

4 Het paraclimax-complex van het eiken-berkenbos (*Querceto -Betuletum*) en de gezelschappen van het buntgrasverbond (*Corynephorion*) daarin in het bijzonder

Frans Stafleu en Victor Westhoff (1940).

Het *Corynephorion* of het buntgrasverbond behoort tot de door Klika in 1934 opgestelde orde der *Corynephoretalia*; een orde, die de plantengemeenschappen van de West- en Middeneuropese zandgronden omvat en wel van de voedselarme zandgronden in het algemeen. Het *Corynephorion* zelf is pas in 1931 door Klika onderscheiden en heeft als oecologiebeschrijving: 'associaties der droge, kalkarme en oligotrofe zandgronden van zure reactie in het Atlantisch en Subatlantisch gebied' (Vlieger 1937). Het meest bekende gezelschap uit dit voor Nederland wegens zijn grote dynamogenetische waarde uitermate belangrijke verbond is het *Corynephorium* of buntgrasgezelschap (Tüxen 1928). Een ieder die wel eens over onze diluviale zandgronden gezworven heeft, kent dit betrekkelijk onaanzienlijke 'open' gezelschap, dat in het voorjaar opgeluisterd wordt door kleine therofytjes als heidespurrie en klein tasjeskruid, maar dat toch fysiognomisch gekenmerkt wordt door zijn hemicryptofyten, waarvan vooral de zilverachtige buntgraspollen opvallen. Wat dat betreft hebben de Duitsers een mooie naam voor deze begroeiingen: 'Silbergrasfluren'. Deze naam kenschetst het uiterlijk.

Dit *Corynephorium* speelt een buitengewoon grote rol bij de vastlegging van onze zandgronden. Dat de betekenis van dit gezelschapscomplex werkelijk zo groot is blijkt uit het feit, dat overal waar op onze zandgronden dit gezelschap verhinderd wordt op te treden, de zandgronden (op één enkel geval na, nl. als de bodem rijk is aan colloïdale bestanddelen) woest, onherbergzaam en onvruchtbaar blijven (stuifduinen en stuifzanden), terwijl de vastgelegde gronden door de begroeiing rijker worden aan organische bestanddelen (humus) en zelfs ook winnen aan belangrijke stoffen van anorganische aard als stikstof (*Papilionaceae*).

Hieruit volgt ook waarom vastlegging van de stuifzanden door dode elementen als rietbossen e.d. geen succes had. In de eerste plaats bleef de grond even arm als hij was en in de tweede plaats kunnen de levende planten zich aanpassen aan de dynamiek van het reliëf, zodat ze bij bepaalde veranderingen (veroorzaakt door zandophoping bv.) deze dynamiek volgen en het reeds gedane werk (gedeeltelijke vastlegging van de gronden en

verrijking van de bodem met organische stoffen) niet weer ongedaan gemaakt wordt. Dit immers geschiedt wel bij de vastlegging door dode bestanddelen: deze groeien uiteraard niet mee met de veranderingen van het reliëf.

Waarom we van gezelschapscomplex moeten spreken zal blijken uit het bijgevoegde schema, dat een beeld geeft van het paraclimaxcomplex van het Querceto-Betuletum. Het schema geeft de dichtgroeiing van onze zandgronden aan (duinen en rivierduinen buiten beschouwing gelaten). Het is nodig dat we eerst dit schema bespreken, alvorens de gezelschappen van het Corynephorion floristisch en oecologisch verder te ontleden, omdat we daardoor een inzicht krijgen in de bouw van het landschap van onze zandgronden en in de samenhang van de vegetaties.

In onze binnenlandse stuifduinen begint de begroeiing met een helmstadium op de plekken waar het zand aanstuift. Dit is een strikte voorwaarde voor het optreden van helm. Bij wegstuivend zand en verder in het achterland op minder beweeglijke zanden zal een zandzeggepionierstadium optreden. Het helmstadium is zeer soortenarm; meestal slechts helm, vergezeld door kruipwilg. Uiteraard is ook het zeggestadium zeer soortenarm, hetgeen blijkt uit de volgende opname:

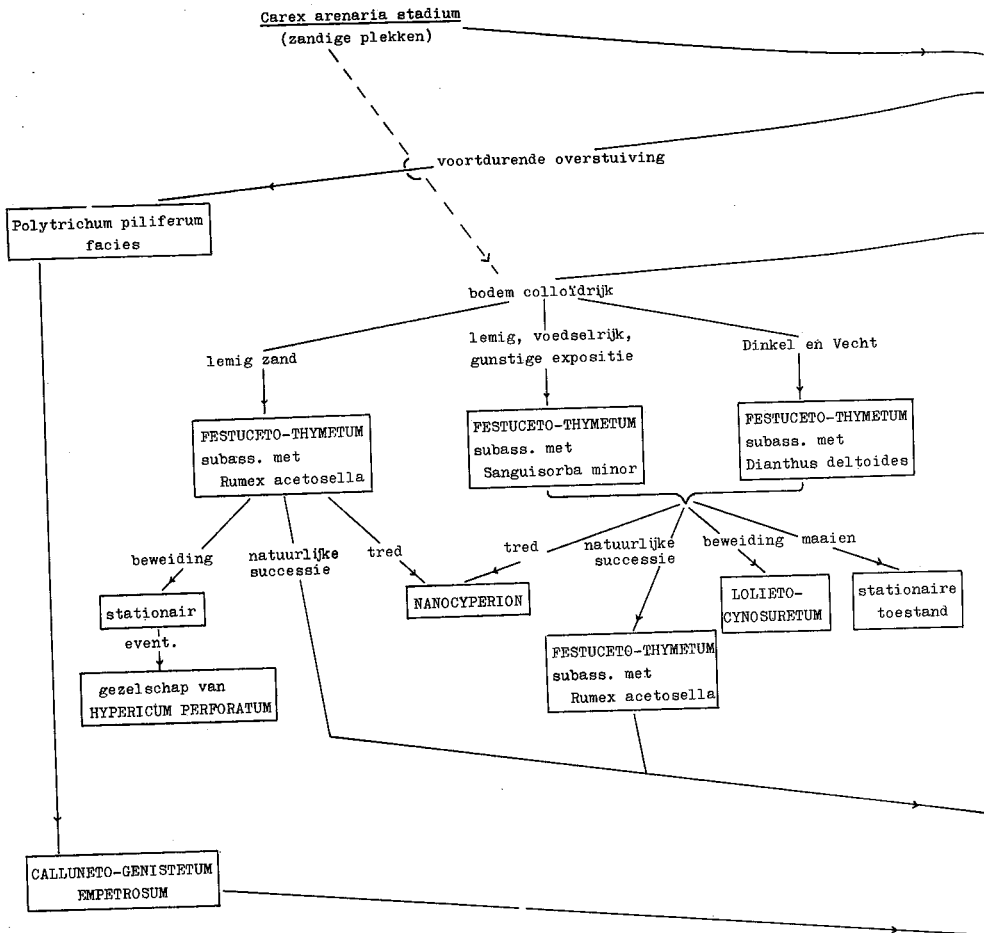
Gooise heide, oppervlakte 4 m², deel van brede brandsingel, open, 50% bedekkend, fysiognomisch gekenmerkt door zandzegge. (G = geofyt, H = hemicryptofyt).

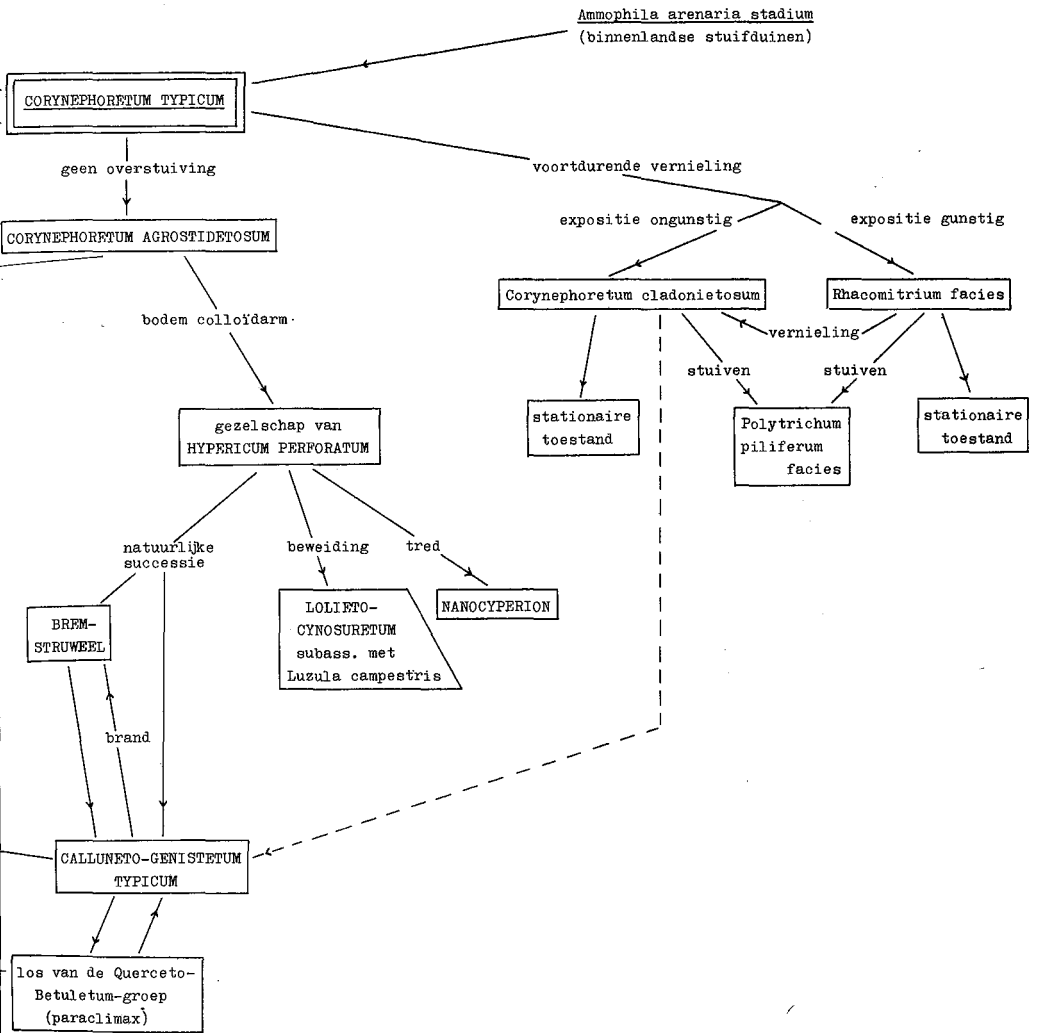
G Carex arenaria	3.3	zandzegge
H Corynephorus canescens	+3	buntgras
H Agrostis canina	+1	kruipend struisgras
H Rumex acetosella	+1	schapezuring
H Hypochaeris radicata	+1	biggekruid

Dus een geofytenstadium dat een hemicryptofytengezelschap inleidt. Deze twee begroeiingen waren slechts pionierstadia en wel de meest algemene. Onder bijzondere omstandigheden kunnen ook wel andere soorten als pioniers optreden (We vonden in de literatuur o.a. vermeld een rood-zwenkgrasstadium op betrekkelijk rustige gronden (Dr. W.C. de Leeuw in 'Natura', 1938)).

Het zandzeggestadium is zeer merkwaardig en typisch, daar we de loop van de wortelstokken boven de grond kunnen volgen, door de křis-kras door elkaar schietende zeggerijen.

Op deze stadia volgt meestal het typische buntgrasgezelschap, het Cory-





nephoretum typicum, een 'open' gezelschap, waarin voorlopig nog weinig mossen voorkomen. Vooral het feit dat Polytrichum piliferum (ruig haar-mos) zo weinig voorkomt is kenmerkend voor dit Corynephoretum typicum. Er zijn in dit gezelschap altijd vrij weinig soorten aanwezig, omdat de levensomstandigheden zo extreem zijn. Er heerst hier een 'bar' microkli-maat en er zijn dan ook maar weinig soorten die het hier uit kunnen hou-den. De zandgronden bieden de consument, in casu de plant, zeer weinig, waardoor de planten veel 'Lebensraum' nodig hebben. Er is hier dan ook nog geen sprake van concurrentie, want elk individu heeft al een zware dobber zich staande te houden. Vandaar het feit dat deze begroeiing zo open is. Is het zand meer vastgelegd, dan kunnen ook andere soorten op-treden, die dan profiteren van het werk van hun voorgangers en die te-vens van hun grotere vegetatieve kracht gebruik maken om de typische Corynephoretumsoorten als heidespurrie en klein tasjeskruid te verdrij-ven. Het open Corynephoretum bevatte nl. een aantal therofyten, die van de grote ruimte gebruik maken zich te ontwikkelen.

Met het typische Corynephoretum kunnen nu drie dingen gebeuren:

1ste. Er blijft een voortdurende overstuiving.

2de. Er is een continue (meest mechanische, maar ook dikwijls zoögene) vernieling.

3de. Er vindt geen overstuiving, noch vernieling plaats.

In het eerste geval, als de overstuiving te sterk is, vestigt zich een zandzegge-facies van het Corynephoretum. Is de overstuiving normaler, dan zal het ruig haar-mos (Polytrichum piliferum) zich geweldig ontwik-kelen. We spreken dan van de ruig haar-mos-facies van het Corynephoretum. Deze facies is stationair bij steeds aanhoudende overstuiving; wordt deze minder, bv. doordat ook de omringende zandgronden vastgelegd wor-den, dan zal de vegetatie zich ontwikkelen naar het Calluneto-Genistetum empetrosum in die streken waar kraaiheide voorkomt, dus ten noorden van de lijn Hilversum-Apeldoorn. Dit gezelschap kan overgaan in het Cal-luneto-Genistetum typicum en in het eiken-berkenbos (een bos uit de Querceto-Betuletumgroep). Ten zuiden van genoemde lijn zal het Callune-to-Genistetum typicum zich direct vormen uit de ruig haar-mos-facies van het Corynephoretum, eventueel via een Genista-rijk stadium.

In het tweede geval, nl. in het geval van vernieling van de vegetatie (in het algemeen gesproken), wordt de toestand ingewikkeld. Nu kunnen nl. optreden het Corynephoretum cladonietosum (Tüxen, 1937, Lichenen-steppe of korstmossenrijk buntgrasgezelschap) en ook de Rhacomitriumfa-

cies van het Corynephorretum. Een goede regel voor het optreden van deze gezelschappen is op het ogenblik niet te geven. In het algemeen is het Corynephorretum cladonietosum aangepast aan zeer extreme microklimatologische omstandigheden. Graebner schreef over deze korstmossenvegetaties het volgende: 'Door de extreme levensverhoudingen op de open zandgronden houden slechts enkele soorten het uit. Van de hogere planten zijn dat af en toe heidespurrie, klein tasjeskruid en vroegeling. Maar er zijn grote massa's kraakloof (*Cornicularia aculeata*) en rendiermos (*Cladonia sylvatica*) die hele tapijten vormen, die in droge tijd onder iemands voeten kraken. Ze groeien dank zij de regenval; staat deze stil, dan groeien ook de lichenen niet'. Op gunstiger gelegen plaatsen (beschut tegen al te heftige klimatologische inwerkingen) kan de Rhacomitriumfacies optreden, met *Rhacomitrium canescens* (duinmos) en *Rhacomitrium lanuginosum* (heidemos).

Zowel het Corynephorretum cladonietosum als de Rhacomitriumfacies kunnen stationnair zijn en dan een 'subclimax' vormen. De vegetatie ontwikkelt zich niet verder, omdat de ontwikkeling belet wordt door uitwendige factoren (hier vernieling van de hogere soorten). Er is hier dus géén evenwicht tussen klimaat, vegetatie en bodem als bij de climax; er is slechts een hinderpaal, die het gezelschap stationnair houdt. Is de vernieling van de vegetatie opgehouden, dan zullen de fanerogamen zich weer herstellen en ontwikkelt de vegetatie zich naar de kruipend struisgras-subassociatie, het Corynephorretum agrostidetosum.

In het derde geval komt deze subassociatie direct voort uit het Corynephorretum typicum, d.w.z. als er geen overstuiving of vernieling heeft plaatsgevonden. (Volledigheidshalve moeten we vermelden dat soms het Corynephorretum cladonietosum direct overgaat in het Calluneto-Genistetum.)

Dit Corynephorretum agrostidetosum caninae is door Tüxen in 1937 beschreven; het vegetatiedek is soms vrijwel gesloten, maar het open zand is op vele plekken nog te zien. Een goed voorbeeld geeft de volgende opname:

Dwingelo, oppervlakte 25 m², lemig zandige bodem.

Associatiekaraktersoorten:

<i>Corynephorus canescens</i>	+ .2	buntgras
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	+ .1	klein tasjeskruid

Verbondskaraktersoorten:

<i>Cornicularia aculeata</i>	1.2	kraakloof
<i>Thymus serpyllum</i>	+2	thijm

Ordekaractersoorten:

<i>Rhacomitrium canescens</i>	2.2	duinmos
-------------------------------	-----	---------

Differentiërende soorten:

<i>Agrostis canina</i>	2.2	kruipend struisgras
<i>Hieracium pilosella</i>	3.3	muizenootje

Begeleiders:

<i>Cladonia sylvatica</i> coll.	+2	rendiermos
<i>Cladonia pyxidata</i> coll.	2.2	grijs bekertjesmos
<i>Festuca ovina</i>	2.2	schapegras
<i>Rumex acetosella</i>	1.2	schapezuring

Deze opname is dynamogenetisch gesproken zeer interessant. Hier is de schakel tussen het *Corynephorum typicum* en de in de successie hierop volgende schapengras-thijm-associatie (*Festuceto-Thymetum*). In deze sub-associatie wordt de fysiognomie gekenmerkt door kruipend struisgras en soms muizenootje en het dankt er ten dele zijn naam aan. Het buntgras is nog maar spaarzaam aanwezig. Reeds treden op als voortekenen van het naderend onheil (nl. de ondergang van het buntgrasgezelschap) thijm, schapegras en kruipend struisgras.

Op het *Corynephorum agrostidetosum caninae* kan eventueel ook een gezelschap volgen, dat vreemd genoeg nog nooit beschreven is. We hebben te weinig opnamen tot onze beschikking om te kunnen zeggen of we hier met een vastomlijnde associatie te doen hebben, of met een stadium van lagere sociologische orde. We willen hier spreken van een 'gezelschap' van *Hypericum perforatum* (sint-janskruid). (NB.: We spreken van gezelschap; dit is geen synoniem van associatie, integendeel).

Dit gezelschap is verwant aan de soortenarme *Agrostis tenuis*-facies van het *Corynephorum*, maar is 'graziger'. Wel treed in onze sint-janskruid begroeiing struisgras konstant op.

Opname: Bilthoven, Eyckesteijn. Oppervlakte 25 m², kruidlaag bedekking 90 -100 % (NB. 7), moslaag klein. (T = therofyt, NP = nano-fanerofyt)

Misschien kenmerkend:

H	<i>Agrostis tenuis</i> f. <i>genuina</i>	4.4	struisgras
H	<i>Hypericum perforatum</i>	1.2	sint-janskruid
H	<i>Veronica officinalis</i>	2.2	mannetjesereprijs
H	<i>Luzula campestris</i>	2.3	veldbies
H	<i>Gnaphalium silvaticum</i>	+2	bosdroogbloem

Verbonds- en ordekaractersoorten:

T	<i>Ornithopus perpusillus</i>	1.2	vogelpootje
	<i>Polytrichum juniperinum</i>	+2	zandhaarmos
H	<i>Jasione montana</i>	()	zandblauwtje
T	<i>Filago minima</i>	()	dwergviltkruid
	<i>Rhacomitrium canescens</i>	()	duinmos

Begeleiders:

H	<i>Hieracium pilosella</i>	2.3	muizenootje
H	<i>Rumex acetosella</i>	+1	schapezuring
H	<i>Prunella vulgaris</i>	2.2	brunel
H	<i>Taraxacum officinale</i>	+2	paardebloem
H	<i>Hypochaeris radicata</i>	1.2	biggekruid
H	<i>Cerastium holosteoides</i>	+2	hoornbloem
H	<i>Trifolium dubium</i>	1.2	kleine klaver
NP	<i>Calluna vulgaris</i>	+2	struikheide
H	<i>Deschampsia flexuosa</i>	+3	bochtige smele
	<i>Pseudoscleropodium purum</i>	+2	groot laddermos
	<i>Cladonia pyxidata</i> coll.	+2	grijs bekertjesmos
	<i>Cladonia furcata</i>	+2	gevorkt heidestaartje
	<i>Cladonia sylvatica</i>	+2	rendiermos

Zoals trouwens dit hele artikel een provisorisch karakter draagt, is dit 'gezelschap', waarvan we wel een tabel bezitten, maar die om technische redenen niet geplaatst is, provisorisch. Volgens een mededeling van Tüxen heeft dit gezelschap een geringe sociologische waarde en is het op te vatten als een fragment van het Festuceto-Thymetum (schapegras-thymgezelschap). We sluiten ons hier graag bij aan, maar blijven spreken van een sint-janskruid-'gezelschap' om de merkwaardige fysiognomie.

Dit gezelschap ontwikkelt zich verder via een bremstruweel (niet struik-

gewas¹⁾ naar het Querceto-Betuletum (groep van eiken-berkenbossen). Dit vindt vooral plaats na brand (bv. op de Gooise heide bij de Craillouse brug). Maar ook zonder die brand kan brem optreden. In het laatste geval echter is de kans op heide (Calluneto-Genistetum) groter.

We zien dus dat het mogelijk is dat het Calluneto-Genistetum (dat we veelal het best kennen als regressiegezelschap) overgeslagen wordt. Nu rest ons dus nog iets over het Festuceto-Thymetum te zeggen (zie ook het betreffende hoofdstuk). Dit is uiteengevallen in drie subassociaties, die ieder een eigen plek in de successie en een eigen oecologie hebben.

Het Festuceto-Thymetum kan op twee manieren ontstaan:

1ste. Direct uit het zandzeggepionierstadium van het Coryneporetum, waarbij het Coryneporetum zich dus niet verder ontwikkelt, maar dadelijk Festuceto-Thymetum wordt. Dit is het geval als de bodem van nature al rijk was aan colloïdale elementen (dus bv. lemig zand, zand met beekklei, enz.).

2de. Indirect via het Coryneporetum, waarbij dus het Coryneporetum typicum en de kruipend-struisgrassubassociatie van het Coryneporetum vooraf gegaan zijn aan de vestiging van het Festuceto-Thymetum. De voorafgaande vegetatie heeft dan door verschillende ingewikkelde werkingen, waar we hier uiteraard niet op in kunnen gaan, zelf de bodem rijker gemaakt aan fijn disperse substantie.

Het eerste geval is wel het meest algemeen. Alle drie de subassociaties kunnen zich bij tred ontwikkelen naar een Nanocyperiongezelschap.²⁾

Vermeld dient ook, dat de struisgrasfacies van het Coryneporetum en het 'gezelschap' van sint-janskruid zich bij tred naar dit Nanocyperiongezelschap kunnen ontwikkelen.

Wat er bij beweiding gebeurt, hangt af van de subassociaties:

1ste. De subassociatie met Rumex acetosella (schapezuring) van het Festuceto-Thymetum. Dit is een slechte 'weide' en wordt zelden als zodanig gebruikt. De keren dat we dit waarnamen, ontwikkelde de vegetatie zich

1) Het woord struikgewas reserveren we liever voor begroeiingen als eikenhakhout. Een struikgewas is dus door menselijke invloed ontstaan, een struweel niet.

2) zie Diamond, Sissingh en Westhoff 1940.

naar het 'gezelschap' van sint-janskruid en bij intensievere beweiding uiteraard naar een Arrhenatherion-gezelschap: het Lolieto-Cynosuretum, subassociatie met *Luzula campestris* (Tüxen 1937), de veldbiesrijke weide. Vanzelfsprekend is het, dat ook het 'gezelschap' van sint-janskruid, dat niet op een dergelijke wijze ontstaan is, maar op zijn natuurlijke standplaats staat, zich op een analoge wijze ontwikkelt.

2de. Beweiding van de subassociatie met *Sanguisorba minor* (kleine pimperl) van het Festuceto-Thymetum leidt meestal direct tot het Lolieto-Cynosuretum subassociatie met veldbies. Deze beweiding vindt veel plaats, want deze subassociatie kunnen we beschouwen als het meest 'grazige' gezelschap van het Corynephorion.

3de. Beweiding van de subassociatie met *Dianthus deltoides* (steenanjier) van het Festuceto-Thymetum leidt eveneens meestal direct tot de veldbiesrijke weide.

Van alle Corynephoriongezelschappen wordt eigenlijk alleen de pimperl-subassociatie van het schapegras-thijmgezelschap gemaaid. De toestand blijft dan stationair. Zijn er geen storende invloeden en laat de mens dus de natuur zijn gang gaan, dan zal uit het Festuceto-Thymetum, subassociatie met schapezuring, langzamerhand de gewone heide ontstaan: het Calluneto-Genistetum typicum (Tüxen 1937). De subassociatie met kleine pimperl van het Festuceto-Thymetum zal via de subassociatie met schapezuring in het Calluneto-Genistetum overgaan. Evenzo de subassociatie met steenanjer.

Van alle genoemde Corynephorionvegetaties vormen de subassociaties met kleine pimperl en met steenanjer de overgang van het Corynephorion naar het Bromion.

Het bremstruweel is esthetisch van betekenis. Juist hierdoor dreigt deze prachtige vegetatieeenheid van ons diluvium, deze parel van het Querceto-Betuletumparaclimaxcomplex, verwoest te worden door in het wilde weg roven van brem door stadsmensen. Het is onze taak hiertegen te waken, want wat de heide nog verdragen kan, kan de brem zeker niet. Dit vindt juist zijn oorzaak in het feit, dat grote bremstruwelen eigenlijk pas het best na brand ontstaan.