



Vlaanderen
is wetenschap

De vegetatie van duinwateren aan de Vlaamse kust

Kenmerken, beheer en lokale staat van
instandhouding

Luc Denys, Jo Packet, Sam Provoost

INSTITUUT
NATUUR- EN BOSONDERZOEK

Auteurs:

Luc Denys , Jo Packet , Sam Provoost 

Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek

Reviewer:

Gerald Louette

Het INBO is het onafhankelijk onderzoeksinstituut van de Vlaamse overheid dat via toegepast wetenschappelijk onderzoek, data- en kennisontsluiting het biodiversiteitsbeleid en -beheer onderbouwt en evalueert.

Vestiging:

Herman Teirlinckgebouw
INBO Brussel
Havenlaan 88 bus 73, 1000 Brussel
www.inbo.be

e-mail:

luc.denys@inbo.be

Wijze van citeren:

Denys L, Packet J., Provoost S. (2021). De vegetatie van duinwateren aan de Vlaamse kust. Kenmerken, beheer en lokale staat van instandhouding. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (39). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
DOI: doi.org/10.21436/inbor.41312496

D/2021/3241/265

Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (39)

ISSN: 1782-9054

Verantwoordelijke uitgever:

Maurice Hoffmann

Foto cover:

Groenlandia densa en *Chara vulgaris* var. *longibracteata* (Jo Packet)



Dit werk valt onder een [Creative Commons Naamsvermelding-GelijkDelen 4.0 Internationaal-licentie](https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/).

DE VEGETATIE VAN DUINWATEREN AAN DE VLAAMSE KUST

Kenmerken, beheer en lokale staat van instandhouding

Luc Denys, Jo Packet & Sam Provoost

doi.org/10.21436/inbor.41312496

Dankwoord

Zonder de PINK-projecten was dit rapport er niet geweest. Daarvoor onze gemeente dank aan het Agentschap Natuur en Bos en in het bijzonder aan Hannah Van Nieuwenhuysse, drijvende kracht achter dit initiatief. De medewerking van alle natuurwachters annex ‘sleutelbewaarders’, die zorgden voor een vlotte toegang tot de verschillende terreinen doorheen de jaren, was onmisbaar om het veldwerk efficiënt te laten verlopen. Marc Leten wees ons op nieuwe poel-locaties en inventariseerde beheergegevens. Wouter Van Gompel verzorgde kundig het inmeten van alle plassen. Dank ook aan Hans Van Calster voor regressietips en reflecties over de ‘gunstige’ LSVI en aan Thierry Onkelinx en An Leyssen voor hulp met R-scripts.

Samenvatting

Hoewel de ecologie en (semi)terrestrische vegetatie van de Vlaamse kustduinen reeds uitvoerig werden onderzocht is daarbij, op enkele uitzonderingen na, tot nu toe vrij weinig aandacht besteed aan de watervegetaties die hierin aanwezig zijn. Dit maakt dat ze bij de opmaak van een beoordelingsmethode voor het bepalen van de lokale staat van instandhouding (LSVI) van het Europees beschermde habitattype 'vochtige duinvalleien – 2190' aanvankelijk verweesd achter bleven. Zodoende gebeurden de beoordeling en de rapportage van de staat van instandhouding voor dit habitattype tot heden enkel op basis van de terrestrische tot uitsluitend winter-geïnuundeerde vegetaties, gevat onder het subtype 'duinpannen met kalkminnende vegetaties, 2190 mp'.

De PINK (Permanente Inventarisatie van Natuurreservaten aan de Kust) inventarisatieprojecten, die door het Agentschap voor Natuur en Bos geïnitieerd werden, stimuleerden het INBO om tussen 2007 en 2014 een overzicht op te maken van de vegetaties en diverse standplaatskenmerken van oppervlaktewateren in de voor natuurdoelen beheerde delen van de kustduinen en aanpalende polders. Dit rapport berust op de meer dan 400 vegetatie-opnamen die daarbij werden gemaakt, hetzij van volledige waterpartijen of 's zomers hydrologisch gescheiden delen hiervan. Hoofddoel hiervan was de afleiding van criteria voor de beoordeling van de LSVI voor de aquatische facies van het habitatype 'vochtige duinvalleien', dat we in navolging van de Nederlandse systematiek als een apart subtype, 2190_a, onderscheiden. Daarnaast worden de verzamelde gegevens echter ook gebruikt voor een eerste exploratie van diverse vegetatie-aspecten in relatie tot de algemene kenmerken en beheer van poelen en plassen in het duingebied en de aangrenzende polders.

Na een algemene inleiding van de studie en een overzicht van de gebruikte methoden, beschikbare gegevens, variabelen en een korte schets van de onderzochte deelgebieden, de eerder ten behoeve van hydrologische monitoring onderscheiden zgn. WATINA-zones, in Hoofdstuk 2, geeft het volgende hoofdstuk vooreerst een beknopt overzicht van de **historische waarnemingen** m.b.t. de vegetatie van Vlaamse duinwateren. Hierbij worden vooral het onderscheid met polderplassen en de invloed van begrazing door runderen belicht. Vervolgens is nagegaan in welk opzicht de **actuele vegetaties** in het duinkerngebied, in opgehoogde, of aan enige getij-invloed blootstaande delen van het duingebied, in de duin-polder overgangszone en in polderwateren, onderling van elkaar verschillen wat betreft globale samenstelling, kenmerkende taxa, α - en β -diversiteit en vertegenwoordiging van plantkenmerken. Daaruit blijkt dat de plassen met getij-invloed het sterkst afwijken van alle overige. Ook de vegetatie in het poldergebied is niet goed vergelijkbaar met die in de duinzone. Hoewel de verschillen vrij beperkt blijven, vindt men in polderplassen, bijvoorbeeld, toch minder kranswieren en waterranonkels, minder laagblijvende terrestrische planten, bomen en struiken, meer overblijvende rhizoomvormers, een hogere klonaliteit en sterkere competitiviteit, minder endozoöchorie, hydrogamie en insektenbestuiving. De vegetatie heeft er ook een kleiner aandeel grondwaterafhankelijke soorten en is iets meer tred- en begrazingsresistent. De weinige duinpoelen op opgehoogde delen vertonen eveneens een afwijkende vegetatie. De begroeiing van plassen in het overgangsgebied is $\pm$ intermediair aan die van polderplassen en 'zuivere' duinwateren, maar het meest gelijkend aan laatstgenoemde. We detecteren, onder meer, beperkte verschillen in de vertegenwoordiging van sommige levens- en groeivormen, overleving, vegetatieve groeihogte, windbestuiving, geslachtsverdeling en meer competitieve groeistrategieën tussen de plassen in het duin-polder overgangsgebied en die in de duinkern. Deze verschillen worden iets duidelijker als aan hoog-abundante soorten relatief meer gewicht wordt toegekend. Er zijn voor beide groepen echter

maar weinig bruikbare indicatorsoorten aan te duiden en op het vlak van diversiteitskarakteristieken, vertegenwoordiging van Rode Lijstsoorten of in duinvegetaties minder gewenste soorten zijn beide gelijk.

In het volgende luik van Hoofdstuk 3 worden de relaties tussen vegetatie en **standplaatskenmerken** van duinwateren nader onder de loep genomen aan de hand van een 300-tal opnamen in het **duinkerngebied** en de **overgangszone duin-polder**. Getij-beïnvloede poelen¹ en deze op opgehoogde delen blijven daarbij buiten beschouwing wegens te afwijkend. Analyses gebeurden zowel op basis van de volledige vegetatie, als met niet-hydrofytische vaatplanten en echte waterplanten apart. De **α -diversiteit** van de niet aan open water gebonden vegetatie en die van de waterplanten in een duinpoel of -plas reageren enigszins verschillend op bepalende omgevingskarakteristieken, waaronder het tijdsverloop sinds de aanvang van ontwikkeling, de dimensies van de plas, de afstand tot andere plassen, de intensiteit van begrazing door hoefdieren en overhangende vegetatie als voornaamste. Niettemin valt een meer diverse duinpoel door een aantal kenmerken te karakteriseren: een leeftijd van 3 à 5 jaar, minstens enkele dm diep en een 100-tal m² groot, niet te geïsoleerd van andere plassen, helder water, geen dikke laag organisch slib en weinig struiken en bomen rondom. Paarden, pony's en ezels hebben een positieve invloed op de botanische verscheidenheid, schapen of geiten een eerder negatieve. In sommige delen van de duinstrook (*i.c.* WATINA-zones) vertonen de plassen een meer heterogene vegetatie dan in andere en sommige zones zijn rijker aan water. Beide zijn belangrijk voor hun **β -diversiteit**, maar meer dan een 30-tal poelen in eenzelfde zone lijkt weinig verschil meer uit te maken. De duingebieden ten westen van Nieuwpoort en ten oosten van Knokke zijn het belangrijkste voor de β -diversiteit van de hele kuststrook. Ook de bijdrage van individuele poelen aan de totale β -diversiteit loopt niet gelijk op voor de oever- en watervegetatie. Leeftijd, diepte, slibdikte en welke dieren er bij begrazing worden ingezet hebben daarop enige invloed. Voor de **soortensamenstelling** van de vegetatie spelen vooral de aanwezigheid van klei in de bodem, de leeftijd en dimensies van de depressie, de permanentie, houtige opslag rond de plas en het begrazingsregime een rol. Een zuivere zandbodem, niet al te hoge leeftijd en weinig opslag, gecombineerd met enige begrazing, vooral door paarden of pony's, zijn bevorderlijk voor een duinkarakteristieke samenstelling en een beter ontwikkelde watervegetatie met, onder meer, kranswieren. Nochtans zijn de gevonden relaties niet bepaald sterk; veel variatie in de samenstelling heeft een andere oorsprong. Dat zet zich door in de abundantiegewogen vertegenwoordiging van **plantkenmerken**, een veralgemening waarin processen en functionele relaties toch verwacht worden om beter tot uiting te komen. Betekenisvolle verbanden tekenen zich af tussen, onder meer, diepte, leeftijd, overhangende bomen en struiken en het aandeel van verschillende levensvormen, verspreidingsmogelijkheden, bestuivingswijzen en manieren van vegetatieve voortplanting. Ook de betredingsintensiteit beïnvloedt heel wat aspecten, zoals hoogte en klonaliteit, maar eveneens de grondwaterafhankelijkheid, ruderalisatiegraad en het belang van windbestuiving. Ook hier verschillen, niet onverwacht, de relaties met de omgeving al naargelang men niet-hydrofyten of enkel echte waterplanten beschouwt. Voor die laatste zijn, bijvoorbeeld, waterdiepte, bodem (kleiigheid, slib) en runderbegrazing belangrijker. De vertegenwoordiging van Rode Lijstsoorten en voor het ecotoop bijzonder gewaardeerde soorten worden eveneens vaak gebruikt om de **natuurwaarde** en de resultaten van beheer af te wegen. Hier ziet men eveneens positieve verbanden met een leeftijd van 3 tot 10 jaar en begrazing door pony's of paarden, maar negatieve met grotere isolatie, aanwezigheid van klei, een dikke sliblaag, begrazing door schapen en afwezigheid van begrazing. Een beperkt aantal herhaalde opnamen

¹ Voor een beoordeling van $\pm$ brakke wateren wordt verwezen naar Denys (2019).

de gunstige staat van niet-brakke wateren in de duinregio en het habitatype subtype 2190_a 'waterhoudende delen van vochtige duinvalleien' te bepalen.

Deze voorwaarden zijn:

- bedekking van bomen en struiken niet meer dan 10 %;
- bedekking door overhangende bomen en struiken niet meer dan 10 %;
- bedekking van lemniden niet meer dan 5 %;
- bedekking van robuuste monocotylen niet meer dan 20 %;
- bedekking van submerse vegetatie minstens 25 %, of van kranswieren minstens 5 %;
- aanwezigheid van minstens 6 typische echte waterplanten, of minstens 3 typische niet-waterplanten;
- invasieve soorten (excl. lemniden) afwezig.

Een zinvol bijkomend criterium zou een graduele overgang van het subtype naar het subtype 2190_mp 'duinpannen met kalkminnende vegetaties' kunnen zijn, maar zelfs zonder hiermee rekening te houden kan de LSVI op basis van bovenstaande criteria maar voor 18 % van de opnamen in het duinkerngebied en 7 % van deze in de overgangszone van duin naar polder, als gunstig worden beschouwd. Daarbij tekenen zich langsheen de kust wel grote verschillen af, gaande van 50 % in de Westhoek, tot slechts 2 % in het uiterste oosten. De mate waarin de voorgestelde LSVI-criteria in een duurzame instandhouding voorzien zal in de toekomst moeten blijken. Tot slot vestigen we de aandacht op een nadere verkenning van het aspect 'ruimtelijke samenhang' voor de staat van instandhouding van duinwateren.

Aanbevelingen voor beheer

De hieronder vermelde aanbevelingen hebben enkel betrekking op de vegetatie. Die is wel te beschouwen als sterk bepalend voor de karakteristieke levensgemeenschap van het duingebied.

- Graaf poelen niet uit tot op klei als dit vermeden kan worden. Zorg dat ze niet te ver uit elkaar liggen. Geef altijd de voorkeur aan een situering in een natuurlijke depressie.
- Poelen die elk jaar langdurig geheel doogvallen ontwikkelen geen echte watervegetatie. Als plassen niet of slechts sporadisch volledig uitdrogen bevordert variatie in het profiel ook variatie in de begroeiing.
- Begrazing is een goede manier om de successie te vertragen en verhoogt de diversiteit, maar vermijd al te sterke begrazing van specifieke poelen. Voorzie daarom meerdere poelen in elk begrazingsblok. Dreigt eutrofiëring, dan is het beter om een poel volledig uit te rasteren, dan om de toegang slechts gedeeltelijk te beperken.
- Geef de voorkeur aan paarden of pony's als grote grazers, boven schapen of geiten, waar poelen of plassen voorkomen. Begrazing met runderen heeft een verjongend effect op de vegetatiestructuur maar lijkt ook sterker 'vermestend' te werken dan begrazing door onevenhoevigen.
- Beperk houtige opslag in en rond de meeste plassen (cf. LSVI-criteria). Vooral rond grotere poelen kunnen enkele bomen of struiken extra mogelijkheden bieden voor fauna, maar bij erg kleine poelen weegt dit niet lang op tegen de nadelen.
- Verjong de meeste poelen, of delen ervan, tijdig door vegetatie en slib te verwijderen (manueel of mechanisch), maar laat er ook enkele ongestoord. Gebruik de vegetatiestructuur en samenstelling als een leidraad, maar meestal zal dit al na 5 à 10 jaar nodig zijn.

English abstract

Although the ecology and (semi)terrestrial vegetation of the Flemish coastal dunes (northern Belgium) were studied extensively, its aquatic vegetation received fairly sparse attention. Consequently, it was ignored completely when the first assessment of the local conservation status of the Natura 2000 habitat type 'humid duneslacks – 2190' was drawn and, so far, reporting was based exclusively on the condition of the subtype representing only the occasionally to only winter-inundated parts of dune valleys. Several projects, commissioned by the Agency for Nature and Forest from 2007 to 2014, provided the opportunity to make an overview of the vegetation and certain characteristics of water bodies within those parts of the dune area and adjacent polders that are managed as nature reserves. This report is based on the more than 400 vegetation relevés that were made on this occasion; each relevé representing the aquatic and bank vegetation of an entire pond or its summer-isolated parts. Although the main goal of this study was to arrive at a set of criteria to assess the local conservation status of the aquatic facies of 'humid dune slacks' as a distinct habitat subtype, 2190_a, they also enable a first exploration of various vegetation aspects of ponds in the dune region and adjacent polders in relation to their general features and management.

Following an introduction to the study and an overview of methods, data and variables considered, the examined subregions, formerly delimited pragmatically for hydrological monitoring purposes, are briefly sketched (chapter 2). The results chapter starts off with a concise perspective of the available **historical observations**. These mainly highlight the differences between the pond vegetation of dunes and polders and the influence of ungulate grazing, mainly by cattle, which was still commonly practised in large parts of the dunes at the beginning of the 20th C. Next, we examine if and how the **present-day vegetation** in ponds of the central dune area differs from that in parts where some tidal influence remains present or where the top-soil was altered, and from that in the transition zone from dune sands to polder deposits and from the actual polders, considering general composition, characteristic taxa, α - and β -diversity and representation of various plant characteristics and attributes. Tidal influence increases salinity and results in the most distinctive vegetation, but polder ponds do not compare well with those in the dune area either. Although differences are not very large, charophytes, water-crowfoots and low-stature terrestrial taxa, but also trees and shrubs, endozoöchory, hydrogamy and entomogamy are less abundant in polders, whereas perennial rhizomatous species, clonal reproduction and competitive strategies are more common. The share of groundwater-dependent species is also lower in the polder region and tread and grazing resistance of the marginal vegetation are somewhat higher. Although there are few water bodies on raised grounds within the dunes, their vegetation also appears to differ. The vegetation of ponds in the transitional zone between polders and dunes is also $\pm$ intermediate but still aligns best with that in the central dunes. Limited differences are noted in the representation of some life and growth forms, interannual survival, maximum vegetative height, wind pollination reproductive strategy and competitiveness which become more evident as more weight is given to highly abundant taxa. Nevertheless, indicator species for ponds in these two zones are few, and both have similar diversity and representation of Red Listed taxa and species that are considered atypical of unspoiled dune slacks.

In chapter 3 the relations between vegetation and **site characteristics** are explored using only the c. 300 relevés from the **central dunes and the dune-polder transition**, also ignoring those influenced by tides or from raised terrain. Analyses included all taxa jointly, as well as non-hydrophytes and hydrophytes separately, showing that the response of **α -diversity** to significant variables, such as pond life-span, dimensions and distance to other ponds, grazing-

Inhoudstafel

Dankwoord	2
Samenvatting	3
Aanbevelingen voor beheer	7
English abstract	8
Lijst van figuren	14
Lijst van foto's	25
Lijst van tabellen	25
1 Inleiding	32
1.1 Doelstelling en inhoud van de studie	32
2 Materiaal en methoden	34
2.1 Variabelen en gegevens	34
2.1.1 Vegetatieopnamen	34
2.1.2 Standplaatskenmerken	38
2.1.3 Diversiteit	43
2.1.4 Plantkenmerken	44
2.1.4.1 Natuurwaarde	44
2.1.4.2 Levensvorm	46
2.1.4.3 Morfologie	46
2.1.4.4 Overleving	47
2.1.4.5 Voortplanting	47
2.1.4.6 Verspreiding	48
2.1.4.7 Standplaats	48
2.1.4.8 Groeistrategie	49
2.1.4.9 Gedeelde kenmerken	49
2.1.5 Toepassing op soortengroepen	49
2.1.6 Gegevenstransformaties	50
2.1.6.1 Abundantie	50
2.1.6.2 Abiotische variabelen	52
2.1.7 Statistische methoden	53
2.1.7.1 Vergelijking van poeltypen	53
2.1.7.2 Diversiteit van duinopnamen	54
2.1.7.3 Vegetatiegradiënten in duinplassen	56
2.1.7.4 Drempels en knikpunten in duinplasvegetaties	56
2.1.7.5 Berekeningen	57
2.2 Kenmerken van de deelgebieden	57

Lijst van figuren

Figuur 2.1	Verspreiding van de opnamen langs de Vlaamse kust, met als inzet de onderscheiden deelgebieden (WATINA-zones; zie Tabel 2.3 voor verklaring van de acronyemen).	36
Figuur 2.2	Aantal en aandeel opnamen volgens klasse van betredingsintensiteit per <i>a priori</i> poeltype.	41
Figuur 2.3	Relatie tussen de mediane bedekking voor de klassen van de Braun-Blanquet-schaal, de mediane bedekking van de klassen voor de hier toegepaste abundantieschaal en de hoeveelheden volgens de geometrische reeksen van van de Maarel (2007).	52
Figuur 3.1	Dissimilariteitsdendrogram van de <i>a priori</i> poeltypen op basis van alle taxa (links) of niet aan open water gebonden taxa (rechts). Horizontale lijnen geven de gemiddelde dissimilariteit tussen de groepen weer, verticale lijnen verbinden deze met de gemiddelde dissimilariteit binnen de groep.....	66
Figuur 3.2	Dissimilariteitsdendrogram van de <i>a priori</i> poeltypen op basis van alle waterplanten (links) en enkel de vaatwaterplanten (rechts). Horizontale lijnen geven de gemiddelde dissimilariteit tussen de groepen weer, verticale lijnen verbinden deze met de gemiddelde dissimilariteit binnen de groep.....	67
Figuur 3.3	Verdeling van het aantal taxa en de Shannon-entropie (H') voor individuele poelopnamen over de poeltypen (hoeveelheid 2) met P -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$	73
Figuur 3.4	β -diversiteit van de poeltypen als multivariate dispersie van de opnamen op basis van alle taxa met originele abundanties en Bray-Curtis-dissimilariteit. Beduidende verschillen volgens permutatietest met Holm-correctie (volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$).	73
Figuur 3.5	Verdeling van levensvormen over de <i>a priori</i> poeltypen (ordinale abundanties) met P -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$	74
Figuur 3.6	Verdeling van levensvormen over de <i>a priori</i> poeltypen (hoeveelheid 2) met P -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$	75
Figuur 3.7	Verdeling van groeivormen voor waterplanten over de <i>a priori</i> poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met P -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$	76
Figuur 3.8	Verdeling van attributgroepen volgens Willby et al. (2000) over de <i>a priori</i> poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met P -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$	77
Figuur 3.9	Verdeling van overlevingstypen over de <i>a priori</i> poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met P -waarde voor de globale Kruskal-	

	verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$	89
Figuur 3.28	Verdeling van RL-metrieken voor vaatplanten en kranswieren en van het aandeel neofyten over de <i>a priori</i> poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met <i>P</i> -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$	90
Figuur 3.29	Verdeling van in duinvalleien al dan niet wenselijk geachte vaatplanten en kranswieren en van aandachtsoorten over de <i>a priori</i> poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met <i>P</i> -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$	90
Figuur 3.30	Affiniteit met urbanisatie van niet aan open water gebonden taxa voor de <i>a priori</i> poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met <i>P</i> -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$	91
Figuur 3.31	Hemerobiegraad van niet aan open water gebonden taxa voor de <i>a priori</i> poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met <i>P</i> -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$	92
Figuur 3.32	Tolerantie voor maaien, begrazing en vertrappeling van niet aan open water gebonden taxa voor de verschillende <i>a priori</i> poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met <i>P</i> -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$	92
Figuur 3.33	Shannon-entropie, totaal aantal taxa en aantal terrestrische vaatplanten bij duinwateren (duin+odp) volgens gemiddelde afstand tot de drie meest nabije poelen met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).....	95
Figuur 3.34	Verdeling van Shannon-entropie, totaal aantal taxa, aantal taxa terrestrische vaatplanten en aantal kranswiertaxa bij duinwateren (duin+odp) volgens leeftijdsklasse met <i>P</i> -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$	95
Figuur 3.35	Shannon-entropie en totaal aantal taxa in duinwateren (duin+odp) volgens slibdikte met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).	96
Figuur 3.36	Shannon-entropie, totaal aantal taxa, aantal hydrofytische vaatplanten en aantal kranswiertaxa in duinwateren (duin+odp) volgens diepte met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).....	97
Figuur 3.37	Shannon-entropie, totaal aantal taxa en aantal taxa hydrofytische vaatplanten bij duinwateren (duin+odp) volgens oppervlakte en omtrek met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).	97
Figuur 3.38	Totaal aantal taxa, aantal terrestrische en aantal hydrofytische vaatplanten volgens doorzicht en Shannon-entropie, aantal hydrofytische vaatplanten	

Tabel 3.35	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de diasporengrootte op basis van alle taxa (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	145
Tabel 3.36	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de overleving op basis van vaatplanten en kranswieren (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	146
Tabel 3.37	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de bestuivingswijzen op basis van vaatplanten en kranswieren (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	147
Tabel 3.38	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de klonaliteit op basis van vaatplanten en kranswieren (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	149
Tabel 3.39	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de grondwaterafhankelijkheid op basis van vaatplanten en kranswieren (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	150
Tabel 3.40	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de CSR-strategieën op basis van niet-waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	150
Tabel 3.41	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de vegetatieve groeihoogteklassen op basis van niet-waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	151
Tabel 3.42	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de klonaliteit op basis van niet-waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	152
Tabel 3.43	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de urbaniteit op basis van niet-waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	153
Tabel 3.44	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de hemerobiegraad op basis van niet-waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	154
Tabel 3.45	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de attribootgroepen volgens Willby et al. (2000) op basis van een selectie van oever- en waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	155
Tabel 3.46	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de CSR-strategieën op basis van waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.....	156
Tabel 3.47	Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de vegetatieve groeihoogteklassen op basis van waterplanten (duin+odp, originele	

1 INLEIDING

De doorsnee bezoeker van de Vlaamse kustduinen zal deze regio wellicht niet snel als een ‘waterrijk’ gebied bestempelen. Hooguit zandverstuivingen of met helm begroeide ‘witte’ en meer grazige, bij ons grotendeels door duindoorn ingenomen, ‘grijze’ duinmassieven zullen bij de meesten een beeld van herkenning oproepen. Nochtans is de aanwezigheid van zoet oppervlaktewater een kenmerk van ieder Atlantisch duingebied die naam waardig. Ook in Vlaanderen is dit, ondanks de op vele plaatsen geringe breedte van de duingordel en de ingrijpende urbanisatie waaronder het gebied te lijden heeft gehad, nog wel het geval. De bezoeker waarvan sprake heeft echter geen ongelijk. Volgens Watervlakken 1.1 (Leyssen et al. 2020) wordt slechts 0,0036 % van de duinoppervlakte door oppervlaktewater ingenomen, terwijl dit voor gans Vlaanderen toch 1,2 % bedraagt. Daar tegenover staat wel dat er toch niet minder dan 604 afzonderlijke waterpartijen in het duin-ecodistrict zijn ingetekend. Met een dichtheid van ca. 13 per ha is dit niet veel lager dan het Vlaamse gemiddelde van 15/ha. Vlaamse duinwateren zijn dus uitgesproken klein². Schoolvoorbeelden van een ‘secondaire duinpan’³, een ondiepe, tot op het (evt. voormalige) grondwaterpeil uitgeblazen en in de natte delen van het jaar geïnundeerde, schotelvormige depressie en al zeker van primaire duinvalleien, van de zee afgesneden strandvlakten (Zwinduinen, Hannecart-Groenendijk), zijn hierbij getalsmatig echter veeleer uitzondering dan regel: door de mens gegraven, min of meer permanent waterhoudende poelen en vijvers zijn veruit in de meerderheid. Deze *ersatz*-natuur herbergt niettemin heel wat analoge (semi)aquatische biodiversiteit die we elders in Vlaanderen maar spaarzaam terug vinden – reden waarom alle duinwateren tot het N-2000 habitatype 2190 ‘vochtige duinvalleien’ gerekend worden (Scheers et al. 2016) en niet enkel deze met een meer natuurlijke onstaanswijze.

1.1 DOELSTELLING EN INHOUD VAN DE STUDIE

Aanvankelijk werden de (vegetatie)kenmerken van de meer permanent geïnundeerde delen van vochtige duindepessies in Vlaanderen niet in beschouwing genomen bij het bepalen van de Lokale Staat van Instandhouding (LSVI) van het habitatype 2190 (T’Jollyn et al. 2009). Tot dusver waren ze bijgevolg ook niet van tel voor de rapportage van de Staat van Instandhouding (SVI) voor dit habitatype (Louette et al. 2013; Paelinckx et al. 2019). De voornaamste reden hiervoor is wellicht dat het (semi)terrestrische aspect uitvoerig onderzocht en in kaart gebracht werd, maar dat er tot recent veel minder naar de vegetatie van plassen en poelen is omgekeken. Nchtans is dit natuurtype niet zonder waarde. Duinpoelen hebben immers vanwege hun lokale hydrologie, een relatief voedselarme, doorgaans kalkrijke zandige bodem en een minder intensief omringend landgebruik, alles mee om een bijzondere waterkwaliteit te vertonen. Elders in Vlaanderen zijn de kansen hiervoor veel beperkter. Hoewel ze er zeker niet volledig van gespaard blijven, speelt de rechtstreekse invloed van menselijke praktijken op de waterkwaliteit minder sterk in het dungebied dan in het binnenland. Hun situering nabij de zee en in een landschap met van nature regelmatige bodemverjonging door uit- en instuiven, zorgen sowieso voor een aparte biodiversiteitssignatuur. Die natuurlijke bodemdynamiek wordt actueel wel grotendeels door natuurontwikkeling en –beheer ingevuld, maar nieuwe ontwikkelingskansen voor vroege successiestadia die afhankelijk zijn van een geringe

² Dit zijn de meest actuele cijfers. Eventuele verschillen met de periode waarin deze studie werd uitgevoerd zijn echter zeer gering.

³ Zie Verdonschot & Janssen (2000) voor een overzicht van de ontstaanswijzen van duinwateren.

nutriëntenbeschikbaarheid blijven niettemin aanwezig. Duinwateren hebben ook in Vlaanderen tot de dag van vandaag een zekere eigenheid behouden (Denys 2009).

Een specifieke LSVI-monitoring van aquatisch duinhabitat, dat hier naar analogie met Nederland

(http://www.synbiosys.alterra.nl/natura2000/documenten/profielen/habitattypen/profiel_habitatype_2190.pdf) als een afzonderlijk habitatsubtype 2190_a wordt opgevat, is echter niet louter van belang voor het extra biodiversiteitsaspect. Doordat de stoffenhuishouding, processen en beheerinvloeden in duinwateren wellicht verschillen van deze in meer terrestrische duinvalleysystemen kan er ook complementariteit verwacht worden in het registreren en signaleren van pertinente drukken in het duingebied. Daar tegenover staat evenwel dat het, zowel wat methodologie als het aspect 'structuren en functies' (EC 2005, 2006) betreft, niet evident zal zijn om kenmerken van meer terrestrische en aquatische habitatvlekken samen te brengen in eenzelfde beoordeling, bijzonder als deze niet steeds samen tot volle ontwikkeling komen. Bij vele actuele duinpoelen is de ecotone naar een omgevende 'vochtige duinvallei' immers weinig ontwikkeld of nagenoeg afwezig vanwege hun artificieel karakter en is de oorspronkelijke variatie in soortensamenstelling en vegetatiestructuur nog enkel rudimentair weerspiegeld in een smalle oeverzone.

Het voorliggend rapport heeft tot doel om een beeld te geven van de vegetatiesamenstelling en –diversiteit die we heden ten dage in Vlaamse duinwateren aantreffen en vervolgens de relatie na te gaan met standplaatskenmerken en in het bijzonder met fysische verjonging en begrazing, samen met maaien de voornaamste beheervormen die in het duingebied worden toegepast ter compensatie van een sterk afgenomen natuurlijke landschapsdynamiek (de zgn. ‘fossilisatie van het reliëf’) en om uitdijende verruiging en struweeluitbreiding terug te dringen. Diversiteit wordt daarbij beschouwd vanuit het α -perspectief, ‘welke wateren hebben de meeste taxa of gevarieerde begroeiing en waarom?’, maar ook vanuit het β -perspectief, ‘de bijdrage aan de verscheidenheid in het volledige duingebied’. Hiermee onderkennen we dat niet enkel ‘de plas op zich’ waardevol kan zijn, maar ook de bijdrage die deze levert aan de heterogeniteit –en daarmee wellicht de multifunctionaliteit en draagkracht (cf. Yachi & Loreau 1999; Loreau et al. 2003; Pasari et al. 2013; Socolar et al. 2015) –van de vegetatie in het gehele duinsysteem. Beknopt wordt ook de vegetatie in het nabije verleden belicht. Hieruit wordt getracht het beoordelingskader voor de Lokale Staat van Instandhouding van habitatype 2190 uit te breiden met een ‘aquatisch luik’. De gegevens gebruikt in dit rapport werden parallel ingezameld met het in kaart brengen van de verspreiding van kranswieren in de kustduinen in het kader van twee door het ANB gefinancierde studieprojecten, PINK I en PINK II (Permanente Inventarisatie van Natuur aan de Kust; Provoost et al. 2010, 2015).

2 MATERIAAL EN METHODEN

2.1 Variabelen en gegevens

2.1.1 Vegetatieopnamen

Vegetatie-opnamen gebeurden in het voorjaar en de zomer (juni tot en met augustus). Elke opname besloeg steeds een volledig oppervlaktewater (plas, poel) of een 'deelpoel'⁴, een in de zomer afgescheiden deel van een grotere depressie, inclusief de recent drooggevalen maar in normale jaren tijdelijk geïnundeerde oevers. Hogere, slechts uitzonderlijk overstroomde oeverdelen zijn niet in de opnames meegenomen. Sommige plassen/poelen werden herhaaldelijk opgenomen. De opnamen vertegenwoordigen dus geenszins vegetaties met een $\pm$ homogene samenstelling, zoals dat in de vegetatiesociologie gebruikelijk is. Vandaar dat er evenmin voor een fyto-sociologische benadering is gekozen en er ook nauwelijks naar hierin onderscheiden vegetatietypes zal worden verwezen.

Alle macroscopisch waargenomen taxa, met uitzondering van algen excl. kranswieren, mossen en levermosses, zijn onderscheiden op het laagst mogelijke taxonomisch niveau. Hierbij is een 6-delige ordinale schaal toegepast (Tabel 2.1).

ordinaal	score	bedekkingsinterval (%)	mediaan van bereik (%)	hoeveelheid 1	hoeveelheid 2
zeldzaam	1	< 3	1,5	0,4	1,8
occasioneel	2	3-5	4	1,2	2,6
frequent	3	5-15	10	4	5,4
abundant	4	15-45	30	21	24,2
codominant	5	35-55	45	41,9	47,8
dominant	6	40-100	70	91,7	105

Tabel 2.1 Toegepaste abundantieschaal voor de vegetatieopnamen en omzetting naar hoeveelheden volgens van der Maarel (2007).

Alle kranswieren werden ingezameld en zijn in het labo manueel getrieerd, waarna de veldbepalingen met behulp van een binoculaire microscoop werden gecontroleerd. Het materiaal is in alcohol bewaard (collectie INBO). Ook andere moeilijk in het veld te onderscheiden waterplanten (waterranonkels, fijnbladige fonteinkruiden, sterrekrozen) zijn meegenomen voor verdere determinatie. Van sommige exemplaren is gedroogd herbariummateriaal bewaard. Voor de determinaties is beroep gedaan op Lambinon et al. (1998), van der Meijden & Heukels (1996), Rich & Jermy (1998), Krause (1997), Bruinsma et al. (1998) en van Raam (1998). Van elke poel zijn ook foto's genomen.

Tevens werden de totale bedekking (*tota_cv*) en de bedekking van de boomlaag (*boom_cv*), struiklaag (*stru_cv*), kruidlaag (*krui_cv*), moslaag (*mos_cv*) en draadalgen + darmwier ('floating algae beds'; *algen_cv*) in de opname geschat, evenals die van submerse (*subm_cv*), drijvende (*drijf_cv*), emergente (*emer_cv*) en overhangende, niet in de opname wortelende vegetatie (*over_cv*), kranswieren (*char_cv*) en eendekrozen (*lemn_cv*). Ook het aandeel van de waterkolom dat door submerse planten wordt ingenomen ('percent volume infested'; *pvi*) is genoteerd.

⁴ Doorheen dit rapport worden alle onderzochte wateren als 'poel' of 'plas' aangeduid; deze benamingen impliceren geen enkel onderscheid naar grootte, ontstaanswijze of gebruik.

De inzameling van veldgegevens gebeurde in de periode 2007-2014; in 2011 en 2013 werden geen opnamen gemaakt. De poelen werden in het veld gelokaliseerd met behulp van recente luchtfoto's, door ANB aangeleverde kaarten en GPS. Tabel 2.2 geeft een overzicht van het aantal poelen waarvan opnamen werden gemaakt en van het aantal opnamen in elk jaar. In 2009 werden relatief veel opnamen gemaakt in 2012 betrekkelijk weinig.

project	PINK I				PINK II		
jaar	2007	2008	2009	2010	2012	2014	totaal
aantal (deel)poelen	57	62	110	72	32	78	339
opnamen duin	41	53	65	49	14	51*	273*
opnamen duin → polder (odp)	7	2	9	9	1	2	30
opnamen polder	9	6	29	11	17	16*	88*
opnamen getijdengebied (getij)	-	-	-	1	-	9	10
opnamen zandopspuiting (opt)	-	-	5	-	-	-	5
herhaalde opnamen	-	-	2	13	2	18	35

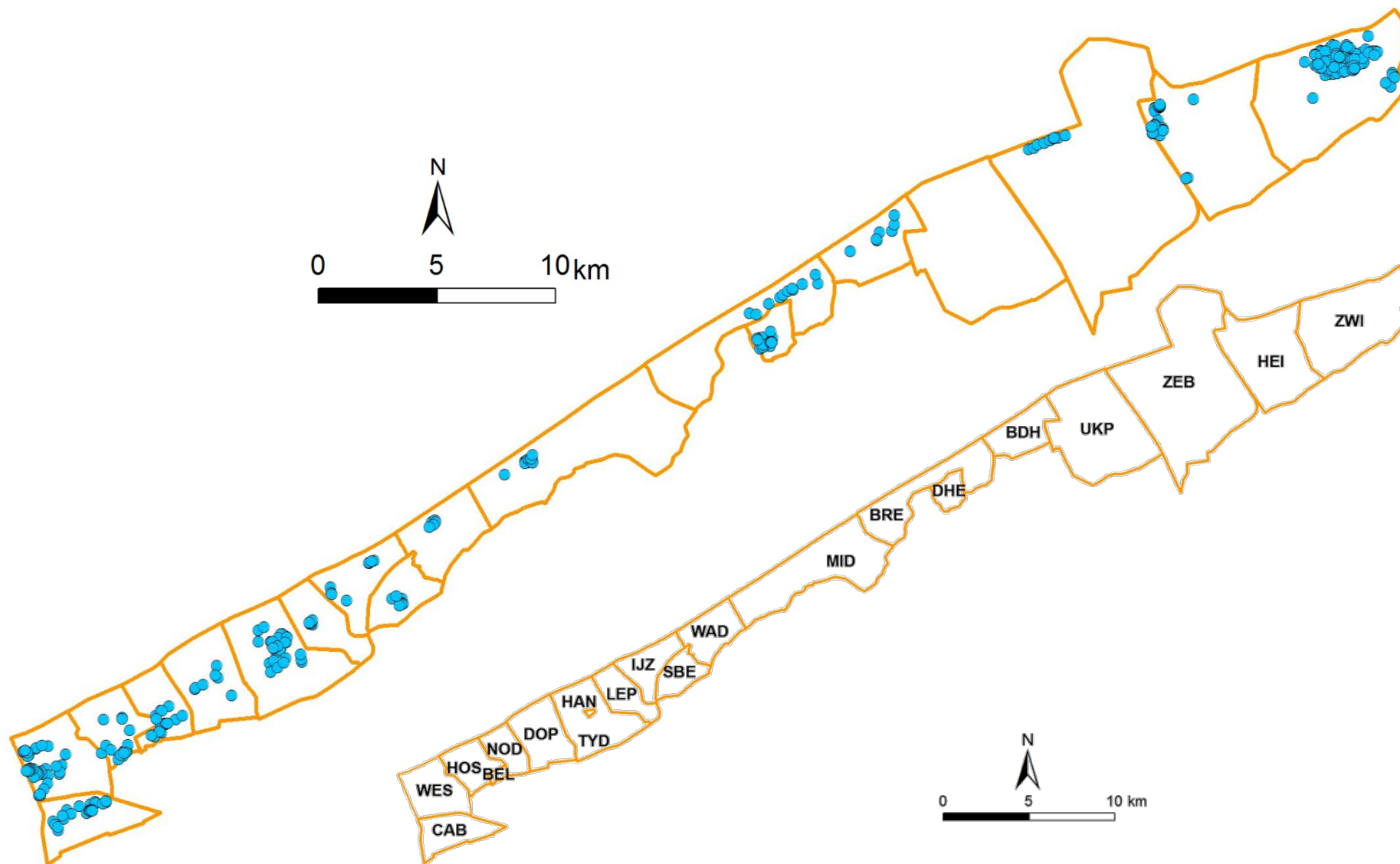
Tabel 2.2 Verdeling van de opnamen over de jaren en *a priori* poeltypen heen. Een lager aantal opnamen dan (deel)poelen wijst op vegetatieloze poelen, een hoger aantal opnamen wijst op herhalingen. * Zie bijschrift Tabel 2.4.

Bijlage 1 geeft een overzicht van alle opnamen. Figuur 2.1 toont de situering van poelen in de deelgebieden, de zgn. WATINA-zones (Provoost et al. 2020a). Deze zones zijn t.b.v. hydrologische monitoring pragmatisch afgebakende gebieden en, bijgevolg, grotendeels heterogeen wat betreft abiotisch milieu, beheer, etc. Ze worden hier vooral als hulpmiddel voor een vlotte ruimtelijke situering vermeld en zijn doorgaans niet als 'ecologische eenheden' op te vatten. In het totaal stonden (vier vegetatieloze poelen niet meegerekend) een 300-tal vegetatieopnamen uit het duindistrict (*sensu* Sevenant et al. 2002) ter beschikking. Samen geven deze zowat het volledige beeld weer van poelen en plassen in dit gebied, voor zover het beheerd wordt met het oog op natuurdoelstellingen.

Een klein aantal van deze opnamen was afkomstig uit zones met enige getijdeninvloed (getij), alsook van een zandopspuiting (opt). Vanwege hun atypisch karakter zijn deze twee kleine groepjes apart gehouden van alle overige in het duindistrict. Bij deze laatste is ook nog enig onderscheid gemaakt en dit vooreerst op basis van de algemene toewijzing volgens de bodemkaart. Deze met bodemtype 'hoge kustduin' en 'duingrond' werden als duin samengenomen, terwijl de overige wateren in het kustduindistrict als 'overgang duin-polder' (odp) gegroepeerd zijn. *Grosso modo* vertegenwoordigt de tweede groep, zo'n 10 % van de 'duinopnamen s.l.', poelen op ondergestoven polderafzettingen (bodemkaart: da, db), waar vanwege het verschil in ondergrond en waterhuishouding mogelijk een mengvorm in vegetatiesamenstelling verwacht kan worden.

Om de 'eigenheid' van duinwateren nader te kunnen omschrijven werden ter vergelijking eveneens een aantal poelen uit het aangrenzende polderdistrict onderzocht (88 opnamen). Deze poelen, aangeduid als polder, weerspiegelen dus niet de toestand in de volledige kustpolderregio. Er werd extra aandacht besteed aan het onderscheiden van odp en polder op basis van het in de poel waargenomen substraat, het bodemtype in de onmiddellijke omgeving (bodemkaart) en het digitaal hoogtemodel, maar dit blijft soms een moeilijke beslissing. De overgang van duin naar polder is immers doorgaans geen scherpe grens maar eerder vaag en grillig. De bodemkaart kan bovendien enigszins afwijken van de geomorfologische/pedologische realiteit. Dit hoeft niet steeds het gevolg van 'karterfouten' te zijn, maar ook interpretatieverschillen, de detailgraad van de waarnemingen, of meer

////////////////////////////////////



Figuur 2.1 Verspreiding van de opnamen langs de Vlaamse kust, met als inzet de onderscheiden deelgebieden (WATINA-zones; zie Tabel 2.3 voor verklaring van de acronymen).

recente wijzigingen kunnen een rol spelen. Het poelsubstraat geeft evenmin uitsluitsel. Afwezigheid van duinzand betekent niet noodzakelijk dat het om een polderpoel gaat: enkel de poel kan tot op de poldergrond zijn uitgegraven, terwijl iets verderop het originele duinzandoppervlak intact is gebleven, de bodem kan door bewerking dermate gemengd zijn dat het aanvankelijk bedekkende duinzand vrijwel spoorloos in het profiel is opgegaan, of het aandeel zand was mogelijk dermate klein dat het niet genoteerd werd (cf. 2.1.2).

Al bij al zijn dus vijf *a priori* poeltypen onderscheiden als uitgangspunt voor een eerste verkennende analyse van de in PINK I en II gemaakte opnamen (Tabel 2.2). Van enkele poelen werd meermaals, twee maal tot drie keer toe, een opname gemaakt. Doorgaans betreffen deze herhalingen (eveneens een 30-tal) situaties waar de successie bij een eerste bezoek nog maar weinig was gevorderd (zie 3.1.2.2.4). Dit bracht het totaal aantal opnamen op 406.

In Tabel 2.3 wordt het aantal poelen en opnamen per deelgebied getoond. Vooral poelen en andere waterpartijen in door het Agentschap voor Natuur en Bos (ANB) beheerde gebieden werden opgenomen, maar ook Natuurpunt vzw is in een aantal deelgebieden actief.

deelgebied	code	gemeente(n)	oppervlakte (ha)	beheerder(s)	(deel)poelen	opnamen
Cabour, Zuidmoerhoek, JYL-weiden, Garzebekeveld	CAB	De Panne	780,58	ANB, IWVA/ANB, AWZ/ANB, gemeente	28	34
De Westhoek, Zwartenhoek	WES	De Panne	992,88	ANB	41	49
Houtsaegerduinen, Oosthoek	HOS	De Panne	668,48	ANB, gemeente/ANB	18	21
Noordduinen	NOD	Koksijde	517,47	ANB	24	28
Doornpanne	DOP	Koksijde	1052,82	IWVA, ANB	7	7
Oostvoorduinen, Hannecart, Labeurhoek, Ter Yde	TYD	Koksijde	1427,01	ANB, IWVA/ANB	29	31
Hannecartbos*	HAN	Koksijde	16,30	ANB	8	8
Groenendijk	LEP	Nieuwpoort	662,04	ANB	7	7
IJzermonding	IJZ	Nieuwpoort	724,56	ANB	8	8
Schuddebeurze	SBE	Middelkerke	546,91	Natuurpunt	7	6
Warandeduinen	WAD	Middelkerke	830,72	AWZ/Natuurpunt	5	5
Schapeweide, Walraeversijde	MID	Middelkerke, Oostende	2.448,18	AWZ/Natuurpunt, provincie West-Vlaanderen	15	14
Golf De Haan, Paelsteenpanne	BRE	De Haan, Bredene	1.486,08	Golf De Haan, Natuurpunt	11	11
D'Heye	DHE	Bredene	324,01	ANB	22	21
Bossen van De Haan, Zandpanne	BDH	De Haan	855,86	AWZ/Natuurpunt, ANB	8	10
Fontejntjes	ZEB	Blankenberge, Brugge	5.204,56	AWZ, AWZ/Natuurpunt	9	9
Sashul, Vuurtorenweiden, Kleiputten van Heist	HEI	Knokke-Heist, Brugge	2.350,48	ANB, AWZ/ANB	28	28
Zwinpark, Zwin, Dievangat, Zwinduinen	ZWI	Knokke-Heist	2.621,20	ANB, provincie West-Vlaanderen, privé	100	109

Tabel 2.3 Deelgebieden (WATINA-zones), benaderend van west naar oost, met hun acroniemen, oppervlakte, beheerder(s) en aantal poelen en opnamen. * Venige depressie, centraal in voorgaande.

Tabel 2.4 geeft een verdere opdeling van de opnamen volgens *a priori* poeltype in elk deelgebied. De meeste duinopnamen zijn gemaakt in het westen (vanaf CAB tot TYD/HAN) en uiterste oosten (ZWI) van de kuststrook, maar slechts een vrij klein aantal stamt uit de middenkust (MID tot BDH). Deze van odp zijn wat gelijkmatiger gespreid en in tegenstelling tot duin, ook in ZEB te vinden. Poelen met getijk karakter zijn beperkt tot ZWI en opt tot HEI, beide ten oosten van Zeebrugge. Veruit de meeste

van het type polder zijn eveneens gesitueerd in ZWI en HEI, een kleiner aantal meer centraal, nabij Oostende (MID, DHE) en ook ten westen van Nieuwpoort (NOD tot CAB). Opnamen in ZWI (30,1 %), CAB (17,8 %), DOP (13,9 %) en MID (8,5 %) vertegenwoordigen de grootste oppervlakte van het type duin, die in ZEB (89,4 %) van odp en die in WES (39,8 %), ZWI (38,1 %) en ZEB (16,2 %) van polder.

deelgebied	duin		odp		getij		opt		polder	
	N	m ²	N	m ²	N	m ²	N	m ²	N	m ²
CAB	20 (15)	24.720	1	212	-	-	-	-	13 (12)	6.496
WES	41 (35)	1.460	1	92	-	-	-	-	7 (6)	70.894
HOS	8 (7)	3.953	7 (6)	965	-	-	-	-	6 (5)	1.955
NOD	22 (18)	6.509	3	973	-	-	-	-	3 (2)	139
DOP	7	19.307	-	-	-	-	-	-	-	-
TYD	31 (29)	3.036	-	-	-	-	-	-	-	-
HAN	8	934	-	-	-	-	-	-	-	-
LEP	6	4.725	1	625	-	-	-	-	-	-
IJZ	7	1.688	1	442	-	-	-	-	-	-
SBE	6	5.234	-	-	-	-	-	-	-	-
WAD	5	596	-	-	-	-	-	-	-	-
MID	2	11.803	3	1.669	-	-	-	-	9	9.840
BRE	11	8.439	-	-	-	-	-	-	-	-
BDH	10 (8)	1.321	-	-	-	-	-	-	-	-
DHE	13	4.125	5	353	-	-	-	-	3	1.867
ZEB	-	-	7	50.830	-	-	-	-	2	28.888
HEI	1*	759	-	-	-	-	5	3.595	22	14.280
ZWI	75 (67)	41.867	2	678	10 (9)	3.981	-	-	23	67.971

Tabel 2.4 Aantal opnamen in de deelgebieden (WATINA-zones) en gezamenlijke oppervlakte volgens *a priori* poeltype. Tussen haakjes het aantal zonder herhalingen. Bij herhaalde opnamen is enkel deze met de grootste oppervlakte meegerekend. * Een van de poelen in HEI dient, strikt genomen, als duin geklasseerd te worden, maar wijkt af door een grotendeels aangeplante begroeiing. Deze poel is te beschouwen als een uitbijter en daarom verder als behorend tot polder behandeld.

2.1.2 Standplaatskenmerken

Er werden vijf categorieën onderscheiden om de **leeftijd** (*leeft*) te vatten:

- zeer jong: 1 à 2 jaar (*lft_zjo*);
- jong: 3-5 jaar (*lft_jon*);
- oud: 5-10 jaar (*lft_oud*);
- historisch; > 10 jaar (*lft_his*).

Omdat een aantal poelen door het verwijderen van vegetatie en sediment ‘verjongd’ werd (zie volgende variabele), is de leeftijdsklasse ‘jong’ ook gebruikt voor oude en historische poelen indien dit minder dan vijf jaar voor de opname gebeurde. Hierbij is er van uitgegaan dat de klasse ‘zeer jong’ hiervoor minder van toepassing was omdat er, in tegenstelling tot bij nieuwgegraven poelen, door het mogelijk aanwezig blijven van propagulen uit de voorgaande ontwikkelingsfase doorgaans niet echt meer gesproken kan worden van *de novo* kolonisatie.

Poelen die minder dan vijf jaar voor de opname **fysisch verstoord** werden (uitgediept, vergraven, geruimd, vergroot,...) werden onderscheiden door de variabele ‘fysische verstoring’ (*fys*).

De **oppervlakte** (*opp*) en **omtrek** (*omtr*) van de poel zijn bepaald d.m.v. ArcGis op beschikbare orthofotobestanden en het Digitaal Hoogtemodel Vlaanderen II. Voor de plassen in duin en odp waarin een opname werd gemaakt is de gemiddelde **afstand** tot de drie meest nabije poelen, *af3*, berekend.

Slechts een beperkt aantal kenmerken is bij alle poelen in het veld genoteerd. Dit gebeurde slechts eenmalig en is dan ook niet meer dan een momentweergave.

De **diepte** is bepaald als de dikte van de waterkolom op het diepste punt (*diepte*; in meter) en is zoals de maximale dikte van de organische **sliblaag** (*slib*; in meter) gemeten met een maatlat op het moment van de opname. Het **doorzicht** van de waterkolom (*trans*) is, zo nodig met behulp van een Secchischijf, bepaald als een percentage van de dikte van de waterlaag (100 % bij bodemzicht).

De mate van **permanentie** is visueel beoordeeld, mede op basis van de vegetatie en onderverdeeld in permanent (*perm*; nagenoeg nooit volledig uitdrogend), semipermanent (*semi*; in droge jaren volledig uitdrogend) en periodiek (*perio*; vrijwel elk jaar volledig uitdrogend).

Het **substraat** is geklasseerd als 'zand' (*zand*), 'veraard veen' (*veen*), 'klei' (*klei*) of 'overige' (*overig*; puin en dergelijke). De laatste drie werden eveneens samen genomen als '*niet-zand*'. In eenzelfde poel kunnen meerdere substraten aanwezig zijn. Deze kunnen zowel ruimtelijk van elkaar gescheiden zijn (bij de combinatie van *zand* en *klei*, het laatste meestal in de diepere delen), of gemengd voorkomen; indien dit voor *zand* en *klei* het geval was voor minder dan ca. 5 % van de oppervlakte is enkel het dominante substraat beschouwd. De aanwezigheid van klei betekent niet noodzakelijk dat de plas tot polder of odp wordt gerekend.

De **betredingsdruk** (*betred*) is ordinaal ingeschat op basis van de visuele aanwezigheid van uitwerpselen, tred- en vraatsporen als:

- 0: geen sporen van betreding zichtbaar;
- 1: nauwelijks enige betreding;
- 2: duidelijk sporen van betreding, maar weinig of geen schade aan de vegetatie of de zode;
- 3: duidelijke sporen van betreding maar beperkte schade aan de vegetatie of de zode, of sterke schade bij minder dan de helft van de oeveromtrek;
- 4: sterke betreding, waardoor de bovengrond of zode bij ongeveer de helft van de oeveromtrek beschadigd is;
- 5: sterke betreding, waardoor de bovengrond of zode bij meer dan de helft van de oeveromtrek beschadigd is.

De aanwezigheid van de verschillende **soorten grote grazers**, runderen (*koe*), pony's (*pony*), ezels (*ezel*), schapen (*scha*) of geiten (*geit*), is enkel kwalitatief aangegeven. Het betreft, onder meer, Schotse hooglanders, Gallowayrunderen, Haflingerpaarden, Shetland - en Konikpony's en diverse schapenrassen die meestal jaarrond en soms als stootbegrazing worden ingezet. Een combinatie van meerdere diersoorten is mogelijk. Daarnaast zijn runderen, pony's en ezels samen genomen als 'grote grazers' (*grazgro*) en schapen en geiten als 'middelgroot' (*grazmid*); dit werd gecomplementeerd met 'geen grazers' (*grazgee*). De aanwezigheid van een bepaald grazertype is op perceelsniveau en staat los van de score voor begrazingsintensiteit die voor elke opname afzonderlijk is ingeschat.

In Tabel 2.5 wordt de verdeling van het aantal opnamen met een bepaald standplaatskenmerk per poeltype voor de categorische variabelen getoond. In duin heeft meer dan de helft van de opnamen betrekking op poelen die hooguit 5 jaar oud zijn. Bij odp is het merendeel ouder dan 5 jaar, net zoals bij polder. In duin is ook het aandeel recent fysisch gewijzigde situaties $\sim \frac{3}{4}$ veel hoger. De meeste opnamen vertegenwoordigen permanent tot semipermanent water. Zowel bij duin, odp als polder

staat ca. een op vijf periodiek droog. Bij relatief veel opnamen in duin (40 %) werd toch klei aangetroffen. Bij odp was dit drie keer niet het geval. Antropogene substraten zijn erg schaars. Begrazing, vooral door runderen (meer in odp en polder dan in duin) en pony's is erg frequent. Schapen worden zowat even vaak ingezet in duin als in odp en polder (20 à 30 %); andere dieren worden veel minder gebruikt en enkel in duin.

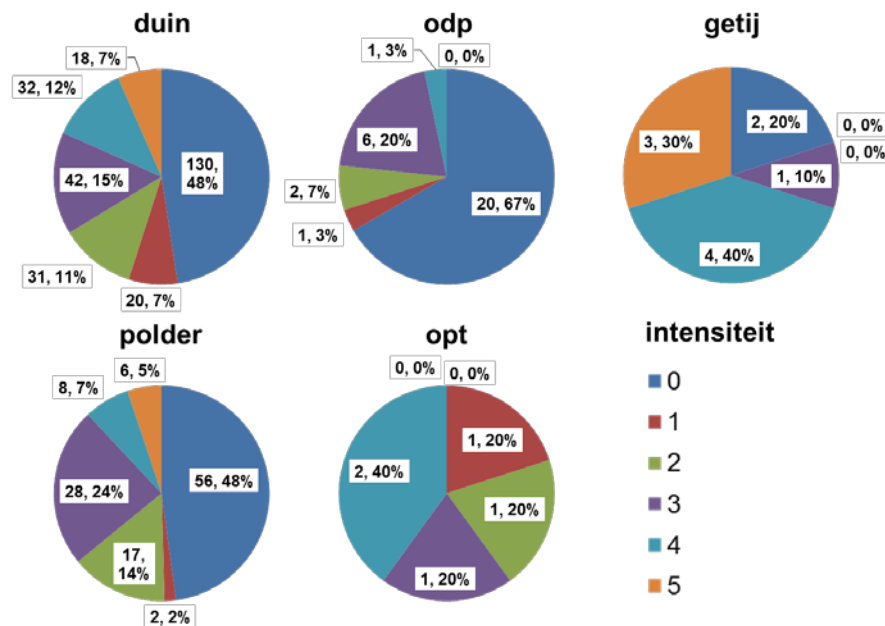
kenmerk	duin (N=273)	odp (N=30)	polder (N=88)	opt (N=5)	getij (N=10)
<i>lft_zjo</i>	43 (15,8)	6 (20,7)	17 (19,1)	-	-
<i>lft_jon</i>	115 (42,1)	5 (17,2)	18 (20,2)	-	2 (20)
<i>lft_oud</i>	49 (17,9)	4 (13,8)	18 (20,2)	4 (80)	-
<i>lft_his</i>	68 (24,9)	15 (50,0)	35 (39,8)	1 (20)	8 (80)
<i>fys</i>	76 (27,8)	3 (10,3)	30 (33,7)	-	2 (20)
<i>perm</i>	121 (44,3)	18 (62,1)	41 (46,1)	2 (40)	5 (50)
<i>semi</i>	89 (32,6)	6 (20,7)	25 (28,1)	1 (20)	5 (50)
<i>perio</i>	63 (23,1)	6 (20,0)	13 (14,8)	2 (40)	-
<i>zand</i>	267 (97,8)	29 (96,7)	26 (29,5)	5 (100)	9 (90)
<i>klei</i>	109 (39,9)	26 (89,7)	88 (98,9)	-	8 (80)
<i>veen</i>	-	-	1 (1,1)	-	-
<i>overige</i> (puin)	2 (0,7)	-	1 (1,1)	2 (40)	-
<i>koe</i>	64 (23,4)	10 (69,0)	46 (51,7)	1 (20)	8 (80)
<i>pony</i>	111 (40,1)	9 (31,0)	35 (39,3)	4 (80)	-
<i>ezel</i>	15 (5,5)	-	-	-	-
<i>scha</i>	54 (19,8)	8 (27,6)	19 (21,3)	-	-
<i>geit</i>	11 (4,0)	-	-	-	-

Tabel 2.5 Aantal en aandeel (% , tussen haakjes) opnamen met een bepaald standplaatskenmerk per *a priori* poeltype.

De verdeling van opnamen volgens betredingsintensiteit is vrij gelijkaardig voor duin en polder (Figuur 2.2). Ongeveer de helft is hier duidelijk door grote grazers bezocht, maar een lage tot matige begrazing is in duin iets minder goed vertegenwoordigd. Bij 7 % van de duinpoelen is er sprake van zeer intensieve begrazing/betreding, bij ongeveer 18 % is er sprake van een lage intensiteit. In odp is begrazing minder frequent en nooit zeer intensief. De kleine aantallen in opt en getij leiden tot meer afwijkende spectra.

Samenvattende statistieken voor de continue en procentuele variabelen zijn te vinden in Tabel 2.6. De meeste poelkenmerken en ook sommige vegetatievariabelen zijn (erg) scheef verdeeld bij alle *a priori* typen. Bij duin lijkt dit enkel voor *diepte*, *tota_cv* en *krui_cv*, bij odp voor *diepte* en *emer_cv* en bij polder voor *krui_cv* minder of niet het geval. In duin is de oppervlakte doorgaans kleiner dan in odp of polder. De grootste plas is hier ook maar een goede 1,2 ha groot, in odp is dit al bijna 3 ha en in polder bijna 7 ha. Plassen groter dan 1 ha vindt men in DOP (duin: 1), ZEB (odp: 2), WES (polder: 1) en ZWI (polder: 1). De *diepte* is overal meestal minder dan 1 m. De opnamen liggen in duin iets meer van elkaar geïsoleerd dan in odp. In duin zijn er verhoudingsgewijs meer poelen waar de bodem zichtbaar is dan in odp, polder en getij; de *pvi* is er eveneens wat hoger. Bomen en struiken zijn overal schaars. De kruidlaag is echter wat beter ontwikkeld in odp en polder dan in duin. Opvallend is dat, hoewel ze overal afwezig zijn in meer dan de helft van alle poelen, er minder kranswieren groeien in odp en polder, dan in duin. Kenmerken waarvan de waarden in alle typen, behalve getij, minder sterk variëren zijn *trans*, *tota_cv* en *krui_cv*. In duin, odp en getij geldt dit ook voor *diepte*.

Bijzonder veel variatie vertonen *boom_cv* en *stru_cv* in duin en polder, *mos_cv* in polder en *lemn_cv* in polder en getij.



Figuur 2.2 Aantal en aandeel opnamen volgens klasse van betredingsintensiteit per *a priori* poeltype.

kenmerk	min	10-p	25-p	med	gemid	75-p	90-p	max	sd	cv (%)	mad	madrel (%)
duin												
<i>opp</i> (m ²)	4,0	21,8	58,0	151,0	625,1	418,6	1173,0	12107,0	1567,9	250,8	121,0	80,1
<i>omtr</i> (m)	7,0	18,0	30,9	53,0	85,0	96,0	184,3	634,0	101,7	119,7	27,0	50,9
<i>diepte</i> (m)	0,0	0,0	0,3	0,6	0,7	1,0	1,5	3,0	0,6	84,3	0,4	66,7
<i>af3</i> (m)	15,5	55,2	77,2	140,9	187,4	234,7	394,5	1011,6	157,3	83,9	115,4	81,9
<i>slib</i> (m)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,3	0,6	0,1	148,8	0,0	N
<i>trans</i> (%)	2,5	33,3	83,3	100,0	85,0	100,0	100,0	100,0	27,4	32,2	0,0	0,0
<i>pvi</i> (%)	0,0	0,0	0,0	15,0	31,0	60,0	80,0	100,0	33,4	107,7	15,0	100,0
<i>tota_cv</i> (%)	0,0	5,0	30,0	70,0	59,8	90,0	95,0	100,0	33,1	55,4	29,7	42,4
<i>boom_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	1,5	0,0	0,0	85,0	9,2	631,2	0,0	N
<i>stru_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	2,5	0,0	1,0	100,0	12,5	495,9	0,0	N
<i>krui_cv</i> (%)	0,0	2,0	20,0	50,0	49,5	80,0	90,0	100,0	33,3	67,2	30,0	60,0
<i>mos_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	1,0	15,0	100,0	15,2	302,9	0,0	N
<i>algen_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	1,0	13,9	20,0	50,0	100,0	22,4	161,1	1,0	100,0
<i>subm_cv</i> (%)	0,0	0,0	1,0	25,0	35,7	70,0	85,0	100	35,1	98,5	37,1	148,3
<i>emer_cv</i> (%)	0,0	0,0	1,0	5,0	18,4	25,0	60,0	100,0	25,7	139,4	5,0	100,0
<i>over_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	5,3	0,0	10,0	90,0	17,5	329,1	0,0	N
<i>drijf_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	1,0	1,0	10,0	1,2	225,1	0,0	N
<i>lemn_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	5,3	1,0	5,0	100,0	18,6	349,2	0,0	N
<i>char_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	1,0	13,0	15,0	50,0	85,0	22,5	173,2	1,5	148,3
odp												
<i>opp</i> (m ²)	54,0	76,8	123,2	202,8	1896,7	425,3	1610,8	28994,0	5832,3	307,5	102,5	52,8
<i>omtr</i> (m)	28,2	34,7	42,8	58,4	126,4	85,6	169,9	1129,0	224,4	177,6	19,1	33,3
<i>diepte</i> (m)	0,0	0,0	0,2	0,6	0,7	1,0	1,2	2,5	0,5	82,2	0,4	66,7

kenmerk	min	10-p	25-p	med	gemid	75-p	90-p	max	sd	cv (%)	mad	madrel (%)
<i>stru_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	N	0,0	N
<i>krui_cv</i> (%)	10,0	14,0	20,0	35,0	45,0	75,0	81,0	85,0	33,4	74,1	1,0	50,0
<i>mos_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,6	1,0	0,5	223,6	0,0	N
<i>algen_cv</i> (%)	1,0	2,6	5,0	5,0	12,2	20,0	26,0	30,0	12,3	101,0	0,0	N
<i>subm_cv</i> (%)	1,0	8,6	20,0	40,0	42,2	70,0	76,0	80,0	33,2	78,6	44,5	111,2
<i>emer_cv</i> (%)	1,0	1,4	2,0	2,0	8,4	2,0	21,8	35,0	14,9	177,1	1,0	50,0
<i>over_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	N	0,0	N
<i>drijf_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	1,2	2,0	0,9	223,6	0,0	N
<i>lemn_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	N	0,0	N
<i>char_cv</i> (%)	1,0	1,0	1,0	10,0	19,4	25,0	46,0	60,0	24,7	127,4	13,3	133,4
getij												
<i>opp</i> (m ²)	69,7	83,1	196,5	496,2	439,4	617,8	661,2	982,6	294,7	67,1	198,8	40,1
<i>omtr</i> (m)	30,7	43,4	53,6	84,1	82,9	97,8	120,8	162,8	38,9	355,4	26,6	31,6
<i>diepte</i> (m)	0,0	0,0	0,2	0,4	0,4	0,5	0,6	0,7	0,2	61,4	0,2	37,5
<i>slib</i> (m)	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,1	111,1	0,1	100,0
<i>trans</i> (%)	25,0	42,5	81,3	100,0	84,4	100,0	100,0	100,0	27,7	32,8	0,0	0,0
<i>pvi</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	1,0	0,3	316,2	0,0	N
<i>tota_cv</i> (%)	1,0	1,0	1,0	2,0	22,1	16,3	90,8	98,0	38,4	173,7	1,5	74,2
<i>boom_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	N	0,0	N
<i>stru_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	0,0	32,8	N	0,0	N
<i>krui_cv</i> (%)	1,0	1,0	1,0	2,0	22,1	16,3	90,8	98,0	38,4	173,7	1,0	50,0
<i>mos_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	N	0,0	N
<i>algen_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	1,0	1,0	0,4	210,8	0,0	N
<i>subm_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	34,8	0,0	0,1	1,0	35,2	316,2	0,0	N
<i>emer_cv</i> (%)	1,0	1,0	1,0	2,0	22,1	16,3	90,8	98,0	38,4	173,7	1,0	50,0
<i>over_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	N	0,0	N
<i>drijf_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	N	0,0	N
<i>lemn_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	5,9	0,0	0,0	0,0	27,2	458,1	0,0	N
<i>char_cv</i> (%)	0,0	0,0	0,0	0,0	12,7	0,0	0,0	0,0	23,9	188,0	0,0	N

Tabel 2.6 Verdeling van de continue en procentuele poel- en vegetatiekenmerken voor de opnamen per *a priori* poeltype. Min: minimum, x-p: x percentiel, med: mediaan, gemid: gemiddelde, max: maximum, sd: standaardafwijking, cv: variatiecoëfficiënt (sd/gem), mad: mediane absolute afwijking⁵, madrel: relatieve mad (mad/med), N: niet berekenbaar.

2.1.3 Diversiteit

Als **diversiteits**criteriën voor afzonderlijke opnamen werden het totaal aantal taxa (*taxa_tot*), het aantal taxa vaatplanten en kranswieren (*taxa_vaat_krans*), het aantal niet aan open water gebonden taxa (*taxa_nietwater*) en vaatplanten (*taxa_vaatterr*), het aantal aan open water gebonden taxa (*taxa_water*), het aantal taxa vaathydrofyten (*taxa_vaathyd*) en het aantal kranswiertaxa (*taxa_krans*) gebruikt. Als een analyse enkel met een selectie van bepaalde taxa gebeurde, verwijst *taxa* naar hun aantal. Tevens is de Shannon-entropie (Shannon 1948) berekend als het natuurlijke logaritme van de ongetransformeerde abundantiescores (*H'* sensu Oksanen 2016).

⁵ Constante 1,4826.

2.1.4 Plantkenmerken

Om de vegetatie van elke poel afzonderlijk op een gemeenschappelijke basis te kunnen vergelijken voor wat betreft natuurwaarde, opbouw en samenstelling, werd de vertegenwoordiging nagegaan van taxa volgens indelingen naar groeivorm, morfologie, overlevingswijze, voorplantingskarakteristieken, groeistrategie, dispersiecapaciteit, standplaatsvereisten, enz. – zgn. plantkenmerken (een meer algemene term dan het vaak gebruikte ‘plant traits’⁶). Deze abstractie van het soortniveau heeft het voordeel dat onderliggende patronen in structurele, functionele en andere karakteristieken van de vegetatie gemakkelijker herkend kunnen worden en ook meer vergelijkbaar gemaakt worden met externe bevindingen, wat onder meer bij terrestrische duinvegetaties al nuttig is gebleken (zie bijvoorbeeld Del Vecchio et al. 2016).

Omdat soms meerdere kenmerken in een bepaalde classificatie alternatief bij eenzelfde soort optreden, is zo nodig een ‘fuzzy’ toekenning gebeurd. Indien de nodige informatie ontbrak om de relatieve frequentie van voorkomen in rekening te brengen, wat meestal het geval was, is daarbij aan elke mogelijkheid eenzelfde proportioneel gewicht gegeven (bijv. 0,5 bij 2 mogelijkheden), een slechts zelden optredend kenmerk kreeg 0,1 als default-waarde.

Sommige kenmerken zijn enkel bruikbaar om de vegetatie op poelniveau te karakteriseren middels een afgeleide score, bijv. een Rode Lijstwaardering, andere lenen zich tot een analyse van de vegetatie aan de hand van een (kenmerken x taxa)-matrix of een ‘community weighted mean’ (CWM); vaak zijn beide toepassingen mogelijk (bijv. een ecologisch indicatiegetal).

Plantkenmerken werden gesprokkeld uit de volgende (online-)databanken: FLORABANK 10/11/2015 (Van Landuyt et al. 2011), BIOLFLOR 28/7/2015 (Kühn et al. 2004), PLANTATT 19/11/2008 (Hill et al. 2004), BASEFLOR 8/11/2011 (Julve 2011), BRYOATT 26/10/2007 (Hill et al. 2007), SID 7-8/2015 (Royal Botanic Gardens Kew 2017), CLO-PLA 23/08/2016 (Klimešová & de Bello 2008; Klimešová & Klimeš 2013).

2.1.4.1 Natuurwaarde

Onder deze noemer zijn drie verschillende indelingen gebruikt.

Om een algemene waardering van de vegetatie volgens zeldzaamheid en bedreigingsgraad te bekomen is de status van elke vaatplant op de **Rode Lijst** (RL; Van Landuyt et al. 2006) naar een oplopende waardering omgezet (Tabel 2.7). Ook aan kranswieren is een gelijkaardige waardering toegekend, waarbij de RL-status enigszins werd aangepast t.o.v. deze volgens Denys et al. (2003). Voor elke opname zijn zes indices berekend:

- het RL-scoretotaal, als de som van de producten van waarderingen en abundanties (*RLsom*);
- het RL-gemiddelde, als het abundantiegewogen gemiddelde van de waarderingen (*RLavs*);
- het aantal RL-taxa, als het aantal taxa dat op zijn minst als ‘vrij zeldzaam’ geklasseerd is (klassen 2-8; *RLtax*);
- de verhouding van *RLtax* tot *RLsom* (*RLquo*);
- het RL-taxongemiddelde, als de verhouding van *RLsom* tot het totaal aantal taxa, ofwel de gemiddelde bijdrage van elk taxon aan de totale som (*RLavt*) en de
- de RL-rang-index volgens Denys (2000), als de verhouding van de som van de rangen van de taxa in klassen 4 tot 8 (op zijn minst ‘zeer zeldzaam’) op de som van de rangen van alle taxa (*RLind*).

Let wel: de Rode Lijstcategoriegrenzen worden hier steeds ruimer dan gebruikelijk gehanteerd; in principe omvat de Rode Lijst immers enkel de drie hoogste categorieën. Van de ‘poelgerichte’

⁶ Niet alle gebruikte kenmerken zijn meetbaar op het niveau van afzonderlijke individuen (Violle et al. 2007) en sommige zijn geen intrinsieke, maar toegewezen kenmerken.

metrieken *RLsom*, *RLavs*, *RLtax* en *RLind*, is *RLsom* het meest gevoelig voor de totale soortenrijkdom en bijgevolg het successiestadium.

score	RL-klasse
0	n.v.t. (niet-inheems)
1	niet bedreigd*
2	vrij zeldzaam
3	zeldzaam
4	zeer zeldzaam
5	achteruitgaand
6	kwetsbaar
7	bedreigd
8	met verdwijning bedreigd

Tabel 2.7 Scores toegekend aan de RL-klassen *s.l.* voor het berekenen van indices voor zeldzaamheid en bedreigingsgraad. * Tevens voor niet op soort gebrachte inheemse taxa indien de soorten in dit genus tot verschillende klassen gerekend worden.

Van Landuyt et al. (2004) selecteerden op basis van het beduidend meer voorkomen aan de kust dan in de rest van Vlaanderen en de Rode Lijststatus onder de vaatplanten een aantal **aandachtsoorten** voor het kustgebied. Het aantal van deze soorten dat in de opnamen wordt terug gevonden is voor de hier relevante ecotopen, namelijk vochtig schraalland, duinvallei, oever brak - en voedselarm (*sic.*) water, beperkt tot 15. Als bijkomende aandachtsoort is het kranswier *Chara hispida* hieraan toegevoegd (cf. Denys et al. 2003, Denys & Packet 2004). Zowel het aantal aandachtstaxa per opname (*aantax*) als hun aandeel van het abundantietotaal (*aanabu*), werd bepaald.

Een meer ecotoopgerichte invalshoek voor de natuurbehoudswaarde geeft de vertegenwoordiging van soorten volgens voor het duingebied typisch geachte ecologische (standplaats)groepen, hier samengevat onder de noemer **kenmerkendheid**. In herstellende duinlaagten nabij Scheveningen evalueren Hooijmans & van der Hagen (2010), gebruik makend van de indeling volgens Tamis et al. (2004), plantensoorten van volgende standplaatsen als:

- ongewenst (*ong*): voedselrijke akkers, droge tredplaatsen, voedselrijke, droge ruigten, storingsmilieus, stikstofrijke, natte grond, voedselrijke wateren, voedselrijke oevers en moerassen, vochtige, bemeste graslanden, kapvlakten, voedselrijke zomen, struwelen en voedselrijke bossen;
- neutraal (*neu*): kalkarme akkers, natte ruigten, natte, matig bemeste graslanden, muren, droge, zure graslanden, hoogvenen en natte heiden, droge heiden en bossen op droge, zure grond;
- gewenst (*gew*): kalkrijke akkers, kalkrijke droge ruigten, matig voedselarme, vochtige grond, stranden en zeeduin, slikken en lage kwelders, hoge kwelders, voedselarme wateren, droge, neutrale graslanden, kalkgraslanden, laagvenen en natte duinvalleien, kalkmoerassen, blauwgraslanden, kalkrijke zomen en kalkrijke bossen;
- de groep 'overig' (*Tao*) omvat de resterende taxa.

Deze benadering viseert niet zozeer enkel de meest natte delen, maar meer complete duinsystemen met overgangen naar duingrasland, stuifduin, enz. Ze is vrij restrictief en gericht op minimaal door de mens of grote grazers beïnvloede situaties. Het soortenspectrum van onze poelopnamen is beperkter en ecologisch minder gedifferentieerd dan dit van de door Hooijmans & van der Hagen (2010) onderzochte 'Kikkervalleien'. Ook zijn er enkele moeilijk aanvaardbare veralgemeningen bij de gebruikte groepering. Zo worden bijv. *Potamogeton coloratus*, *Ranunculus aquatilis* en *R. circinatus*

in de Standaardlijst van Tamis et al. (2004) tot de soorten van voedselrijk water gerekend en volgens voornoemde indeling dus negatief gewaardeerd. Wat N en P betreft is geringe nutriëntenbeschikbaarheid voor het voorkomen van veel waterplanten als dusdanig echter nauwelijks een beperking en deze soorten kunnen evenzeer in niet-geëutrofieerde duinplassen met harder water worden aangetroffen (zie bijv. Janssen et al. 1998). De drie voornoemde soorten, evenals *R. trichophyllus* en *R. subgen. Batrachium* sp., zijn daarom hier als 'gewenst' beschouwd. Ook alle kranswieren, behalve *Chara globularis* (→ ongewenst) en *Chara vulgaris* met alle 'variëteiten' (→ neutraal), werden als 'gewenst' geklasseerd. Sterk invasieve soorten die niet in de Nederlandse Standaardlijst vernoemd worden (met name *Crassula helmsii*, *Lagarosiphon major* en *Myriophyllum aquaticum*) zijn in de groep 'ongewenst' opgenomen.

Twee indelingen refereren direct naar de relatie tot de menselijke invloedssfeer. Deze volgens **urbaniteit** – de stedelijkheid – (Wittig et al. 1985) onderscheidt:

- urbanofoob (*urb1*);
- matig urbanofoob (*urb2*) en
- urbanoneutraal (*urb3*). Hier aangevuld met 'onbekend' (*urbu*).

De indeling naar **hemerobiegraad** – de natuurlijkheid van de omgeving – volgens Blume & Sukopp (1976) gebruikt:

- ahemeroob (*ahe*; natuurlijk);
- oligohemeroob (*ohe*; weinig beïnvloed);
- mesohemeroob (*mhe*; halfnatuurlijk);
- β-euhemeroob (*behe*; vrij sterk beïnvloed);
- α-euhemeroob (*aehe*; sterk beïnvloed) en
- polyhemeroob (*phe*; zeer sterk beïnvloed),
- aangevuld met een restgroep 'onbekend' (*uhe*)⁷.

Als negatief kenmerk voor de vegetatiesamenstelling is verder nog het aandeel van **neofyten** in de totale abundantie (*neo*) als metriek voor de indigeniteit berekend.

2.1.4.2 Levensvorm

Om de vegetatiestructuur te beschrijven zijn de taxa gegroepeerd volgens **levensvorm**, waarbij de hoofdgroepen van Raunkjær's (1934) klassieke indeling verfijnd werden naargelang het (eu)hydrofyten, helofyten, dan wel eerder terrestrische soorten betreft (Tabel 2.8). De mate waarin de verschillende levensvormen optreden vertegenwoordigt een belangrijke functionele respons.

2.1.4.3 Morfologie

De maximale vegetatieve **groeihogte**, eveneens een functioneel belangrijk gegeven, werd in zes oplopende klassen onderverdeeld (Tabel 2.9); de restgroep 'onbekend' is met *heiu* gedeut.

Aan drijvende of in de waterkolom zwevende soorten (kikkerbeet, lemniden, draadwier, darmwier en waternetje) is geen hoogteklaas toegekend: de verticale positionering ten opzichte van andere soorten is vooral afhankelijk van het waterpeil en niet beperkt door de morfologie. Dit is in bepaalde mate evenzeer voor de hoornbladsoorten het geval, maar hier is de associatie met de waterbodem niettemin sterker. Het abundantiegewogen gemiddelde van de hoogteklaas voor elke opname is herschaald naar de gezamenlijke abundantie van taxa waaraan een klaas is toegekend.

Specifiek voor de waterplanten is ook de indeling naar **groeivorm** volgens den Hartog & van der Velde (1988) toegepast (Tabel 2.10).

Voor vaatwaterplanten is verder nog nagegaan of ze al dan niet heterofyl (*het*) zijn.

⁷ Metahemeroobe taxa ontbreken in de poelopnamen.

code	levensvorm
<i>alg</i>	macroscopische alg, excl. kranswier
<i>mos</i>	mos/levermos
<i>char</i>	kranswier
<i>thhy</i>	hydrotherofyt
<i>hchy</i>	hydrohemicryptofyt
<i>gnhy</i>	hydrogeofyt
<i>hche</i>	helohemicryptofyt
<i>gnhe</i>	helogeofyt
<i>tth</i>	terrestrische therofyt
<i>hct</i>	terrestrische hemicryptofyt
<i>hcg</i>	terrestrische graminoiden hemicryptofyt
<i>gng</i>	terrestrische graminoiden geofyt
<i>cham</i>	terrestrische chamaefyt
<i>gnt</i>	terrestrische niet-graminoiden geofyt
<i>paf</i>	terrestrische parvofanerofyt
<i>maf</i>	terrestrische magnofanerofyt
<i>gru</i>	groeivorm niet toegewezen

Tabel 2.8 Toegepaste indeling volgens levensvorm.

code	hoogteklasse
<i>hei1</i>	≤ 10 cm
<i>hei2</i>	10- ≤ 50 cm
<i>hei3</i>	50- ≤ 100
<i>hei4</i>	100 - ≤ 200
<i>hei5</i>	200 - ≤ 500
<i>hei6</i>	> 500 cm

Tabel 2.9 Toegepaste indeling volgens maximale vegetatieve groeihoogte.

2.1.4.4 Overleving

De interannuele **overleving** of meerjarigheid werd ingedeeld als eenjarig (*ann*), tweejarig (*bia*), overblijvend (*per*), overblijvend rhizomateus (*perr*) of overblijvend houtig (*perw*)⁸. Ze is vooral belangrijk in de context van successie en verstoring.

2.1.4.5 Voortplanting

Voortplantingskarakteristieken omvatten zowel respons- als effectrelaties.

De mogelijke **bestuivingswijzen** omvatten:

- zelfbestuivend/geitogaam/cleistogaam (*self*);
- hydrogaam (*hyga*);
- entomogaam (*enga*) en
- anemogaam (*anga*).

De verdeling van de **geslachten**:

- eenslachtig - eenhuizig (*moic*);
- eenslachtig - tweehuizig (*doic*) of

⁸ Overblijvend in de zin van meerjarig, niet van wintergroen.

- tweeslachtig – eenhuizig, hermafrodit (*herm*).

Ook polygame soorten zijn onderscheiden (*poga*).

De eerste **bloemaand** (*bb*) is het rangnummer van de maand waarin de bloeiperiode aanvangt.

De wijze van **vegetatieve vermeerdering** is onderverdeeld in:

- kussenvormend (*tus*),
- fragmentatie (*fra*),
- uitlopers (*cre*),
- turionen (*tur*),
- niet-klonaal (*ncl*) en
- onbekend (*clu*).

code	groeivorm	opmerking
<i>filament of fila</i>	filamenteuze alg	incl. <i>Hydrodictyon</i> , <i>Ulva</i> type <i>Enteromorpha</i>
<i>watmos of aqmo</i>	watmos	<i>Drepanocladus aduncus</i> , <i>Fontinalis antipyretica</i>
<i>charide of char</i>	charide	-
<i>batrach of batr</i>	batrachide	-
<i>callitri of call</i>	callitricheide	-
<i>ceratoph of cera</i>	ceratophyllide	<i>Ceratophyllum</i> niet als pleustofyt
<i>myriophy of myri</i>	myriophyllide	incl. <i>Ranunculus circinatus</i>
<i>elodeide of elod</i>	elodeide	incl. <i>Callitriche truncata</i> subsp. <i>occidentalis</i> , <i>Groenlandia densa</i> , <i>Potamogeton crispus</i>
<i>potamide of pota</i>	fijnbladige potamide	-
<i>magnopot of mapo</i>	breedbladige potamide	enkel <i>Potamogeton coloratus</i>
<i>nymphaei of nymf</i>	nymphaeide	incl. <i>Persicaria amphibia</i> indien van toepassing, <i>Potamogeton natans</i>
<i>lemnide of lemn</i>	lemnide	-
<i>pleust of pleu</i>	pleustofyt	enkel <i>Lemna trisulca</i>
<i>drijvend of floa</i>	drijvend (groter)	enkel <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>

Tabel 2.10 Toegepaste indeling van echte waterplanten volgens groeivorm.

2.1.4.6 Verspreiding

Als mogelijke **verspreidingswijzen** van diasporen werden autochoor (*aut*), myrmechoor (*myr*) en barochoor/strooier (*bar*) tot de **korte-afstand** mechanismen gerekend (*kort*); endozoochoor (*enz*), epizoochoor (*epz*), anemochoor (*ane*), antropochoor (*ant*) en hydrochoor (*hyd*), daarentegen als mogelijkheden voor transport over **lange-afstand** (*lang*). Tevens is het aantal mogelijke verspreidingswijzen per taxon geturfd (*dis*).

Als dimensies voor de **diasporen** werden de lengte (*sl*), met de klassen *s0* = nvt (incl. sporen), *s1* = ≤ 0,5 mm, *s2* = 0,5 ≤ 1 mm, *s3* = 1 ≤ 3 mm, *s4* = 3 ≤ 6 mm en *s5* = > 6 mm en het gewicht (*sw*; continu, met defaultgewichten van 0,001 g voor sporen van mossen, varens en paardestaarten en 0,002 g voor *Chara*-oösporen) gebruikt.

2.1.4.7 Standplaats

De veronderstelde associatie van de vegetatiesamenstelling met bepaalde milieuomstandigheden en een indicatie van de standplaatskenmerken is weergegeven door de abundantiegewogen scores van de ordinale **Ellenbergwaarden** (Ellenberg et al. 1991) voor licht (*L*), vocht (*F*), zuurgraad (*R*), zout (*S*) en nutriënten (*N*). Dit gebeurde zowel voor kranswieren (van Raam & Maier 1992, BASEFLOR), voor mossen (BRYOATT), als voor vaatplanten (FLORABANK). Indien voor een taxon geen Ellenbergwaarde

door FLORABANK werd opgegeven, maar het Britse Ellenberggetal (PLANTATT) gelijk was aan het Franse (BASEFLOR), is deze laatste waarde gebruikt. Op basis van BASEFLOR is ook de gewogen indicatie voor de atmosferische vochtigheidsgraad (*HA*), de edafische vochtigheid (*HE*), de bodemtextuur (*TX*) en het gehalte organisch materiaal van de bodem (*MO*) afgeleid. De indicatiegetallen zijn eveneens in de kenmerkenmatrices opgenomen.

De indeling naar **grondwaterafhankelijkheid** volgt Londo (1988) met daarbij de categoriën:

- afreatofyt (*A*);
- duinfreatofyt (*D*);
- plaatselijke freatofyt (*PF*);
- kalkfreatofyt (*Kaf*);
- vochtige freatofyt (*VF*);
- natte freatofyt (*NF*);
- hydrofyt (*H*) en
- zoutplant (*Z*).

Aangevuld met een groep 'onbekend' (*FRu*).

Wat de relatie tot **beheer** betreft is er voor een aantal (grasland)soorten een indicatiegetal voor de tolerantie voor maaien (*maa*), begrazing (*gra*) of vertrappeling (*tra*) beschikbaar, zodat hiervan ook een abundantiegewogen score kon worden berekend. Een hogere score veronderstelt een toenemende tolerantie.

De Britse 'Plant Lake Ecotype Index' (*PLEX*; Duigan et al. 2007) is een monitoringindex die, op basis van de associatie van een aantal hydrofyten met vijf 'ecotypen', vooral de **basenstatus** (of de plaats op een alkaliniteit-pH-gradiënt) indiceert.

2.1.4.8 Groeistrategie

In het licht van successie en competitie is de **groeistrategie** belangrijk. De verdeling van competitors (*C*), stresstolerante soorten (*S*) en ruderalen (*R*) volgens Grime (1979) is het meest gebruikte paradigma. Vermits het merendeel van de aangetroffen taxa reeds geplaatst kan worden in een meer verfijnde indeling met intermediaire klassen (*CSR*, *C*, *SC*, *R*, *CR*, *SR*, *R*), is hiervan vertrokken om het aandeel van de basisgroepen (*C*, *S*, *R*) af te leiden. Om beide te onderscheiden is 'g' toegevoegd aan de klassen van de zevendelige indeling en 'gg' aan deze met drie groepen. Het niet toegewezen aandeel is als *CSRu* aangegeven.

2.1.4.9 Gedeelde kenmerken

Willby et al. (2000) hebben 120 water- en oeverplanten op basis van gedeelde kenmerken op het vlak van morfologie, voortplanting en fenologie ingedeeld in 20 **attribuutgroepen** (*fg*). Een aantal van de gebruikte kenmerken vindt men terug in de hierboven vermelde indelingen. Van de 20 groepen zijn er 16 vertegenwoordigd door de aangetroffen taxa, niet zelden door slechts een of twee taxa. Tabel 2.11 geeft weer welke dit zijn.

2.1.5 Toepassing op soortengroepen

Niet alle classificaties kunnen op alle soortengroepen worden toegepast, noch geeft dit altijd onderling vergelijkbare resultaten. Bij een kenmerkenanalyse wordt er van uitgegaan dat de selectie van soorten waarop een classificatie wordt toegepast homogeen is wat niche betreft en ook dat de expressie van de invloeden die op de standplaats inwerken dezelfde is. Dit is ten dele anders voor waterplanten dan voor landplanten. Hier is het wel belangrijk om op te merken dat de schaal een rol speelt: restricties die opgaan voor een klassieke vegetatieopname van een beperkte oppervlakte met uniforme vegetatie, gelden niet noodzakelijk voor de vegetatie van een volledige poel. Ook aan de soortengroep inherente verschillen kunnen belangrijk zijn om een afzonderlijke behandeling

noodzakelijk te maken. Een verdeling volgens hoogteklaas, bijvoorbeeld, is weinig zinvol als emergente en submerse vegetatie samen worden genomen. Een aantal classificaties viseert sowieso een specifieke selectie van soorten. Hoewel het soms zinvol kan zijn om een zelfde kenmerk voor meerdere soortengroepen te bekijken is dit zo min mogelijk gedaan. Tabel 2.12 geeft weer welke indelingen op welke groepen werden toegepast.

attribuutgroep	vertegenwoordigende taxa
fg1	<i>Alisma lanceolatum</i> , <i>A. plantago-aquatica</i>
fg2	<i>Glyceria fluitans</i> , <i>Hippuris vulgaris</i>
fg3	<i>Butomus umbellatus</i> , <i>Nymphaea</i> sp., <i>Schoenoplectus lacustris</i> , <i>Sparganium erectum</i>
fg4	<i>Potamogeton coloratus</i> , <i>P. natans</i>
fg5	<i>Apium nodiflorum</i> , <i>Berula erecta</i> , <i>Oenanthe aquatica</i>
fg6	<i>Nymphoides peltata</i> , <i>Persicaria amphibia</i>
fg7	<i>Callitriche obtusangula</i> , <i>Callitriche</i> sp. (breed)
fg8	<i>Ranunculus aquatilis</i> , <i>R. baudotii</i> , <i>R.</i> subgen. <i>Batrachium</i> sp., <i>R. trichophyllus</i>
fg11	<i>Mentha aquatica</i> , <i>Myosotis palustris</i> , <i>Ranunculus flammula</i> , <i>Veronica anagallis-aquatica</i> , <i>V. beccabunga</i> , <i>V. catenata</i>
fg12	<i>Callitriche truncata</i> subsp. <i>occidentalis</i> , <i>Najas marina</i> , <i>Potamogeton pusillus</i> , <i>P. trichoides</i>
fg13	<i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>C. submersum</i> , <i>Lagarosiphon major</i> , <i>Ranunculus circinatus</i> , <i>Elodea canadensis</i>
fg15	<i>Potamogeton crispus</i>
fg16	<i>Myriophyllum spicatum</i>
fg17	<i>Groenlandia densa</i> , <i>Potamogeton pectinatus</i> , <i>Zannichellia palustris</i> subsp. <i>palustris</i> , <i>Z. palustris</i> subsp. <i>pedicellata</i>
fg18	<i>Lemna gibba</i> , <i>L. minor</i> , <i>L. minuta</i> , <i>L. trisulca</i> , <i>L. turionifera</i> , <i>Spirodela polyrhiza</i>
fg19	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>

Tabel 2.11 Attribuutgroepen volgens Willby et al. (2000) en de hiertoe gerekende taxa die in deze studie zijn aangetroffen.

2.1.6 Gegevenstransformaties

2.1.6.1 Abundantie

Voor de verwerking werd de abundantie van een taxon over meerdere vegetatiestrata geaggregeerd tot een enkele waarde.

Naargelang de gebruikte abundantieschaal zijn mathematische bewerkingen al dan niet betekenisvol en specifieke verwerkingsmethoden geschikt (Podani 2005, 2006). In de ordinale vorm van de abundantieschaal is het kwantitatieve verschil tussen de klassen op zich betekenisloos: het verschil tussen dominant (score 6) en abundant (score 4) is niet even groot als tussen frequent (score 3) en zeldzaam (score 1), maar '(6-4)' krijgt toch hetzelfde gewicht als '(3-1)'. Transformatie naar presentie, waardoor elk taxon in een opname hetzelfde gewicht verkrijgt, lost dit op, maar impliceert een aanzienlijk informatieverlies. Binnen eenzelfde biogeografische regio zullen verschillen tussen locaties in een gebied met relatief vergelijkbare standplaatscondities en interacties tussen soorten zich eerder vertalen in de verhoudingen van taxa dan in patronen van aan- of afwezigheid. Bovendien kan incidentie sterk beïnvloed worden door factoren die niet *in se* standplaatsgebonden zijn, zoals random extinctie. Regionaal zeldzame soorten zullen hier sterker aan onderhevig zijn dan algemene, waardoor verschillen in functionele diversiteit minder goed door standplaatskenmerken zullen worden verklaard (Grime 1998; Klimešová et al. 2011). De intrinsieke 'lineariteit' van een ordinale schaal kan worden vermeden door de scores bij benadering naar een metrieke schaal om te zetten. De manier waarop dit gebeurt zal de gegevensstructuur en daarmee de interpretatie echter sterk beïnvloeden (Engloner 2012).

		alle taxa	vaatplanten en kranswieren	vaatplanten, excl. strikte waterplanten (= niet aan open water gebonden vaatplanten)	hydrofyten <i>sensu</i> Willby et al. (2000)	PLEX-soorten	strikte vaatwaterplanten, watermossen, kranswieren en andere algen (waterplanten, hydrofyten)	strikte vaatwaterplanten (vaathydrofyten)
totaal aantal taxa		243	232	187	52	28	52	39
α-diversiteit	aantal taxa	X	X	X	-	-	x	X
	Shannon-entropie	-	X	-	-	-	-	-
natuurwaarde	zeldzaamheid/bedreiging (RL)	-	X	-	-	-	-	-
	aandachtsoorten	-	X	-	-	-	-	-
	kenmerkendheid	-	X	-	-	-	-	-
	urbaniteit	-	-	X	-	-	-	-
	hemerobiegraad	-	-	X	-	-	-	-
	indigeniteit	-	X	-	-	-	-	-
levensvorm	levensvorm	X	-	-	-	-	-	-
morfologie	hoogte	-	-	X	-	-	X	-
	groeivorm	-	-	-	-	-	X	-
	heterofyllie	-	-	-	-	-	-	X
overleving	meerjarigheid	-	X	-	-	-	-	-
voortplanting	bestuivingswijze	-	X	-	-	-	-	-
	geslachtsverdeling	-	X	-	-	-	-	-
	polygamie	-	X	-	-	-	-	-
	maand begin bloei	-	X	-	-	-	-	-
	vegetatieve voortplanting	-	X	X	-	-	-	-
verspreiding	verspreidingswijze	X	-	-	-	-	-	-
	aantal verspreidingswijzen	X	-	-	-	-	-	-
	aantal korte-afstand	X	-	-	-	-	-	-
	aantal lange-afstand	X	-	-	-	-	-	-
	diasporelengte	X	-	-	-	-	-	-
	diasporegewicht	-	X	-	-	-	-	-
standplaats	L,H,N,R,S <i>sensu</i> Ellenberg	X	-	X	-	-	-	-
	atmosferische vochtigheid	-	-	X	-	-	-	-
	edafische vochtigheid	X	-	-	-	-	-	-
	textuur	X	-	-	-	-	-	-
	organisch gehalte bodem	X	-	-	-	-	-	-
	grondwaterafhankelijkheid	-	X	X	-	-	-	-
	maaitolerantie	-	-	X	-	-	-	-
	begrazingstolerantie	-	-	X	-	-	-	-
	vertrappingstolerantie	-	-	X	-	-	-	-
	PLEX-score	-	-	-	-	X	-	-
strategie	CSR	-	-	X	-	-	X	-
gedeelte kenmerken	attribuutgroepen Willby et al. (2000)	-	-	-	X	-	-	-

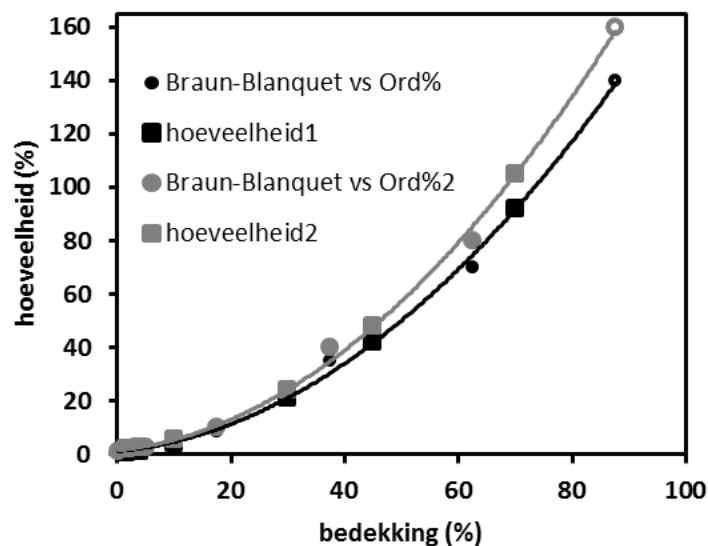
Tabel 2.12 Soortengroepen waarvoor de verdeling van plantkenmerken werd nagegaan.

Om toch op consequente wijze een meer kwantitatieve invulling aan de waarnemingen te kunnen geven is aan elke ordinale score ook het bedekkingsbereik gekoppeld dat naar eigen inschatting het best de realiteit weerspiegelde (Tabel 2.1). Vervolgens is de waarde voor het midden van elk bereik genomen als de meest benaderende metrische waarde ter vervanging van de score (Tabel 2.1; Lepš & Šmilauer 1999).

Doorgaans wordt voor planten aangenomen dat de meer abundante soorten ('dominants'), door hun hoge biomassa bijdrage, beter ecosysteemprocessen weerspiegelen dan 'subordinates' en 'transients', die schaarser vertegenwoordigd zijn en eerder een bepalende rol zullen spelen bij het successieverloop na verstoring (Grime 1998; Mokany et al. 2008). In functionele analyses is het daarom gepast om een toenemend gewicht toe te kennen aan een soort naarmate de abundantie groter wordt. Doordat planten een driedimensionele structuur hebben geeft bedekking maar een beperkt beeld van de werkelijke verhouding in 'hoeveelheden'. Dit kan een misleidend beeld geven van het functionele belang van soorten in het geheel, wat problematisch wordt als men de vegetatiesamenstelling wil ontleden op basis van gedeelde kenmerken⁹. Bij gebrek aan soortspecifieke gegevens voor de hoeveelheid/biomassa die de waargenomen taxa in de opnames

⁹ Bij een meer fytosociologisch gerichte zienswijze zou de nadruk eerder op taxa met een doorgaans geringe bedekking kunnen liggen (cf. Noest et al. 1989).

bereiken, werd een veralgemeende benadering toegepast. Jongman et al (1995) en van der Maarel (2005, 2007) hebben voorgesteld om de Braun-Blanquet-schaal via een geometrische reeks naar een ordinale schaal van planthoeveelheden om te zetten. Het verband tussen de mediaan van elk bedekkingsinterval (x) en de hoeveelheid kan volgens van der Maarel (2007) beschreven worden door de vergelijkingen $Ord\% = 0,015x^2 + 0,246x$ (= transformatie 'hoeveelheid 1'), of met een steilere helling, door $Ord\%2 = 0,018x^2 + 0,219x + 1,452$ (= transformatie 'hoeveelheid 2'). Deze relaties zijn in Figuur 2.3 toegepast om de mediane bedekking van elke scoreklasse om te zetten naar een metrieke schaal. Het verschil tussen beide transformaties blijft beperkt, maar in het tweede geval zijn de 'hoeveelheden' over de ganse lijn hoger dan de uitgangswaarden. De tweede transformatie weegt zeldzaam en occasioneel voorkomende soorten relatief wat zwaarder dan de eerste. De hoogste score wordt omgezet in een relatieve hoeveelheid van iets meer dan 100 %, terwijl codominante en dominante taxa allebei een hoger gewicht verkrijgen in verhouding tot de mediaanwaarde van elk interval (Tabel 2.1). Daarom is de transformatie tot hoeveelheid 2 wellicht beter geschikt om het functioneel belang en de concurrentieverhoudingen tussen soorten en generieke kenmerken weer te geven. Bijgevolg werd de voorkeur gegeven aan deze transformatie.



Figuur 2.3 Relatie tussen de mediane bedekking voor de klassen van de Braun-Blanquet-schaal, de mediane bedekking van de klassen voor de hier toegepaste abundantieschaal en de hoeveelheden volgens de geometrische reeksen van van der Maarel (2007).

Omdat voor sommige plantkenmerken en gerelateerde processen het belang van minder dominante taxa belangrijker kan zijn dan voor andere, is de relatieve abundantiegewogen vertegenwoordiging van plantkenmerken berekend zowel op basis van de originele ordinale score, als met de meer metrisch geschaalde 'hoeveelheid 2-abundantie'. We wijzen er wel op dat aan veel van de gebruikte plantkenmerken geen functionele betekenis gehecht kan worden.

2.1.6.2 Abiotische variabelen

Om het effect van extreme waarden af te zwakken werden diasporengewicht (sw), oppervlakte (opp), omtrek ($omtr$) en gemiddelde afstand tot nabije plassen ($af3$; in m) als $\log(x)$ en diepte (in cm) als $\log(x+1)$ omgezet bij regressies en CCA-ordinaties. Bij CWM-RDA (zie 2.1.7.3) werd de Hellinger-transformatie toegepast op de verhoudingen van soortkenmerken (Legendre & Gallagher 2001).

Een eerste aantal analyses heeft tot doel de verschillen tussen de opnamen van de *a priori* afgelijnde groepen van poelen (duin, odp, getij, opt polder) te verkennen, zodat hieruit een beeld gevormd kan worden hoe de vegetatie van actuele 'duinpoelen' is samengesteld en hoe deze zich eventueel onderscheidt van gelijkaardige watertjes in het aangrenzende polderdistrict.

Of aan de assumpties voor het uitvoeren van ANOVA voldaan was werd nagegaan door middel van Q-Q-plots, de Shapiro-Wilk test en de Brown–Forsythe test. Zoniet werden verschillen in de (mediane) vertegenwoordiging van kenmerken tussen de op voorhand afgebakende groepen van opnamen nagegaan door een globale Kruskal-Wallis-test en, indien beduidend, tussen groepen onderling door de *post-hoc* test volgens Conover & Iman (Conover 1999) met Holm-correctie, ofwel door een Wilcoxon-test. Voor ordinale variabelen en hun associatie met continue variabelen werd de rangcorrelatie van Kendall τ_b of, bij minstens 5 klassen, Spearman ρ gebruikt, voor continue variabelen de Pearson product-moment-coëfficiënt r . De verdeling van nominale variabelen is, naargelang de verwachte frequenties, met een χ^2 -toets of Fishers exacte test vergeleken. Bij meervoudige testen werden hier eveneens beduidende waarden volgens Holm berekend en desnoods werden P -waarden met Monte Carlo simulatie berekend. Indien $P \leq 0,05$ werd een beduidende relatie verondersteld. Gezien hun beperkt aantal en omdat er in veel gevallen sprake was van een snelle vegetatieontwikkeling, of een vrij aanzienlijk tijdsverschil, werden opnamen van eenzelfde plaats op een verschillend tijdstip mee in de vergelijking inbegrepen, ook al zijn deze strikt genomen niet onderling onafhankelijk.

Indicatorsoorten, taxa waarvan de aanwezigheid en hoeveelheid toelaat een bepaald poeltype te diagnosticeren, werden voor individuele en combinaties van groepen opgespoord met Multilevel Patroon Analyse (MPA) op basis van IndVal-scores (De Cáceres et al. 2010). De associatie van taxa met groepen (in de zin van ecologische 'voorkeur') is ook weergegeven als de punt-biseriële correlatiecoëfficiënt (r_{pb}), gecorrigeerd voor het aantal opnamen per groep. Voor beide worden zowel de taxa met beduidende scores zonder, als met Holm-correctie (9999 permutaties, $P \leq 0,05$), gegeven. In het eerste geval doet men een uitspraak over de betrouwbaarheid van een afzonderlijk taxon als indicator voor een groep, in het tweede over het aantal indicatoren voor een groep.

Verschillen in de heterogeniteit (β -diversiteit) van de opnamen tussen de vijf poeltypen werden nagegaan met de PERMDISP2-procedure van Andersson et al. (2006). Hierbij wordt de multivariate homogeniteit van de dispersie tussen opnamen (variantie) ten opzichte van de ruimtelijke

groepsmedianen (centroïden) met een permutatietest vergeleken in een principale coördinatenanalyse. Als afstandsmaat is hierbij het percentage dissimilariteit (Bray-Curtis) op basis van de originele scores gebruikt. De correctie voor kleine aantallen is toegepast, gevolgd door een permutatietest (999 permutaties) met Holm-correctie van de *P*-waarden.

2.1.7.2 Diversiteit van duinopnamen

Minder stochastische fenomenen, zoals uitzonderlijke milieumomstandigheden, zowel natuurlijke verschillen als een sterke mate van verontreiniging, zullen zich eerder vertalen in verschillende abundantieverhoudingen. Ecologisch gezien is het dan vaak ook zinvoller om die in rekening te brengen, in plaats van louter naar de aan-/afwezigheid van taxa te kijken (Jost et al. 2010). Dit is ook zo als op een kleinere ruimtelijke schaal naar patronen wordt gezocht (Legendre 2014). Bovendien is de functionele rol van een vegetatie veeleer een kwestie van kwantitatieve samenstelling. Om deze redenen zijn diversiteitsanalyses vooral met abundanties uitgevoerd.

Het aantal taxa is echter enkel geschat op incidentiebasis met enkele courant gebruikte non-parametrische schatters: Chao, eerste orde jackknife en bootstrap. Om de verdeling van de α - en β -diversiteitscomponenten tussen deelgebieden op basis van de Shannon-diversiteit te vergelijken is gebruik gemaakt van groepsgewijze hiërarchische diversiteitspartitionering volgens Marion et al. (2015a). Dit is een multiplicatieve benadering ($\gamma = \alpha \times \beta$). Om het aandeel van de componenten te kunnen bepalen en verkeerde conclusies te vermijden, moeten diversiteitsmaten daarbij aan een aantal voorwaarden voldoen (Jost 2006, 2007; Jost et al. 2010). De Shannon-entropie, H' , is daartoe omgezet in het effectief aantal taxa, eH' , ook wel de 'echte diversiteit' genoemd (Jost 2007). Dit is, in tegenstelling tot H' , een lineaire maat die vooral door de hoog-abundante taxa wordt bepaald. Aan elk deelgebied is een gelijk gewicht gegeven. Omdat het aantal opnamen per deelgebied verschilt, wat zijn weerslag heeft op de schatting van de heterogeniteit, zijn voor β -diversiteit ook de gestandaardiseerde maten 'turnover'¹⁰ en, tegengesteld hieraan, homogeniteit, gebruikt (Jost 2006, 2007). Deze kunnen variëren tussen 0 en 1, respectievelijk, bij volledig overeenkomstige en volledig verschillende gemeenschappen en bij volledig verschillende en volledig identieke gemeenschappen.

Daarnaast is de bijdrage van individuele opnamen aan de gezamenlijke β -diversiteit¹¹ van alle duinpoelen (duin + odp), de 'Local Contribution to Beta Diversity', of LCBD, in rekening gebracht (Legendre et al. 2005). Opnamen met een hoge LCBD vertonen een uitzonderlijke soortensamenstelling. Dit kan wijzen op een uitzonderlijke en waardevolle soortencombinatie, maar evenzeer op een verarmde, gedegradeerde situatie, die dringend aan herstel toe is. Het hoeven niet noodzakelijk de soortenrijkste opnamen te zijn, zowel een lokaal voorkomende invasieve soort als uitermate zeldzame soorten kunnen een opname 'bijzonder' maken. De LCBD kan worden berekend als de bijdrage tot de totale variantie van de (opname x soorten)-matrix (Legendre 2014). Hierbij is gebruik gemaakt van Orlóci's koordafstand ($LCBD_C$) en de Ružička-afstand, de abundantiegewogen vorm van de Jaccard-afstand ($LCBD_R$). Hierbij zijn enkel de originele abundantiescores gebruikt. De koordafstand, die verschillen door beperkt optredende taxa en tussen soortenarmere opnamen accentueert, werd gekozen op basis van de door Legendre & De Cáceres (2013) aangetoonde eigenschappen, maar als niet zozeer de proporties van taxa, maar hun absolute abundantie als belangrijk wordt geacht is de Ružička-afstand een betere keuze (Ricotta & Podani 2017; Ricotta 2019). Beide maten geven dus een andere kijk op β -diversiteit. De mate waarin een opname een grotere (+) of een kleinere (-) unieke bijdrage levert aan de verscheidenheid in soortensamenstelling dan een 'doorsnee-opname', is bepaald als de relatieve afwijking van de LCBD-waarde ten opzichte van het gemiddelde. De significantie van de LCBD-indices is getest met 999 permutaties. Voor opnamen zonder taxa is de bijdrage op nul gesteld. Ook voor de soorten is een gelijkaardige bijdrage,

¹⁰ In de terminologie van Anderson et al. (2011) als 'variation' (= niet-directioneel) op te vatten.

¹¹ Hier, net als bij voorgaande, niet in de zin van 'true β -diversity' (Tuomisto 2010a, 2010b).

de SCBD ('Species Contribution to Beta Diversity') berekend, die aangeeft in welke mate een taxon tussen de opnamen in het duingebied varieert; dit echter enkel op basis van de koord-afstand.

In hoeverre de totale β -diversiteit van de duinopnamen (duin+odp) beduidend gerelateerd is aan leeftijdklasse en beheervariabelen is nagegaan met RDA op basis van de Ružička-dissimilariteitsmatrix (dbRDA; Legendre 2014). Vervolgens is de totale β -diversiteit (*BDtotal*), weerom berekend als de totale som van de kwadraten voor de dissimilariteitsmatrix met de Ružička-afstand op de niet-getransformeerde abundantiescores, opgedeeld in een gedeelte dat aan vervanging van taxa ('replication'; $Repl_R^{12}$) kan worden toegeschreven (het abundantie-aandeel dat door een gelijk aantal andere taxa wordt ingenomen) en, als sommige opnames meer of minder taxa hebben dan andere, het gedeelte heterogeniteit vanwege de aan het hogere of lagere soortenaantal gerelateerde abundantieverschillen ('abundance difference'; Carvalho et al. 2012; Legendre 2014; Si et al. 2016; da Silva et al. 2018; Fontana et al. 2020)¹³. Vervanging is geassocieerd met wijzigingen in samenstelling als gevolg van dispersie en abiotische verschillen langs ecologische gradiënten (echte 'turnover'), het abundantieverschil wordt bepaald door de beschikbaarheid van niches en processen die de ontwikkeling van taxa beperken (kolonisatie, extinctie, interspecifieke interacties,...). Volgens de (minder populaire) methode van Podani & Schmera (2011) en Podani et al. (2013) wordt daarbij het volledige verschil te wijten aan soortenrijkdom in rekening gebracht ($AbDiff_{PR}^{14}$) als het complement van vervanging ($1-Repl$). Met de benadering volgens Baselga (2010a) wordt dit laatste deel berekend op basis van de opnamen die een of meerdere taxa gemeenschappelijk hebben en hierdoor gekoppeld aan een geneste structuur ('nestedness resultant dissimilarity' of $NES_{BR}^{15, 16}$); beide componenten zijn dan onafhankelijk van elkaar (Baselga 2010b; Baselga & Leprieur 2015). Beide benaderingen zijn legitiem maar niet onderling vergelijkbaar. Schmera et al. (2020) tonen echter aan dat de vervangingscomponent bij de Baselga-decompositie faalt bij een anti-genest patroon (d.i. als soorten veeleer neigen afwezig te zijn in een subset van opnamen die rijker is aan soorten dan de meest soortenarme waarin ze voorkomen). Bijgevolg raden ze het gebruik ervan in de meeste gevallen af. De spreiding van de waarden voor *BDtotal*, $Repl_{PR}$, $Repl_{BR}$, $AbDiff_{PR}$ en NES_{BR} in elke groep is aangegeven op basis van de standaarddeviatie rond het gemiddelde van de resultaten voor 1000 of 2000 bootstrap subsets met terugzetten.

Vegetatie- en poelkenmerken werden onderling gerelateerd aan omgevings- en beheerkenmerken op basis van correlatie (zie 2.1.7.1), grafische analyse (box en scatter plots), regressie en ordinatie. De groepen opt en getij en alle poelen die niet tot het duingebied gerekend kunnen worden zijn steeds buiten beschouwing gelaten.

Naargelang aard en verdeling van de responsvariabele werden Generalized Linear Models (GLM), Negative Binomial Regression (NB2) of β -regressie gebruikt om na te gaan door welke lineaire combinaties van poelkenmerken, diversiteitsmaten, Rode Lijst-scores en relatieve vertegenwoordiging van soortengroepen het best gefit konden worden (Venables & Rippley 2002; Cribari-Neto & Zeileis 2020). Variabelen in GLM en NB2 werden selecteerd door achterwaarts stapsgewijze selectie op basis van het Aikake Informatiecriterium (AIC). Bij β -regressie werden variabelen geselecteerd op basis van de standaardfout en *P*-waarde van de coëfficiënten en de AIC van het model. Nulwaarden werden opgevangen door de transformatie volgens Smithshon & Verkuilen (2006) toe te passen.

¹² Het subscript *R* duidt op de Ružička-afstand.

¹³ Beide componenten kunnen ook louter op het soortenaantal berekend worden (cf. Legendre 2014).

¹⁴ Het subscript *P* duidt op de Podani-familie van indices.

¹⁵ Het subscript *B* duidt op de Baselga-familie van indices.

¹⁶ Zie echter Ulrich & Almeida-Neto (2012).

2.1.7.3 Vegetatiegradiënten in duinplassen

Relaties tussen soortensamenstelling en standplaatskenmerken zijn verkend door middel van directe canonische ordinatie. De keuze tussen 'lineaire' redundantie-analyse (RDA) of 'unimodale' correspondentie-analyse (CCA) wordt vaak gemaakt op basis van de gradiëntlengte in een voorafgaande DCA ("detrended correspondence analysis"; Lepš & Šmilauer 1999), een maat voor de heterogeniteit. Dit is echter omstreden (Oksanen et al. 2016). De voorkeur ging niettemin naar CCA, omdat de meer complexe respons van individuele soorten hiermee beter was te vatten. De DCA-gradiëntlengte wordt, meer ter informatie, wel telkens meegegeven. Bij CCA werd aan sporadisch optredende taxa minder gewicht toegekend. Van de door manuele voorwaartse selectie geselecteerde omgevingsvariabelen (9999 permutaties, 'full model', $P \leq 0,05$ na aanpassing volgens Holm) zijn enkel deze met een inflatiefactor < 5 weerhouden. Het abundantiegewogen aandeel van de soortkenmerken in de opnamen werd onder de vorm van passieve variabelen in deze ordinaties betrokken.

Bij de ordinatie van herhaalde opnamen werden berekende kenmerken voor meerdere soortenselecties samen als passieve variabelen ingevoerd. Afwezigheid van soorten in bepaalde soortencombinaties gaf ook hier soms aanleiding tot ontbrekende waarden. Deze zijn vervangen door het gemiddelde van de overige waarden.

Door redundantie-analyse (CWM-RDA) werd nagegaan welke omgevingvariabelen het nauwst in verband staan met de abundantiegewogen verhoudingen van soortkenmerken in de opnames (Garnier et al. 2007; Kleyer et al. 2012). Variabelen werden zoals bij CCA geselecteerd en de unieke bijdrage van individuele variabelen aan de verklaarde variatie is bepaald door partiële analyse met de overige geselecteerde variabelen als covariabelen (pRDA).

Ordinaties vereisen afwezigheid van ontbrekende waarden voor de verklarende variabelen. Waar nulbewerkingen optraden bij het berekenen van gewogen gemiddelden is het mediane getal van de optredende indicatiewaarden genomen als representatieve waarde voor de opname (bijvoorbeeld 5 voor N bij het bereik 1-9).

Veranderingen in vegetatiesamenstelling werden samengevat door middel van gedwongen redundantie-analyse ('constrained RDA', cRDA), waarbij de opnamen volgens hun scores op de voornaamste assen zijn gerangschikt. Geselecteerde vegetatie- en poelkenmerken werden met deze assen gecorreleerd.

2.1.7.4 Drempels en knikpunten in duinplasvegetaties

Drempelwaarden voor markante veranderingen in de soortensamenstelling langs een milieugradiënt werden nagegaan met Threshold Indicator Taxa Analysis (TITAN; Baker & King 2010). De methode bepaalt, op basis van de cumulatieve verdeling van z-scores van IndVal-waarden voor afnemende ($[\sum(z-)]$) en toenemende taxa ($[\sum(z+)]$), waar en in welke mate de grootste synchrone wijziging gebeurt, maar geeft ook de respons voor individuele taxa. Behalve het optimale veranderpunt op basis van alle taxa, wordt ook het veranderpunt op basis van louter gevoelige taxa ('filtered') berekend; dit is het meest betrouwbare resultaat. Gevoelige taxa worden geselecteerd op basis van hun door bootstrapping bepaalde betrouwbaarheid (consistentie in de betrouwbaarheid van de IndVal-scores; $P \leq 0,05$) en zuiverheid (eenvormigheid in de zin van respons). De onzekerheid rond de veranderpunten voor individuele taxa en de gemeenschap wordt eveneens door bootstrapping bepaald. De minimale frequentie van een taxon aan weerszijden van een mogelijk veranderpunt is in de analyse op 5 gesteld, het aantal permutaties en bootstraps op 500 en de cut-levels voor betrouwbaarheid en zuiverheid op 0,95.

Gesegmenteerde lineaire kwantielregressies werden gefit met een venster van 10 datapunten en visueel beoordeeld om ecologische drempelwaarden te identificeren (Koenker 2005; Tomal & Ciborowski 2020).

2.1.7.5 Berekeningen

Statistische tests en GLM werden uitgevoerd met behulp van de R-functies *shapiro.test*, *cor*, *cor.test*, *wilcoxon.test*, *kruskal.test*, *pchisq*, *fisher.test*, *p.adjust* en *glm* in het pakket **stats 3.3.0** en **4.0.2** (R core team 2012), *leveneTest* in **car 2.1-4** (Fox et al. 2016), *row_wise_fisher_test* in **rstatix 0.7.0** (Kassambara 2021), *posthoc.kruskal.conover.test* in **PMCMR 4.3** (Pohlert 2014) of **conover.test 1.1.5** (Dinno 2017). Kwantielen zijn berekend met *stat_quantile* in **ggplot2 3.2.1** (Wickham et al. 2019). Bootstrapping gebeurde met functies in **tidyverse 1.3.0** (Wickham 2019). Diversiteitsindices, similariteitsmaten, extrapolatie van het aantal taxa en verschillen tussen groepen zijn bepaald met *diversity*, *betadiver*, *vegdist*, *betadisper*, *permutest.betadisper*, *specpool*, *mrpp* en *meandist* in **vegan 2.4** en **2.5-6** (Oksanen et al. 2016), indicatorsoorten met *multipatt* in **indicspecies 1.7.9** (De Cáceres 2013). LCBd en SCBD zijn berekend met *beta.div* in de module **adespatial 0.3-8** (Dray et al. 2016). Partitionering van β -diversiteit op basis van de variantie van de soortenmatrix gebeurde met *beta.div.comp* in hetzelfde pakket en *capscale* in **vegan 2.5-6** is gebruikt om verschillen tussen groepen te testen met dbRDA. Groepsgewijze diversiteitspartitionering werd gedaan met **hierDiversity 1.0** (Marion et al. 2015b), multiplicatieve hiërarchische partitionering met *multipart* in **vegan 2.5-6**. NB2-regressies werden uitgevoerd met *glm.nb* in **MASS 7.3-53** (Ripley et al. 2019) en β -regressies met **betareg 3.1-3** (Zeileis et al. 2020). Voor de variabelenselectie op basis van AIC is *stepAIC* in **MASS 7.3-53** gebruikt. TITAN-analyses werden uitgevoerd met de functies van **TITAN2 2.4** (Baker et al. 2019). Kwantielregressies gebeurden met *rqss* en *qss* in **quantreg 5.33** (Koenker et al. 2019). Voor ordinaties werd het pakket **CANOCO 4.5/CanoDraw 4.1** (ter Braak & Smilauer 2003) gebruikt. Scatter-, box- en vioolplots zijn getekend met **ggplot2 1.0.1** (Wickham & Chang 2015). Diagnostische plots voor GLM, NB2 en β -regressie (niet getoond) werden gemaakt met *scatter.smooth* in **stats**, *glm.diag.plots* in **boot 1.3-24** (Canty & Rippley 2019) en *plot* in **betareg**.

2.2 KENMERKEN VAN DE DEELGEBIEDEN

Voor een meer uitvoerige bespreking van klimaatsomstandigheden, geomorfologie, hydrologie en bodemgesteldheid van de Vlaamse kustduinen wordt verwezen naar Provoost et al. (2018, 2020a) en de aldaar vermelde bronnen. Ter aanvulling volgt hier slechts een summiere bespreking van enkele kenmerken.

De meeste deelgebieden zijn heterogeen en omvatten niet enkel zuivere duinformaties (Tabel 2.13). Volgens de klassieke indeling van de Vlaamse kustduinen worden de duinen van de deelgebieden Cabourg en Garzebekeveld (CAB) tot de Oude (Atlantische) duinen gerekend en Schuddebeurze (SBE) en D'Heye (DHE) tot de Middelloude (vroeg-middeleeuwse) duinen. Jonge duinen zijn vertegenwoordigd in de overige deelgebieden.

Omdat de alkaliniteit belangrijk is voor het voorkomen van waterplanten en de basenvoorziening in duingebieden vrij sterk kan variëren, is het zinvol om het kalkgehalte van de bodem in het onderzochte duingebied te illustreren. In een ongestoorde duinbodem mag men aannemen dat het kalkgehalte door uitloging zal afnemen naarmate de ouderdom vordert en dieper onder het oppervlak hoger zal zijn. In erg jonge bodems is het gehalte nog veeleer homogeen, in oudere zullen de waarden bovenaan lager zijn dan dieper. Afwijkingen in het profiel kunnen optreden vanwege bodemverstoring, overstuiving, of kalkgift en het verwachte patroon zelfs omkeren; uitstuiving brengt een meer kalkrijke bodem aan de oppervlakte. Strandvlaktes en jonge duinen bevatten ca. 2-4 % (schelpen)kalk, in 'kalkarme' duinen is dit minder dan 1 %. Tabel 2.14 geeft een synthese van de CaCO_3 -gehalten die ter hoogte van terrestrische PQ's zijn gemeten in bodemhorizonten van de

deelgebieden ter gelegenheid van het PINK-project. Enkel in CAB, DHE en BDH is minstens de helft van de monsters uit de a-horizont als kalkloos te beschouwen. Ook BRE en DOP zijn als kalkarm te beschouwen. In WES, NOD, TYD, WAD, MID, ZEB, HEI en ZWI ligt de mediaan tussen 2 en 4 %. Bij LEP en IJZ ligt deze waarde zelfs ruim daarboven en is de variatie tussen de monsters bovendien erg klein. In CAB en DHE zet het geringe kalkgehalte zich door naar het moedermateriaal, maar bij BDH is de c-horizont duidelijk minder sterk uitgelopen. In de meeste overige gebieden is de diepere bodem kalkrijker of ongeveer even kalkhoudend als de wortelzone (WES, NOD, DOP, TYD, LEP, IJZ, WAD, MID, ZEB, HEI, ZWI). In BRE wordt bovenaan het profiel een hoger kalkgehalte gemeten dan in de ontcalcite c-horizont, maar van deze laatste is er slechts een enkele bepaling. In veel deelgebieden, CAB (kalkarm) en IJZ (kalkrijk) uitgezonderd, worden er zowel lage als hogere waarden gevonden en dit even goed nabij het oppervlak als dieper. Bij BRE, DOP, LEP en WAD is dit wat minder uitgesproken. De zuurgraad zal sterk samenhangen met het kalkgehalte en vanaf c. 1,25 % CaCO_3 is de bodem-pH > 7 (Provoost et al. 2019). Of de omringende duinbodem oppervlakkig al dan niet ontcalcit is, hoeft in de ionensamenstelling van duinwateren lang niet altijd op te vallen. De diepte tot waarop ontcalcining is opgetreden varieert immers en de diepte van de depressie, het contact met grond- en kwelwater en de aanvoer van kalkrijker zand door water en wind, zullen finaal mee de watersamenstelling, i.c. de bufferingsgraad, van duinplassen bepalen.

WATINA-deelgebied	code	polder	duin-polder overgang	oud duin	middeloud duin	jong duin	strandvlakte	opgehoogde gronden
Cabour, Zuidmoerhoek, JYL-weiden, Garzebekeveld	CAB	X	X	X	-	-	-	-
De Westhoek, Zwartenhoek	WES	X	X	-	X	X	-	-
Houtsaegerduinen, Oosthoek	HOS	X	X	-	X	X	-	-
Noordduinen	NOD	X	X	-	-	X	-	-
Doornpanne	DOP	-	-	-	-	X	-	-
Oostvoordduinen, Hannecart, Labeurhoek, Ter Yde	TYD	-	-	-	-	X	X	-
Hannecartbos	HAN	-	-	-	-	X	X	-
Groenendijk	LEP	-	X	-	-	X	X	-
IJzermording	IJZ	-	X	-	-	X	-	X
Schuddebeurze	SBE	-	-	-	X	-	-	-
Warandeduinen	WAD	-	-	-	-	X	-	-
Schapeweide, Walraeversijde	MID	X	X	-	-	X	-	-
Golf De Haan, Paelsteenpanne	BRE	-	-	-	-	X	-	-
D'Heye	DHE	X	X	-	X	-	-	-
Bossen van De Haan, Zandpanne	BDH	-	-	-	-	X	-	-
Fontejntjes	ZEB	X	X	-	-	X	-	-
Sashul, Vuurtorenweiden, Kleiputten van Heist	HEI	X	-	-	-	X	-	X
Zwinpark, Zwin, Dievangat, Zwinduinen	ZWI	X	X	-	X	X	X	-

Tabel 2.13 Vertegenwoordiging van geomorfologische landschappen in de deelgebieden.

De nutriëntentoestand van bodems in het duingebied is door Provoost et al. (2019) onderzocht in het kader van natuurdoelen en biotoopherstel. De klemtoon lag daarbij echter op graslanden en sommige delen kwamen meer, andere minder of geheel niet aan bod. Zowel het fosforgehalte als de

Tabel 2.14 Gehalte CaCO_3 titrimetrisch gemeten in de duinbodems van de deelgebieden (% d.w.; gegevens PINK). Statistieken zie Tabel 2.6.

Pagina 59 van 248

3 RESULTATEN

3.1 VEGETATIESAMENSTELLING VAN DUINWATEREN

3.1.1 Historische waarnemingen

Het zou te ver gaan om hier een zo volledig mogelijk overzicht van de voormalige soortensamenstelling of vegetatie van Vlaamse kustduinpoelen en –pannen na te streven. Een dergelijk overzicht zou, ondanks de vele botanische schrijfsels van negentiende en vroeg-twintigste eeuwse datum (cf. Van Landuyt et al. 2006), sowieso gekleurd worden door het tijdsvenster en de geografische situering van voorradige informatie. Daarnaast is er duidelijk steeds sprake geweest van een sterke heterogeniteit en bovendien ook toen al een botanische verarming in de loop van de gedocumenteerde periode door fysieke aantasting van het landschap (Massart 1912). Voor sommige deelgebieden, zoals bijv. de Blankenbergse Fonteintjes (Vanhecke 1993, Denys 1996), zijn er vrij veel herbariumspecimens of zelfs gedetailleerde beschrijvingen beschikbaar uit de eerste decennia van de vorige eeuw, soms zelfs van vroegere datum. Toch is het niet altijd duidelijk of het daarbij eerder uitzonderlijke, erg lokale, situaties betreft, dan wel “de laatste relictten van een elders al volkomen ontgonnen en genivelleerd landschapselement”, zoals Leten et al. (2010, p. 28) zich afvragen m.b.t. de door Magnel (1914) beschreven moerasvegetaties van de Doolaeghe, een venige kom aan de duinzoom ter hoogte van het Hannecartbos (HAN). Daarnaast is ook in het duingebied, net als elders, wellicht sprake van een minder aandachtige inventarisatie van de meest natte biotopen, terwijl de vegetatie van hooguit tijdens de winter geïnundeerde pannen meer de aandacht trok (cf. Hocquette 1927; De Maeyer et al. 2001).

Niettemin kan toch gesteld worden dat, zeker in vergelijking met veel andere regio's en rekening houdend met zaadbankonderzoek en regeneratie uit oudere bodemhorizonten (bijv. Bossuyt & Hermy 2004; Leten & Fassiaux 2008; Leten et al. 2011), de courante (semi)aquatische duinvegetatie in het nabije verleden redelijk goed gedocumenteerd is. Hoewel er eveneens paleo-ecologische informatie over de vegetatie verder terug in de tijd beschikbaar is (veelal afgeleid uit pollenonderzoek), is deze moeilijker in rekening te brengen vanwege de lagere taxonomische resolutie en minder vergelijkbare bepalende omstandigheden (mariene invloed, bodemmilieu, menselijke invloeden,...). Van archeobotanische resten, voor zover al relevant voor het hier besproken biotoop, is de oorsprong niet altijd evident. Wat de invloed van landbouw en andere menselijke activiteiten in het duingebied betreft, mag men niet vergeten dat ook hier sprake is van een ingrijpende geschiedenis die zeer ver in de tijd terugreikt en tot op heden landschap, bodemomstandigheden en vegetatie mee bepaalt (De Ceunynck 1985; Provoost et al. 2019; Zwaenepoel 2009). Het hiernavolgende overzicht start dan ook met de 19^e eeuw.

De tabellen van Massart (1908a) geven een eerste inkijk op de vegetatie van duinplassen omstreeks het begin van de 20^e eeuw (Tabel 3.1). Hierin worden de drie ‘natste’ biotopen vergeleken: enkel ‘s winters overstroomde pannen en permanente plassen, deze laatste al dan niet bezocht door “bestiaux”. Het verschil in soortenrijkdom is opvallend: ‘winterplassen’ – geheel zonder echte waterplanten – blijven daarin ver achter op langer waterhoudende plassen en begrazing voegt nog een rist soorten toe, zowel meer als minder voor de hand liggende (*Alisma plantago-aquatica*, *Apium inundatum*, *Berula erecta*, *Carex flava*, *Galium palustre*, *Glyceria fluitans*, *Ranunculus trichophyllus*, *Zannichellia palustris*,...). Sommige, zoals *Anagallis tenella*, *Baldellia ranunculoides*, *Equisetum palustre* en *Littorella uniflora*, maar ook *Agrostis stolonifera* en *Potamogeton natans*, lijken begrazing dan weer minder goed te bevallen.

taxon	winterplas	permanente plas	permanente plas met hoefdieren
<i>Agrostis stolonifera</i>	+++++	+++++	-
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	-	-	+++
<i>Anagallis tenella</i>	-	+++	-
<i>Apium inundatum</i>	-	-	+
<i>Baldellia ranunculoides</i>	-	++	-
<i>Berula erecta</i>	-	-	+++
<i>Cardamine pratensis</i>	-	-	+++
<i>Carex arenaria</i>	+++++	+++	+++
<i>Carex flava</i>	-	-	++++
<i>Carex nigra</i>	-	-	++++
<i>Chenopodium rubrum</i>	-	-	++++
<i>Eleocharis palustris</i>	-	+++++	+++++
<i>Equisetum palustre</i>	-	+++	-
<i>Galium palustre</i>	-	-	++++
<i>Glyceria fluitans</i>	-	-	++++
<i>Groenlandia densa</i>	-	++++	++++
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	-	+++++	+++++
<i>Hypnum polygamum</i>	-	++++	-
<i>Iris pseudacorus</i>	-	-	++
<i>Juncus articulatus</i>	+++++	+++++	+++++
<i>Lemna minor</i>	-	-	++
<i>Leptodictyum riparium</i>	-	++	+++
<i>Littorella uniflora</i>	-	++	-
<i>Lysimachia nummularia</i>	-	++++	++++
<i>Lysimachia vulgaris</i>	-	-	++++
<i>Mentha aquatica</i>	-	+++++	+++++
<i>Myosotis laxa</i>	-	+++++	+++++
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	-	+++	++++
<i>Nasturtium officinale</i>	-	++	-
<i>Persicaria amphibia</i>	-	+++++	+++++
<i>Persicaria maculata</i>	-	-	++++
<i>Potamogeton natans</i>	-	+++++	-
<i>Potamogeton crispus</i>	-	++	-
<i>Potentilla anserina</i>	-	++++	++++
<i>Prunella vulgaris</i>	-	++++	++++
<i>Ranunculus trichophyllus</i>	-	-	++++
<i>Ranunculus flammula</i>	-	+++++	+++++
<i>Ranunculus repens</i>	-	-	+++
<i>Scutellaria galericulata</i>	-	-	++
<i>Utricularia vulgaris</i>	-	-	+
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	-	-	++
<i>Veronica scutellata</i>	-	-	++
<i>Zannichellia palustris</i>	-	-	++++

Tabel 3.1 Aanwezigheid van plantensoorten in Vlaamse duinplassen volgens Massart (1908). + zeer zeldzaam, ++ zeldzaam, +++, vrij zeldzaam, ++++ vrij algemeen, +++++ algemeen.

Een meer uitgebreid vertrekpunt is de vergelijkende tabel die Massart (1912) opstelde voor dezelfde biotopen na de 50^e excursie van de Koninklijke Belgische Botanische Vereniging voor het gebied tussen Westende en de grens met Frankrijk. Tabel 3.2 geeft hiervan een extract. Constanten over alle poelen heen zijn daarin *Agrostis stolonifera*, *Carex arenaria*, *Carex acuta/riparia* (vermoedelijk

laatstgenoemde), *Juncus articulatus* en het mos *Leptodictyum riparium*. Voor permanente plassen zijn dit *Eleocharis palustris*, *Groenlandia densa*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Lysimachia nummularia*, *Mentha aquatica*, *Myosotis cespitosa*, *Myriophyllum verticillatum*, *Persicaria amphibia*, *Potentilla anserina*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus flammula* en *Samolus valerandi*. Terwijl *Anagallis tenella*, *Baldellia ranunculoides*, *Equisetum palustre*, *Littorella uniflora*, *Nasturtium officinale*, *Potamogeton alpinus* en *Isolepis setacea* ontbreken in plassen die bezocht worden door hoefdieren, lijkt het betekenisvol dat soorten als *Alisma plantago-aquatica*, *Berula erecta*, *Carex nigra*?, *C. viridula*, *Chenopodium rubrum*, *Echinochloa crus-galli*, *Galium palustre*, *Glyceria fluitans*, *Iris pseudacorus*, *Lemna minor*, *Lysimachia vulgaris*, *Persicaria maculata*, *Ranunculus aquatilis*, *R. repens*, *R. trichophyllus*, *Potamogeton crispus*, *Veronica* spp. en *Zannichellia* juist wel hierin opduiken. Sommige soorten van deze laatste groep zijn in de belendende polderwatertjes zelfs nog meer aanwezig. In de polders blijken ook heel wat soorten algemeen te zijn die helemaal niet voor de duinplassen vermeld worden: o.a. *Callitriche* spp., *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Juncus inflexus*, *Lemna trisulca*, *Lythrum salicaria*, *Oenanthe* spp., *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis*, *Potamogeton pectinatus*¹⁷, *Ranunculus sceleratus*, *Rorippa palustris*, *Rumex hydrolapathum*, *Scirpus tabernaemontanii*, *Scrophularia auriculata*, *Sparganium erectum*, *Spirodela polyrhiza*,... Opvallend is verder het veel hogere soortenaantal voor de poldergrachten en -kanalen op klei (64), dan voor de permanente duinplassen; in plassen met grote grazers tellen we er 37, in die zonder slechts 22.

Massart (1912, p. 107) zelf schrijft hierover (namen tussen haakjes werden toegevoegd): “*Tout aussi caractéristique pour les pannes humides et les mares qui y dorment est l'absence des grandes herbes, telles que Oenanthe phellandrium (= O. aquatica), Rumex hydrolapathum, Glyceria aquatica (= G. maxima), Phragmites communis (= P. australis), Eupatorium cannabinum, Epilobium hirsutum, Cirsium arvense, C. lanceolatum (= C. vulgare). La terre des pannes ne fournit pas à ces végétaux la grande masse d'aliments salins qui est nécessaire à leur croissance rapide. Ici ne vivent que des espèces jamais pressées, à développement lent, ayant donc des besoins faibles, qui se contentent d'extraire péniblement du sol le peu de matières nutritives qu'il met à leur disposition. Aussi les quelques plantes de terrains riches qui ont réussi à s'installer tout de même restent-elles fort chétives: Lythrum salicaria atteint à peine 60 centimètres de hauteur, Lysimachia vulgaris, 80 centimètres... et ce sont là les herbes les plus élevées de la panne. Par contre, nous récoltons des espèces, telles que Carlina vulgaris, Calamagrostis epigeios et Erythraea centaurium (= Centaurium erythraea) qui sont les hôtes habituels des terres maigres. Ainsi, le caractère floristique de la panne humide résulte des qualités du sol qui est humide, stérile et calcaire. Et la mer, dont nous entendons déferler les vagues, n'exerce-t-elle donc aucune influence? Elle est bien faible, en vérité*”. Hieruit blijkt al een sterke nadruk op het voedselarme karakter als voornaamste vegetatiebepalende kenmerk van de duinplassen. Kranswieren zijn door Massart (l.c.) uit de tabel weggelaten, maar werden blijkbaar ook niet veel opgetekend. De tekst vermeldt voor het duingebied enkel *Chara aspera* (p. 106) voor een, alras voor bebouwing opgevuld, jachtputje tussen Koksijde en Oostduinkerke (samen met o.a. *Anagallis tenella*, *Baldellia ranunculoides*, *Liparis loeselii*, *Littorella uniflora* en *Potamogeton alpinus*).

Sommige van die ‘lokale’ soorten hebben, in meer of mindere mate, tot op heden standgehouden. *Cladium mariscus*, bijvoorbeeld, was ooit plaatselijk talrijk, maar groeit nu enkel nog in beperkte mate in de Westhoek (Provoost et al. 2010). Andere zal men nu tevergeefs in de Vlaamse kustduinen gaan zoeken maar worden nog wel gerekend bij de actuele verwachtingen voor Nederlandse duinwateren: *Eleocharis acicularis*, *E. multicaulis*, *Callitriche hamulata*, *Menyanthes trifoliata*¹⁸, *Myriophyllum alterniflorum*, *Potamogeton gramineus*, *Ranunculus lingua* (Verdonschot & Janssen 2000; Bal et al. 2001), al is het soms voor deze met zachter en zuurder water in de minder kalkrijke

¹⁷ In dit rapport wordt voor *Stuckenia pectinata* nog de meer ingeburgerde benaming gebruikt.

¹⁸ De aanwezigheid van waterdrieblad in WAD003 wijten we aan introductie.

taxon	winterplas	permanente plas	permanente plas met hoefdieren
<i>Agrostis stolonifera</i>	+++++	+++++	+++++
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	-	-	+++
<i>Anagallis tenella</i>	-	+++	-
<i>Apium repens</i>	-	-	+
<i>Baldellia ranunculoides</i>	-	++	-
<i>Berula erecta</i>	-	-	+++
<i>Cardamine pratensis</i>	-	-	+++
<i>Carex acuta?</i> (riparia?)	++++	++++	++++
<i>Carex arenaria</i>	+++++	+++	+++
<i>Carex nigra?</i>	-	-	++++
<i>Carex trinervis</i>	++	-	-
<i>Carex viridula</i> var. <i>pulchella</i>	-	-	++++
<i>Chenopodium rubrum</i>	-	-	++++
<i>Echinochloa crus-galli</i>	-	-	+++++
<i>Eleocharis palustris</i>	-	+++++	+++++
<i>Equisetum palustre</i>	-	+++	-
<i>Galium palustre</i>	-	-	++++
<i>Glyceria fluitans</i>	-	-	++++
<i>Groenlandia densa</i>	-	++++	++++
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	-	+++++	+++++
<i>Iris pseudacorus</i>	-	-	++
<i>Isolepis setacea</i>	-	+	-
<i>Juncus articulatus</i>	+++++	+++++	+++++
<i>Lemna minor</i>	-	-	++
<i>Littorella uniflora</i>	-	++	-
<i>Lysimachia vulgaris</i>	-	-	++++
<i>Mentha aquatica</i>	-	+++++	+++++
<i>Myosotis cespitosa</i>	-	+++++	+++++
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	-	+++	++++
<i>Nasturtium officinale</i>	-	++	-
<i>Persicaria amphibia</i>	-	+++++	+++++
<i>Persicaria maculata</i>	-	-	++++
<i>Potamogeton alpinus</i>	-	++++	-
<i>Potamogeton crispus</i>	-	-	++
<i>Potentilla anserina</i>	-	++++	++++
<i>Prunella vulgaris</i>	-	++++	++++
<i>Ranunculus aquatilis</i>	-	-	++
<i>Ranunculus flammula</i>	-	+++++	+++++
<i>Ranunculus repens</i>	-	-	+++
<i>Ranunculus trichophyllus</i>	-	-	++++
<i>Samolus valerandi</i>	-	++++	++++
<i>Scutellaria galericulata</i>	-	-	++
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	-	-	++
<i>Veronica scutellata</i>	-	-	++
<i>Zannichellia palustris</i>	-	-	++

Tabel 3.2 Aanwezigheid van plantensoorten in duinplassen van de Westkust volgens Massart (2012). + zeer zeldzaam, ++ zeldzaam, +++ vrij zeldzaam, ++++ algemeen, +++++ zeer algemeen.

delen ten noorden van Bergen en op de Waddeneilanden. Moerassige standplaatsen met enige veenvorming (cf. Doolaeghe - HAN) lijken een voor de hand liggende verklaring voor het optreden van dergelijke soorten, maar ook oudere brakwaterafzettingen die aan het oppervlak gebracht

worden (oxidatie van sulfiderijke klei en veen) kunnen aan de basis liggen van meer geschikte omstandigheden.

Na WOII kregen permanente plassen maar weinig aandacht. Duvigneaud (1947) vermeldt enkel *Chara hispida*, *C. vulgaris*, *Groenlandia densa*, *Myriophyllum* en *Potamogeton coloratus* voor dieper water en een verlandingsvegetatie met *Drepanocladus aduncus* en *Eleocharis palustris*, waarin *Carex trinervis* en *Hydrocotyle vulgaris* hogerop toenemen. Voor Lambinon (1956) volstaan vijf lijntjes om een 'verarmd' *Myriophylleto-Nupharetum* met *Chara*, *Hippuris vulgaris*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton densus*, *Ranunculus trichophyllus* en *Lemna minor* te rapporteren voor bomkraters aan de Westkust. Hoewel strikt genomen geen duinplassen en beladen met een historiek van beduidende verstoringen, vertonen de inlagen van de Fonteintjes qua vegetatie hiermee wel aanzienlijke overeenkomsten (Vanhecke 1993, 1994). Juist in de meest gelijkaardige depressies duiken er enkele minder tolerante soorten (*Apium inundatum*, *Chara aculeolata*, *C. hispida*, *Potamogeton coloratus*) regelmatig op.

Denys & Packet (2004) geven een overzicht van de voor 1950 in duinplassen geregistreerde kranswieren. Met slechts acht soorten, was de verscheidenheid ook toen al kleiner dan in onze buurlanden. *Chara vulgaris* (vooral var. *longibracteata*, in mindere mate var. *papillata*¹⁹), *C. hispida*, *C. baltica* en *C. globularis* waren de voornaamste soorten; *C. aculeolata*, *C. aspera* en *C. contraria* waren minder frequent. Er zijn ook een paar waarnemingen van *Nitella translucens*, doorgaans meer een zachtwatersoort. De Westkust lijkt in die periode beter van kranswieren voorzien te zijn dan het oosten. Na 1950 zijn *C. aspera*, *C. baltica* en *N. translucens* niet meer in het duingebied ingezameld.

Een heel ander uitgangspunt van waaruit de typische begroeiing van onze duinplassen beschouwd kan worden geeft een experiment van Massart (1908b), die in een in 1902 in de duinen van Koksijde uitgegraven plas, een hele reeks planten uit zowel duin als polder introduceerde. *Agrostis stolonifera*, *Baldellia ranunculoides*, *Carex arenaria*, *C. acuta/riparia*, *C. hirta*, *C. oederi*, *Centaureum erythraea*, *Chara aspera*, *C. hispida*, *C. vulgaris*, *Juncus articulatus*, *Glechoma hederacea*, *Herminium monorchis*, *Epipactis palustris*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Linum catharticum*, *Littorella uniflora*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Myosotis laxa*, *Mentha aquatica*, *Parnassia palustris*, *Prunella vulgaris*, *Ranunculus flammula*, *Sagina nodosa*, *Samolus valerandi*, *Schoenus nigricans* en *Solanum dulcamara* afkomstig uit de duinen groeiden er voorspoedig, evenals *Eleocharis palustris*, *Iris pseudacorus* en *Rumex hydrolapathum* die uit de polders werden aangevoerd. *Alisma plantago-aquatica*, *Carex riparia*, *C. vulpina*, *Glyceria aquatica*, *Groenlandia densa*, *Lemna trisulca*, *Myriophyllum verticillatum*, *Nasturtium officinale*, *Persicaria amphibia*, *Ranunculus aquatilis*, *Scirpus lacustris*, *S. maritimus* en *Phragmites australis* vanuit de polders vertoonden een lagere fitness (geen bloei en/of geringe groei) en nog andere stierven snel (*Ceratophyllum demersum*, *Hippuris vulgaris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Potamogeton pectinatus*, *Ranunculus sceleratus*, *Spirodela polyrhiza*, *Wolffia arrhiza*, *Zannichellia palustris*, etc.).

3.1.2 De huidige vegetatie

3.1.2.1 Duinpoelen versus andere a priori poeltypen

Om de huidige vegetatie van de duinpoelen te karakteriseren is het zinvol om eerst na te gaan of en zo ja hoe, deze nog wel verschilt met die van poelen in het aangrenzende poldergebied, temeer daar beide gebieden eerder gradueel in elkaar over gaan. Daarnaast zijn er in het duingebied eveneens enclaves met specifieke vegetatiebepalende omstandigheden. Het is nodig om eerst te bepalen wat als 'duinwateren' zal worden opgevat, alvorens hiervoor verwachtingen te onderzoeken.

¹⁹ De diverse 'variëteiten' van *Chara vulgaris* verdienen hoogstwaarschijnlijk geen formele rang.

3.1.2.1.1 Globale vegetatiesamenstelling

Door MRPP is nagegaan of de vijf poeltypen op basis van hun vegetatiesamenstelling al dan niet onderling verschillen. Omdat verschillen meer of minder tot uiting kunnen komen al naargelang de groep van planten waar naar gekeken wordt, zijn verschillende opties doorgerekend: alle taxa tezamen, alle vaatplanten die niet aan open water zijn gebonden, alle watergebonden taxa en enkel de watergebonden vaatplanten.

Als alle taxa in acht genomen worden met hun originele abundantiescores duidt het resultaat wel op beduidende verschillen, maar de effectgrootte (A) is laag en dit is eveneens zo voor de classificatiesterkte (CS; Tabel 3.3). Niettemin zijn er enkele (zwakke) patronen merkbaar. De groep getij scheidt zich het sterkst af van de overige poeltypen. De opt-groep leunt het sterkst aan bij duin, gevolgd door odp en vervolgens polder. De kleine groepjes opt en getij vertonen, niet onverwacht, een kleinere heterogeniteit dan de grotere, terwijl de duinopnamen onderling wat sterker verschillen dan deze uit polder en odp (Figuur 3.1). Het resultaat verschilt nauwelijks indien mossen en draadalgen niet worden meegenomen (niet getoond). De effectgrootte en classificatiesterkte nemen iets toe als enkel de vaatplanten die geen echte waterplanten zijn in de analyse beschouwd worden; de heterogeniteit wordt wat groter in opt (Tabel 3.4, Figuur 3.1).

poeltype	duin	odp	polder	opt	getij
n	270	30	88	5	10
A = 0,030	P = 0,001	exp WG 0,851	obs WG 0,825	CS = 0,035	
<u>duin</u>	WG 0,850	-	-	-	-
<u>odp</u>	BG 0,847	WG 0,807	-	-	-
<u>polder</u>	BG 0,859	BG 0,822	WG 0,795	-	-
<u>opt</u>	BG 0,832	BG 0,824	BG 0,825	WG 0,627	-
<u>getij</u>	BG 0,951	BG 0,947	BG 0,905	BG 0,930	WG 0,611
WG avg 0,842	BG avg D 0,860	overall avg D 0,851			

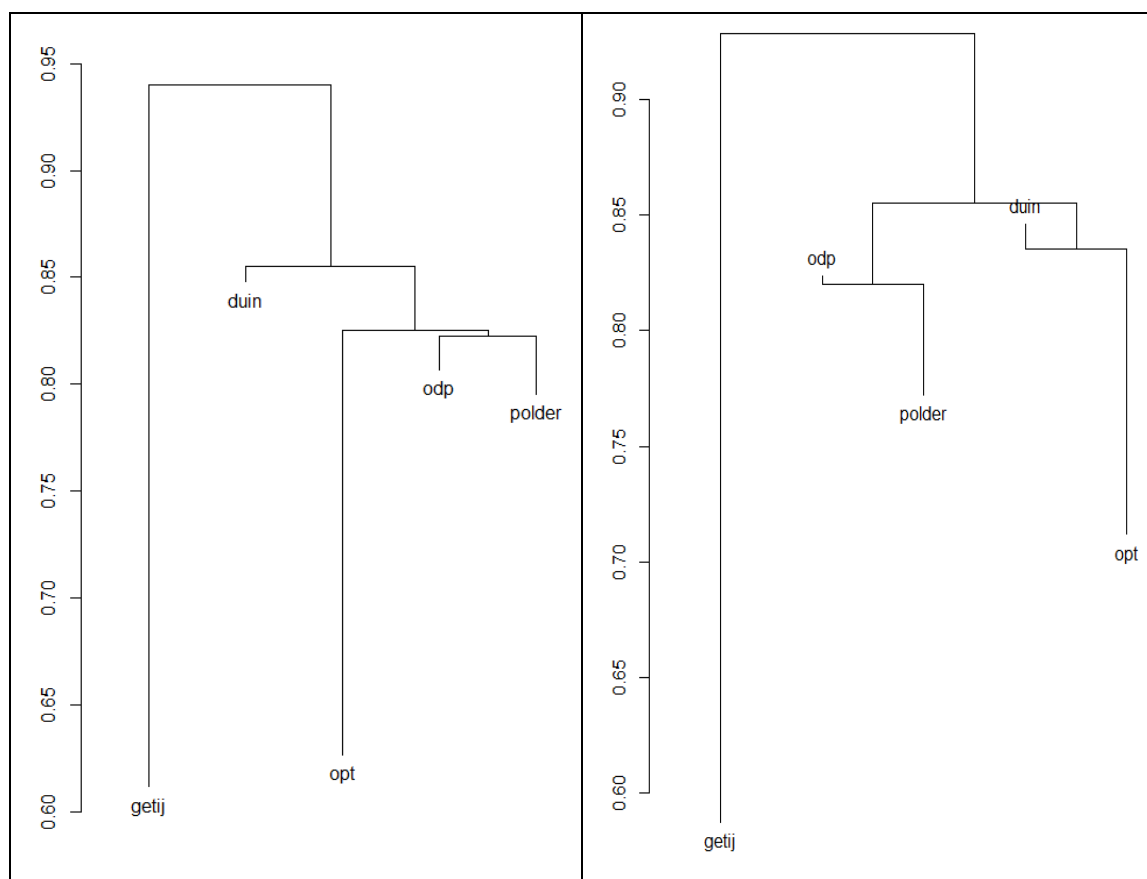
Tabel 3.3 Resultaat van MRPP voor alle opnamen met alle taxa (op basis van Bray-Curtis-afstand en niet-getransformeerde abundanties, 1000 permutaties). A: 'chance-corrected within-group agreement', WG: 'average within group distance', obs: waargenomen, exp: verwacht, CS: 'classification strength', BG 'average between group distance', avg: gemiddelde, D: 'distance'.

poeltype	duin	odp	polder	opt	getij
N	260	30	88	5	10
A = 0,034	P = 0,001	expWG 0,849	obs WG 0,820	CS = 0,039	
<u>duin</u>	WG 0,846	-	-	-	-
<u>odp</u>	BG 0,860	WG 0,824	-	-	-
<u>polder</u>	BG 0,854	BG 0,820	WG 0,772	-	-
<u>opt</u>	BG 0,835	BG 0,870	BG 0,825	WG 0,712	-
<u>getij</u>	BG 0,942	BG 0,937	BG 0,889	BG 0,913	WG 0,587
WG avg 0,838	BG avg D 0,859	overall avg D 0,849			

Tabel 3.4 Resultaat van MRPP met enkel niet aan open water gebonden vaatplanten (op basis van Bray-Curtis-afstand en niet-getransformeerde abundanties, 1000 permutaties). A: 'chance-corrected within-group agreement', WG: 'average within group distance', obs: waargenomen, exp: verwacht, CS: 'classification strength', BG 'average between group distance', avg: gemiddelde, D: 'distance'.

Als enkel naar de watergebonden taxa (incl. watermosses en algen) wordt gekeken, verkleint het scheidend vermogen en leunt opt sterker aan bij polder en odp dan bij duin (Tabel 3.5, Figuur 3.2). De enkele getij-opnamen verschillen hiermee onderling volledig van elkaar, maar deze hebben sowieso erg weinig waterplanten. Het resultaat is terug wat beter als enkel de vaathydrofyten in de

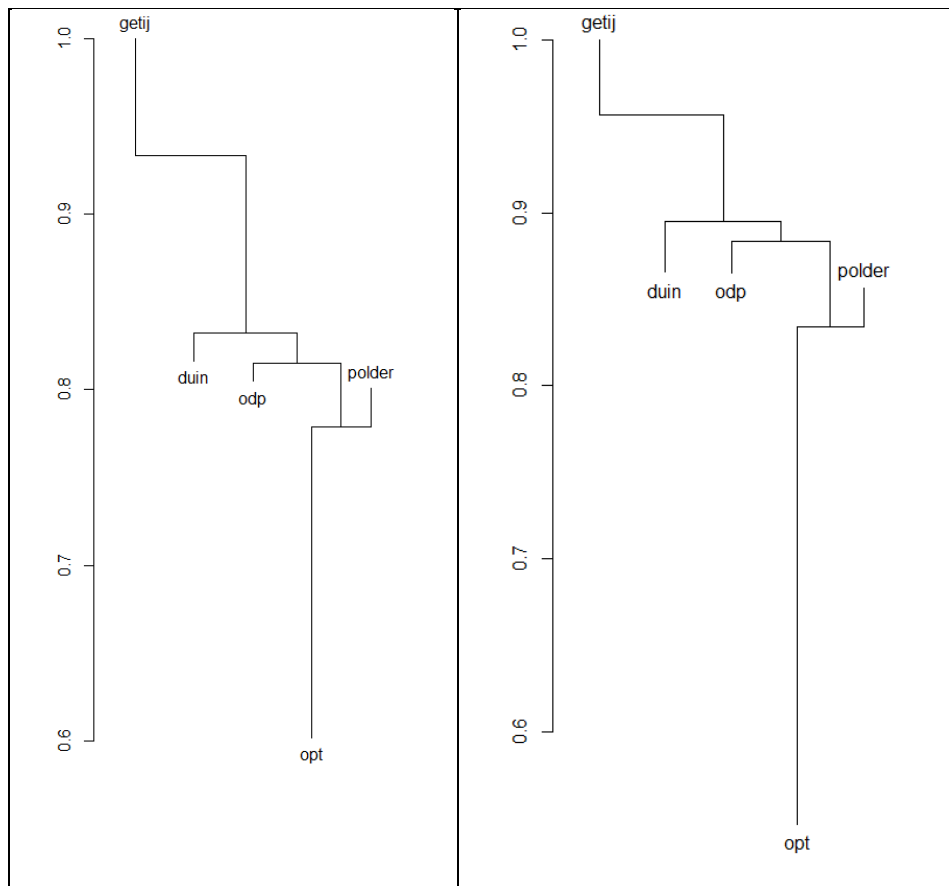
analyse worden meegenomen (Tabel 3.6, Figuur 3.2). De afstand tussen duin en opt is dan het grootst.



Figuur 3.1 Dissimilariteitsdendrogram van de *a priori* poeltypen op basis van alle taxa (links) of niet aan open water gebonden taxa (rechts). Horizontale lijnen geven de gemiddelde dissimilariteit tussen de groepen weer, verticale lijnen verbinden deze met de gemiddelde dissimilariteit binnen de groep.

poeltype	duin	odp	polder	opt	getij
n	234	28	74	5	4
A = 0,017	P = 0,001	exp WG 0,825	obs WG 0,811	CS = 0,024	
<u>duin</u>	WG 0,816	-	-	-	-
<u>odp</u>	BG 0,826	WG 0,805	-	-	-
<u>polder</u>	BG 0,836	BG 0,816	WG 0,801	-	-
<u>opt</u>	BG 0,826	BG 0,800	BG 0,779	WG 0,602	-
<u>getij</u>	BG 0,940	BG 0,944	BG 0,912	BG 0,892	WG 1,000
WG avg 0,815	BG avg D 0,835	overall avg D 0,825			

Tabel 3.5 Resultaat van MRPP met enkel waterplanten (op basis van Bray-Curtis-afstand en niet-getransformeerde abundanties, 1000 permutaties). A: 'chance-corrected within-group agreement', WG: 'average within group distance', obs: waargenomen, exp: verwacht, CS: 'classification strength', BG 'average between group distance', avg: gemiddelde, D: 'distance'.



Figuur 3.2 Dissimilariteitsdendrogram van de *a priori* poeltypen op basis van alle waterplanten (links) en enkel de vaatwaterplanten (rechts). Horizontale lijnen geven de gemiddelde dissimilariteit tussen de groepen weer, verticale lijnen verbinden deze met de gemiddelde dissimilariteit binnen de groep.

poeltype	duin	odp	polder	opt	getij
n	212	27	72	5	3
A = 0,023	P = 0,001	exp WG 0,880	obs WG 0,860	CS = 0,036	
<u>duin</u>	WG 0,866	-	-	-	-
<u>odp</u>	BG 0,893	WG 0,865	-	-	-
<u>polder</u>	BG 0,893	BG 0,883	WG 0,856	-	-
<u>opt</u>	BG 0,928	BG 0,887	BG 0,834	WG 0,546	-
<u>getij</u>	BG 0,963	BG 0,984	BG 0,936	BG 0,858	WG 1,000
WG avg 0,865	BG avg D 0,895	overall avg D 0,880			

Tabel 3.6 Resultaat van MRPP met enkel vaatwaterplanten (op basis van Bray-Curtis-afstand en niet-getransformeerde abundanties, 1000 permutaties). A: 'chance-corrected within-group agreement', WG: 'average within group distance', obs: waargenomen, exp: verwacht, CS: 'classification strength', BG 'average between group distance', avg: gemiddelde, D: 'distance'.

In Tabel 3.7 worden de effectgrootte en classificatiesterkte voor de voorgaande taxaselecties met originele abundantiescores vergeleken met deze die bekomen worden met als aan-/afwezigheid of 'hoeveelheid 2' getransformeerde abundanties. In alle gevallen geeft aan-/afwezigheid het beste resultaat, waarbij het effect het grootst lijkt bij de watergebonden vegetatie. Met de andere transformatie is de scheiding slechter. Verschillen tussen de groepen uit zich dus blijkbaar het sterkst in het aanwezige soortenspectrum en vooral in taxa die met lage abundantie optreden; met andere woorden, ze zijn eerder kwalitatief dan kwantitatief.

	A			CS		
transformatie	p/a	origineel	hoeveelheid 2	p/a	origineel	hoeveelheid 2
alle	0,033 (10)	0,030	0,025 (-17)	0,039 (11)	0,035	0,029 (-17)
niet-watergebonden vaatplanten	0,036 (6)	0,034	0,027 (-24)	0,043 (10)	0,039	0,032 (-18)
watergebonden taxa	0,019 (12)	0,017	0,012 (-29)	0,028 (17)	0,024	0,019 (21)
vaathydrofyten	0,027 (17)	0,023	0,016 (-30)	0,042 (17)	0,036	0,025 (31)

Tabel 3.7 Effectgrootte (A) en classificatiesterkte (CS) voor de *a priori* poeltypen op basis van MRPP-analyse met originele of getransformeerde abundanties bij verschillende taxaselecties (p/a: aan-/afwezigheid). Tussen haakjes het relatieve verschil (%) ten opzichte van de originele abundantiescores.

3.1.2.1.2 Indicatorsoorten en gecorreleerde taxa

Een eerste multilevel patroonanalyse met alle poeltypen volgens hun situering en alle taxa met de ongewijzigde abundantiescores signaleert enkel indicatoren voor de weinige poelen die door het getij beïnvloed worden en voor deze op opgespoten gronden (Tabel 3.8). In de eerste komen een aantal zouttolerante planten regelmatig voor zoals *Atriplex prostrata*, *Boboschoenus maritimus*, *Spergularia salina*, *Glaux*, *Salicornia*, *Juncus ambiguus*, *J. gerardi*, *J. maritimus*, occasioneel ook zeldzaamheden zoals *Ruppia maritima*. Voor opt is de hoogste IndVal-score voor *Pulicaria dysenterica* niet onverwacht. De associatie is ook vrij sterk voor *Ranunculus baudotii* en *Zannichellia palustris*, maar bij deze laatste is dit enkel omdat hier de ondersoort niet vastgesteld kon worden. *Calamagrostis epigejos*, de dominante soort op veel opgespoten terreinen, sluit het rijtje af. *Mentha aquatica* is de enige soort die – op het randje – voor de gehele duinzone (duin+odp+opt) kenmerkend genoemd kan worden; bij uitbreiding met polder is dit *Eleocharis palustris*. *Phragmites* is dan weer minder aan te treffen in duin. Er worden geen indicatoren voor het duintype afzonderlijk gevonden, noch voor polder of de overgangszone tussen beide. Globaal genomen blijven er vrij veel indicatoren over voor getij (13, waaronder opvallend veel ‘gewenste’ soorten) en enkele voor opt (4), maar verder is er enkel de indicatie van riet voor alle opnamen die niet tot duin gerekend worden.

Als er naar de correlatie met groepen gekeken wordt zien men grotendeels dezelfde taxa in gelijkaardige volgorde opduiken. Enkel bij opt, odp en de gecombineerde groepen zijn er wat verschillen. *Ranunculus aquatilis*, bijvoorbeeld, komt wat meer voor in duin+odp dan elders, *Phragmites* in odp+polder en *Salix cinerea* in odp. Enkele soorten zijn ook wat beter vertegenwoordigd in de combinatie duin+odp+polder. *In globo* zijn er enkel bij getij en opt enkele soorten die hier duidelijk abundanter zijn.

Als enkel de poeltypen duin, odp en polder vergeleken worden is er een groter aantal taxa dat op een bepaald type kan wijzen, zij het met veelal lagere scores (Tabel 3.9). Daarbij is *Samolus valerandi* de enige soort voor duin. Voor duin+odp zijn dit, onder meer, *Lycopus europaeus*, de waterranonkels *Ranunculus aquatilis* en *R. trichophyllus* en de ‘duinplanten’ *Juncus subnodulosus*, *Chara hispida*, *Hydrocotyle vulgaris* en *Salix repens*. *Salix cinerea*, *Hippuris* en *Potamogeton coloratus* lijken een iets meer specifieke associatie met odp te vertonen, net zoals enkele ruigere soorten (*Rumex hydrolapathum*, *Phalaris arundinacea*, *Carex acutiformis*, *Galium aparine*). Het meer voedselrijke karakter vinden we ook terug bij odp+polder: *Phragmites australis*, *Persicaria amphibia*, *Ranunculus sceleratus*,... Tot slot worden *Potamogeton pectinatus* en *Limosella aquatica* als zwakke indicatoren voor polder aangegeven. Corrigeert men evenwel voor de talrijke testen, dan blijft maar een gering aantal indicatorsoorten over: drie voor odp (*Callitriche* sp., *Salix cinerea* en de exoot *Lemna minuta*) en eentje voor odp+polder (*Phragmites*). Naast *Samolus valerandi* zijn er zijn niettemin nog aardig wat taxa waarvan de vertegenwoordiging juist in duin het best is. *Juncus articulatus*, *Ranunculus trichophyllus* en *Lythrum salicaria* vertonen zelfs een iets hogere correlatie. Voor een deel zijn het dezelfde soorten die duin+odp indiceren. *Juncus subnodulosus* heeft de sterkste correlatie met die combinatie. *Salix cinerea* en *S. viminalis* groeien blijkbaar het meest in odp.

groep(en)	taxon	indval.g	P	P_{Holm}	r_{pb}	P	P_{Holm}
<u>getij</u>	<i>Atriplex prostrata</i> ^O	0,878	0,0001	0,003	0,818	0,0001	0,003
	<i>Spergularia salina</i> ^G	0,816	0,0001	0,003	0,745	0,0001	0,003
	<i>Glaux maritima</i> ^G	0,804	0,0001	0,003	0,710	0,0001	0,003
	<i>Bolboschoenus maritimus</i> ^O	0,764	0,0001	0,003	0,657	0,0004	0,01
	<i>Salicornia europaea</i> ^G	0,741	0,0001	0,003	0,644	0,0003	0,008
	<i>Juncus ambiguus</i>	0,738	0,0001	0,003	0,694	0,0001	0,003
	<i>Juncus maritimus</i> ^G	0,656	0,0001	0,003	0,574	0,0001	0,003
	<i>Juncus gerardi</i> ^G	0,606	0,001	0,02	0,492	0,005	ns
	<i>Potentilla anserina</i> ^O	0,603	0,0008	0,01	0,456	0,007	ns
	<i>Limonium vulgare</i> ^G	0,574	0,001	0,02	0,457	0,0007	0,02
	<i>Atriplex littoralis</i> ^G	0,471	0,0008	0,01	0,408	0,0007	0,02
	<i>Suaeda maritima</i> ^G	0,466	0,002	0,02	0,401	0,01	ns
	<i>Oenanthe lachenalii</i> ^G	0,449	0,005	ns	0,396	0,009	ns
	<i>Plantago major</i>	0,397	0,04	ns	-	-	-
	<i>Artemisia maritima</i> ^G	0,333	0,03	ns	0,302	0,03	ns
	<i>Ruppia maritima</i> ^G	0,333	0,04	ns	0,302	0,04	ns
	<i>Triglochin maritima</i> ^G	0,333	0,03	ns	0,302	0,03	ns
<u>opt</u>	<i>Pulicaria dysenterica</i> ^O	0,830	0,0001	0,003	0,771	0,0001	0,003
	<i>Zannichellia palustris</i>	0,799	0,0001	0,003	0,741	0,0001	0,003
	<i>Ranunculus baudotii</i> ^O	0,739	0,0003	0,006	0,675	0,0003	0,008
	mossen (indet.)	0,687	0,001	0,02	0,552	0,001	0,03
	<i>Chara vulgaris</i> ^N	0,522	0,01	ns	0,418	0,02	ns
	<i>Ranunculus flammula</i> ^G	0,432	0,01	ns	0,391	0,006	ns
	<i>Carex</i> sp.	0,419	0,02	ns	0,373	0,01	ns
	<i>Calamagrostis epigejos</i> ^O	0,414	0,02	ns	0,372	0,02	ns
	<i>C. vulgaris</i> var. <i>papillata</i> ^G	-	-	-	0,339	0,04	ns
<u>odp</u>	<i>Lemna minuta</i> ^O	0,401	0,04	ns	-	-	-
	<i>Salix cinerea</i>	-	-	-	0,355	0,04	ns
<u>duin+opt</u>	<i>Mentha aquatica</i> ^O	-	-	-	0,435	0,01	ns
<u>duin+odp</u>	<i>Ranunculus aquatilis</i> ^G	-	-	-	0,349	0,04	ns
<u>duin+opt+odp</u>	<i>Mentha aquatica</i> ^O	0,590	0,03	ns	-	-	-
<u>odp+polder</u>	<i>Phragmites australis</i> ^O	-	-	-	0,436	0,01	ns
<u>duin+odp+polder</u>	<i>Lemna minuta</i> ^O	-	-	-	0,377	0,03	ns
	<i>Typha latifolia</i> ^O	-	-	-	0,363	0,04	ns
	<i>Salix alba</i> ^N	-	-	-	0,350	0,05	ns
<u>duin+opt+odp+polder</u>	<i>Eleocharis palustris</i> ^O	0,701	0,008	ns	0,404	0,02	ns
	draadalgen	-	-	-	0,407	0,02	ns
<u>getij+opt+odp+polder</u>	<i>Phragmites australis</i> ^O	0,796	0,0001	0,003	-	-	-

Tabel 3.8 Taxa met beduidende IndVal-scores en correlaties bij vergelijking van alle *a priori* poeltypen op basis van originele abundantiescores van alle taxa (MPA, enkel taxa waarvoor $P \leq 0,05$; indval.g is de vierkantswortel van de IndVal-waarde volgens Dufrène & Legendre 1997, r_{pb} is de punt-biseriële correlatiecoëfficiënt; P_{Holm} -waarden zijn gecorrigeerd voor meervoudige testen; ns niet beduidend). ^G gewenste soort, ^O ongewenste soort, ^N neutrale soort voor duinen (zie 2.1.4.1).

Indien het duintype gecontrasteerd wordt met poelen die in de polder gelegen zijn wordt het lijstje indicatoren voor beide typen merklijk langer, weerom echter met eerder lage indval-scores (Tabel 3.10). Het beeld beantwoordt wel vrij goed aan de klassieke verwachtingen: duinpoelen herkent men het best aan *Lycopus europaeus*, waterranonkels (evenwel excl. *Ranunculus baudotii*), *Chara* spp., *Juncus subnodulosus*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Samolus* en *Salix repens*; polderpoelen onder meer aan *Phragmites*, *Ranunculus sceleratus*, *Potamogeton pectinatus*, *Lemna trisulca*, *Limosella aquatica*, *Sparganium erectum*, *Glyceria maxima*, *Oenanthe fistulosa*, etc. Respectievelijk vindt men bovendien

bijv. ook meer *Mentha aquatica*, *Juncus articulatus* en *Salix cinerea* in de duinen. Hoewel het aantal indicatorsoorten voor beide groepen vergelijkbaar is, zijn er duidelijk meer taxa die hun beste vertegenwoordiging in duinpoelen hebben dan in polderwatertjes.

type	soort	indval.g	P	P _{Holm}	r _{pb}	P	P _{Holm}
duin	<i>Samolus valerandi</i> ^G	0,348	0,02	ns	0,270	0,001	0,05
	<i>Juncus articulatus</i> ^O	-	-	-	0,297	0,001	0,04
	<i>Ranunculus trichophyllus</i> ^G	-	-	-	0,297	0,0003	0,01
	<i>Lythrum salicaria</i> ^N	-	-	-	0,285	0,001	0,04
	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> ^O	-	-	-	0,269	0,0007	0,03
	<i>Mentha aquatica</i> ^O	-	-	-	0,239	0,006	ns
	<i>Lycopus europaeus</i> ^O	-	-	-	0,231	0,008	ns
	<i>Chara hispida</i> ^G	-	-	-	0,218	0,006	ns
	<i>Carex arenaria</i> ^G	-	-	-	0,209	0,009	ns
	<i>Groenlandia densa</i> ^O	-	-	-	0,185	0,02	ns
	<i>Ranunculus repens</i> ^O	-	-	-	0,184	0,04	ns
	<i>Chara vulgaris</i> var. <i>papillata</i> ^G	-	-	-	0,180	0,04	ns
	<i>Rumex crispus</i> ^O	-	-	-	0,179	0,02	ns
	<i>Scirpus tabernaemontani</i> ^O	-	-	-	0,178	0,05	ns
duin+odp	<i>Lycopus europaeus</i> ^O	0,472	0,005	ns	-	-	-
	<i>Ranunculus aquatilis</i> ^G	0,445	0,01	ns	0,234	0,008	ns
	mossen (indet.)	0,445	0,02	ns	0,199	0,03	ns
	<i>Chara globularis</i> ^O	0,439	0,01	ns	0,202	0,02	ns
	<i>Lythrum salicaria</i> ^N	0,431	0,006	ns	-	-	-
	<i>Ranunculus trichophyllus</i> ^G	0,427	0,009	ns	-	-	-
	<i>Juncus subnodulosus</i> ^G	0,424	0,005	ns	0,249	0,002	ns
	<i>Chara hispida</i> ^G	0,387	0,01	ns	-	-	-
	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> ^O	0,370	0,02	ns	-	-	-
	<i>Salix repens</i> ^G	-	-	-	0,173	0,03	ns
odp	<i>Salix cinerea</i>	0,514	0,0004	0,01	0,295	0,0005	0,02
	<i>Lemna minuta</i> ^O	0,401	0,0008	0,03	0,240	0,002	ns
	<i>Callitriche</i> sp. (breed) ^O	0,342	0,002	0,05	0,212	0,005	ns
	<i>Juncus bufonius</i> ^O	0,338	0,03	ns	-	-	-
	<i>Salix viminalis</i> ^N	0,333	0,002	ns	0,261	0,0008	0,03
	<i>Rumex hydrolapathum</i> ^O	0,274	0,01	ns	0,196	0,009	ns
	<i>Phalaris arundinacea</i> ^O	0,268	0,01	ns	0,163	0,03	ns
	<i>Rubus</i> sp.	0,264	0,03	ns	0,174	0,02	ns
	<i>Carex acutiformis</i> ^O	0,258	0,006	ns	0,213	0,006	ns
	<i>Galium aparine</i> ^O	0,253	0,008	ns	0,201	0,01	ns
	<i>Hippuris vulgaris</i> ^O	0,248	0,01	ns	0,195	0,006	ns
	<i>Calliergonella cuspidata</i>	0,245	0,01	ns	0,184	0,01	ns
	<i>Potamogeton coloratus</i> ^G	0,244	0,009	ns	0,191	0,007	ns
	<i>Populus</i> sp.	0,234	0,02	ns	0,150	0,04	ns
	<i>Glyceria maxima</i> ^O	0,221	0,05	ns	0,149	0,05	ns
	<i>Typha latifolia</i> ^O	-	-	-	0,211	0,02	ns
	<i>Alisma plantago-aquatica</i> ^O	-	-	-	0,195	0,03	ns
	<i>Persicaria amphibia</i> ^O	-	-	-	0,192	0,04	ns
odp+polder	<i>Phragmites australis</i> ^O	0,795	0,0001	0,004	0,367	0,0001	0,0044
	<i>Persicaria amphibia</i> ^O	0,425	0,002	ns	-	-	-
	<i>Ranunculus baudotii</i> ^O	0,422	0,004	ns	-	-	-
	<i>Ranunculus sceleratus</i> ^O	0,415	0,005	ns	-	-	-
	<i>Lemna trisulca</i> ^O	0,342	0,02	ns	-	-	-

type	soort	indval.g	P	P_{Holm}	r_{pb}	P	P_{Holm}
	<i>Zannichellia palustris</i>	0,287	0,03	ns	-	-	-
	<i>Berula erecta</i> ^O	0,281	0,01	ns	-	-	-
duin+polder	<i>Ranunculus</i> subgen. <i>Batrachium</i> sp. ^G	0,384	0,04	ns	0,209	0,018	ns
	<i>Bolboschoenus maritimus</i> ^O	-	-	-	0,205	0,02	ns
	<i>Chara virgata</i> ^G	-	-	-	0,177	0,04	ns
polder	<i>Potamogeton pectinatus</i> ^O	0,347	0,01	ns	0,237	0,003	ns
	<i>Limosella aquatica</i> ^G	0,258	0,006	ns	0,197	0,005	ns
	<i>Ranunculus baudotii</i> ^O	-	-	-	0,190	0,04	ns
	<i>Juncus effusus</i> ^O	-	-	-	0,167	0,04	ns

Tabel 3.9 Taxa met beduidende IndVal-scores en correlaties bij vergelijking van de *a priori* poeltypen duin, odp en polder op basis van originele abundantiescores van alle taxa (MPA, enkel taxa waarvoor $P \leq 0,05$; indval.g is de vierkantswortel van de IndVal-waarde volgens Dufrène & Legendre 1997, r_{pb} is de punt-biseriële correlatiecoëfficiënt; P_{Holm} -waarden zijn gecorrigeerd voor meervoudige testen; ns niet beduidend). ^G gewenste soort, ^O ongewenste soort, ^N neutrale soort voor duinen (zie 2.1.4.1).

type	soort	indval.g	P	P_{Holm}	r_{pb}	P	P_{Holm}
duin	<i>Lycopus europaeus</i> ^O	0,478	0,0004	0,01	0,299	0,0001	0,004
	<i>Lythrum salicaria</i> ^N	0,448	0,0004	0,01	0,301	0,0001	0,004
	<i>Ranunculus trichophyllus</i> ^G	0,440	0,0005	0,01	0,297	0,0001	0,004
	<i>Chara globularis</i> ^O	0,428	0,002	0,03	0,26	0,0001	0,004
	<i>Juncus subnodulosus</i> ^G	0,422	0,0004	0,01	0,29	0,0001	0,004
	<i>Ranunculus aquatilis</i> ^G	0,417	0,004	ns	0,238	0,0001	0,004
	<i>Chara hispida</i> ^G	0,399	0,0009	0,02	0,269	0,0001	0,004
	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> ^O	0,385	0,0005	0,01	0,275	0,0001	0,004
	<i>Samolus valerandi</i> ^G	0,348	0,006	ns	0,231	0,0002	0,006
	<i>Chara vulgaris</i> var. <i>papillata</i> ^G	0,318	0,02	ns	0,194	0,002	0,04
	<i>Salix repens</i> ^G	0,292	0,01	ns	0,192	0,002	0,04
	<i>Carex arenaria</i> ^G	0,265	0,02	ns	0,182	0,004	ns
	<i>Chara contraria</i> var. <i>hispidula</i> ^G	0,258	0,02	ns	0,172	0,006	0,04
	<i>Mentha aquatica</i> ^O	-	-	-	0,288	0,0001	0,004
	<i>Juncus articulatus</i> ^O	-	-	-	0,284	0,0001	0,004
	mossen (indet.)	-	-	-	0,221	0,0002	0,006
	<i>Salix cinerea</i>	-	-	-	0,196	0,0009	0,02
	<i>Ranunculus repens</i> ^O	-	-	-	0,165	0,005	ns
	<i>Groenlandia densa</i> ^O	-	-	-	0,161	0,01	ns
	<i>Myosotis palustris</i> ^O	-	-	-	0,160	0,02	ns
	<i>Rumex crispus</i> ^O	-	-	-	0,155	0,02	ns
	<i>Juncus buffonius</i> ^O	-	-	-	0,153	0,02	ns
	<i>Carex hirta</i> ^O	-	-	-	0,146	0,02	ns
	<i>Iris pseudacorus</i> ^O	-	-	-	0,134	0,02	ns
polder	<i>Phragmites australis</i> ^O	0,752	0,0001	0,003	0,426	0,0001	0,004
	<i>Ranunculus baudotii</i> ^O	0,440	0,0002	0,006	0,244	0,0001	0,004
	<i>Ranunculus sceleratus</i> ^O	0,395	0,001	0,02	0,159	0,01	ns
	<i>Persicaria amphibia</i> ^O	0,366	0,001	0,02	0,152	0,01	ns
	<i>Potamogeton pectinatus</i> ^O	0,347	0,002	0,03	0,173	0,004	ns
	<i>Juncus effusus</i> ^O	0,315	0,02	ns	0,142	0,02	ns
	<i>Lemna trisulca</i> ^O	0,309	0,009	ns	0,131	0,03	ns
	<i>Berula erecta</i> ^O	0,261	0,002	0,04	0,16	0,003	ns
	<i>Limosella aquatica</i> ^G	0,258	0,0004	0,01	0,171	0,0003	0,008
	<i>Sparganium erectum</i> ^O	0,256	0,03	ns	0,12	0,05	ns

type	soort	indval.g	P	P_{Holm}	r_{pb}	P	P_{Holm}
	<i>Zannichellia palustris</i>	0,251	0,009	ns	0,135	0,03	ns
	<i>Callitriche</i> sp. (breed) ^O	0,229	0,003	0,04	-	-	ns
	<i>Aster tripolium</i> ^G	0,224	0,02	ns	-	-	-
	<i>Rumex hydrolapathum</i> ^O	0,211	0,004	ns	-	-	ns
	<i>Glyceria maxima</i> ^O	0,173	0,04	ns	0,106	0,04	ns
	<i>Oenanthe fistulosa</i> ^O	0,173	0,05	ns	0,11	0,05	ns
	<i>Potamogeton pusillus</i> ^O	-	-	-	0,135	0,03	ns

Tabel 3.10 Taxa met beduidende IndVal-scores en correlaties bij vergelijking van de *a priori* poeltypen duin en polder op basis van originele abundantiescores van alle taxa (MPA, enkel taxa waarvoor $P \leq 0,05$; indval.g is de vierkantswortel van de IndVal-waarde volgens Dufrène & Legendre 1997, r_{pb} is de punt-biseriële correlatiecoëfficiënt; P_{Holm} -waarden zijn gecorrigeerd voor meervoudige testen; ns niet beduidend). ^G gewenste soort, ^O ongewenste soort, ^N neutrale soort voor duinen (zie 2.1.4.1).

Onder de indicatoren voor duin en odp vindt men zowel soorten die als ‘gewenst’, dan wel als ‘ongewenst’ gerekend worden. Enkel het contrast duin vs polder (Tabel 3.10) toont echter een vertegenwoordiging van gewenste soorten die wat beter aan de verwachtingen beantwoordt.

3.1.2.1.3 Lokale (α) diversiteit

Bij het vergelijken van de α -diversiteit is het belangrijk te onthouden dat er niet gecorrigeerd is voor verschillen in oppervlakte van de plassen: opnamen in duin vertegenwoordigen een kleinere oppervlakte dan die in odp; in polder is de oppervlakte doorgaans nog aanzienlijk groter (zie Tabel 2.6).

Het gemiddelde totale aantal taxa per poel is zeer vergelijkbaar voor duin ($12,1 \pm 6,5$), odp ($12,3 \pm 6$), en opt ($12,2 \pm 5,4$). Deze maat voor α -diversiteit is wat lager bij polder ($9,8 \pm 5,3$) en getij ($8,6 \pm 3,4$). Het verschil tussen het mediane aantal taxa in duin en polder is beduidend (Figuur 3.3). Het lagere aantal in polder is te herleiden tot een cumulatief effect van het aantal taxa dat niet aan open water gebonden is en van kranswieren. De getij-poelen zijn soortenarmer aan vaatwaterplanten dan alle andere poelen, maar wijken niet af voor het aantal niet-waterplanten.

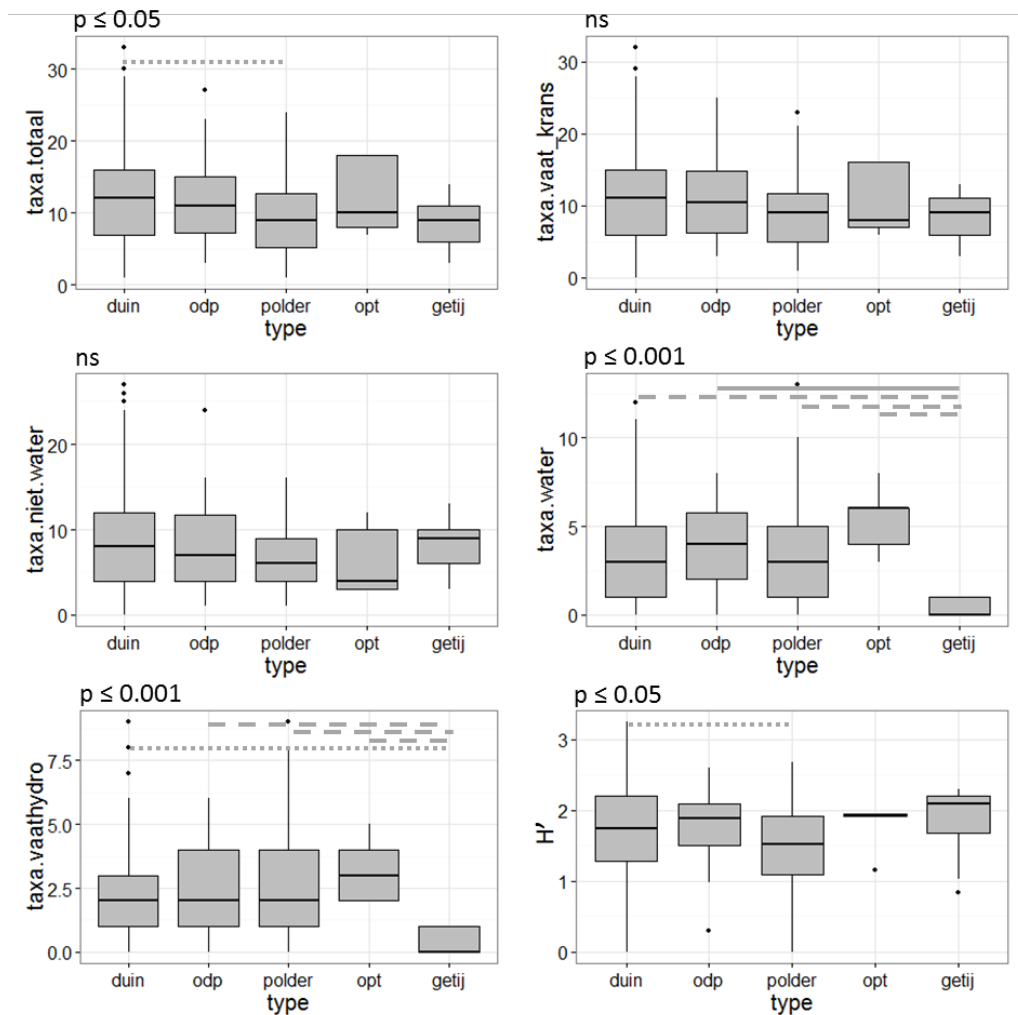
De mediane Shannon-entropie is het laagst in polder en vergelijkbaar voor de andere poeltypen (Figuur 3.3).

3.1.2.1.4 Heterogeniteit tussen poelen – β -diversiteit

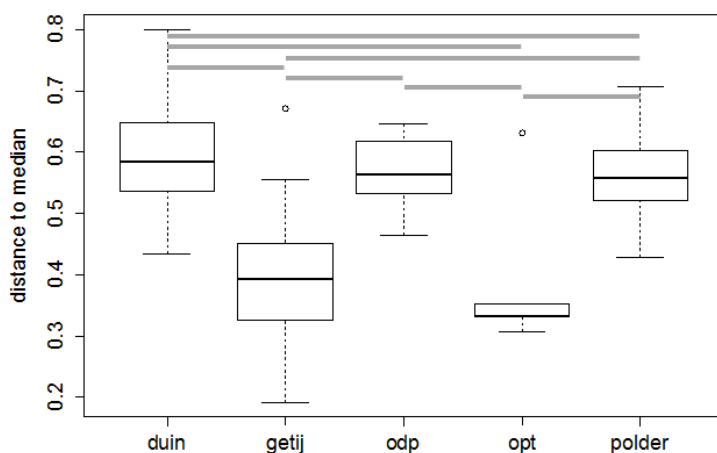
Als de heterogeniteit tussen opnamen met de PERMDISP2-procedure geanalyseerd wordt op basis van de dispersie van de principale coördinatenscores die worden bekomen met de originele abundantiescores en alle taxa, vertonen zowel getij als opt een aanzienlijk lagere β -diversiteit dan de overige typen (Figuur 3.4). Toch is er volgens de permutatietest ook tussen duin en polder nog een beduidend verschil tussen de groepsmedianen²⁰: bij polderpoelen is de β -diversiteit net ietwat lager.

Wordt enkel naar de 187 niet-hydrofytische vaatplanten gekeken, dan is het verschil tussen duin en polder nog markanter ($P_{Holm} < 0,0001$), maar met enkel de watervegetatie, al dan niet incl. mossen en algen, is dit verschil niet langer beduidend te noemen.

²⁰ Ook met aan-/afwezigheid is dit verschil nog aanwezig ($P_{Holm} = 0,04$).



Figuur 3.3 Verdeling van het aantal taxa en de Shannon-entropie (H') voor individuele poelopnamen over de poeltypen (hoeveelheid 2) met P -waarden voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$ ²¹.



Figuur 3.4 β -diversiteit van de poeltypen als multivariate dispersie van de opnamen op basis van alle taxa met originele abundanties en Bray-Curtis-dissimilariteit. Beduidende verschillen volgens permutatietest met Holm-correctie (volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$).

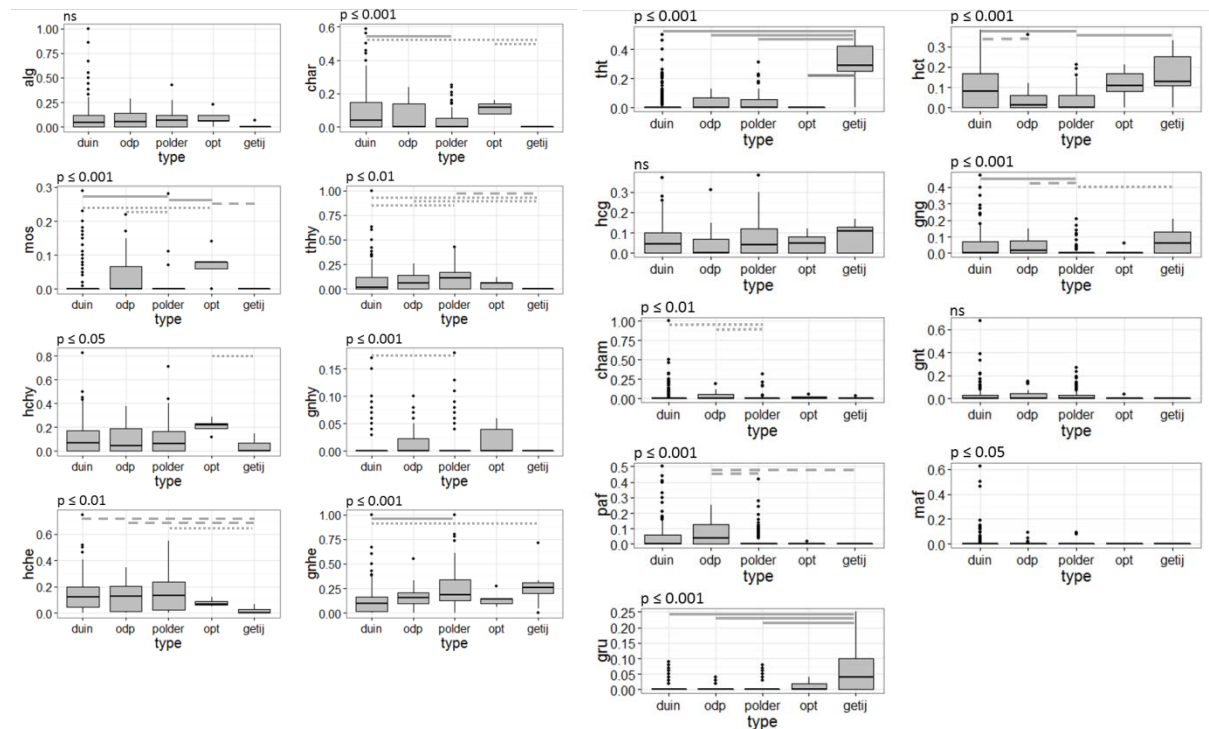
²¹ Bij de boxplots in dit rapport duiden horizontale verbindingen steeds op een beduidend verschil tussen groepen, niet op overeenkomst.

3.1.2.1.5 Verdeling van plantkenmerken

Behalve voor criteria die enkel op incidentie van taxa berusten (bv. aantal RL-soorten), is de verdeling van plantkenmerken over de vijf groepen zowel nagegaan op basis van de originele abundantiescores als van hoeveelheid 2. Omdat bepaalde kenmerken sterk samenhangen met het feit of het al dan niet om waterplanten gaat, wordt de verdeling bij hydrofyten en niet-hydrofyten soms apart bekeken. In veel gevallen vertonen opt en getij de meest uitgesproken verschillen ten opzichte van de andere groepen, maar vermits de aandacht hier vooral naar het onderscheid tussen duin, odp en polder gaat wordt hierop in de tekst slechts uitzonderlijk terug gekomen; de verschillen worden wel geïllustreerd door de begeleidende figuren.

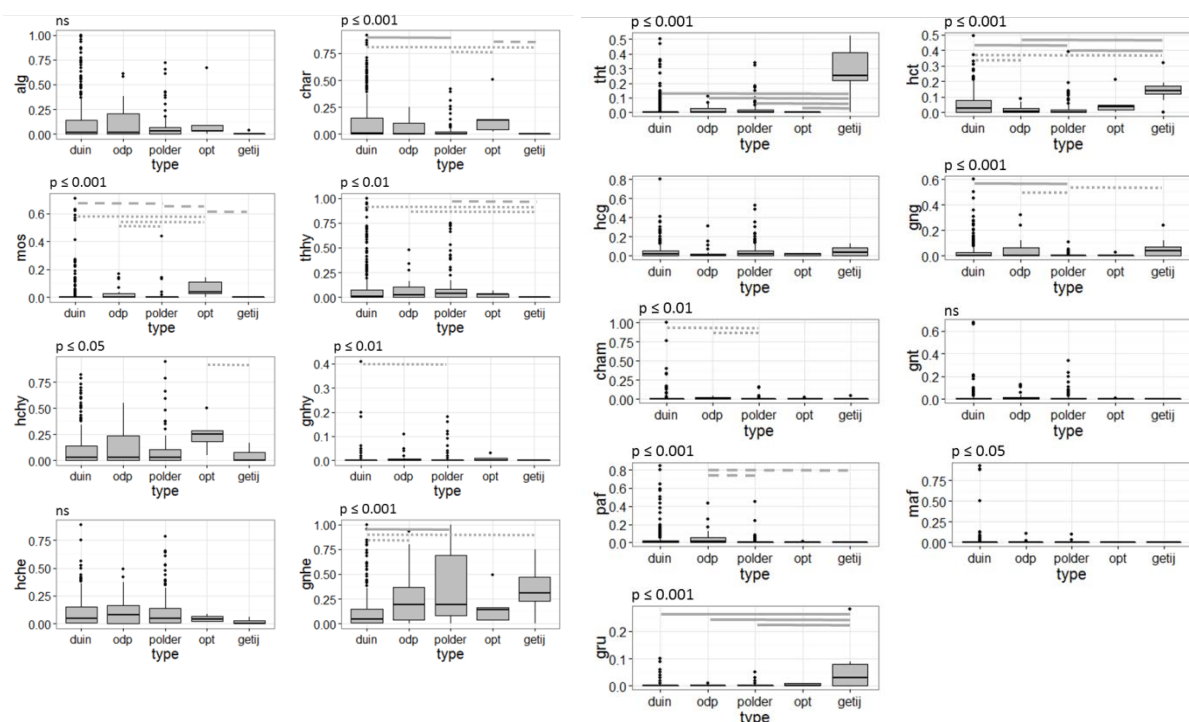
Levensvormen

Met alle taxa in de berekening en originele abundantiescores is het aandeel van terrestrische therofyten, chamefyten, niet-grasachtige geofyten, parvofanerofyten, magnofanerofyten en soorten met onbekende groeivorm maar in een klein aantal poelen wat hoger dan in de rest; er zijn dan ook nauwelijks beduidende verschillen tussen de groepen. Ook *algen*, *hchy*, *gnhy*, *hche* en *hcg* vertonen geen uitgesproken patroon. Bij duin is vooral een hoger aandeel charofyten, mossen, terrestrische hemicryptofyten en graminoiden geofyten dan in polder merkbaar, terwijl *gnhe* en ook *thhy* duidelijk meer in polder voorkomen; odp vormt daarbij een overgangstype (Figuur 3.5).



Figuur 3.5 Verdeling van levensvormen over de *a priori* poeltypen (ordinale abundanties) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

De transformatie naar hoeveelheid 2 accentueert vooral het belang van *gnhe* in polder, wat betekent dat vooral soorten uit deze groep die een hogere bedekking bereiken hier meer voorkomen (Figuur 3.6). *Phragmites australis* is de voornaamste soort in deze groep.

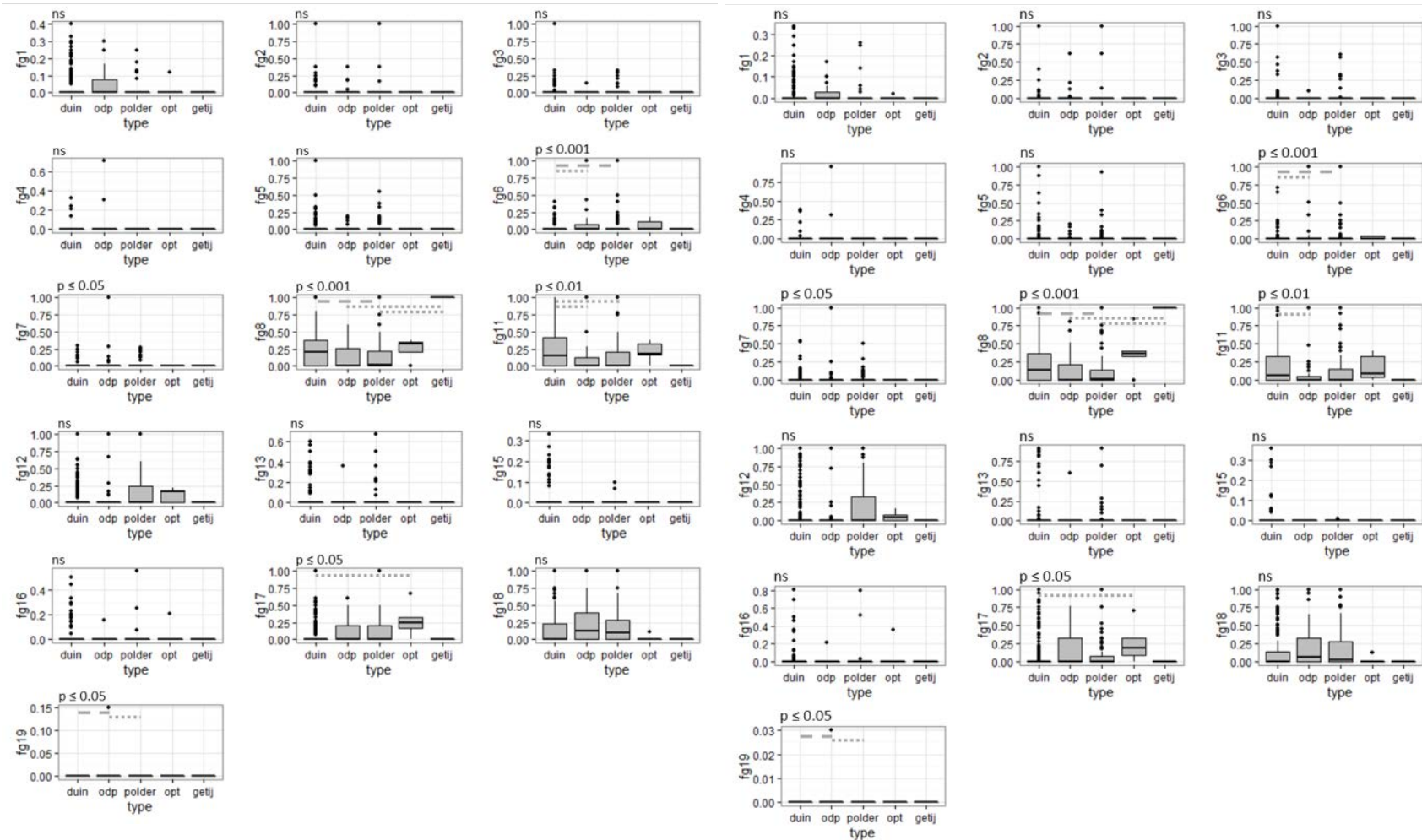


Figuur 3.6 Verdeling van levensvormen over de *a priori* poeltypen (hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

Groeivormen waterplanten en attribuutgroepen volgens Willby et al. (2000)

Bij de waterplanten zien we betrekkelijk weinig verschillen optreden in de verdeling van verschillende groeivormen. Duin is beter voorzien van kranswieren en myriophylliden dan polder; polder heeft iets meer fijnbladige potamiden en nymphaeïden (Figuur 3.7). Verder zijn er enkele marginale verschillen voor pleustofyten en grotere drijvende planten (i.c. *Hydrocharis*), maar lemniden geven daarentegen geen aanleiding tot enig onderscheid.

Van de kwantitatief belangrijkste attribuutgroepen krijgen zowel *fg8* (waterranonkels) als *fg11* (laagblijvende kruiden van zeer natte, tijdelijk overstroomde, standplaatsen) een hoger aandeel in duin dan in odp of polder; *fg 17* (stevig verankerde, volledig ondergedoken soorten van hard water) is dan weer meer aanwezig in opt dan in duin (Figuur 3.8). Verder is en enkel nog enig verschil op te merken tussen duin, odp en polder bij *fg 6* (nymphaeïden) en *fg19* (hydrochariden), maar deze zijn dermate weinig aanwezig dat er weinig betekenis aan kan worden gehecht.

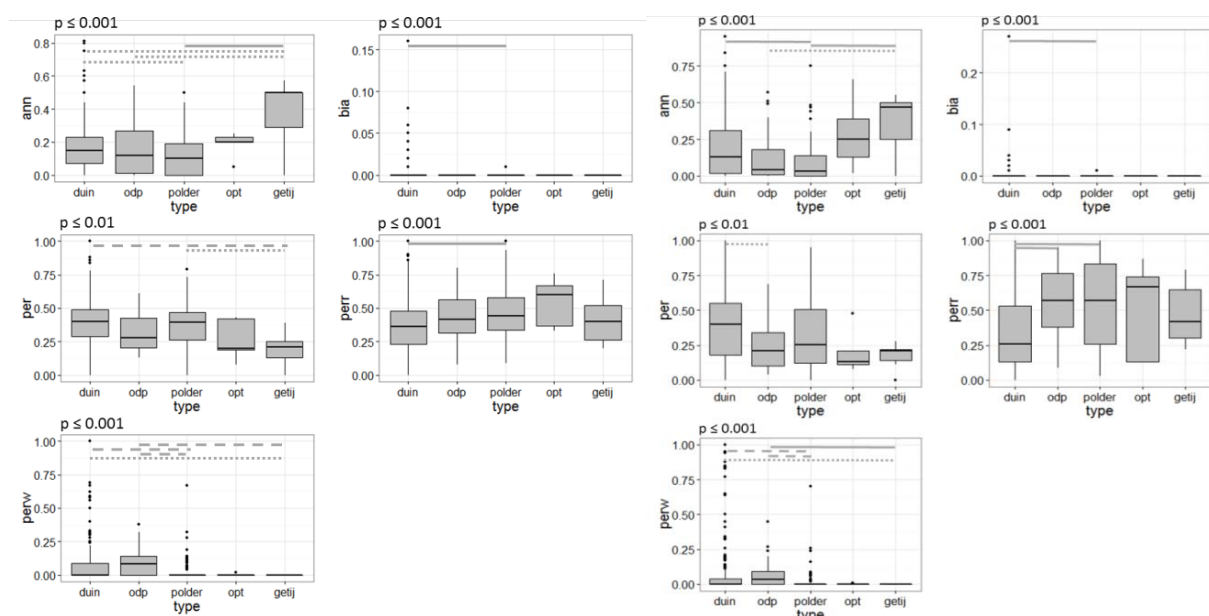


Figuur 3.8 Verdeling van attribootgroepen volgens Willby et al. (2000) over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

////////////////////////////////////

Overleving

Annuellen, tweejarigen en houtige overblijvende planten zijn iets meer in duin dan in polder te vinden; laatstgenoemde zelfs nog iets meer in odp. Overblijvende rhizoomplanten, daarentegen, zijn beter vertegenwoordigd in odp en polder (Figuur 3.9).



Figuur 3.9 Verdeling van overlevingstypen over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

Vegetatieve groeihoogte

De maximale groeihoogte van niet aan open water gebonden soorten toont, de groepen opt en getij te buiten gelaten, een opvallende toename voor klasse 5 (2-5 m) van duin naar polder (Figuur 3.10). De lager blijvende soorten die meer in duin optreden zijn niet zozeer tot een bepaalde grootteklasse te rekenen.

Bij de waterplanten zijn er enkel beduidende verschillen tussen duin en polder voor klassen 3 en 4, waarbij de wat lager blijvende soorten het meest in polder voorkomen. Het patroon is dus eerder tegengesteld aan dit van de niet-waterplanten (Figuur 3.11).

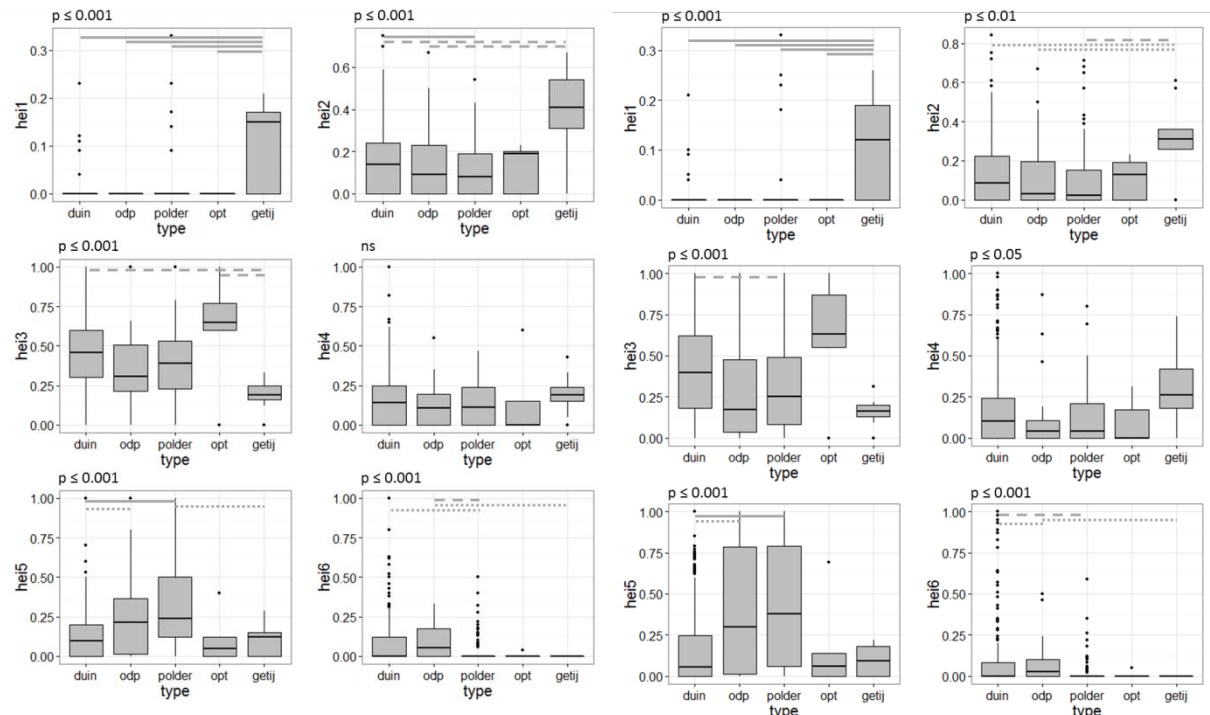
Sexuele voortplanting

Zelf- en insektenbestuiving zijn belangrijker in duin dan in polder; windbestuiving daarentegen is het meest frequent in polder. De meer abundante taxa in duin vertonen vaker hydrogamie (Figuur 3.12).

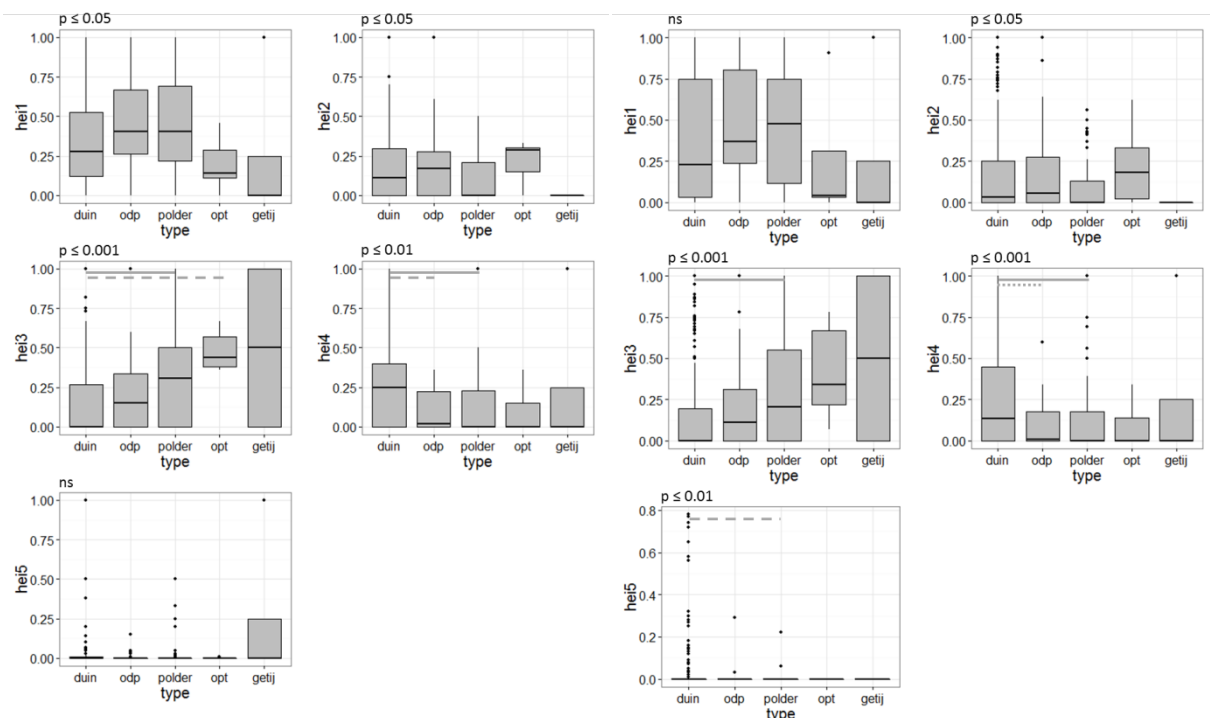
Met odp als intermediaire groep, is er in polder meer sprake van polygamie en eenhuizigheid dan in duin, terwijl de bloei er wellicht ook wat later op gang komt (Figuur 3.12).

Vegetatieve voortplanting

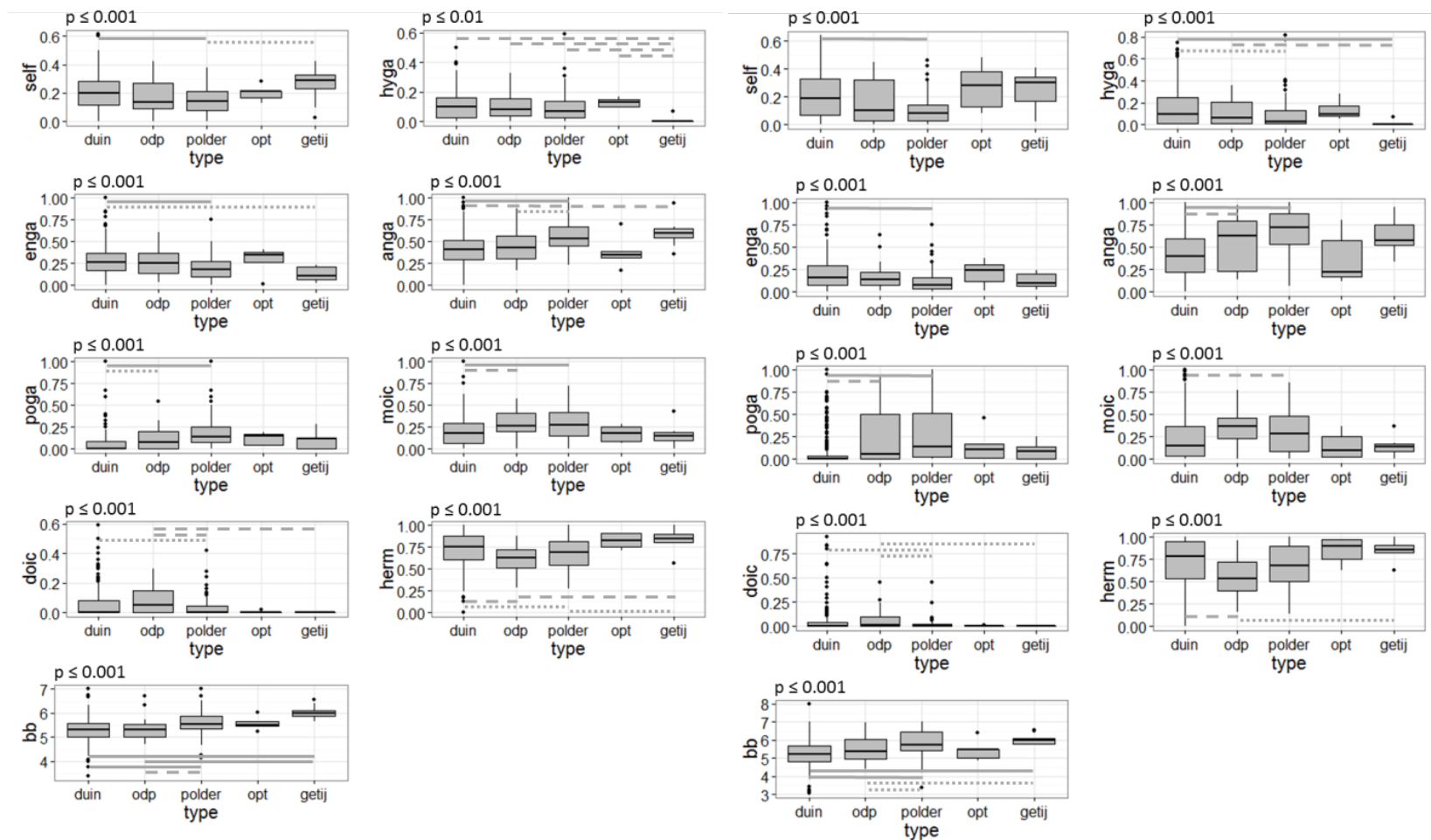
Niet-klonale voortplanting is mogelijk bij ongeveer $\frac{3}{4}$ van de vegetatie in de getij-poelen en bij zowat de helft in de andere groepen (Figuur 3.13). In polder gebeurt vegetatieve uitbreiding meer met kruipende organen dan in duin; voor de abundante taxa in duin is fragmentatie een meer voorkomende optie. Kussenvorming en turionen spelen in alle poeltypen slechts een beperkte rol.



Figuur 3.10 Verdeling van grootteklassen over de *a priori* poeltypen voor niet aan open water gebonden taxa (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

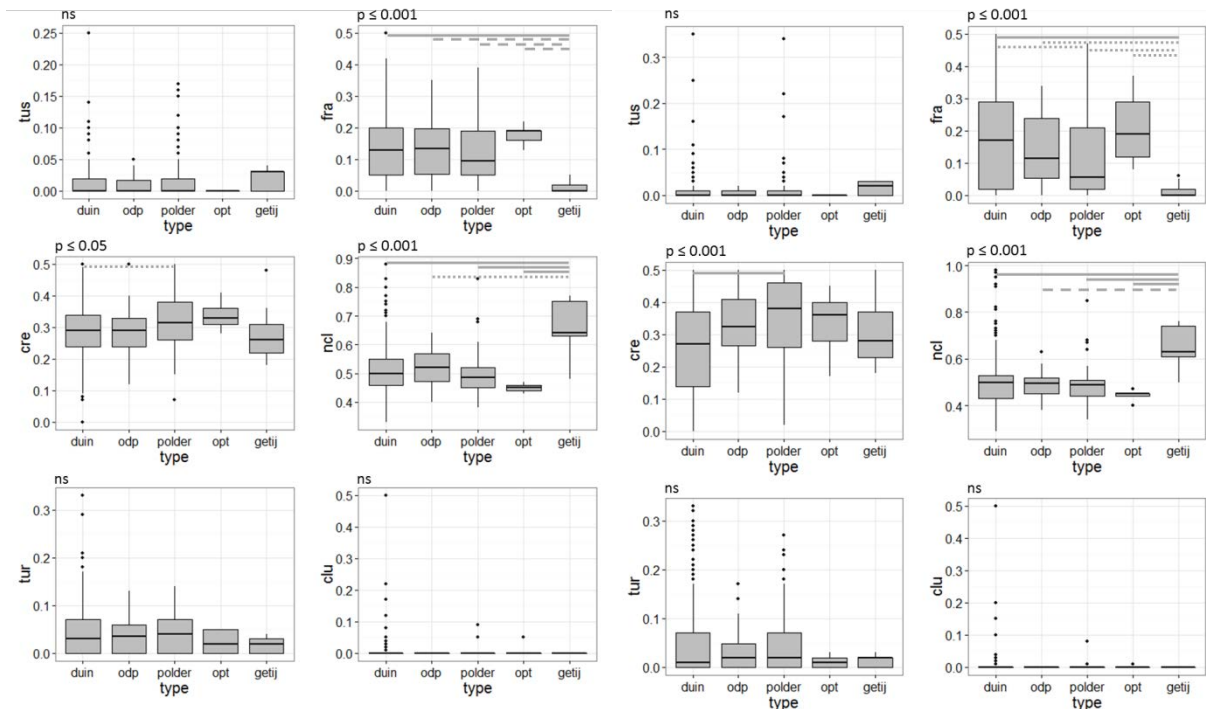


Figuur 3.11 Verdeling van grootteklassen over de *a priori* poeltypen voor aan open water gebonden taxa (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.



Figuur 3.12 Verdeling van bestuivingswijzen, geslachtsverdeling en eerste bloeimaand voor vaatplanten en kranwieren over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0.001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0.01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0.05$.

////////////////////////////////////



Figuur 3.13 Verdeling van vegetatieve voortplantingswijzen voor vaatplanten en kranswieren over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarden voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

Voor de niet aan open water gebonden taxa blijft het patroon gelijkaardig, zij het dat fragmentatie hierbij veel minder voorkomt en de verschillen minder uitgesproken zijn (Figuur 3.14). Niet-klonale vermenigvuldiging komt iets meer voor in duin en odp dan in polder, *cre* wat meer in polder dan in duin.

Verspreiding

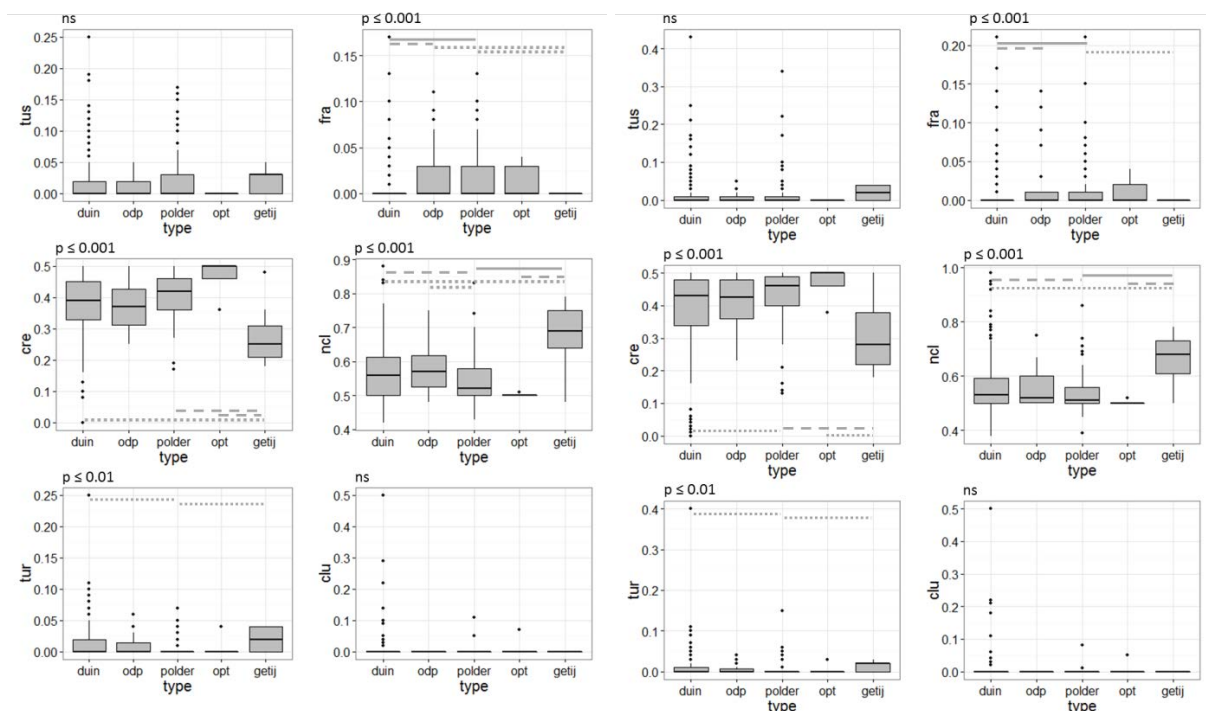
De verdeling van verspreidingswijzen differentieert vooral getij, met een hoog aandeel barochorie en epizoöchorie, van de overige poeltypen. Het wat hogere aandeel endozoöchore taxa in duin dan in odp en polder is markant, maar wel het enige verschil tussen beide groepen (Figuur 3.15). Merk op dat epizoöchore verspreiding geen gelijkaardig patroon vertoont.

Weerom met uitzondering van getij, verschilt het aantal mogelijke verspreidingswijzen per taxon niet tussen de *a priori* poeltypen; evenmin is dit het geval voor het aantal dat veeleer korte- dan wel lange-afstandtransport van diasporen mogelijk maakt (Figuur 3.16).

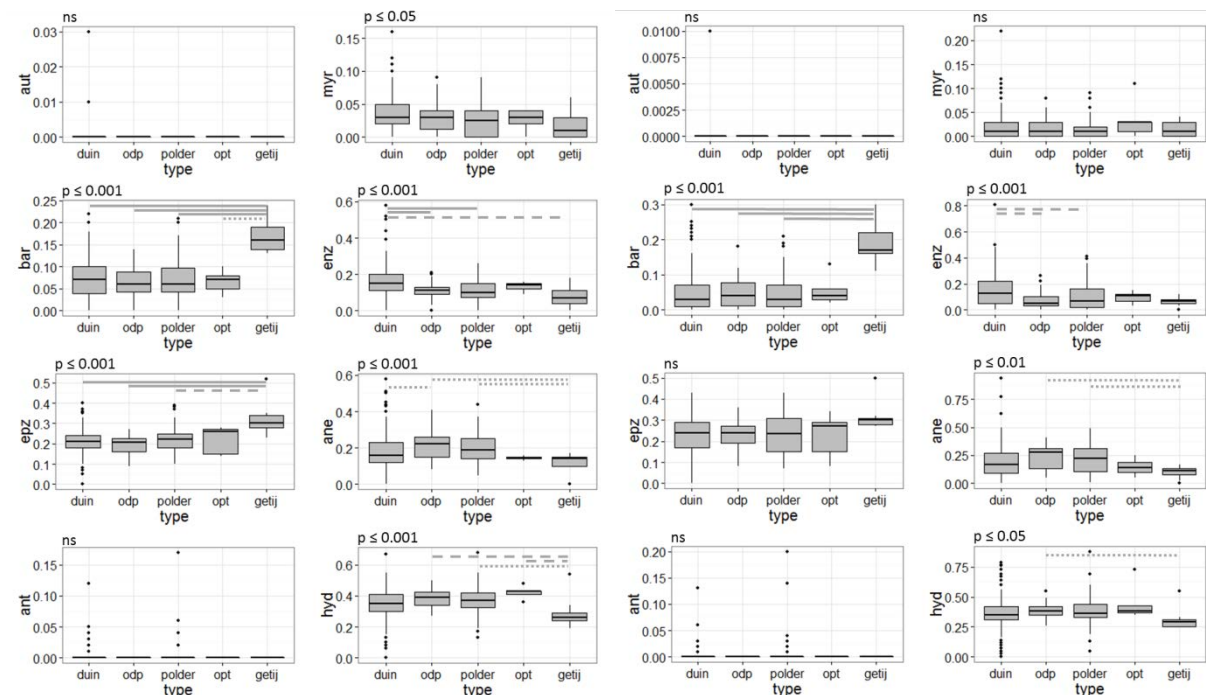
De gemiddelde grootte van de diasporen neemt ietwat toe van duin naar polder (Figuur 3.17). Dit is vooral het gevolg van een betere vertegenwoordiging van de klassen 0 en 2 in duin en het groeiende aandeel van klasse 3 naarmate men opschuift van duin, over odp naar polder. Hetzelfde patroon ziet men ook weerspiegeld in het gewicht van zaden/sporen (Figuur 3.18).

Standplaatsindicatie Ellenberg en Londo

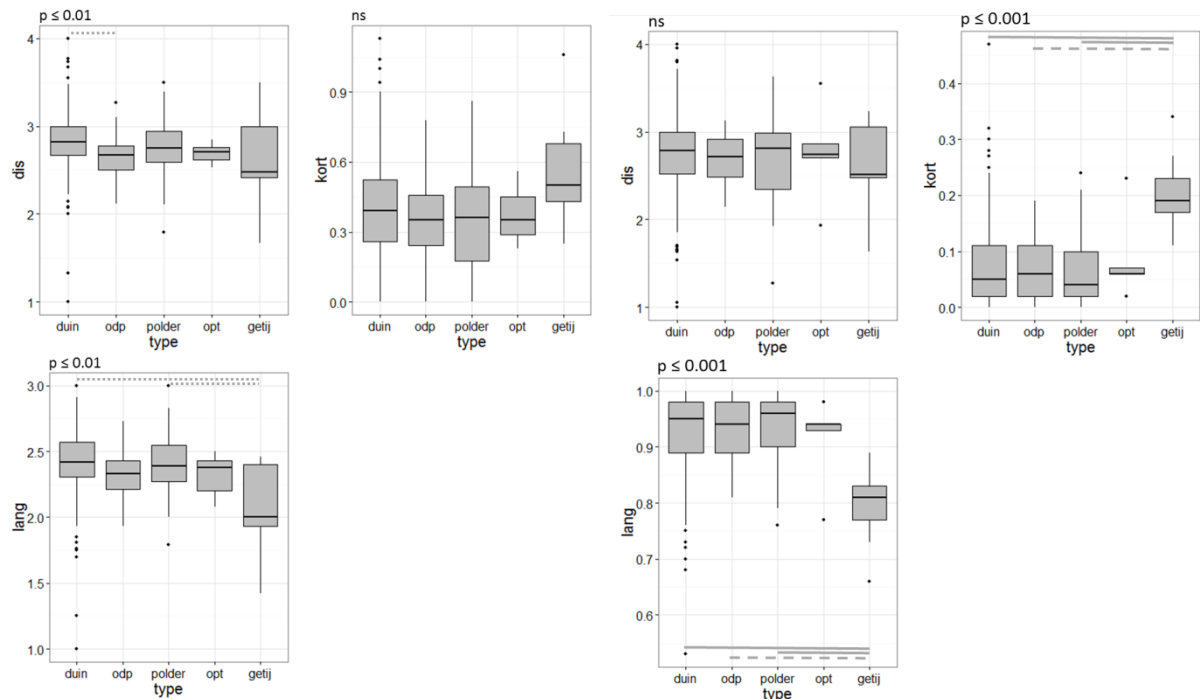
Beduidend verschillende standplaatsindicaties treden met beide abundantieschalen op voor *L*, *S* (beide iets hoger in polder dan in duin) en *N* (oplopend van duin, over odp naar polder; Figuur 3.19). Het *R*-getal differentieert duin en polder enkel als taxa met een lagere abundantie sterker



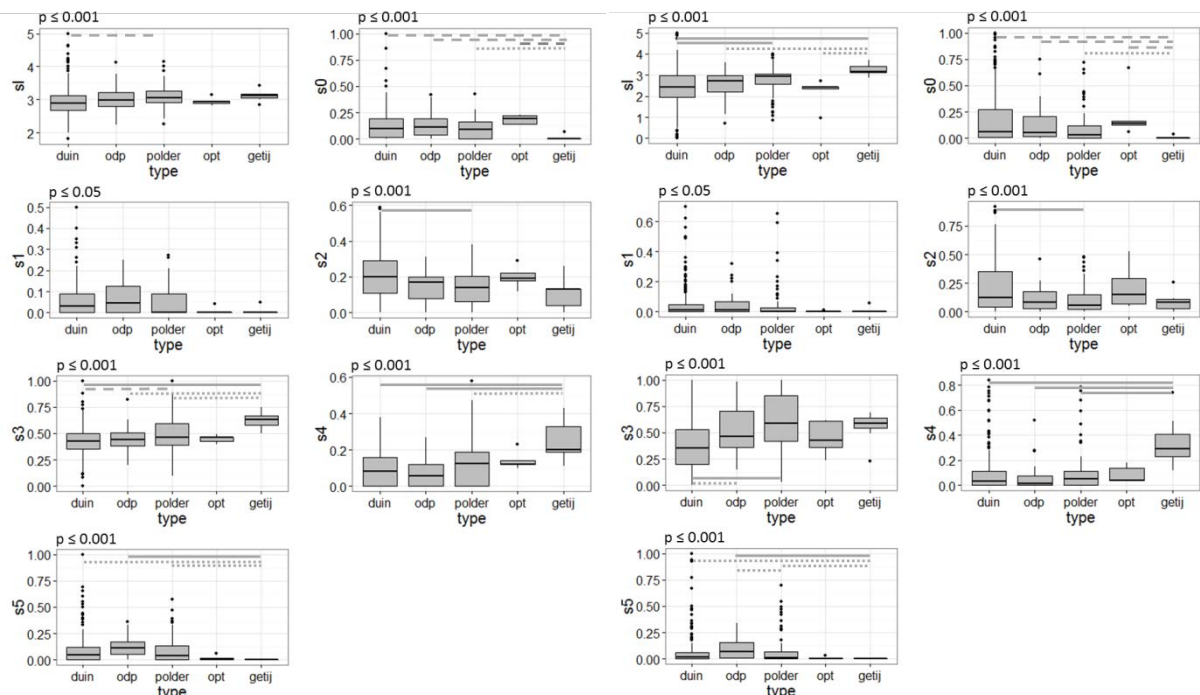
Figuur 3.14 Verdeling van vegetatieve voortplantingswijzen voor niet aan open water gebonden taxa over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.



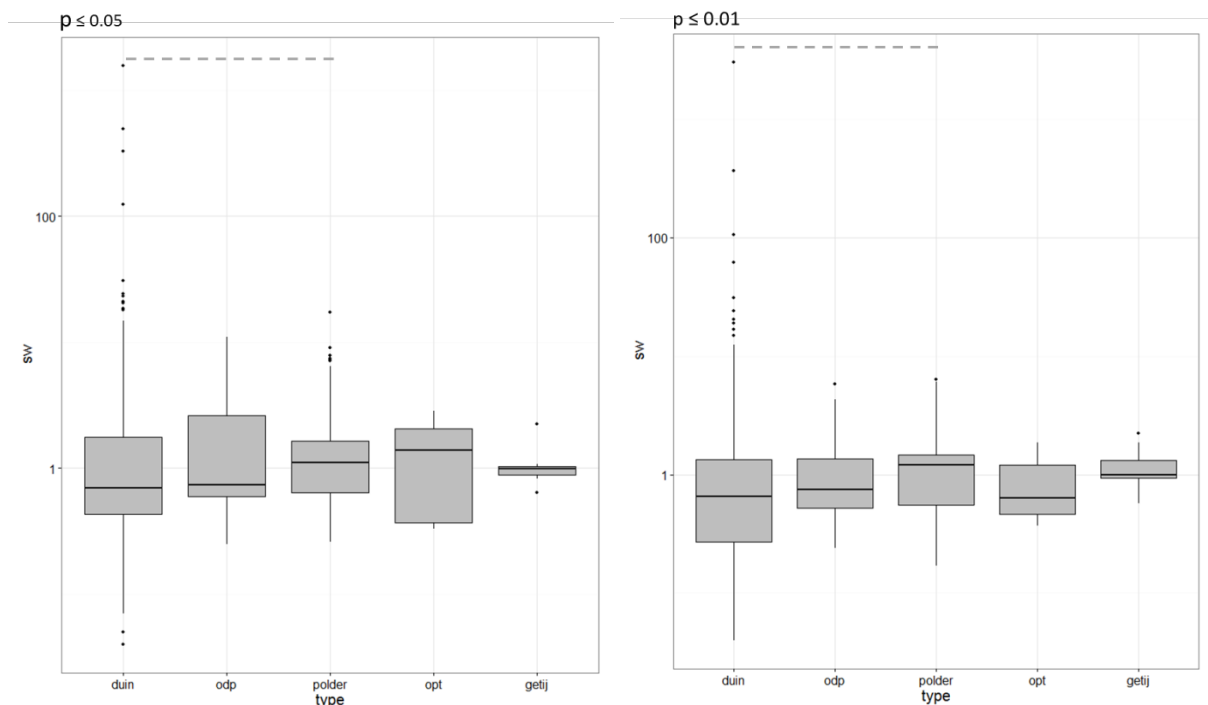
Figuur 3.15 Verdeling van verspreidingswijzen over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.



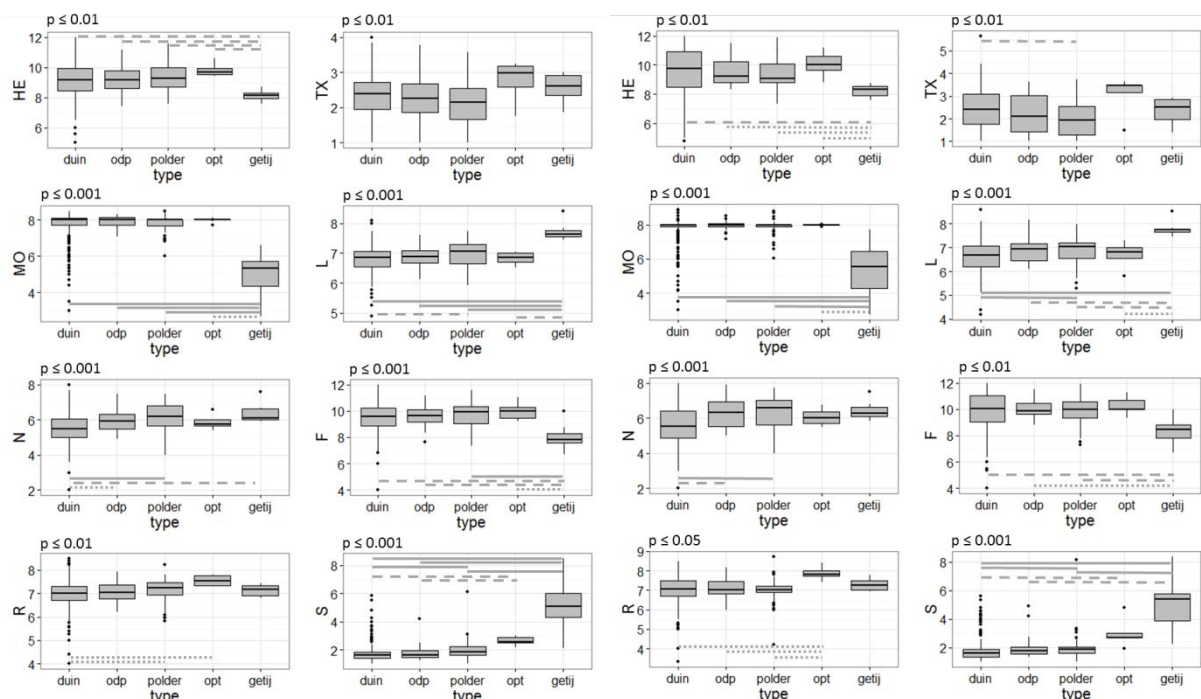
Figuur 3.16 Verdeling van het totale aantal verspreidingswijzen en het aantal voor korte- en lange-afstand over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.



Figuur 3.17 Verdeling van de gemiddelde diasporengrootte en hun grootteklasse over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.



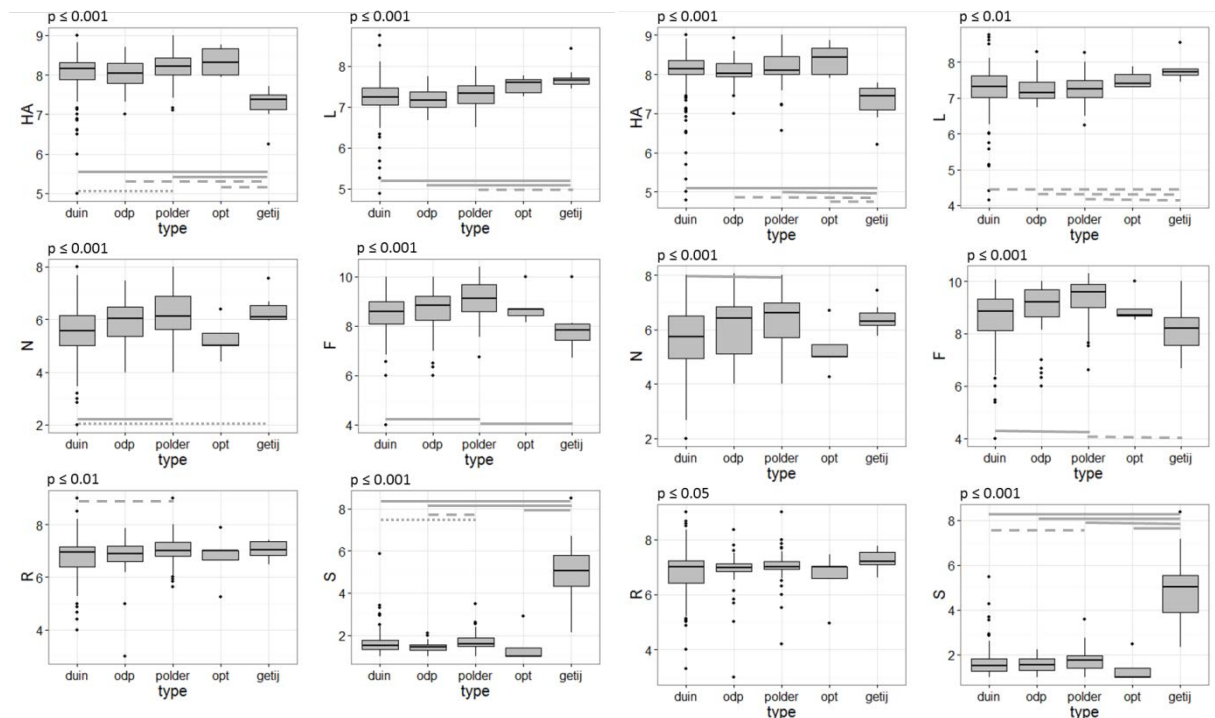
Figuur 3.18 Verdeling van het diasporengewicht voor vaatplanten en kranswieren over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$.



Figuur 3.19 Verdeling van de abundantiegewogen indicatiegetallen van alle vaatplanten en kranswieren voor standplaatskarakteristieken over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

doorwegen. Een minder fijne textuur in duin dan in polder wordt gesuggereerd door TX met transformatie naar hoeveelheid 2. Verder is het vooral de kleine getij-groep die sterk afwijkt.

Indien de niet aan open water gebonden soorten worden uitgelicht, is er qua lichtgetal geen verschil meer tussen duin en polder en verkrijgt polder de hoogste vochtigheidsindicatie (*HA* geeft een enigszins vergelijkbaar beeld; Figuur 3.20). Voor de overige indicatiegetallen blijven de patronen vrijwel gelijk. Het vochtgetal is nu wel duidelijk hoger in polder dan in duin.



Figuur 3.20 Verdeling van de abundantiegewogen indicatiegetallen voor standplaatskarakteristieken over de *a priori* poeltypen op basis van niet aan open water gebonden taxa (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en beduidende verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

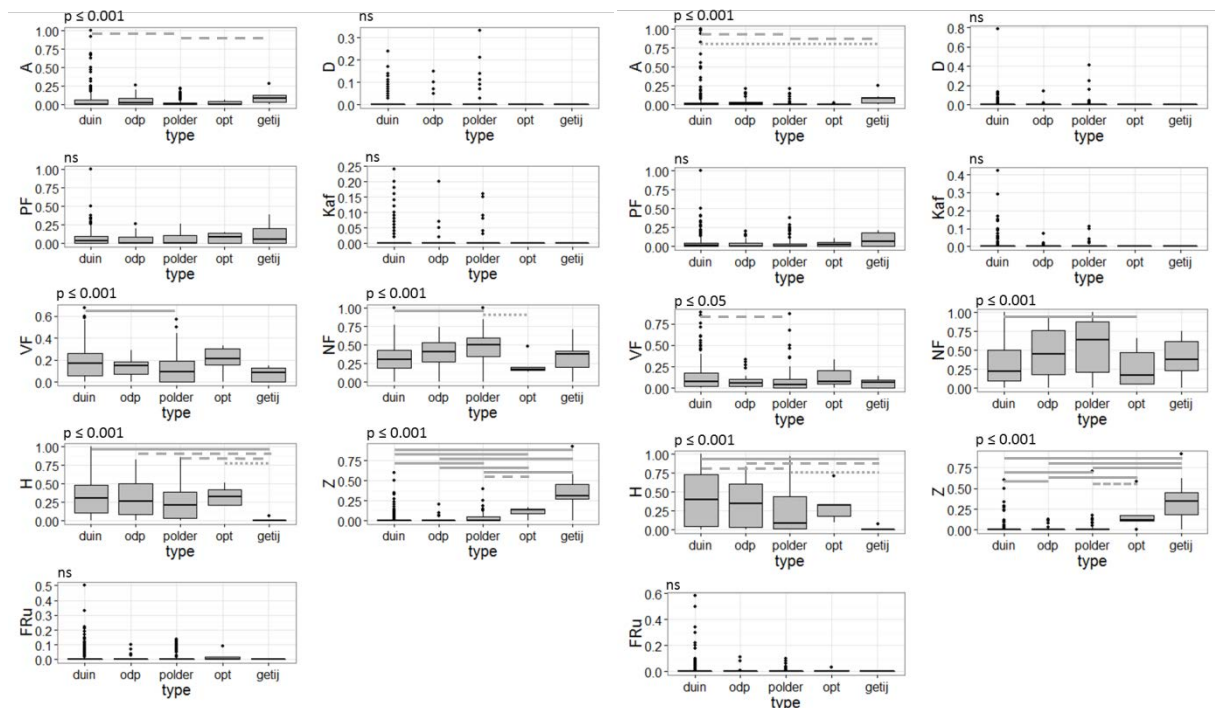
De grondwaterafhankelijkheid verschilt eveneens tussen duin en polder: zoutplanten en natte freatofyten zijn meer aanwezig in polder dan in duin, maar vochtige freatofyten en afreatofyten meer in duin (Figuur 3.21). Dat hydrofyten belangrijker zijn in duin dan in polder komt enkel tot uiting bij de getransformeerde abundantiescores.

Zonder de hydrofyten is het plaatje voor de Londo-groepen wat meer uniform, maar het onderscheid tussen duin en polder blijft behouden (Figuur 3.22).

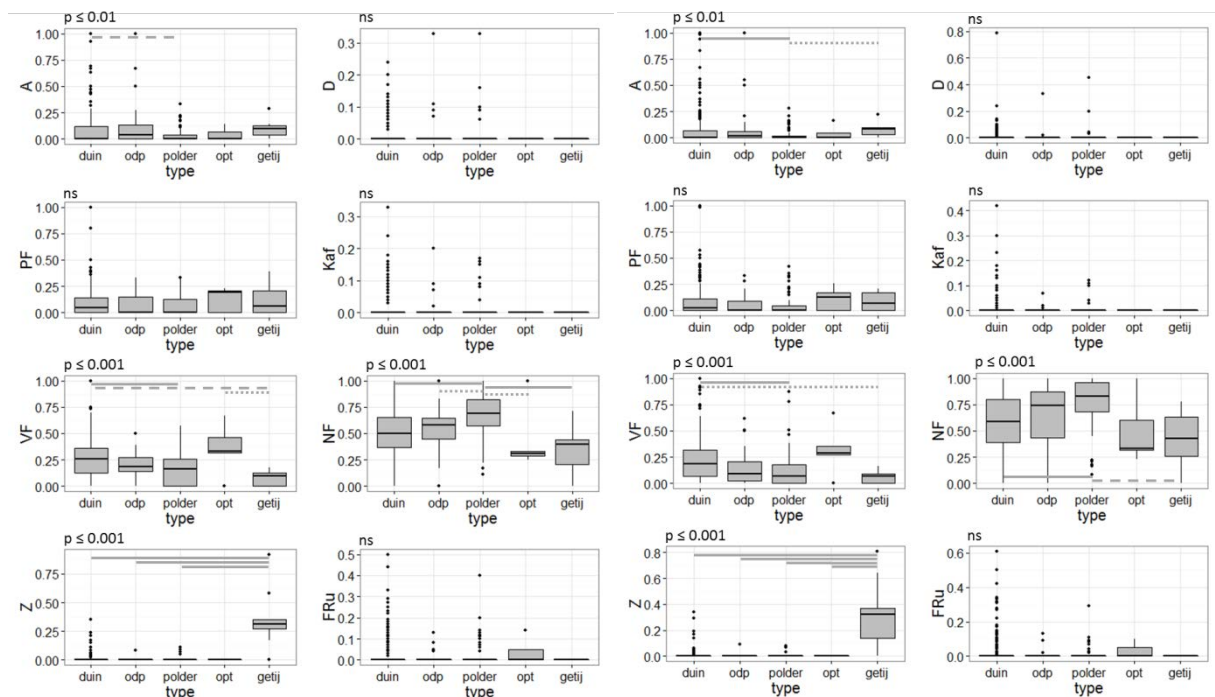
De *PLEX*-score is lager in duin dan in polder; de waarden in odp zijn intermediair, maar duiken minder vaak onder 8 en sluiten daardoor het best aan bij die van polder (Figuur 3.23).

CSR-strategie

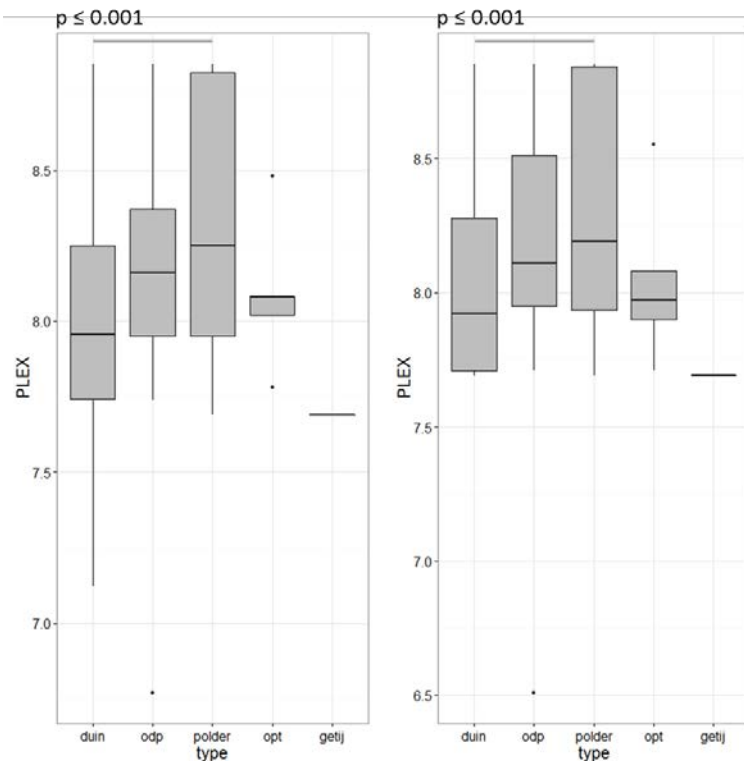
Bij de soorten die niet strikt aan open water gebonden zijn is het weer vooral de getij-groep die het sterkst afsteekt van alle overige wat het gedetailleerde CSR-spectrum betreft, zoals verwacht door een hoger aandeel stresstolerante soorten. Het aandeel van C is wat hoger in polder dan in duin, voor *CSR* geldt het omgekeerde (Figuur 3.24). Al dan niet transformeren van de scores geeft ook geringe verschillen tussen *SC* of *CR*.



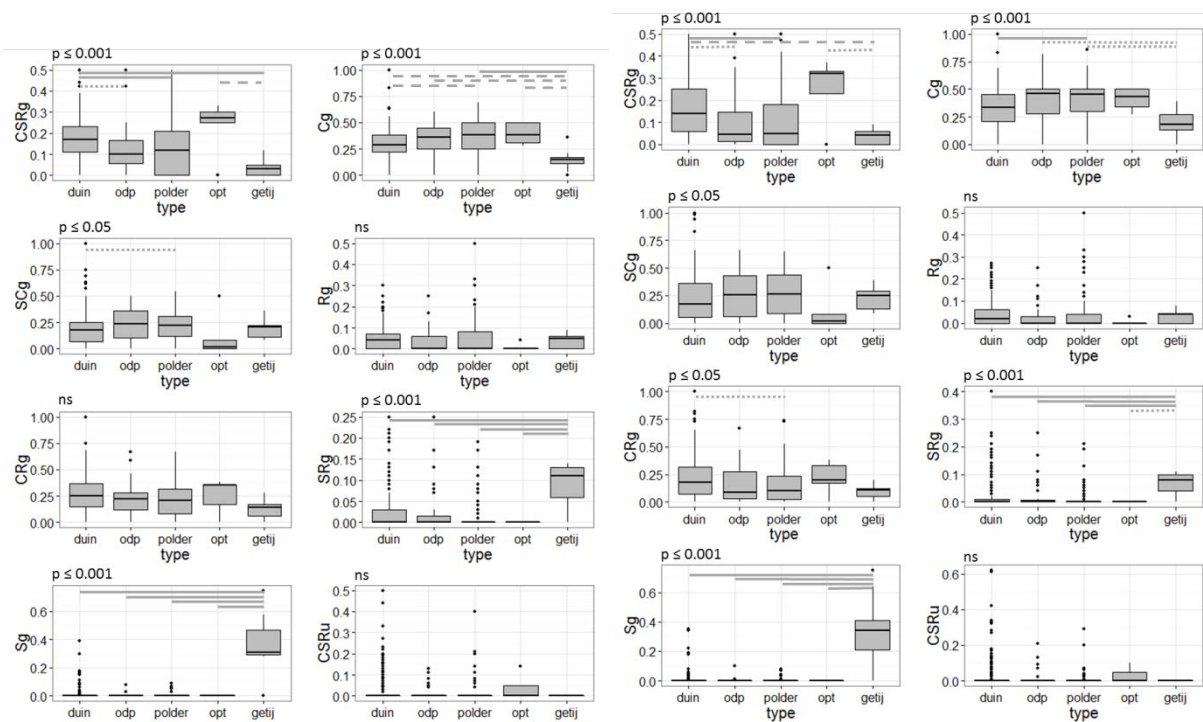
Figuur 3.21 Verdeling van de grondwaterafhankelijkheid voor vaatplanten en kranswieren over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en beduidende verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.



Figuur 3.22 Verdeling van de grondwaterafhankelijkheid voor niet aan open water gebonden taxa over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en beduidende verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

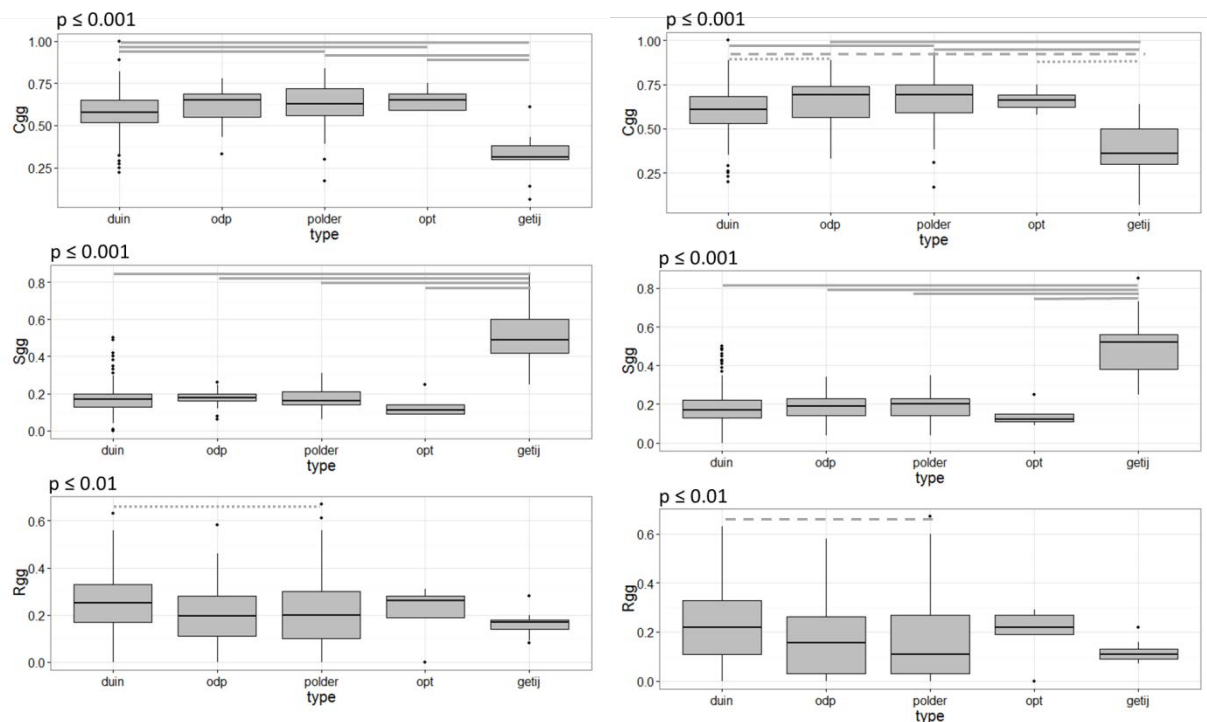


Figuur 3.23 Verdeling van de *PLEX*-score over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$.



Figuur 3.24 Verdeling van de *CSR*-strategietypen voor niet aan open water gebonden taxa over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

Veralgemeend naar de basistypen wordt het beeld wat meer uitgesproken door een betere vertegenwoordiging van *C* in polder en van *R* in duin, ongeacht de abundantieschaal (Figuur 3.25).



Figuur 3.25 Verdeling van de C-, S- en R-strategieën voor niet aan open water gebonden taxa over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

Bij de waterplanten is het de strikte *R*-groep die we meer in duin aantreffen (Figuur 3.26). Het voor de odp-groep kenmerkend hoge aandeel van *CR*, een type waartoe veel van deze taxa gerekend worden, lijkt geen gevolg te zijn van het kleinere aantal opnamen in deze groep.

Als dit naar de hoofdcategorieën wordt herleid is het patroon veel minder uitgesproken dan bij de niet-waterplanten: enkel als er originele scores gebruikt worden is de mediane waarde voor het *R*-type iets hoger in duin dan in polder (Figuur 3.27).

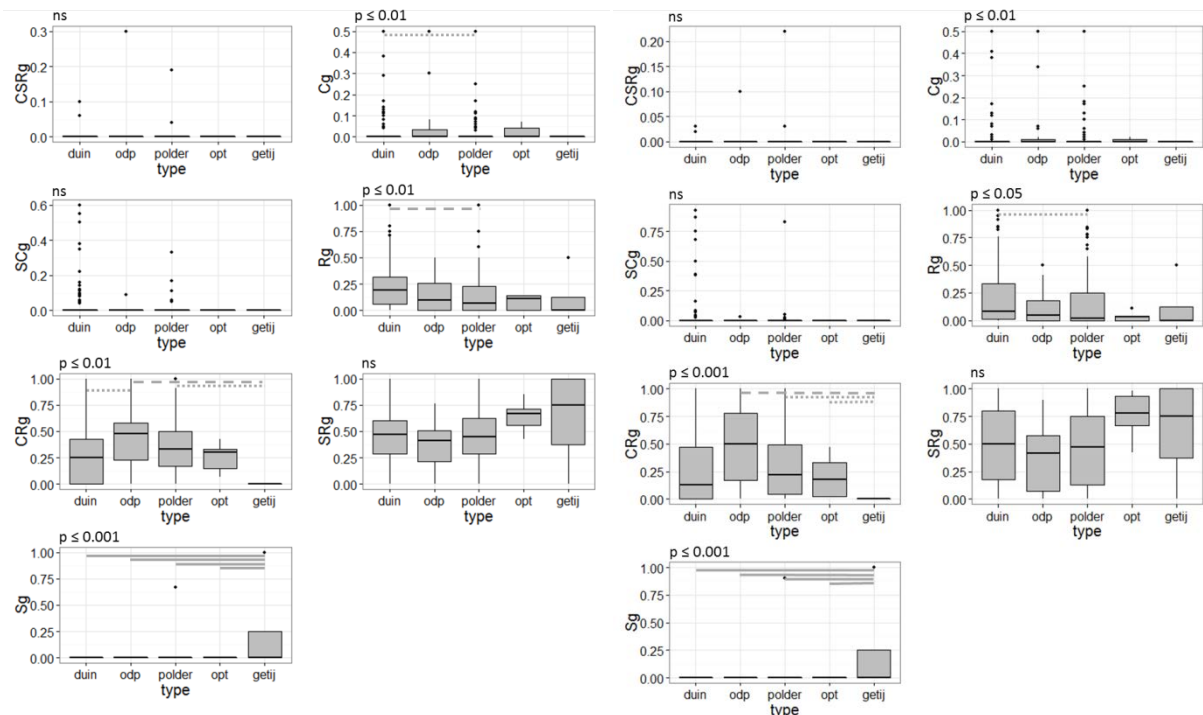
Natuurwaarde en specificiteit

Enkel voor de RL-indices *RLsom*, *RLavs* en *RLtax* scoren duinplassen globaal wat hoger dan polderpoelen en dit enkel bij niet-getransformeerde abundanties (Figuur 3.28). De groep getij onderscheidt zich hier soms sterker.

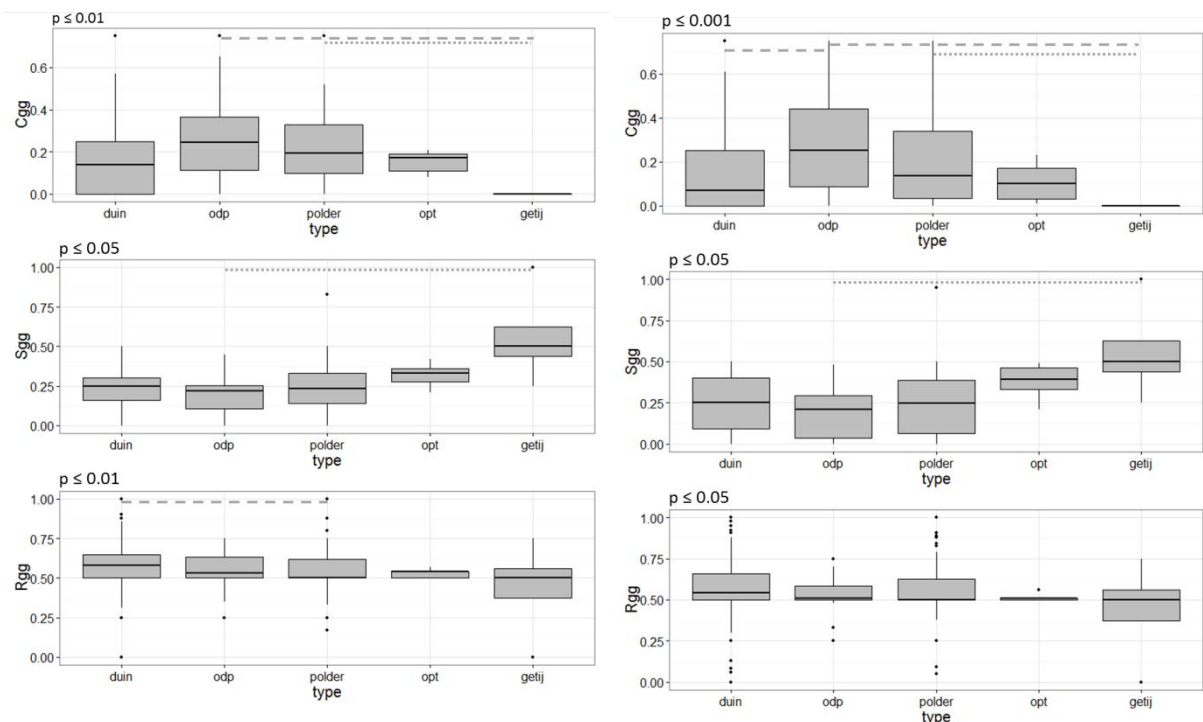
In een beperkt aantal duin- en polderpoelen nemen neofyten een in het oog springende plaats in, maar dit geeft geen aanleiding tot beduidende verschillen (Figuur 3.28).

Het aandeel gewenste en ongewenste taxa differentieert, zoals verwacht, wel tussen duin, odp en polder en zelfs 'neutrale' taxa worden meer aangetroffen in duin- en odp-poelen dan in polder (Figuur 3.29). Opmerkelijk is wel dat de ongewenste groep zelfs in duin de hoofdmoot uitmaakt in het merendeel van de opnamen. Het aantal aandachtsoorten voor de kust per opname is altijd zeer laag. Ook hun abundantie is veelal erg beperkt.

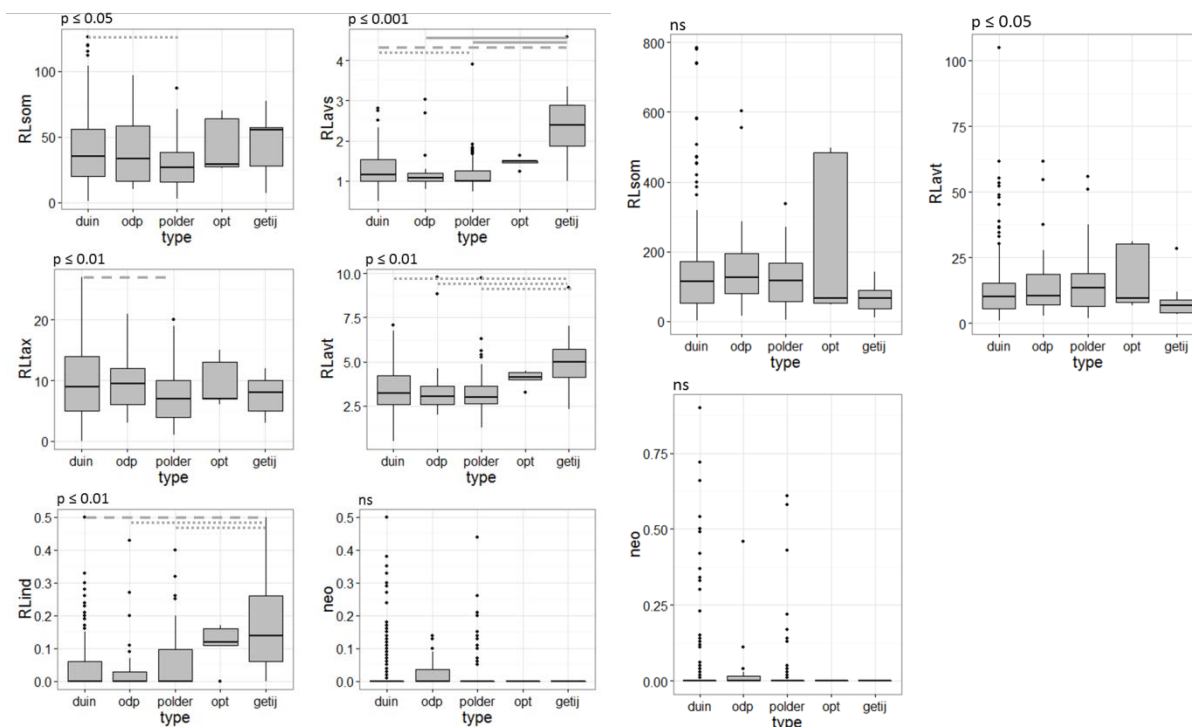
Verschillen in affiniteit met urbanisatie zijn relatief groter met getransformeerde scores; soorten die met hoge abundanties optreden maken hier dus het verschil (Figuur 3.30). Zowel planten van meer natuurlijke habitats, als soorten die geassocieerd worden met een stedelijk milieu zijn beter vertegenwoordigd in duin dan in polder; de 'middenklasse' doet het beter in polder.



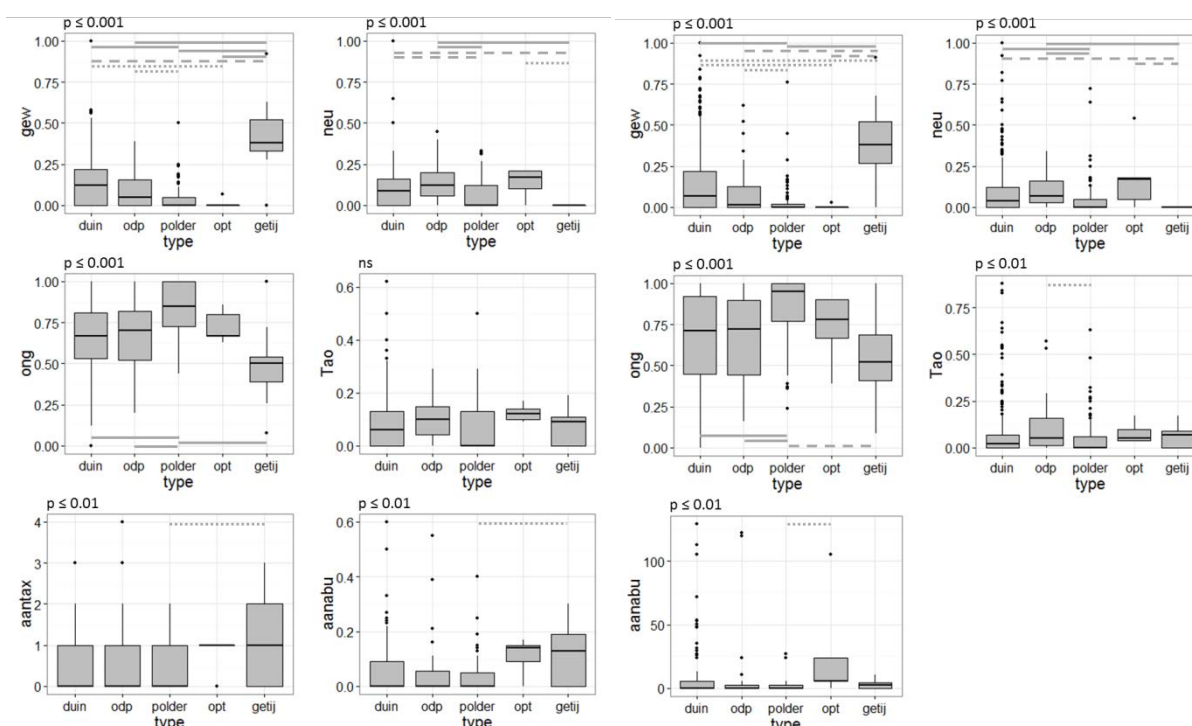
Figuur 3.26 Verdeling van de CSR-strategietypen voor waterplanten over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.



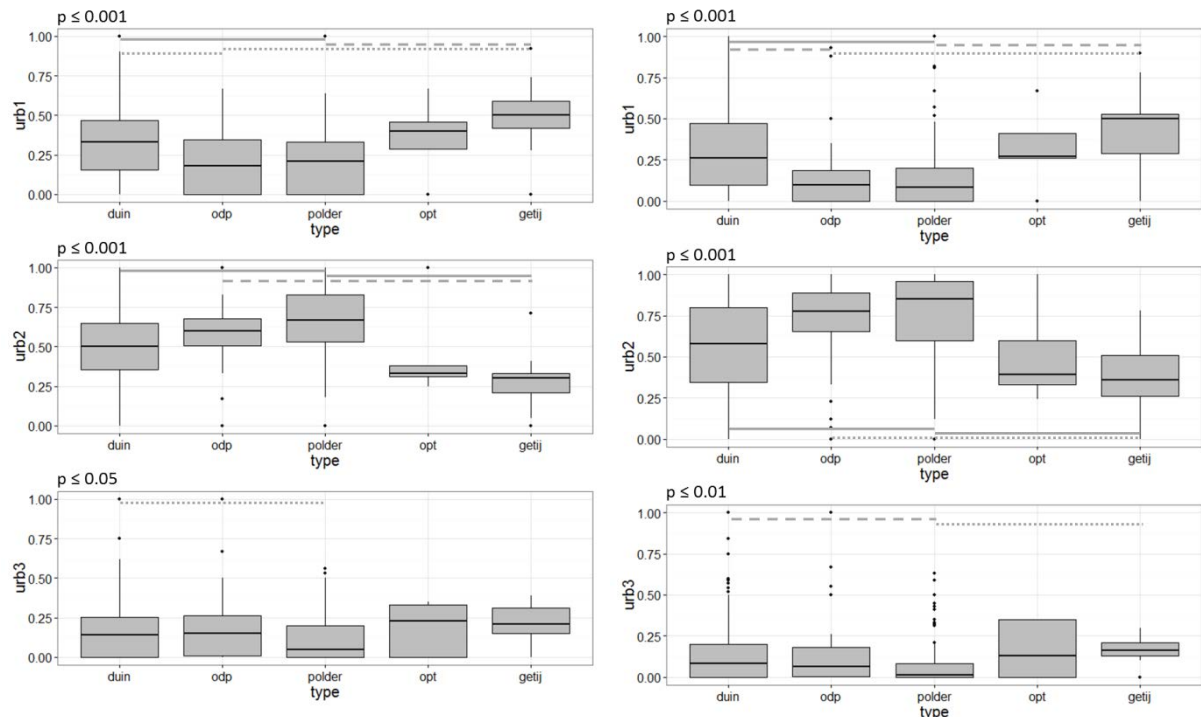
Figuur 3.27 Verdeling van de C-, S- en R-strategieën voor waterplanten over de poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.



Figuur 3.28 Verdeling van RL-metrieke voor vaatplanten en kranswieren en van het aandeel neofyten over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.



Figuur 3.29 Verdeling van in duinvalleien al dan niet wenselijk geachte vaatplanten en kranswieren en van aandachtsoorten over de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.



Figuur 3.30 Affiniteit met urbanisatie van niet aan open water gebonden taxa voor de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarden voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.

Opgesplitst naar hemerobiegraad vertaalt dit zich vooral in een iets hoger aandeel β -hemerobe planten in polder dan in duin, terwijl α -hemerobie het minst in polder voorkomt (Figuur 3.31).

Tolerantie voor maaien en begrazing

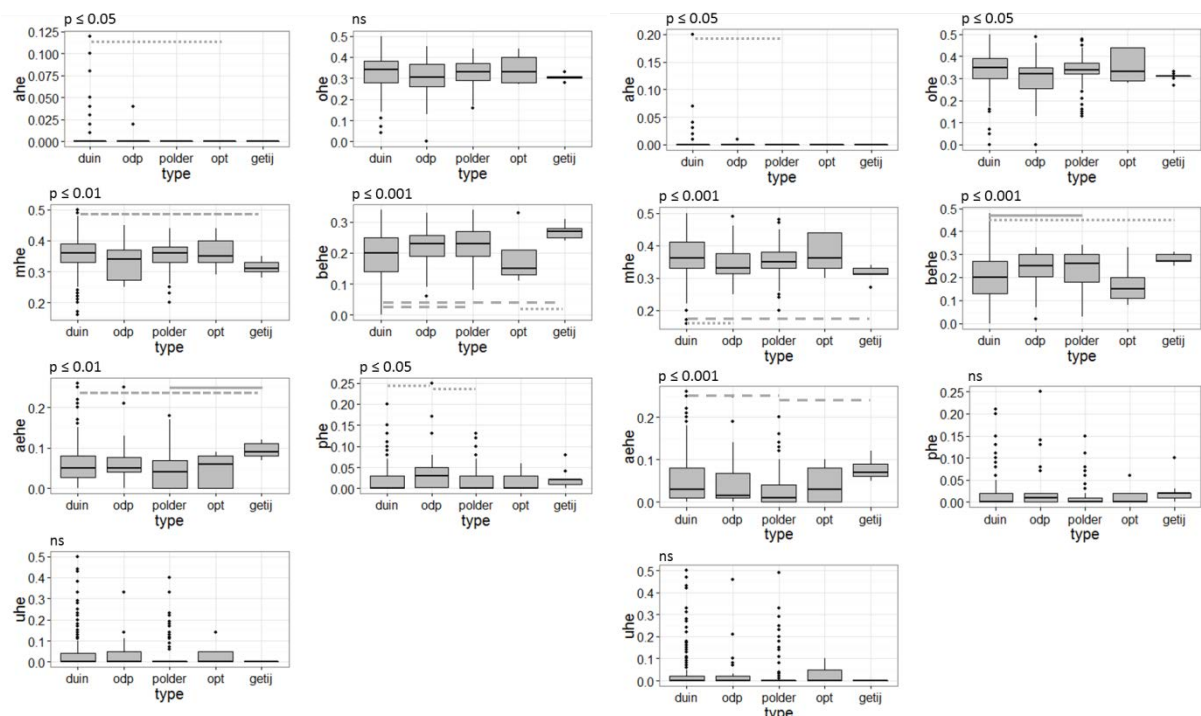
De indeling naar maaigevoeligheid laat in het geheel geen verschillen zien; wel is de betredings- en begrazingsresistentie van de vegetatie iets groter in duin dan in polder (Figuur 3.32).

3.1.3 Kenmerken van duinpoelen en hun vegetatie

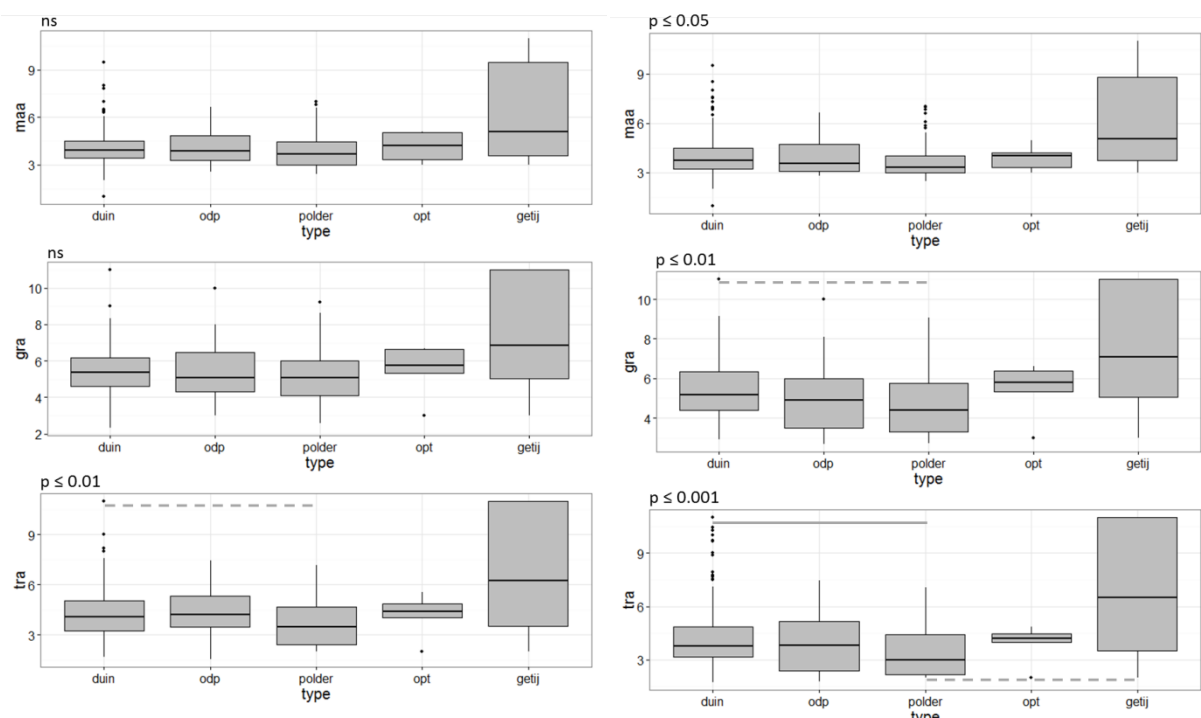
Uit het voorgaande blijkt dat de enkele poelen in het duingebied die niet op een natuurlijk duinsubstraat gesitueerd zijn vrij sterk afwijken van de groepen duin en odp. Omdat dit de relatie met andere kenmerken kan verstoren en het een zeer klein aantal situaties betreft worden ze niet meegenomen in de analyse van ‘echte’ duinpoelen die in de volgende paragrafen aan bod komt. Ook duin en odp vormen echter geen homogeen geheel. De poelen in het overgangsgebied vertonen vaak een intermediair karakter tussen duin en polder, soms sluiten ze zelfs sterker aan bij deze laatste.

3.1.3.1.1 Soortensamenstelling

Bijlage 2 geeft een overzicht van de frequentie en gemiddelde (originele) abundantiescore van de niet-waterplanten. *Eleocharis palustris* is in de helft van alle opnamen aanwezig, iets vaker zelfs dan *Phragmites*, *Juncus articulatus* of *Mentha aquatica* (ca. 4/10; Tabel B2.1). Wilgen (*Salix alba*, *S. cinerea*), *Typha latifolia*, *Agrostis stolonifera*, *Carex hirta* en *Lycopus europaeus* vervullen de top tien. Vrijwel dezelfde soorten zijn eveneens het meest abundant; enkel *Juncus subnodulosus* schuift iets meer naar voor (Tabel B2.2). Die laatste vinden we in de overzichtstabellen van Massart niet terug (zie 3.1.1), evenmin als *Carex hirta*, *Juncus inflexus*, *Salix* spp., *Solanum dulcamara* of *Typha latifolia* die nu in meer dan 1 op 10 opnamen voorkomen. Andere soorten die Massart als ‘zeer



Figuur 3.31 Hemerobiegraad van niet aan open water gebonden taxa voor de *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$.



Figuur 3.32 Tolerantie voor maaien, begrazing en vertrappeling van niet aan open water gebonden taxa voor de verschillende *a priori* poeltypen (links: ordinale score, rechts: hoeveelheid 2) met *P*-waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$.

algemeen' in de meer waterhoudende plassen bestempelde, zoals *Ranunculus flammula*, *Persicaria amphibia*, *Myosotis* spp., zijn dan weer in minder dan 10 % van de opnamen gevonden, soms zelfs helemaal niet meer (*Echinochloa crus-galli*).

Op draadwieren na, is *Lemna minor* heden de meest frequent aangetroffen waterplant, gevolgd door *Chara vulgaris* var. *longibracteata*, *C. globularis*, *Ranunculus aquatilis*, *Potamogeton pusillus* en *R. trichophyllus* (Bijlage 2: Tabel B2.1). Dezelfde soorten hebben de hoogste gemiddelde abundantiescores (Tabel B2.2). *Chara hispida* sluit nauw aan bij dit peleton. Een vergelijking met een eeuw geleden is moeilijker te maken. *Lemna minor* was toen blijkbaar eerder zeldzaam; *Potamogeton natans*, vroeger 'zeer algemeen' in niet begraasde plassen, is nu nog maar een enkele keer gevonden. Ook *Groenlandia densa* lijkt minder algemeen te zijn geworden en, onder meer, *Potamogeton alpinus* en *Myriophyllum verticillatum* zijn volledig verdwenen. De meest abundante nieuwkomers zijn *Lemna* spp. Diversiteit

3.1.3.1.1.1 Diversiteit van afzonderlijke duinplassen

De diversiteit van duinplasvegetaties (duin+odp; elke opname vertegenwoordigt een duinwater in zijn geheel of een niet permanent verbonden deel hiervan, zodat 'plas' en 'opname' hierna door elkaar gebruikt zullen worden) wordt hier zowel vanuit het lokale perspectief (individuele plassen, α -diversiteit; zie ook 3.1.2.1.3), als vanuit hun ruimtelijke samenhang beschreven (β - en γ -diversiteit). Voor zover van toepassing zijn de diversiteitsmaten hier enkel met de originele abundantiescores berekend. Volgende groepen taxa zijn daarbij afzonderlijk genomen: alle taxa tezamen (*taxa_tot*), alle niet aan open water gebonden vaatplanten (*taxa_vaatter*), de aan open water gebonden vaatplanten (*taxa_vaathydr*) en de kranswieren (*taxa_krans*). De Shannon-entropie, H' en *taxa_tot* zijn berekend exclusief de mossen en algen, omdat deze niet volledig geïnventariseerd werden.

De meeste diversiteitsmaten zijn met elkaar gecorreleerd, maar tussen de aantallen waterplanten en niet-waterplanten is dit slechts in beperkte mate het geval; tussen het aantal vaatplanten van 'oever' en 'water' is er zelfs geen beduidend verband (Tabel 3.11). Extrapolaties tussen deze groepen taxa zijn bijgevolg weinig raadzaam. De niet aan open water gebonden vaatplanten wegen het sterkst door in de Shannon-entropie.

	<i>taxa_tot</i>	<i>taxa_vaatter</i>	<i>taxa_vaathydr</i>	<i>taxa_krans</i>
H'	0,81	0,75	0,28	0,32
<i>taxa_tot</i>	-	0,93	0,35	0,38
<i>taxa_vaatter</i>	-	-	ns	0,15
<i>taxa_vaathydr</i>	-	-	-	0,13

Tabel 3.11 Beduidende Pearson-correlaties tussen diversiteitsmaten van duinwateropnamen (duin+odp; N = 299; ns: $P > 0,05$).

Beduidende monotone verbanden tussen H' , het aantal taxa en continue of ordinale variabelen worden in Tabel 3.13 aangegeven. De Shannon-entropie en het aantal taxa, vooral van watergebonden soorten (*taxa_vaathydr* of *taxa_krans*), dalen enigszins met de leeftijd, de ontwikkeling van houtige vegetatie, de slibdikte en eendekroten, terwijl deze maten veeleer een zwak positief verband vertonen met grotere dimensies en de betredingsindex. H' en het aantal meer terrestrische vaatplanten (*taxa_vaatter*) dalen enigszins naarmate de afstand tot andere poelen (*log_af3*) groter wordt. Betreding correleert vrij goed met het aantal kranswiertaxa (*taxa_krans*). Het aantal soorten neemt ook enigszins toe met uitbreiding van de kruidlaag. Voor de bedekking van emergente vegetatie geldt dit enkel voor *taxa_vaatter*. Ook de positieve verbanden van de bedekking van submerse vegetatie, kranswieren, drijvende vegetatie en *pvi* met het aantal vaathydrofyten en/of kranswiertaxa zijn zelfverklarend.

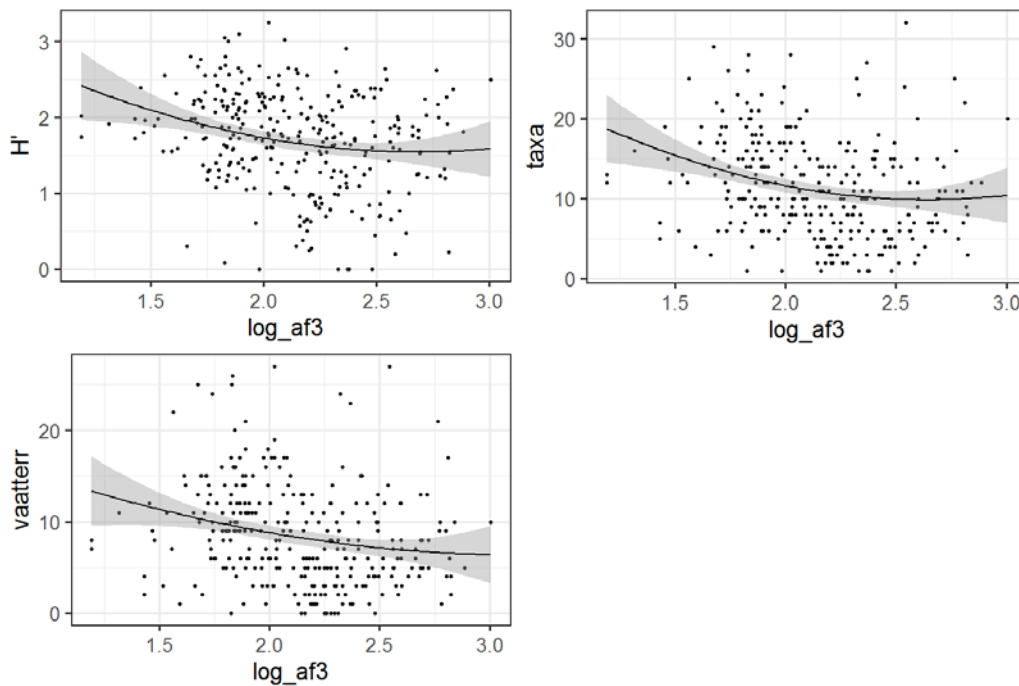
	<i>H'</i>			<i>taxa_tot</i>			<i>taxa_vaatter</i>			<i>taxa_vaathydr</i>			<i>taxa_krans</i>		
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>P_{Holm}</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>P_{Holm}</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>P_{Holm}</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>P_{Holm}</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>P_{Holm}</i>
<i>log_of3</i>	-0,14	0,01	0,05	-0,15	0,008	-	-0,17	0,003	0,02	-	-	-	-	-	-
<i>leeftijd*</i>	-0,19	0,0008	0,008	-0,13	0,025	-	-	-	-	-0,14	0,01	-	-0,20	0,0005	0,005
<i>slib</i>	-0,20	0,0005	0,006	-0,15	0,01	-	-0,16	0,005	0,02	0,14	0,01	-	-0,20	0,0006	0,005
<i>log_diep</i>	0,14	0,01	0,05	0,15	0,01	-	-	-	-	0,45	2e ⁻¹⁶	4e ⁻¹⁵	0,26	4e ⁻⁶	4e ⁻⁵
<i>log_opp</i>	0,17	0,004	0,03	0,13	0,02	-	-	-	-	0,32	2e ⁻⁸	3e ⁻⁷	-	-	-
<i>log_omt</i>	0,17	0,003	0,03	0,14	0,01	-	-	-	-	0,27	3e ⁻⁶	4e ⁻⁵	-	-	-
<i>trans</i>	-	-	-	0,12	0,04	-	0,16	0,005	0,02	-0,14	0,01	-	-	-	-
<i>betred*</i>	0,14	0,01	0,05	-	-	-	-	-	-	0,17	0,003	0,03	0,30	1e ⁻⁷	1e ⁻⁶
<i>tota_cv</i>	-0,21	0,0003	0,004	0,16	0,006	-	-	-	-	0,14	0,02	-	0,16	0,004	0,02
<i>boom_cv</i>	-0,17	0,004	0,03	-0,15	0,01	-	-	-	-	-0,12	0,03	-	-0,12	0,04	0,05
<i>stru_cv</i>	-0,20	0,0006	0,007	-0,15	0,01	-	-	-	-	-0,13	0,03	-	-0,15	0,008	0,03
<i>over_cv</i>	-0,29	2e ⁻⁷	3e ⁻⁶	-0,25	1e ⁻⁵	0,0002	-0,18	0,002	0,01	-0,19	0,0008	0,009	-0,19	0,0007	0,005
<i>krui_cv</i>	-	-	-	0,22	0,0001	0,001	0,14	0,01	0,02	0,23	6e ⁻⁵	0,0008	0,15	0,008	0,03
<i>algen_cv</i>	-0,13	0,02	0,05	-	-	-	-0,17	0,003	0,02	0,20	0,0005	0,006	-	-	-
<i>subm_cv</i>	-	-	-	0,21	0,0002	0,003	-	-	-	0,37	5e ⁻¹¹	9e ⁻¹⁰	0,50	2e ⁻¹⁶	3e ⁻¹⁵
<i>lemn_cv</i>	-0,15	0,008	0,05	-	-	-	-	-	-	0,11	0,05	-	-0,15	0,007	0,03
<i>char_cv</i>	0,15	0,008	0,05	0,25	1e ⁻⁵	0,0002	-	-	-	-	-	-	0,68	2e ⁻¹⁶	3e ⁻¹⁵
<i>drijf_cv</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,32	2e ⁻⁸	3e ⁻⁷	-	-	-
<i>emer_cv</i>	-	-	-	0,11	0,05	-	0,23	7e ⁻⁵	0,0005	-0,16	0,005	0,04	-0,17	0,003	0,02
<i>pvi</i>	-	-	-	0,12	0,04	-	-	-	-	0,30	2e ⁻⁷	3e ⁻⁶	0,34	1e ⁻⁹	1e ⁻⁸

Tabel 3.12 Beduidende correlaties ($P \leq 0,05$) tussen continue kenmerken en diversiteitsmaten van duinwateropnamen (duin+odp; $N = 299$; * ρ , overige r).

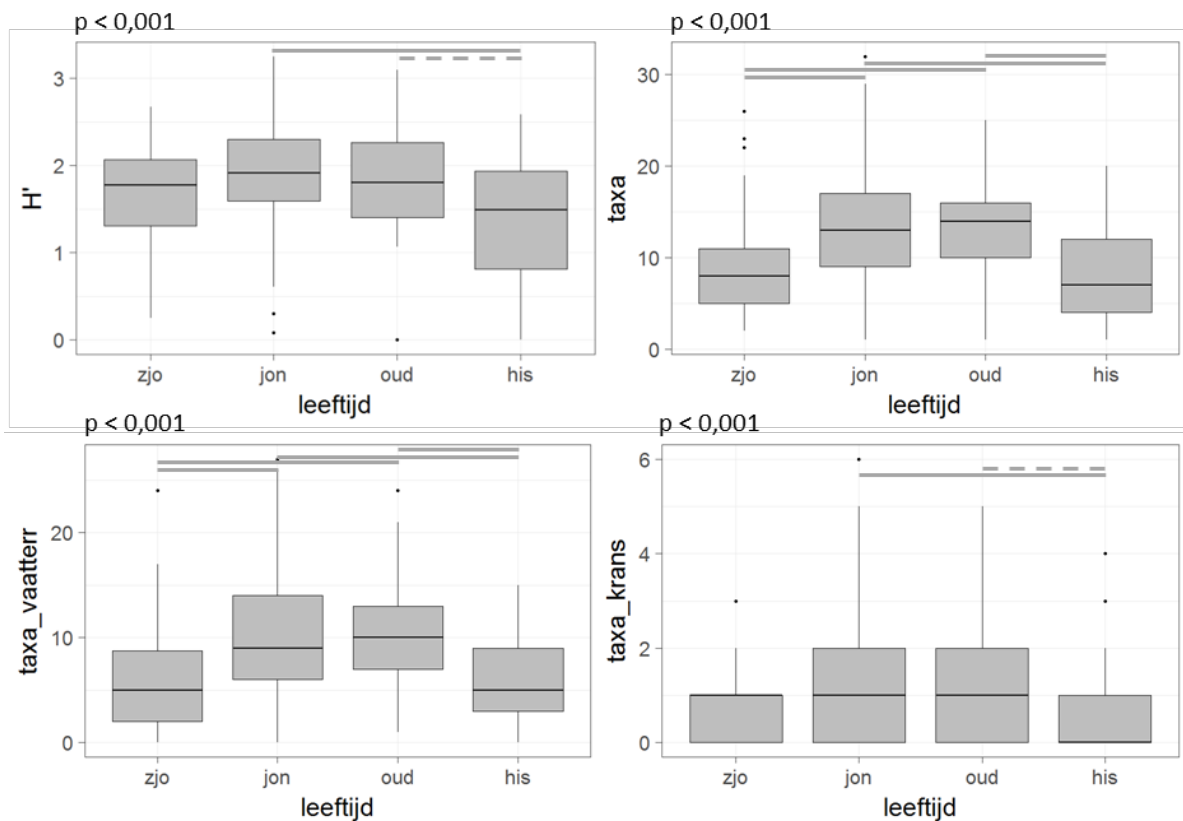
Figuur 3.33 toont dat de dalende trend van de Shannon-entropie, het totaal aantal taxa en het aantal niet-watergebonden soorten met toenemende gemiddelde afstand tot de drie meest nabije watertjes zich tot ca. 300 m doorzet; een maximum van ca. 100 m lijkt ideaal. Reeds enkele tientallen meter daarboven worden erg lage waarden merklijk frequenter. Op zeer korte gemiddelde afstand (tot ca. 50 m) schommelt H' altijd dicht rond een waarde van 2, maar er zijn te weinig datapunten om de variatie in dit gebied goed te vatten.

De relatie tussen sommige diversiteitsmaten, inz. H' , het totale aantal taxa, aantal terrestrische vaatplanten en aantal kranswieren, met de leeftijd komt het best tot zijn recht als deze niet ordinaal maar categorisch worden opgevat (Figuur 3.34). De zeer jonge en historische duinpoelen zijn hiervoor duidelijk minder divers dan de intermediaire klassen, maar de stap van een jonge naar een oude leeftijd lijkt weinig uit te maken. Bij het aantal hydrofytische vaatplanten (niet getoond) is de zwakke correlatie louter het gevolg van een lichte afname bij de historische leeftijdsklasse.

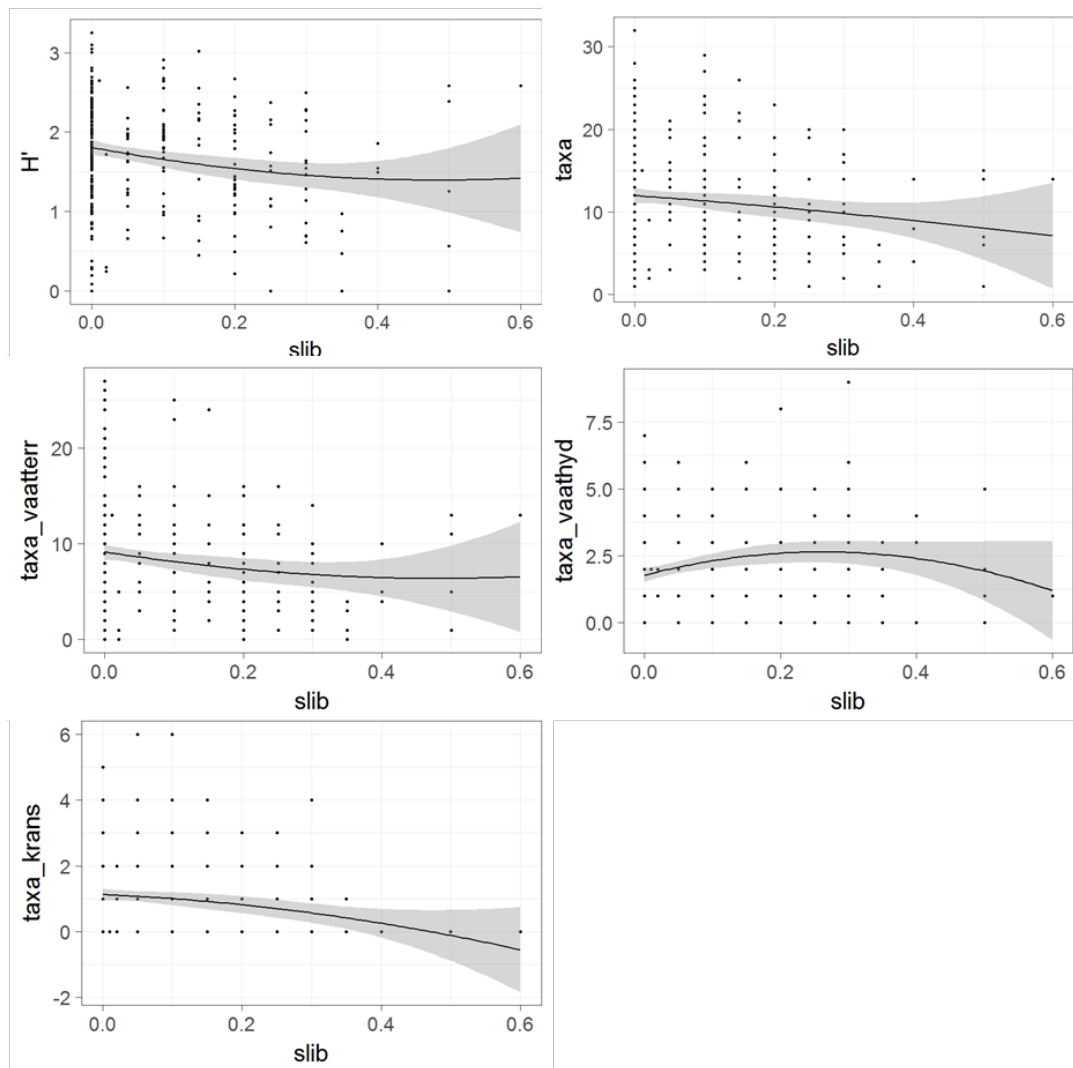
Wat slibdikte betreft is er hooguit een zwak afnemende trend van de Shannon-entropie tot een dikte van 20 cm. Ook bij afwezigheid van slib is de variatie al zeer groot, maar een waarde rond 10 cm lijkt gepaard te gaan met een doorgaans hoge H' . Opnamen met een hoog aantal taxa worden minder frequent vanaf een slibdikte van ca. 30 cm; dit geldt zowel voor meer terrestrische soorten, als voor de waterplanten en kranswieren (Figuur 3.35). Het aantal opnamen met een nog dikkere sliblaag is wel beperkt.



Figuur 3.33 Shannon-entropie, totaal aantal taxa en aantal terrestrische vaatplanten bij duinwateren (duin+odp) volgens gemiddelde afstand tot de drie meest nabije poelen met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 3.34 Verdeling van Shannon-entropie, totaal aantal taxa, aantal taxa terrestrische vaatplanten en aantal kranstaxa bij duinwateren (duin+odp) volgens leeftijdsklasse met P -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie. Volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$.

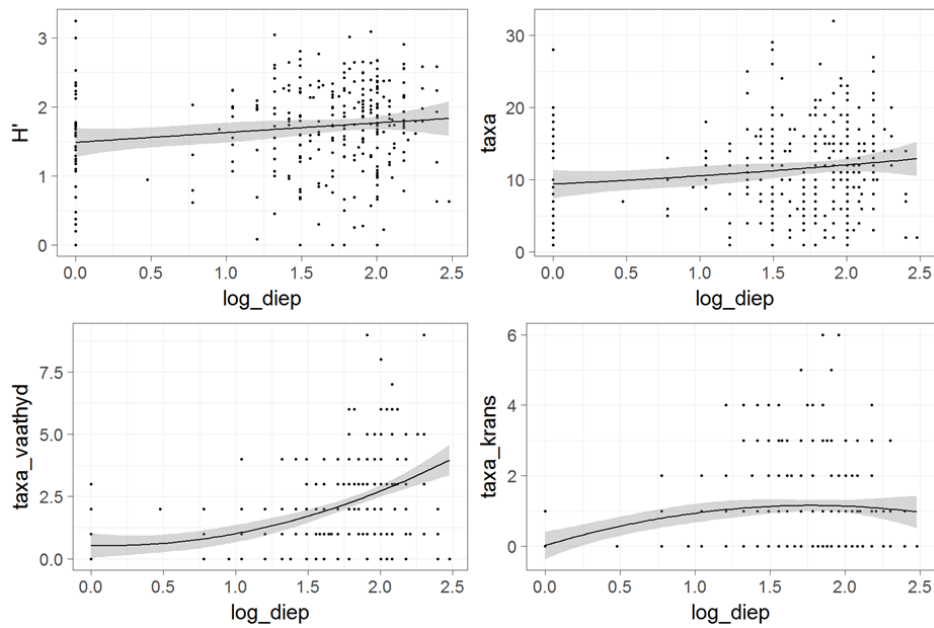


Figuur 3.35 Shannon-entropie en totaal aantal taxa in duinwateren (duin+odp) volgens slibdikte met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

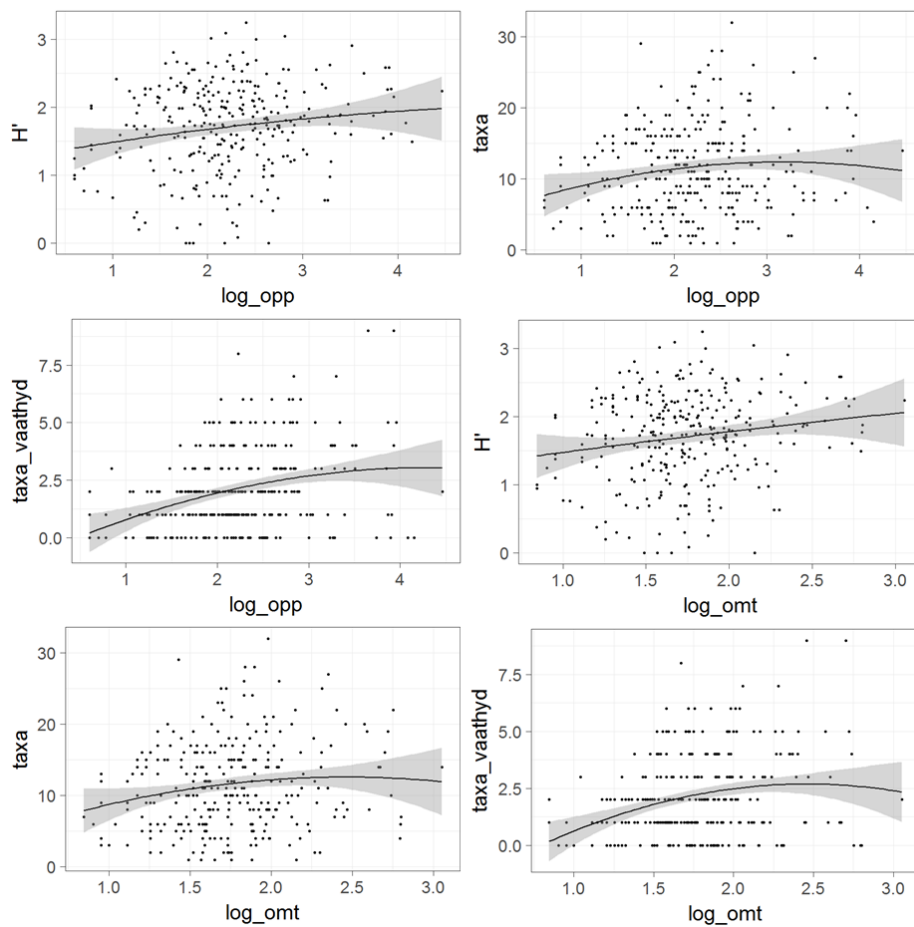
Een grotere diepte gaat ook gepaard met een hogere diversiteit, wat voor een stuk verklaard wordt door het ontbreken van watervegetatie in de meest ondiepe, droogvallende plassen (Figuur 3.36). In tegenstelling tot het aantal vaathydrofyten, dat gestaag toeneemt, neigt het aantal kranswiertaxa eerder naar een optimum bij een diepte tussen 0,3 en 1 m. De bevordelijke variatie van het waterpeil in dit bereik is daar niet vreemd aan.

In tegenstelling tot de waarden van de Shannon-index, raakt de soortenrijkdom enigszins verzadigd bij de grotere wateren ($> 1000 \text{ m}^2$, omtrek $> 100 \text{ m}$; Figuur 3.37). De allerhoogste waarden, maar ook zeer lage, worden bij een oppervlakte van enkele honderden m^2 gevonden. Het aantal waterplanten is het meest gevoelig voor de dimensies, wat weerom met het risico op uitdrogen zal samenhangen.

Een doorzicht van minder dan 25 % staat, ook in de veelal erg ondiepe duinwatertjes, vrijwel garant voor een lage soortenrijkdom (Figuur 3.38). Opvallend is dat dit niet enkel voor de waterplanten het geval is, maar dat ook de terrestrische vegetatie enig verband hiermee vertoont, wat enkel onrechtstreeks plausibel lijkt.

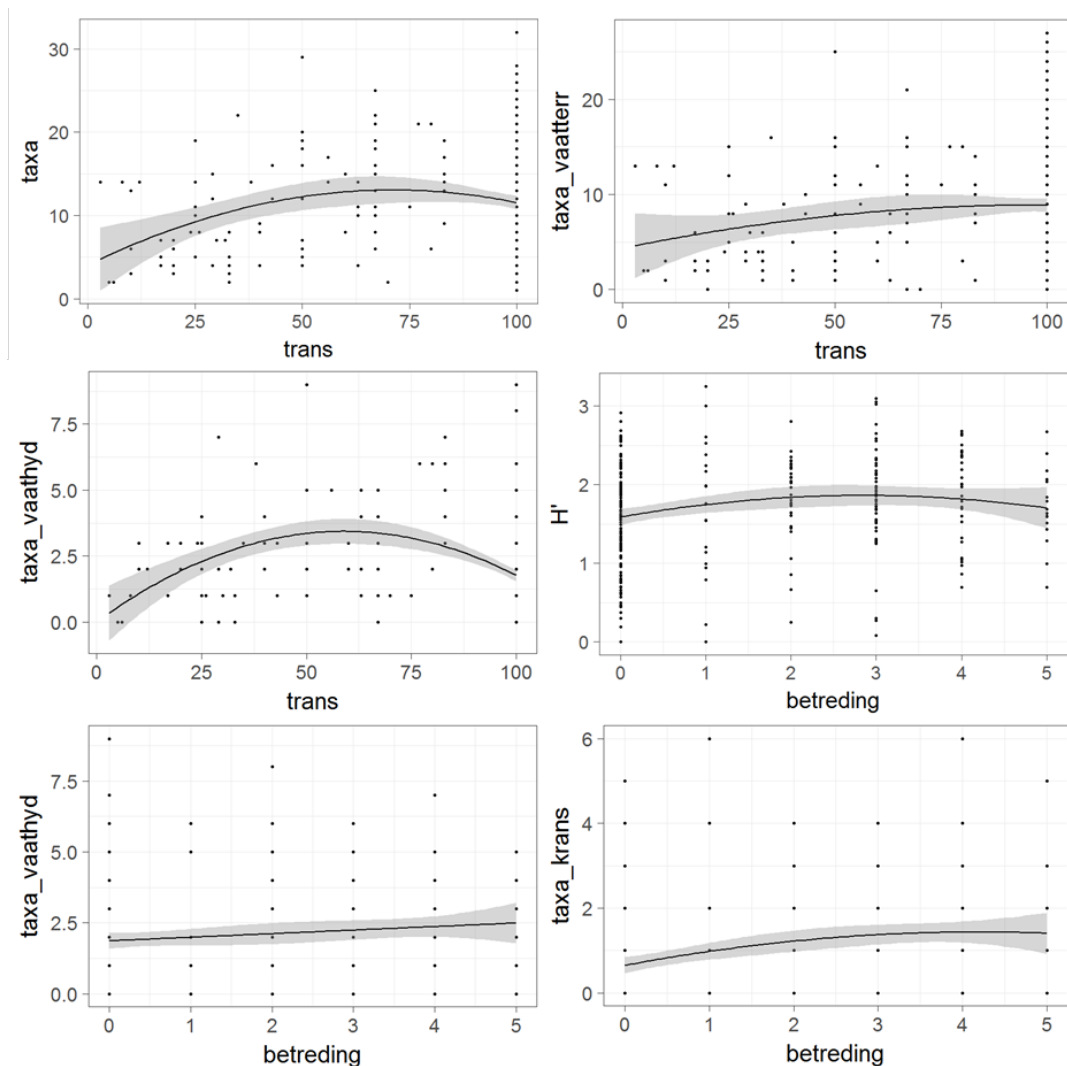


Figuur 3.36 Shannon-entropie, totaal aantal taxa, aantal hydrofytische vaatplanten en aantal kranswiertaxa in duinwateren (duin+odp) volgens diepte met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 3.37 Shannon-entropie, totaal aantal taxa en aantal taxa hydrofytische vaatplanten bij duinwateren (duin+odp) volgens oppervlakte en omtrek met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

Een verband tussen doorzicht en zeer sterke begrazingsdruk ligt enigszins voor de hand, maar een toenemende mate van betreding lijkt maar weinig teweeg te brengen wat het aantal vaatwaterplanten betreft; de trendlijn stijgt gestaag met amper ½ taxon over het hele bereik (Figuur 3.38). Een waarde voor *betred* ≥ 3 resulteert wel in het grootste aantal kranswiertaxa. Wat de Shannon-entropie betreft lijkt, net als bij voorgaande, vooral de al dan niet merkbare aanwezigheid van enig bezoek door grazers het verschil uit te maken. Hoewel er een tendens is naar iets hogere waarden bij een intermediaire betredingsintensiteit (*betred* 2 à 3) laat de verbreding van het betrouwbaarheidsinterval bij de hoogste score niet toe om hier van een duidelijke afname bij meer intensieve betreding te spreken.

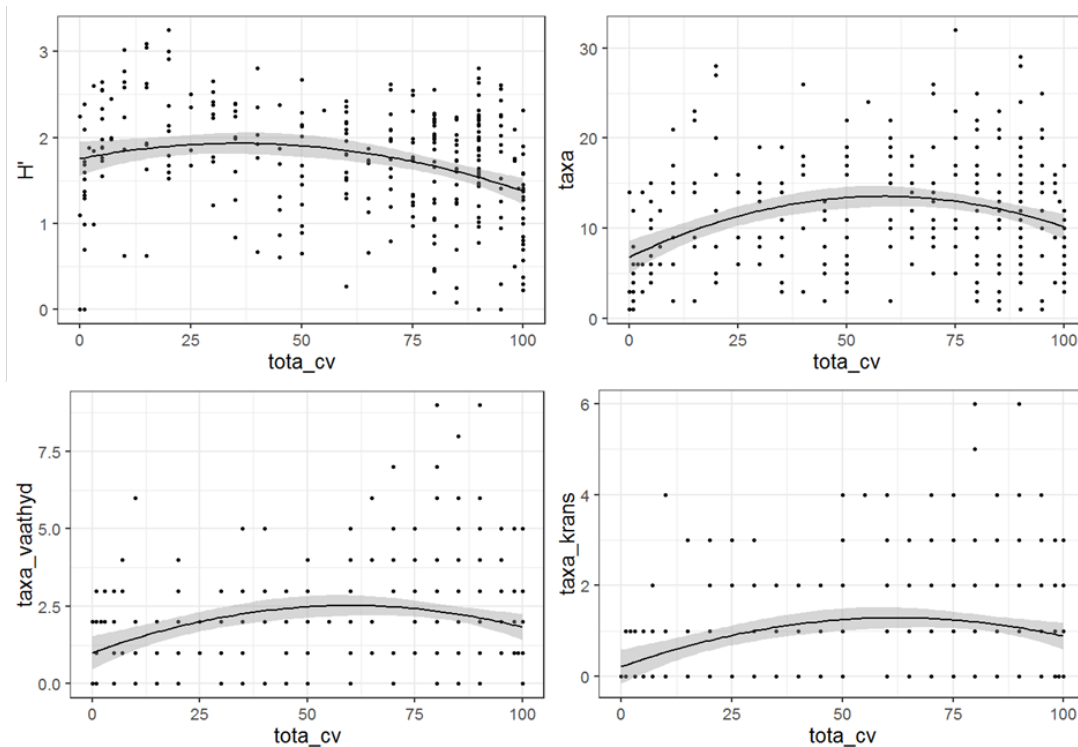


Figuur 3.38 Totaal aantal taxa, aantal terrestrische en aantal hydrofytische vaatplanten volgens doorzicht en Shannon-entropie, aantal hydrofytische vaatplanten en aantal kranswiertaxa volgens mate van betreding in duinwateren (duin+odp) met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

Bij een totale bedekking van 50 à 75 % wordt het hoogste aantal waterplanten, vaathydrofyten en kranswieren bereikt, maar ook daarboven blijft de spreiding hoog; de Shannon-index neemt al af vanaf ca. 50 % bedekking (Figuur 3.39).

Niet onverwacht zijn negatieve relaties met de bedekking van bomen en struiken niet uit de lucht; de watervegetatie is hiervoor het gevoeligst (Figuur 3.40). Een bedekking van slechts 10 à 20 % lijkt al

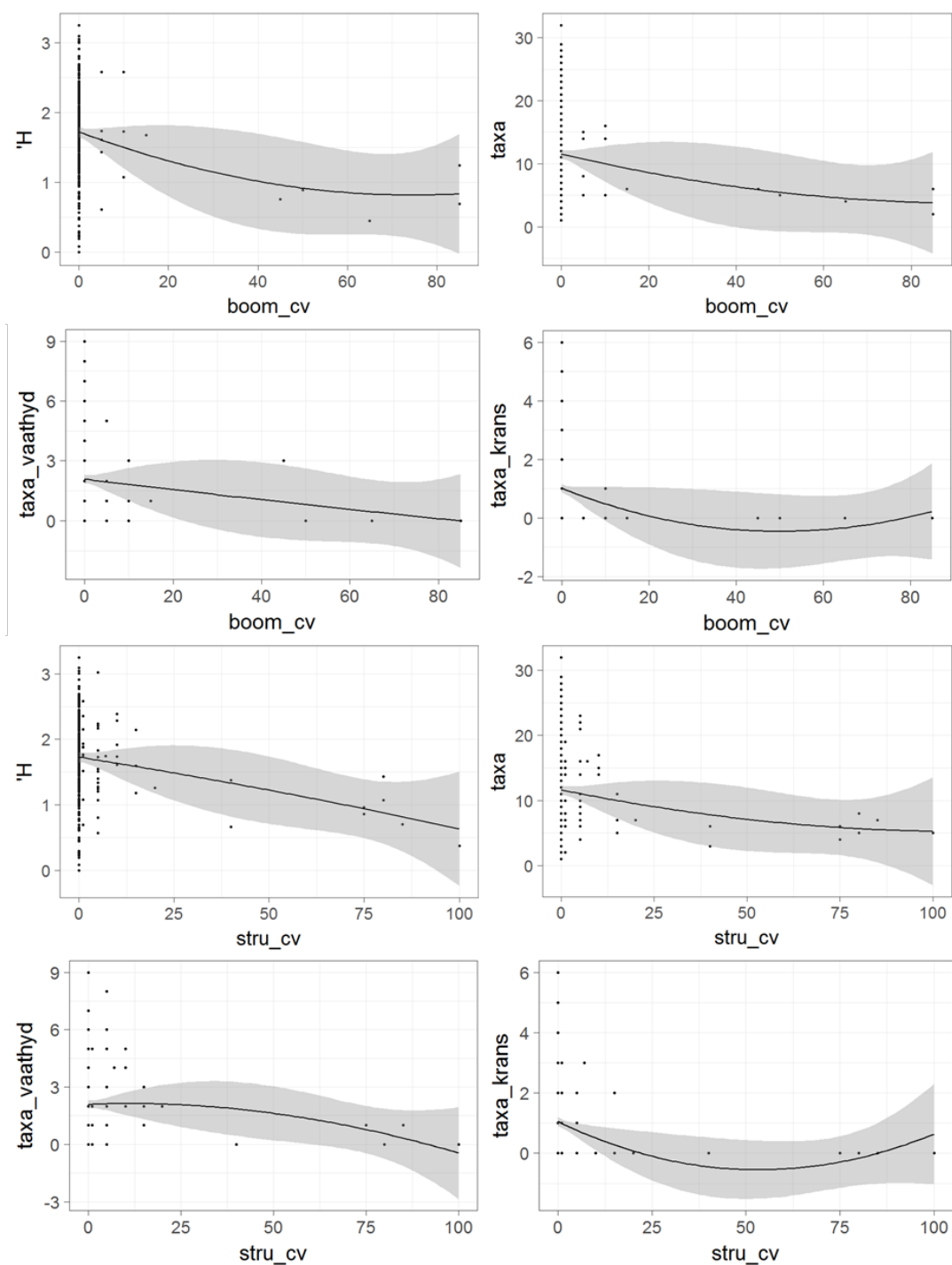
ongunstig te zijn. Met een geleidelijke afname bij H' en een meer abrupte terugval bij het aantal taxa, zijn de patronen zeer vergelijkbaar voor de bedekking van overhangende vegetatie (Figuur 3.41).



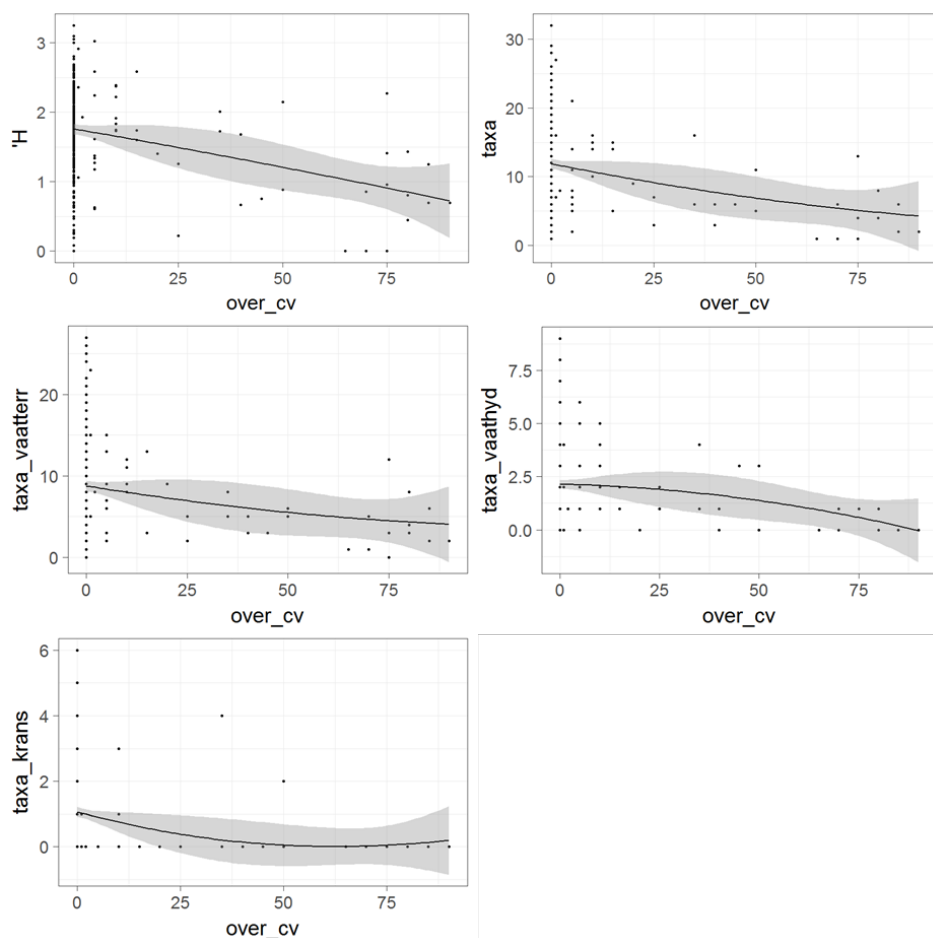
Figuur 3.39 Shannon-entropie, totaal aantal taxa, aantal taxa hydrofytische vaatplanten en aantal kranswiertaxa in duinwateren (duin+odp) volgens totale bedekking met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

Het totaal aantal taxa vertoont veeleer een unimodaal verloop met de bedekking van de kruidlaag en culmineert daarbij ongeveer rond 50 % (Figuur 3.42). Bij de vaatwaterplanten en kranswieren is dit echter minder uitgesproken dan bij de niet-waterplanten.

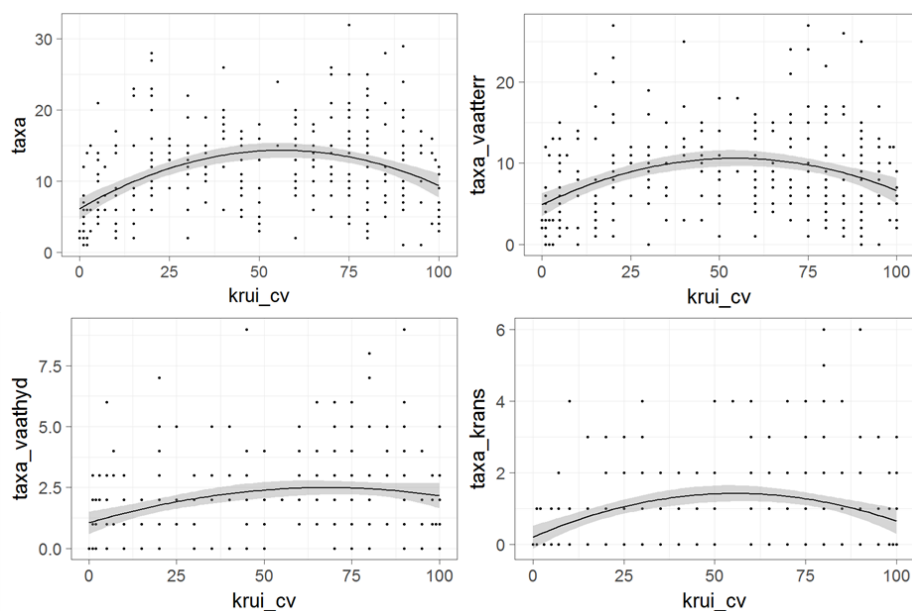
Zowel de Shannon-entropie als het aantal terrestrische vaatplanten duiken naar beneden als meer dan een derde van de oppervlakte door draadalgen wordt bedekt (Figuur 3.43). In het water is dit minder duidelijk en is er blijkbaar vaker sprake van zeer lage aantallen taxa wanneer draadalgen nagenoeg ontbreken. Een verklaring hiervoor ligt niet voor de hand. H' vertoont voor kranswierbedekking eveneens eerder een optimumrelatie, met de hoogste waarden bij ca. 40 %. Vanaf een bedekking van 20 à 30 % kranswieren worden zeer lage soortenaantallen niet langer gevonden en bij een nog iets hogere bedekking bereikt het aantal kranswiertaxa een plateau.



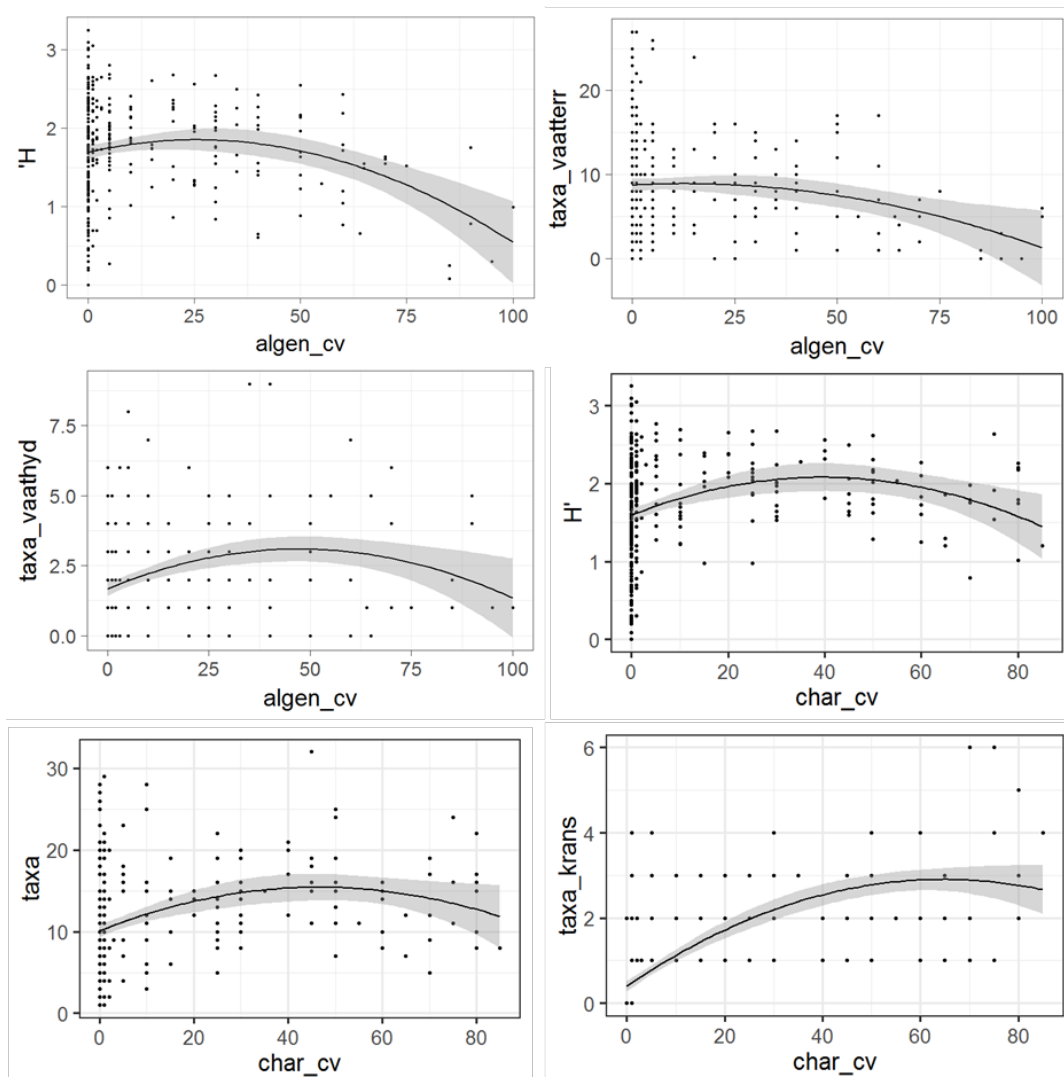
Figuur 3.40 Shannon-entropie, totaal aantal taxa, aantal taxa hydrofytische vaatplanten en aantal kranswiertaxa in duinwateren (duin+odp) volgens de bedekking van bomen en struiken met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 3.41 Shannon-entropie, totaal aantal taxa, aantal terrestrische vaatplanten, aantal hydrofytische vaatplanten en aantal kranswiertaxa in duinwateren (duin+odp) volgens de bedekking van overhangende vegetatie met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).



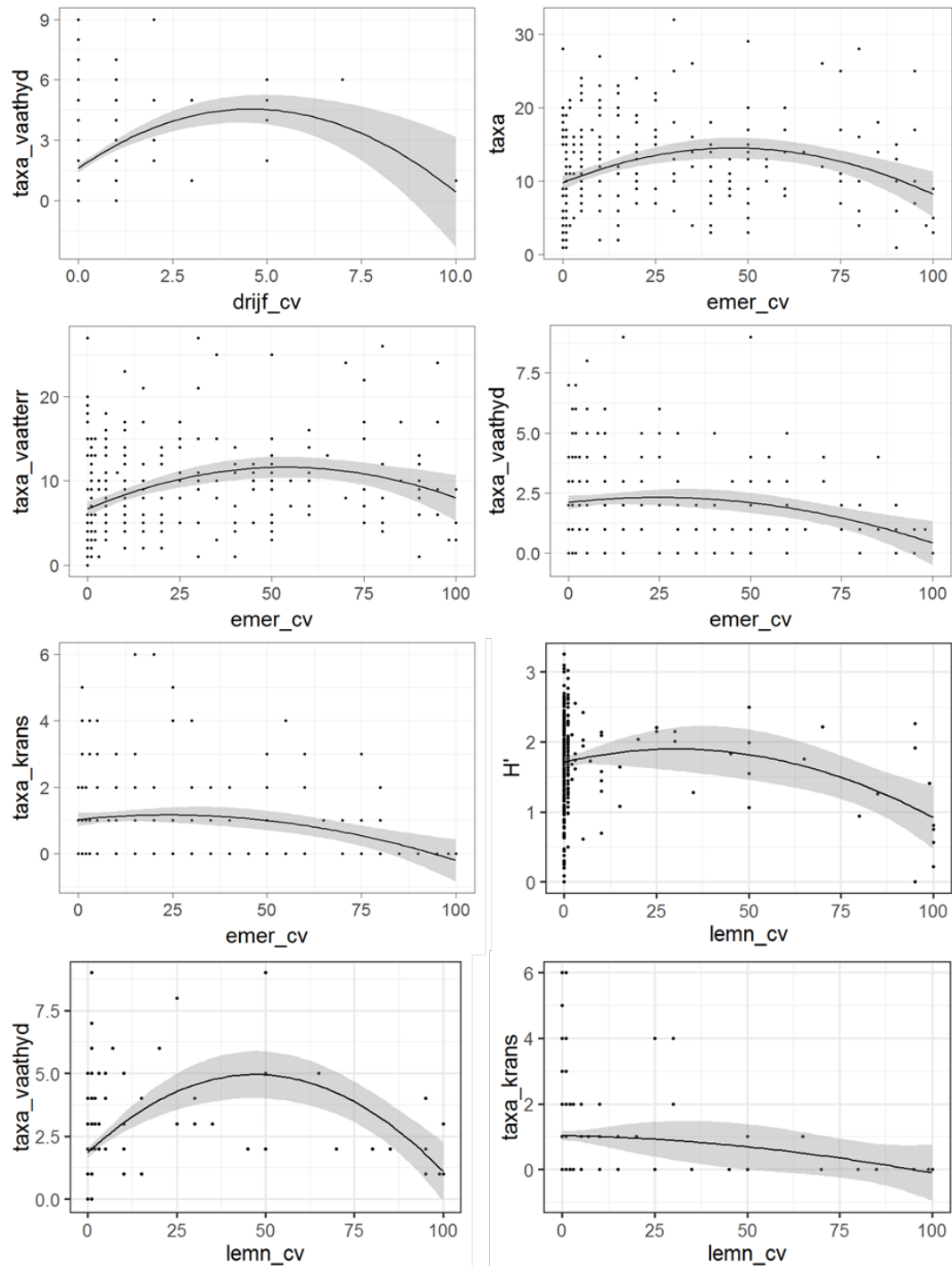
Figuur 3.42 Totaal aantal taxa, aantal terrestrische vaatplanten, aantal hydrofytische vaatplanten en aantal kranswiertaxa in duinwateren (duin+odp) volgens de bedekking van de kruidlaag met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).



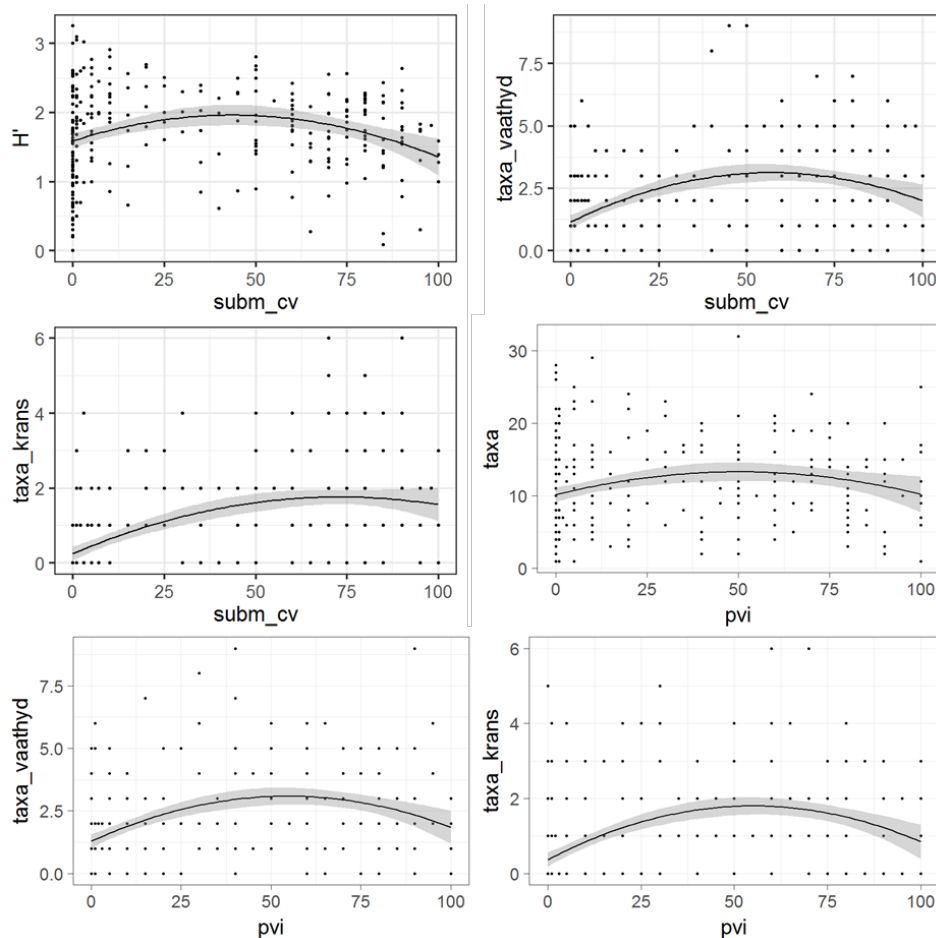
Figuur 3.43 Shannon-entropie, aantal terrestrische vaatplanten en aantal hydrofytische vaatplanten volgens de bedekking van draadalgen en van Shannon-entropie, aantal taxa en aantal kranswiertaxa volgens de bedekking van kranswieren in duinwateren (duin+odp) met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

Enkel het aantal vaathydrofyten is enigszins gecorreleerd met de bedekking van drijfbladplanten. Deze laatste is echter altijd zo gering en beide staan niet volledig los van elkaar, zodat er weinig betrouwbaars uit te besluiten valt (Figuur 3.44). Dat het aantal watergebonden soorten eerder gestaag afneemt met de bedekking van emergente planten, terwijl het aantal soorten dat geen open water behoeft veeleer naar een optimum toegroeit (weerom rond ca. 50 %), om daarna te verminderen, beantwoordt volledig aan de verwachting. Een hoge lemnidenbedekking komt betrekkelijk weinig voor, zodat het verband met H' en het aantal vaathydrofyten niet echt overtuigt, maar kranswieren zijn alleszins afwezig vanaf 75 %.

Tot slot zijn er nog enkele correlaties met submerse bedekking en *pvi*, waarbij vooral de allerlaagste waarden een rol spelen (Figuur 3.45). Behalve bij het aantal kranswiertaxa en *subm_cv* zijn de waarden voor H' en aantal ondergedoken soorten veeleer iets lager bij de allerhoogste waarden.



Figuur 3.44 Aantal taxa vaathydrofyten met de bedekking van drijfbladplanten, van totaal aantal taxa, aantal terrestrische vaatplanten, aantal hydrofytische vaatplanten en aantal kranswiertaxa met de bedekking van emergente vegetatie en van Shannon-entropie, aantal hydrofytische vaatplanten en aantal kranswiertaxa met de bedekking van lemniden in duinwateren (*duin+odp*) volgens de bedekking van emerse vegetatie met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 3.45 Verloop van Shannon-entropie, aantal hydrofytische vaatplanten en aantal kranswieren met de submerse bedekking en van het totaal aantal taxa, aantal hydrofytische vaatplanten en aantal kranswiertaxa met de opvulling van de waterkolom door ondergedoken vegetatie in duinwateren (duin+odp) met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

Met het oog op het optimaliseren van de botanische diversiteit bij de aanleg of inrichting en het beheer van duinpoelen is de relatie tussen diversiteitsmaten, fysische poelkarakteristieken en beheersvariabelen, zowel continue als klassevariabelen²², verder onderzocht door middel van veralgemeende regressiemodellen (GLM, NB2). Hierbij zijn het aantal vaathydrofyten en kranswiertaxa ook samengenomen als de responsvariabele *taxa_water*. Zowel voor het totaal aantal taxa als de Shannon-entropie werden waarschijnlijk adequate modellen verkregen (residuele deviatie volgt χ^2 -verdeling; Tabel 3.13). Voor de terrestrische vaatplanten waren de poelkarakteristieken mogelijk onvoldoende om een goed model te bekomen. Voor het aantal kranswiertaxa, het aantal waterplanten en de vaathydrofyten afzonderlijk, zijn de aantallen laag zodat de verwachting van een χ^2 -verdeling niet opportuun is (Dunn & Smyth 2018). Voor *taxa_krans* is D/df wel iets lager dan 1, maar door de lage aantallen valt ook hier niet veel staat op te maken. Onafgezien hiervan blijft het ook voor deze maten nog relevant om te zien welke variabelen een beduidend effect lijken te hebben. De bekomen modellen combineren de relaties die grafisch reeds het best tot uiting kwamen. Een grotere afstand tot andere watertjes is, behalve voor het aantal vaathydrofyten, eerder een negatief gegeven, mogelijk doordat meer nabijgelegen bronpopulaties voor een grotere aanvoer van uiteenlopende propagulen kunnen zorgen. Grotere omtrek en diepte vertonen vaak positieve

²² Zie 2.1.2. Exclusief *fys* en *log_opp*, vanwege collineariteit en met enkel *klei* als substraattype; inclusief de interactie van *leeft* en *betred*. De bedekking van overhangende vegetatie is hierbij als een beheersvariabele beschouwd. Modellen met gecombineerde grazertypen presteerden niet beter dan met individuele.

coëfficiënten; omtrek is evenwel niet beduidend voor de watergebonden soorten en diepte niet voor het aantal terrestrische taxa en H' . Niet onverwacht is een jonge leeftijd bevorderlijk voor zowel soortenaantallen, als Shannon-entropie. Voor de leeftijdscategorie oud is dit ook het geval voor het totaal aantal taxa en de terrestrische soorten. Overhangende vegetatie heeft in vrijwel alle gevallen een ongunstige werking, maar de coëfficiënten zijn steeds laag. Omdat de plassen doorgaans ondiep en helder zijn, blijft de omgekeerde relatie tussen transparantie en waterplanten eveneens beperkt. Permanentie, *klei* en vooral *slib* hebben een positief effect op vaathydrofyten, maar een negatieve invloed op het aantal kranswiertaxa. Aanwezigheid van paarden en ezels krijgt positieve coëfficiënten voor het totaal aantal taxa en watergebonden soorten. Schapen en geiten zijn negatief geassocieerd met *taxa_tot*, terrestrische taxa, kranswiertaxa en H' . Het relatief sterke effect van *geit* moet genuanceerd worden. Het betreft hier slechts 10 opnamen en vrijwel uitsluitend in eenzelfde deelgebied (ZWI), zodat het waarschijnlijk louter om een gebiedsspecifieke relatie gaat die misschien niets met geiten als dusdanig te maken heeft. Daarentegen worden 61 opnamen, verspreid over negen deelgebieden, door schapen begraasd. Ook ezels, die net als pony's (117 opnamen, 10 deelgebieden) een positief effect lijken te hebben op *taxa_krans* en *taxa_water*, worden slechts in enkele deelgebieden en maar beperkt ingezet (15 opnamen: HOS 6/15, NOD 6/24 en WES 3/41).

	<i>taxa_tot</i>			<i>taxa_vaatter</i>			<i>taxa_water</i>			<i>taxa_krans</i>			<i>taxa_vaathyd</i>			H'		
model	NB2, log link			NB2, log link			NB2, log link			GLM, poisson errors			GLM, poisson errors			GLM, gaussian errors		
D_0	493,8			461,7			587,3			474,9			486,9			126,3		
D	316,3			330,7			353,2			277,4			328,7			98,6		
AIC	1783			1718			1121			678			972			531		
$\chi^2_{\text{rd}}: 1-P, \text{df}$	0,11, 286			0,05, 289			0,006, 289			0,6, 285			0,05, 288			1, 290		
D/df	1,11			1,14			1,22			0,97			1,14			0,34		
	est.	z	P	est.	z	P	est.	z	P	est.	z	P	est.	z	P	est.	t	P
intercept	1,977	7,79	$7e^{-15}$	2,420	9,45	$<2e^{-16}$	-0,425	-1,36	0,2	-0,837	-1,46	0,1	-1,434	-4,93	$8e^{-7}$	2,047	7,96	$4e^{-14}$
<i>log_af3</i>	-0,33	-4,02	$6e^{-5}$	-0,403	-3,99	$7e^{-5}$	-0,359	-3,24	0,001	-0,706	-3,62	0,0003	-	-	-	-0,359	-3,44	0,0007
<i>log_diep</i>	0,144	3,14	0,002	-	-	-	0,954	10,59	$<2e^{-16}$	1,060	6,24	$5e^{-10}$	0,722	5,91	$3e^{-9}$	-	-	-
<i>log_omt</i>	0,248	3,45	0,0006	0,267	3,00	0,003	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,262	2,94	0,004
<i>over_cv</i>	-0,006	-2,77	0,006	-	-	-	-0,012	-3,21	0,001	-0,024	-2,36	0,02	-0,012	-2,82	0,005	-0,009	-3,87	0,0001
<i>trans</i>	0,004	3,32	0,0009	-	-	-	0,005	3,60	0,0003	0,008	2,84	0,005	0,004	2,67	0,008	-	-	-
<i>slib</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-1,886	-2,67	0,008	0,795	2,16	0,03	-	-	-
<i>lft_jong</i>	0,366	6,10	$1e^{-9}$	0,422	5,67	$1e^{-8}$	0,248	3,52	0,0004	0,291	2,37	0,02	0,236	2,66	0,008	0,198	2,83	0,005
<i>lft_oud</i>	0,301	3,93	$8e^{-5}$	0,437	4,70	$3e^{-6}$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>perm</i>	-	-	-	-0,173	-2,45	0,01	-	-	-	-	-	-	0,294	2,66	0,008	-	-	-
<i>klei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0,711	-5,16	$2e^{-7}$	0,266	3,07	0,002	-	-	-
<i>pony</i>	0,126	2,19	0,03	-	-	-	0,318	4,26	$2e^{-5}$	0,445	3,23	0,001	0,282	3,10	0,002	-	-	-
<i>ezel</i>	-	-	-	-	-	-	0,593	4,50	$7e^{-6}$	1,008	5,03	$5e^{-7}$	-	-	-	-	-	-
<i>scha</i>	-0,299	-4,47	$8e^{-6}$	-0,404	-4,71	$2e^{-6}$	-	-	-	-0,497	-2,82	0,005	-	-	-	-0,197	-2,32	0,02
<i>geit</i>	-1,103	-5,54	$3e^{-8}$	-1,587	-5,3	$2e^{-7}$	-	-	-	-0,940	-2,37	0,02	-	-	-	-0,845	-4,46	$1e^{-5}$

Tabel 3.13 Regressiemodellen en beduidende variabelen voor diversiteitsmaten in duinwateren (duin+odp).

AIC: Aikake informatiecriterium, D_0 : null deviance, D : residual deviance, df: vrijheidsgraden.

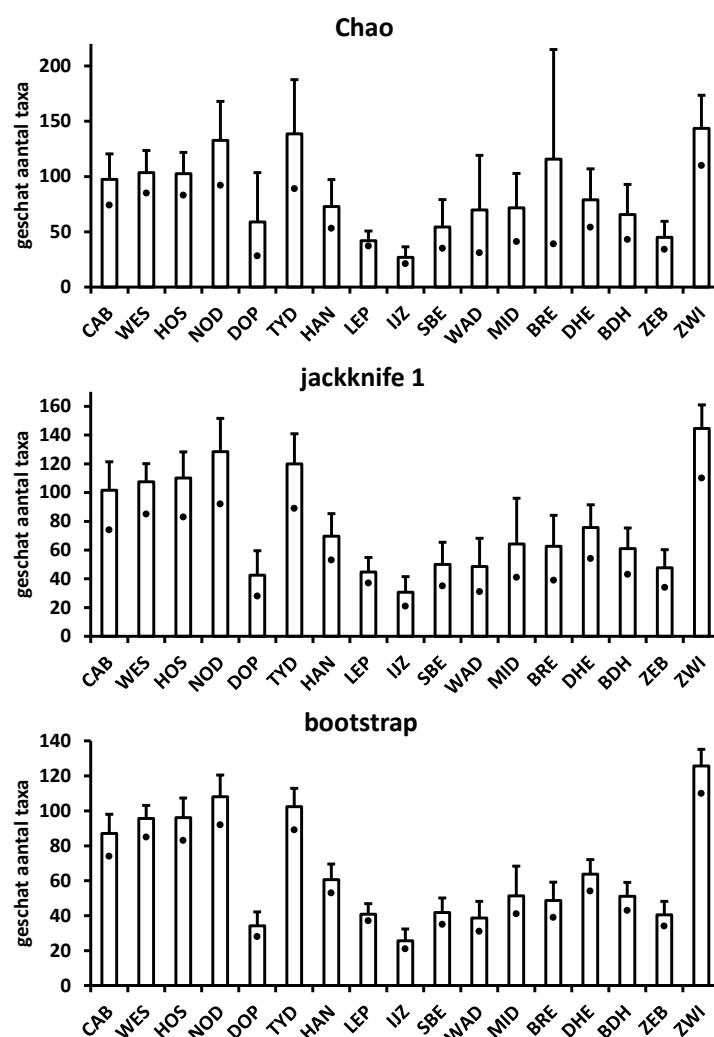
Uitbijters werden niet uitgezuiverd. Bij klassevariabelen werden enkel de beduidende categorieën weerhouden.

3.1.3.1.1.2 Diversiteit van de deelgebieden

In dit luik gaat de aandacht naar de ruimtelijke verdeling van diversiteit over de verschillende deelgebieden en de bijdrage van de deelgebieden tot de regionale diversiteit, de γ -diversiteit van de hele duinregio, in zijn beide componenten: de α -diversiteit, de gemiddelde diversiteit van een enkele opname in eenzelfde deelgebied en de β -diversiteit, de bijdrage van een deelgebied die complementair is aan die van de overige gebieden. Omdat er van sommige poelen meerdere

opnamen werden gemaakt is daarbij, behalve waar het de totale soortenrijkdom betreft, enkel de bijdrage van de meest recente opname, die de meest 'geëvolueerde' vegetatie vertegenwoordigt, in beeld gebracht. De analyses blijven ook beperkt tot duin en odp en de vaatplanten en kranswieren, weerom omdat andere algen en mossen onvolledig geregistreerd werden.

Het in elke WATINA-zone waargenomen aantal taxa en het geschatte totale aantal wordt in Figuur 3.46 weergegeven. Op DOP met een laag soortenaantal en ZWI met een hoog aantal na, zijn de deelgebieden aan de Westkust soortenrijker dan die aan de Midden- en Oostkust. De schatters volgen dit patroon. Grotendeels is dit louter tot het aantal opnamen in elk gebied te herleiden (lineaire regressie: $\text{taxa}_{\text{obs}} = 1,25(\# \text{ opnamen}) + 33,81$, $R^2 = 0,69$; $\text{taxa}_{\text{Chao}} = 1,41(\# \text{ opnamen}) + 58,78$, $R^2 = 0,52$; $\text{taxa}_{\text{jack1}} = 1,55(\# \text{ opnamen}) + 49,69$, $R^2 = 0,66$; $\text{taxa}_{\text{boot}} = 1,39(\# \text{ opnamen}) + 40,96$, $R^2 = 0,67$). Niettemin vertonen NOD en TYD, ondanks een lager aantal opnamen, toch een hogere soortenrijkdom dan WES, terwijl CAB en HOS het er met minder dan de helft nog even goed van af brengen.



Figuur 3.46 Aantal waargenomen taxa (stip) en volgens drie methoden geschat totaal aantal taxa + 2 SE in de deelgebieden (duin+odp; gerangschikt van west naar oost).

Tabel 3.14 en Figuur 3.47 geven het resultaat van de diversiteitspartitionering van de echte Shannon-diversiteit (eH') voor de deelgebieden met *hierDiversity*. Hieruit blijkt dat het β -aandeel in de totale diversiteit (γ) van het duingebied bijna vijftien maal kleiner is dan dat van α bij gebruik van deze

maat²³. HAN, HOS en LEP hebben de hoogste α -diversiteit (14-18 effectieve taxa), CAB, TYD en ZWI de hoogste β (ca. 6 effectieve taxa). De laagste α vindt men in IJZ en BRE (<5 effectieve taxa), de laagste β in LEP en voor HAN (2 effectieve taxa). NOD en WES scoren voor beide goed. De plasvegetaties van DOP, MID, SBE, WAD en ZEB dragen, met elk met slechts 5 tot 7 opnamen, minder aan de diversiteit bij. CAB, HOS, NOD, TYD, WES en ZWI zijn de deelgebieden met een bovengemiddelde γ -diversiteit. De maten voor turnover en homogeniteit bevestigen dat opnames in LEP en deze met code HAN onderling zeer weinig verschillen; deze in BRE, BDH, CAB, IJZ en WAD combineren een hoge turnover met een lage homogeniteit. Het verdwijnen of het meer eenvormig worden van plassen in deze deelgebieden zal de diversiteit van het hele duingebied in verhouding sterker doen dalen.

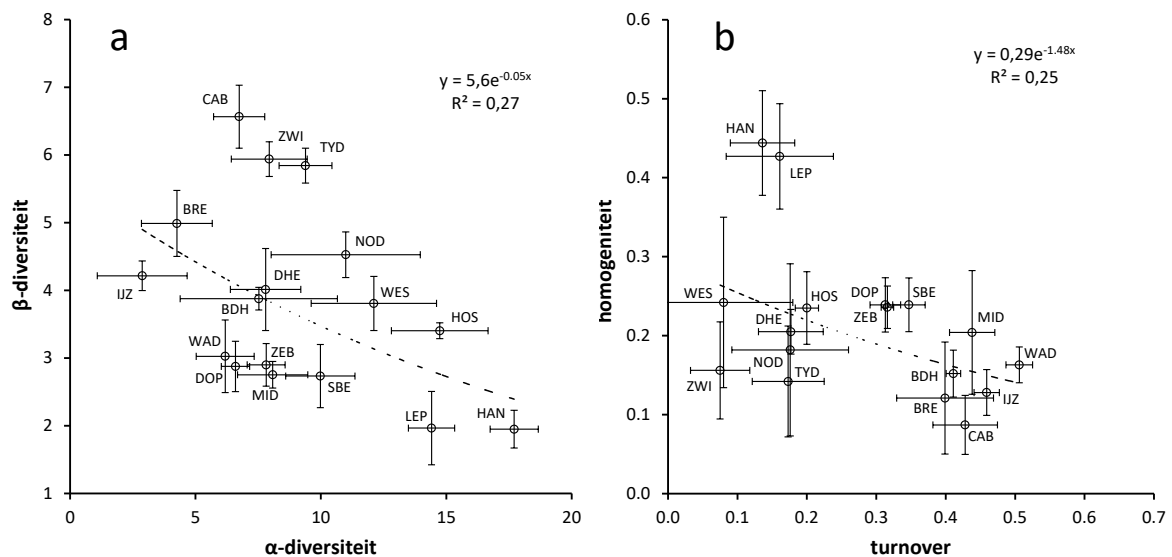
	opnamen	α	CI α	β	CI β	γ	CI γ	α/β	turnover	CI turnover	homog.	CI homog.
alle	270	33,80±3,13	22,37-34,68	2,27±0,17	2,16-2,79	76,60±4,97	57,58-77,65	14,9	0,08±0,01	0,07-0,11	0,41±0,03	0,32-0,43
CAB	14	6,74±1,40	4,37-10,15	6,57±0,61	3,76-6,09	44,26±5,80	21,59-44,28	1,0	0,43±0,05	0,21-0,39	0,09±0,03	0,10-0,21
WES	36	12,11±0,76	10,73-13,60	3,81±0,32	2,93-4,14	46,10±2,58	37,61-47,26	3,2	0,08±0,01	0,06-0,09	0,24±0,03	0,22-0,32
HOS	13	14,74±1,79	11,62-18,78	3,40±0,22	2,46-3,31	50,15±4,46	33,60-50,89	4,3	0,20±0,02	0,12-0,19	0,24±0,03	0,24-0,36
NOD	21	10,99±1,38	8,40-13,84	4,53±0,47	2,98-4,79	49,75±4,45	33,89-50,83	2,4	0,18±0,02	0,10-0,19	0,18±0,03	0,17-0,30
DOP	7	6,59±0,96	4,90-8,66	2,88±0,28	1,74-2,84	18,96±2,74	10,27-20,18	2,3	0,31±0,05	0,12-0,31	0,24±0,07	0,24-0,50
TYD	29	9,39±1,16	7,43-11,81	5,84±0,54	4,07-6,09	54,84±4,16	39,08-54,88	1,6	0,17±0,02	0,11-0,18	0,14±0,02	0,13-0,22
HAN	8	17,71±1,93	14,59-21,83	1,95±0,12	1,49-1,95	34,51±3,35	24,56-36,96	9,1	0,14±0,02	0,07-0,14	0,44±0,05	0,44-0,62
LEP	7	14,41±1,40	11,97-17,22	1,97±0,20	1,38-2,09	28,32±2,56	19,84-29,09	7,3	0,16±0,03	0,06-0,18	0,43±0,08	0,39-0,68
IJZ	8	2,88±0,92	1,56-5,04	4,22±0,54	2,23-4,21	12,13±3,17	4,07-16,28	0,7	0,46±0,08	0,18-0,46	0,13±0,07	0,13-0,37
SBE	6	9,98±1,05	8,25-12,20	2,73±0,26	1,68-2,69	27,28±3,44	14,36-27,39	3,7	0,35±0,05	0,13-0,34	0,24±0,07	0,25-0,52
WAD	5	6,18±2,50	2,38-11,50	3,03±0,40	1,52-3,03	18,71±4,97	5,09-23,19	2,0	0,51±0,10	0,13-0,51	0,16±0,11	0,16-0,57
MID	5	8,08±2,97	4,31-15,12	2,75±0,34	1,47-2,75	22,23±6,58	6,76-31,92	2,9	0,44±0,08	0,12-0,44	0,20±0,11	0,20-0,60
BRE	11	4,26±1,02	2,68-6,62	4,99±0,47	2,92-4,68	21,23±3,96	9,43-24,29	0,9	0,40±0,05	0,19-0,37	0,12±0,04	0,14-0,28
DHE	18	7,80±0,57	6,77-8,96	4,01±0,37	2,75-4,15	31,29±3,15	21,14-32,95	1,9	0,18±0,02	0,10-0,19	0,21±0,03	0,20-0,33
BDH	8	7,52±1,41	4,94-10,33	3,88±0,49	2,04-3,88	29,16±3,41	14,92-27,60	1,9	0,41±0,07	0,15-0,41	0,15±0,07	0,15-0,42
ZEB	7	7,82±1,51	5,46-11,25	2,90±0,26	1,83-2,77	22,67±3,40	11,47-24,23	2,7	0,32±0,04	0,14-0,29	0,24±0,06	0,26-0,47
ZWI	67	7,94±0,69	6,73-9,38	5,94±0,39	4,73-6,27	47,16±2,93	38,18-49,51	1,3	0,08±0,01	0,06-0,08	0,16±0,01	0,15-0,20

Tabel 3.14 α -, β - en γ -diversiteit als effectief aantal taxa $\pm$ standaardafwijking en hun 95%-betrouwbaarheidsinterval (CI), alsook turnover tussen opnamen en homogeniteit van de opnamen $\pm$ standaardafwijking en hun 95%- betrouwbaarheidsinterval, voor alle meest recente duin+odp opnamen (vaatplanten en kranswieren in de opname van de volledige plas) en voor de afzonderlijke deelgebieden.

Uit Figuur 3.48 blijkt dat enkel de α -diversiteit (een gemiddelde) en de homogeniteit niet afhangen van het aantal opnamen. De β -diversiteit neemt logaritmisch toe naarmate er meer opnamen (plassen) in het deelgebied zijn (Figuur 3.48 b) en bijgevolg stijgt daarmee ook de totale diversiteit van een deelgebied (Figuur 3.48 c): hoe meer plassen, hoe meer diversiteit deze opleveren. Voor de berekening van turnover en homogeniteit wordt β gestandaardiseerd ten opzichte van het aantal opnamen (Harrison et al. 1992; Jost 2007; Marion 2115a, 2015b) en deze maten zijn dan ook beter geschikt om de deelgebieden onderling te vergelijken. Op basis hiervan kunnen, grofweg, DHE, HAN/TYD, LEP, NOD, WES en ZWI als deelgebieden met meer uniforme en CAB, BRE, BDH, IJZ en WAD als gebieden met meer heterogene poelvegetaties beschouwd worden. Interessanter is wellicht dat er blijkbaar vanaf een 30-tal plassen verzadiging in γ -diversiteit begint op te treden. Die is, ondanks het verschillend karakter van beide deelgebieden, vrijwel gelijk voor WES en ZWI. Dit zou er

²³ De verhouding van α - tot β -diversiteit voor duin+odp is bij multiplicatieve partitionering aanzienlijk lager (2,5) als naar de soortenrijkdom wordt gekeken (functie *multipart* met Renyi-diversiteit schaal 0, 999 permutaties); hier leggen laag-abundante taxa immers meer gewicht in de schaal.

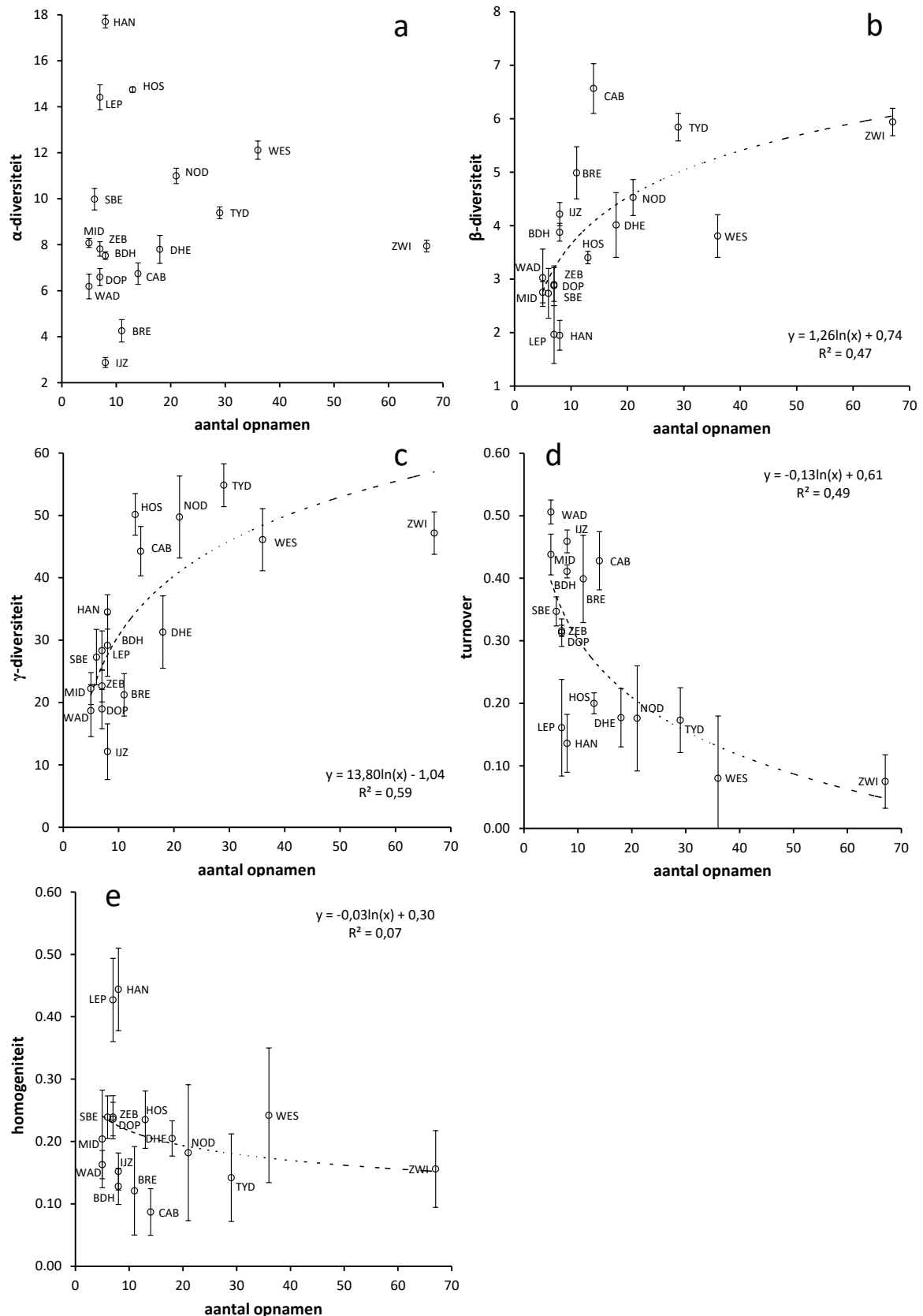
op kunnen wijzen dat er toch netwerken van minstens die omvang nodig zijn om een diversiteitsgericht beheer optimaal uit te kunnen voeren.



Figuur 3.47 a α - en β -diversiteit per deelgebied ($\pm$ standaardfout; duin+odp). b Turnover en homogeniteit per opname in elk deelgebied ($\pm$ standaardfout).

De bijdrage van individuele poelen tot de volledige β -diversiteit van het duingebied, hun zgn. 'local contribution to β -diversity' (LCBD) en de bijdrage van individuele taxa hieraan ('species contribution to β -diversity'; SCBD) kunnen berekend worden op basis van som van de kwadraten in een opnamematrix (Legendre & De Cáceres 2013). Vanwege het sterke verband tussen de som van LCBD-waarden en het aantal opnamen in een deelgebied (hoe meer opnamen, hoe hoger de gezamenlijke bijdrage), laat dit niet toe om deelgebieden als dusdanig rechtstreeks 'kwalitatief' te vergelijken (m.b.t. hun diversiteitspotentieel), maar opnamen met een uitzonderlijke LCBD kunnen wel hierin gesitueerd worden.

Tabel 3.15 geeft een overzicht van de mate waarin de LCBD-uitkomsten in elk deelgebied, op basis van de originele abundantiescores van de vaatplanten en kranswieren en gebruik makend van de de koord- en de Ružička-afstand (resp. $LCBD_C$ en $LCBD_R$), afwijken van het globale gemiddelde. Met de koordafstand is de LCBD-index beduidend hoger dan verwacht ($P \leq 0,05$) voor 37 opnamen (13,7 %). Dergelijke opnamen zijn te vinden in BDH (N = 2, 25 %), BRE (N = 1, 9,1 %), CAB (N = 6, 42,9 %), DHE (N = 1, 5,6 %), IJZ (N = 2, 25 %), NOD (N = 2, 9,5 %), SBE (N = 1, 16,7 %), TYD (N = 6, 20,7 %), WAD (N = 1, 20 %), WES (N = 1, 2,8 %) en ZWI (N = 14, 20,9 %). Gemiddeld zijn de LCBD-waarden het hoogst in CAB, IJZ en BDH; enkel bij BDH kan dit aan een mix van duin en odp te wijten zijn. LEP, HOS en HAN scoren lager dan gemiddeld (meest negatieve gemiddelde waarden): dit zijn de meest homogene gebieden. Behalve bij enkele gebieden met weinig opnamen (MID, SBE) is de variatie tussen de individuele bijdragen opvallend hoog bij DHE; ook bij TYD en ZWI is er relatief veel verschil tussen de poelen onderling wat hun individuele bijdrage tot de β -diversiteit betreft. Bij de LCBD-waarden met de Ružička-afstand ligt de nadruk in verhouding tot $LCBD_C$ veeleer op kwantitatieve en niet zozeer op kwalitatieve verschillen. Het bereik van de $LCBD_R$ -scores is minder groot. CAB, IJZ en BRE scoren hiermee het meest positief, LEP en HOS het meest negatief. Er zijn 46 opnamen met een uitzonderlijke LCBD, de meeste in ZWI (N = 18, 26,9 %), CAB (N = 9, 64,3 %) en TYD (N = 7, 24,1 %), maar ook enkele in BDH (N = 3,7,5 %), BRE (N = 1, 9 %), DHE (N = 1, 5,6 %), IJZ (N = 2, 25 %), MID (N = 1, 20 %), NOD (N = 2, 9,5 %), WAD (N = 1, 20 %) en WES (N = 1, 2,8 %).



Figuur 3.48 Relatie tussen het aantal opnamen per deelgebied (duin+odp) en diversiteitswaarden. a α -diversiteit (aantal effectieve taxa). b β -diversiteit (aantal effectieve taxa). c γ -diversiteit (aantal effectieve taxa). d Turnover. e Homogeniteit.

deelgebied	aantal opnamen	afwijking gemiddelde LCBD (%)	SD	CV (%)	aandeel individuele opname in β -diversiteit van alle opnamen (%)
CAB	14	12,7 / 5,6	18,8 / 7,4	148 / 132	0,42 / 0,39
WES	36	-3,1 / -2,6	11,4 / 5,4	363 / 207	0,36 / 0,36
HOS	13	-11,5 / -4,6	9,6 / 4,7	83 / 102	0,33 / 0,35
NOD	21	-5,0 / -2,5	15,3 / 6,7	308 / 268	0,35 / 0,36
DOP	7	-1,0 / 0,4	6,5 / 2,8	620 / 729	0,37 / 0,37
TYD	29	3,8 / 1,3	16,9 / 7,7	446 / 575	0,38 / 0,38
HAN	8	-8,1 / -3,4	9,1 / 3,2	113 / 92	0,34 / 0,36
LEP	7	-16,3 / -6,9	9,4 / 4,4	58 / 63	0,31 / 0,34
IJZ	8	8,6 / 5,7	13,1 / 5,6	152 / 98	0,40 / 0,39
SBE	6	-0,2 / -1,7	13,1 / 5,4	5874 / 327	0,37 / 0,37
WAD	5	-5,0 / -1,3	21,8 / 10,9	439 / 828	0,35 / 0,36
MID	5	-1,5 / 1,3	11,5 / 5,7	756 / 433	0,36 / 0,38
BRE	11	5,4 / 3,8	11,9 / 6,1	219 / 138	0,39 / 0,38
DHE	18	-0,9 / -0,7	13,6 / 5,9	1428 / 896	0,37 / 0,37
BDH	8	8,5 / 2,6	17,8 / 8,0	208 / 305	0,40 / 0,38
ZEB	7	2,3 / 2,0	6,4 / 3,0	281 / 146	0,38 / 0,37
ZWI	67	1,5 / 0,8	15,8 / 7,6	1025 / 895	0,38 / 0,37
SS _{total} 223,0; BD _{total} 0,83 / SS _{total} 123,8; BD _{total} 0,46					

Tabel 3.15 Bijdrage tot de β -diversiteit van de meest recente opnamen in duin en odp per deelgebied voor vaatplanten en kranswieren. Afwijking gemiddelde LCBD: gemiddelde procentuele afwijking van een opname in het deelgebied ten opzichte van het gemiddelde van alle opnamen na centreren, met standaardafwijking (SD) en variatiecoëfficiënt (CV); bijdrage van een individuele opname aan de totale β -diversiteit (excl. opnamen zonder deze vegetatie). SS_{total}: som van de kwadraten, BD_{total}: totale β -diversiteit (max. 1). Voor schuine streep LCBD_C, na schuine streep LCBD_R.

Van de 204 taxa in alle opnamen van duin en odp, als de herhalingen worden weggelaten, zijn er 147 die minder dan gemiddeld bijdragen tot de β -diversiteit (de gecentreerde SCBD-score rond het gemiddelde varieert van -1,5 tot -99,5 %; enkel analyse met koord-afstand). Het zijn zowel taxa die maar een enkele maal met een heel lage abundantie zijn aangetroffen, als wijd verspreide ubiquisten. De positieve SCBD-scores lopen veel hoger op. In het 10 %-percentiel van de hoogste SCBD-scores (= taxa waaraan de opnamen hun grootste onderlinge verschillen ontleunen) zijn het 21 taxa die de dienst uit maken: *Phragmites australis* (1.224 %), *Chara vulgaris* var. *longibracteata* (579 %), *Eleocharis palustris* (574 %), *Potamogeton pusillus* (564 %), *Chara globularis* (525 %), *Lemna minor* (524 %), *Ranunculus aquatilis* (481 %), *Salix alba* (370 %), *Juncus articulatus* (356 %), *Agrostis stolonifera* (341 %), *Typha latifolia* (337 %), *Mentha aquatica* (315 %), *Solanum dulcamara* (311 %), *Chara virgata* (296 %), *Juncus subnodulosus* (285 %), *Salix cinerea* (278 %), *Zannichellia palustris* subsp. *pedicellata* (266 %), *Ranunculus* subgen. *Batrachium* sp. (244 %), *Ranunculus baudotii* (238 %), *Ranunculus trichophyllus* (226 %), *Chara hispida* (214 %). Naast een opvallend groot aantal hydrofyten betreft het vooral competitieve, vegetatief uitbreidende, laat-successionele soorten die ook vaak met voedselrijkere omstandigheden geassocieerd zijn. Dit wijst er op dat de sterkste contrasten in de poelvegetaties hun oorsprong vinden in de ontwikkelingsgraad van de submerse watervegetatie en successie.

In Tabel 3.16 is de bijdrage tot de β -diversiteit weergegeven van de opnamen voor niet-hydrofytische vaatplanten en euhydrofyten (vaatplanten en kranswieren, excl. andere algen en mossen) afzonderlijk. BD_{total} is iets hoger bij de waterplanten; in de meeste deelgebieden zijn ook de gemiddelde LCBD-scores per opname hoger voor de watervegetatie. De LCBD voor beide soortengroepen is beduidend gecorreleerd (LCBD_C: R = 0,22, P = 0,0003; LCBD_R: R = 0,19, P = 0,001), maar de associatie is te beperkt om op basis van een van beide een betrouwbare uitspraak over de andere te doen. Met de koordafstand hebben opnamen in CAB, BDH, BRE en TYD gemiddeld

de hoogste bijdrage voor de niet-waterplanten, die in CAB, ZEB, SBE en MID voor de hydrofyten. Met de Ružička-afstand worden dit CAB, BDH, BRE en IJZ voor de niet-hydrofyten en CAB, ZEB, IJZ en SBE voor de waterplanten. Opnamen in HAN, LEP en WAD daarentegen scoren gemiddeld wat lager.

deelgebied	vaatplanten, niet-water		vaatplanten & kranswieren, water	
	aantal opnamen	gemiddeld aandeel individuele opname in β -diversiteit van alle opnamen (%)	aantal opnamen	gemiddeld aandeel individuele opname in β -diversiteit van alle opnamen (%)
CAB	14	0,45 / 0,41	10	0,50 / 0,47
WES	36	0,37 / 0,37	32	0,45 / 0,45
HOS	13	0,33 / 0,36	12	0,42 / 0,43
NOD	21	0,35 / 0,37	15	0,45 / 0,45
DOP	7	0,39 / 0,38	4	0,45 / 0,44
TYD	29	0,42 / 0,39	26	0,41 / 0,43
HAN	8	0,36 / 0,37	8	0,40 / 0,41
LEP	7	0,30 / 0,35	7	0,40 / 0,42
IJZ	7	0,39 / 0,40	5	0,46 / 0,46
SBE	6	0,37 / 0,37	4	0,48 / 0,46
WAD	4	0,33 / 0,36	3	0,40 / 0,42
MID	5	0,36 / 0,38	3	0,47 / 0,45
BRE	10	0,42 / 0,40	9	0,44 / 0,45
DHE	18	0,39 / 0,30	16	0,44 / 0,44
BDH	8	0,43 / 0,40	7	0,43 / 0,44
ZEB	7	0,40 / 0,39	5	0,50 / 0,47
ZWI	62	0,38 / 0,38	60	0,45 / 0,45
	SS _{total} 205,7; BD _{total} 0,79 / SS _{total} 118,4; BD _{total} 0,45		SS _{total} 191,5; BD _{total} 0,85	

Tabel 3.16 Bijdrage tot de β -diversiteit (LCBD) van de meest recente opnamen in duin en odp per deelgebied voor niet-hydrofytische vaatplanten en euhydrofyten. Gemiddelde bijdrage van een individuele opname aan de totale β -diversiteit (excl. opnamen zonder deze vegetatie). SS_{total}: som van de kwadraten, BD_{total}: totale β -diversiteit (max. 1). Voor schuine streep LCBD_C, na schuine streep LCBD_R.

Wat niet-hydrofytische vaatplanten betreft (262 opnamen, koord-afstand) scoort de LCBD bij 36 opnamen hoger dan gemiddeld. Deze zijn vooral van CAB, ZWI, TYD (19 %) en DHE (17 %) afkomstig. In afnemende volgorde hebben *Phragmites australis*, *Eleocharis palustris*, *Juncus articulatus*, *Agrostis stolonifera*, *Typha latifolia*, *Salix alba*, *Carex hirta*, *Mentha aquatica*, *Juncus subnodulosus*, *Salix cinerea*, *Solanum dulcamara*, *Lycopus europaeus*, *Alopecurus geniculatus*, *Veronica catenata*, *Iris pseudacorus*, *Hydrocotyle vulgaris* en *Juncus bufonius* de hoogste SCBD. Bij de hydrofyten (227 opnamen) zijn er maar negen opnamen uitzonderlijk, waarvan drie in CAB en twee in ZWI. *Lemna minor*, *Chara vulgaris* var. *longibracteata*, *Ranunculus aquatilis*, *Chara globularis* en *Potamogeton pusillus* zijn hier de meest differentiërende taxa.

3.1.3.1.1.3 Bijdrage van individuele plassen aan de β -diversiteit in relatie tot hun kenmerken

In de volgende paragrafen wordt de β -diversiteit in functie van de voornaamste plaskenmerken verkend op basis van de LCBD-waarden (zowel deze berekend met koord- als Ružička-afstand). Hiertoe zijn alle opnamen gebruikt, dus eveneens deze die jongere stadia vertegenwoordigen in poelen waar opnamen in meerdere jaren gemaakt zijn, ook al zijn deze temporeel verbonden en niet geheel onafhankelijk van elkaar. Het verband tussen de LCBD voor niet-waterplanten (enkel vaatplanten; LCBD_{nietwater}) en waterplanten (vaatplanten + kranswieren; LCBD_{water}) is in dit geval zwakker dan bij exclusie van de herhalingen (LCBD_C: R = 0,12, P = 0,044; LCBD_R: R = 0,17, P = 0,003). Daarom worden beide soortengroepen van meet af aan afzonderlijk bekeken, waarbij enkel de resultaten voor variabelen worden getoond waarbij een beduidend verschil tussen categorieën of

een monotoon verband is gevonden. Omdat de beperkte vegetatie-ontwikkeling in zeer jonge plassen een belangrijke invloed op de β -diversiteit zou kunnen hebben zijn mogelijke relaties nagegaan voor alle opnamen samen, maar ook bij eliminatie van deze in de jongste leeftijdsklasse.

Voor de niet-continue variabelen zijn de beduidende correlaties met $LCBD_C$ in Tabel 3.17 en Tabel 3.18 weergegeven. Er is geen indicatie van enig verband tussen LCBD-scores en de groottecategorie van grazers (ingedeeld als $graz_mid$ = geit en/of schaap en $graz_gro$ = koe en/of pony en/of ezel), de aan- of afwezigheid van grazers ($graz_gee$), het type begrazer pony, ezel of schaap, fysieke verstoring, het voorkomen van klei, of het *a priori* subtype (odp of duin). De betredingsscore is, zowel met alle, als met enkel meer geëvolueerde opnamen, evenmin met de LCBD-waarden gecorreleerd. Voor *geit* was er wel een negatieve associatie met $LCBD_{nietwater}C$ en voor *koe* een zwak positief verband met $LCBD_{water}C$. De positieve correlatie tussen leeftijd en $LCBD_{nietwater}C$ volgt uit een gelijkaardige verband met lft_his en een negatieve relatie met lft_jon en lft_oud . Bij de waterplanten is er een verband met de permanente aanwezigheid van water, maar vooral periodiek droogvallen heeft, zoals verwacht, een vrij sterk negatieve invloed. Enkel hier doet het weglaten van de jongste opnamen de correlaties enigszins stijgen; deze hebben immers een minder uiteenlopende watervegetatie.

kenmerk	$LCBD_{nietwater}C$		$LCBD_{water}C$			
	oudere (df = 251)		alle (df = 297)		oudere (df = 251)	
	τ_b	P	τ_b	P	τ_b	P
<i>leeft</i>	0,21	$2e^{-5}$	-	-	-	-
<i>hydro</i>	-	-	0,13	0,003	0,17	0,0004

Tabel 3.17 Beduidende correlaties (Kendalls τ_b) tussen $LCBD_C$ -indices (koord-afstand) en ordinale opnamekenmerken (duin+odp; df: vrijheidsgraden; oudere = excl. *lft_zjo*).

kenmerk	$LCBD_{nietwater}C$						$LCBD_{water}C$					
	alle (df = 297)			oudere (df = 251)			alle (df = 297)			oudere (df = 251)		
	r_{pb}	P	P_{Holm}	r	P	P_{Holm}	r	P	P_{Holm}	r	P	P_{Holm}
<i>lft_jon</i>	-0,12	0,05	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>lft_oud</i>	-0,17	0,003	0,006	-0,17	0,008	0,008	-	-	-	-	-	-
<i>lft_his</i>	0,21	0,0003	0,0008	0,27	$1e^{-5}$	$3e^{-5}$	-	-	-	-	-	-
<i>perm</i>	-	-	-	-	-	-	0,18	0,001	0,003	0,19	0,002	0,004
<i>perio</i>	-	-	-	-	-	-	-0,26	$7e^{-6}$	$2e^{-5}$	-0,31	$6e^{-7}$	$2e^{-6}$
<i>koe</i>	-	-	-	-	-	-	0,13	0,02766	0,03	0,14	0,02	0,02
<i>geit</i>	-0,21	0,0002	0,0008	-0,21	0,0009	0,002	-	-	-	-	-	-

Tabel 3.18 Beduidende punt-biseriële correlaties tussen $LCBD_C$ -indices (koord-afstand) en dichotome opnamekenmerken (duin+odp; df: vrijheidsgraden; oudere = excl. *lft_zjo*).

De correlatie van LCBD met de ordinale variabelen voor leeftijd en hydroperiode blijft nagenoeg even sterk bij gebruik van de Ružička-afstand (Tabel 3.19), maar het positieve verband met *lft_his* blijft enkel beduidend voor de niet-watervegetatie als de jongste opnamen niet worden meegerekend. Het negatief verband tussen $LCBD_{nietwater}$ en *geit* wordt versterkt (Tabel 3.20). $LCBD_{water}$ correleert zwak positief met *koe* en *pony*, evenals met *graz_gro* (positief) en *graz_gee* (negatief). Ook hier is er geen relatie met de betredingsscore, schapen, fysieke verstoring, aanwezigheid van klei of subtype.

kenmerk	$LCBD_{nietwater}R$		$LCBD_{water}R$			
	oudere (df = 251)		alle (df = 300)		oudere (df = 251)	
	τ_b	P	τ_b	P	τ_b	P
<i>leeft</i>	0,20	$4e^{-5}$	-	-	-	-
<i>hydro</i>	-	-	0,12	0,006	0,15	0,003

Tabel 3.19 Beduidende correlaties (Kendalls τ_b) tussen $LCBD_R$ -indices (Ružička-afstand) en ordinale opnamekenmerken (duin+odp; df: vrijheidsgraden; oudere = excl. *lft_zjo*).

kenmerk	$LCBD_{nietwater}R$						$LCBD_{water}R$					
	alle (df = 297)			oudere (df = 251)			alle (df = 297)			oudere (df = 251)		
	r_{pb}	P	P_{Holm}	r	P	P_{Holm}	r	P	P_{Holm}	r	P	P_{Holm}
<i>lft_his</i>	-	-	-	0,15	0,01	0,01	-0,18	0,002	0,007	-0,18	0,004	0,02
<i>perm</i>	-	-	-	-	-	-	0,21	0,0002	0,001	0,20	0,001	0,007
<i>perio</i>	-	-	-	-	-	-	-0,31	$5e^{-8}$	$2e^{-7}$	-0,32	$1e^{-7}$	$8e^{-7}$
<i>koe</i>	-	-	-	-	-	-	0,14	0,02	0,03	0,13	0,04	-
<i>pony</i>	-	-	-	-	-	-	0,12	0,03	0,03	-	-	-
<i>geit</i>	-0,30	$1e^{-7}$	$1e^{-7}$	-0,31	$5e^{-7}$	$1e^{-6}$	-	-	-	-	-	-
<i>graz_gro</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,14	0,03	-

Tabel 3.20 Beduidende punt-biseriële correlaties tussen $LCBD_R$ -indices (Ružička -afstand) en dichotome opnamekenmerken (duin+odp; df: vrijheidsgraden; oudere = excl. *lft_zjo*).

De volgende figuren geven een beeld van de verschillen in LCBD-waarden naar leeftijdsklasse, hydroperiode en grazertype.

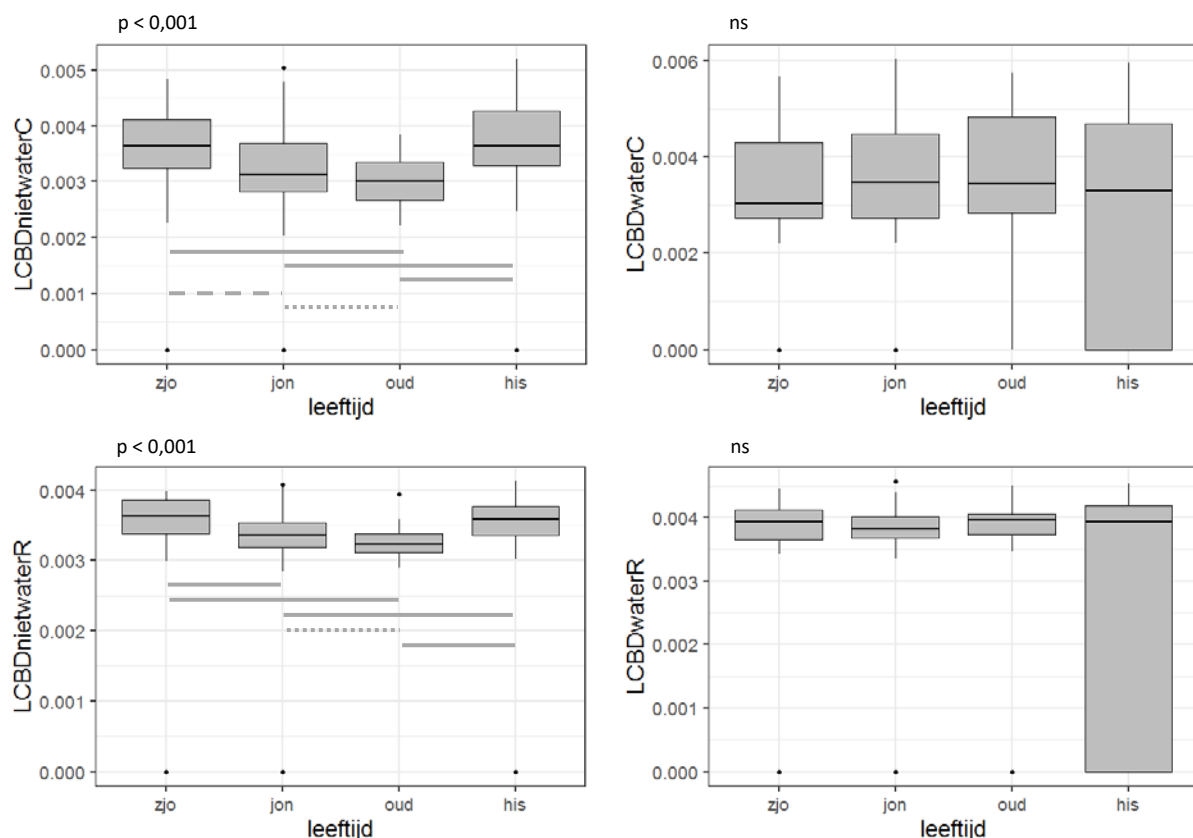
Onderlinge vergelijking van de leeftijdsgroepen toont dat de bijdrage tot β voor de oevervegetatie bij beide afstandsmaten eerst geleidelijk afneemt van *zjo* naar *oud*, om zich daarna te herstellen bij de historische poelen (Figuur 3.49): de heterogeniteit is dus ongeveer even groot bij pas gegraven als bij historische plassen en groter dan bij deze die drie tot tien jaar oud zijn. Bij de echte watervegetatie is er geen dergelijk successiepatroon, maar er zijn wel enkele oude en vrij veel historische plassen zonder waterplanten die niets meer bijdragen.

Of poelen al dan niet droog vallen speelt enkel voor de watervegetatie een rol en vooral als dit elk jaar gebeurt (Figuur 3.50). Ook hier is het vaker volledig ontbreken van echte waterplanten de reden waarom de bijdrage van periodieke poelen tot β wat lager blijft. Worden zeer jonge plassen weggelaten dan is het verschil tussen de groepen niet meer beduidend.

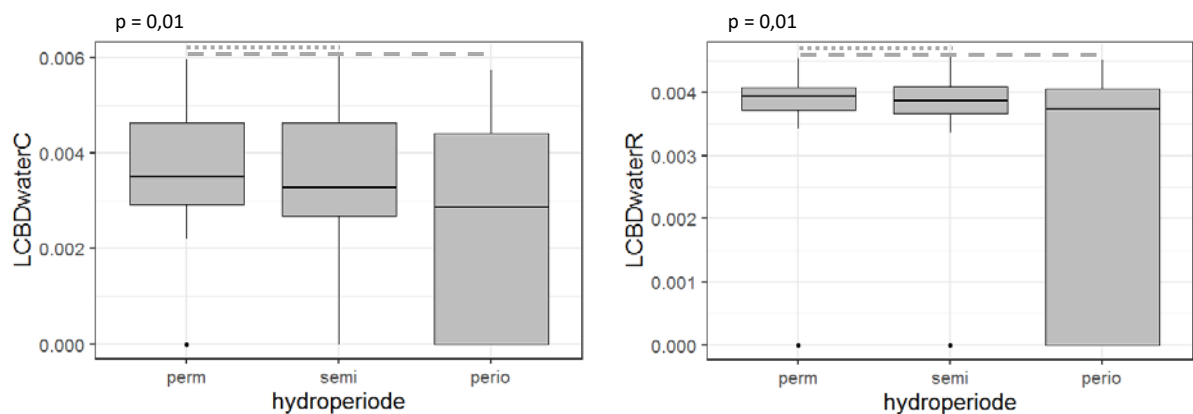
Bij aanwezigheid van grote grazers is $LCBD_{nietwater}R$ wat lager dan wanneer er geen of eveneens middelgrote dieren aanwezig zijn (Figuur 3.51). Voor de watervegetatie zijn er geen verschillen naargelang grazertype, evenmin als voor $LCBD_C$.

De aanwezigheid van runderen zorgt voor de lagere $LCBD_{nietwater}R$ -scores (Figuur 3.52). Ook voor $LCBD_{nietwater}C$ is er bij *koe* een marginaal verschil, evenals bij $LCBD_{water}$, maar in het laatste geval is er eerder sprake van een toename, in plaats van een afname.

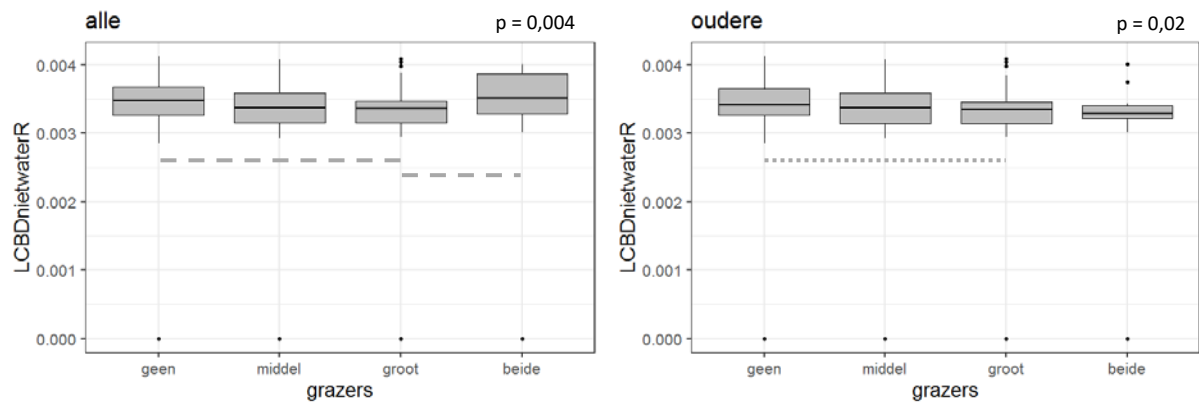
De beduidende correlatiecoëfficiënten voor de continue meetvariabelen zijn in Tabel 3.21 en Tabel 3.22 te vinden. Totale bedekking, mosbedekking en emerse bedekking tonen geen verband met de LCBD-indices. De overige correlaties zijn allemaal betrekkelijk laag.



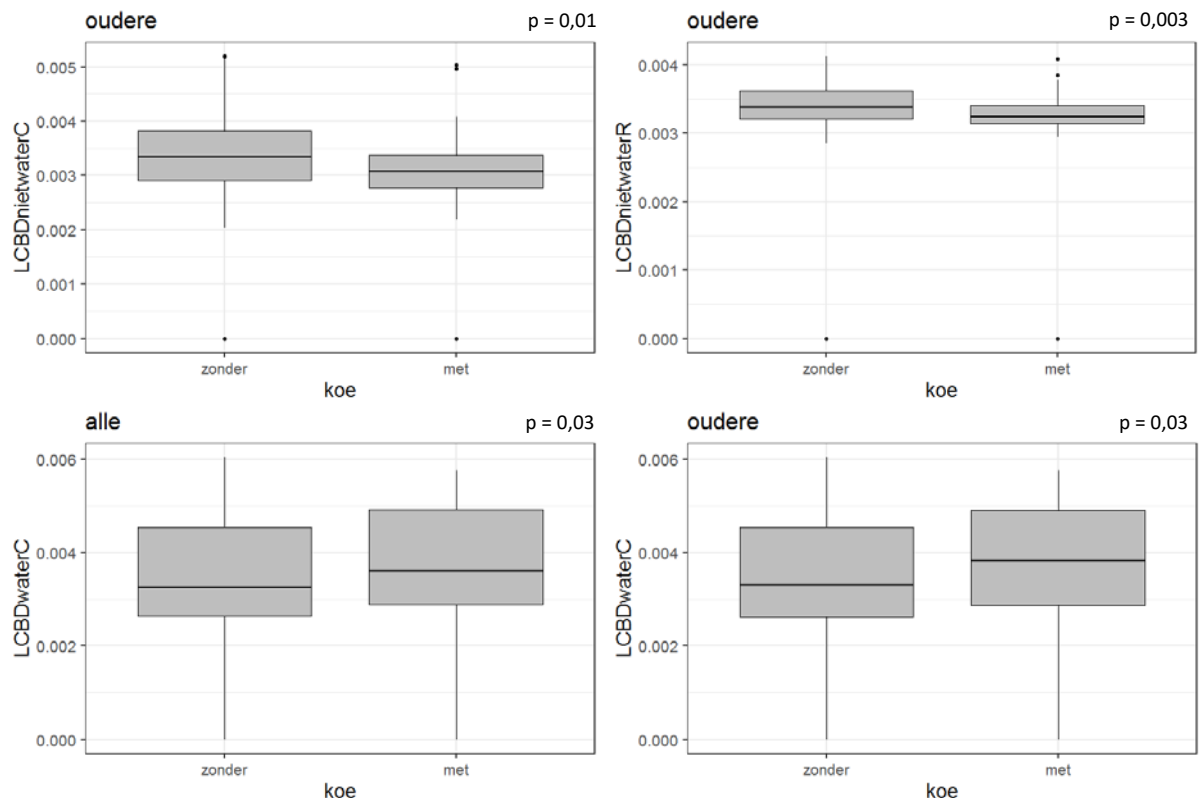
Figuur 3.49 Verdeling van LCBD-scores (-C: koord-afstand, -R: Ružička-afstand) voor niet-waterplanten (links) en echte waterplanten (rechts) voor duinplassen (duin+odp) volgens leeftijdsklasse met P -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven; ns: niet beduidend) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie (volle lijn: $P_{Holm} \leq 0,001$, streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$, ns: niet significant).



Figuur 3.50 Verdeling van LCBD-scores (-C: koord-afstand, -R: Ružička-afstand) voor echte waterplanten in duinplassen (duin+odp) volgens hydroperiode met P -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (linksboven) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie (streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$).



Figuur 3.51 Verdeling van $LCBD_{nietwater}$ (Ružička-afstand; duin+odp, oudere = excl. *zjo*) naargelang het type grazers met P -waarde voor de globale Kruskal-Wallis-test (rechtsboven; ns: niet beduidend, tweezijdig) en verschillen volgens Conover-Iman-test met Holm-correctie (streepjeslijn: $P_{Holm} \leq 0,01$, stippellijn: $P_{Holm} \leq 0,05$).



Figuur 3.52 Verdeling van LCBD-scores (-C: koordafstand, -R: Ružička-afstand) in duinplassen (duin+odp, oudere = excl. *zjo*) zonder en met aanwezigheid van runderen met P -waarde voor de Wilcoxon-test (rechtsboven).

Met de koordafstand is bij de niet-waterplanten het verband het sterkst met de bedekking van bomen en struweel (positief) en in negatieve zin met submerse bedekking en *pvi*. De slibdikte is zwak positief gecorreleerd, de dimensies en de bedekking van draadalgen daarentegen zwak negatief. Het verband met transparantie (alle opnamen, negatief), totale bedekking (alle opnamen, negatief) en kranswierbedekking (alle opnamen, positief) is marginaal. De correlatie neemt hier, zoals verwacht, vaak iets toe als de jongste opnamen weg worden gelaten. Voor de waterplanten zijn de coëfficiënten met de koordafstand lager, uitgezonderd voor de diepte die boven alle andere

uitspringt en *drijf_cv* en *lemn_cv*. De relatie is hier positief met diepte en de bedekking van kruiden en lemniden, maar negatief met de transparantie, de bedekking van bomen, draadalgen en, enkel met alle opnamen tezamen, drijfbladplanten. Bij uitsluiting van de allerjongste opnamen is *drijf_cv* niet meer beduidend en komt extra een positief verband met de slibdikte tot uiting, mogelijk ook met submerse bedekking; verder wijzigt er niets.

kenmerk	<i>LCBD_{nietwater}C</i>						<i>LCBD_{water}C</i>					
	alle (df = 297)			oudere (df = 252)			alle (df = 297)			oudere (df = 252)		
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>P_{Holm}</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>P_{Holm}</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>P_{Holm}</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>P_{Holm}</i>
<i>trans</i>	-0,12	0,04	-	-	-	-	-0,12	0,04	-	-0,14	0,03	-
<i>slib</i>	0,18	0,001	0,005	0,22	0,0005	0,002	-	-	-	0,18	0,005	0,03
<i>log_diep</i>	-0,20	0,0005	0,003	-0,21	0,001	0,003	0,31	6e ⁻⁸	3e ⁻⁶	0,32	3e ⁻⁷	2e ⁻⁶
<i>log_opp</i>	-0,18	0,002	0,006	-0,18	0,003	0,006	-	-	-	-	-	-
<i>log_omtr</i>	-0,17	0,003	0,006	-0,17	0,003	0,006	-	-	-	-	-	-
<i>tota_cv</i>	-0,13	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>boom_cv</i>	0,23	7e ⁻⁵	0,0005	0,26	4e ⁻⁵	0,0004	-0,17	0,004	0,02	-0,17	0,006	0,03
<i>stru_cv</i>	0,23	6e ⁻⁵	0,0005	0,26	4e ⁻⁵	0,0004	-	-	-	-	-	-
<i>krui_cv</i>	-	-	-	-	-	-	0,13	0,02	-	0,14	0,03	0,02
<i>algen_cv</i>	-0,20	0,0006	0,003	-0,23	0,0003	0,002	-0,14	0,01	0,05	-0,13	0,04	-
<i>char_cv</i>	0,14	0,019	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>drijf_cv</i>	-	-	-	-	-	-	-0,11	0,05	-	-	-	-
<i>lemn_cv</i>	-	-	-	-	-	-	0,18	0,002	0,009	0,19	0,003	0,02
<i>subm_cv</i>	-0,26	5e ⁻⁶	5e ⁻⁵	-0,26	4e ⁻⁵	0,0004	-	-	-	0,14	0,03	-
<i>pvi</i>	-0,24	4e ⁻⁵	0,0003	-0,25	6e ⁻⁵	0,0004	-	-	-	-	-	-

Tabel 3.21 Beduidende Pearson-correlaties ($p \leq 0,05$) tussen continue opnamekenmerken en LCBD (koordafstand) voor niet-waterplanten en echte waterplanten (*duin+odp*; df: vrijheidsgraden; oudere = excl. *lft_zjo*).

Gebruikt men de Ružička-afstand dan vindt men, anders dan bij de koord-afstand, meer beduidende correlaties bij de waterplanten dan bij de niet-waterplanten. Er is nog steeds een positieve relatie van *LCBD_{nietwater}* met *slib*, *boom_cv* en *stru_cv* en een negatieve met *algen_cv*, *subm_cv* en *pvi*. Transparantie, dimensievariabelen, *tota_cv* en *char_cv* vallen weg, maar *over_cv* vertoont nu een duidelijk positief verband. Weglaten van de jongste opnamen geeft additioneel een zwak negatieve correlatie met diepte en een positieve met sterkere isolatie.

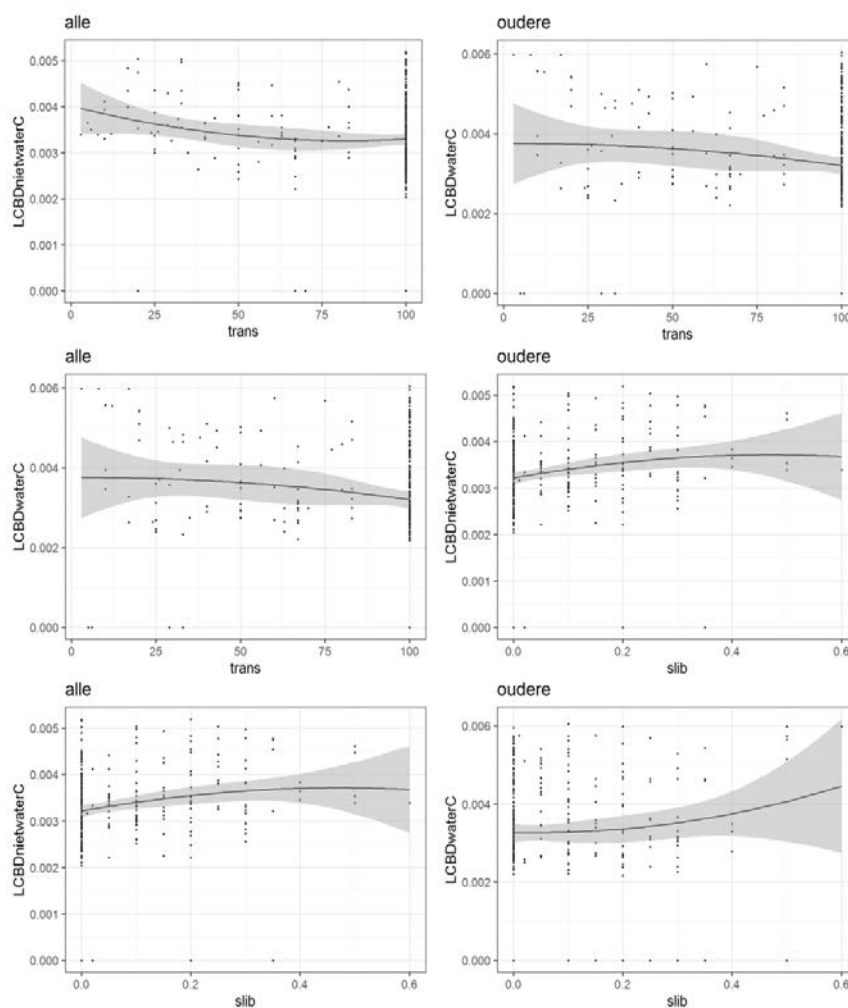
Behalve bij *algen_cv* zijn de correlaties hoger bij de waterplanten dan bij de niet-waterplanten. Voor gedeelde variabelen is het teken tegengesteld. Alles wat op houtige opslag wijst verlaagt de score, alles wat watervegetatie betreft, alsook *log_opp*, *krui_cv* en vooral diepte, verhoogt ze. Zonder de jongste opnamen vallen enkel oppervlakte en struweel uit de lijst.

Voor een interpretatie van deze correlaties zijn de bijhorende strooidiagrammen nuttig (Figuur 3.53-Figuur 3.64).

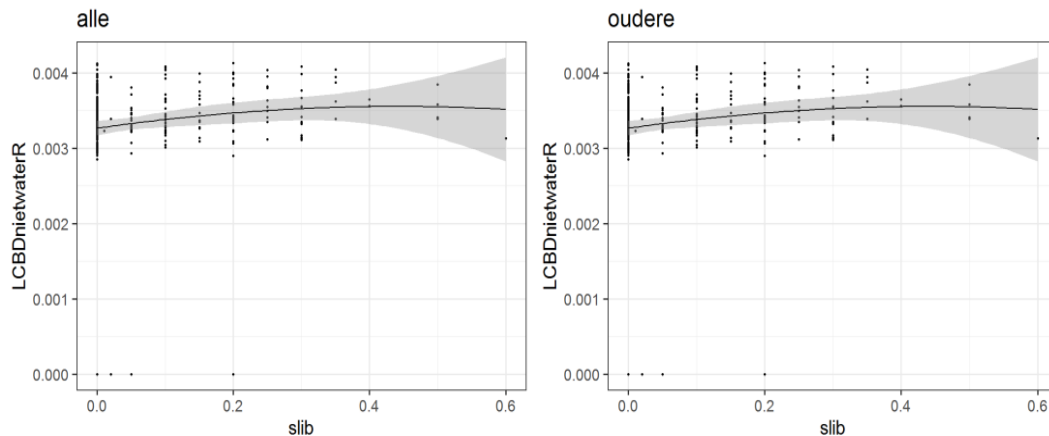
De zwakke relatie van een hogere transparantie met een lagere *LCBD_C* van zowel de niet-water- als watervegetatie is vrijwel uitsluitend te wijten aan de hogere bijdrage van de meest troebele watertjes (*trans* < 20-25 %; Figuur 3.53Figuur 3.53). Bij 100 % doorzicht of 'bodemzicht' is de gemiddelde bijdrage van een opname het laagst; niettemin zijn er ook dergelijke situaties die een erg hoge bijdrage leveren. Voor de niet-waterplanten neemt de heterogeniteit geleidelijk toe tot een slibdikte van ca. 30 cm, om dan te stabiliseren op een hoger niveau (Figuur 3.53, Figuur 3.54). De waterplanten daarentegen vertonen veeleer hogere *LCBD_C*-scores bij een grotere slibdikte.

kenmerk	$LCBD_{nietwater,R}$						$LCBD_{water,R}$					
	alle (df = 297)			oudere (df = 252)			alle (df = 297)			oudere (df = 252)		
	r	P	P_{Holm}	r	P	P_{Holm}	r	P	P_{Holm}	r	P	P_{Holm}
<i>slib</i>	0,15	0,01	0,03	0,19	0,002	0,01	-	-	-	-	-	-
<i>log_diep</i>	-	-	-	-0,12	0,05	-	0,43	$4 \cdot 10^{-15}$	$5 \cdot 10^{-14}$	0,43	$1 \cdot 10^{-12}$	$1 \cdot 10^{-11}$
<i>log_opp</i>	-	-	-	-	-	-	0,12	0,04	-	-	-	-
<i>log_af3</i>	-	-	-	0,14	0,02	-	-	-	-	-	-	-
<i>over_cv</i>	0,22	0,0001	0,0007	0,25	$4 \cdot 10^{-5}$	0,0003	-0,24	$2 \cdot 10^{-5}$	0,0002	-0,20	0,001	0,007
<i>boom_cv</i>	0,13	0,02	0,03	0,15	0,02	-	-0,24	$2 \cdot 10^{-5}$	0,0002	-0,22	0,0005	0,004
<i>stru_cv</i>	0,15	0,01	0,03	0,17	0,008	0,03	-0,16	0,007	0,03	-	-	-
<i>krui_cv</i>	-	-	-	-	-	-	0,14	0,02	-	0,16	0,01	0,04
<i>algen_cv</i>	-0,21	0,0003	0,002	-0,27	$2 \cdot 10^{-5}$	0,0002	0,13	0,03	-	0,14	0,026	0,04
<i>char_cv</i>	-	-	-	-	-	-	0,18	0,002	0,01	0,20	0,001	0,007
<i>drijf_cv</i>	-	-	-	-	-	-	0,18	0,002	0,01	0,18	0,004	0,01
<i>lemn_cv</i>	-	-	-	-	-	-	0,13	0,02	-	0,15	0,02	0,04
<i>subm_cv</i>	-0,19	0,001	0,006	-0,21	0,0008	0,006	0,27	$3 \cdot 10^{-6}$	0,0004	0,29	$2 \cdot 10^{-6}$	$2 \cdot 10^{-5}$
<i>pvi</i>	-0,17	0,003	0,01	-0,18	0,003	0,02	0,23	$6 \cdot 10^{-5}$	0,0005	0,25	$5 \cdot 10^{-5}$	0,0004

Tabel 3.22 Beduidende Pearson-correlaties ($P \leq 0,05$) tussen continue opnamekenmerken en LCBD (Ružička-afstand) voor niet-waterplanten en echte waterplanten (duin+odp; df: vrijheidsgraden; oudere = excl. *lft_zjo*).



Figuur 3.53 Verband tussen transparantie van de waterkolom en dikte van de sliblaag en LCBD-indices (duin+odp, koord-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

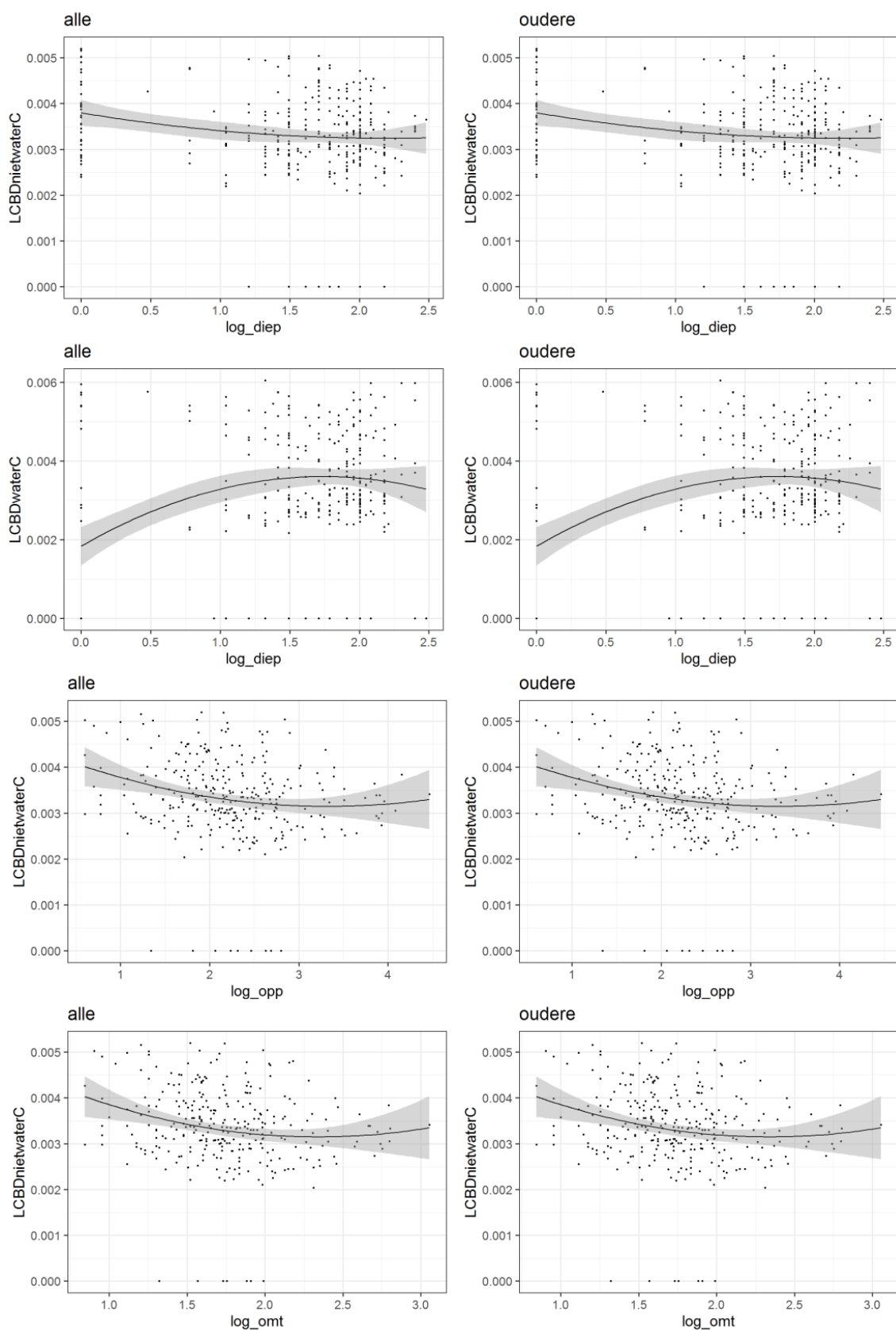


Figuur 3.54 Verband tussen transparantie van de waterkolom en dikte van de sliblaag en LCBD-indices (duin+odp, Ružička-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

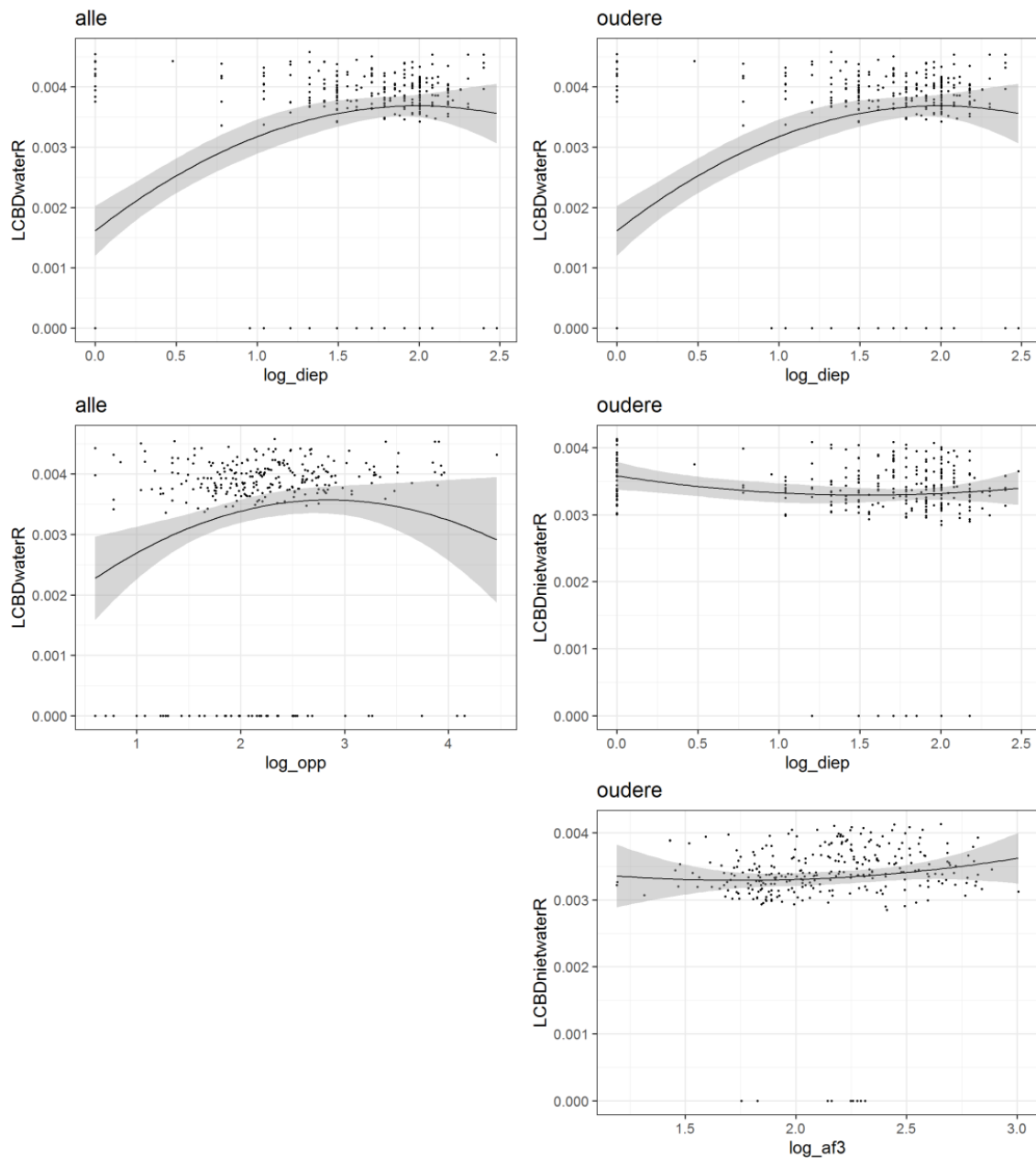
De relaties van $LCBD_C$ met de dimensievariabelen zijn meer structureel en ook onderling consistent (Figuur 3.55). Voor de niet-waterplanten is het evident dat een hogere droogvalfrequentie en betere mogelijkheden voor emerse groei bij ondiepe watertjes kunnen leiden tot meer uitzonderlijke heterogeniteit. Het omgekeerde is waar voor een meer divers waterplantenspectrum, waar droogval (cf. permanentie) hun voorkomen beperkt en tot meer uniformiteit leidt, hetgeen de positieve relaties van diepte tot de β -diversiteit van de watervegetatie verklaart (Figuur 3.55, Figuur 3.56). Sommige waterplanten verdragen droogval immers minder goed en poelen dienen voldoende diep te zijn opdat deze hun levenscyclus kunnen voltooien (cf. de in 3.1.3.1.1.1 aangetoonde positieve invloed van permanentie op zowel het aantal waterplantentaxa). Vanaf een waterdiepte van ca. 30 cm is hiervan echter al niets meer merkbaar. $LCBD_{nietwater}C$ neemt af tot een oppervlakte van ca. 300 m² en een omtrek van ca. 100 m en blijft daarboven matig. De spreiding van de indexwaarden bij de diepste, grote plassen wordt beperkt door hun steilere oeverprofielen. Bij de waterplanten vertoont $LCBD_R$ eerder een optimum bij een grootte van 100 tot 3000 m² en is er misschien een zwakke toename met sterkere isolatiegraad (Figuur 3.56).

Hoewel een boombedekking van meer dan 40 % maar bij weinig opnamen voorkomt, wordt de positieve relatie met $LCBD_{nietwater}$ ondersteund door een zeer gelijkaardig patroon voor struiken (Figuur 3.57, Figuur 3.58). Net als bij de slibdikte betreft het een successie-effect. Dit verklaart wellicht ook de geringe toename van $LCBD_{water}C$ met het sluiten van de kruidlaag (Figuur 3.57). Bij het negatieve verband van $boom_cv$ met $LCBD_{water}$ kan aan een rechtstreeks effect van beschaduwning gedacht worden. Terwijl de ontwikkeling van houtige vegetatie meer heterogeniteit in de terrestrische vegetatie teweeg brengt, werkt dit nivellerend voor de watervegetatie door het volledig verlies van zulke vegetatie dat er uiteindelijk uit volgt.

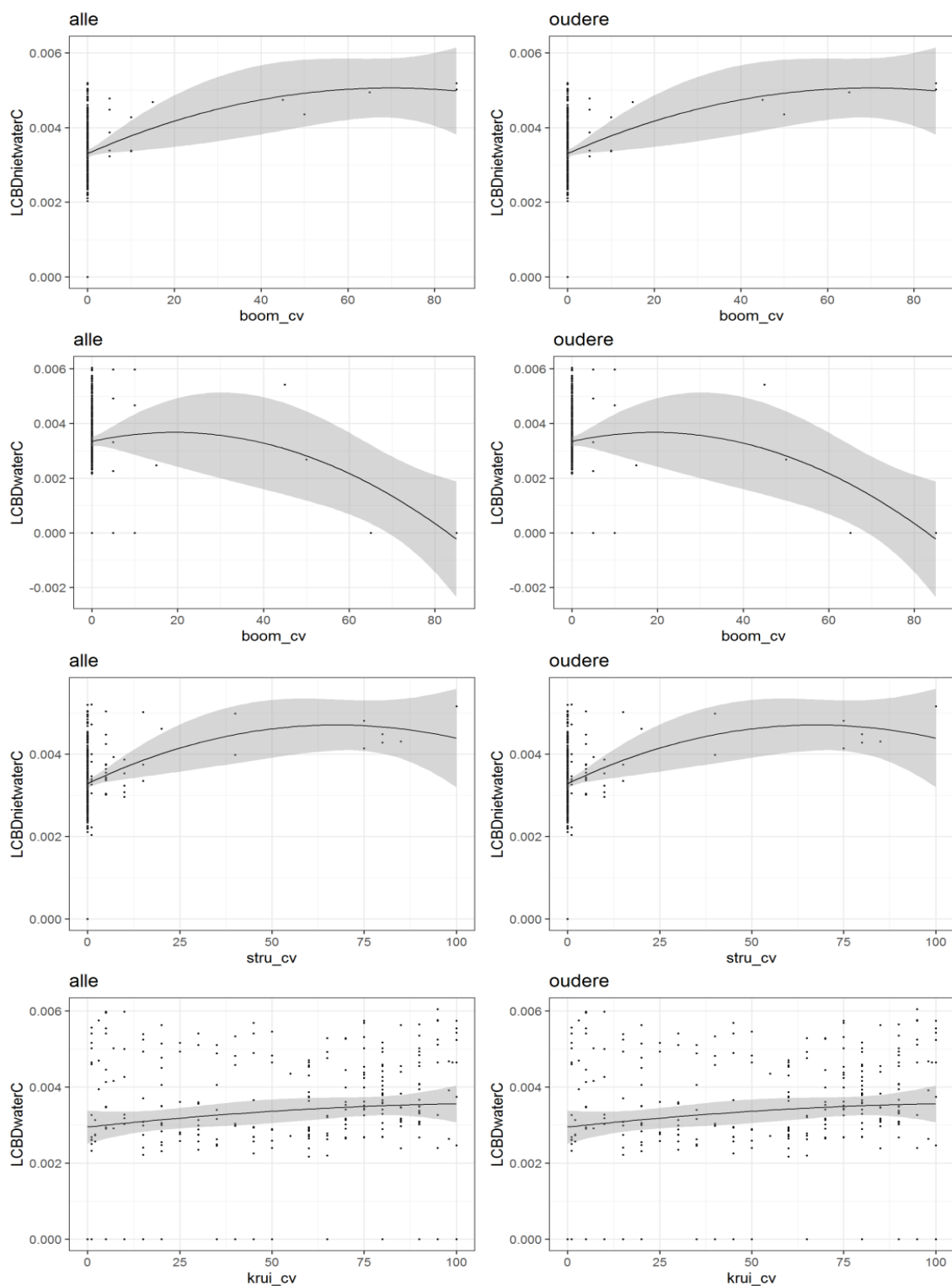
Hetzelfde patroon ziet men voor $LCBD_R$ voor de bedekking van overhangende houtige gewassen: toename bij de niet-waterplanten, afname voor de waterplanten (Figuur 3.59). Met de bedekking van de kruidlaag vertoont de watervegetatie veeleer een optimum bij gemiddelde waarden, maar dit lijkt eerder een artefact van de sterke variatie bij geringe waarden.



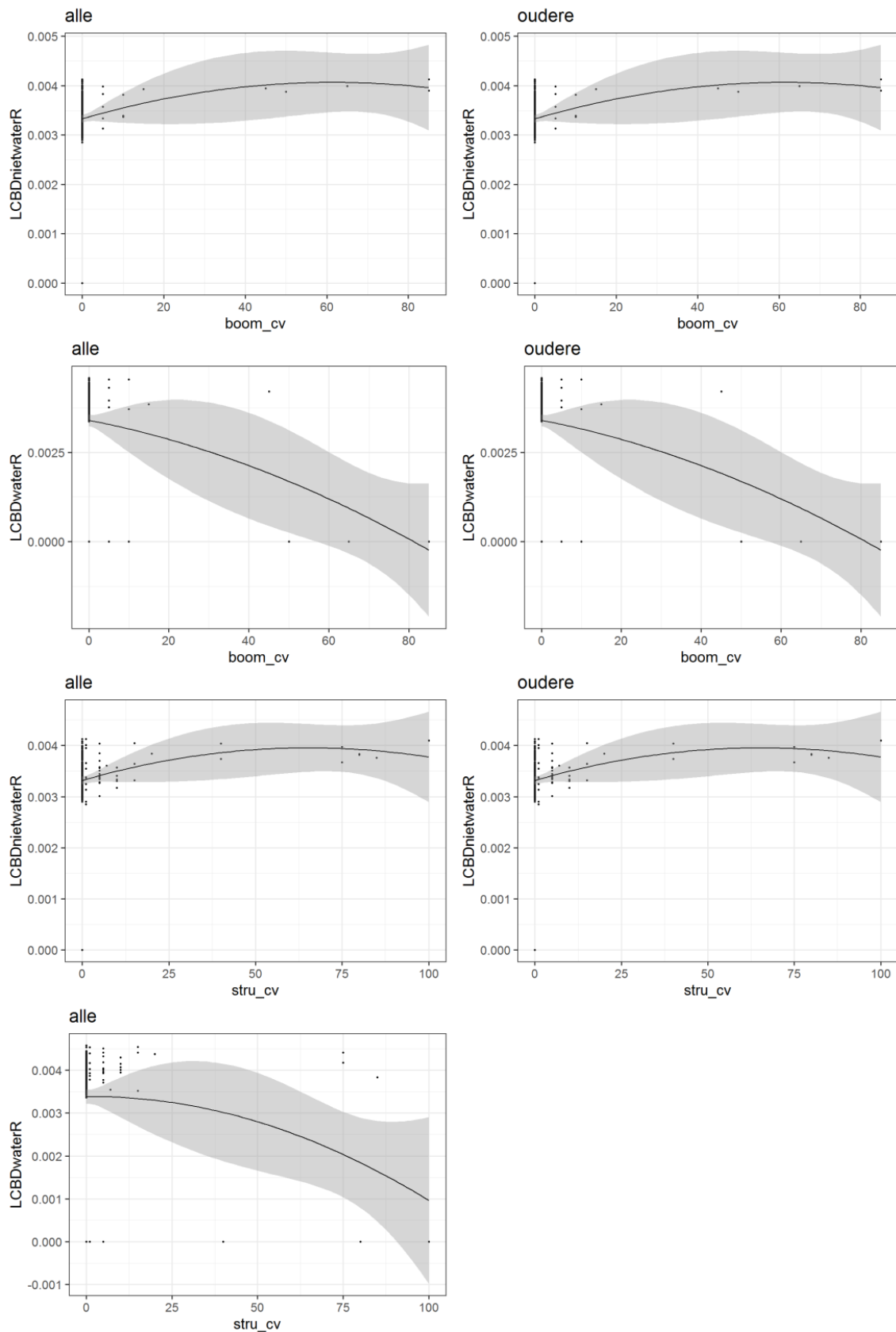
Figuur 3.55 Verband tussen de plasdimensies diepte, oppervlakte en omtrek (als $\log_{10}$) en LCBD-indices (duin+odp, koord-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).



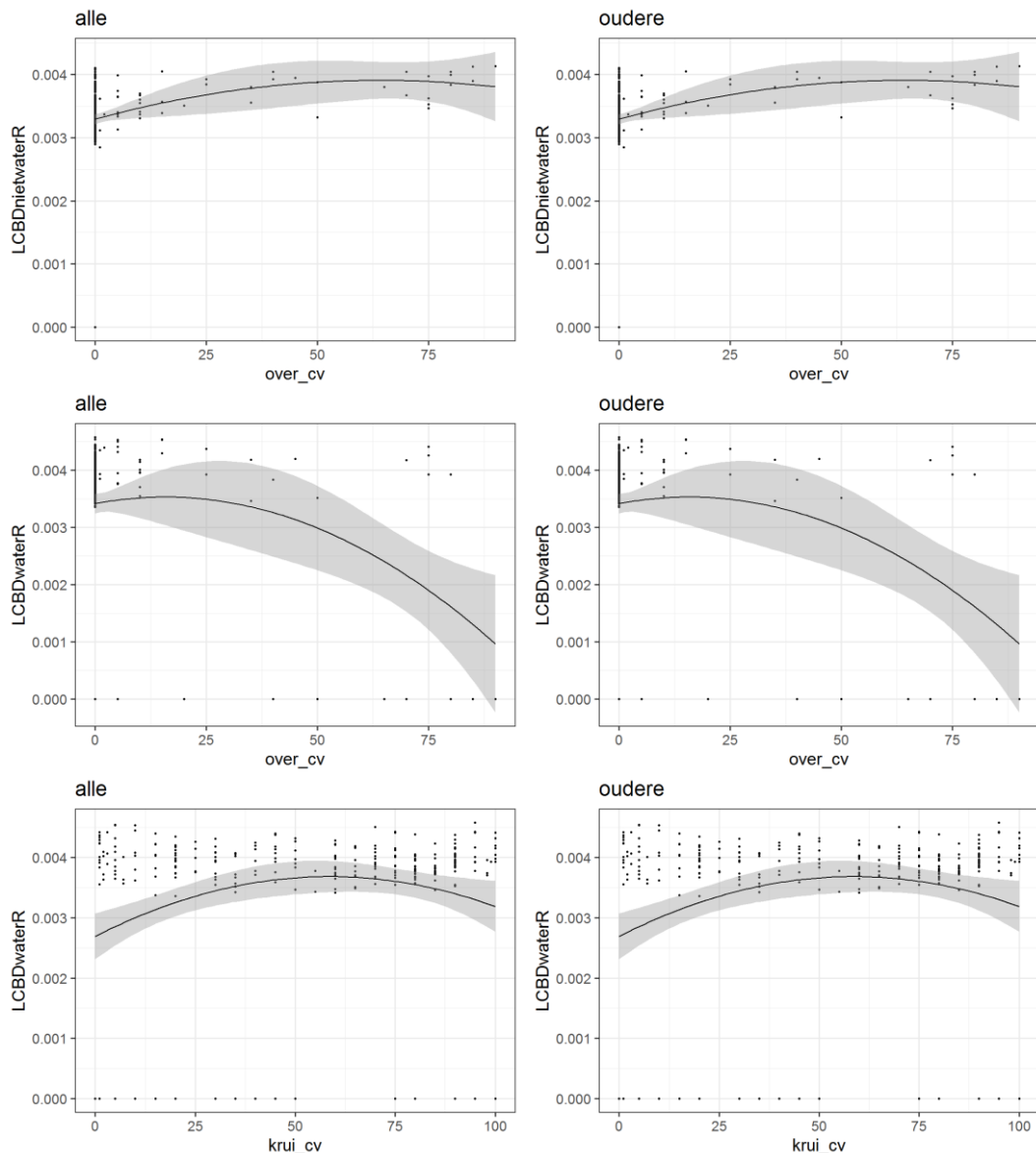
Figuur 3.56 Verband tussen de plasdimensies diepte, oppervlakte en gemiddelde afstand tot drie meest nabije plassen (als $\log_{10}$) en LCBD-indices (duin+odp, Ružička-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 3.57 Verband tussen de bedekking van bomen, struweel en kruiden en de LCBD-indices (duin+odp, koord-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 3.58 Verband tussen de bedekking van bomen en struweel en de LCBD-indices (duin+odp, Ružička-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

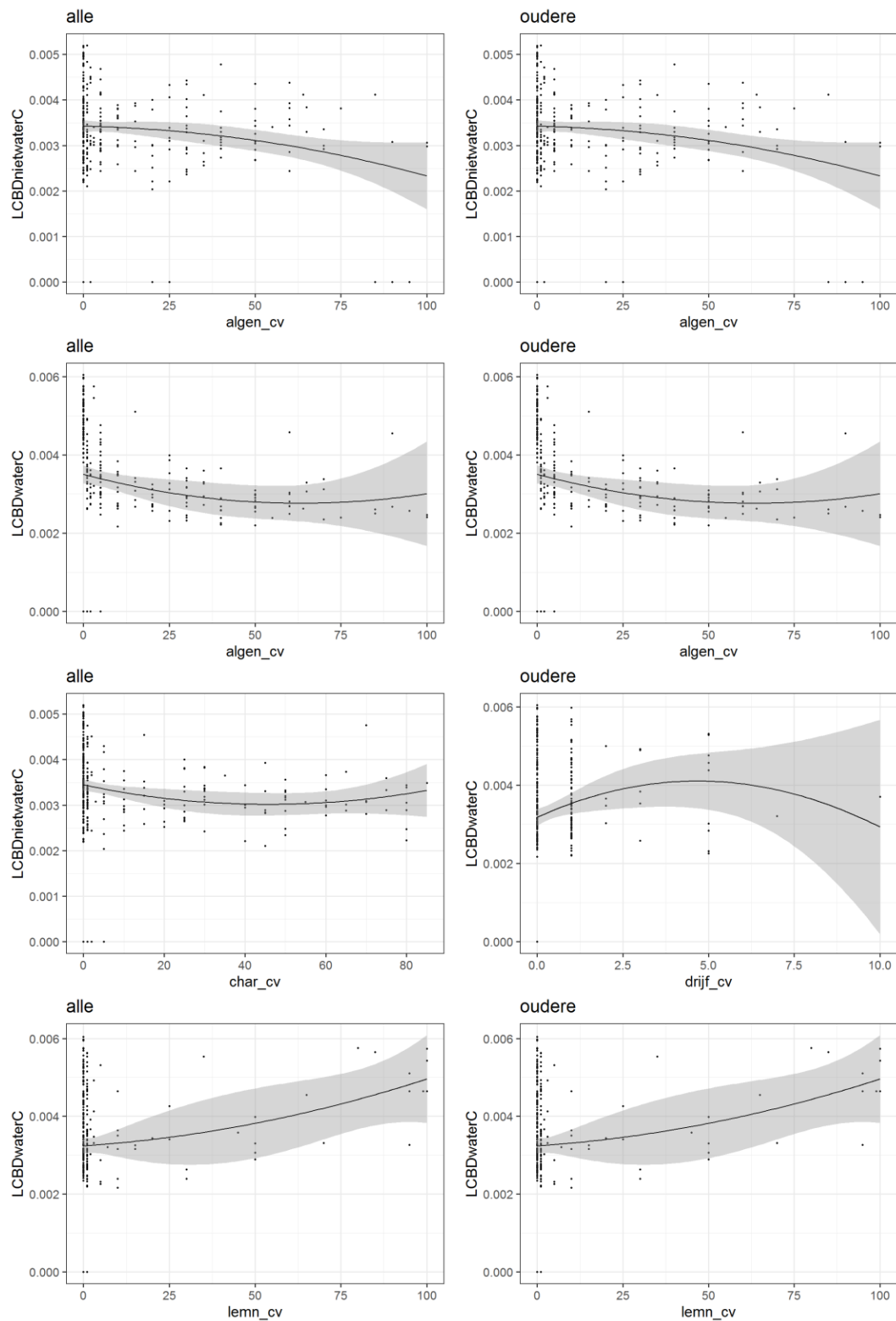


Figuur 3.59 Verband tussen de bedekking van overhangende bomen en struiken en kruidlaag en de LCBD-indices (duin+odp, Ružička-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

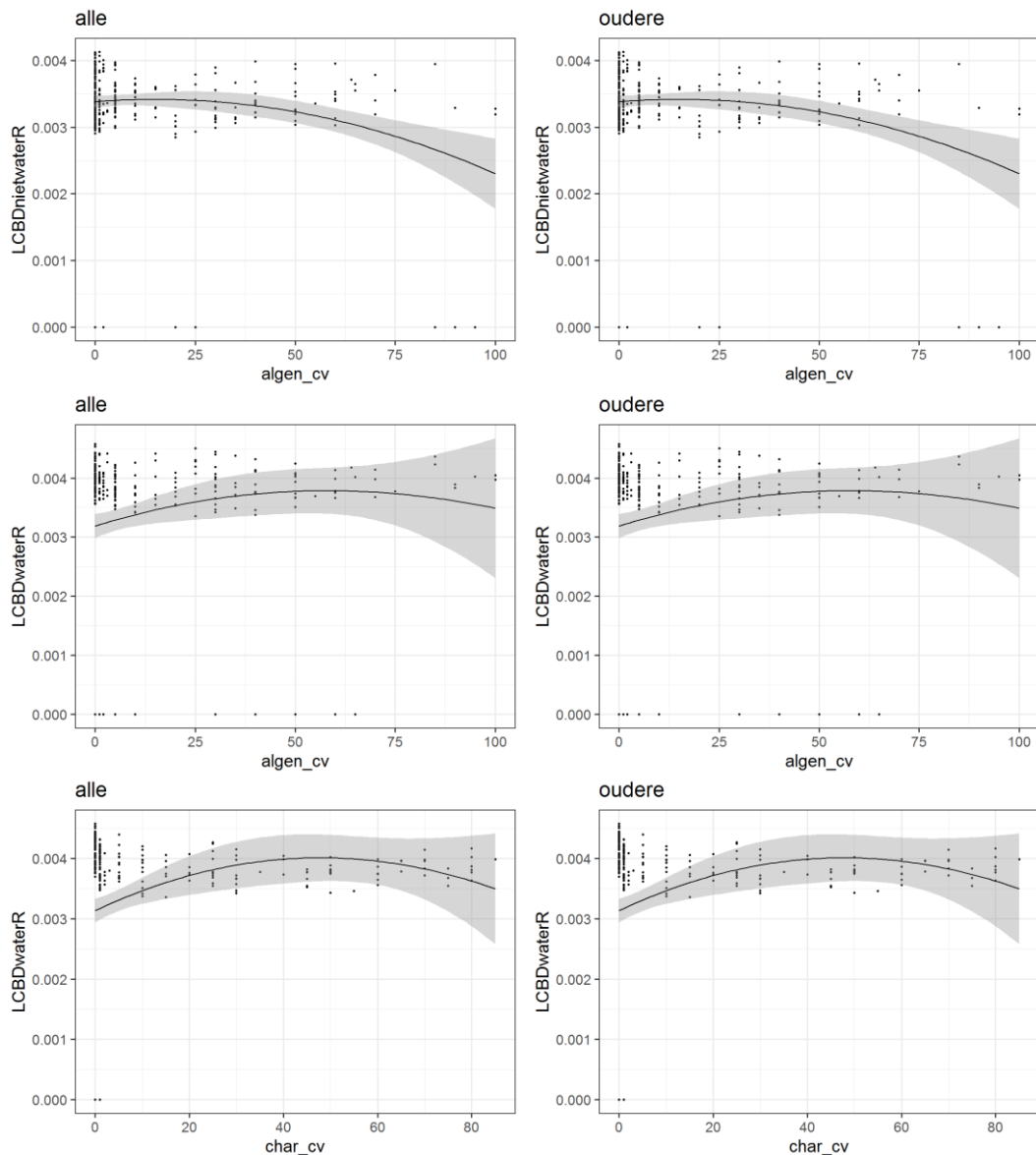
Bij een hogere bedekking van draadalgen wordt zowel de vegetatie van niet-waterplanten als van waterplanten uniformer volgens *LCBD_C*, maar in het eerste geval gebeurt dit pas bij ca. 50-75 %, in het laatste al bij < 10 % (Figuur 3.60). Vermoedelijk zijn hier twee verschillende oorzaken aan te duiden: respectievelijk, toenemende beschikbaarheid van voedingsstoffen en vestiging/successie. *LCBD_R* vertoont een minder duidelijke relatie met draadalgen voor de watervegetatie dan *LCBD_C*; bij zeer lage bedekkingen zijn er zowel veel nulwaarden als hoge waarden (Figuur 3.61). Ook omtrent de abundantie van kranswieren en drijfbladplanten laten de data hierdoor geen uitspraken toe (Figuur 3.60, Figuur 3.61, Figuur 3.62). Een aanzienlijke kroosbedekking is ongewoon in de duinen en opnamen waarin dit het geval is hebben doorgaans dan ook enkel een hogere *LCBD_C* voor de watervegetatie (Figuur 3.60).

Kolonisatie zorgt ervoor dat vroege successiestadia met een lage submerse bedekking en *pvi* gemakkelijk een hogere LCBD voor het niet-aquatische deel van de vegetatie vertonen (Figuur 3.63, Figuur 3.64). Voor de waterplanten leidt een te geringe submerse bedekking veeleer tot een

bepaalde $LCBD_C$ (Figuur 3.63); bij $LCBD_R$ zijn het weerom de vele nulwaarden die bij lage bedekking of pvi doorwegen (Figuur 3.64). Zowel vroege als late successie zorgen bij de totale bedekking voor iets hogere waarden van $LCBD_{nietwater}C$ (Figuur 3.63).

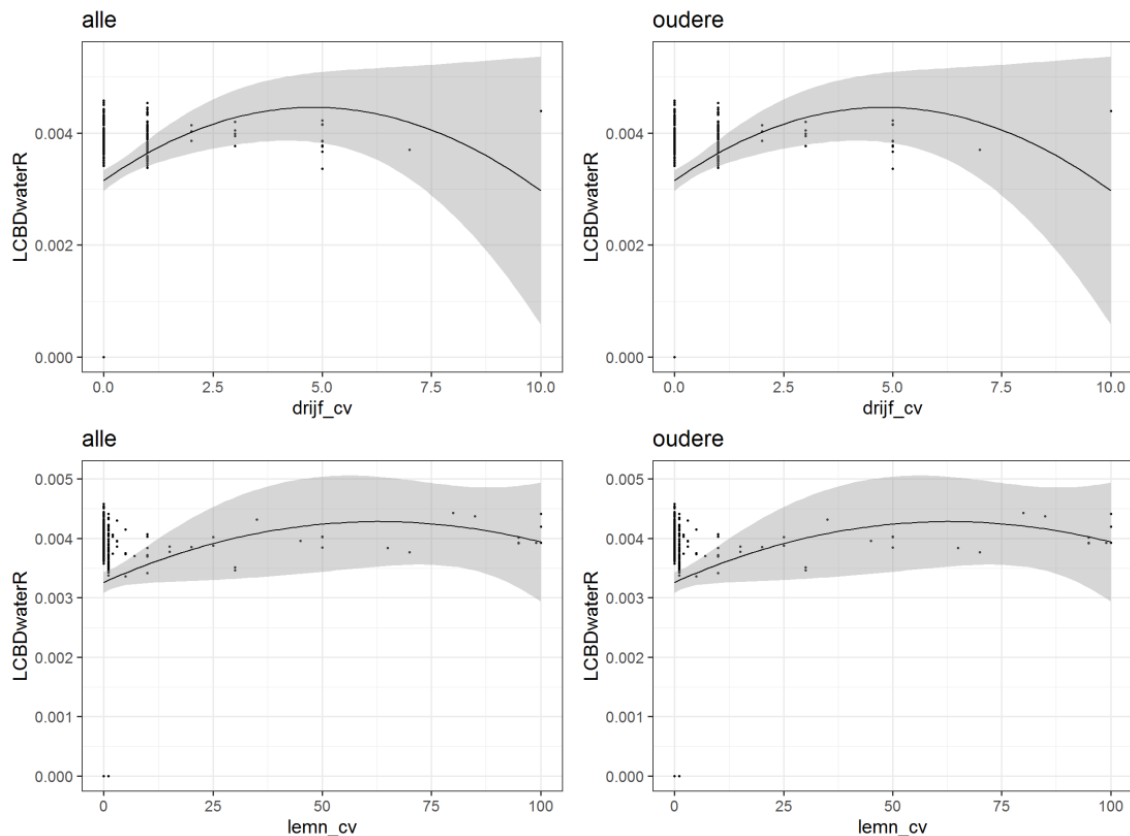


Figuur 3.60 Verband tussen de bedekking van draadalgen, kranswieren, drijfbladplanten en lemniden en de LCBD-indices (duin+odp, koord-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 3.61 Verband tussen de bedekking van draadalgen en kranswieren en de LCB-indexes (duin+odp, Ružička-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

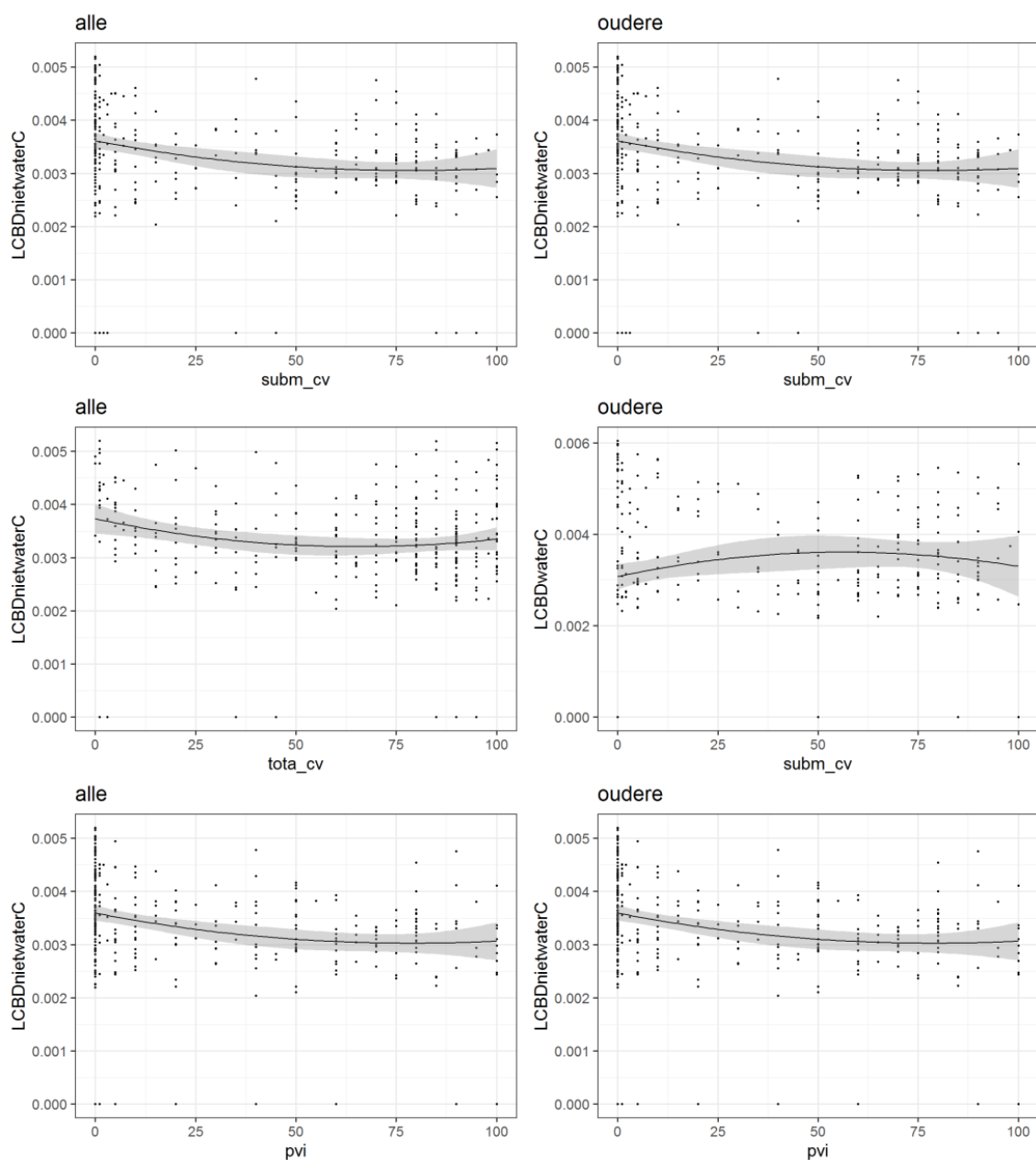
Door β -regressie is getracht de LCB-scores aan de hand van de meest invloedrijke poelkenmerken (excl. deze die aan de vegetatie gebonden zijn) te vatten (Tabel 3.23, Tabel 3.24). De bekomen modellen slagen hier maar in beperkte mate in. $LCBD_{water}R$ kan wat beter gefit worden dan de overige. Begrazing door geiten is bij de niet-watervegetatie het meest bepalend, bij de watervegetatie is dit de diepte. Ook bij de niet-waterplanten zijn dimensievariabelen van enig belang, maar hier zijn de coëfficiënten negatief, net als voor *lft_oud*. Vooral *slib* lijkt een positieve invloed te hebben op $LCBD_{nietwater}C$, schapen een enigszins positieve. De negatieve coëfficiënt voor *log_af3* wijst op ruimtelijke correlatie. Het tegengestelde teken van de coëfficiënten voor *slib* en *lft_oud* bij $LCBD_{nietwater}C$ en *leeft* bij $LCBD_{nietwater}R$ lijkt tegenstrijdig, maar t.e.m. *lft_oud* vertonen de LCB-scores een afname, om daarna in de oudste klasse terug te stijgen (Figuur 3.49). Het periodiek droogvallen wordt enkel bij $LCBD_{water}C$ opgepikt, net als een negatieve invloed van grotere isolatie. Bij $LCBD_{water}R$ krijgen *lft_jon*, pony's en runderen een positieve coëfficiënt.



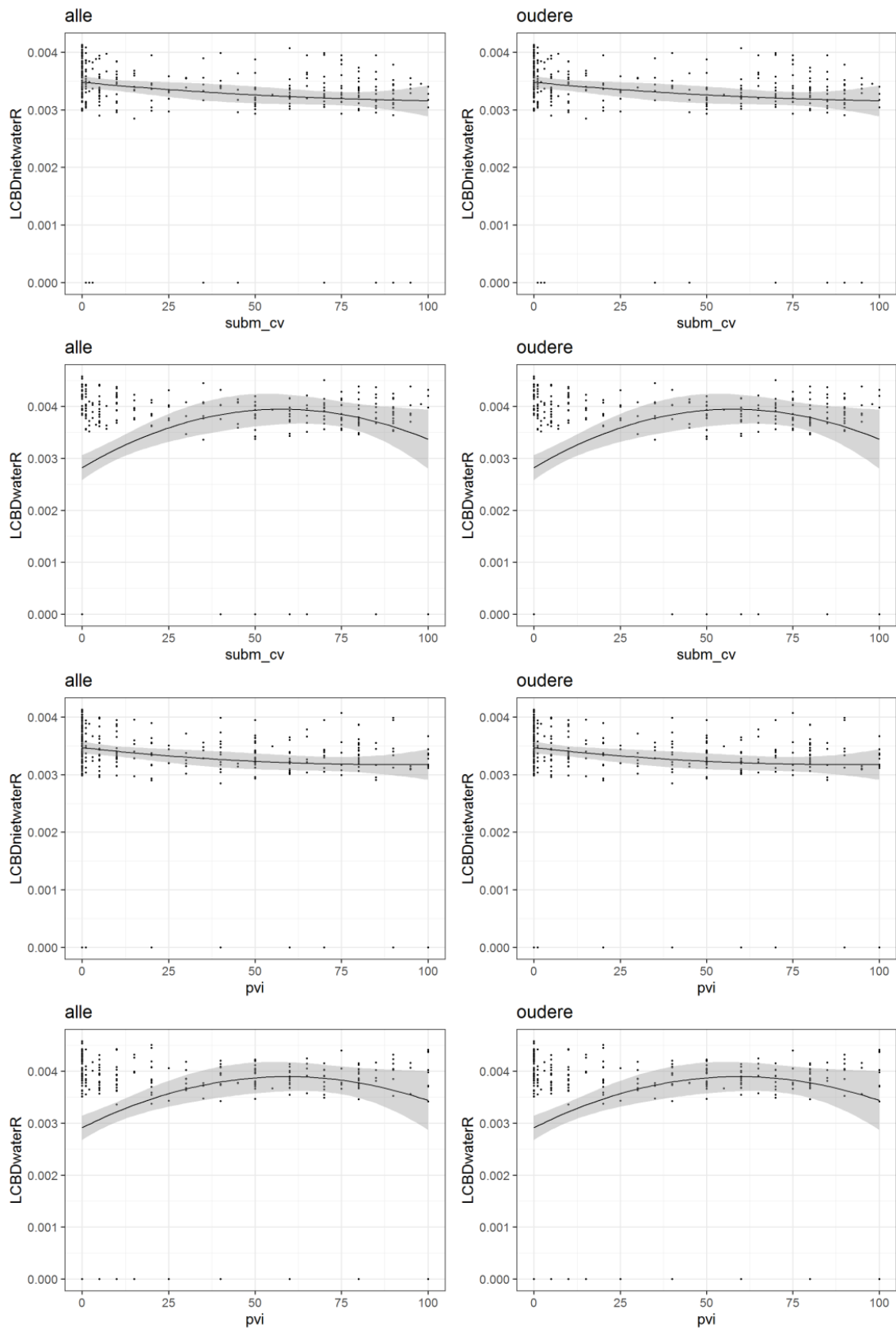
Figuur 3.62 Verband tussen de bedekking van drijfbladplanten en lemniden en de LCB_D-indices (duin+odp, Ružička-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

	<i>LCBD_{nietwaterC}</i>				<i>LCBD_{waterC}</i>			
model	β				β			
log-likelihood, df	1.672, 10				1492, 5			
pseudo- R^2	0,20				0,19			
AIC	-3323				-2974			
	est. (identity)	SE	z	P	est. (identity)	SE	z	P
ϕ	5936,5	486,9	12,19	$<2e^{-16}$	1651,1	136,5	12,1	$<2e^{-16}$
	est. (logit)	SE	z	P	est. (logit)	SE	z	P
intercept	-5,024	0,065	-78,23	$<2e^{-16}$	-5,147	0,154	-33,35	$<2e^{-16}$
<i>log_diep</i>	-0,052	0,018	-2,87	0,004	0,183	0,042	4,38	$2e^{-5}$
<i>log_opp</i>	-0,049	0,017	-2,96	0,003	-	-	-	-
<i>log_af3</i>	-	-	-	-	-0,196	0,060	-3,27	0,001
<i>perio</i>	-	-	-	-	-0,114	0,066	-1,74	0,08
<i>trans</i>	-0,001	0,0004	-2,85	0,004	-	-	-	-
<i>slib</i>	0,236	0,094	2,52	0,01	-	-	-	-
<i>over_cv</i>	0,002	0,001	2,43	0,02	-	-	-	-
<i>lft_oud</i>	-0,054	0,029	-1,85	0,06	-	-	-	-
<i>scha</i>	0,061	0,026	2,33	0,02	-	-	-	-
<i>geit</i>	-0,330	0,070	-4,70	$3e^{-6}$	-	-	-	-

Tabel 3.23 Regressiemodellen en beduidende variabelen voor *LCBD_C* in duinwateren (duin+odp; alle opnamen, koord-afstand). df: vrijheidsgraden. Uitbijters werden niet uitgezuiverd.



Figuur 3.63 Verband tussen submerse bedekking, totale bedekking en *pvi* en de LCBD-indices (duin+odp, koord-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 3.64 Verband tussen submerse bedekking en *pvi* en de LCBD-indices (duin+odp, Ružička-afstand; loess-smoother 10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

	<i>LCBD_{nietwater}R</i>				<i>LCBD_{water}R</i>			
model	β				β			
log-likelihood, df	1722, 7				1518, 8			
pseudo-R ²	0,16				0,26			
AIC	-3430				-3021			
	est. (identity)	SE	z	P	est. (identity)	SE	z	P
φ	8397,9	688,2	12,2	<2e ⁻¹⁶	1997,1	164,8	12,12	<2e ⁻¹⁶
	est. (logit)	SE	z	P	est. (logit)	SE	z	P
intercept	-5,206	0,034	-152,52	<2e ⁻¹⁶	-5,935	0,102	-58,21	<2e ⁻¹⁶
<i>log_diep</i>	-0,027	0,014	-1,90	0,06	0,276	0,033	8,35	<2e ⁻¹⁶
<i>trans</i>	-	-	-	-	0,002	0,001	2,13	0,03
<i>slib</i>	0,202	0,085	2,37	0,02	-	-	-	-
<i>over_cv</i>	0,001	0,0005	2,48	0,01	-0,003	0,001	-2,54	0,01
<i>leeft</i>	-0,023	0,009	-2,40	0,02	-	-	-	-
<i>lft_jon</i>	-	-	-	-	0,065	0,037	1,76	0,08
<i>koe</i>	-	-	-	-	0,093	0,044	2,10	0,04
<i>pony</i>	-	-	-	-	0,102	0,039	2,60	0,009
<i>geit</i>	-0,376	0,060	-6,31	3e ⁻¹⁰	-	-	-	-

Tabel 3.24 Regressiemodellen en beduidende variabelen voor *LCBD_R* in duinwateren (*duin+odp*; alle opnamen, koord-afstand). df: vrijheidsgraden, *P* voor partële Wald test. Uitbijters werden niet uitgezuiverd.

3.1.3.1.2 Vegetatie en omgeving

Vooraleer verder in te gaan op afzonderlijke variabelen wordt in de volgende analyses door middel van ordinaties een meer omvattend beeld geschetst van de vegetatiesamenstelling (*duin+odp*) in relatie tot het samenspel van meerdere omgevingskenmerken. Hierbij wordt vertrokken vanuit het perspectief van de soortensamenstelling (*taxamatrix x omgevingskenmerkenmatrix*), waarbij de vertegenwoordiging van soorten zowel met de oorspronkelijke ordinale abundanties als met de getransformeerde schaal (hoeveelheid 2) wordt bekeken²⁴. Afgeleide soortkenmerken worden hierin slechts op indirecte wijze betrokken – ze bepalen dus niet het patroon, maar worden hier achteraf mee gecorreleerd. In een tweede reeks analyses wordt de verdeling van de afgeleide soortkenmerken zelf op directe wijze geanalyseerd (*soortkenmerkenmatrix x omgevingskenmerkenmatrix*). Hierin worden taxa met gelijkaardige kenmerken dus niet meer onderscheiden. Omdat afgeleide vegetatiekenmerken berusten op onderling verschillende taxagroepen berusten, worden daarbij achtereenvolgens de analyses op basis van alle taxa, van alle vaatplanten en kranswieren (dus excl. draadalgen en mossen), van enkel niet-watergebonden vaatplanten (dus zonder draadalgen, mossen, kranswieren of vaatplanten die tot de hydrofyten gerekend worden) en, tot slot, met alle waterplanten (incl. zowel draadalgen, watermosses, kranswieren als hydrofytische vaatplanten) besproken.

3.1.3.1.2.1 Soortensamenstelling, niet-getransformeerde scores

De algemene karakteristieken van een CCA²⁵ met alle soorten en de selectie van omgevingsvariabelen worden in Tabel 3.25 getoond. Zoals verwacht kan maar een klein deel van de

²⁴ In tegenstelling tot de andere bedekkingsscores is de bedekking van overhangende vegetatie (*over_cv*) hierbij als een potentieel verklarende variabele beschouwd. Van de sterk colineaire variabelen *klei* en *niet_zand* werd enkel *klei* in acht genomen.

²⁵ De gradiëntlengte van de eerste as in een DCA bedraagt 4,6 SD.

variatie in soortensamenstelling worden gevat. De relatie van de soorten tot de geselecteerde variabelen wordt echter wel goed weergegeven en dit vooral door de eerste twee assen.

	as 1	as 2	as 3	as 4	
eigenwaarde	0,191	0,151	0,104	0,076	eerste as: F-ratio = 7,6, $P = 0,002$
soorten-kenmerken correlatie	0,801	0,712	0,707	0,654	alle assen: F-ratio = 3,0, $P = 0,002$
cumulatief % variantie soorten	2,6	4,6	6,1	7,1	som alle eigenwaarden: 7,353
cumulatief % variantie soorten-omgeving	22,9	41,0	53,5	62,6	som canonische eigenwaarden: 0,833

Tabel 3.25 Algemene kenmerken van een CCA op basis van alle taxa (originele abundanties) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp; 9999 permutaties; $P_{Holm} \leq 0,05$).

Een eerste diagram (Figuur 3.65 a) toont de elf omgevingsvariabelen die een beduidend verband vertonen met de soortensamenstelling, een selectie van taxa en de spreiding van de opnamen. In volgorde van afnemend belang zijn dit: de aanwezigheid van *klei* ($F = 4,7$), de leeftijd (*leeft* $F = 3,8$), de dimensies (*log_opp* $F = 3,6$; *log_diep* $F = 3,6$), het bedekkingspercentage van de overhangende vegetatie (*over_cv* $F = 3,6$), de aard van begrazing (*koe* $F = 3,3$; *grazmid* $F = 2,9$; *pony* $F = 2,6$; *ezel* $F = 2,0$; *grazgee* $F = 1,8$), *log_af3* ($F = 2,0$) en een permanent karakter ($F = 1,4$). De eerste as is geassocieerd met een aantal kranswieren, *Ranunculus trichophyllus*, *Groenlandia densa* en *Hydrocotyle vulgaris* aan de linkerzijde, bij afwezigheid van klei in vooral kleinere watertjes, tegenover 'kleisoorten' als *Bolboschoenus maritimus*, *Juncus* spp., *Carex hirta*, *Phragmites*, *Typha latifolia* en *Myriophyllum spicatum*, rechts. De tweede as scheidt *Ulva* sp. type *Enteromorpha*, enkele hydrofyten van ionenrijk water (*Zannichellia*, *Ranunculus baudotii*, *Potamogeton pusillus*), maar ook *Chara virgata*, door negatieve scores van *Salix* spp., *Solanum dulcamara* en *Lemna minuta*, bovenaan in het diagram. Deze as is vooral gerelateerd aan de leeftijd, de bedekking van overhangende vegetatie, maar ook met afwezigheid van grazers (positief), tegenover een zekere diepte en aanwezigheid van runderen, pony's of middelgrote grazers (negatief). Het samengaan van deze grazers met een grotere diepte/permanentie weerspiegelt wellicht een functie als drinkpoel. De afstand tussen poelen (*log_af3*) neemt veeleer toe met positieve scores op zowel de 1^e als 2^e as maar neigt kleiner te zijn bij begrazing door pony's. Dat is niet zo verwonderlijk, want door aanleg van nieuwe poelen, wat vooral gebeurt om in drinkwater voor dieren te voorzien, neemt hun onderlinge afstand af²⁶. Merk op dat *koe*, *pony* en *ezel* zich verschillend gedragen: enkel beide laatste correleren negatief met de eerste as en zijn daarmee tegenpolen van *klei*. Bij *koe*, daarentegen, is de tegenstelling met leeftijd het meest uitgesproken. Dit suggereert dat runderen niet preferentieel in percelen met oudere plassen worden ingezet en dat er van deze dieren effectief een 'verjongend' effect uitgaat. Voor *pony* geldt dit in wat mindere mate, maar is de associatie met een minder 'voedselrijk' vegetatieaspect sterker. Figuur 3.65 b toont hoe de beduidende variabelen zich verhouden tot de overige omgevingskenmerken en de afgeleide karakteristieken. Hieruit blijkt dat het verband tussen *koe* en leeftijd vooral op de zeer jonge situaties (*lft_zjo*) berust. De betredingsindex is sterker gecorreleerd met *pony* dan met *koe*. In niet-begraasde plassen (*grazgee*) is de bedekking van zowel emergente vegetatie als struiken hoger. Het zijn ook de oudste plassen met meer slib en kroos, die soms wat meer geïsoleerd liggen. Meer watervegetatie (*pvi*, *subm_cv*, *algen_cv* en *char_cv*) gaat vooral op met *ezel*, *pony* en *betred*. Het aantal taxa vaathydrofyten ($\nearrow$ met diepte, permanentie en begrazing), kranswieren (geen klei!) en niet-waterplanten ($\nearrow$ met leeftijd en geen begrazing) spoort niet samen. Vermeldenswaard zijn verder vooral de positieve associaties van anemogamen, helogeofyten, hydrotherofyten en het stikstofgetal (*N*) met de eerste as, ten opzichte van negatieve scores voor terrestrische hemicryptofyten en een endozoöchore verspreiding die blijken uit Figuur 3.65 c-d. Op de tweede as scoren epizoöchore verspreiding, zout- (*S*) en vochtgetal (*F*), het textuur- (*HE*) en bodemvochtigheidsgetal (*TX*) en negatief, entomogamen en het lichtgetal (*L*)

²⁶ *Leeft* en *log_af3* zijn beduidend gecorreleerd (Kendalls $\tau_b = 0,18$, $P = 2,5^{-5}$).

positief. Dit laatste is enigszins misleidend; de spreiding van indicatiewaarden over alle taxa heen is eerder beperkt en veel waterplanten, incl. kranswieren, hebben een relatief laag lichtgetal.

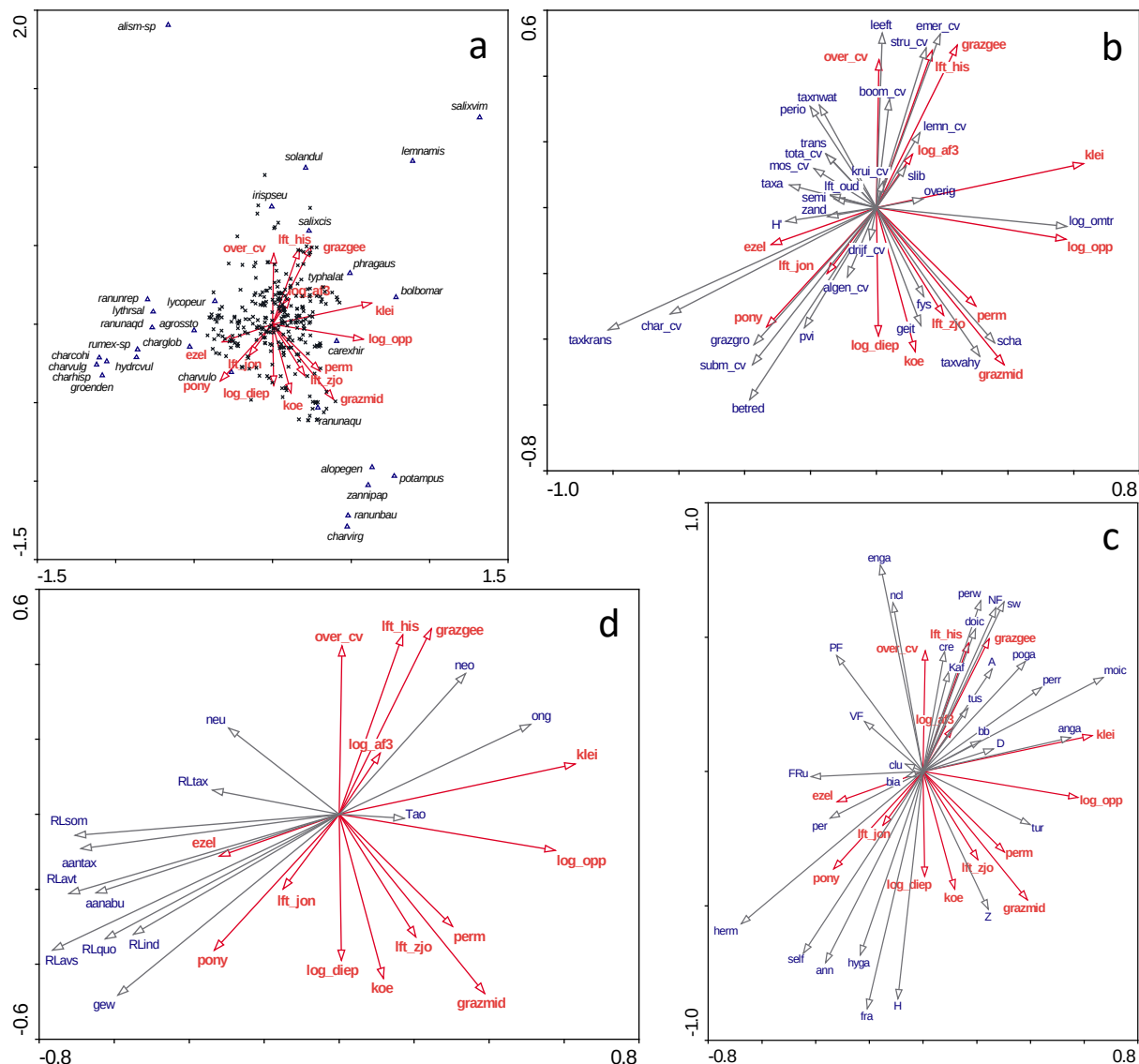
Als enkel de vaatplanten en kranswieren in de analyse worden opgenomen (Tabel 3.26 heeft dit weinig invloed op de variabelenselectie, behalve dat het contrast tussen de oudste (*lft_his* $F = 3,8$) en de twee jongste leeftijdsklassen (*lft_zjo* $F = 1,9$; *lft_jon* $F = 1,5$) leeft vervangt. De overige variabelen blijven dezelfde (*klei* $F = 4,9$; *log_opp*, $F = 3,7$; *log_diep* $F = 3,4$; *grazmid* $F = 3,4$; *over_cv* $F = 3,1$; *koe* $F = 3,0$; *pony* $F = 2,8$; *ezel* $F = 2,0$; *log_af3* $F = 1,9$; *grazgee* $F = 1,4$; *perm* $F = 1,4$)²⁷.

	as 1	as 2	as 3	as 4	
eigenwaarde	0,219	0,166	0,123	0,082	eerste as: $F\text{-ratio} = 8,0$, $P = 0,0001$
soorten-kenmerken correlatie	0,809	0,710	0,740	0,673	alle assen: $F\text{-ratio} = 2,8$, $P = 0,0001$
cumulatief % variantie soorten	2,8	4,8	6,4	7,4	som alle eigenwaarden: 7,906
cumulatief % variantie soorten-omgeving	22,5	39,5	52,2	60,7	som canonische eigenwaarden: 0,970

Tabel 3.26 Algemene kenmerken van een CCA op basis van vaatplanten- en kranswiertaxa (originele abundancies) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp; 9999 permutaties; $P_{Holm} \leq 0,05$).

Het patroon van de taxa ten opzichte van deze variabelen blijft, zoals verwacht, nagenoeg identiek (Figuur 3.66 a). Fysieke verstoring gedraagt zich gelijkaardig als *koe* en *grazmid*. Hoewel plassen die kortgeleden fysisch verstoord werden als 'jong' zijn beschouwd (zie 2.1.2), is het effect hiervan meer vergelijkbaar met dat van een zeer jonge leeftijd (Figuur 3.66b). Blijkbaar spelen achtergebleven propagulen minder mee de in de vestiging van nieuwe vegetatie dan vooropgesteld. Het aantal taxa en de bedekking van kranswieren hangen sterk af van de zand-klei tegenstelling, maar worden ook door ezel- en ponybegrazing gestimuleerd. Het aantal hydrofytische vaatplantentaxa reageert vooral positief op schapen en permanent water (*perm*). Bij de afgeleiden die met deze selectie van taxa berekend kunnen worden is de tegenstelling van annuellen (*ann*) met de afwezigheid van begrazing opvallend, terwijl het ontbreken hiervan een sterkere vertegenwoordiging van overblijvende soorten met rhizomen, kruipende organen of houtige groei toelaat (Figuur 3.66 c). Dat ook bepaalde kranswieren overwinteren valt daarbij niet te vergeten. Niet-klonale voortplanting wordt algemener met toenemende leeftijd. Plaatselijke freatofyten (*PF*), maar ook natte freatofyten (*NF*) en afreatofyten, (*A*) zijn eveneens positief gecorreleerd met de 2^e as en lijken daarmee, in tegenstelling tot hydrofyten (*H*), weinig of niet te kunnen profiteren van begrazing. Uit Figuur 3.66 d blijkt dat alle criteria voor meer gewaardeerde vegetaties zich vooral negatief verhouden tot *klei* en een grote oppervlakte, in wat mindere mate ook tot *grazgee*, een historische leeftijd en sterkere isolatie (*log_af3*). Het aantal Rode Lijst-taxa (*RLtax*) gedraagt zich daarbij wat apart van de overige metrieken. Niet-inheemse soorten (*neo*) zijn blijkbaar het best vertegenwoordigd in oude, niet-begraasde poelen.

²⁷ De gradiëntlengte van 4,4 SD zou ook hier een 'unimodale' analyse als beste optie suggereren.



Figuur 3.66 CCA op basis van vaatplanten- en kranswiertaxa (originele abundanties) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp); assen 1 en 2. a Taxa met fit van minstens 5 %, opnamen en beduidende variabelen ($P_{Holm} \leq 0,05$). b Beduidende variabelen (rood), overige omgevingsvariabelen, soortenrijkdom en Shannon-entropie (passief, grijs en blauw). c Beduidende variabelen (rood) en vertegenwoordiging van plantkenmerken (passief, grijs en blauw). d Beduidende variabelen (rood) en variabelen voor natuurwaarde (passief, grijs en blauw).

Uitsluiten van zowel hydrofyten, mossen, als kranswieren en andere algen²⁸, zodat enkel niet-waterplanten over blijven, geeft wel een iets andere combinatie van variabelen. Het meest 'bepalend' blijft *klei* ($F = 4,6$), gevolgd door *lft_his* ($F = 4,0$) en *pony* ($F = 3,9$). Hierna is er een peleton met *lft_oud* ($F = 3,4$), *over_cv* ($F = 3,4$), *koe* ($F = 3,0$), *log_opp* ($F = 2,5$), *log_diep* ($F = 2,5$) en volgt een staart met *scha* ($F = 2,0$), *log_af3* ($F = 1,9$), *lft_zjo* ($F = 1,8$), *ezel* ($F = 1,8$), *lft_jon* ($F = 1,4$) en *perm* ($F = 1,4$). Substraat, beschaduwning, ouderdom en aard van begrazing blijven dus de boventoon voeren, maar dimensies spelen een wat kleinere rol dan in de voorgaande analyses. Het algemene resultaat blijft vrijwel onveranderd (Tabel 3.27).

²⁸ De gradiëntlengte bedraagt in dit geval nog 4,25 SD.

	as 1	as 2	as 3	as 4	
eigenwaarde	0,182	0,148	0,088	0,077	eerste as: $F\text{-ratio} = 7,5$, $P = 0,0003$
soorten-kenmerken correlatie	0,799	0,712	0,632	0,706	alle assen: $F\text{-ratio} = 2,8$, $P = 0,0001$
cumulatief % variantie soorten	2,7	4,8	6,1	7,2	som alle eigenwaarden: 6,858
cumulatief % variantie soorten-omgeving	21,3	38,6	48,8	57,8	som canonische eigenwaarden: 0,857

Tabel 3.27 Algemene kenmerken van een CCA op basis van niet-waterplanten (originele abundanties) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp; 9999 permutaties; $P_{Holm} \leq 0,05$).

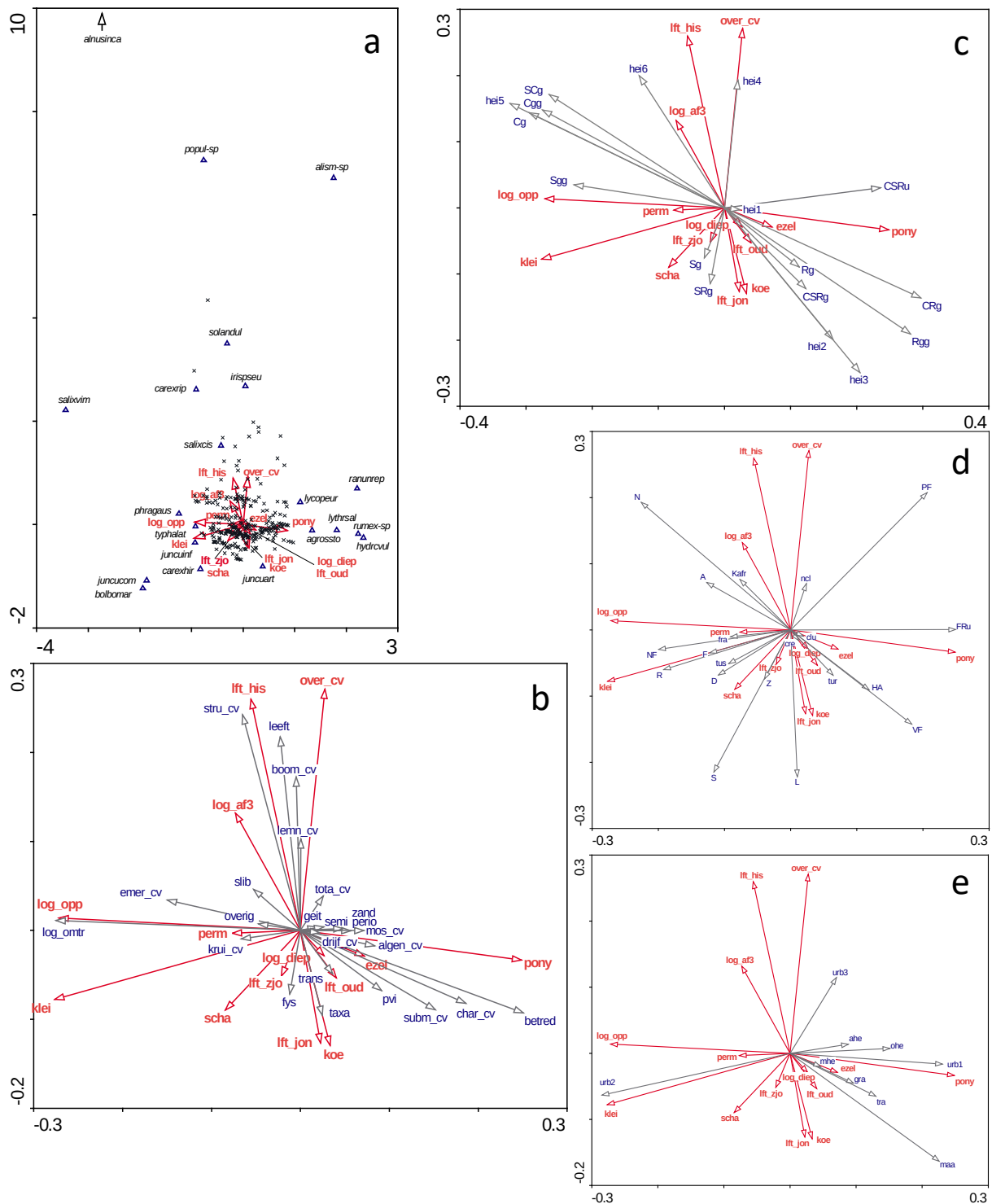
Vrijwel dezelfde soorten uit de oeverbegroeiing passeren de revue als in de voorgaande diagrammen, met in de oudste poelen, naast *Solanum dulcamara* en *Iris pseudacorus*, enkele bomen (*Alnus incana*, *Populus* spp.) en *Carex riparia* als bijkomende soorten, *Bolboschoenus maritimus*, *Juncus compressus* en *J. inflexus* in plassen met klei en *J. articulatus* in jonge, door runderen begraasde opnamen (Figuur 3.67 a). Bij aanwezigheid van pony's floreren *Lycopus europaeus*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Lythrum salicaria*,..., zonder begrazing *Phragmites* en *Typha latifolia*. In de algemene vegetatiestructuur is er een duidelijk patroon met een overwicht van emergente begroeiing (*emer_cv*) bij geringe betredingsintensiteit en verstruweling met toenemende leeftijd (Figuur 3.67 b). Afwezigheid van klei en aanwezigheid van ezels of pony's lijken bevorderlijk voor taxa-aantallen en H' . De tegenstelling tussen een lagere vegetatie met een meer ruderaal groeistrategie in door pony's en/of koeien begraasde percelen en competitieve, robuuste soorten in onbegraasde plassen komt ook goed tot uiting in Figuur 3.67 c. Stresstoleranten zijn veeleer met *klei* en schapen geassocieerd. In tegenstelling tot de waterplanten, die in de voorgaande analyses sterk het patroon bepaalden, blijken de terrestrische soorten die zich door fragmentatie kunnen vermeerderen (*fra*), net als de kussenvormers (*tus*), vooral met klei geassocieerd te zijn (Figuur 3.67 d). Ook voor natte freatofyten (*NF*) is dit het geval. Een merkkelijk verschil met de voorgaande analyse is ook het positief verband tussen vochtige freatofyten en begrazing, dit in contrast tot niet-grondwaterafhankelijke soorten. De begraasde vegetaties vertonen effectief de hoogste vertegenwoordiging van soorten die geacht worden beter bestand te zijn tegen betreding en begrazing, maar ook tegen maaien (Figuur 3.67 e). De minst 'antropofiele' samenstelling (*ahe*, *ohe*, *urb1*) vindt men in kleine poelen op zuiver zand.

De ordinatie voor de ('minder complexe') watervegetatie presteert iets beter dan de voorgaande (Tabel 3.28). Gezien het verschillend fysisch milieu zou ook een heel andere selectie van variabelen verwacht kunnen worden. Niettemin zijn de overeenkomsten groter dan de verschillen. *Slib*, een variabelen die sterk met veroudering geassocieerd is, eist de eerste plaats op ($F = 5,6$), maar is eigenlijk ook het enige kenmerk dat al niet eerder naar voor kwam. Op de voet volgt *grazmid* ($F = 5,3$) en vervolgens *klei* ($F = 4,8$), met op enige afstand daarna *log_opp* ($F = 3,5$), *koe* ($F = 2,6$), *log_diep* ($F = 2,1$), *lft_his* ($F = 2,0$), *log_af3* ($F = 1,8$) en *lft_zjo* ($F = 1,7$)²⁹. Hoewel er een duidelijk effect van overhangende vegetatie verwacht zou kunnen worden, overleeft deze variabele de selectie net niet.

	as 1	as 2	as 3	as 4	
eigenwaarde	0,250	0,183	0,087	0,058	eerste as: $F\text{-ratio} = 10,0$, $P = 0,001$
soorten-kenmerken correlatie	0,718	0,672	0,585	0,466	alle assen: $F\text{-ratio} = 3,4$, $P = 0,001$
cumulatief % variantie soorten	3,9	6,7	8,1	9,0	som alle eigenwaarden: 6,450
cumulatief % variantie soorten-omgeving	35,5	61,5	73,7	82,0	som canonische eigenwaarden: 0,706

Tabel 3.28 Algemene kenmerken van een CCA op basis van de waterplanten (originele abundanties) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp; 9999 permutaties; $P_{Holm} \leq 0,05$).

²⁹ De gradiëntlengte volgens een DCA bedraagt hier 6,0 SD.



Figuur 3.67 CCA op basis van niet-waterplanten (originele abundanties) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp); assen 1 en 2. a Taxa met fit van minstens 5 %, opnamen en beduidende variabelen ($P_{holm} \leq 0,05$). b Beduidende variabelen (rood), overige omgevingsvariabelen en soortenrijkdom (passief, grijs en blauw). c Beduidende variabelen (rood) en vertegenwoordiging van CSR-strategietypen en groeihoogteklassen (passief, grijs en blauw). d Beduidende variabelen (rood), afgeleide standplaatsindicaties en vertegenwoordiging van vegetatieve voortplantingswijzen en Londo-groepen (passief, grijs en blauw). e Beduidende variabelen (rood) en afgeleide gevoeligheid voor maaien, betreding en begrazing en associatie met antropogeen milieu (passief, grijs en blauw).

De eerste as wordt weerom vooral door het minerale bodemsubstraat en de oppervlakte bepaald. Ze zorgt voor een afsplitsing van kranswier- en *Ranunculus trichophyllus*-vegetaties op zand versus begroeiingen met *R. aquatilis*, *Potamogeton pusillus* en/of *Zannichellia palustris* in permanente plassen met begrazing en wisselend substraat. *Lemna* spp., kenmerken de historische plassen waarin reeds een aanzienlijke accumulatie van organisch materiaal is gebeurd (Figuur 3.68 a). De tweede as weerspiegelt veeleer het latere deel van de successie waarin ondergedoken vegetatie verdwijnt en de nutriëntenbeschikbaarheid toeneemt. Merk op dat *klei* ook met deze as een zwak-positieve correlatie vertoont. Betreding heeft blijkbaar ook op de echte waterplanten een verjongend effect (Figuur 3.68 b). Of begrazing gebeurt door pony's of ezels, dan wel door runderen of schapen, lijkt voor de watervegetatie al evenzeer van belang te zijn als voor de oeverbegroeiing. Eerstgenoemde gaan veeleer gepaard met $\pm$ stresstolerante kranswieren (cf. ook tijdelijk uitdrogen; *perio* en *semi*) , de laatste met de eerder ruderaal fijnbladige potamiden en batrachiden (Figuur 3.68 c). Hun relatie met *lft_zjo* en fysieke verstoring toont dat deze zich hier meer als 'echte' pioniers gedragen dan de kranswieren die pas wat later ten volle tot ontwikkeling komen. Nymphaeïden en ceratophylliden worden vooral aangetroffen waar *klei* aanwezig is, iets wat chariden en myriophylliden duidelijk niet ten goede komt.

3.1.3.1.2.2 Soortensamenstelling, getransformeerde abundantiescores

Door de transformatie verschuift de nadruk van de ordinaties meer naar de kwantiteit die de soorten bereiken; het beeld bijgevolg sterker bepaald door de meest abundante soorten. Hierdoor wordt ook een kleiner aandeel van de heterogeniteit in soortensamenstelling door de ordinatie met alle taxa gevat dan bij de oorspronkelijke ordinale schaal het geval was (Tabel 3.29)³⁰.

	as 1	as 2	as 3	as 4	
eigenwaarde	0,292	0,277	0,209	0,126	eerste as: F -ratio = 5,0, P = 0,0001
soorten-kenmerken correlatie	0,753	0,759	0,668	0,619	alle assen: F -ratio = 2,4, P = 0,0001
cumulatief % variantie soorten	1,7	3,4	4,6	5,3	som alle eigenwaarden: 16,916
cumulatief % variantie soorten-omgeving	22,5	43,8	59,9	69,6	som canonische eigenwaarden: 1,299

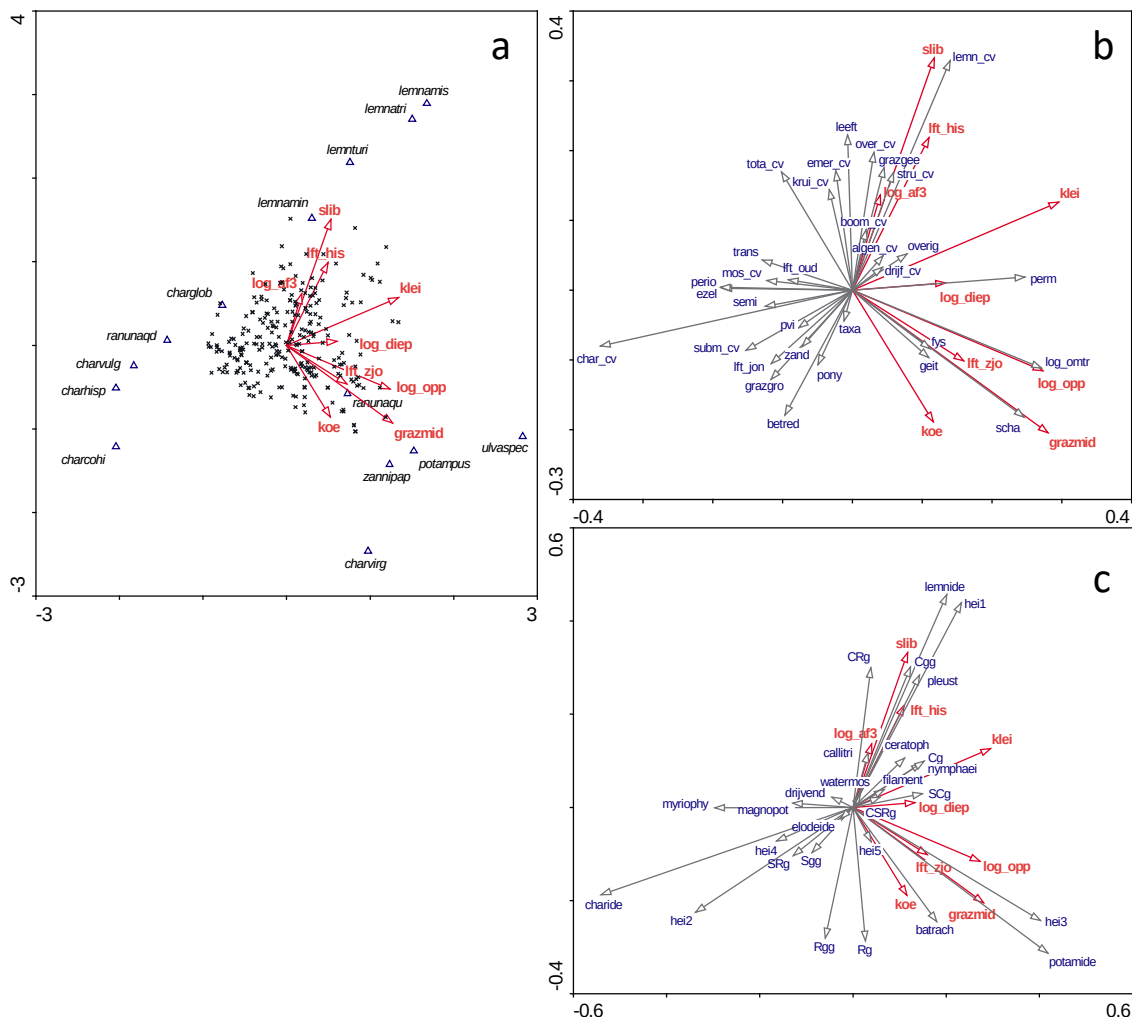
Tabel 3.29 Algemene kenmerken van een CCA op basis van alle taxa (hoeveelheid 2) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp; 9999 permutaties; $P_{Holm} \leq 0,05$).

Er voldoen nu veel minder taxa aan het selectiecriterium voor zichtbaarheid in de ordinatie met beduidende omgevingsvariabelen (Figuur 3.69 a). Een hoge bedekking van *Alnus incana* in enkele opnamen zorgt er voor dat deze van meet af aan een vrij extreme positie in kan nemen; met de originele scores was dit pas het geval bij uitsluiting van de waterplanten (zie Figuur 3.67). Dit gaat gepaard met een hoge bedekking van overhangende vegetatie, waardoor deze variabele ook relatief belangrijker wordt (*over_cv* F = 4,7). Eendekrozen, *Solanum dulcamara* en *Salix cinerea* gaan samen met de meer schaduwrijke omstandigheden. Die worden ook bevordert door kleinere dimensies, vandaar het negatief verband van *log_omtr* (F = 1,6) met de tweede as. Ook *log_diep* (F = 3,3) en *log_af3* (F = 1,5) correleren vrij positief met de tweede as. De weinig beschaduwde opnamen worden verdeeld langs een gradiënt van 'aanwezigheid van *klei*, afwezigheid van begrazing en hogere leeftijd' (*Salix viminalis*, *Phragmites*, *Juncus compressus*), tegenover 'louter zand, sterkere betreding, grotere diepte en jongere leeftijd' (*Chara hispida*, *Potamogeton pusillus*, *Rumex* sp.³¹). Terwijl kranswieren, in tegenstelling tot *Potamogeton pusillus*, met de originele abundantiescores eerder met een geringere diepte en permanentie associeerden, zijn *Chara globularis*, *C. hispida* evenals *P. pusillus* nu positief gecorreleerd met *log_diep*. Dit geeft aan dat de hoogste bedekkingen van deze soorten in diepere plassen te vinden zijn. De aanwezigheid van *klei* (F = 2,1) correleert zowel negatief met de tweede as

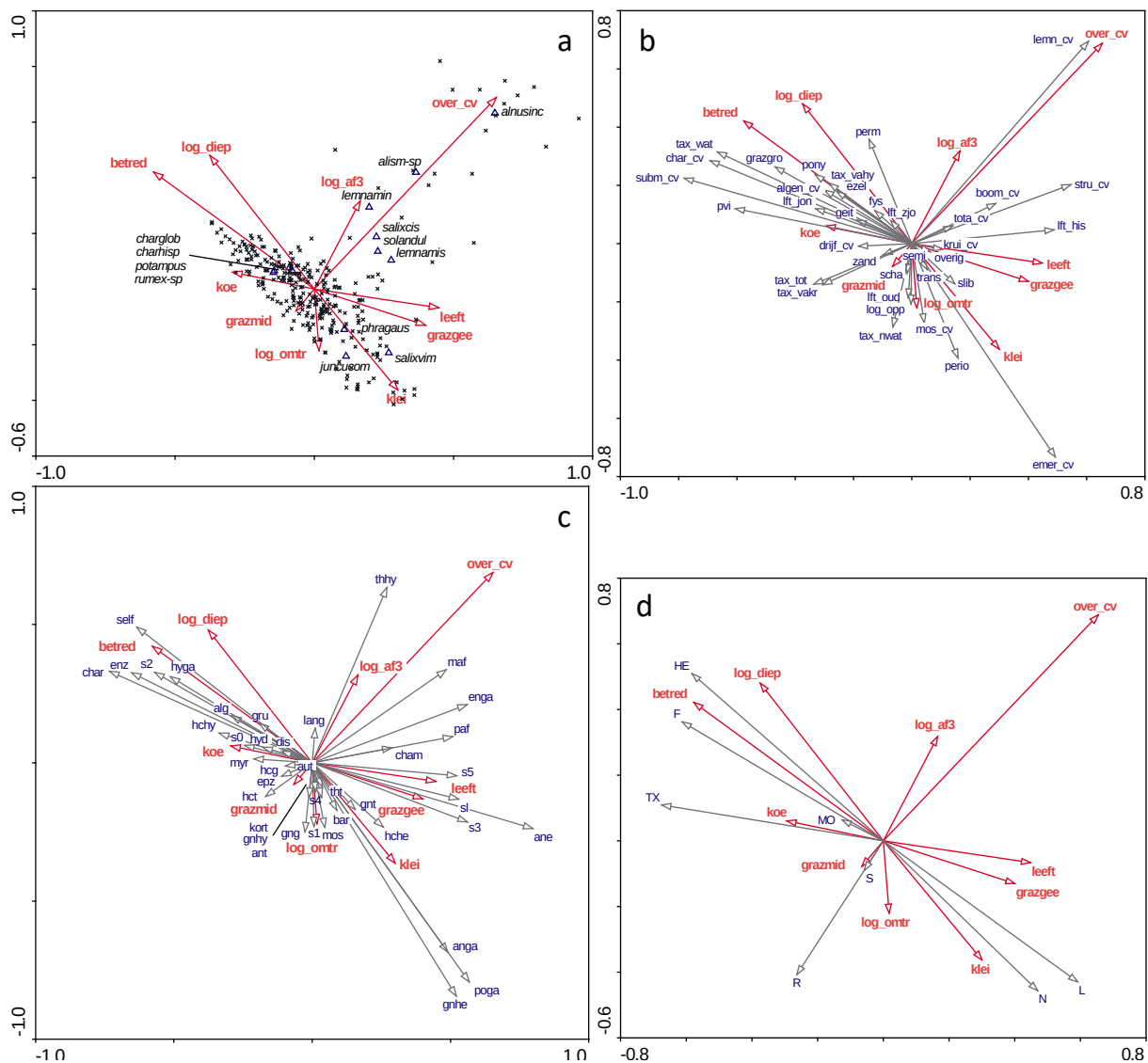
³⁰ De gradiëntlengte is hier betrekkelijk kort, nl. 3,7 SD.

³¹ Kiemlingen en kleinere, vegetatieve planten.

als positief met de eerste, maar is nu tegengesteld aan de diepte. De tegenstelling waterplanten – helofyten bepaalt de eerste as. Begrazingsintensiteit (*betred* $F = 2,8$; *grazgee* $F = 1,5$), inz. vanwege runderen (*koe* $F = 1,8$) en *leeft* ($F = 2,1$) volgen deze as het nauwst. Dat er voor de eerste maal een effect van *betred* tot uiting komt geeft aan dat de invloed op de bedekking (biomassa) groter is dan op het soortenspectrum, *an sich*. Ook middelgrote grazers worden weerhouden als beduidend (*grazmid* $F = 2,1$), maar deze variabele wordt pas op de derde as beter gevat. Figuur 3.69 b geeft aan dat vooral de ‘historische’ groep en in wat mindere mate ook de ‘jonge’ klasse verantwoordelijk zijn voor het leeftijdseffect. Betreding, aantal soorten waterplanten (*taxa_wat*) en kranswierbedekking correleren beter met *pony* dan met *koe*. Het aantal niet aan water gebonden taxa (*taxa_nwat*) correleert sterker met de omtrek dan met de leeftijd. Een hoog totaal aantal taxa (*tax_tot*) vergt vooral afwezigheid van bomen, struiken en overhangende begroeiing. De verhouding van levensvormen, verspreidings- en bestuivingswijzen en de diasporengrootte weerspiegelen de drie vegetatie-aspecten (Figuur 3.69 c): dominantie van waterplanten (*char*, *hchy*, *hyga*, *self*, *enz*, *s0*, *s2*), dominantie van helofyten (*gnhe*, *anga*, *poga*, *ane*, *s3*), dominantie van houtige soorten en kroos (*maf*, *thhy*, *enga*). De indicatiewaarden voor vochtigheid (*HE*, *F*), textuur (*TX*), basenrijkdom (*R*) en nutriënten (*N*) sporen goed samen met de veronderstelde milieuomstandigheden (Figuur 3.69 d).



Figuur 3.68 CCA op basis van waterplanten (originele abundanties) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp); assen 1 en 2. a Taxa met fit van minstens 5 %, opnamen en beduidende variabelen ($P_{Holm} \leq 0,05$). b Beduidende variabelen (rood), overige omgevingsvariabelen en soortenrijkdom (passief, grijs en blauw). c Beduidende variabelen (rood) en vertegenwoordiging van CSR-strategietypen, groeihogteklassen en groeivormen (passief, grijs en blauw).



Figuur 3.69 CCA op basis van alle taxa (hoeveelheid 2) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp); assen 1 en 2. a Taxa met fit van minstens 5 %, opnamen en beduidende variabelen ($P_{Holm} \leq 0,05$). b Beduidende variabelen (rood), overige omgevingsvariabelen, variabelen voor algemene vegetatiestructuur en soortenrijkdom (passief, grijs en blauw). c Beduidende variabelen (rood) en vertegenwoordiging van plantkenmerken (passief, grijs en blauw). d Beduidende variabelen (rood) en afgeleide standplaatsindicaties (passief, grijs en blauw).

Beperking tot vaatplanten en kranswieren geeft iets minder ruis op de verklaarde variantie van de soortensamenstelling, maar geen versterking van de soorten-omgevingsrelatie (Tabel 3.30)³².

	as 1	as 2	as 3	as 4	
eigenwaarden	0,328	0,304	0,258	0,149	eerste as: $F\text{-ratio} = 5,3$, $P = 0,0001$
soorten-kenmerken correlatie	0,770	0,772	0,698	0,640	alle assen: $F\text{-ratio} = 2,6$, $P = 0,0001$
cumulatief % variantie soorten	1,8	3,5	4,9	5,8	som alle eigenwaarden: 17,997
cumulatief % variantie soorten-	21,9	42,2	59,5	69,5	som canonische eigenwaarden:

Tabel 3.30 Algemene kenmerken van een CCA op basis van vaatplanten- en kranswiertaxa (hoeveelheid 2) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp; 9999 permutaties; $P_{Holm} \leq 0,05$).

³² DCA-gradiëntlengte 3,6 SD.

De variabelen (*over_cv* $F = 4,8$; *betred* $F = 3,6$; *log_diep* $F = 3,0$; *klei* $F = 2,4$; *grazmid* $F = 2,4$; *leeft* $F = 2,2$; *log_omtr* $F = 1,9$; *koe* $F = 1,9$; *log_af3* $F = 1,6$; *grazgee* $F = 1,6$) zijn identiek dezelfde en ook hun onderlinge verhoudingen zijn vrijwel dezelfde als in de voorgaande analyse. Het algemene patroon blijft ongewijzigd; enkele taxa worden toegevoegd aan de jonge, begraasde poelen op zand met een goed ontwikkelde submerse vegetatie (*Groenlandia densa*, *Ranunculus trichophyllus*) en *Typha latifolia* vervoegt *Phragmites* (Figuur 3.70 a). De verdeling van overige standplaatskenmerken (Figuur 3.70 b), noch afgeleiden (Figuur 3.70 c), leidt tot weinig bijkomende inzichten, maar het is onmiskenbaar dat meer beoogde kenmerken van duinpoelvegetaties (waterplanten als structureel belangrijke component, een hoger aandeel hydrofyten, annuellen en biotoopeigen taxa, grotere Shannon-entropie, hogere Rode Lijst-scores, meer aandachtsoorten,...) zich nog steeds afzetten van zowel verstruweling, als het door een zwaardere bodem en afwezigheid van begrazing bewerkstelligde vegetatieaspect (Figuur 3.70 c-d).

Met enkel de oeverplanten en helofyten³³ worden *over_cv* ($F = 5,3$), *betred* ($F = 3,7$), *leeft* ($F = 2,8$), *klei* ($F = 2,4$), *pony* ($F = 2,0$), *log_diep* ($F = 1,9$), *perio* ($F = 2,0$) en *log_opp* ($F = 1,7$) de beduidende variabelen (Tabel 3.31; Figuur 3.71). De opnamen scheiden zich naargelang de abundantie van houtige opslag (*Alnus glutinosa*, *Hippophae rhamnoides*, *Salix cinerea*; positieve scores op 1^e en 2^e as) bij toenemende bedekking van overhangende struiken en bomen, lagere kruiden en moerasplanten (*Equisetum palustre*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, etc.; positieve scores op 1^e as, negatieve op 2^e) in door pony's begraasde poelen op zand, of dominantie van riet, al dan niet met *Salix viminalis* (negatieve scores op 1^e as, positieve op 2^e) in wat grotere plassen met klei (Figuur 3.71 a). De afstand tot nabije opnamen (*log_af3*) correleert het sterkst met *leeft* en *lft_his*, wat de samenhang van hogere densiteit met de aanleg van nieuwe poelen ondersteunt (Figuur 3.71 b). Forse, competitieve en stresstolerante soorten positioneren zich aan de *klei*-zijde van van het diagram, betreding resulteert in lager blijvende soorten met meer ruderales inslag (Figuur 3.71 c). Sterkere vertegenwoordiging van kruipers (*cre*) staat eerder los van begrazing, maar lijkt vooral bepaald te worden door niet te ver gevorderde successie en de afwezigheid van schaduw (Figuur 3.71 d). Meer intensieve begrazing selecteert wel naar grotere resistentie voor fysieke beschadiging en uit zich in hogere scores voor zowel *gra* en *tra*, als *maa* (Figuur 3.71 e). Door het doorwegen van hogere abundanties valt elke relatie met indicaties van urbanisatiegraad terug op de classificatie van slechts enkele taxa, zodat hier nog weinig uit op te maken valt.

	as 1	as 2	as 3	as 4	
eigenwaarde	0,274	0,253	0,129	0,114	eerste as: $F\text{-ratio} = 5,7$, $P = 0,0004$
soorten-kenmerken correlatie	0,734	0,708	0,567	0,566	alle assen: $F\text{-ratio} = 2,8$, $P = 0,0001$
cumulatief % variantie soorten	2,0	3,8	4,8	5,6	som alle eigenwaarden: 13,753
cumulatief % variantie soorten-omgeving	27,1	52,2	64,9	76,2	som canonische eigenwaarden: 1,011

Tabel 3.31 Algemene kenmerken van een CCA op basis van niet-waterplanten (hoeveelheid 2) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (*duin+odp*; 9999 permutaties; $P_{Holm} \leq 0,05$).

De samenstelling van de watervegetatie vertoont bij sterkere nadruk op dominanten wat meer uitgesproken contrasten³⁴ dan die van de niet-watergebonden begroeiing. Het verband tussen individuele opnamen wordt wat losser, maar de meer eenvoudige structuur laat zich ook iets beter vatten in een ordinatie (Tabel 3.32). Behalve voor *slib*, dat net niet meer beduidend blijkt te zijn, en voor bodemkwaliteit en ouderdom (strooisel, successie), blijft de positie van de overige variabelen vrij goed behouden na de transformatie van de abundantiescores. Overhangende vegetatie, een proxy voor successie en beschadiging, predomineert sterk op de overige standplaatskenmerken (*over_cv* $F = 5,9$; Figuur 3.72 a). Zowel *leeft_his* ($F = 2,6$) als *log_af3* ($F = 1,9$) correleren hiermee.

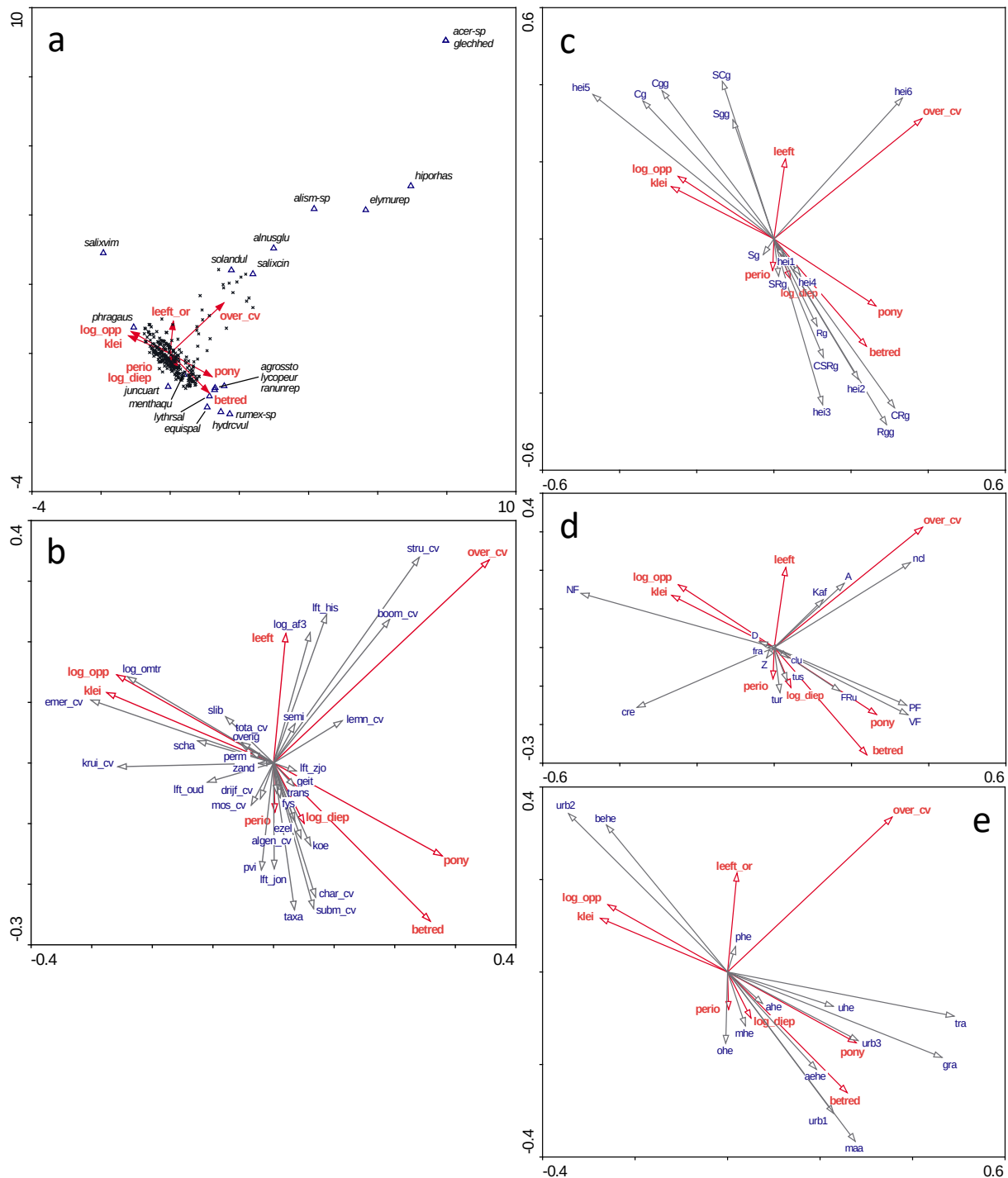
³³ DCA-gradiënt 1^e as 3,7 SD.

³⁴ DCA-gradiëntlengte 5,6 SD.

Figure 2 consists of four vector plots (a, b, c, d) showing the relationship between gene expression and various factors. Each plot has a y-axis from -0.6 to 0.6 and an x-axis from -0.6 to 0.6. Red vectors represent different factors, and blue vectors represent different genes. The plots show how these factors and genes are distributed in a 2D space.

- Plot a:** Shows a dense cluster of points with many red vectors (factors) and blue vectors (genes) radiating from the center. The y-axis ranges from -4 to 8, and the x-axis ranges from -4 to 6.
- Plot b:** Shows a dense cluster of points with many red vectors (factors) and blue vectors (genes) radiating from the center. The y-axis ranges from -0.6 to 0.6, and the x-axis ranges from -0.6 to 0.4.
- Plot c:** Shows a dense cluster of points with many red vectors (factors) and blue vectors (genes) radiating from the center. The y-axis ranges from -0.6 to 0.6, and the x-axis ranges from -0.6 to 0.6.
- Plot d:** Shows a dense cluster of points with many red vectors (factors) and blue vectors (genes) radiating from the center. The y-axis ranges from -0.3 to 0.5, and the x-axis ranges from -0.6 to 0.4.

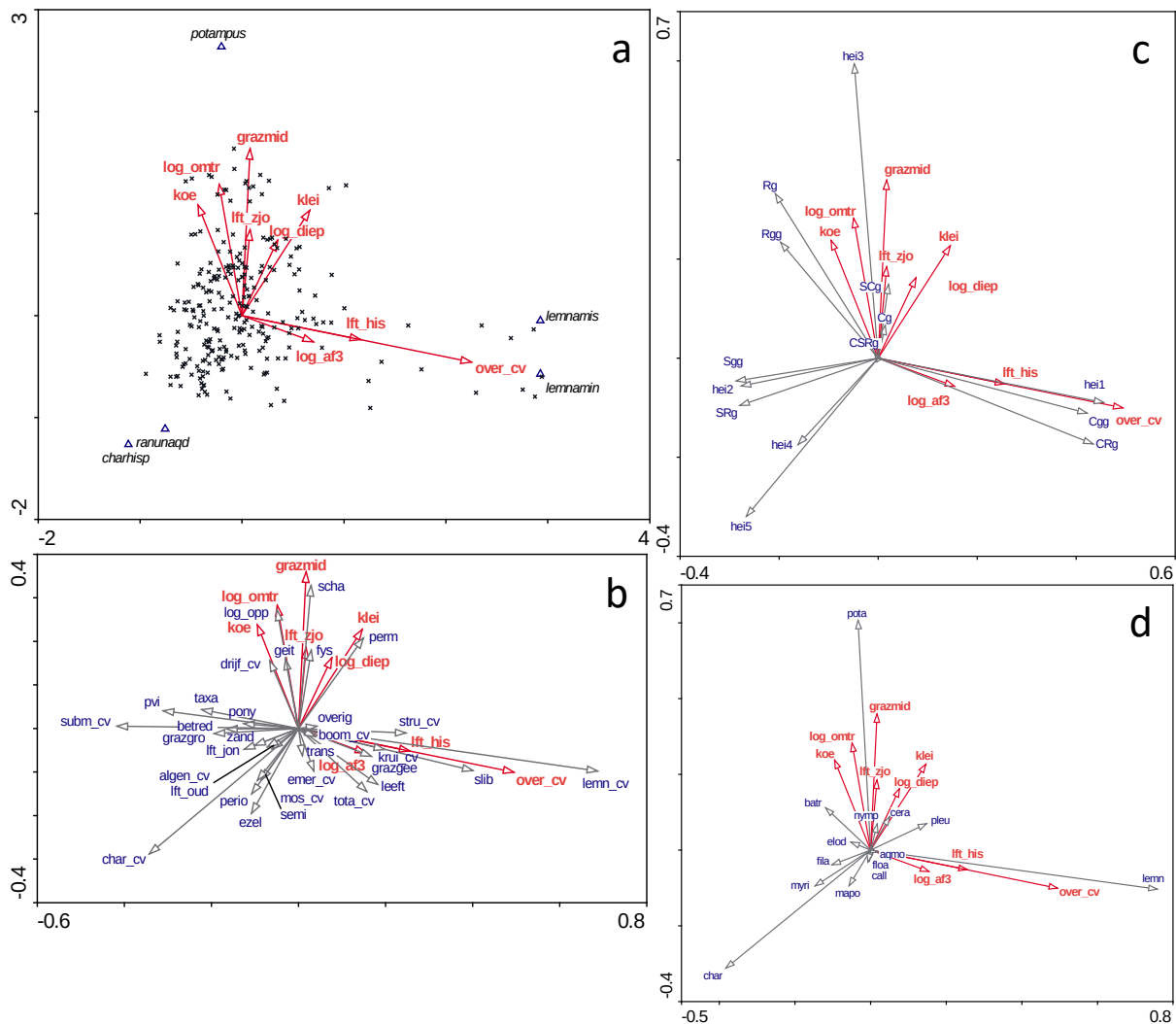
Pagina 140 van 248
Udoi.org/10.21436/inbor.41312496U
www.vlaanderen.be/inbo



Figuur 3.71 CCA op basis van niet-waterplanten (hoeveelheid 2) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp); assen 1 en 2. a Taxa met fit van minstens 5 %, opnamen en beduidende variabelen ($P_{Holm} \leq 0,05$). b Beduidende variabelen (rood), overige omgevingsvariabelen en soortenrijkdom (passief, grijs en blauw). c Beduidende variabelen (rood) en vertegenwoordiging van CSR-strategietypen en groeihoogteklassen (passief, grijs en blauw), d. beduidende variabelen (rood) en vertegenwoordiging van vegetatieve voortplantingswijzen en Londo-groepen (passief, grijs en blauw), e. beduidende variabelen (rood) en afgeleide gevoeligheid voor maaien, betreding en begrazing en associatie met antropogeen milieu (passief, grijs en blauw).

	as 1	as 2	as 3	as 4	
eigenwaarde	0,347	0,270	0,174	0,114	eerste as: $F\text{-ratio} = 7,0$, $P = 0,0001$
soorten-kenmerken correlatie	0,717	0,653	0,569	0,489	alle assen: $F\text{-ratio} = 3,0$, $P = 0,0001$
cumulatief % variantie soorten	2,7	4,9	6,2	7,1	som alle eigenwaarden: 12,663
cumulatief % variantie soorten-omgeving	28,4	50,5	64,8	74,2	som canonische eigenwaarden: 1,220

Tabel 3.32 Algemene kenmerken van een CCA op basis van waterplanten (hoeveelheid 2) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp; 9999 permutaties; $P_{Holm} \leq 0,05$).



Figuur 3.72 CCA op basis van waterplanten (hoeveelheid 2) en voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (duin+odp); assen 1 en 2. a taxa met fit van minstens 5 %, opnamen en beduidende variabelen ($P_{Holm} \leq 0,05$). b Beduidende variabelen (rood), overige omgevingsvariabelen en soortenrijkdom (passief, grijs en blauw). c Beduidende variabelen (rood) en vertegenwoordiging van CSR-strategietypen en groeihoogteklassen en groeivormen (passief, grijs en blauw). d Beduidende variabelen (rood), overige omgevingsvariabelen en soortenrijkdom (passief, grijs en blauw). c Beduidende variabelen (rood) en vertegenwoordiging van groeivormen (passief, grijs en blauw).

3.1.3.1.2.3 Vertegenwoordiging van soortkenmerken in relatie tot omgeving

In deze sectie wordt het verband tussen de abundantiegewogen verdeling van bepaalde soortkenmerken in de duinplasvegetatie en omgevingskenmerken door directe ordinatie (CWM-RDA) nagegaan. De soortkenmerken die daarbij achtereenvolgens aan bod komen zijn:

- alle taxa: levensvormen, verspreidingswijzen en grootte diasporen;

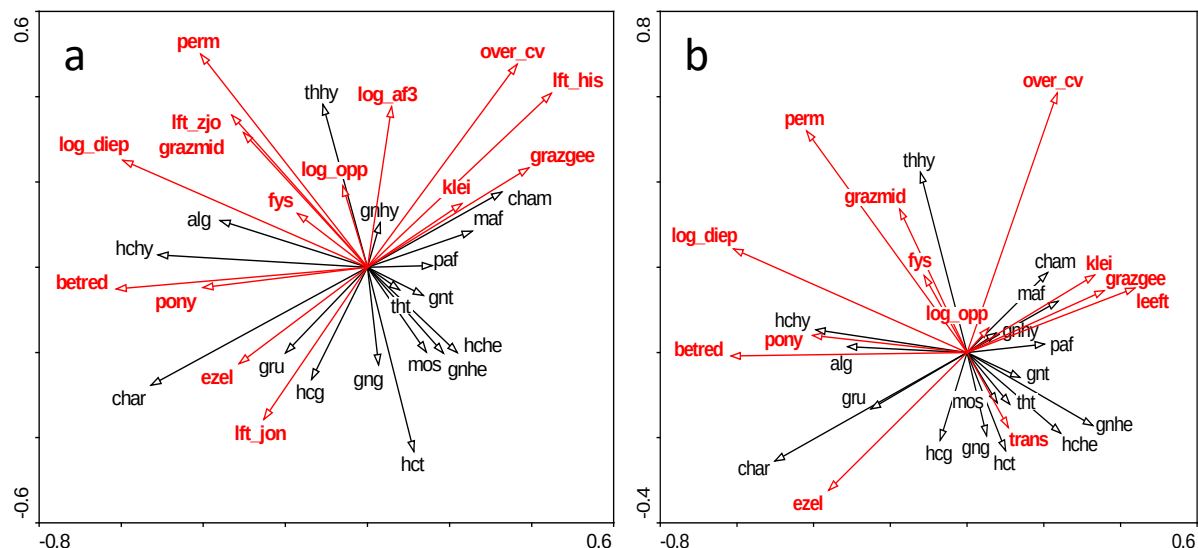
- vaatplanten en kranswieren: overleving, bestuivingswijzen, vegetatieve vermenigvuldiging en grondwaterafhankelijkheid;
- niet-waterplanten: CSR-strategie, vegetatieve groeihoogte, vegetatieve vermenigvuldiging, urbaniteit en hemerobie;
- attribootgroepen van Wilby et al. (2000);
- waterplanten: CSR-strategie, vegetatieve groeihoogte en groeivormen (zie 2.1.4, 2.1.5).

Tabel 3.33 en Figuur 3.73 geven aan in welke mate de vertegenwoordiging van levensvormen in alle opnamen door de gemeten variabelen verklaard kan worden en welke daarbij de meeste aandacht verdienen. Opvallend is daarbij dat de verschillen naargelang de weging van de kenmerken zeer beperkt blijven en dat, ondanks het vrij grote aantal geselecteerde variabelen (resp. 15 en 13), het verklaarde aandeel van de variantie toch eerder beperkt blijft. Ook de geselecteerde variabelen zijn grotendeels dezelfde, op enkele onderling inwisselbare (leeftijd) of ondergeschikte (*trans* bij hoeveelheid 2) na. Als voornaamste gemeenschappelijke variabelen worden *log_diep* (2,7 %, $P = 0,0001$; 2,8 %, $P = 0,0001$ ³⁵), *over_cv* (2,4 %, $P = 0,0001$; 3 %, $P = 0,0001$), *grazmid* (2 %, $P = 0,0001$; 1,8 %, $P = 0,0001$), *klei* (1,8 %, $P = 0,0001$; 1,6 %, $P = 0,0001$), *ezel* (1,1 %, $P = 0,0005$; 1,3 %, $P = 0,0001$), *log_opp* (1,2 %, $P = 0,0006$; 1,1 %, $P = 0,0009$), *grazgee* (0,9 %, $P = 0,003$; 1,6 %, $P = 0,0001$), *pony* (0,9 %, $P = 0,007$; 1,2 %, $P = 0,0002$), *perm* (0,9 %, $P = 0,004$; 1,1 %, $P = 0,0007$) en *betred* (0,9 %, $P = 0,005$; 1 %, $P = 0,0022$) aangeduid. Met de originele abundanties is *log_af3* niet onbetekenend (0,9 %, $P = 0,002$) en treden de afzonderlijke leeftijdsklassen *lft_zjon* (2 %, $P = 0,0001$), *lft_jon* (1,1 %, $P = 0,0006$) en *lft_his* (1 %, $P = 0,001$), gezamenlijk sterker naar voor dan *leeft* bij hoeveelheid 2 (1,7 %, $P = 0,0001$). Ook *trans* (1 %, $P = 0,001$) en *fys* (0,7 %, $P = 0,005$) hebben met hoeveelheid 2 een beduidende, maar beperkte, unieke bijdrage. Conform met de CCA-resultaten op basis van de soortensamenstelling, vertonen de variabelen vooral plausibele relaties met het aandeel kranswieren, hydrofytische hemicryptofyten en ook wel filamenteuze algen (*char*, *hchy*, *fil*: eerder diepe, jonge en begraasde poelen met een lage oeverbegroeiing), terrestrische hemicryptofyten (*hct*: niet-permanente, ondiepe plassen), hydrofytische therofyten (*thhy*: permanente plassen) en helofyten (*gnhe*, *hche*: geringe diepte). Afwezigheid van begrazing begunstigt helofyten met ondergrondse reserves (*gnhe*), chamaefyten en houtige gewassen, maar in tegenstelling tot wat men zou kunnen verwachten, lijken een zeer jonge leeftijd, noch een intensieve begrazing, veel invloed te hebben op het aandeel eenjarigen (*tht*, *thhy*). Grassen (*hcg*) doen het vooral goed op de onbeschaduwde oevers van jonge poelen.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele scores	eigenwaarde	0,084	0,054	0,036	0,020	eerste as: F -ratio = 25,6, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,682	0,638	0,643	0,520	alle assen: F -ratio = 5,7, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	8,4	13,7	17,3	19,3	som canonische eigenwaarden: 0,235
	cum. % variantie soorten-omgeving	35,6	58,4	73,9	82,3	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,086	0,043	0,031	0,015	eerste as: F -ratio = 26,7, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,675	0,571	0,596	0,405	alle assen: F -ratio = 5,8, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	8,6	12,9	16,0	17,5	som canonische eigenwaarden: 0,211
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	40,8	61,1	75,8	83,0	

Tabel 3.33 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de levensvormen op basis van alle taxa (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.

³⁵ Verklaarde variantie met alle overige variabelen als covariabelen (pRDA, 9999 full model permutaties).

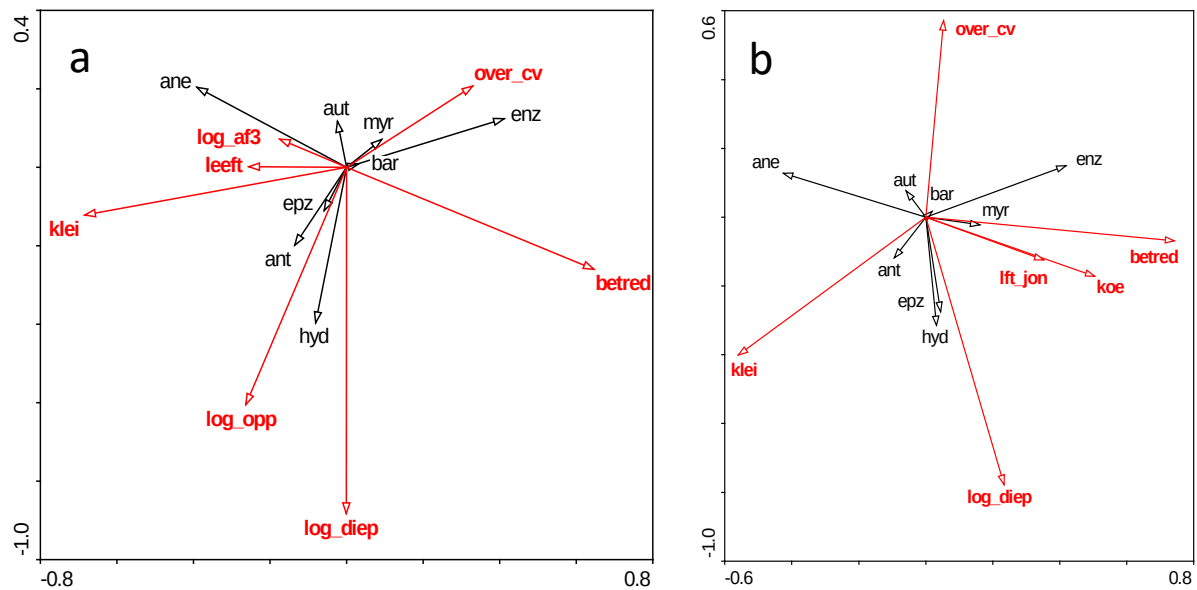


Figuur 3.73 CWM-RDA van levensvormen op basis van alle taxa (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

De verschillende verspreidingswijzen worden eveneens maar zwak verklaard (Tabel 3.34). De voornaamste as haalt ook hier nog geen 10 %. Hiermee zijn aanzienlijk minder variabelen geassocieerd dan met de levensvormen (Figuur 3.74). Zowel voor *klei* (3,3 %, $P = 0,0001$; 3,0 %, $P = 0,0001$), *log_diep* (2,1 %, $P = 0,0003$; 2,9 %, $P = 0,0001$), *betred* (2,7 %, $P = 0,0001$; 2,3 %, $P = 0,0001$), als *over_cv* (2,7 %, $P = 0,0001$; 1,6 %, $P = 0,002$) is het verband in beide gevallen beduidend. Voor *log_af3* (1,7 %, $P = 0,0007$), *leeft* (1,0 %, $P = 0,02$) en *log_opp* (0,8 %, $P = 0,04$) is dit enkel zo bij ongetransformeerde scores; voor *lft_jon* (1,6 %, $P = 0,002$) en *koe* (1,1 %, $P = 0,02$) geldt dit bij hoeveelheid 2. Er tekenen zich in de ordinaties vooral meer uitgesproken tegenstellingen af tussen endozoöchorie (*enz*) en aanwezigheid van klei, anemogamie (*ane*) en betreding, alsook tussen hydrogamie (*hyd*) en geringe diepte of epizoöchorie (*epz*) en overhangende vegetatie. Betreding relateert veel sterker met endo- dan met epizoöchore verspreiding.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,075	0,035	0,029	0,010	eerste as: $F\text{-ratio} = 23,3$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,478	0,409	0,449	0,246	alle assen: $F\text{-ratio} = 7,3$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	7,5	11,0	13,9	14,9	som canonische eigenwaarden: 0,151
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	49,5	72,7	92,1	98,6	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,096	0,031	0,013	0,002	eerste as: $F\text{-ratio} = 30,6$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,483	0,405	0,300	0,130	alle assen: $F\text{-ratio} = 8,0$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	9,6	12,7	14,0	14,2	som canonische eigenwaarden: 0,142
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	67,1	89,0	99,2	99,7	

Tabel 3.34 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de verspreidingswijzen op basis van alle taxa (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.

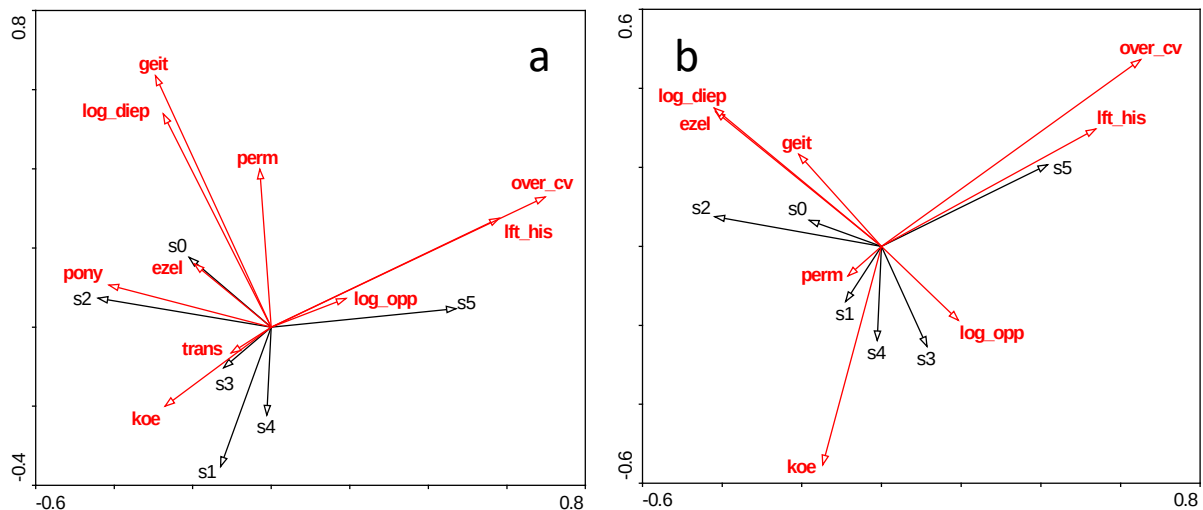


Figuur 3.74 CWM-RDA van de verspreidingswijzen op basis van alle taxa (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

Voor de diasporengrootte is het resultaat gelijkaardig (Tabel 3.35). In beide analyses zijn *over_cv* (4,2 %, $P = 0,0001$; 3,1 %, $P = 0,0001$), *log_diep* (2,4 %, $P = 0,0001$; 2,3 %, $P = 0,0001$), *geit* (2,2 %, $P = 0,0001$; 1,4 %, $P = 0,002$), *lft_his* (1,9 %, $P = 0,0001$; 1,3 %, $P = 0,004$) en *koe* (1,8 %, $P = 0,0003$; 1,3 %, $P = 0,003$), *perm* (1,2 %, $P = 0,004$, 1,1 %, $P = 0,01$) en *log_opp* (1,0 %, $P = 0,02$; 1,5 %, $P = 0,001$) belangrijke variabelen (Figuur 3.75). Transparantie (1,3 %, $P = 0,01$) en *pony* (1,1 %, $P = 0,007$), leveren enkel met de oorspronkelijke score een beduidende eigen bijdrage en *ezel* (2,0 %, $P = 0,0003$) enkel met hoeveelheid 2. Houtige gewassen leveren doorgaans grotere diasporen, evenals soorten uit de ondergroei zoals *Carex riparia*, *Iris pseudacorus* en *Solanum dulcamara*, zodat een positief verband van *s5* met *over_cv* geenszins onverwacht is. Kranswieren, *Juncus* spp. en nogal wat moeraskruiden hebben kleine diasporen in de *s1*- en *s2*-klasse en zijn duidelijk niet gebaat met dergelijke opslag. Enkele waterplanten en draadwieren werden tot *s0* gerekend, wat het verband met de waterdiepte verklaart.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,097	0,034	0,025	0,017	eerste as: $F\text{-ratio} = 30,7$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,581	0,442	0,384	0,314	alle assen: $F\text{-ratio} = 6,4$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	9,7	13,1	15,6	17,3	som canonische eigenwaarden: 0,182
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	53,3	71,7	85,5	95,0	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,074	0,028	0,018	0,013	eerste as: $F\text{-ratio} = 22,9$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,548	0,396	0,402	0,235	alle assen: $F\text{-ratio} = 5,9$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	7,4	10,2	12,1	13,4	som canonische eigenwaarden: 0,140
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	52,7	73,1	86,2	95,8	

Tabel 3.35 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de diasporengrootte op basis van alle taxa (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.



Figuur 3.75 CWM-RDA van de diasporengrootte op basis van alle taxa (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

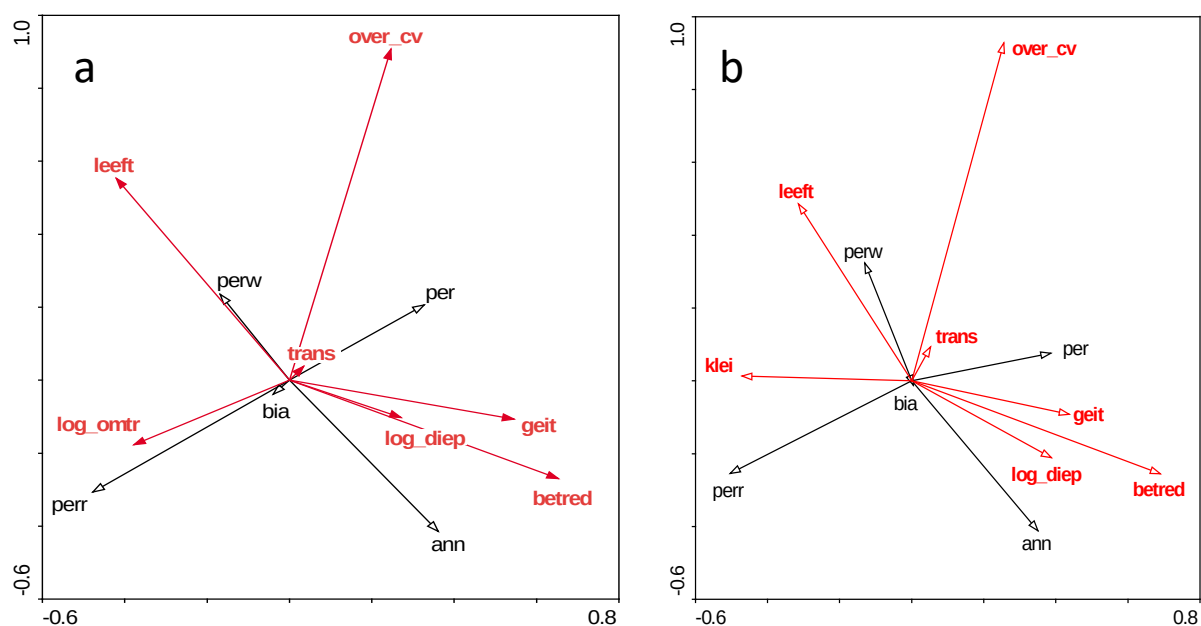
Bij beperking tot de vaatplanten en kranswieren wordt de vertegenwoordiging van soortkenmerken al wat beter verklaard door de beschikbare omgevingsvariabelen dan in de voorafgaande analyses waarin alle taxa werden inbegrepen.

De twee voornaamste assen halen voor de overleving samen vlot 20 % (Tabel 3.36). Daarbij is *over_cv* (9,0 %, $P = 0,000$; 9,8 %, $P = 0,0001$) veruit de meest verklarende variabele (Figuur 3.76). Vooral *perr* vertoont hiermee een negatief verband, terwijl *per* en *perw* juist tegengesteld reageren. Ongeacht de abundantieschaal ziet men ook *betred* (3,9 %, $P = 0,0001$; 6,1 %, $P = 0,0001$), *leeft* (3,6 %, $P = 0,0001$; 2,8 %, $P = 0,0001$) – cf. annuellen – *log_diep* (2,9 %, $P = 0,0001$; 4,4 %, $P = 0,0001$), *trans* (1,0 %, $P = 0,03$; 1,8 %, $P = 0,002$) en *geit* (2,8 %, $P = 0,0002$; 1,6 %, $P = 0,003$) in de analyses terugkeren. Met de originele abundanties komt *log_omtr* (1,6 %, $P = 0,003$) eveneens als beduidend uit de bus, bij hoeveelheid 2 *klei* (1,5 %, $P = 0,004$). Beide gaan samen met rhizoomvormers, maat niet met meerjarige kruiden. Eenjarigen zijn nu duidelijk positief geassocieerd met betreding en negatief met toenemende leeftijd, terwijl het omgekeerde geldt voor rhizoomvormers en houtige planten.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,122	0,093	0,017	0,005	eerste as: $F\text{-ratio} = 40,2$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,555	0,564	0,304	0,236	alle assen: $F\text{-ratio} = 12,9$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	12,2	21,6	23,2	23,7	som canonische eigenwaarden: 0,238
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	51,2	90,4	97,4	99,6	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,146	0,086	0,020	0,004	eerste as: $F\text{-ratio} = 49,3$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,554	0,567	0,331	0,256	alle assen: $F\text{-ratio} = 14,2$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	14,6	23,1	25,1	25,5	som canonische eigenwaarden: 0,256
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	57,0	90,4	98,2	99,7	

Tabel 3.36 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de overleving op basis van vaatplanten en kranswieren (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.

De vijf bestuivingswijzen worden nog iets beter gevat door de ordinatie (Tabel 3.37). *Over_cv* (5,5 %, $P = 0,0001$; 3,7 %, $P = 0,001$), *betred* (4,5 %, $P = 0,0001$; 4,4 %, $P = 0,001$), *log_diep* (6,0 %, $P = 0,0001$; 7,6 %, $P = 0,001$) en *log_omtr* (2,5 %, $P = 0,0001$; 2,9 %, $P = 0,001$) zijn de variabelen die het meest



Figuur 3.76 CWM-RDA van de overleving op basis van vaatplanten en kranswieren (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

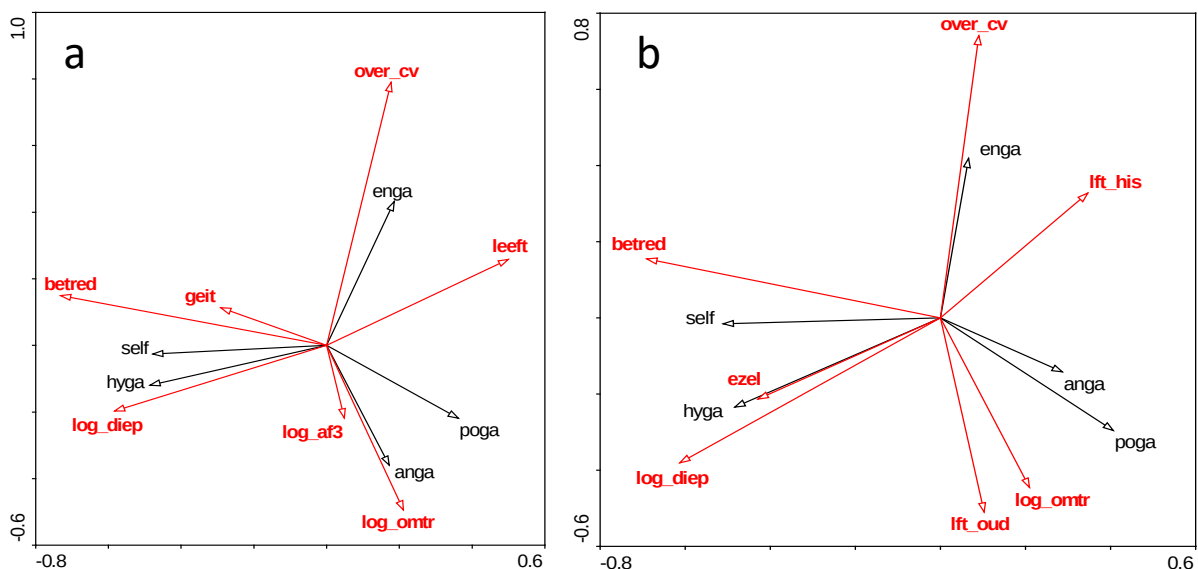
naar voor treden (Figuur 3.77). De associatie van insectenbestuiving met overhangende vegetatie is hoofdzakelijk aan wilgen te wijten; hydrogamie en zelfbestuiving hangen vooral samen met de overige variabelen en zijn hoofdzakelijk tot waterplanten, incl. kranswieren, terug te voeren. Leeftijd blijkt eveneens niet zonder belang en dit zowel met originele (*leeft*: 3,6 %, $P = 0,0001$), als met tot hoeveelheid 2 getransformeerde abundanties (*lft_his*: 1,5 %, $P = 0,003$; *lft_oud*: 3,2 %, $P = 0,0001$). De correlatie met anemo- en entomogamie duidt op het belang van een gevorderde leeftijd voor een meer prominente aanwezigheid van grotere monocotylen, zoals riet, en houtige gewassen (wilgen). Met originele scores horen *geit* (0,9 %, $P = 0,04$) en vooral *log_af3* (2,2 %, $P = 0,0002$) eveneens in de selectie. Hoeveelheid 2 levert ook *ezel* (1,6 %, $P = 0,004$) als extra variabele; het samengaan van deze dieren met aanwezigheid van veel waterplanten viel al eerder op.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,135	0,072	0,021	0,005	eerste as: $F\text{-ratio} = 45,2$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,565	0,502	0,423	0,220	alle assen: $F\text{-ratio} = 12,8$, $P = 0,0001$
	cum. % variantie soorten	13,5	20,8	22,9	23,4	som canonische eigenwaarden: 0,237
	cum. % variantie soorten-omgeving	57,2	87,5	96,4	98,6	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,157	0,065	0,018	0,001	eerste as: $F\text{-ratio} = 54,0$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,574	0,509	0,396	0,164	alle assen: $F\text{-ratio} = 13,1$, $P = 0,0001$
	cum. % variantie soorten	15,7	22,2	24,0	24,1	som canonische eigenwaarden: 0,241
	cum. % variantie soorten-omgeving	65,2	92,2	99,5	99,9	

Tabel 3.37 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de bestuivingswijzen op basis van vaatplanten en kranswieren (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.

Met ca. 20 à 25 % van de variantie op de twee eerste assen in beide analyses valt ook de klonaliteit redelijk goed met de beschikbare variabelen weer te geven (Tabel 3.38). *Grosso modo* zijn het daarbij dezelfde variabelen die geselecteerd worden, zij het niet helemaal in dezelfde volgorde: *log_diep* (5,9 %, $P = 0,0001$; 7,6 %, $P = 0,001$), *betred* (3,9 %, $P = 0,0001$; 5,2 %, $P = 0,001$), *geit* (2,8 %, $P = 0,0005$;

1,4 %, $P = 0,01$), *perm* (1,3 %, $P = 0,01$; 2,6 %, $P = 0,0005$), *leeft_jon* (1,8 %, $P = 0,002$; 2,0 %, $P = 0,001$). Dat diepte meer gewicht in de schaal legt dan betreding of leeftijd is een gevolg van het belang van fragmentatie en, in tweede instantie, turionen voor de watervegetatie. Permanentie is geassocieerd met grotere diepte en toont dan ook hetzelfde verband. Een jonge leeftijd, betreding en *geit* zijn veeleer negatief met niet-klonale voortplanting geassocieerd en eveneens in zekere mate met *cre*, vooral als meer gewicht gegeven wordt aan de meer robuuste soorten (zoals riet, lisdodde, enz.). Overhangende vegetatie (1,9 %, $P = 0,003$) en *trans* (2,3 %, $P = 0,0007$) zijn enkel beduidend bij hoeveelheid 2, maar kunnen niet echt met een specifieke wijze van voortplanting geassocieerd worden.

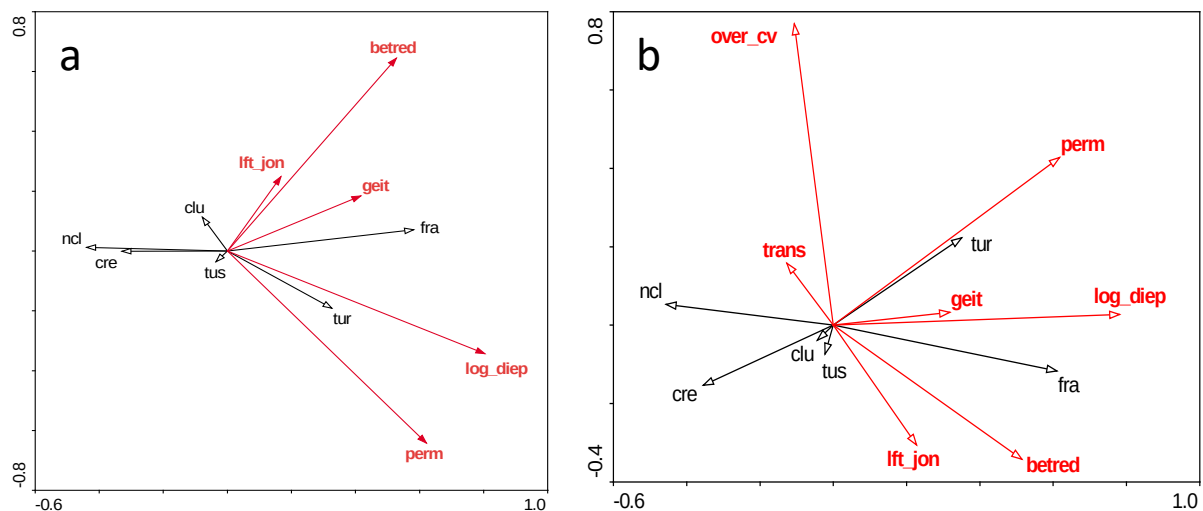


Figuur 3.77 CWM-RDA van de bestuivingswijzen op basis van vaatplanten en kranswieren (*duin+odp*, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

De grondwatergroepering is als laatste met alle vaatplanten en kranswieren tezamen geanalyseerd. Hier is het verschil tussen de beide abundantieschalen iets meer uitgesproken (Tabel 3.39). Dat de waterbeschikbaarheid sterker doorweegt in de biomassaverhouding van water- en oeverplanten dan in hun aanwezigheid is natuurlijk niet onverwacht. *Log_diep* (4,4 %, $P = 0,0001$; 5,5 %, $P = 0,0001$) is dan ook de belangrijkste variabele en vooral voor de hydrofyten bepalend (Figuur 3.79). De niet-freatofyten worden beter verklaard dan de overige groepen. Hun negatieve relatie met *betred* (2,2 %, $P = 0,0001$; 5,3 %, $P = 0,0001$) en *perm* (1,7 %, $P = 0,0001$; 2,2 %, $P = 0,001$) is daarbij wellicht belangrijker dan de associatie met *klei*; van de overige beduidende standplaatskenmerken levert *klei* immers de kleinste unieke bijdrage (1,0 %, $P = 0,01$; 1,2 %, $P = 0,006$). Zwaarwichtiger zijn *over_cv* (2,9 %, $P = 0,0001$; 3,1 %, $P = 0,0001$) – vooral voor het aandeel ‘plaatselijke freatofyten’, een groep die die toch minder aan een natte standplaats gebonden is – en *geit* (3,2 %, $P = 0,0001$; 2,1 %, $P = 0,0005$), waardoor het begrazingseffect wordt versterkt. Sterke betreding staat een hoog aandeel natte freatofyten in de weg, wat vooral komt door het terugdringen van riet. Dat de interpretatie van *geit* de nodige voorzichtigheid vraagt is al eerder opgemerkt – hier zou evenzeer ‘Zwinduinen’ kunnen staan. Verder, maar enkel met de originele scores, wordt ook *log_opp* nog als beduidend aangemerkt (1,0 %, $P = 0,02$) als tegenpool van *over_cv*. Een grotere oppervlakte heft immers het effect van beschaduwing door randbegroeiing op de aanwezigheid van hiervoor gevoelige taxa gedeeltelijk op. Meer in de marge spelen ook nog enkele andere variabelen: *ift_jon* in beide gevallen (0,8 %, $P = 0,04$; 1,4 %, $P = 0,004$), *ezel* (1,0 %, $P = 0,02$) en *scha* (0,9 %, $P = 0,02$) met originele scores en *trans* (1,2 %, $P = 0,009$) bij getransformeerde.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,188	0,012	0,009	0,001	eerste as: $F\text{-ratio} = 67,2$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,573	0,268	0,300	0,154	alle assen: $F\text{-ratio} = 15,5$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	18,8	20,0	20,9	21,1	som canonische eigenwaarden: 0,211
	cum. % variantie soorten-omgeving	89,1	94,9	99,3	99,9	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,221	0,023	0,009	0,003	eerste as: $F\text{-ratio} = 82,0$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,601	0,372	0,272	0,210	alle assen: $F\text{-ratio} = 14,2$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	22,1	24,4	25,3	25,6	som canonische eigenwaarden: 0,256
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	86,3	95,4	98,8	99,8	

Tabel 3.38 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de klonaliteit op basis van vaatplanten en kranswieren (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.



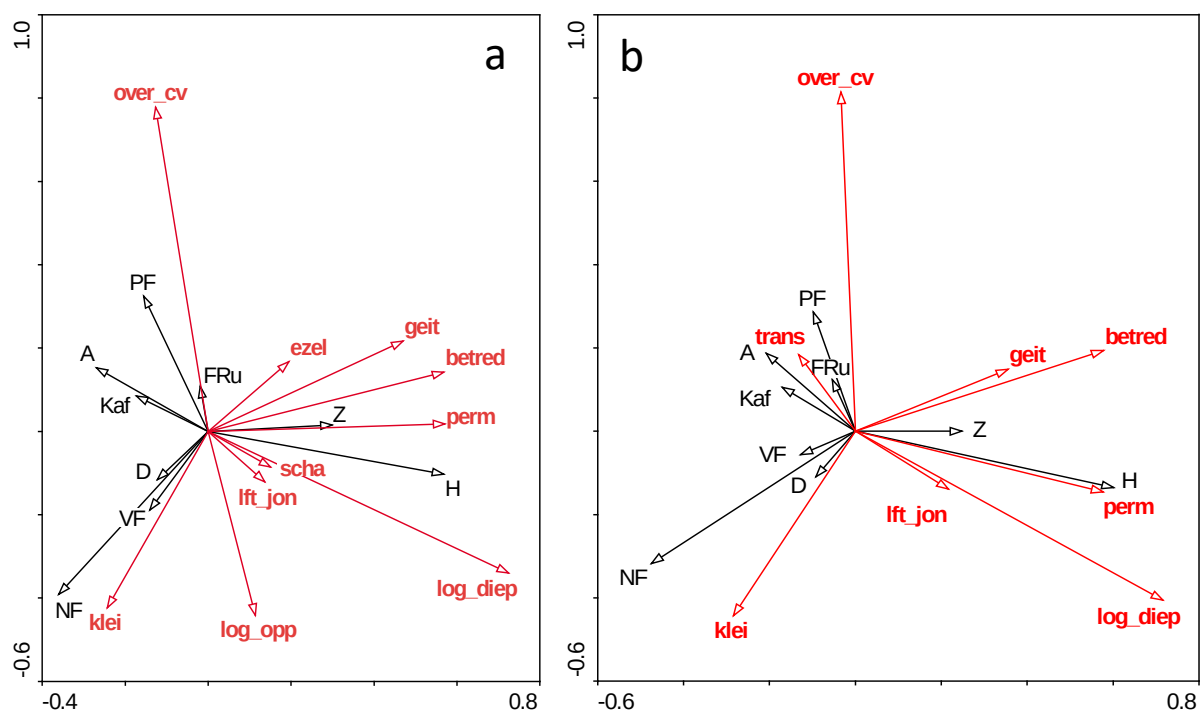
Figuur 3.78 CWM-RDA van de klonaliteit op basis van vaatplanten en kranswieren (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

Beperking tot taxa die niet aan open water zijn gebonden leidt niet tot een markant betere verklaring van de variantie, zoals intuïtief wel verwacht zou kunnen worden.

Voor de verdeling van CSR-strategiën blijft dit zelfs beperkt tot iets meer dan 10 % voor de twee voornaamste assen (Tabel 3.40). *Betred* (4,3 %, $P = 0,0001$; 6,8 %, $P = 0,0001$), op afstand gevolgd door *log_opp* (2,5 %, $P = 0,0001$; 3,1 %, $P = 0,0001$) en *leeft* (1,8 %, $P = 0,0002$; 1,9 %, $P = 0,0006$), zijn daarbij de voornaamste plaskenmerken. Betreding bevordert duidelijk een deels ruderaal, deel competitieve inclinatie en afwezigheid hiervan, evenals grotere oppervlakte werken een meer strikt competitieve strategie in de hand (Figuur 3.80). Planten van stressvolle omstandigheden (inz. zoutinvloed) en meer uitgesproken ruderalen verdwijnen met toenemende leeftijd. Weerom duikt *geit* op met de originele abundantiescores (1,0 %, $P = 0,03$). Bij de aan leeftijd tegengestelde relatie van *log_diep* (1,6 %, $P = 0,002$) bij hoeveelheid 2 kan men zich al meer voorstellen; niet zozeer omdat diepere plassen trager verlanden, maar wel omdat hun steilere, meer erosiegevoelige oevers S- en R-strategieën zullen begunstigen. *Rg* volgt nu ook sterker de betredingsvector, wat aangeeft dat niet zozeer het voorkomen, maar wel een hogere bedekking van deze soorten hiervan afhankelijk is. Eveneens bij deze transformatie lijkt er nog een klein negatief effect van *trans* (0,9 %, $P = 0,04$) op de stresstolerante groep te zijn; misschien als indirecte verwijzing naar de hogere turbiditeit die vaak met zoutinvloed gepaard gaat.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,128	0,051	0,020	0,016	eerste as: $F\text{-ratio} = 42,1$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,609	0,530	0,423	0,399	alle assen: $F\text{-ratio} = 8,3$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	12,8	17,9	20,0	21,6	som canonische eigenwaarden: 0,128
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	57,2	80,0	89,1	96,3	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,184	0,041	0,013	0,005	eerste as: $F\text{-ratio} = 65,1$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,632	0,504	0,357	0,268	alle assen: $F\text{-ratio} = 11,9$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	18,4	22,5	23,8	24,4	som canonische eigenwaarden: 0,248
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	74,4	90,9	96,2	98,4	

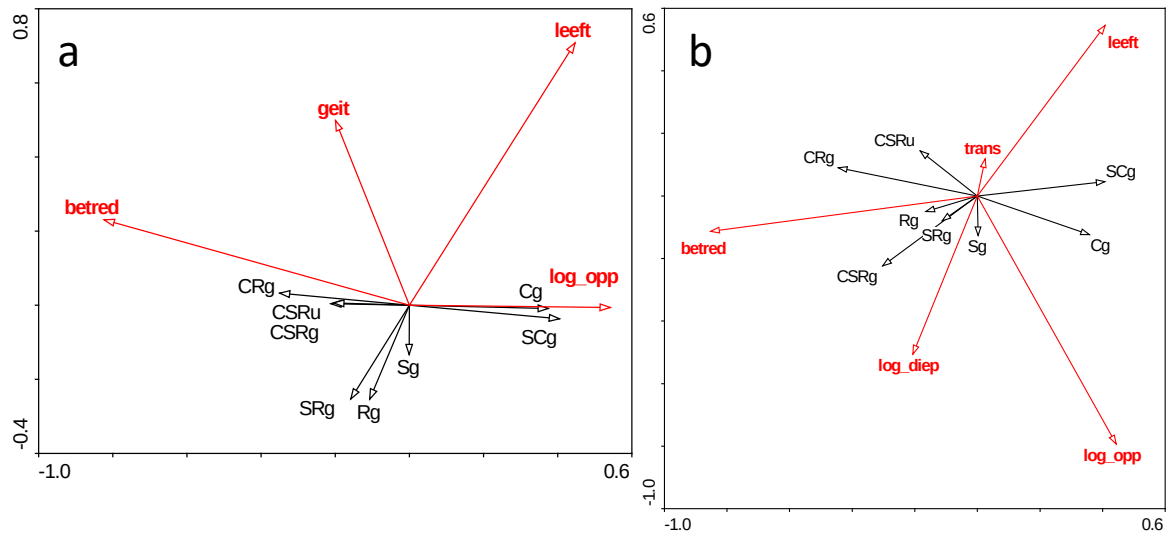
Tabel 3.39 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de grondwaterafhankelijkheid op basis van vaatplanten en kranswieren (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.



Figuur 3.79 CWM-RDA van de grondwaterafhankelijkheid op basis van vaatplanten en kranswieren (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,091	0,013	0,010	0,002	eerste as: $F\text{-ratio} = 28,4$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,507	0,327	0,254	0,136	alle assen: $F\text{-ratio} = 9,4$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	9,1	10,5	11,5	11,7	som canonische eigenwaarden: 0,117
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	77,8	89,3	98,1	100,0	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,119	0,014	0,010	0,005	eerste as: $F\text{-ratio} = 38,2$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,528	0,292	0,295	0,255	alle assen: $F\text{-ratio} = 10,0$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	11,9	13,4	14,4	14,9	som canonische eigenwaarden: 0,150
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	79,6	89,0	95,8	99,3	

Tabel 3.40 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de CSR-strategieën op basis van niet-waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.



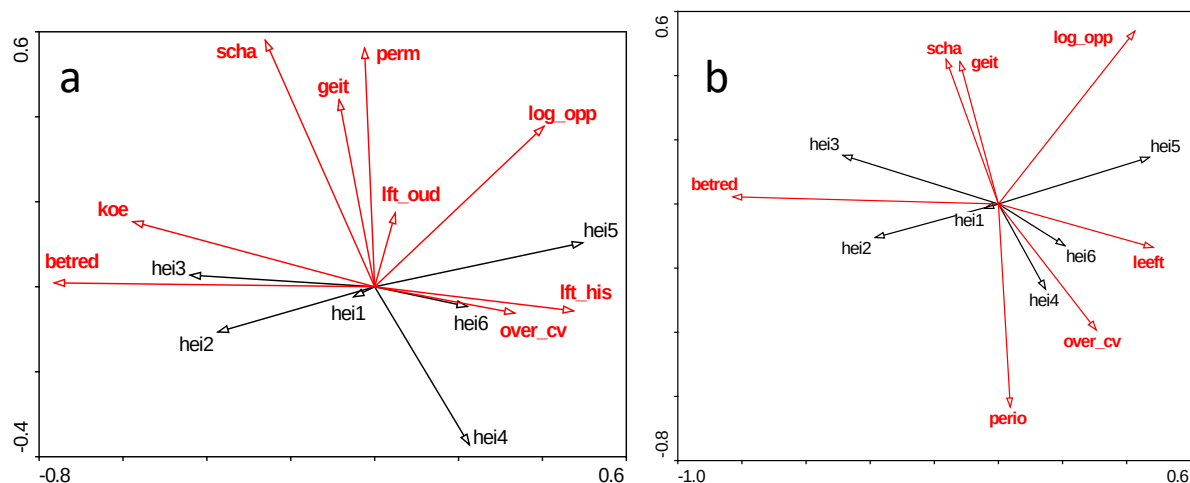
Figuur 3.80 CWM-RDA van de CSR-strategieën op basis van niet-waterplanten (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

De vegetatieve hoogte kan weerom wat beter gevat worden (Tabel 3.41), maar daarbij zijn er wel aanzienlijk meer variabelen in het spel (Figuur 3.81). Behalve de vaak weerkerende variabelen *betred* (3,2 %, $P = 0,0001$; 7,4 %, $P = 0,0001$), *log_opp* (2,8 %, $P = 0,0002$; 3,5 %, $P = 0,0001$), *over_cv* (1,7 %, $P = 0,001$; 3,1 %, $P = 0,0001$) en *geit* (1,6 %, $P = 0,002$; 1,1 %, $P = 0,01$) worden ook *scha* (1,9 %, $P = 0,0004$; 1,4 %, $P = 0,004$) en, respectievelijk, *lft_his* (2,2 %, $P = 0,0002$), *perm* (1,2 %, $P = 0,005$), *lft_oud* (1,1 %, $P = 0,009$) en *koe* (1,0 %, $P = 0,01$) bij originele scores, of *leeft* (1,8 %, $P = 0,001$) en *perio* (1,3 %, $P = 0,007$) bij getransformeerde, als beduidend weerhouden. Middelgrote grazers en permanentie lijken vooral nadelig te zijn voor 1 à 2 m hoge planten (*hei4*) en ook wel voor bomen (*hei6*). Intensieve betreding en runderen bevorderen de lager blijvende soorten, een grotere oppervlakte, hoge ouderdom en uitzaaiing vanuit randopslag de hoogst uitgroeiende (*hei5* en *hei6*).

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,142	0,032	0,018	0,011	eerste as: F -ratio = 45,9, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,604	0,405	0,343	0,294	alle assen: F -ratio = 8,1, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	14,2	17,4	19,2	20,3	som canonische eigenwaarden: 0,209
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	68,0	83,5	92,0	97,3	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,145	0,028	0,017	0,010	eerste as: F -ratio = 47,4, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,597	0,374	0,335	0,245	alle assen: F -ratio = 10,3, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	14,5	17,3	19,0	20,0	som canonische eigenwaarden: 0,205
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	70,5	84,3	92,4	97,4	

Tabel 3.41 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de vegetatieve groeihogteklassen op basis van niet-waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.

Zonder de waterplanten er bij te nemen kan de vertegenwoordiging van de diverse manieren van vegetatieve vermenigvuldiging maar voor een klein deel verklaard worden (Tabel 3.42). De variabelen die er dan toe doen zijn beperkt tot *lft_jon* (2,7 %, $P = 0,0001$; 2,1 %, $P = 0,0002$), *klei* (1,6 %, $P = 0,001$; 1,3 %, $P = 0,006$) en *lft_oud* (1,3 %, $P = 0,005$; 1,1 %, $P = 0,01$) voor beide wegingen, aangevuld met *ezel* (1,5 %, $P = 0,003$) en *pony* (0,9 %, $P = 0,03$) voor de originele scores en *over_cv* (1,6 %, $P = 0,006$) voor hoeveelheid 2. Een jonge leeftijd correleert consequent met *tus* en *tur*, maar verder vertonen beide analyses geen overeenkomstige patronen (Figuur 3.82). Waar klei aanwezig is lijken



Figuur 3.81 CWM-RDA van de vegetatieve groeiklassen op basis van niet-waterplanten (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

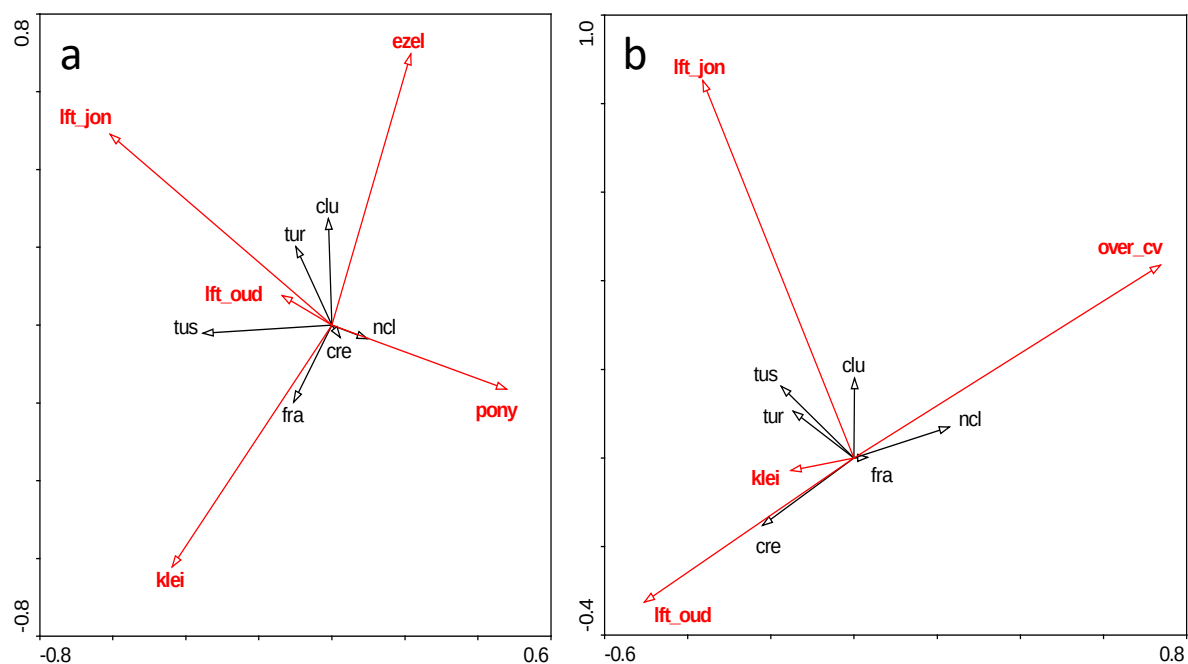
wat meer soorten voor te komen die zich door fragmentatie kunnen vermenigvuldigen, maar met hoeveelheid 2 is er geen verband tussen beide meer te bespeuren. Met meer nadruk op de bedekking verdwijnen ook de grazers volledig uit beeld. Kruipers, planten met een lager aandeel bovengrondse biomassa, bereiken dan een optimum in de oude opnamen, maar nemen af bij toenemende beschadwing. In dit geval, bij nog hogere leeftijd, maken ze immers plaats voor niet-klonale houtige soorten.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,040	0,025	0,007	0,002	eerste as: F -ratio = 11,8, P = 0,0001
	soorten-kenmerken correlatie	0,355	0,393	0,209	0,106	alle assen: F -ratio = 4,6, P = 0,0001
	cumulatief % variantie soorten	4,0	6,5	7,2	7,4	som canonische eigenwaarden: 0,075
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	53,4	86,7	96,0	98,8	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,028	0,017	0,012	0,000	eerste as: F -ratio = 8,2, P = 0,0011
	soorten-kenmerken correlatie	0,361	0,232	0,270	0,057	alle assen: F -ratio = 4,3, P = 0,0001
	cumulatief % variantie soorten	2,8	4,5	5,7	5,8	som canonische eigenwaarden: 0,058
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	48,7	78,6	99,3	100,0	

Tabel 3.42 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de klonaliteit op basis van niet-waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.

Ongeveer hetzelfde geldt voor de urbaniteit (Tabel 3.43). De voor beide analyses gemeenschappelijke variabelen *log_opp* (2,9 %, P = 0,0002; 3,3 %, P = 0,0001) en *scha* (1,5 %, P = 0,006; 1,5 %, P = 0,006) leggen enig gewicht in de schaal in het voordeel van de matig urbanofobe groep (*urb2*) ten opzichte van de overige groepen (Figuur 3.83). De analyse met originele scores suggereert dat urbanofobe soorten (*urb1*) iets meer voorkomen in onbeschaduwde (*over_cv* 2,5 %, P = 0,0001), semipermanente plassen (*semi* 1,6 %, P = 0,004).

Idem dito voor wat de hemerobiegraad betreft (Tabel 3.44). Uit de drie weerhouden variabelen (*log_opp* 2,2 %, P = 0,0004; 1,7 %, P = 0,002), *klei* (1,7 %, P = 0,0007; 1,7 %, P = 0,0009) en bij hoeveelheid 2 ook *betred* (1,4 %, P = 0,006), blijkt er hooguit een beperkte positieve relatie tussen klei en meer intensieve betreding met een sterk met menselijk impact geassocieerde vegetatie (*phe*, *aehe*), terwijl een grotere oppervlakte eerder met wat meer natuurlijkheid gepaard gaat (Figuur 3.84).

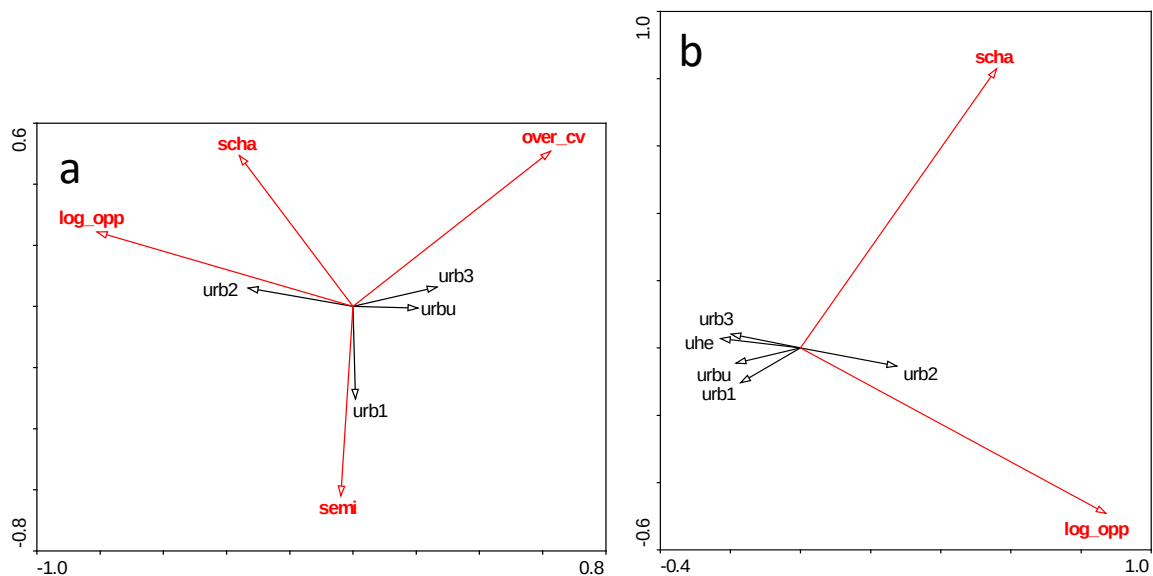


Figuur 3.82 CWM-RDA van de klonaliteit op basis van niet-waterplanten (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Hol m} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,051	0,032	0,003	0,000	eerste as: $F\text{-ratio} = 15,4$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,349	0,285	0,193	0,044	alle assen: $F\text{-ratio} = 6,8$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	5,1	8,4	8,7	8,7	som canonische eigenwaarden: 0,087
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	59,0	96,0	99,6	100,0	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,046	0,005	0,426	0,286	eerste as: $F\text{-ratio} = 13,6$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,334	0,147	0,000	0,000	alle assen: $F\text{-ratio} = 7,6$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	4,6	5,0	47,6	76,3	som canonische eigenwaarden: 0,050
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	90,7	100,0	0,0	0,0	

Tabel 3.43 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de urbaniteit op basis van niet-waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.

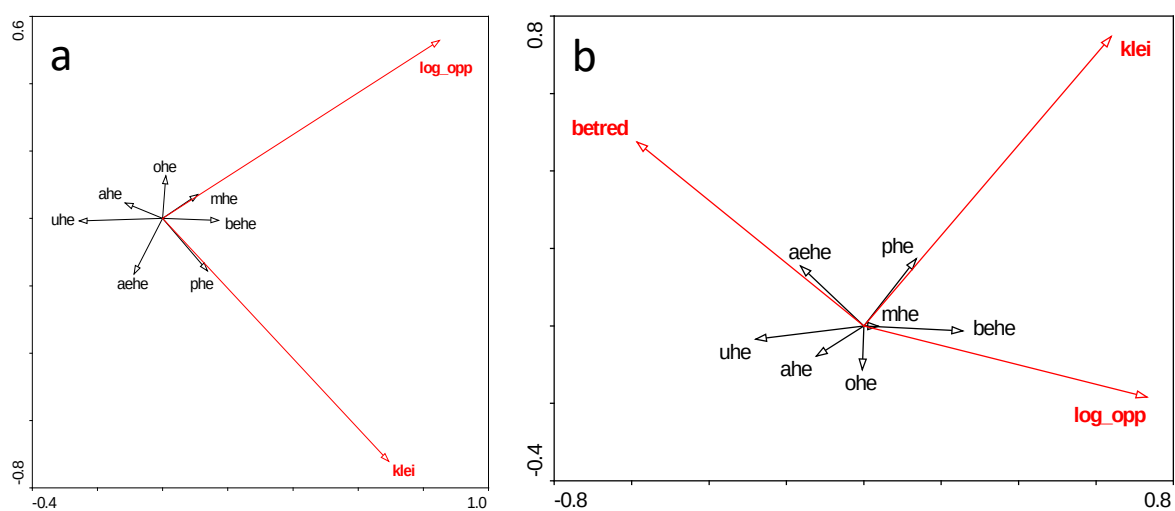
Met de attribootgroepen van Willby et al. (2000), die deels analoog zijn met de groeivormenklassificatie die verderop aan bod komt, wordt de focus stilaan verlegd naar de meer aan water gebonden vegetatie. De weergegeven variantie is weer iets hoger (Tabel 3.45) en wordt gespreid over een vrij groot aantal variabelen (Figuur 3.85), met *slib* (4,7 %, $P = 0,0001$; 5,3 %, $P = 0,0001$) als voornaamste, gevolgd door *perm* (2,8 %, $P = 0,0001$; 2,2 %, $P = 0,0001$), *log_omtr* (2,0 %, $P = 0,0001$; 2,8 %, $P = 0,0001$), *betred* (1,9 %, $P = 0,0001$; 2,5 %, $P = 0,0001$), *geit* (2,1 %, $P = 0,0001$; 1,7 %, $P = 0,0001$), *ezel* (2,0 %, $P = 0,0001$; 1,6 %, $P = 0,0001$), *lft_oud* (1,2 %, $P = 0,002$; 1,6 %, $P = 0,0003$) en *scha* (1,3 %, $P = 0,001$; 1,1 %, $P = 0,005$). Enkel met originele scores komen er zelfs nog een paar ondergeschikte variabelen bij: *semi* (1,1 %, $P = 0,006$), *trans* (0,8 %, $P = 0,03$) en *grazgee* (0,9 %, $P = 0,03$). Attribootgroepen *fg12*, *fg17* en *fg8* (vooral potamiden en waterranonkels) zitten alle mooi in de 'begrazingshoek', *fg3* (mattenbies, grote egelskop) en *fg18* (eendekrozen) vindt men in slibrijke, onbegraasde plassen en *fg11* (planten zoals watermunt en waterereprijs) in moerassige poelen met enige leeftijd.



Figuur 3.83 CWM-RDA van de urbaniteit op basis van niet-waterplanten (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Hol m} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,032	0,011	0,365	0,329	eerste as: $F\text{-ratio} = 9,4$, $P = 0,0002$
	soorten-kenmerken correlatie	0,321	0,180	0,000	0,000	alle assen: $F\text{-ratio} = 6,4$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	3,2	4,3	40,8	73,6	som canonische eigenwaarden: 0,043
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	74,4	100,0	0,0	0,0	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,044	0,011	0,001	0,373	eerste as: $F\text{-ratio} = 13,0$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,408	0,191	0,059	0,000	alle assen: $F\text{-ratio} = 5,6$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	4,4	5,5	5,6	42,8	som canonische eigenwaarden: 0,044
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	78,8	98,8	100,0	0,0	

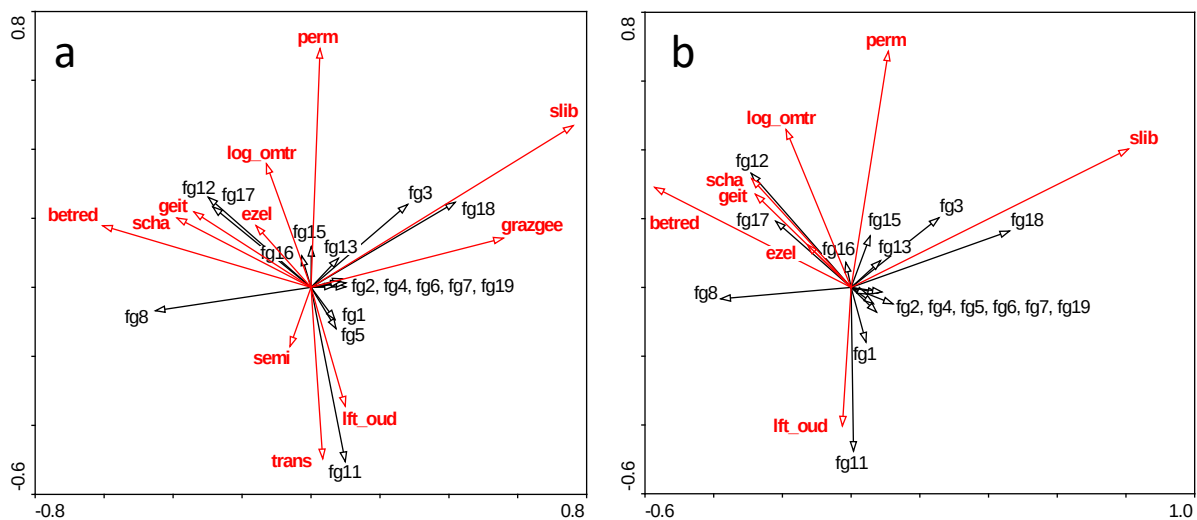
Tabel 3.44 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de hemerobiegraad op basis van niet-waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.



Figuur 3.84 CWM-RDA van de hemerobiegraad op basis van niet-waterplanten (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Hol m} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,083	0,074	0,028	0,012	eerste as: F -ratio = 22,8, P = 0,0001
	soorten-kenmerken correlatie	0,613	0,589	0,480	0,392	alle assen: F -ratio = 6,4, P = 0,0001
	cumulatief % variantie soorten	8,3	15,7	18,5	19,7	som canonische eigenwaarden: 0,291
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	38,1	71,7	84,4	89,8	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,076	0,062	0,028	0,011	eerste as: F -ratio = 20,9, P = 0,0001
	soorten-kenmerken correlatie	0,589	0,564	0,453	0,360	alle assen: F -ratio = 7,4, P = 0,0001
	cumulatief % variantie soorten	7,6	13,8	16,6	17,7	som canonische eigenwaarden: 0,190
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	40,2	72,8	87,5	93,5	

Tabel 3.45 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de attribootgroepen volgens Willby et al. (2000) op basis van een selectie van oever- en waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.

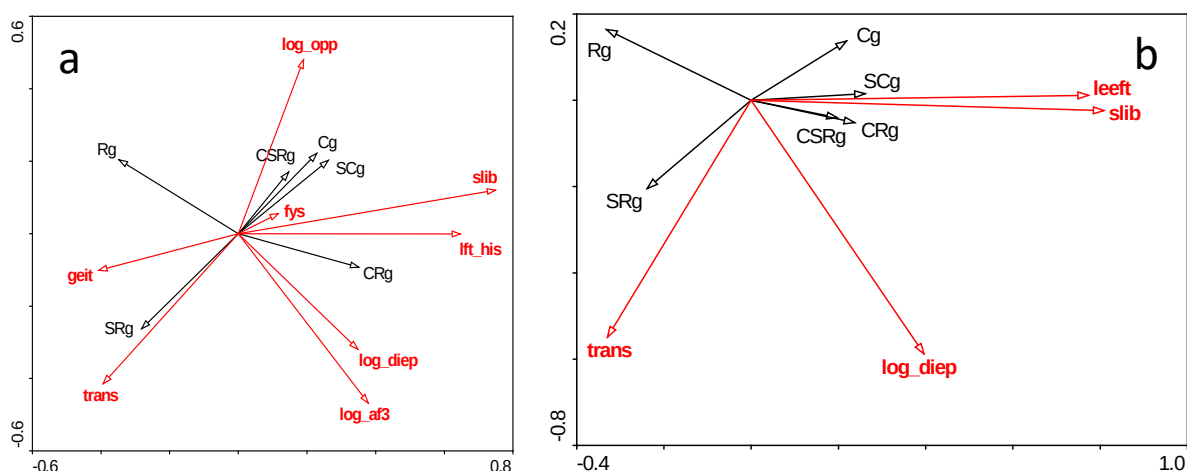


Figuur 3.85 CWM-RDA van de attribootgroepen volgens Willby et al. (2000) op basis van een selectie van oever- en waterplanten (duin+odp, oever- en waterplanten, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

De verdeling van de CSR-groepen bij de waterplanten wordt met originele scores iets beter door de beschikbare variabelen weergegeven dan bij gebruik van getransformeerde abundanties (Tabel 3.46). De associatie van meer competitieve taxa met slibdikte (resp. 2,0 %, P = 0,003 en 1,3 %, P = 0,02) en leeftijd, hetzij als *lft_his* (2,0 %, P = 0,003) met de oorspronkelijke scores, of als *leeft* (2,1 %, P = 0,002) met hoeveelheid 2, springt daarbij het meest in het oog (Figuur 3.86). Verder wordt de ruderaal groep (met ondermeer *Potamogeton pusillus*, *Ranunculus aquatilis*, *R. trichophyllus*) vooral met een geringere diepte (*log_diep*: 2,5 %, P = 0,0009; 1,9 %, P = 0,004) in verband gebracht, hoewel ook de leeftijd en, hiermee samenhangend, weinig slib, bevorderlijk zijn. Soorten met een SR-strategie (waaronder draadwieren, darmwier, *Chara globularis*, *C. vulgaris* en var., *Ranunculus baudotii*) daarentegen combineren dit eerder met een goed doorzicht (*trans*: 1,3 %, P = 0,02; 1,9 %, P = 0,005). Met de originele scores wordt verder nog aan *geit* (2,0 %, P = 0,002), *log_opp* (1,8 %, P = 0,005), *log_af3* (1,5 %, P = 0,01) en *fys* (1,3 %, P = 0,02) enig belang toegedeeld en dit vooral geconcentreerd met de reeds vermelde variabelen. Met uitzondering van *betred*, is er een vrij grote overeenkomst in de weerhouden variabelen met deze die verband houden met de attribootgroepen van Willby et al. (2000).

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,101	0,039	0,013	0,006	eerste as: $F\text{-ratio} = 28,0$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,479	0,395	0,338	0,205	alle assen: $F\text{-ratio} = 5,9$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	10,1	14,0	15,2	15,8	som canonische eigenwaarden: 0,159
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	63,5	87,9	95,9	99,7	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,070	0,021	0,003	0,000	eerste as: $F\text{-ratio} = 19,0$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,417	0,269	0,294	0,043	alle assen: $F\text{-ratio} = 6,6$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	7,0	9,1	9,4	9,4	som canonische eigenwaarden: 0,094
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	73,8	96,6	99,6	100,0	

Tabel 3.46 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de CSR-strategieën op basis van waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.



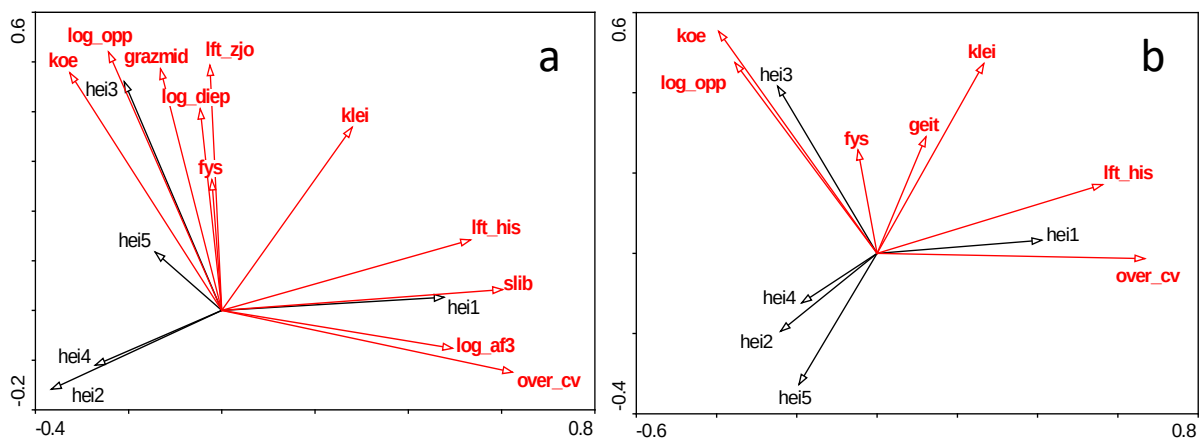
Figuur 3.86 CWM-RDA van de CSR-strategieën op basis van waterplanten (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

Ook bij waterplanten hangt de vegetatieve hoogte vrij sterk samen met de ingenomen niche (Tabel 3.47), maar vooral de hoogteklassen 1 (krozen, draadwier) versus 3 (*Groenlandia*, *Potamogeton pusillus*, *Zannichellia*, ...) tonen een nauw verband met enerzijds een meer gevorderde leeftijd, positief op de eerste as, anderzijds begrazingsvariabelen, positief op de tweede as. Voor beide wegingen zijn dit, respectievelijk, *lft_his* (2,2 %, $P = 0,001$; 2,6 %, $P = 0,0002$), *over_cv* (1,5 %, $P = 0,01$; 1,9 %, $P = 0,0009$) en *koe* (1,3 %, $P = 0,01$; 3,4 %, $P = 0,0001$). Een gelijkaardig effect als aan laatstgenoemde wordt evenzzer ontleend aan *grazmid* (1,5 %, $P = 0,008$ bij originele scores), *geit* (1,9 %, $P = 0,002$ met hoeveelheid 2) en *fys* (1,2 %, $P = 0,03$; 1,1 %, $P = 0,03$), als aan *log_opp* (3,3 %, $P = 0,0001$; 3,2 %, $P = 0,0001$) en, enkel zonder transformatie, *log_diep* (1,9 %, $P = 0,002$) en *lft_zjo* (1,1 %, $P = 0,04$). *Slib* (1,3 %, $P = 0,02$) en *log_af3* (1,8 %, $P = 0,003$), daarentegen, sluiten bij ongewijzigde abundanties aan bij veroudering. De tegenstelling van *klei* (2,6 %, $P = 0,0003$; 3,0 %, $P = 0,0001$) met *hei2*, *hei4* is vooral tot een aantal kranswieren en waterranonkels terug te brengen. Met hoeveelheid 2 breidt dit zich uit tot *hei5*, vanwege *Chara hispida*, waarvan de grootste bestanden sterk aan zand zijn gebonden.

Het resultaat voor de groeivormen is enigszins vergelijkbaar met dit voor de vegetatieve hoogte (Tabel 3.48, Figuur 3.88), maar er worden, naast *klei* (2,8 %, $P = 0,0001$; 2,4 %, $P = 0,0001$), drie in plaats van twee groepen variabelen onderscheiden en de meeste daarvan worden nu gedeeld door beide analyses. *Slib* (3,5 %, $P = 0,0001$; 2,8 %, $P = 0,0001$) en *over_cv* (1,4 %, $P = 0,002$; 1,5 %, $P =$

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarden	0,120	0,060	0,024	0,007	eerste as: $F\text{-ratio} = 33,6$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,558	0,470	0,307	0,329	alle assen: $F\text{-ratio} = 6,0$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	12,0	18,0	20,3	21,1	som canonische eigenwaarden: 0,212
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	56,5	84,9	96,1	99,6	
originele score	eigenwaarden	0,083	0,056	0,014	0,002	eerste as: $F\text{-ratio} = 22,6$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,466	0,473	0,239	0,155	alle assen: $F\text{-ratio} = 6,6$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	8,3	13,9	15,3	15,5	som canonische eigenwaarden: 0,155
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	53,3	89,6	98,6	99,9	

Tabel 3.47 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de vegetatieve groeihoogteklassen op basis van waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.



Figuur 3.87 CWM-RDA van de vegetatieve groeihoogteklassen op basis van waterplanten (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Holm} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores. b: Hoeveelheid 2.

0,0006) en *log_af3* (1,5 %, $P = 0,0008$; 1,5 %, $P = 0,0004$) vertegenwoordigen de intrinsieke wijziging van bodemkwaliteit en lichtklimaat die leiden naar een selectie van drijvende vegetatie (leemniden en pleustofyten) met toenemende leeftijd; de relatie tussen isolatiegraad en ouderdom werd reeds eerder aangehaald. Kranswieren en myriophylliden gaan gepaard met grotere diepte (3,4 %, $P = 0,0001$; 3,0 %, $P = 0,0001$), ezelbegrazing (1,3 %, $P = 0,002$; 1,5 %, $P = 0,0009$) en, met originele scores, periodiek droogvallen (*perio* 1,1 %, $P = 0,006$). Vooral *klei* is echter opvallend in hun nadeel. Mogelijk ligt hun sterker sedimentatiebevorderende structuur (of een grotere gevoeligheid voor zwevende stof) aan de basis van het verschil in gedrag ten opzichte van batrachiden en potamiden die duidelijk positief reageren op *grazmid* (1,9 %, $P = 0,0003$; 1,5 %, $P = 0,0009$) en *koe* (1,7 %, $P = 0,0001$; 2,1 %, $P = 0,0001$). Ook *lft_zjo* (1,1 %, $P = 0,007$; 1,6 %, $P = 0,0006$) en *log_opp* (2,0 %, $P = 0,0001$; 1,6 %, $P = 0,0002$) kunnen hiermee in verband staan, gezien de (zeer) lage bedekking in de allerjongste plassen en een grotere oppervlakte de resuspensie van fijn materiaal in de hand werken.

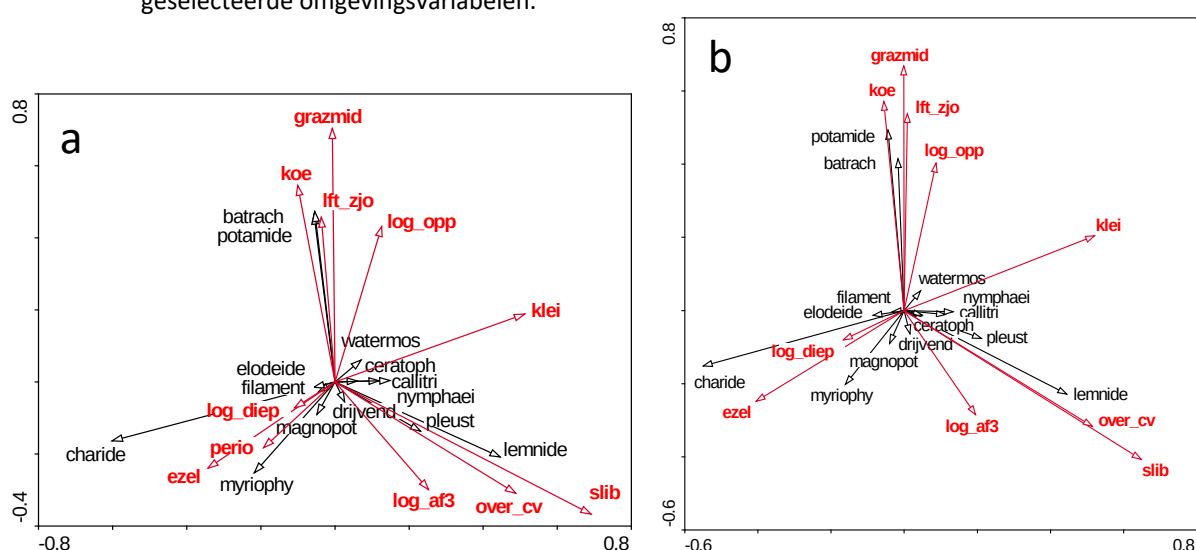
3.1.3.1.3 Metrieken voor natuurwaarde

Beheerresultaten worden, behalve op diversiteitsaspecten die al eerder aan bod kwamen, vooral afgewogen op kwalitatieve waarderingen van de vegetatiesamenstelling: voorkomen van Rode Lijst-soorten, kenmerkende soorten van de ecotopen die als doel gesteld worden, specifieke aandachtsoorten, ongewenste elementen... Veel van de metrieken hiervoor zijn onderling gecorreleerd, sommige zelfs in zeer sterke mate (Tabel 3.49) en zullen dus in meer of mindere mate gelijkaardig evolueren met de omstandigheden, zoals ook blijkt uit de ordinatieresultaten. Voor

elkaar nagenoeg inwisselbaar lijken vooral $RL_{som} - RL_{tax}$, $RL_{avs} - RL_{quo} - RL_{avt}$ en $RL_{ind} - RL_{quo} - RL_{avs} - aanabu$. De ordinaties suggereren dat vooral de tegenstelling ‘met klei - zonder klei’, de dimensies, de mate van betreding en *pony* belangrijk zijn voor het merendeel van deze scores.

		as 1	as 2	as 3	as 4	
originele score	eigenwaarde	0,104	0,071	0,025	0,016	eerste as: $F\text{-ratio} = 28,6$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,649	0,630	0,461	0,364	alle assen: $F\text{-ratio} = 6,8$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	10,4	17,4	19,9	21,5	som canonische eigenwaarden: 0,232
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	44,6	75,1	85,7	92,4	
hoeveelheid 2	eigenwaarde	0,091	0,060	0,024	0,016	eerste as: $F\text{-ratio} = 24,7$, $P = 0,0001$
	soorten-kenmerken correlatie	0,621	0,630	0,475	0,309	alle assen: $F\text{-ratio} = 6,4$, $P = 0,0001$
	cumulatief % variantie soorten	9,1	15,1	17,5	19,1	som canonische eigenwaarden: 0,205
	cumulatief % variantie soorten-omgeving	44,2	73,5	85,1	93,0	

Tabel 3.48 Algemene kenmerken van een CWM-RDA voor de groeivormen op basis van waterplanten (duin+odp, originele abundantiescores en hoeveelheid 2, Hellinger transformatie) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen.



Figuur 3.88 CWM-RDA van de groeivormen op basis van waterplanten (duin+odp, Hellinger-transformatie; assen 1 en 2) met voorwaarts geselecteerde omgevingsvariabelen (rood; $P_{Hol m} \leq 0,05$). a: Originele abundantiescores, b: hoeveelheid 2.

	RL_{avs}	RL_{tax}	RL_{quo}	RL_{avt}	RL_{ind}	gew	ong	neu	Tao	neo	aantax	aanabu
RL_{som}	0,59	0,87	0,40	0,57	0,36	0,21	-	-	-0,16	-0,18	0,67	0,36
RL_{avs}	-	0,22	0,80	0,83	0,79	0,33	-0,12	-	-0,15	-0,32	0,64	0,72
RL_{tax}	-	-	-	0,21	-	-	-	-	-	-0,15	0,46	0,12
RL_{quo}	-	-	-	0,67	0,87	0,24	-0,14	-	-	-	0,59	0,75
RL_{avt}	-	-	-	-	0,63	0,23	-	-	-0,19	-0,24	0,56	0,57
RL_{ind}	-	-	-	-	-	0,16	-	-0,11	-	-	0,60	0,85
gew	-	-	-	-	-	-	-0,62	-	-0,15	-0,21	0,30	0,23
ong	-	-	-	-	-	-	-	-0,58	-0,35	0,16	-0,18	-
neu	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0,13	-	-
Tao	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,17	-	-
neo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0,15	-0,12
aantax	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,76

Tabel 3.49 Beduidende Pearson-correlaties ($P \leq 0,05$) tussen metrieken voor natuurwaarde van duinwateropnamen (duin+odp; $N = 299$).

Voor *RLtax* en *RLavt* is geen goed passend model gevonden (Tabel 3.50). Het resultaat van de NB2-regressie wijst op een positief effect van de leeftijdsklassen jong en oud, diepte en transparantie en de aanwezigheid van pony's op *RLsom*, maar een eerder negatieve invloed van schapen en een grotere afstand tot andere poelen. Ook voor *RLavs* zijn een gelijkaardige leeftijd en pony's gunstig; *klei* wordt evenwel beter vermeden. De beduidende variabelen zijn, op *pony* na, identiek voor *RLtax* en *RLsom* en voor *RLavt* vrijwel dezelfde als voor *RLavs*, maar met toevoeging van *lft_his* en *trans*.

Het regressiemodel voor het aandeel gewenste taxa geeft aan dat vooral een grotere slibdikte, afwezigheid van enige begrazing en grotere isolatie als ongunstig te beschouwen zijn; runderen zijn evenmin een positieve factor (Tabel 3.51). Een jonge leeftijd en diepte krijgen een positieve coëfficiënt mee. Het model voor aandachtsoorten is minder performant. Schapen, klei, een historische leeftijd en sterkere isolatie (merk op dat beide niet redundant zijn) hebben hierin alle een zwak negatief effect, pony's marginaal een positief.

3.1.3.1.4 Vegetatiesuccessie

Bij uitsluiting van de locaties die na een eerste opname fysisch werden verstoord, kan de vegetatie van 25 poelen na verloop van een tot zes jaren aan de hand van 51 opnamen vergeleken worden. Tabel 3.52 geeft een overzicht, gegroepeerd per periode van twee jaar, van het aantal mogelijke vergelijkingen per deelgebied. Het betreft merendeels relatief jonge poelen, maar de 'aanvangsleeftijd' van de vegetatie en bijgevolg de ontwikkelingsgraad bij de start, is niet altijd dezelfde. Bij een tiental watertjes is er bij de eerste opname sprake van een nog (zeer) prille vegetatie, de overige hebben dan al een meer ontwikkelde begroeiing.

	RLsom			RLtax			RLavs			RLavt		
model	NB2, log link			NB2, log link			GLM, gaussian errors			GLM, gaussian errors		
D_0	477,7			500,8			51,2			492,9		
D	318,5			332,5			37,3			396,0		
AIC	2615			1749			242			948,3		
$\chi^2_D: 1-P, df$	0,1, 287			0,04, 288			1, 290			$2e^{-5}$, 288		
D/df	1,1			1,15			0,13			1,36		
	est.	z	P	est.	z	P	est.	z	P	est.	z	P
intercept	3,00	10,24	$<2e^{-16}$	2,433	10,67	$<2e^{-16}$	1,127	16,79	$<2e^{-16}$	1,951	4,52	$9e^{-6}$
trans	0,006	4,30	$2e^{-5}$	0,003	2,78	0,005	-	-	-	0,007	2,48	0,01
log_af3	-0,233	-2,21	0,03	-0,396	-4,60	$4e^{-6}$	-	-	-	-	-	-
log_diep	0,252	4,42	$1e^{-5}$	0,195	3,92	$9e^{-5}$	0,090	2,82	0,005	0,300	2,62	0,009
klei	-	-	-	-	-	-	-0,272	-6,47	$4e^{-10}$	-0,619	-4,39	$2e^{-5}$
lft_jong	0,437	5,68	$1e^{-8}$	0,350	5,33	$1e^{-7}$	0,157	3,34	0,001	0,585	2,65	0,008
lft_oud	0,433	4,36	$1e^{-5}$	0,336	4,03	$6e^{-05}$	0,181	3,02	0,003	0,944	3,73	0,0002
lft_his	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,471	1,99	0,05
over_cv	-0,009	-3,93	$8e^{-5}$	-0,008	-3,44	0,0006	-0,005	-3,79	0,0002	-0,011	-2,49	0,01
pony	0,213	2,89	0,004	-	-	-	0,204	4,74	$3e^{-6}$	0,536	3,54	0,0005
scha	-0,312	-3,69	0,0002	-0,333	-4,52	$6e^{-06}$	-	-	-	-	-	-
geit	-1,026	-5,06	$4e^{-7}$	-1,203	-5,39	$7e^{-08}$	-	-	-	-	-	-

Tabel 3.50 Regressiemodellen en beduidende variabelen voor Rode Lijst-scores van duinwateren (duin+odp).

AIC: Aikake informatiecriterium, D_0 : null deviance, D : residual deviance, df: vrijheidsgraden.

Uitbijters werden niet uitgezuiverd. Bij klassevariabelen werden enkel de beduidende categorieën weerhouden.

	gew			aanabu		
model	β			β		
log-likelihood, df	371, 10			767, 7		
pseudo-R ²	0,30			0,20		
AIC	-718			-1520		
	est. (identity)	z	P	est. (identity)	z	P
ϕ	3,49	11,47	<2e ⁻¹⁶	7,88	9,51	2e ⁻¹⁶
	est. (logit)	z	P	est. (logit)	z	P
intercept	-0,913	-1,81	0,07	-1,89	-4,63	4e ⁻⁶
log_af3	-0,549	-2,93	0,003	-0,361	-2,04	0,04
log_diep	0,201	2,03	0,04	-	-	-
slib	-1,732	-3,14	0,002	-	-	-
over_cv	-0,008	-2,24	0,03	-	-	-
klei	-	-	-	-0,437	-3,78	0,0002
lft_jon	0,379	3,08	0,002	-	-	-
lft_his	-	-	-	-0,404	-3,04	0,002
betr0	-0,516	-3,96	8e ⁻⁵	-	-	-
koe	-0,338	-2,11	0,04	-	-	-
pony	-	-	-	0,262	2,20	0,03
scha	-	-	-	-0,473	-3,31	0,0009

Tabel 3.51 Regressiemodellen en beduidende variabelen voor het aandeel gewenste – en aandachtsoorten in duinwateren (duin+odp; alle opnamen). df: vrijheidsgraden, *P* voor partiële Wald test. Uitbijters werden niet uitgezuiverd.

gebied	1-2 jaren	3-4 jaren	5-6 jaren
BDH	-	-	1
CAB	2	-	2
HOS	-	2	-
NOD	1	2	1
TYD	1	-	1
WES	1	5	-
ZWI	-	3	5
totaal	5	12	10

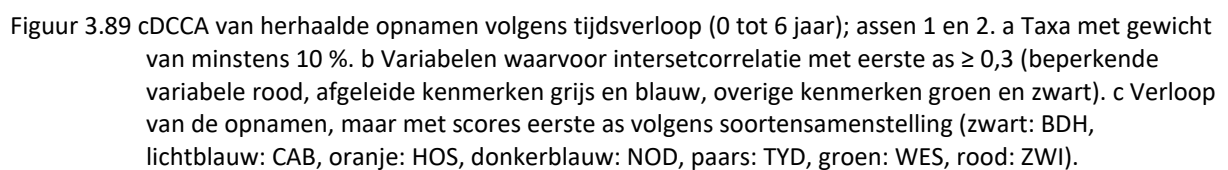
Tabel 3.52 Aantal herhaalde opnamen per deelgebied na verloop van het opgegeven aantal jaren.

Om de vegetatieveranderingen in de tijd in beeld te brengen werd een DCCA uitgevoerd van de soortensamenstelling met de originele abundanties, waarbij de variatie langs de eerste as beperkt werd tot het aantal jaren sinds de eerste opname (cDCCA)³⁶ en met de uit de vegetatie in verband staande kenmerken als passieve variabelen (Tabel 3.53). De eerste as verklaart maar een zeer beperkt deel van de variantie in soortensamenstelling; van een zeer gestructureerd temporeel verloop is duidelijk geen sprake.

In Figuur 3.89 worden de meest invloedrijke taxa en de sterkst met de tijdsas (as 1) gecorreleerde variabelen getoond. De meest links gesitueerde taxa, pioniersoorten zoals *Juncus buffonius* en *Ranunculus sceleratus*, maar ook waterranonkels, bijvoorbeeld, worden meer in de allereerste opname aangetroffen en naarmate de tijd vordert worden meer naar rechts geplaatste taxa belangrijker (*Phragmites australis*, *Samolus valerandi*,...). Omdat de vegetatiesamenstelling erg

³⁶ Gradiëntlengte 1^e as in DCA 3,9 SD.

Tabel 3.53 Kenmerken van een cDCCA van de herhaalde opnamen volgens tijdsverloop (0 tot 6 jaar; duin+odp; originele abundanties werden als vierkantswortel getransformeerd en aan zeldzame soorten werd minder gewicht toegekend).



heterogeen is en de meeste taxa maar in een beperkt aantal opnamen voorkomen, is het hier wellicht zinvoller om naar de vertegenwoordiging van gedeelde karakteristieken te kijken (Figuur 3.89 b) dan naar individuele taxa (Figuur 3.89 a).

Enigszins negatief gecorreleerd met het tijdsverloop zijn de vertegenwoordiging van eenjarigen (*ann*), terrestrische therofyten (*tht*), zelfbestuivers (*self*) en kalkfreatofyten (*Kaf_vaat_krans*). Bij de niet aan open water gebonden soorten neemt het aandeel zonder klonale groei (*ncl_nietwater*), strikt ruderalen (*Rg_nietwater*, *Rgg_nietwater*), plaatselijke freatofyten (*PF_nietwater*) en het stikstofgetal (*N_nietwater*) af met de tijd. Bij de waterplanten zijn de hoogteklassen 4 en 5 (*hei4_water*, *hei5_water*) beter vertegenwoordigd in de eerste opnamen, dan in de hierop volgende.

Latere opnamen neigen naar een groter aandeel grasachtige geofyten (*gng*), helogeofyten (*gnhe*), overblijvende rhizoomplanten (*perr*), kruipers (*cre*), anemogamie (*anga*), polygamie (*poga*) en tweejarigen (*bia*), een hoger R-getal (*R*, *R_nietwater*) en meer zoutplanten (*S*, *S_nietwater*, *Z_vaat_krans*, *Z_nietwater*). Die laatste vinden we ook terug als stresstolerante niet-hydrofyten (*Sgg_nietwater*, *Sg_nietwater*). Potamiden (*pota*) en de attribootgroepen *fg11* (lagere moeraskruiden) en *fg12* (hier vooral fijnbladige potamiden) vertonen ook een positief verband met het tijdsverloop, alsook minder hoog groeiende soorten (*hei3_water*), zowel als de bedekking van emergente vegetatie (*emer_cv*). Het aantal vaatplanten (*taxa_vaatter*, *taxa_nietwater*, *taxa_vaat_krans*) neemt eerder toe met de tijd, maar de correlatie met de eerste as is hoger voor *taxa_vaat_krans* dan voor de niet-watergebonden soorten.

De ordinatie van de opnamen volgens de op de soortensamenstelling berekende scores is in Figuur 3.89 c weergegeven en suggereert dat deze in de deelgebieden ZWI, HOS en NOD na eenzelfde tijdsverschil meer uniform worden. CAB evolueert wat afwijkend. De langste vectoren (vooral in ZWI) vertegenwoordigen de evoluties die starten met een echte 'pionierfase'. In WES verandert de samenstelling minder sterk; de opnamen zijn daar initieel eveneens minder verschillend. Helaas ontbreken opnamen met een interval van meer dan 4 jaar uit dit deelgebied.

Bij een klein aantal waarnemingen worden ordinatieresultaten gemakkelijk bepaald door extremen. Het is dan ook nuttig om de effectieve verschillen tussen de aanvankelijke toestand en de latere opnamen en hun verdeling voor de vernoemde kenmerken na te gaan. Per verstreken periode van resp. 1-2, 3-4 of 5-6 jaren, zijn deze samengevat in Figuur 3.90 en Figuur 3.91. Bij terrestrische therofyten (*tht*, *bia*), polygamie (*poga*), kalkfreatofyten (*Kaf_vaat_krans*), zoutplanten (*Z_vaat_krans*, *Z_nietwater*), plaatselijke freatofyten (*PF_nietwater*), stresstoleranten (*Sg_nietwater*, *Sgg_nietwater*), attribootgroepen *fg11* (*Mentha*, *Myosotis*, *Veronica*,...) en *fg12* (*Callitriche truncata*, *Potamogeton pusillus*, *P. trichoides*), potamiden (*pota*), hydrofyten 5-100 cm of > 2 m (*hei3_water*, *hei5_water*), stikstofgetal (*N_nietwater*) en transparantie (*trans*) zijn het alvast hooguit enkele opnamen die doorwegen, of is enige trend allerm minst evident. Het reactiegetal (*R*, *R_nietwater*) en zoutgetal (*S*, *S_nietwater*) hebben blijkbaar enige tijd nodig om met de omstandigheden in 'evenwicht' te komen. Indien er al enig verschil aanwezig is, dan komt dit doorgaans toch pas na meer dan 4 jaar iets uitdrukkelijker naar voor. Voor bijv. het aantal vaatplanten- en kranswiertaxa (*taxa_vaat_krans*), niet aan open water gebonden taxa (*taxa_nietwater*, *taxa_vaatter*), overblijvende rhizoomvormers (*perr*), anemogamie (*anga*), kruipers (*cre*), en emerse bedekking (*emer_cv*) kan dan van een toename sprake zijn. Een eerder graduele toename is te vermoeden bij helogeofyten (*gnhe*), terwijl terrestrische grasachtige geofyten (*gng*) en niet-klonale voortplanting bij meer terrestrische soorten (*ncl_nietwater*) al in het 3^e of 4^e jaar wat hoger lijken te zijn. Bij eenjarigen (*ann*), zelfbestuiving (*self*), niet aan open water gebonden soorten met een ruderaal strategie (*Rg_nietwater*, *Rgg_nietwater*) en 100-200 cm hoge hydrofyten (*hei4_water*) is er veeleer een afname merkbaar. In grote lijnen beantwoordt dit aan het verwachtingspatroon voor een vorderende vegetatieontwikkeling, maar het zwakke signaal geeft aan dat andere factoren, zoals

toeval, hergroei vanuit achtergebleven propagulen of randvegetatie en omgevingskenmerken een (meer) prominente rol spelen. De grootte van het 'jaareffect' blijkt eerder beperkt. Ook is het niet onwaarschijnlijk dat verdere veranderingen, zoals opslag van bomen en struiken, pas na een langer tijdsverloop tot uiting zullen komen.

3.1.3.1.4.1 Gezamenlijke invloed van begrazing en veroudering

Uit 3.1.3.1.2 blijkt dat afwezigheid van betreding en toenemende leeftijd, enerzijds, en hogere betredings-/begrazingsintensiteit en jongere leeftijd, anderzijds, in veel gevallen een tegengestelde relatie met de soortensamenstelling hebben (zie bijv. Figuur 3.65, Figuur 3.66, Figuur 3.69, Figuur 3.70). Meer intensieve begrazing 'verjongd' klaarblijkelijk. Omdat een 'ouder' vegetatieaspect echter ook de aanleiding kan zijn om tot begrazing over te gaan, is de causaliteit niet zo evident. De nodige informatie ontbreekt om dit uit te klaren, maar de veronderstelling lijkt redelijk dat in dit breed spectrum van situaties het begrazing *an sich* zal zijn die de doorslag geeft, te meer omdat grazers op perceelniveau steeds met lage dichtheden worden ingezet en *betred* in eenzelfde perceel toch sterk kan verschillen omdat de dieren bepaalde poelen meer of minder frequenteren³⁷. Hoe grazers de vegetatie beïnvloeden zal ook afhangen van het ontwikkelingsstadium waarin de vegetatie zich bevindt. Bij een lage, open begroeiing zal dit anders dan bij een gesloten rietvegetatie of een struweel en individuele soorten zullen hierop verschillend reageren.

Om na te gaan hoe soorten op het gezamenlijk effect van begrazing en veroudering reageren zijn beide gecombineerd tot een samengestelde variabele die als een veralgemeende weergave van successie kan worden opgevat. Eerst zijn de scores voor *betred* zodanig omgezet dat het veronderstelde effect in dezelfde zin verloopt als dat van *leeft* (de hoogste score 5 krijgt een waarde 0, de score 1 de waarde 5,...). Vervolgens zijn beide herschaald van 0 tot 1. Door beide op te tellen bekomt men een score *Add*, die tot 2 kan oplopen. Een lage waarde van *Add* staat dus voor een jonge of sterk begraasde opname, een hoge voor een oudere, niet - of weinig begraasde situatie.

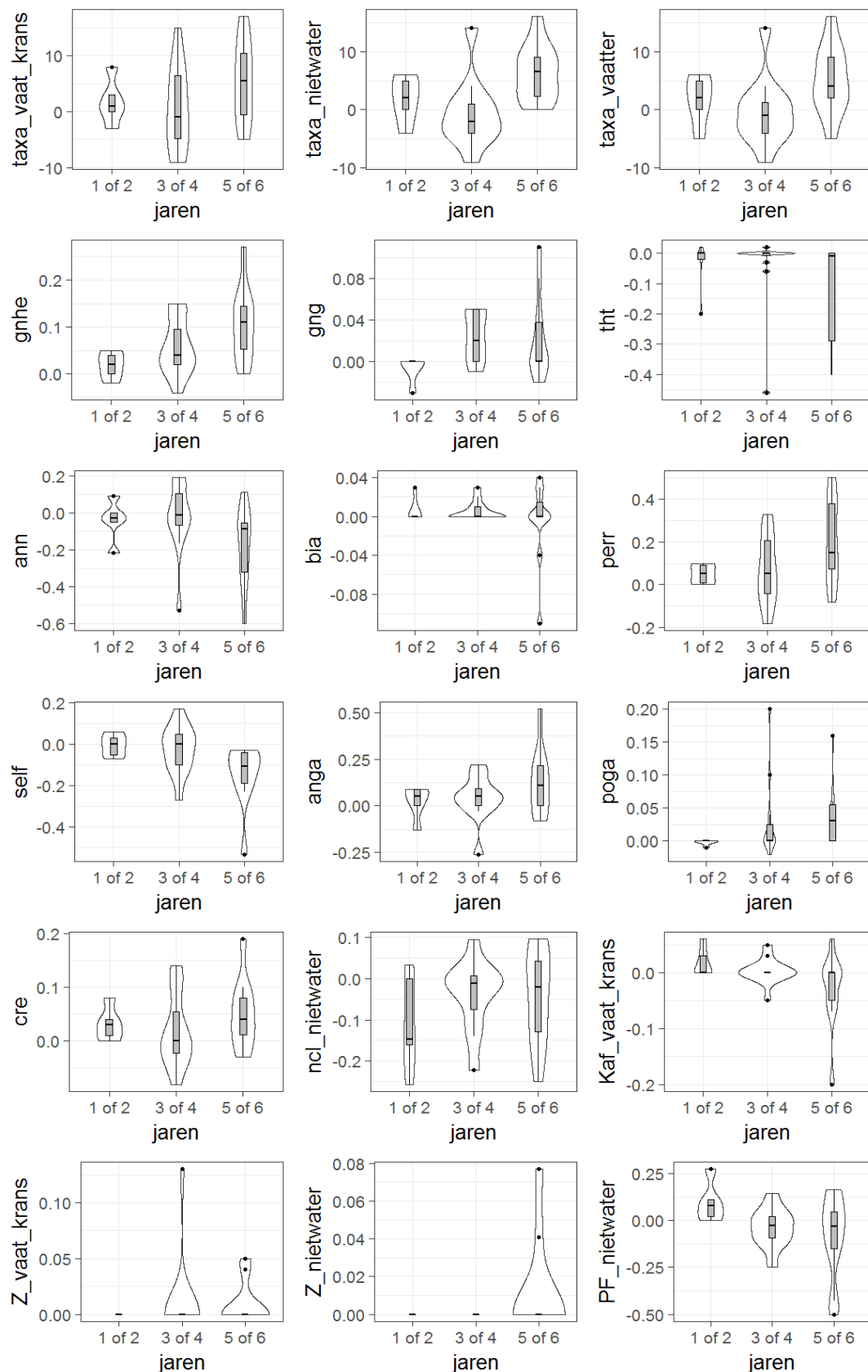
Om te illustreren hoe soortensamenstelling, omgevingskenmerken, vegetatiestructuur en een aantal kwalitatieve variabelen (Shannon-entropie, taxa-aantallen, RL-scores, variabelen voor aandachtsoorten, gewenste en ongewenste soorten, aandeel van neofyten) zich verhouden tot *Add* zijn de opnames vergeleken in een cDCCA waarvan de eerste as enkel door *Add* is bepaald (deze as is beduidend, $P = 0,001$; Tabel 3.54).

<i>Add</i>	as 1	as 2	as 3	as 4
cumulatief % variantie soorten	1,7	6,0	9,4	11,9
cumulatief % variantie soorten-omgeving	10,8	23,1	-	-
som alle eigenwaarden	7,906			
som canonische eigenwaarden	1,852			

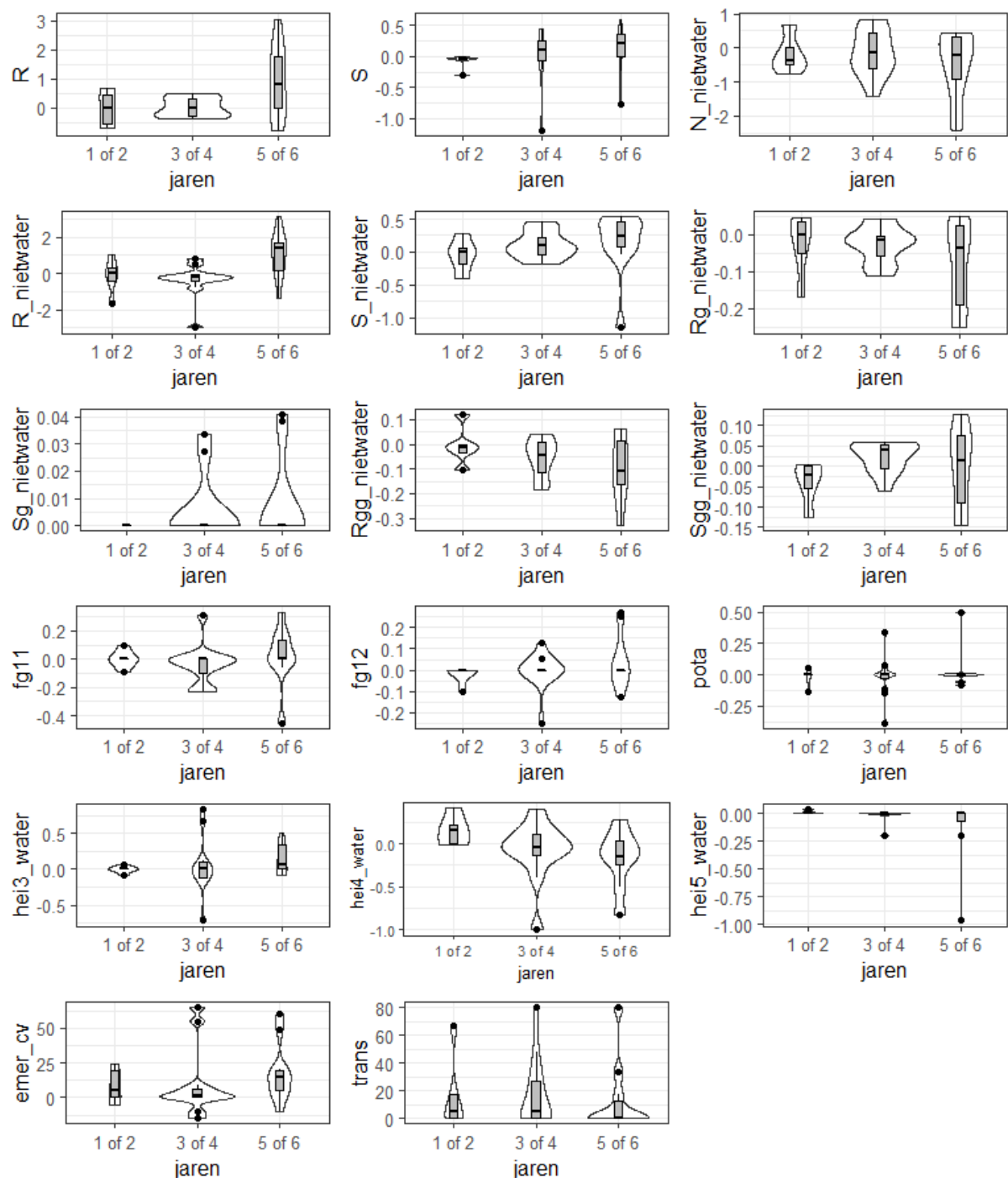
Tabel 3.54 Kenmerken van een cDCCA van de duinopnamen (duin+odp, excl. mossen en draadalgen) met *Add* als bepalende variabele. Originele abundanties, aan zeldzame soorten werd minder gewicht toegekend.

De ordinatie plaatst waterplanten, kranswieren en soorten uit lage vegetaties aan de zijde met lage *Add*-waarden (hoge scores op eerste as) en eendekrozen, robuuste monocotylen en ruigtekruiden bij lage scores op de beperkende as (Figuur 3.92 a). *Chara virgata* en *Zannichellia palustris* komen enkel voor bij een heel lage *Add*. Taxa waarvan het optimum al bij iets meer intermediaire waarden ligt zijn, ondermeer, *Hydrocotyle vulgaris*, *Samolus valerandi* en diverse *Chara*'s. Soorten als *Alisma*

³⁷ Hoewel een positieve relatie verwacht zou kunnen worden als een hogere densiteit met geringere betredingsintensiteit gepaard zou gaan, is er geen verband tussen *betred* en *log_af3* (Kendalls $\tau_b = -0,06$, $P = 0,17$; Pearsons $r = -0,08$, $P = 0,16$).



Figuur 3.90 Viool- en boxplots van de veranderingen in taxa-aantallen, levensvormen, overleving, bestuiving, vegetatieve vermeerdering en grondwaterafhankelijkheid tussen herhaalde opnamen na verloop van enkele jaren.

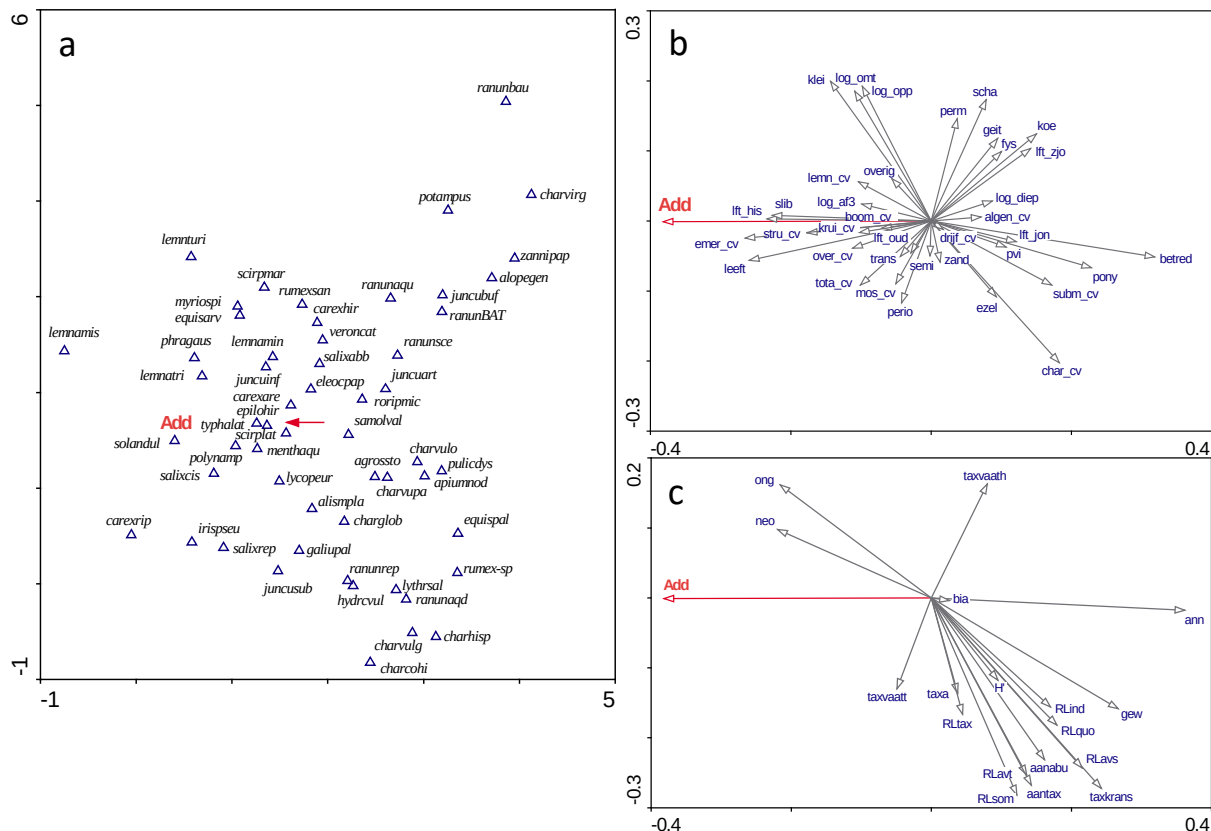


Figuur 3.91 Viool- en boxplots van de veranderingen in Ellenberg-indicaties, CSR-strategieën, attribuutgroepen, groeivormen en hoogteklassen van hydrofyten, bedekking van emerse vegetatie en doorzicht van de waterkolom tussen herhaalde opnamen na verloop van enkele jaren.

plantago-aquatica, *Lycopus europaeus*, *Mentha aquatica* en *Eleocharis palustris*, die iets hoger groeien maar nog minder goed bereikbaar zijn, volgen en daarna komen forsere soorten maximaal tot ontwikkeling. De scheiding volgens *Add* is vrij onafhankelijk van kenmerken als dimensies, permanentie en substraat, die sterker de tweede as volgen, maar wel gecorreleerd met leeftijd, slibdikte en ontwikkeling van emergente vegetatie en struiken (positief) evenals met betreding

(positief; Figuur 3.92 b). Duidelijk is dat naast het algemene effect, ook het type begrazer een rol speelt in de successie, waarbij van pony's blijkbaar een minder 'verstorende' invloed uit gaat dan van runderen of schapen. De meest gewaardeerde vegetaties (hogere RL-scores, Shannon-entropie en vertegenwoordiging van gewenste taxa en aandachtsoorten) positioneren zich vooral in het kwadrant rechtsonder, bij vrij lage waarden van *Add* (Figuur 3.92 c). Wat het aandeel eenjarigen betreft mogen de waarden van *Add* zelfs nog meer extreem worden. Het aandeel ongewenste taxa en neofyten neemt daarentegen toe met *Add*.

Met Threshold Indicator Taxa Analysis is vervolgens nagegaan of er een kritische *Add*-drempel is waarboven bepaalde soorten gevoelig afnemen, dan wel bijzonder gaan toenemen. Het resultaat



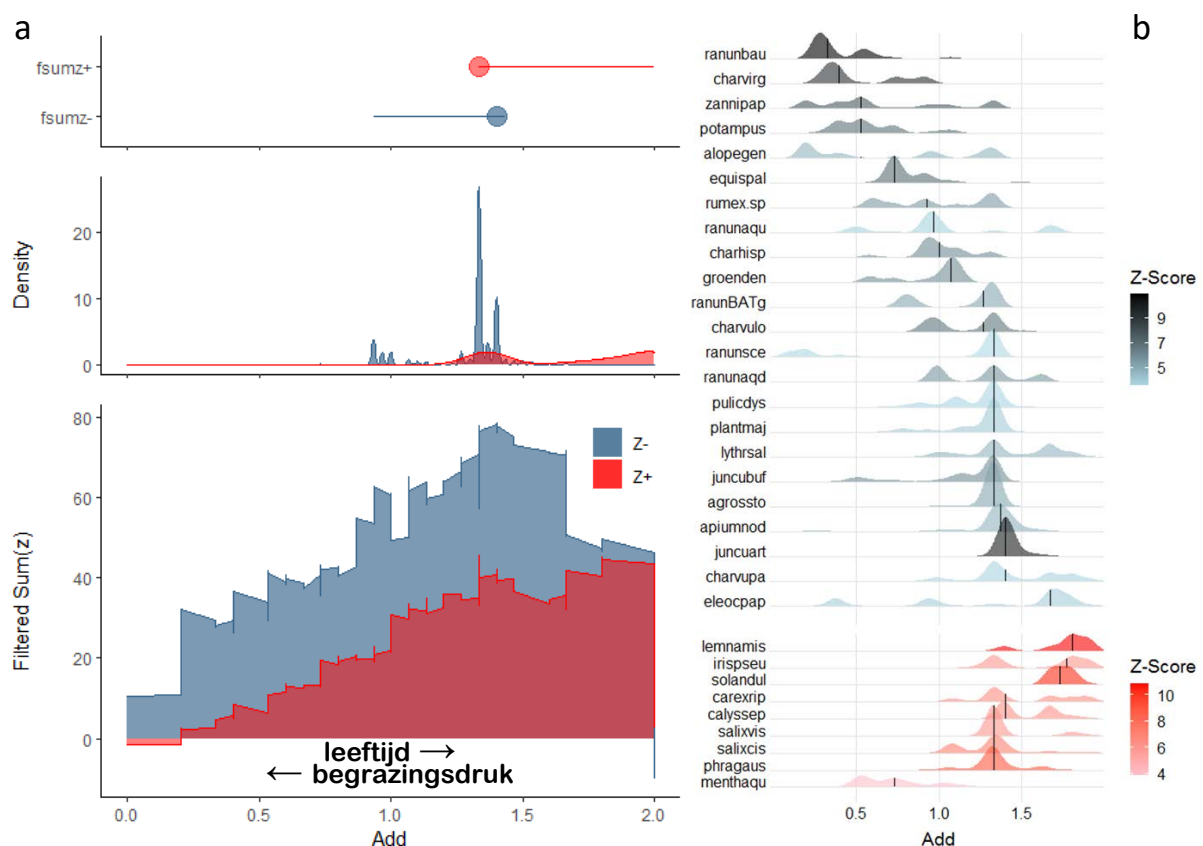
Figuur 3.92 cDCCA van duinopnamen (*duin+odp*; excl. mossen en draadalgen) met *Add* als bepalende variabele; assen 1 en 2. a Taxa met gewicht van minstens 5 %. b Kenmerken omgeving en vegetatiestructuur. c Variabelen vegetatiewaardering.

voor alle toenemende taxa verschilt enigszins van dit met louter de gefilterde (meest indicatieve) taxa. Voor afnemende taxa is de overeenkomst veel beter (Tabel 3.55). Voor de 23 afnemende soorten die aan de randvoorwaarden voor betrouwbaarheid en 'puurheid' voldoen (*fsumZ*-), is er bij *Add* = 1,33 een vrij scherp veranderpunt (Figuur 3.93 a). Dit punt is vooral naar hogere waarden toe scherp afgelijnd; de 10-percentiel situeert zich nabij *Add* = 1. De volgorde van de geschatte veranderpunten voor individuele taxa (Figuur 3.93 b) weerspiegelt het voorgaande ordinatieresultaat vrij goed. Er is een gradueel verloop in de grootte van verandering naar het maximum toe, waarbij sommige taxa al afnemen vanaf erg lage waarden op de *Add*-gradiënt (bijv. *Ranunculus baudotii*, *Chara virgata*). Voor *Chara hispida*, *C. vulgaris* var. *longibracteata*, *Groenlandia densa* en *Ranunculus aquatilis* gebeurt de sterkste wijziging dicht bij een waarde van 1. Ook *R. trichophyllus* vertoont daar al enige respons. Vanaf *Add* = 1,33 gaan ook minder kritische soorten als *Agrostis stolonifera*, *Juncus bufonius* en *J. articulatus* achteruit. Toenemende soorten, zoals *Phragmites australis* en *Salix* spp., treden vanaf dit punt naar voor, maar zijn minder in aantal. Het meest uitgesproken veranderpunt

voor de 9 gefilterde toenemende soorten (fsumZ+) treedt pas op bij $Add = 1,8$, maar zowel de 5- als 10-percentiel geven aan dat ook hiervoor al bij $Add = 1,33$ een kritische grens wordt bereikt. Onder de meest consequent afnemende taxa tellen we evenveel hydrofyten als niet-hydrofyten; in verhouding tot hun soortenrijkdom zijn de waterplanten dus oververtegenwoordigd. Voor de toenemende taxa, met *Lemna minuta* als enige waterplant, geldt dit duidelijk niet.

Add	veranderpunt	5-percentiel	10-percentiel	50-percentiel	90-percentiel	95-percentiel
sumZ-	1,4	0,57	0,93	1,33	1,53	1,54
sumZ+	2	1,1	1,13	1,67	2	2
fsumZ-	1,4	0,93	0,97	1,33	1,4	1,43
fsumZ+	1,33	1,33	1,33	1,8	2	2

Tabel 3.55 Resultaat van de TITAN-analyse voor duin+odp met Add als milieugradiënt. Beduidende veranderpunten voor alle en gefilterde afnemende (sumZ- , fsumZ-) en toenemende taxa (sumZ+, fsumZ+) met de 5-, 10-, 50-, 90- en 95-kwantielen van de bootstrap-uitkomsten.



Figuur 3.93 Resultaat van de TITAN-analyse voor duin+odp met Add als milieugradiënt. a Van boven naar onder: waargenomen maxima van sum(z-) en sum(z+) met het 95-percentiel van hun verdeling, densiteitsverdeling van de waarschijnlijkheid van sum(z-) en sum(z+) volgens de bootstrap-uitkomsten en grootte van verandering voor gefilterde afnemende (Z-) en toenemende (Z+) taxa. b Waarschijnlijkheidsverdeling van de veranderpunten voor individuele gefilterde taxa volgens de bootstrap-uitkomsten (blauw afnemende taxa, rood toenemende taxa).

Onder de afnemende taxa bevinden er zich meerdere die als vrij karakteristiek voor duinplassen kunnen gelden. Alle toenemende taxa zijn eutrafent en wijd verspreid. Als kritisch veranderpunt zou een Add -waarde van 1 à 1,3 bijgevolg een belangrijk signaal kunnen zijn om actief te gaan 'verjongen', hetzij door sterker op begrazing in te zetten, of door fysisch in te grijpen (plaggen,

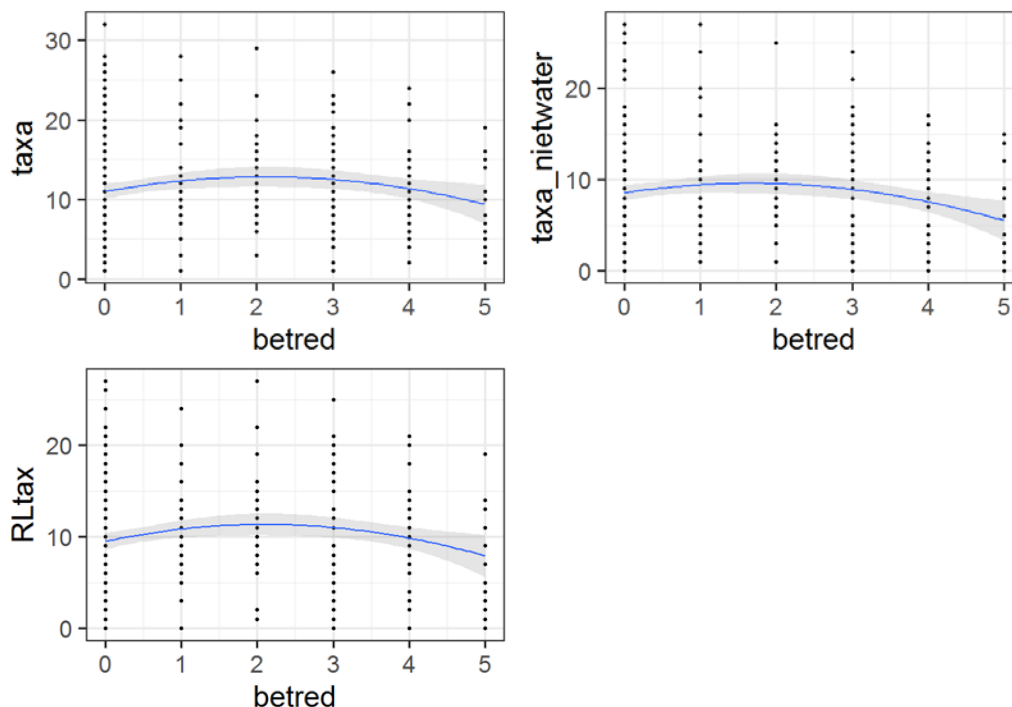
ruimen, ...). Tabel 3.56 toont bij welke combinaties van leeftijd en begrazingsintensiteit dergelijke waarden worden bereikt, waarbij er van wordt uitgegaan dat de meest intensieve begrazingsklasse moet worden vermeden. Veranderingen in de abundantie van taxa die in Figuur 3.93 b worden getoond geven aan wanneer hiervoor het gepaste moment is gekomen. Behalve een toename van riet of wilgen, komen ook een afname van, onder meer, *Groenlandia densa*, *Juncus articulatus*, *J. bufonius* en *Plantago major* hierbij in het vizier.

begrazingsintensiteit	leeftijd			
	zeer jong	jong	oud	historisch
0 – geen sporen van begrazing	1	1,3	1,7	2
1 – nauwelijks sporen van begrazing	0,8	1,1	1,5	1,8
2 – duidelijke sporen, hooguit weinig schade aan bovengrond, vegetatie of zode	0,6	0,9	1,3	1,6
3 – beperkte schade aan bovengrond, vegetatie of zode	0,4	0,7	1,1	1,4
4 – bovengrond of zode bij ca. 50 % van de omtrek beschadigd	0,2	0,5	0,9	1,2
5 – bovengrond of zode bij meer dan de helft van de omtrek beschadigd	0	0,3	0,7	1

Tabel 3.56 Add-waarden naargelang betredingsintensiteit en leeftijdsklasse. Gekleurde cellen geven aan waar ‘verjonging’ nodig kan zijn (in toenemende mate van geel naar rood). Het gearceerde deel is te mijden.

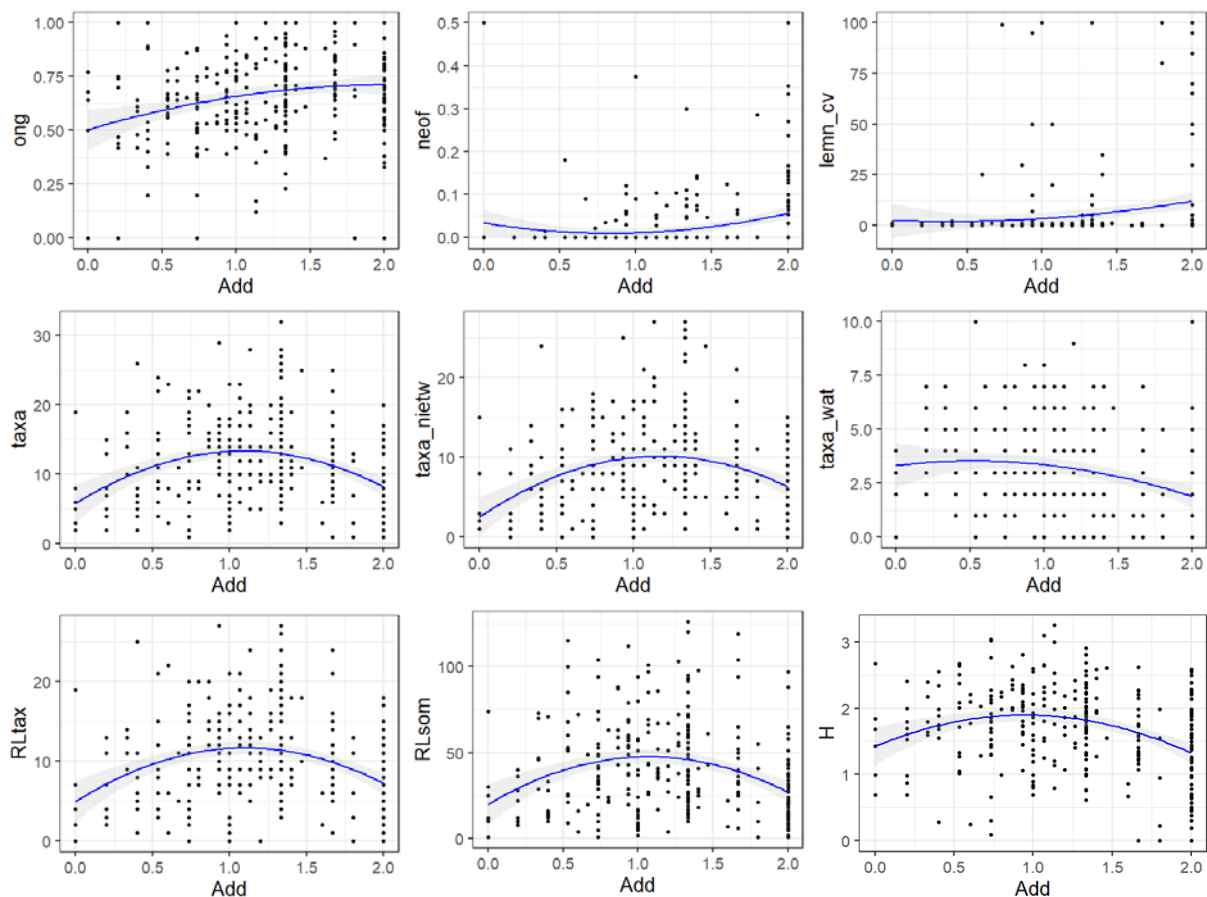
3.1.3.1.4.2 Invloed van begrazing en veroudering op natuurwaarde en diversiteit

Voorgaande analyse laat uitschijnen dat er geen bovengrens aan de betredingsintensiteit zou zijn. Hoewel dit intuïtief erg onwaarschijnlijk lijkt, gaf de relatie van de betredingsscore met de Shannon-entropie, het aantal vaathydrofyten en het aantal kranswieren hier inderdaad geen aanwijzing voor (3.1.2.2.1). Niettemin blijken zowel het totaal aantal taxa, het aantal terrestrische taxa, als het aantal Rode Lijst-taxa, bij de twee hoogste scores enigszins terug te lopen (Figuur 3.94). Dit suggereert reeds dat het raadzaam is om *betred* toch niet al te sterk (> 4) te laten oplopen.



Figuur 3.94 Verloop van totaal aantal taxa, aantal hydrofyten (vaatplanten en kranswieren) en aantal Rode Lijst-taxa met de betredingsintensiteit in duinwateren (duin+odp) met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

De gecombineerde index toont echter veel meer uitgesproken patronen. *Add* is niet lineair gecorreleerd met enige diversiteitsmaat of waarderingscriterium, uitgezonderd het aandeel ongewenste taxa ($R = 0,23$, $P = 5e^{-5}$), het aandeel neofyten en de kroosbedekking (beide $R = 0,18$, $P = 0,002$). De volgende figuur toont deze relaties grafisch, maar ook die van een aantal andere α -diversiteitsmaten en waarderingscores (Figuur 3.95). Hieruit blijkt dat zowel het totaal aantal taxa, als het aantal niet hydrofyten een optimumcurve vertonen, waarbij de hoogste waarden bereikt worden bij *Add* ≈ 1 à $1,3$. Het aantal waterplanten neemt af boven deze waarden (dit geldt zowel voor de vaathydrofyten als voor kranswieren). Ook het aantal Rode Lijst-taxa en hun gezamenlijk scoretotaal vertonen een dalende trend wanneer *Add* $1,3$ overschrijdt en voor de Shannon-entropie gebeurt dit mogelijk al iets vroeger. Niet getoond zijn de verbanden voor het aandeel gewenste taxa en het abundantiegewogen gemiddelde van de RL-notering die eveneens neigen af te zwakken bij hogere waarden op de *Add*-gradiënt. Het loont dus duidelijk om ook met het oog op lokale diversiteit en natuurwaarde, leeftijd en begazingsintensiteit gezamenlijk in rekening te brengen.



Figuur 3.95 Verloop van het aandeel ongewenste taxa, neofyten, kroosbedekking, totaal aantal taxa, aantal niet-waterplanten, hydrofyten (vaatplanten en kranswieren) en Rode Lijst-taxa, gezamenlijke RL-score en Shannon-entropie met de gecombineerde index voor leeftijd en betredingsintensiteit in duinwateren (*duin+odp*) met loess-smoother (10 punten, 95 % betrouwbaarheidsinterval).

Voor de $LCBD_C$ - en $LCBD_R$ -scores zijn er niet zo'n duidelijke verbanden met *Add*. De invloed van begrazing en leeftijd op de β -diversiteit is daarom voor deze variabelen afzonderlijk nagegaan en dit zowel voor de oever- en watervegetatie in zijn geheel, als voor beide apart. Omdat *leeft* afhankelijk is van *fys*, is ook fysieke verstoring hierbij betrokken. Vanwege de mogelijkheid tot verdere partitionering gebeurde dit enkel met de Ružička-afstanden. Zowel leeftijd, betreding, fysieke verstoring als begrazing, evenzeer door middelgrote als door grote grazers, hebben een beduidende

invloed (Tabel 3.57, Tabel 3.58, Tabel 3.59) op de individuele bijdragen. Enkel voor de betredingsintensiteit laten de eerder lage aantallen opnamen in sommige klassen alleen bij *betr0* en *betr3* toe om verschillen te detecteren.

leeftijd		alle taxa			niet-waterplanten			waterplanten		
	df	F	P	P _{Holm}	F	P	P _{Holm}	F	P	P _{Holm}
	4	2,09	0,001	0,001	2,15	0,001	0,001	1,77	0,001	0,001
<i>zjo</i> (N = 44)	1	2,68	0,001	0,001	2,58	0,001	0,001	2,48	0,001	0,001
<i>jon</i> (N = 116)	1	2,23	0,001	0,001	2,37	0,001	0,001	1,59	0,004	0,007
<i>oud</i> (N = 53)	1	2,32	0,001	0,001	2,44	0,001	0,001	1,87	0,001	0,001
<i>his</i> (N = 79)	1	1,14	0,036	0,035	1,23	0,002	0,001	1,15	0,037	0,029

Tabel 3.57 Resultaat van dbrDA op de dissimilariteitsmatrix met Ružička-afstand voor de leeftijdsklassen.

betreding		alle taxa			niet-waterplanten			waterplanten		
	df	F	P	P_{Holm}	F	P	P_{Holm}	F	P	P_{Holm}
	6	1,54	0,001		1,56	0,001		1,35	0,001	
<i>betr0</i> (N = 145)	1	3,10	0,001	0,001	3,43	0,001	0,001	2,20	0,001	0,001
<i>betr1</i> (N = 21)	1	1,51	0,001	0,001	1,44	0,003	0,003	1,29	0,055	0,071
<i>betr2</i> (N = 32)	1	1,15	0,056	0,068	1,10	0,194	0,151	1,19	0,116	0,13
<i>betr3</i> (N = 46)	1	1,30	0,006	0,008	1,29	0,018	0,016	1,37	0,030	0,025
<i>betr4</i> (N = 30)	1	1,20	0,032	0,031	1,07	0,22	0,25	1,17	0,150	0,133
<i>betr5</i> (N = 16)	1	0,96	0,68	0,62	1,03	0,35	0,35	0,85	0,948	0,947

Tabel 3.58 Resultaat van dbrDA op de dissimilariteitsmatrix met Ružička-afstand voor betredingsintensiteit.

verstoring	alle taxa			niet-waterplanten		waterplanten	
	df	F	P	F	P	F	P
<i>gestoord</i> (N = 201)	1	2,39	0,001	2,60	0,001	1,82	0,002
<i>fys</i> (N = 76)	1	1,73	0,001	1,66	0,001	1,76	0,001
<i>begraasd</i> (N = 180)	1	2,47	0,001	2,60	0,001	2,12	0,001
<i>middel</i> (N = 67)	1	2,93	0,001	2,22	0,001	4,26	0,001
<i>groot</i> (N = 146)	1	2,91	0,001	3,24	0,001	1,93	0,001

Tabel 3.59 Resultaat van dbrDA op de dissimilariteitsmatrix met Ružička-afstand voor het type verstoring (gestoord: begraasd en/of minder dan vijf jaar voor de opname fysisch verstoord).

Tabel 3.60 geeft de afzonderlijk β -diversiteitscomponenten voor alle opnamen in elke groep. Bij de waterplanten is *BDtotal* iets hoger dan bij de niet-waterplanten. Het aandeel dat met vervanging van taxa gepaard gaat (*Repl*) is, zowel met de Podani- als met de Baselga-benadering, steeds het belangrijkste. Een meer strikte 'nestedness'-invulling van de overige β -diversiteit³⁸ geeft, zoals te verwachten, een aanzienlijk groter belang voor vervanging (ca. 95 %) dan de bredere Podani-interpretatie (ca. 62 %). Het lijkt er dus op dat ecologische gradiënten (ruimtelijke verschillen) in het duingebied doorwegen op processen zoals successie in het genereren van heterogeniteit in de vegetatie. *AbBD* en *NESBD* zijn vrijwel gelijk voor de niet-waterplanten en de echte waterplanten (resp. 44 vs. 42 % en 10 vs. 9 %).

Figuur 3.96 laat zien dat voor alle taxa samen, $BDtotal_R$ (= de gemiddelde $LCBD_R$) wat afneemt van *zjo* naar *oud*, maar het hoogst is voor plassen met een historische ouderdom. Het verschil tussen de

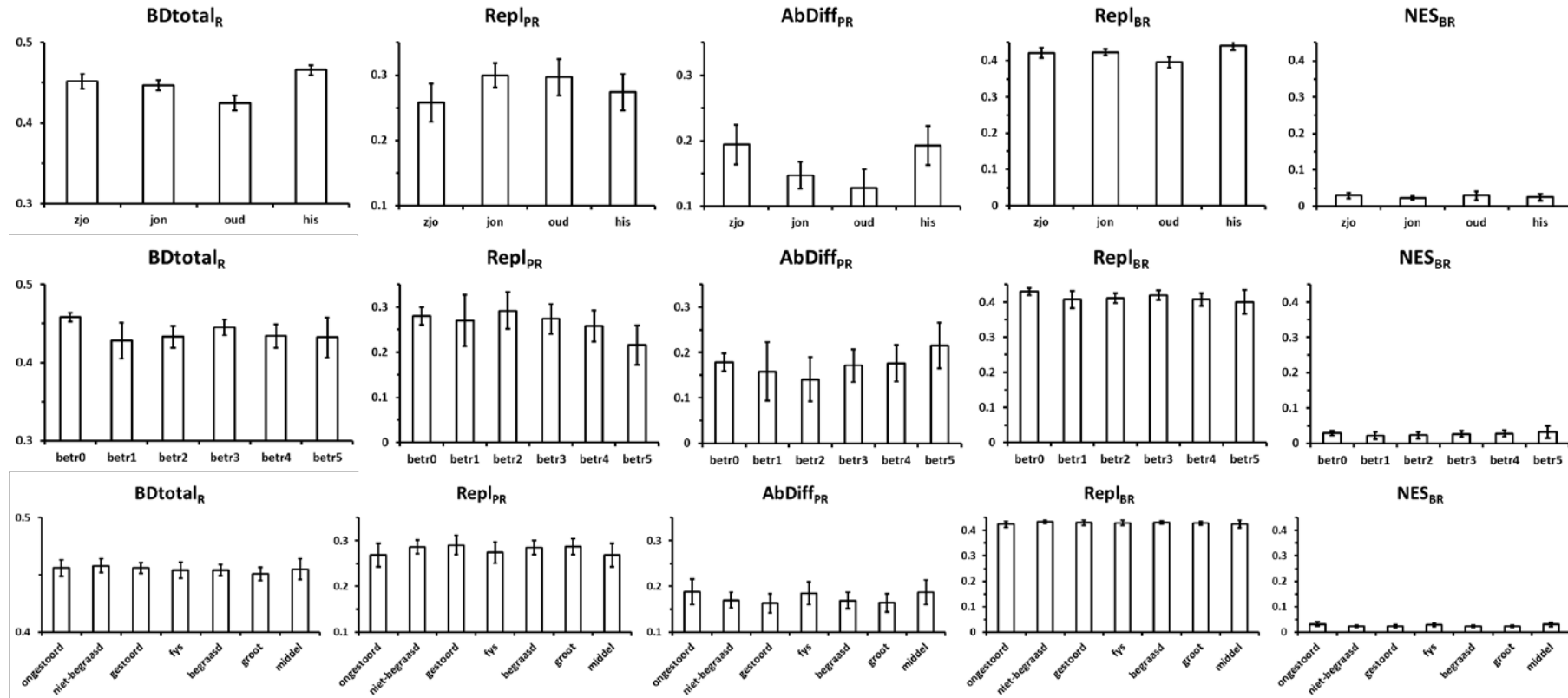
³⁸ Zie echter Schmera et al. (2020) en 2.1.7.2.

leeftijdsklassen blijft echter gering. De ‘Podani-invulling’ van β -diversiteitspartitionering geeft aan dat dit te wijten is aan een optimum voor vervanging en een lager abundantie-aandeel bij de intermediaire leeftijdsklassen. Het is niet onlogisch dat juist bij zeer jonge en hoge leeftijd de grootste relatieve veranderingen in bedekking gerealiseerd worden, terwijl daar tussenin meer nadruk ligt op veranderingen in soortensamenstelling. *Sensu* Baselga is eerder het verschil in vervanging tussen de twee oudste klassen, een afname bij *oud* en daarna weer toename bij *his*, verantwoordelijk. NES_{BR} is zeer laag en niet lager voor de oude opnamen dan voor die in de andere klassen. Bij de niet-waterplanten ziet men hetzelfde patroon voor $BDtotal_R$ (Figuur 3.97), maar daar verandert $Repl_{PR}$ nagenoeg niet met de ouderdom; het zijn eerder de opnamen in de historische leeftijdsgroep waarbij vervanging iets belangrijker is. Het Baselga-patroon is voor de niet-waterplanten vrijwel identiek aan dit voor alle taxa. Vooral oude opnamen lijken wat lager te scoren voor $AbDiff_{PR}$ maar de variatie is vrij groot. $Repl_{BR}$ is hier het hoogst voor historische opnamen. NES_{BR} zwakt eerder geleidelijk wat af met de leeftijd; de historische opnamen verschillen onderling wat meer op lukrake wijze. De waterplanten wijzen eerder op een geleidelijke, welliswaar zeer beperkte, toename van $BDtotal_R$, zonder enige terugval bij een intermediaire leeftijd. $Repl_{PR}$ vertoont bij deze groep nog wel een optimumpatroon (Figuur 3.98). Het gelijkaardige verloop van $Repl_{PR}$ voor de vegetatie in zijn geheel is dus aan de evolutie van de waterplanten toe te schrijven en wellicht houdt dit verband met de verschuiving van potamiden/batrachiden, naar kranswieren en vervolgens, onder meer, lemniden die bij veroudering op treedt. $Repl_{BR}$ volgt de geleidelijke toename van $BDtotal_R$ met de ouderdom; NES_{BR} blijft volstrekt ongewijzigd en erg laag.

alle taxa (N = 299)	<i>BDtotal</i>	<i>Repl</i>	<i>AbDiff of NES</i>	<i>ReplBD</i>	<i>AbBD of NESBD</i>
gemiddelde Podani	0,460	0,285	0,175	0,619	0,381
sd	0,002	0,006	0,007	0,015	0,015
gemiddelde Baselga	0,460	0,435	0,024	0,947	0,053
sd	0,002	0,003	0,002	0,004	0,004
niet-waterplanten (N = 290)	<i>BDtotal</i>	<i>Repl</i>	<i>AbDiff of NES</i>	<i>ReplBD</i>	<i>AbBD of NESBD</i>
gemiddelde Podani	0,453	0,253	0,201	0,558	0,442
sd	0,002	0,007	0,007	0,015	0,015
gemiddelde Baselga	0,453	0,407	0,047	0,897	0,103
sd	0,002	0,005	0,004	0,009	0,009
waterplanten (N = 253)	<i>BDtotal</i>	<i>Repl</i>	<i>AbDiff of NES</i>	<i>ReplBD</i>	<i>AbBD of NESBD</i>
gemiddelde Podani	0,460	0,266	0,194	0,578	0,422
sd	0,002	0,006	0,007	0,0137	0,014
gemiddelde Baselga	0,460	0,420	0,040	0,913	0,087
sd	0,002	0,004	0,003	0,007	0,007

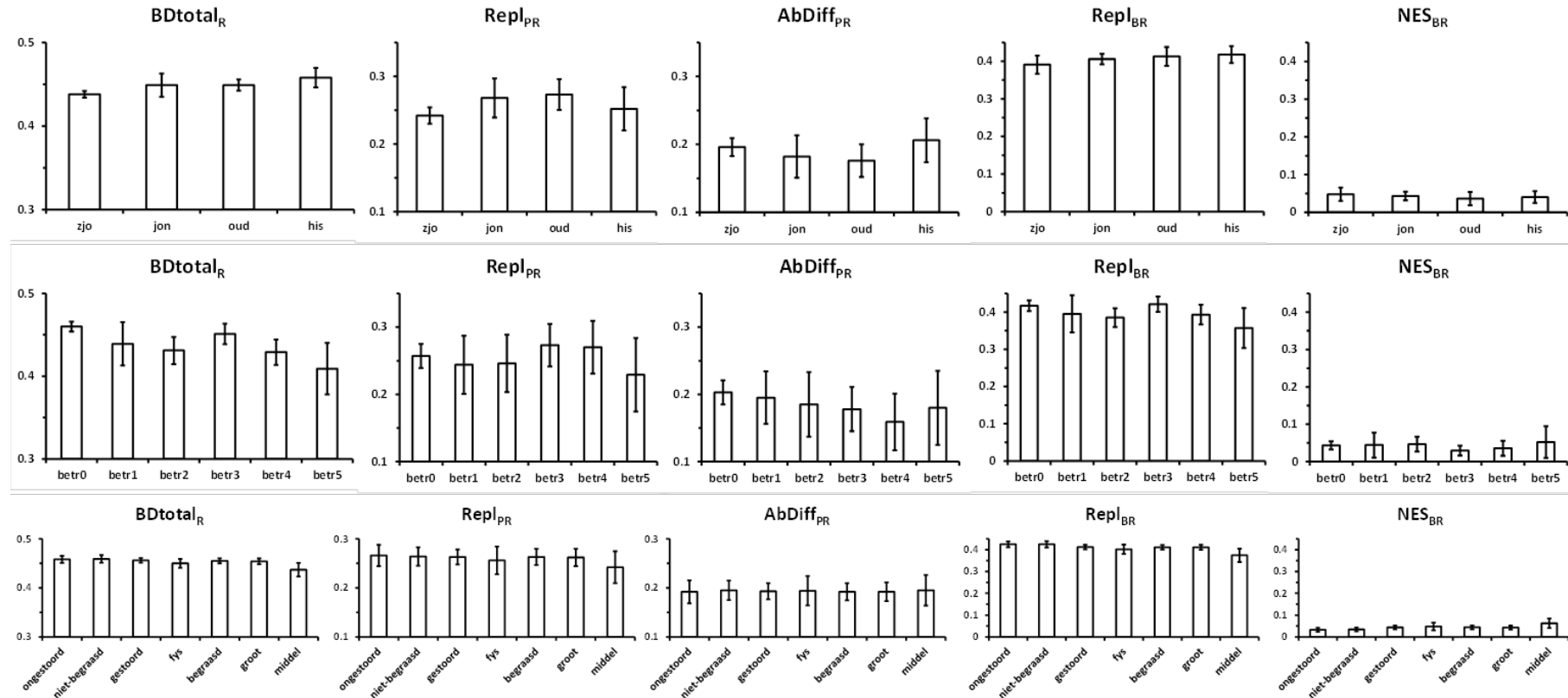
Tabel 3.60 Totale β -diversiteit, vervangings- en abundantiecomponent en hun relatief aandeel *ReplBD* en *AbBD*, dan wel *NESBD* (Ružička-afstand; sd standaardafwijking).

Wat de betredingsintensiteit betreft zijn vooral de plassen zonder betreding wat heterogener dan de rest (Figuur 3.96) en dit geldt zowel voor de niet-waterplanten (Figuur 3.97), als voor de waterplanten (Figuur 3.98). $Repl_{PR}$ voor de vegetatie in zijn geheel lijkt vooral enigszins af te nemen bij zeer intensieve betreding; het accent verschuift hier wat naar grotere abundantieverschillen. Het patroon verschilt echter enigszins tussen niet-waterplanten en waterplanten. Bij eerstgenoemde is er reeds vanaf *betr3* een afname, bij de waterplanten zijn de waarden bij *betr3* en *betr4* veeleer wat hoger. De grote spreiding laat nog veel aan de verbeelding over, maar dat de abundantie-gerelateerde verschillen groter zijn bij de niet-waterplanten is wel duidelijk. Hun biomassa wordt sterker door tred en vraat beïnvloed, maar niet overal in gelijke mate en vanaf *betr3* laat dit zich merken. $Repl_{BR}$ toont weinig verschil naargelang intensiteit, op een wellicht ietwat hogere waarde bij



Figuur 3.96 β -diversiteit (duin+odp) voor alle taxa op basis van de Ružička-afstand ($BDtotal_R$) en het aandeel van vervanging ($Repl_{PR}$, $Repl_{BR}$) en abundantie ($AbDiff_{PR}$, NES_{BR}) hierin, volgens leeftijdsklasse, betredingsintensiteit en type verstoring (gestoord: begraasd en/of fysisch verstoord, groot: grote grazers, middel: middelgrote grazers). Weergegeven is de gemiddelde waarde ± 2 SD voor 1000 ($BDtotal_R$) of 2000 bootstrap subsets uit elke groep.

////////////////////////////////////



Figuur 3.98 β -diversiteit (duin+odp) voor waterplanten op basis van de Ružička-afstand ($BDtotal_R$) en het aandeel van vervanging ($Repl_{PR}$, $Repl_{BR}$) en abundantie ($AbDiff_{PR}$, NES_{BR}) hierin, volgens leeftijdsklasse, betredingsintensiteit en type verstoring (gestoord: begraasd en/of fysisch verstoord, groot: grote grazers, middel: middelgrote grazers). Weergegeven is de gemiddelde waarde $\pm$ 2 SD voor 1000 ($BDtotal_R$) of 2000 bootstrap subsets uit elke groep.

////////////////////////////////////

4. LOKALE STAAT VAN INSTANDHOUDING

In dit hoofdstuk wordt eerst de hier gebruikte conceptuele basis voor het bepalen van criteria en grenswaarden (*sensu* Paelinckx et al. 2020a) voor een gunstige lokale staat van instandhouding (LSVI) besproken. Vervolgens wordt, aan de hand van de voorgaande vaststellingen en de verzamelde gegevens, een mogelijke beoordeling van de lokale instandhouding voor het aquatische aspect van het habitattype ‘vochtige duinvalleien (2190)’ uitgewerkt op basis van de vegetatiekenmerken.

De oppervlaktewateren in het kustduingebied worden als een subtype ‘waterhoudende delen van vochtige duinvalleien, 2190_a’ opgevat (in Nederland ‘open water’ genoemd). Dit subtype omvat alle, al dan niet permanente, stilstaande oppervlaktewateren in het kustduingebied, incl. hun tijdelijk droogvallende oeverdelen (Scheers et al. 2016). In het duingebied worden, naast zoete plassen, eveneens sterker door zoutwater beïnvloede wateren aangetroffen, cf. de groep *getij*. Vermits deze groep zich duidelijk afzet van de overige poeltypen (zie 3.1.2.1), is hiervoor een afzonderlijk beoordelingskader wenselijk. De zeer beperkte vertegenwoordiging in de hier beschouwde dataset vormt daarvoor echter een te smalle basis. Voor het regionaal belangrijk biotoop ‘brakke tot zilte wateren’ (RBBah) werd eerder een beoordeling ten behoeve van het beheer uitgewerkt (Denys 2019), vertrekkend van gelijkaardige algemene uitgangspunten als voor de LSVI (zie 4.1). Deze beoordeling kan ook worden toegepast om de LSVI te bepalen voor plassen van het subtype 2190_a met een permanent brak karakter (o.i.v. getijwerking of zoute kwel) als *doelstelling*³⁹. Actueel worden in de Vlaamse kustduinen verder enkel meer gebufferde poelen en plassen aangetroffen, onafgezien of het nu ‘jonge’, kalkrijke, of ‘oude’, kalkarme duinzones betreft. De LSVI van het hierbij aanleunende subtype ‘duinpannen met kalkminnende vegetaties, 2190_mp’, dat louter semiterrestrische situaties omvat, wordt door Provoost et al. (2020b) besproken. In een door natuurlijke processen gevormde duinvallei met ongestoorde grondwaterdynamiek is er een graduele ruimtelijke overgang tussen beide subtypen. In depressies waar dit het geval is dienen de LSVI-beoordelingen voor beide subtypen te worden toegepast op de als dusdanig onderscheiden delen⁴⁰. Heden zal dit niet altijd het geval zijn.

4.1. GUNSTIGE STAAT VAN INSTANDHOUDING

Een gunstige staat van instandhouding (SVI) houdt in dat een habitattype in een biogeogeografisch eenvormig deel van een lidstaat in een toestand verkeert waarin zowel de typische structuurkenmerken als de natuurlijke ecosysteemfuncties die nodig zijn voor het voortbestaan op lange-termijn aanwezig zijn – het aspect ‘*structuren en functies*’ – en waarbij de ingenomen *oppervlakte* niet achteruitgaat en ook de *geografische verspreiding* niet verkleint of verder wordt versnipperd; die toestand moet ook duurzaam zijn en er mogen geen negatieve veranderingen in het verschiet liggen – het aspect ‘*vooruitzichten*’^{41,42}. *Structuur* omvat de fysische karakteristieken die door levende en dode biota worden gevormd, *functies* de ecologische processen die er zich op verschillende temporele en ruimtelijke schalen afspelen (Evans & Arvela 2011). Dit laatste omvat zowel de interne stromen van stoffen en hun uitwisseling met de omgeving, als de begeleidende waterhuishouding, biogeochemische en fysiologische processen,... Onder *structuren en functies* wordt ook specifiek verwezen naar de hoedanigheid waarin habitattypische soorten verkeren. Die

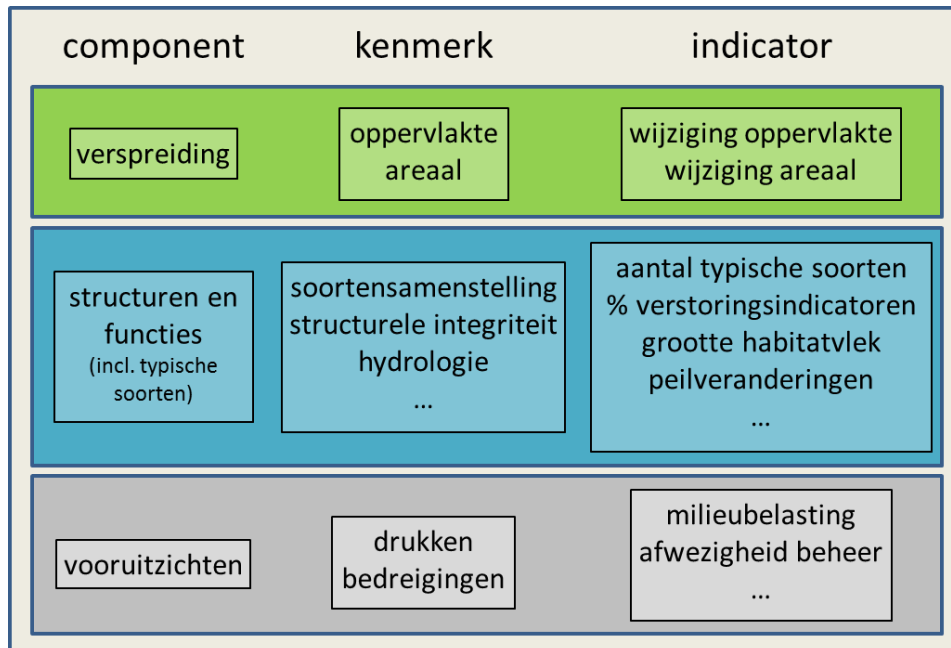
³⁹ Dus niet op basis van de aanwezigheid van de soorten die door Scheers et al. (2016) als kenmerkend voor RBBah worden beschouwd.

⁴⁰ De stap van LSVI naar SVI en de opschaling van subtypen van de staat van instandhouding naar het habitattype worden hier niet behandeld.

⁴¹ Dit zijn de zgn. parameters of componenten.

⁴² Delbosc et al. (2021) wijzen er op dat de parameters voor de SVI van kusthabitats zeer verschillend worden ingevuld in de verschillende lidstaten.

wordt immers verondersteld de invloed van de diverse relevante drukken te integreren. Figuur 4.1 geeft aan hoe de verschillende componenten van de SVI zich verhouden tot kenmerken en mogelijke indicatoren, hetzij biotische of abiotische kenmerken.



Figuur 4.1 De onderdelen van de Staat van Instandhouding (SVI) en hun relatie tot kenmerken en indicatoren (naar Bensettiti et al. 2012).

Op plaatselijk vlak (site, perceel, polygoon, transect) vertaalt dit zich in de zgn. ‘lokale staat van instandhouding’ (LSVI), door Tsiripidis et al. (2018) ‘conservation degree’ genoemd. In tegenstelling tot een gunstige SVI is dit geen in de wetgeving bepaalde doelstelling, maar enkel een hoedanigheid die in het leven is geroepen om de integrale toestand van een habitattypen dat uit meer of minder ruimtelijk geïsoleerde vlekken is opgebouwd, gemakkelijker en objectiever te kunnen bepalen (Søgaard et al. 2003; BfN 2007; T’jollyn et al. 2009; Paelinckx et al. 2019, 2020a). De LSVI wordt eerst op het niveau van deze ‘patches’ gedefinieerd en beoordeeld, waarna de beoordelingen geaggregeerd moeten worden op het niveau van een (deel)gebied en vervolgens tot de gehele regio/lidstaat, waarna toetsing aan de ‘referentiewaarden’ voor de SVI kan gebeuren (Louette et al. 2011, 2015). De LSVI blijft daartoe beperkt tot de aspecten *structuren en functies* op het lokale schaalniveau, waarbij eventueel ook hierop betrekking hebbende oppervlakte- of verbindingskenmerken noodzakelijk kunnen zijn om een voldoende hoog kwaliteitsniveau te waarborgen en tot de *voorzichten*, met name door de *drukken en bedreigingen* te beoordelen.

Omwillen van de inherente koppeling tussen de ecologische toestand van het waterlichaam en de habitatkwaliteit ter hoogte van de ‘patches’, alsook de mogelijke natuurlijke variatie in de situering en uitbreiding van deze laatste doorheen de tijd (cf. *voorzichten*), is het ruimtelijke basisschaalniveau van de LSVI bij stilstaande wateren dit van het hele watervlak (*sensu* Packet et al. 2018) waarin een of meerdere habitattypen tot ontwikkeling komen, zelfs als zo’n type slechts in een beperkt deel ervan wordt aangetroffen. Het ligt voor de hand dat aan de LSVI ook beheerdoelstellingen worden ontleend. De LSVI wordt beoordeeld aan de hand van kwaliteitscriteria waarvoor ‘grenswaarden’ worden aangeduid die de overgang tussen een gunstige en een ongunstige toestand aangeven; deze criteria zijn beperkt tot (in het veld te bepalen) vegetatie- en structuurkarakteristieken en indicatoren voor de ruimtelijke samenhang (Oosterlynck et al. 2019).

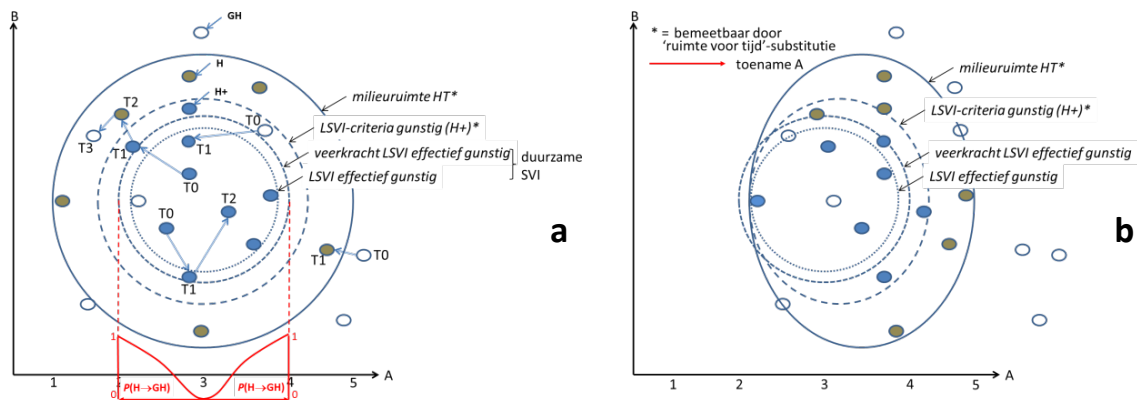
Stilstaande wateren lenen zich ogenschijnlijk bij uitstek tot een individuele en vervolgens additieve benadering van LSVI-beoordelingen. Toch moet er voor gewaarschuwd worden dat het lokale schaalniveau onvermijdelijk slechts een onvolledige kijk op de effectieve LSVI kan geven. Functionele integriteit omvat immers ook alle relaties van een habitatype en zijn kenmerkende biota met de ruimere omgeving (Evans & Arvela 2011). Dit staat evenwel los van de rol die het habitat speelt in zijn landschappelijke en humane context (Bensettiti et al. 2012). De focus van dit hoofdstuk is de bepaling van de LSVI *partim* structuren en functies. Het bovenlokale schaalniveau zal pas later, volgend op dit van de individuele habitatvlek, de afzonderlijke waterpartij, aan bod komen.

Een gunstige LSVI veronderstelt een duurzaam geheel van zowel levensgemeenschap als ondersteunende milieuomstandigheden op een bepaalde plaats. Duurzaamheid impliceert een tijdsaspect dat per definitie niet kortstondig zal zijn. In de praktijk kan het tijdvenster tussen twee opeenvolgende rapporteringsmomenten hieraan een (minimale) invulling geven. Dit impliceert een periode van minstens ca. 6 jaar. Karakterisering van de LSVI vraagt bijgevolg kennis van de evolutie, inz. de stabiliteit⁴³, van beide componenten over een voldoende lange periode. De meeste informatie beschikken we over de samenstelling/structuur van de actuele levensgemeenschap, zoals ook hier voor de vegetatie van duinwateren het geval is. De veronderstelling is dat deze levensgemeenschap, ook als gevolg van tijdsintegratie, op elk moment voldoende informatie geeft omtrent de duurzaamheid van de kenmerkende structuur en de functionele integriteit. Dit is echter een te simplistische aanname, zoals Figuur 4.2 duidelijk maakt. Op sommige plaatsen zal de gemeenschap immers nog wel alle uiterlijke kenmerken van een gunstige LSVI vertonen, maar niet langer de veerkracht hebben om die ook bij een heersende (combinatie van) druk(ken) te behouden. Dit is zowel in een ± pristiene als in een sterker door de mens beïnvloede situatie het geval, maar bij toenemende druk wordt dit in groeiende mate meer regel dan uitzondering, zelfs indien de veerkracht zelf onaangetast blijft. Het 'time lag' effect wordt dus versterkt naarmate de LSVI verder afneemt. Zonder opvolging in de tijd, of de combinatie van een abiotische toestandsbepaling met een betrouwbare druk-responsrelatie voor alle beoordelingscriteria, is niet sluitend te bepalen welke toestand een werkelijk gunstige LSVI vertegenwoordigt en welke niet. Daarenboven mag verwacht worden dat een systeem niet op de zelfde wijze zal reageren op een constant gelijkmatige druk, als op een druk waarvan de intensiteit in de tijd wisselt, of op een combinatie van verschillende drukken. Het geheel wordt nog complexer als bovenop de 'negatieve' druk(ken), ook een (verondersteld) 'positieve' beheerdruk op mogelijke beoordelingskenmerken inwerkt. Voor de volledigheid dient te worden aangestipt dat niet enkel externe milieudrukken hierbij een rol spelen, maar ook autogene ontwikkelingen, i.c. successie, waardoor het habitatype steeds verder van zijn kenmerkende toestand zal afwijken, tot het predicaat 'gunstig' vervalst.

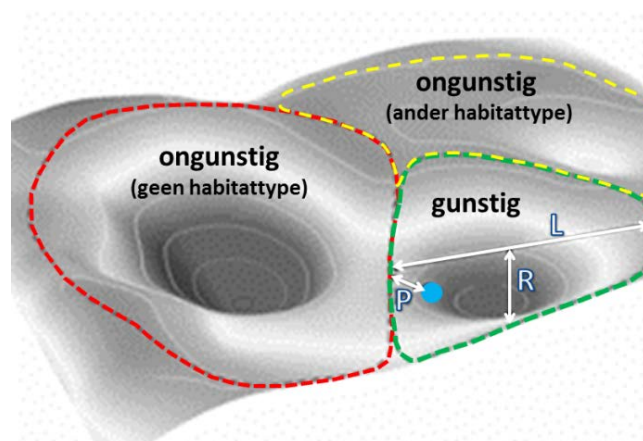
Ondanks de sterke vereenvoudiging van de realiteit geeft de schematische voorstelling wel aan dat er een duidelijke koppeling is tussen de staat van instandhouding en de veerkracht, de mate van verandering die nodig is om een ecosysteem van de ene combinatie van structuren en processen naar een andere te brengen (Angeler & Allen 2016). Maciejewski et al. (2016) zien een 'gunstige' en een 'ongunstige' LSVI in dit opzicht, naar analogie met de dynamiek in (eco- of sociaal-economische) systemen (Holling 1973; Walker et al. 2004), zelfs als aparte attractorvelden (Figuur 4.3). Om van een gunstige naar een ongunstige toestand te evolueren moet voldoende druk worden uitgeoefend om een bepaalde weerstand te overwinnen. Hoe groter de 'kuil' van het attractiedomein hoe groter de weerstand en stabiliteit van de toestand; hoe dichterbij de rand, hoe hachelijker de situatie wordt. Dit valt zeker voor veel aquatische systemen aan te nemen (Scheffer et al. 1993, 2001; zie echter ook Capon et al. 2015), hoewel het mechanisme voor een LSVI minder duidelijk is. De klassieke verklaring voor de tegenstelling in ondiepe plassen tussen 'helder, submerse vegetatie primeert' versus 'troebel, fytoplankton primeert' wankelt bij zeer ondiepe poelen waarin het doorzicht niet

⁴³ In de zin van 'global stability'.

beperkend hoeft te zijn en het zou bovendien kortzichtig zijn om de LSVI van duinpoelen hier toe te herleiden. 'Ruimte voor tijd substitutie' laat niet toe om te beoordelen of de gunstige LSVI effectief als een 'alternatieve toestand' mag worden opgevat, maar dit zal hier wel als werkhypothese worden aangenomen.

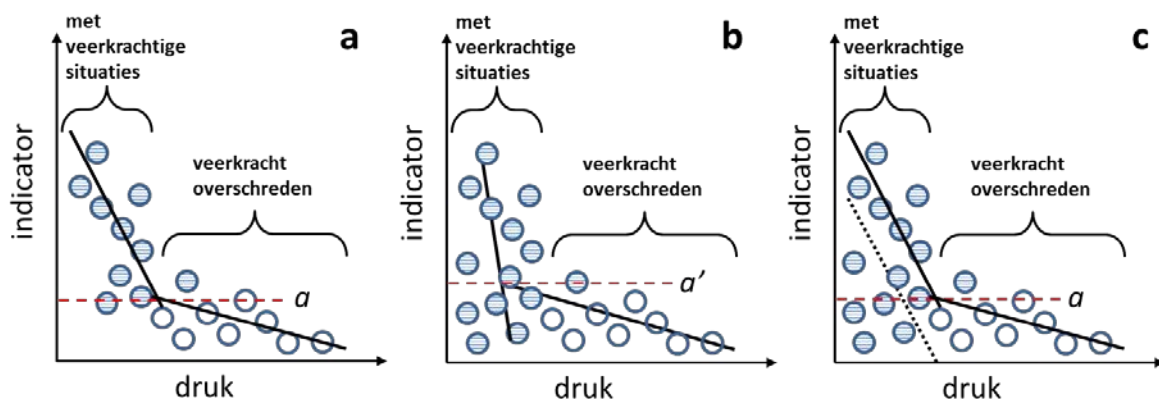


Figuur 4.2 Verband tussen milieuomstandigheden, vereenvoudigd tot twee bepalende milieugradiënten, A en B, en de LSVI, opgevat als combinatie twee van elkaar onafhankelijke indicatoren die veranderen met A en B, met beoordeelde lokale situaties (open: geen habitat, bruin: LSVI ongunstig, blauw: LSVI gunstig). a In een 'pristiene' situatie, zonder beduidende menselijke invloed, vertonen habitatvlekken zowel in de optimale milieuruimte (binnenste cirkel; stippellijn), als in de milieuruimte waarin de habitatvlek voldoende veerkracht bezit om niet teloor te gaan (tweede cirkel van binnenuit; korte streepjes) en in de milieuruimte waarin deze veerkracht overschreden is, maar de LSVI-waarden (nog) niet afwijken van de gunstig geachte waarden (derde cirkel van binnenuit; lange streepjes) een gunstige toestand volgens beide kenmerken. Verbindende pijlen geven evoluties in de tijd weer (T0, T1, ...). Onderaan (in rood) is de kans weergegeven voor een transitie van habitat naar geen-habitat volgens de waarde van A. b Dezelfde habitatvlekken indien menselijke milieudruk heeft ingewerkt op gradiënt A, waardoor de bemeetbare milieuruimte met het habitattypen kleiner is geworden en de indicatie voor A bij elke habitatvlek in gelijke mate (de lengte van de rode pijl) is gewijzigd. De proportie habitatvlekken met een 'schijnbaar gunstige LSVI' is hier groter dan in de meer natuurlijke situatie.



Figuur 4.3 De gunstige en ongunstige Staat van Instandhouding opgevat als stabiliteitslandschappen, met de kenmerken van veerkracht voor de gunstige staat: bereik (L), weerstand (R) en hachelijkheid (P) (naar Walker et al. 2004 en Maciejewski et al. 2016, gewijzigd). Bij overschrijding van het gunstig bereik (groen) vertegenwoordigt de ongunstige toestand niet langer enig beschermd habitattypen (rood), dan wel een ander habitattypen (geel; al dan niet in gunstige staat).

Dit doen we omdat een dergelijke opvatting, in theorie althans, een handvat geeft om een gunstige van een ongunstige toestand *bij benadering* objectief te onderscheiden. Indien een indicator de positie weergeeft op het traject gunstig $\leftrightarrow$ ongunstig en deze beide toestanden zijn intrinsiek verschillend met elk een bepaalde aantrekkingskracht, dan kan de indicator zich mogelijk anders gedragen al naargelang de SVI. Een wijziging in de relatie tussen een indicator en een negatief inwerkende druk vertaalt zich in de verdeling van de (waar te nemen) waarden die de indicator zal aannemen en kan dan aangeven welke deelset van situaties nog voldoende veerkracht heeft om verder afglijden naar een ongunstige staat te weerstaan en bij welke dit reeds is gebeurd. Sommige situaties die zich in de hachelijkheidszones van de 'ongunstige trechters' bevinden (cf. Figuur 4.3) zullen bij een eenmalige beoordeling van de indicator echter, onterecht, nog steeds als 'gunstig' beschouwd worden (vals negatieven). Dit is in Figuur 4.4 a weergegeven voor een indicator waarvan de waarde afneemt bij stijgende druk en waarbij de relatie van de indicator met de druk bij gunstige LSVI een grotere helling vertoont dan bij ongunstige LSVI (ook andere responsrelaties zijn mogelijk). Het knikpunt in dit verband dient zich aan als een eventuele grenswaarde. Andere factoren dan de geviseerde druk kunnen echter eveneens de indicator beïnvloeden; ze misvormen het bepalend verband en verschuiven het knikpunt naar een ander drukniveau (Figuur 4.4 b). Hun invloed wordt verminderd door ze niet in rekening te brengen en enkel naar de beperkende relatie te zoeken (Figuur 4.4 c). Afwezigheid van een knikpunt duidt op een niet-indicatieve respons in termen van LSVI-status. Een dergelijke indicator geeft wel de zin van verandering aan, maar er is enkel een subjectief waardeoordeel mogelijk langs het traject dat wordt afgelegd.



Figuur 4.4 Verband tussen een milieudruk en een indicator met een knikpunt. a Als een indicator een andere relatie vertoont met een druk bij een gunstige dan bij een ongunstige LSVI, dan geeft het knikpunt een mogelijke grenswaarde (a) voor de overgang tussen beide. b Lage indicatorwaarden bij een gunstige LSVI beïnvloeden het knikpunt en de afgeleide grenswaarde (a'); c door eliminatie van vals positieven (links van stippellijn) wordt hun invloed op de drempelwaarde vermeden. Gearceerd: LSVI gunstig, niet gearceerd: LSVI ongunstig.

4.2. LSVI VAN VERWANTE HABITATTYPEN

Paelinckx et al. (2019, 2020b) bespreken de LSVI-criteria die voor andere habitattypen zijn voorgesteld. Deze worden gerekend tot volgende groepen:

- vegetatie,
- habitatstructuur,
- verstoring en
- ruimtelijke samenhang.

De *vegetatie* wordt beoordeeld aan de hand van het voorkomen van ‘sleutelsoorten’⁴⁴, soorten die een zekere mate van specificiteit en constantie voor het habitatype vertonen. De *structuurcriteria* verschillen tussen habitatypen in aard en aantal (1-8). Het voorkomen van indicatoren voor verdroging, verruiging, verbossing, verzuring, vergrassing,... en criteria als (invasieve) exoten, strooisellaag, recreatie,... vallen onder de noemer *verstoring*. Onder *ruimtelijke samenhang* wordt doorgaans de ingenomen oppervlakte verstaan.

De gangbare grenswaarden voor bedekkingen van levensvormen en indicatoren zijn ingegeven door de Biohab/EBONE-methode (Bunce et al. 2011). Dit betekent dat ze doorgaans pas vanaf ca. 10 % in rekening worden gebracht en dat grenswaarden herleid zijn tot 10, 30, 50 of 70 % (occasioneel 1 % of, bij invasieve soorten, afwezig of hoogstens zeer schaars/zeldzaam).

Voor het subtype ‘duinpannen met kalkminnende vegetaties (2190_mp)’ zijn de criteria (Provoost et al. 2020b):

- sleutelsoorten (= typische soorten; vegetatie);
- verruiging, verbossing, verdroging en invasieve soorten (verstoring);
- oppervlakte (ruimtelijke samenhang).

Voor habitatypen in stilstaande wateren zijn dit (Leyssen et al. 2020):

- sleutelsoorten (vegetatie),
- horizontale en verticale structuur (habitatstructuur);
- verzuringsindicatoren, eutrofiëringsindicatoren en invasieve exoten (verstoring);
- oppervlakte (ruimtelijke samenhang).

4.3. VEGETATIEGRADIËNTEN EN LSVI

In hoofdstuk 3 is gebleken dat 2190_a geen homogeen geheel is wat vegetatiesamenstelling betreft. De *odp*-poelen, uit de overgangszone tussen duin en polder, onderscheiden zich zowel naar samenstelling als structuurkenmerken van *duin*-poelen; ze zijn intermediair met *polder*-plassen. Dit heeft te maken met zowel bodemkenmerken en hydrologie, als met de nalatenschap van voormalig landbouwgebruik, inz. fosfaatverzadiging (Provoost et al. 2019). Het is niet wenselijk om ze in het beoordelingskader van de LSVI voor ‘zuivere duinwateren’ te betrekken, omdat dit allicht tot het afzwakken van mogelijke beoordelingscriteria zou leiden. Ook poelen die bij *getij* of *opt* zijn ingedeeld worden buiten beschouwing gelaten vanwege hun te aparte vegetatie (zie 4.1).

Indien men over abiotische proxies beschikt voor de bepalende drukken kunnen algemene wijzigingen in poelbegroeiing rechtstreeks hiermee in verband worden gebracht. Dit is hier echter niet het geval en zijn we aangewezen op de vastgestelde vegetatiekenmerken. Men kan er echter van uitgaan dat in een voldoende breed spectrum van opnamen het resultaat van de meest beduidende drukken wordt weergegeven in een of enkele gradiënten in die samenstelling. Om deze gradiënten te vatten zijn ordinaties uitgevoerd waarbij de eerste as gedwongen is tot een lineaire combinatie van een beperkt aantal vooraf gekozen complementaire kenmerken van een gunstige LSVI. Dat is nodig omdat er niet van uitgegaan kan worden dat het ook de voornaamste verschuivingen in vegetatiesamenstelling hoeven te zijn die de LSVI-status bepalen; veel variatie heeft wellicht een andere oorsprong. De scores op de gedwongen ordinatie-as zijn vervolgens gebruikt om pragmatische (in het veld vlot te bepalen) criteria voor de LSVI-status op af te toetsen. Het resultaat van deze oefening is te beschouwen als een initieel vertrekpunt, een werkhypothese, die na verloop van tijd kan worden bijgeschaafd. In hoeverre de afgeleide grenswaarden voor bruikbaar geachte indicatoren een waarborg voor duurzaamheid zijn, kan immers enkel op termijn blijken.

⁴⁴ Om verwarring te vermijden met soorten die in de habitatsleutels gebruikt worden om habitatypen te identificeren, zal hier de term ‘typische soorten’ gebruikt worden.

4.4. KWALITEITSGRADIËNTEN IN DUINPLASSEN

Als basis voor een eerste kwaliteitsgradiënt zijn drie variabelen *a priori* uitgekozen als positieve kenmerken voor de gunstige toestand van een duinpoel: *gew* als kwantitatieve maat voor de globale vegetatiesamenstelling, *H'* als synthese van de ontwikkelingsgraad en *RLind* als waardering van het aanwezige soortenspectrum. Hiermee worden zowel een duinkarakteristieke als meer waardevolle en verscheiden soortensamenstelling beoogd. Hiermee is een cRDA op de Hellinger-getransformeerde soortendata (excl. mossen en algen, maar incl. kranswieren) voor duin uitgevoerd (268 opnamen). De scores op de eerste as worden zodoende volledig bepaald door de drie gekozen variabelen. De variatie in de soortensamenstelling die niet door deze gedwongen as verklaard kan worden, wordt zo goed mogelijk samengevat door de overige assen. Om de verschillen te wijten aan dimensies en permanentie te elimineren zijn de variabelen *perm*, *semi*, *diep*, *log_omt* en *log_opp* als covariabelen ingevoerd. Alhoewel de twee voornaamste assen in deze ordinatie beide sterk beduidend zijn, blijft hun verklarend vermogen zeer beperkt (Tabel 4.1).

	as 1	as 2	
eigenwaarde	0,032	0,021	eerste as: <i>F</i> -ratio = 9,1, <i>P</i> = 0,001
soorten-kenmerken correlatie	0,783	0,790	alle assen: <i>F</i> -ratio = 6,7, <i>P</i> = 0,001
cumulatief % variantie soorten	3,4	5,6	som alle eigenwaarden: 0,952
cumulatief % variantie soorten-omgeving	47,2	77,4	som canonische eigenwaarden: 0,069

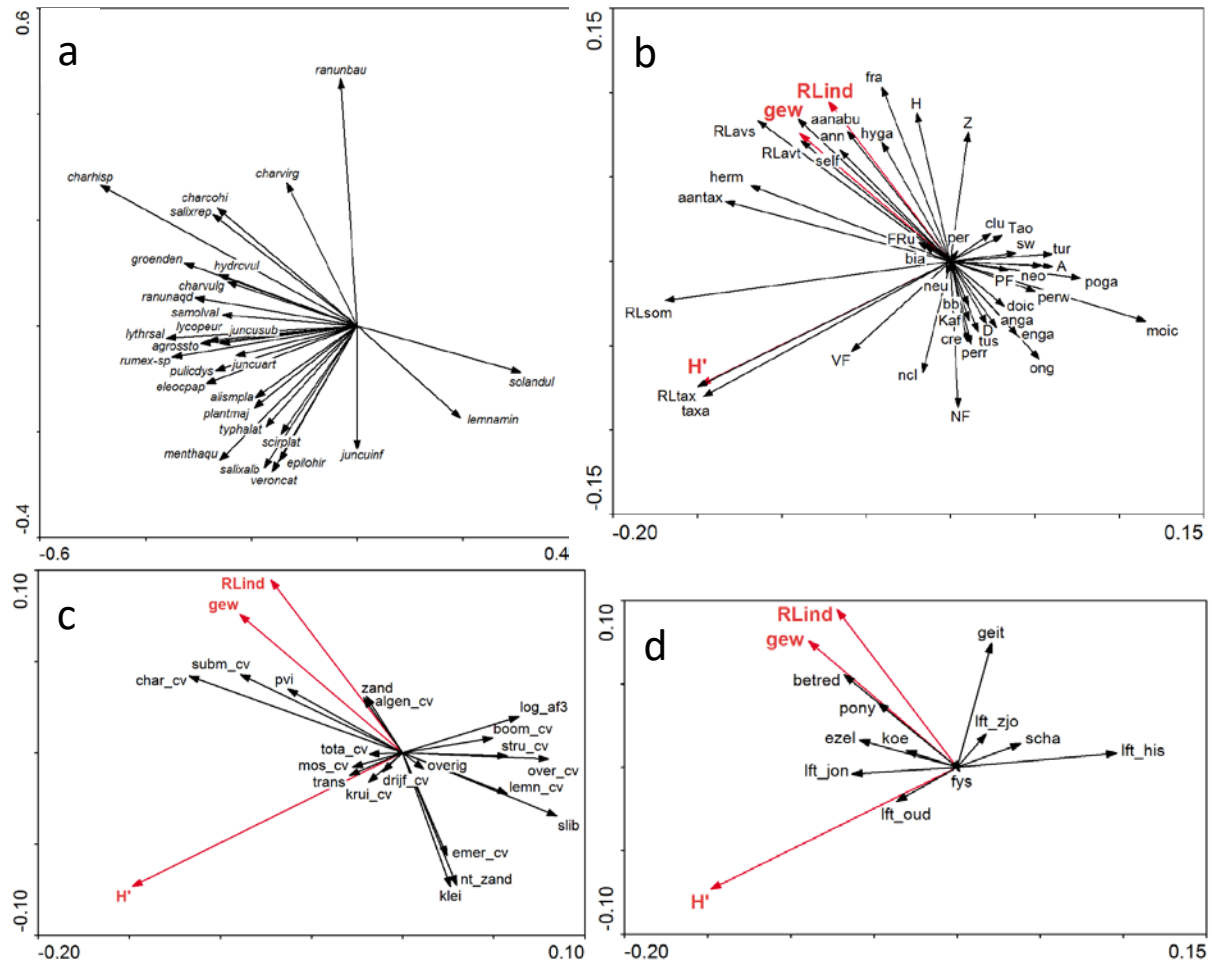
Tabel 4.1 Resultaat cRDA duin-opnamen met *gew*, *RLind* en *H'* als bepalende variabelen.

Figuur 4.5 toont de correlatie van de eerste twee assen met de best verklaarde taxa en hun verband met resp. opname-, standplaats-, leeftijd- en beheerkenmerken. Opnamen met hogere waarden van de drie vooropgestelde kenmerken van een gunstige LSVI –hoge diversiteit, hoog aandeel gewenste soorten en hogere rangorde van RL-soorten –scoren negatief op de eerste as, deze met lage waarden scores positief. Wat soortensamenstelling betreft, scoort *Chara hispida* het meest positief en ook heel wat andere taxa (*Salix repens*, *Groenlandia densa*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Ranunculus trichophyllus*, *Samolus valerandi*, *Lycopus europaea*, *Eleocharis palustris*, ...), vindt men overwegend aan de ‘gunstige’ zijde. *Solanum dulcamara* en *Lemna minor* kenmerken de ongunstige kant van de gradiënt. Volledig los hiervan staan *Ranunculus baudotii* en *Juncus inflexus* (Figuur 4.5 a). Eenhuizigheid, polygamie, afreatofyten, ongewenste taxa, vorming van turionen en neofyten zijn beter vertegenwoordigd bij hogere scores. Kenmerken die het best met lage scores (meer gunstige LSVI) samen gaan zijn de overige RL-indices, abundantie van aandachtsoorten, aantal taxa, eenjarigen, vochtige freatofyten, zelfbestuiving en de vertegenwoordiging van hermafroditisme. (Figuur 4.5 b). Dit gaat gepaard met resp. een hogere PVI en bedekking van kranswieren of andere submerse begroeiing, een jonge leeftijd en tevens minder slib, (overhangende) bomen en struiken en kleinere afstand tot andere poelen (Figuur 4.5 c en Figuur 4.5 d). In dergelijke situaties zijn ezels en pony's wat vaker aanwezig dan andere grazers.

De gedwongen as laat dus een zinvolle scheiding toe tussen rijker gestructureerde poelen enerzijds en zowel nog onontwikkelde poelen, als hun ‘terminale’ successiestadium met louter struiken en bomen, anderzijds. Ze weerspiegelt verder zowel structuur- als compositiekenmerken die verband houden met functies op het vlak van stoffenhuishouding, zoals hoeveelheid submerse vegetatie, als kwetsbaarheid (RL- en aandachtsoorten). Opvallend is echter dat variabelen als *cre*, *perr*, *NF* en *klei* vooral met de tweede as gecorreleerd zijn, wat een tweede kwaliteitsgradiënt doet vermoeden.

Uit de spreiding van de opnamen blijkt een aanzienlijk grotere variatie in soortensamenstelling bij negatieve scores op as 1 dan bij positieve (Figuur 4.6 a). Grotere uniformiteit en finaal minder β -diversiteit zijn kenmerken van een ongunstige LSVI. Ook zijn er verschillen tussen de deelgebieden wat scores betreft. In de Houtsagerduinen (HOS) en voor Hannecartbos (HAN) zijn alle scores

negatief en is er weinig spreiding (Figuur 4.6 b), in Doornpanne (DOP), IJzermonding (IJZ), Groenendijk (LEP), Schuddebeurze (SBE) en Golf De Haan (BRE) zijn de scores overwegend positief (Figuur 4.6 c). Alle overige deelgebieden tonen een grotere spreiding met zowel meer als minder gunstige toestanden (Tabel 4.6 d). De laagste as 1 scores vindt men er vooral bij Westhoek (WES) en enkele malen ook bij Noordduinen (NOD) en Zwin (ZWI).

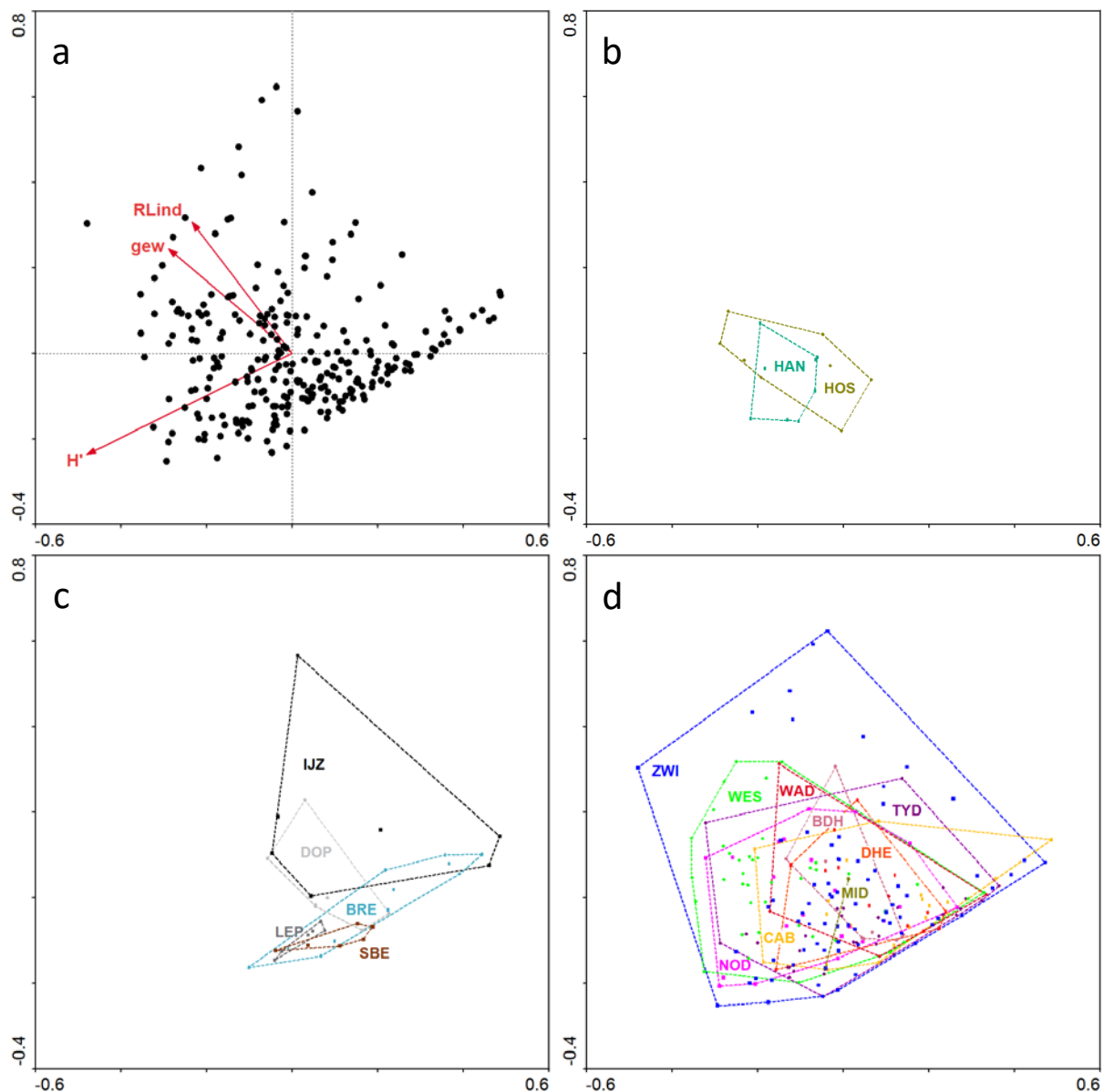


Figuur 4.5 cRDA-analyse van duin-opnamen met *RLind*, *gew* en *H'* als bepalende variabelen (rood), assen 1 en 2 (covariabelen zie tekst). a Selectie van taxa met $\text{fit} \geq 5\%$ voor 1^e as. b Vegetatiekenmerken. c Algemene poelkenmerken. d Leeftijd- en beheerkenmerken.

De scores op de eerste as in de voorgaande analyse geven de sterke ontwikkeling van robuuste rhizomateuze moerasplanten, die atypisch is voor meer kwaliteitsvolle duinpoelen en ook buiten de duinregio goed vertegenwoordigd is (zie 3.1.1, 3.1.2.1.6, 3.1.2), niet goed weer. Daarom is ook een tweede LSVI-gradiënt geconstrueerd door eenzelfde type analyse uit te voeren met *ong* en *perr*⁴⁵ als bepalende variabelen en identieke covariabelen. Deze gradient met negatieve indicatoren voor een gunstige SVI is minder sterk, maar eveneens beduidend (Tabel 4.2).

Zoals verwacht is er een sterk verband tussen de scores op de gedwongen as en de abundantie van *Phragmites* (positieve scores) en, in wat mindere mate, ook die van *Typha latifolia*, *Carex hirta*, *Scirpus maritimus* en enkele minder robuuste kruipende soorten (Figuur 4.7 a). Aan de negatieve

⁴⁵ Als alternatief zou een variabele gebruikt kunnen worden die de volledige vegetatiesuccessie weergeeft, maar vanwege de sterke relatie van as 1 met door lemniden en houtige gewassen gedomineerde stadia is dit hier niet aangewezen.



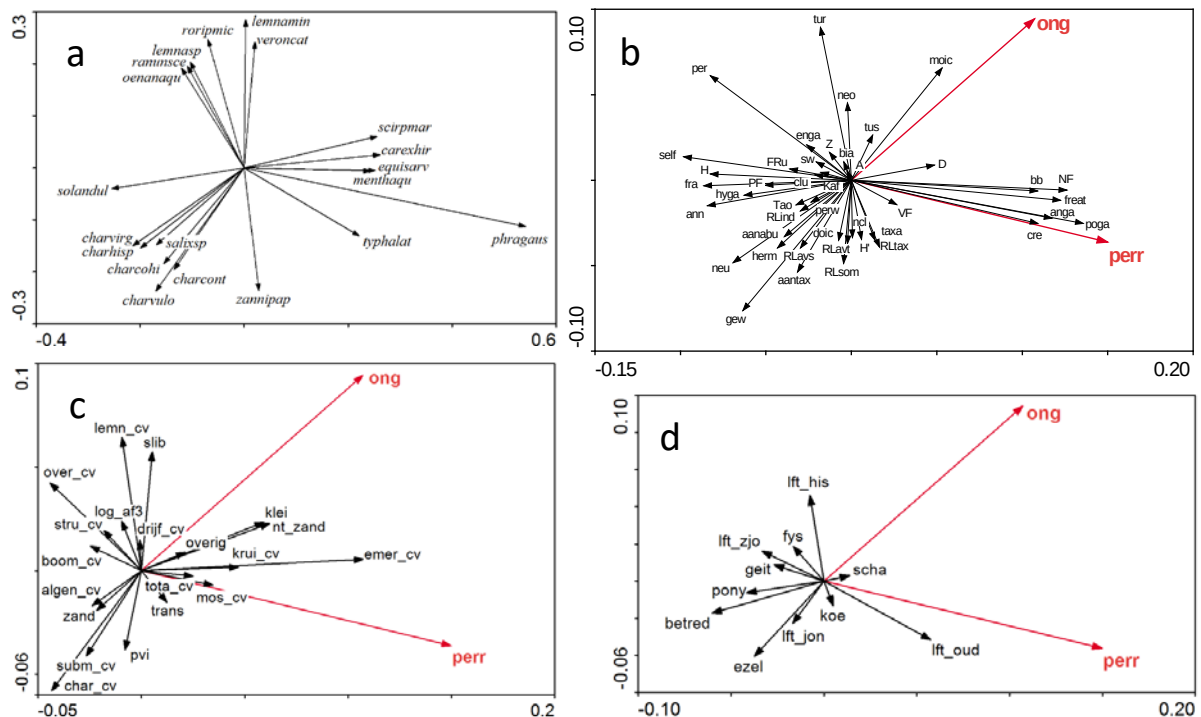
Figuur 4.6 cRDA-analyse van duin-opnamen met *RLind*, *gew* en *H'* als bepalende variabelen (rood), assen 1 en 2 (covariabelen zie tekst). a Spreiding van alle opnamen. b Opnamen in deelgebieden met lage scores op as 1. c Opnamen in deelgebieden met vooral hoge scores op as 1. d Opnamen in deelgebieden met zowel lage als hoge scores op as 1.

	as 1	as 2	
eigenwaarde	0,028	0,016	eerste as: $F\text{-ratio} = 7,8$, $P = 0,001$
soorten-kenmerken correlatie	0,829	0,747	alle assen: $F\text{-ratio} = 6,4$, $P = 0,001$
cumulatief % variantie soorten	2,9	4,7	som alle eigenwaarden: 0,952
cumulatief % variantie soorten-omgeving	62,9	100,0	som canonische eigenwaarden: 0,044

Tabel 4.2 Resultaat cRDA duin-opnamen met *ong* en *perr* als bepalende variabelen (covariabelen zie tekst).

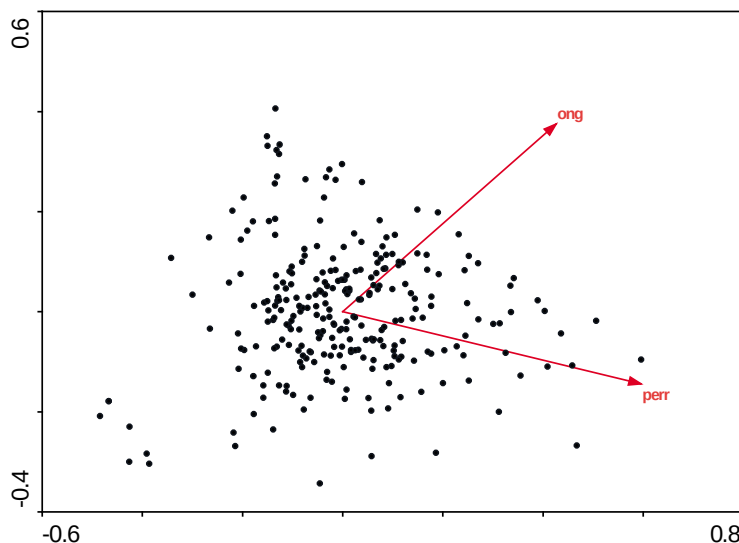
(meer gunstige) zijde scores zowel struweelsoorten (*Salix* sp., *Solanum dulcamara*), als meer lichtbehoevende kranswieren, zoals *Chara hispida*. Diverse meer eutrafente soorten bepalen de tweede as. Ondermeer *self*, *ann*, *fra* en *H* correleren sterk negatief met de eerste as, *NF*, *anga*, *poga*, *cre*, maar ook *freat*, positief (Figuur 4.7 b). Niet onverwacht is een hoge (minder gunstige) score op

de gedwongen as weinig compatibel met veel overhangende begroeiing (Figuur 4.7 c) of sterkere betreding/begrazing (Figuur 4.7 d). Net als in de voorgaande analyse zijn meer gunstige scores veeleer geassocieerd met begrazing door pony's of ezels. Zowel zeer jonge als jonge vegetaties neigen eerder naar lage scores dan oude.



Figuur 4.7 cRDA-analyse van duin-opnamen met *ong* en *perr* als bepalende variabelen (rood), assen 1 en 2 (covariabelen zie tekst). a Selectie van taxa met fit $\geq 5\%$ voor 1^e as. b Vegetatiekenmerken. c Algemene poolkenmerken. d Leeftijd- en beheerkenmerken.

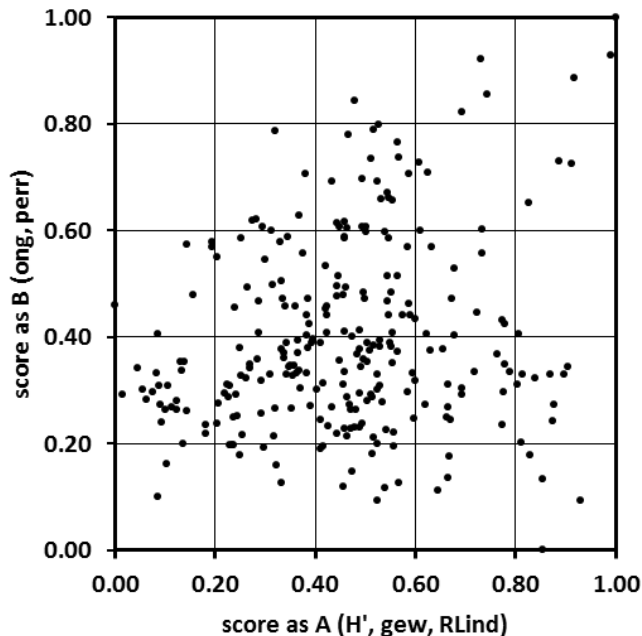
Ook hier is er meer niet-verklaarde variatie bij gunstige (negatieve) scores op as 1 dan bij minder gunstige (Figuur 4.8), maar in zowat alle deelgebieden worden zowel hoge als lage scores opgetekend.



Figuur 4.8 cRDA-analyse van duin-opnamen met *ong* en *perr* als bepalende variabelen (rood), assen 1 en 2 (covariabelen zie tekst): spreiding van alle opnamen.

De scores op de gedwongen assen in beide analyses, resp. score as A en score as B genoemd, zijn slechts in beperkte mate gecorreleerd ($r = 0,19$, $P = 0,002$; Figuur 4.9). De correlatie is vooral te

zoeken bij lagere waarden van beide scores: ze convergeren naar de (meer) gunstige LSVI. Zodoende kunnen de scores als complementaire proxies voor de LSVI beschouwd worden. Hun relatie met de vertegenwoordiging van specifieke traits, vegetatie- en poelkenmerken toont aan dat ze een aantal kenmerken van niet-gedegradeerde duinpoelvegetaties, zoals aanwezigheid van concurrentiegevoelige, vroeg-successionele soorten van standplaatsen met voedselarme, neutrale tot alkalische bodem en een open karakter, beperkt voorkomen van competitieve, hooggroeiende, rhizomateuze helofyten en een submerse vegetatie met kranswieren en andere soorten van helder water, goed integreren.



Figuur 4.9 Verband tussen de genormeerde scores op beide gedwongen cRDA-assen ('as A' en 'as B').

4.5. POTENTIËLE INDICATOREN

Om na te gaan welke structuur- en vegetatiekenmerken in aanmerking komen om de LSVI bij een veldbezoek te bepalen, zonder dat hiervoor een gedetailleerde opname gemaakt dient te worden, zijn negen in het veld genoteerde variabelen getoetst aan de scores op beide gedwongen assen: *over_cv*, *lemn_cv*, *subm_cv*, *char_cv*, *algen_cv*, *pvi*, *trans* (als %) en *slib*. De gesommeerde bedekking van bomen en struiken (*boom_cv* + *stru_cv*) leverde *hout_cv*. Daarnaast zijn enkele variabelen uit de vegetatiesamenstelling afgeleid. De som van de bedekkingen (afgeleid van hun abundantiescore volgens Tabel 2.1) voor *Glyceria maxima*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis* en *Typha* spp. geeft *monoc_cv*. Om analoog met de beoordeling van typische soorten in de LSVI van de overige habitattypen (Oosterlynck et al. 2020) het soortenspectrum in rekening te brengen, is het aantal aanwezige taxa en de som van de originele abundantiescores berekend voor een beperkte selectie van hydrofyten en niet-hydrofyten die langdurige zomerinundatie verdragen en die als meer veeleisend beschouwd kunnen worden (Tabel 4.3). Deze selectie berust op de mate waarin ze karakteristiek zijn voor duin en/of odp (zie 3.1.2.1.2), het voormalige en actuele voorkomen in het kustduingebied (3.1.1; De Raeve et al. 1983; Van Landuyt et al. 2004, 2006; Provoost et al. 1996, 2010) en in aangrenzende gebieden (onder meer Verdonschot & Janssen 2000; Bal et al. 2001; Aggenbach et al. 2002; Duhamel et al. 2005) en het oordeel van de auteurs. Soorten van meer zoute standplaatsen of die gunstig op eutrofiëring reageren werden uitgesloten. Dit gaf de variabelen *aantal_hydrosel*, *aantal_niethydrosel*, *som_hydrosel*, *som_niethydrosel* en, gezamenlijk, *aantal_seltax* en *som_seltax*. Dit brengt het totaal op 17 mogelijke beoordelingsvariabelen.

Tabel 4.4 geeft de correlatie tussen deze variabelen. Behalve voor sommige die de habitattypische soorten beoordelen en bij *subm_cv – pvi* ($r = 0,8$) is deze meestal vrij laag. Bij *hout_cv – over_cv*, *subm_cv – char_cv*, *som_hydrosel – char_cv* en *som_seltax – char_cv* bedraagt de correlatiecoëfficiënt 0,5 à 0,6. Hoewel vaak beduidend, zijn de correlaties, op enkele na, niet dermate hoog dat er criteria als redundant beschouwd zouden kunnen worden.

hydrofyten	niet-hydrofyten
<i>Chara contraria</i>	<i>Carex trinervis</i>
<i>Chara contraria</i> var. <i>hispidula</i>	<i>Carex viridula</i>
<i>Chara hispida</i>	<i>Hippuris vulgaris</i>
<i>Groenlandia densa</i>	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>
<i>Potamogeton coloratus</i>	<i>Juncus subnodulosus</i>
<i>Ranunculus aquatilis</i>	<i>Menyanthes trifoliata</i>
<i>Ranunculus circinatus</i>	<i>Rorippa amphibia</i>
<i>Ranunculus trichophyllus</i>	<i>Samolus valerandi</i>

Tabel 4.3 Selectie van habitattypische soorten die eveneens aanwezig zijn in duin-opnamen⁴⁶.

4.6. DREMPELWAARDEN VOOR EEN GUNSTIGE LSVI

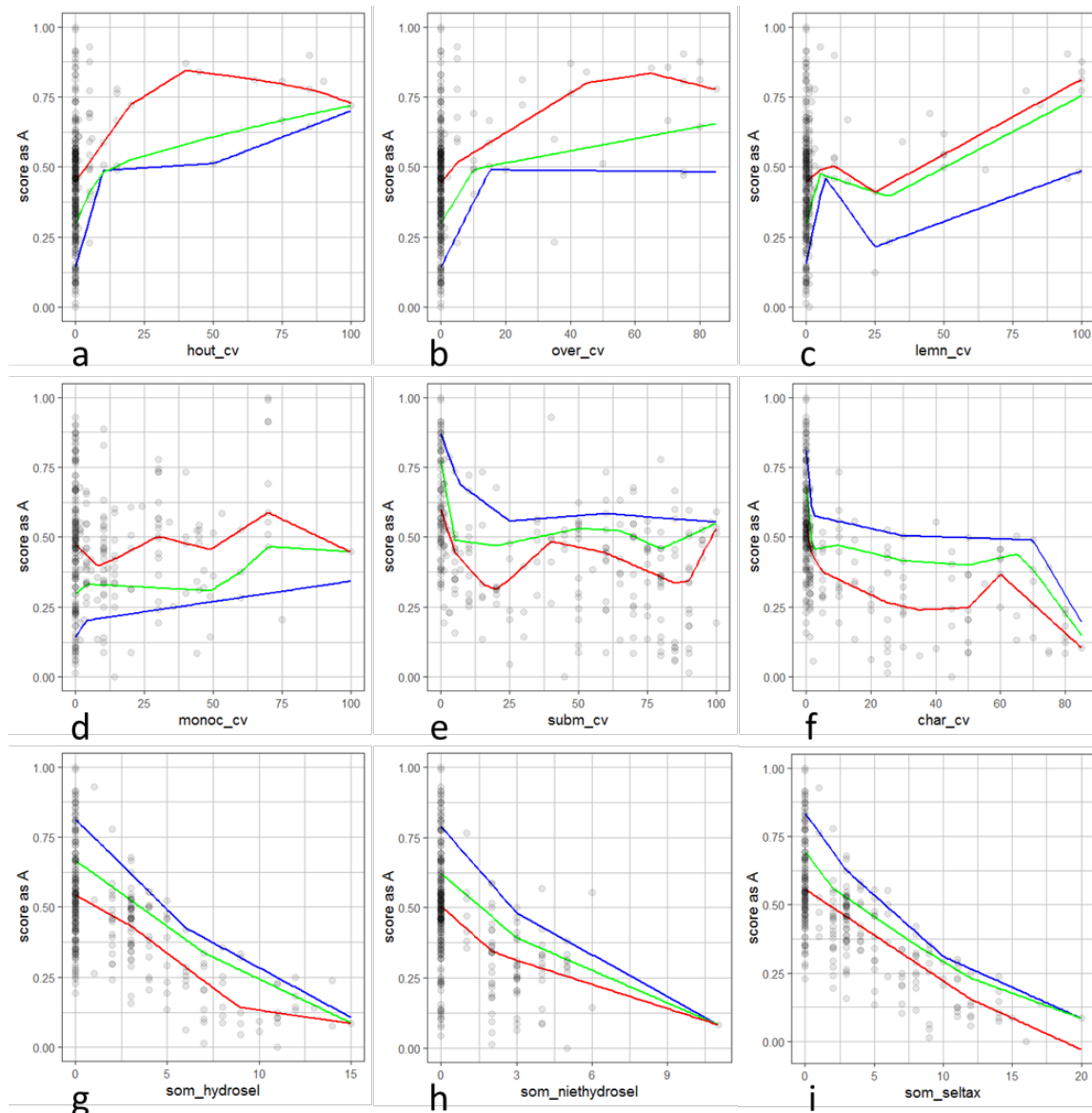
Mogelijke grenswaarden voor een gunstige LSVI zijn verkend door gesegmenteerde kwantielregressie. Hierbij wordt het verband enkel bepaald door de waarden in het geselecteerde percentiel (resp. 0,1, 0,25 en 0,5 bij variabelen waarvoor hogere waarden bij een minder gunstige LSVI te verwachten zijn en 0,9, 0,75 en 0,5 bij deze die verwacht worden af te nemen). De kwantielregressies zijn enkel visueel beoordeeld.

Fout! Verwijzingsbron niet gevonden. toont de resultaten voor variabelen die bruikbare verbanden opleveren. Wat *hout_cv* (**Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** a) betreft is er zowel voor de beste 10 % als het laagste kwartiel een sterk afvallende relatie met score as A vanaf 10 %. Het aantal waarden boven 15 % is eerder beperkt. Voor overhangende houtige vegetatie is dit het geval bij 15 % voor de 10-percentiel en bij 10 % voor de 25-percentiel (**Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** b). Kroosbedekking is eveneens een negatief gegeven. Enkele uitbijters beïnvloeden de 10-percentiel, maar bij 5 % is er een scherpe knik. Het laagste kwartiel vlakt reeds af bij een iets lagere waarde. Vanaf 25 à 30 % worden enkel nog hogere scores voor as A gevonden (**Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** c). Ook bij meer dan ca. 50 % voor *monoc_cv* blijven de scores meestal hoog; bij lagere waarden is er echter geen duidelijke respons (**Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** d). Voor submerse vegetatie is een afname te verwachten naarmate de scores hoger worden. Het patroon vertoont echter nogal wat ruis (**Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** e). De 90-percentiel vlakt af bij een bedekking van ca. 25 %, maar bij de 75-percentiel is dit reeds het geval rond 5 %. De mediaan gedraagt zich eerder erratisch bij hogere waarden en vooral bij 60-90 % bedekking kunnen de scores nog vrij hoog zijn. De reactie van de kranswieren is consequenter: zowel de 90- als de 75-percentiel vlakken af iets onder 5 % bedekking (**Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** f). De allerbeste scores zijn voorbehouden aan opnamen met een kranswierbedekking van meer dan 75 %. Voor de variabelen op basis van geselecteerde taxa worden veelal lineaire patronen gevonden. Bij *som_hydrosel* is er een zwakke knik bij een totaal van 6 typische taxa voor de 90-percentiel en bij 9 voor de mediaan (**Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** g), terwijl bij *som_niethydrosel* de 90-percentiel bij een som van 3 een geringe verandering in helling vertoont en de mediaan bij 2 taxa (**Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** h). Daarentegen is de mediaanregressie bij *som_seltax*

⁴⁶ Voor de LSVI-beoordeling komt een ruimere selectie van taxa in aanmerking (Provoost et al. 2020b), maar deze ontbreken in de hier verwerkte opnamen.

nagenoeg lineair; de hogere percentielen tonen eveneens een heel geringe afname van de helling bij een som van 3 (90-percentiel) of 2 (75-percentiel; **Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** i).

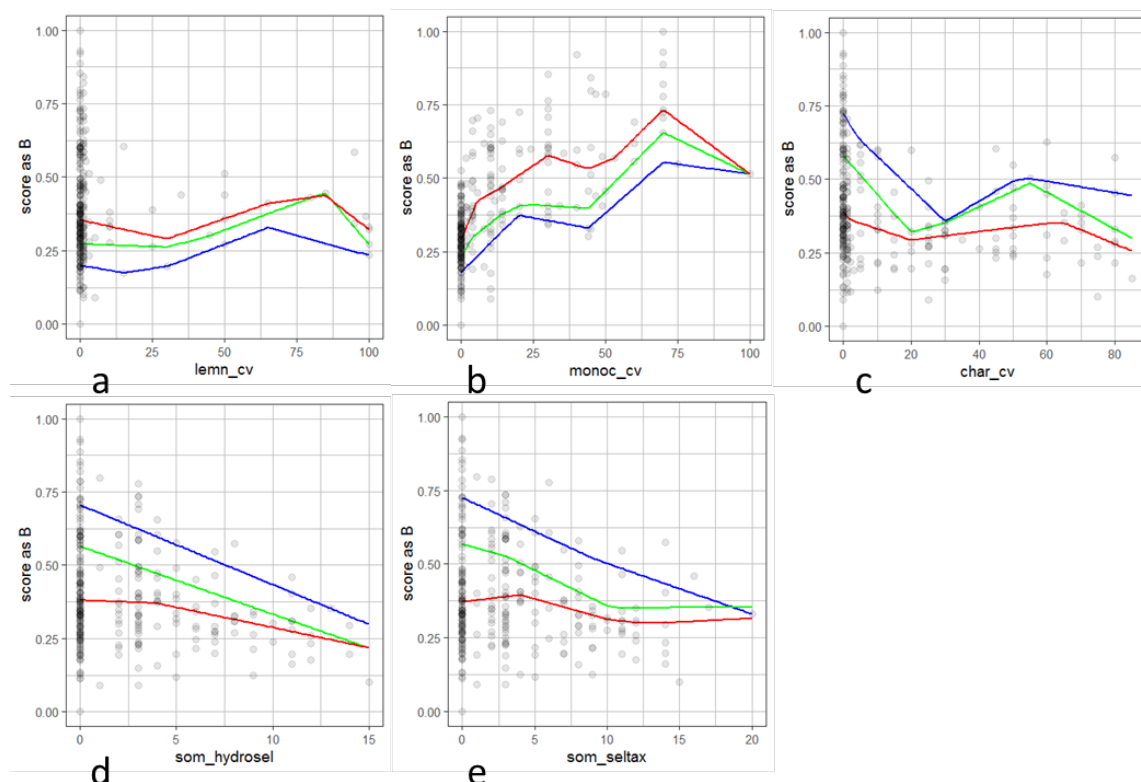
Voor score as B zijn er veel minder uitgesproken wijzigingen in de relaties met mogelijke indicatoren (Figuur 4.11). Wat *lemn_cv* betreft is er pas vanaf meer dan ca. 30-40 % een neiging naar iets hogere scores (Figuur 4.11 a). De 10- en 25-percentielen voor *monoc_cv* suggereren sterker dat een waarde van 20 % voor deze variabele best niet overschreden wordt (Figuur 4.11 b). Bij meer dan 50 % springen de scores verder de hoogte in. Een sterkere relatie van as B scores met *monoc_cv* ligt voor de hand (zie 4.4). De bedekking van kranswieren in verhouding tot score as B lijkt een gelijkaardig patroon te vertonen als *subm_cv* met as A. Eerst een afname bij de hoogste percentielen, vervolgens een toename (Figuur 4.11 c). Voor *som_hydrosel* is er enkel bij de mediaan een geringe verandering in hellingsgraad bij een totaal van 4 (Figuur 4.11 d) en bij *som_seltax* vlakt het bovenste kwartiel af bij een totaal van 10; de mediaan daalt lichtjes vanaf 4 (Figuur 4.11 e).



Figuur 4.10 Gesegmenteerde kwantielregressies voor score as A ten opzichte van geselecteerde LSVI-variabelen (duin). a-d 10-percentiel blauw, 25-percentiel groen, 50-percentiel rood. e-i 90-percentiel blauw, 75-percentiel groen, 50-percentiel rood.

	<i>hout_cv</i>	<i>over_cv</i>	<i>lemn_cv</i>	<i>monoc_cv</i>	<i>subm_cv</i>	<i>char_cv</i>	<i>algen_cv</i>	<i>pvi</i>	<i>som_hydrosel</i>	<i>aantal_hydrosel</i>	<i>som_niethydrosel</i>	<i>aantal_niethydrosel</i>	<i>som_seltax</i>	<i>aantal_seltax</i>	<i>trans</i>	<i>slib</i>
<i>hout_cv</i>		<0,001	ns	0,035	0,002	0,024	ns	0,002	0,020	0,017	0,030	0,022	0,005	0,004	ns	0,001
<i>over_cv</i>	0,53		<0,001	0,005	<0,001	0,010	ns	0,000	0,008	0,013	0,018	0,020	0,002	0,002	ns	<0,001
<i>lemn_cv</i>	0,04	0,33		0,049	0,038	ns	ns	ns	ns	ns	0,023	0,018	0,013	0,017	ns	<0,001
<i>monoc_cv</i>	-0,13	-0,17	-0,12		ns	ns	ns	ns	ns	ns	<0,001	<0,001	ns	ns	ns	ns
<i>subm_cv</i>	-0,19	-0,24	-0,13	-0,03		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	ns	ns	<0,001	<0,001	ns	ns
<i>char_cv</i>	-0,14	-0,16	-0,09	-0,06	0,57		ns	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	ns	ns
<i>algen_cv</i>	-0,1	-0,11	0	-0,09	0,44	0,03		<0,001	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>pvi</i>	-0,19	-0,22	-0,09	0,01	0,80	0,45	0,41		<0,001	<0,001	ns	ns	<0,001	<0,001	0,010	ns
<i>som_hydrosel</i>	-0,14	-0,16	-0,12	-0,04	0,42	0,52	0,02	0,25		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	ns	0,013
<i>aantal_hydrosel</i>	-0,15	-0,15	-0,1	-0,02	0,4	0,47	0,06	0,23	0,96		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	ns	0,048
<i>som_niethydrosel</i>	-0,13	-0,15	-0,14	0,25	0,08	0,25	-0,02	0,05	0,24	0,22		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
<i>aantal_niethydrosel</i>	-0,14	-0,14	-0,14	0,25	0,1	0,24	-0,03	0,09	0,24	0,23	0,91		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
<i>som_seltax</i>	-0,17	-0,19	-0,15	0,06	0,38	0,53	0,01	0,23	0,93	0,88	0,59	0,56		<0,001	ns	<0,001
<i>aantal_seltax</i>	-0,18	-0,18	-0,15	0,09	0,37	0,48	0,04	0,23	0,89	0,91	0,57	0,61	0,96		ns	0,001
<i>trans</i>	0,04	0,03	0,03	0,08	0,10	0,06	0,01	0,16	0,01	0	0,20	0,22	0,09	0,09		<0,001
<i>slib</i>	0,19	0,27	0,39	-0,04	-0,06	-0,11	0,03	0,01	-0,15	-0,12	-0,21	-0,23	-0,21	-0,20	-0,25	

Tabel 4.4 Pearson-correlatie (onderste helft) met significantie (bovenste helft; ns: $P > 0,05$) van de potentiële LSVI-criteria voor de 286 duin-opnamen.



Figuur 4.11 Gesegmenteerde kwantielregressies voor score as B ten opzichte van geselecteerde LSVI-variabelen (duin). a, b 10-percentiel blauw, 25-percentiel groen, 50-percentiel rood. c-e 90-percentiel blauw, 75-percentiel groen, 60-percentiel rood.

4.7. KEUZE VAN GRENSWAARDEN

De keuze van ecologisch zinvolle en praktische grenswaarden is niet voor alle variabelen even gemakkelijk. Voor *hout_cv* en voor *over_cv* is een bedekking van minder dan 10 % een vrij evidente keuze. Deze variabelen weerspiegelen zowel vergevorderde successie als de negatieve invloed die beschaduwning en bladval, resp. vanwege struiken en bomen in en rond de plas, kunnen uitoefenen. Ook is er vanaf een bepaalde waarde minder winddynamiek en verminderde habitatheterogeniteit te verwachten. De waarden zijn niet in die mate gecorreleerd dat een van beide overbodig wordt en beide indicatoren zijn ook wat mogelijke effectrelaties betreft niet volledig inwisselbaar. Kroosbedekking zal enerzijds een indicatie zijn van eutrofiëring en anderzijds, door o.a. lichtbeperking, zelf een negatieve impact op ondergedoken vegetatie uitoefenen. Mogelijk is dit de aanleiding tot de getrapte respons van deze variabele, met een eerste verandering bij een betrekkelijk laag bedekkingspercentage (ca. 5 %) en een tweede bij meer beduidende bedekking (30-40 %). Mede omdat een kroosdek ook zeer snel kan uitbreiden, is het raadzaam om de laagste waarde (5 %) als grenswaarde te gebruiken. De bedekking van robuuste monocotylen is zowel een teken van (versnelde) successie, als van meer homogene habitatstructuur en een minder typische soortensamenstelling (zie 3.1.1, 3.1.2.1.2). Aan een meer bescheiden waarde van *monoc_cv* kunnen plassen evenwel een grotere habitatheterogeniteit ontleen die verrijkend werkt. Ook hier is een snelle klonale uitbreiding mogelijk, zodat een betrekkelijk geringe bedekking van 20 % de betere keuze lijkt. Submerse vegetatie kan in minder voedselrijke systemen de nutriëntenhuishouding en het lichtklimaat in gunstige zin beïnvloeden en is als habitatkenmerk ontegensprekelijk een belangrijk gegeven. Er is een aanzienlijk verschil in de knippunten die voor de 10- en 25-percentielen worden bekomen: 5 versus 25 % bedekking. Positieve eigenschappen van ondergedoken vegetatie zijn pas bij hogere bedekking te verwachten; 25 % lijkt hiervoor een minimum. De minst kritische waarde is

vergelijkbaar met de bedekking die voor *char_cv* gesuggereerd wordt. Een bedekking van 5 % voor *subm_cv* is redundant met de waarde die voor het kranswierencriterium in aanmerking kan komen en de sterke correlatie tussen beide variabelen is reeds aangehaald. Daarom kunnen beide criteria beter als alternatieven opgevat worden, waarbij ofwel aan een hogere submerse bedekking (25 %) voldaan dient te worden, ofwel aan het bedekkingscriterium van 5 % kranswieren. Hiermee zijn zowel de initiële pioniervegetaties van kranswieren in jongere en/of dynamische systemen met goede potenties, als meer gerijpte en functioneel effectievere onderwatervegetaties te vatten als aspecten van een gunstige LSVI. Dat voor *char_cv* een lagere bedekking dan voor *subm_cv* kan volstaan is best aannemelijk als men rekening houdt met de snelle aangroei die kranswieren in de loop van het jaar kunnen vertonen. Doordat ze snel tot uitbreiding komen (of wintergroen blijven zoals *Chara hispida*) kunnen ze de in de waterkolom en –bodem beschikbare nutriënten al in het voorjaar in hun biomassa sekwestreren. Tevens bevorderen ze de precipitatie van fosfor als weinig oplosbare calciumverbindingen en verminderen ze de beschikbaarheid van voedingsstoffen door de sedimentatie van zwevende deeltjes sterk te versnellen. Hun dichte groei bemoeilijkt ook de kieming en uitbreiding van andere soorten, zodat ze successie vertragen en in kleinere watervolumes zijn allelopatische effecten evenmin uitgesloten.

Hoewel er maar een zwakke aanduiding is van een discontinue respons langs de SVI-gradiënt is het niet opportuun om criteria die rechtstreeks het soortenspectrum aanspreken volledig achterwege te laten. Dit zou niet volledig tegemoet komen aan de vereisten die aan een gunstige staat gesteld worden (zie 4.1) en een uitzondering vormen bij de beoordeling van de LSVI. Wat typische soorten betreft is er een iets beter signaal indien strikt aquatische soorten en oeverplanten afzonderlijk worden bekeken, dan wanneer ze samen worden genomen (*som_seltax*). Ook qua gerealiseerde abundantiescores is de vergelijkbaarheid tussen beide minder goed, zodat een scheiding plausibel is. Indien 'one out, all out' wordt toegepast met de gesuggereerde drempelwaarden van minstens 6 voor *som_hydrosel* en 3 voor *som_niethydrosel*, is de beoordeling zeer streng; minder dan 5 % van de opnamen voldoet dan aan alle voorwaarden (Tabel 4.5). Het aandeel stijgt tot bijna 20 % indien slechts aan een van beide criteria voldaan dient te worden. Idealiter zou concordantie voor beide groepen verwacht mogen worden, maar meer kritische soorten zijn in Vlaamse duinplassen numeriek niet goed vertegenwoordigd. Hun doorgaans geringe grootte (gemiddeld 419 m², Tabel 2.6) en een doorgaans hogere alkaliniteit kunnen dit mee verklaren, maar ook de regionale soortenpool is eerder beperkt (*i.c.* verarmd, zie 3.1.1). De meer veeleisende benadering waarin aan beide criteria wordt voldaan kan daarom wellicht eerder als beheerstreefdoel, dan als een vereiste voor een gunstige LSVI worden opgevat. Daar tegenover staat dat het voldoen aan de voorwaarden voor zowel hydrofyten als niet-hydrofyten, ook als een positieve eigenschap van grotere ruimtelijke samenhang beschouwd zou kunnen worden.

Tabel 4.5 geeft eveneens het aandeel als gunstig beoordeelde *odp*-opnamen. Niet onverwacht is het aandeel opnames dat aan de criteria *monoc_cv*, *char_cv* of typische soorten voldoet kleiner in deze overgangszone dan in *duin*. Voor ondergedoken vegetatie geldt het tegenovergestelde. De reden hiervoor ligt blijkbaar niet bij het ontwikkelingsstadium van de vegetatie (het aandeel in de jongste leeftijdsklasse is groter in *odp* dan in *duin*, cf. Tabel 2.5), maar wellicht eerder bij een meer permanent en/of voedselrijker karakter, waardoor hogere bedekkingen frequenter gerealiseerd worden. Tenzij zowel aan de typische hydrofyten als aan de niet-hydrofyten eisen gesteld worden, leidt de combinatie van alle criteria hier tot een kleinere proportie met een gunstige LSVI (6,7 %) dan bij *duin*, wat volledig in de lijn van verwachtingen ligt.

Tabel 4.6 geeft de combinatie van grenswaarden waarbij een gunstige lokale staat van instandhouding kan worden aangenomen en hun relatie tot de verschillende criteriagroepen. De meeste criteria kunnen daarbij, in meer of mindere mate, tot een oordeel over meerdere aspecten van de LSVI bijdragen. De kroosbedekking (*lemn_cv*), bijvoorbeeld, zegt iets over mogelijke

eutrofiëring (verstoring), maar eveneens over de opbouw (gelaagdheid) en het successiestadium van de vegetatie (structuur) en de soortensamenstelling (vegetatie). Soms is dit onderscheid zelfs niet zo evident. Overhangende bomen en struiken (*over_cv*) kan opgevat worden als een structuurcriterium, maar ook als een verstoring vanuit de omgeving. Ook het onderscheid tussen verticale en horizontale structuurvariabelen is een kwestie van opvatting. Criteria die verband houden met een afname van karakteristieke kenmerken als gevolg van successie worden tot de verticale structuur gerekend, bijvoorbeeld de bedekking van bomen en struiken (*hout_cv*).

criterium	nr.	voldaan <u>duin</u> (%) N = 268	<u>duin</u> additief (%)	voldaan <u>odp</u> (%) N = 30	<u>odp</u> additief (%)
<i>hout_cv</i>	1	93,7		90,0	
<i>over_cv</i>	2	91,4	89,6 (1-2)	96,7	90,0 (1-2)
<i>lemn_cv</i>	3	89,9	82,5 (1-3)	83,3	73,3 (1-3)
<i>monoc_cv</i>	4	80,2	63,4 (1-4)	46,7	40,0 (1-4)
<i>subm_cv</i>	5	50,7	29,9 (1-5)	76,7	40,0 (1-5)
<i>char_cv</i>	6	35,8	5,2 (1-6)	16,7	13,3 (1-6)
<i>som_niethydrosel</i>	7	16,8	1,9 (1-7)	13,3	6,7 (1-7)
<i>som_hydrosel</i>	8	16,4	0,4 (1-8)	10,0	6,7 (1-8)
<i>subm_cv</i> OF <i>char_cv</i>	9	57,5	39,2 (1-4, 9)	26,7	13,3 (1-4, 9)
<i>som_hydrosel</i> OF <i>som_niethydrosel</i>	10	27,6	18,3 (1-4, 9-10)	16,7	6,7 (1-4, 9-10)
<i>som_hydrosel</i> EN <i>som_niethydrosel</i>	11	5,6	4,1 (1-4, 9, 11)	6,7	6,7 (1-4, 9, 11)

Tabel 4.5 Aandeel opnamen dat voldoet aan de mogelijke criteria voor duin en odp. De vierde en zesde kolom geven het percentage dat voldoet bij combinatie van de criteria tussen haakjes die door de volgnummers uit de tweede kolom zijn aangegeven.

criterium en grenswaarde	vegetatie	habitatstructuur	verstoring
<i>hout_cv</i> ≤ 10 %	-	X (verticaal)	-
<i>over_cv</i> ≤ 10 %	-	X (verticaal)	X
<i>lemn_cv</i> ≤ 5 %	x	x (verticaal)	X
<i>monoc_cv</i> ≤ 20 %	x	X (verticaal)	x
<i>subm_cv</i> ≥ 25% of <i>char_cv</i> ≥ 5 %	x	X (horizontaal)	x
<i>som_hydrosel</i> ≥ 6 of <i>som_niethydrosel</i> ≥ 3	X	x	x
invasieve soorten (excl. lemniden): afwezig	-	-	X

Tabel 4.6 Relatie van de LSVI-criteria tot de drie criteriagroepen (X in eerste instantie, x tevens) en combinatie van grenswaarden voor een gunstige LSVI.

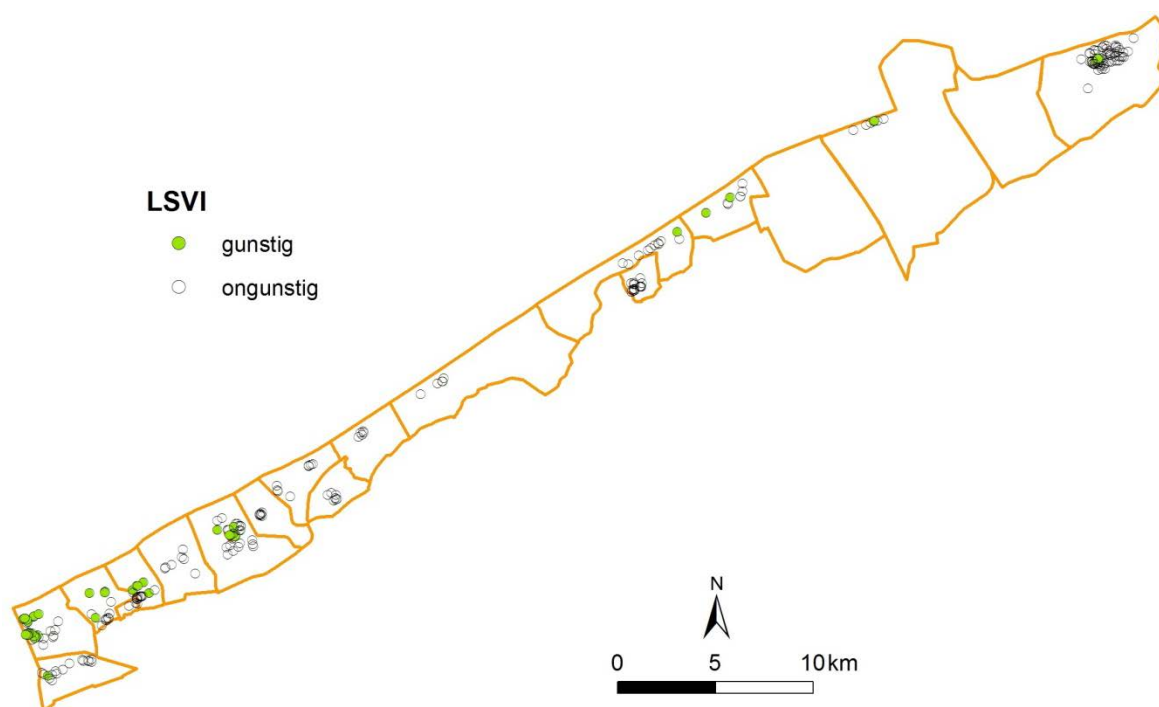
Teruggrijpend naar 4.1 wordt het voorlopige karakter van de gekozen grenswaarden nogmaals beklemtoond. Zowel de grenswaarden als de gekozen beheerstrategie kunnen op iteratieve wijze verder worden getest en aangepast (cf. Baho et al. 2017).

Een aspect dat in de beoordeling van 2190_a volgens Tabel 4.6 niet aan bod komt, is de relatie van het subtype tot het semiterrestrische subtype 2190_mp 'duinpannen met kalkminnende vegetaties'. Situaties waarin 2190_a een ruimtelijk geheel vormt met 2190_mp en waarin de hydrosere volledig tot uiting kan komen, zijn structureel en functioneel vollediger en vanuit morfogenetisch oogpunt 'natuurlijker', dan deze waarin het subtype geïsoleerd en buiten zijn natuurlijke omgevingscontext voorkomt. Analooq met het habitattype 'Dystrofe natuurlijke poelen en meren', waar contact met oligotroof en zuur overgangsveen als voorwaarde voor een gunstige LSVI wordt gesteld (Leyssen et al. 2020), zou een dergelijke overgang eveneens voor 2190_a een criterium voor een gunstige horizontale structuur kunnen zijn. Ook voor 2190_mp houdt een graduele overgang naar 2190_a een

meerwaarde in. Toch is aanwezigheid van beide componenten niet nodig om voor dit subtype van een gunstige LSVI te kunnen spreken, omdat de semiterrestrische vorm van het habitat evenzeer zonder het aquatische aspect op natuurlijke wijze gevormd kan worden en (mits beheer) duurzaam aanwezig kan blijven. Als bijkomende voorwaarde voor een gunstige LSVI voor 2190_a valt de aanwezigheid van een graduele overgang naar omgevend 2190_mp, of op zijn minst een ruimtelijke inbedding hierin (wat voor de overgrote meerderheid van de plassen reeds het geval is), echter alleszins wel te overwegen.

4.8. SPREIDING VAN DE 'GUNSTIGE LSVI'

Al bij al scoren 55 opnamen (18,5 %) gunstig bij toepassing van de criteria in Tabel 4.6 (excl. de inbedding in 2190_mp en het aspect ruimtelijke samenhang; zie 4.9), maar deze zijn niet gelijkmatig gespreid over de gehele duingordel⁴⁷. **Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** toont hun verspreiding en sterke clustering.



Figuur 4.12 Verspreiding van 2190_a-opnamen met een gunstige LSVI.

DHE, DOP, IJZ, LEP, MID, SBE en WAD ontberen poelen met een gunstige LSVI. Ook in ZWI, BRE en CAB is het aandeel laag (<10 %; Tabel 4.7). Dit contrasteert sterk met HAN en WES, waar ca. 50 % van de opnamen als gunstig opgevat kan worden. In HOS, NOD, TYD, BDH en ZEB betreft het ca. 1/4^e à 1/5^e.

⁴⁷ Waarvan drie herhalingen, zodat het 53 afzonderlijke (deel)plassen betreft. Samen vertegenwoordigen deze een oppervlakte van slechts 1,5 ha. Dit staat tegenover 228 (deel)plassen met een gezamenlijke oppervlakte van 19,7 ha in ongunstige toestand.

De oppervlakte van deze opnamen is doorgaans klein (gemiddeld 164 m²), het water nooit dieper dan 1,5 m (gemiddeld 0,61 m) en in 78 % van de gevallen is er bodemzicht. Bij 89 % is er hooguit 10 cm slib en slechts een keer is er een dikkere sliblaag (tot 30 cm) aanwezig⁴⁸; klei valt maar bij 14 % te

deelgebied	aantal opnamen	aandeel opnamen (%)	aandeel poelen (%)
CAB	1	3	4
WES	24	49	59
HOS	4	19	22
NOD	7	25	29
TYD	5	16	17
HAN	4	50	50
BRE	1	9	9
BDH	2	20	25
ZEB	2	22	22
ZWI	2	2	2

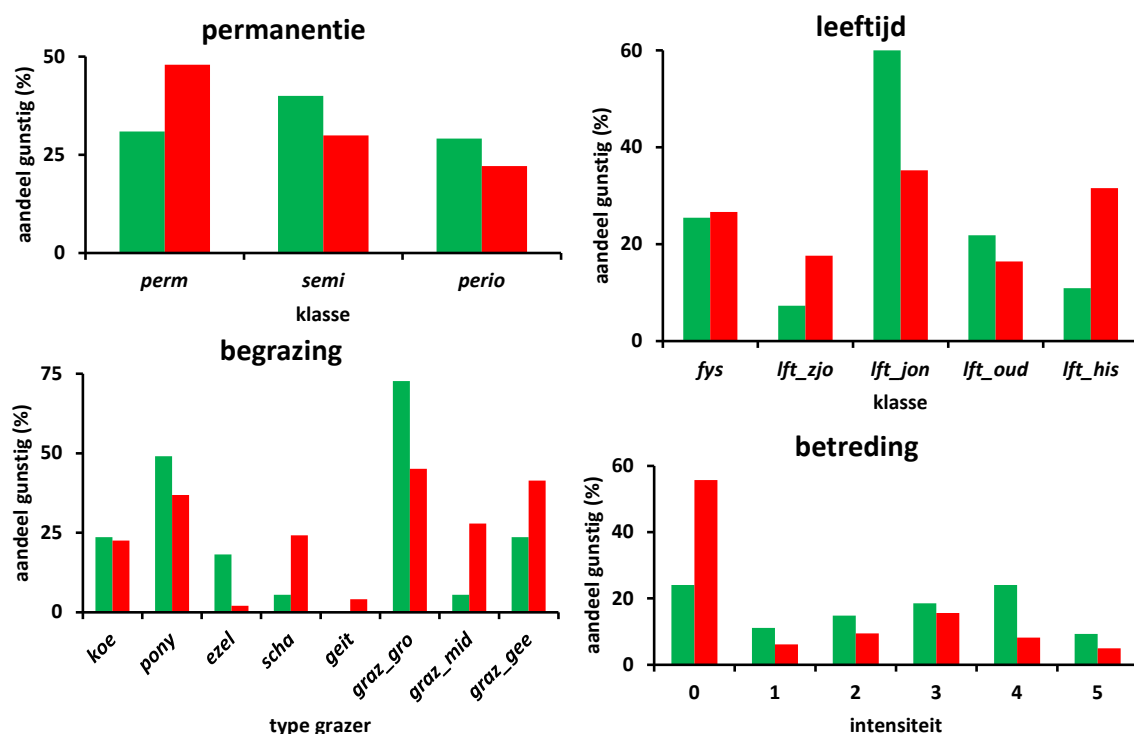
Tabel 4.7 Verdeling van gunstig beoordeelde 2190_a-opnamen over de deelgebieden.

bespeuren. Hoewel er in verhouding iets meer blijvend waterhoudende plassen een ongunstige LSVI hebben (Figuur 4.13), is het verschil te klein opdat de graad van permanentie een duidelijk verschil zou uitmaken ($X^2 = 5,3$, $df = 2$, $P = 0,07$). De leeftijdsverdeling is echter niet homogeen (Fishers exacte test $P = 0,0003$). De jonge leeftijdsgroep is met 69 % aanzienlijk beter vertegenwoordigd dan de andere leeftijdsklassen bij een gunstige LSVI; bij de ongunstige is het aandeel van *lft_jon* slechts 35 %. De jongste en oudste leeftijdsklassen tonen juist het omgekeerde patroon. De *post hoc* vergelijkingen wijzen op verschillen bij zowel de jonge als historische leeftijdsgroep (Fishers exacte test, P_{Holm} respectievelijk = 0,003 en 0,005). Zowel bij gunstige als ongunstige opnamen is er bij een kwart sprake van fysische verstoring. Omdat de aanwezige grazers niet onderling exclusief zijn, is enkel de homogeniteit van de verdelingen volgens grootte vergeleken, waarbij het gezamenlijk voorkomen van grote en middelgrote grazers als een aparte groep is genomen. De globale Fisher-toets duidt hierbij op beduidende verschillen ($P = 5 \times 10^{-7}$) en *d post hoc* testen geven voor alle groepen een onderscheid aan (*graz_gro* $P_{Holm} = 3 \times 10^{-7}$; *graz_mid* $P_{Holm} = 0,04$; *graz_gro+graz_mid* $P_{Holm} = 0,02$; *graz_gee* $P_{Holm} = 0,03$). Bij een gunstige LSVI zijn schapen of geiten amper of niet aanwezig en pony's (49 %) dubbel zo vaak als runderen of ezels; 23 % van deze opnamen wordt niet begraasd. Bij een ongunstige toestand zijn de middelgrote grazers goed voor 1/4^e van de opnamen en ligt het aandeel van pony's (37 %) en vooral ezels (2 %) merkbaar lager. Hier zijn grazers afwezig in meer dan 40 % van de gevallen. Voor het aandeel runderen is er geen verschil tussen beide groepen: het gaat telkens over ca. 20 %. Samenvattend: (grote) grazers en meer bepaald pony's en ezels, zijn beter vertegenwoordigd bij een gunstige LSVI. Wat betredingsintensiteit betreft zijn de proporties evenmin vergelijkbaar (Fishers exacte test $P_{sim} = 0,0005$ ⁴⁹). Bij *betr0* is de LSVI vaker ongunstig (Fishers exacte test, $P_{sim_Holm} = 0,0001$) en bij *betr4* vaker gunstig (Fishers exacte test, $P_{sim_Holm} = 0,015$). Men ziet ofwel helemaal geen, of een vrij sterke activiteit van grazers bij ongeveer 1/4^e van de gunstige opnamen, maar bij minder dan 10 % de hoogste intensiteitsscore. Het positieve effect van begrazing op de LSVI komt ook hier dus duidelijk tot uiting en dit nog het meest uitgesproken bij een eerder intensief karakter.

⁴⁸ Oppervlakte (Kruskal-Wallis $X^2 = 12,3$, $P = 0,0004$), omtrek (Kruskal-Wallis $X^2 = 10,9$, $P = 0,001$) en afstand tot nabijge poelen (*af3*; Kruskal-Wallis $X^2 = 4,7$, $P = 0,03$) neigen kleiner te zijn bij een gunstige dan bij een ongunstige toestand.

⁴⁹ Kans op basis van Monte Carlo simulatie met 2000 herhalingen.

Een gunstige LSVI is geen generieke doelstelling. De SVI van een habitattype wordt reeds als gunstig beschouwd indien de LSVI voor 75 % van de (beoordeelde) oppervlakte als gunstig wordt beoordeeld. Het geringe aandeel 2190_a met een gunstige LSVI –slechts 7,6 % van de beoordeelde oppervlakte –wijst er echter op dat de afstand tot dit doel nog zeer aanzienlijk is. Ook uit hoofdstuk 3 blijkt duidelijk dat er een vrij sterk verband kan zijn tussen de LSVI en het gevoerde beheer. Een maximale oppervlakte van 25 % 2190_a in ongunstige staat biedt meer dan voldoende ruimte om, door een beheer zoals ingegeven door de in 3.1.2.2.2 en 3.1.2.2.6 besproken bevindingen, of zelfs nulbeheer, naar een hogere β -diversiteit toe te werken waarmee de verscheidenheid van het duingebied in zijn geheel naar een optimaal niveau getild kan worden, zonder dat de gunstige SVI in het gedrang komt. Foto's 1-10 geven enkele voorbeelden van plassen met een ongunstige LSVI, hetzij door het nog ontbreken van enige vegetatie vanwege een te jeugdige leeftijd (Foto 1), het ontbreken van habitattypische soorten (Foto 2), degradatie vanwege overbetreding (Foto's 3-5), te ver gevorderde successie (Foto's 6-9), of een combinatie van voorgaande (Foto 10). Elk op zich kan hier, mits een beperkte vertegenwoordiging, nog in meer of mindere mate aan de verscheidenheid bijdragen.



Figuur 4.13 Verdeling van het aantal opnamen in duinpoelen (duin+odp; N = 299) met een gunstige (groen) en een ongunstige (rood) LSVI volgens permanentie, fysische verstoring en leeftijdsklasse, grazertype en betredingsintensiteit.

4.9. BEOORDELEN VAN DE RUIMTELIJKE SAMENHANG

Voor bijna alle habitat(sub)typen zijn bepaalde oppervlaktevoorwaarden gesteld als criteria voor de evaluatie van de ruimtelijke samenhang (Oosterlynck et al. 2020). Deze waarden werden door Bal et al. (2001) afgeleid als de minimaal benodigde oppervlakte van een habitattype om er gemiddeld 50 % (B-status) of 75 % (A-status) van het aantal potentieel zich voortplantende faunadoelsoorten (voor 2190 enkel rugstreeppad) in stand te kunnen houden en enigszins aangepast door Poelmans et al. (2015) en Paelinckx et al. (2020b). Bij gebrek aan een referentiekader om grenswaarden voor vorm en afstand, gebruiken Paelinckx et al. (2020b) deze waarden om de minimale grootte van functionele

habitatclusters⁵⁰ en de nodige habitatoppervlakte te bepalen. Door Provoost et al. (2020b) zijn voor 2190_a grotere oppervlakten voor de ruimtelijke samenhang voorgesteld (resp. habitatclusteroppervlakte > 50 ha⁵¹, specifieke habitatoppervlakte in een habitatcluster > 5 ha), dan voor de overige habitattypen van stilstaand water (resp. habitatclusteroppervlakte > 5 ha, specifieke habitatoppervlakte in een habitatcluster > 1 ha; Leyssen

et al. 2020). De vraag stelt zich of voor kleinere landschapselementen, zoals veruit de meeste Vlaamse duinwateren, de oppervlakte van habitatclusters⁵² en geschikt habitat wel de enige criteria mogen zijn. Het lijkt er alleszins op dat ook de isolatiegraad en het aantal habitatlocaties binnen een bepaalde afstand de diversiteit van de vegetatie beïnvloeden (zie 3.1.2.2.1, 3.1.2.2.2). In dit rapport is geen onderzoek naar mogelijke criteria voor ruimtelijke samenhang verricht en dit blijft een aandachtspunt voor de toekomst.

⁵⁰ Een functionele habitatcluster omvat de verwante biotootypes, die zich op een voor de typische soorten *s.l.* van het habitatype overbrugbare afstand bevinden, en die de habitatvereisten of hulpbronnen van deze soorten (rusten, foerageren en voortplanten) voldoende herbergen (naar Paelinckx et al. 2020b, p. 39).

⁵¹ Geldt enkel in de voor het habitatype essentiële en zeer belangrijke gebieden volgens de G-IHD.

⁵² Voor 2190 omvatten deze tevens alle niet door duindoornstruweel of bos bepaalde duinhabitattypen (2110 t.e.m. 2150, 2170), evenals het kranswierhabitat, type 3140 (Paelinckx et al. 2020b).

Foto's 1-10 Voorbeelden van duinplassen met een ongunstige lokale staat van instandhouding.



5 SYNTHESE

5.1 HISTORISCHE WAARNEMINGEN

Waarnemingen in de tweede helft van de 19^e en de eerste decennia van de 20^e eeuw illustreren verschillen tussen de vegetatie van polderwateren en duinplassen. De andere soortensamenstelling en minder robuuste groei van bepaalde soorten in de duinplassen worden geweten aan de geringe voedselrijkdom van het duinzand. In de duinen zelf, worden verschillen genoteerd tussen enkel 's winters geïnundeerde depressies en meer permanente watertjes. Begrazing door runderen beïnvloedt de soortensamenstelling van die laatste in aanzienlijke mate. Oudere waarnemingen geven aan dat volgende soorten min of meer frequent in de begroeiing van relatief weinig gestoorde Vlaamse duinpoelen voorkwamen (soorten die niet in de voor dit rapport gebruikte opnamen voorkomen zijn met * aangeduid): *Agrostis stolonifera*, *Anagallis tenella**, *Apium inundatum**, *Baldellia ranunculoides**, *Bolboschoenus maritimus*, *Callitriche hamulata**, *Carex arenaria*, *Carex acuta/riparia* (vermoedelijk laatstgenoemde), *C. trinervis*, *C. oederi*, *Chara contraria*, *C. globularis*, *C. hispida*, *C. vulgaris*, *Cladium mariscus**, *Eleocharis palustris*, *Eleocharis multicaulis**, *Equisetum fluviatile**, *Equisetum palustre*, *Eriophorum angustifolium**, *Galium palustre*, *Groenlandia densa*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Hippuris vulgaris*, *Isolepis setacea*, *Juncus articulatus*, *Littorella uniflora**, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Mentha aquatica*, *Menyanthes trifoliata*, *Myosotis cespitosa*, *Myriophyllum alterniflorum**, *Myriophyllum verticillatum**, *Nasturtium officinale**, *Nitella translucens**, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton alpinus**, *Potamogeton coloratus*, *P. gramineus**, *P. natans*, *P. perfoliatus**, *P. mucronatus**, *P. pusillus*, *Potentilla anserina*, *Prunella vulgaris**, *Ranunculus baudotii*, *R. flammula*, *R. lingua**, *R. repens*, *Samolus valerandi*, *Schoenus nigricans**, *Sium latifolium**, *Valeriana dioica**, *Veronica scutellata**. Soorten uit minder sterk gebufferd water, zoals *E. multicaulis*, *Callitriche hamulata*, *Myriophyllum alterniflorum* en *Potamogeton gramineus*, kwamen slechts zeer plaatselijk en wellicht enkel in meer venige situaties voor. Voor het optreden van eutrafente soorten was een bepaalde mate van vermessing door grote grazers bepalend; de soortenrijkdom nam hierbij toe.

5.2 ACTUELE VEGETATIE

5.2.1 Zijn duinpoelen anders?

Om te achterhalen of duinplassen heden ten dage nog steeds een kenmerkende vegetatie vertonen werden ze vergeleken met plassen in het aangrenzende poldergebied. In de duinregio zelf is een onderscheid gemaakt tussen plassen met getij-involed, deze gelegen op opgehoogde gronden, watertjes uit de duin-polder overgangszone en die in het duinkerngebied. Uit de soortensamenstelling en de vertegenwoordiging van soortenkenmerken blijkt dat er nog steeds een aantal verschillen zijn tussen deze vijf 'edafische' poeltypen. Poelen die aan een sterkere zoutinvloed zijn blootgesteld (getij) zijn, niet onverwacht, het meest afwijkend van alle andere. De verschillen tussen de overige typen zijn heden eerder beperkt. De vegetatie van watertjes in het overgangsgebied tussen duinen en polders, odp, kan qua samenstelling als een overgang tussen deze twee worden beschouwd.

Vegetaties van poelen in het duingebied, inclusief de overgangszone (duin+odp), wijken af van deze in polderpoelen (= gelegen in het kustpolderdistrict) door:

- eerder beperkte verschillen in soortensamenstelling;

indeling	kenmerk / klasse	ordinale abundantie	hoeveelheid 2
levensvormen	<i>hct</i>	duin > odp	duin > odp
groeivormen	<i>gnhe</i>	-	odp > duin
	<i>floa</i>	odp > duin	odp > duin
attribuutgroepen Willby et al. (2000)	<i>fg11</i> ¹	-	duin > odp
	<i>fg19</i> ²	odp > duin	odp > duin
overleving	<i>per</i>	-	duin > odp
	<i>perr</i>	-	odp > duin
groeihogte niet-waterplanten	<i>hei5</i>	odp > duin	odp > duin
	<i>hei6</i>	-	odp > duin
groeihogte waterplanten	<i>hei4</i>	duin > odp	duin > odp
bestuivingswijzen	<i>anga</i>	odp > duin	odp > duin
geslachtsverdeling	<i>poga</i>	odp > duin	odp > duin
	<i>moic</i>	odp > duin	-
klonale voortplanting	<i>fra</i>	odp > duin	odp > duin
verspreidingswijzen	<i>enz</i>	duin > odp	duin > odp
aantal verspreidingswijzen	<i>dis</i>	duin > odp	-
diasporengrootte	<i>s3</i>	-	odp > duin
standplaatsindicatie Ellenberg	<i>N</i>	odp > duin	odp > duin
	<i>Z</i>	-	duin > odp
CSR-strategie niet-waterplanten	<i>CSRg</i>	duin > odp	duin > odp
	<i>Cgg</i>	-	odp > duin
CSR-strategie waterplanten	<i>CRg</i>	odp > duin	-
	<i>Cgg</i>	-	odp > duin
urbaniteit niet-waterplanten	<i>urb1</i>	duin > odp	duin > odp
hemerobie niet-waterplanten	<i>mhe</i>	-	duin > odp
	<i>phe</i>	odp > duin	-

Tabel 5.1 Verschilpunten tussen duin en odp, met aanduiding welke groep een betere vertegenwoordiging vertoont. ¹ Lage kruiden van tijdelijk overstroomde standplaatsen, ² hydrochariden.

voorzien waarin beide tot hun recht kunnen komen. Om een 'optimale balans' tussen beide te kunnen verkrijgen zijn er niettemin enkele voorwaarden. De leeftijd van een poel is daarbij zowat het meest doorslaggevend. Poelen met een fysische leeftijd tussen 3 en 10 jaar hebben de hoogste α -diversiteit (3 à 5 jaar is ideaal). Ze zijn minstens een drietal dm diep, maar een oppervlakte van ca. 1000 m² of een omtrek van 100 m is al voldoende. Hun afstand tot andere poelen is best ook niet te groot. Hoewel de densiteit van poelen niet volledig los staat van hun leeftijd (zie 3.1.3.1.2.1), lijkt het er op dat sterkere isolatie ook onafhankelijk hiervan een lagere soortenrijkdom en abundantie van aandachtsoorten bewerkstelligt. Organisch slib is best maar beperkt aanwezig (cf. bladval en leeftijd). Ze zijn helder en voor ongeveer de helft begroeid, maar zo min mogelijk door bomen of struiken. Ook rondom zijn die schaars. Draadwieren bedekken minder dan een derde en er is weinig of geen kroos. Kranswieren zijn ruim aanwezig en bedekken tot ca. 40 %. Er is ook sprake van enige betreding. Begrazing door paarden is het gunstigst voor de verscheidenheid, schapen lijken eerder nadelig. Een voor de hand liggende verklaring is dat deze laatste, in tegenstelling tot pony's, minder geneigd zijn om zich in het water begeven (McBride et al. 2011), zodat de emerse vegetatie er minder wordt ingekort en de waterbodem minder wordt verstoord. Veranderingen in het waterpeil kunnen er voor zorgen dat dit ook in de oevervegetatie nog enigszins doorwerkt, maar voor langdurig droogvallende delen gaat dit minder op. De grotere en diepere trapgaten die ontstaan door de hoeven van paarden zorgen daar wellicht voor betere vestigingskansen dan de meer uniforme verdichting van de bodem door schapen. Ook de andere spreiding van mest, voedselvoorkeur en andere verschillen tussen deze dieren met betrekking tot hun rol als verspreiders van diasporen kunnen echter een rol spelen. Cosyns et al. (2005), bijvoorbeeld, vonden een hoger kiemingssucces voor de uitgescheiden zaden

van een aantal planten bij paarden en ezels dan bij schapen. Paarden en schapen lijken evenwel met mest een vergelijkbaar aantal soorten te kunnen transporteren, ezels aanzienlijk minder (Hoffmann et al. 2005). Droogval en aanwezigheid van klei zullen de diversiteit van de verschillende vegetatiecomponenten (niet-waterplanten, vaatwaterplanten, kranswieren) verschillend beïnvloeden.

Poelen met een uitzonderlijk diverse vegetatiesamenstelling dragen het meest bij aan de diversiteit van het duingebied in zijn geheel; ze verdienen extra aandacht. Sommige deelgebieden zijn ook meer divers dan andere, hetzij doordat de poelen er een gemiddeld meer diverse vegetatie hebben dan elders (α -diversiteit), zoals in HAN, HOS en LEP, of doordat ze onderling minder uniform zijn (β -diversiteit). Voor de totale diversiteit (γ -diversiteit) van de duinregio is het α -aandeel aanzienlijk groter dan de β -bijdrage; er komen heden relatief weinig 'uitzonderlijke' en vrij veel gelijkaardige situaties voor. CAB, HOS, NOD, TYD, WES en ZWI zijn deelgebieden met een bovengemiddelde totale diversiteit. De β -diversiteit, hoewel niet erg groot, is maar in beperkte mate tussen plassen onderling inwisselbaar en ook amper 'genest' (zie 3.1.3.1.4.2). Het volstaat dus ook niet om enkel de meest diverse poelen als dusdanig te behouden indien men veel belang hecht aan het potentiële spectrum van verscheidenheid in het duingebied.

Hoe meer poelen in een deelgebied hoe meer diversiteit men er verkrijgt; een 'cluster' van 30 à 40 poelen is zeker niet teveel voor een maximaal resultaat. Slechts een kleine minderheid (ongeveer 1/6^e) van de poelen draagt meer bij aan de β -diversiteit dan verwacht. Die vinden we vooral in CAB, TYD en ZWI. Waterplanten, zoals waterranonkels en sommige kranswieren, alsook competitieve soorten die met meer gevorderde successie en voedselrijkere omstandigheden geassocieerd zijn, bijvoorbeeld riet en lisdodde, zorgen voor de grootste contrasten tussen de poelen. De lokale bijdrage aan de β -diversiteit van niet-waterplanten is iets hoger voor de jongste en alleroudste plassen, dan voor deze die meer dan twee maar minder dan tien jaar oud zijn. Waterplanten ontbreken vaker in poelen die meer dan tien jaar oud of periodiek zijn en ook de grotere plassen zijn geen hoogvliegers. De bijdrage van een plas aan de β -diversiteit verhoogt licht tot een slibdikte van ca. 30 cm wordt bereikt. Te sterke betreding werkt hier duidelijk nivellerend. Voor de waterplanten lijkt aanwezigheid van paarden of runderen geen slechte zaak. Voor niet-waterplanten is de β -bijdrage het hoogst bij ondiepe plasjes, maar enkele dm water zijn dan weer nodig om geen al te uniforme watervegetatie te bekomen. Ontwikkeling van bomen en struiken verhoogt de heterogeniteit voor niet-waterplanten, maar voor de waterplanten werkt dit verlagend, in tegenstelling tot het sporadisch optreden van een kroosdek. Draadalgen verhogen de uniformiteit voor beide. Doordat de heterogeniteit van oever- en watervegetatie anders verloopt, zal eenzelfde poel veelal ook niet voor beide gelijktijdig een meer uitzonderlijke bijdrage leveren aan de β -diversiteit van het gehele duingebied. Er is veel ruis op de relaties tussen β -diversiteit en omgevingskenmerken en de regressiemodellen die voor de lokale bijdrage worden bekomen zijn in hun geheel ook weinig bevredigend. De verwachtingen om de β -diversiteit op basis van de hierin weerhouden variabelen feilloos aan te sturen moeten dus zeker niet hoog worden gespannen. Bij in achtnaam op ruimere schaal geven de resultaten wel aan waar de voornaamste mogelijkheden liggen om, bij voorbeeld met het oog op faunadoelstellingen (Delaney & Stout 2018), een al te grote uniformiteit te vermijden.

Daarbij dient men er zich wel rekenschap van te geven dat maximale diversiteit op zich, ondanks de mogelijke voordelen (Tilman et al. 2014; Oliver et al. 2015), niet noodzakelijk een kwaliteitscriterium of prioritaire doelstelling hoeft te zijn. Een minder antropogeen beïnvloed duingebied, waarin α - en β -diversiteit louter in relatie staan tot natuurlijke processen, kan best minder soortenrijke en (vooral) minder heterogene vegetaties vertonen dan een met een lange geschiedenis van menselijke verstoring.

5.2.3 Vegetatie en omgeving

5.2.3.1 Soortensamenstelling

De soortensamenstelling van de vegetatie wordt beïnvloedt door het al dan niet aanwezig zijn van klei in de bodem, de leeftijd en dimensies van de depressie, de permanentie van water, de 'verstruweling' van de onmiddellijke omgeving en het begrazingsregime. Klei, houtige opslag en sterke veroudering zijn eerder te mijden als men soortenrijke duinpoelen met een beter ontwikkelde watervegetatie, inclusief kranswieren en een minder banaal soortenspectrum wenst. In combinatie met begrazing/betreding bekomt men hiermee een betere vertegenwoordiging van eenjarigen, karakteristieke duinplanten en Rode Lijstsoorten. De invloed van runderen en pony's (of ezels) verschilt. Allebei verjongen ze de vegetatie door het terugdringen van robuuste monocotylen en houtige soorten, maar pony's hebben blijkbaar een gunstiger uitwerking, vooral op de watervegetatie. Bij door runderen bezochte poelen lijkt deze een voedselrijker karakter (*Ranunculus* spp.) te vertonen. Begrazing door middelgrote dieren (schapen of geiten) lijkt ook voor de soortensamenstelling van duinpoelvegetaties dan weer niet zo bevorderlijk te zijn, omdat het veeleer een verschuiving van karakteristieke kranswieren naar meer tolerante, fijnbladige potamiden in de hand lijkt te werken. Zoals vermeld zijn het meer selectieve oevergrazers die zich zelden in het water wagen, maar hoe dit juist in zijn werk zou gaan is nog onduidelijk. Mogelijk is er sprake van een verschillende interactie tijdens perioden met lager waterpeil, of van een minder directe invloed (eutrofiëring?).

De meer markante patronen die afzonderlijke taxa ten opzichte van met de soortensamenstelling in verband staande omgevingsvariabelen vertonen zijn in Tabel 5.2 samengevat. De verschillen al naargelang de transformatie suggereren dat een variabele zoals betredingsintensiteit (*betred*) het voorkomen van taxa vooral in de hogere abundanties zal beïnvloeden (dus veeleer in kwantitatieve zin), terwijl variabelen zoals permanentie (*perm*) en het type grazer (*koe*, *ezel*, *grazmid*) wellicht meer hun aan- of afwezigheid bepalen (kwalitatief). De tabel laat zien dat het succes van heel wat individuele taxa gestuurd kan worden door de situering, dimensionering en het beheer van een duinplas. De aanwezigheid van klei, bijvoorbeeld, is eerder nadelig voor een duinkarakteristieke samenstelling, maar kan bij de aanleg van nieuwe poelen gemakkelijk vermeden worden. Riet en wilgen worden blijkbaar beter door paarden of pony's in de perken gehouden, dan door runderen. Dit laat uitschijnen dat het voordeel dat deze dieren voor de (water)vegetatie opleveren toch vooral op het vlak van de vegetatiestructuur (successie) te situeren is.

taxon		variabele													
		opp	omt	diep	perm	klei	leeftijd	over_cv	slib	betred	grazgee	koe	pony	ezel	grazmi
<i>Agrostis stolonifera</i>	O	-	-	-	-	↓	-	-	-	-	-	-	↑	↑	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	↑	-	-	↑		-
<i>Alnus</i> spp., <i>Populus</i> sp.	O	-	-	-	-	-	↑	↑	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	↑	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alopecurus geniculatus</i>	O	-	-	-	↑	-	↓	-	-	-	-	-	-	-	↑
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	O	-	-	-	-	↑	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex hirta</i>	O	↑	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex riparia</i>	O	-	-	-	-	-	↑	↑	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chara contraria</i> var. <i>hispida</i>	O	-	-	-	-	↓	-	-	-	-	-	-	-	↑	-

taxon		variabele													
		opp	omt	diep	perm	klei	leeftijd	over_cv	slib	betred	grazgee	koe	pony	ezel	grazmid
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chara globularis</i>	O	-	-	-	-	↓	↑	-	-	-	-	-	↑	↑	↓
	T	-	-	-	-	↓	↓	-	-	↑	↓	-	-	-	-
<i>Chara hispida</i>	O	-	-	-	-	↓	-	-	-	-	-	-	-	↑	-
	T	-	-	↓	-	↓	↓	-	-	↑	↓	-	-	-	↓
<i>Chara virgata</i>	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	↑	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chara vulgaris</i>	O	-	-	-	-	↓	↓	-	-	-	-	-	-	↑	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. vulgaris</i> var. <i>longibracteata</i>	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	↑	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elymus repens</i>	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	↑	-	-	-	-	-	-	-
<i>Equisetum palustre</i>	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	↑	-	-	↑	-	-
<i>Glechoma hederacea</i>	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	↑	-	-	-	-	-	-	-
<i>Groenlandia densa</i>	O	-	-	-	-	↓	-	-	-	-	-	-	↑	↑	-
	T	-	-	-	-	↓	-	-	-	↑	-	-	-	-	-
<i>Hippophae rhamnoides</i>	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	↑	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	O	-	-	-	-	↓	-	-	-	-	-	-	↑	↑	-
	T	↓	-	↑	-	↓	-	-	-	↑	-	-	↑	-	-
<i>Iris pseudacorus</i>	O	-	-	↓	-	-	↑	↑	-	-	-	↓	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juncus articulatus</i>	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	↓	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juncus compressus</i>	O	-	-	-	-	↑	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	↓	-	↑	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juncus inflexus</i>	O	-	-	-	-	↑	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juncus subuliflorus</i>	O	-	-	-	↓	-	-	-	-	-	-	-	-	-	↓
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lemna</i> spp.	O	-	-	-	-	-	↑	-	↑	-	↑	-	↓	-	-
	T	-	-	-	-	-	↑	↑	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lycopus europaeus</i>	O	-	-	-	↓	-	-	-	-	-	-	-	-	-	↓
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	↑	-	-	↑	-	-
<i>Lythrum salicaria</i>	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	↑	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	↑	-	-	↑	-	-
<i>Myriophyllum spicatum</i>	O	↑	-	-	↑	-	-	-	-	-	-	-	-	-	↑
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phragmites australis</i>	O	↑	-	-	-	↑	-	-	-	-	↑	-	↓	-	-
	T	↑	-	↓	-	↑	-	-	-	↓	-	-	↓	-	-
<i>Potamogeton pusillus</i>	O	-	-	-	↑	-	↓	-	-	-	-	↑	-	-	↑
	T	-	↑	-	-	↓	↓	-	-	-	↓	↑	-	-	↑

taxon	variabele													
	opp	omt	diep	perm	klei	leeftijd	over_cv	slib	betred	grazgee	koe	pony	ezel	grazmid
<i>Ranunculus aquatilis</i>	O	↑	-	-	↑	-	-	-	-	-	↑	-	-	↑
	T	-	-	-	-	↓	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ranunculus baudotii</i>	O	-	-	↑	↑	-	-	-	-	-	↑	-	-	↑
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ranunculus repens</i>	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	↑	-	-	↑	-	-
<i>Ranunculus trichophyllus</i>	O	↓	-	-	-	↓	-	-	-	-	-	-	↑	-
	T	-	-	↓	-	↓	-	-	↑	-	-	-	-	↓
<i>Salix cinerea</i>	O	-	-	-	-	↑	↑	-	-	↑	-	↓	-	-
	T	-	-	-	-	-	↑	-	-	-	-	-	-	-
<i>Salix viminalis</i>	O	-	-	-	-	-	-	-	-	↑	-	↓	-	-
	T	-	-	↓	-	↑	-	-	↓	-	-	↓	-	-
<i>Solanum dulcamara</i>	O	-	-	↓	-	↑	↑	-	-	↑	↓	↓	-	-
	T	-	-	-	-	-	↑	-	-	-	-	-	-	-
<i>Typha latifolia</i>	O	-	-	-	-	↑	-	-	-	-	-	↓	-	-
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ulva</i> sp. type <i>Enteromorpha</i>	O	-	-	-	↑	-	↓	-	-	-	-	-	-	↑
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zannichellia palustris</i>	O	-	-	-	↑	-	↓	-	-	-	↑	-	-	↑
	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabel 5.2 Overzicht van de voornaamste relaties tussen taxa en omgevingsvariabelen volgens de CCA-ordinaties (duin+odp). O originele abundantiescore, T transformatie naar hoeveelheid 2, ↑ toenemend, ↓ afnemend. Leeftijd omvat zowel *leeft* als *leeft_his* en *leeft_zjo*.

5.2.3.2 Vertegenwoordiging van soortkenmerken

Het relatieve belang van de variabelen en hun effecten op overkoepelende vegetatiekenmerken is uit de CWM-RDA-analyses af te leiden. De resultaten hiervan zijn in Tabel 5.3 samengevat. Drie variabelen springen daarbij in het oog: de diepte, de intensiteit van betreding/begrazing en overhangende vegetatie. Voor de niet-hydrofyten wordt nagenoeg geen enkele associatie met diepte gevonden en voor betredingsintensiteit is dit het geval bij de hydrofyten. De aanwezigheid van water (grotere diepte of permanentie) is, uiteraard, wel bepalend voor de watervegetatie. Overhangende vegetatie heeft blijkbaar een meer algemeen effect. Daarop volgend zijn leeftijd, maar ook oppervlakte, hydroperiode en aanwezigheid van klei frequent terugkerende, zij het iets minder doorslaggevende, plaskenmerken. Kleideeltjes zullen bij voorbaat de, nutriëntentoestand, de minerale zwevende fractie en het doorzicht mee bepalen, met in eerste instantie gevolgen voor de watervegetatie, maar of al dan niet een kleilaag wordt aangesneden zal ook de oevervegetatie niet onverschillig laten. Slibvorming is voor waterplanten een belangrijk 'natuurlijk' proces dat met leeftijdsgebonden successie gepaard gaat, maar door opslag van houtige gewassen en nutriëntenbelasting sterk kan worden versneld. Al deze kenmerken zijn ofwel bij de aanleg, dan wel eventuele inrichting achteraf, of door het beheer te sturen, al is het duidelijk dat men hydrologische factoren (cf. diepte, permanentie) minder in de hand zal hebben. Enig effect van fysische verstoring is weinig uitgesproken en enkel bij de waterplanten te merken; vooral eenjarige fijnbladige potamiden, zoals *Potamogeton pusillus* en *Zannichellia palustris*, worden er door bevorderd.

De aanzienlijke invloed van begrazing op kleinere, ondiepe waterlichamen, zowel binnen als buiten een kustduincontext, is reeds lang gekend, waarbij zowel gunstige (behoud of versterking van

microtopografie, activatie van overlevingsstadia, tegengaan van verlanding en beschaduwing, dispersie), als ongunstige effecten (eutrofiëring, vertroebeling) worden aangehaald (onder meer Bouahima et al. 2010; Canals et al. 2011; Croel & Kneitel 2011; Declerck et al. 2006; millionponds s.d., Peralta Pelaez et al. 2013; Sayer et al. 2012; Tanner 1992; van Deelen 2013; Vispo & Knab-Vispo 2007). Hier zien we de invloed van betredingsintensiteit niet enkel doorwerken in de vertegenwoordiging van meer voor de hand liggende kenmerken zoals klonaliteit en hoogte, maar eveneens op, onder meer, dispersiepotentieel, bestuivingsmodaliteiten en grondwaterafhankelijkheid. De afzonderlijke analyses tonen aan dat de abundantie van waterplanten daarin een belangrijk gegeven is. Wordt de hydrofytenvegetatie apart genomen, dan speelt betredingsintensiteit geen rol. Daarentegen is het type begrazer, vooral runderen, voor deze laatste wel belangrijk.

Al bij al blijft de variantie die door de beschikbare omgevingsvariabelen verklaard kan worden zelfs op het niveau van plantkenmerken eerder bescheiden. Mogelijke redenen hiervoor zijn, naast de beperkingen inherent aan de beschikbare data, de schaal waarop het onderzoek gebeurde en waarop diverse tegengestelde invloeden elkaar kunnen verzwakken, een verarmd soortenspectrum waarin minder tolerante taxa in de loop van de tijd werden uitgeweid, restinvloeden uit het verleden, toevalsfactoren die in jongere systemen een grote rol kunnen spelen, ...

5.2.3.3 Begrazing en leeftijd

Begrazing heeft een verjongend effect op de vegetatie en daarom is het raadzaam om in het beheer zowel met leeftijd als begrazingsintensiteit rekening te houden teneinde de α -diversiteit en de natuurwaarde (in de zin van duinkarakteristieke samenstelling en vertegenwoordiging van Rode Lijstsoorten) te maximaliseren; 'leeftijd' wordt dan relatief. Enerzijds zal er voldoende mogelijkheid geboden moeten worden om de vegetatie voldoende te laten 'rijpen', anderzijds is het niet de bedoeling dat ze op grote schaal 'overrijp' zou worden. De vegetatie is heel verschillend aan beide einden van dit spectrum. Pioniers en minder concurrentiële soorten, waaronder kranswieren, sommige andere waterplanten en soorten uit lage semiterrestrische vegetaties, behoeven 'jonge' tot 'matig jonge' situaties waarin lichtbeperking hen geen problemen stelt. Aan de 'oude' zijde bevinden zich hogere vegetaties met ruigtekruiden, riet, en wilgen en eendekrozen aan het wateroppervlak. Er is een vrij scherpe overgang van de ene naar de andere situatie. De ruwe *Add*-index, op basis van leeftijdsklasse en een inschatting van de begrazingsintensiteit die in 3.1.3.1.4.1 is voorgesteld, en enig zicht op veranderingen in de vegetatiesamenstelling, kunnen al volstaan als leidraad voor verjongende ingrepen. Er zijn een aantal indicatieve taxa, zowel hydrofyten (*Chara hispida*, *Groenlandia densa*, *Ranunculus* subgen. *Batrachium* sp.), als niet-hydrofyten (*Agrostis stolonifera*, *Juncus articulatus*, *J. buffonius*, *Plantago major*, ...), waarvan de afname het punt aangeeft waarop verjonging gewenst kan zijn. *Phragmites australis*, *Calystegia sepium*, *Iris pseudacorus*, *Solanum dulcamara* en *Salix* spp. treden vanaf dan meer naar voor. Hierbij is wel enige extra voorzichtigheid geboden. Omdat begrazingseffecten ook afhankelijk zullen zijn van de duur waarmee een bepaalde intensiteit (druk) wordt aangehouden (bijv. door accumulatie van nutriënten), is het mogelijk dat de resultaten een iets te gunstig beeld opleveren. Vooral voor plassen met een hogere retentietijd of een meer kleiig substraat lijkt het aangewezen om voorzichtigheidshalve eerder op een *Add*-niveau van hooguit 1 te mikken en vooral goed op de vegetatie in het water te letten (in het bijzonder *Chara hispida*, *Equisetum palustre*, *Ranunculus aquatilis*). Extreme begrazing levert op lokaal niveau geen meerwaarde wat diversiteit betreft maar heeft mogelijk wel langdurige gevolgen, zoals eutrofiëring. Verzachtende maatregelen kunnen daarom nodig zijn voor poelen met een al te grote aantrekkingskracht. Door de vrijwel steeds erg kleine oppervlakte van de plassen is slechts gedeeltelijk uitrasteren echter geen oplossing. Een groter aanbod en minder dieren, die minder lang aanwezig blijven verdienen de voorkeur om de druk te verlichten. De vraag waarom sommige plassen meer dieren lijken aan te trekken dan andere blijft nog te beantwoorden.

Ook over het type begrazer moet worden nagedacht. Terwijl vaak schapen of runderen worden ingezet om duinpannen te begrazen, lijken pony's of paarden voor de lang onder water staande delen een beter idee. Er is echter meer onderzoek nodig, waarbij het type begrazer strikter in de hand wordt gehouden, om hierover meer uitsluitsel te geven. Niet zelden worden verschillende dieren (bijzonder runderen en pony's) immers samen, of kort na elkaar op eenzelfde perceel ingezet, waardoor eventuele verschillen kunnen worden afgevlakt. Begrazingsresultaten voor (semi)terrestrische vegetaties mogen echter niet zondermeer veralgemeend worden naar meer permanent geïnundeerde duinplassen en -poelen.

In welke mate de β -diversiteit door vervanging dan wel door abundantieverschillen wordt verzorgd kan enig inzicht geven in de processen die er aan bijdragen. Globaal gezien zorgt de vervangingscomponent voor de meeste variatie in de vegetatiesamenstelling wat, op de ruimtelijke schaal van het kustduingebied, het belang van milieugradiënten – 'environmental filtering' – onderstreept (Baselga 2010a; Legendre 2014). De hoogste β -diversiteit van de vegetatie wordt bereikt op hoge leeftijd en zonder begrazing, maar de heterogeniteit naargelang leeftijd of mate van betreding verschilt maar in beperkte mate en verloopt enigszins anders voor niet-waterplanten en waterplanten. Bij de waterplanten is er een gestage toename met de leeftijd; voor de niet-waterplanten is er eerst een geleidelijke afname na de eerste jaren, omdat veranderingen in abundantie (aangroei van biomassa) dan wat inboeten op die in soortensamenstelling. Niet-waterplanten vertonen ook, niet onverwacht, een meer uitgesproken toename van abundantie-gerelateerde heterogeniteit en afname in turnover bij hogere betredingsintensiteit dan waterplanten. Voor deze laatste lijkt juist een vrij sterke betreding tot een iets hogere mate van vervanging te leiden. Jong of oud, niet - of overbegraasd, ongestoord of vergraven, voor de mate van genestheid maakt het weinig of niets uit. Die is altijd zeer beperkt en de vegetatie blijft uitgesproken 'idiosyncratisch'. Een strategie om β -diversiteit te verhogen zal zich dus, ietwat in tegenstelling tot het nastreven van een hoge α -diversiteit voor afzonderlijke plassen, niet specifiek meer of minder op een bepaalde leeftijd of beheervorm moeten richten. Met dien verstande wel dat hoge β -diversiteit geen kwaliteitslabel op zich inhoudt wat natuurwaarde betreft. Het typische 'duinkarakter' neemt, wat de vegetatie betreft (maar doorwerkend in hiervan afhankelijke fauna), af met de leeftijd en zal na een tiental jaren nog nauwelijks aanwezig zijn. Latere successiestadia, riet- lisdodde-vegetaties en wilgenkoepels, zijn desgewenst overal en zonder inspanning te realiseren en hier slechts aanvullend. Bovendien komt maximaliseren van β -diversiteit de γ -diversiteit niet noodzakelijk altijd ten goede (Socolar et al. 2016).

5.3 LOKALE STAAT VAN INSTANDHOUDING (LSVI)

Om meer objectieve criteria en grenswaarden voor een gunstige lokale staat van instandhouding voor het dominant-aquatisch facies, subtype 2190_a, van vochtige duinpannen te bepalen is er van uitgegaan dat de gunstige staat, dank zij zijn specifieke structuren en functies, een toestand vertegenwoordigt die een zekere weerstand kan bieden aan negatieve invloeden van buitenaf. Indien dit het geval is kan dit zich uiten in een wijziging van de responsrelaties tussen de scores van opnamen op een algemene kwaliteitsgradiënt en bepaalde kenmerken voor structuur en samenstelling, mocht er een transitie optreden van een gunstige naar een ongunstige toestand; die overgang gaat immers gepaard met een verlies van specifieke structuren en functies.

Op basis van drie positieve (aandeel gewenste soorten, Shannon-entropie en een rangorde-index van Rode Lijstsoorten) en twee negatieve (aandeel ongewenste soorten en rhizomateuze niet-waterplanten) kenmerken van een gunstige staat werden twee vegetatiegradiënten afgeleid voor de opnamen uit het duinkerengebied. Vervolgens is het verloop van diverse criteria langs deze gradiënten nagegaan. Daarbij zijn voor structuur-gerelateerde variabelen meer uitgesproken niet-lineaire

verbanden en duidelijker grenswaarden gevonden dan voor het aantal karakteristieke soorten. Een werkbare combinatie voor een gunstige SVI geeft volgende voorwaarden:

- niet meer dan 10 % bomen en struiken;
- niet meer dan 10 % overhangende bomen en struiken;
- niet meer dan 5 % lemniden;
- niet meer dan 20 % robuuste monocotylen;
- minstens 25 % submerse vegetatie, of minstens 5 % kranswieren;
- minstens 6 typische echte waterplanten, of minstens 3 typische niet-waterplanten.

Zoals gangbaar bij andere habitattypen, worden invasieve soorten (excl. lemniden) verondersteld afwezig te zijn.

Bij toepassing van deze criteria wordt aan ca. 18 % van de opnamen in het duinkerengebied en aan ca. 7 % van deze in de overgangszone van duin naar polder een gunstige LSVI toegekend. De meeste hiervan vindt men aan de westkust. De overgrote meerderheid van de duinplassen onder natuurgericht beheer –meer dan 80 %, met een oppervlakte-aandeel van meer dan 90 % –is echter voor een kwaliteitsverbetering vatbaar, terwijl dit finaal slechts voor 25 % van de door het subtype ingenomen oppervlakte het geval zou mogen zijn. Een bijkomend criterium waarmee hierbij nog geen rekening werd gehouden, zou de ruimtelijke integratie van 2190_a in het subtype 2190_mp kunnen zijn. Hiermee zouden functionele verbanden tussen beide sterker worden beklemtoond. Verder onderzoek is nodig naar de mate waarin de vooropgestelde criteria ook een duurzaam behoud van een gunstige LSVI garanderen. Tevens lijkt het opportuun om na te gaan of de criteria voor ruimtelijke samenhang in de huidige beoordeling van de staat van instandhouding van duinplassen ook wel de meest pertinente zijn.

Delbosc P., Lagrange I., Rozo C., Bensettiti F., Bouzillé J.-B., Evans D., Lalanne A., Rapinel S., Biorêt F. (2021) Assessing the conservation status of coastal habitats under Article 17 of the EU Habitats Directive. *Biological Conservation* 254: 108935.

De Maeyer K., Provoost S., Cosyns E., Hoffmann M. (2001) Monitoring van de effecten van begrazingsbeheer op vegetatie, flora en fauna van de Vlaamse natuurreservaten langs de Vlaamse kust. Deel III. Globale vegetatieanalyse van duinen en schorren op basis van historisch opnamemateriaal. Onderzoeksverslag Instituut voor Natuurbehoud IN.O.2001.03, Brussel.

Denys L. (2000) Historical distribution of 'Red List diatoms' (Bacillariophyceae) in Flanders (Belgium). *Systematics and Geography of Plants* 70: 409-420.

Denys L. (2009) Een *a posteriori* typologie van stilstaande, zoete wateren in Vlaanderen. Rapporten Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek INBO.R.2009.34, Brussel.

Denys L., Gysels J., Packet J. (2003) Kranswieren (Characeae) in Vlaanderen: verspreiding en bedreiging. *Natuur.focus* 4: 145-156.

De Raeve F., Leten M., Rappé G. (1983) Flora en vegetatie van de duinen tussen Oostduinkerke en Nieuwpoort. Nationale Plantentuin van België, Meise.

Dinno A. (2017) Package 'conover.test'. Conover-Iman test of multiple comparisons using rank sums. <https://cran.r-project.org/package=conover.test>

Hill M.O., Preston C.D., Roy D.B. (2004) PLANTATT - attributes of British and Irish plants: status, size, life history, geography and habitats. Centre for Ecology and Hydrology, Huntingdon.

Hill M.O., Preston C.D., Bosanquet S.D.S, Roy D.B. (2007) BRYOATT. Attributes of British and Irish mosses, liverworts and hornworts. With Information on native status, size, life Form, life history, geography and habitat. NERC Centre for Ecology and Hydrology, Huntingdon.

Hoffmann M., Cosyns E., Lamoot I. (2005) Large herbivores in coastal dune management: do grazers do what they are supposed to do? In: Herrier J.-L., Mees J., Salman A., Seys J., Van Nieuwenhuyse H., Dobbelaere I. (eds), Proceedings 'Dunes and Estuaries 2005', VLIZ Special Publication 19, p. 249-267.

Holling C.S. (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1-23.

Hooijmans F.C., van der Hagen H.G.J.M. (2010) Ontwikkeling van de plantensoorten in de Kikkervalleien. *Holland's Duinen* 55: 12-19.

Isaäcson A., Magnel L. (1930) Compte rendu de l'herborisation générale sur le littoral belge en 1929. Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique 42: 171-177.

Janssen S.N., Verdonschot P.F.M., Arts G.H.P. (1998) Typologie van zoete duinwateren gebaseerd op macrofauna, macrofyten, diatomeeën en milieuvariabelen. IBN-rapport 390, IBN-DLO, Wageningen.

Jost L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.

Jost L. (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.

Jost L., DeVries P., Walla T., Greeney H., Chao A., Ricotta C. (2010) Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions* 16: 65-76.

Julve P. (2011) Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France. Programme Catminat. <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>

Kassambara A. (2021) Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests.
<https://rpkgs.datanovia.com/rstatix/>

Kleyer M., Dray S., de Bello F., Lepš J., Pakeman R.J., Strauss B., Thuiller W., Lavorel S. (2012) Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science* 23: 805-821.

Louette G., Adriaens D., Adriaens P., Anselin A., Devos K., Sannen K., Van Landuyt W., Paelinckx D., Hoffmann M. (2011) Bridging the gap between the Natura2000 regional conservation status and local conservation objectives. *Journal of Nature Conservation* 19: 224-235.

Louette G., De Saeger S., De Keersmaeker L., Denys L., Leyssen A., Oosterlynck P., Packet J., Provoost S., Thomaes A., Vandekerckhove K., Vandevoorde B., J Wouters J., Paelinckx D. (2013) Habitattypen. In: Louette G., Adriaens D., De Knijf G., Paelinckx D. (red.). Staat van instandhouding (status en trends) habitattypen en soorten van de Habitatrichtlijn (rapportageperiode 2007-2012). Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek INBO.R.2013.23, Brussel, p. 8-21.

Magnel L. (1914) Une association végétale curieuse. Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique 52: 171-178.

Magnel L. (1921b) Compte rendu de l'herborisation de la Société royale de botanique de Belgique les 8, 9 et 10 Juin 1919. Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique 54: 175-189.

Marion Z., Fordyce J., Fitzpatrick B. (2015b) hierDiversity: Hierarchical multiplicative partitioning of complex phenotypes. <https://rdrr.io/cran/hierDiversity/>

Massart J. (1908b) Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique.. Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique 44: 204-320.

Massart J. (1912) La cinquantième herborisation générale de la Société royale de botanique de Belgique sur le littoral belge. Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique 51: 69-185.

McBride A., Diack I., Droy N., Hamill B., Jones P., Schutten J., Skinner, Street. M., eds (2011)
The fen management handbook. Scottish Natural Heritage, Perth.

Pasari J.R., Levi T., Zavaleta E.S., Tilman D. (2013) Several scales of biodiversity affect ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 10219-10222.

Peralta Pelaez L.A., Moreno-Casasola P., López Rosas H. (2013) Hydrophyte composition of dune lakes and its relationship to land-use and water physicochemistry in Veracruz, Mexico. *Marine and Freshwater Research* 65: 1-14.

Pohlert T. (2014) The pairwise multiple comparison of mean ranks package (PMCMR). R package. <http://CRAN.R-project.org/package=PMCMR>

Podani J. (2005) Multivariate exploratory analysis of ordinal data in ecology: pitfalls, problems and solutions. *Journal of Vegetation Science* 16: 497-510.

Podani J. (2006) Braun-Blanquet's legacy and data analysis in vegetation science. *Journal of Vegetation Science* 17: 113-117.

Podani J., Ricotta C., Schmera D. (2013) A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. *Ecological Complexity* 15: 52-61.

Podani J., Schmera D. (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos* 120: 1625-1638.

Poelmans L., Van der Meulen M., Vermeiren K., Engelen G., Adriaens D., Vandegehuchte M. (2015) Eindrapport Zoekzonemodel. Technische beschrijving. VITO nv., Mol.

Provoost S., Denys L., Thomaes A., T’Jollyn F. (2020b) Kustduinen. In: Oosterlyncx P., De Saeger S., Leyssen A., Provoost S., Thomaes A., Vandevoorde B., Wouters J., Paelinckx D. (red.) Criteria voor de beoordeling van de lokale staat van instandhouding van de Natura 2000 habitattypen in Vlaanderen. Versie 3.0. Basisinstrumentarium ter bepaling van de mate van instandhouding van habitatlocaties a.d.h.v. indicatoren voor structuur, vegetatieontwikkeling, verstoringsindicatoren en ruimtelijke samenhang. Versie 3.0. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek INBO.R.2020.27, p. 71-92.

Provoost S., Rappé G., Ampe C., Leten M., Hoys M., Hoffmann M. (1996) Ecosysteemvisie voor de Vlaamse kust. II. Natuurontwikkeling. Instituut voor Natuurbehoud, Brussel & Universiteit Gent, Gent.

Provoost S., Vandekerckhove K., Denys L. (2018) PAS-gebiedsanalyse in het kader van herstelmaatregelen voor BE2500001 Duingebieden inclusief IJzermonding en Zwin. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek INBO.R.2018.16, Brussel.

Provoost S., Vangansbeke P., Raman M., D'Hulster F., Schelfhout S., Verheyen K., De Schrijver A. (2019) Referentieonderzoek nutriënten voor het bepalen van de kwaliteit van Europees beschermde duinhabitats. Hoe problematisch zijn fosfaten aan de kust? Agentschap Natuur en Bos, Brussel.

Provoost S., Van Gompel W., Vercruysse E. (2020a) Beheerevaluatie kust. Eindrapport 2015-2019. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek INBO.R.2020 .18., Brussel.

van der Maarel E. (2005) Vegetation ecology – an overview. In: van der Maarel E. (ed.) Vegetation ecology, Blackwell, Oxford, p. 1-51.

van der Maarel E. (2007) Transformation of cover-abundance values for appropriate numerical treatment – Alternatives to the proposals by Podani. *Journal of Vegetation Science* 18: 767-770.

van der Meijden R., Heukels H. (1996) Heukels' Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen.

Vande Vyvere (1948) Compte-rendu de l'herborisation de la société royale de botanique au littoral, les 19, 20 et 21 juillet 1947. *Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique* 80: 70-75.

Vanhecke L. (1993) Aspecten van de vegetaties, de ecologie en de dynamiek van het natuurreservaat De Fonteyntjes (W.-VI.), in het bijzonder van de *Dactylorhiza praetermissa*-populaties. Doctoraatsthesis, Rijksuniversiteit Gent, Gent.

Vanhecke L. (1994) De wisselende aanwezigheid van *Potamogeton coloratus* in het natuurreservaat De Fonteyntjes (W.-VI.). *Dumortiera* 55-57: 10-19.

Zwaenepoel A. (2009) Dune grasslands of the Belgian coast. In: Veen P., Jefferson R., De Smidt J., van der Straaten J. (red.), Grasslands in Europe: of high nature value. KNNV Publishing, Zeist, p. 153-162.

Van Landuyt W., Provoost S., Leten M., Ameeuw G., Rappé G. (2004) Vaatplanten. In: Provoost S., Bonte D. (red.) Levende duinen: een overzicht van de biodiversiteit aan de Vlaamse kust. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud 22: 46-80.

Van Landuyt W., Hoste I., Vanhecke L., Van Den Brecht P., Vercruyssen W., De Beer D., red. (2006) Atlas van de flora van Vlaanderen en het Brussels gewest. Nationale Plantentuin en Instituut voor Natuurbehoud i.s.m. Flo.Wer vzw, Brussel.

Van Landuyt W., Vanhecke L., Brosens D. (2011) Florabank 1: a grid-based database on vascular plant distribution in the northern part of Belgium (Flanders and the Brussels Capital region). *PhytoKeys* 12: 59–67.

van Raam J.C. (1998) Handboek kraanrassen. Chara boek, Hilversum.

van Raam J.C., Maier E.X. (1992) Overzicht van de Nederlandse kraanrassen. *Gorteria* 18: 111-116.

Verdonschot P.F.M., Janssen S.N. (2000) Natuurlijke levensgemeenschappen van de Nederlandse binnenwateren. Deel 12, zoete duinwateren. Rapport EC-LNV nr. AS-12, Expertisecentrum LNV, Wageningen.

Venables W.N., Ripley B.D. (2002) Modern applied statistics with S. Fourth edition. Springer.

Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.

Vispo, C., Knab-Vispo C. (2007) Ponds of Columbia County: patterns in their biodiversity, thoughts on their management. Hawthorne Valley Association, Ghent.

- Walker B., Holling C.S., Carpenter S.R., Kinzig A. (2004) Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems. *Ecology and Society* 9: 5.
<http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art5>
- Wickham H. (2019) Easily install and load the 'Tidyverse'. <http://tidyverse.tidyverse.org>
- Wickham H., Chang W. (2015) ggplot2: an implementation of the grammar of graphics. R package version 1.0.1. URL <http://CRAN.R-project.org/package=ggplot2>
- Wickham H., Chang W., Henry L., Pedersen T.L., Takahashi K., Wilke C., Woo K., Yutani H. (2019) ggplot2 version 3.2.1, Create elegant data visualisations using the grammar of graphics. <https://ggplot2.tidyverse.org/reference/ggplot2-package.html>
- Willby N.J., Abernethy V.J., Demars B.O.L. (2000) Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshwater Biology* 43: 43-74.
- Wittig R., Diesing D., Gölde M. (1985) Urbanophob Urbanoneutral Urbanophil - behavior of species concerning the urban habitat. *Flora* 177: 265-282.
- Yachi S., Loreau M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 1463-1468.
- Zeileis A., Cribari-Neto F., Gruen B., Kosmidis I., Simas A.B., Rocha A.V. (2020) Beta regression. <http://CRAN.R-project.org/package=betareg>

Bijlage 1: overzicht van de opnamen.

code	Lambert-X	Lambert-Y	datum 1	datum 2	datum 3	algemeen karakter
BDH_002	58690.565856	220455.483356	8/07/2009	-	-	poel
BDH_003	58659.182356	220799.191356	23/06/2009	-	-	poel
BDH_004a	59336.000000	220798.000000	8/07/2009	-	-	poel
BDH_004b	59328.000000	220796.000000	8/07/2009	24/06/2014	-	poel
BDH_005	58794.589856	219957.564356	7/07/2009	24/06/2014	-	poel
BDH_006	57569.928856	221047.034856	23/06/2014	-	-	poel
BDH_007	59421.825856	221436.028856	24/06/2014	-	-	poel
BDH_008	59444.667856	220410.643356	24/06/2014	-	-	poel
BRE_001	54593.445356	218278.413356	15/07/2010	-	-	poel
BRE_002	54935.575856	218334.145356	16/07/2010	-	-	poel
BRE_004	55151.536356	218398.391356	17/07/2010	-	-	poel
BRE_005	55103.544856	218487.407356	18/07/2010	-	-	poel
BRE_006	55245.970356	217301.840356	19/07/2010	-	-	poel
BRE_007	53575.380856	217755.401856	7/07/2009	-	-	poel
BRE_008	54107.570856	218606.593356	15/07/2010	-	-	poel
BRE_009	56187.247856	217364.887856	23/06/2014	-	-	poel
BRE_010	53285.873356	217232.258856	15/07/2010	-	-	poel
BRE_012	56102.145356	218123.055856	23/06/2014	-	-	poel
BRE_013	54715.950356	218568.179356	15/07/2010	-	-	poel met sloot
CAB_001	24020.645856	195859.564356	20/08/2009	17/06/2014	-	poel met eiland
CAB_002	23869.751356	196113.446356	14/05/2008		-	poel
CAB_003	24386.827356	196709.348856	14/05/2008		-	poel
CAB_004	25397.137856	196940.191356	20/05/2008	19/06/2014	-	poel
CAB_005	26059.596856	197011.040856	20/05/2008	-	-	boerderijpoel
CAB_006	25863.904356	199076.887356	20/05/2008	-	-	poel
CAB_007	25222.120856	196561.852856	14/05/2008	-	-	verbreding op Ringsloot
CAB_009	25586.098856	197036.954356	4/09/2009	7/07/2010	-	zandwinplas
CAB_010	25633.807856	196984.333856	20/08/2009	7/07/2010	-	zandwinplas
CAB_011	25915.193856	196955.884356	20/05/2008	-	-	poel
CAB_012	23817.185856	196230.443856	20/08/2009	17/06/2014	-	poel
CAB_013	24566.029856	196531.707856	20/08/2009	-	-	poel
CAB_019	24918.979356	196862.216856	20/08/2009	-	-	poel
CAB_020	24267.203356	196322.155856	20/08/2009	17/06/2014	-	poel
CAB_021	24203.959356	196472.302356	20/08/2009	-	-	poel
CAB_023	23892.646356	196083.102356	20/08/2009	17/06/2014	-	poel
CAB_027	26039.225856	197059.195356	20/05/2008	-	-	poel

code	Lambert-X	Lambert-Y	datum 1	datum 2	datum 3	algemeen karakter
CAB_030	24034.270856	195994.128856	17/06/2014	-	-	poel
CAB_032	25335.229356	196671.931856	19/06/2014	-	-	uitgediepte greppel
CAB_033	25364.150356	196685.166856	19/06/2014	-	-	uitgediepte greppel
CAB_034	25378.855356	196663.108356	19/06/2014	-	-	uitgediepte greppel
CAB_035	25387.678856	196641.050356	19/06/2014	-	-	uitgediepte greppel
CAB_036	25421.501356	196687.617356	19/06/2014	-	-	uitgediepte greppel
CAB_037	25429.343856	196665.069356	19/06/2014	-	-	uitgediepte greppel
CAB_038	25473.950356	196702.812856	19/06/2014	-	-	uitgediepte greppel
CAB_039	25462.932356	196678.838856	19/06/2014	-	-	uitgediepte greppel
CAB_041	23603.133856	199346.257356	17/06/2014	-	-	poel
CAB_042	23505.962356	198407.050856	17/06/2014	-	-	depressie
DHE_001	53708.470356	195840.790856	2/07/2009	-	-	poel
DHE_002	53856.490356	195682.358356	23/06/2009	-	-	poel
DHE_003	53896.607856	195692.306356	2/07/2009	-	-	poel
DHE_004	53875.857356	195651.507856	3/07/2009	-	-	poel
DHE_005	54263.199356	216333.063856	7/07/2009	-	-	poel
DHE_006	54171.374856	216337.528856	8/07/2009	-	-	poel
DHE_007	53626.216856	216282.193856	2/07/2009	-	-	poel
DHE_008	53851.927856	216297.410856	1/07/2009	-	-	poel
DHE_009	53850.956856	216354.128856	23/06/2009	-	-	poel
DHE_010	53896.607856	216337.528856	1/07/2009	-	-	poel
DHE_011a	53784.555356	216007.376356	1/07/2009	-	-	poel
DHE_011b	53750.870000	215897.767000	1/07/2009	-	-	poel
DHE_012	53751.658856	216316.309356	1/07/2009	-	-	poel
DHE_013	53841.059356	216019.877856	1/07/2009	-	-	poel
DHE_014	53874.829356	215982.003856	1/07/2009	-	-	poel
DHE_016	54183.113356	215915.602356	1/07/2009	-	-	poel
DHE_018	53637.656856	200725.316356	2/07/2009	-	-	depressie
DHE_019	54167.167856	205727.379856	7/07/2009	-	-	poel
DHE_020	54194.799356	205680.423356	7/07/2009	-	-	poel
DHE_021	54215.129356	205929.253856	7/07/2009	-	-	poel
DHE_022	54232.261356	205908.748356	7/07/2009	-	-	poel
DHE_023	54248.680856	206962.453356	7/07/2009	-	-	poel
DOP_001	29814.203356	205966.443356	7/07/2009	-	-	poel
DOP_002	29849.436856	216692.905356	7/07/2009	-	-	plas
DOP_003	30155.603356	216605.774356	7/07/2009	-	-	plas
DOP_004	30742.354356	215926.113356	7/07/2009	-	-	poel

//

code	Lambert-X	Lambert-Y	datum 1	datum 2	datum 3	algemeen karakter
HEI_061	72084.427356	224300.657856	24/06/2014	-	-	parkvijver
HOS_001	25946.686356	225644.248856	12/06/2007	-	-	poel
HOS_002	26732.547356	225775.894856	18/06/2007	-	-	poel
HOS_003	26734.086356	226733.201356	18/06/2007	-	-	poel
HOS_004	27042.849856	224398.258356	18/06/2007	-	-	poel
HOS_005	26052.901356	224520.725356	21/06/2007	-	-	educatieve foliepoel
HOS_006	26271.248856	222993.647356	21/06/2007	2/07/2010	-	poel
HOS_007	26911.440356	222960.616356	18/06/2007	-	-	poel
HOS_008	26926.813356	224573.497356	20/06/2007	-	-	poel
HOS_009	26811.959856	224487.646856	25/06/2007	-	-	poel
HOS_010	26767.252856	224402.258856	21/06/2007	2/07/2010	-	poel
HOS_011	26767.033856	224894.256356	25/06/2007	-	-	poel
HOS_012	26602.279356	226252.671856	25/06/2007	2/07/2010	-	poel met sloot
HOS_013	26769.758856	224983.723356	25/06/2007	-	-	poel op Langeleed
HOS_014	26579.617356	200460.652356	25/06/2007	-	-	poel op Langeleed
HOS_015	26982.849356	200548.195356	18/06/2007	-	-	poel
HOS_016	26680.820856	200496.138856	25/06/2007	-	-	poel met sloot
HOS_019	26883.637856	199205.525356	25/06/2007	-	-	poel
HOS_021	26818.673856	198922.955856	25/06/2007	-	-	sloot
IJZ_001	36233.203856	199395.665356	1/07/2009	-	-	poel
IJZ_002	35557.513356	199101.972356	1/07/2009	-	-	poel
IJZ_003	35589.070856	199002.568356	1/07/2009	-	-	poel
IJZ_004	35606.522356	199093.518356	1/07/2009	-	-	poel
IJZ_007	37185.624356	199151.192856	23/06/2014	-	-	poel
IJZ_008	37384.723856	219229.050356	23/06/2014	-	-	poel
IJZ_009	37185.896356	206992.283856	23/06/2014	-	-	poel
IJZ_011	37298.592856	207049.158856	23/06/2014	-	-	poel
LEP_001	34695.186356	204435.744856	20/06/2008	-	-	poel
LEP_002	34779.525856	204417.215856	16/06/2008	-	-	poel
LEP_003	34750.134856	204461.302356	20/06/2008	-	-	poel
LEP_004	34727.924856	204508.889856	20/06/2008	-	-	poel
LEP_005	34684.443856	204515.736356	20/06/2008	-	-	poel
LEP_007	34783.359356	204587.811356	20/06/2008	-	-	poel
LEP_008	34664.994856	204492.696356	20/06/2008	-	-	poel
MID_001	42916.784856	210657.492356	23/06/2009	-	-	plas
MID_002a	43806.659856	211196.102856	15/07/2010	-	-	poel
MID_002b	43782.367356	211191.504856	15/07/2010	-	-	poel

////////////////////////////////////

code	Lambert-X	Lambert-Y	datum 1	datum 2	datum 3	algemeen karakter
MID_003	43835.650856	211204.927856	15/07/2010	-	-	poel
MID_004	43879.903856	211246.625356	23/06/2009	-	-	poel
MID_005a	43890.782356	211158.868356	15/07/2010	-	-	sloot
MID_005b	43783.613356	211116.758856	15/07/2010	-	-	sloot
MID_006	43931.956856	211272.621356	15/07/2010	-	-	poel
MID_007	43980.807856	211250.987356	15/07/2010	-	-	poel
MID_008	44066.038856	211267.896856	15/07/2010	-	-	poel met sloot
MID_009a	44120.212356	211234.798356	15/07/2010	-	-	poel met sloot
MID_009b	44107.512856	211165.343856	15/07/2010	-	-	poel met sloot
MID_013a	44032.192856	211320.686356	15/07/2010	-	-	depressie
MID_013b	44070.762856	211306.738356	15/07/2010	-	-	depressie
MID_014	44109.729356	211462.293356	15/07/2010	-	-	plas
NOD_001a	28167.371856	200615.812356	27/05/2008	2/07/2010	19/06/2014	poel
NOD_002	29002.775856	200476.100856	28/05/2008	2/07/2010	19/06/2014	poel
NOD_003	28720.995356	201026.168856	28/05/2008	-	-	depressie
NOD_004a	28365.647000	200162.828000	28/05/2008	-	-	depressie
NOD_004b	28366.492000	200137.473000	28/05/2008	-	-	depressie
NOD_004c	28387.621000	200144.234000	28/05/2008	-	-	depressie
NOD_007	28374.982856	200842.473856	28/05/2008	-	-	depressie
NOD_008	28409.353856	200844.376356	28/05/2008	-	-	depressie
NOD_009	28452.186356	200270.148856	1/07/2010	-	-	depressie
NOD_010a	28359.388000	200228.034000	1/07/2010	-	-	depressie
NOD_010b	28387.239000	200242.733000	1/07/2010	-	-	depressie
NOD_011	28548.792356	200299.376856	1/07/2010	-	-	depressie
NOD_012	28546.474856	200270.022356	1/07/2010	-	-	depressie
NOD_013a	28596.437000	200290.575000	1/07/2010	-	-	depressie
NOD_013b	28610.875000	200294.599000	1/07/2010	-	-	depressie
NOD_013c	28656.560356	200309.412356	1/07/2010	-	-	depressie
NOD_014	29299.036356	200621.315356	19/06/2014	-	-	poel
NOD_015	28195.022856	200497.259856	27/05/2008	-	-	poel
NOD_021	28391.770356	199909.400856	20/05/2008	-	-	poel
NOD_022	28130.058356	199832.797856	20/05/2008	19/06/2014	-	poel
NOD_023	28109.081356	199742.584356	20/05/2008	-	-	poel
NOD_024	28324.608856	199971.355856	19/06/2014	-	-	poel
NOD_025	27984.139356	199815.966356	19/06/2014	-	-	poel
SBE_001	38150.463856	205497.304856	7/07/2010	-	-	poel
SBE_002	38591.171356	205495.963856	7/07/2010	-	-	poel
SBE_003	38550.804356	205335.293356	7/07/2010	-	-	poel

code	Lambert-X	Lambert-Y	datum 1	datum 2	datum 3	algemeen karakter
ZWI_132	78544.809356	227742.978856	6/08/2012	-	-	poel
ZWI_133	78650.866856	227750.609356	6/08/2012	-	-	poel
ZWI_134	78766.843856	227734.585856	6/08/2012	-	-	poel
ZWI_135	78186.874856	227355.711356	6/08/2012	-	-	depressie
ZWI_136	78453.712856	227387.733356	6/08/2012	-	-	depressie
ZWI_137	78581.603356	227457.445356	6/08/2012	-	-	depressie
ZWI_138a	78665.703356	227584.952356	6/08/2012	-	-	depressie
ZWI_138b	78401.084000	227542.553000	6/08/2012	-	-	depressie
ZWI_139	78755.229356	227944.412356	16/08/2012	-	-	depressie
ZWI_140	78985.826356	227932.204356	16/08/2012	-	-	depressie
ZWI_141	78802.804856	227622.632356	13/08/2012	-	-	depressie
ZWI_142	79330.365856	227872.520356	13/08/2012	-	-	depressie
ZWI_144	78042.413856	227597.153856	6/08/2012	-	-	sloot
ZWI_147	78996.976856	227653.812856	13/08/2012	-	-	depressie
ZWI_148a	79285.368856	227763.015856	13/08/2012	-	-	depressie
ZWI_148b	79147.852000	227736.897000	13/08/2012	-	-	depressie
ZWI_149	79268.748356	227982.244356	13/08/2012	-	-	depressie
ZWI_150	79803.649356	228271.301856	7/08/2014	-	-	depressie, brak
ZWI_151	77416.689356	227618.377356	5/08/2014	-	-	poel
ZWI_152	78828.963356	227949.823856	16/08/2012	-	-	depressie
ZWI_153	78926.818356	227941.669356	16/08/2012	-	-	depressie
ZWI_154	78879.055856	227658.587856	13/08/2012	-	-	depressie
ZWI_155	78305.698356	228017.311856	6/08/2014	-	-	zandwinputje
ZWI_156	78276.222356	228037.463356	6/08/2014	-	-	zandwinputje
ZWI_158	77673.126856	227843.984356	5/08/2014	-	-	poel
ZWI_159	77415.951356	227592.100356	5/08/2014	-	-	poel
ZWI_160	77514.376856	227574.108856	5/08/2014	-	-	poel
ZWI_161	77391.033856	227747.891356	5/08/2014	-	-	depressie
ZWI_162	77376.875356	227749.277856	5/08/2014	-	-	poel
ZWI_163	79880.528856	228238.046856	7/08/2014	-	-	poel
ZWI_164	78518.030856	227411.655356	6/08/2012	-	-	depressie
ZWI_167	78602.511356	228455.605856	6/08/2014	-	-	poel
ZWI_170	79533.529356	228220.393356	7/08/2014	-	-	poel brak
ZWI_171	79753.615856	228116.022356	7/08/2014	-	-	depressie, zout
ZWI_172	78836.784356	227470.879356	13/08/2012	-	-	depressie
ZWI_173	78850.176856	227487.384856	13/08/2012	-	-	depressie
ZWI_174a	78924.483356	227522.874356	13/08/2012	-	-	depressie

//

code	Lambert-X	Lambert-Y	datum 1	datum 2	datum 3	algemeen karakter
ZWI_174b	78918.481000	227545.381000	13/08/2012	-	-	depressie

//

[illegible]

	duin+odp	CAB	WES	HOS	NOD	DOP	TYD	HAN	LEP	IJZ	SBE	WAD	MID	BRE	DHE	BDH	ZEB	ZWI
<i>Carex cuprina</i>	0,04	-	-	0,07	0,08	-	0,03	-	-	-	-	-	-	0,09	-	0,10	-	0,06
<i>Carex disticha</i>	0,01	-	0,05	-	-	-	0,03	0,13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex flacca</i>	0,01	-	-	0,07	0,08	-	-	-	-	-	-	0,20	-	-	-	-	-	-
<i>Carex hirta</i>	0,25	0,05	0,07	0,47	0,32	0,43	0,32	0,38	0,57	-	0,71	0,20	0,20	0,09	0,68	-	-	0,22
<i>Carex nigra</i>	0,01	-	-	-	-	-	0,03	-	-	0,13	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex oederi</i>	0,02	-	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,04
<i>Carex pseudocyperus</i>	0,02	-	-	-	0,04	-	0,06	0,38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex punctata</i>	<0,01	-	-	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex riparia</i>	0,09	0,32	-	0,07	0,20	0,14	0,06	0,25	-	-	-	0,20	-	-	-	0,40	0,50	0,01
<i>Carex rostrata</i>	<0,01	-	-	-	-	-	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex sp.</i>	0,03	0,14	0,05	0,20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Carex trinervis</i>	0,01	0,05	0,02	-	-	-	-	-	-	0,13	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex viridula</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Centaurium erythraea</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	-	-	-	-
<i>Centaurium sp.</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Chenopodium rubrum</i>	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,06
<i>Cirsium arvense</i>	0,03	0,05	0,02	0,07	0,12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Crassula helmsii</i>	0,01	-	-	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,05	-	-	0,01
<i>Crataegus monogyna</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,20	-	-
<i>Eleocharis palustris</i>	0,50	0,18	0,62	0,60	0,72	0,29	0,45	0,50	1,00	0,25	0,71	0,60	0,40	0,27	0,37	0,50	0,17	0,51
<i>Elymus repens</i>	0,01	-	-	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,05	-	-	-
<i>Epilobium hirsutum</i>	0,09	0,14	0,05	0,33	0,24	-	0,10	-	0,29	-	0,14	0,20	-	-	-	-	0,17	0,05
<i>Epilobium parviflorum</i>	0,01	-	-	-	0,04	-	-	0,13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Epilobium sp.</i>	<0,01	-	-	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Equisetum arvense</i>	0,09	0,05	0,05	0,07	0,04	-	0,13	-	-	-	0,43	-	0,20	0,09	0,32	-	-	0,10
<i>Equisetum hyemale</i> subsp. <i>affine</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,10	-	-
<i>Equisetum palustre</i>	0,12	0,05	0,21	0,40	0,08	-	0,32	0,13	0,29	-	-	-	-	0,09	0,16	-	-	0,01
<i>Erigeron canadense</i>	<0,01	-	-	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eupatorium cannabinum</i>	0,01	-	-	0,07	-	-	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Festuca arundinacea</i>	<0,01	-	-	-	-	-	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Galium aparine</i>	0,01	-	-	-	-	-	0,03	-	-	-	-	-	0,40	-	-	-	-	-

////////////////////////////////////

	duin+odp	CAB	WES	HOS	NOD	DOP	TYD	HAN	LEP	IJZ	SBE	WAD	MID	BRE	DHE	BDH	ZEB	ZWI
<i>Galium palustre</i>	0,08	0,14	0,19	0,13	0,04	-	0,06	0,38	-	-	-	-	-	-	-	0,20	-	0,04
<i>Geranium robertianum</i>	<0,01	-	-	-	-	-	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glaux maritima</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,04
<i>Glechoma hederacea</i>	<0,01	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glyceria declinata</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Glyceria fluitans</i>	0,04	0,09	0,07	0,13	0,04	0,14	-	0,13	-	-	-	-	-	0,09	-	0,10	-	0,01
<i>Glyceria maxima</i>	0,01	-	-	0,13	-	-	-	-	-	-	-	0,20	-	-	-	-	-	-
<i>Glyceria notata</i>	0,02	-	0,02	-	-	-	0,10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Glyceria sp.</i>	0,05	-	-	-	-	-	0,16	0,13	-	-	-	-	-	-	-	0,20	-	0,08
<i>Gnaphalium luteo-album</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Hedera helix</i>	<0,01	-	-	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hippophae rhamnoides</i>	0,01	-	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,05	-	-	-
<i>Hippuris vulgaris</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,33	-
<i>Holcus lanatus</i>	0,01	-	-	-	-	-	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	0,10	-	-
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	0,13	0,14	0,52	0,13	-	-	0,10	-	-	-	-	-	-	0,09	0,26	0,40	0,17	-
<i>Hypericum quadrangulum</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,20	-	-	-	-	-
<i>Hypericum sp.</i>	<0,01	-	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Iris pseudacorus</i>	0,10	0,18	0,19	-	0,08	-	0,10	0,63	-	-	-	-	-	0,27	-	0,20	0,33	0,03
<i>Isolepis setacea</i>	0,01	-	0,02	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Juncus acutiflorus</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,14	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juncus ambiguus</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,20	-	-	-	-	0,01
<i>Juncus articulatus</i>	0,38	0,23	0,38	0,60	0,56	0,14	0,23	0,88	0,14	0,25	0,43	0,60	0,20	0,36	0,21	0,30	-	0,45
<i>Juncus bufonius</i>	0,10	0,09	-	0,20	0,16	-	0,16	-	-	-	0,14	-	-	0,09	0,16	-	-	0,17
<i>Juncus compressus</i>	0,05	-	-	-	0,24	-	-	0,13	0,43	-	-	-	-	-	0,16	-	-	0,01
<i>Juncus conglomeratus</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	0,13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juncus effusus</i>	0,07	0,32	0,05	0,07	0,04	-	0,13	0,38	-	-	0,14	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Juncus gerardi</i>	0,05	-	-	-	-	-	0,06	-	-	-	-	-	-	-	0,11	-	-	0,13
<i>Juncus inflexus</i>	0,21	0,27	0,12	0,33	0,28	0,29	0,26	0,63	0,57	-	0,43	0,20	0,20	0,36	0,11	-	0,17	0,13
<i>Juncus maritimus</i>	0,01	-	-	-	-	0,14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Juncus subnodulosus</i>	0,18	0,05	0,29	0,13	0,48	0,29	0,26	1,00	0,57	0,13	-	-	-	0,09	-	-	0,50	-
<i>Juncus tenuis</i>	<0,01	-	-	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

////////////////////////////////////

	<u>duin+odp</u>	CAB	WES	HOS	NOD	DOP	TYD	HAN	LEP	IJZ	SBE	WAD	MID	BRE	DHE	BDH	ZEB	ZWI
<i>Pulicaria dysenterica</i>	0,06	-	0,19	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,13
<i>Quercus robur</i>	0,01	-	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Ranunculus flammula</i>	0,02	-	-	-	-	-	0,06	0,25	-	-	-	-	-	-	0,05	-	-	0,03
<i>Ranunculus repens</i>	0,15	0,05	0,50	0,20	0,20	-	0,19	0,50	-	-	-	0,20	-	0,09	-	-	-	0,04
<i>Ranunculus sardous</i>	0,01	-	-	0,07	-	-	-	0,38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ranunculus sceleratus</i>	0,10	0,14	0,05	0,33	0,24	-	0,13	-	-	0,13	-	-	-	-	0,05	-	-	0,09
<i>Rorippa amphibia</i>	<0,01	-	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rorippa microphylla</i>	0,14	0,09	0,14	0,13	0,04	0,14	0,26	0,63	0,43	-	0,14	-	0,40	0,09	0,11	-	-	0,10
<i>Rorippa palustris</i>	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,14	-	-	-	-	-	-	0,05
<i>Rorippa sp.</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Rorippa sylvestris</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,20	-	-	-	-	0,01
<i>Rubus caesius</i>	0,01	-	0,05	-	-	-	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rubus sp.</i>	0,04	-	0,05	0,07	0,04	-	0,10	-	-	-	-	-	0,40	-	0,05	-	-	0,01
<i>Rumex conglomeratus</i>	0,04	0,14	0,05	0,33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,05	0,10	-	-
<i>Rumex conglomeratus/sanguineus</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	0,13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rumex crispus</i>	0,05	0,09	-	-	0,24	0,29	0,03	0,25	-	-	-	0,20	-	0,09	-	-	-	-
<i>Rumex hydrolapathum</i>	0,01	-	-	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,33	-
<i>Rumex maritimus</i>	0,01	-	-	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	0,20	-	-	-	-	0,01
<i>Rumex palustris</i>	0,02	0,09	-	-	-	-	-	-	0,14	-	0,29	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Rumex sanguineus</i>	0,07	-	0,02	-	-	-	-	0,38	-	-	-	0,20	-	0,09	0,05	0,10	-	0,18
<i>Rumex sp.</i>	0,12	-	0,50	0,27	0,04	-	0,16	-	0,43	-	-	-	-	0,09	-	-	-	0,04
<i>Salix alba</i>	0,29	0,23	0,14	0,73	0,48	0,14	0,35	0,13	0,43	0,13	0,57	0,20	-	-	0,16	-	0,17	0,35
<i>Salix capraea</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Salix cinerea</i>	0,23	0,23	0,26	0,40	0,48	0,57	0,16	-	-	-	0,29	0,40	0,20	0,09	0,26	0,30	0,50	0,14
<i>Salix repens</i>	0,09	0,05	0,31	0,33	0,08	0,14	-	-	-	0,13	-	0,40	-	-	0,05	-	-	-
<i>Salix sp.</i>	0,01	0,05	-	0,07	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Salix viminalis</i>	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,14	-	0,40	-	0,05	-	0,33	0,03
<i>Samolus valerandi</i>	0,11	0,09	0,14	0,20	0,16	0,14	0,03	-	-	-	-	-	0,20	0,09	0,16	0,40	-	0,10
<i>Scirpus lacustris</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,20	-	-	-	-	-
<i>Scirpus tabernaemontani</i>	0,10	-	0,05	-	0,04	-	0,19	0,88	-	-	0,43	0,20	0,20	-	-	-	-	0,12
<i>Scrophularia auriculata</i>	0,02	-	-	0,07	0,08	-	0,03	0,13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

////////////////////////////////////

	<u>duin+odp</u>	CAB	WES	HOS	NOD	DOP	TYD	HAN	LEP	IJZ	SBE	WAD	MID	BRE	DHE	BDH	ZEB	ZWI
<i>Glechoma hederacea</i>	0,01	0,14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glyceria declinata</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Glyceria fluitans</i>	0,10	0,14	0,14	0,27	0,12	0,43	-	0,25	-	-	-	-	-	0,18	-	0,30	-	0,04
<i>Glyceria maxima</i>	0,04	-	-	0,60	-	-	-	-	-	-	-	0,60	-	-	-	-	-	-
<i>Glyceria notata</i>	0,05	-	0,05	-	-	-	0,32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,04
<i>Glyceria sp.</i>	0,12	-	-	-	-	-	0,29	0,38	-	-	-	-	-	-	-	0,90	-	0,19
<i>Gnaphalium luteo-album</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Hedera helix</i>	0,01	-	-	-	0,16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hippophae rhamnoides</i>	0,04	-	0,12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,18	0,26	-	-	-
<i>Hippuris vulgaris</i>	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,33	-
<i>Holcus lanatus</i>	0,02	-	-	-	-	-	0,10	-	-	-	-	-	-	-	-	0,30	-	-
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	0,33	0,32	1,43	0,27	-	-	0,23	-	-	-	-	-	-	0,18	0,58	0,90	0,33	-
<i>Hypericum quadrangulum</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,40	-	-	-	-	-
<i>Hypericum sp.</i>	0,01	-	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Iris pseudacorus</i>	0,29	0,55	0,52	-	0,20	-	0,39	1,38	-	-	-	-	-	0,64	-	0,80	0,83	0,06
<i>Isolepis setacea</i>	0,02	-	0,05	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Juncus acutiflorus</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,14	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juncus ambiguus</i>	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,60	-	-	-	-	0,04
<i>Juncus articulatus</i>	0,90	0,55	1,05	1,47	1,24	0,29	0,45	2,25	0,29	0,63	0,71	1,40	0,60	1,09	0,37	0,90	-	1,08
<i>Juncus bufonius</i>	0,26	0,18	-	0,53	0,52	-	0,42	-	-	-	0,43	-	-	0,18	0,21	-	-	0,40
<i>Juncus compressus</i>	0,09	-	-	-	0,48	-	-	0,25	0,86	-	-	-	-	-	0,32	-	-	0,03
<i>Juncus conglomeratus</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	0,25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juncus effusus</i>	0,13	0,77	0,10	0,07	0,04	-	0,13	1,00	-	-	0,43	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Juncus gerardi</i>	0,09	-	-	-	-	-	0,13	-	-	-	-	-	-	-	0,21	-	-	0,25
<i>Juncus inflexus</i>	0,42	0,64	0,24	0,80	0,52	0,71	0,45	1,00	1,71	-	0,86	0,40	0,40	0,73	0,21	-	0,17	0,23
<i>Juncus maritimus</i>	0,02	-	-	-	-	0,43	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Juncus subnodulosus</i>	0,56	0,14	0,86	0,33	1,28	0,86	0,84	4,75	1,14	0,13	-	-	-	0,18	-	-	2,17	-
<i>Juncus tenuis</i>	<0,01	-	-	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limonium vulgare</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Lycopus europaeus</i>	0,54	0,27	1,71	0,53	0,24	-	-	-	0,29	-	0,86	1,60	-	-	-	-	0,50	0,70
<i>Lysimachia nummularia</i>	0,03	-	-	-	-	-	-	0,38	-	-	-	-	-	-	-	0,50	-	-

////////////////////////////////////

	duin+odp	CAB	WES	HOS	NOD	DOP	TYD	HAN	LEP	IJZ	SBE	WAD	MID	BRE	DHE	BDH	ZEB	ZWI
<i>Ranunculus repens</i>	0,36	0,09	1,21	0,47	0,40	-	0,55	1,38	-	-	-	0,60	-	0,18	-	-	-	0,08
<i>Ranunculus sardous</i>	0,02	-	-	0,13	-	-	-	0,63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ranunculus sceleratus</i>	0,17	0,23	0,14	0,73	0,36	-	0,16	-	-	0,13	-	-	-	-	0,11	-	-	0,18
<i>Rorippa amphibia</i>	0,01	-	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rorippa microphylla</i>	0,32	0,18	0,31	0,20	0,12	0,29	0,68	2,00	1,00	-	0,14	-	1,20	0,18	0,21	-	-	0,22
<i>Rorippa palustris</i>	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,43	-	-	-	-	-	-	0,09
<i>Rorippa sp.</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01
<i>Rorippa sylvestris</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,40	-	-	-	-	0,03
<i>Rubus caesius</i>	0,02	-	0,12	-	-	-	0,06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rubus sp.</i>	0,08	-	0,07	0,20	0,04	-	0,23	-	-	-	-	-	1,00	-	0,16	-	-	0,03
<i>Rumex conglomeratus</i>	0,09	0,27	0,10	0,80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,16	0,10	-	-
<i>Rumex conglomeratus/sanguineus</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	0,25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rumex crispus</i>	0,07	0,18	-	-	0,28	0,43	0,10	0,38	-	-	-	0,20	-	0,09	-	-	-	-
<i>Rumex hydrolapathum</i>	0,03	-	-	0,20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,00	-
<i>Rumex maritimus</i>	0,02	-	-	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	0,20	-	-	-	-	0,04
<i>Rumex palustris</i>	0,05	0,14	-	-	-	-	-	-	0,43	-	0,86	-	-	-	-	-	-	0,04
<i>Rumex sanguineus</i>	0,13	-	0,02	-	-	-	-	0,75	-	-	-	0,40	-	0,18	0,05	0,20	-	0,35
<i>Rumex sp.</i>	0,28	-	1,24	0,60	0,12	-	0,35	-	0,86	-	-	-	-	0,09	-	-	-	0,05
<i>Salix alba</i>	0,74	0,55	0,33	2,07	1,56	0,43	0,87	0,38	1,14	0,25	1,14	0,60	-	-	0,21	-	0,33	0,91
<i>Salix capraea</i>	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
<i>Salix cinerea</i>	0,53	0,36	0,62	0,93	1,20	1,14	0,45	-	-	-	0,71	1,20	0,40	0,18	0,68	0,60	1,50	0,26
<i>Salix repens</i>	0,18	0,05	0,62	0,53	0,16	0,43	-	-	-	0,38	-	1,40	-	-	0,11	-	-	-
<i>Salix sp.</i>	0,03	0,23	-	0,07	0,08	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Salix viminalis</i>	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,29	-	1,60	-	0,05	-	1,17	0,04
<i>Samolus valerandi</i>	0,24	0,27	0,33	0,40	0,24	0,14	0,10	-	-	-	-	-	0,40	0,27	0,32	0,60	-	0,25
<i>Scirpus lacustris</i>	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,20	-	-	-	-	-
<i>Scirpus tabernaemontani</i>	0,26	-	0,12	-	0,08	-	0,48	2,88	-	-	1,43	0,40	0,40	-	-	-	-	0,26
<i>Scrophularia auriculata</i>	0,02	-	-	0,07	0,08	-	0,03	0,13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scutellaria galericulata</i>	<0,01	-	-	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Senecio congestus</i>	<0,01	-	-	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Senecio viscosus</i>	0,01	-	-	-	-	-	0,06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

////////////////////////////////////

