-helling waar de soort in 1993 dominant was, nam de bedekking vanaf 1998 sterk af en werd de vestiging van 13 soorten korstmossen vastgesteld. Ook in het Oud-Reemsterzand verdween Grijs kronkelsteeltje ca. 15 jaar na de invasie (hoofdstuk 5).

Ook in de kustduinen lijken vegetaties met Grijs kronkelsteeltje achteruit te gaan, vooral in kalkrijke duinen, maar lijken zich gedeeltelijk toch ook te handhaven (hoofdstuk 6). Van de plots die in de jaren 1980-1990 door Grijs kronkelsteeltje werden gedomineerd behoorde 43% in 2011 nog steeds tot

een vegetatietype met Grijs kronkelsteeltje, al betreft dit voor een deel een mengvorm met korstmossen. Wel nam de bedekking van Grijs kronkelsteeltje ook hier af van 82% naar 54%, mogelijk als gevolg van een lagere atmosferische depositie van zuur en stikstof.

Ontwikkeling van korstmossenrijke vegetaties

De ontwikkeling van korstmossenrijke vegetaties vanuit Grijs kronkelsteeltje treedt vooral op in stuifzanden bij lage N-depositie, zoals het Aekingerzand, waar 49% van de oorspronkelijke oppervlakte met Grijs kronkelsteeltje na vier jaar door korstmossen gedomineerd wordt (hoofdstuk 2). Het gaat hierbij vooral om rendiermossen, relatief grote en humicole soorten, maar ten dele ook om kleine, voor stuifzanden meer karakteristieke korstmossen. Dit sluit aan bij eerder onderzoek, waarin karakteristieke soorten vooral voorkwamen in de noordelijke stuifzanden met lage N-depositie (Sparrius 2011). Ontwikkeling van korstmossenrijke vegetaties vanuit Grijs kronkelsteeltje treedt ook op in de Lemelerberg, hoewel de gemodelleerde N-depositie in ieder geval voor 2006 betrekkelijk hoog was, en de dikte van de mosmat in 2007 eveneens. Het is niet helemaal duidelijk of de verbetering met een afname van de N-depositie te maken heeft, of dat andere factoren een rol spelen. In gebieden met hoge N-depositie, zoals het Kootwijkerzand, het Wekeromse zand en de Bergerheide, is de ontwikkeling van korstmossenrijke vegetaties beperkt, en gaat de ontwikkeling vooral richting vergrassing. Als het al optreedt, gaat het vooral om relatief grote en humicole soorten, zoals rendiermossen. Dit is ook het geval in de lange-termijn gegevens van het Kootwijkerzand (hoofdstuk 4) en het Oud-Reemsterzand (hoofdstuk 5). Ontwikkeling richting korstmossenrijke vegetatie treedt wel op, maar het gaat vooral om rendiermossen van relatief humeuze bodems. De kleine, karakteristieke stuifzandsoorten komen niet terug, tenzij er sprake is van het terugzetten van de successie, door overstuiving of plaggen.

In de kustduinen bleek bijna 50% van de in de jaren tachtig-negentig door korstmossen gedomineerde vegetatie zich te handhaven, zij het ten dele in een mengvorm met Grijs kronkelsteeltje. Nieuwvorming vanuit door Grijs kronkelsteeltje gedomineerde vegetaties trad echter maar in 28% van de gevallen op, en wat betreft goed ontwikkelde korstmossenvegetatie slechts in 14%. In het Noord-Hollands Duinreservaat lijkt de ontwikkeling toch vooral richting vergrassing te gaan.

Vergrassing

In de stuifzanden met lage N-depositie speelt vergrassing slechts een geringe rol (hoofdstuk 2). Op een termijn van vier jaar is vergrassing echter duidelijk waarneembaar in gebieden met hoge N-depositie, zoals het Kootwijkerzand en de Bergerheide. In de Bergerheide wordt 84% van de voormalige vegetatie met Grijs kronkelsteeltje nu als vergrast geclassificeerd. Ook in de PQ's op het Kootwijkerzand wordt een sterke toename van de grasbedekking geconstateerd (hoofdstuk 4). Dit sluit aan bij bemestingsexperimenten, waarbij extra stikstof vooral leidde tot hogere grasgroei (Sparrius 2011). In de meeste stuifzanden speelt vooral Zandstruisgras een rol als vergrasser. Dit is een betrekkelijk fijnbladige soort, die ruimte overlaat voor kleinere soorten, zoals kruiden, mossen en korstmossen. In de Bergerheide, het stuifzandgebied met de hoogste N-depositie, speelt echter vergrassing met Zandzegge een rol. Deze soort kan dichte matten vormen, waarin weinig licht overblijft voor andere planten.

Ook in de kustduinen speelt vergrassing met Zandzegge en andere grote soorten een rol (hoofdstuk 6 en 7). Van de oorspronkelijke plots met korstmossen en Grijs kronkelsteeltje in het Noord-Hollands Duinreservaat is nu 32% respectievelijk 43% vergrast. De bedekking van Grijs kronkelsteeltje is wel afgenomen, naar de bedekking van korstmossen eveneens. In de kalkarme delen van de AWD lijkt het beeld nog droeviger. Grijs kronkelsteeltje is wel afgenomen, behalve in begraasd gebied, maar lijkt vooral vervangen door vergraste vegetaties.

Binnenlandse stuifzanden

In de stuifzanden is het nog niet goed duidelijk in welke mate een vegetatie van Grijs kronkelsteeltje zich voor langere tijd kan handhaven. De weinige PQ's met langere termijngegevens suggereren dat Grijs kronkelsteeltje na verloop van tijd weer verdwijnt, maar laten ook zien dat het wel een jaar of 15 kan duren. Uitgestoven laagten lijken een plek te zijn waar Grijs kronkelsteeltje goed stand houdt, mogelijk door het gebrek aan dynamiek, zoals verstuiwing. De ontwikkelingen na een invasie van Grijs kronkelsteeltje lijken vooral af te hangen van de N-depositie. Bij lage N-depositie treedt vooral ontwikkeling van korstmossenrijke vegetatie op. Dit kan gaan om bijna de helft van de oorspronkelijke oppervlakte van vegetaties met Grijs kronkelsteeltje. Bij een ammoniakconcentratie onder de $7 \mu\text{g}/\text{m}^3$ doet Grijs kronkelsteeltje het ook niet zo goed meer, en legt het wat betreft de invasie in Haarmosvegetaties af tegen korstmossen (Sparrius en Kooijman 2011). Bij ontwikkeling vanuit een Grijs kronkelsteeltje-vegetatie kunnen kleinere pioniersoorten soms wel terugkomen (Ketner-Oostra & Šýkora 2008), maar meestal zijn het grassen en grotere rendiermossen.

Bij hoge N-depositie kan ontwikkeling van korstmossenvegetaties vanuit Grijs kronkelsteeltje wel optreden, maar de ontwikkeling gaat vooral richting vergrassing. Ook bestaat de korstmossenvegetatie vooral uit Rendiermossen, grotere en humicole soorten (o.a. Rafelig bekermos, Girafje en Varkenspootje) die mogelijk profiteren van de mineraliserende ectorganische laag. Vergrassing met Zandstruisgras, zoals op de Veluwe, geeft nog enige ruimte voor andere levensvormen als mossen en korstmossen, maar vergrassing met Zandzegge, zoals in de Bergerheide, betekent een vergaande afname van biodiversiteit.

Kustduinen

In de jaren tachtig-negentig van de vorige eeuw kwam Grijs kronkelsteeltje vrij massaal voor in het Noord-Hollands Duinreservaat en de AWD. Inmiddels lijkt de situatie sterk verbeterd, vooral in de kalkrijke (voor)duinen. De bedekking van Grijs kronkelsteeltje nam sterk af in zowel in het Noord-Hollands Duinreservaat als de AWD, behalve in begraasd gebied. Dit is waarschijnlijk in ieder geval ten dele het gevolg van de afname van de atmosferische depositie van zowel SO_2 als stikstof. Helaas zijn niet alle ontwikkelingen even gunstig. Bijna de helft van de plots met Grijs kronkelsteeltje in het Noord-Hollands Duinreservaat bleef ook na enkele decennia in dit stadium hangen. Daarnaast lijkt vermossing in zowel het Noord-Hollands Duinreservaat als de AWD vooral tot vergrassing te leiden. Mogelijk speelt de opbouw van organische stofrijke bodems hierbij een rol, maar dat moet nader worden uitgezocht.

8.2 Aanbevelingen voor het beheer

Binnenlandse stuifzanden

In de binnenlandse stuifzanden is Grijs kronkelsteeltje een hardnekkig probleem, vooral in gebieden met hoge N-depositie (ammoniakconcentratie van $> 7 \mu\text{g NH}_3/\text{m}^3$). In gebieden waar de soort grootschalig voorkomt is het verdwijnen van matten van Grijs kronkelsteeltje niet mogelijk zonder afname van de atmosferische depositie van stikstof. Om uitbreiding van Grijs kronkelsteeltje in de eventueel nog aanwezige korstmossenrijke vegetaties tegen te gaan, is het nodig om deze tegen verstoring (bijv. recreanten of grote grazers) te beschermen.

In gebieden met lage N-depositie (ammoniakconcentratie $< 7 \mu\text{g NH}_3/\text{m}^3$) is spontane afname van Grijs kronkelsteeltje te verwachten, mits er geen of weinig bodemverstoring door recreanten of grazers is, en mits er bij boskap geen strooisel achterblijft.

Kustduinen

In de kustduinen zijn de matten van Grijs kronkelsteeltje uit de jaren tachtig-negentig sterk verminderd, mogelijk als gevolg van lagere atmosferische depositie van zuur en stikstof. Vegetaties met Grijs kronkelsteeltje blijven voor een deel in stand, mogelijk vooral in de kalkarme duinen, maar de ontwikkeling gaat vooral verder richting vergraste vegetaties. Tegen Grijs kronkelsteeltje zijn geen specifieke maatregelen nodig, al zou stimuleren van verstuiwing met kalkrijk zand de achteruitgang bespoedigen, en voor betere groeiplaatscondities van duingraslandsoorten zorgen. Maar bij vergaande vergrassing kan het nodig zijn maatregelen hiertegen in te zetten. Ook is het zinvol om korstmossenvegetaties te beschermen tegen betreding door recreanten en grote grazers, zodat een invasie van Grijs kronkelsteeltje wordt voorkomen.

In Tabel 16 staat een samenvatting van de uitgangssituatie en mogelijke beheerstrategieën in stuifzanden en kustduinen.

Tabel 16. Uitgangssituaties en beheermaatregelen in terreinen waar Grijs kronkelsteeltje plaatselijk dominant voorkomt.

Uitgangssituatie	Maatregelen
<i>Binnenlandse stuifzanden</i>	
Hoge stikstofdepositie ($> 7 \mu\text{g NH}_3/\text{m}^3$)	• Geen maatregelen nemen tegen Grijs kronkelsteeltje zelf; • Bescherm korstmossenvegetaties tegen overmatig betreden door recreatiezonering • Voorkom dichtgroeien door het verwijderen van opslag en extensieve begrazing met schapen in gebieden buiten de Veluwe.
Lage stikstofdepositie ($< 7 \mu\text{g NH}_3/\text{m}^3$)	• Om variatie in successiestadia te herstellen: kleinschalig plaggen van korstmosarme mostapijten in uitgestoven laagten en stuifzandheide; • Indien Grijs kronkelsteeltje dominant werd op kapvlaktes of te ondiep afgeplagde stuifzandbodem na herstelwerkzaamheden: terreindelen afplaggen tot op het blonde zand; • Geen specifieke maatregelen tegen Grijs kronkelsteeltje nodig op geaccidenteerd stuifzand.
<i>Kustduinen</i>	
Kalkrijke duinen	• Geen specifieke maatregelen nodig. De matten van Grijs kronkelsteeltje verdwijnen in de loop van de tijd. • In vergraste duinen kan de successie door plaggen of overstuiving teruggezet worden, waarna pioniersoorten zich na verloop van tijd opnieuw vestigen.
Kalkarme duinen	• Bescherm korstmossenvegetaties tegen overmatig betreden door recreatiezonering; • Lokale verstuiving of kleinschalig plaggen kan Grijs kronkelsteeltje tegengaan; • Voorkom dichtgroeien door het verwijderen van opslag; • Extensieve begrazing kan helpen om vergrassing tegen te gaan, maar houdt Grijs kronkelsteeltje in stand;

9 Literatuur

- Biermann, R. & Daniëls, F. J. A. (2001): Vegetationsdynamik im Spergulo-Corynephorietum unter besondere Berücksichtigung des neophytischen Laubmooses *Campylopus introflexus*. - In: D. Brandes (ed.): Adventivpflanzen von Archäophyten und Neophyten in Mitteleuropa. - Braunschweiger Geobotanische Arbeiten **8**: 27-37.
- Daniëls, F.J.A., Minarski, A. & Lepping, O. 2008. Long-term changes in the pattern of a Corynephorion grassland in the inland of the Netherlands. *Annali di Botanica*, n.s. **8**: 9-19.
- Hasse, T. 2007. *Campylopus introflexus* invasion in dune grassland: Succesion, disturbance and relevance of existing plant invader conceptrs. *Herzogia* **20**: 305-315.
- Ketner-Oostra, R. 1994. De korstmos-vegetatie van het Kootwijkerzand: vegetatie- en bodemkundig onderzoek bij de aanleg van permanente kwadragen in het stuifzandgebied. Staatsbosbeheer, Driebergen, Rapport 94/1.
- Ketner-Oostra R. 1996. Stuifzandvegetatie van het Kootwijkerzand. De invloed van beheersmaatregelen en andere ingrepen in de periode 1960-1985. Staatsbosbeheer, Driebergen, Rapport 96/5.
- Ketner-Oostra, R. & Riksen, M. 2005. Actief beheer voor het behoud van levende stuifzand. Eindrapport effect van beheersmaatregelen Kootwijkerzand, Deel 1. Vegetatie- en Winderosie-onderzoek. Wageningen Universiteit, Rapport 100 pp. + supplement.
- Ketner-Oostra, R. & Sýkora, K.V. 2008. Vegetation change in a lichen-rich inland drift sand area in the Netherlands. - *Phytocoenologia* **38** (4) 267-286..
- 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.
- Kooijman, A.M., Noordijk, E., Hinsberg, A. van & Cusell, C. 2009. Stikstofdepositie in de duinen: een analyse van de N-depositie, de kritische niveaus, de erfenis uit het verleden en de stikstofefficiëntie in verschillende duinzones. Rapport Universiteit van Amsterdam, in opdracht van Waternet, Dunea en PWN. 56 pp.
- Kooijman, A.M., van Hinsberg, A., Noordijk, H., van Til, M. & Cusell, C. 2010. Stikstofdepositie in kalkrijke en kalkarme duinen: gaat het wel zo goed? -*De Levende Natuur* **111** (4): 166-170.
- Mulder, L.L. 2010. Phosphorus limitation: key role of grass encroachment in Dutch dry dunes? MSc thesis University of Amsterdam.

Nijssen, M., Riksen, M.P.J.M., Sparrius, L.B., Bijlsma, R.J., van den Burg, A., van Dobben, H.F., Jungerius, P.D., Ketner-Oostra, H.G.M., Kooijman, A.M., Kuiters, A.L., van Swaay, C., van Turnhout, C. & de Waal, R. 2011.

Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van stuifzanden. OBN stuifzandonderzoek 2006-2010. Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie [report no. 2011/OBN144-DZ], Den Haag, NL.

Sparrius, L.B. & Kooijman, A.M. 2011. Invasiveness of *Campylopus introflexus* in drift sands depends on nitrogen deposition and soil organic matter. *Applied Vegetation Science* 14: 221–229.

Sparrius, L.B. 2011. Inland dunes in The Netherlands: soil, vegetation, nitrogen deposition and invasive species. PhD-thesis University of Amsterdam.

Van der Meulen, F., van der Hagen, H. & Kruijsen, B. 1987. *Campylopus introflexus*: invasion of a moss in Dutch coastal dunes. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Serie C* 90: 73-80.

Van der Meulen, F., Kooijman, A.M., Veer, M.A.C. & Boxel, J.H. van. 1996. *Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiering in open droge duinen. Eindrapport Fase I: 1991-1995.* Amsterdam, 232 pp.

Van der Tol, M. 2011. Onderzoek naar de ontwikkeling van duingraslanden na brand in de Amsterdam Waterleidingduinen. Stagerapport IAHL Larenstein. Waternet, Amsterdam.

Van Jaarsveld, J.A. 2004. The Operational Priority Substances model. Description and validation of OPS-Pro. RIVM-rapport 500045001. RIVM, Bilthoven. 156 pp.

Van Til, M. & Mourik, J. 1999. Hieroglyfen van het zand. Vegetatie en landschap van de Amsterdamse Waterleidingduinen. Gemeentewaterleidingen Amsterdam, 271 pp.