

**HYDROGEOLOGISCHE, BODEMKUNDIGE EN EKOLOGISCHE
STUDIE VAN "DE KALMTHOUTSE HEIDE"
EN DE OMLIGGENDE LANDBOUWGRONDEN**

Rijksuniversiteit Gent - Universitaire Instelling Antwerpen

EKOLOGISCHE STUDIE

Departement Biologie

Universitaire Instelling Antwerpen

1981

810410

UNIVERSITAIRE INSTELLING ANTWERPEN
DEPARTEMENT BIOLOGIE

EKOLOGISCHE STUDIE VAN "DE KALMTHOUTSE HEIDE"

Opdrachtgever :
De Vlaamse Gemeenschap

Opdrachthouder :
Interkommunale Grondbeleid en Expansie Antwerpen (IGEAN)

Studie en verslag
Lic. G. DE BLUST

Leiding
Prof. Dr. R. F. VFRHEYEN

1981

Typologie van de aanwezige ecosystemen	2
1. Dynamiek van de ecosystemen	2
2. Overzicht van de belangrijkste vegetaties van de Kalmthoutse Heide.	4
2.1. Korte bespreking.	7
3. De grondwaterafhankelijke vegetaties.	8
4. Fysische karakteristieken.	9
Locatie van de grondwaterafhankelijke ecosystemen.	10
1. De overzichtskaart.	10
2. De ecosysteemkaart.	10
3. Detailkaarten.	12
3.1. Grenzen.	13
3.2. Vegetatietypen van de detailkaarten.	14
3.3. Legende bij de detailkaart.	15
3.4. Bespreking van de detailkaarten.	17
Recente evolutie van de Kalmthoutse Heide.	20
I. Voorbeschouwingen.	20
1. Inleiding.	20
1.1. Algemene artikels over de Kalmthoutse Heide.	20
1.2. Wetenschappelijke studies van de Kalmthoutse Heide.	20
1.3. Luchtfoto's van de Kalmthoutse Heide.	20
2. Successie en fluctuatie van vegetaties. Begripsbepaling.	21
3. Rol van successie en fluctuatie in heidevegetaties.	21
4. Literatuurgegevens over veranderingen in heidevegetaties.	22
4.1. Droge heide.	22
4.2. Vochtige en natte heide.	22
4.3. Snavelbiesvegetaties.	23
4.4. Vennen.	23
4.5. Besluit.	25
II. Het vergelijkend onderzoek.	25
1. Vergelijking van de vegetaties van 1955 en 1978.	25
1.1. Methode.	25
1.2. Resultaten en bespreking.	26
1.2.1. Duinen.	28
1.2.2. Droge heide.	29
1.2.3. Vochtige en Natte heide.	30
1.2.4. Snavelbiesvegetaties.	30
1.2.5. Vennen.	31
1.3. Freatofyten en afreatofyten in 1955 en 1978.	32
1.4. Algemeen besluit.	33
1.5. Vergelijking van de vegetatiekaarten van 1955 en 1978.	33
2. Vergelijking van de vegetatie in de depressie bij Paalberg 1955-1978.	33
2.1. Methode.	33

2.1.1.	De vegetatieopnamen.	34
2.1.2.	Verwerking van de gegevens.	34
2.2.	Resultaten en bespreking.	34
A.	Manuele verwerking.	34
A.1.	Typologie 1955.	35
A.2.	Typologie 1979.	36
A.3.	Vergelijking van de opnametabellen 1955, 1979.	36
B.	Mathematische verwerking van de vegetatiegegevens.	38
B.1.	Classificatie van de vegetatie d.m.v. clusteranalyse.	40
B.1.1.	ORLOCI's agglomeratieve classificatiemethode (MINVAC).	40
B.1.1.1.	Classificatie 1955.	40
B.1.1.2.	Classificatie 1979; transformatie B.	41
B.1.1.3.	Classificatie 1979; transformatie A.	41
B.1.1.4.	Vergelijking MINVAC 1955-MINVAC 1979.	42
B.1.1.5.	De evolutie van de vegetaties.	42
B.1.1.6.	Classificatie 1955-1979 gecombineerd.	44
B.1.1.7.	Algemeen besluit.	45
B.1.2.	De agglomeratieve informatie-analyse van WILLIAMS et al. (INFA).	45
B.1.2.1.	Classificatie 1955-1979 gecombineerd.	46
B.2.	B.2.1. Resultaten van de vegetatie.	46
B.2.1.1.	Ordinatie 1955.	47
B.2.1.2.	Ordinatie 1979; transformatie A.	47
B.2.1.3.	Ordinatie 1955-1979 gecombineerd.	47
B.2.1.4.	Vergelijking met de classificatie en algemene besluiten.	48
2.3.	Patroonstudie van de Kriekelaarsvennen.	49
2.3.1.	Methode.	49
2.3.2.	Resultaten.	50
2.3.3.	Besluiten.	50
3.	Evolutie van de Kalmthoutse Heide volgens het luchtfoto-onderzoek.	50
4.	Vennen.	53
	Besluiten.	55
	Literatuur.	56

VERSLAG VAN ONDERZOEK EN RESULTATEN VAN DE ECOLOGISCHE DEELSTUDIE VAN HET IGEAN PROJECT
"KALMTHOUTSE HEIDE".

In dit rapport zijn de resultaten bijeen gebracht van de ecologische deelstudie van de Hydrologische, Bodemkundige en Ekologische Studie van de "Kalmthoutse Heide" en de omliggende landbouwgronden. Het betreft hoofdzakelijk botanisch en vegetatiekundig onderzoek dat in het eindrapport samen met de hydrologische, klimatologische en bodemkundige gegevens gesynthetiseerd zal worden.

Deze studie omvat drie delen :

- Een *typering* van de ecosystemen van de Kalmthoutse Heide met speciale aandacht voor de grondwater-afhankelijke ecosystemen ;
- Een *localisatie* van de grondwaterafhankelijke ecosystemen en een detailkartering van representatieve vertegenwoordigers ervan ;
- Een studie van de *recente evolutie* van de Kalmthoutse Heide.

De nomenclatuur van de fanerogamen is gebaseerd op DE LANGHE et al. (1973), van de mossen op MARGADANT (1973) en van de korstmossen op HENNIPMAN (1969).

Wetenschappelijke namen van de taxa worden in bijlage gegeven.

DE TYPOLOGIE VAN DE AANWEZIGE ECOSYSTEMEN

1. Dynamiek van de ecosystemen.

Ecosystemen zijn opgebouwd uit een levensgemeenschap (planten en dieren) en het erbij horend fysisch milieu met factoren als microklimaat, bodem, waterhuishouding, enz...

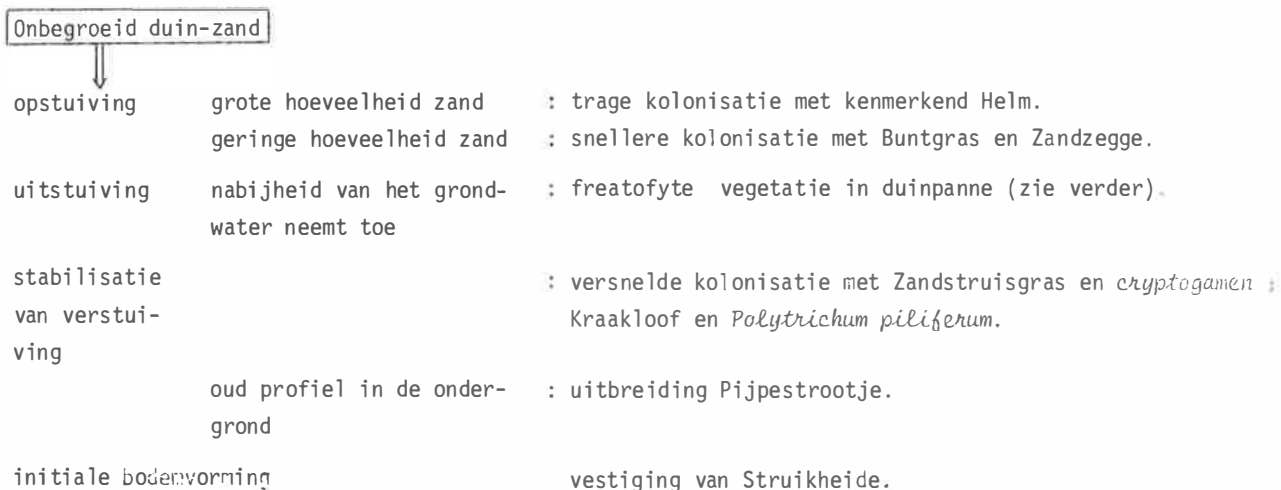
Een beschrijving van een ecosysteem gebeurt in principe in termen van al zijn samenstellende componenten met inbegrip van de relaties die daartussen bestaan.

Omdat niet alle levende en niet-levende componenten gekend zijn steunt een typologie dikwijls op een beperkt aantal kenmerken van het systeem.

In deze studie betreft dit vooral de vegetatie. Waar mogelijk, worden reeds (kwalitatieve) aanduidingen gegeven over grondwater en bodemeigenschappen.

Ecosystemen zijn dynamisch en gaan in de tijd geleidelijk in elkaar over. Ook in de ruimte zijn de grenzen meestal vaag. Dit komt doordat de ecosystemen evolueren volgens een successie en elkaar ruimtelijk wederzijds beïnvloeden.

In onderstaand schema is getracht de ruimtelijke en temporale relaties die tussen de vegetaties van de Kalmthoutse Heide bestaan weer te geven, evenals de processen die aan hun bestaan ten grondslag liggen.



bij afwezigheid van vraat, langdurige droogteperiodes en bij verderzetting bodemworming



overstuiving van oud profiel

: dominantie van Pijpestrootje (ZONNEVELD, I.S. & J.F. BANNINK, 1960 ; ZONNEVELD, I.S. 1965).

Onbegroeide vochtige duinpanne

↓
grondwater niet aan oppervlakte

: snelle kolonisatie met *Cryptogamen* : Peermos, *Polytrichum juniperinum*.
mogelijkheid tot vesting van Kruiwilg door kieming

Initiale bodemvorming

: vestiging van Dopheide, Struikheide en Pijpestrootje

lichte secundaire overstuiving

: uitbreiding van Trekrus en Kruiwilg

grondwater tijdelijk aan oppervlak

: kolonisatie door venplanten : Knolrus, Moerasstruisgras
bultvorming bij Pijpestrootje

bij afwezigheid van vraat, langdurige droogteperiodes en bij verderzetting bodemvorming

Begroeide panne met vochtige heide op natte podzolen of gleybodem

Wanneer geen beheer toegepast wordt evolueren alle eindstadia tot hiertoe besproken naar een bos.

Ven met open voedselarm water

↓
permanent water

zwevende en gedeeltelijke wortelende begroeiing met
Knolrus en Veenmossen

eutroficatie

Mannagras

afsterven planten en veenvorming

veenmosdrijftil en vorming van **hoogveen** (als oppervlakte
groot genoeg is)

periodiek geïnudeerde venrand

oppervlakkig veen en ondiep mineraal substraat ; vrij
stabiele vegetatie met Pijpestrootje in bulten,
Veelstengelige waterbies, Veenpluis.

eutroficatie

dikker pakket organisch materiaal ; Pitrus, Waternavel

hoge rand, kort tot nooit geïnudeerd

geen opstapeling van organisch materiaal (eerder afbraak
van veen bij verdroging) ; Dopheide domineert, Veenmossen
in de moslaag.

Natte Heide op natte podzol of gleybodem met venige bovengrond

open plekken door beschadiging (tred,
plaggen)

oppervlakkig natter : Snavelbies.

permanent grondwatervoorziening en goede
doorluchtige (kwel)

natte heide met Beenbreek

permanente grondwater-voorziening en
periodieke inundatie (kwel aan oppervlakte)

gemengde ven - hoogveen - natte heide vegetatie met
Beenbreek, Witte snavelbies en kenmerkende Veenmossen
(*Sphagnum recurvum*, *S. papillosum*, ...).

daling van de grondwater-
tafel

vestiging van bomen in de anders boomloze vegetatie.

2. Overzicht van de belangrijkste vegetaties van de Kalmthoutse Heide.

In tabel 1 is een overzicht gegeven van de floristische samenstelling van de belangrijkste heidevegetaties van de Kalmthoutse Heide. Duinen, bossen en graslanden zijn niet opgenomen. De eerste zijn uitvoerig behandeld in de bespreking van de successiereeksen; de beide andere laten we geheel buiten beschouwing omdat soortensamenstelling en structuur grotendeels antropogeen beïnvloed zijn. Deze overzichtstabel is samengesteld op basis van de afzonderlijke fyto-sociologische tabellen die voor elk vegetatietype reeds vroeger gemaakt werden (DE BLUST, G. 1978). 50 soorten hogere planten en cryptogamen werden gebruikt. Ze komen elk in minstens één van de basistabellen meer dan 1 maal voor. De totale soortenlijst is dus groter, maar de bijkomende soorten hebben door hun zeer lage presentie een te geringe differentiërende waarde. In tabel 1 is de prestatie en de gemiddelde dominantie-abundantie-waarde gegeven. De gevonden waarden werden in 5, resp. 4 klassen samengenomen :

presentie	dominantie-abundantie :	
	Braun-Blanquet	% bedekking
1% - 20% : I		
21% - 40% : II	+ , 1,2 : 1	25%
41% - 60% : III	3 : 2	26% - 50%
61% - 80% : IV	4 : 3	51% - 75%
81% - 100% : V	5 : 4	76% - 100%.

Tabel 1

	DH		M		V NH					R				V					
	18	13	16	10	5	8	16	6	7	4	8	4	3	10	5	10			
Vegetatietype	1	2	1	2	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	3				
<i>Polytrichum piliferum</i>	II ¹																A		
<i>Cornicularis aculeata</i>	III ¹				I ¹												A		
<i>Carex arenaria</i>	III ¹		I ¹														A		
<i>Agrostis coarctata</i>	II ²	I ¹															A		
<i>Cladonia bacillaris</i>	II ¹						I ¹												
<i>C. macilenta</i>	II ¹																		
<i>C. glauca</i>	I ¹																		
<i>C. squamosa</i>	I ¹																		
<i>C. gracilis</i>	I ¹																		
<i>C. crispata</i>	I ¹	I ¹																	
<i>C. floerkeana</i>	IV ²	I ¹																	
<i>C. coccifera v. pleurota</i>	IV ¹	I ¹																	
<i>C. chlorophaea v. pyxidata</i>	III ¹	II ¹	I ¹																
<i>Campylopus introflexus</i>	I ¹	II ¹	I ¹																
<i>Dicranum scoparium</i>	II ¹	II ¹	I ¹		I ¹														
<i>Cladonia impexa</i>	II ¹	II ¹	I ¹		V ²	I ¹													
<i>Campylopus flexuosus</i>	I ¹	I ¹			I ¹	I ¹													
<i>Pohlia nutans</i>	II ¹	II ¹	I ¹	I ¹			V ¹	I ¹											
<i>Polytrichum commune</i>	I ¹	I ¹			I ¹	I ¹													
<i>Campylopus fragilis</i>	III ¹	III ¹	II ¹		I ¹	II ¹	I ¹			I ¹	I ¹								
<i>Calluna vulgaris</i>	V ¹	V ³	I ¹	I ¹	II ¹	IV ¹	III ¹	III ¹		II ¹	I ¹						A		
<i>Erica tetralix</i>	I ¹	III ¹	III ¹	V ¹	V ³	V ³	V ⁴	V ¹	V ¹	V ¹	IV ¹	II ¹	V ¹	I ¹			(f)		
<i>Molinia caerulea</i>	III ¹	III ¹	V ³	V ²	IV ¹	IV ¹	V ¹	V ¹	V ²	IV ¹	V ¹	V ²	V ¹	V ¹	III ¹		(f)		
<i>Gymnocolea inflata</i>	III ¹	II ¹	I ¹	III ¹	I ¹	II ¹	III ¹	I ¹			III ¹	IV ¹	I ¹		I ²				
<i>Juncus squarrosus</i>	II ¹	II ¹	I ¹	I ¹	I ¹	I ¹	IV ¹										f		
<i>Salix repens</i>		I ¹	I ¹				V ²										F		
<i>Scirpus caespitosus</i>			I ¹	I ¹	I ¹	IV		II ¹		I ¹							F		
<i>Eriophorum angustifolium</i>			II ¹	I ¹	I ¹	III ¹		III ¹		IV ¹	IV ¹	V ¹	V ¹		II ¹		W		
<i>Drosera intermedia</i>			I ¹		I ¹			I ¹		V ¹	IV ¹	V ¹	V ¹		I ¹		F		
<i>Rhynchospora fusca</i>			III ¹				I ¹			IV ¹	IV ¹	V ²					W		
<i>R. alba</i>							I ¹			I ¹	III ¹	II ¹	V ¹				W		
<i>Drosera rotundifolia</i>			I ¹				I ¹			I ¹	II ¹	II ¹					F		
<i>Carex panicea</i>							I ¹			I ¹	I ²						f		
<i>Sphagnum compactum</i>				I ¹			I ¹				I ¹								
<i>S. tenellum</i>							I ²	II ¹				I ¹	IV ¹						
<i>Narthecium ossifragum</i>							I ¹		V ²			I ¹	I ¹				W		
<i>Sphagnum recurvum</i>								II ¹				II ¹	V ²						
<i>Cladopodiella fluitans</i>								I ¹				II ¹	IV ¹		I ¹				
<i>Dicranella serviculata</i>			I ¹	I ¹			I ¹			V ¹									
<i>Sphagnum papillosum</i>													V ¹						
<i>S. cuspidatum</i>				I ¹										V ¹		V ¹	III ¹		
<i>Juncus bulbosus</i>				I ¹											I ¹	V ²	V ³	IV ¹	W

Eleocharis multicaulis
 Sphagnum crassycladum
 Drepanocladus fluitans
 Juncus effusus
 Hydrocotyle vulgaris
 Glyceria fluitans
 Agrostis canina
 Eleocharis palustris

I ¹	I ¹

	II ²	I ³	
I ¹	I ¹	V ¹	
		IV ¹	f
		IV ¹	W
		II ¹	W
		II ¹	f
		I ¹	W

2.1. Korte bespreking :

- Droge Heide : Struikheide als aspektbepalende soort.
- D.H.1. : Soortenrijke Struikheidevegetatie van het laatste stadium van de duinfixatie en het totaal gefixeerde duin. Vooral de moslaag is rijk aan soorten. Struikheide in opbouw en rijpe fasen. Plaatselijk degeneratie-fase.
- D.H.2. : Soortenarme Struikheidevegetatie zonder kenmerkende soorten. Voorkomend op gestoorde plaatsen (uitdroging op duinflanken, sterke beschaduwing, brand). Soms overgang naar vochtige heide.
- Pijpestrootje-vegetatie : Pijpestrootje domineert en bepaalt totaal de structuur van de vegetatie.
- M.1. : Het droge type. Soortenarm met zeer ijle moslaag, waarvan de soorten aansluiten bij de droge heide.
- M.2. : Het vochtige en natte type. De begroeiing van de 'slenken' tussen de Pijpestrootjesbulten is dichter en sluit aan bij de natte heide, de Snelbiesbegroeiingen en de vennen.
- Vochtige en Natte Heide : Dopheide als aspektbepalende soort.
- V.H.1. : Het droogste type van de vochtige heide met het korstmos *Cladonia impexa* als kenmerkende soort. Een eenvormige begroeiing met open plekken van afgestorven Dopheide (in de Kalmthoutse Heide het type kenmerkend voor vochtige heide waar uitdroging optreedt).
- V.H.2. : Soortenarme vochtige heide, aansluitend bij het vorige type. Naar soortensamenstelling een overgang naar de droge heide. Geen kenmerkende soorten (evenals V.H.1. kenmerkend voor uitdroging).
- V.N.H.3. : Soortenrijke natte heide met Veenbies en Veenmossen (*Sphagnum compactum* en *S. tenellum*).
- V.N.H.4. : Vochtige heide met Kruipwilg en Trekrus. Gesitueerd op de overgang van duin naar ven of natte heide.
- V.N.H.5. : De natte heide met Beenbreek. Gesitueerd op plaatsen met oppervlakkige kwel.
- Snelbiesvegetaties.
- R.1. : Snelbiesvegetaties met het mosje, *Dicranella serviculata*. Witte Snelbies komt zeer weinig voor i.v.m. Bruine Snelbies. Begroeiing van afgeplagde terreintjes en weinig belopen paadjes door natte heide.
- R.2. : Redelijk stabiele Snelbiesvegetaties in de natte heide met gelijke presentie van Witte en Bruine Snelbies.
- R.3. : Snelbiesbegroeiingen van de venoeveren met het kenmerkende Veenmos *Sphagnum cuspidatum*. Vegetaties van Witte Snelbies.
- R.4. : Type rijk aan Veenmossen (*Sphagnum recurvum*, *S. tenellum*, *S. papillosum*). Ruimtelijk een mozaïek vormend met V.N.H.5. op plaatsen met kwel.
- Vennen.
- V.1. : Oevervegetaties van niet-geëutrofiëerde vennen met Pijpestrootjesbulten met ertussen : Kno1rus, Veelstengelige Waterbies en Veenmossen

- V.2. : Open water vegetaties van niet-geëutrofiëerde vennen. Soortenarm met Knolrus en Veenmossen.
- V.3. : Begroeiing van geëutrofiëerde vennen met op de oever Pitrus dominant en Waternavel, Moerasstruisgras en Sikkelmos. In het open water groeien Knolrus, Mannagras en Gewone waterbies. Veenmossen ontbreken.

3. De grondwaterafhankelijke vegetaties:

In zijn geheel is de studie gericht op de verbanden die bestaan tussen de ecosystemen (en onderdelen ervan) van de Kalmthoutse Heide en de waterhuishouding van dit gebied.

Het is algemeen bekend dat soorten specifieke eisen stellen aan hun milieu, waardoor hun voorkomen en verspreiding beperkt is. De levensgemeenschappen die door de populaties van een reeks soorten samengesteld worden, zullen op hun beurt representant zijn voor een bepaald milieu. De milieufactor die ons het meest interesseert is de faktor water, meer in het bijzonder grondwater en oppervlaktewater.

Naar hun gebondenheid aan het grondwater kunnen planten ingedeeld worden in hydro-, freato- en afreatofyten (LONDO, E. 1975, 1976). *Hydrofyten* zijn waterplanten: soorten waarvan de vegetatieve delen zich in normale omstandigheden in of drijvend op het water bevinden. Permanent water is vereist, hoewel kortere droge periodes door bepaalde soorten wel overleefd kunnen worden. *Freatofyten* of 'grondwaterplanten' groeien uitsluitend, of zijn vnl., beperkt tot de invloedssfeer van het freatisch vlak. Deze categorie is niet eenvormig. Naast obligate freatofyten bestaan er niet-obligate freatotypen die afhankelijk van o.m. bodemtextuur, chemische samenstelling van de bodem en klimaat (luchtvochtigheid) binnen de invloedssfeer van het grondwater groeien. *Afreatotypen* zijn dan soorten die indifferënt zijn aan de invloed van het grondwater; ze zijn er niet aan gebonden.

Het is duidelijk dat op deze manier soorten kunnen optreden als indicator voor een bepaalde grondwaterstand. In veel gevallen is dit echter een te eenvoudige voorstelling, en wel omdat de grondwaterinvloed niet alleen in termen voor gemiddelde stijghoogte gezien moet worden. Zeer belangrijke zijn bv. ook de fluctuaties; de grootte ervan en dit over verschillende tijdspannen. De duur dat een bepaalde stand behouden blijft, blijkt van zeer groot belang te zijn (NIEMANN, 1963, 1973).

Hiermee wordt trouwens ook de indirecte invloed van hoogte en duur van een bepaalde waterstand duidelijk. Deze beïnvloeden nl. een hele reeks fysische en chemische eigenschappen van de bodem die voor de plant van belang zijn (temperatuur, O_2 -gehalte, humificatie,...). Verschillende soorten kunnen hun levenscyclus alleen voltooien wanneer het grondwater gedurende een bepaalde periode boven het maaiveld staat. Vooral de kiemingsperiode blijkt kritiek. Het hoeft geen betoog dat ook de chemische samenstelling van het grondwater het al dan niet voorkomen van soorten zal bepalen. Dit alles betekent dat de relatie grondwater-plantesoort erg complex is en dat we steeds rekening moeten houden met een reeks invloeden, zowel directe als indirecte.

Volgens de lijst van LONDO is voor elke hogere plant in tabel 1 de gebondenheid aan de grondwatertafel aangegeven.

De afkortingen staan voor (uit LONDO, E. 1975):

A : Afreatofyt : Soorten die binnen hun verspreidingsgebied niet aan de invloedssfeer van het freatisch oppervlak gebonden zijn. Vele soorten kunnen echter wel binnen voornoemde invloedssfeer aangetroffen worden, vaak zelfs talrijk.

- (f): Niet-obligate freatofyt : Soorten die in het grootste deel van hun verspreidingsgebied binnen de invloedssfeer van het freatisch oppervlak groeien (grondwater in de regel onder het maaiveld), maar die in bepaalde gebieden ook veel buiten deze invloedssfeer voorkomen. Meestal betreft het soorten die alleen op kalkrijke bodem "droog" kunnen groeien.
- f : Niet-obligate freatofyt : Soorten die hoofdzakelijk of vrijwel uitsluitend groeien binnen de invloedssfeer van het freatisch oppervlak, dat zich in de regel onder het maaiveld bevindt.
- F : Obligat freatofyt : Soorten die uitsluitend groeien binnen de invloedssfeer van het freatisch oppervlak, dat zich in regel onder het maaiveld bevindt.
- W : Obligat freatofyt : Soorten die een goede ontwikkeling en voltooiing van hun levenscyclus (o.a. kieming) vereisen dat het (grond-) water gedurende een deel van het jaar, of min of meer permanent, ongeveer even hoog of hoger dan het maaiveld staat in jaren met normale waterstanden.

De lijst is opgesteld voor Nederland, en strikt genomen alleen toepasbaar voor het voorkomen van de planten binnen Nederland. Fytogeografisch sluiten de Belgische Kempen echter geheel aan bij de Nederlandse Kempen (Noord Brabant). We nemen de indicaties hier daarom ongewijzigd over.

Naar het aandeel dat de verschillende vermelde groepen nu innemen in de vegetatie-eenheden kunnen we de afhankelijkheid van de systemen t.o.v. het grondwater beoordelen.

- De beide typen droge heide, D.H.1. en D.H.2. zijn naar hun soortensamenstelling te oordelen ecosystemen die niet of nauwelijks door het grondwater beïnvloed worden.
- Hetzelfde geldt voor de 'droge' Pijnestrootiesvegetaties, M.1. , minder voor het 'natte' type. Deze vegetaties (ecosystemen) zijn echter weinig stabiel en evolueren als dusdanig nog redelijk snel. Het is dan ook moeilijk hier over een duidelijk type te spreken. Het 'natte' type blijkt trouwens en sommige gevallen een stadium van de vochtige heide te zijn, uitgebreid o.i.v. een gedaalde grondwatertafel (GROOTJANS, A. 1975). De uitgestrekte Pijpestrootjesvelden staan in de Kalmthoutse Heide dan ook eerder voor een gestoorde grondwatertafel, dan voor een stabiel regime.
- De vochtige en natte heide, de Snavelbiesvegetaties en de vennen behoren alle tot de grondwatertafelafhankelijke vegetaties (ecosystemen). Het zijn deze die voor de studie het meest van belang zijn.

4. Fysische karakteristieken van de ecosystemen.

De fysische karakteristieken van de beschreven heide-ecosystemen zullen behandeld worden in het eindrapport. We kunnen dan gebruik maken van de gegevens van het hydro-geologisch en het bodemkundig deelonderzoek.

LOCALISATIE VAN DE GRONDWATERAFHANKELIJKE ECOSYSTEMEN.

Aan de hand van kaarten is de ligging van de in vorig hoofdstuk besproken grondwaterafhankelijke ecosystemen weergegeven. Drie typen kaarten werden hiervoor gemaakt :

1. een globale overzichtskaart, schaal 1:20.000.
2. een ecosysteem/vegetatiekaart (met nadruk op de grondwaterafhankelijke typen) schaal 1:10.000.
3. detailkaarten van representatieve vertegenwoordigers van de verschillende ecosystemen-vegetaties schaal 1:1.000, 1:500.

Met een vegetatiekaart wordt de ruimtelijke verbreiding van vegetaties in een bepaald gebied weergegeven. Kennis van het patroon van de begroeiingen had in deze studie een tweeledig doel :

1. inzicht geven in de samenhang bodem-vegetatie.
2. gegevens opleveren omtrent de evolutie van de vegetatie.

1. De overzichtskaart.

De grondwaterafhankelijke ecosystemen/vegetaties liggen niet willekeurig verspreid over het reservaat (*kaart 1 ; 1:20.000*). Het hoofdverspreidingsgebied ligt in het noorden, ten zuiden van de bosgorde1. Dan loopt het via een strook in het oosten (Keetheuvel) naar het zuiden (Putse Moer). In het centrum van het reservaat, omringd door duinen vinden we een geïsoleerde plek. Deze laatste is grotendeels ontstaan o.i.v. de mens door de afgraving van het duincomplex van de Vossenbergen(1892 - 1900) (VORSSELMANS, J. 1944).

Vergelijking met de bodemkaarten (DE CONINCK, F. 1958 ; DE CONINCK, F. & F. SNACKEN, 1959) en de geomorfologische kaart (MIJS, M. 1974) verduidelijkt dit verspreidingsbeeld. De grondwaterafhankelijke ecosystemen komen voor op de natte tot uiterst natte podzolen (Zeg, Zfg, Zgg) en natte tot zeer natte gleybodems (ep, .fp). Dit komt overeen met een gemiddeld hoogste grondwaterstand : <30 cm (onder maaiveld) voor de drie drainageklassen en een gemiddeld laagste stand van 80-120 cm (e), 40-80 cm (f) en <40 cm (g) (onder maaiveld). Door VANDAMME, J. & L. DE LEENHEER (1969) werden na 5 jaar grondwaterstanden onderzoek deze waarden gebracht op : gemiddeld hoogste stand : <20 cm, gemiddeld laagste stand : 80-120 cm (e), 50-80 cm (f) en <50 cm (g). Bij extreem hoge waterstanden stond het water boven maaiveld, extreem laag op 155 cm (e) en 105 cm (f).

Vergelijkend met de geomorfologische kaart komen de grondwaterafhankelijke ecosystemen/vegetaties voor op de erosie- en deflatievlakten.

Opmerking : Door het optreden van grote branden in 1976 is het verspreidingsbeeld in het zuiden enigzins onduidelijk, doordat de ecosystemen daar nog niet goed ontwikkeld zijn en doordat Pijpestroetje er explosief optreedt en een vals beeld geeft.




2. De ecosysteemkaart.

Op deze kaart (1:10.000) (zie bijlage) is de ligging aangegeven van de grondwaterafhankelijke ecosystemen/vegetaties. De legende is gebaseerd op de besproken vegetatietypen en op de vegetatiekaart van 1978 (DE BLUST, 1978). Enkele vegetatietypen zijn gecombineerd tot één legende-eenheid.

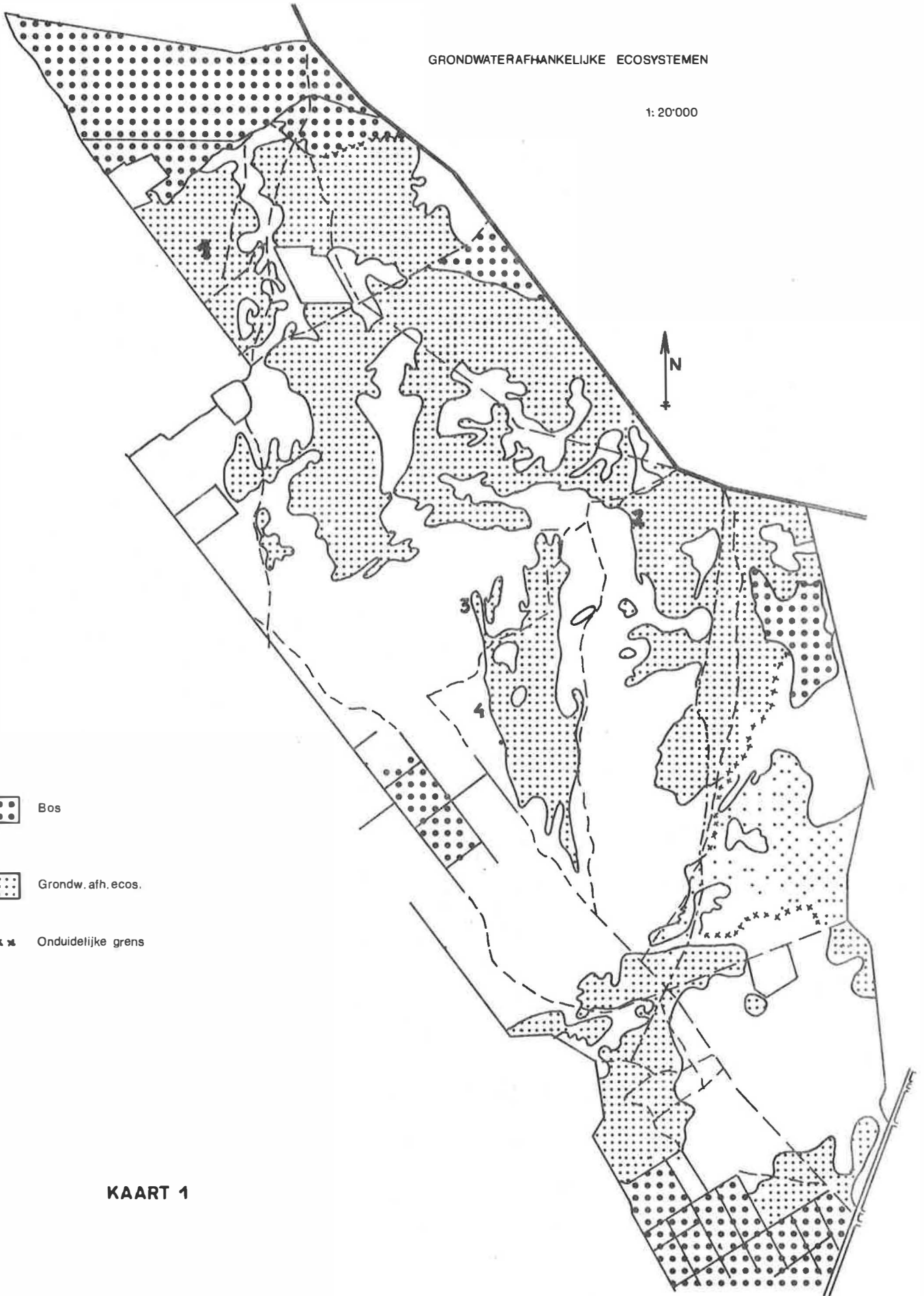
GRONDWATERAFHANKELIJKE ECOSYSTEMEN

1:20'000



-  Bos
-  Grondw. afh. ecos.
-  Onduidelijke grens

KAART 1



Dit was noodzakelijk omdat ze afzonderlijk oppervlakten innemen die te klein zijn om in te tekenen, of omdat ze steeds geleidelijk in elkaar overgaan en zo een groter systeem opbouwen. Omdat voor de klassifikatie uit gegaan werd van 'zuivere' typen, kwamen overgangen minder aan bod. In deze legende is echter de overgang tussen Struikheide en Dopheidedominante vegetaties opgenomen.

Ook heel wat legende-eenheden van de vegetatiekaart van 1978 werden samengenomen. In de nieuwe legende zijn dan ook vegetaties, die floristisch en/of structureel (ruimtelijke opbouw) iets van elkaar verschillen, samengezet.

In onderstaande tabel is het verband duidelijk gemaakt tussen de legende van 1978 (schaal 1:5.000) de klassifikatie en de nieuwe legende (schaal 1:10.000).

nieuwe legende 1980 (schaal 1:10.000)	legende 1978 (1:5.000)	klassifikatie 1978: Vegetatietypen :
1. Venranden, depressies in natte heide.	Pijpestrootje-KnoIrus-Veelstengelige waterbies veget. (3) ; Open Pijpestoot- jesveget. met Snavelbies en Veenpluis (4), Complex van Pijpestrootjesbulten met slenken met KnoIrus (5) ; Dopheide- veget. met bulten en slenken (11); Vochtige en natte Pijpestrootjesveget. (28).	V1, M2, R3.
2. Oligotrofe vennen.	Open water (1); KnoIrus-Veenmosveget. (2).	V2.
3. Eutrofe vennen.	Venrandbegroeiingen met Pitrus (32); Gemengde begroeiing met Pitrus en Pijpestrootje (33).	V3.
4. Natte dopheidebegroeiing, soortenrijk.	Vochtige, soortenrijke Dopheidebe- groeiing (6).	VNH3, VNH5 R1, R2, R4.
5. Vochtige tot droge Dop- heidebegroeiing.	Droge, korstmosrijke Dopheidebegroeiing (7); Soortenarme, of monospecifieke Dopheidebegroeiing (8); Dopheideveget. met Pijpestrootje (9); Complex van Dopheide-Pijpestrootjeveget. (10); Overgangsveget. Dopheide-Pijpestrootje (12).	VH1, VH2.
6. Overgang droge-natte heide.	Gemengde Dopheide-Struikheideveget. (13); Complex Struikheide-Dopheide- begroeiing (24).	-
7. Droge Pijpestrootje- vegetatie.	Gemengde begroeiing van Pijpestrootje met Struikheide (25); Complexe be- groeiing van Pijpestrootje met Struik- heide (26); Droge Pijpestrootjesveget. (27).	M1

- | | | |
|--|--|-----|
| 8. Struikheidebegroeiing,
arm aan soorten. | Soortenarme Struikheideveget. (21);
Struikheideveget. waarvan meer dan
de helft afgestorven is (22). | DH2 |
| 9. Struikheidebegroeiing,
rijk aan soorten. | Struikheideveget. met duinsoorten
(19); Struikheideveget. rijk aan
cryprogamen (20); Gemengde be-
groeiing van Struikheide met
Pijpestrootje (). | DH1 |
| 10. Duinvegetaties. | Onbegroeid duinzand (14); Helm-
begroeiing (15); Duinen met Pio-
niersbegroeiing (16); Stuivende
duinen met Pijpestrootje (17); Duin-
veget. met Struikheide (18). | |

grondwaterafhankelijke eenheden.

2.1. Korte omschrijving van de grondwaterafhankelijke ecosystemen op de kaart aangegeven.

1. Venranden, depressies in natte heide.

Gekenmerkt door aparte structuur, die resulteert in twee niveaus waarop van elkaar gedeeltelijk onafhankelijke vegetaties kunnen groeien. Slenken met 'hydrofiele' vegetaties en bulten met 'hydrofobe' vegetaties. Onder invloed van sterk schommelend watertafel vormt Pijpestrootje bulten, waarop planten van drogere standplaats voorkomen. Afhankelijk van het gemiddeld niveau en de duur van de inundatie, staan de Pijpestrootjes-bulten verder uit elkaar en variëren ze in hoogte (zie ook RUTTER, J. 1955). Op sommige plaatsen aan venranden treedt kwel aan de oppervlakte. Hierdoor gaat samenstelling van kruid- en moslaag verschillend zijn van de andere typen. Bultenvorming bij Pijpestrootje treedt minder op.

2. Oligotrofe vennen.

Systeem gekenmerkt door sterk schommelende watertafel afhankelijk van neerslag en verdamping. Extreem voedselarm milieu. We bespreken dit systeem uitgebreid in het volgend deel van het verslag.

3. Eutrofe vennen.

Zelfde waterhuishouding als vorige, maar met andere waterkwaliteit (voedselrijk).

4. Natte Dopheidebegroeiing, soortenrijk.

Eenvoudig gestructureerd systeem met twee vegetatielagen, waarvan één een goed ontwikkelde moslaag (Veenmossen). Geen bultenvorming van Pijpestrootje of boomopslag als het milieu ongestoord blijft (DIERSSEN, B. & DIERSSEN, K. 1974). Open plekken, begroeid met Snavelbiesvegetaties blijven zeer lang als dusdanig bestaan. Waar kwel optreedt is Beenbreek aanwezig (zie aparte aanduiding). Grondwater in natte winters en voorjaar juist boven of onder maaiveld. 's Zomers meestal niet lager dan (\pm)-40 cm.

5. Vochtige tot droge Dopheidebegroeiing.

Heterogeen, en daarom waarschijnlijk nog op te splitsen. Grondwater dieper en uitzonderlijk boven maaiveld. Door grotere schommelingen bultvorming bij Pijpestrootje. Hierdoor complexere structuur dan vorige type. Slecht ontwikkelde moslaag met korstmossen. Boomopslag. Dikwijls de fase na verdroging van het vorige type.

6. Overgang droge-natte heide.

Stabiel systeem waarin Dopheide en Struikheide naast elkaar voorkomen.

Door uitgesproken micro-reliëf of situering op flanken van depressies is een in de ruimte geleidelijk veranderde grondwatertafel aanwezig. Hierdoor vochtige en droge plekken naast elkaar. Zowel horizontaal (patroon) als vertikaal (structuur) een complex systeem. Boomopslag.

3. Detailkaarten.

Vier terreinen werden gedetailleerd gekarteerd (1:500) :

1. Een terrein gelegen in het noorden van het reservaat (Steertse heide). Algemeen een vlakke, vochtige heide, doorsneden door drogere ruggen met achterliggende diepe depressies. 60/120 m.
2. Een terrein gelegen in het centrum van het reservaat (Keetheuvel). De rand van de grote deflatievlakte en het centrale duincomplex : de O-voet van de Wilgenduinen 80/90 m.
3. Een terrein gelegen in het centrum van het reservaat (Kambuusduinen). Het stabiel sedimentatievlak van de O-rand van de Kambuusduinen met een ingesloten depressie met uitgedroogd ven aan de voet. 60/60 m.
4. Een terrein gelegen in het centrum van het reservaat (Kambuusduinen). Gestabiliseerde deflatiekom met ven, boven in het duin en aan de voet van het duin uitgestrekte deflatievlakte.

Vegetatiegrenzen werden ingemeten vanuit vooraf gemerkte vaste punten. De onderlinge ligging van deze punten werd bepaald m.b.v. waterpasinstrument (de zgn. voerstraalmethode), hoekspiegel (pentagonaal prisma) en meetlint (zie LEYS, H.N. 1978). Vegetatiegrenzen werden gemarkeerd door paaltjes die elk vanuit 2 vaste punten ingemeten werden. In totaal werden zo een 1000-tal punten gemeten.

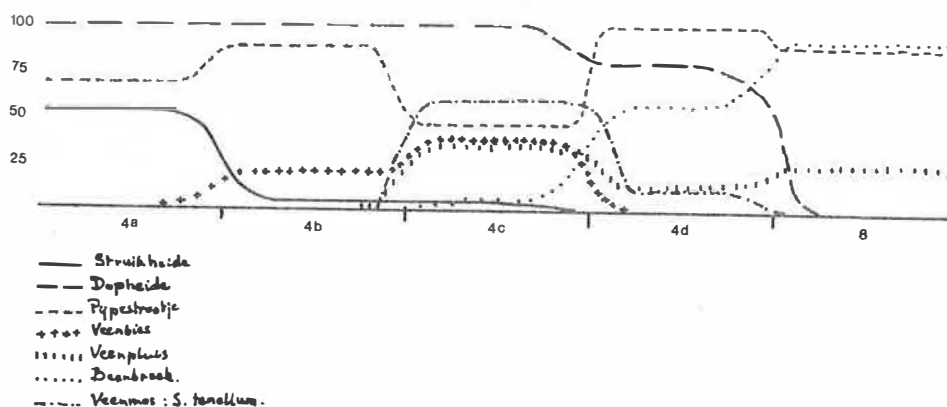
3.1. Grenzen op de detailkaarten.

Zoals gezegd werden de vegetatiegrenzen direct op het terrein uitgezet. Dit gebeurde na onderzoek van de vegetatie naar aan- of afwezigheid van referentiesoorten. Als zo'n soort frekwent voorkomt, en plots ophoudt, is de grens scherp. Omdat uitgegaan wordt van meerdere soorten, moeten al de distributiegrenzen samenvallen opdat de vegetatiegrens scherp zou zijn. Dit is het geval wanneer primair een discontinuïteit in het fysisch milieu de vegetatiegrens veroorzaakt. Maar overgangen in het fysisch milieu kunnen ook continu verlopen, volgens een milieugradiënt. In de vegetatie zien we dan ook een overgangszone ; de grens is vaag.

Drie grenstypen werden ingetekend :

- *scherpe grens* : duidelijk zichtbaar, meestal een scherpe soortdistributiegrens samenvallend met een reliëfverschil.
- *vage grens* : eerder arbitrair vastgelegd ; de vegetatiecentra aan beide zijden van de grens zijn wel duidelijk te onderscheiden ; meestal vage distributiegrens, al dan niet samenvallend met geleidelijke milieuverandering.
- grenzen van *uitbreiding van individuele planten* (populaties) of plaatsen waar deze tot dominantie komen. Deze grenzen werden ingetekend voor de belangrijke soorten

wanneer ze niet samenvallen met een vegetatiegrens.



figuur 1 : frekwentie (%) van de belangrijkste soorten uit 5 heidevegetaties.

3.2. De vegetatietypen van de detailkaarten.

Omdat het hier gaat om detailkaarten, zijn de reeds besproken ecosystemen - vegetaties meestal opgesplitst in kleinere eenheden. Onderlinge verhoudingen of dominantiever-schuivingen van soorten en de structuur waren richtinggevend.

Als voorbeeld geven we in figuur 1 de frekwentie (in procent) weer van de belangrijkste soorten van naast elkaar liggende vegetatietypen. In terrein 2 werden in de vijf vegetatietypen 25 of 30 stalen van 4 dm² genomen, waaruit de frekwentie van voorkomen voor de soorten berekend werd. In de grafiek geeft het horizontaal deel van de lijnen de frekwentie aan, het schuine deel van het verloop wil een beeld geven van de "snelheid" van af- of toename van de soort bij overgang naar een andere vegetatie. De duidelijkheid van de grens kan hieruit afgeleid worden.

De bestudeerde vegetaties zijn :

4a : Dopheide-Struikheidevegetatie.

4b : Dopheide-Pijpestrootjevegetatie.

4c : Dopheide-Veenmosvegetatie.

4d : Dopheide-Beenbreekvegetatie.

8 : Beenbreek-Pijpestrootjevegetatie.

Scherpe grenzen komen voor tussen

4b en 4c

4c en 4d

Vooraf het voorkomen van Pijpestrootje is karakteristiek : zeer hoge frekwentie is 4b, maar geen bultvorming. Lage frekwentie in de nattere 4c, eveneens zonder bultvorming.

Wel bultvorming in de droogste 4a, met betrekkelijk hoge frekwentie en zeer lage bulten in de zeer natte 4d. In 8 eveneens hoge frekwentie maar hogere bulten ; Dopheide ontbreekt hier.

3.3. Legende bij de detailkaarten.

1. Duin met pioniersbegroeiing.

Kenmerkende soorten. [Hier en bij volgende eenheden gaat het alleen om de waargenomen soorten op de gekarteerde terreinen]: Buntgras, Zandzegge, Zandstruisgras. Bij secundaire overstuiving kunnen bomen (Ruwe berk) uit de oude vegetatie nog standhouden. Ongeconsolideerd zand. Bodemvorming initiale fase.

2. Duin met Struikheide in open begroeiing met duinsoorten.

Struikheide, Zandstruisgras, Buntgras, Helm, Pijpestrootje, Zandzegge, ...
Vastgelegd duin ; grote Struikheideplanten. Behalve Zandstruisgras, achteruitgang in vitaliteit van de duinsoorten (vooral Helm). Ugangssituatie voor 'croc-reliëf'.

3. Struikheidevegetaties : *Genisto anglicae - Callunetum*.

- 3a. Mosrijke begroeiing : *G. a - C. subass. Cladonietosum* (PREISING). Een mosrijke begroeiing met opvallend veel korstmossen. Meestal oude en opvallende Struikheide. Podzol met strooisellaag van wisselende dikte.
- 3b. Facies van Pijpestrootje : Mogelijk een vochtig subass. (*-molinietosum*). Pijpestrootje vormt bulten.
- 3c. Arme, jonge begroeiing : Geheel gesloten vegetatiedek met weinig ontwikkelde moslaag (te donker).
- 3d. Struikheide-Dopheidevegetatie : Overgang naar Dopheidevegetaties. Soortenarm (*subass. - typicum*). Struikheide domineert.

4. Dopheidevegetaties : *Ericetum tetralicis*.

- 4a. Dopheide-Struikheidevegetatie : Overgang naar de Struikheidevegetaties (ruimtelijk). Subass. - *typicum* met Struikheide. Arme begroeiing. Dopheide vertoont verdrogingsverschijnselen (terrein 3). Droge standplaats.
- 4b. Dopheide-Pijpestrootjevegetatie : *Subass. - typicum*. Een Dopheidebegroeiing van vochtige plaatsen met wisselend aandeel van Pijpestrootje dat tot dominantie kan komen. Steeds aanwezig : Veenbies en Klokjesgentiaan. Op terrein 2 ook Blauwe zegge en Liggende vleugeltjesbloem. Pijpestrootje groeit niet in bulten. Wanneer dat gras minder voorkomt hebben we mogelijk met een overgang naar het volgende type te maken, of met een verdroging ervan (Veenmossen verdwenen).
- 4c. Dopheide-Veenmosvegetatie : Op venig substraat. Te beschouwen (locaal) als *subass. - sphagnetosum*. Kenmerkend : *Sphagnum tennellum*, *S. compactum*, Bruine en Witte snavelbies, Kleine zonnedaaw.
- 4d. Dopheide-Beenbreekvegetatie : Soortenrijke vegetatie op venig substraat met Gevlekte orchis, Sterzegge, Klokjesgentiaan en veel Beenbreek. In de moslaag opvallend *Sphagnum recurvum* en *S. papillosum* en ook *Aulacomnium palustris*. Vooral deze moslaag geeft duidelijk de verwantschap aan met het *Erico-Sphagnion* (*Erico-Sphagnetum magellanicum*), een hoogveenvegetatie.
Dit vegetatietype komt voor op plaatsen met kwel (Veldrus, Beenbreek). Konstante watervoorziening.

- 4e. Pijpestrootje-Dopheidevegetatie : Geen aparte soorten ; maar door de structuur te herkennen. Pijpestrootje vormt hoge bulten met erop Dopheide en soms ertussen. In de slenken dikwijls Snavelbiesvegetaties. Op plaatsen met sterk wisselende waterstand, aan de randen van vennen, maar ook onafhankelijk daarvan.
- 4f. Pijpestrootje-Dopheide-Kruipwilgvegetatie : Kenmerkende soort : Kruipwilg. Open begroeiingen met onderbroken vegetatiedek. Hoge frekwentie van Trekrus. Vochtige plaatsen waar enige overstuiving plaatsvindt.
5. Venranden.
- 5a. Buitenste venrand met Pijpestrootje en Veenpluis : Basisgemeenschap *Eriophorum angustifolium* *Molinia caerulea* (STRIJBOSCH, H. 1976). Tussen de Pijpestrootjesbulten groeit Veenpluis in de slenken. Dopheide vlekken komen erin voor.
- 5b. Binnenste venrand met Pijpestrootje en Veelstengelige waterbies : Tussen de Pijpestrootjesbulten die verder uit elkaar staan dan in 5a groeit Veelstengelige waterbies. Veenmossen vormen een totaal gesloten moslaag (*Sphagnum crassicaudum*, *S. cuspidatum*). Vegetatie te rekenen tot het *Eleocharitetum multicaules sphagnetosum*.
6. Verland ven.
- 6a. Veenpluis -*Sphagnum recurvum* : De Sociatie van *Eriophorum angustifolium* en *Sphagnum recurvum*. Geen of zeer weinig Pijpestrootje. Geen bulten. *Sphagnum papillosum* kussentjes. Andere planten : Kleine en Ronde zonnedaaw, Witte snavelbies. Bevat dus overgangen naar het *Rhynchosporion albae* (*Sphagno-Rhynchosporium albae*) en het *Erico-Sphagnetum magellanicum*.
- 6b. Veenpluis-Witte snavelbiesvegetatie : *Sphagno-Rhynchosporium albae*. Door lange periode van droogte in zomer geen aaneengesloten Veenmosdek. Wel Zonnedaaw, Pijpestrootje en Dopheide (gunstiger kiemingsvoorwaarden)
7. Vencentrum met Knolrus en Veenmossen. Sociatie van *Juncus bulbosus* en *Sphagnum*.
8. Beenbreek-Pijpestrootjesvegetatie : Kwelgemeenschap met Beenbreek en Veldrus.
9. Pijpestrootjesvegetatie : Sociatie van *Molinia*
- 9a. Natte variant : Depressies, niet steeds bij vennen. Structuur totaal bepaald door Pijpestrootje.
- 9b. Droge variant : o.a. duinflanken. Zeer soortenarm. Verwant met 3b.
10. Uitdrogend ven met Pijpestrootje.
Afhankelijk van weersgesteldheid (nat voorjaar) kieming van Zonnedaaw, Knolrus, en de mossen *Campylopus* en *Dicranella serviculata*.
11. Snavelbiesbegroeiingen : *Lycopodio-Rhynchosporium albo-luscae*.
Korte, open begroeiing van Bruine en Witte snavelbies met Zonnedaaw, Blauwe zegge,

Dopheidekiemplanten. Op kale plekken in de natte heide. Oppervlakkig uitgedroogd venig substraat.

Voorkomen van de vegetatietypen in de 4 gekarteerde terreintjes.

terrein nr.					terrein nr.				
vegetatietype	1	2	3	4	vegetatietype	1	2	3	4
1		X			5a		X		X
2			X		5b		X		X
3a			X	X	6a		X		
3b			X	X	6b		X		
3c	X				7		X		X
3d	X		X		8		X		
4a	X	X	X	X	9a	X			X
4b	X	X	X	X	9b				X
4c		X		X	10		X	X	X
4d		X			11	X	X		
4e	X			X					
4f			X						

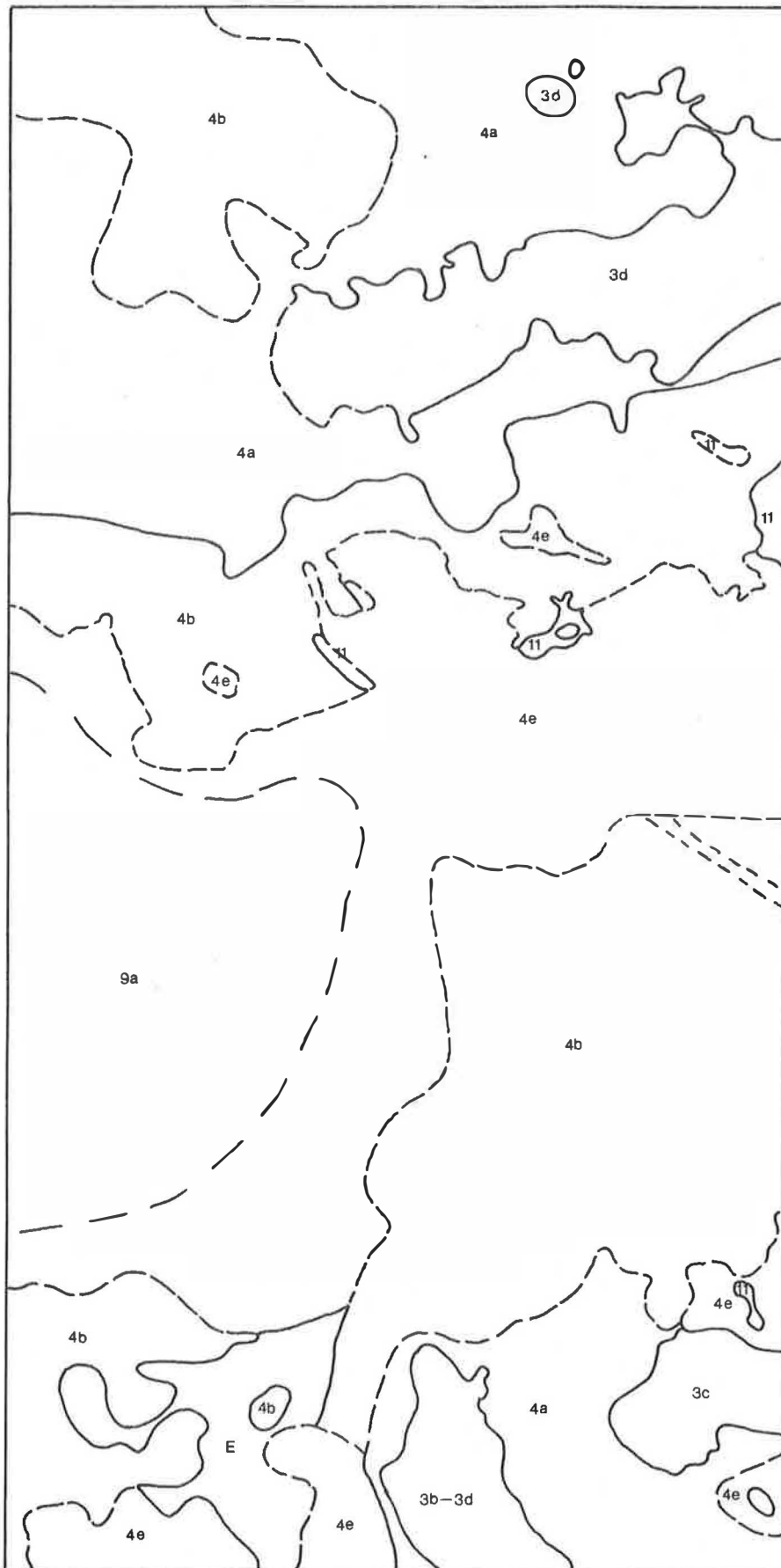
3.4. Bepreking van de detailkaarten.

3.4.1. STEERTSE HEIDE

Het terrein is vrij vlak ; de maximale hoogteverschillen bedragen 50 cm. Toch is er een vrij grote differentiatie in begroeiingstypen. Het laagste deel van het perceel is bedekt met een soortenarme Pijpestrootjesvegetatie (9a). Het gras vormt in het diepste deel van de depressie (aan de W. rand van het gebied) hoge bulten (\pm 25 cm) met duidelijke slenken ertussen. Van dit centrum weg worden de bulten lager (aan de rand \pm 15 cm) en wordt de scheiding tussen bult en slenk onduidelijk. De begroeiing gaat over in de Pijpestrootje-Dopheidevegetatie (4e). Het niveauverschil t.o.v. het laagste deel van de eerste vegetatie bedraagt \pm 20 cm. Nog iets hoger domineert Dopheide en wisselt Pijpestrootje in aandeel : Dopheide-Pijpestrootjevegetatie (4b). Zowel in deze als in de vorige vegetatie komt op open plekken een Snavelbiesbegroeiing (11) voor. Vooral langs paadjes is deze goed ontwikkeld. In het N. van het gebied loopt met een scherpe grens een hogere rug waarop eerst de overgangsvegetatie 4a (Dopheide-Struikheidevegetatie) voorkomt, en op de hoogste delen een begroeiing waarin Struikheide domineert (Struikheide-Dopheidevegetatie : 3d). Het hoogteverschil t.o.v. 4b bedraagt \pm 15 cm. Vooral de Struikheide-Dopheidevegetatie vertoont hier uitdrogingsverschijnselen. Ongeveer 50% van de bodem is onbedekt. Struikheide is massaal afgestorven. Voor Dopheide is dat minder duidelijk : de dunne verdroogde takjes zijn snel verbrijzeld en niet meer als dusdanig herkenbaar.

Aan de Z. rand van de depressie met Pijpestrootje is het vegetatiepatroon ingewikkelder.

kaart 2 :1/500 Steertse Heide.



Een smalle hogere rug (\pm 50 cm hoger) met Struikheidebegroeiing (3b - 3d) ligt er direct naast een tweede depressie met gedeeltelijk een monospecifieke Dopheidebegroeiing (E) met tussen de plakken Snavelbies (11) en een Pijpestrootje-Dopheidevegetatie. Aan de andere kant van de rug strekt zich na de overgang een jonge Struikheidebegroeiing (3c) uit.

Hier vonden we geen sporen van verdroging.

Algemeen kunnen we stellen dat de variatie in begroeiingstypen te verklaren is door de optredende hoogteverschillen. Daarmee hangt de diepte van de grondwatertafel samen.

Deze staat het dichtst onder maaiveld in de depressies. Vertikale beweging van het grondwater overheerst.

3.4.2. WILGENDUINEN.

Dit perceel aan de O-voet van de Wilgenduinen helt licht af naar het O. De grote verscheidenheid aan begroeiingstypen is te verklaren door de optredende niveauverschillen en vlak onder het maaiveld voorkomende horizontale grondwaterstromingen. Het vegetatiepatroon moet inderdaad bekeken worden in relatie tot kwel die vanaf de duinvoet optreedt.

Aan de rand van het duin worden vegetaties aangetroffen waarin Beenbreek kenmerkend is.

Dit gaat van monospecifieke Beenbreekbegroeiingen (N) over zeer dichte Beenbreek-Pijpestrootjevegetaties (8) naar de soortenrijke en drogere Dopheide-Beenbreekvegetatie (4d).

In heel deze zone overheerst een constante horizontale waterstroming over de verticale schommelingen. Geheel het jaat door is ze nat. Centraal ligt een verlandend ven.

In tegenstelling tot andere vennen (ook gedeeltelijk in dit perceel gelegen) droogt het nooit uit, en gaat Veenmosgroei steeds door.

Bultvorming door *Sphagnum papillosum* komt voor. In het W. deel van het ven (kant Wilgenduinen) groeien haast geen Pijpestrootjesbulten en is weinig Knolrus aanwezig.

Tussen de Dopheide vlekken groeit hoofdzakelijk Veenpluis en Witte snavelbies in het Veenmosdek. In het o. deel is het aandeel van Pijpestrootje veel groter, en treedt Knolrus regelmatig in de vegetatie op. Een stijl randje (10-20 cm) begrenst dit ven scherp.

Beenbreek groeit massaal op deze grens.

Aansluitend op de Dopheide-Beenbreekvegetatie komen andere Dopheidebegroeiingen voor.

Het laagst vinden we de Dopheide-Veenmosvegetatie (4c), een begroeiing binnen de directe invloedssfeer van het grondwater. Hoger volgt de Dopheide-Pijpestrootjevegetatie (4b) van drogere standplaatsen. Kwelindicatoren komen niet meer voor; mogelijk is de verticale schommeling van het water belangrijker geworden t.o.v. het horizontaal stromende.

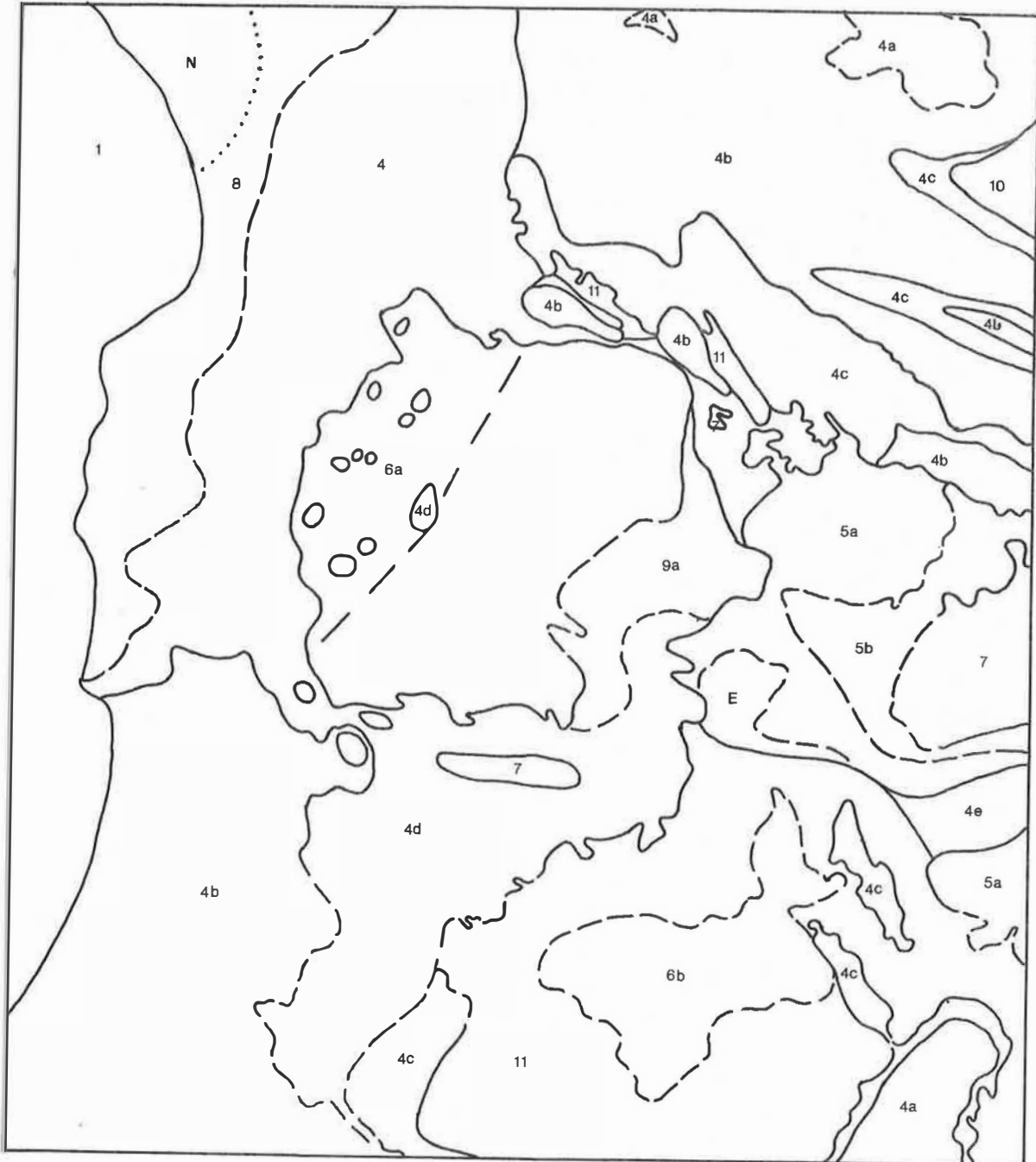
In het O van het perceel vallen trouwens overal de kwelindicatoren weg. Het ven daar vertoont de gewone concentrische opeenvolging van de vegetatiegordels (7, 5b, 5a).

Zelfs komt in het NO een ven voor dat alle karakteristieken van een uitgedroogd ven vertoont. Enkele kiemplanten van Knolrus en Kleine zonnedaauw groeien er evenals het mos *Dicranella serviculata*. Waarschijnlijk is dit ven niet diep genoeg, waardoor horizontale watertoevoer niet optreedt.

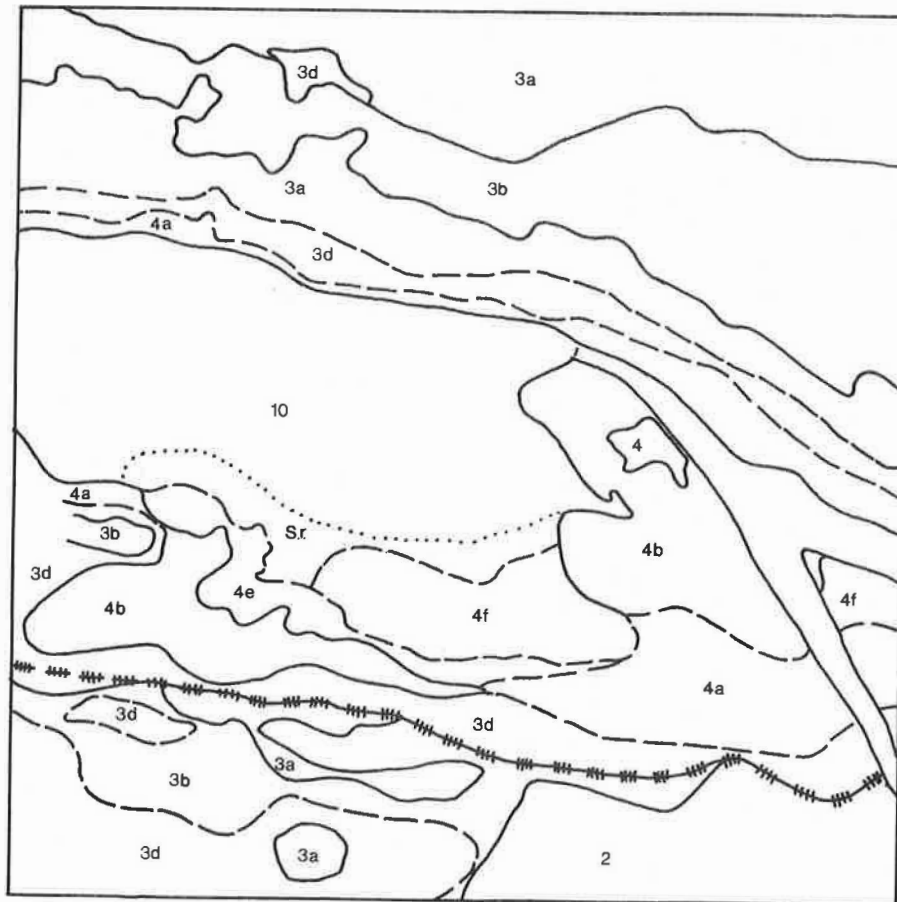
Algemeen kunnen we stellen dat we hier met een complexe situatie te maken hebben, veroorzaakt door een vanaf de duinvoet licht hellend terrein, waarin verdere differentiatie optreedt door kwel die de waterhuishouding overheerst aan de duinvoet, en minder belangrijk wordt verder er vanaf. Daar zullen de verticale schommelingen doorslaggevend worden.

Zoals verder nog vermeld zal worden, behoort de vegetatie van deze plekken tot de meest stabiele van geheel het reservaat. Een konstante watervoorziening is hiervoor noodzakelijk geweest.

kaart 3 : 1/500 Wilgenduinen.



kaart 4 : 1/500 *Kamhuusduinen N.*



3.4.3. KAMBUUSDUINEN N.

In dit perceel is de vegetatie gekarteerd van begroeide duinflanken en een ingesloten duinpanne. Het waargenomen patroon staat volledig in relatie tot hoogteligging t.o.v. het grondwater. Op het gestabiliseerde deel van het duin groeit een mosrijke Struikheidevegetatie (3a). De vegetatie is oud ; struiken vallen open. Op de hogere rand van het duin domineert Pijpestrootje in de Struikheidevegetatie (3b). Op de flank van het duin naar de panne toe volgt na de mosrijke begroeiing een Struikheide-Dopheidevegetatie (3d) en tenslotte een Dopheide-Struikheideband (4a).

In de vlakke panne heeft zich een ven- en een Dopheidebegroeiing ontwikkeld. In deze laatste komt een type voor dat we nergens elders aantreffen : Pijpestrootje-Dopheide-Kruipwilgvegetatie (4f). Naast Kruipwilg is de massaal optredende Trekrus kenmerkend. Beide soorten zijn duidelijk in uitbreiding(S.r). Kortstondige inundatie van de overigens droge plaatsen bevoordeligt deze soorten. Deze toestand kan voorkomen wanneer de droogteperiodes langer zijn dan voordien. Dat hier inderdaad wijzigingen in de hydrologische toestand zijn opgetreden wordt ook duidelijk uit de venvegetatie (10). Alleen de hoge Pijpestrootjesbulten wijzen op het aanwezige ven. De eigenlijke water- en oevervegetatie is niet bestendig ; kiemplanten van Knolrus, Veelstengelige waterbies en Kleine zonnedauw zijn pas het laatste jaar massaal opgetreden.

3.4.4. KAMBUUSDUINEN Z.

Dit perceel omvat een deel van een duin met deflatiekom (mogelijk uitgwaaid) en de vegetatie aan de voet van dit duin, (\pm 4 m dieper). Het meest kenmerkende voor dit duin is het 'hangend ven'. Dit ven rust op een podzolprofiel en bevat konstant water. Het water schommelt sterk en de begroeiing vertoont dan ook de typische zones (7, 5b, 5a). Het geheel is omringd door een Dopheide-Pijpestrootjevegetatie (4b). In het laagste deel van de kom vinden we nog een plek met Dopheide-Veenmosbegroeiing (4c) naast een kuil waarin zich een venvegetatie heeft ontwikkeld (7).

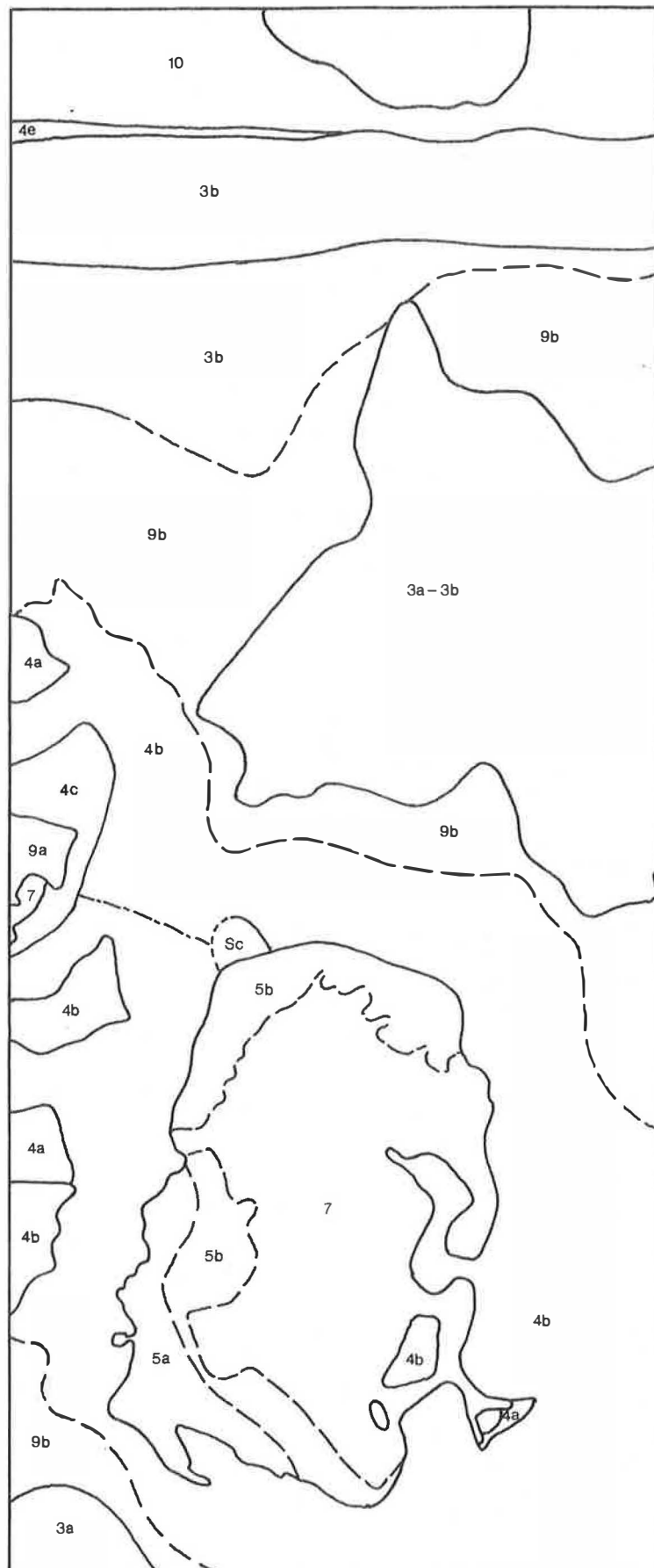
Hier en daar groeit massaal Veenbies ((Sc). Hogerop volgt een gordel met een monospecifieke Pijpestrootjesvegetatie, de droge variant (9b). De hoogste delen van het duin zijn bedekt met Struikheidevegetaties (3a-3b), dikwijls zeer rijk aan korstmossen.

Mogelijk is op deze plaatsen minder verstuiving-overstuiving opgetreden dan op de andere delen van de flank waardoor Pijpestrootje zich niet massaal uitgebreid heeft. De plekken met Struikheide zijn trouwens min of meer 'beschermd' door Dennenopslag.

De flank van het duin naar de naastliggende depressie is geheel begroeid met Struikheide-Pijpestrootjevegetatie (3b), waarin onderaan Dopheide komt (4e). De depressie zelf, die deel uitmaakt van de grote centrale vlakte tussen Kambruus- en Wilgenduinen vertoont een sterk gedegradeerde venvegetatie (10) : Pijpestrootjesbulten met zeer sporadisch Knolrus kiemplanten. Op open plekken groeit massaal Gewoon haarmos

Het is opmerkelijk dat op enkele 10-tallen m van elkaar twee totaal verschillende ventypen voorkomen : boven in het duin een ven dat steeds water bevat en waarvan we de vegetatie volledig kunnen noemen, terwijl aan de voet van het duin, \pm 4 m lager, een uitdrogende venvegetatie voorkomt die slechts zeer gedeeltelijk ontwikkeld is. Nochtans wijzen de hoge Pijpestrootjesbulten op een lange ontwikkeling van deze plek in de richting van ven. Er is dus een duidelijk verschil in waterhuishouding tussen deze plek aan de duinvoet en de kom in het duin zelf. Blijkbaar staat de vlakte aan de voet van het duin onder waterstress.

Kaart 5 : 1/500 Kambuusduinen 2



RECENTE EVOLUTIE VAN DE KALMTHOUTSE HEIDE.

I. VOORBESCHOUWINGEN.

1. Inleiding.

De evolutie van de vegetatie bestuderen we door het naast elkaar zetten van de vegetatie uit opeenvolgende perioden en de verbanden ertussen te zoeken : wat evolueerde uit wat, wat geeft ontstaan aan wat.

Successielijnen worden opgesteld. In tweede instantie zal dan voor de opgetreden verschillen een verklaring gezocht worden. Deze verklaringen steunen op het relatie-onderzoek.

Probleem bij het evolutie-onderzoek van de vegetatie van de Kalmthoutse Heide is, dat er weinig bruikbare gegevens aanwezig zijn over de toestand van de heidevegetaties vroeger.

We kunnen ons steunen op drie bronnen :

1.1. Algemene artikels over de Kalmthoutse Heide.

Voor zover we hebben kunnen nagaan zijn haast alle publicaties omtrent het gebied kwalitatief van inhoud (DE LANGHE, D.E., 1962). Daarnaast zijn ze zeer globaal. Uit deze gegevens kunnen we ons een beeld vormen van de heide als landschap met enkele van zijn karakteristieken. Maar het beeld blijft algemeen en is niet analytisch, waardoor het als vergelijkingsmateriaal minder dienstig wordt.

1.2. Wetenschappelijke studies van de Kalmthoutse Heide.

Hieronder vervatten we de gedetailleerde en analytische studies van de vegetatie die resulteerden in gedetailleerde vegetatiekaarten. Twee studies zijn ter beschikking : de vegetatiekaart opgemaakt door TRAETS (1956, 1959, 1960) en deze opgemaakt door ZONNEVELD, I.S. en D.F. BANNINK (1960) voor het Nederlandse deel van de Kalmthoutse Heide. Het opnamemateriaal hiervoor werd voor beide rond 1955 verzameld. Kwantitatieve gegevens zijn voorhanden. Voor het vergelijkingsonderzoek zijn beide studies zeer waardevolle bronnen. Het zijn voor ons de belangrijkste referenties.

1.3. Luchtfoto's van de Kalmthoutse Heide.

Luchtfoto's van de Kalmthoutse Heide werden op onregelmatige tijdstippen genomen : 1948, 1964, 1967, 1968, 1975, 1978, 1979. In vergelijkingsonderzoek spelen ze een rol door hun hoge informatieve inhoud. De informatie in de foto vervat is echter van een speciale aard, die beperkingen aan het gebruik ervan oplegt. Essentieel bij deze documenten is immers dat afstand genomen wordt van de individuele objecten, zodat het geheel en de samenhang overzien kan worden. Op de foto vinden we een weergave van het totaal karakter van het landschap, een 'holistisch landschap'. Evolutie van de vegetatie bestuderen a.h.v. luchtfoto's kan dus enkel wanneer de resulterende vegetatie het totaalbeeld op de foto gewijzigd heeft. Of daarvan iets te merken is hangt volledig af van het belang als beeldvormend element van de planten individuen die bij de verandering betrokken zijn. Het is dan ook meestal zeer moeilijk iets te zeggen over de evolutie, uitgaande van die foto's. Veranderingen in ruimtelijke verdeling van de verschillende vegetatietypen zijn beter na te gaan. Luchtfoto's geven dus wel een goed beeld van de veranderingen in het totaal karakter van een vegetatie; over optredende inwendige microwijzigingen geven daarentegen zeer weinig informatie. En het zijn juist deze veranderingen die eerst optreden. Voor de vennenstudie en algemene patroonstudies zijn de luchtfoto's gebruikt (zie verder).

Algemeen kunnen we dus besluiten dat vergelijkingsmateriaal voor de toestand vroeger zeer schaars tot onbestaande is. Zeer waarschijnlijk geldt dit ook voor de andere deelstudies.

2. Successie en fluctuatie van vegetaties : begripsbepaling.

Een vegetatie is syndynamisch, evolueert, en is daardoor nooit dezelfde op twee verschillende tijdstippen. De wijzigingen zijn het gevolg van successie en fluctuatie (RABOTNOV, T.A., 1974).

Volgens de klassieke definitie (TANSLEY, 1920) is *successie* "de geleidelijke verandering die optreedt in vegetaties van een bepaalde plek op aarde, waarbij de ene populatie de andere opvolgt". Door een constante wisselwerking tussen begroeiing en fysisch milieu veranderen beide. Vegetatie werkt in op het fysisch milieu, waardoor dit andere eigenschappen verkrijgt. Deze komen niet meer overeen met de eisen door individuele soorten uit de vegetatie gesteld, waardoor ze verdwijnen en vervangen, opgevolgd, worden door soorten die wel een gunstig milieu vinden. De oorzaken van de veranderingen zijn fysiografisch en geomorfologisch van aard, ze worden *allogene oorzaken* genoemd. *Autogene oorzaken* zijn dan deze die successie veroorzaken door het gedrag van de organismen zelf (Bv :competitie. Het is duidelijk dat allogene en autogene oorzaken sterk met elkaar verwerven zijn).

Bij successie is er een steeds doorgaande, progressieve verandering in structuur en soorten-samenstelling van de vegetatie. Ze eindigt in een *climax* stadium, waarin soortensamenstelling nagenoeg constant blijft. Dit wil niet zeggen dat dit stadium statisch is, of zonder vegetatieschommelingen. Komen deze echter voor, dan betreft het schommelingen binnen de populaties, of tussen de populaties onderling, zonder dat deze verdwijnen.

Vegetatieschommelingen zijn kortdurend, en treden in alle successie-stadia op. Ze treden op onder invloed van schommelingen in het fysisch milieu van het ecosysteem. Deze vorm van vegetatiedynamica noemen we *fluctuaties*.

Een fluctuatie is dus gekenmerkt door :

- veranderingen die geheel verschillende geïntendeerd zijn en van tijd tot tijd optreden.
- reversibiliteit van de veranderingen. Het uitgangspunt wordt (benaderend) terug bereikt.

Het gaat om veranderingen in productiviteit, kwantitatief aandeel van de soorten, samenstelling en belang van de dominanten,...

Wanneer dus bij vergelijkend onderzoek verschillen vastgesteld worden, is het noodzakelijk na te gaan of deze het resultaat zijn van fluctuaties, dan wel successie. Bij de gestelde problematiek van de waterhuishouding van de ecosystemen en de mogelijke beïnvloeding daarvan door grondwaterwinningen moeten we dus een duidelijk onderscheid maken tussen fluctuaties, veroorzaakt door klimaatschommelingen (neerslag, neerslagoverschot) en veranderingen veroorzaakt door een gewijzigde vochtvoorziening die permanenter is, door de waterboringen. In het laatste geval zal vanuit de nieuwe uitgangssituatie (drogere standplaats die eventueel mineraalrijker geworden is door versnelde humificatie) een nieuwe successie starten, waarvan de stadia opgezocht moeten worden.

3. De rol van successie en fluctuatie in heidevegetaties.

De heide is in onze streken een half natuurlijke vegetatie ontstaan onder invloed van de mens na beweiding en rooien van het loofbos (DE SMIDT, J. 1975, 1978). We hebben te doen met een stadium uit de secundaire successie van gerooid bos via de vervangingsgemeenschap heide naar de nieuwe climax loofbos. Deze vervangingsgemeenschap kunnen we karakteriseren als proclimax (GRIME, J.P. 1979). Wanneer beheer ophoudt gaat de successie door. Door de constantie van het beheer, verstoring (hier branden, begrazen, plaggen) gaat de vegetatie zodanig veranderen-in zijn soortensamenstelling, aangepast aan die plaatselijke verstoring-dat ze totaal afwijkt van een 'onderbroken' successie. Soorten die anders een ondergeschikte rol spelen treden nu op de voorgrond.

Door het wegvallen van de storingsfactor gaat de successie door, wat zich uit in opslag van Berk, Eik en Den en op voedselrijkere plaatsen uitbreiding van Bochtige smele (TUXEN, R., 1973, TUXEN, R. & Y. KAWAMURA, 1975).

Fluctuaties komen regelmatig voor in heiden. De oorzaken zijn fysiotopisch, zoögeen, fytocyclisch of antropogeen van aard.

Klimaatschommelingen, wisselende gemiddelde grondwaterstanden zijn voorbeelden van *fysiotopische* oorzaken. Massaproductie van herbivoren (insektenplagen) kan een *zoögene* oorzaak van vegetatie-fluctuaties worden. In lente en zomer van 1979 zijn door het Heidekevertje zeer grote delen van de droge heide in de Kalmthoutse Heide zwaar aangetast. Hierdoor kan de vegetatie totaal van structuur gaan verschillen (opener doordat oude, aangetaste Struikheideplanten afsterven en open vallen) wat weer zijn invloed heeft op de soortensamenstelling. DE SMIDT, J.T. (1977) ziet in deze periodiek optredende plagen trouwens de oorzaak van het bestaan van verschillend gestructureerde en floristisch samengestelde Struikheidebegroeiingen.

Andere onderzoekers (BARCLAY-ESTRUP, P. & C.H. GIMINGHAM, 1969; GIMINGHAM, C.H. 1972; WATT, 1955) zien voor deze variatie echter een cyclische successie van de Struikheide zelf als oorzaak. Volgens hen is de oorzaak dus primair *fytocyclisch*. Elk van de vier fasen van de levenscyclus van Struikheide is gekenmerkt door een aparte groeivorm. Hierop reageert de gehele vegetatie. De fluctuaties worden cyclisch genoemd, omdat in de laatste fase, de degeneratiefase waarbij oude struiken openvallen en sterven, Struikheide uit zaad ontkiemt op de ontstane, open plekken en de levenscyclus opnieuw begint. Dat de andere planten de cyclus mee volgen, heeft te maken met lichtdoordringing, vochtigheid van de laatste vegetatielagen,...

4. Literatuurgegevens over veranderingen in heidevegetaties.

Successie en fluctuaties van vegetaties kunnen onderzocht worden door vaste waarnemingsplaatsen geregeld (meestal jaarlijks) nauwkeurig kwalitatief en kwantitatief te onderzoeken : het zgn. permanent kwadraat (P.Q.) onderzoek. Naast vegetatiegegevens worden meestal ook enkele fysische factoren (grondwaterstand) opgenomen. Voor grotere gebieden zijn periodieke karteringen aangewezen. We vatten hier de resultaten samen van P.Q.-onderzoek aan heidevegetaties, vooral verricht in N.W. Duitse heiden.

4.1. Droge heide . (*Genista anglicae-Callunetum*).

Belangrijk materiaal werd verzameld door RUNGE, F. (1961, 1966a, 1971), over een periode van 15 jaar (1955 - 1969). Hieruit blijkt dat fluctuaties in de vegetaties, die tot uiting komen in een veranderde bedekking door Struikheide en een daarmee samenlopende verandering van de bedekking van de moslaag (korstmossen), vooral door klimatologische factoren bepaald worden. Verdroging tijdens warme en droge zomers en koude, sneeuwloze winters doen de bedekking van Struikheide teruglopen met meer dan 50%. Herstel naar het oorspronkelijk aandeel duurt zeer lang. Plotse toename van vraat door schapen versterkt dit nog meer. Op de open plaatsen, die vertrappeld werden door de schapen is er een snelle kieming en uitbreiding van Ruwe berk. Zachte berk wordt gegeten door de dieren en breidt zich niet snel uit.

Struikheide is vooral gevoelig voor zomerdroogte op plaatsen met een laag organische-stof gehalte (GIMINGHAM, C.H. 1960).

4.2. Vochtige en natte heide (*Ericetum tetralicis*).

Drie subassociatie zijn te onderscheiden, afhankelijk van de vochtigheid. Van droog naar nat zijn dat : *Cladonietosum, typicum* en *sphagnetosum*.

- De droge subassociatie, E.t. cladonietosum :

P.Q.-onderzoek is geleverd door RUNGE, F. (1968). De waarnemingsperiode loopt over 6 jaar (1962 - 1967). Grote schommelingen zijn in die periode niet opgetreden. Met het toenemen van Dopheide (85%→99% bedekking) gaat wel een snelle achteruitgang van Heideklauwtjesmos gepaard (80%→2%). Dus ook hier bij sluiting van de kruid-dwergstruiklaag, achteruitgang van de moslaag. De verandering is te beschouwen als regeneratie na het extreem droge jaar 1959 en voorjaar 1960. Dan is heel wat Dopheide afgestorven en Heideklauwtjesmos heeft zich toen kunnen uitbreiden. Sterfte van Dopheide treedt ook op in winters met lage temperatuur en weinig sneeuw. Herstel van dit type vochtige heide zou volgens de waarnemingen van RUNGE na een 5-tal jaar gebeurd zijn.

- De natte subassociatie, E.t. sphagnetosum :

RUNGE, F. (1969) heeft gedurende 7 jaar (1962 - 1968) deze subassociatie gevolgd. Schommelingen komen in de vegetatie voor : een toename van Dopheide (55%→80%) gepaard met een lichte afname van het veenmos *Sphagnum compactum* (95%→70%). Te sterke beschaduwning door Dopheide is hiervoor de verklaring. Ook het aantal planten van Pijpestrootje schommelt. Hiervoor is niet direct een verklaring te geven. De toename van Dopheide wijdt de auteur aan het opheffen van lichte beschaduwning door Grove den (gekapt). Relaties met klimaat worden niet gelegd.

4.3. Snavelbiesvegetaties [*Lycopodio-Rhynchosporium albo-fuscae*]

RUNGE, F. (1967) geeft waarnemingen van 7 jaar P.Q.-onderzoek (1957 - 1963). Het P.Q. ligt in een slenk in het *Ericetum tetralicis sphagnetosum*. Uit het onderzoek blijkt dat veranderingen in aantal en bedekking van de individuen hoofdzakelijk in verband te brengen zijn met schommelingen in grondwaterstand.

Bij zeer lage waterstand in lente en zomer (30 resp. 70 cm onder maaiveld) bloeien de beide Snavelbiessoorten het meest. Er is een verhoogde kans tot kieming van Berkenzaden. Kleine zonnedaauw en het Veenmos *Sphagnum subsecundum* nemen echter sterk af. Ook het jaar volgend op het droge. Een andere nawerking van een droog voorjaar en lente is de toename van Dopheide en Pijpestrootje het volgende jaar.

Successie naar de natte heide [*E.t. sphagnetosum*] verloopt zeer traag.

Gunstig zijn natte jaren en de daaropvolgende periode. Het kenmerkende Veenmos voor de natte heide, *Sphagnum compactum* breidt zich dan uit. Droge jaren schroeven de successie echter terug.

We wijzen hier op een vermeende contradictie. De snavelbiesvegetaties vinden we op plaatsen die natter zijn dan die waarop natte heide groeit (\pm 10 cm resp. 40 cm gemiddeld onder maaiveld). Successie van het *Lycopodio-Rhynchosporium* leidt tot het *Ericetum tetralicis sphagnetosum*. Dit proces wordt echter niet versneld door droge jaren. In dit geval gaat de ontwikkeling naar armere vegetaties met belangrijk aandeel van Pijpestrootje. Een karakteristieke natte heide ontwikkelt zich in normale en natte jaren.

Naast een successie verandert de vegetatie echter sneller doordat de naastliggende natte heide de open plekken binnendringen. Er is waargenomen dat zo natte heide na 10 jaar opnieuw de plek *Rhynchosporium* overwoekerd heeft (BURRICHTER, E. 1969).

4.4. Vennen.

Door RUNGE, F. (1966b) werd een ven (op veenbodem) 10 jaar (1957 - 1966) gevolgd.

Daarbij werden niet alleen aantal en bedekking van de taxa in het P.Q. gevolgd, maar ook de afstand van de belangrijkste planten uit de aangrenzende vegetaties tot het P.Q. in het centrum van het ven. Hieruit bleek dat de samenstelling van de venvegetaties van jaar tot jaar sterk schommelt, afhankelijk van de schommelingen van de waterspiegel. Langdurige droogte veroorzaakt wijzigingen : Knolrus en Veenmos sterven af. Een daarop volgende reeks van steeds natte jaren waardoor het ven steeds water bevat begunstigt de regeneratie van Veenmos, maar Knolrus krijgt weinig kans tot kieming. Wanneer delen van het ven droogvallen kan kieming massaal optreden. De zaden van deze plant overleven lang. De overlevingsstrategie van deze plant is dan ook volledig aangepast aan het zeer wisselvallig karakter van de meeste vennen. In de Kalmthoutse Heide vonden we de plant in het voorjaar 1980 dan ook massaal in vennen die verschillende jaren uitgedroogd waren.

Bij langdurende lage waterstand schuiven planten uit hogere vegetatiegordels naar het centrum op. Kenmerkend hiervoor is Veenpluis. In andere typen met iets voedselrijker water (ook in de Kalmthoutse Heide aanwezig) vertoont Veelstengelige waterbies dit gedrag. Bij aanhoudende hoge waterstand is de algemene beweging omgekeerd. Door de steeds wisselende waterstand is er dus niet zozeer sprake van een verlanding, waarbij de opeenvolgende stadia terug te vinden zijn als concentratische gordels rond het ven. Deze gordels "bewegen" eerder naar beneden of boven toe. Successie komt wel voor bij geïsoleerde vennen waarbij in het centrum een veenmosdrijftil ontstaat, die op een zelfstandige wijze verder evolueert.

Over de evolutie van vegetaties over langere en kortere perioden vinden we nog gegevens bij SYKORA, K.V. (1979) en VAN DAM, H. (1980). De tweede auteur ging de verandering na in Noord Brabantse vennen (Ned.) over een periode van meer dan 100 jaar. Verbanden werden gelegd met menselijke activiteiten in de nabijheid van de vennen en het directe gebruik dat ervan gemaakt werd. Eutrofiëring gebeurde van vennen die in verbinding staan met waterlopen, of waarin geloosd wordt. Typische venplanten verdwenen. Geïsoleerde vennen zijn verzuurd. Oorzaken hiervoor worden gezocht in uitspoeling van nutriënten en verzuring van het neerslagwater door luchtverontreiniging (SO_2 emissie). Venplanten blijven bestaan, maar er is een verschuiving naar de oligo-dystrafente soorten. Vooral in de Diatomeeën flora komt dit tot uiting.

SYKORA, K.V. (1979) heeft het effect van de extreme droogte van 1976 op venvegetaties in Nederland nagegaan. Hieruit blijkt dat de mate van verandering afhankelijk is van de voedselrijkdom van het venwater. Oligotrofe vennen hebben het minst verandering ondergaan. Alleen Knolrus is daar toegenomen, terwijl Veenmossen over grote oppervlakten uitdroogden en traag regenereren. Zoals ook door RUNGE, F. (1966b) vastgesteld breidt Pijpestrootje en Veenpluis zich naar het centrum uit. Gunstige kiemingsvoorwaarden zijn hiervan de oorzaak. Een gelijk gedrag vertoonde Veelstengelige waterbies. Deze plant kiemt op plaatsen met een dun waterlaagje. De hoofdontwikkeling gebeurt in de limose fase (totaal verzadigde bodem), en gedeeltelijk nog in de terrestrische fase. Belangrijk is nog dat ook in ongestoorde vennen Pitrus kon uitbreiden : kiemingsvoorwaarden waren hiervoor gunstig, terwijl door de uitdroging mineralisatie plaatselijk tot voedselverrijking kon leiden.

BURRICHTER, E. (1969) tenslotte bespreekt het effect van eutrofiëring (door guanotrofiëring) op de vegetatie van een ven. De Sociatie van *Eriophorum* en *Sphagnum cuspidatum* veranderde na 10 jaar (1957 - 1967) in die zin dat het Veenmos iets afnam en nieuwe planten verschenen : Moerasaardbei, Waterdriehblad en Moerasstruisgras. De Sociatie van *Molinia*, het Pijpestrootjesbultstadium van de natte heide is na 10 jaar totaal in een Pitrusstadium overgegaan. Een overgangsfase bevat nog o.a. Moerasaardbei, Waternavel. Veenmossen, Dopheide en Veenpluis zijn haast alle verdwenen. Vooral na droogtejaren breidt Pitrus zich explosief uit. Maar ook langdurige overspoeling worden beter door deze plant verdragen dan Pijpestrootje. Andere venvegetaties worden door de auteur besproken, maar komen niet in de Kalmthoutse Heide voor.

4.5. Besluit.

Uit dit overzicht en uit andere bronnen blijkt dat fluctuaties o.i.v. klimaatschommelingen erg bepalend kunnen zijn voor opbouw en samenstelling van de heide- en venvegetaties. Specifiek is verder het periodiek optreden van de plagen van Heidekevertje die mee differentiërend zullen werken op de Struikheidebegroeiing. Tenslotte is er nog het gevoerde natuurbeheer dat fluctuaties tot gevolg heeft.

De enige duidelijke successie die we zien optreden is deze naar bos. In 'verouderde' Droge Heide waar beheer ontbreekt, slaan Dennen, Berken en Heide op. In Natte heide waar verdroging van het milieu optreedt krijgen vooral Berken een kans. Het probleem bij Natte heide is, dat kieming van Berken elk jaar kan optreden op open plekken, en dat het pas na enkele jaren duidelijk wordt of de bomen overleven ofwel door verdrinking (zuurstofgebrek van wortels in de diepere, permanent natte bodem) afsterven. Kruiden die parallel met deze bomen optreden in een successie van Vochtige en Natte heide naar bos zijn niet direct gekend. Wel is een verschuiving in de verhouding van de aanwezige soorten op te merken. De uitbreiding van het korstmos *Cladonia impexa* is door ons geïnterpreteerd als indicatie van verdroging; het uitgroeien ervan op open plekken wordt niet teruggedrongen door overschaduwende Dopheide. Ook uitbreiding van Pijpestrootje kan waarschijnlijk als indicatie aanzien worden. Voor de Droge heide ligt het anders : daar is Bochtige smele mee kenmerkend voor het inzetten van de successie.

Voor vennen is fluctuatie van de begroeiing mee een primair kenmerk. De vegetatie volgt zowel ruimtelijk als naar soortensamenstelling de fluctuerende milieuomstandigheden die tot uiting komen in jaarlijks wijzigende hoogste en laagste waterstand en de duur ervan. We komen hierop in een later hoofdstuk terug.

II. HET VERGELIJKEND ONDERZOEK.

1. Vergelijking van de vegetatie van 1955 en 1978.

1.1. Methode.

Voor het opnemen van de vegetatiekaarten 6W en 6E (resp. Kalmthoutse Hoek en Kalmthout) werden door TRAETS in juni en juli 1955 opnamen van de vegetaties van de Kalmthoutse Heide gemaakt (TRAETS, J. 1956). We zullen deze vergelijken met deze in mei-juni 1978 in het reservaat gemaakt voor het opstellen van de nieuwe vegetatiekaart (DE BLUST, G. 1978).

Van TRAETS worden volgende tabellen gebruikt :

- I : Duinen : *Corynephorretum canescentis* - Buntgrasgemeenschap.
- II : Droge Heide : *Calluneto-Genistetum* - Struikheidegemeenschap.
- III : Vochtige Heide : *Ericetum tetralicis* - Dopheidegemeenschap.
- IV : Vennen : *Rhynchosporretum albae* - Snavelbiesgemeenschap.
- V : Vennen : *Helodo-Sparganion* - Oeverkruidgemeenschap.

De verouderde, nomenclatuur van TRAETS werd hier aangehouden.

Van DE BLUST worden volgende tabellen gebruikt :

- I : Vennen : *Littorelletea* (*Eleocharitetum multicaulis*) - Oeverkruidklasse (Ass. van Veelstengelige waterbies).
- II : Vennen : *Agropyro - Rumicion crispi* - Zilver schoon-verbond.
- III : Vochtige en Natte Heide : *Ericetum tetralicis* - Dopheide-associatie.

- III : Snavelbiesvegetaties : *Lycopodio-Rhynchosporium albo-fuscae* - Ass. van Moeraswolfklauw en Bruine snavelbies.
 : *Erico-Sphagnetum magellanicum* - Dopheide-Hoogveenmos-associatie.
 IV : Duinen : *Spergulo-Corynephorum* - Buntgras-associatie.
 V ; Droge heide : *Genisto anglicae-Callunetum* - Struikheide-Stekelembrem-associatie.

Opmerking :

We wijzen erop dat de resultaten van de vergelijking 1955 - 1978 met grote omzichtigheid geïnterpreteerd moeten worden. De belangrijkste redenen zijn :

1. De opnamen werden niet op dezelfde plaats gemaakt. Er kan alleen iets gezegd worden over de globaliteit van de vegetatie ; dus enkel over soorten die in voldoende opnamen per tabel voorkomen.
2. Om algemeen geldende uitspraken te kunnen doen over een vegetatie, is het noodzakelijk dat de opnamen homogeen gespreid zijn over het verspreidingsgebied van die vegetaties en dat zeker alle interne variaties in de tabel tot uiting komt. De opnamen van 1955 voldoen niet aan deze eis.

Ze zijn vaak aan de periferie gemaakt (storing !) en dekken door hun gering aantal waarschijnlijk niet elke variatie binnen elke vegetatie.

Onderstaande tabel 2 geeft de relatie : aantal opnamen t.o.v. oppervlakte van het verspreidingsgebied van de vegetaties.

Tabel 2

	opp. naar TRAETS (ha)	aantal ha/opp.		aantal ha/opp. 1978, berekend op reëel bestreken opp. (1/2 1955)
		1955	1978	
Duinen	131	18.7	10.9	5.5
Droge + Vochtige heide.	890	52.3	12.0	6.0
Vennen	46	2.7	1.0	0.5

1.2. Resultaten en bespreking.

In tabel 3 is een overzicht gegeven van de kenmerken van de verschillende tabellen. Daarbij stellen we vast :

- 1) Het aantal opnamen in 1955 ligt gevoelig lager dan in 1978 ;
- 2) Het totaal aantal soorten per tabel ligt (behalve bij de natte heide) hoger in 1955 ;

- 3) Het gemiddeld aantal soorten per opname ligt gevoelig hoger in 1955 (een afname van 25% bij de Snavelbiesvegetatie tot 60% bij de natte heide);
- 4) Het aandeel (%) dat de gemeenschappelijke soorten hebben is, behalve voor de natte heide, hoger in 1978 dan in 1955. (Gemeenschappelijke soorten : die zowel in 1955 als 1978 voorkwamen). Het schommelt echter rond 50%.

Uit 2) en 4) kunnen we besluiten dat er vooral een vervanging van soorten is opgetreden, en niet alleen een verdwijnen. Er zou dus gesteld kunnen worden dat een zekere evolutie heeft plaatsgevonden. Het aantal soorten is niet toegenomen, iets wat bij een successie wel te verwachten is. Om de veranderingen te kunnen beoordelen bespreken we de exclusief optredende soorten bij TRAETS en DE BLUST.

		tot. spp.		opr.		gemidd. opr.		gemeens. spp.		exclusieve % spp.		1malige spp.		exclus. én 1mal.		% excl. n 1mal.		% 1mal. in excl.		% excl. én 1mal. t.o.v. tot.	
		'55	'78	'55	'78	'55	'78	'55	'78	'55	'78	'55	'78	'55	'78	'55	'78	'55	'78	'55	'78
DUINEN	Abs.	23	18	7	12	9.7	4.5	10	13	8	9	2	8	2	88.9	100	61.5	25	54.8	111	
	%					43.5	55.6	36.5	44.4	39.1	11.1										
DROGE HEIDE	Abs.	45	42	10	32	14	8.4	22	23	20	19	12	16	9	84.2	75	69.6	45	35.6	214	
	%					48.9	52.4	51.1	47.6	42.2	28.6										
NATTE HEIDE	Abs.	43	47	7	42	14.8	5.9	23	20	24	19	21	14	15	73.7	71.4	70	62.5	32.6	319	
	%					53.5	4.9	46.5	5.1	44.2	44.7										
SNAVEL BIES VEGET.	Abs.	31	29	6	19	10.7	8.1	14	17	15	17	10	14	6	82.3	60	82.3	40	45.2	207	
	%					45.1	48.3	54.8	51.7	54.8	34.5										
VENNEN	Abs.	30	26	11	25	6.7	4.6	14	16	12	17	14	10	10	58.2	71.4	62.5	83.3	33.3	32.5	
	%					46.7	53.8	53.3	46.1	56.7	53.8										

tabel 3

1.2.1. Duinen.

13 taxa die alleen in 1955 voorkwamen; 8 daarvan waren maar in 1 opname aanwezig (61.5% van de exclusieven).

8 taxa die alleen in 1978 voorkwamen; 2 daarvan waren maar in 1 opname aanwezig (25% van de exclusieven).

Exclusieve taxa voor 1978 waren dus meer algemeen dan in 1955.

De exclusieve taxa van 1955 :

Amerikaanse vogelkers, Berken en Dennen komen nog steeds voor. In 1978 werden de opnamen echter bewust zoveel mogelijk buiten de invloedssfeer van deze bomen gemaakt.

Witbol, Schermhavikskruid en Schapezuring werden in 1978 nergens op duinen aangetroffen. Deze planten komen wel voor aan de rand van het reservaat, in de contactgebieden met het omliggend akkerland. Het zijn geen typische duinplanten en hun aanwezigheid in 1955, midden in het reservaat is te verklaren door het optreden van plaatselijke eutrofiëring. Doordat een strenge reglementering op gebied van recreatie (kamperen,...) niet bestond, was eutrofiëring van de duinen algemener dan nu. (NATUUR & STEDESCHOON, 1958).

Dicranum, *Cladonia impexa*, *C. chlorophaea* var. *pyxidata* en mogelijk ook *C. fimbriata* zijn mossen en korstmossen van plaatsen met ontwikkelde humuslaag. Ze worden aangetroffen op gestabiliseerde duinen met gevorderde bodemvorming. De drie eerste soorten kwamen in 1978 dan ook algemeen voor, maar zijn kenmerkend voor de Struikheidevegetaties. TRAETS duidt hun vindplaats trouwens aan als "oud duin". Doordat deze auteur het begrip "duinopname" breder interpreteert dan DE BLUST in 1978, is het voorkomen van de taxa normaal.

Anders is het met Kruiwilg. Hiervan vermeldt TRAETS dat hij plaatselijk uitgebreid kan voorkomen. Het toponiem "Wilgduinen" refereert er trouwens naar. Een zeer oude foto van die duinen met Kruiwilg werd gepubliceerd door MASSART (1910). In 1978 werden enkele zeldzame exemplaren gevonden aan de rand van de Kambuusduinen en ten W van de Wilgduinen. De zeer sterke achteruitgang is te wijten aan overmatige recreatie.

Dat Fijn zwenkgras in 1955 frekvent aangetroffen werd en nu niet, is moeilijk te verklaren. Determinatiefouten tijdens beide onderzoeken zijn niet uitgesloten. Het gras groeit op gestabiliseerde duinen, en komt in de streek van de Kalmthoutse Heide voor (VAN ROMPAEY, E. & L. DELVOSALLE, 1972).

De exclusieve taxa van 1978 :

Helm komt nu in opnamen voor, maar was ook, zoals uit de algemene beschrijving van TRAETS blijkt, in 1955 aanwezig.

Kraakloof en *Cladonia coccifera* var. *pleurota* zijn beide korstmossen van jonge, weinig gestabiliseerde duinen. Ze worden door TRAETS wel in de algemene soortenlijst opgenomen waardoor het zeer onwaarschijnlijk is dat ze niet in de duinen aanwezig geweest zijn.

Cladonia subulata, *C. bacillaris*, *Campylopus fragilis* en *Polytrichum juniperinum* zijn korstmossen van gestabiliseerd duin. In de algemene soortenlijst van 1955 staan enkel de mossen vermeld. Door de determinantiemoeilijkheden van het geslacht *Cladonia* is het mogelijk dat de taxa over t'hoofd gezien werden. Hun aanwezigheid nu duidt niet op enige ecologische verandering.

Dat Trekrus nu genoteerd werd (voor een duinpanne) heeft te maken met de grotere gedetailleerdheid van het onderzoek in 1978. Duinpannen werden daardoor ook opgenomen. TRAETS beschrijft de soort ook voor die plaatsen, in een overgangsvvegetatie naar vochtige heide.

Algemeen kunnen we stellen dat de verandering in soortensamenstelling van de Duin-

tabellen niet duidt op een successie of fluctuatie van de vegetatie.

Belangrijk is wel de tussentijd toegenomen recreatie die degraderend heeft gewerkt op de vegetatie. De plaatselijke eutrofiëring die er ook mee gepaard ging is afgenomen na reglementering en beheer.

1.2.2. Droge Heide.

23 taxa die alleen in 1955 voorkwamen, 16 daarvan waren maar in 1 opname aanwezig (69.5% van de exclusieven).

20 taxa die alleen in 1978 voorkwamen, 9 daarvan waren maar in 1 opname aanwezig (45% van de exclusieven).

Exclusieve taxa voor 1978 waren dus meer algemeen dan in 1955.

De exclusieve taxa van 1955 :

Bomen en struiken door TRAETS vermeld (Zomereik, Amerikaanse eik, Grove den, Amerikaanse vogelkers) komen nog steeds voor.

Reukgras, Witbol, Ruw beemdgras, Vuilboom en Wilgen, wijzen op storing door eutrofiëring. Ze komen alle voor in 1 opname, gemaakt nabij cultuurland in de Steertse Heide. Hun aanwezigheid in de tabel is eerder toevallig.

Ook het optreden van Veelbloemige veldbies en Biggekruid is zo te verklaren.

Heidespurrie en Vroeghaver zijn te beschouwen als relictten van duinvegetaties.

Pilzegge werd in 1978 in de droge heide aangetroffen (jonge heide), maar kwam niet in de opnamen terecht.

We beschikken niet over voldoende gegevens om de niet teruggevonden mossen in verband te brengen met ecologische veranderingen. Door hun onopvallendheid kunnen ze trouwens gemakkelijk over't hoofd gezien zijn.

Dat Stekelberm niet meer aangetroffen werd kan wel betekenisvol zijn.

TRAETS vermeld van deze dwergstruik dat hij ".overal, maar spaarzaam ." voorkomt.

Deze plant wordt door WESTHOF, V. et. al. (1973) beschreven voor de vochtigere Struikheidevegetaties, terwijl Kruijberm kenmerkend is voor de drogere struikheidevegetatie.

Verdroging kan dus een verklaring zijn voor het verdwijnen van de plant. Branden schaadt de plant niet zo erg. Uit frekwentie-berekeningen blijkt dat Stekelberm na brand iets afneemt, maar tot 10 jaar na brand nog een frekwentie van 50% heeft. Daarna vermindert deze tot een 10%, 16 jaar na brand. De concurrentie van Struikheide is mogelijk te groot geworden (GIMINGHAM, C.H. 1972).

De exclusieve taxa voor 1978.

Kraakloof, Helm, Rood zwenkgras, *Polytrichum juniperinum* zijn te beschouwen als relictten van de vroegere duinkolonisatie-begroeiingen. Het zijn soorten die plaatselijk in de droge heide kunnen voorkomen.

Leucidea granulosa en *L. uliginosa* zijn de eerste korstmossen uit de regeneratievegetatie na brand. Ook Bochtige smele is hiervoor kenmerkend.

In de Kalmthoutse Heide komt dit gras echter vooral voor op brandplekken van bos en minder van droge heide. Daar duidt de plant eerder op een bodemverstoring, die gepaard gaat met snelle humificatie. TUXEN, R. (1973) beschrijft de soort als kenmerkend voor de degradatiefase van de heide.

In de Kalmthoutse Heide vertoont het gras dit gedrag niet.

Campylopus introflexus is een mos dat sinds kort al neofiet in W en Centraal Europa voorkomt (GRANDSTEIN, S.R. & H.J.M. SIPMAN, 1978). De eerste vondsten dateren van 1941.

Het is niet verwonderlijk dat tijdens de studie van TRAETS het mos nog niet, of zeer zeldzaam in de Kalmthoutse Heide aanwezig was.

De beide levermossen, *Lophocolea* sp. en *Lophozia ventricosa*, zijn gewone soorten. Hun afwezigheid in het materiaal van 1955 is eerder toevallig.

Kruipbrem is aanwezig in de opnamen, terwijl TRAETS de soort enkel in de algemene soortenlijst vermeldt. Hierboven zagen we dat deze soort het mogelijk lager uithoudt in een verdrogende heide.

De veranderingen die in de soortensamenstelling hebben plaatsgevonden duiden niet op successie of fluctuatie in de droge heide. Het enige significante is de afname van de Heidebremsoorten, waarbij de meer droogtegevoelige Stekelbrem niet meer aangetroffen werd. Uit terreinwaarnemingen bleek ook dat uitdroging van de droge heide plaatselijk massaal opgetreden is. Dit is vooral het geval op duinen en duinflanken (paraboolduin langs Verbindingsweg). In het voorjaar van 1978 en 1979 regenereerde Struikheide echter snel. Dit was vooral het geval op de paadjes met verdichte bodem op deze duinen (zie foto in DE BLUST, G. 1980).

1.2.3. Vochtige en natte heide.

20 taxa die alleen in 1955 voorkwamen ; 14 daarvan waren maar in 1 opname aanwezig (70% van de exclusieven).

24 taxa die alleen in 1978 voorkwamen ; 15 daarvan waren maar in 1 opname aanwezig (62.5% van de exclusieven).

Exclusieve taxa voor 1978 waren dus iets algemener dan in 1955.

De exclusieve taxa van 1955 :

Veel exclusieve taxa in de vochtige en natte heide dringen hierin door vanuit venranden of de droge heide (*Sphagnum cuspidatum* f. *plumosum*, Knolrus resp. Heideklauwtjesmos, Zeeden). Ze komen ook nu nog in de vochtige en natte heide voor, en zijn eerder toevallig niet in de opnamen van 1978 terecht gekomen.

Niet teruggevonden zijn Rietorchis en *Nardia aculeata*. Een verklaring hiervoor kunnen we niet geven. Determinatiefouten bij de Orchis zijn niet uitgesloten. Moerasbasterd-wederik en Lijsterbes in een opname duiden op een eutrofiëring.

De exclusieve taxa van 1978 :

De exclusieve soorten van 1978 komen haast alle voor in de algemene soortenlijst van TRAETS. Opnieuw betreft het soorten die hun optimum kennen op nattere of drogere standplaatsen (Veelstengelige waterbies, *Sphagnum inundatum*, *S. palustre* resp. Kraakloof, en Zandzegge). Hun zeldzaamheid in het reservaat kunnen een andere verklaring zijn voor het niet voorkomen in de opnamen, maar wel in de algemene lijst (Blauwe zegge, Veldrus, Klein warkruid en vele mossen en korstmossen).

Uit de vergelijking van de natte heide in 1955 en 1978 komt geen beeld van wijziging naar voor.

1.2.4. Snavelbiesvegetaties.

17 taxa die alleen in 1955 voorkwamen; 14 daarvan waren maar in 1 opname aanwezig (82% van de exclusieven).

15 taxa die alleen in 1978 voorkwamen; 6 daarvan waren maar in 1 opname aanwezig (40% van de exclusieven).

Exclusieve taxa voor 1978 waren dus meer algemeen dan in 1955.

De exclusieve taxa van 1955 :

Het zeer hoge aandeel van 1 maal-optredende taxa in deze lijst geeft al aan dat het hier vooral gaat om uitzonderingen, planten met een beperkte of zeer specifieke distributie in het reservaat.

Moerasstruisgras en Waternavel vinden we - ook in 1978 - regelmatig op de oevers van iets geëutrofiëerde vennen. Aangezien TRAETS ook op venoevers opnamen maakte, is de aanwezigheid van deze soorten te verklaren. *Sphagnum rufescens* werd in 1978 niet aangetroffen.

De overige soorten zijn als atypisch te beschouwen voor de vegetatie, maar maken ook duidelijk dat de opnamen op gestoorde en geëutrofiëerde standplaatsen gemaakt werden (Pitrus, Wederik, Gewone hoornbloem, Amerikaanse eik, Pontische rododendron, Grote brandnetel).

De exclusieve taxa van 1978 :

Ook hier gaat het niet om soorten die merkelijke verschuivingen aangeven in de Snavelbiesvegetaties. Veeleer wordt het optreden verklaard door de specifieke standplaats die door de opnamen beschreven werd. Kenmerkend voor de venige depressie aan de voet van de Wilgduinen zijn *Sphagnum tenellum*, *S. recurvum*, *S. papillosum*, *Cladopodiella fluitans*, Beenbreek, Sterzegge, Sikkelmos. Langs venranden kwamen nu ook Veelstengelige waterbies en *Sphagnum inundatum* in de opnamen voor, beide planten met optimum in echte venvegetaties. De overige taxa behoren tot de snavelbiesvegetaties op paadjes en afgeplagde terreintjes in de natte heide; ze zijn niet als uitzondering te beschouwen.

Uit deze vergelijking kan niets afgeleid worden i.v.m. veranderingen in de Snavelbiesvegetaties. Vooral hier lijkt het grote verschil in opnameplaats een degelijke vergelijking te bemoeilijken. Maar ook andere waarnemingen doen vermoeden dat geen belangrijke verschuivingen hebben plaats gegrepen.

1.2.5. Vennen.

16 taxa die alleen in 1955 voorkwamen; 10 daarvan waren maar in 1 opname aanwezig (62.5% van de exclusieven).

12 taxa die alleen in 1978 voorkwamen; 10 daarvan waren maar in 1 opname aanwezig (83% van de exclusieven).

De exclusieve taxa van 1955 :

Een groot aantal van de exclusieve soorten wordt enkel aangetroffen in vennen op privaat terrein, door ons niet onderzocht. Daarbij zijn deze vennen (Nolse ven en Stappersven) licht geëutrofiëerd. Soorten die daar optreden zijn Klein blaasjeskruid, Draadzegge, Witte waterlelie, Snavelzegge en *Sphagnum palustre* en Geplooid vlotgras.

De overige soorten komen verspreid als niet karakteristieke soorten voor, of wijzen op contact met vochtige en natte heide en Snavelbiesvegetaties : Veenbies, *Zygonium ericetorum*, *Dicranella serviculata*.

De exclusieve taxa van 1978 :

Ook hier weer moet het voorkomen van een reeks soorten gezien worden als gevolg van opnamen in het geëutrofiëerde ven, de Biezenkuilen (reservaat).

Kenmerkend zijn : Mannagrass, Waternavel, Hennegrass, Moerashertshooi, *Pohlia nutans* f. *sphagnetosum*, *Urtica hornum*, Stekelvaren.

Moerashertshooi is geen vervuilingindicator ; integendeel bij vervuiling zal ze eerst toenemen en dan snel afnemen (DE BLUST, G. 1977). In de Biezenkuilen is ze dan ook een relict (een 5-tal plantjes).

Dat nu Mannagrass aangetroffen wordt, en in 1955 Geplooid vlotgras, berust mogelijk op een vergissing bij determinatie. VAN ROMPAEY, E. & L. DELVOSALLA (1972) geven echter voor beide soorten een vindplaats in het uurhok van de Kalmthoutse Heide. Voor Geplooid vlotgras gaat het echter om de op 1 na enige vindplaats in de Kempen en Zandig Vlaanderen.

De Veenmossen die in 1978 werden gevonden zijn gebonden aan eigen vennen die niet door TRAETS opgenomen werden.

Uitspraken doen over deze vergelijking is wel zeer voorbarig, vooral omdat niet dezelfde vennen onderzocht werden. Alles laat vermoeden dat eutrofiëring verder is gegaan, en dat daardoor de vegetatie sterk gewijzigd is. De op de vegetatiekaart van TRAETS (1956) aangegeven vegetaties voor de Biezenkuilen zijn alle vervangen door eenvormige Pitrus-vegetaties (*Juncetum effusi* in Westhof, V. en J. DEN HELD, 1969). Het Nolse ven is daarbij nog sterk uitgedroogd en over grote delen begroeid met Riet. Doordat het op privaat terrein ligt, buiten het reservaat werd het niet bestudeerd. Verder is het duidelijk dat vennen het gevoeligst zijn voor uitdroging, iets wat in de directe omgeving van de Kalmthoutse Heide duidelijk gebleken is (VAN DER VOO, E. 1966, 1967).

1.3. Freatofyten en afreatofyten in 1955 en 1978.

In tabel 4 is de verdeling van de aanwezige soorten over de verschillende freato- en afreatofytenklassen gegeven. Omdat het dikwijls over zeer kleine soortenaantallen gaat, zijn de verschillen in percentage niet altijd significant.

De onderlinge verhoudingen zijn gebleven, verschuivingen naar meer of minder afreatofyten is niet opgetreden. Hetzelfde kan besloten worden uit tabel 5, waarin de verdeling over de klassen voor de totale soortenlijst voor het reservaat gegeven is.

		H	W	F	f	(f)	a	A	z
DUI. NEN	'55 Abs.				1	1	1	12	
	%				6.6	6.6	6.6	80	
	'78 Abs.				1	1		9	
	%				9	9		81.8	
DOP. HEI.	'55 Abs.		5	5	1	4		5	
	%		2.5	2.5	0.5	2.0		2.5	
DE	'78 Abs.		6	4	2	4		5	
	%		29.5	19	9.5	19		23.8	
SNA. VEL.	'55 Abs.		7	3	4	2		3	
	%		36.8	15.7	21	10		15.7	
BIES	'78 Abs.		7	3	1	2		2	
	%		46.6	20	6.6	13		13	
VEN. NFN	'55 Abs.	2	8	2	2	2		1	
	%	11.7	47	11.7	11.7	11.7		5.8	
	'78 Abs.	1	8	1	2	2			
	%	7	57.1	7	14	14			
DRO. GE	'55 Abs.			2	2	3		17	
	%			8.3	8.3	12.5		7.1	
HEI. DE	'78 Abs.				1	2		11	
	%				7.2	14.4		7.8	

tabel 4

	1955		1978	
	Abs.	%	Abs.	%
H	4	3	1	<1
W	22	17	18	17
F	12	9	10	9
f	11	9	10	9
(f)	6	5	5	5
a	4	3	4	4
A	69	53	61	56
z	1	<1		

tabel 5

1.4. Algemeen besluit.

- 1) Vegetatieveranderingen, tot uiting komend in de 2 reeksen tabellen, zijn niet van die aard geweest dat vegetatietypen, onderscheidbaar van 1955 niet in 1978 te vinden zijn. Voorbehoud moet evenwel gemaakt worden voor de vennen, waar de resultaten, door de te grote verschillen in localisatie, zeer moeilijk vergelijkbaar zijn. Verdere eutroficatie gepaard gaande met soortsveranderingen, is opgetreden.
- 2) Intern kunnen over het algemeen wel "micro-veranderingen", fluctuaties, plaatsgevonden hebben, zonder dat die het type zelf wijzigden. Deze verschuivingen in soortensamenstelling hebben betrekking op zeer plaatselijke situaties (het hoge aandeel van 1 maal optredende, dikwijls atypische heidesoorten).
- 3) Uit de verandering in soortensamenstelling kan geen eënduidige verandering van milieu-factoren afgeleid worden.
- 4) Een vermindering van eutrofiëring, vervuiling, zou kunnen verondersteld worden voor de duinen en mogelijk ook voor de droge heide. Voor de droge heide moet voorbehoud gemaakt worden doordat de opnamen van 1955 niet alle representatief zijn voor geheel de droge heide in het reservaat.
- 5) Veranderingen in soortensamenstelling wijzen niet op een algemene, overal aanwezige, wijziging, in casu, daling van de grondwatertafel.

1.5. Vergelijking van de vegetatiekaarten van 1955 en 1978 (TRAETS, J. 1956, 1959, en 1960 resp. DE BLUST, 1978).

Door het verschil in schaal van beide kaarten (resp. 1:20.000 en 1:5.000) is vergelijking moeilijk, temeer daar TRAETS zeer veel legende-eenheden gebruikt die complexen voorstellen. Over verschuivingen van Struikheidevegetaties ten gunste van Dopheidevegetaties is dan ook niets te zeggen.

Binnen de Struikheidevegetaties onderscheidt TRAETS een 'Degradatiestadium met Buntgras'. Als we dit type kunnen gelijkstellen aan de legende-eenheid van 1978 : 'Duinvegetaties met Struikheide' waartoe ook de vegetaties van het 'croc-reliëf' landschap behoren, dan stellen we een belangrijke uitbreiding vast, en over grote oppervlakten zelfs een evolutie die geleid heeft tot schaars of onbegroeid duin (Z en O van Oasis).

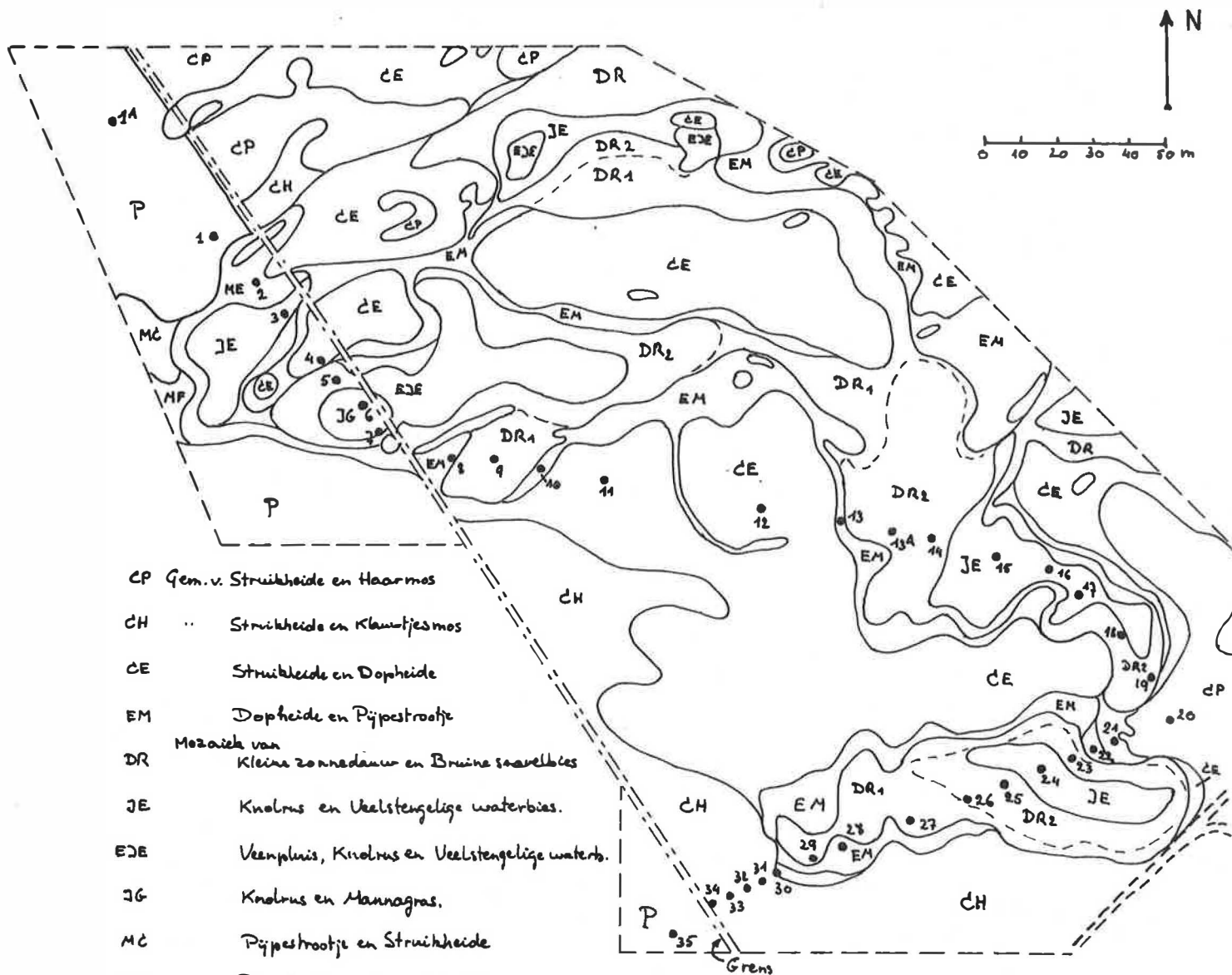
Zoals reeds vermeld is ook een duidelijke evolutie vast te stellen van de mesotrafente oevervegetaties van de Biezenkuilen. De Kleine zegge-gemeenschap (*Caricion curto-nigrae*) is o.i.v. voortdurende eutrofiëring geëvolueerd naar een zeer soortarme Sociatie van Pitrus. Het arme type Wilgen-Sporkehoutstruweel (*Frangulo-Salicetum auritae*) was in 1955 ook aanwezig, maar heeft zich waarschijnlijk uitgebreid.

2. Vergelijking van de vegetatie in de depressie bij Paalberg 1955-1979. (Het Kriekelaarsven).

2.1. Methode.

Van een klein gebied hebben we de evolutie van de vegetatie gedetailleerd kunnen onderzoeken. Het betreft de erosievlakte aan de voet van Paalberg, langs de rijksgrens met Nederland. Door ZONNEVELD, I.S. & J.F. BANNINK (1960) (hierna kortweg als Z & B aangeduid) werd van het gebied een gedetailleerde vegetatiekaart opgemaakt, met bijhorende vegetatieanalyse.

Vegetatiekaart Vennen Paalberg. 1955. ZONNEVELD, I.S. & J.F. BAUWINK.



- CP Gem. v. Struikheide en Haarmos
- CH .. Struikheide en Klautjesmos
- CE Struikheide en Dopheide
- EM Dopheide en Pijpestrootje
- DR Mozaiek van
Kleine zonnedauw en Bruine snavelbies
- JE Knolrus en Veelstengelige waterbies.
- EJE Veenpluis, Knolrus en Veelstengelige waterb.
- JG Knolrus en Mannagras.
- MC Pijpestrootje en Struikheide
- MF Pijpestrootje en Kronkelstaaltje.
- ME Pijpestrootje en Dopheide.
- P Grove den bestand.

Deze analyse gebeurde a.h.v. fytosociologische opnamen, volgens een transekt (Raai N) door het gebied. Op de vegetatiekaart zijn 37 opnamen aangeduid; 29 ervan werden gebruikt voor het opstellen van de vegetatietabel. De veldstudie werd uitgevoerd in 1955.

Door ons werden in de zomer van 1979 dezelfde plaatsen onderzocht. M.b.v. kompas en meetlint werden de opnameplaatsen van het terrein terug bepaald.

Hierbij zijn enkele problemen gerezen.

- 1) Op de uitgangskaart (1955) is geen vast punt aangeduid. Om het transekt toch juist te kunnen situeren zijn we uitgegaan van enkele markante en stabiele vegetatiegrenzen, aangegeven op de vegetatiekaart, en die nu ongewijzigd terug gevonden werden. Er werd uitgegaan van een grens van het Dennenbestand en afstandsmetingen op de grensweg. Vanaf Paalberg werden de opnameplaatsen ingemeten.
- 2) Op verschillende plaatsen belemmerde boomopslag het gezicht, waardoor het meten moeilijk werd.
- 3) Op één plaats was het milieu veranderd : de flank van de Paalberg was sterk geërodeerd, waardoor enkele op de kaart van 1955 ingetekende punten overstoven waren.

Individueel werd de ligging van elke opname gecorrigeerd door meting naar vaste grenzen. Daarnaast werd aandacht besteed aan de homogeniteit. Wanneer deze niet voldoende was, werd het proefvlak iets verlegd. Zo werkend liggen de centra van de nieuwe opnamen volgens onze schattingen nooit verder dan 1-3 m van die van Z & B (3m als boomopslag dicht is).

Opmerking : We hebben reeds vermeld dat we ons voor het vaststellen van de opnamepunten ook hebben laten leiden door vegetatiegrenzen en -patronen op de kaart van 1955. Het was ons inderdaad reeds vóór het maken van de nieuwe kaart opgevallen dat vele daarvan zeer weinig gewijzigd waren sinds 1955.

In een latere paragraaf gaan we daar verder op in.

2.1.1. De vegetatieopnamen.

Om vergelijking mogelijk te maken hebben we dezelfde werkwijze toegepast als Z & B. Voor de methode verwijzen we naar BRAUN-BLANQUET (1964) DEN HELD, A. (1979), WESTHOF, V. & E. VAN DER MAAREL (1973). In het kort komt het hierop neer dat van een representatief, homogeen deel van de vegetatie een gedetailleerde soortenlijst gemaakt wordt en dat aan elke soort, volgens vaststaande klassen, een waarde voor dominantie en abundantie gegeven wordt. We gebruiken hiervoor de verfijnde schaal van BARKMAN, DOING & SEGAL. (1964).

2.1.2. Verwerking van de gegevens.

De analyse van de verzamelde vegetatieopnamen werd zo uitgevoerd dat beide sets (1955 en 1979) optimaal te vergelijken zijn. Als doel wordt gesteld :

1. Welke vegetatietypen waren te herkennen in 1955 ?
2. Welke vegetatietypen waren te herkennen in 1979 ?
3. Is er een evolutie geweest van de vegetatie van 1955 naar 1979, en hoe is die verlopen ?

De typologie van de vegetatie is gebaseerd op soortensamenstelling en de kwantitatieve variaties daartussen. De analyse gebeurde zowel manueel als mathematisch. Een belangrijk aspect van de mathematische verwerking is, dat data-sets op gelijke wijze verwerkt worden, zodat de vergelijkbaarheid van de resultaten optimaal is.

2.2. Resultaten en bespreking.

A. Manuele verwerking.

Na herhaalde herschikkingen, horizontaal voor de opnamen en vertikaal voor de soorten,

komt men tot een uiteindelijke tabel waarin de opnamen gerangschikt zijn volgens hun floristische verwantschap. Het voorkomen van differentierende soorten en soortgroepen maakt dat vegetatietypen te onderscheiden zijn.

A.1. Typologie 1955.

Door Z & B worden de onderscheiden vegetatietypen uitvoerig beschreven (tabel 2 in Z & B). 6 Gemeenschappen worden herkend.

1. Struikheide-Klauwtjesmosgemeenschap (CH).

De volgroeide droge heide met ontwikkelde moslaag.

2. Gemeenschap van Struikheide en Dopheide (CE).

Struikheide en Dopheide treden samen op. Pijpestrootje is constant als vochtindicator aanwezig. Het levermosje, Broedkelkje bereikt zeer hoge bedekkingen op voldoende vochtige, onbeschaduwde plaatsen. De gemeenschap treedt op bij toenemende grondwaterinvloed wanneer binnen 1 m grondwaterverschijnselen waarneembaar zijn. De auteurs vermelden reeds dat opslag van Dennen en Berken de successie naar bos inleidt.

3. Gemeenschap van Dopheide en Pijpestrootje.

Struikheide is haast volledig verdwenen. Dopheide domineert en Pijpestrootje neemt sterk toe. Ken- en differentiërende soorten van de Dopheideassociatie en het Dopheide-verbond komen voor, maar zelden. De aanwezigheid van het Veenmos *Sphagnum "obesum"* duidt op tijdelijke inundatie van de laagste delen in de gemeenschap. De vegetatie wordt langs de hoogste randen van de vennen aangetroffen, waar het grondwater gemiddeld tussen 40 cm en 100 cm schommelt. Permanente reductie treedt op vanaf 120 cm.

4. Gemeenschap van Kleine zonnedauw en Bruine snavelbies (DR).

Deze gemeenschap heeft t.o.v. de vorige een sterk afwijkende soortensamenstelling. Pijpestrootjesbulten bepalen het aspect met tussen deze bulten lage Bruine snavelbies en Kleine zonnedauw. Andere soorten : Gewone zegge, Blauwe zegge, Sterzegge en Veelstengelige waterbies.

De gemeenschap wordt opgesplitst in een type met Knolrus en het Veenmos *Sphagnum cuspidatum* in de lage delen (DR2) en een type met sporadisch Struikheide op hogere delen (DR1).

De opgesomde soorten zijn niet homogeen verspreid, maar vormen een mozaiek met plaatsen waar uitsluitend Pijpestrootje groeit. Dit gras vormt op de grens met de vorige gemeenschap een hoge bultenzone. Deze wordt tot het hier besproken vegetatietype gerekend.

Algemeen treedt inundatie op tijdens de winter en het vroege voorjaar.

5. Gemeenschap van Knolrus en Veelstengelige waterbies (JE).

Watervegetatie met Knolrus, Veelstengelige waterbies en Pijpestrootje. Veenmossen komen dominant voor. Meestal is de vegetatie het gehele jaar door geïnundeerd. Niveauschommelingen zijn aanzienlijk en werken volgens de auteurs verarmend op de begroeiing.

6. Gemeenschap van Knolrus en Mannagras (JG).

Een zeer soortenarme gemeenschap met Mannagras en Knolrus. De beide Veenmossen komen zwevend voor. Pijpestrootje vormt hoge bulten langs de rand. Andere soorten ontbreken. Water is constant aanwezig dat enkel tijdens de droogte perioden onder maaiveld zakt. Een "gyttja-achtige baggerlaag" ligt op de bodem. Doordat oxidatie zelden optreedt vormt zich daar een veenpakket.

De aanwezigheid van Mannagras wijst op eutrofiëring.

A.2. Typologie 1979.

24 Opnamen werden opnieuw gemaakt (N6 tot N29 + N13A). N30 tot N35 en N20 werden niet hermaakt, doordat boomopslag de begroeiing totaal overwoekerd had. Twee nieuwe opnamen dienden als aanvulling.

Floristisch zijn 6 hoofdtypen te onderscheiden waarvan één verder opgesplitst werd (tabel 6). Fysische milieufactoren werden niet gemeten.

1. Vegetatie van Struikheide, Dopheide en Pijpestrootje (CEM79)

Gekenmerkt door gezamenlijk optreden van Struikheide, Dopheide en Pijpestrootje. De beide eerste domineren veelal; Pijpestrootje sporadisch.

Het gras vormt geen of weinig uitgesproken bulten. Dennen zijn steeds aanwezig, en kunnen een dichte opslag vormen. De moslaag is goed ontwikkeld met vooral Gaffeltandmos.

2. Vegetatie van Dopheide en Pijpestrootje (EM79).

Dopheide en Pijpestrootje zijn in deze vegetatie co-dominant. Pijpestrootje vormt korte, bredere bulten. In de weinig ontwikkelde moslaag is het Levermos, Broedkelkje, het meest kenmerkend. Gewone zegge komt hoofdzakelijk in deze gemeenschap voor.

3. Ijle Pijpestrootjesvegetatie (M79).

Een venvegetatie, gekenmerkt door verspreide Pijpestrootjesbulten. Het is de enige soort die constant aanwezig is. Een moslaag is niet, of zeer schaars ontwikkeld. Op grond van begeleidende soorten wordt een soortenrijke Pijpestrootjesvegetatie, 3a (Mr79) onderscheiden met Kleine zonnedauw, Veenpluis en Bruine snavelbies. Ze zijn met zeer geringe aantallen aanwezig. Knolrus en Veelstengelige waterbies zijn nagenoeg afwezig.

In de soortenarme Pijpestrootjesvegetatie, 3b (Ma79) treden beide soorten sporadisch op. Het is dit type dat in de vennen de grootste oppervlakte inneemt.

4. Pijpestrootje-Knolrus-Veelstengelige waterbiesvegetatie (MJE79).

De drie genoemde soorten zijn steeds aanwezig. Het belang van Pijpestrootje neemt af. Vooral Knolrus is belangrijk. De soort wordt co-dominant, of zelfs dominant. De vegetatie is zeer ijl. Een opvallend mos is *Dicranella serviculata*, dat kleine, lage kussentjes vormt.

5. Knolrus-Veelstengelige waterbiesvegetatie (JE79).

Pijpestrootje is afwezig; de mossen *Dicranella serviculata* en *Campylopus* zijn meestal aanwezig. Knolrus komt tot grote bedekking. In het ven is dat de meest gesloten vegetatie, gesitueerd in de diepste delen. Op het tijdstip dat we de opnamen maakten stond er water (opn. 56 en 62). Op die plaatsen was Knolrus nagenoeg de enige hogere plant.

6. Knolrus-Mannagrasvegetatie (JG79).

Naast de naamgevers van dit vegetatietype komen opvallend de Veenmossen *Sphagnum crassicaudum* (= *S. "obesum"*) en *S. cuspidatum* voor. De bedekking ervan is matig, maar hun voorkomen duidt toch op langdurige inundatie. Eutrofiëring is oorzaak van het optreden van Mannagras. Pijpestrootje groeit in de rand als hoge bulten.

A.3. Vergelijking van de opnametabellen 1955, 1979.

1. Doordat opn. N30 tot N35 en N20 niet gemaakt werden (bosvorming door Grove den, Ruwe Berk en Amerikaanse vogelkers) werden de plaatsen waar Z & B de CH gemeenschap noteerden niet opgenomen. Deze vegetatie was er trouwens volledig tot bos geëvolueerd. Opn. N20 werd door Z & B niet gepubliceerd.

2. Van de overige typen komen overeen :

Z & B 1955		DE BLUST 1979
CE	met	CEM79
EM	met	EM79
JE	met	MJE79
JG	met	JG79

Afwijkend zijn :

Knolrus-Veelstengelige waterbiesvegetatie (JE79). Ze verschillen van het type met dezelfde naam van Z & B doordat Pijpestrootje ontbreekt. Dit kan eerder toevallig zijn : Pijpestrootje komt in de onmiddellijke omgeving schaars voor.

Opn. 56 en 62 liggen in de centra van de diepste vendelen. Daar is ook binnen het foutenbereik op de situering geen Pijpestrootje aanwezig. Z & B geven voor deze plaatsen achteruitgang van het gras aan. Toenemende hoge waterstand, zoals ook door de auteurs vernoemd kan hiervan een oorzaak zijn.

De ijle Pijpestrootjesvegetatie (M79) wijkt ook iets af van de Gemeenschap van Kleine zonnedaauw en Bruine snavelbies (DR) van Z & B. Vooral de zeer slecht ontwikkelde moslaag valt op.

3. De vergelijking had tot hiertoe betrekking op vegetatietypen, waarbij maar sporadisch naar individuele opn. verwezen werd. Doordat we de opnamepunten weten liggen, kunnen we de evolutie echter individueel per opname volgen, wat exactere gegevens oplevert. We zullen dat verderop mathematisch uitwerken.

Over enkele karakteristieken van de individuele opnamen kunnen we hier reeds uitspraken doen.

In figuur 2 is van de opnamen uit het transekt (opn. N20 ontbreekt bij Z & B) het totaal soortenaantal uitgezet. Van de 24 opn. hebben er 6 in 1979 een hoger soortenaantal. Van de rest is het aantal gelijk gebleven of afgenomen. De relatieve verhoudingen tussen aanliggende opnamen is grotendeels gelijk gebleven.

Toename aan soorten heeft plaats gevonden in de CEM79 en de EM79 vegetaties ; dus de niet-venvegetaties. Deze toename is te wijten aan boomopslag en uitbreiding van de mossen. Behalve voor de bomen gaat het om kwantitatief onbelangrijke soorten. In opn. 6 is het Veenmos *Sphagnum crassycladum* nu aanwezig, terwijl het in 1955 ontbrak.

Achteruitgang of status quo wil nog niet zeggen : geen wijzigingen of verschuivingen. Het soortenaantal zegt niets over de aanwezige soorten zelf. We komen hierop later terug.

In figuur 3 is de totale bedekking van de kruidlaag aangegeven. Grote verschillen tussen beide jaren treden op. De trends zijn :

- Een hogere bedekking in de vencentra (opn. 25-24-23 ; 18-17-16-15). De plaatsen met geringste bedekking in 1955 hebben nu de hoogste bedekking.
- Een hogere bedekking wordt ook gevonden in de CEM79 en de EM79 vegetaties.
- In de JG79 vegetatie is de bedekking sterk verminderd.

In figuur 4 is de totale bedekking van de moslaag voorgesteld. Deze is overal in 1979 drastisch teruggelopen t.o.v. 1955. Op 11 plaatsen is ze zelfs totaal afwezig, of bedekt ze minder dan 1%. Een hoge waarde wordt bereikt in één vencentrum (opname 17), terwijl een licht opgaande trend te bemerken is in de CEM79 en de EM79 vegetaties. Daar is de bedekking 10% of meer.

Verklaringen voor deze wijzigingen worden later gegeven.

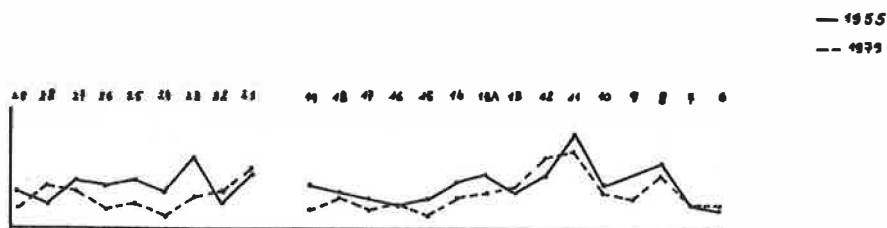


fig. 2 totaal soortenaantal

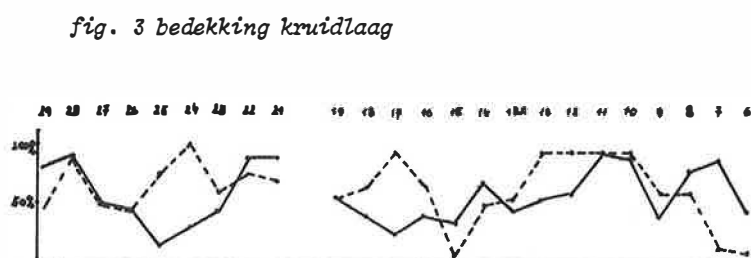


fig. 3 bedekking kruidlaag

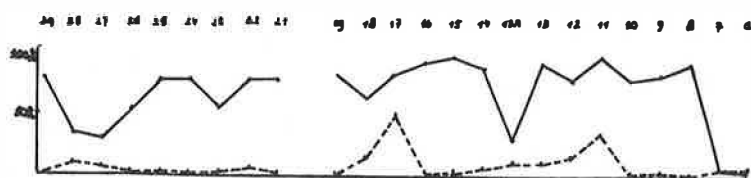


fig. 4 bedekking moslaag

B. Mathematische verwerking van de vegetatiegegevens.

Met de mathematische analyses willen we eveneens komen tot het opstellen van een typologie van de vegetatie. Deze analyses geven echter een duidelijker beeld van de verwantschap die tussen opnamen bestaat. Overeenkomsten, similariteiten worden tussen de variabelen, de opnamen berekend. Deze kunnen van elkaar verschillen door soortensamenstelling en relatief aandeel van elke soort.

Twee analyse-typen zijn in gebruik :

- *Classificatie* d.m.v. dendrogrammen of "clusters"
- *Ordinatie* d.m.v. rangschikken in een n-dimensionale ruimte

Deze twee typen zijn terug te voeren tot twee opvattingen die bestaan over de natuur en verwantschappen die daarin bestaan. Classificatie impliceert dat discontinuïteit bestaat, waardoor klassen van elkaar te onderscheiden zijn.

Ordinatie gaat uit van het bestaan van continuïteit in de vegetaties : alleen naar grotere of

kleinere verwantschap kan gezocht worden.

Met classificatie gaan we na of vegetatie-eenheden in 1955 en 1979 dezelfde gebleven zijn, of dat er veranderingen opgetreden zijn (zelfde doel als manuele analyse). De ordinarie leert ons iets over de verschuivingen die hebben plaatsgevonden. Door een combinatie van de opnamen uit 1955 en 1979 kan dit visueel voorgesteld worden, en kan de algemene trend van de vegetatie-ontwikkeling eenvoudig beschreven worden. Op een gelijkaardig probleem werd deze werkwijze toegepast door ENGELMOER, M. en HENDRIKSMA, P. (1979), LONDO (1971) en VAN DER MAAREL, E. (1969).

Bij de mathematische verwerking is het noodzakelijk de dominantie-abundantiewaarden om te zetten in numerieke waarden (bedekking in %). Omdat in 1979 een andere schaal gebruikt werd (BARKMAN, DOING en SEGAL, 1964) hebben we deze naar de minder gedetailleerde schaal van Z & B moeten omzetten.

Hierop hebben we dan een transformatie toegepast naar numerieke waarden. Bij de afzonderlijke verwerking van de sets kan uitgegaan worden van de oorspronkelijke dominantie-abundantiewaarden die getransformeerd werden. We konden ook nagaan wat het effect was van de verschillende transformaties op de uiteindelijke classificatie van de vegetatie van 1979.

In onderstaande tabel zijn de transformaties gegeven (BRAUN-BLANQUET, 1964; VAN DEN MAAREL, E. 1979).

BRAUN-BLANQUET	Transformatie A(%)	BARKMAN, DOING SEGAL (1964)	Transformatie B(%)
		+ r	0.1
		+ p	0.5
+	0.1	+ a	1.5
		+ b	3.5
		1p	0.5
		----- 1a	1.5
1	5.0	1b	3.5
		----- 2m	3.0
		2a	9.0
2	17.5	----- 2b	19.0
		3a	31.0
3	37.5	----- 3b	44.0
		4a	56.0
4	62.5	----- 4b	69.0
		5a	81.0
5	87.5	5b	94.0

De transformatie van de gedetailleerde schaal naar A is soms arbitrair : de symbolen staan voor een combinatie van abundantie en dominantie, waardoor niet alleen naar de bedekking gekeken mag worden, vooral als men vergelijkt met de oorspronkelijke schaal van BR.-BL.

B.1. Classificatie van de vegetatie d.m.v. clusteranalyse.

Door een clusteranalyse wordt de verwantschap tussen variabelen, berekend m.b.v. een similariteitsmatrix, grafisch voorgesteld als een dendrogram.

Opmaten met grote similariteit worden in paren verbonden. Deze worden op hun beurt op een lager similariteitsniveau, gegroepeerd tot clusters. Hiervan worden opnieuw clusters gevormd. Op deze wijze ontstaat een hiërarchische ordening, waarbij een koppeling bij verlaagde similariteit staat voor een hogere orde.

In deze studie werd uitgegaan van *agglomeratieve methoden*. Hierbij worden de bewerkingen gestart van de individuele samples die gegroepeerd worden tot steeds groter wordende groepen met afnemende interne similariteit. De divisieve werkwijze vertrekt van de gehele set gegevens en verdeelt deze progressief in kleinere groepen.

B.1.1. ORLOCI'S AGGLOMERATIEVE CLASSIFICATIEMETHODE (MINVAC).

Voor deze methode (ORLOCI, L. 1967;1975) werd gekozen omdat hiermee in het verleden goede resultaten verkregen werden (DE LANDTSHEER, R. 1979; VAN HECKE, P. et al. 1979 en 1980). Voor een beschrijving van de methode verwijzen we naar de genoemde publicaties en werken. De analyse gebeurde met de PDP 11/45-computer van het UIA-rekencentrum : Programma MINVAC, VAN HECKE, P. en L. BAMPs (1976-1979).

Een essentieel verschil met de andere toegepaste classificatiemethode is dat hier met continue variabelen gewerkt wordt : de bedekking.

Opmerking : de opnamen hebben in de clusters andere nummers gekregen dan in de oorspronkelijke tabellen. Hieronder geven we de overeenkomstige nummers.

1955	:	29 28 27 26 25 24 23 22 21 19 18 17 16 15 14 13 13A 12 11 10 9 8
nieuw nr. :		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22
1979	:	51 52 53 54 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72
1955	:	7 6
nieuw nr. :		23 24
1979	:	73 74(bijkomend : 75 en 76)

Resultaten.

B.1.1.1. Classificatie 1955

figuur 5 ; 24 opnamen, 27 soorten. Transformatie A.

6 clusters zijn te onderscheiden :

I	opname 1,3,22,16
II	2,8,20
III	9,19,18
IV	4,5,6,12;7,10,15
V	11,13,14,21,17
VI	23,24

Clusters I,II en III komen overeen met respectiefflijk DR1, EM en CE van Z & B.

Ze vormen samen de "droge" clustergroep van het dendrogram. Differentierende soorten voor deze tak zijn Dopheide en *Gymnocolea inflata* (bedekking)17.5%.

I heeft als differentierende taxa t.o.v. II: Veelstengelige waterbies, Kleine zonnedauw, witte snavelbies en *Sphagnum "obesum"*. Als differentierende taxa van III t.o.v. II treden op : *Pohlia nutans*, Struikheide en *Cladonia impexa*.

IV, V en VI vormen samen de "natte" clustergroep van het dendrogram. Differentierend zijn Knolrus, Veelstengelige waterbies en *Sphagnum cuspidatum*. VI komt overeen met de JG-vegetatie van Z & B.

IV en V zijn niet eenduidig met een vegetatietype van Z & B in overeenstemming te brengen.

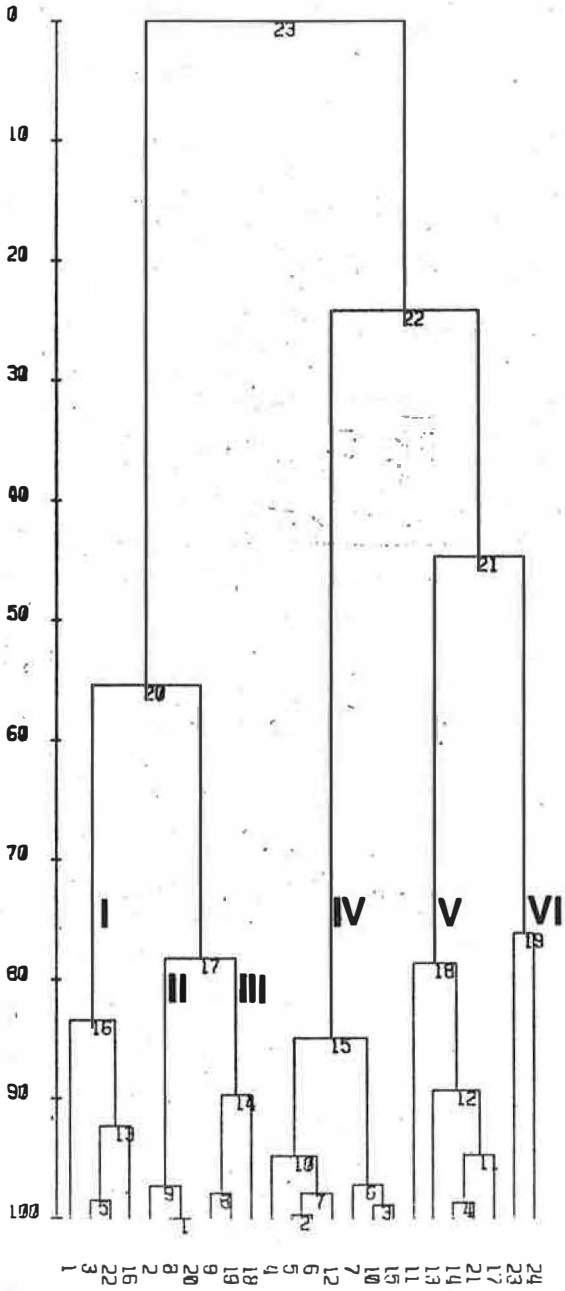


fig. 5

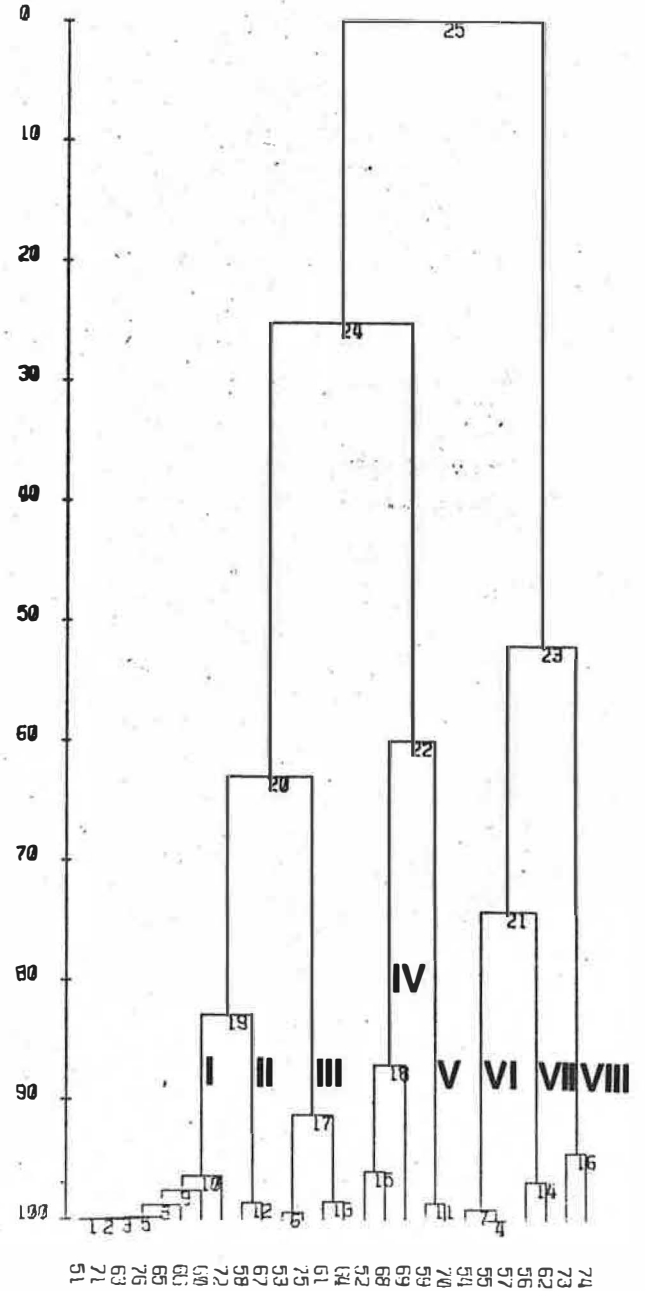


fig. 6

IV wordt t.o.v. V gedifferentieerd door de zeer hoge bedekking van *Sphagnum cuspidatum* (> 37.5%). Knolrus, Kleine zonnedaauw en Bruine snavelbies zijn frekvent aanwezig. Vergelijkend met Z & B komen IV en V respektievelijk overeen met DR2 + JE, JE + DR2.

Algemeen kunnen we besluiten dat deze clusteranalyse duidelijke resultaten oplevert, waarbij een duidelijk onderscheid tussen heide ("droge" groep) en ven ("natte" groep) tot uiting komt. Behalve voor clusters IV en V is er een haast totale overeenkomst met de vegetatietypen van Z & B. Belangrijk is dat I, DR1 van Z & B, bij de "droge" groep gerangschikt is. De secundaire scheiding van Z & B tussen DR1 en DR2 is dus belangrijker en maakt zelfs de scheiding van ven- en heidevegetaties uit.

B.1.1.2. Classificatie 1979

figuur 6 ; 26 opnamen, 28 soorten. Transformatie B.

8 clusters zijn te onderscheiden :

I	opname 51,71,63,76;65,66,60,72
II	58,67
III	53,75,61,64
IV	52,68,69
V	59,70
VI	54,55,57
VII	56,62
VIII	73,74

Het dendrogram bestaat uit twee clustergroepen, waarvan één met twee duidelijke subgroepen. Groep 1 : I-V overeenkomend met M79, EM79, MJE79 en CEM79 uit de manuele analyse.

Het gaat om de niet strikte venvegetaties. Pijpestrootje is constant aanwezig : Knolrus en/of Veelstengelige waterbies ontbreken of komen met zeer geringe bedekking voor. Deze groep met oever- en landplanten is als "droge" groep te beschouwen.

Groep 2 : VI-VIII overeenkomend met JE79 en JG79 uit de manuele analyse. Het betreft de venvegetaties waarin Pijpestrootje ontbreekt en waarin Knolrus en Veelstengelige waterbies hoge bedekkingen vertonen. Deze groep is als "natte" groep te karakteriseren.

De "droge" groep heeft twee subgroepen : I-III en IV-V. De eerste subgroep omvat de opname van oeverbegroeiingen waarin Pijpestrootje domineert. Zowel de "lage" oevers met Veelstengelige waterbies (MJE79), als de "hoge" oevers met Dopheide (EM79) zijn erin vervat. In de tweede subgroep domineren Dopheide en Grove den over Pijpestrootje. Het is de typische heidevegetatie, (CEM79), al dan niet met boomopslag.

Merken we nog op dat de opnamen uit I erg met elkaar verwant zijn.

Het is de absolute dominantie van Pijpestrootje, en de afwezigheid van enige andere bedekkende soort, die dit uitmaakt. De Ijle Pijpestrootjesvegetatie, M79 komt hiermee overeen. De voorgestelde opsplitsing in een soortenrijk en een soortenarm type is niet weerhouden.

V is een apart geval, gedifferentieerd door de hoge bedekking van Grove den.

Dopheide en Struikheide zijn aanwezig, maar met geringe bedekking. Het is als het ware een "bosgroep".

Het naast elkaar bestaan van VI en VII is ecologisch weinig significant.

In beide is Knolrus en Veelstengelige waterbies aanwezig. Een en ander is wel te wijten aan het grote gewicht dat Pijpestrootje in de analyse heeft.

B.1.1.3. Classificatie 1979.

figuur 7 ; 26 opnamen, 28 soorten. Transformatie A.

8 clusters zijn te onderscheiden.

I	opname 51,71,63,76,65,66,72
---	-----------------------------

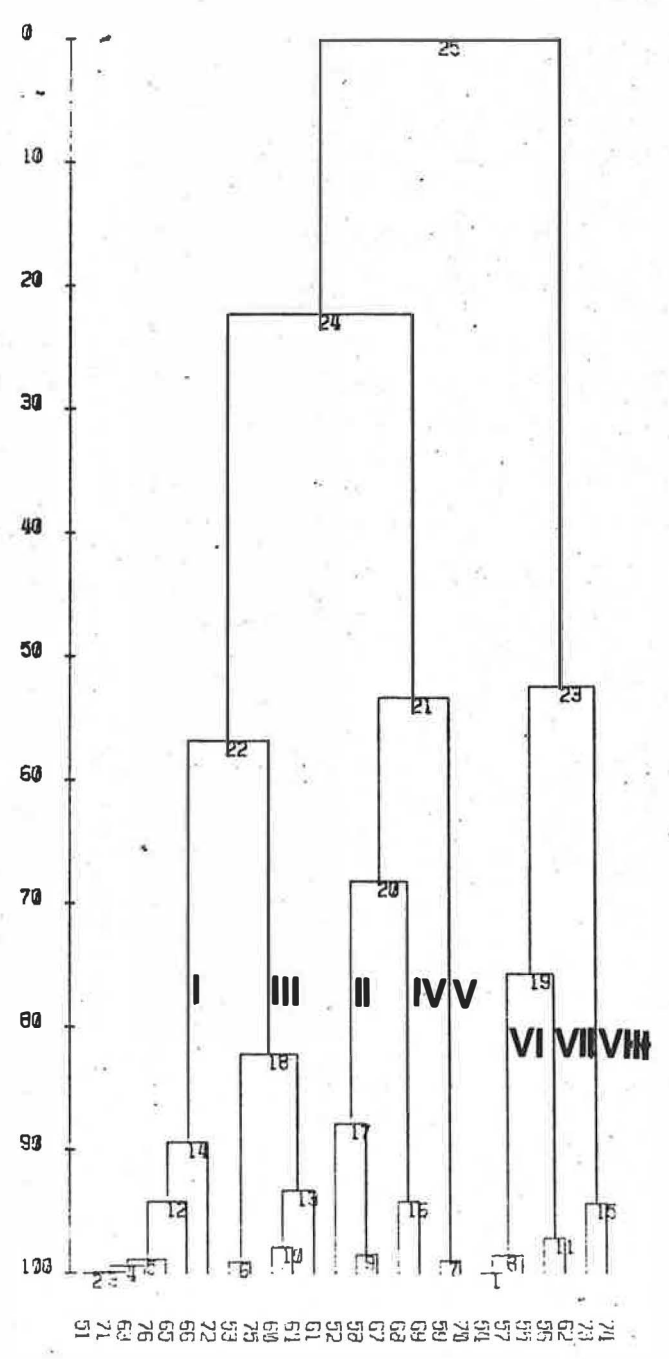


fig. 7

II	52,58,67
III	53,75,60,64,61
IV	68,69
V	59,70
VI	54,57,55
VII	56,62
VIII	73,74

Slechts twee opnamen zijn met deze analyse van cluster veranderd t.o.v. de resultaten verkregen met transformatie B. Vooral de verplaatsing van opname 52 heeft enige verandering in de typen veroorzaakt.

Met de resultaten van transformatie B was het onderscheid tussen clusters II en IV afhankelijk van de onderlinge verhouding van Dopheide en Pijpestrootje.

Pijpestrootje > Dopheide : II; Dopheide > Pijpestrootje : IV. Nu is het onderscheid gebaseerd op de aanwezigheid van Struikheide in IV. De verhouding Dopheide/Pijpestrootje is in II niet meer belangrijk. Dit alles heeft mee geresulteerd in een verplaatsing van II naar de echte heidevegetaties. Hierdoor is er een duidelijker verschil tussen land-(heide), oever- en venvegetaties opgetreden.

B.1.1.4. Vergelijking MINVAC 1955-MINVAC 1979 (transformatie A en B gecombineerd).

Algemeen :

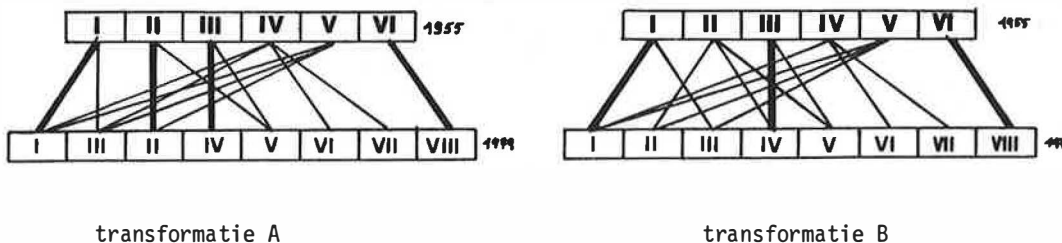
1. Het onderscheid tussen een "natte" en een "droge" groep is gebleven. De differentierende soorten ervoor zijn echter veranderd. Doordat de Veenmossen haast niet meer voorkomen is het belang van Pijpestrootje toegenomen.
2. De "natte" groep is in 1979 sterk verkleind in vergelijking met 1955. (7, respectievelijk 14 opnamen).
3. Opname die zowel in 1955 als in 1979 tot de "natte" groep behoren, liggen allen in de diepste delen van de vennen.
4. Het aantal clusters is toegenomen in 1979; toename gebeurde langs de "droge" kant van het dendrogram.

B.1.1.5. De evolutie van de vegetaties.

In tabel 7 is aangegeven in welke clusters de opnamen uit het dendrogram van 1955 terechtkomen. Waar afwijkingen voorkomen, is ook de cluster uit de classificatie uitgaande van transformatie B, aangegeven. Anders gaat het om de resultaten van clustering met transformatie A.

Tabel 7 : cluster 1955	I				II			III			IV						
opnamenummer	1	3	22	16	2	8	20	9	19	18	4	5	6	12	7	10	15
cluster '79 A	I	III	I	I	II	II	V	V	IV	IV	VI	VI	VII	VII	VI	III	I
B					IV												I
	V					VI											
	11	13	14	21	17	23	24										
	III	I	III	I	II	VIII	VIII										

In figuur 8 en figuur 9 is dit gevisualiseerd.



1. Evolutie van I(DR1 : "Droge" Kleine zonnedauw-Bruine snavelbiesvegetatie)

3/4 → cluster I

1/4 → cluster III

De soortenrijke DR1 vegetatie is dus over 't algemeen geëvolueerd naar begroeiingen met Pijpestrootje dominant en waarin differentierende soorten ontbreken. De vegetatie is ijl en soortenarm geworden. De evolutie naar de vegetatie met Pijpestrootje, Knolrus en Veelstengelige waterbies (III) is te begrijpen, doordat deze soorten reeds aanwezig waren. In vergelijking met de andere soorten zijn deze trouwens veel resistenter tegen veranderende milieuinvloeden (*Sphagnum "obesum"* verdween).

2. Evolutie van II (EM : gemeenschap van Dopheide en Pijpestrootje)

1/3 → cluster V

2/3 → cluster II(II en IV met transformatie B)

De vegetaties met Dopheide en Pijpestrootje vinden we nog als dusdanig terug. Inwendig kunnen veranderingen opgetreden zijn, maar het type is behouden. Door vorming van dichte boomopslag kan de gemeenschap van Dopheide en Pijpestrootje wel naar een type evolueren waarin Pijpestrootje absoluut domineert.(V)

3. Evolutie van III(CE : gemeenschap van Struiheide en Dopheide)

2/3 → cluster IV

1/3 → cluster V

De vegetatie is als dusdanig terug te vinden. Opnieuw kan door boomopslag een type ontstaan zijn waarin Pijpestrootje domineert.(V)

4. Evolutie van IV(DR2 + JE : vegetatie van Knolrus met *Sphagnum cuspidatum* dominerend in de moslaag).

3/7 → cluster VI

2/7 → cluster VII

2/7 → cluster I(I en III met transformatie A)

Verskillende evolutiemogelijkheden doen zich voor. Na het wegvallen van het Veenmos naar een type met absolute dominantie van Knolrus (VII) of naar een type waarin Knolrus en Veelstengelige waterbies, beide gelijktijdig aanwezig zijn (VI) of naar een ijle, soortenarme Pijpestrootjesvegetatie met verspreid Knolrus (I).

5. Evolutie van V(JE + DR2 : vegetaties van Knolrus met *Sphagnum "obesum"* dominerend in de moslaag).

2/5 → cluster I

2/5 → cluster III

1/5 → cluster II

Ook hier verschillende evolutierichtingen : naar ijle, soortenarme Pijpestrootjesvegetaties (I), naar Pijpestrootje-Knolrus-Veelstengelige waterbiesvegetatie (III) en uitzonderlijk naar een Dopheide-Pijpestrootjesvegetatie. We merkten reeds op dat het om een venrandbegroeiing gaat, waar in 1955 (toevallig?) het Veenmos domineerde.

6. Evolutie van VI(JG : Knolrus-Mannagrasvegetatie)

2/2 → cluster VI

Deze begroeiing is in zijn totaliteit in 1979 als hetzelfde type terug te vinden.

B.1.1.6. Classificatie 1955-1979 gecombineerd.

Vergelijking van de 2 afzonderlijke dendrogrammen geeft wel aan of vegetatietypen veranderd zijn ; over de overeenkomst tussen de typen uit 1955 en 1979 weten we niets. Daarvoor is het noodzakelijk beide opnamesets in één clusteranalyse te verwerken. (figuur 10) (zie ook ENGELMOER, M. en P. HENDRIKSMĀ, 1979)

10 clusters zijn te onderscheiden :

I	opname 1,66,3,22,16,58,67
II	51,71,63,76,65,72
III	59,70
IV	2,52,8,20,9,19
V	18,69,68
VI	4,5,6,12,7,10,15
VII	11,74,13,14,21,17
VIII	24,73
IX	23,56,62,54,57,55
X	53,75,60,64,61

Een aantal clusters vinden we ongewijzigd t.o.v. deze uit de afzonderlijke dendrogrammen (figuur 5, figuur 7) terug :

- II komt overeen met 1979 I : de ijle, soortenarme, Pijpestrootjesvegetatie.
- III komt overeen met 1979 V : de Pijpestrootjesvegetatie, afgeleid van de (Struikheide) Dopheide-Pijpestrootjesvegetatie, met opslag van Den.
- VI komt overeen met 1955 IV: de "lage" oevervegetaties waarin *Sphagnum cuspidatum* domineert.
- X komt overeen met 1979III: de vegetatie van Pijpestrootje-Knolrus en Veelstengelige waterbies.

Deze vegetaties komen dus maar in één van de twee reeksen voor en onderscheiden zich totaal van de andere vegetatietypen.

De 6 overige clusters zijn opgebouwd uit opnamen van 1955 en 1979.

Er is dus verwantschap tussen deze opnamen.

- I : Bestaat uit volledig 1955 I en 3 opnamen uit 1979. Het is de Pijpestrootje-Dopheidevegetatie met inbegrip van de "droge" DR1 van Z&B. Dus de vegetaties van de "hoge" oever met veel *Gymnocolea inflata*.
- IV : Bestaat uit volledig 1955 II, een deel van 1955 III en 1 opname uit 1979 (III). Het is de heidevegetatie van Dopheide en Pijpestrootje en (weinig) Struikheide.
- V : Bestaat uit volledige 1979 IV en 1 opname uit 1955 (III). Het is de Dopheide-Struikheidevegetatie met goed ontwikkelde moslaag. Zoals uit figuur 10 blijkt vertonen IV en V een redelijk grote similariteit t.o.v. elkaar. Als ze één cluster beschouwd worden hebben we te doen met de echte heidevegetatie : Struikheide-Dopheide-Pijpestrootje.

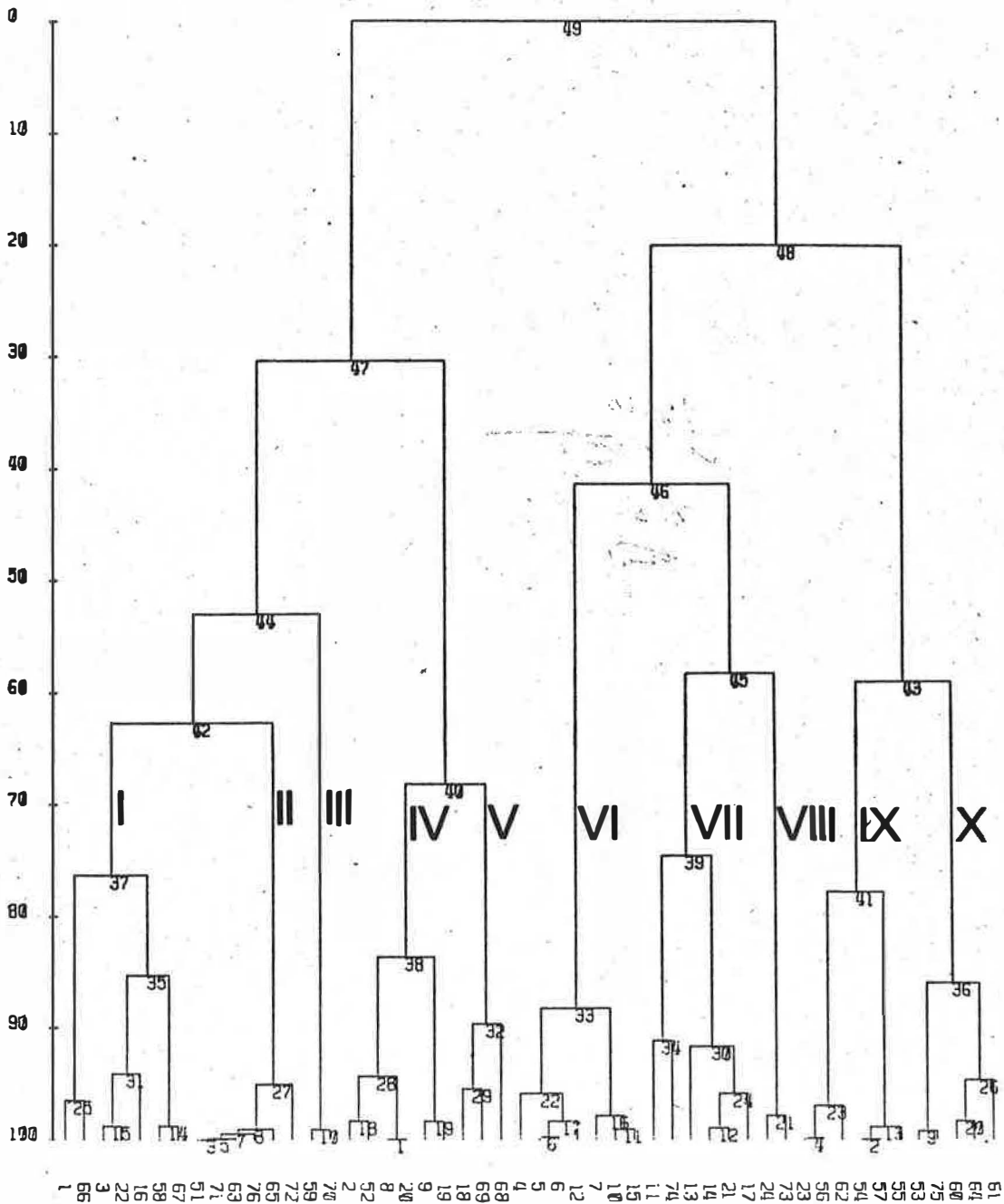


fig. 10

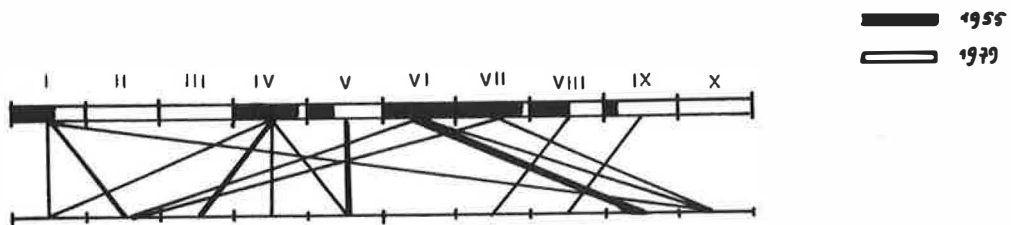


fig. 11

- VII : Bestaat uit volledige 1955 V en 1 opname uit 1979(VIII). Het is de vegetatie waarin *Sphagnum crassifolium* ("•besum") domineert. Dat in opname 74 Mannagras staat is blijkbaar minder belangrijk.
- VIII: Bestaat uit delen van 1955 VI en 1979 VIII. Het is de vegetatie van Mannagras, waarin dit gras tot uitgesproken dominantie komt.
- IX : Bestaat uit volledige 1979 VI en 1979 VII en 1 opname uit 1955(VI). Het is dus de vegetatie met Veelstengelige waterbies en/of Knolrus. In opname 23 domineert Knolrus sterk over Mannagras, waardoor de opname in deze cluster terecht kwam.

In de dendrogram behoren clusters I-V tot de "droge" subgroep (heides.s.l.); clusters VI-X tot de "natte" subgroep (vennen s.l.). Uitgaande van de plaatsing van overeenkomende opnamen (op dezelfde plek in 1955 en 1979 gemaakt) kunnen evolutielijnen afgeleid worden (figuur 11). Algemeen is uit MINVAC-analyses af te leiden :

1. De in 1955 duidelijk te onderscheiden venvegetaties (Veenmossen), evolueerden naar oevervegetaties waarin naast Pijpestrootje alleen de meest weerstandbiedende vensoorten groeien. De oevervegetaties vertonen echter grote similariteit met de "droge" heidebegroeiingen. (MINVAC 1979) Een beperkt aantal venopnamen bleef in 1979 nog als dusdanig herkenbaar.
2. De eutrafente Mannagrasvegetatie is behouden en individueel herkenbaar gebleven. Door het wisselende aandeel van de Veenmossen kan ze echter in de algemene analyse in verschillende typen terecht komen. Dit heeft ecologisch echter weinig betekenis.
3. Vegetaties van de "hoge" oever uit 1955 zijn sterk verarmd tot ijle Pijpestrootjesbegroeiingen, waarvan de overeenkomst met heidebegroeiingen, door het verdwijnen van vensoorten, toenam.
4. De heide zelf evolueerde niet significant. Alleen de opslag van Dennen heeft belangrijke wijzigingen in de vegetatie veroorzaakt.

B.1.1.7. Algemeen besluit:

De verandering in de venvegetaties betreft hoofdzakelijk het verdwijnen van soorten. De nieuwe vegetaties vertonen hierdoor grotere affiniteit tot de heidebegroeiingen. Dit evenwel niet omdat heidesoorten zijn opgetreden. Dit betekent dat het vegetatieproces nog niet ver gevorderd is : er kan een successie van komen wanneer soorten uit de drogere heide hun intrede doen; het proces kan een fluctuatie zijn wanneer vensoorten opnieuw verschijnen. Op dit ogenblik spreken we alleen van een "*verdraging*" van de vegetatie.

B.1.2. DE AGGLOMERATIEVE INFORMATIE-ANALYSE VAN WILLIAMS et al. (INFA).

Ook met deze methode (WILLIAMS et al. 1966) werd op het dept. Biologie reeds enige ervaring opgedaan (DE LANDTSHEER, R. 1979, VAN HECKE et al. 1979). Voor een beschrijving van de methode verwijzen we naar de genoemde publicaties en werken. De variabele die in deze analyse gebruikt wordt is discontinu : aan- of afwezigheid van soorten. De bedekking (met inbegrip van dominantie) speelt dus geen rol. De resultaten staan dan ook voor combinatie van soorten. Voordeel van deze methode is dat soorten die nooit veel bedekken, maar waarvan de aanwezigheid hoge indicatieve waarde heeft, in het dendrogram tot uiting komt. In deze studie was dit het geval met enkele mossen. Deze analyse is dan ook een belangrijke aanvulling bij de vorige methode.

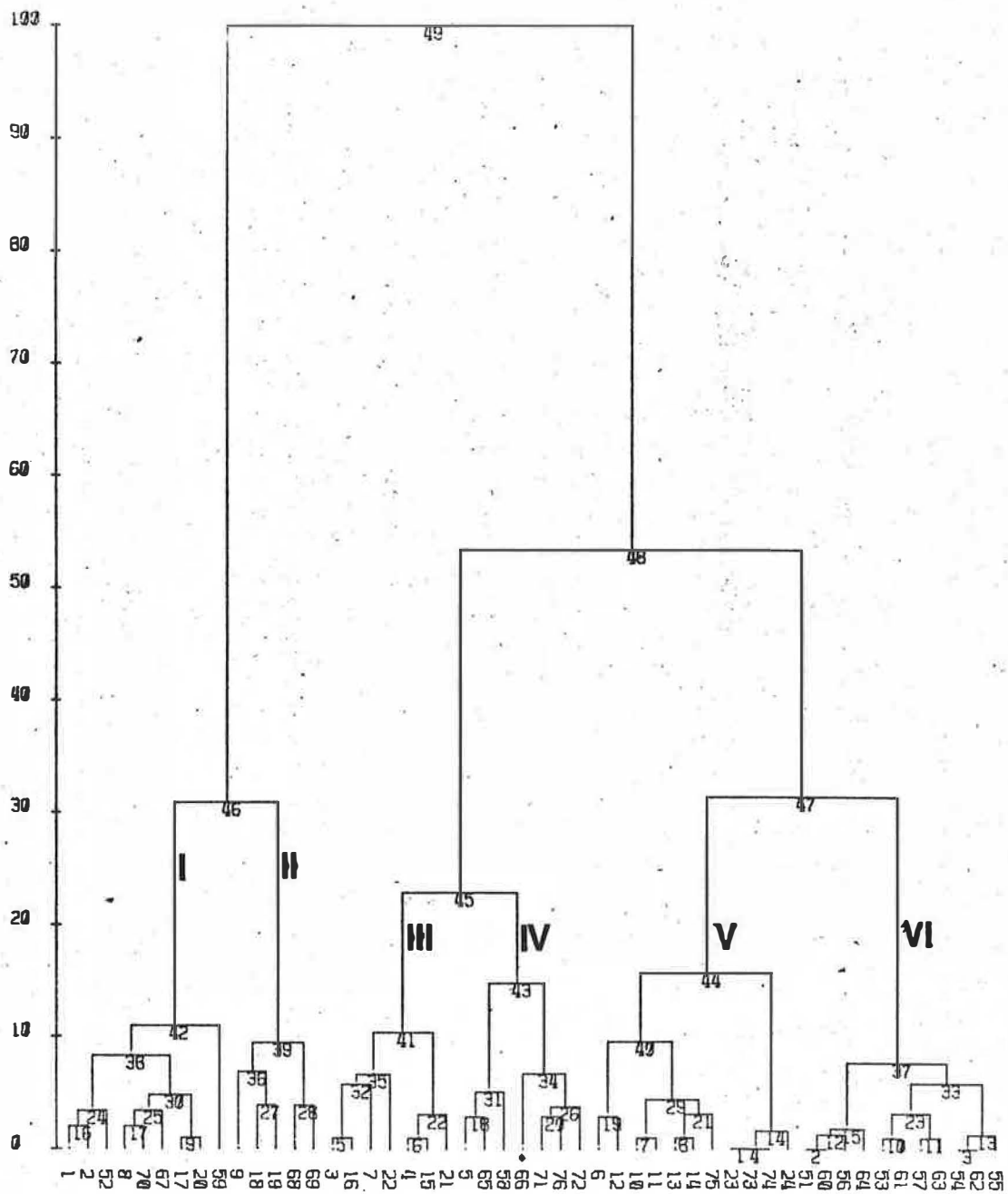


fig. 12

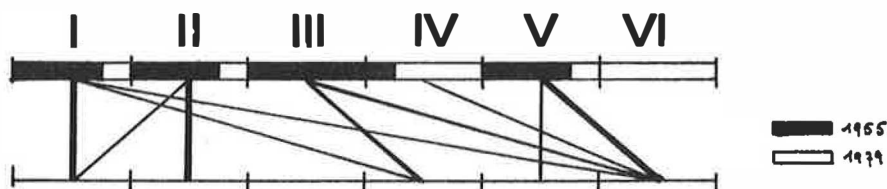
Resultaten.

B.1.2.1. Classificatie 1955-1979 gecombineerd.

We gaan hier enkel de resultaten van de gecombineerde clusteranalyse van de opnamensets van 1955 en 1979. (figuur 12). Hierin zijn globaal 6 clusters te onderscheiden:

I	opname 1,2,52,8,70,67,17,20,59
II	9,18,19,68,69
III	3,16,7,22,4,15,21
IV	5,65,58,66,71,76,72
V	6,12,10,11,13,14,75,23,73,74,24
VI	51,60,56,64,53,61,57,63,54,62,55

In figuur 13 is de evolutie uitgezet van de vegetaties volgens de INFA-analyse.



Uit figuur 13 blijkt dat opnamen uit I floristisch weinig veranderd zijn.

Het is de heide met Dopheide en *Gymnocolea inflata*. Twee opnamen die aan de rand van deze vegetatie liggen (opn. 1 en 8) vinden we in 1979 in een ander vegetatietype terug (zie verder).

De vegetatie van II is ook niet geëvolueerd naar een ander type. Het is de heide waarin naast Dopheide ook Struikheide voorkomt, en die een goed ontwikkelde moslaag heeft met o.a. *Pohlia nutans* en *Cladonia impexa*.

III is wel geëvolueerd. Dit vegetatietype vinden we in 1979 niet meer terug.

Het is de zeer soortenrijke begroeiing van Kleine zonnedauw en Bruine snavelbies en Veenmossen (IV), of naar een vegetatie met de reeds eerder genoemde resistente vensoorten (vooral Veelstengelige waterbies) met in de moslaag opvallend *Dicranella serviculata*. Dit mosje is een aanwijzer voor venige plaatsen die in het zomerhalfjaar droog staan en uitdrogen. Elders in de heide is het kenmerkend voor de open venige plekken in de natte heide.

IV, het arme vegetatietype met Kleine zonnedauw en Pijpestrootje (in de MINVAC-classificatie overeenkomend met de ijle, soortenarme Pijpestrootjesvegetatie) is reeds besproken, i.v.m. III.

V is de echte venvegetatie met Veenmossen die in 1955 bestond. Behalve de begroeiingen met Mannagrass, die bleven bestaan is dit type geëvolueerd naar het vernoemde type VI.

Algemeen besluitend kunnen we stellen dat de conclusies van de MINVAC-analyses behouden blijven en verder ondersteund worden. De vroegere venvegetaties bevatten nu soorten die op lange droogteperioden wijzen.

B.2. Ordinatatie van de vegetatie.

Met een ordinatatie worden de opnamen volgens hun verwantschap langs assen gerangschikt in een n-dimensionele ruimte. Voor methoden en mathematische achtergronden wordt verwezen

naar ORLOCI, L. (1966,1978) en VAN DER MAAREL, E. (1969). Voor deze studie gebruikten we de Position Vectors ordination, PVOR. De analyse gebeurde met de PDP 11/45-computer van het UIA rekencentrum, Programma PVOR, VAN HECKE, P. & L. BAMPS (1976-1979). Zie ook VAN HECKE, P. et al. 1979.

B.2.1. Resultaten PVOR.

B.2.1.1. Ordinatie 1955.

Om de spreiding en groepering na te gaan werden de coördinaten voor 5 assen berekend. Het % van de totale variantie is 35.51%, 24.54% in 10,77% resp. voor de eerste, tweede en derde as. Gecummuleerd voor de 5 eerste assen : 84.33%.

Figuur 14 geeft de projectie van de puntenwolk op het vlak, bepaald door assen I en II.

De gradiënt die tot uiting komt is deze van droog (rechts boven) naar nat (links onder).

Op deze manier geprojecteerd, valt de puntenwolk uiteen in twee subgroepen. Deze komen overeen met de "droge" en "natte" clustergroep van de MINVAC-analyse (figuur 5). Enkel opn. 17 wijkt af. Het groot aandeel van Dopheide verklaart dit.

Ook met deze analyse is de splitsing die Z & B in de gemeenschap van Kleine zonnedaau en Bruine snavelbies maken, meer doorgedreven.

Voor de interpretatie van de figuren kan verder uitgegaan worden van socio-ecologische groepen. Hierin zijn soorten samengenomen die kenmerkend zijn voor een bepaald milieu. De groepen werden samengesteld op basis van de classificatie van de aanwezige vegetaties.

Voor de overzichtelijkheid zijn de groepen ruim gehouden:

<u>Droge heide (DH)</u>	<u>Natte heide (NH)</u>	<u>Snavelbiesgroep (R)</u>	<u>Vennen (V) oligotroof</u>
Struikheide	Dopheide	Bruine snavelbies	Knolrus
Zomereik	Gewone zegge	Kleine zonnedaau	Veelstengelige waterbies
Trekrus	Broedkelkje	Veenpluis	Sphagnum crassicladum
Heideklauwtjesmos		Bryum caespititium	S. cuspidatum
Gaffeltandmos		Dicranella serviculata	
Peermos		Sphagnum inundatum	<u>eutroof</u>
Cladonia impexa		S. subsecundum	Mannagras
C.coccifera var.pleurota			Sikkelmos
Campylopus flexuosus			
C.fragilis			
Lepidozia trichoclados			

Vereenvoudigd zijn op de figuren enkel DH, NH, V en voor 1979 Pijpestrootje aangeduid.

Deze aanduiding is : % kwantitatief= aandeel dat de groep heeft in het totaal aantal soorten van de opname

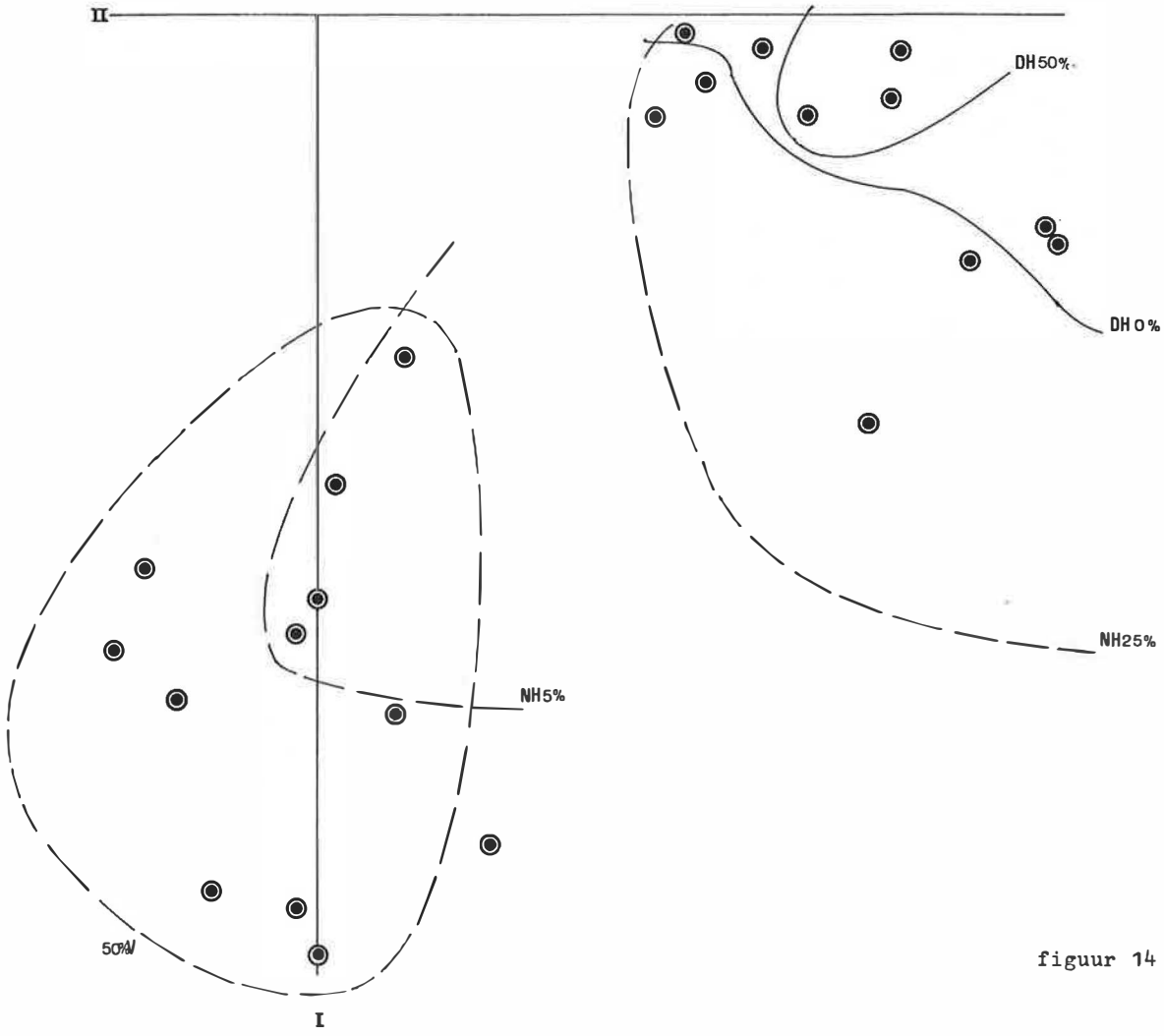
% kwantitatief= aandeel dat de bedekking van de soorten uit de groep hebben t.o.v. de totale bedekking.

Op die wijze zijn op de figuren lijnen van gelijk aan aandeel van de socio-ecologische groepen getekend : isocenen (VAN DER MAAREL, E. 1969).

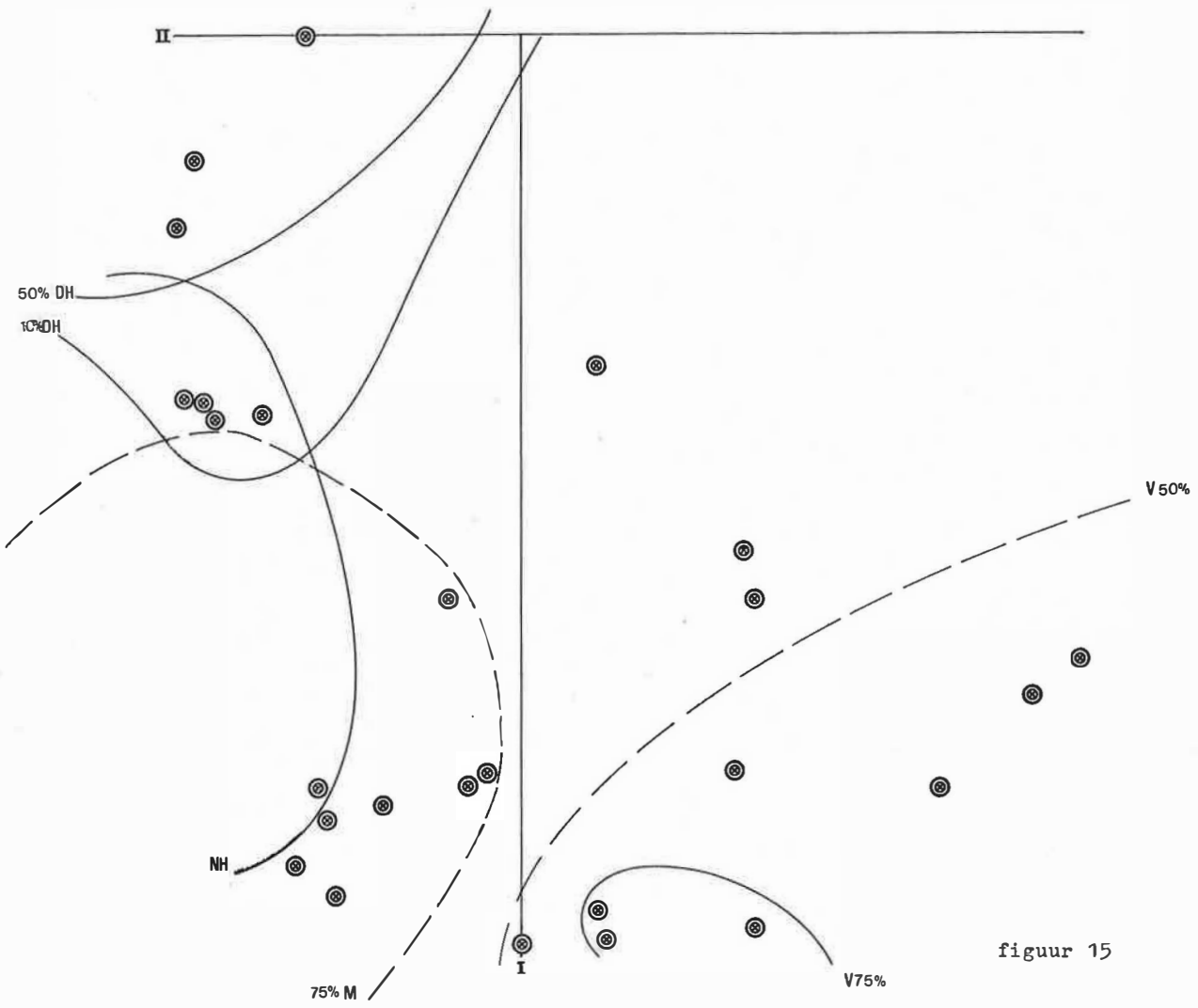
B.2.1.2. Ordinatie 1979 : transformatie A.

Het % van de totale variantie is 44.51%, 16.07% en 9.85% resp. voor de eerste, tweede en derde as. Gecummuleerd % voor de eerste 5 assen : 84.30%.

Figuur 15 geeft de projectie van de puntewolk van de opnamen in het vlak bepaald door de assen I en II.



figuur 14



figuur 15

Een patroon is minder duidelijk. In vergelijking met 1955 zijn twee aparte subgroepen niet meer als dusdanig te herkennen.

Van links boven naar rechts onder kunnen we de heide-ven reeks beschrijven, waarbij de 3 opnamen die centraal liggen (niet omsloten door een isocene) volgens MINVAC 1979 behoren tot de Pijpestrootje-Knolrus-Veelstengelige waterbies vegetatie, MJE, de oeverbegroeiing.

Vanaf hier zijn soorten uit de R-groep aanwezig, die verder aangetroffen worden in de vegetaties met 75%-50% V.

Een belangrijke wijziging in de reeks die tot uiting kwam in figuur 14, is de aparte soortenarme Pijpestrootjevegetatie. Volgens figuur 15 situeert deze vegetatie zich niet rechtlijnig tussen heide en ven. Worden andere vlakken beschouwd, bijvoorbeeld II-IV, dan is het duidelijk dat deze vegetatie zich niet laat plaatsen op de gewone droog-nat gradiënt. Een andere factor moet hier een rol spelen.

B.2.1.3. Ordinatie 1955-1979, gecombineerd.

Het % van de totale variantie is 45.79%, 14.18% en 10.20% resp. voor de eerste, tweede en derde as. Gecumuleerd % voor de eerste 5 assen : 79.35%.

Figuur 16 geeft de projectie van de puntenwolk van de opnamen van 1955 en 1979 samen, in het vlak, bepaald door de assen II en III. In deze figuur zijn het duidelijkst de verschuivingen af te lezen die tussen 1955 en 1979 gebeurd zijn. Heide- en venbegroeiingen zijn te onderscheiden. De centrale groep bestaat uit de soortenarme Pijpestrootjevegetaties, totaal samengesteld uit opnamen van 1979. Met pijlen is aangegeven van waaruit deze groep geëvolueerd is : uit natte heide begroeiingen, gesitueerd op de hoge rand van het ven (volgens alle analyses behorend tot de "landvegetaties"), en uit echte venbegroeiingen. Wanneer venvegetaties als dusdanig behouden bleven, dan is het opmerkelijk dat Pijpestrootje er niet of nauwelijks in aanwezig was.

We hebben hier enkel de evolutielijnen aangegeven van opnamen die significant gewijzigd zijn en in de figuur duidelijk een aparte groep samenstellen. Binnen de droge heide is een successie, leidend naar een onderscheidbare gemeenschap, niet opgetreden. Wel is het aandeel van soorten uit NH erin verminderd (resp. > 25%, < 25%).

Evenals uit de MINVAC analyse (figuur 10,11) blijkt dus het ontstaan van een nieuw vegetatietype, geëvolueerd uit én hoge oever, én venvegetatie.

B.2.1.4. Vergelijking met de classificatie en algemene besluiten.

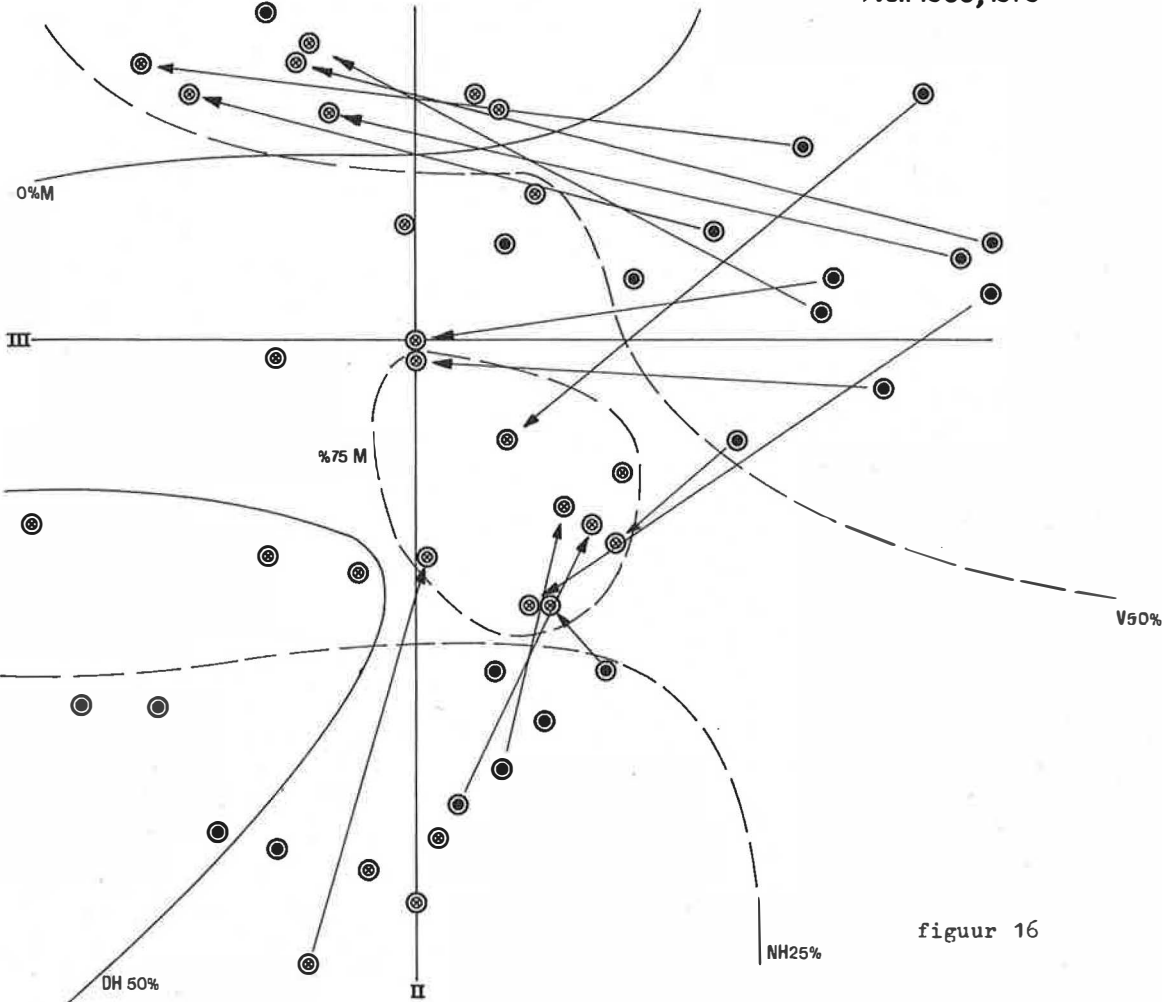
1955 : Uit classificatie en ordinatie blijkt een duidelijk onderscheid tussen ven en heide.

Op de oever gesitueerde vegetaties (R-groep) zijn bij de ordinatie gemengd met echte venbegroeiingen. Een eenduidige gradiënt ven-heide/nat-droog is aanwezig.

In die zin is de begroeiingsreeks representatief te noemen voor een typisch, weinig gestoord ven.

1979 : Het onderscheid dat met de clusteranalyse gemaakt werd tussen 'land- en watervegetatie', en waarbij opviel dat de 'land'of droge groep uitgebreid was t.o.v. 1955, is niet duidelijk met de ordinatie. De soortenarme Pijpestrootjevegetatie versluiert dit beeld. Ze zijn evenwel niet tot de typische heide-ven reeks terug te brengen; ze liggen niet rechtlijnig tussen de bestaande uitersten van 1955. Dit wijst erop dat de nat-droog gradiënt gewijzigd is, dat er zich een storing heeft voorgedaan.

PVOR 1955, 1979



figuur 16

We behouden het algemeen besluit dat geformuleerd werd na de MINVAC-analyse (B.1.1.7.) : het aandeel aan duidelijke venvegetaties is afgenomen, ten koste van weinig gedifferentieerde Pijpestrootjesbegroeiingen die in hun huidige samenstelling a-typisch zijn voor een ongestoord ven. Doordat vooral obligaat freatofyte planten verdwenen, veronderstellen we een verdroging die storend heeft gewerkt. In hoeverre deze verdroging definitief is, kan niet uitgemaakt worden. Door de haast totale afwezigheid van Veenmossen, waar deze in 1955 nog in alle ven- en oeverbegroeiingen voorkwamen, kunnen we veronderstellen dat de verdroging verder gevorderd is dan in andere vennen van het reservaat. Daar zien we ook fluctuaties in de venvegetaties, te wijten aan klimaatschommelingen, maar niet zo sterk dat deze Veenmossen verdwenen, of niet snel regenererden.

2.3. Patroonstudie van de Kriekelaarsvennen.

Als laatste facet hebben we van de vennen bij Paalberg het *patroon* bestudeerd. Onder patroon verstaan we de ruimtelijke ordening van de vegetatie. Aandacht gaat vooral naar inwendige en uitwendige verschillen/overeenkomsten.

Het komt dus neer op studie van grenzen : zijn deze scherp of vaag ? We proberen dit hier mathematisch te benaderen.

2.3.1. Methode.

Het patroon van de vegetatie langs het transekt bestudeerden we d.m.v. de differentie-coëfficiënt (Ds) tussen naast elkaar liggende opnamen. (LONDO; F. 1971; zie ook FRESCO, L.F.M. 1972, VAN DER LAAN, D. 1979).

De differentie-coëfficiënt werd hier uitgedrukt door $D = \frac{ds}{a + b}$ waarin :

a,b = totaal aantal soorten, of de som van de bedekking van opnamen a en b.

ds = aantal niet-gemeenschappelijke soorten of de som van de absolute waarden der verschillen tussen de bedekkingen.

de kwalitatieve differentie-coëfficiënt noemen we deze op basis van floristische verschillen

de kwantitatieve differentie-coëfficiënt noemen we deze op basis van bedekkings verschillen.

Tabel 8 geeft de Ds waarden voor het transekt.

Tabel 8

	1955	1979	1955	1979		1955	1979	1955	1979
29-28	20	60	59	73	13A-13	33	67	45	35
28-27	33	54	30	72	13 -12	47	56	61	53
27-26	20	33	79	53	12 -11	36	17	41	33
26-25	33	14	15	50	11 -10	48	47	23	84
25-24	57	33	18	54	10 - 9	63	82	79	50
24-23	53	43	48	60	9 - 8	30	29	52	19
23-22	63	64	88	99	8 - 7	88	83	100	100
22-21	38	63	29	65	7 - 6	14	0	86	36
19-18	8	25	54	28					
18-17	27	25	49	65					
17-16	33	14	69	97					
16-15	11	33	24	90					
15-14	23	43	69	92					
14-13A	29	45	50	9					
						kwalitatief		kwantitatief	

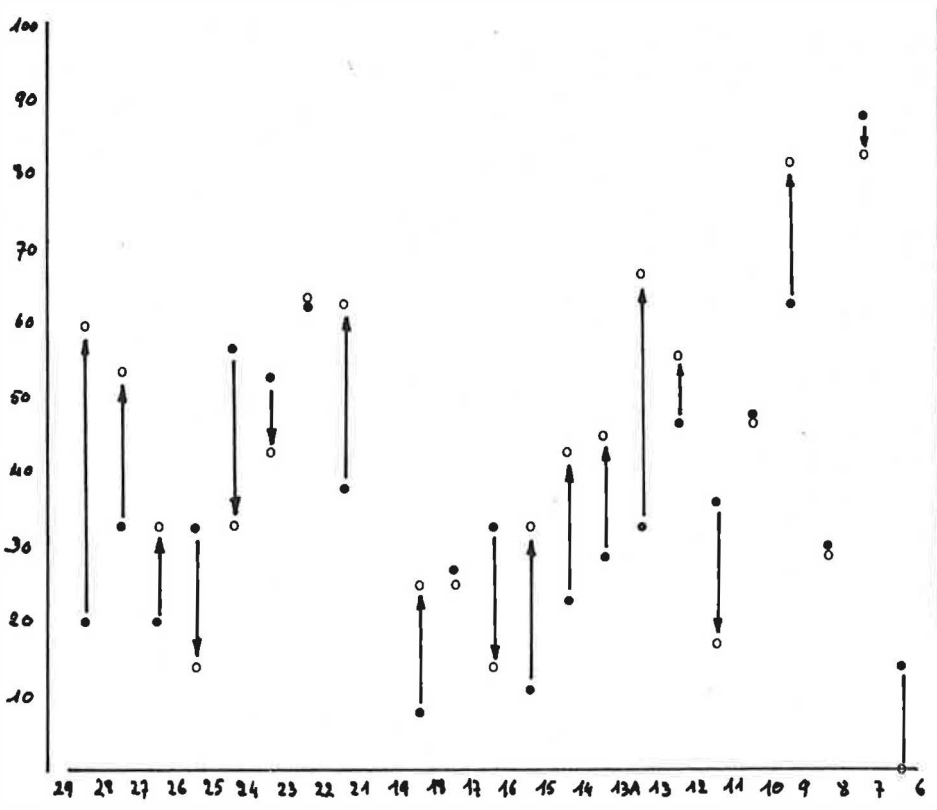
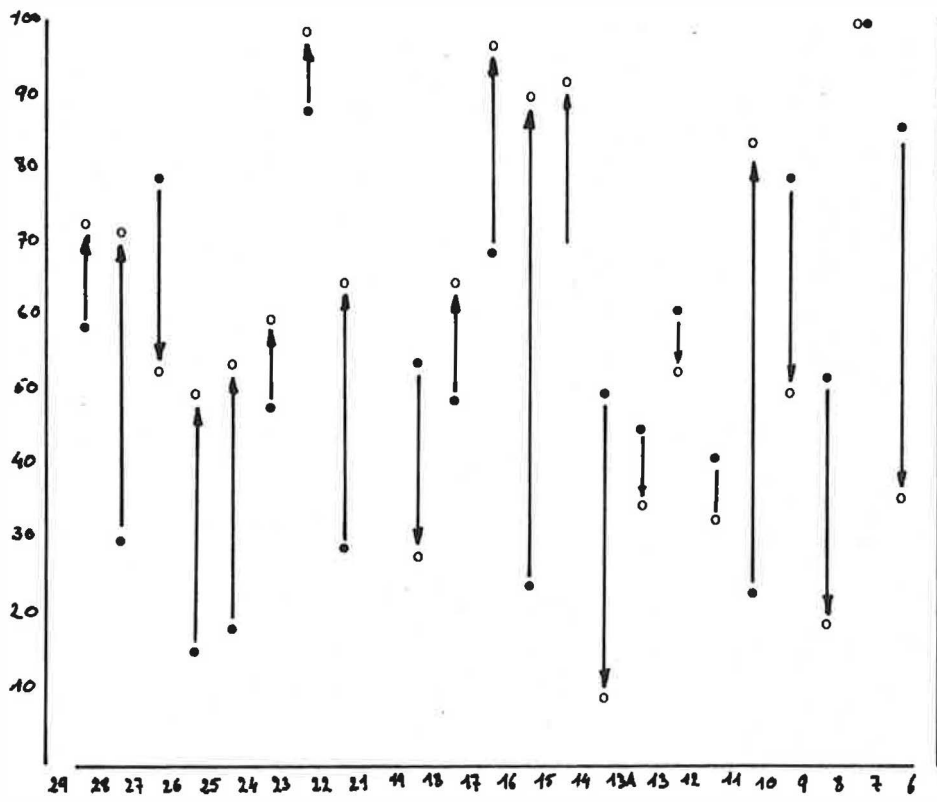


fig. 14

○ 1979
● 1955

Vergelijking van de differentie-coëfficiënt van 1955 en 1979 maakt evolutie van het patroon duidelijk. We kunnen nagaan waar het patroon versterkt is (grenzen verduidelijkt) en waar verzwakt (grenzen vervaagd). Figuur 17 geeft dit weer met opgaande (=versterkt) en neergaande (=verzwakt) pijlen.

2.3.2. Resultaten :

Uit het eerste deel van het transekt (opn. 29-21) blijkt :
Tussen de eerste 4 opnamen is het verschil toegenomen, evenals tussen de 3 laatste. Tussen 26 tot 23 is het verschil afgenomen. Als we stellen dat 50% of meer differentie staat voor twee duidelijk verschillende vegetaties, dan blijkt uit de situering van de opnamen dat de grens tussen heide en ven meer uitgesproken is geworden en dat grenzen tussen vegetaties in het ven vervaagd of weggevallen zijn. De venvegetaties zijn geëgaliseerd.

Voor het tweede deel van het transekt (opn. 19-6) blijkt dezelfde tendens tenminste wat de grens tussen ven en heide betreft. In het ven zelf is egalisering minder. Bestaande floristische verschillen zijn nagenoeg behouden. Hier zijn echter de kwantitatieve verschillen dikwijls sterk toegenomen. D.w.z. dat bepaalde soorten in floristisch gelijke vegetaties op een plek zeer veel gaan bedekken, op een andere plek veel minder. Aangezien het hier gaat om zeer soortenarme vegetaties, is het duidelijk dat planten dus gegroepeerd gaan voorkomen. Volgens de relatietheorie van VAN LEEUWEN (1966) is de begroeiing grofkorrelig geworden en de grenzen geëvolueerd naar het limes convergens type.

2.3.3. Besluiten.

Zowel op theoretische als op experimentele grondslag is vastgesteld dat toename van grofkorreligheid in verband staat met toename van de milieudynamiek : de temporele variatie. Grote schommelingen in de tijd leiden tot eenvormigheid. Voor de Kriekelaarsvennen betekent dit dat de waterstanden (boven- en ondergronds) sinds 1955 sterker zijn gaan schommelen ; dat maximale en minimale stand verder uit elkaar liggen, dat overgang sneller gebeurt. Uit de klimatologische gegevens blijkt dat dit niet te wijten kan zijn aan een verhoging van de neerslag. Er moet dus gedacht worden aan een verhoging van de afvoer. Aangezien de oppervlakkige afvoer door grachtjes e.d. niet beïnvloed is, blijkt alleen afvoer via grondwater over.

We kunnen hier dan ook besluiten dat de Kriekelaarsvennen onder invloed staan van een grondwateronttrekking.

3. Evolutie van de Kalmthoutse Heide volgens het luchtfoto-onderzoek.

In de inleiding bij dit hoofdstuk wezen we reeds op het feit dat luchtfoto's een totaalbeeld geven van het landschap. Voor de bestudering daarvan zijn het zeer bruikbare documenten. Willen we echter iets weten over wijzigingen binnen bepaalde vegetaties, dan zullen luchtfoto's enkel gebruikt kunnen worden wanneer die wijzigingen het fotografisch beeld van de vegetatie veranderen. Dit is echter niet steeds het geval ; denk aan aan- of afwezigheid van mossen, grassen, ... die hoge indicatieve waarde kunnen hebben voor de aanwezigheid van een bepaalde milieufactor, maar die het fotobeeld totaal niet veranderen.

We kunnen in dit deel van de studie dan ook geen uitspraken doen over inwendige veranderingen van vegetaties. Het is echter op zijn plaats hier reeds aan te wijzen op de mogelijkheden van de Infra rodekleurenopnamen waarmee het wel mogelijk is de vitaliteit van vegetaties te beoordelen. We hebben ons hier beperkt tot de patroonstudie van vegetaties van delen van de Kalmthoutse Heide. Een tweede aspect betrof de vennen, meer in het bijzonder het vrije wateroppervlak.

Figuur 18

In het noordelijk deel van de Kalmthoutse Heide (Steertse Heide) strekt zich een grote oppervlakte uit, begroeid met Dopheidevegetaties. Verspreid komen er hogere ruggen met Struikheide en enkele depressies met venvegetaties. Opvallend zijn echter de Pijpestrootjesvegetaties. Ze behoren tot het natte type. Ze vormen vlekken van wisselende vorm en grootte. Op de zwart-witfoto's zijn ze duidelijk herkenbaar aan hun lichte, wittige kleur en fijne textuur. Op de infra-rood dia's varieert de kleur, afhankelijk van het seizoen. Zeer lichtgroen met blauwinmenging en fijne roze stippen in de lente : nog veel onbedekte, vochtige bodem en uitlopend Pijpestrootje. Totaal roze in de zomer bij volledige bedekking van de bodem.

De textuur is dan overgegaan van fijn naar zeer fijn. De structuur blijft granulair.

Figuur 18A stelt de toestand in april 1968 voor (luchtfoto 18.4.68, 1/20.000)

Figuur 18B geeft de toestand weer van juni 1978 (luchtfoto 2.6.78, 1/8.000).

Uit deze figuren blijkt dat het vegetatiepatroon van heide-Pijpestrootjesvegetaties nagenoeg ongewijzigd bleef. Op enkele plekken is Pijpestrootje iets afgenomen, op andere iets toegenomen. Terreinonderzoek maakt duidelijk dat mogelijk Struikheide iets is toegenomen. Van belangrijke vegetatieveranderingen kunnen we niet spreken; de uitbreiding van dichte boomopslag daar gelaten.

Figuur 19

In deze figuur wordt het landschap in het noordwestelijk deel van de Kalmthoutse Heide weergegeven. Nabij de Zwarte Heuvel strekt zich een lichtgolvend terrein uit met enkele grillige duinen. In het noordoostelijk deel wordt het begrensd door naaldboomopslag met droge heide, in het zuid-oosten door de gedeeltelijk begroeide Kambuusduinen.

Figuur 19A stelt de toestand in oktober 1967 voor (luchtfoto 21.10.67, 1/20.000)

Figuur 19B geeft de toestand weer van juni 1978 (luchtfoto 2.6.78, 1/8.000).

Uit deze figuren blijkt dat grote vegetatieveranderingen plaatsgevonden hebben.

Waar in 1967 slechts een beperkte oppervlakte door droge Pijpestrootjesvegetaties ingenomen werd (met daarbij nog plaatsen met grote bijmenging van Struikheide) heeft deze vegetatie zich nu over meer dan de helft van het gebied uitgestrekt. Dit ging duidelijk ten koste van de droge heide. Door ontwikkeling van dichte boomopslag ging het areaal van droge heide verder achteruit. Alleen door beheersbranden bleef een plek in het zuiden bewaard.

Een verklaring voor de uitbreiding van Pijpestrootje moeten we zoeken in een verstoringsfactor. Op zowel grondbewerking als grondwaterstandsveranderingen en branden reageert dit gras gunstig. Concurrentie t.o.v. Struikheide wordt groter. Branden zijn, behalve de beheersbrand in een voor Struikheide gunstig seizoen, niet opgetreden. Grondbewerking met gedeeltelijke ontwatering heeft reeds lang geleden plaatsgevonden ten zuiden van de weide-akker. Hier had men het doel loofhout aan te planten (o.a. Grauwe els). De plek Pijpestrootje uit 1967 valt hiermee samen. Andere bewerkingen hebben echter niet plaatsgevonden. Een gewijzigde grondwatertafel kan dan ook een verklaring zijn voor de enorme uitbreiding. Bij een verlaging van de grondwatertafel zal de uiteindelijke schommeling groter worden zijn. In de winter kan door stuurwater de bodem zeer nat zijn, in de zomer en herfst droogt hij over grote diepten uit. BANNINK, J.F., H.N. LEIJS en I.S. ZONNEVELD (1973) zien hierin uitbreidingsmogelijkheden voor Pijpestrootje. (cfr. ook GROOTJANS, A., 1975).

Steertse Heide.

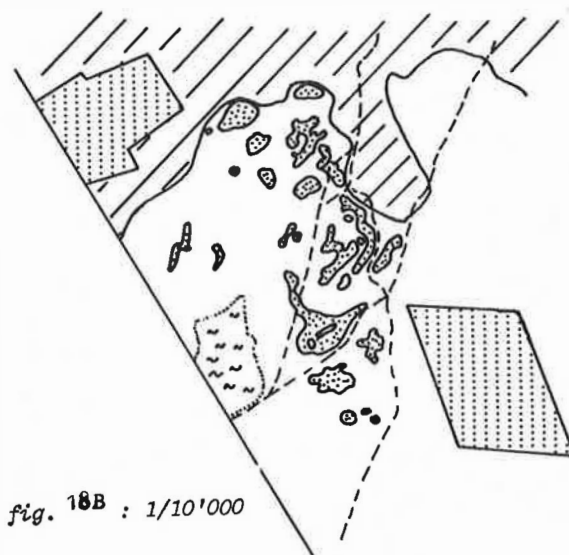
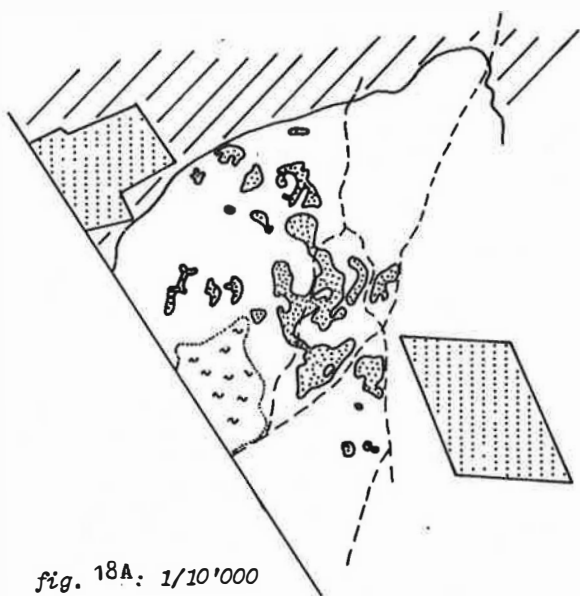


fig. 18A: 1/10'000

fig. 18B : 1/10'000

Zwarte Heuvel

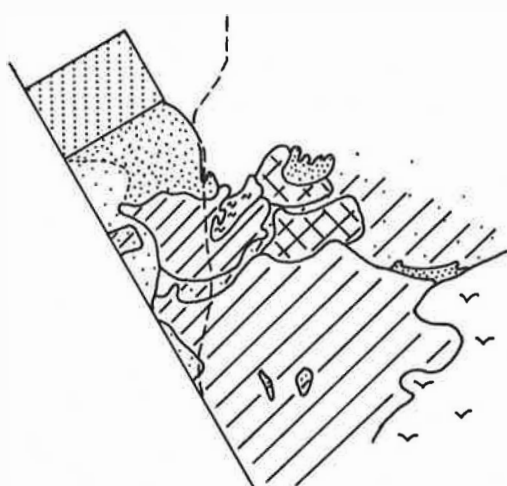


fig. 19 A:

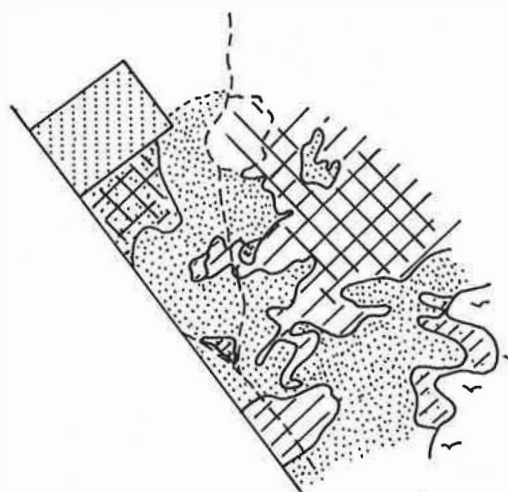


fig. 19 B

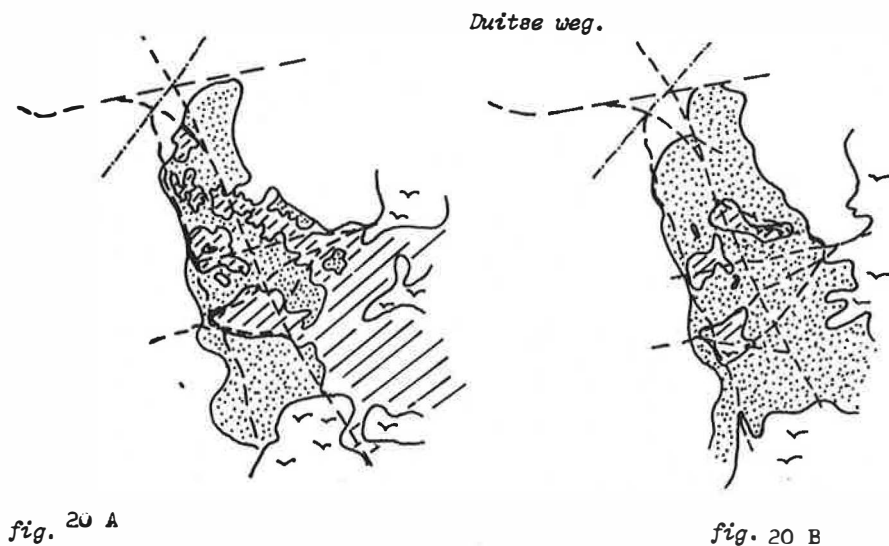
Figuur 20

In deze figuur is de evolutie van de vegetatie van een gebied uit het zuiden van de Kalmthoutse Heide weergegeven. Aan weerszijden van de verharde weg die vanaf de Putsesteenweg het reservaat inloopt, strekt zich een golvend duingebied uit. Vooral de delen het dichtst bij de Putsesteenweg en bij Oasis (Van Ganzenven) staan onder sterke invloed van recreatie. Maar bij vergelijking van de toestand vroeger en nu blijkt toch dat niet enkel recreatie vegetatieveranderingen voor gevolg heeft gehad.

Figuur 20A stelt de toestand voor in oktober 1967 (luchtfoto 21.10.67, 1/20.000).

Figuur 20B geeft de toestand weer van juni 1978 (luchtfoto 2.6.78, 1/8.000).

Uit vergelijking blijkt dat belangrijke veranderingen hebben plaatsgevonden .



Waar in het oosten van de weg in 1967 nog grote stukken droge heide lagen, zijn deze nu vervangen door soortenarme, droge Pijpestrootjesbegroeiingen met verspreide relicten van deze droge heide. Ook de duinoppervlakte breidde zich uit ten koste van de droge heide. Ten westen van de weg heeft zich een gelijkaardige evolutie voorgedaan. De oorzaken voor de uitbreidingen moeten ook hier gezocht worden in de hiervoor aangehaalde factoren. Brand is nu wel (plaatselijk) opgetreden, maar verklaart niet alles. We denken opnieuw aan een gewijzigde, gezakte grondwatertafel. Duinuitbreiding is uiteraard veroorzaakt door overmatige recreatie.

Voor zover we hebben kunnen nagaan zijn de gebieden bij Zwarte Heuvel (fig. 19) en bij Oasis (fig. 20) de enige waar grote-op de luchtfoto duidelijk zichtbaar-patroonswijzigingen zijn opgetreden. Deze waren dan te wijten aan een uitbreiding van soortenarme Pijpestrootjes-vegetaties ten koste van de droge heide.

Kleinere wijzigingen van de grootte van een ha, komen wel meer, verspreid voor.

Veranderingen in vochtige of natte heide zijn minder duidelijk te zien. Over een uitbreiding van Struikheide ten koste van Dopheide kunnen we ons niet uitspreken. Beide vegetaties zijn op het fotobeeld moeilijk van elkaar te onderscheiden en de grenzen zijn uiterst vaag. Over heel het reservaat verspreid vonden we wel Dopheidevegetaties die uitdrogingsverschijnselen vertoonden. Nergens was echter een belangrijke uitbreiding van Struikheide op die plekken te zien.

Struikheide zelf vertoont trouwens ook regelmatig uitdrogingsverschijnselen.

Duidelijk is dit op duinflanken.

Veranderingen veroorzaakt door uitbreiding van dichte boomopslag komen regelmatig voor. We laten ze hier echter buiten beschouwing. Ook de veranderingen door branden behandelen we hier niet. De meeste zijn nog te recent om beoordeeld te kunnen worden.

4. Vennen.

In 1978 karteerden we verschillende vennen in het NW en het Z van het reservaat als "uitgedroogd". In het voorjaar van 1979 en 1980 bevatten deze vennen echter water en was een (ijle en soortenarme) venflora aanwezig. Vooral Knolrus had zich massaal gevestigd, en de enkele overgebleven plantjes Veelstengelige waterbies hadden zich uitgebreid. Op vallend was ook de massale kieming van Kleine zonnedauw. Veenmossen waren echter nergens in deze vennen aanwezig. We moeten besluiten dat het moeilijk is te spreken over een "uitgedroogd" ven, in die zin dat de toestand irreversibel zou zijn. Dat Veenmossen afwezig zijn is echter wel veelbetekenend. Zoals gezien, kunnen deze na tijdelijke uitdrogingen van het ven wel snel regenereren. Dat dit niet gebeurd is, wijst op het langdurige karakter van de uitdroging en de waarschijnlijk kortere periode van inundatie. Andere auteurs vermelden nog uitdroging van vennen in de Kalmthoutse Heide. MIJS, M. (1974) vernoemt het Van Ganzenven in het Z. van het reservaat; VAN DER VOO, E.E. (1966,1967) de "Groote Meer" in het noorden, juist over de Nederlandse grens. Beiden brengen de uitdroging i.v.m. grondwaterwinnings (op Belgisch, respectievelijk Nederlands grondgebied). Uit de luchtfoto's blijkt dat het Van Ganzenven zeer onregelmatig water bevat en dat vanaf 1964 onbegroeid zand er zich uitstrekt. Let wel, we bezitten geen foto's van iets latere datum. De voorgaande fotoserie dateert van juni 1948. Het is op die foto onduidelijk of vrij water in het ven aanwezig was. Vennen die op al de foto's water bevatten zijn :

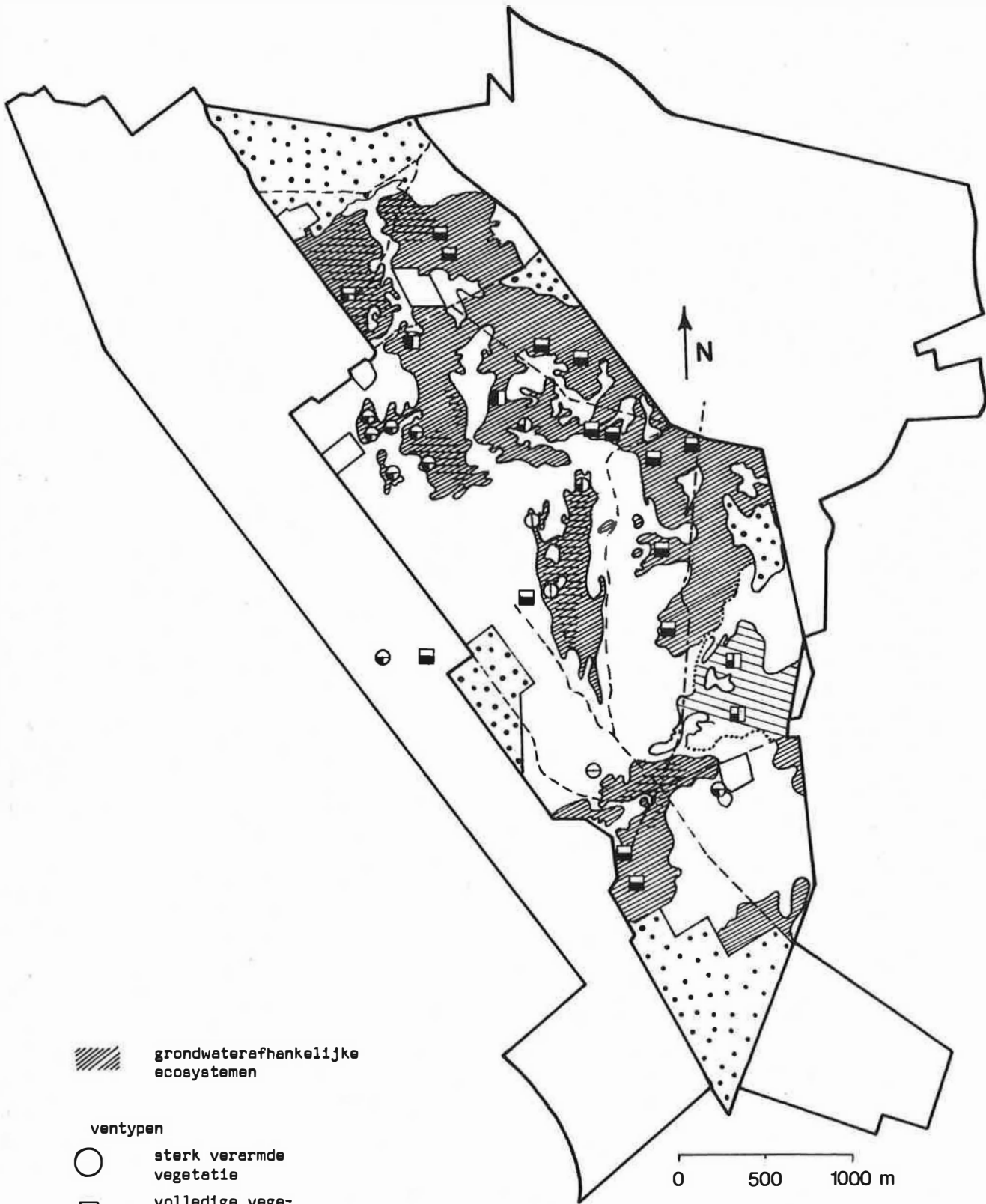
Meeuwenven (aan voet Vossebergen), kleine ven ten noorden van het Meeuwenven, ven aan de voet van de Wilgenduinen, het Hangend ven in de Kambusduinen, het ven centraal in de heide (nieuwe uitbreiding Meeuwenkolonie), de Drielingenvennen, de Biezenkuilen en het Muggepisvennetje. Vennen (aan structuur herkenbaar), die het minst water bevatten zijn : het ven onmiddellijk ten zuiden van de Hazenduinen, het ven aan de noordoostelijke rand van de Kambusduinen (detailkaart 5) en de depressie aan de zuidoostelijke rand van de Kambusduinen (detailkaart 6). Bij dit laatste is het wel opvallend dat het ernaast hoger liggend "Hangend ven" steeds water bevat. Een moeilijk doordringbare podzol is hiervan de oorzaak.


Dat oppervlakkige kwel, gecombineerd met een moeilijk doordringbare bodemlaag, een constante watervoorziening verzekert, illustreert de vegetatie met ven aan de oostelijke voet van de Wilgenduinen. (detailkaart 4) De daar aanwezige kwelvegetatie met Beenbreek en de "hoogveen" Veenmossen *Sphagnum recurvum* en *Sphagnum papillosum* werd reeds in 1942 beschreven door VAN DEN BERGHEN, R. (1951).

Zowel zonatie als soortensamenstelling is sindsdien nauwelijks gewijzigd. Alleen de begroeiing op het duin is verdwenen (recreatie). Door verstuiving van het duin is dan ook de randvegetatie met Dopheide verdwenen. De natte heide met Beenbreek en Veldbies en de vennen en veenvegetaties met Witte snavelbies zijn gebleven.

In fig. 21 zijn de kenmerken van de vennen in het reservaat aangegeven. De flora van deze vennen is globaal te typeren als "volledig" en "verarmd". Dit laatste stemt overeen met afwezigheid van Veenmossen, niet continue aanwezigheid van Knolrus en Veelstengelige waterbies. We merken op dat vennen met een verarmde flora zowel in gebieden met podzol als in gebieden zonder podzol voorkomen.


Anderzijds zijn enkel die vennen op profiellose bodem niet verarmd die aan de voet van duinen liggen (0-voet) : daar treedt dan nog een typische kwelvegetatie op.



 grondwaterafhankelijke ecosystemen

ventypen

-  sterk verarmde vegetatie
-  volledige vegetatie
-  spodosols
-  entisols
-  uitgedroogd in droge jaren
-  nooit uitgedroogd

 freatofyten verminderen in aantal en bedekking

figuur 21

BESLUITEN.

Als algemene besluiten uit deze studie kunnen we formuleren :

1. Een algemene, eenduidige evolutie van de verschillende vegetaties van de Kalmthoutse Heide is niet opgetreden.
2. Vergelijking met bestaande, oude bronnen toont aan dat kwalitatief er geen verandering is opgetreden, wanneer de totaliteit van de heidevegetaties beschouwd worden.
3. Plaatselijk zijn wel veranderingen op te merken. Deze situeren zich hoofdzakelijk langs de NW-W zijde en plaatselijk in het centrum en het Z van het reservaat.
4. Zowel vegetaties van natte en vochtige als van droge standplaatsen zijn veranderd. Gebieden waar freatofyte-vegetaties gewijzigd zijn worden aangeduid op fig. 21. Grondwaterstands daling is zeer waarschijnlijk de oorzaak. Voor de droge vegetaties die veranderden is dit een mogelijke oorzaak. Ze situeren zich in het W en het Z van het reservaat.
5. Een algemene uitdroging van vennen treedt niet op. Vennen met duidelijke uitdrogingsverschijnselen komen voor, evenals vennen waar nooit uitdroging is voorgekomen.
6. Duidelijk veranderde vegetaties o.i.v. grondwaterstands daling komen minder voor dan ongewijzigde vegetaties. De invloed lijkt lokaal en beperkt te zijn.

- BANNINK, J.F., H.N. LEYS en I.S. ZONNEVELD. 1973. Vegetatie, groeiplaats en boniteit in Nederlandse Naaldboutbossen. Meded. STIBOKA ; bodemk. studies 9. Wageningen.
- BARCLAY-ESTRUP & C.M. GIMINGHAM. 1969. The description and interpretation of cyclical processes in a heath community.
I. Vegetational changes in relation to the Calluna cycle. J. Ecol. 57 : 737-758.
- BARKMAN, J.J., H. DOING & S. SEGAL. 1964. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur Quantitativen Vegetationsanalyse. Acta Bot. Neerl. 13 : 394-419.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1964. Pflanzensoziologie. 3 Aufl. 865 p. Wien-New York.
- BURRICHTER, E. 1969. Das Zwillbrocker Venn, Westmünsterland, in moor- und vegetationskundlicher Sicht. Abh. Landesm. f. Naturkunde z. Münster in Westfalen, 31 : 3-60.
- DE BLUST, G. 1977. Littorelletea - vegetaties in de Antwerpse Noorderkempen. Biol. Jb. Dodonaea. 45 : 62-83.
- DE BLUST, G. 1978. Vegetatiekartering van het Staatsnatuurreserveaat 'De Kalmthoutse Heide'. Opdracht Min. Landbouw, Best. Waters en Bossen 50pp. 6 tabellen 1 kaart U.I.A.
- DE BLUST, G. 1980. De Vegetatie van de Kalmthoutse Heide. De Wielewaal 46 : 162-175.
- DE CONINCK, F. 1958. Bodemkaart van België. Kaartblad Kalmthout, 6E + verklarende tekst. Centrum voor Bodemkartering. Gent.
- DE CONINCK, F. & SNACKEN. 1959. Bodemkaart van België. Kaartblad Kalmthoutse Hoek, 6W + verklarende tekst. Centrum voor Bodemkartering Gent.
- DE LANDTSHEER, R. De relatie tussen heidevegetatie en densiteiten gemeten op infrarood kleurenfoto's. Licentiaatsverhandeling U.I.A. dept. biologie 101 pp.
- DE LANGHE, J.E. 1962. Het Plantenkleed van de Kalmthoutse Heide. Belg. nat. Veren. Leraren Biologie : 90-97.
- DE LANGHE et al. 1973. Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines. 821 pp. Nationale Plantentuin Brussel.
- DEN HELD, J.J. & A.J. DEN HELD. 1979. Beknopte handleiding voor vegetatiekundig onderzoek. 40 pp. Uitg. K.N.N.V., Hoogwoud.
- DE SMIDT, J.T. 1975. De Nederlandse heidevegetaties. Diss., R.U. Utrecht.
- DE SMIDT, J.T. 1977. Interaction of *Calluna vulgaris* and the heather beetle (*Lochmea suturalis*). Bericht der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde. Herausgegeben von R. TUXEN; Vegetation und Fauna (Rinteln, 12-15.4.1976) : 179-186.
- DE SMIDT, J. 1978. Ontwikkeling in het Landbouwecosysteem, WLO Meded. 5 : 21-28.
- DIERSSEN, B. & K. DIERSSEN. 1974. Der Sand und Moorbirken aufwuchs in N.W. Deutschen *Calluna* und *Erica* Heiden. Natur und Heimat. 34 : 19-26.

- ENGELMOER, M. & P. HENDRIKSMA. 1979. Grondwaterstandsaling en Vegetatie in een Vochtige Duinvallei. Doktoraalstudie Lab. voor Plantenoecologie R.U. Groningen. Stencil 175 pp. + bijlagen.
- FRESCO, L.F. 1972. A direct quantitative analysis of vegetational boundaries and gradients. In : E. VAN DER MAAREL & R. TUXEN (Eds.) Grundlagen und Methoden in den Pflanzensoziologie.. Ber. Int. Symp. Rinteln. 1970. p. 99-111. Dr. W. JUNK bv. Publ. Den Haag.
- GIMINGHAM, C.H. 1960. Biological flora of the British Isles. *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *J.Ecol.* 48 : 455-483.
- GIMINGHAM, C.H. 1972. Ecology of Heathlands. 266 pp. Chapman and Hall, London.
- GRADSTEIN, S.R. & H.M. SIPMAN. 1978. Taxonomy and World Distribution of *Campylopus introflexus* and *C. pilifer* (= *C. polytrichoides*) : a New Synthesis. *The Bryologist* 81 (1) : 114-121.
- GRIME, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley & Sons. 222 pp.
- GROOTJANS, A. 1975. De invloed van grondwaterstandsaling op de vegetatie in natuurgebieden. R.P.D. Drenthe 75 pp.
- HENNIPMAN, E. 1969. De Nederlandse *Cladonia*'s (Lichenes) Wet. Med. K.N.N.V. 79. 53 pp + platen .
- LEYS, H.N. 1978. Handleiding ten behoeve van vegetatiekarteringen. Wet. Meded. K.N.N.V. 130.
- LONDO, E. 1971. Patroon en proces in duinvalleivegetaties langs een gegraven meer in de Kennemerduinen. Verhand. R.I.N. 2 279 pp.
- LONDO, E. 1975. Nederlandse lijst van hydro-, freato- en afreatofyten. Rapp. R.I.N. 52 pp.
- LONDO, E. 1976. Over de Nederlandse lijst van hydro-, freato- en afreatofyten. *Gorteria* 8 (2) : 25-29.
- MARGADANT, W.D. 1973. Beknopte Blad- en Levermosflora van Nederland. Afd. 1 Algemene tabel en Levermossen. K.N.N.V. N.J.N.
- MASSART. 1910. Esquisse de la Géographie botanique de la Belgique.
- MIJS, M. 1974. Bijdrage tot de Geomorfologie van het Duinlandschap van de Kalmthoutse Heide. Min. van Landbouw. Bestuur van Waters en Bossen. Dienst domaniale Natuurreservaten en Natuurbescherming. Werken nr. 7. 88pp.
- NIEMAN, E. 1963. Beziehungen zwischen Vegetation und Grundwasser. Arch. f. Naturschutz von Landsch.forsch. 3 (1) : 3-36.
- NIEMAN, E. 1973. Grundwasser und Vegetationsgefüge. *Nova Acta Leopoldina* 38 (6) Suppl. 172pp.
- ORLOCI, L. 1966. Geometric models in ecology. I. The Theory and application of some ordination methods. *J. Ecol.* 54 : 193-215.
- ORLOCI, L. 1967. An agglomerative method for classification of plant communities. *J. Ecol.* 55 : 193-205.
- ORLOCI, L. 1975. Multivariate analysis in vegetation research. Dr. W. JUNK bv. Publ. Den Haag.
- ORLOCI, L. 1978. Ordination by resemblance matrices. In : WHITTAKER, R.M. (ed) Ordination of plant communities p : 239-275. Dr. W. JUNK bv. Publ. Den Haag.
- RUNGE, F. 1961. Jährliche Schwankungen in der Individuenzahl in einer nordwestdeutschen trockenen Heide. *Vegetatio* 10 (1) : 53-56.

- RUNGE , F. 1966 a. Jährliche Schwankungen der Individuenzahl in einer nordwestdeutschen trockenen Heide II. *Vegetatio* 13 (4) : 207-214.
- RUNGE , F. 1966 b. Schwankungen der Vegetation in nordwestdeutschen Moorkolken. *Ber. Naturhist. Ges. Hannover* : 110 : 49-54.
- RUNGE , F. 1967. Vegetationsschwankungen im Rhynchosporietum. *Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.* 11/12 : 49-53. Todenmann üb. Rinteln.
- RUNGE , F. 1968. Vegetationsschwankungen in einem Ericetum cladonietosum. *Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.* 13 : 269-271. Todenmann üb. Rinteln.
- RUNGE , F. 1969. Vegetationsschwankungen in einer Nassen Heide. *Natur, und Heimat* 29 : 28-30.
- RUNGE , F. 1971. Jährliche Schwankungen der Individuenzahl in einer nordwestdeutschen trockenen Heide III. *Vegetatio* 23 (1-2) : 71-76.
- RUTTER, A.J. 1955. The composition of wet-heath vegetation in relation to the water-table. *J. Ecol.* 43 : 507-543.
- SYKORA, K.V. 1979. The effects of the severe drought of 1976 on the vegetation on some moorland pools in the Netherlands. *Biol. Conserv.* 16 : 145-162.
- TANSLEY, A.G. 1920. The classification of vegetation and the concept of development. *J. Ecol.* 8 : 114.
- TRAETS, J. 1956. De vegetatie van het Kalmthoutse Reservaat. *Calmpthoutania* 4 : 1-43.
- TRAETS, J. 1959. Vegetatiekaart van België. Kaartblad Kalmthout, 6E + verklarende tekst. Comité voor het opnemen van de Bodem en Vegetatiekaart van België, Gent.
- TRAETS, J. 1960. Vegetatiekaart van België. Kaartblad Kalmthoutse Hoek, 6W + verklarende tekst. Comité voor het opnemen van de Bodemkaart en Vegetatiekaart van België, Gent.
- TÜXEN, R. 1973. Zum Birken- Anflug im Naturschutzpark Lüneburger Heide. Eine pflanzensoziologische Betrachtung. *Mitt. Flor.-soz. Arbeits. gem. N.F.* 15/16 : 205-209. Todenmann Göttingen.
- TÜXEN, R. & Y. KAWAMURA. 1975. Gesichtspunkte zur syntaxonomischen Fassung und Gliederung von Pflanzengesellschaften entwickelt am Beispiel des Nordwestdeutschen Genisto-Callunetum. *Phytocoenologica* 2 : 67-99.
- VAN DAM, H. 1980. Veranderingen in de vennen bij Oisterwijk tussen 1940 en 1976. *Natura* 77 : 98-111.
- VAN DAMME, J. & L. DE LEENHEER. 1969. Variations du niveau de la nappe phréatique au cours de cinq années (1963-1968) dans les sols de la Campine Anversoise (prov. d'Anvers-Belgique). *Pédologie*, 19 (3) : 275-320.
- VAN DEN BERGHEN, R. 1951. Landes tourbeuses et tourbières bombées à Sphaignes de Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 84 : 157-226.
- VAN DER LAAN, D. 1979. Spatial and temporal variation in the vegetation of dune slacks in relation to the ground water régime. *Vegetatio* 39 (1) : 43-51.
- VAN DER MAAREL, E. 1969. On the use of ordination models in phytosociology. *Vegetatio* 19 : 21-46.

- VAN DER MAAREL, E. 1976. On the establishment of plant community boundaries. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 89 : 415-443.
- VAN DER VOO, E.E. 1966. De plantengroei van de Leemputten bij de Kleine Meer onder Ossendrecht. D.L.N. 69 : 253-259.
- VAN DER VOO, E.E. 1967. De gevolgen van de wateronttrekking voor de flora van de 'Grote Meer' onder Ossendrecht. Gorteria 3 (8) : 126-130.
- VAN HECKE, P. & L. BAMPs. 1976-1979. NUMECOL : A series of programs for numerical classification and ordination of ecological data (U.I.A.).
- VAN HECKE, P. et al. 1979. A classification-ordination analysis of a Belgium mixed forest. II. Spring data. Sylva Gandavensis, 45, 29pp.
- VAN HECKE, P. et al. 1980. Multivariate analysis of multispectral remote sensing data on grasslands from different soil types. Vegetatio, 42 : 165-170.
- VAN LEEUWEN, Chr. G. 1966. A relation theoretical approach tot pattern and process in vegetation. Wentia 15 : 25-46.
- VAN ROMPAEY, E. en L. DELVOSALLE. 1972. Atlas van de Belgische en Luxemburgse Flora. 1530 kaarten Nationale Plantentuin van België.
- VERENIGING VOOR NATUUR- EN STEDENSCHOON. 1958. Het Guldenboek van de Kalmthoutse Heide. Nat. & Stedesch. 31/8. 103pp. Antwerpen.
- VORSSELMANS, J. 1944. Kalmthout door de Eeuwen heen. Brasschaat.
- WATT, A.S. 1955. Bracken versus heather, a study in plant sociology. J. Ecol. 43 : 490-506.
- WESTHOFF, V. & A.J. DEN HELD. 1969. Plantengemeenschappen in Nederland 324pp. Zutphen.
- WESTHOFF, V. & E. VAN DER MAAREL. 1973. The Braun-Blanquet approach. In : R.H. WHITTAKER (ed.) Ordination and classification of Communities (Handbook of Vegetation Science, part V. R. TUXEN, ed. 617-726).
- WESTHOFF, V. et al. 1973. Wilde planten. Flora en vegetatie in onze natuurgebieden III. Vereniging tot behoud van natuurmonumenten in Nederland, A'dam. 395pp.
- WILLIAMS et al. 1966. Multivariate methods in plant ecology. 5. J. Ecol., 54 : 427-445.
- ZONNEVELT, I.S. 1965. Studies van landschap, bodem en vegetatie in het westelijk deel van de Kalmthoutse Heide. Boor en Spade 14 : 216-237.
- ZONNEVELD, I.S. & J.F. BANNINK. 1960. Studies van bodem en vegetatie op het Nederlandse deel van de Kalmthoutse Heide. (Militair Oefenterrein Ossendrecht). Stichting voor Bodemkartering, Wageningen. Vegetatiekunde, object : 1882 : 116pp.
- RABOTNOV, T.A. 1974. Differences between fluctuations and successions. In : KNAPP, R. (ed.) Vegetation Dynamics. Handbook of Vegetation Science, Part. VIII (Ed. R. TUXEN). Dr. W. Junk - The Hague p. 19-24.

Amerikaanse eik
Amerikaanse vogelkers
Beenbreek
Biggekruid
Blauwe zegge
Bochtige smele
Bruine snavelbies
Buntgras
Dopheide
Draadzegge
Fijn zwenkgras
Geplooid vlotgras
Gevlekte orchis
Gewone hoornbloem
Gewone waterbies
Gewone zegge
Grote brandnetel
Grote zonnedauw
Grove den
Heideklauwtjesmos
Heidespurrie
Helm
Hennegras
Klein blaasjeskruid
Kleine zonnedauw
Klein warkruid
Klokjesgentiaan
Knolrus
Kruipbrem
Kraakloof
Kruipwilg
Liggende vleugeltjesbloem
Lijsterbes
Mannagrass
Moerasaardbei
Moerasbasterdwederik
Moerashertshooi
Moerasstruisgras
Peermos
Pijpestrootje
Pilzegge
Pitrus
Pontische rododendron
Reukgras
Rietorchis
Rood zwenkgras
Ruw beemdgras
Ruwe berk

Schapezuring

Quercus rubra
Prunus serotina
Narthecium ossifragum
Hypochaeris radicata
Carex panicea
Deschampsia flexuosa
Rhynchospora fusca
Corynephorus canescens
Erica tetralix
Carex lasiocarpa
Festuca ovina
Glyceria plicata
Dactylorhiza maculata
Cerastium vulgare
Eleocharis palustris
Carex nigra
Urtica dioica
Drosera rotundifolia
Pinus sylvestris
Hypnum cupressiforme
Spergula morisonii
Ammophila arenaria
Calamagrostis canescens
Urticularia minor
Drosera intermedia
Cuscuta epithymum
Gentiana pneumonanthe
Juncus bulbosus
Genista pilosa
Cornicularia aculeata
Salix repens
Polygala serpyllifolium
Sorbus aucuparia
Glyceria fluitans
Comarum palustre
Epilobium palustre
Hypericum elodes
Agrostis canina
Pohlia nutans
Molinia caerulea
Carex pilulifera
Juncus effusus
Rhododendron ponticum
Anthoxanthum odoratum
Dactylorhiza praetermissa
Festuca rubra
Poa trivialis
Betula verrucosa

Rumex acetosella

Schermhavikskruid	Hieracium umbellatum
Sikkelmos	Drepanocladus fluitans
Stekelbrem	Genista anglica
Stekelvaren	Dryopteris sp.
Sterzegge	Carex echinata
Snavelzegge	Carex rostrata
Struikheide	Calluna vulgaris
Trekrus	Juncus squarrosus
Veelbloemige veldbies	Luzula multiflora
Veelstengelige waterbies	Eleocharis multicaulis
Veenbies	Scirpus caespitosus
Veenmos	Sphagnum sp.
Veenpluis	Eriophorum angustifolium
Veldrus	Juncus articulatus
Vroeghaver	Aira praecox
Vuilboom	Frangula alnus
Waterdrieblad	Menyanthes trifoliata
Waternavel	Hydrocotyle vulgaris
Wederik	Lysimachia vulgaris
Witbol	Holcus lanatus
Witte snavelbies	Rhynchospora alba
Witte waterlelie	Nymphaea alba
Zachte berk	Betula pubescens
Zandstruisgras	Agrostis coarctata
Zandzegge	Carex arenaria
Zeeden	Pinus maritima
Zomereik	Quercus robur