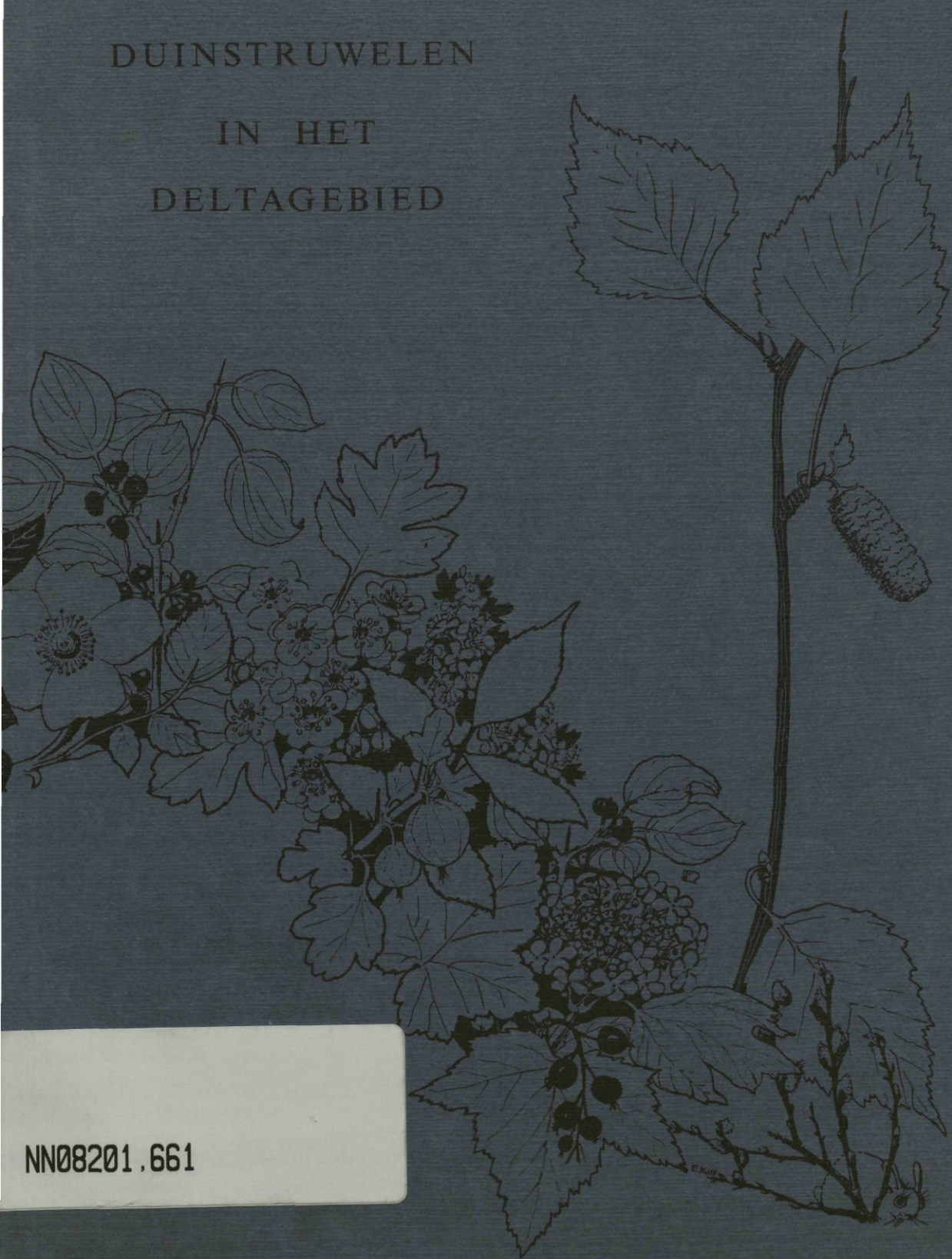


nn 8201 661 C

DUINSTRUWELEN
IN HET
DELTAGEBIED



NN08201.661

CLARA J. M. SLOET VAN OLDRUITENBORGH

CLARA J. M. SLOET VAN OLDRUITENBORGH

DUINSTRUWELN IN HET DELTAGEBIED

(with a summary in English)

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWWETENSCHAPPEN,
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS,
DR. IR. J. P. H. VAN DER WANT,
HOOGLERAAR IN DE VIROLOGIE,
IN HET OPENBAAR TE VERDEDIGEN
OP WOENSDAG 20 OKTOBER 1976
DES NAMIDDAGS TE VIER UUR IN DE AULA
VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN

H. VEENMAN & ZONEN B.V. - WAGENINGEN - 1976

STELLINGEN

1.

De grootste betekenis van doornstruwelen is gelegen in hun beschermende functie tegen destructieve invloeden, ook die welke direct of indirect door de mens worden veroorzaakt.

2.

De beschouwingen over de successie tot en van duinstruwelen is tot dusverre te zeer op het ruimtelijk verspreidingspatroon gebaseerd, hetgeen in bestaande classificaties tot uiting komt. Er zijn daardoor belangrijke aspecten over het hoofd gezien.

3.

De kustheiden van het Waddengebied zijn geen (voorlopig) eindstadium in de vegetatieontwikkeling aldaar.

4.

Stuifzandlevensgemeenschappen en het grote, zelfs internationale belang dat daaraan thans gehecht wordt zijn het gevolg van vergaande degradatie van de vegetatie van de arme zandgronden. Het natuur- en landschapsbeheer dient te streven naar een situatie waarin deze afwijkingen tot het verleden kunnen gaan behoren.

5.

Bij de voorbereiding en behandeling van de toekomstige Nota's Ruimtelijke Ordening dient de problematiek van de verstedelijking c.a. en van het natuurlijk milieu in nauwe onderlinge samenhang en zoveel mogelijk tegelijkertijd aan de orde gesteld te worden.

6.

Reiger- en roekenkolonies in kleinere geïsoleerde bosjes in het oosten van het land zijn als verschijnsel vergelijkbaar met kapmeeuwenkolonies in voedsel-arme heidevennen. Het beheer van de betreffende oecosystemen dient in al deze gevallen primair op de vegetatie gericht te zijn.

7.

Het onderschatten van de oecologische betekenis van complexiteit in het landschap vormt de voornaamste oorzaak voor de tegenstelling tussen landbouw en natuurbehoud. Mede daarom dient het bodemkundig onderzoek zich in de toekomst niet alleen ten behoeve van het natuurbeheer maar ook ten behoeve van de landbouw meer op de tot dusverre minst onderzochte, gradiëntrijke gebieden te richten.

8.

Het beleid ten aanzien van perversuur en de bestrijding daarvan houdt onvoldoende rekening met de inzichten verkregen uit oecologisch onderzoek.

9.

De bijdrage, die het wetenschappelijk onderzoek en onderwijs dient te leveren aan een betere relatie tussen mens en natuur, of nog ruimer tuseen mens en omgeving, moet voortkomen uit waarneming die gericht is op synthese en totaliteit. Een middel daartoe is de studie naar de werkelijkheid van complexe oecosystemen.

10.

Natuurgebieden zijn op den duur meer gebaat bij beheerders met groene vingers, die lang achtereen aan één (complex van) terrein(en) verbonden zijn, dan bij steeds wisselende verantwoordelijken ook al zijn er minutieus opgestelde beheersplannen.

Duinstruweel is..... bescherming
tegen zon en wind, regen en zand
aan de rand van de zee en het land
geur in de lente en kleur in de herfst
zinderend in de zomer en zacht in de winter
weerbarstig met doornen en stekels en
prachtige complexiteit
bloemen, bessen en bottels
voedsel en sier in een vaas
eens ook hout voor de haard
warmte en licht
gezing en geritsel van vogels
insecten gonzend en stil
beweging en leven in ruimte en tijd

Aan allen die dit kunnen gebruiken

VOORWOORD

In 1965 werd door de Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek aan de schrijfster de opdracht gegeven een synoecologisch vegetatieonderzoek van de duinstruwelen van het Deltagebied in het bijzonder die van Voorne te verrichten. Daarvoor werd gedurende de jaren 1965, 1966 en een groot deel van 1967 subsidie verleend door de Nederlandse Organisatie voor Zuiver Wetenschappelijk Onderzoek. Gedurende deze periode kon vanuit het Biologisch Station 'Weevers Duin' te Oostvoorne en in samenwerking met het toenmalige RIVON, thans het Rijksinstituut voor Natuurbeheer het veldonderzoek als volledige dagtaak uitgevoerd worden. Na de aanstelling bij de Afdeling Natuurbeheer van de Landbouwhogeschool in het najaar van 1967 werd onregelmatig in de jaren 1968–1976 aan de afronding doorgewerkt.

In dit geschrift wordt verantwoording afgelegd van probleemstelling, doel, methoden, verzameling en ordening van vegetatie- en milieubeschrijvingen; de beschouwingen omtrent de oecologie van duinstruwelen worden voorzover mogelijk kritisch gezien en aangevuld; er vindt confrontatie in plaats van de opgestelde typologie met bestaande syntaxonomische indelingen van struwelen; tenslotte worden enkele opmerkingen over het beheer gemaakt. Hiermee is in feite het onderzoek en de verslaggeving ervan, zoals in de opdracht geformuleerd, afgesloten. De hoofdstukken over de synoecologie en syntaxonomie vragen nadere uitwerking. Het ligt in de bedoeling hierop te zijner tijd terug te komen.

Hoewel het laatste woord over de duinstruwelen zeker nog niet is gezegd, vormt deze publicatie toch voor mij het einde van een langjarige onderneming. De vaak moeizame voortgang en de complexiteit van de problematiek maken dit tot een prettige gebeurtenis. Het meewerken aan het Voorne-onderzoek heeft voor mij veel goeds gebracht, waar ik graag op terugzie.

De periode op 'Weevers' Duin' heeft voor dit alles de basis gevormd. Gelukkige jaren in één van de mooiste natuurgebieden van ons land, temidden van een klein groepje meer blijvende en een grotere groep meer komende en gaande vrienden, allen met belangstelling en inzet voor het leren kennen, het behoud en goed beheer van een uiterst waardevol brokje erfgoed. Moge van alles wat ik in die tijd mocht ontvangen aan inspiratie in de natuur, vriendschap en daadwerkelijke steun bij het werk ook heel veel in één of andere vorm bij zijn uitgangspunt terugkeren! Als ik uit deze periode enkele personen noem is dat omdat ik met hen het allermeeest te maken heb gehad – ik denk daar alle anderen evenzeer bij. De gezamenlijke actie c.a. met Dr. M. J. Adriani voor het behoud van de zuidwest kant van Voorne is van beslissende betekenis geweest voor het definitief richten van mijn latere activiteiten. En dat is geen geringe hulp geweest.

De familie Van der Laan vervulde in de Voorne-periode een centrale plaats, zowel in, als ook buiten het werk. Dank jullie hartelijk voor al je gastvrijheid en je aandeel in het struweelonderzoek.

De families Stoutjesdijk en Freysen, de heer J. H. Wessels, Mejuffrouw Julia Olk en Mevrouw Els Postma-Heeres dank ik graag allen voor hun eigen specifieke bijdragen.

De periode in Wageningen is in alle opzichten het directe vervolg op dat waarvoor op Voorne de grondslag werd gelegd. De vrijheid die mij werd gegeven om het onderzoek te voltooien binnen de steeds grotere belasting van de Afdeling Natuurbeheer is van grote betekenis geweest. Dat het zolang heeft geduurd voordat ik daarvoor nu de dank kan uitspreken aan alle medewerkers van de Afdeling is omdat alles tenslotte past in een groter geheel. Ook voor jullie ben ik blij dat dit achter de rug is. Er komen nu weer nieuwe mogelijkheden.

Op een veel ruimer gebied dan dat van de duinstruwelen is mij door U, Professor Mörzer Bruyns, zo erg veel gegeven en voorgehouden. Het is vooral met dankbaarheid voor dat alles en het leven-mens-natuur-omvattende dat ik Uw bereidheid als promotor op te willen treden zozeer waardeer.

Dr. E. van der Maarel leidde en begeleidde alle fasen van het onderzoek, heeft er de ruggegraat voor gegeven en steeds de voortgang ervan gestimuleerd. Niet alleen met kennis, overzicht, organisatie en bereidheid en geduld om de rit tot het einde toe te volbrengen, maar evenzeer met vriendschap en gastvrijheid is tenslotte een gezamenlijk doel bereikt. Jij hebt er steeds, Eddy, meer in gezien dan ik en je hebt het spel gewonnen, waarvoor ik je graag je deel geef. In mijn oprechte dank betrek ik graag ook je huisgezin!

Dr. Chr. G. van Leeuwen heeft vanaf de eerste excursies op Voorne in 1963 een grote invloed gehad op mijn manier van waarnemen. Door zijn benadering ben ik gaan beseffen, dat de waarheid werkelijk eenvoudig moet zijn, wanneer eenmaal het zicht op het grote verband is verkregen. Oecologie is de studie van de synthese en dat is de rode draad geworden bij het doorwerken aan de struwelen, hoeveel ingewikkelder ze er na elk gesprek ook uit tevoorschijn kwamen! Veel dank, Chris, voor al je inspiratie en hulp!

De syntaxonomische problematiek werd besproken met Prof. Dr. V. Westhoff. Daarvoor, maar ook voor zijn bemiddeling bij enkele belangrijke vroegere fasen in mijn bezigheden zeg ik hem gaarne dank.

Voorts heeft de geduldige en hulpvaardige heer M. Keuls van de Afdeling Wiskunde van de Landbouwhogeschool een zeer groot aandeel gehad in de bewerkingen van het materiaal, waarvoor ik hem graag wil bedanken.

Els Kolff heeft geweldig geholpen door in korte tijd de tekeningen, ook de omslagtekening gereed te maken.

Mevrouw W. M. Laoh-Gieskes, Mevrouw J. N. Neervoort-Bosma en Mejuffrouw Jacomien Verwey dank ik voor hun extra inspanning het manuscript op tijd klaar te krijgen.

Tenslotte hoop ik dat familie en vrienden, die de achtergrond vormen, waaruit zich de mogelijkheden voor mijn leven en dagelijkse bezigheden voordeden en voordoen zich overtuigd weten van mijn erkentelijkheid en dank voor hun aandeel, ieder op eigen wijze bijgedragen!

INHOUD

1. INLEIDING	1
2. HET GEBIED VAN ONDERZOEK	4
3. ANALYSE EN TYPERING VAN DUINSTRUWELN	5
3.1. Analyse	5
3.2. Typering	7
4. VEGETATIEBESCHRIJVING	9
4.1. Het opnamemateriaal	9
4.2. Bewerkingen	10
4.2.1. Inleiding	10
4.2.2. De drie fasen van bewerking	11
a. Factor analyse van het totale materiaal	11
b. Frequentieverdeling, zeldzaamheid, groepen van soorten	13
c. Ordinatie van 85 typen	21
4.3. Discussie	26
5. (SYN)OECOLOGIE	36
5.1. Inleiding	36
5.2. Het ruimtelijk patroon van de duinstruwelen van het Deltagebied, in het bijzonder die van Voorne	37
5.3. Aard en mate van veranderlijkheid van het milieu van duinstruwelen	39
5.3.1. De grote veranderingen in het verleden	41
5.3.2. Korte termijn veranderlijkheid	44
5.4. De duinstruwelen in het Deltagebied in ruimte en tijd	47
5.4.1. De hoofdsoorten	47
5.4.2. De struweeltypen	53
6. DE VERSCHIEDENHEID IN DUINSTRUWELN BINNEN HET DELTAGEBIED EN DE DUINSTRUWELN IN GROTER VERBAND	61
6.1. De verscheidenheid in duinstruwelen in het Deltagebied	61
6.2. Enkele opmerkingen over ruimte en tijdsaspecten in Nederlandse struwelen	63
7. SYNTAXONOMIE	66
7.1. Inleiding	66
7.2. Aansluiting van hoofdgroepen en typen bij de voornaamste vegetatieclassificatie van Nederlandse duinstruwelen	66
7.2.1. De voornaamste vegetatieclassificaties van Nederlandse duinstruwelen	66
7.2.2. Plaatsbepaling van de duinstruwelen van het Deltagebied	68
8. HET BEHEER VAN DUINSTRUWELN	96
8.1. Inleiding	96
8.2. Het huidige beheer	97
8.2.1. Het uitwendig beheer	97
8.2.2. Het inwendig beheer	98
8.3. Het toekomstig beheer van duinstruwelen	101
SUMMARY	104
LITERATUUR	108

INLEIDING

De duinen als natuurgebied van nationale en internationale betekenis zijn door de geschiedenis van het vegetatie-onderzoek en van het natuurbeheer in Nederland heen al dikwijls onderwerp van beschrijving en studie van allerlei aard geweest. Soms stond daarbij voorop om bij brede lagen van de bevolking voor het duinlandschap met zijn karakteristieke plantengroei en dierenwereld belangstelling te wekken en zorg te vragen. Dikwijls ook betrof het meer of minder gedetailleerd wetenschappelijk onderzoek, dat meestal op kleine tot zeer kleine gebieden betrekking had en dan pas later na 'vertaling' voor het natuurbehoud of voor andere maatschappelijke doeleinden beschikbaar kwam. Beide vormen vulden elkaar aan, zodat nu op verschillende schaal al heel wat van de levensgemeenschappen van de duinen bekend is.

Toch is van de oecologie van het duinlandschap veel nog niet opgehelderd. Het betreft een zeer ingewikkeld complex van milieutypen: de langgerekte duinstrook omvat in de lengterichting tal van geografische verschillen en door de ligging op de grens van zee en land een bijzondere uitgangstoestand. Een goed uitgangspunt voor het bestuderen van (complexen van) milieutypen wordt gevormd door de recente beschouwingen over de betrekkingen tussen ruimtelijke en temporele variatie in oecosystemen, maar dit is nog niet zodanig uitgewerkt, dat er alle verschijnselen mee kunnen worden 'verklaard' en het voor het beheer kan worden toegepast. Daarnaast behoren de duinen in Nederlands verband gezien relatief nog steeds tot de minder intensief door de mens gebruikte landschappen en is de menselijke invloed in zijn totaliteit zelfs in bepaalde, overigens kleine delen minder intensief dan vijftig tot vijfenzeventig jaar geleden, waardoor op vele plaatsen struweel- en bosontwikkeling kon plaatsvinden.

Door deze combinatie van factoren is thans een grote variatie in landschaps- en vegetatiestructuur voorhanden met droge en natte duinbossen, -struwelen, -ruigten en graslanden, waarin zeer veel soorten planten en dieren een plaats vinden. Het complex van (duin)struwelen neemt in verschillende opzichten een tussenpositie in tussen enerzijds de kruidenvegetaties en anderzijds de bossen. Ze vormen als het ware een uitgestrekte bosmantel waarlangs zich zomen (kunnen) ontwikkelen. De geheel eigen karakteristiek van overgangssituaties tussen min of meer ver uiteenliggende milieutypen met hun bijzondere typen van levensgemeenschappen is sinds de zestiger jaren sterk op de voorgrond getreden. Op zeer verschillende schaal in de oecologie van planten, dieren, levensgemeenschappen en bij de toepassingen daarvan op allerlei gebied in de samenleving zijn de problemen betreffende de relaties tussen ruimtelijke gevarieerdheid en milieuveranderlijkheid onderwerp van discussie geworden (vooral VAN LEEUWEN, 1965 en volgende jaren). Het laatste woord is daarover nog lang niet gezegd. Wanneer nu een studie over de duinstruwelen van het Deltagebied wordt geschreven dan is het intermediaire karakter in ruimte en tijd van dit complex en van dit rapport tussen verleden en toekomst een uitroepteken vooraf.

Omdat het eigenlijke veldwerk voor dit rapport plaatsvond in de jaren 1965–1967 lijkt het zinvol de context waarin probleemstelling en werkwijze tot stand kwamen te vermelden en de verschuivingen aan te geven, die er sindsdien zijn opgetreden.

‘De synoecologische beschrijving van de droge en matig vochtige duinstru- welen in het Deltagebied’, zoals de opdracht tot het onderzoek luidde, vormde een fase in de reeks oecologische typeninventarisaties, welke onder auspiciën en met financiële steun van eertijds het RIVON (Rijksinstituut voor Veldbiolo- gisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud), thans het RIN (Rijks- instituut voor Natuurbeheer) en de Nederlandse Organisatie voor Zuiver Wet-enschappelijk Onderzoek (ZWO) en in samenwerking met het Biologisch Sta- tion ‘Weevers’ Duin’ als RIVON project B–26 in 1959 werd aangevangen. De oprichting van de Werkgroep Kustgebied Voorne c.a. van de Stichting Weten- schappelijk Duinonderzoek in 1963 plaatste het geheel in het bredere verband van oecologisch onderzoek in het noordelijk Deltagebied.

Na de publikaties van VAN DER MAAREL (1960) en VAN DER MAAREL & WEST- HOFF (1964) over de vegetatie van de duinen bij Oostvoorne, eigendom van de Stichting Het Zuidhollands Landschap en het verschijnen van verschillende in-terne rapporten en karteringen in andere duinterreinen op Voorne, Goeree en Schouwen volgde in 1966 de studie van de duingraslanden door VAN DER MAA- REL, die voor een groot deel theoretisch en methodologisch van aard was. Het vinden van een bevredigende oplossing voor de problemen van analyse en syn- these van zeer gedifferentieerde vegetaties was hierbij het belangrijkste doel. Dit aspect werd voornamelijk uitgewerkt aan de hand van een zeer gedetailleer- de studie van het duingraslandcomplex vóór het Biologisch Station ‘Weevers’ Duin’ te Oostvoorne. Sinds kort zijn de duingraslanden, maar nu ten behoeve van een overzicht in Westeuropes verband, opnieuw onderwerp van onderzoek en wel door WIL M. KORTEKAAS (Nijmegen).

Het complex van duinstruweelvegetaties is via de zoomgezelschappen ruim- telijk en functioneel nauw verbonden met de duingraslanden en overtreft deze, althans op Voorne, nog in ingewikkeldheid. Om die reden sluit het duinstru- weelonderzoek in zekere zin logisch aan op de resultaten van het duingrasland- onderzoek. Een belangrijk onderdeel bij de opzet van het onderhavige onder- zoek was het ontwerpen en toetsen van een handponskaartensysteem ten be- hoeve van de verwerking van de vele honderden reeds verzamelde en nog te ver- zamelen, meest zeer soortenrijke vegetatiebeschrijvingen. De ontwikkeling van dit project werd beschreven in VAN DER MAAREL & SLOET (1966). In de loop van het onderzoek namen de mogelijkheden tot het inschakelen van rekenmachines en de ervaringen door verschillende onderzoekers daarmee opgedaan, zeer toe, zodat ook een groot deel van de struweelbeschrijvingen met meer geavanceerde methoden onder gebruikmaking van computers kon worden bewerkt. Het hand- ponskaartensysteem heeft vooral een belangrijke functie vervuld in het voorbe- reidende en afsluitende stadium.

De duinstruweelontwikkeling en -differentiatie bereikt in West-Europa, al- thans in de huidige tijd, op Voorne een maximum. Dit blijkt onder andere uit

WESTHOFF, VAN LEEUWEN & ADRIANI, 1961, ADRIANI & VAN DER MAAREL, 1968, WESTHOFF et al., 1970, RANWELL, 1972, persoonlijke mededelingen van onderzoekers en eigen waarnemingen. Daarom heeft het onderzoek zich dan ook op de variatie op Voorne geconcentreerd. De duinen van Goeree, Schouwen, Walcheren en Noord-Beveland werden vergelijkenderwijs onderzocht. Bovendien werden ervaringen opgedaan tijdens incidentele bezoeken aan de duinen bij Wassenaar, Noordwijk, de Kennemerduinen, het Noordhollands Duinreservaat, de Waddeneilanden en de Deense kust, welke tot het inzicht in de vegetaties van Voorne hebben bijgedragen.

Dank zij een studentenonderzoek over zoomvegetaties van voornamelijk Voorne, verder Goeree, Schouwen en Walcheren (STÄB & GERDINGH, 1968) kwamen ruim 100 speciaal op deze gemeenschappen gerichte vegetatieopnamen ter beschikking. Vanwege de eerder genoemde ruimtelijke en functionele relaties van de 'zomen' met enerzijds de duingraslanden, anderzijds de struwelen zijn deze zomen mede in de studie betrokken. De verbinding van het struweelonderzoek met dat van de rest van de droge serie in de Deltaduinen is daarmee aangegeven. Een andere verbindingslijn zal te zijner tijd gelegd kunnen worden met de studie van de duinvalleivegetaties van D. VAN DER LAAN (Oostvoorne).

Sinds het beëindigen van het veldwerk zijn het onder andere de publikaties van WESTHOFF & DEN HELD (1969), WESTHOFF et al. (1970, 1971, 1973), LONDO (1971), VAN LEEUWEN, LONDO & VAN WIJNGAARDEN (1972) en DOING (1974) geweest, die de hiernavolgende presentatie sterk hebben beïnvloed. Dit geldt ook voor de toegenomen belangstelling en vele discussies over diversiteit en stabiliteit van levensgemeenschappen en landschappen, natuurlijke bosvorming, de invloed op dergelijke ingewikkelde complexen van maaien, kappen en extensieve beweiding als beheersmaatregelen. Deze zullen zoveel mogelijk in de laatste hoofdstukken worden verwerkt.

2. HET GEBIED VAN ONDERZOEK

Het zwaartepunt van het duinstruweelonderzoek ligt op Voorne. Verreweg de meeste vegetatieanalyses zijn daar uitgevoerd, evenals het bodemonderzoek (SLOET VAN OLDRUITENBORGH & ADRIANI, 1971) en het onderzoek naar de bijdrage van door de lucht getransporteerd zout aan het gradiëntkarakter van de duinen (SLOET VAN OLDRUITENBORGH & HEERES, 1968).

De duinen van Voorne nemen in de rij van belangrijke noordwest-Europese kustgebieden de eerste plaats in (ADRIANI & VAN DER MAAREL, 1968). Ze zijn primair kalkrijk, vertonen een rijke zonering van begroeiingstypen, bevatten omvangrijke duinvalleien, grote duinmeren en schorren in contact met het duingebied. (Deze kwaliteit is de laatste jaren door havenaanleg in het noorden en de afsluiting van het Haringvliet in het zuiden sterk achteruitgegaan. De hoop wordt gekoesterd dat aanslibbing vóór de kust mogelijkheden voor nieuwe ontwikkelingen hiervan zal geven.) De struwelen vormen op Voorne het meest opvallende begroeiingselement. Voor gedetailleerde beschrijvingen van de verschillende deelgebieden moge naar de vele literatuur hierover worden verwezen (ADRIANI & VAN DER MAAREL, 1962, 1968; BLOM & BLOM-STEINBUSCH, 1970; VAN DER LAAN, 1964, 1967; VAN DER MAAREL, 1960, 1961, 1965, 1966 a en b; VAN DER MAAREL & WESTHOFF, 1964; OLDENBURGER, 1966; SLOET VAN OLDRUITENBORGH, 1965, 1966).

In de rest van het Deltagebied werden vegetatieanalyses gemaakt op Goeree (Kwade Hoek, Oostduinen, De Punt): 24 opnamen; Schouwen (Verklikker, Zeepe): 20 opnamen; Walcheren (Waterleidingduinen bij Vrouwenpolder): 13 opnamen; de Beer: 9 opnamen.

Buiten het Deltagebied werden de in de inleiding genoemde gebieden bezocht, waarbij enkele opnamen werden gemaakt, die evenwel niet in deze studie zijn verwerkt. Niettemin worden de ervaringen daar opgedaan en de beschrijvingen van die gebieden door anderen (o.a. BOERBOOM, 1960; DOING, 1962, 1963, 1964, 1966, 1974) ter sprake gebracht.

Voorts is veel van hetgeen in Wilde Planten (door WESTHOFF et al., 1970) is vermeld over de duinen als milieu voor spontane plantengroei gebaseerd op Voorne en derhalve van waarde voor het onderhavige rapport.

3. ANALYSE EN TYPERING VAN DUINSTRUWELLEN

3.1. ANALYSE

Struwelen zijn *vegetaties*, waarin struikvormige, houtige gewassen de hoofdrol spelen.

Vegetatie is de ruimtelijke massa van plantenindividuen, in samenhang met de plaats, waar zij groeien en in de rangschikking, die zij uit zichzelf hebben aangenomen (WESTHOFF, 1965). In dit onderzoek zijn alle vegetaties, waarin de struiklaag een bedekking van minimaal 30 % heeft, als struwelen beschouwd.

In *gesloten* struwelen heeft de struiklaag een bedekking van 65 % of meer; in *open* struwelen een bedekking tussen de 30 en 65 %. Als er meerdere struiklagen zijn dan is de vegetatie een struweel genoemd als de totale bedekking van de struiken minstens 30 % bedraagt. De kruidlaag in gesloten struwelen heeft in de regel een geringere bedekking en een geringer aantal soorten dan die in open struwelen. Deze laatste hebben vaak een mozaiekstructuur met de erbij behorende zoomvegetaties. Tussen zoom en struweel bevinden zich soms elementen van sluiergemeenschappen (VAN DER MAAREL, 1960, SLOET VAN OLDRUITENBORGH & ADRIANI, 1971, WESTHOFF et al., 1971).

Voor de beschrijving van vegetaties staan ons verschillende methoden ter beschikking. De meest gangbare in ons klimaatgebied is vanouds die van BRAUN-BLANQUET. Zie WESTHOFF, 1965, WESTHOFF & DEN HELD, 1969, WESTHOFF & VAN DER MAAREL, 1973. De analyse van struwelen is in het verleden ook zonder veel principiële bedenkingen met behulp van deze methode uitgevoerd. De voornaamste knelpunten in het toepassen van de analysemethode volgens BRAUN-BLANQUET bij het beschrijven van struwelen zijn de eisen ten aanzien van homogeniteit van de proefvlakte en de oppervlakte daarvan die even groot als of groter dan het minimumareaal van de betreffende vegetatietypen dient te zijn. (Vgl. VAN DER MAAREL, 1966 b, WESTHOFF & VAN DER MAAREL, 1973, WERGER, 1973.) Wellicht nergens zo sterk wordt men met het probleem van de heterogeniteit die zich in de vegetatiestructuur kan voordoen zó geconfronteerd als bij het onderzoek van het struweel-zoom-complex: in ons klimaatgebied behoort het tot de meest gevarieerde vegetaties (VAN LEEUWEN, 1967). Zowel de formatie als de levensvorm als de schaal waarop de organismen ruimtelijk ten opzichte van elkaar zijn gerangschikt wijzigen zich fundamenteel op korte afstand.

In de samenvatting, die WESTHOFF & VAN DER MAAREL (1973) geven van de problemen bij de analyse van vegetaties, worden de kenmerken homogeniteit en heterogeniteit en de methoden die ontwikkeld zijn om deze vast te leggen, besproken. In het kort komt het erop neer, dat we in principe te maken hebben met twee extremen van grenstypen (de convergente en divergente grenzen), waar-tussen alle mogelijke overgangen denkbaar zijn (VAN LEEUWEN, 1965). In de convergente situaties (ecotones) levert de omgrenzing van vegetaties, c.q. opna-

men relatief weinig problemen op, in de divergente situaties (ecoclines) is vegetatieanalyse langs transecten als methode aangewezen; evenwel moeten ook in dit laatste geval opnamevlakjes, klein genoeg om uniform te zijn, worden onderscheiden en beschreven en is het probleem van de homogeniteit naar een ander niveau verschoven.

De problemen, die optreden bij analyse en synthese van zeer gedifferentieerde duingrasland-vegetaties zijn in extenso door VAN DER MAAREL (1966 b) voor het duingraslandcomplex in de Heveringen op Voorne aangeduid en voor 2000 m² van dat complex nader uitgewerkt.

De analyse van geleidelijk in elkaar overgaande oecosystemen doet zich op zeer verschillende schaal voor. Als een voorbeeld van gradiënt-analyse op grote schaal kan het werk van WHITTAKER (1956, 1967) genoemd worden. Bij het beschrijven van het struweel-zoom-complex in het Deltagebied bevinden we ons op een schaal, die enigszins tussen die van WHITTAKER en VAN DER MAAREL inligt, met aspecten van beide (zie ook JAKUCS, 1972). Gaat het b.v. in gedifferentieerde graslanden en duinvalleien (VAN DER MAAREL & LEERTOUWER, 1967, VAN DER LAAN, in voorber.) om 'meten' in centimeters, in struwelen zal men eerder met de decimeterschaal en in bossen met de meterschaal analyseren.

Een bijzondere moeilijkheid bij het beschrijven van het struweel-zoom-complex wordt gevormd door het verschijnsel dat de erbij betrokken plantensoorten zowel macropatronen langs macrogradiënten (bijvoorbeeld van zee naar binnenduin) kunnen vertonen als ook micropatronen langs microgradiënten. In het laatste geval kan het macropatroon als het ware weerspiegeld worden in het micropatroon (SLOET VAN OLDRUITENBORGH & ADRIANI, 1971). Ook het verschijnsel van de 'uitgelegde' zomen (WESTHOFF et al., 1970, VAN LEEUWEN, 1968) hoort hierbij; plantensoorten die als typische 'zoomsoorten' bekend staan komen soms over grote oppervlakten voor. De Duinroos (*Rosa pimpinellifolia*)¹⁾ bijvoorbeeld bedekt in de duinen bij Noordwijk hele hellingen. Bij nader inzien blijkt dat van zo goed als alle struweelsoorten die in duinstruwelen voorkomen, gebieden bekend zijn (zelfs binnen het Nederlandse Duin- en Waddendistrict) waar de soort zich massaal ontwikkelen kan en een 'pioniergedrag' vertoont (relatief soortenarme begroeiing met homogene structuur) en andere gebieden waar hij deel uitmaakt van zeer complexe, soortenrijke (en stabiele?) begroeiingen op geringe oppervlakte. Op deze problematiek wordt in hoofdstuk 5 teruggekomen.

Het minimumareaal van duinstruwelen en van het struweel-zoom-complex in het algemeen is uiterst moeilijk te bepalen en eigenlijk ook nogal arbitrair. Men zou kunnen stellen, dat het begrip minimumareaal moeilijker te hanteren valt naarmate de betrokken vegetatie deel uitmaakt van een meer geleidelijke divergente grenssituatie. Daarom is na enige moeizame pogingen, die niet tot een bevredigend resultaat leidden, van een verdere bepaling van minimumareaal van duinstruwelen afgezien.

Bij de diverse vegetatiekarteringen van het duingebied van Voorne is steeds

¹⁾ Nomenclatuur volgens HEUKELS & VAN OOSTROOM (1973).

gebruik gemaakt van een nauwkeurige structuurbeschrijving (VAN DER MAAREL, 1960, 1966 b, SLOET VAN OLDRUITENBORGH, 1965, 1966, VAN DER LAAN, 1967, BLOM & BLOM-STEINBUSCH, 1970). Met name de gelaagdheid en de bedekking van de verschillende lagen hadden daarbij de aandacht. Ook in de in deze studie verwerkte vegetatieopnamen zijn deze kenmerken steeds opgenomen. Voor de hoogte-intervallen tussen de verschillende lagen wordt verwezen naar VAN DER MAAREL, 1966 b.

3.2. TYPERING

Het zelfstandige karakter van struwelen is eerst in de formatiekunde, later in de plantensociologie tot uitdrukking gebracht (TÜXEN, 1952, BRAUN-BLANQUET, 1947, 1950 e.v., DOING, 1962 en vele andere). DOING (1962) geeft van de plantensociologische typologie een uitgebreid literatuuroverzicht, waarnaar kortheids-halve wordt verwezen. WESTHOFF & DEN HELD (1969) geven de meest recente verwerking van de vegetatiekundige inzichten omtrent de in Nederland aanwezige 'eurosiberische doornstruwelen'. DELELIS-DUSOLLIER (1973) geeft een overzicht van de in Frankrijk voorkomende associaties van de *Rhamno-Prunetea*, in aansluiting waarop DELELIS-DUSOLLIER & GÉHU (1974) de duindoorn-vlier- en duindoorn-ligusterstruwelen nader bespreken.

De landschapskarteringen op vegetatiekundige grondslag, door of onder leiding van DOING (1974) verricht in vele delen van het Nederlandse duinlandschap, monden uit in eenheden die ontstaan door vegetatie-eenheden op het niveau van verbond of onderverbond onder te brengen in 'oecosysteemtypen', naar analogie van de poging tot classificatie van oecosystemen door ELLENBERG (1973).

Hierbij worden een aantal aspecten bij de typenindeling betrokken zoals bodem, geomorfologie, fauna, en andere, die enerzijds bepalend zijn voor, anderzijds bepaald worden door de vegetatie. De typen worden hiermee meer vanuit de samenhang der componenten benaderd met alle voordelen van dien. Wanneer men ervan uitgaat dat een goede vegetatieindeling en een goede oecosysteemindeling in elkaars verlengde liggen, zal het dikwijls een kwestie van praktische uitvoerbaarheid van onderzoek, stand van kennis van de betreffende groep oecosystemen en dergelijke zijn, waar men zich in eerste instantie op richt.

Elke plantensoort, diersoort en elk vegetatietype of oecosysteemtype is de weerspiegeling van zijn specifieke totale milieu. Van al deze totale milieus is veel wél, maar ook veel niet bekend. Voor het inzicht in het milieu van de afzonderlijke soort hebben we kennis nodig omtrent de oecosystemen waarin de soort voorkomt en omgekeerd komen we over het milieu en het functioneren daarin van een oecosysteem vaak slechts pas iets te weten via de kennis van het gedrag van afzonderlijke soorten. In het onderhavige onderzoek zijn verschillende benaderingen naast elkaar gebruikt, niet als een nieuw begin van welke kant dan ook, maar voortbouwend op wat eveneens van alle kanten reeds aan kennis is bijeengebracht. Het accent zal daarbij vallen op afzonderlijke soorten van planten en vegetatietypen – in relatie tot hun abiotische omgeving.

De methoden waarmee men tot een typologie van vegetatie-eenheden komt zijn recentelijk in extenso bijeengebracht door WHITTAKER (1973). Naast deze, primair op het opstellen van vegetatie-eenheden (meestal in hiërarchisch verband) gerichte methoden is 'synthese' van vegetaties tot stand gebracht door beschouwingen van (relatie)theoretische aard. Deze benadering heeft, vooral in Nederland, in het algemeen reeds wezenlijke invloed op het oecologisch denken, maar is in de typering en indeling van begroeiingen nog nauwelijks verwerkt. (VAN LEEUWEN, 1968, WESTHOFF & DEN HELD, 1969, WESTHOFF et al., 1970, 1971, 1973). Het doel van deze benadering is evenwel veel wijder. Bij het formuleren van een wetenschappelijke basis voor het beheer van natuurterreinen in het kader van het RIN werd in de zestiger jaren het begrippenkader opgebouwd, die nu als Relatietheorie van VAN LEEUWEN op vele verschillende terreinen toepassing vindt. Het wezen van vele oecologische verschijnselen en van vele grote verbanden is er door verhelderd. Het mantel(struweel)-zoom-complex komt er ingewikkelder dan ooit door naar voren.

Na de verantwoording van de vegetatiebeschrijving en verwerking van de gegevens in hoofdstuk 4 zal in hoofdstuk 5 en 6 worden besproken in hoeverre het momenteel mogelijk is een omvattend beeld van dit complex in de duinen te geven in het bijzonder tegen de achtergrond van de huidige kennis omtrent de oecologie van de betreffende vegetatie.

4. VEGETATIEBESCHRIJVING

4.1. HET OPNAMEMATERIAAL

Het materiaal, waarvan in eerste instantie is uitgegaan, omvat vegetatiebeschrijvingen van de volgende onderzoekers: WESTHOFF (1938–1957), MELTZER (1938), HAECK (1957), VAN DER MAAREL (1959–1964), VAN DER MAAREL-VERSLUYS (1959–1962), OUWEHAND (1964), STÄB & GERDINGH (1966) en SLOET VAN OLDRIJTENBORGH (1963–1968). De vegetatiebeschrijvingen zijn vervaardigd volgens de methodiek van de Frans-Zwitserse school. De 'opnamen' zijn gemaakt in relatief homogene proefvlaktes, vaak in macro- en microtranssecten. De meeste opnamen werden in het kader van de drie laatstgenoemde studies gemaakt, resp. 124, 146 en 332. De in totaal 752 opnamen zijn alle op handponskaarten genoteerd. Het totaal aantal soorten, in de opnamen aangetroffen, bedraagt 366, waarvan 320 fanerogamen, 38 bladmossen, 4 levermossen en 4 lichenen. Alle 752 opnamen zijn voor eenvoudige berekeningen betreffende zeldzaamheid, frequentieverdelingen en dergelijke gebruikt. Hierbij is dus wel al het bestaande opnamemateriaal van de duinstruwelen van het Deltagebied t/m 1967 bijeengebracht. De praktijk leert evenwel, dat ondanks de serieuze bedoelingen van de onderzoekers, toch een deel van de verzamelde opnamen onbruikbaar is door evidente onvolledigheid van de soortenlijst bij opnamen in voor- of naseizoen en controleerbare, foute determinaties. Deze opnamen, in totaal 80, zijn buiten beschouwing gelaten in de uiteindelijke bewerking.

Van de 752 opnamen zijn er 76, die een struikenbedekking van minder dan 30% hebben en die in deze studie tot de zoomvegetaties worden gerekend. Het betreft meest bandvormige vegetaties, waarin vaak wel enkele, meest verspreide struikjes voorkomen. Het zijn gesloten, soms meer open, vaak soortenrijke vegetaties, waarin hoge, overblijvende kruiden voorkomen en meestal struweelzoomgemeenschappen worden genoemd (WESTHOFF & DEN HELD, 1969). Deze begroeiingen moeten in Nederland nog nader onderzocht worden. Dit geldt in het bijzonder ten aanzien van de karakteristieke soorten. Door hun ruimtelijke en functionele verbondenheid met de struwelen zijn ze toch mede in dit onderzoek beschreven. De 76 opnamen van zoomvegetaties kunnen als representatief beschouwd worden voor dit type begroeiingen in de struweellandschappen in de duinen van het Deltagebied. De oppervlakte en de variatie van de struwelen is hierin veel groter dan die van de zoomvegetaties.

Het gehele materiaal is op grond van de dominantie van de struiksoorten en de fysiognomie in 13 'primaire groepen' verdeeld met behulp van de coderingen van de handponskaarten. Zie tabel 1.

TABEL 1. Verdeling van de opnamen over de 'primaire groepen'.

Code	Beschrijving	Aantal opnamen
00	<i>Hippophae rhamnoides</i> struwelen	84
01	<i>Ligustrum vulgare</i> struwelen	55
02	<i>Crataegus monogyna</i> struwelen	79
03	<i>Sambucus nigra</i> (+ <i>Hippophae rhamnoides</i> + <i>Ligustrum vulgare</i>) struwelen	38
04	<i>Hippophae rhamnoides</i> – <i>Ligustrum vulgare</i> struwelen	62
05	zeer gemengde, middelhoge struwelen	70
06	hoge <i>Crataegus monogyna</i> – <i>Rhamnus carharticus</i> – <i>Berberis vulgaris</i> struwelen	48
07	<i>Salix repens</i> struwelen (droog)	43
08	<i>Salix repens</i> – <i>Ligustrum vulgare</i> struwelen	34
09	zoomvegetaties	76
10	<i>Rubus caesius</i> vegetaties	40
11	<i>Hippophae rhamnoides</i> – <i>Salix repens</i> struwelen (vochtig)	70
12	<i>Betula cf pendula</i> *- <i>Ligustrum vulgare</i> struwelen-bosjes	53
Totaal		752

* Beide berkensoorten (*Betula pendula* en *Betula pubescens*) en vele tussenvormen komen in de duinen voor. De eerste aanzienlijk meer dan de tweede. Dikwijls is het onderscheid niet geheel duidelijk. Daarom wordt de verzamelnaam berk (*Betula cf pendula*) gebruikt (zie ook DOING, 1964).

4.2. BEWERKINGEN

4.2.1. Inleiding

In de jaren sinds ongeveer 1964 is en wordt zowel binnen als buiten Nederland veel aandacht besteed aan het bestuderen van de mogelijkheden van het inschakelen van computers bij de bewerking van omvangrijke aantallen biologische gegevens, ook van vegetatiebeschrijvingen. Door velen, in ons land onder anderen door VAN DER MAAREL (1966 b, 1969, 1973) en FRESCO (1969, 1971) wordt met de in dat kader ontwikkelde technieken ervaring opgedaan. WHITTAKER (1973) geeft het meest recente overzicht van de internationale literatuur. Er zal op deze plaats geen uitputtende beschouwing aan deze methoden worden gewijd. Er is gebruik gemaakt van de mogelijkheden die daartoe zowel theoretisch als in de dagelijkse praktijk in de loop der jaren waarin aan deze studie kon worden gewerkt (met name ná het afsluiten van het veldonderzoek in 1967) ter beschikking stonden. Zo al ergens de moeilijkheid van het benaderen van een zeer gedifferentieerde verzameling biologische gegevens met classificatiemethoden zich doet gelden, dan is dat in Nederland vooral in het mantel-zoom-complex vanwege de geleidelijke overgangen binnen het totaal. Daarom leent juist dit type begroeiingen zich bij uitstek voor beschrijving met behulp van ordinatiemethoden. Dit neemt niet weg dat een globale classificatie vooral met behulp van de structuur daarop aanvullend kan zijn.

Achtereenvolgens worden de drie fasen van bewerking van het struweel-opnamenmateriaal besproken:

- a. Factoranalyse aan 752 opnamen, verricht in opdracht van de Vakgroep Wiskunde der Landbouwhogeschool door ABW/TNO te Den Haag.
- b. Bepaling van de verdeling van frequentie, zeldzaamheid en algemeenheid van soorten in het totale materiaal alsmede groepsgewijs (b.1.). Het opstellen van groepen van niet-algemene en niet-zeldzame soorten op grond van een correlatiematrix (b.2.) (project Afd. Wiskunde LH nr. 424).
- c. Ordinatie van de met de hand in 85 'typen' onderverdeelde primaire groepen door de Afd. Geobotanie van de K.U. Nijmegen met het aldaar geïmplementeerde programma ORDINA.

4.2.2. De drie fasen van bewerking

a. Factoranalyse van het totale materiaal

Hoewel het uitvoeren van een factoranalyse van een zo omvangrijk materiaal, zeker in 1968, technisch gezien een gigantische opdracht was, heeft ABW/TNO deze uitdaging aangenomen en een correlatiematrix voor alle 752 opnamen geproduceerd en op grond daarvan vijf eigenvectoren met eigenwaarden bepaald. De eigenwaarden (respectievelijk 209.42, 45.85, 33.30, 23.06 en 16.90) verklaren 43 % van de totale variatie in het materiaal. Dit is niet bovenmatig veel, maar ook weer niet zo weinig, dat de moeite tevergeefs zou zijn te noemen. Welke moeilijkheden men ook bij de heterogeniteit van het materiaal kan verwachten en welke bezwaren men tegen de toegepaste multivariate analysemethoden ook zou kunnen aanvoeren (hopelijk worden die in b en c nader ondervangen) vanwege het continuüm karakter van de betreffende vegetatietypen, toch valt er veel voor te zeggen een integrale analyse na te streven. Waar de techniek een dergelijke prestatie aankan, is het de moeite waard de resultaten ervan nader aan te duiden. Bij detaillering kunnen deze dan verder worden getoetst.

Het gaat er dus om de oecologische betekenis van de vijf eigenvectoren welke als assen in een multidimensionaal model kunnen worden gedacht, op te sporen. Daartoe zijn de vijf kolommen gerangschikt naar afnemende waarden van de ladingen der eigenvectoren. Per kolom is nagegaan in hoeverre de hoge positieve, respectievelijk de hoge negatieve ladingen binnen bepaalde primaire groepen vallen en dus de uitersten per kolom door bepaalde groepen van opnamen worden gekarakteriseerd. Het volgende blijkt dan:

1. De eerste kolom heeft niet direct iets met een bepaalde groep te maken.
2. Hoge *positieve* waarden in de tweede kolom betreffen voornamelijk opnamen uit de groepen:

00 (*Hippophae rhamnoides*)

09 (zoomvegetaties)

04 (*Hippophae rhamnoides* – *Ligustrum vulgare*)

Hoge *negatieve* waarden voornamelijk:

12 (*Betula cf pendula*-*Ligustrum vulgare*)

06 (*Crataegus monogyna* – *Rhamnus catharticus* – *Berberis vulgaris*)
 02 (*Crataegus monogyna*)

Hierin zien we een contrast tussen de eenvoudig gestructureerde droge pionierstruwelen enerzijds en de hooggestructureerde typen van vochtige humeuze gronden anderzijds.

3. Hoge *positieve* waarden in de derde kolom betreffen voornamelijk opnamen uit de groepen:

00 (*Hippophae rhamnoides*)
 03 (*Sambucus nigra*)

Hoge *negatieve* waarden voornamelijk:

07 (*Salix repens*)
 09 (zoomvegetaties)
 05 (zeer gemengd, middelhoog)

4. Hoge *positieve* waarden in de vierde kolom betreffen voornamelijk opnamen uit de groepen:

11 (*Hippophae rhamnoides* – *Salix repens*)
 12 (*Betula cf pendula*–*Ligustrum vulgare*)
 00 (*Hippophae rhamnoides*)

Hoge *negatieve* waarden voornamelijk:

06 (*Crataegus monogyna* – *Rhamnus catharticus* – *Berberis vulgaris*)
 09 (zoomvegetaties)

5. De vijfde kolom geeft geen duidelijk beeld meer. De ladingen zijn in het algemeen laag en sterk verdeeld over de groepen.

De verdeling van de ladingen binnen de kolommen 2, 3 en 4 is dus van dien aard dat steeds per kolom hoge positieve en hoge negatieve waarden bij bepaalde primaire groepen zijn geconcentreerd. Hoewel hier een zekere oecologische indicatie wel zichtbaar is, lijkt het beeld nog te globaal om er een nadere indeling van opnamen op te baseren.

Vervolgens kan worden nagegaan of binnen de primaire groepen een 'karakteristieke verdeling' van ladingen aanwezig is en welke opnamen sterk afwijkend van deze verdeling zijn. Daartoe zijn per kolom (alleen de kolommen 2, 3 en 4) de ladingen verdeeld in 5 categorieën, zodanig dat 15% van de opnamen (per primaire groep) in de categorie met de hoogste, respectievelijk de laagste ladingen werden ondergebracht, 30% in de middelste categorie en twee maal 20% in de daartussen gelegen categorieën; dus volgens:

categorie:	1	2	3	4	5
percentage opnamen:	15	20	30	20	15
code categorie:	--	-	0	+	++

Het beeld voor groep 00 (duindoorn) is dan ++ + 0
 voor groep 11 (vochtig struweel) - - ++

De ladingen werden daartoe tot 2 cijfers naar boven afgerond en op gemiddelde = 0 gestandariseerd. Voor de drie kolommen werd zo een frequentieverdeling van de ladingen verkregen en zijn verschillen tussen de primaire groepen en ook erbinnen aan te geven op grond waarvan men in principe verder kan indelen. Sterk afwijkende opnamen kunnen worden uitgeselecteerd. De resultaten

TABEL 2. Gemiddelden van de ladingen over de primaire groepen over de kolommen 2, 3, 4 en 5.

Groep	Kolom				
	2	3	4	5	n*
00 <i>Hippophae rhamnoides</i>	31	21	13	2	84
01 <i>Ligustrum vulgare</i>	4	3	- 4	-3	55
02 <i>Crataegus monogyna</i>	-19	9	-11	-3	79
03 <i>Sambucus nigra</i>	- 3	28	4	8	38
04 <i>Hippophae rhamnoides</i> - <i>Ligustrum vulgare</i>	15	- 1	2	7	62
05 gemengd, middelhoog	- 6	- 6	- 4	5	70
06 <i>Crataegus monogyna</i> - <i>Rhamnus catharticus</i> - <i>Berberis vulgaris</i>	-18	6	-15	7	48
07 <i>Salix repens</i>	17	-28	- 4	-6	43
08 <i>Salix repens</i> - <i>Ligustrum</i> <i>vulgare</i>	9	-11	4	-7	34
09 zoomvegetaties	15	-14	- 2	-5	76
10 <i>Rubus caesius</i>	14	-13	- 8	8	40
11 <i>Hippophae rhamnoides</i> - <i>Salix repens</i>	-12	-14	31	-2	70
12 <i>Betula cf pendula</i> - <i>Ligustrum vulgare</i>	-29	- 2	5	-9	53

*n = aantal opnamen

van deze berekening worden hier niet uitgebreid vermeld omdat ze eveneens nog slechts vrij globale indicaties geven.

Eenvoudiger dan het bovenstaande, maar in wezen weinig minder oriënterend is het, de gemiddelden van de ladingen per primaire groep voor de kolommen uit te rekenen. Tabel 2 geeft de hoogste en laagste gemiddelden vet gedrukt per primaire groep en geeft vooral voor de kolommen 2, 3 en 4, die de meeste oecologische indicatiewaarde hebben, een idee over de groepen als referentiepunten langs de 'assen':

bij de 2e kolom: hoog: 00 laag: 12
 3e kolom: hoog: 03 laag: 07
 4e kolom: hoog: 11 laag: 06

b. Frequentieverdeling, zeldzaamheid, groepen van soorten

b.1. Presentie van soorten in het materiaal

Het voorkomen van soorten met verschillende frequenties geeft informatie over hun gedrag binnen de struwelen als geheel; er zijn vele zeldzame soorten en weinig algemene met een tussengroep die het meest differentiërend werkt, wanneer men opnamen op grond van de soortencombinatie in groepen verdeelt. Het lijkt dus zinvol, alvorens met classificatie en ordinatiemethoden binnen of tussen groepen nader typen af te grenzen, een indruk te krijgen over zeldzaamheid en algemeenheid van soorten, zowel in het totale materiaal als binnen de afzonderlijke groepen. Tabel 3 geeft de frequentieverdeling van de presenties van

TABEL 3. Frequentieverdeling van de presenties van soorten.

Presentie	Aantal soorten
1- 75	284
76-150	43
151-226	13
227-301	9
302-376	7
377-451	5
452-526	2
527-602	2
603-677	1
678-752	0

50%

TABEL 4. De meest algemene soorten met hun presenties.

<i>Rubus caesius</i>	634	<i>Moehringia trinervia</i>	384
<i>Calamagrostis epigejos</i>	596	<i>Carex arenaria</i>	359
<i>Ligustrum vulgare</i>	583	<i>Eupatorium cannabinum</i>	336
<i>Crataegus monogyna</i>	496	<i>Poa pratensis</i>	331
<i>Hippophae rhamnoides</i>	464	<i>Rosa rubiginosa</i>	331
<i>Festuca rubra</i> var. <i>arenaria</i>	430	<i>Solanum dulcamara</i>	324
<i>Urtica dioica</i>	413	<i>Brachythecium rutabulum</i>	321
<i>Cynoglossum officinale</i>	404	<i>Senecio jacobaea</i>	319
<i>Rhamnus catharticus</i>	404		

TABEL 5. Aantal opnamen met respectievelijk 3, 4, 5, 6, 7, 8 en 12 zeldzame soorten per opname per primaire groep

Primaire groepen	n*	Aantal zeldzame soorten per opname							m*
		3	4	5	6	7	8	12	
00 <i>Hippophae rhamnoides</i>	84		1						1
01 <i>Ligustrum vulgare</i>	55								
02 <i>Crataegus monogyna</i>	79	1		1		1			3
03 <i>Sambucus nigra</i>	38	2	1						3
04 <i>Hippophae rhamnoides</i> - <i>Ligustrum vulgare</i>	62	4		1					5
05 Middelhoog - gemengd	70	3	1		1				5
06 <i>Crataegus monogyna</i> - <i>Rhamnus catharticus</i> <i>Berberis vulgaris</i>	48	1							1
07 <i>Salix repens</i>	43	2	1	1					4
08 <i>Salix repens</i> - <i>Ligustrum vulgare</i>	34	1	1						2
09 Zoomvegetaties	76	1	1		1				3
10 <i>Rubus caesius</i>	40	1				2			3
11 <i>Hippophae rhamnoides</i> - <i>Salix repens</i>	70	10	3	1	3	1	2		20
12 <i>Betula cf pendula</i> - <i>Ligustrum vulgare</i>	53	5	2	4				1	12

* n = aantal opnamen per groep.

* m = aantal opnamen met zeldzame soorten.

soorten in de 752 opnamen. Er zijn 10 klassen van steeds 10 % van de opnamen opgesteld.

De soorten, die in de eerste 10 % klasse vallen, 284 in getal, zullen we 'zeer zeldzaam' noemen. Wanneer men de grens van de zeer algemene soorten bij de 50 % klasse legt, dan vallen hier 10 soorten in; bij 60 %: 17 soorten. Deze soorten zijn met hun presenties in tabel 4 opgenomen.

Tabel 5 geeft per primaire groep het aantal opnamen met respectievelijk 3, 4, 5, 6, 7, 8 en 12 zeldzame soorten per opname en geeft aan in hoeverre er concentraties van zeldzame soorten in bepaalde groepen van opnamen voorkomen. Zeldzaam is hier 10 of minder dan 10 maal voorkomend. Dit betreft 180 soorten. (Er zijn geen opnamen met respectievelijk 9, 10 en 11 zeldzame soorten.)

Tabel 6 geeft de opnamen met respectievelijk 40-50, 50-60, 60-70, 70-80 en 80-90 soorten per opname per primaire groep (zie ook figuur 1) en de concentraties daarin van zeldzame soorten.

Duidelijk is dat lang niet alle opnamen met veel soorten ook veel zeldzame soorten hebben en dat niet alle opnamen met veel zeldzame soorten ook tevens een groot aantal soorten hebben.

TABEL 6. Aantal opnamen met respectievelijk 40-50, 50-60, 60-70, 70-80 en > 80 soorten per opname per primaire groep.

Primaire groepen	Aantal soorten per opname				
	40-50	50-60	60-70	70-80	> 80
00 <i>Hippophae rhamnoides</i>					
01 <i>Ligustrum vulgare</i>	4	2			
02 <i>Crataegus monogyna</i>	4	3			
03 <i>Sambucus nigra</i>	5	1			
04 <i>Hippophae rhamnoides</i> - <i>Ligustrum vulgare</i>	4	1			
05 Middelhoog - gemengd	5	6	1	1	
06 <i>Crataegus monogyna</i> - <i>Rhamnus catharticus</i> <i>Berberis vulgaris</i>		1	1		
07 <i>Salix repens</i>	6	3			
08 <i>Salix repens</i> - <i>Ligustrum vulgare</i>	7				
09 Zoomvegetaties	1				
10 <i>Rubus caesius</i>	6	1			
11 <i>Hippophae rhamnoides</i> - <i>Salix repens</i>	6	4		1	
12 <i>Betula cf pendula</i> - <i>Ligustrum vulgare</i>	11	3	2		1
Totaal:	59	25	4	2	1
Concentratie van zeldzame soorten:	8 × 3 z.s.	4 × 3 z.s.	1 × 6 z.s.	1 × 4 z.s.	1 × 12 z.s.
	1 × 4 z.s.	1 × 4 z.s.	1 × 3 z.s.	1 × 7 z.s.	
	1 × 5 z.s.	1 × 7 z.s.	2 × 0 z.s.		
	2 × 7 z.s.	19 × 0 z.s.			
	1 × 8 z.s.				
	46 × 0 z.s.				

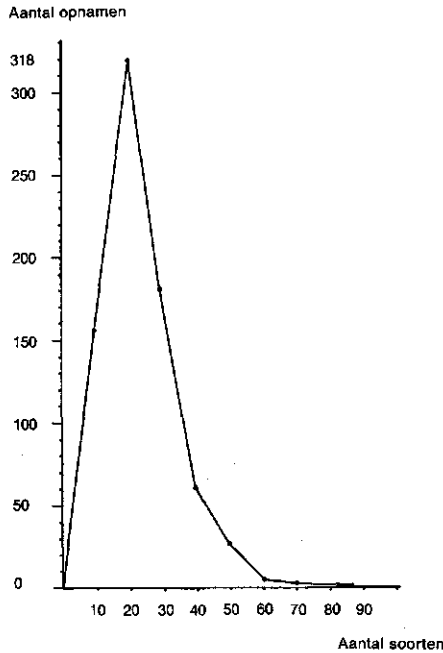


FIG. 1. Verdeling van de opnamen naar het aantal soorten per opname.

Om van de soorten die binnen het duinstruweelmateriaal (inclusief de zoom-vegetaties) zeldzaam zijn, na te gaan wat hun landelijke zeldzaamheid is, zijn alle soorten ondergebracht in de frequentieklassen volgens de florastatistieken van VAN DER MAAREL (1971). Zie tabel 7. Bovendien is hun verdeling over de socio-logisch-oecologische groepen in tabel 8 weergegeven.

TABEL 7. Verdeling van de fanerogamen over landelijke zeldzaamheidsklassen volgens Florastatistiek (VAN DER MAAREL, 1971).

Zeldzaamheids- klasse	Gem. aantal uurhokken	Omschrijving	Aantal soorten fanerogamen
1	2	uiterst zeldzaam	1
2	6	zeer zeldzaam	2
3	18	zeldzaam	13
4	48	vrij zeldzaam	37
5	121	vrij algemeen	48
6	279	algemeen	50
7	540	algemeen	67
8	927	zeer algemeen	53
9	1423	zeer algemeen	49
totaal			320

TABEL 8. Verdeling van de fanerogamen over de sociologisch-oecologische groepen volgens Florastatistiek (VAN DER MAAREL, 1971).

Soc.oec. groep	Omschrijving	Aantal soorten
1m	Rotsplanten	1
1a	Onkruiden	6
1b	Soorten van droge ruigten	42
2a	Waterplanten	0
2b	Oeverplanten	4
3a	Schorreplanten	2
3b	Strand- en zeeduinplanten	6
4a	Soorten van droge graslanden	43
4b	Soorten van vochtige graslanden	30
5a	Soorten van schraallanden en kalkmoerassen	26
5b	Soorten van natte contact- en storingsmilieu's	23
6a	Veen- en venplanten	0
6b	Soorten van heiden en veenbossen	8
7a	Soorten van laagvenen en laagveenstruwelen	17
7b	Soorten van moerassen, moerasbossen en bronnen	24
8a	Zoom- en struweelplanten van kalkrijke bodem	19
8b	Zoom- en struweelplanten van voedselrijke bodem	37
9a	Bosplanten van kalkrijke of voedselarme bodem	21
9b	Bosplanten van voedselrijke bodem	11
Totaal:		320

Hierna is nagegaan hoe de frequentieverdeling van de soorten is binnen de dertien primaire groepen. In tabel 9 zijn (groepen van) soorten, die karakteristiek zijn voor bepaalde (combinaties van) primaire groepen, opgenomen. Deze verdeling laat zien dat bepaalde soorten meer in bepaalde primaire groepen voorkomen dan in andere. Het kan betekenen dat ze ook oecologisch nauw verwant zijn, maar dit hoeft niet altijd het geval te zijn.

b.2. Groepen van differentiërende soorten binnen het struweelmateriaal

In het algemeen is het zo, dat de differentiërende soorten in een tabel behoren tot de middelfrequente soorten, d.w.z. noch zeer algemeen, noch zeer zeldzaam zijn. Er zijn 60 middelfrequente soorten uit het totaal van 366 soorten geselecteerd, die meer dan 75 maal voorkomen. Omdat de soorten die zeer veel voorkomen toch voor het totaal en in zekere zin vooral voor de primaire groepen karakteristiek zijn, zijn er van de 17 meest algemene soorten (tabel 4) nog 11 bij de 62 andere gevoegd. (Dit zijn: *Festuca rubra* var. *arenaria*, *Urtica dioica*, *Cynoglossum officinale*, *Rhamnus catharticus*, *Moehringia trinervia*, *Carex arenaria*, *Eupatorium cannabinum*, *Poa pratensis*, *Rosa rubiginosa*, *Solanum dulcamara* en *Brachythecium rutabulum*.)

Met deze 73 soorten is nu een correlatieonderzoek gedaan teneinde na te gaan of hier min of meer duidelijke groepen van soorten in te onderscheiden zijn. Er is daartoe van de 73 soorten een correlatiematrix opgesteld, als correlatie-coëfficiënt is gebruikt: $10X$. ($X = r \sqrt{N}$, waarin r is de gewone correlatie-coëfficiënt en N = aantal soorten. In de geordende correlatiematrix komen dan op het oog

TABEL 9. Groepen van soorten die karakteristiek zijn voor bepaalde (combinaties van) primaire groepen.

Groep 1	<i>Ammocalamagrostis baltica</i> ; <i>Erodium glutinosum</i> ; <i>Myosotis ramosissima</i> ; <i>Sonchus arvensis</i> ; <i>Brachythecium albicans</i> ; <i>Ceratodon purpureus</i> ; <i>Tortula ruraliformis</i> ; <i>Senecio sylvaticus</i> .
Groep 1 + 5	<i>Ammophila arenaria</i> ; <i>Cardamine hirsuta</i> ; <i>Viola tricolor</i> spp. <i>curtisii</i> .
Groep 1 + 10	<i>Sedum acre</i> ; <i>Veronica arvensis</i> ; <i>Cerastium semidecandrum</i> ; <i>Erodium cicutarium</i> spp. <i>dunense</i> ; <i>Phleum arenarium</i> .
Groep 6	<i>Centaurea pratensis</i> ; <i>Galium aparine</i> ; <i>Galium mollugo</i> ; <i>Tragopogon pratensis</i> .
Groep 8	<i>Rosa pimpinellifolia</i> ; <i>Viola canina</i> ; <i>Dicranum scoparium</i> .
Groep 10	<i>Cerastium holosteoides</i> ; <i>Sagina nodosa</i> ; <i>Cladonia chlorophaea</i> var. <i>pyxidata</i> .
Groep 8 + 10	<i>Carlina vulgaris</i> ; <i>Hieracium pilosella</i> ; <i>Luzula campestris</i> ; <i>Polygala vulgaris</i> ; <i>Viola rupestris</i> .
Groep 12	<i>Angelica sylvestris</i> ; <i>Calystegia sepium</i> ; <i>Carex flacca</i> ; <i>Carex trinerervis</i> ; <i>Centaureum littorale</i> ; <i>Epipactis palustris</i> ; <i>Equisetum palustre</i> ; <i>Phragmites australis</i> ; <i>Pulicaria dysenterica</i> ; <i>Salix purpurea</i> ; <i>Calamagrostis canescens</i> .
Groep 13	<i>Alnus glutinosa</i> ; <i>Betula pubescens</i> ; <i>Listera ovata</i> ; <i>Lysimachia vulgaris</i> ; <i>Populus tremula</i> ; <i>Quercus robur</i> ; <i>Symphytum officinale</i> ; <i>Lophocolea heterophylla</i> .
Groep 12 + 13	<i>Betula pendula</i> ; <i>Galium palustre</i> ; <i>Galium uliginosum</i> ; <i>Hydrocotyle vulgaris</i> ; <i>Lycopus europaeus</i> ; <i>Potentilla erecta</i> ; <i>Prunella vulgaris</i> ; <i>Pyrola rotundifolia</i> ; <i>Ranunculus acris</i> ; <i>Ranunculus repens</i> ; <i>Salix cinerea</i> ; <i>Valeriana officinalis</i> .
Groep 3 + 13	<i>Viola riviniana</i> .
Groep 3 + 6 + 13	<i>Glechoma hederacea</i> ; <i>Ajuga reptans</i> ; <i>Rosa canina</i> .
Groep 3 + 12 + 13	<i>Cirsium palustre</i> ; <i>Mentha aquatica</i> ; <i>Scutellaria galericulata</i> ; <i>Viburnum opulus</i> .

vijf groepen naar voren, waar binnen de soorten hoge correlaties vertonen. Vier zijn redelijk duidelijk en één onduidelijk te interpreteren (groep 5). De groepen van soorten zijn weergegeven in tabel 10.

In groep 1 treffen we een aantal kensoorten van droge graslanden aan; in groep 2 soorten van nitraatrijke milieus; in groep 3 soorten van vochtige standplaatsen; in groep 4 winterannuellen van juist niet meer sterk stuivend zand. Het blijkt dat deze verdeling van soorten nogal onafhankelijk van de struiksoorten is. Op dit aspect, evenals op de nadere oecologische interpretatie zal in hoofdstuk 5 nader worden ingegaan.

Nu op deze wijze groepen van middelfrequente soorten gevormd zijn, kan worden onderzocht hoe deze groepen van soorten over de primaire groepen van opnamen zijn verdeeld. Daarnaast zijn de primaire groepen in subgroepen onderverdeeld, waarvoor één van de soortengroepen van tabel 10 karakteristiek is.

Afwijkende opnamen, die niet in één van deze subgroepen passen komen aldus voor de dag. Deze afwijkende opnamen zijn bovendien vergeleken met opnamen die in de factoranalyse van de 752 opnamen (zie 4.2.2.a) afwijkende ladingen hadden. Op grond hiervan zijn 18 opnamen uit de verzameling verwij-

TABEL 10. Vijf groepen van soorten op grond van correlatiematrix van 73 soorten.

Groep 1.	Galium verum Thymus pulegioides Festuca rubra var. arenaria Luzula campestris Polygala vulgaris Lotus corniculatus Pseudoscleropodium purum Viola hirta Veronica chamaedrys Plantago lanceolata Taraxacum cf. officinale Hypnum cupressiforme Salix repens Carex arenaria Veronica officinalis Cerastium holosteoides Poa pratensis Cerastium arvense Achillea millefolium	Groep 2.	Urtica dioica Moehringia trinervia Bryonia dioica Rhamnus catharticus Sambucus nigra Solanum dulcamara Mnium undulatum Brachythecium rutabulum Geranium robertianum Dryopteris filix-mas Cynoglossum officinale Polygonatum odoratum Rosa canina Ribes rubrum Poa trivialis Myosotis arvensis Galium aparine Amblystegium serpens
Groep 3.	Eupatorium cannabinum Cirsium palustre Mentha aquatica Viola riviniana Ajuga reptans Betula cf. pendula Lonicera periclymenum Prunella vulgaris Viburnum opulus Vicia cracca Galium uliginosum Potentilla reptans Fragaria vesca Valeriana officinalis Agrostis stolonifera	Groep 4.	Myosotis ramosissima Sedum acre Cerastium semidecandrum Veronica arvensis Brachythecium albicans Arenaria serpyllifolia Senecio jacobaea Cardamine hirsuta Stellaria media ssp. pallida Bryum capillare
		Groep 5.	Lophocolea bidentata Holcus lanatus Rosa rubiginosa Inula conyza

derd en is met 736 opnamen verder gewerkt. In tabel 11 is weergegeven het gemiddelde percentage soorten per soortsgroep, verdeeld over de primaire groepen en tevens van het totaal.

Vet gedrukt zijn die percentages, die duidelijk boven het gemiddelde in het totale materiaal liggen. Zowel de aantallen soorten als de percentages moeten wel met de nodige voorzichtigheid gehanteerd worden: de aantallen zijn soms klein en nogal wisselend. Om een ruimtelijk beeld te krijgen van de verschillen tussen de primaire groepen voor wat betreft het aandeel der soortsgroepen is in figuur 2 de positie der primaire groepen op drie assen weergegeven. Dit ruimtelijk beeld is te vergelijken met de tweede as uit het hierna te bespreken ordinatie-model (zie 4.2.2.c).

Ten aanzien van de verdeling in subgroepen rijst de vraag of de subgroepen eveneens significant van elkaar verschillen en of de verschillen tussen de sub-

TABEL 11. Gemiddeld percentage soorten per soortgroep, verdeeld over de primaire groepen.

primaire groep	Soortsgroep				
	1	2	3	4	n*
00 <i>Hippophae rhamnoides</i>	26	27	3	34	78
01 <i>Ligustrum vulgare</i>	27	32	12	14	54
02 <i>Crataegus monogyna</i>	15	48	15	6	79
03 <i>Sambucus nigra</i>	11	51	7	13	38
04 <i>Hippophae rhamnoides</i> – <i>Ligustrum vulgare</i>	37	24	8	14	61
05 Middelhoog gemengd	28	33	15	5	70
06 <i>Crataegus monogyna</i> – <i>Rhamnus catharticus</i> – <i>Berberis vulgaris</i>	18	52	9	5	48
07 <i>Salix repens</i>	54	13	10	9	41
08 <i>Salix repens</i> – <i>Ligustrum vulgare</i>	34	21	15	16	34
09 Zoomvegetaties	40	19	13	14	76
10 <i>Rubus caesius</i>	46	23	7	9	39
11 <i>Hippophae rhamnoides</i> – <i>Salix repens</i>	20	19	40	4	70
12 <i>Betula cf pendula</i> – <i>Ligustrum vulgare</i>	12	36	36	3	48
Totaal gemiddeld	28	30	15	12	736

*n = aantal opnamen

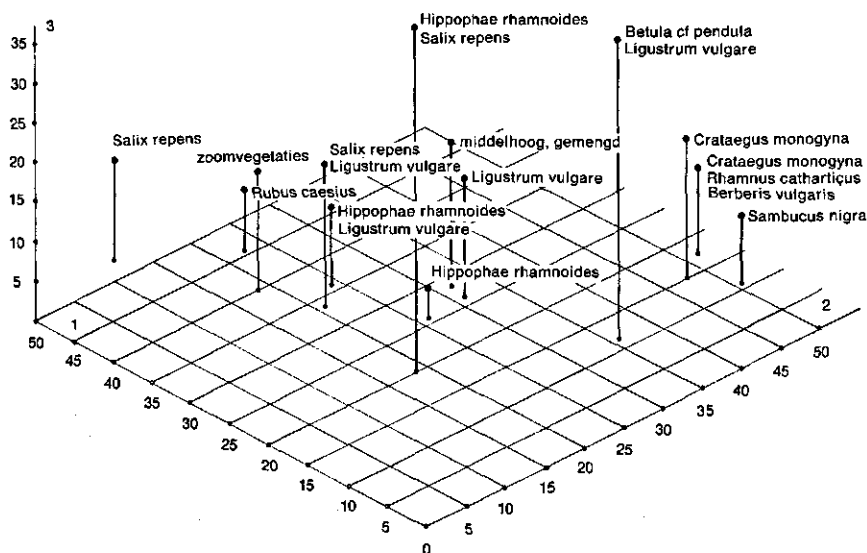


FIG. 2. Ruimtelijk model van de onderlinge posities van de 13 primaire groepen. Op de assen is uitgezet het aandeel van de eerste drie soortengroepen van 73 middelfrequente soorten.

groepen groter of kleiner zijn dan de verschillen tussen de primaire groepen. Vanwege de toenemende foutenbronnen bij de kleinere aantallen en de kleinere verschillen is hier niet verder op ingegaan, waarmee de grenzen van de kwantitatieve mogelijkheden in deze richting zijn bereikt.

c. Ordinatie van 85 'typen' (groepen van opnamen)

De verdeling van de primaire groepen in subgroepen, het bepalen van de onderlinge relaties daarvan en het rangschikken van deze subgroepen in één totaal-beeld is met de onder b. aangegeven mogelijkheden niet voldoende uit te voeren. Met behulp evenwel van de onder b. uitgewerkte gegevens is het eenvoudiger en door zoveel mogelijk vooranalyse gesteund, om de 'klassieke' tabellen van opnamen te produceren. Er is daarbij als volgt te werk gegaan:

1. Naast de 73 geselecteerde soorten, waarvan onder b. is gesteld dat ze van relatief grote betekenis zijn voor de differentiatie in het totale opnamemateriaal, zijn nog eens 104 soorten daarbij gevoegd tot een 'standaardlijst' van soorten, welke in alle tabellen een vaste volgorde hebben gekregen. Bij de selectie van deze 104 soorten hebben de volgende overwegingen een rol gespeeld:

- alle struikvormige houtige gewassen zouden in de lijst moeten worden opgenomen, het gaat immers om struwelen, uitgezonderd de zeer zeldzame (zie het volgende punt);
- de zeer zeldzame soorten zouden in de addenda moeten worden opgenomen; zij zullen niet vaak een differentiërende rol spelen, tenzij ze geconcentreerd voorkomen, bijvoorbeeld in één primaire groep. Alle $360 - 180 = 180$ soorten die minder dan 11 maal voorkomen zijn als zeer zeldzaam beschouwd. (Hieronder zijn nog 13 struiken, onder andere kardinaalsmuts (*Euonymus europaeus*), rode kamperfoelie (*Lonicera xylosteum*) en zwarte bes (*Ribes nigrum*). 62 opnamen zijn bij nadere selectie op grond van vooral waarschijnlijk onvolledigheid weggelaten.

2. Met behulp van deze standaardlijst zijn $736 - 62 = 674$ opnamen in 85 'typen' geplaatst. De 'primaire groepen', gevormd op grond van de dominante struiksoorten, werden daarbij als uitgangspunt genomen. Op de rol van de dominante soorten bij de vegetatie-indeling wordt later teruggekomen. Groep 07 en 08, respectievelijk de *Salix repens*-struwelen en *Salix repens-Ligustrum vulgare*-struwelen zijn samengevoegd. Een aantal opnamen is op grond van de soortensamenstelling in andere primaire groepen terechtgekomen. De 85 'typen' omvatten drie tot vijftien opnamen, gemiddeld zeven.

3. De 85 'typen' zijn vervolgens tot een vereenvoudigde tabel¹ teruggebracht, waarbij volgens $x_a = p_a \cdot GS/n^2$ één waarderingscijfer voor presentie binnen het 'type' en gemiddelde bedekking werd gegeven (p_a = aantal malen dat soort a per

¹ Deze tabel is niet opgenomen omdat de eindtabel van hoofdstuk 7 in principe dezelfde informatie bevat, alleen anders gerangschikt. De oorspronkelijke tabel is te raadplegen bij de Vakgroep Natuurbeheer, Landbouwhogeschool, Wageningen, en zal verder in de tekst worden aangeduid als tabel a.

type voorkomt; *G.S.* = gecombineerde schatting, waarbij de Braun-Blanquet bedekkingswaarden als zodanig zijn overgenomen en voor het symbool *x*, (weinig voorkomend met geringe bedekking) steeds $\frac{1}{2}$ is geteld. *n* = aantal opnamen per type. Tabel a omvat nog 140 soorten. 45 soorten zijn door de bewerking uitgevallen, maar bij de toetsing van de typen weer in aanmerking genomen.

4. Tabel a vormt het uitgangsmateriaal voor de ordinantie, die ten doel heeft de verschillen tussen de 'typen' in een multidimensionaal model vast te leggen. Deze is uitgevoerd volgens het standaardprogramma, ontwikkeld door de Afdeling Mathematische Psychologie en zoals gebruikt door de Afdeling Geobotanie van de Katholieke Universiteit Nijmegen (zie o.a. VAN DER MAAREL, 1969).

Het programma omvat:

- het berekenen van de dissimilariteitsmatrix. Als maat is gekozen D/n , waarbij D de Euclidische afstand voorstelt en n het aantal opnamen in de tabel. D volgt uit $\sqrt{(x_i - y_i)^2}$; $(x_i - y_i)$ is het verschil tussen de scores van de soort i in opnamen x en y .
- het berekenen van principale componenten op basis van de dissimilariteitsmatrix.
- het berekenen van de coördinaten der 85 typen op deze principale componenten.
- het afdrukken van tweedimensionale diagrammen met de opnamen in posities bepaald door de coördinatiewaarden op twee dimensies.

Op deze wijze is ordinatie I uitgevoerd. Door de aard van de onder 3 genoemde formule werkt de dominantie van de struiksoorten nog vrij sterk door in het beeld dat de assenparen in deze ordinatie opleveren. Maar juist dit model is juist daarom geschikt om de onderlinge positie in het model en ook in oecologische zin van de struiksoorten, die de struwelen in eerste instantie bepalen, nader te bekijken. Mogelijk is hier één en ander omtrent de oecologische verschillen tussen deze soorten af te leiden. Hierop zal in hoofdstuk 5 worden ingegaan. We zullen nu eerst aandacht aan de rangschikking van de typen besteden. Om de dominantie van de struiksoorten minder te laten wegen is ook een tweede ordinatie uitgevoerd, waarbij de scores van de soorten (0-5,0) zijn getransformeerd in een 0-9 schaal. De eerste vier vectoren (dimensies) omvatten gezamenlijk 54% van de totale variatie in het materiaal bij de eerste ordinatie, 48% bij de tweede. Deze eerste vier dimensies zijn paarsgewijs tegen elkaar uitgezet in de figuren 3 en 4 (ordinatie I, assen 1-2, 3-4) en 5 en 6 (ordinatie II, assen 1-2, 3-4). Hieruit kan worden afgeleid hoe de 85 typen ten opzichte van elkaar zijn gerangschikt. Eerst wordt samengevat hetgeen uit de figuren van de eerste ordinatie volgt, daarna zullen de wijzigingen die daarop door de tweede worden gemaakt worden besproken.

- Langs de eerste as zijn de struwelen gerangschikt volgens de reeks *Hippophae rhamnoides/Hippophae rhamnoides-Ligustrum vulgare/zoomvegetaties/gemengd middelhoog/Crataegus monogyna-Rhamnus catharticus-Berberis vulgaris*.

Deze reeks komt globaal overeen met de zonering volgens de macrogradiënt van zee naar binnenduin en is te vergelijken met de eerste as van het eerder ge-

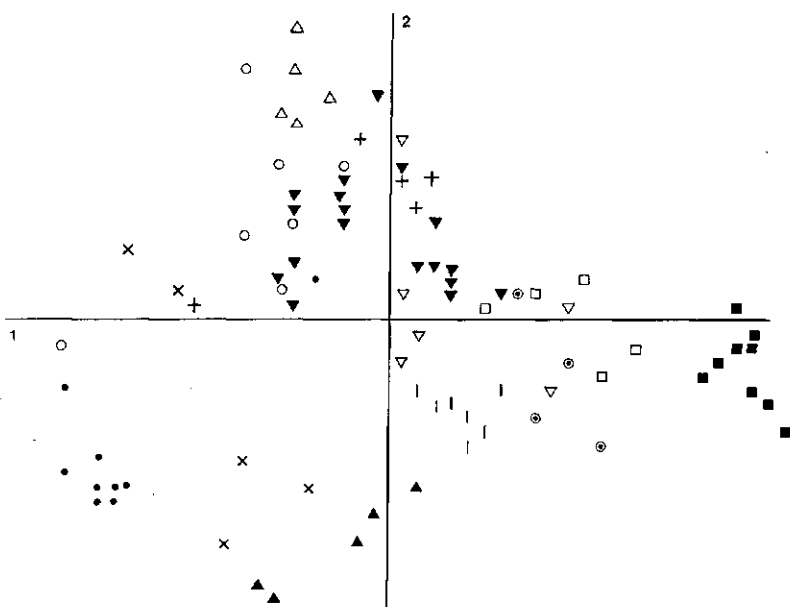


FIG. 3. Ordinatie I, assenpaar 1-2.

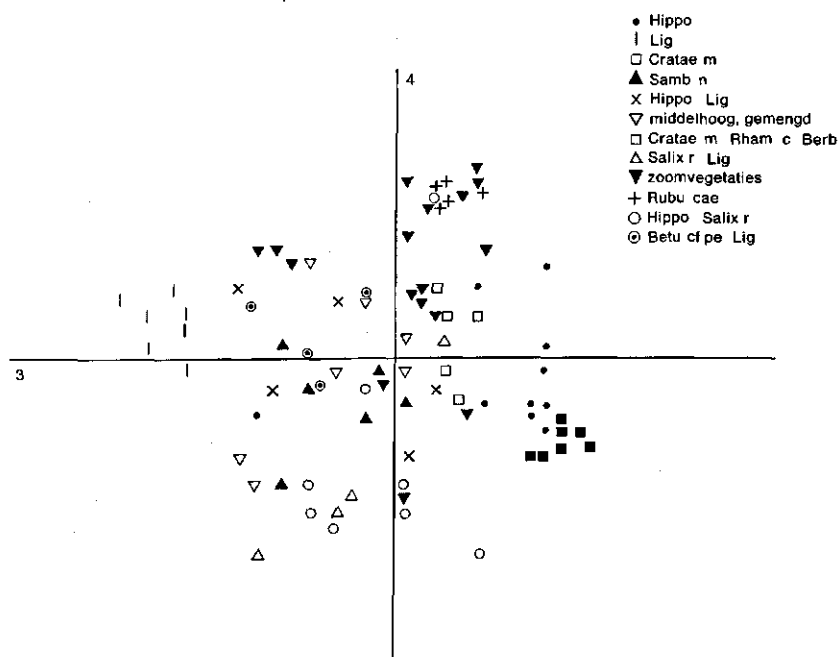


FIG. 4. Ordinatie I, assenpaar 3-4.

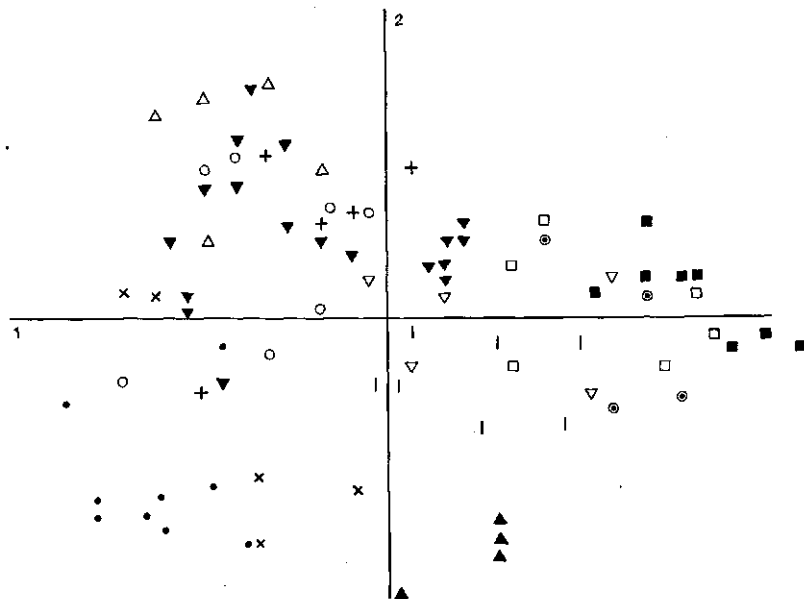


FIG. 5. Ordinatie II, assenpaar 1-2.

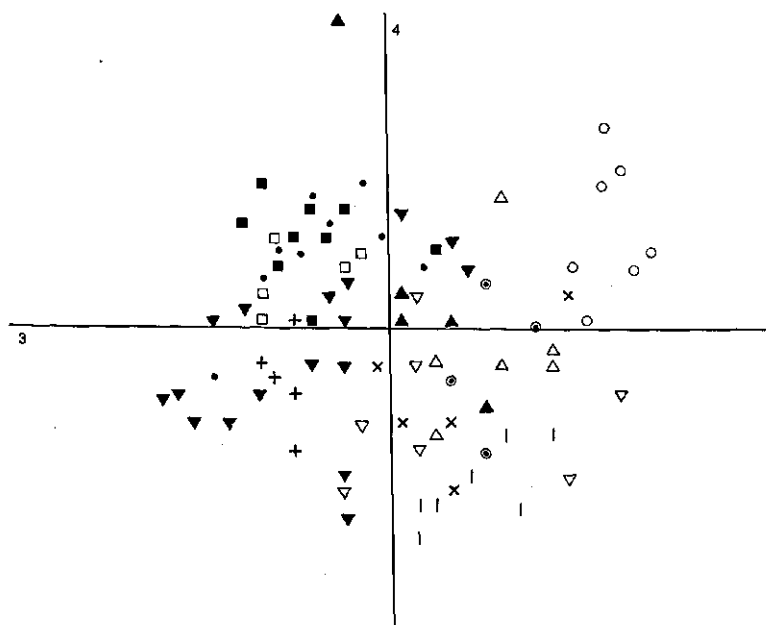


FIG. 6. Ordinatie II, assenpaar 3-4.

publiceerde ordinatiemodel van duinstruwelen (SLOET VAN OLDRUITENBORGH & ADRIANI, 1971).

2. Langs de tweede as is de reeks: *Sambucus nigra*/zoomvegetaties/*Salix repens* te herkennen. Ook deze reeks kwam voor in het eerder gepubliceerde model maar daar langs de derde as. Deze is toen geïnterpreteerd als een reeks die variatie in humusafbraak en -opbouw vertegenwoordigt.
 3. Op de derde as bevindt zich als ene uiterste de groep van *Ligustrum vulgare* struwelen. Aan het andere liggen de *Hippophae* en *Crataegus* struwelen (de referentiepunten van de eerste as) dicht bij elkaar. Voor de interpretatie hiervan wordt verwezen naar hoofdstuk 5.
 4. De vierde as vertoont een beeld dat op dit moment nog niet gemakkelijk te interpreteren valt. Eén uiteinde wordt gevormd door de *Rubus caesius*- en in mindere mate de zoomvegetaties, het andere door de *Salix repens* struwelen. Bij vergelijking met de tweede as valt op, dat de zoom- en *Rubus caesius*-vegetaties dáár dicht bij de *Salix* struwelen liggen, op de vierde as er juist ver van af.
 5. Opvallend is dat er geen duidelijke vochtgradiënt op enige as aanwijsbaar is, hoewel toch de groepen 11 en 12 een aantal plantensoorten van vochtiger milieus herbergen. Waarschijnlijk is hier de overheersende rol van de soorten, die tot dominantie kunnen komen en die in het algemeen een grote vochtamplitudo hebben, van invloed.
 6. In het algemeen zijn de primaire groepen ook in het ordinatiemodel goed terug te vinden. Enkele 'typen' zouden beter in andere groepen kunnen worden geplaatst en er zijn enkele overgangstypen tussen de groepen aan te wijzen. Het vermoeden bestaat, dat de bedekking van de dominante soorten door de wijze van berekening van de samengestelde tabel een relatief grote rol heeft gespeeld. Dit in aanmerking nemend zijn de volgende correcties op de groeppenindeling dan zinvol:
 - type 26 in te delen bij groep 01 (*Ligustrum vulgare*)
 - type 44 in te delen bij groep 02 (*Crataegus monogyna*)
 - type 59 en 80 in te delen bij groep 07 + 08 (*Salix repens*).Alleen groep 05 (gemengd middelhoog struweel) is steeds nogal verspreid. Deze wordt dan ook opgesplitst en verdeeld over de daarvoor in aanmerking komende groepen.
- Overgangstypen zijn:
- type 71 tussen groep 10 (*Rubus caesius*) en 04 (*Hippophae rhamnoides* - *Ligustrum vulgare*)
 - type 78 tussen groep 00 (*Hippophae rhamnoides*) en 07 + 08 (*Salix repens*).
- Verder valt, vooral in het assenpaar 1-2, de groep 04 uiteen in 2 subgroepen:
- a) 21, 24, 25, waarin wel Vlier (*Sambucus nigra*) en geen Kruipwilg (*Salix repens*) voorkomt en
 - b) 22, 23, waarin geen Vlier en wel Kruipwilg voorkomt.

Vergelijking van het eerste met het tweede ordinatiemodel, waarbij de typen in hun totale soortensamenstelling het best zijn gerangschikt, geeft het volgende te zien:

1. De volgordes van de typen op de eerste en tweede as komen overeen met die in het eerste model. In het tweede model zijn ze als het ware iets meer in elkaar geschoven.
2. De derde as heeft als referentie 'wolken', enerzijds de (*Hippophae*-) *Salix*-struwelen (groep 11 en 07 + 08) en anderzijds de *Hippophae*-struwelen, de *Crataegus*- en *Crataegus-Rhamnus-Berberis*-struwelen en de *Rubus caesius*- en zoomvegetaties. Zoal ergens dan komt hierin de vochtgradiënt tot uitdrukking. De derde as van dit model is duidelijk anders dan die van het eerste model.
3. De vierde as heeft – zij het onduidelijk – als referentiepunten enerzijds de *Hippophae* – *Salix*-struwelen, met niet ver daarvandaan de *Hippophae*- en hoge struwelen, anderzijds de *Ligustrum*-struwelen. In het eerste model werd deze laatste referentie 'wolk' ingenomen door de *Rubus caesius*-vegetaties. De interpretatie van deze as is onduidelijk.
4. In de combinatie van tweede en derde as komt de rangschikking tussen enerzijds de *Hippophae*- en *Sambucus*-struwelen, anderzijds de droge en vochtige salic-struwelen tot uiting, nog sterker dan in de combinatie van de eerste en tweede as.

In de tabellen 12, 13 en 14 (p. 28 e.v.) zijn de 'typen' gerangschikt volgens de diagonalen van de assenparen 1–2 en 3–4 (ordinatie II). Het blijkt dat bij het paarsgewijs intekenen van de principale componenten de rangschikking van de 'individuen' (in dit geval de 'typen') in werkelijkheid volgens de diagonaal tot uiting komt. Niet alle 85 'typen' zijn in deze tabellen opgenomen maar alleen degene die betrekkelijk dicht bij de diagonalen gelegen zijn. De tabellen vertonen het beeld van klassieke vegetatietabellen en kunnen voor de uiteindelijke synthese (hoofdstuk 7) gebruikt worden.

Beide ordinaties geven aanknopingspunten voor nadere uitwerking:

Het eerste ordinatiemodel door de duidelijker positie van de struiksoorten ten opzichte van elkaar door de rol van de dominantie in de bewerking, het tweede door de fijnere differentiatie met behulp van de begeleidende soorten. Omdat te verwachten is dat het gedrag en de onderlinge betrekkingen van de hoofdsorten van doorslaggevend belang zijn voor het gehele complex van de struweelbegroeiingen, wordt in het volgende hoofdstuk de oecologie van de struiken besproken. In hoofdstuk 7 zal met behulp daarvan op de syntaxonomische plaats worden ingegaan.

4.3. DISCUSSIE

Computerbewerking van zeer gedifferentieerd materiaal

In hoofdstuk 4.2.2. (a en b) is aangegeven welke eenvoudige berekeningen zinvol kunnen worden gebruikt om via presentie- en frequentieverdelingen, zeldzaamheidsbepalingen en correlatie van soorten een globale, op kwantitatieve gegevens gebaseerde indeling van het materiaal in typen te verkrijgen. Op deze wijze zijn groepen van soorten samen te stellen en zijn tevoren opgestelde groe-

pen van opnamen te toetsen, respectievelijk groepen van opnamen op grond van het voorkomen van groepen van soorten.

Daar, waar de inwendige heterogeniteit van het materiaal zo mee gaat spelen, dat met déze benadering via aantallen en percentages de zin van de bewerking gaat verdwijnen, moeten andere wegen worden bewandeld.

Aangezien het mantel-zoom-complex in ons klimaatgebied tot de meest ingewikkelde systemen behoort zal het resultaat van bovengenoemde benadering beperkt zijn. Dat is ook gebleken. Bij de ordinatie (4.2.2. c) komt dit probleem in wezen opnieuw aan de orde. Classificatie en ordinatie methoden voor vegetatie-indeling zijn door WHITTAKER (1973) uitvoerig uiteengezet. Op grond van velerlei ervaring valt de keuze daartussen bij ingewikkelde en/of onbekende systemen in eerste instantie op ordinatie. Het is een groot gemak, wanneer daar eenmaal een standaard computerprogramma voor ontwikkeld is, aangezien het vooral bij grote aantallen soortenrijke opnamen ondoenlijk is met de hand de hiervoor nodige berekeningen uit te voeren. Bij ordinatie worden echter evenzeer niveaus gekozen, waarop het materiaal als inwendig homogeen wordt beschouwd. Het hier gekozen niveau is dan: 85 'typen', ontstaan door ordening van opnamen op de klassieke manier (vegetatietabellen) maar met aanzienlijke hulp van allerlei voorwerk uit de eerdere berekeningen, met 185 soorten. Dit betekent een grote reductie van het aantal eenheden, van 752 opnamen tot 85 'typen'. Enerzijds is echter dit aantal nog zeer groot vergeleken bij de struweel-syntaxa die volgens WESTHOFF & DEN HELD (1969) in het onderzoeksgebied kunnen worden verwacht. Anderzijds is de bewerking geschied op basis van ongeveer slechts 50 % van de soorten. Bij de niet gebruikte soorten zijn er verscheidene, zoals Kardinaalsmuts (*Euonymus europeus*), die bij de karakterisering van duinstruwelen goed gebruikt zouden kunnen worden.

Het is duidelijk dat de pragmatische keuze van dit niveau al verantwoord is als er iets meer dan het tot dusver bekende uit het resultaat kan worden afgeleid. Hoeveel dat moet zijn is een kwestie van normen (wetenschappelijke, financiële). Bovendien wordt dit 'anderzijds' beperkt door de aard van het materiaal zelf en de kennis die de onderzoeker op andere wijze heeft verworven, waardoor interpretatie mogelijk is. (De computer blijft tenslotte een hulpmiddel.)

Er is in dit onderzoek in principe gestreefd naar een overzicht van alle duinstruwelen, echter met een belangrijk accent op de oecologie van de struiksoorten. Het nu beschikbare opnamemateriaal biedt daarvoor ook wel een redelijke garantie. Het is natuurlijk mogelijk om voor allerlei kleinere groepen, bijvoorbeeld de primaire groepen of combinaties daarvan eenzelfde bewerking toe te passen, eventueel zelfs met afzonderlijke opnamen. Dan zal meer informatie beschikbaar komen over de begeleidende soorten (kruiden en mossen) die binnen de oecologische amplitudo van de struiksoorten differentiaties aangeven.

TABEL 12. Rangschikking van 33 'typen' volgens de eerste as van ordinatiemodel II¹.

	Nr. type:	6	4	3	9	8	21	51	71	10	24	25
	Groep	00	00	00	00	00	04	09	10	01	04	04
Soort												
<i>Ammophila arenaria</i>	25	4							2			
<i>Sonchus arvensis</i>	6											
<i>Cerastium semidecandrum</i>		7	7					3				
<i>Cardamine hirsuta</i>		4	4		2	8						
<i>Phleum arenarium</i>		2	2					2		2		
<i>Myosotis ramosissima</i>		6	7		5	5		2		4		
<i>Tortula ruralis</i> var. <i>ruraliformis</i>		6	4							6		
<i>Brachythecium albicans</i>		3	3					3		2		
<i>Ceratodon purpureus</i>		4	4							4		
<i>Veronica arvensis</i>		2	2		3			3				
<i>Sedum acre</i>								6		4		
<i>Erigeron canadense</i>					2			2				
<i>Carex arenaria</i>		7	5					4	17	2	4	
<i>Polypodium vulgare</i>								3	12			
<i>Stellaria media</i> spp. <i>pallida</i>		3				6						
<i>Hippophae rhamnoides</i>	43	44	39	45	45	33	8	27			28	22
<i>Taraxacum spec.</i>		2	2		2	2	2					
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i>		12	19		4	2	6	3	3		9	
<i>Festuca rubra</i> var. <i>arenaria</i>	17	13	9			9	6	17	5	6	10	
<i>Poa pratensis</i>			3	3				6				
<i>Calamagrostis epigejos</i>		6	7	9	25	2	11	8	2			
<i>Senecio jacobea</i>	2		6		5	5	3		2		3	
<i>Cynoglossum officinale</i>	4	8	4	5	11	4	3	5			4	
<i>Rubus caesius</i>		4		11	2		4	42			20	15
<i>Solanum dulcamara</i>	3	4	5	3	5			7				2
<i>Ligustrum vulgare</i>					2	5	31	3	4	49	21	35
<i>Bryonia dioica</i>						4						5
<i>Urtica dioica</i>					5	5	2		2			7
<i>Moeblingia trinervia</i>						6			2			
<i>Brachythecium rutabulum</i>						3			7			3
<i>Lophocolea bidentata</i>					5							
<i>Sambucus nigra</i>							2		2		6	5
<i>Myosotis arvensis</i>						2						
<i>Rhamnus catharticus</i>						2						
<i>Dryopteris filix-mas</i>						2						
<i>Polygonatum odoratum</i>												
<i>Geranium robertianum</i>								6				
<i>Asparagus officinalis</i>									6		6	
<i>Salix repens</i>									2		3	3
<i>Galium verum</i>										6		
<i>Plantago lanceolata</i>											5	
<i>Rosa rubiginosa</i>											3	
<i>Amblystegium serpens</i>											15	16
<i>Mnium affine</i>												
<i>Crataegus monogyna</i>												
<i>Eupatorium cannabinum</i>												
<i>Lonicera periclymenum</i>												
<i>Betula cf pendula</i>												
<i>Mnium undulatum</i>												

TABEL 12 (vervolg)

Nr. type:	6	4	3	9	8	21	51	71	10	24	25
Groep	00	00	00	00	00	04	09	10	01	04	04

Soort

Cirsium palustre
Viola hirta
Viola riviniana
Ajuga reptans
Potentilla reptans
Vicia cracca
Pseudoscleropodium purum
Veronica chamaedrys
Ribes rubrum
Berberis vulgaris
Rosa canina
Cirsium arvense
Mentha aquatica
Galium aparine
Ranunculus repens
Inula conyza
Holcus lanatus
Galium uliginosum
Viburnum opulus
Glechoma hederaca
Scutellaria galericulata

Addenda

5: *Ammocalamagrostis baltica*; 3: *Erodium glutinosum*; 51: *Arenaria serpyllifolia*, *Viola tricolor* ssp. *curtisii*, *Tortella flavovirens*, *Bryum capillare*; 71: *Erodium cicutarium* spp. *dunense*; 24: *Elytrigia pungens*; 11: *Bryum capillare*; 30: *Rubus ulmifolius*; 75: *Pyrola rotundifolia*; 28: *Cirsium vulgare*; 43: *Alliaria petiolata*; 26: *Fragaria vesca*; 82: *Agrostis stolonifera*, *Poa trivialis*; 46: *Epilobium montanum*, *Humulus lupulus*; 83: *Lophocolea heterophylla*, *Populus tremula*; 84: *Prunella vulgaris*, *Hydrocotyle vulgaris*; 34: *Quercus robur*; 38: *Equisetum palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Phragmites australis*; 39: *Bryum capillare*.

¹ De rangschikking van de opnamen langs de assen is enigszins volgens diagonalen genomen. De waarderingscijfers van de soorten zijn voor deze tabel met tien vermenigvuldigd.

11 01	30 05	75 11	14 01	13 01	32 05	33 02	28 05	15 01	43 06	26 01	12 01	82 12	29 05	46 06	83 12	84 12	34 02	38 02	44 02	45 06	39 02
							2				2				8	7		6			3
							2						2	2		4	5			2	3
						2				2						9	2			2	10
						3										5		3			7
						2										4	2				
						3	2					4				2					
						2	3									2					
						2												3			
																					8
								3	4												2
							42												16		
												6	4	2		2	2	2			
											4	3	6	5							
												3	6	3		6	9			3	5
													2							2	
													2			6					
													2		3	2					
												3									
																6	2	2		2	5
																3					
																2					
																5					3
																		5			7
																		3			2

TABEL 13. Rangschikking van 34 'typen' volgens de tweede as van ordinatiemodel II¹

Soort	Nr. 'type'																																			
	Primaire groep																	+																		
	08																	08																		
<i>Hieracium pilosella</i>	13	2	4	2	5	4																														
<i>Lotus corniculatus</i>		5	2	2	5	8	6																													
<i>Viola rupestris</i>	5	2	2	7	3	4	4	2	4	7																										
<i>Polygala vulgaris</i>	8	2	2	7	3	4	4	2	4	7																										
<i>Thymus pulegioides</i>		4	6	3	8		3	3	8																											
<i>Viola hirta</i>	10	3	6	3	5	6	2	6	7	7																										
<i>Veronica officinalis</i>		2	2	2	4	6	2	4	5	17																										
<i>Taraxacum spec.</i>	3	3	4	2	2	2	6	2	4	5	2																									
<i>Rosa pimpinellifolia</i>		27								21	27																									
<i>Rosa canina</i>		2	2							5																										
<i>Cerastium holosteoides</i>			5				3	2	5																											
<i>Veronica chamaedrys</i>			9	3																																
<i>Mnium undulatum</i>			9				5																													
<i>Mnium undulatum</i>			9				5																													
<i>Inula conyza</i>			4				5																													
<i>Crepis capillaris</i>			4				4			3																										
<i>Agrostis tenuis</i>			4																																	
<i>Hieracium unbellatum</i>		7					4																													
<i>Achillea millefolium</i>		2					10																													
<i>Plantago lanceolata</i>		3					2																													
<i>Cerastium arvense</i>		5																																		
<i>Leontodon nudicaulis</i>		8	17	4	9	3	7	9	8																											
<i>Pseudoscleropodium purum</i>		8					2	3	13	7																										
<i>Luzula campestris</i>		9	4	4	8	2	3	13	7																											
<i>Holcus lanatus</i>		19	4	4	6	10	6	3	10	9																										
<i>Salix repens</i>	30	40	22	43	9	14	32	3	3	41	35	38	24	2																						
<i>Galium verum</i>		4	10	7	17	8	11	10	8	17	2																									
<i>Poa pratensis</i>		8	5	8	3	13	12	13	9																											
<i>Hypnum cupressiforme</i>		10	6	6	3	5	4	22	35	3																										
<i>var. lacunosum</i>		6	3	3	3	4																														
<i>Senecio jacobaea</i>		4	3	6	2	5	3	5	3	3	7																									
<i>Carex arenaria</i>		13	13	8	14	8	8	14	14	15	17	13	5																							
<i>Festuca rubra var. arenaria</i>		10	14	14	20	16	21	16	8	9	9	6	9	20	23	8	27	10	17	17																
<i>Calamagrostis epigjos</i>		4	12	5	6	11	3	10	2	9																										
<i>Crataegus monogyna</i>		8	21	16	15	13	8	38	18	16	17																									
<i>Rubus caesius</i>		5	3	7	4	15	9	5	16	14	5																									
<i>Ligustrum vulgare</i>		2	4	3	9	3	6	3																												
<i>Hippophae rhamnoides</i>		7	2		2																															
<i>Grisium arvense</i>		3																																		
<i>Cynoglossum officinale</i>		5					2	8			5	2	3																							
<i>Rosa rubiginosa</i>		9	3	4	2						3																									
<i>Rhamnus catharticus</i>																																				

Nr. 'type'	59	47	60	48	64	55	77	73	62	61	58	50	49	80	81	70	72	76	56	63	31	79	14	10	30	11	13	25	18	17	20	19	16
Primaire groep	09	07	09	07	09	09	11	10	09	09	09	07	07	11	11	10	10	11	09	05	11	11	01	01	01	05	01	04	03	03	03	03	03
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	98	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08	08
Cirsium palustre	4						6							3																			
Galium uliginosum	8						6							5																			
Prunella vulgaris	14						6							6																			
Potentilla reptans																																	
Betula cf. pendula							8	9						6																			
Pyrola rotundifolia							12	5						7																			
Pulicaria dysenterica							2							3																			
Hydrocotyle vulgaris														6																			
Mentha aquatica														6																			
Valeriana officinalis														3																			
Lonicera periclymenum														6																			
Eupatorium cannabinum														3																			
Polygonatum odoratum														4																			
Lophocolea bidentata							4	4	=	=	=	=	=																				
Mnium affine														5																			
Cirsium vulgare														6																			
Agrostis stolonifera														3																			
Brachythecium rutabulum														9																			
Moehringia trinervia														2																			
Cardamine hirsuta														2																			
Urtica dioica														2																			
Stellaria media ssp. pallida														2																			
Bryonia dioica														9																			
Solanum dulcamara														2																			
Sambucus nigra														2																			
Poa trivialis														2																			
Galium aparine														2																			
Amblystegium serpens														2																			
Sedum acre														5																			
Cerastium semidecandrum														5																			
Veronica arvensis														3																			
Ceratodon purpureus														3																			
Bryum capillare														3																			
Tortula ruralis var. ruraliformis														5																			
Brachythecium albidum														6																			
Phleum arenarium														3																			
Myosotis ramosissima														4																			

Addenda:
 59: Vicia lathyroides, Viola canina, Diceranum scoparium, Rumex acetosella, Carex trinervis; 48: Viburnum opulus, Polypodium vulgare, Vicia cracca; 64: Glechoma hederacea;
 77: Erigeron acer, Carlina vulgaris, Fragaria vesca, Carex flacca; 73: Centaurea pratensis; 62: Linum catharticum; 58: Viola tricolor ssp. curtisii; 81: Salix purpurea, S. cinerea;
 Galium palustre, Calligonella cuspidata; 56: Scutellaria galericulata; 63: Anthoxanthum odoratum; 30: Rubus ulmifolius; 25: Asparagus officinalis; 18: Geranium robertianum;
 20: Erigeron canadense, Ribes rubrum.
 1: Zie noot tabel 12.

TABEL 14. Rangschikking van 24 'typen' volgens de derde as van ordinaatiemodel II¹

	Nr. 'type'																							
	61	52	63	64	09	09	51	22	47	71	74	32	16	17	19	29	03	03	04	04	23	85	84	79
Primaire groep	09	09	09	09	09	09	09	04	07	10	10	05	03	03	03	05	09	09	09	09	57	23	85	84
	+ 08																							
Soort																								
Rosa pimpinellifolia	21			27																				
Veronica officinalis	5	2	2	2																				
Plantago lanceolata		4	2	2																				
Agrostis tenuis		11	4																					
Hieracium umbellatum		3	2																					
Achillea millefolium		7		7																				
Lotus corniculatus			5	4																				
Bryum capillare	3				4																			
Sedum acre	5	9			6	5																		
Veronica arvensis	6	2			3	3																		
Polygonatum odoratum	3				6	4																		
Thymus pulegioides	8	2		8	6	4																		
Luzula campestris	7			8	4	2	4																	
Galium verum	8	8	11	17	10	6	4	6	5															
Polygala vulgaris	7			3	2	2	2	2																
Cerastium semidecandrum	5	4			3																			
Viola tricolor ssp. curtisii					2	2																		
Brachythecium albicans					3	4																		
Senecio jacobaea	7			3			3																	
Cynoglossum officinale	10				3	5		5	5	2	9	4												
Carex arenaria	7	9	11	5	6	4	10	3	17	4														
Lophocolea bidentata	4																							
Viola hirta	7			5	6	2	3	4																
Pseudoscleropodium purum				8	4																			
Festuca rubra var. arenaria	15	7	9	8	8	6	13	13	17	14	4													
Poa pratensis	9	7		3	5				6	11	8													
Calamagrostis epigejos	9	11		16	14	11	18	14	8	22	6	5	26	3	34									
Hippophae rhamnoides	3	3		4		8	22		27															
Ligustrum vulgare	5	6	10	4	3	3	5	5	4	4	26	16	4	15	15	9	14	24	14	16	13	5		
Rubus caesius	16	9	19	15	21	4	6	8	42	31	10	4	11	12	11	25	20	10	17	11	28	11		
Crataegus monogyna	9		6	6	12		2	4	8	18														
Rhamnus catharticus	3			3					6	11														
Salix repens	3				2	15	40																	
Loniceria periclymenum					2																			
Holcus lanatus					6	4																		

Nr. 'type'	61	52	63	64	60	51	22	47	71	74	32	16	17	19	29	57	23	85	84	79	76	75	80	81
Primaire groep	09	09	09	09	09	09	04	07	10	10	05	03	03	03	05	09	04	12	12	11	11	11	11	12
Soort	+ 08																							
Cirsium arvense	2									4			3	5				3	2	2	4			
Rosa canina	2													4										
Brachythecium rutabulum								7	4	3			8	17								13		
Urtica dioica							2	2	4	9	16	17	8	6			5	5						
Moehringia trinervia							2	5	4			9	11	3			4	11						
Asparagus officinalis							2	2																
Sambucus nigra							2	2		3	34	45	24											
Solanum dulcamara							7	7		8	3	6	3											
Geranium robertianum							6																	
Viola riviniana							2																	
Vicia cracca							7			4	3	3	4		4									
Bryonia dioica																								
Glechoma hederacea						2																		
Cardamine hirsuta											5	2												
Stellaria media ssp. pallida											9	4												
Rosa rubiginosa							3	5					4	3	4			2						
Eupatorium cannabinum							8							9	9			7	8	8	9	9	6	13
Potentilla reptans							3											4	4	4	3	6		
Mentha aquatica															3			4	9	4	5			
Betula cf. pendula																		38	48					
Cirsium palustre																		7	7		3			
Hydrocotyle vulgaris																		9	5			6		
Viburnum opulus																		3	3					
Galium uliginosum																		2	2					
Prunella vulgaris																		4						
Valeriana officinalis																				2		3		
Pyrola rotundifolia																					10			

Addenda:

61: Ceratodon purpureus, Crepis capillaris; 63: Leontodon nudicaulis, Mnium affine; 64: Veronica chamaedrys, Anthoxanthum odoratum, Cerastium holosteoideus, Hieracium pilosella, Viola rupestris; 51: Phleum arvenarium, Myosotis ramosissima, Tortella flavovirens, Arenaria serpyllifolia, Erigeron canadense; 47: Cerastium arvense; 71: Ammophila arenaria, Erodium glutinosum, Polypodium vulgare; 74: Sonchus arvensis var. maritimus, Inula conyza; 85: Agrostis stolonifera; 84: Ajuga reptans, Ranunculus repens; 81: Salix cinerea, S. purpurea, Pulicaria dysenterica, Galium palustre, Calligonella cuspidata.

¹ zie noot tabel 12.

5. (SYN)OECOLOGIE

5.1. INLEIDING

Over slechts enkele struiksoorten die van nature in duinstruwelen voorkomen, zijn meer uitvoerige gegevens beschikbaar. Wel worden allerlei soorten gekweekt en in beplantingen gebruikt, maar in de regel zegt dit nog niet zoveel over hun spontane gedrag in ongestoorde gebieden.

In Engeland is vrij veel bekend over het natuurlijke voorkomen van de Duindoorn (*Hippophae rhamnoides*), is de soort op vele plaatsen in duingebieden aangeplant en het resultaat van deze beplantingen en de mogelijkheden voor toepassing in het beheer vastgelegd (RANWELL, 1972).

SKOGEN (1972) bestudeerde de samenstelling en ontwikkeling van duindoornstruweel op een zandbankencomplex in de Trondheimsfjord in midden-Noorwegen, waarmee vooral gegevens over het gedrag van de soort onder vochtige tot natte en zilte omstandigheden beschikbaar zijn gekomen.

Ook aan de Meidoorn (*Crataegus monogyna*), in het bijzonder met het oog op zijn bruikbaarheid in beplantingen is relatief veel aandacht geschonken (VAN LEEUWEN, 1973; HEYBROEK, 1973; BENTHEM, 1973), niet in het minst omdat deze soort waardplant voor het in de fruitteelt gevreesde perversuur kan zijn. Al geruime tijd wordt in het kader van het structuur-oecologisch onderzoek juist aan deze soort veel waarde gehecht door de opvallende en specifieke verspreiding ervan in het landschap (VAN LEEUWEN, 1966, 1967, 1973; TREURNIET-LEDEBOER, 1969; VAN LEEUWEN, LONDO & VAN WIJNGAARDEN, 1972).

Wat betreft de oecologie van de meeste andere struiksoorten zijn er slechts de vaak enigszins verborgen opmerkingen in meer algemene (synoecologische) gebiedsbeschrijvingen (WESTHOFF et al., 1970, 1971, 1973; TANSLEY, 1965, 1968; RANWELL, 1972; DOING, 1974) en in de syntaxonomische literatuur over de betreffende vegetaties (BOERBOOM, 1960; VAN DER MAAREL & WESTHOFF, 1964; DOING, 1962; 1966; WESTHOFF & DEN HELD, 1969; OBERDORFER, 1957, 1970).

In dit hoofdstuk zal het gedrag van de struiksoorten benaderd worden via de volgende aspecten:

- het ruimtelijk patroon van de struiksoorten,
- de aard en mate van veranderlijkheid van het milieu van duinstruwelen, zowel de grootschalige veranderingen in het verleden als de direct voor de successie (primaire of secundaire, allogene of autogene, opbouw- of afbraaksuccesie) van belang zijnde kleinschaliger veranderingen,
- de ontwikkeling tot en van duinstruwelen.

Het eerste ordinatiemodel (p 22 e.v.) zal daarbij goede diensten kunnen bewijzen, omdat meer dan in het tweede model de dominantie van de struiksoorten hun onderlinge positie in het model bepaalt. Het spreekt vanzelf dat bij de interpretatie van de ruimtelijke patronen ook informatie uit andere duingebieden dan het Deltagebied en tevens uit struweelbegroeiingen buiten de duinen be-

trokken moet worden. Voorts lijkt het noodzakelijk ook in temporele zin het gezichtsveld zo wijd mogelijk te nemen en bij de beschouwingen over successie meer dan tot dusverre gebeurtenissen in het (verre) verleden te betrekken.

5.2. HET RUIMTELIJK PATROON VAN DE DUINSTRUWELN IN HET DELTAGEBIED, IN HET BIJZONDER DIE VAN VOORNE

Bij het ruimtelijk patroon van de struiksoorten worden eenvoudigheidshalve twee schaalniveaux onderscheiden:

- de macrozonering binnen het gehele duingebied. Deze is af te lezen van de vegetatiekaarten in de schaal 1:2500, die van bijna het gehele duingebied van Voorne beschikbaar zijn. Bij het vervaardigen van deze kaarten is de structuur van de begroeiing als basis voor de legenda genomen. Afzonderlijke struwelen (struweeleilanden) met een minimumoppervlakte van 25 m² zijn daarop nog goed herkenbaar.
- de microzonering binnen de afzonderlijke struwelen (struweeleilanden), zoals die is weergegeven in de doorsnede, herzien naar SLOET VAN OLDRUITENBORGH & ADRIANI, 1971 (figuur 7).

In tabel 15 is van een aantal, vaak aspectbepalende struiksoorten aangegeven onder welke omstandigheden zij een relatief grote ruimtelijke uitbreiding vinden en vegetaties vormen waarvan ze de dominante soort zijn. Ze zullen in dergelijke begroeiingen eerder in de buurt van hun bovenste, dan van hun onderste tolerantiegrens zijn (WESTHOFF et al., 1970). Bovendien zullen ze eerder na een plotselinge verandering van de milieudynamiek dan na een geleidelijke opbouwsuccessie zijn gevormd.

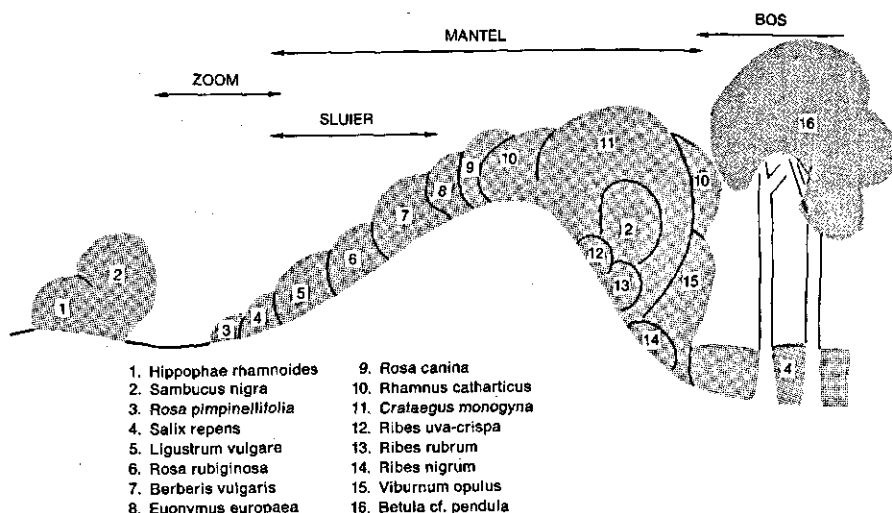


FIG. 7. Doorsnede grasland-zoom-mantel-boscomplex (Herzien naar SLOET VAN OLDRUITENBORGH & ADRIANI, 1971).

TABEL 15. Ruimtelijk patroon van een aantal duinstruweelsoorten.

Soort	Duingedeelten, waar de soorten hun grootste ruimtelijke uitbreiding hebben	Milieuveranderlijkheid
<i>Hippophae rhamnoides</i>	binnenzijde zeereep van aangroeiende kust, top en hellingen middenduinen, zuid en west geëxponeerde hellingen van streep- en binnenduinen, (elders: zandbanken in rivierbeddingen en estuaria) hellingen zeerepen van afslagkusten en streepduinen, sommige verdroogde duinvallende afstervende berken- en trilpopulierbosjes	hoog, (plotseling) afnemend; in kalkrijk, droog mineraal of vochtig, maar dan organisch milieu
<i>Ligustrum vulgare</i>	primaire en secundaire duinvallende, droge, grazige, niet te steile hellingen in midden- en binnenduinen	matig hoog, toenemend; (geringe) afbraak organisch materiaal in en naast reeds gevormd struweel (bv. door overstuiving)
<i>Salix repens</i>		matig laag, fluctuerend; geringe afbraak van reeds gevormd, zuur organisch materiaal (bv. door overstuiving of op en neer bewegend grondwater)
<i>Sambucus nigra</i>	smallere zones aan de voet of in delletjes oude en jonge duinen (elders: mesthopen, storten)	matig hoog, afnemend?
<i>Crataegus monogyna</i>	smalle zones hellingen binnenduinen verdroogde, niet meer beweid duinen van Walcheren (elders: niet meer beweid kalkhellingen)	snelle afbraak van (van elders afkomstig) organisch materiaal in mineraal milieu
<i>Rhamnus cathartica</i>	smalle zones langs meidoornstruweel in binnenduinen	matig laag, (plotseling) afnemend; droog-mineraal boven vochtig organisch op hellingen
<i>Berberis vulgaris</i>	smalle zones langs meidoornstruweel langs riviermonden	matig laag, fluctuerend?
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	hellingen duinen bij Noordwijk en op Texel gebrande duinheiden op Texel	idem meidoorn, maar meer organisch-vochtig
<i>Betula cf. pendula</i>	smalle zones langs meidoornstruweel binnenduinen primaire en secundaire duinvallende	idem meidoorn, maar meer droog-mineraal
		matig hoog, fluctuerend; snelle mineralisatie van ter plaatse aanwezig droog organisch materiaal
		matig laag, afnemend fluctuerend; vochtig organisch

In tabel 15 is tevens een kolom milieuveranderlijkheid opgenomen, die in het volgende onderdeel van dit hoofdstuk nader aan de orde komt.

Duindoorn (*Hippophae rhamnoides*), Liguster (*Ligustrum vulgare*), Kruipwilg (*Salix repens*), Berk (*Betula cf. pendula*) en soms duinroos (*Rosa pimpinellifolia*) vertonen op de schaal 1:2500 in het algemeen een meer grofkorrelig patroon dan andere soorten.

Meidoorn (*Crataegus monogyna*), Wegedoorn (*Rhamnus catharticus*), Zuurbes (*Berberis vulgaris*) en Vlier (*Sambucus nigra*) komen in het macropatroon meer in bepaalde zones of gebieden voor: Meidoorn in de midden- en binnenduinen. Wegedoorn (*Rhamnus catharticus*) vooral aan de oostzijde van het Breede Water, Zuurbes (*Berberis vulgaris*) ten zuiden van het Quackjeswater, en langs het Kruiningergors, Vlier (*Sambucus nigra*) met name op oost- en noordhellingen en aan de voet van jonge duinrichels. Ze vormen echter zelden of nooit aaneengesloten begroeiingen en maken steeds deel uit van een ingewikkelder structuur.

Rozen (vooral *Rosa rubiginosa* en *R. canina*), Ribes-soorten (*Ribes rubrum*, *R. uva-crispa*, *R. nigrum*) en Gelderse roos (*Viburnum opulus*) komen nog incidenteler en puntsgewijzer voor en zijn daarom niet in de tabel opgenomen.

Duindoorn en Meidoorn zijn als referentiepunten van de eerste as de twee belangrijkste soorten. Ter illustratie van de ruimtelijke schaalverschillen van deze soorten zijn de figuren 8 en 9 opgenomen die schematisch de macro- en microverspreiding van beide soorten aangeven. De termen zullen in het volgende deel van dit hoofdstuk worden toegelicht.

5.3. AARD EN MATE VAN VERANDERLIJKHEID VAN HET MILIEU VAN DUINSTRUWELEN

Op de ruimtelijke variatie in het milieu van het duinlandschap is door vele auteurs, laatstelijk door WESTHOFF et al. (1970), LONDO (1971) en DOING (1974) uitvoerig ingegaan. Geografische verschillen in het Duin- en Waddendistrict ten gevolge van verschillen in klimaat- en bodemomstandigheden (vooral van het kalkgehalte van het duinzand); macrogradienten van zee naar binnenduin, samenhangend met windsterkte, zoutgehalte van de lucht, temperatuur- en vochtverschillen; microgradienten veroorzaakt door lokale verschillen in milieudynamiek ten gevolge van microklimatologische verschillen, beïnvloeding door mens en dier zijn door hen als basis voor de variatie in de plantengroei van de duinen uiteengezet. Schaalverschillen in ruimtelijke variatie zijn in termen van macro- en microgradienten, van oecosystemen en suboecosystemen op deze wijze wel tot op zekere hoogte tot uiting te brengen. Moeilijker is het weergeven van schaalverschillen in temporele variatie, laat staan de relatie tussen beide schaalvariëaties. Niettemin is juist de variatie in milieuveranderlijkheid van primair belang en zelfs in hoge mate bepalend voor de ruimtelijke variatie, zoals één de grondregels van de Relatietheorie aangeeft. Eerst zal daarom op enkele grotere veranderingen in het verleden worden ingegaan (5.3.1.). Daarna worden

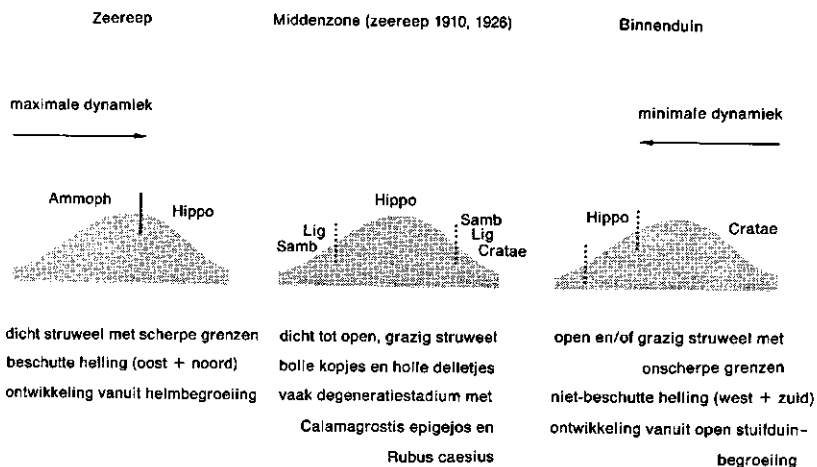


FIG. 8. Duindoorn (*Hippophae rhamnoides*) in de macrozonering in de duinen van Voorne.

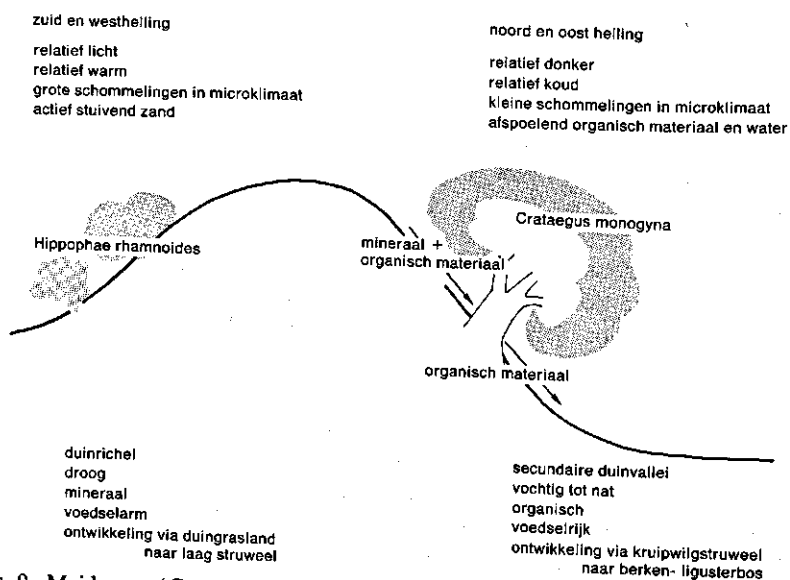


FIG. 9. Meidoorn (*Crataegus monogyna*) en Duindoorn (*Hippophae rhamnoides*) in de microzonering in de binnenduinen van Voorne.

enkele opmerkingen gemaakt over de korte termijn veranderlijkheid in milieu en vegetatie waar in de regel de successiebeschouwingen op worden gebaseerd (5.3.2.).

5.3.1. De grote veranderingen in het verleden

De perioden van duinvorming vanaf het Atlanticum, de huidige geologische en geomorfologische opbouw en de invloed van de mens op het jonge duinlandschap (gevormd na 1200 n.Chr.) zijn goed bekend. (ADRIANI & VANDER MAAREL, 1968; JELGERSMA et al., 1970; WESTHOFF et al., 1970.) De afwisseling in perioden met actieve duinvorming bij aanvoer van zand uit zee en perioden waarin geen duinvorming of zelfs kustafslag optrad zijn daarbij goed te vervolgen. Globaal is eruit afgeleid dat in perioden met actieve duinvorming meer pollen van kruidachtige planten worden gevonden, in perioden van rust meer pollen van struweel en bos. In het Oude Duinlandschap was tussen 1000 en 500 v.Chr. Jeneverbes (*Juniperus communis*) een belangrijke struik, na een periode met vooral veel Duindoorn. De opvolging van de Duindoorn door Jeneverbes ziet men vooral in de overgangstijd van actieve naar inactieve perioden, waarin afname van de stuivingsactiviteit, uitloging van de bovengrond en eventueel verminderde stikstofhuishouding optreden. Het lijkt ZAGWIJN (1972) onwaarschijnlijk dat de jeneverbesstruwelen in die tijd ontstaan zijn na een afwisselende over- en onderbeweiding, zoals voor het verschijnen van de hedendaagse jeneverbesstruwelen op onze arme zandgronden (BARKMAN & WESTHOFF, 1969) en ook op verlaten akkers en weilanden op kalkrijke gronden in grote delen van noord-, west- en midden Europa (WESTHOFF et al., 1973) verondersteld wordt. In hoeverre hier niettemin van overeenkomstige processen sprake is zal nader onderzoek moeten worden.

ZAGWIJN (1971) bericht dat rondom 800–1000 n.Chr., dus vóór de vorming van het jonge duinlandschap bossen van voornamelijk beuk in het duinlandschap aanwezig waren. De bosvorming kon daarna waarschijnlijk nooit echt doorzetten: zowel voor als tijdens de Middeleeuwen en nog sterker in de eeuwen daarna zijn de duinen intensief door de mens gebruikt, voor zoden steken, brand- en geriefhout, ruigte en strooisel winning, veeweiding, jacht (konijnen), akkerbouw en tuinbouw (o.a. JELLES 1968, DOING 1964, 1971). Aangenomen wordt dat de latere beukenbossen alle geplant zijn. In het nagenoeg bosloze gebied, zoals bijvoorbeeld het Noordhollands Duinreservaat in de vorige eeuw was (JELLES 1968) is pas in de vorige eeuw wat meer opgaand hout aangeplant. De huidige binnenduindrandsbossen zijn zeker aangeplant en al zijn ze soms van respectabele leeftijd, de aard en samenstelling ervan zijn in hoge mate beïnvloed. In het jonge duinlandschap is geen 'voorbeeld' van oud bos beschikbaar (zie ook WESTHOFF et al. 1970). Hetgeen aan natuurlijke bosvorming te zien is, is meest niet meer dan enkele decennia oud en het is nauwelijks te schatten hoe lang het zal duren, voordat zich een rijp bos ontwikkeld zal hebben. Dát er op den duur bos zou kunnen komen lijkt wel waarschijnlijk. Ook in het grootste deel van de duinheiden van het Waddengebied kunnen we dat verwachten al verloopt het proces daar extra langzaam. Maar de periode van de intensieve beïnvloeding

ligt ook nog niet zo ver achter ons vergeleken met de tijdschaal van natuurlijke bosvorming. Oorzaken voor de geringe oppervlakte bos in de duinen moet vooral gezocht worden in het gebruik van de mens in het verleden. De volgende factoren zijn daarbij van belang:

a) *veranderingen in de kustlijn* zijn ten dele onder menselijke invloed in verschillende delen van het duinlandschap tot ook in deze eeuw opgetreden. Op Voorne heeft zich de kustlijn, vooral na het afsluiten van het Scheur (1870), en de recente veranderingen in het Botlekgebied, de aanleg van de zuiderpier bij Hoek van Holland, in het noordwestelijk deel sterk zeewaarts verplaatst (ADRIANI & VAN DER MAAREL, 1968). De recente afdamming van de Maasvlakte, de afdamming van het Haringvliet en de uitvoering van andere Deltawerken zullen ongetwijfeld nog verdere veranderingen tot gevolg hebben. Bij aangroeiende kust kon de opbouw van levensgemeenschappen in de macro-gradient zich voltrekken. In andere delen (afslagkusten) overheerste meer de afbraak van reeds ontwikkelde begroeiingen dan dat de struweel- en bosvorming voort kon gaan, zoals op de koppen van de eilanden ten gevolge van de Deltawerken.

b) *de invloed van de beweiding* die tot in het begin van deze eeuw bijna overal verdere ontwikkeling van de vegetatie tegenhield. Op Voorne bijvoorbeeld werden pas vanaf 1910 koeien en paarden in verband met de waterkerende functie van de duinen geweid. In die tijd waren er veel meer stuivende duinen dan thans, zoals op oude luchtfoto's (1926, 1934) te zien is en het is aan te nemen, dat de struweelvorming pas daarna goed op gang is gekomen. Ook elders is aan de beweiding van de duinen in de loop van deze eeuw een einde gekomen. Op Texel werd de heide tot ca. 20 jaar geleden nog plaatselijk met schapen beweide. Momenteel worden alleen nog enkele hoge en lage kwelders waarin of waarlangs jonge duincomplexen liggen beweide duinvegetaties aangetroffen (de Groede op Terschelling, Nieuwlandsreid op Ameland, de Oosterkwelder op Schiermonnikoog, de Kwade Hoek op Goeree). 'Begrazing' in de rest van de duinen vindt nu nog 'slechts' door konijnen plaats met grote schommelingen van jaar tot jaar door de wisselende grootte van de populaties ten gevolge van de myxomatose. De versnelde successie die tengevolge van het plotseling stopzetten van de beweiding inzette was deels primair op niet eerder begroeide delen, deels secundair in tot dan toe min of meer (over)beweide vegetaties. Het is aan te nemen dat dit voormalige duingraslanden en lage struweelbegroeiingen waren met vooral Kruiwilg en Liguster. Uit oude gegevens, vooral foto's valt af te leiden dat ook eilanden van Vlier temidden van grote stuifvlakten aanwezig waren.

c) *veranderingen in de waterhuishouding*, vooral waterstandsverlaging door de drinkwaterwinning en ontwatering van het achterliggende cultuurland in grote delen van het duinlandschap hebben tot verschuivingen in de aard van de levensgemeenschappen geleid (LONDO, 1971). Al naar de snelheid van verdroging en de oorspronkelijke samenstelling van de begroeiing en de situatie daarvan ten opzichte van het grondwater zijn hier meer of minder dynamische omstandigheden ontstaan, in het eerste geval leidend tot afbraak van de vegetatiestructuur, in het tweede tot meest versnelde successie naar struweel en bos. Op Voorne zijn deze veranderingen relatief gering geweest, hoewel lokaal met zichtbare inloed

op de begroeiing. Slechts tijdelijk en lokaal, in het noorden door de Brielse Waterleiding tot 1965, in het zuiden door de prise d'eau van Nieuw Helvoet tot kort na de 2e Wereldoorlog is hier gedurende enkele decennia water onttrokken. Daardoor heersen op Voorne nog de meest natuurlijke omstandigheden ten aanzien van de waterhuishouding. De verdere verstoring, die optreedt bij infiltratie van rivierwater in de vastelandsduinen is speciaal voor de struwelen nog niet onderzocht, wel in het algemeen en voor de directe omgeving van de infiltratiegebieden.

d) een vierde categorie van grootschalige veranderingen en wel voornamelijk in de laatste decennia is de *ontwikkeling van de recreatie* in vele duingebieden. Er is een aanzienlijk biotoopverlies door bebouwing en wegeaanleg. Daarnaast verhindert de invloed van de betreding in bepaalde gebieden de vegetatieontwikkeling of vernielde de bestaande begroeiing zelfs. Op Voorne en in vele duinwaterleidinggebieden, die in beheer zijn bij de drinkwaterleidingbedrijven is deze invloed door de stringente bescherming relatief gering. Elders zoals in Meyendel (VAN DER WERF, 1970), op Voorne in de binnenduinen bij Oostvoorne, is lokaal afbraak van duingraslandvegetaties duidelijk waarneembaar.

e) een vijfde categorie vormen de *beplantingen met houtige gewassen*. Op verschillende plaatsen in de duinen zijn bossen aangeplant. De meningen over het succes daarvan zijn nogal verdeeld. Vooral aanvankelijk was het oordeel bij de natuurbeheerder overwegend negatief vanwege de eentonige begroeiing, vergeleken met die buiten de bossen. Later, toen de bossen enkele tientallen jaren oud waren, ontwikkelde zich op vele plaatsen een rijke kruidenvegetatie en verschenen er soorten in die ze meer overeenkomst met natuurlijke naaldhoutbossen in Schotland, Noord Duitsland en Scandinavië geven (WESTHOFF, 1959; WESTHOFF et al., 1973) en werd het oordeel erover meer positief. Het is echter de vraag of hier niet toch van tijdelijke verschijnselen sprake is: de bossen zijn qua leeftijdsopbouw eenvormig, ze blijken kwetsbaar bij storm en voor insectenplagen, Amerikaanse vogelkers slaat er soms massaal in op en de ondergroei, zoal aanwezig, bestaat uit loofhoutsoorten die veranderingen naar andere bostypen aangeven. Beplantingen met loofhoutsoorten afgezien van de oude binnenduinrandbossen vertonen meestal weinig spontane ondergroei. Het Van Itersenbos op Voorne, vóór de 2e Wereldoorlog aangeplant, heeft natuurlijke struweelontwikkeling onmogelijk gemaakt en maakt een uiterst armetierige indruk. Hun geschiktheid voor bepaalde recreatieve doeleinden wordt wel positief gewaardeerd, maar deze kan ook op andere wijze en kwalitatief beter gerealiseerd worden! Alleen de Liguster lijkt zich in dit cultuurbos te handhaven. Hierop zal naderhand worden teruggekomen. Tenslotte zijn op enkele gebieden vooral in de vastelandsduinen beplantingen uitgevoerd op plantensociologische grondslag. Hiervoor zijn naast Eik en Berk ook allerlei struiksoorten gebruikt als Meidoorn, Liguster, Duindoorn, Kardinaalsmuts, Hondсроos, Kruipwilg, Dauwbraam. Op andere plaatsen waar men wat meer van de natuurlijke begroeiing meende te kunnen afwijken ook Wegedoorn, Zuurbes, Kornoelje, Gelderse Roos, Eglantier, Duinroos e.d. (WESTHOFF & OTTO, 1958). In de gebieden waar de recreatieve functie nog diende te worden vergroot werden ook Ratelpopulier,

Zeeden, Boksdooorn, Abeel, Kurkiep, Vogelkers e.a. aanbevolen. Vergelijking van deze begroeiingen, zelfs de meest 'natuurlijke' met de spontaan opgeslagen duinstruwelen elders, zoals op Voorne, leidt tot de conclusie dat dergelijke beplantingen waarschijnlijk nooit tot de van nature mogelijke variatie in de vegetatie zullen leiden. Het beeld van de ontwikkelingsmogelijkheden is integendeel vertroebeld, hetgeen o.a. in de classificaties van DOING 1974 en BOERBOOM 1960 tot uiting komt. Het is zelfs zo, dat in de gebieden met dergelijke beplantingen geen goed onderzoek meer naar de natuurlijke samenstelling van duinstruwelen mogelijk is. Beplantingen veroorzaken een (te) snelle afname van milieuveranderlijkheid en te snelle toename van voedselrijkdom.

Van al deze veranderingen is vooral de schaal waarop zij plaatsvonden in ruimte en tijd van groot belang: plotselinge stopzetting van de beweiding in grote gebieden is bijvoorbeeld van een andere orde dan een langzame wateronttrekking in een duinvalleiencomplex of schommelingen in de konijnenpopulaties. Maar elke verandering heeft op eigen wijze tot in lengte van jaren zijn invloed.

Binnen de dynamiek die door het abiotisch milieu primair gegeven is en de door mens en dier toegevoegde dynamiek speelt zich op microschaal tenslotte de stabiliserende werking van de plantengroei zelf af, welke een eigen niveau van veranderlijkheid met zich meebrengt. Hoe de samenhang tussen al deze niveaus is kan nog niet eenvoudig worden weergegeven, het is evenwel noodzakelijk ze te onderkennen bij het interpreteren van de ruimtelijke verschijningsvorm van de vegetatie.

5.3.2. *Korte termijn veranderlijkheid*

Veel successieonderzoek vooral van permanente proefvlakten, waarin men de vegetatieontwikkeling door de jaren heen vervolgt, is en wordt verricht aan relatief eenvoudige vegetaties. De beïnvloeding van het oecosysteem door de onderzoeker is er meestal gering ten opzichte van de voor het betreffende systeem minimaal vereiste (eventueel door de mens toe te voegen) dynamiek, althans niet veel sterker. Voorbeelden daarvan zijn het onderzoek van vele permanente proefvlakten door het Rijksinstituut van Natuurbeheer, van zoute vegetaties door BEEFTINK (1965) van duingraslanden door VAN DER MAAREL (1966, 1969), van de beroemde tot 130 jaar oude graslandproefvlakten van Rothampsted, van verlaten cultuurgronden en in zekere zin ook de onderzoeken van LONDO (1971) en VAN DER LAAN (in voorbereiding) in duinvalleien. Successieonderzoek in bossen heeft meest betrekking op zeer korte perioden in vergelijking tot de tijd die nodig is voor natuurlijke bosvorming waarbij een zekere mate van evenwicht wordt bereikt.

Niet dat daaruit geen waardevolle informatie wordt verkregen, integendeel! Zodra evenwel houtige gewassen met in de regel een veel langere levensduur dan kruidachtigen het aspect bepalen wordt niet alleen de tijdsduur waarover men processen moet vervolgen veel langer, maar wordt ook het onderzoek ervan zoveel moeilijker, zonet onmogelijk. In het onderhavige struweelonderzoek zijn de basisgegevens in hoofdzaak op de ruimtelijke variatie gebaseerd. Na de af-

sluiting van het veldonderzoek in 1967 is een, overigens gering aantal struweelproefvlakten regelmatig onderzocht, maar juist daarbij is gebleken, hoe voorzichtig men moet zijn met hypothesen over de successie! De ervaring heeft geleerd, dat het inderdaad onmogelijk is struwelen in een ongestoorde ontwikkeling te vervolgen: het ten behoeve van het onderzoek beschrijven, zelfs van geringe oppervlakten, laat staan van grotere complexen, heeft desastreuze gevolgen! Men krijgt er wel enig zicht door op de storingen die men veroorzaakt en die ook wel te vergelijken zijn met meer 'natuurlijke' storingen, maar de progressieve ongestoorde ontwikkeling kan op deze wijze niet worden bestudeerd. Het zal duidelijk zijn dat het al helemaal ondoenlijk is om in twee en een half jaar (de oorspronkelijke opdracht) de dynamische betrekkingen binnen de struwelen via het ruimtelijk patroon te beschrijven; en juist die zijn van belang om het beheer in een goede richting te kunnen sturen. Ook nu inmiddels meer dan tien jaren verstreken zijn sinds de ruimtelijke variatie in hoofdzaak werd vastgelegd kan slechts met grote voorzichtigheid en voorbehoud over ontwikkelingen tot en van struwelen worden gesproken. Voordat daartoe een poging zal worden gewaagd volgen nu eerst enkele opmerkingen over de complexiteit van de milieuveranderlijkheid. Hiervoor is vooral gebruik gemaakt van de publicaties van VAN LEEUWEN en de gesprekken die daarover met hem zijn gevoerd.

Successie wordt door WESTHOFF & DEN HELD (1969) en vele anderen gedefinieerd als 'de opeenvolgende veranderingen die zich in de vegetatie voltrekken, waarbij een fytocoenose ontstaat of in een andere overgaat'. Er zijn in de loop der tijd vele vormen van successie onderscheiden. Een uitvoerige behandeling voert in dit bestek te ver. Het is evenwel van belang in grote lijn aan te geven welke soorten van veranderingen in duinstruwelen voorkomen.

De opeenvolgende veranderingen in de vegetatie worden veroorzaakt door veranderingen in het milieu, in de eerste plaats door veranderingen in de uitwendige dynamiek en in de tweede plaats – daaraan ondergeschikt – veranderingen in het inwendig milieu ten gevolge van de ontwikkeling van de vegetatie zelf. Er bestaat een nauwe relatie tussen beide processen.

Zolang een oecosysteem nog niet in dynamisch evenwicht is met zijn omgeving is er sprake van successie. Wanneer de climax ('steady state') op een bepaalde plaats bereikt is komt er net zoveel materie en energie in het systeem als eruit gaat. Een dergelijk systeem is eigenlijk niet te onderzoeken zonder het te verstoren. Dit is het minst het geval bij zeer jonge systemen, waarvan de dynamiek veel groter is dan die welke door de onderzoeker wordt veroorzaakt (bv. een zeekraalbegroeiing. Er wordt hier vanuit gegaan dat een zeekraalbegroeiing onder de op schorren heersende zeer dynamische omstandigheden een climaxvegetatie is: het in die situatie voor de vegetatie maximaal bereikbare).

De uitwendige milieudynamiek kan:

- a. afnemen; b. toenemen
- c. afwisselend toe- en afnemen en wel op oneindig veel verschillende manieren.

De inwendige dynamiek kan:

- a'. parallel lopen met a of b

b'. tegengesteld werken aan a

c'. op kleiner bestek binnen de toe- en afname (c) volgens a' of b' werkzaam zijn.

ad a. De zeer geleidelijke primaire (of secundaire) successie die een min of meer lineair verloop heeft, zolang de uitwendige dynamiek zeer geleidelijk afneemt, komt heel zelden voor: de ontwikkeling van de plantengroei op aarde in miljoenen jaren is er een voorbeeld van op wereldwijde schaal, een zeer langzaam tot stand gekomen primaire duinvallei is een ander natuurlijk gebeuren, op een niveau dat we in onze tijd nog redelijk kunnen overzien; en tenslotte kan de mens door een doelgericht beheer dit proces in vele typen van levensgemeenschappen trachten na te bootsen (natuurbeheer!).

Gaat de afname van uitwendige dynamiek (veel) sneller dan wordt als reactie daarop de inwendige dynamiek tijdelijk sterk verhoogd (bv. door het massaal afsterven van dominante soorten, die onder hun onderste tolerantiegrens geraaken, verhoogde activiteit van bodemdieren, leidend tot versnelde mineralisatie) en dan kan lokaal een hogere dynamiek ontstaan dan er te voren heerste. Dergelijke hals-over-kop, zig-zag, of slingerbewegingen in de ontwikkelingen zijn zeer algemeen en ook als zodanig onderkend. Ook de milieudynamiek in duinstruwelen is hoofdzakelijk van dit type.

ad b. Neemt de uitwendige milieudynamiek toe dan is er sprake van een afbraaksuccessie. Ook hier is de snelheid van het gebeuren van veel belang. Wanneer het proces langzaam verloopt zullen meer soorten als 'afremmers' van het degradatieproces kunnen worden ingeschakeld, dan wanneer plotseling de dynamiek sterk wordt verhoogd. Steeds wordt de bovenste tolerantiegrens van soorten overschreden, ze sterven af en er vestigen zich soorten die gebaat zijn bij een hogere graad van dynamiek én de afbraakprodukten van de bestaande vegetatie- en bodemstructuur. Een dergelijke successie is op voorhand beperkt: vroeger of later, afhankelijk van de snelheid van toename van de milieudynamiek komt er een moment dat de vegetatie- en bodemstructuur te gronde gaan en een kale bodem overblijft. In het jonge duinlandschap kan dit proces relatief snel verlopen omdat de geringe hoeveelheid reeds gevormde humus snel verbruikt is en de vegetaties kwetsbaar zijn. Via een verstuiwingsperiode ontstaat een nieuwe uitgangssituatie van het basismateriaal waarin op de tot rust gekomen plaatsen de vegetatieontwikkeling opnieuw kan beginnen.

Dikwijls zal door welke oorzaak dan ook het afbraakproces vóór het nulpunt worden omgebogen naar een opbouwfase. Bij deze secundaire successie spelen andere soorten een rol dan bij de primaire successie. Bovendien zijn voor afbraak- en opbouwsuccessie verschillende soorten karakteristiek. Daardoor zullen er tal van asymmetrische betrekkingen tussen soorten zijn. De wezenlijke onomkeerbaarheid van successiereeksen maakt dat allerlei ontwikkelingen die wel als (opbouw)successies beschouwd zijn in werkelijkheid niet kunnen voorkomen. Zo kan een duindoornstruweel wel de basis vormen voor een ligusterstruweel, maar uit een ligusterstruweel ontstaat nooit een duindoornstruweel, tenzij het hele systeem tot het kale zand wordt afgebroken.

De vraag doet zich voor op welk punt van het traject tussen onderste en bovenste tolerantiegrens een soort zich vestigt, vooral wanneer men zich het ge-

beuren voorstelt bij respectievelijk afnemende en toenemende uitwendige milieudynamiek. De primaire functie van planten, namelijk het temperen van de abiotische dynamiek roept het beeld op van een verschuiving van de bovenste naar de onderste tolerantiegrens. De meeste soorten, zo niet alle, hebben evenwel ook een tijdelijke toename van dynamiek (voor kieming, groei en bloei) nodig. En wanneer we de verschillen tussen opbouw- en afbraaksucces-sie (met toenemende en afnemende uitwendige milieudynamiek) waarnemen, tot uiting komend in het optreden van verschillende soorten, dan is het antwoord op die vraag niet direct te geven.

ad c. Het afwisselend toe- en afnemen van uitwendige milieudynamiek geeft ten gevolge van allerlei factoren als klimaatschommelingen, een zich verplaatsende kustlijn, schommelingen in populaties van grazende dieren en bovenal de wisselende invloed van de mens in het duinlandschap (maar mutatis mutandis overal) een schier eindeloze reeks van mogelijkheden voor differentiatie in de begroeiing. Het is onmogelijk de relatie daarvan met de vegetatie precies aan te geven.

Cyclische successie wordt omschreven als de regelmatige afwisseling van opbouw en afbraak in oecosystemen, die tot rondgaande verschuivingen leidt. Bij jonge oecosystemen, waar dit verschijnsel het eerst voor beschreven is (het klassieke voorbeeld van de gebeurtenissen in de heide, WATT, 1947) is deze afwisseling grootschalig: het gehele systeem wordt opgebouwd en vervolgens (bijna) tot de grond toe afgebroken. Bij hoogontwikkelde oecosystemen heeft het begrip doorgaans betrekking op de kleinschalige verschuivingen van voedingsstoffen binnen het systeem (voedselkringloop). Maar ook de aarde zal eenmaal zijn kringloop volbracht hebben, waarmee maar gezegd wil zijn dat het om de schaal gaat waarop men het proces bekijkt. Er dient bij cyclische successie onderscheid gemaakt te worden tussen rondgaande voedingsstoffen en het verschijnen, verdwijnen en weer verschijnen van dezelfde soorten. Geen enkele cyclus is tenslotte precies gelijk aan de vorige!

Hetgeen in het volgende over milieufactoren en over de dynamiek die zij voor het oecosysteem in kwestie inhouden, wordt opgemerkt, berust grotendeels op kwalitatieve waarnemingen. Meer of minder intuïtief zand, beweging van grondwater, afspoeling en ophoping van organisch materiaal zijn direct zichtbare verschijnselen. De gevolgen daarvan voor de vegetatie- en bodemstructuur zijn slechts na langdurige waarneming juist te interpreteren.

5.4. DE DUINSTRUWELN VAN HET DELTAGEBIED, IN HET BIJZONDER DIE VAN VOORNE IN RUIMTE EN TIJD

5.4.1. De hoofdsoorten

Voor dit onderdeel grijpen we weer terug op tabel 15, figuur 7 en op ordinatiemodel I, waarbij de rangschikking van de struiksoorten langs de assen, respectievelijk langs de diagonalen (p. 26) de onderlinge posities het duidelijkst aangeeft. Voor de interpretatie van de typen zal ordinatie II worden gebruikt.

De beide uitersten van de eerste as, de *duindoorn*- en *meidoorn*begroeiingen bieden de meeste aanknopingspunten: omdat deze vegetaties als referentiepunten van de eerste as de belangrijkste oecologische gradient representeren, in het algemeen namelijk de macrozonering van zee naar binnenduin; voorts omdat deze soorten relatief goed onderzocht zijn.

Op grond van hun ruimtelijk verspreidingspatroon én hun sterke ontwikkeling bij respectievelijk voor de *Duindoorn* een aangroeiende kust (aan de zee-kant) en tot rust komende stuifplekken (in de binnenduinen) en voor de *Meidoorn* het uitvallen in het verleden van een hoge beweidingsdruk beschouwen we deze soorten beide karakteristiek voor opbouwsuccessies, daar, waar de uitwendige milieuveranderlijkheid, hoewel verschillend, hoog was en afneemt. Zij zijn bovendien karakteristiek voor gradientmilieu's (zie ook figuur 8 en 9).

Een belangrijk verschil tussen beide soorten binnen het totaal van duinstruweel is; dat

duindoornbegroeiingen ruimtelijk relatief grote aaneengesloten oppervlakten innemen en het beginpunt voor veel andere typen van struwelen kunnen vormen. Daarnaast kunnen ze zelf maar uit enkele vegetaties voortkomen. Terwijl *meidoornbegroeiingen* relatief veel fijnkorreliger patronen vormen, uit veel andere (struweel)typen kunnen ontstaan maar – in de tegenwoordige tijd – tot nog weinig struweel- of bostypen zijn ontwikkeld. Hier doet zich het probleem gelden, dat de struweelontwikkeling in onze duinen nog maar zo kort geleden begonnen is (60–70 jaar geleden) en maar zo zelden ongestoord heeft kunnen plaatsvinden. Overigens zijn er ook *meidoornbegroeiingen* lokaal in de binnenduinen, die de kenmerken van versnelde successie vertonen: homogene leeftijdsopbouw en een kale bodem eronder (ook TANSLEY, 1965). De *Meidoorn* staat het dichtst bij het bos in die zin dat hij vaak als eerste in duingrasland opslaat en de andere struiken van de mantel zich er daarna pas omheen groeperen.

Voordat de ontwikkelingsmogelijkheden van de *duindoornbegroeiingen* nader worden bekeken, worden eerst enkele andere struiken in relatie tot de *Duindoorn* en de *Meidoorn* nagegaan.

Op de derde as in het ordinatiemodel liggen de *duindoorn*- en de *meidoornbegroeiingen* het dichtst bijeen: hier komt hun 'overeenkomst' het meest tot uiting. Aan het andere uiteinde van deze as liggen de *ligusterstruwelen* (zie figuur 4).

Liguster (*Ligustrum vulgare*) is na de Dauwbraam (*Rubus caesius*) en Duinriet (*Calamagrostis epigejos*) de meest voorkomende soort in het totale opnamemateriaal. Vegetatievormend (tabel 15) vinden we Liguster in het algemeen in landschappen met verhoogde onrust, zoals bij een afslagkust (WESTHOFF et al., 1970). Hoewel BOERBOOM (1960) wel op het voorkomen van deze soort onder barre omstandigheden wijst en zelfs zeer soortenarme degradatiestadia ervan beschrijft, wordt Liguster in het algemeen als pionier aangeduid en bijna overal impliciet of expliciet als een schakel in de opbouw van de mantel beschouwd. Het is nu maar de vraag hoe men zich die opbouw voorstelt. Op grond van alle nu verzamelde waarnemingen lijkt de Liguster kenmerkend voor afbraaksuccessies dat wil zeggen daar tot ontwikkeling komend waar de milieuveranderlijkheid toeneemt, binnen het gegeven van een reeds ontwikkelde vegetatie- en bo-

denstructuur. Hij remt als het ware (verdere) afbraak van de structuur af. Deze kan door verschillende oorzaken plaatsvinden, zoals toenemende verstuiwing ten gevolge van verhoogde invloed van de zee, dus bij kustafslag en/of toenemende zoogene of anthropogene activiteit; waterstandsaling in bepaalde duinvalleien met kruipwilgbegroeiingen, waar de vroegere waterstandsschommelingen juist een dempende werking op het totale milieu uitoefenden; toenemende atmosferische invloed op de bodembegroeiingen van afstervende berken- en trilpopulierenbosjes, enz. (vergelijkbaar is ook de uit een oogpunt van struweel- en bosontwikkeling mislukte aanplant van het Van Itersonbos te Oostvoorne).

Andere struiksoorten die karakteristiek zijn voor afbraaksuccesies zijn volgens WESTHOFF et al., (1970) Kruipwilg en Dauwbraam, elk evenwel op een eigen niveau wat betreft de snelheid van verandering en ook in een eigen uitgangsmilieu. Omtrent de fysisch-chemische basisfactoren die bij de afzonderlijke soorten een rol spelen zijn veel hypothesen gemaakt, maar gezien de ingewikkelde verhouding van deze factoren onderling (VAN LEEUWEN, 1972) worden hierover in dit verslag nog maar niet te veel uitspraken gedaan.

In ordinatiemodel II vormen de *kruipwilgstruwelen* een referentiepunt op de tweede as, tegenover de *vlierstruwelen*. We zullen nu proberen af te leiden hoe de opbouw- en afbraakverhoudingen in deze struwelen liggen en deze met de hiervoor besproken duindoorn-, meidoorn- en ligusterstruwelen vergelijken.

De *kruipwilgstruwelen* vormen binnen de struwelen een sleutelgroep. Dit komt zowel tot uiting in hun omstreken syntaxonomische plaats als in de ogenschijnlijk zeer verschillende oecologische omstandigheden waarin deze begroeiingen kunnen worden aangetroffen. Ze komen zowel voor in vochtige en natte primaire en secundaire duinvalleien als op droge grazige plaatsen, zowel in het kalkrijke Duindistrict als in het kalkarme Waddendistrict. De grootste oppervlakten van de kruipwilgbegroeiingen treffen we op Voorne aan in de primaire en secundaire duinvalleien met fluctuerende grondwaterstanden. De variatie in begroeiingstypen kan weliswaar zeer groot zijn, maar meestal is de dominantie van kruipwilg een opvallend kenmerk. Door het op en neer bewegende kalkrijke grondwater ontstaat een specifiek milieu waarin opbouw- en afbraaktendenzen elkaar afwisselen:

in het winterhalfjaar: opstijgend water → toename dynamiek, gepaard met ruimtelijke nivellering → versnelde afbraak → mineralisatie

in het zomerhalfjaar: dalend grondwater → afname dynamiek, gepaard met ruimtelijke differentiatie → versnelde opbouw → vorming organisch materiaal.

Dergelijke schommelingen kunnen ondanks hun op zichzelf dynamische karakter toch ruimtelijk differentiërend werken (LONDO, 1971; WESTHOFF et al., 1970; VAN LEEUWEN, 1972). Geringe hoogteverschillen zijn daarbij al gauw van belang (VAN DER MAAREL & LEERTOUWER, 1967).

De droge grazige kruipwilgstruwelen komen meestal over geringere oppervlakten voor maar vertonen toch ook een grote variatie in typen. Ze komen voor waar oudere profielen overstoven zijn en/of worden door kalkrijk zand, bovendien hebben konijnen een sterk differentiërende invloed op deze begroeiingen. Ook hier is een korte termijn afwisseling van opbouw- en afbraak van belang.

Het ervaringsfeit dat droge kalk en actief water beide een versnelde afbraak van organisch materiaal veroorzaken is ook op de droge en vochtige kruipwilg-begroeiingen van toepassing.

Zowel bij droge als bij vochtige kruipwilg-begroeiingen vinden we soms zeer soortenrijke typen met veel zeldzame soorten, o.a. *Pyrolaceae* en *Orchidaceae*. Vooral dit aspect is van belang voor het meest specifieke gedrag van de kruipwilg, omdat het voorkomen van bijzondere soorten wijst op bijzondere milieu-omstandigheden, en wel speciaal op een geringe graad van dynamiek. Bij kruipwilg-begroeiingen is de uitwendige dynamiek betrekkelijk hoog, maar kennelijk geeft de geringe afbreekbaarheid tegenwicht om de totale dynamiek toch laag te houden.

Vlierstruwelen, het andere uiterste van de tweede as, treffen we in de duinen aan op plaatsen waar veel vers organisch materiaal (vaak van elders aangevoerd of aangevuld) onderhevig is aan snelle mineralisatie, zowel onder relatief droge, d.w.z. boven de invloed van het grondwater, omstandigheden (op noord- en oosthellingen van jonge duinrichels) als onder iets vochtiger omstandigheden langs valleien in de oudere duinen. Van elders, buiten de duinen kennen we de ruderales vlierstruwelen van nitraatrijke bodems als storten, mesthopen, wegbermen e.d. Ze zijn nog onvoldoende systematisch onderzocht, hetgeen al blijkt uit de onduidelijkheid betreffende de vraag of het nu (stabiele) mantelstruwelen zijn of ruderales struwelen van instabiele gestoorde milieus (WESTHOFF & DEN HELD, 1969).

De voornaamste overeenkomst tussen Kruipwilg en Vlier zien we in de relatief korte termijn afwisseling tussen opbouw en afbraak tendenzen in het milieu. Dit tegenover de overwegend lange termijn opbouw tendens in duindoorn- en meidoornvegetaties enerzijds en de overwegend (?) lange termijn afbraak tendens in de ligusterstruwelen.

Het voornaamste verschil tussen kruipwilg- en vlierstruwelen betreft de verhouding tussen aanvoer en afvoer van mineraal en organisch materiaal:

kruipwilgstruwelen zijn afhankelijk van een periodieke aanvoer van mineralen (door bewegend zand of water) in een humusrijke omgeving,

vlierstruwelen zijn afhankelijk van een periodieke aanvoer van organisch materiaal in een minerale omgeving.

Bij stopzetting van de specifieke aanvoer worden kruipwilgstruwelen te voedselrijk, vlierstruwelen te voedselarm; bij toename van de specifieke aanvoer gaan de eerste over in grazige kruidenvegetaties, de tweede in hoger opgaande begroeiingen. Op de kleinere veranderingen binnen de struwelen wordt later teruggekomen.

Als laatste in het ordinatiemodel duidelijk excentrische groep doen zich de *dauwbraambegroeiingen* voor, namelijk als referentiegroep op de vierde as, en wel tegenover de kruipwilg-begroeiingen. Ze komen in de duinen alleen in grotere oppervlakten voor onder sterk gestoorde omstandigheden, vooral bij algehele verdroging. Meestal zijn ze in kleinere vlakjes te vinden en in zones tussen enerzijds grasland- en stuifduinbegroeiingen en anderzijds hoger struweel, voorts verspreid in vrijwel alle begroeiingstypen. Ze staan het dichtst bij de duin-

graslandvegetaties. Dauwbraambegroeiingen worden bepaald door een tamelijk grote afbraak van vegetatie- en bodemstructuur aan de buitenranden van de meer stabiele struweel- en boscilanden.

Hiermee zijn de belangrijkste verschillen binnen het complex van duinstruwelen aan de hand van de vier assen en zes referentiepunten besproken. Nog niet alle struiksoorten zijn daarmee aan de orde geweest. De verspreidingsbeelden in ordinatie II van de nog niet genoemde soorten zijn of ruimtelijk zeer beperkt, of zeer diffuus in het middengedeelte van de assenparen. Het gedrag van deze soorten is nog moeilijker te beschrijven en dit kan misschien het best geschieden door ze vanuit hun positie ten opzichte van de referentiepunten en vanuit de ruimtelijke structuur in zijn meest volledige vorm (figuur 7) te benaderen.

Dit geeft aanleiding tot de volgende overwegingen:

Wegedoorn (*Rhamnus catharticus*) staat van alle struiksoorten het dichtst bij de Meidoorn, komt in het lijstje van de meest voorkomende soorten (tabel 4) op de achtste plaats en behoort tot de groep soorten die karakteristiek is voor nitratrijke milieus met een snelle opbouw, aanvoer en afbraak van organisch materiaal (soortsgroep 2, p 19). Voorzover waargenomen verschijnt de Wegedoorn ná de Meidoorn bij de opbouw van meidoornstruweel in de binnenduinen. Het areaal van de soort in de ordinatie (figuur 10) is kleiner dan dat van de Meidoorn en valt er geheel binnen. Daar waar de Wegedoorn opvallend veel voorkomt in de hoger opgaande struwelen met Meidoorn, namelijk aan de oostzijde van het Brede Water, wordt hij vooral begeleid door een tamelijk ruige begroeiing van veel Brandnetel (*Urtica dioica*) en leverkruid (*Eupatorium cannabinum*). Het is onbekend of hier van aanplant sprake is.

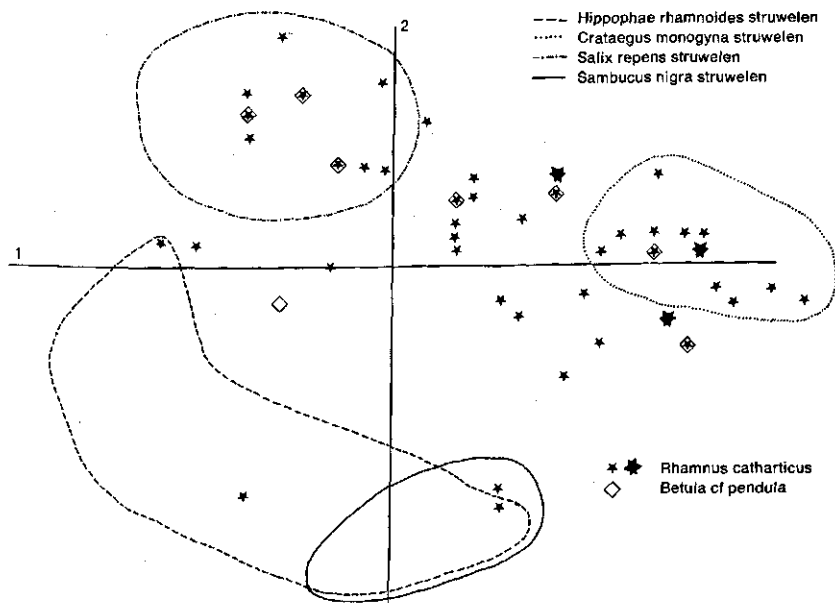


FIG. 10. Verspreiding van Wegedoorn (*Rhamnus catharticus*) en Berk (*Betula cf pendula*) in ordinatiemodel II, assenpaar 1-2.

Zuurbes (*Berberis vulgaris*) heeft een opvallend macro-verspreidingspatroon op Voorne: hoofdzakelijk langs de riviermonden (Kruiningergors in het noorden en langs het Haringvliet in het zuiden, zie kaartje in VAN DER MAAREL, 1966). In het ordinatiemodel valt het – kleine – areaal binnen dat van de meidoorn-wegedoornstruwelen. De soort vormt geen of nauwelijks grotere oppervlakten maar komt steeds in smalle zones van één struik breed langs meidoornstruwelen voor. Aan de andere kant wordt hij vaak begrensd door droog, grazig kruiwilgstruweel met Duinriet (*Calamagrostis epigejos*), Duinruit (*Thalictrum minus* ssp. *dunense*) en Duinroos (*Rosa pimpinellifolia*). Kortom: meer afbraakmilieu dan Meidoorn, maar minder dynamiek dan van Kruiwilg; meer droog mineraal dan Wegedoorn, maar minder dan verschillende rozen (figuur 11).

De rozensoorten (*Rosa pimpinellifolia*, *R. rubiginosa* en *R. canina*) verschijnen in het ontwikkelingsproces ná de Duindoorn en Meidoorn. Er is minstens één afbraakfase aan hun vestiging voorafgegaan (of ze zijn juist daarvoor karakteristiek!). Duinroos heeft het meest dynamische milieu, in smalle zones aan de grasland-zoom-kant van het bos-mantel-zoom-grasland complex en massaal ook op droge (verdroogde) hellingen in de vastelandsduinen bij Noordwijk en op Texel. Op dit eiland ook op gebrande duinheiden. Er is sprake van snelle mineralisatie van ter plaatse aanwezig, moeilijk afbreekbaar organisch materiaal. Egelantier (*Rosa rubiginosa*) vinden we in het middenbereik van het struweelcomplex, meest in jonge, middelhoge struwelen. Op enkele plaatsen op Goeree ook over wat grotere oppervlakten, elders steeds pleksgewijs. Hondсроos (*Rosa*

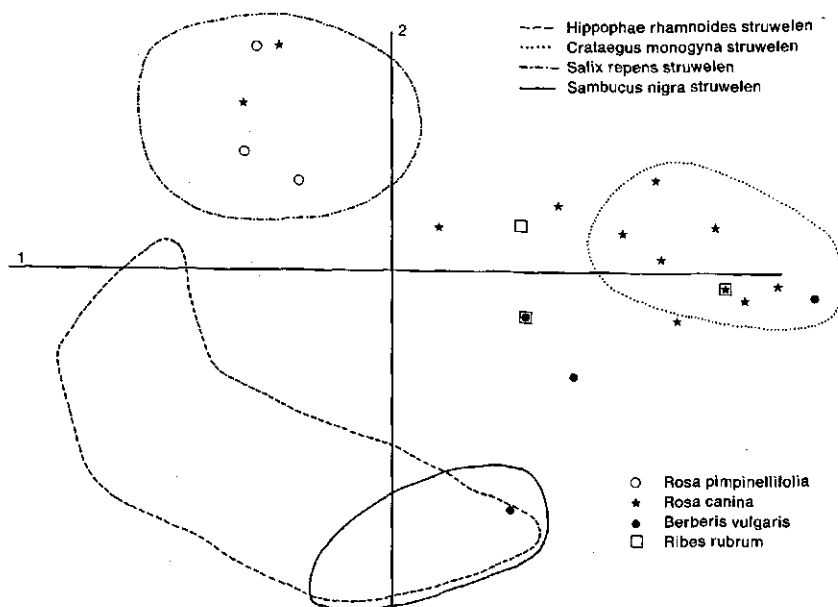


FIG. 11. Verspreiding van Duinroos (*Rosa pimpinellifolia*), Hondсроos (*Rosa canina*), Zuurbes (*Berberis vulgaris*) en Aalbes (*Ribes rubrum*) in ordinatiemodel II, assenpaar 1-2.

canina) komt voor in de oudere duinen het meest in de buurt van meidoornstruwelen, ogenschijnlijk in het meest getemperde milieu; anderzijds vertoont deze soort meer een sluierkarakter.

De Ribes-soorten (*Ribes rubrum*, *R. uva-crispa* en *R. nigrum*) komen alle puntsgewijs voor in nitraatrijke milieus. Kruisbes (*Ribes uva-crispa*) en in mindere mate ook Aalbes (*Ribes rubrum*) komen ook wel in droger en opener begroeiingen voor, Zwarte bes (*Ribes nigrum*) steeds in vochtige tot natte omstandigheden. *Ribes rubrum*, de enige die in de eindtabellen voorkomt, staat in het ordinatiemodel (figuur 11) tussen de meidoorn- en vlierstruwelen in, hetgeen op zichzelf voldoende zegt. Evenals de drie rozesoorten vormen ze een soort reeks van 'kap' naar 'sluier' milieus, de rozen onder droge, kalkrijke omstandigheden, de Ribessoorten in het algemeen iets vochtiger en nitraatrijk.

Gelderse roos (*Viburnum opulus*) staat meestal onderlangs de hellingen van de valleien en valleitjes, een enkele keer ook hoog en droog op de helling van oudere meidoornstruwelen (evenals de Duindoorn, Kruiwilg, Berk en vele andere soorten nu eens droog-mineraal, dan weer vochtig-organisch, met voor elke soort een eigen accent). Met zijn puntsgewijze voorkomen in ruimtelijk nauw begrensde zones indiceert de Gelderse roos ook een ingewikkeld samenspel van factoren met ophoping van organisch materiaal (afspoeling) en periodiek versnelde afbraak door onder andere fluctuerend grondwater.

De Berk (*Betula cf pendula*) als bospionier slaat meest massaal op in de vlakere valleien in kruiwilgmilieu dat snel voedselrijker wordt en sterft ook vrij plotseling na enkele decennia weer af. In de duinen komt hij aan de natte zure kant van de vochtgradient voor. (Zie figuur 10).

Kardinaalsmuts (*Euonymus europaeus*) komt in de struwelen van Voorne en de rest van het Deltagebied sporadisch voor en is elders vaak aangeplant. Het massaal voorkomen in de Noordhollandse duinen is bekend, maar in relatie tot de andere soorten is nadere studie nodig. Hetzelfde geldt voor soorten als *Lonicera xylosteum* en *Cornus sanguinea*. De vraag naar de reden van het ontbreken van soorten als *Prunus spinosa*, *Juniperus communis* in de duinen die bij het onderzoek van struwelen in Nederland wel gesteld is, kan hier nog niet beantwoord worden.

5.4.2. De struweeltypen

Nu in grote lijnen is aangeduid welke verschillen in milieutypen met de daarbij behorende struiksoorten er binnen de duinstruwelen te onderscheiden zijn wordt vervolgens nagegaan hoe binnen dit gegeven mogelijke ontwikkelingen van struweeltypen zijn aan te geven. Voor de 16 hoofdgroepen (Romeinse cijfers) en voor de soortensamenstelling van de typen zie tabel 16, in hoofdstuk 7. Om te beginnen weer de *duindoornstruwelen*: Onder droge, minerale en kalkrijke omstandigheden zijn in principe daarvoor twee uitgangsbegroeiingen denkbaar (zie figuur 8: de binnenzijde van de zeereep en geëxponeerde stuifplekken in de binnenduinen).

a. Aan de binnenzijde van de zeereep vindt de ontwikkeling plaats vanuit de helmvegetatie (*Ammophilion*-vegetatie) of vanuit reeds meer soortenrijke krui-

denbegrøeiingen. Bij gelijkblijvende aanvoer van vers zand én afvoer/afbraak van (weinig) organisch materiaal handhaaft zich het duindoornstruweel eventueel met kleinere verschuivingen in de kruidensamenstelling. Deze wordt bepaald door meer of minder instuivend zand: bij veel aanvoer handhaven zich (noordse) Helm (*Ammophila arenaria* en *Ammocalamagrostis baltica*), Melkdistel (*Sonchus arvensis*) en Akkerdistel (*Cirsium arvense*): typen 5 en 6, bij minder aanvoer winterannuellen: type 4. Bij aangroeiende kust neemt de aanvoer van mineralen af en zijn er twee mogelijkheden:

1. ter plaatse gevormd en van elders aangevoerd organisch materiaal hoopt zich op en ontwikkeling naar vlierstruweel (hoofdgroep IV) volgt. Dit geschiedt onderaan de helling en in delletjes op de helling.
2. door te weinig aanvoer van vers zand stagneert de vorming van organisch materiaal, het systeem degradeert, de Duindoorn sterft vaak massaal af. In de kalkarme duinen van het Waddendistrict leidt deze ontwikkeling tot de vestiging van soorten als Kraaiheide (*Empetrum nigrum*) en Eikvaren (*Polypodium vulgare*) en vervolgens ook tot grasachtigen en andere kruiden van schrale gronden en korstmossen. (Zie ook WESTHOFF et al., 1970). Onder de kalkrijke omstandigheden van het Duindistrict zijn daarnaast de duindoorn-duinrietbegrøeiingen karakteristiek, zoals te vinden op sommige plaatsen op de zeereep, op oudere zeerepen en streepduinen. In deze vegetaties zijn ook dikwijls varens te vinden zoals Mannetjesvaren (*Dryopteris filix-mas*) (type 8). Deze begrøeiingen zijn als tussenstadia te beschouwen: door het afsterven van de Duindoorn wordt tijdelijk de inwendige dynamiek verhoogd en grasachtigen nemen toe. Bij voortgaande afname van de uitwendige dynamiek kan Meidoorn zich in deze gegroeiingen vestigen. Bij afslaan de kust neemt de aanvoer van mineralen toe. Afhankelijk van de hoeveelheid en de aard der reeds gevormde humus die daardoor wordt afgebroken zullen Duindoorn met Haagwinde (*Calystegia sepium*) vegetaties, ligusterstruwelen of dauwbraam- of duinrietbegrøeiingen ontstaan. Zie verder bij de hoofdgroepen II, VI.

b. Op tot rust gekomen stuifplekken in de binnenduinen ontwikkelen zich de duindoornstruwelen meest vanuit spaarzaam met lage kruiden- en mossenbegrøeiingen bedekte plaatsen tot typen 2 en 3. Hier zullen evenwel vaker al hogere begrøeiingen in de directe omgeving aanwezig zijn en het milieu a priori wat rustiger dan aan de zee kant. Meestal hebben ze een hoog percentage Duinriet en Dauwbraam, daarnaast duingraslandelementen (type 7) als echtwalstro (*Galium verum*), ruig viooltje (*Viola hirta*) en Klauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme*) of juist meer hoger opschietende kruiden als leverkruid (*Eupatorium cannabinum*) (type 9).

De ontwikkelingen binnen de duindoornstruwelen, vooral die van de jongste duingebieden, gevormd ná 1910, zijn nog met de meeste zekerheid te beschrijven. Het zijn in het algemeen primaire opbouwsuccessies – op verschillende plaatsen overgaand of overgegaan in afbraakstadia, met aanzetten tot secundaire opbouw.

Hoofdgroep V, de *duindoorn-dauwbraamvegetaties*, omvat typen waar dit al enigszins is te vervolgen. Duindoorn komt er met geringe, Dauwbraam en Duin-

riet met grotere bedekking in voor; type 52 is daarvan de meest arme vorm; type 51 met Kruipwilg en Salomonszegel (*Polygonatum odoratum*) heeft een ouder, (nog) periodiek lichtelijk ondergestoven profiel; type 54 met een aantal graslandplanten is mogelijk het meest gedegradeerde stadium en zal – mede onder invloed van konijnen – voorlopig duingrasland blijven; type 53 waarin Meidoorn en Wegedoorn een plaats gevonden hebben is een beginfase van secundaire opbouw.

Bij de hoofdgroep *duindoorn-ligusterstruwelen* (II) moeten we ten aanzien van te verwachten volgende stadia al veel voorzichtiger zijn. Immers zijn Duindoorn en Liguster in termen van toe- en afname van milieudynamiek elkaars tegenpolen. Daarom zullen de verhoudingen binnen deze struwelen op microschaal al veel complexer zijn dan in de homogene duindoornstruwelen. Het is zelfs te betwijfelen of, zonder de lokale ruimtelijke rangschikking van de struiksoorten te kennen een voorspelling omtrent de ontwikkeling mogelijk is. De twee subgroepen (a met Kruipwilg en zonder Vlier en b met Vlier en zonder Kruipwilg) onderstreept dit nog.

De typen 22 en 23 met Kruipwilg zullen in principe in een minder dynamisch milieu te vinden zijn, waar ook de (reeds) aanwezigheid van Meidoorn en Wegedoorn op duidt: secundaire opbouwfase. Bij de typen 21, 24 en 25 dient de vraag gesteld te worden of deze vegetaties direct uit duindoornstruweel ontstaan zijn of uit duindoornvlierstruweel of uit nog andere struweeltypen. Die vraag is niet zonder meer te beantwoorden, de Duindoorn moet tot de oudste componenten van de vegetatie behoren. De aanwezigheid van eikvaren (*Polypodium vulgare*), robertskruid (*Geranium robertianum*) en strandkweek (*Elytrigia pungens*) in type 24 duidt in elk geval op een relatief langdurige en/of complexe geschiedenis.

In hoofdgroep IV, de *vlierstruwelen*, doen zich in principe dezelfde vragen voor als bij de vorige groep. Maar het belangrijkste aandeel dat de Vlier in deze vegetaties heeft maakt een vrij directe aansluiting op de duindoornstruwelen wel aannemelijk, vooral bij typen 16 en 19. De aanwezigheid van Liguster in alle typen, van eglantier (*Rosa rubiginosa*) in type 18, 19 en 20 en van Meidoorn (*Crataegus monogyna*) en Wegedoorn (*Rhamnus catharticus*) in type 20 wijst evenwel op een complexe ruimtelijke structuur, waarvan de verdere ontwikkeling weliswaar in de richting van grotere differentiatie zal gaan, maar de tussenfasen zullen, afhankelijk van de positie van de soorten, met name langs de helling, lokaal bepaald zijn.

Hoofdgroep III staat eigenlijk geheel op zich zelf. De *bittere wilg* (*Salix purpurea*) is op verschillende plaatsen aangeplant en heeft zich van daaruit verspreid, waardoor een andere dan 'normaal' verlopende struweelontwikkeling te verwachten is. Het voorkomen van Duindoorn, Dauwbraam en andere duinsoorten daarin rechtvaardigt wel het onderscheiden van een aparte groep. De tijd moet leren hoe deze struwelen zich verder ontwikkelen.

De hoofdgroepen VI, VII, VIII, IX en X (en ook V, maar deze is reeds na de duindoornbegroeiingen besproken) vormen de *kruipwilg-ligusterstruwelen*, *dauwbraam- en zoomvegetaties* (de 'primaire groepen' 07 + 08, 10 en 09 van de

oorspronkelijke indeling). Bij al deze vegetaties gaat het om lage begroeiingen met een tamelijk hoge mate van milieudynamiek en kleinschalige afwisselingen in opbouw- en afbraaktendenties.

Ten aanzien van de hoofdgroep *kruipwilgstruwelen* (X) zijn de volgende interne verschillen vermeldenswaard:

a. de droge meest soortenrijke begroeiingen, gekenmerkt door veel grasland-elementen, soms ook door soorten als donderkruid (*Inula conyza*) hondstong (*Cynoglossum officinale*) en salomonszegel (*Polygonatum odoratum*) (typen 47, 48 en 49) of ook wel eikvaren (*Polypodium vulgare*) (48). Hier ligt een duidelijk verband met de 'zoomvegetaties' van typen 55, 60 en 64 (hoofdgroep IX).

b. de droge meest soortenarme begroeiingen langs de randen van secundaire valleitjes of langs stuifplekken, waarin Liguster vaak een hogere bedekking heeft, minder graslandelementen aanwezig zijn (typen 49 en 50) en soms bovendien een aantal soorten van het droge stuifduin optreden (50).

Ook in de vochtige *kruipwilgstruwelen* (hoofdgroep XI) zijn er duidelijke verschillen in soortenrijke (typen 76 en 77) en soortenarme begroeiingen met meer ruderalementen (typen 75, 78, 79 en 80). Vooral in type 78 neemt de Duindoorn een belangrijke plaats in. Er zijn uit het onderzoek aan permanente proefvlakten verschillende gevallen bekend waarbij zeer soortenrijke kruipwilgstruwelen in enkele jaren in arme duindoornstruwelen veranderden. Het lijkt niet onwaarschijnlijk dat een reeks droge jaren daarop van invloed is geweest ('natuurlijke' eventueel tijdelijke verlaging van de grondwaterstand). Ook het veranderen van een soortenrijke Kruipwilg- Wintergroen (*Pyrola rotundifolia*) begroeiing in een soortenarme Duinriet-Dauwbraambegroeiing is vastgelegd en wel ten gevolge van het opnemen van de vegetatie ten behoeve van het onderzoek!

Naast hetgeen over de hoofdsoorten Kruipwilg, Liguster en Dauwbraam eerder werd opgemerkt, speelt hier de aard van al dan niet stabiele zoomvegetaties een overheersende rol. Aangezien deze laatste momenteel onderwerp van uitgebreid onderzoek zijn (VAN GILS o.a., 1975) en in Nederland tot dusverre nog heel weinig over deze vegetaties bekend is, wordt er hier niet uitvoerig op ingegaan. Zowel uit het onderzoek van STÄB & GERDINGH (1968) als uit de variatie in typen die hier gegeven wordt is wel af te leiden dat de in de duinen ontwikkelde zomen heel wat minder stabiel zijn en ook heel wat minder goed door karakteristieke soorten te beschrijven zijn dan men uit de onderscheiding van het *Inulo-Polygonatetum* door WESTHOFF & DEN HELD (1969) zou afleiden, overeenkomstig overigens de ervaring van VAN GILS.

Al eerder (p. 42) werd verondersteld dat in de eerste decennia van deze eeuw ten tijde van en kort na de stopzetting van de beweiding deze begroeiingen een belangrijke oppervlakte in de duinen besloegen. In de ontwaterde vastelandsduinen is dit nog steeds of alweer zo. Typen waaruit secundaire opbouwsuccesies lijken te kunnen plaatsvinden zijn bijvoorbeeld: typen 73, 74, 57, 55, 27 waarvoor onder andere de aanwezigheid van Meidoorn kan pleiten.

De groep echte *ligusterstruwelen* (Hoofdgroep XIII) is – we zouden haast zeggen volgens verwachting – vrij heterogeen. Afbraak gaat gemakkelijk genoeg en

kan in principe vanuit alle typen plaatsvinden door allerlei oorzaken. De dominantie van Liguster beschouwen we dan ook als het belangrijkste kenmerk. De uitgangspunten voor de hier onderscheiden typen kunnen zo verschillend zijn dat het niet zinvol is daarvan een opsomming te geven. Waartoe deze vegetaties zich zullen ontwikkelen a) bij voortgaande degradatie en b) bij ombuiging van afbraak- in opbouwsuccessie is waarschijnlijk al een evenlange reeks. Liguster is een zeer centrale soort: Voortgaande degradatie zal bijvoorbeeld tot type 10 of tot totale afbraak leiden (vergelijk ook de degeneratiestadia van ligusterstruweel van BOERBOOM (1960). Bij definitieve ombuiging naar opbouwsuccessies zal Liguster weliswaar minder massaal worden maar juist bij gedifferentieerde structuren nog zeer lang stand kunnen houden. Op dit moment blijft het bij deze algemene opmerkingen – de voor de typen genoemde kenmerkende soorten geven een zekere variatie aan en ook hier zal de lokale situatie zeer bepalend zijn voor de verdere ontwikkeling.

De *liguster-meidoornstruwelen* van hoofdgroep XIV zijn in het algemeen rijk aan struiksoorten, hebben een complex structuur, zowel opbouwelementen als Duindoorn en Meidoorn, als soorten van 'afbraaksuccessies' als Liguster en Duinriet. Ook hier is het reliëf en de lokale ruimtelijke opbouw van de soorten van doorslaggevende betekenis voor het verdere verloop van de successie. Deze struwelen zijn hetzij via een betrekkelijk langzame ontwikkeling 'met vallen en opstaan' voortgekomen uit allerlei lagere struweeltypen, hetzij via versnelde successie direct uit niet meer beweide duingrasland, waarin vooral Meidoorn een belangrijke rol gespeeld zal hebben, speciaal waar ze over grotere oppervlakten – hoewel in mozaïekstructuur – voorkomen namelijk in de binnenduinen. Ze kunnen tamelijk droog tot vrij vochtig zijn. Type 29 met de ruigtekruiden leverkruid (*Eupatorium cannabinum*) en watermunt (*Mentha aquatica*) is vochtiger dan typen 32 en 33 en 41 die alle vrij arm zijn. Typen 42 en 43 met zuurbes (*Berberis vulgaris*) als bijzondere struiksoort zijn ook droog.

Evenals de vorige groep zijn voor de *meidoorn-wegedoornstruwelen* (hoofdgroep XV) ook twee hoofdrichtingen vanuit het verleden denkbaar, al is het waarschijnlijk dat de meeste hogere struwelen van tegenwoordig volgens de tweede zijn ontstaan, dus via secundaire versnelde successie. Er zijn binnen de duinen, althans in het Deltagebied nog geen voorbeelden bekend van vervanging van deze struwelen door andere gemeenschappen. DOING (1974) ziet ze zich tot verschillende vormen van bos ontwikkelen, waarbij het eiken-berkenbos als climax zou moeten worden beschouwd, eventueel voorafgegaan door vochtig bos met iep (*Ulmus carpiniifolia*). De struweelontwikkeling ten aanzien van de houtige gewassen en van de kruiden geeft hier niet direct aanleiding toe. Eiken en Berken slaan in het struweel-zoom-vallei complex eerder naast dan in het struweel op: Eiken slaan in de binnenduinen sporadisch op langs de hoge struwelen, Berken en Essen eerder in, resp. langs de vlakke valleien. De oudere Eiken in de binnenduinen en bijvoorbeeld in de omgeving van het Quackjeswater op Voorne zijn veel ouder dan de hen omringende vegetatie en soms opvallend solitair. Het lijkt niet onmogelijk dat ze zijn aangeplant. VAN LEEUWEN (1966) en VAN LEEUWEN, LONDO & VAN WIJNGAARDEN (1972) zien ook de bosvorming

eerder naast dan in het milieu der *Prunetalia* beginnen. Bosontwikkeling in de jonge duinen komt voornamelijk in de valleien voor en zal bij groep XI en XII nader besproken worden. Terugkerend tot de hoge struwelen zien we de grootste ophoping van houtige gewassen op de noord- en oosthellingen van secundaire valleitjes (figuur 7) in de binnenduinen. Het is waarschijnlijk niet zonder betekenis dat op twee van dergelijke beschutte, ruimtelijk bijzondere plaatsen groeiplaatsen zijn gevonden van de zeer zeldzame tongvaren (*Phyllitis scolopendrium*)! De variatie binnen de groep wordt in hoofdzaak bepaald door verschillende vocht- en ruigtekruiden. Voorts hebben wel de verschillende opnamen bijzondere soorten, die evenwel niet in de typen tot uiting komen.

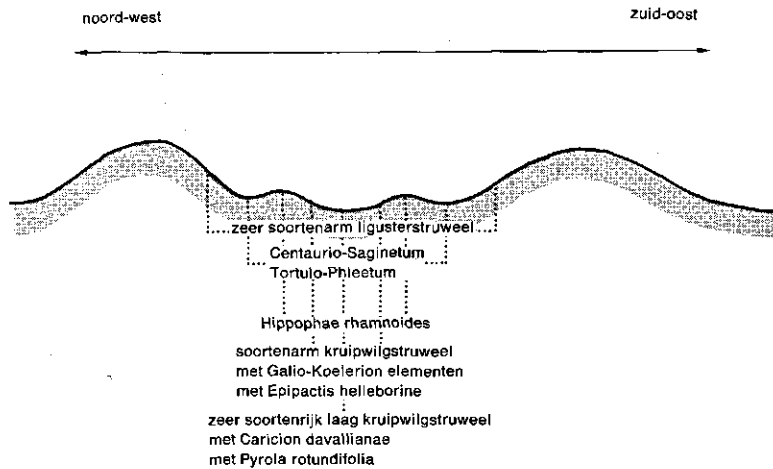


Fig. 12. Dwarsdoorsnede jonge secundaire duinvallei in de middenzone van het duingebied van Voorne.

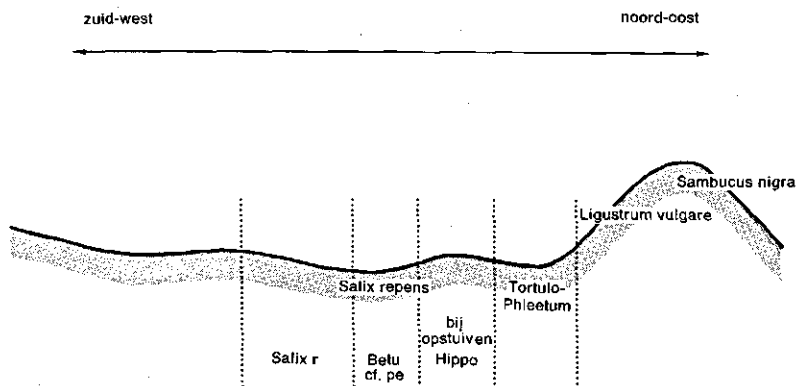


FIG. 13. Lengtedoorsnede jonge secundaire duinvallei in de middenzone van het duingebied van Voorne.

Tenslotte zijn er dan de meer *vochtige valleistruwelen* en de *berken- en trilpopulierbosjes* (hoofdgroepen XI en XII). De eerste zullen uitvoerig behandeld worden door VAN DER LAAN. Er wordt daarom hier volstaan met enige grote lijnen zodat de latere fasen waarbij de *Berberidion*-elementen een belangrijker plaats innemen of zelfs gaan overheersen toch begrijpelijk worden en de typen van de groepen XI en XII in het groter geheel kunnen worden geplaatst.

Figuur 12, 13, 14 en 15 geven schematisch de ontwikkelingen van de vegetatie aan. In de valleien verlopen deze in het algemeen wat sneller dan in de droge dui-

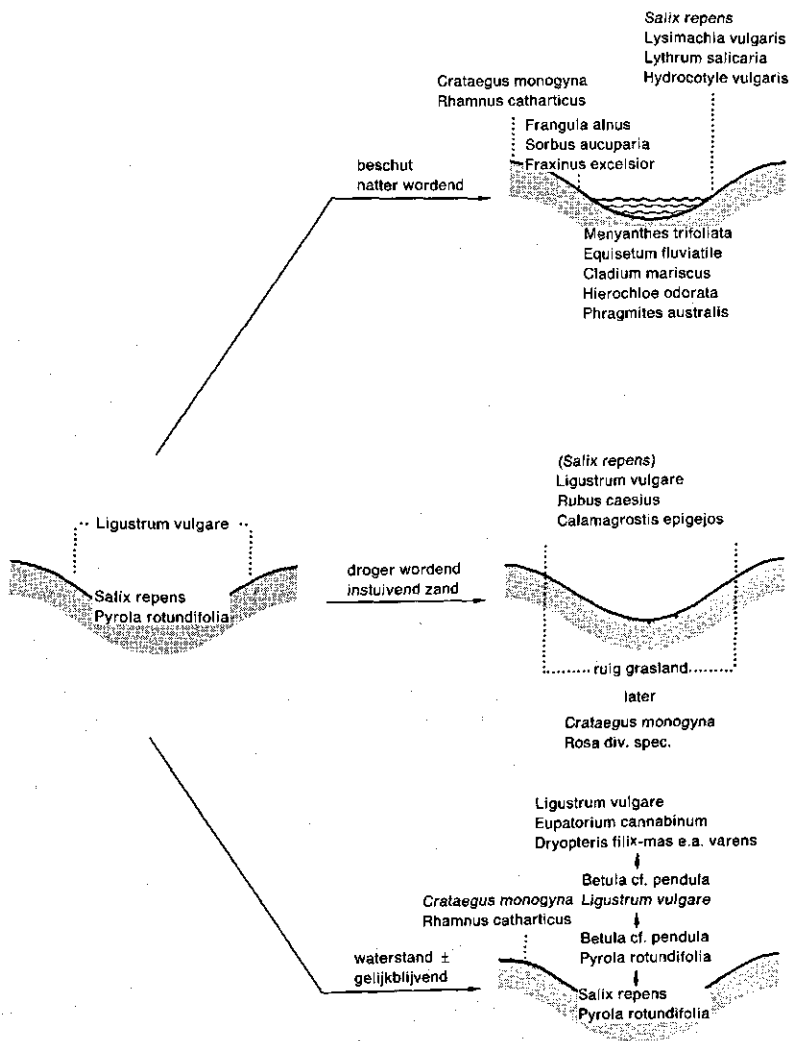


FIG. 14. Ontwikkelingsmogelijkheden van de vegetatie in secundaire duinvalleien onder verschillende omstandigheden (dwarsdoorsneden).

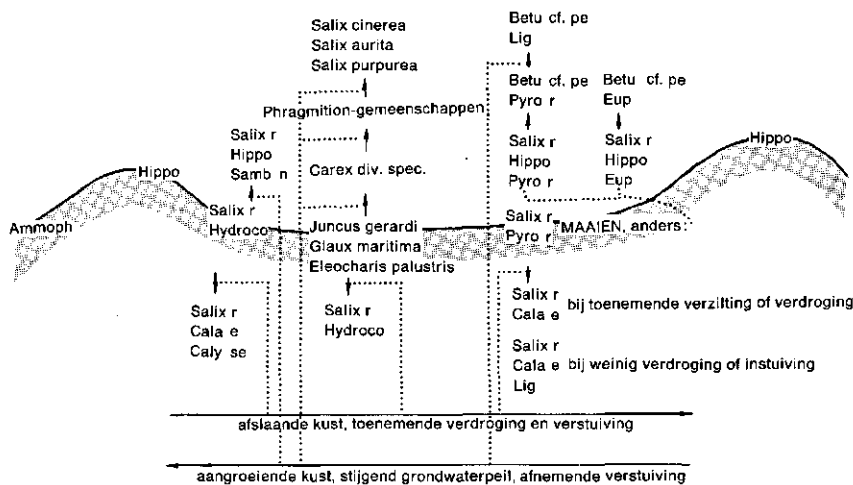


FIG. 15. Primaire duinvallei in de duinen van Voorne (dwarsdoorsnede).

nen zodat het lijkt alsof we hier de opbouwsuccessie beter kunnen overzien. Daarbij speelt mee dat de ruimtelijke variatie van vooral de secundaire valleitjes in de binnenduinen van Voorne zo bijzonder groot is en relatief minder gestoord is geweest of juist heel bewust beheerd (gemaaid).

De ontwikkelingen vanuit het kruipwilgstruweel naar de verschillende vormen van hoger struweel en bosjes gaan steeds gepaard met toename van de voedselrijkdom van het hele oecosysteem, totdat het berkenbos afsterft en ligusterstruweel zich sterk uitbreidt. In enkele gevallen is dit proces in de 10 jaren sinds het begin van het onderzoek nauwkeurig vervolgd. In twee gevallen is na het afsterven van de Liguster bij voortgaande degradatie een sterke uitbreiding van leverkruid (*Eupatorium cannabinum*) en dikwijls varens en distels geconstateerd. De berkenbosjes worden niet oud. De bosontwikkeling is in het algemeen nog zo jong dat over het verdere verloop na de berkenfase nog weinig gezegd kan worden. Komt het niet tot de vorming van berkenbos, zoals iets hoger op de helling, dan ontstaat een ruig duindoorn- (vlier)-leverkruidstruweel.

Enigszins apart staan de *trilpopulierbosjes* (typen 82 en 83). Deze zijn in het algemeen wat droger. De herkomst van de Trilpopulier (*Populus tremula*) is niet altijd zeker; hoewel de soort waarschijnlijk plaatselijk is aangeplant, breidt hij zich zeker ook hier en daar spontaan flink uit – in het midden latend of we dat verwilderen moeten noemen –. Na 20–30 jaar lijkt hij af te sterven en een soortenarme ruderaal begroeiing blijft over. Deze ontwikkeling lijkt sterk op de degradatie van de berkenbosjes.

6. DE VERSCHEIDENHEID IN DUINSTRUWELLEN BINNEN HET DELTAGEBIED EN DE DUINSTRUWELLEN IN GROTER VERBAND

6.1. DE VERSCHEIDENHEID IN DUINSTRUWELLEN IN HET DELTAGEBIED

De duinen van Voorne zijn het meest geschikte gebied gebleken om de variatie in de struwelen in ruimte en tijd te bestuderen. De voornaamste redenen daarvoor zijn:

a. Voorne heeft een uitgesproken zonering in oudere en jongere duinen. Grote oppervlakten duingebied zijn door aangroei van de kust na 1910 ontstaan. Deze gedeelten zijn daarom zo bijzonder, omdat ze nooit beweide geweest zijn, behalve begraasd door konijnen. Nergens in het Deltagebied heeft een dergelijke ontwikkeling op deze schaal plaatsgehad, uitgezonderd op de Beer, maar die is niet meer. Hierdoor geeft het noordwestelijk deel van Voorne het meest gave beeld van een primaire successie van struweel met een opbouwend karakter, dat in het Deltagebied en zelfs in heel Nederland te vinden is.

b. De rest van het duingebied van Voorne is weliswaar (over)beweide geweest tot 1910 (het grootste deel van de binnenduinen), gemaaid (onder andere de Heveringen) of beplant (de binnenduinrand, Van Itersenbos), maar heeft door de stringente bescherming als natuurreservaat een relatief ongestoorde, hoewel snelle, successie kunnen doormaken. In het beweidde en gemaaidde deel kon secundaire (op stuivende plaatsen ook primaire) successie plaatsvinden.

c. Op Voorne is slechts in geringe mate grondwater onttrokken zodat met name de vochtige en natte struwelen en de overgangen van deze naar de droge meer dan waar ook zich konden ontwikkelen. Alleen op de Waddeneilanden en in het gebied van het Zwanenwater zijn nog niet-verdroogde duinvalleicomplexen aanwezig, maar deze liggen alle in het kalkarme Waddendistrict en in een ander milieu, de struweelontwikkeling is daar geheel anders van aard. In het kalkrijke Duindistrict is Voorne wat dit betreft uniek.

Op Goeree, Schouwen, Noord-Beveland en Walcheren bevindt zich een aantal gebieden waar ook een aanzienlijke oppervlakte met struweelbegroeiing tot stand is gekomen. Vanuit het totaalbeeld zoals dat op Voorne kon worden opgebouwd zou men kunnen stellen dat bijvoorbeeld de duindoorn-liguster-vlierstruwelen van de Punt van Goeree en van het Verklikkerduin op Schouwen het over grote oppervlakte uitgestrekte middengedeelte representeert van de gehele-mogelijke-struweelzonering. De struiken Duindoorn (*Hippophae rhamnoides*), Liguster (*Ligustrum vulgare*), Kruipwilg (*Salix repens*), Vlier (*Sambucus nigra*), Egelantier (*Rosa rubiginosa*), Dauwbraam (*Rubus caesius*), Ribes-soorten (*Ribes uva-crispa*, *R. rubrum*) zijn er het meest in vertegenwoordigd. Op Goeree, Schouwen en Walcheren komt daar de Koebraam (*Rubus ulmifolius*) bij. Deze komt op Voorne maar op een enkele plaats voor. In het Verklikkerduin op Schouwen en de Punt van Goeree heeft het struweel minder sterk een mozaïek-

structuur met duingrasland- en zoomvegetaties. De kruidenlaag is daardoor meestal armer.

Opvallend is vooral op Goeree het vaak gezamenlijk optreden van (deels afgestorven) Liguster (*Ligustrum vulgare*), Kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*), rozensoorten (*Rosa rubiginosa* en *R. canina*) bramensoorten (*Rubus ulmifolius*, *R. caesius*, soms ook *R. fruticosus*) en varens (*Dryopteris filix-mas*, *Polypodium vulgare*). Dergelijke begroeiingen worden momenteel als degradatiefasen in de struweelontwikkeling gezien, waarbij vooralsnog in het midden wordt gelaten of de degradatie door inwendige of door uitwendige toename van milieudynamiek veroorzaakt wordt.

Andere indicatoren voor een verhoogde milieudynamiek in deze struwelen zijn Wilgenroosje (*Chamaerion angustifolium*, *Epilobium hirsutum*, beide vooral op Schouwen), Leverkruid (*Eupatorium cannabinum*), Wilde asperge (*Asperagus officinalis*) en Duinriet (*Calamagrostis epigejos*). Er is in deze gebieden (nog?) niet veel hoger opgaand struweel van Meidoorn (*Crataegus monogyna*) en Wegedoorn (*Rhamnus catharticus*). Ook de vochtiger typen en de berkenbosjes zijn er niet of nauwelijks ontwikkeld, de microzonering is er minder uitgesproken dan op Voorne.

Aan de zeezijde ligt hierlangs in het algemeen een min of meer smalle strook duindoornstruweel met Helm (*Ammophila arenaria*) en andere grassen. Op de Kwade Hoek en aan de zuidpunt van Goeree zijn nog wel jonge pionierstruwelen met veel elementen uit het Helmverbond (*Ammophilion arenariae*) te vinden. Alle andere duindoornstruwelen maken een oudere indruk, bevatten meestal meer graslandelementen en bramen. De duindoornstruwelen, die meer naar binnen op stuifplekken ontstaan (Verklikker en Zeepe op Schouwen, Punt van Goeree) komen sterk overeen met die van de binnenduinen van Voorne.

In de smallere duinstroken, zoals in de omgeving van het Havenhoofd op Goeree, de smalle duinrichels op de Kwade Hoek, de Westerdoodkist op Schouwen, het kleine stukje duin op Noord-Beveland en het grootste deel van de kuststrook van Walcheren is het vlierduindoornstruweel het meest voorkomende type. Deze begroeiingen geven vaak een sterk ruderaal indruk. Er is meestal ook veel menselijke invloed (geweest) zoals recreatie-activiteiten, al dan niet verwijderde bunkers (Westenschouwen bv.) en ontwatering van de duinen zelf en/of van het aangrenzende cultuurland.

Meidoornstruweel komt (kwam) over enige oppervlakte voor in de waterleidingduinen bij Vrouwenpolder. Dit vormde een duidelijke mozaïekstructuur met zoomvegetaties en kleinere tot grotere oppervlakten duingrasland. In verband met het perevuur is hier en ook in de – overigens sterk gestoorde – omgeving van Westenschouwen, nogal wat Meidoorn gekapt. In andere gebieden zijn hogere struwelen betrekkelijk zeldzaam. (Zeepe, Verklikker, binnenduin Goeree.)

Droge kruipwilgbegroeiingen en kruipwilg-ligusterstruwelen zijn op enkele plaatsen in de binnenduinen van Schouwen (vooral Zeepe, in mindere mate Verklikkerduin) ontwikkeld. Ze zijn daar vaak soortenrijk met veel duingraslandelementen en vormen een mozaïekstructuur met dauwbraamvegetaties.

Zoomvegetaties komen verspreid voor, nog het meest in de oudere duinen van Walcheren langs meidoornstruwelen in het gebied bij Vrouwenpolder en het Zeepe op Schouwen. Voorts – los van struweelontwikkeling – in de duingraslandcomplexen van de binnenduinen van Schouwen en Goeree.

Concluderend is vast te stellen dat er heel wat waardevolle struweelbegroeiingen buiten Voorne aangetroffen kunnen worden, alle met eigen specifieke kenmerken. Gezien vanuit de variatie van Voorne verduidelijken ze het totaalbeeld. Ze dragen elk op eigen wijze bij aan de keten van duinstruwelen in het Deltagebied maar er is nergens de volledigheid en gaafheid als die van Voorne.

6.2. ENKELE OPMERKINGEN OVER RUIMTE EN TIJDSASPECTEN IN NEDERLANDSE STRUWELN

De vraag rijst of hetgeen hier over de oecologie van de duinstruwelen is opgemerkt ook op andere struwelen in het Nederlandse landschap van toepassing is. Zonder hier uitvoerig op in te gaan – het directe onderzoek betrof immers niet meer dan de duinstruwelen van het Deltagebied – zijn wel enkele punten te noemen die van belang kunnen zijn bij het plaatsen van deze duinstruwelen in het grotere geheel.

Alleen al het gegeven dat ruimtelijk gezien de sleedoornorde (*Prunetalia spinosae*) zo'n bijzonder landelijk verspreidingspatroon heeft (kaart Tweede Nota Ruimtelijke Ordening 1966) en er ook door grote veranderingen in het grondgebruik sinds het einde van de vorige eeuw op vele plaatsen spontane struweel- (en bos-)vorming optreedt zijn factoren die het de moeite waard maken te zoeken naar die grotere verbanden. Toepassing is denkbaar zowel in de landschapsbouw als in het natuur- en landschapsbeheer.

De oecologische plaatsbepaling van de struwelen wordt in de literatuur al geruime tijd beheerst door twee soms nogal tegenover elkaar gestelde opvattingen: enerzijds zou de tussenpositie van struwelen tussen grasland en bos van temporele aard zijn. Struwelen zouden een successie- of degradatiestadium in de ontwikkeling van grasland naar bos, respectievelijk van bos naar grasland zijn. Anderzijds zou het voorkomen van struwelen vooral door ruimtelijke verschillen in het milieu worden bepaald: mantels op de overgang van grasland naar bos of op andere overgangen, vooral hellingen, waarbij de verschillen tussen de in elkaar overgaande milieutypen zijn gelegen in de mate van milieuveranderlijkheid. Vooral VAN LEEUWEN (1964, 1967, 1973, zie ook WESTHOFF et al., 1973) heeft op de laatste mogelijkheid vaak gewezen, met name voor het mantel-zoom-complex van de sleedoornorde (*Prunetalia spinosae*) en het marjoleinverbond (*Trifolium medii*). Deze discussie over de ruimtelijke of temporele betrekkingen heeft zich ook afgespeeld en is ten dele nog aan de gang ten aanzien van allerlei andere zonaties en successiereksen, bijvoorbeeld verlandingsreeksen (vergelijk WESTHOFF & DEN HELD, 1969 ten aanzien van het verbond van sporken- en wilgenbroekstruwelen, *Salicion cinereae*, klasse *Franguletea*).

Van allerlei soorten is het opvallend dat ze soms over grote oppervlakten mas-

saal voorkomen, op andere plaatsen in smalle zones in ingewikkelde ruimtelijke complexen. Bij de duinstruwelen waren daar Duindoorn (*Hippophae rhamnoides*), Liguster (*Ligustrum vulgare*), Kruipwilg (*Salix repens*) en Duinroos (*Rosa pimpinellifolia*) onder andere voorbeelden van (tabel 15). Andere soorten zijn kennelijk op ruimtelijk nauwer begrensde milieus afgestemd. In de duinstruwelen waren dat vooral Meidoorn (*Crataegus monogyna*), Wegedoorn (*Rhamnus catharticus*) en Zuurbes (*Berberis vulgaris*); elders kunnen naast deze soorten ook genoemd worden Sleedoorn (*Prunus spinosa*), Rode Kornoelje (*Cornus sanguinea*), Wilde appel (*Malus sylvestris*), Mispel (*Mespilus germanica*) en andere. Maar ook deze soorten kunnen onder bepaalde omstandigheden, wanneer ze door plotselinge veranderingen in het beheer zijn ontstaan zeer homogene begroeiingen vormen. Ze vertonen dan een eenvormige leeftijdsopbouw, weinig of geen ondergroei en zo deze er al is, bestaande uit meer triviale soorten.

Aan de reeks grasland-zoom-mantel-bos is in Nederland als ruimtelijk samenhangend complex het meest aandacht besteed op de rijkere gronden, waar het de meeste kans heeft gehad zich ruimtelijk te manifesteren, met name:

- a. in de duinen waar het complex vooral in onze tijd over grote oppervlakten voorkomt, met het onderscheid tussen het Waddendistrict met voornamelijk dwergstruwelen en duinheiden en het kalkrijke Duindistrict met naast dwergstruwelen ook hoger opgaande struwelen.
- b. in de rivier- en beekdalen, op rivierduincomplexen en in de smalle overgangszones van de randen van het pleistocene (zie ook TREURNIET-LEDEBOER, 1969). Hier zijn de struweelementen bovendien nog door de langdurige differentiërende invloed van de mens in houtwallen en heggenpatronen geconcentreerd en waarschijnlijk ouder dan in de duinen. De zoomvegetaties zijn door de intensivering van het grondgebruik op de meeste plaatsen sterk verarmd of verdwenen.
- c. in het Zuidlimburgse heuvelland, waar zowel grotere oppervlakten grasland-zoom-mantel-bos mozaïeken voorkomen op extensief of niet meer beweid kalkhellingen als heggen, houtwallen en holle wegen met smalle stroken mantel-zoom-elementen, als rijk ontwikkelde bosranden (oud en jong, van alles wat).

Op de armere gronden zijn de bosranden in het algemeen slecht of niet ontwikkeld: het relatief intensieve bosbouwkundige gebruik en het open karakter van onze loofhoutbossen maakt dat mantelvegetaties niet erg uitgesproken zijn op deze gronden. Wel nemen dwergstruwelen van de droge en vochtige heide (nog) relatief grote oppervlakten in en zijn als halfnatuurlijk landschap mede i.v.m. hun beheersproblematiek goed onderzocht (DE SMIDT, 1975). Hoger opgaande struwelen van Brem (*Sarothamnus scoparius*) en Jeneverbes (*Juniperus communis*) en Gaspeldoorn (*Ulex europaeus*) zijn betrekkelijk zeldzaam in het oosten en zuiden van het land. De jeneverbesstruwelen zijn pas recentelijk beter onderzocht door BARKMAN (BARKMAN & WESTHOFF, 1969) zie ook WESTHOFF et al., 1973). Het is voorts niet toevallig dat van de armere gronden meer bekend is over kapvlaktestruwelen! Het lijkt evenwel aannemelijk dat bij een doelgericht beheer zich ook op de armere gronden bosranden met hogere struiken zouden kunnen ontwikkelen.

Ook van struwelen die binnen het directe bereik van het grondwater groeien is het beeld nog tamelijk onvolledig.

De klasse en het verbond van de sporken-wilgenbroekstruwelen (*Franguletea*, resp. *Salicion cinereae*) en de klasse der wilgenvloedstruwelen (*Salicetea purpureae*) omvatten beide associaties die verbindingen weergeven met de doornstruwelen en omvatten tevens middelhoge struwelen met Gagel (*Myrica gale*) en Kruipwilg (*Salix repens*). Gagel vormt enerzijds homogene ruderales struwelen op verdrogende vochtige heide- en veengronden, waar de veraarding van de bovenste laag een versnelde mineralisatie veroorzaakt, en anderzijds smalle stabiele zones op hellingen met horizontale grondwaterbeweging (WESTHOFF et al., 1973).

Soorten als Kruipwilg (*Salix repens*), Jeneverbes (*Juniperus communis*), en Brem (*Sarothamnus scoparius*) vormen als het ware verbindings-elementen tussen voedselrijk-voedselarm, nat-droog, organisch-mineraal tegenstellingen. Dit komt onder andere tot uiting in de onduidelijke syntaxonomische plaats van hun struwelen. (WESTHOFF & DEN HELD, 1969).

Samenvattend kan bij de struweelvormende soorten onderscheid gemaakt worden in:

- a. relatief stabiele struwelen in ruimtelijk gevarieerde milieus – vaak weliswaar nog niet gestabiliseerd maar als formatie waarschijnlijk wel permanent te handhaven. Dit kan slechts door ruimtelijk verschillende beheersvormen naast en in relatie tot elkaar te continueren.
- b. relatief instabiele struwelen over grotere oppervlakten in ruimtelijk weinig gevarieerde milieus als kapvlakten, ruderales terreinen, verdroogde vochtige heide en veengronden. Dergelijke struwelen zijn door plotselinge veranderingen in het beheer ontstaan en zullen alleen bij periodiek ingrijpen in stand kunnen blijven. Het zal overigens vaak de vraag zijn of dat gewenst is (bv. gagelstruwelen op verdroogde veengronden).

Het lijkt mede met het oog op het beheer zinvol het verband na te gaan tussen structuur en mate van milieuveranderlijkheid waarbij overeenkomst en verschil tussen respectievelijk alle dwerg-, middelhoge en hoge struwelen criteria zouden kunnen zijn. Voor de syntaxonomie zou dit ook verhelderend kunnen werken.

7. SYNTAXONOMIE

7.1. INLEIDING

In hoofdstuk 4 werd de ordening van het opnamemateriaal van de duinstruwelen op grond van soortensamenstelling en bedekking besproken. Via verschillende wegen zijn verwante opnamen bij elkaar gebracht tot groepen en de groepen zijn op grond van hun onderlinge verwantschap in twee ordinatiemodellen gerangschikt. Op zichzelf was dit voldoende om, zoals in de vegetatiekunde gebruikelijk, een typologie van duinstruwelen op te stellen en deze voorzover mogelijk in het bestaande systeem van plantengemeenschappen te voegen. De floristische verwantschap is daarbij immers van doorslaggevende betekenis. In hoofdstuk 3.1. werd evenwel al aangekondigd dat voor een synthese, zeker van zeer complexe vegetaties, baat gevonden kan worden bij een nauwkeurige analyse van het gedrag van de hoofdsoorten in ruimte en tijd met het begripkader van de Relatietheorie van VAN LEEUWEN. Hiertoe werd in hoofdstuk 5 het ruimtelijk patroon van de hoofdsoorten besproken en het milieu in termen van toe- en afnemende veranderlijkheid benaderd.

In het volgende zullen we nagaan in hoeverre aansluiting bij de bestaande vegetatieclassificaties van duinstruwelen op grond van deze gegevens mogelijk is. Het is daarbij niet zozeer van belang een passend hiërarchisch systeem op te bouwen dan wel om handvatten aan te reiken waarmee de ontwikkelingstendenzen kunnen worden opgespoord, omdat deze bij het beheer de aard van het (bij-) sturen (moeten) bepalen.

Bij de bespreking van de onderscheiden eenheden zijn de tabellen 16 en 17 (p 77 t/m 95) van belang. Tabel 16 is de eindtabel van de ordinatie. Hierbij wordt op pagina 73 een toelichting gegeven. Tabel 17 geeft een omschrijving van de eenheden. De meest op structuur gebaseerde hoofdindeling omvat 16 hoofdgroepen, eventueel onderverdeeld in groepen. Deze omvatten de 85 basistypen.

7.2. AANSLUITING VAN HOOFDGROEPEN EN 'TYPEN' BIJ DE VOORNAAMSTE VEGETATIECLASSIFICATIES VAN NEDERLANDSE DUINSTRUWELN

7.2.1. *De voornaamste vegetatieclassificaties van Nederlandse duinstruwelen*

In de Plantengemeenschappen in Nederland (WESTHOFF & DEN HELD, 1969) komen drie formaties, vijf klassen, vijf orden, zes verbonden en acht associaties voor, waarin het hier besproken materiaal van duinstruwelen, inclusief de daarbij aansluitende zoomvegetaties onder te brengen zou moeten zijn.

In het overzicht van DOING (1962) van de Nederlandse bos- en struweelgezelschappen komen in aanmerking: twee klassen, drie orden, vier verbonden, vijf associaties.

Grote delen van het Nederlandse duingebied zijn wat betreft hun begroeiing

in kaart gebracht, voor het merendeel in de vorm van lokale vegetatiestudies en -karteringen (voor lit. zie pag. 4), waarbij steeds per gebied een lokale vegetatietypologie werd opgesteld, die al dan niet met de op dat moment bestaande vegetatieclassificaties werd geconfronteerd. DOING is momenteel, ten dele met hulp van studenten, bezig zijn in 1957 begonnen 'landschapsoecologische karteringen op vegetatiekundige grondslag van duingebieden in Noord-Holland' uit te breiden tot een kaart voor het gehele Nederlandse duingebied in schaal 1:25.000 (DOING, 1974). Daarnaast bestaan er een aantal studies van verschillende auteurs, waaronder onderzoeken door studenten in het kader van doctoraal-examens, die niet in een typologie uitmonden, omdat het accent meer ligt op het bestuderen van bepaalde milieus, afzonderlijke soorten of methodieken.

De verschillende indelingen van vóór 1969 (o.a. MELTZER, 1941; BOERBOOM, 1960; VAN DER MAAREL & WESTHOFF, 1964) zijn grotendeels verwerkt door WESTHOFF & DEN HELD (1969). Soms zijn ze zo gedetailleerd dat de typen inderdaad slechts een zeer lokale betekenis hebben, maar toch bij de behandeling van de oecologie van de nu beschreven ordening een rol kunnen spelen. De na 1969 verschenen publikaties over duinvegetaties, van belang voor de struweelindeling zijn die van BLOM & BLOM-STEINBUSCH (1970) en van DOING (1974).

De kartering van de duinen rond het Quackjeswater op Voorne door BLOM & BLOM-STEINBUSCH sluit geheel aan op de overige lokale karteringen van Voorne. Van de onderscheiden eenheden is daarin globaal aangegeven hoe de aansluiting bij het systeem der Plantengemeenschappen van Nederland (WESTHOFF & DEN HELD, 1969) is. Het uitgestrekte zuurbesstruweel en de droge kruipwilgstruwelen in de aldaar beschreven vorm zijn eenheden, die nergens anders langs de Nederlandse kust over een dergelijke oppervlakte voorkomen.

DOING (1974) ontwerpt een indeling van 'oecosysteemtypen' naar analogie van ELLENBERG (1973). Ter gelegenheid van de kartering van het duingebied tussen Wassenaar en IJmuiden worden de op dat gebied betrekking hebbende typen genoemd en voorzien van een groot aantal gegevens over oecologie en successie. De legenda-eenheden van de landschapskaart sluiten aan op vroegere karteringen en omvatten door de schaal (1:25.000) min of meer ingewikkelde complexen. Hoewel DOING zijn eenheden van een weinig complex karakter noemt en opgebouwd ziet volgens een eenvoudige hiërarchische classificatie in hoofdtypen, primaire en secundaire ondertypen, zijn de legenda-eenheden toch zo globaal dat de structuur van de vegetatie niet uit het kaartbeeld als zodanig is af te lezen. Met name het onderscheid in kruidenvegetaties, struwelen en bossen is verscholen in de landschapstypen die gekarteerd zijn. De beschrijving van DOING der afzonderlijke oecosystemen is wat dit betreft duidelijker en gedetailleerder, al zijn juist de struwelen hier betrekkelijk weinig uitgewerkt, waarschijnlijk omdat ze in de vastelandsduinen toch minder gedifferentieerd ontwikkeld zijn dan met name op Voorne. Van de 26 oecosysteemtypen van DOING hebben er vier betrekking op struwelen (inclusief dwergstruwelen) en drie op bossen. Bepaald onduidelijk zijn:

- a. De plaats van de gesloten duindoornstruwelen
- b. De plaats van de duin-vlierstruwelen

- c. De onderverdeling van het *Berberidion*
- e. De successiereeksen waar de onderscheiden typen deel van uitmaken.
Dit zal in het kader van het volgende overzicht nader worden uitgewerkt.

7.2.2. Plaatsbepaling van de duinstruwelen van het Deltagebied

Bij het vergelijken van de nu gevonden typen doet zich een aantal knelpunten voor. Deze worden hierna achtereenvolgens behandeld, terwijl mede aan de hand van tabel 16 een voorstel voor een herziene indeling wordt gedaan. Dit wordt in de nabije toekomst nader uitgewerkt.

A. Op het niveau van de *formatie* is het onderscheid tussen enerzijds de struwelen en de zoom- en dauwbraamvegetaties, anderzijds de struwelen en de bossen aan de orde.

a. De zoom- en dauwbraamvegetaties van de hoofdgroepen V, VI, VII, VIII, IX en X kunnen gerekend worden tot formatie XI van WESTHOFF & DEN HELD, (1969) ('gesloten, soms meer open, soortenrijke, stabiele vegetaties van hoge, overblijvende kruiden, vooral hemicryptophyta scaposa, chamaefyten en lianen; veelal ontwikkeld als *struweelzoomgemeenschappen*. In stabiele gradiëntmilieus, op droge kalkrijke gronden'), of tot formatie V ('meersoortige, min of meer open, secundaire, niet zeer stabiele vegetaties, doch hoofdzakelijk door meerjarige planten gevormd, dit in tegenstelling tot de meer instabiele therofytenvegetaties van formatie III. Op min of meer gestoorde, stikstofrijke, zowel natuurlijke als anthropogene substraten'). Tot deze laatste formatie behoren onder andere de verbonden *Agropyro-Rumicion crispi* en *Aegopodion podagrariae*. Associaties zijn niet nader aan te duiden.

Wanneer Dauwbraam en (dwerg)struiken tezamen meer dan 30% bedekken, worden ze tot formatie XII (struwelen) gerekend. Dit betreft de hoofdgroepen VIII en X. De hoofdgroepen V, VI, VII, IX moeten dan hetzij bij formatie XI, hetzij bij V worden gerekend. Een uitspraak hierover wordt tot na het zoom- en sluiergemeenschappen-onderzoek uitgesteld.

b. De hoge struwelen (typen 33 t/m 46) en de bosjes (typen 82 t/m 85) vormen de verbinding tussen formatie XII (struwelen) en formatie XIII (bossen). Dit is al een oud probleem. Op associatie-niveau sluiten ze aan bij het *Crataego-Betuletum* van formatie XIII, op verbondsniveau meer bij het *Berberidion* van formatie XII. Door DOING (1974) wordt het struweel met *Cornus sanguinea* en *Crataegus monogyna* ook laagstammig bos genoemd ('*Corno-Crataegion*'), wèl onder de *Prunetalia* gerekend, in één adem genoemd met het *Fraxino-Ulmetum*, waarmee het oecologisch en fysiognomisch veel overeenkomst heeft. Het wordt duidelijk onderscheiden van het *Berberidion* en een door DOING nieuw voorgesteld *Rubo-Rosion*, waarvan hij evenwel geen duidelijke omschrijving geeft.

Omdat de ontwikkeling van de bosjes nog vrijwel nergens spontaan tot rijpere bossen heeft geleid, maar bijna overal na zekere tijd (enkele decennia) vooralsnog degradeert, worden deze bosjes voorlopig – op lager niveau – bij het *Berberidion* ondergebracht. Zie verder onder B.c. en D.f.

B. Op het niveau van *klasse* en *orde* gaat het om de volgende grote lijnen:

a. Bij de zoom- en dauwbraamvegetaties gaat het om de relatie tussen de klassen *Trifolio-Geranieta* (orde *Origanetalia vulgaris*), *Plantaginetea majoris* (orde *Plantaginetealia majoris*) en *Artemisietea vulgaris* (orde *Artemisietalia vulgaris*).

b. De verbindingen tussen enerzijds de eurosiberische doornstruwelen (de

Rhamno-Prunetea) en anderzijds de sporken-wilgenbroekstruwelen (*Franguletea*) en de wilgenvloedstruwelen en -bossen (*Salicetea purpurea*) behoeven nadere uitwerking. Dit geldt met name ook voor de orden, verbonden en associaties. De relatie van de *Rhamno-Prunetea* (orde: *Prunetalia spinosa*) met de *Franguletea* (orde: *Salicetalia auritae*) zullen in het duinvalleien-onderzoek van VAN DER LAAN nader aan de orde komen. Die met de *Salicetea purpureae* (orde: *Salicetalia purpureae*) betreft vooral de associatie *Salicetum arenario-purpureae*, DOING, 1962, welke ook volgens WESTHOFF & DEN HELD veel *Berberidion*-soorten kan bevatten en waarvoor zij wegens zwakke onderbouwing nader onderzoek bepleiten. Zie onder D.i.

c. De klassen *Rhamno-Prunetea* en *Quercu-Fagetea* worden ruimtelijk en functioneel door de hoge meidoorn- en meidoorn-wegedoorn-zuurbesstruwelen verbonden. Dit probleem is onder A.b. (pag. 68) gesignaleerd. Zie verder D.f.

d. De indeling van de *Rhamno-Prunetea* in de orden *Prunetalia spinosae* en *Sambucetalia* heeft bij DOING (1962) en WESTHOFF & DEN HELD (1969) een verschillende inhoud, welke doorwerkt op verbonds- en associatieniveau, zie C.b.

C. Op het niveau van het *verbond* doen zich speciale problemen voor:

a. Bij de relatie tussen *Berberidion* en *Salicion arenariae* R.T. '52 en BOERBOOM, 1960, overgenomen, zij het met aarzeling, door WESTHOFF & DEN HELD (1969). Het kruipwilgstruweelverbond heeft een afwijkende structuur t.o.v. de andere twee verbonden van de orde der *Prunetalia*. Veel aspecten van het *Salicion arenariae* vertonen verwantschap met de dwergstruwelen van bijvoorbeeld het kraaiheideverbond (*Empetrium nigri*) uit de kalkarme duinen. Om deze reden ook is er in de struweeltypen van DOING geen plaats voor. Ook soorten van het borstelgrasverbond (*Violion caninae*) komen er nogal eens voor. Het is aanvankelijk beschreven voor het kalkarme Waddendistrict zonder dat indertijd het verband met de duinstruwelen van het kalkrijke Duindistrict is gelegd.

DELELIS-DUSOLLIER & GÉHU (1974) nemen de oude opvatting van het *Salicion arenariae* van TÜXEN '52 weer op en brengen er een groot deel van de duindoornstruwelen, duindoorn-vlier-struwelen en duindoorn-ligusterstruwelen bij onder. Na hetgeen in hoofdstuk 5 over de onderlinge samenhang tussen deze struwelen is opgemerkt zal het duidelijk zijn dat we deze echter alle als *Berberidion*-struwelen willen zien en zelfs willen voorstellen ook de kruipwilgbegroeiingen die daar nauw bij aansluiten (hoofdgroep IX en X) vooralsnog daartoe te rekenen. Het *Salicion arenariae* kan dan vervallen of in een aparte hogere eenheid met andere dwergstruwelen worden samengevat. Zie verder D.g.

b. Bij de verbonden *Arctio-Sambucion nigrae* en *Oenothero-Hippophaeion maritimi* van DOING (1962). Deze bevatten twee associaties (het *Hippophaeo-Sambucetum* en het *Oenothero-Hippophaetum*) waarin struwelen als hier omschreven in hoofdgroepen I, IV en II zijn te plaatsen, maar die volgens de indeling van WESTHOFF & DEN HELD (1969) meer bij het *Berberidion* aansluiten.

In 1974 herroept DOING min of meer het *Oenothero-Hippophaeion maritimi* (DOING, 1962). Het zou floristisch zwak gekarakteriseerd zijn, de duindoornvelden ten onrechte met de hogere struwelen verbinden en, eveneens ten onrechte, scheiden van de duinrietvelden en vegetaties met onder andere Hondstong (*Cynoglossum officinale*). DOING stelt voor de open duindoornstruwelen te rekenen tot een oecosysteemtype dat omschreven wordt als 'ruigte met *Calamagrostis epigejos* en *Elytrigia*-soorten', dus een kruidenvegetatie. De relatie met het *Berberidion* wordt niet genoemd.

Ook de plaats van de duin-vlierstruwelen is bij DOING (1974) onduidelijk: DOING stelt voor er de naam *Aegopodio-Sambucion* aan te verbinden, hoewel het type overeenkomt met het *Aegopodion-podagrariae* (TÜXEN, 1967), een nitrophiele zoomvegetatie. Daarnaast is het evenwel volgens DOING een struweel-oecosysteem en tenslotte kan het bovendien dominante soorten als Iep (*Ulmus carpinifolia*) bevatten. Voor een juiste omgrenzing van het *Berberidion* in zijn geheel is de tijd nog niet rijp. Voorlopig worden de duin-vlierstruwelen van het Deltagebied wel bij dit verbond ondergebracht.

D. Op het niveau van de *associatie* (respectievelijk consociatie, sociatie, variant) is het belangrijkste aspect de mate van opsplitsing. De acht relevante associaties van WESTHOFF & DEN HELD kunnen weliswaar vele van de 85 typen 'omvatten', maar een groot aantal mist de betreffende kensoorten en/of is wat betreft de oecologie afwijkend. De onderverdeling van MELTZER (1941), BOERBOOM (1960) en DOING (1962) bieden ten dele daarvoor oplossingen.

a. De *duindoornstruwelen* van hoofdgroep I zijn eenvoudig gestructureerde pioniersstruwelen, waarin de Duindoornde dominante (en vaak de enige) struik is. In de associaties *Hippophaeo-Ligustretum*, MELTZER (1941) en BOERBOOM (1960) en *Hippophaeo-Sambucetum*, BOERBOOM (1960), beide overgenomen door WESTHOFF & DEN HELD (1969), komen ze onvoldoende tot hun recht, zonder nadere onderverdeling daarvan zoals bijvoorbeeld MELTZER (1941) met zijn *Hippophae*-variant aangaf. Slechts drie van de acht in tabel 16 onderscheiden duindoorntypen bevatten de kensoorten Vlier (*Sambucus nigra*) en Liguster (*Ligustrum vulgare*). In de *Hippophae*-consociatie van de subassociatie *typicum* van BOERBOOM zijn alle typen te plaatsen in respectievelijk de *Sonchus*-variant, de *Phleum*-variant en de *Hippophae-Calamagrostis*-sociatie. Over het niveau van deze eenheden laten WESTHOFF & DEN HELD zich niet uit. In de classificatie van DOING zouden ze alle onder het *Oenothero-Hippophaetum* (bij WESTHOFF & DEN HELD onder het *Hippophaeo-Sambucetum* genoemd) en de *Hippophae*-variant van *Hippophaeo-Ligustretum asparagetosum*, MELTZER, 1941, gebracht worden, maar zouden dan niet meer tot het *Berberidion* behoren, evenmin als bij DELELIS-DUSOLLIER & GÉHU (1974). Zie echter ook bij C.b. De Teunisbloem (*Oeno-*

thera spec.) is in de betreffende tabellen van het Deltagebied niet of zeer zelden vertegenwoordigd. Ze komen vaak over grotere oppervlakten voor en kunnen zowel voorloper zijn van het *Hippophao-Ligustretum*, als van het *Hippophao-Sambucetum*, zie hoofdstuk 5. Hier wordt voorgesteld ze als aparte eenheid te onderscheiden, gekenmerkt door dominantie van Duindoorn en met drie varianten daarbinnen (tabel 16 en 17). Hoofdgroep V, de *duindoorn-dauwbraam-vegetaties* sluiten daar nauw op aan, maar worden wel apart onderscheiden.

b. De *duindoorn-ligusterstruwelen* van hoofdgroep II kunnen alle tot het *Hippophao-Ligustretum* gerekend worden (de typen 21 en 22 met enige aarzeling, omdat ze nogal arm zijn). Daarbinnen vormt de subassociatie typicum van BOERBOOM een goede nadere aanduiding. In de classificatie van DOING komt het *Polypodio-Ligustretum* het meest in aanmerking, maar dat lijkt in de beschrijvingen eerder een degradatiestadium te zijn van de duindoorn-ligusterstruwelen (zie echter ook hoofdstuk 5 en ook hierna).

c. De *ligusterstruwelen* van hoofdgroep XIII, XIV en VIII zouden alle bij het *Hippophao-Ligustretum* MELTZER (1941) en BOERBOOM ingedeeld moeten worden, waarbij de hoofdgroep XIV het meest aansluit en de anderen degradatiestadia vormen. Type 11 komt goed overeen met de Liguster-sociatie van BOERBOOM en ook met het *Polypodio-Ligustretum* van DOING. Het 'laag kalkrijk struweel met *Berberis vulgaris* en *Ligustrum vulgare*' (DOING, 1974) behoort zeker tot het *Berberidion* maar is aldaar een te beperkt omschreven en bovendien een te heterogeen type. De relaties met de elders tot het *Berberidion* gerekende struwelen wordt door DOING onvoldoende aangeduid. Ook hoofdgroep VIII waarin Liguster met enige bedekking (naast Dauwbraam) als *Berberidion*-soort kenmerkend is, hoort hier eigenlijk bij. Deze relatief open struwelen zijn nog meer degradatiestadia (zie ook BOERBOOM, 1960 en hoofdstuk 5). We onderscheiden ze voorlopig als een aparte hoofdgroep.

d. De *vlierstruwelen* van hoofdgroep IV leveren geen problemen op. Het *Hippophao-Sambucetum* wordt in de drie classificaties onderscheiden, zij het met de reeds in B.d. en C.b. genoemde complicatie.

e. De hoge *meidoorn- en meidoorn-wegedoornstruwelen* van hoofdgroep XV en XVI zouden volgens WESTHOFF & DEN HELD (1969), behoren tot het *Hippophao-Ligustretum*. Zij zijn daarvoor evenwel te ver ontwikkeld en hebben een andere ontstaansgeschiedenis achter de rug. Ook het *Crataego-Betuletum* komt in aanmerking. Dit is echter een bosassociatie (zie ook A.b., B.c.).

Het betreft hier evenwel duidelijk struwelen van het *Berberidion*, Br.Bl. (1947), 1950. De verschillen in milieu tussen Meidoorn en Berk maakt het *Crataego-Betuletum*. BOERBOOM, 1960, ook tot een twijfelachtige eenheid (hoofdstuk 5).

Het *Polygonato-Euonymetum* van DOING is wel nauw verwant, maar is niet ruim genoeg en draagt een ongelukkige naam voor deze struwelen: Kardinaalsmuts (*Euonymus europaeus*) komt in het Deltagebied sporadisch voor en Salomonszegel (*Polygonatum odoratum*) is te weinig karakteristiek. Voor deze groep struwelen wordt een nieuwe eenheid voorgesteld en wel een *Rhamno-Crataegium* (tabel 16), gekenmerkt door dominantie van Meidoorn, Wegedoorn, soms

tevens Zuurbes. Voorts zijn kenmerkend Hondсроos (*Rosa canina*), Salomonszegel (*Polygonatum odoratum*), Liguster. Varianten worden voorlopig onderscheiden op grond van vochtindicatoren.

f. De *grazige drogere kruipwilgstruwelen* van hoofdgroep X vormen, zoals ook in

C.a. is aangegeven, een moeilijke groep, maar vooral op verbondsniveau. De typen 48 en 49 zijn in te delen bij het *Polypodio-Salicetum* (R.Tx. 1955 n.n.), BOERBOOM en type 47 bij het *Thalicthro-Salicetum* R.Tx. 1937. Typen 27, 50 en 59 behoren het meest bij het laatste, maar vertonen verwantschap met het eerste en het *Hippophao-Ligustretum*. De struweelclassificatie van DOING biedt geen aanknopingspunten. Deze meest soortenrijke, vaak door konijnen begraasde, soms licht overstoven of in secundaire drogere duinvalleien of op noordhellingen voorkomende begroeiingen zijn gekarakteriseerd, evenals de – vaak gemaaide – soortenrijke duinvalleibegroeiingen in de vochtige sfeer, behalve door de dominantie van Kruipwilg, door Rondbladig wintergroen (*Pyrola rotundifolia*) en verschillende soorten van het borstelgrasverbond (*Violion caninae*). We onderscheiden ze hier als een gemeenschap van het *Berberidion* (tabel 17).

g. De *zoomvegetaties en dauwbraambegroeiingen*, hoofdgroepen V, VI, VII en

IX kwamen reeds ter sprake in A.a. en B.a. (hoofdgroep V is bij de duindoornbegroeiingen en hoofdgroep VIII bij de ligusterstruwelen aan de orde geweest). De syntaxonomie voor de andere groepen is van het gehele bosmantel-zoomgrasland complex van de duinen nog het minste uitgewerkt. In hoofdstuk 5 werd reeds een vraagteken achter het *Inulo-Polygonatetum odorati* WESTHOFF (1968 n.n.) ass.nov. gezet. Voorlopig nemen we deze begroeiingen ook als 'hoofdgroepen' op.

h. De *vochtige kruipwilg (-duindoorn)struwelen* van hoofdgroep XI zouden zoals in B.b. is gesteld, de overgangen kunnen omvatten tussen de *Rhamno-Prunetea* en de *Salicetea purpureae* en gerekend moeten worden tot het *Salicetum arenario-purpureae* DOING, 1962. WESTHOFF & DEN HELD, 1969, wijzen al op de tamelijk geïsoleerde plaats van deze associatie in het *Salicion albae* door het voorkomen van een aantal *Franguletea*-soorten en duinplanten. Deze associatie is voornamelijk en zelfs misschien wel uitsluitend gebaseerd op het onderzoek van HAECK (1957). Zijn opnamen zijn in het onderhavige onderzoek betrokken en zo is de kring rond. Deze associatie zou, gezien het resultaat van de huidige verwerking van het materiaal, moeten vervallen, althans binnen de *Salicetea purpureae*.

Naast deze eenheid kan men denken aan het *Salicion cinereae* (klasse *Franguletea*) en wel het *Alno-Salicetum cinereae*, subassociatie *caricetosum trinervis* DOING, 1962. De omschrijving van structuur en synoecologie daarvan ('azonale struwelen, in de meest typische vorm stabiele mantelstruwelen aan de rand van de broekbossen van de *Alnetea glutinosae* en structureel vergelijkbaar met de *Rhamno-Prunetea*') is wel van toepassing op de betreffende vegetaties van deze hoofdgroepen. De bossen in de valleien zijn evenwel nog niet of nauwelijks ontwikkeld.

Tenslotte vertonen ze veel verwantschap met het *Hippophao-Ligustretum eupatorietosum* MELTZER, 1941. Floristisch gezien is deze subassociatie mis-

schien het meest verwant; over de ontwikkeling van deze struwelen is in het verleden niet veel vermeld. Het ontstaan van deze begroeiingen is nu in hoofdstuk 5 en in de figuren 13, 14, 15 besproken. Dit is wel een geheel andere ontwikkelingslijn als het droge *Hippophao-Ligustretum*. Er kan dan of sprake zijn van een convergentie in de successie of de stadia die nog moeten komen lopen toch sterk uiteen. Vanwege de onzekerheid wat betreft dit punt wordt ook hiervoor voorlopig een aparte eenheid onderscheiden.

- i. De *berken-ligusterbosjes* van hoofdgroep XII zijn reeds in A.b. en B.c. behandeld. In zekere zin geldt hier hetzelfde voor als voor de hoge struwelen eerder is opgemerkt, maar met een iets groter accent op het bosaspect. Volgens WESTHOFF & DEN HELD is het *Crataego-Betuletum* BOERBOOM, 1960, beperkt tot het oude duinlandschap en als voorlopig eindstadium van de successie in de kalkarme duinen te beschouwen. DOING brengt ze onder bij het *Fraxino-Ulmetum*. Dit is evenwel een veel later mogelijk stadium in de successie. Zoals ook in hoofdstuk 5 is uiteengezet komen in de middenduinen op Voorne vele voorbeelden voor van de eerste degradatiefase van het 'bos'. Homogene ligusterondergroei is hier kenmerkend voor. Er wordt daarom voorgesteld van de Berken-Ligusterbosjes een nieuwe eenheid te maken: *Ligustro-Betuletum*. Dit komt floristisch gezien wel redelijk met het *Crataego-Betuletum* overeen maar heeft een andere ontstaansgeschiedenis en zal zich in andere richtingen ontwikkelen. Secundair kan Meidoorn er zich wel in vestigen.
- j. De *trilpopulier-bosjes* worden om de in hoofdstuk 5 genoemde redenen vooralsnog als aparte subgroep van de berken-ligusterbosjes onderscheiden.

Toelichting op de tabellen 16 en 17

Allereerst iets over de aanduiding van de eenheden. Er is oorspronkelijk uitgegaan van vegetatie-opnamen. Deze zijn op grond van de vegetatie structuur en de dominantie van (struik)soorten in 13 'primaire groepen' ondergebracht. Bij de bewerkingen van het materiaal, omschreven in hoofdstuk 4, is daar een aantal wijzigingen op aangebracht, vooral aan de hand van de bij die bewerkingen opgestelde 85 'typen' en van de resultaten van de ordinaties. De 85 'typen' zijn in tabel 16 gerangschikt, ongeveer in hun volgorde op de eerste as van de ordinatiemodellen. Er zijndaarbij 16 hoofdgroepen gevormd, waarvan sommige nog in twee of drie delen (groepen) zijn gesplitst; anderen, zoals VI + VII en XV + XVI zijn in tabel 17 bijeen geplaatst en naar dezelfde hoofdsoorten genoemd.

De 16 hogere eenheden en de typen zijn in de hoofdstukken 5 en 7 aan nadere beschouwingen van synoecologische en syntaxonomische aard onderworpen. Een definitieve uitspraak over hun plaats in het systeem van Plantengemeenschappen werd niet gedaan. Sommige van de hoofdgroepen hebben waarschijnlijk de rang van associatie: IV is bijvoorbeeld het *Hippophao-Sambucetum*; in het voorgaande deel van dit hoofdstuk werd voorgesteld een *Rhamno-Crataegum* (XV en XVI) en een *Ligustro-Betuletum* (XII) als nieuwe associaties te onderscheiden.

De onderdelen van de hoofdgroepen die met 'groepen' zijn aangeduid zullen in bepaalde gevallen later subassociaties kunnen worden. De 85 typen blijven

voorlopig als basistypen gehandhaafd. Ze vormen het laagste niveau van een eventuele syntaxonomische hiërarchie en zullen dus ongeveer overeenkomen met varianten.

Een van de meest essentiële aspecten bij het indelen van het struweelmateriaal is het veelvuldig voorkomen van degradatiestadia, of anders gezegd: het vermoeden dat veel van de ruimtelijke variatie binnen de struwelen juist door allerlei graden van afbraak wordt bepaald, binnen het totaal van de zich ontwikkelende, zich opbouwende vegetatie- en bodemstructuur. In het algemeen ligt in de syntaxonomische literatuur veeleer het accent op de progressieve successie als lange-termijn-ontwikkeling.

De laatste jaren is o.a. door KOPECKÝ (1974) en KOPECKÝ & HEJNÝ (1974) in het kader van hun onderzoek naar anthropogene, nitrofiële begroeiingen een nieuwe benadering ontwikkeld voor het classificeren en inpassen van sterk verarmde en/of nog niet ontwikkelde plantengemeenschappen. Zij onderscheiden daarbij basale, derivate en sociologisch verzadigde gezelschappen. Omdat bij de door hen onderzochte vegetatietypen ook juist allerlei afbraakprocessen een rol spelen kan een dergelijke benadering voor het inpassen van de struweeltypen perspectief bieden. Weliswaar zijn de afbraakprocessen zoals die in de duinstruweelontwikkeling optreden natuurlijker en waarschijnlijk complexer, maar parallellen zullen daarbij zeker voorkomen. Dit zal nader moet worden bestudeerd.

Ook om deze reden worden alle onderscheiden eenheden tot in de laatste tabellen gehandhaafd (tabel 16 en 17). Voor een definitiever voorstel is nadere studie van het *Berberidion* in zijn gehele verspreidingsgebied en daaromheen ook van de klasse der *Rhamno-Prunetea*, nodig. Uitgezonderd de zoomvegetaties, waarin de bedekking van de struiken minder dan 30% bedraagt worden alle andere typen vooralsnog tot het *Berberidion* gerekend.

De kensoorten van dit verbond en de differentiërende soorten van het verbond ten opzichte van andere verbonden binnen de orde op grond waarvan deze bewering wordt gedaan, moeten daarvoor voldoende door het gehele materiaal vertegenwoordigd zijn. Zonder diep op deze problematiek in te gaan kan van de soorten *Rosa rubiginosa*, *Bryonia dioica* en *Rubus ulmifolius* worden gezegd dat zij volgens de opgaven van WESTHOFF & DEN HELD (1969), OBERDORFER (1957, 1970) ook werkelijk kenmerkend voor dit verbond zijn. Hiervan komen de eerste twee regelmatig in het hier bewerkte duinstruweelmateriaal voor, de derde maar sporadisch, dit in verband met zijn zuidelijke verspreidingsgebied. *Ligustrum vulgare* wordt ook voor een aantal andere hogere eenheden genoemd, vooral door OBERDORFER. Het moet waarschijnlijk worden geacht dat deze soort op zijn minst als kensoort voor de *Prunetalia spinosae* moeten worden beschouwd.

De *Prunetalia* kensoorten *Crataegus monogyna*, *Rhamnus catharticus*, *Viburnum opulus*, *Rosa canina* en *Humulus lupulus* komen, zij het met uiteenlopende presenties, in het materiaal voor. Hiervan is alleen *Rosa canina* volgens genoemde auteurs een soort die alleen voor struwelen kenmerkend is. De anderen zijn tevens in bosklassen veelvuldig kenmerkend voor allerlei syntaxa.

Van de klasse-kensoorten (*Rhamno-Prunetea*) is *Sambucus nigra* zeker niet uitsluitend voor de doornstruwelen karakteristiek. Nader onderzoek, onder andere van de *Sambucetalia* zal de plaats van deze soort moeten bepalen (zie ook WESTHOFF & DEN HELD). *Ribes uva-crispa* komt in de duinen toch betrekkelijk weinig voor.

Voor de *Berberidion* – onderverbonden geldt mutatis mutandis hetzelfde als voor het gehele *Berberidion*; nader onderzoek is nodig.

De volgorde van de soorten in tabel 16, vertikaal, is op grond van de volgende overwegingen tot stand gekomen:

- om de toch al grote tabel enigszins overzichtelijk te houden is een vergaande opsplitsing in ken- en differentiërende soorten volgens de bestaande syntaxonomische indeling ongewenst.
- de onzekerheid betreffende de syntaxonomische plaats van veel soorten in het duinstruweelmateriaal is zo groot dat nader onderzoek daaromtrent beter eerst kan worden afgewacht.
- een globale onderverdeling in grotere categorieën sluit goed aan op de bij uitstek intermediaire positie van de struwelen.

Achtereenvolgens – van boven naar beneden – worden dan de volgende categorieën onderscheiden:

1. soorten van bossen en struwelen. Deze groep omvat:
 - a) de kensoorten van *Quercu-Fagetea*, *Rhamno-Prunetea* en *Prunetalia spinosae*, inclusief *Ligustrum vulgare* (om eerder genoemde reden, pag. 74), *Lonicera periclymenum*, weliswaar kensoort van de *Quercetea robori-petraeae*, maar regelmatig in de struwelen vertegenwoordigd, *Hippophae rhamnoides*, *Solanum dulcamara* en *Rubus caesius*, maar uitgezonderd *Moehringia trinervia* en *Dryopteris filix-mas*, die hierna bij categorie 5 ter sprake komen.
 - b) de kensoorten van het *Berberidion*
 - c) een apart groepje houtige gewassen waarvan nog niet kan worden aangegeven waar ze thuishoren.
2. Soorten van open graslanden. Deze groep omvat:
 - a) kensoorten van het helmverbond (*Ammophilion borealis*).
 - b) soorten van de klassen *Festuco-Sedetalia*, in het bijzonder van het *Tortullo-Phleetum arenarii* en daarbij aansluitend de soorten van het *Galio-Koelerion*, en andere hogere graslandeenheden.
 - c) soorten uit verschillende graslandklassen met een hoge presentie door het gehele duinstruweelmateriaal.
 - d) de overige ken- en differentiërende, en in de duinen aanwezige soorten uit de graslandklassen *Festuco-Sedetalia*, *Koelerio-Corynephoretea* en *Festuco-Brometea* met hun onderafdelingen.
3. Soorten van open struwelen van het *Sambuco-Berberidion* en van de zomen van de marjoleinklasse (*Trifolio-Geranietea sanguinei*).
4. Soorten van de klasse der vochtige graslanden (*Molinio-Arrhenatheretea*) en daarbij aansluitende soorten. Hierbij zijn ook *Pyrola rotundifolia* en *Linum catharticum* ondergebracht.

5. Soorten van de meest 'stikstofrijke milieus. Deze groep omvat:
- a) ken- en differentiërende soorten van de *Artemisietea vulgaris* en het daaronder vallende *Galio-Alliarion* en *Aegopodion podagrariae*.
 - b) een groepje soorten dat, zeker binnen de struwelen daar nauw bij aansluit, waaronder *Moehringia trinervia*, *Dryopteris filix-mas*.

Tabel 17 geeft tenslotte nog een overzicht van de onderscheiden hoofdgroepen, subgroepen en typen met hun kenmerkende soortencombinatie. Samengevat houdt deze tabel de volgende voorstellen tot wijziging van de typologie van duinstruwelen in:

1. De duindoornstruwelen verdienen een eigen plaats, waarbij onderscheid gemaakt kan worden in een pionier-, een optimale- en verschillende degradatiefasen.
2. De zoom- en dauwbraamvegetaties worden vooralsnog in lokale gemeenschappen onderscheiden. Zij dienen nader onderzocht te worden.
3. De hoge struwelen met *Crataegus monogyna*, *Rhamnus catharticus* en *Berberis vulgaris* vormen een nieuwe eenheid: het *Rhamno-Crataegetum*.
4. Het *Crataego-Betuletum* wordt uit de klasse der *Querco-Fagetea* gehaald en als *Ligustro-Betuletum* waarin de Berk (*Betula pendula* en eventueel ook *Betula pubescens*) als lokaal differentiërende soort voorkomt, bij het *Berberidion* gevoegd.
5. De droge kruipwilgstruwelen en kruipwilg-ligusterstruwelen worden hier in het *Berberidion* opgenomen. Het blijft discutabel of alle droge kruipwilgstruwelen hierbij aan moeten sluiten (en dus in de *Rhamno-Prunetea*, resp. *Prunetalia* een plaats moeten hebben. Denkbaar is dat de relatie met de andere dwergstruwelen nader wordt uitgewerkt (zie ook p 69). De structuur zou daarbij beter tot zijn recht gebracht kunnen worden. Evenals voor de soortenrijke graslanden en voor de hogere struwelen zijn voor verschillende milieus kenmerkende dwergstruwelen te onderkennen.
6. Op het niveau van de associatie behoort het *Salicetum arenario-purpureae* niet in het *Salicion albae* thuis. Het neemt daar een te geïsoleerde positie in en sluit meer aan bij het *Berberidion* of het *Salicion cinereae* (klasse *Franguletea*). Zolang de vochtige mantelstruwelen nog niet voldoende zijn onderzocht worden de betreffende vegetaties, vooral wegens het voorkomen van een aantal *Berberidion*-soorten maar bij het *Berberidion* genoemd.

TABEL 16. Eindtabel van de duinstruwelen van het Deltagebied.

	I									II					III	IV					V			
	5	6	4	2	3	7	8	9	22	23	21	24	25	1	16	19	18	17	20	51	52	53	54	
1. Soorten van bossen en struwelen																								
a. Hippophae rhamnoides	4,4	4,3	4,4	4,3	3,9	4,0	4,5	4,5	2,2	3,2	3,3	2,8	2,2	0,2	2,6	3,4	1,4	0,3	2,6	0,8	0,3	0,9	0,3	
Solanum dulcamara	0,4	0,3	0,4		0,5	0,2	0,5	0,3	0,2				0,2	0,8	0,8	0,6	0,2	0,3	0,5					
Rubus caesius			0,4			0,1	0,2	1,1	0,6	2,5	2,0	1,5	0,2	0,2	1,1	1,4	0,4	1,6		0,4	0,9	0,9	2,1	
Ligustrum vulgare							0,5	0,2	0,5	0,9	3,1	2,1	3,5		1,6	1,5	2,1	0,4	2,6	0,3	0,6			
Sambucus nigra									0,2		0,2	0,6	0,5		3,4	2,4	3,7	4,5	3,1			0,2		
Crataegus monogyna							0,2											0,8				0,2		
Rhamnus catharticus									0,2									0,2	0,7			0,2		
Lonicera periclymenum																								
Rosa canina																								
Viburnum opulus																								
Humulus lupulus																								
Ribes rubrum																		0,2						
b. Rosa rubiginosa																								
Bryonia dioica						0,2	0,4		0,4			1,5	1,6			0,4	0,5	0,8						
Berberis vulgaris													0,5			0,3	0,2	0,9	0,3	1,1				
Rubus ulmifolius																								
c. Salix repens																								
Betula cf. pendula									1,5	2,4										0,2				
Salix cinerea																								
Salix purpurea														5,0										
Populus tremula																								
2. Soorten van open graslanden																								
a. Ammophila arenaria	0,7	2,5	0,4											0,6										
Ammocalamagrostis baltica	0,2	1,0																						
Sonchus arvensis var. maritimus	0,3	0,6																						
b. Phleum arenarium																								
Myosotis ramosissima	0,2	0,2					0,5					0,5		0,2						0,2		0,6		
Cerastium semidecandrum	0,6	0,3	0,7											0,2						0,2				
Tortula ruralis var. ruraliformis	0,7	0,3	0,7											1,0	0,4			0,3		0,3	0,4		0,4	
	0,6	0,6	0,4											0,9										

TABEL 16 (vervolg)

	I									II					III	IV					V						
	5	6	4	2	3	7	8	9		22	23	21	24	25	1	16	19	18	17	20	51	52	53	54			
<i>Veronica arvensis</i>			0,2	0,2	0,2	0,2	0,3			0,3					0,2					0,6	0,3	0,2	0,3				
<i>Cardamine hirsuta</i>			0,4	0,2	0,4	0,3	0,2					0,8			0,2					0,2							
<i>Brachythetium albicans</i>			0,3	0,4	0,3					0,4					0,2						0,3						
<i>Sedum acre</i>			0,5	0,4						0,5					0,3					0,3	0,6	0,9	1,0	0,8			
<i>Ceratodon purpureus</i>			0,4	0,3	0,4																						
<i>Erodium glutinosum</i>			0,4	0,2																							
<i>Taraxacum cf. officinale</i>			0,2	0,2	0,2	0,2	0,2					0,2															
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i>			1,2	1,9	2,4	0,4				1,8		0,2	0,9							0,2	0,6	2,6	1,1	1,4			
<i>Viola tricolor</i> ssp. <i>curtisii</i>						0,2				0,2											0,2						
<i>Arenaria serpyllifolia</i>						0,3															0,2						
<i>Stellaria media</i> ssp. <i>pallida</i>			0,3									0,6								0,4	0,2						
<i>Erigeron canadense</i>							0,2														0,2						
<i>Tortella flavovirens</i>																					0,2						
c. <i>Calamagrostis epigejos</i>	0,4	0,6	0,7	0,7	1,4	2,5	0,9			1,8	2,2	0,2			0,9					1,3	0,5	1,6	1,1	1,1	0,9	1,2	
<i>Festuca rubra</i> var. <i>arenaria</i>	0,2	1,7	1,3	0,9	0,3	2,0				1,3	0,6	0,9	0,6	1,0	1,0					0,8		0,6	0,7	1,2	1,2		
<i>Carex arenaria</i>	0,5	0,7		0,5	0,7		0,4			1,0	0,6		0,4		0,8					0,6		0,4	0,9	1,2	0,5		
<i>Senecio jacobaea</i>			0,2	0,3	0,6	0,2	0,5					0,5		0,3						1,1	0,2	0,2	0,3	0,3	0,7	0,7	0,3
<i>Poa pratensis</i>					0,3	0,9	0,3																0,7	0,5	0,9		
d. <i>Galium verum</i>										0,6			0,5										0,8	1,1	1,2		
<i>Thymus pulegioides</i>																						0,2	0,7				
<i>Luzula campestris</i>										0,2															1,3		
<i>Polygala vulgaris</i>										0,2															0,4		
<i>Lotus corniculatus</i>																									0,4		
<i>Hieracium pilosella</i>																											
<i>Pseudoscleropodium purum</i>																											
<i>Cerastium arvense</i>																											
<i>Viola canina</i>																											
<i>Viola rupestris</i>																											
<i>Dicranum scoparium</i>																											
<i>Agrostis tenuis</i>																											
<i>Anthoxanthum odoratum</i>																											
<i>Achillea millefolium</i>																									0,8		
<i>Crepis capillaris</i>																									0,3		

Leontodon nudicaulis Bryum capillare Erigeron acer Carlina vulgaris				0,4	0,4 0,4
3. Soorten van open struiken en zomen					
Cynoglossum officinale	0,6 0,4 0,8 0,7 0,4 0,6 1,5 0,5	0,5	0,4 0,4	0,9 0,4 0,7 0,9 1,1 0,2	0,3 1,0 0,4 0,5
Polygonatum odoratum					0,6
Asparagus officinalis		0,4	0,3 0,3		0,4
Viola hirta	0,2	0,2			
Inula conyza					
Fragaria vesca					
Lithospermum officinale					
Agrimonia eupatoria					
Hieracium umbellatum					
Rosa pimpinellifolia					
4. Soorten van vochtige graslanden					
a. Plantago lanceolata		0,3			0,2
Cerastium holsteoides					
Veronica officinalis					
Veronica chamaedrys					
Centaurea pratensis					
b. Eupatorium cannabinum					
Holcus lanatus	0,4			0,2 0,2	0,5
Cirsium palustre		0,9			
Mentha aquatica					
Galium uliginosum					
Potentilla reptans					
Ajuga reptans					
Vicia cracca					
Agrostis stolonifera					
Valeriana officinalis					
Pulicaria dysenterica				0,3	
Lysimachia vulgaris					

Tabel 16 (vervolg)

I										II					III	IV					V																						
5	6	4	2	3	7	8	9	22	23	21	24	25	1	16	19	18	17	20	51	52	53	54																					
<i>Epilobium montanum</i> <i>Scutellaria galericulata</i> <i>Ranunculus repens</i> <i>Hydrocotyle vulgaris</i> <i>Prunella vulgaris</i> <i>Galium palustre</i> <i>Viola riviniana</i> <i>Carex trinervis</i> <i>Calligonella cuspidata</i> <i>Pyrola rotundifolia</i> <i>Linum catharticum</i>																																											
<i>5. Soorten van stikstofrijke milieus</i> a + b <i>Urtica dioica</i> <i>Moehringia trinervia</i> <i>Brachythecium rutabulum</i> <i>Galium aparine</i> <i>Cirsium vulgare</i> <i>Glechoma hederacea</i> <i>Geranium robertianum</i> <i>Myosotis arvensis</i> <i>Cirsium arvense</i> <i>Poa trivialis</i> <i>Amblystegium serpens</i> <i>Dryopteris filix-mas</i> <i>Polypodium vulgare</i> <i>Lophocolea bidentata</i> <i>Mnium undulatum</i> <i>Mnium affine</i> <i>Elytrigia pungens</i>																																											
						0,5	0,5							0,9	1,7	1,5	1,6	1,6																									
						0,6										1,6	0,9	1,4																									
						0,3									1,7	1,1	0,8	1,1																									
																0,2		0,4																									
																	0,4																										
																	0,3																										
						0,2											0,4	0,3	0,3																								
																	0,9		1,3																								
																		0,3																									
						0,2																																					
							0,5											0,2																									
	</																																										

Addenda:

71: *Erodium cicutarium* ssp. *durense*; 62: *Linum catharticum*; 69: *Tortula subulata*; 59: *Rumex acetosella*; 77: *Carex flacca*; 83: *Lophocolea heterophylla*; 43: *Alliaria petiolata*; 46: *Mycelis muralis*, *Quercus robur*; 34: *Pastinaca sativa*; 38: *Vicia lathyroides*, *Phragmites australis*.

	VI					VII					VIII					IX					
	70	71	72	74		58	61	62	63		65	66	67	68	69	56	57	73	60	64	55
<i>1. Soorten van bossen en struiken</i>																					
a. <i>Hippophae rhamnoides</i>		2,1																			
<i>Solanum dulcamara</i>		0,7																			
<i>Rubus caesius</i>	4,3	4,2	3,2	3,1																	
<i>Ligustrum vulgare</i>		0,4	0,7	0,4																	
<i>Sambucus nigra</i>		0,2																			
<i>Crataegus monogyna</i>			0,7	0,8																	
<i>Rhamnus catharticus</i>			0,6	0,6																	
<i>Lonicera periclymenum</i>			0,3																		
<i>Rosa canina</i>																					
<i>Viburnum opulus</i>																					
<i>Humulus lupulus</i>																					
<i>Ribes rubrum</i>																					
b. <i>Rosa rubiginosa</i>					0,3																
<i>Bryonia dioica</i>																					
<i>Berberis vulgaris</i>																					
<i>Rubus ulmifolius</i>																					
c. <i>Salix repens</i>																					
<i>Betula cf. pendula</i>																					
<i>Salix cinerea</i>																					
<i>Salix purpurea</i>																					
<i>Populus tremula</i>																					
d. <i>Soorten van open graslanden</i>																					
a. <i>Ammophila arenaria</i>					0,2																
<i>Ammocalamagrostis baltica</i>																					
<i>Sonchus arvensis</i> var. <i>maritimus</i>					0,2																
b. <i>Phleum arenarium</i>																					
<i>Myosotis ramosissima</i>																					
<i>Cerastium semidecandrum</i>																					
<i>Tortula ruralis</i> var. <i>ruraliformis</i>																					

Tabel 16 (vervolg)

	VI				VII				VIII				IX						
	70	71	72	74	58	61	62	63	65	66	67	68	69	56	57	73	60	64	55
<i>Veronica arvensis</i>	0,2				0,6														
<i>Cardamine hirsuta</i>	0,2												0,7						
<i>Brachythecium albicans</i>																			
<i>Sedum acre</i>					0,5														
<i>Ceratodon purpureus</i>					0,3														
<i>Erodium glutinosum</i>																			
<i>Taraxacum cf. officinale</i>					0,5		0,4						1,2						
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i>		0,3		0,6	3,5	2,2											0,2	0,4	0,2
<i>Viola tricolor</i> ssp. <i>curtisii</i>																		0,4	0,6
<i>Arenaria serpyllifolia</i>					0,5														
<i>Stellaria media</i> ssp. <i>pallida</i>	0,2												0,5						
<i>Erigeron canadense</i>													0,5						
<i>Tortella flavovirens</i>																			
c. <i>Calamagrostis epigejos</i>	2,8	0,8	1,0	2,2	0,6	0,9	0,9		1,2	1,1	2,2	1,1	2,2	1,7	3,3	0,8	1,4	1,6	2,1
<i>Festuca rubra</i> var. <i>arenaria</i>	0,7	1,7	0,8	1,4	1,7	1,5	1,4	0,9	0,6	1,0	0,7	1,5		0,2		1,4	0,8	0,8	
<i>Carex arenaria</i>	0,4	1,7	0,4	0,4		0,7	0,3	1,1	0,2		0,4	0,4				0,3	0,6	0,5	0,3
<i>Senecio jacobaea</i>				0,3									0,3					0,3	
<i>Poa pratensis</i>	0,8	0,6	0,5	1,1	0,9	1,3				0,4	0,4	1,5				1,2	0,5	0,3	
d. <i>Galium verum</i>		0,6	0,8	0,5	1,7	0,8	1,0	1,1	0,2		0,6					1,1	1,0	1,7	0,8
<i>Thymus pulegioides</i>					0,8											0,3	0,6	0,8	
<i>Luzula campestris</i>					0,7	1,3					0,4					0,3	0,4	0,8	0,2
<i>Polygala vulgaris</i>			0,2		0,7	0,4					0,6					0,2	0,2	0,3	0,4
<i>Lotus corniculatus</i>											0,8	0,2				0,6	0,4	0,5	0,8
<i>Hieracium pilosella</i>																0,6	0,4	0,5	0,8
<i>Pseudoscleropodium purum</i>							0,9	0,8										0,5	0,4
<i>Cerastium arvense</i>			0,3													0,7		0,4	0,4
<i>Viola canina</i>																			
<i>Viola rupestris</i>					0,2														
<i>Dicranum scoparium</i>																			
<i>Agrostis tenuis</i>																			0,2
<i>Anthoxanthum odoratum</i>																			
<i>Achillea millefolium</i>																			0,4
<i>Crepis capillaris</i>																			0,7
<i>Leontodon nudicaulis</i>					0,8		0,3	0,4								0,4			

Bryum capillare Erigeron acer Carlina vulgaris		0,3		0,2	
3. Soorten van open struvelen en zomen					
Cynoglossum officinale	0,5	0,5		0,2	
Polygonatum odoratum		0,3 0,4		0,2	
Asparagus officinalis	0,2				
Viola hirta	0,4	0,7 0,7 0,6		0,2	0,2 0,6 0,5 0,6
Inula conyza	0,2				
Fragaria vesca				0,7	
Lithospermum officinale					
Agrimonia eupatoria			0,2	0,2 0,2	
Hieracium umbellatum			0,3		0,2
Rosa pimpinellifolia		2,7 2,1			2,7
4. Soorten van vochtige graslanden					
a. Plantago lanceolata			0,4		
Cerastium holosteoides		0,5			1,0 0,2 0,2
Veronica officinalis		1,7 0,5 0,4			0,2 0,2 0,4
Veronica chamaedrys					0,3
Centaurea pratensis					0,6
b.					
Eupatorium cannabinum	0,8	0,5	0,2	0,2	1,0 0,9
Holcus lanatus	0,5	0,9	1,0	0,3	0,4 0,3 0,4 0,6 1,0
Cirsium palustre					
Mentha aquatica					0,4
Galium uliginosum					
Potentilla reptans	0,3				
Ajuga reptans					
Vicia cracca	0,7				
Agrostis stolonifera					
Valeriana officinalis					
Pulicaria dysenterica					0,5
Lysimachia vulgaris					

[illegible]

771 : *Erodium cicutarium* ssp. *duense*; 62: *Linum catharticum*; 69: *Tortula subulata*; 59: *Rumex acetosella*; 77: *Carex flacca*; 83: *Lophocolea heterophylla*; 43: *Alliaria petiolata*; 46: *Mycelis muralis*, *Quercus robur*; 43: *Pastinaca sativa*; 38: *Vicia lathyroides*, *Phragmites australis*.

X							XI							XII					XIII				
47	48	49	50	59	27		28	76	77	79	81	75	78	80	82	83	84	85	10	11	13	14	30
1. Soorten van bossen en struwelen																							
a. Hippophae rhamnoides																							
Solanum dulcamara																							
Rubus caesius																							
Ligustrum vulgare																							
Sambucus nigra																							
Crataegus monogyna																							
Rhamnus catharticus																							
Lonicera periclymenum																							
Rosa canina																							
Viburnum opulus																							
Humulus lupulus																							
Ribes rubrum																							
b. Rosa rubiginosa																							
Bryonia dioica																							
Berberis vulgaris																							
Rubus ulmifolius																							
c. Salix repens																							
Betula cf. pendula																							
Salix cinerea																							
Salix purpurea																							
Populus tremula																							
2. Soorten van open graslanden																							
a. Ammophila arenaria																							
Ammoclamagrostis ballica																							
Sonchus arvensis var. maritimus																							
b. Phleum arenarium																							
Myosotis ramosissima																							
Cerastium semidecandrum																							
Tortula ruralis var. ruraliformis																							

Tabel 16 (vervolg)

	X										XI					XII					XIII				
	47	48	49	50	59	27	28	76	77	79	81	75	78	80		82	83	84	85		10	11	13	14	30
<i>Veronica arvensis</i>				0,3																	0,4				
<i>Cardamine hirsuta</i>				0,4																					
<i>Brachythecium albicans</i>				0,6																	0,2				
<i>Sedum acre</i>				0,5																	0,4	0,2			
<i>Ceratodon purpureus</i>																									
<i>Erodium glutinosum</i>																									
<i>Taraxacum cf. officinale</i>																									
<i>Hypnum cupressiforme</i> var.																									
<i>lacunosum</i>																									
<i>Viola tricolor ssp. curtisii</i>																									
<i>Arenaria serpyllifolia</i>																									
<i>Stellaria media ssp. pallida</i>																									
<i>Erigeron canadense</i>																									
<i>Tortella flavovirens</i>																									
c. <i>Calamagrostis epigejos</i>	1,4	2,0	2,0	0,9	1,0	1,8	1,7	1,7	1,6	2,1	0,8	2,0	2,3			0,8	0,6	1,3			0,2	1,7	1,5	0,7	
<i>Festuca rubra</i> var. <i>arenaria</i>	1,3	1,4	0,5	1,3	1,3	1,2	0,3	0,5	0,8												0,5	0,5	0,3	0,9	0,6
<i>Carex arenaria</i>	0,3	0,2	0,6		0,4	0,4															0,2			0,3	
<i>Senecio jacobea</i>	0,2	0,3			0,6	0,2															0,2	0,6			
<i>Poa pratensis</i>	0,8	0,8				0,5					0,2										0,2	0,4	0,3	0,4	
d. <i>Galium verum</i>	0,4	0,7	0,2			0,7	0,2																		
<i>Thymus pulegioides</i>	0,4	0,3				0,6																			
<i>Luzula campestris</i>	0,4				0,9																				
<i>Polygala vulgaris</i>	0,2	0,7			0,8	0,3																			
<i>Lotus corniculatus</i>	0,2	0,2				0,4																			
<i>Hieracium pilosella</i>					1,3																				
<i>Pseudoscleropodium purum</i>					0,8	0,7																			
<i>Cerastium arvense</i>	1,7						0,2																		
<i>Viola canina</i>					1,4																				
<i>Viola rupestris</i>					0,5																				
<i>Dicranum scoparium</i>					3,1																				
<i>Agrostis tenuis</i>																									
<i>Anthoxanthum odoratum</i>																									
<i>Achillea millefolium</i>																									
<i>Crepis capillaris</i>																									

Leontodon nudicaulis	0,5		0,4			0,2
Bryum capillare			0,2			
Erigeron acer						
Carlina vulgaris						
3. Soorten van open struvelen en zomen						
Cynoglossum officinale	0,3	0,2	0,3	0,2	0,6	0,2
Polygonatum odoratum	0,4		0,3		0,2	0,3
Asparagus officinalis		0,3	0,4			
Viola hirta	0,3	0,3	0,2		0,4	
Inula conyza	0,4				0,2	
Fragaria vesca			0,5			
Lithospermum officinale			0,6			
Agrimonia eupatoria		0,2				
Hieracium umbellatum						
Rosa pimpinellifolia						
4. Soorten van vochtige graslanden						
a. Plantago lanceolata			0,3			
Cerastium holsteoides			0,6			
Veronica officinalis	1,0					
Veronica chamaedrys	0,9					
Centaurea pratensis	0,4					
b. Eupatorium cannabinum		0,4				
Holcus lanatus	1,9	0,6	0,5	0,9	1,4	0,8
Cirsium palustre	0,4		0,6	1,3	0,6	0,7
Mentha aquatica			0,2	0,9	1,1	0,7
Galium uliginosum	0,8		0,3	0,3	0,2	0,7
Potentilla reptans			0,5	0,4	0,7	0,4
Ajuga reptans			0,6	0,5	0,6	0,2
Vicia cracca			0,2			0,4
Agrostis stolonifera			0,3			0,5
Valeriana officinalis			0,2			0,2
Pulicaria dysenterica	0,2					0,4
Lysimachia vulgaris			0,5			
			0,2	0,3	0,6	0,3

Tabel 16 (vervolg)

X										XI					XII					XIII				
47	48	49	50	59	27	28	76	77	79	81	75	78	80		82	83	84	85		10	11	13	14	30
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								
<i>Carex trinervis</i>																								
<i>Calligonella cuspidata</i>																								
<i>Pyrola rotundifolia</i>																								
<i>Linum catharticum</i>																								
<i>Epilobium montanum</i>																								
<i>Scutellaria galericulata</i>																								
<i>Ranunculus repens</i>																								
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>																								
<i>Prunella vulgaris</i>																								
<i>Galium palustre</i>																								
<i>Viola riviniana</i>																								

	XIV				XV				XVI													
	12	15	26		29	32	33	41	42	43		44	35	36	45	46	34	37	38	39	40	
1. Soorten van bossen en struwelen																						
a. Hippophae rhamnoides																						
Solanum dulcamara																						
Rubus caesius																						
Ligustrum vulgare																						
Sambucus nigra																						
Crataegus monogyna																						
Rhamnus catharticus																						
Lonicera periclymenum																						
Rosa canina																						
Viburnum opulus																						
Humulus lupulus																						
Ribes rubrum																						
0,4																						
b. Rosa rubiginosa																						
Bryonia dioica																						
Berberis vulgaris																						
Rubus ulmifolius																						
0,4 1,0																						
0,3 0,4 0,3																						
c. Salix repens																						
Betula cf. pendula																						
Salix cinerea																						
Salix purpurea																						
Populus tremula																						
0,6 0,2																						
0,3																						
2. Soorten van open graslanden																						
a. Ammophila arenaria																						
Ammocalamagrostis baltica																						
Sonchus arvensis var. maritimus																						
b. Phleum arenarium																						
Myosotis ramosissima																						
Cerastium semicandrum																						
Tortula ruralis var. ruraliformis																						

Tabel 16 (vervolg)

	XIV					XV					XVI				
	12	15	26			29	32	33	41	42	43				
<i>Veronica arvensis</i>															
<i>Cardamine hirsuta</i>															
<i>Brachythecium albicans</i>															
<i>Sedum acre</i>															
<i>Ceratodon purpureus</i>															
<i>Erodium glutinosum</i>															
<i>Taraxacum cf. officinale</i>															
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i>				0,2										0,2	
<i>Viola tricolor</i> ssp. <i>curtisii</i>				0,7											
<i>Arenaria serpyllifolia</i>															
<i>Stellaria media</i> ssp. <i>pallida</i>															
<i>Erigeron canadense</i>															
<i>Tortella flavovirens</i>															
c. <i>Calamagrostis epigejos</i>	1,3	0,9	0,9			1,4	0,6	0,5				0,5	0,6	0,6	0,6
<i>Festuca rubra</i> var. <i>arenaria</i>				0,4				0,4	0,4	0,2				0,6	0,7
<i>Carex arenaria</i>															
<i>Senecio jacobaea</i>										0,4					
<i>Poa pratensis</i>	0,3		0,4			0,5						0,2		0,2	0,3
d. <i>Galium verum</i>															0,5
<i>Thymus pulegiodes</i>			0,4							0,6					
<i>Luzula campestris</i>															
<i>Polygala vulgaris</i>															
<i>Hieracium pilosella</i>															
<i>Pseudoscleropodium purum</i>			0,3							0,4					
<i>Cerastium arvense</i>															
<i>Viola canina</i>															
<i>Viola rupestris</i>															
<i>Dicranum scoparium</i>															
<i>Agrostis tenuis</i>															
<i>Anthoxanthum odoratum</i>															
<i>Achillea millefolium</i>															
<i>Crepis capillaris</i>															
<i>Leontodon nudicaulis</i>															

Tabel 16 (vervolg)

	XIV					XV					XVI								
	12	15	26	29	32	33	41	42	43	44	35	36	45	46	34	37	38	39	40
Scutellaria galericulata	0,2																		
Ranunculus repens																			
Hydrocotyle vulgaris																			
Prunella vulgaris																			
Galium palustre	0,2	0,2	0,2																
Viola riviniana																			
Carex trinervis																			
Calliergonella cuspidata																			
Pyrola rotundifolia																			
Linum catharticum																			
5. Soorten van stikstofrijke milieus																			
a + b Urtica dioica	0,8	0,5	0,6	0,8	0,4	0,9	0,4	0,4	0,4	1,2	0,9	1,1	0,8	0,9	0,5	0,8	1,0	1,6	1,1
Moehringia trinervia	0,4	0,9	1,3	1,1	0,4	0,5				0,6	2,0	0,7	0,5	1,0	0,7	1,0	0,6	2,5	1,0
Brachythecium rutabulum							0,4			1,1	0,8			1,0	0,3			1,0	0,4
Galium aparine													0,2						
Cirsium vulgare																			
Glechoma hederacea												1,5					0,5	0,7	0,4
Geranium robertianum			0,2				0,8	1,0		1,2	0,5	0,3	0,7					1,0	
Myosotis arvensis																		0,5	
Cirsium arvense																			
Poa trivialis																			
Amblystegium serpens																			
Dryopteris filix-mas			0,6													0,4			0,2
Polypodium vulgare																			
Lophocolea bidentata																			
Mnium undulatum	0,2			0,2														0,3	0,2
Mnium affine		0,5																0,5	
Elytrogia pungens														0,6					

Addenda

71: Erodium cicutarium ssp. dunense; 62: Linum catharticum; 69: Tortula subulata; 59: Rumex acetosella; 77: Carex flacca; 83: Lophocolea heterophylla; 43: Alliaria petiolata; 46: Mycelis muralis, Quercus robur; 34: Pastinaca sativa; 38: Vicia lathyroides, Phragmites australis.

TABEL 17. Omschrijving van hoofdgroepen, groepen en basistypen van duinstruwelen.

	Hoofdgroep	Groep	Basistype	Omschrijving
I	Hippophae rhamnoides Cynoglossum officinale	a. met Sonchus arvensis b. met Cerastium semidecandrum c. met Urtica dioica	5 6 4 2 3 7 8 9	Ammophila arenaria, Cirsium arvense Ammophila arenaria, Senecio jacobaea Ammophila arenaria, Stellaria media ssp. pallida Sedum acre, Erodium glutinosum Erodium glutinosum, Poa pratensis Galium verum Calamagrostis epigejos, Dryopteris filix-mas Eupatorium cannabinum
II	Hippophae rhamnoides Ligustrum vulgare	a. met Salix repens b. met Sambucus nigra	22 23 21 24 25 1	Viola hirta Asparagus officinalis Stellaria media ssp. pallida, Cardamine hirsuta Polypodium vulgare Rosa rubiginosa Phleum arenarium
III	Salix purpurea		16	Stellaria media ssp. pallida (arm)
IV	Hippophae rhamnoides Sambucus nigra Hippophae rhamnoides		19 18 17	arm Moehringia trinervia, Geranium robertianum Moehringia trinervia,
V	Hippophae rhamnoides Rubus caesius		20 51 52 53 54	Moehringia trinervia, Ribes rubrum Salix repens, Polygonatum odoratum Ligustrum vulgare, Galium verum Crataegus monogyna Viola hirta
VI	Rubus caesius		70	Stellaria media ssp. pallida
VII	Calamagrostis epigejos		71 72 74 58 61 62 63 65	Geranium robertianum Cerastium arvense Crataegus monogyna Rosa pimpinellifolia, Moehringia trinervia Rosa pimpinellifolia, Sedum acre Prunella vulgaris Agrostis tenuis Lithospermum officinale, Viola hirta
		a. met Viola hirta Veronica officinalis		

Tabel 17 (vervolg)

	Hoofdgroep	Groep	Basistype	Omschrijving
VIII	Rubus caesius Ligustrum vulgare		65 66 67 68 69	Lithospermum officinale, Viola hirta Lithospermum officinale, (arm) Lonicera periclymenum Polugala vulgaris Inula conyza, Polypodium vulgare
IX	Salix repens Ligustrum vulgare	a. met Eupatorium cannabinum b. met Galium verum Polygala vulgaris	56 57 73 60 64 55 47 48 49 50 59 27 28 76 77 79 81 75 78 80 82 83 84 85 10 11 13 14 30	Mentha aquatica, Hydrocotyle vulgaris Crataegus monogyna, Moehringia trinervia Centaurea pratensis, Rosa rubiginosa Rosa pimpinellifolia Anthoxanthum odoratum Betula cf pendula Arenaria serpyllifolia (arm) Polypodium vulgare, Polygonatum odoratum Rosa rubiginosa (arm) Phleum arenarium Prunella vulgaris, Viola rupestris Asparagus officinalis Viola hirta, Asparagus officinalis Urtica dioica, Mentha aquatica Pyrola rotundifolia, Carlina vulgaris Lysimachia vulgaris Salix cinerea, S. purpurea, Pyrola rotundifolia Betula cf pendula, Pyrola rotundifolia Pulicaria dysenterica, Mentha aquatica Valeriana officinalis Poa trivialis, Cirsium arvense Dryopteris filix-mas Viola riviniana, Prunella vulgaris Geranium robertianum Phleum arenarium Galium verum, Veronica arvensis Cirsium vulgare Rosa rubiginosa, Galium verum Rubus ulmifolius, Lonicera periclymenum
X	Salix repens Calamagrostis epigejos			
XI	Hippophae rhamnoides Salix repens Eupatorium cannabinum	a. met Crataegus monogyna Rhamnus catharticus		
XIIa	Populus tremula	b. zonder Crataegus monogyna Rhamnus catharticus		
XIIb	Ligustrum vulgare Betula cf pendula			
XIII	Ligustrum vulgare Festuca rubra var. arenaria	a. degeneratie-stadia		

XIV	Ligustrum vulgare Bryonia dioica	b. met Rhamnus catharticus Bryonia dioica	12 15 26	Inula conyza, Cirsium palustre Viola hirta, Galium verum Sambucus nigra, Ribes rubrum
XV	Crataegus monogyna Rhamnus catharticus	a. inops, met Cynoglossum officinale Moehringia trinervia	29 32 33	Eupatorium cannabinum Hippophae rhamnoides, Urtica dioica Hippophae rhamnoides, Poa pratensis
XVI			41	Polygonatum odoratum (arm)
			42	Berberis vulgaris, Galium verum
			43	Berberis vulgaris, Sambucus nigra, Ribes rubrum
		b. met Rosa canina	44	Berberis vulgaris, (arm)
		Polygonatum odoratum	35	Myosotis arvensis
			36	Geranium robertianum (arm)
			45	Galium aparine, Mentha aquatica
			46	Humulus lupulus, Dryopteris filix-mas
			34	Galium verum, Potentilla reptans
			37	Viola hirta, Cirsium palustre
		c. met Scutellaria galericulata	38	Equisetum palustre, Lysimachia vulgaris
			39	Viburnum opulus, Veronica chamaedrys
			40	Viburnum opulus, Dryopteris filix-mas

8. HET BEHEER VAN DUINSTRUWELEN

8.1. INLEIDING

Aan het beheer van duinstruwelen in het algemeen is tot dusverre weinig aandacht besteed. Twee belangrijke oorzaken daarvan zijn:

a. Ze vormen relatief natuurlijke, weinig door de mens beïnvloede levensgemeenschappen, althans in de vorm waarin ze zich heden ten dage aan ons voordoen. Het bewuste gebruik dat de mens er vroeger van maakte vindt tegenwoordig niet of nauwelijks meer plaats. We denken daarbij aan de bescherming van zijn woonplaats (als versterking van de zeewering, tegen zandverstuiving en vee van anderen, als begrenzing van eigendom), aan voedsel voor zijn vee, aan het gebruik als brandstof en dergelijke. Verreweg het grootste deel van de oppervlakte die ze beslaan ligt in min of meer beschermde natuurgebieden en waterwingebieden. Het halfnatuurlijke karakter ervan is veel minder uitgesproken en duidelijk dan dat van bijvoorbeeld de heide en de schrale hooi- en weilanden.

Hierdoor en doordat er veel typen van levensgemeenschappen zijn die ogenschijnlijk veel urgenter om bewust ingrijpen vragen dan juist de struwelen, is er door het natuurbeheer geen hoge prioriteit aan gegeven.

b. De duinstruwelen behoren tot de meest complexe levensgemeenschappen van reeds in zichzelf zeer gevarieerde natuurgebieden als de duinen zijn. Hun gedrag in ruimte en tijd is er (nog steeds) moeilijk van te doorgronden, zodat vooralsnog niet eenvoudige algemene richtlijnen voor het beheer te geven zijn. In de literatuur is uitermate weinig over het beheer van duinstruwelen bekend.

Ook buiten de duinen zijn de struwelen een wat aandacht voor hun beheer betreft onderbedeelde groep van levensgemeenschappen. (Het beheer van dwergstruwelen als de heide en van hakhout en grienden wordt hier buiten beschouwing gelaten, daarover is meer bekend.) Problemen daarmee doen zich evenwel in de praktijk voor onder andere bij het beheer van reservaten van rivierduinen (Junner Koeleand langs de Overijsselse Vecht), van beekdalen (Drentse A, Stryper A), van heggenlandschappen in de uiterwaarden (Maasdal bij Vierlingsbeek) en in Zeeland (Zak van Zuid-Beveland), van kalkhellingen in Zuid-Limburg, waar ze met de kalkgraslanden een even ingewikkeld complex vormen als in de duinen.

Ook buiten de reservaten doen zich overeenkomstige problemen voor.

Mede ten behoeve van een oriëntatie ten aanzien van spontane struweel- en bosvorming, vooral op verlaten landbouwgronden en van de invloed van de beweiding daarop, werd door schrijfster deelgenomen aan een studiereis naar Gotland en Öland in 1971. In het verslag van deze reis (VAN LEEUWEN, LONDO & VAN WIJNGAARDEN, 1972) zijn enige opmerkingen gemaakt die voor het beheer van (duin)struwelen van belang zijn. Met name betreft dit de (zeer) extensieve beweiding, waarschijnlijk noodzakelijk voor een optimale differentiatie in grasland-struweel-bos complexen en de oppervlakteverhouding tussen bos en niet-

bos, die voor een optimale struweelontwikkeling zou moeten worden nagestreefd.

Naar aanleiding van deze studiereis en mede als resultaat van het onderzoek dat de Werkgroep Begrazing van het Rijksinstituut voor Natuurbeheer verricht, wordt momenteel onderscheid gemaakt in *extensieve* beweiding, waarbij vrijwel overal grasland, met hier en daar wat ruigte en hoogstens enkele struiken of bomen blijft en *zeer extensieve* beweiding, waarbij ook struwelen en bossen kunnen ontstaan of behouden blijven.

In het Handboek voor het Natuurbeheer, dat bij het Rijksinstituut voor Natuurbeheer in voorbereiding is, worden enerzijds aan het beheer van bossen en struwelen in het algemeen, anderzijds aan het beheer van de duinen, inclusief de duinstruwelen, hoofdstukken gewijd.

8.2. HET HUIDIGE BEHEER

Ondanks de geringe 'officiële' aandacht die eraan het beheer van duinstruwelen wordt gegeven zijn er toch een aantal min of meer bewuste ingrepen te noemen, die voor samenstelling en ontwikkeling ervan van belang zijn. Bijna nooit zullen deze maatregelen uitsluitend op struwelen gericht zijn, steeds gaat het mede om andere typen van levensgemeenschappen. Ook zullen allerlei maatregelen van meer landschapstechnische aard zijn en zelfs niet primair op het behoud en beheer van levensgemeenschappen gericht zijn. Deze maatregelen zijn te verdelen in maatregelen ten behoeve van het uitwendig beheer dat wil zeggen, ten behoeve van de afweer van schadelijke invloeden van buitenaf en ten behoeve van het inwendige beheer dat wil zeggen, ter verkrijging van de minimaal vereiste milieudynamiek binnen de gegeven uitwendige omstandigheden. (VAN LEEUWEN, 1973.)

8.2.1. *Het uitwendig beheer*

- a. *Kustverdediging.* Dit omvat een reeks maatregelen die in zekere zin tot uitwendig beheer kunnen worden gerekend, namelijk het afweren van (te) sterke kustafslag. Hierbij heeft evenwel meestal het waterstaatsaspect primair gestaan. De maatregel zou ten behoeve van het natuurbehoud in sommige gevallen nooit genomen zijn (bijvoorbeeld de versterking van de duinenrij ten oosten van het Breede Water op Voorne). In die omstandigheden, waar de tendens tot kustaangroei in principe aanwezig is kan een ingreep zowel positieve als negatieve effecten hebben (vergelijk de stuifdijk op de Bosplaat op Terschelling die opbouw-bevorderend werkte met kunstmatige afsluiting van primaire duinvalleien die te plotseling een verlaging van de milieudynamiek tot gevolg heeft (VAN LEEUWEN 1973). In nog andere gevallen kan de winst- en verliesrekening ten aanzien van de natuur pas in de toekomst worden opgemaakt (versterking van de buitenste duinenrij aan de Groene Punt van Voorne, Goeree, Schouwen).
- b. *Gehele of gedeeltelijke afsluiting van terreinen of delen ervan* ten einde de invloed van allerlei activiteiten terug te brengen, resp. te minimaliseren. In het

bijzonder geldt dit allerlei vormen van recreatie, maar ook – op ander niveau – van stads- en dorpsuitbreidingen, haven- en industrieaanleg, wegeaanleg, parkeerterreinen ed. Ook de al dan niet effectieve weerstanden tegen verdere olie- en gasboringen, waterwinning, zandafgraving ed. kunnen hierbij gerekend worden.

Tenslotte kan het pleidooi vóór het behoud van spontaan opgeslagen meidoornbegroeiingen in natuurgebieden bij de bestrijding van plevuur (SLOET VAN OLDRUITENBORGH, 1968) worden opgevat als een afweer van schadelijke invloeden van buiten. Deze komen voort uit de vergaande ontsluiting van het Nederlandse landschap waardoor schadeveroorzakende organismen van buiten zich op grote schaal kunnen verspreiden.

c. *Gehele of gedeeltelijke afsluiting voor beweiding.* Zoals in hoofdstuk 5 is gesteld is het houden van vee in het begin van de twintigste eeuw in vele duingebieden stopgezet om de overbeweiding en daardoor verstuiwingen aan banden te leggen. De struweelontwikkeling is daarna versneld op gang gekomen. Het 'niets doen' (of 'te weinig doen') als vorm van inwendig beheer heeft in vele natuurreservaten in de afgelopen decennia tot ongewenste ontwikkelingen geleid en in als algemene strategie van het natuurbeheer in ons land ook al geruime tijd verlaten.

Ten aanzien van de duinstruweelontwikkeling zijn de consequenties daarvan evenwel nog te weinig beseft, respectievelijk in praktisch beheer omgezet. Dit geldt in het Deltagebied met name voor sommige gedeelten van Voorne, de Punt van Goeree, het Verklikkerduin op Schouwen en wellicht de waterleidingduinen bij Vrouwenpolder op Walcheren, waar de graslandcomponent bijkans is verdwenen of dreigt te verdwijnen. In vele andere gebieden werd de struweelontwikkeling ten dele tegengehouden, ten dele zelfs weer te niet gedaan door ontwatering, infiltratie en te sterke recreatie.

Een geleidelijk terugnemen van de beweiding tot een niveau waarop een optimale ruimtelijke verdeling van grasland-zoom-mantel-bos werd bereikt, was beter geweest (zie verder 83).

8.2.2. *Het inwendig beheer*

Ten aanzien van het *inwendig* beheer zijn/worden de volgende activiteiten ontpleoid:

a) Het *kappen* van struweelbegroeiingen wordt tegenwoordig, eventueel gevolgd door maaien slechts incidenteel in de duinen toegepast. Dit gebeurt meest met het oog op het open maken, respectievelijk open houden van paden en open plekken ten behoeve van een betere geleiding van wandelaars, fietsers en ruiters. In zoverre zijn er nog aspecten van uitwendig en inwendig beheer mee gemoeid. Naast het beoogde doel heeft dit als positief neveneffect het handhaven van graslandvegetaties en van de overgangen van lagere begroeiingen naar struweel en bos. Het kappen van spontaan opgeslagen bomen in struweel ten einde struweel te handhaven lijkt weinig zinvol. Is het milieu op een gegeven moment rijp voor bosvorming dan is in de tijd gezien een opbouwfase naar/van struweel voorbij en/of het milieu is a priori niet geschikt voor stabiele struweel-

begroeiingen. (Wel zal meestal veel later, binnen het bos de ruimtelijke variatie toenemen en kan van dien aard worden dat afzonderlijke struiken, maar dan andere soorten, daarin een plaats kunnen vinden.) Kapt men dan toch de bomen dan ontstaan (eventueel) andere struweeltypen dan de oorspronkelijke, of de bomen groeien opnieuw op. (In vochtig duindoornstruweel in het CRM reservaat Middenduin heeft men wel getracht door het kappen van berken het struweel te handhaven, maar dit bleek niet tot goede resultaten te leiden, omdat de berken weer zeer snel opgroeiden (Londo, mondelinge mededeling). Overeenkomstig hetgeen in hoofdstuk 5 over het gedrag van de Duindoorn en de Berk is opgemerkt was dit ook wel te verwachten).

Kappen van struweel teneinde de variatie in levensgemeenschappen te vergroten (of bos teneinde struweel te krijgen) betekent versnelde afbraak van het oecosysteem en heeft alleen zin wanneer het gevolgd wordt door een reeks in intensiteit afnemende of constant blijvende en ruimtelijk gespreide maatregelen die beogen de zelfregulatie van het systeem weer geleidelijk op te bouwen.

b) Zo algemeen als vroeger de *beweid*ing van de duinen is geweest, zo beperkt is die heden ten dage. Slechts de beweiding van kwelders waarbij een struweelzone aansluit (de Groede op Terschelling en de Kwade Hoek op Goeree bijvoorbeeld) is daarvan een restant. Het zijn terreinen onder sterke en directe invloed van de zee, waar nog slechts in geringe mate van struweelvorming sprake is. De 'begrazing' door konijnen is mede door de schommelingen in de populaties ten gevolge van de myxomatose kennelijk onvoldoende en te eenzijdig en te moeilijk te reguleren om de struweelontwikkeling goed te sturen. De invloed van beweiding speciaal op de struwelen is nog onvoldoende vastgelegd.

Eerder werd al gewezen op de 'gemiste kans' om het gehele proces van struweelvorming sinds de periode van de grootste intensiteit van beweiding in het begin van deze eeuw, te begeleiden met een langzame afname van de beweidedruk. Vanuit de huidige situatie is het daarom vervolgens de vraag in hoeverre beweiding nu en in de toekomst als bewuste beheersmaatregel kan worden toegepast. In het algemeen is vooral in het kader van het onderzoek van het Rijksinstituut voor Natuurbeheer het inzicht verkregen dat elke milieufactor verrijkend kan werken mits plaatselijk werkzaam en gradiëntsgewijs. (Zeer) extensieve beweiding is bij uitstek een 'middel' om aan deze voorwaarden te voldoen.

Het zal niet eenvoudig zijn om zonder al te grote verstoringen en verrassingen om te schakelen van 'niets doen' naar beweiding bijvoorbeeld met schapen, geiten, runderen of paarden, hoe extensief ook. In het begin moet zeker verstoring verwacht worden zoals ook uit de nu lopende experimenten van het Begrazingsonderzoek blijkt. Niettemin zal zich na enige tijd een nieuw evenwicht instellen onder ruimtelijk gevarieerder omstandigheden. Is eenmaal de juiste verhouding tussen bos-struweel en grasland gevonden dan dient de beweidedruk ook constant te blijven. VAN LEEUWEN, LONDO & VAN WIJNGAARDEN (1972) en OOSTERVELD (1976) veronderstellen daarbij dat de oppervlakte bos-struweel de oppervlakte grasland minstens moet overtreffen. De onderlinge verhoudingen in de structuurelementen zullen overigens voor elk landschapstype weer anders kunnen liggen.

c) Over het *beplanten* met bomen en struiken werd in hoofdstuk 5 al een en ander opgemerkt. Het moge daaruit duidelijk zijn dat in die gebieden die primair als natuurreservaat beheerd (moeten) worden beplantingen met houtige gewassen ongewenst zijn. Ze veroorzaken een te snelle afname van de milieudynamiek waardoor hals-over-kop ontwikkelingen ontstaan en werken ruimtelijk nivellerend. De natuurlijke ter plaatse thuis horende differentiatie kan er niet tot stand komen.

In natuurreservaten zal men alle eventuele andere functies ondergeschikt maken aan het behoud of het ontstaan van een zo groot mogelijke oecologische variatie op verschillende schaal. Zo zal men daar bijvoorbeeld de recreatiedruk aanpassen aan de capaciteit van het terrein of nog sterker, alleen die recreatie toelaten die verrijkend voor de oecologische kwaliteit van het terrein kan zijn. Om te bepalen welke recreatiedruk voor een bepaald terrein 'optimaal' is, zal nog veel onderzoek moeten worden verricht. Vooral bij het afsluiten van tot dusver te sterk beïnvloede gebieden zal men voorzichtig te werk moeten gaan, nauwkeurig de effecten ervan moeten waarnemen en experimenteel moeten vaststellen welke recreatiedruk toelaatbaar of beter: gewenst is.

In gebieden waar andere functies dan die van het natuurbehoud primair staan en daar waar men binnen of buiten natuurgebieden ten behoeve van het uitwendig beheer, dus ten behoeve van het tegengaan van de ongunstige neveneffecten van andere activiteiten voor de oecologische kwaliteit, zijn beplantingen aanvaardbaar mits met ter plaatse thuishorende soorten. De keuze die men dan maakt voor verschillende soorten wordt door die functies bepaald. Vanuit het natuurbeheer worden dergelijke beplantingen beoordeeld op hun effectiviteit ten aanzien van hun beschermende rol voor de oecologische kwaliteit. Zo zijn bijvoorbeeld duindoorns effectief bij de geleiding van recreatie!

Een uitgewerkt voorbeeld van de gevolgen van de aanplant van een struiksoort, namelijk de Duindoorn, is gegeven door RANWELL (1972) voor de Engelse duingebieden. In de duingebieden in het oosten van Engeland is de soort inheems, in vele andere gebieden ingevoerd tegen verstuing en in nog andere gebieden wordt verwacht dat hij zich zal vestigen. RANWELL geeft een schema van alle vormen van beheer, van chemische en mechanische bestrijding tot en met het laten groeien waar hij van nature thuishoort en geeft aan waar welke maatregelen zouden moeten worden toegepast.

d) Enigszins apart staan de *duinbranden*. Deze zijn meest niet opzettelijk, in elk geval niet als beheersmaatregel vanuit het natuurbeheer, in tegenstelling tot het branden van heide in het binnenland. Branden hebben evenwel een waarschijnlijk minstens tientallen jaren lang zichtbare invloed op struweelvegetaties. Een oude brand ten zuiden van het Breede Water en een recente langs het Sipkesslag op Voorne laten dit zien. In ons land is het gelukkig een incidenteel verschijnsel, maar nader onderzoek, onder andere in vergelijking met de 'struweelbranden' in bijvoorbeeld het Middellandse Zeegebied en Zuidafrikaanse natuurreservaten zou meer inzicht kunnen verschaffen om de effecten van branden beter te kunnen beoordelen.

8.3. HET TOEKOMSTIG BEHEER VAN DUINSTRUWELEN

Meer dan tot dusverre zal aandacht aan het beheer van duinstruwelen moeten worden gegeven. De redenen daarvoor zijn uit het voorgaande af te leiden. Een belangrijk uitgangspunt is daarbij het besef dat we met een groep van levensgemeenschappen te maken hebben, en dit geldt ongeveer voor het hele Nederlandse duingebied, die pas 60–70 jaar geleden en wel vrij plotseling in een opbouwfase terecht is gekomen door stopzetting van de beweiding. Lokaal viel dit tijdstip later en is deze verandering nog meer verweven met de inmiddels tegengesteld werkende degradatietendenzen van de afgelopen decennia. Een groot deel van de oppervlakte is door wateronttrekking, -infiltratie, toegenomen recreatie ed. in deze (anthropogene) degradatiefase geraakt, terwijl opbouw en afslag van de kust ook opbouw en afbraaktendenzen in de vegetatieontwikkeling tot gevolg hebben gehad. Het duinstruweelareaal van Voorne neemt ook wat deze aspecten betreft een bijzondere positie in: de stopzetting van beweiding, een stringente bescherming tegen degraderende invloeden (eigendomssituatie, geringe ontsluiting, weinig wateronttrekking in vergelijking met elders) en een aangroeiende kust hadden tot gevolg dat de opbouwtenens zich hier in vergelijking met andere gebieden relatief optimaal kon voltrekken. Nergens anders is de variatie in typen en floristische rijkdom van struwelen ook zo groot als op Voorne. De laatste jaren is daar niettemin verandering in gekomen: de afsluiting en uitdieping van het Brielse Gat, de wording van de Maasvlakte met havens en industrie, de Dammenweg door het Berberisstruweel ten zuiden van het Quackjeswater, de versterking van de duinenrij ten oosten van het Breede Water, de afsluiting van de Schapenwei, de toegenomen recreatie vertegenwoordigen evenzovele aanslagen op die ontwikkeling. Mutatis mutandis geldt dit voor de andere Zuidhollandse en Zeeuwse eilanden.

Het blijkt dus geboden om het uitwendige beheer, met andere woorden het tegengaan van verdere negatieve invloeden van buiten met kracht voort te zetten en waar mogelijk te versterken. Wateronttrekking en recreatieve ontwikkelingen zijn bijna overal aan de orde en ook in de toekomst zijn nog vele gevolgen van de uitvoering van het Deltaplan te verwachten.

Ervan uitgaande dat het mogelijk zal blijken ten aanzien van de uitwendige omstandigheden een zekere stabilisatie te bereiken, dat wil zeggen dat deze op zijn minst niet ongunstiger zullen worden dan op dit moment, dan kan worden nagegaan wat binnen die omstandigheden ten aanzien van het beheer gezegd kan worden. Allereerst zijn er maatregelen nodig om de negatieve invloeden, die niettemin blijvend de levensgemeenschappen zullen beïnvloeden, zoveel mogelijk te compenseren. Zo zullen veranderingen in de kustlijn, recreatie voor een groot deel en verontreinigingen door lucht en via het water ten dele als blijvende invloeden moeten worden beschouwd, al zal het streven erop gericht dienen te zijn deze te minimaliseren. Ten aanzien van de recreatie is dan bijvoorbeeld een zo goed mogelijke zonering, goede voorlichting en educatie, concentratie van vervuiling en verstoring denkbaar waarmee vele problemen kunnen worden opgelost.

Deze maatregelen zijn eigenlijk alle van belang voor alle natuurgebieden in de duinen, welke andere functies zij behalve het natuurbehoud ook hebben. Voor die gebieden die primair als reservaat bestemd en beheerd (moeten) worden krijgt men daarnaast te maken met allerlei erfenissen uit het verleden die bijsturing behoeven. Dit betreft bijvoorbeeld beplantingen al dan niet met exoten. (Vanuit het oogpunt van de recreatie, houtproductie of waterwinning kan men daaromtrent ook wijzigingen wensen maar daarop wordt hier niet nader ingegaan.) Exoten zal men vanuit het natuurbeheer op en duur willen verwijderen, de beplantingen door ter plaatse thuishorende begroeiingen van nature willen laten vervangen.

Hoe dit precies moet is niet in enkele regels te zeggen en vereist van plaats tot plaats een verschillende aanpak die steeds er op neerkomt met de natuurlijke ontwikkeling mee te sturen, hoe langdurig dat proces ook zal zijn. Enige ervaring met het reguleren van grasland-, heide- en venbegroeiingen heeft men inmiddels al opgedaan maar met de zoveel meer tijd vragende struweel- en bosontwikkeling is pas een eerste begin gemaakt.

Een volgende reeks van maatregelen betreft nog meer het inwendig beheer en in het bijzonder de variatie in grasland, struweel en bos. Tegen de achtergrond van de eerder aangegeven opbouw- en afbraaktendenzen, maar vooral tegen die van de eerste, gaat het er dan om de struwelen zowel ruimtelijk als in de tijd enerzijds te zien naast de natuurlijke bosvorming, anderzijds ook op de lange duur bestaansmogelijkheden te geven door het handhaven van het duingrasland. Het duingrasland heeft natuurlijk zijn eigen waarde als complex van levensgemeenschappen maar bovendien is het van belang voor toekomstige struweelontwikkeling. De boscomponent is in het huidige duinlandschap nog weinig ontwikkeld. Er zal dus op gelet moeten worden waar en wanneer de natuurlijke bosontwikkeling zich voltrekt en hoe/waar de tendens tot permanent grasland zich het duidelijkst manifesteert. Het is waarschijnlijk noodzakelijk de graslandcomponent bewust te versterken vooral daar waar de struweelontwikkeling tot te homogene begroeiingen heeft plaatsgevonden. Hiervoor lijkt het middel van de zeer extensieve beweiding de aangewezen weg. Enerzijds door de factoren die in deel 2 van dit hoofdstuk werden vermeld, anderzijds omdat deze vorm van beïnvloeding het meest aansluit bij de situatie uit de tijd dat de mens nog een relatief geringe invloed op het landschap uitoefende. Naarmate de optimale intensiteit van beweiding beter bekend wordt zullen kappen en maaien, die aanvankelijk vooral aanvullend kunnen worden toegepast, achterwege kunnen blijven.

Het lijkt alleszins wenselijk experimenten met extensieve beweiding op te zetten. In de binnenduinen van Voorne zijn reeds lokaal en incidenteel kleine gedeelten gemaaid en gekapt, maar deze experimenten zijn weer stopgezet. De bedoeling daarvan was de te sterke verruiging enigszins tegen te gaan. Dergelijke experimenten zouden wel moeten worden voortgezet. In sommige gebieden met name in primaire duinvalleien, zijn proeven met beweiding met o.a. schapen gedaan toen door de myxomatose onder de konijnen de vegetatie te snel dreigde dicht te groeien (bijvoorbeeld in de Schapenwei op Voorne). Deze proeven zijn

in 1957 afgebroken vanwege infectie met leverbot. Een juiste keuze van diersoorten en -rassen, de intensiteit van beweiding, alsmede de oppervlakte van het te beweiden terrein (vochtige, natte en droge gedeelten) kan een dergelijk bezwaar vermoedelijk ondervangen.

Voor beweiding zijn in het algemeen wat grotere oppervlakten nodig, met voldoende afwisseling. Aanvankelijk zijn daarbij wel storingsverschijnselen te verwachten, maar het beoogde doel: een evenwichtige verdeling tussen grasland-zoom-struweel-bos zal uiteindelijk de struwelen het meest ten goede komen. Het kan haast niet anders of we moeten hier eindigen met een vraag naar nader onderzoek, overleg en aanpassing aan lokale omstandigheden. Hier moge slechts een eerste aanzet gegeven zijn.

SUMMARY

The main part of this study on dune scrub communities in the Delta region of the Netherlands, especially the dunes of Voorne, was carried out from 1965–1967. It is part of the inventories of the State Institute for Nature Management which started these long-term projects in 1959 in this region. The actual charge for the study has been given by the Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek (a foundation for dune research) and it has been financed by the Netherlands Organization for the Advancement of Pure Research (Z.W.O.). It is connected with similar studies on dune grassland and dune valley communities. Besides the question of classification and typology, these studies are in particular concerned with the behaviour of the communities in space and time in relation to their environment in a broad sense. The main purpose of this approach is to create the best conditions for their conservation and their management. Also the methodological problems with the analysis and synthesis of very complex vegetation types demand much attention.

Dune scrubs are (vegetation) communities in which woody, scrubby plants form the bulk of the vegetation. The species of scrubs occur mostly in narrow zones along forests and in hedges and form a so-called mantle. In their most complete expression they form a part of a grassland-outskirt-mantle-forest complex, but often one or more of these elements is lacking. In some landscape types one may find extended mantles, as today for instance in sea and river dunes and on abandoned chalk grasslands and fields in many parts of Europe.

On a smaller scale they form more or less clear band-type, ribbon-type or lattice-type patterns, sometimes around 'islands' of forest. Mostly they are surrounded by herb communities (outskirt) and grassland elements. In young or strongly disturbed dune areas they have a less complicated structure.

Although we suppose that in the so-called young dune landscape, formed after 1200 AD (and also in earlier periods of dune building) dune scrub communities have always existed, in our time they have come to occupy a relatively large area. Until the beginning of the 20th century the dunes were intensively grazed by cattle. When grazing was stopped, the scrub developed rapidly. In the last decades the vegetation has become impoverished by catchment of drinking water and all kinds of urban activity.

The dune area of Voorne has the greatest variety in dune scrub development for the following reasons:

- a) large areas of the dunes have been formed after 1910 by extension of the coast line. These areas have never been grazed, except by rabbits and therefore give the most complete picture of the primary succession in dune scrub communities to be found in the Netherlands.
- b) large parts of the area were grazed until 1910, but since then they have been protected as nature reserves, so that they are comparatively undisturbed. In these more inland dune areas secondary succession developed and on yellow dunes also primary succession occurred.

- c) Voorne has been used comparatively little as a drinking water catchment area. Therefore the wetter and moister scrub communities are well represented.
- d) the islands in the Delta region are surrounded by river estuaries. This results in a characteristic chain of isolated areas, different from the rest of the Dutch dune area on the mainland and in the Wadden district (in which the dune sands are poor in lime).

The dune scrub descriptions consisted of about 750 relevees in total, together with more than 360 species. 76 relevees are not scrub vegetations in a pure sense: the coverage of the scrubs was less than 30% and therefore they were called outskirt-communities. Although they were handled as a separate group, they have been integrated in the study because of their close connection with the scrub communities, in space as well as functionally.

All 750 relevees have been noted on hand punch cards. They have been divided into 13 'primary groups' mainly based on structure and predominance of the scrub species. Also simple calculations have been made with these punch cards, worked out in a former publication. They have served as a basis for the computer cards and in the final stage of the study they were used again to test the computer results. They are easy to consult and can be used in the future for different purposes.

In the Department of Mathematics of the Agricultural University, Wageningen experiments were carried out to arrange the material, to calculate presence and frequency, rarity and groups of species. Also calculations were done on parts of the groups of species in groups of relevees and the possibilities on classification were examined. The 13 primary groups served as a basic classification.

With 670 selected relevees, arranged in 85 basic 'types' two ordinations were carried out. The first with a rather heavy accent on the predominance of the scrub species; in the second the scores of the species (0-5) were transformed in a 0-9 scale, which gives a more balanced expression of the complete species composition. The computer program Ordina, applied by the Department of Geobotany at Nijmegen University gave sufficiently detailed results. These were interpreted roughly.

Because the main species, the scrubs, are very important for the composition and interrelations of the communities in the field as well as in the ordination models, their behaviour in space and time was described. The patterns in space of the reference points of 4 axes in the ordination model (*Hippophae rhamnoides*; *Crataegus monogyna*; *Salix repens*; *Sambucus nigra*; *Ligustrum vulgare*, *Rubens caesius*) were analysed.

The changes in the environment, in history as well as those that are operating at present are discussed extensively. The former consist of the changes in the coast line, the influence of grazing and its sudden cessation in the beginning of the 20th century, the changes in the free water table, the influences of recreation activities and the plantations of woody species in the 19th and 20th centuries. The present changes are on a much smaller scale and – as it turns out – very

complex and difficult to analyse. Despite all attention paid to different types of succession it is not easy to understand the present distribution of the scrub species mainly because of the extremely complicated and dynamic environment of the dune landscape. Many of the scrub species appear to be characteristic for more or less severe degradation of organic material in vegetation – and soil structure. *Hippophae rhamnoides* and *Crataegus monogyna* are species, although quite different in their starting point, both characteristic of an environment where the instability is high and diminishes suddenly (which – in turn – causes an increase of instability inside the ecosystem). *Ligustrum vulgare* is supposed to be found in regressive successions as well as certain *Rosa* and *Rubus* species and to a certain extent, *Salix repens*. This species, however, is considered to be characteristic for environments where slow mineralisation (by blowing sand or fluctuating groundwater) occurs in an organic soil layer that is already present. On the other hand *Sambucus nigra* occurs in mineral environments where a surplus of organic material is deposited.

They form a 'kap'-sluier contrast (in which the 'kap' environment on the one hand is characterized by degradation of organic material, already present in or above the ground. 'Sluier' (shroud) on the other hand is characterized by (rapid) mineralisation of organic material supplied from elsewhere). All other scrub species are considered from their position to the reference points – mainly in terms of different degrees of mineralisation of organic material, either locally present or supplied from elsewhere.

With this background the main groups and basic types of scrub communities are compared with each other.

Although the study was concentrated on Voorne, the dune scrub communities of Goeree, Schouwen, N. Beveland and Walcheren were studied in a comparative way.

On Goeree the *Hippophae-Ligustrum-Sambucus* scrub on the Punt is the most important. Unfortunately a motorway, connected with the Delta works has recently been built right through the area. This is an extensive, relatively homogeneous and dense, dry scrub on younger dune ridges on Voorne. In some places a pioneer *Hippophae* scrub is growing at the seaside; on the inland side some *Crataegus* and other higher developed scrub occur. The *Hippophae-Sambucus* scrub on the higher parts of the Kwade Hoek are rather young, they are usually wetter and have many higher grasses and herbs.

On Schouwen, the variety is somewhat greater because the inland dunes are poorer in lime. The Verklikkerduin and the Zeepe have an extensive *Hippophae-Ligustrum – Sambucus* scrub with *Epilobium* species and lower *Salix repens – Ligustrum vulgare* plus *Hippophae – Ligustrum* scrub, respectively. On the landward side of the coastal ridge in the Western and Northern part of the island *Hippophae* scrub with many grasses can be found. In the innermost part also *Sarothamnus scoparius* scrub can be found. On Goeree, Walcheren, Schouwen, *Rubus ulmifolius* is present.

On Noord-Beveland very few scrub communities have developed, namely in the south of the dunes near the dam to Walcheren. This is *Hippophae –*

Sambucus scrub with some *Ligustrum*.

On Walcheren, in the water catchment area near Vrouwenpolder, a well developed *Ligustrum vulgare* – *Crataegus monogyna* scrub is growing. These dunes are dried out and disturbed by eradication of the hawthorns because of fire-blight. In the outer zone there is a rather grassy *Hippophae* – *Sambucus* scrub. The rest of the dune ridge of Walcheren is rather narrow and in general the dune scrub is not so well developed. It mostly consists of *Hippophae* – *Sambucus* scrub and is frequently disturbed by human activities.

Some remarks were made on the possible application of this study for the ecology and management of other Dutch scrub communities.

The classification in 16 main groups and 85 basic types has been compared with the existing system of Dutch plant communities and with more local classifications of dune vegetation. Some of the questions raised have not been answered, especially the connection with the outskirt communities and the dune valley vegetations. (Research is being done at the moment on these vegetations by others). All scrub vegetation types are supposed to belong to the *Berberidion* Br. Bl (1947) 1950.

A *Rhamno* – *Crataegietum* and *Ligustro* – *Betuletum* were described, the former as a new association, the latter as a replacement of the *Crataego* – *Betuletum* BOERBOOM 1960. Quite a few degradation stages have been described under the neutral name 'community'. Their exact place in the syntaxonomical system is still uncertain. In the near future a more detailed publication on these problems will be prepared.

The lower *Salix repens* scrub and *Salix repens* – *Ligustrum vulgare* scrub also have been included in the *Berberidion* because of their species composition. Thus the *Salicion arenariae* belongs to the *Berberidion* or has to be connected with other dwarf scrub communities. The *Salicetum arenario* – *purpureae* is not a part of the *Salicion albae*. Until the moist and wet mantle communities have been studied in more detail it is also included in the *Berberidion*.

Finally some remarks are made on the management of dune areas where scrub communities are present. Very little attention has been paid to this problem until now. It is suggested that certain parts of the dunes, especially in favour of the (future) scrub development, should be grazed very extensively. The area of forest and scrub should be much larger than the area of grassland.

LITERATUUR

- ADRIANI, M. J. & E. VAN DER MAAREL (1962). De duin- en slikgebieden van Voorne en het Brielse Gat. *Natuur en Landschap* **16**, 177–197.
- ADRIANI, M. J. & E. VAN DER MAAREL (1968). Voorne in de branding. *Oostvoorne* 104 p.
- BARKMAN, J. J. & V. WESTHOFF (1969). Botanical evaluation of the Drenthian district. *Vegetatio* **19** (1–6), 330–388.
- BENTHEM, R. J. (1973). Meidoorn in de landschapsbouw. *Ned. Bosb. Tijdschr.* **45** (11), 321–325.
- BLOM, C. W. P. M. & A. M. BLOM-STEINBUSCH (1974). Een vegetatiekartering van het natuurmonument 'Quackjeswater' in de duinen van Voorne. *De Levende Natuur* **77**, 3–15.
- BOERBOOM, J. H. A. (1960). De plantengemeenschappen van de Wassenaarse duinen. Diss. Wageningen.
- BRAUN-BLANQUET, J. J. (1964). *Pflanzensoziologie*. Wien. 3e Aufl.
- DELELIS-DUSOLLIER, Annick (1973). Contribution à l'étude des haies, des fourrés préforestiers, des manteaux sylvatiques de France. Thèse Lille.
- DELELIS-DUSOLLIER, Annick et J. M. GÉHU (1974). Apport à la connaissance phyto-sociologique des fourrés d'argousier du littoral français de la Mer du Nord et de la Manche. *Doc. phyto-sociologiques fasc.* **6**, 27–42.
- DOING, H. (1962). Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung Niederländische Wald- und Gebuschgesellschaften. Diss. Wageningen.
- DOING, H. (1963a). Eine Landschaftskartierung auf vegetationskundlicher Grundlage im Masstab 1:25000 in den Dünen bei Haarlem. *Ber. ü. d. intern. Symp. f. Vegetationskartierung 1959 in Stolzenau/Weser*, 297–312. (*Belmontia II Ecologie fasc.* **11**).
- DOING, H. (1963b). Over de oecologie der inheemse berken en de systematische indeling der berkenbossen. *22e Jaarb. N.D.V.*, 97–113.
- DOING, H. (1964). Vegetatie. In: *Recreatie en Natuurbescherming in het Noordhollands Duinreservaat. Suppl. 2* (*Belmontia II Ecologie, fasc.* **11**).
- DOING, H. (1966). Beschrijving van de vegetatie der duinen tussen IJmuiden en Camperduin. *Med. Landbouwhogeschool* **66**–13.
- DOING, H. (1974). Landschapsoecologie van de duinstreek tussen Wassenaar en IJmuiden. *Meded. Landbouwhogeschool* **74**–12.
- DOING, H. & C. J. DOING-HUIS IN 'T VELD (1971). History of landscape and vegetation of coastal dune-areas in the province of North-Holland. *Acta Bot. Neerl.* **20**(1), 183–190.
- ELLENBERG, H. (1973). *Ökosystemforschung*. Berlin. 280 p.
- FRESCO, L. F. M. (1969). Factor analysis as a method in synecological research. *Acta Bot. Neerl.* **18**(3), 477–482.
- FRESCO, L. F. M. (1971). Compound analysis: a preliminary report on an new numerical approach in phytosociology. *Acta Bot. Neerl.* **20**(6), 589–599.
- GILS, H. VAN (1975). Die Geranium-sanguinei Arten in verschiedenen Klimagebieten. *Ber. Int. Symp. Vegetation und Klima, Rinteln 1975*.
- HAECK, J. (1958). De duinstruwelen van de Beer en Voorne's duin, een vergelijkend vegetatiekundig onderzoek. RIVON rapport. 23 p.
- HEUKELS, H. & S. J. VAN OOSTROOM (1973). *Flora van Nederland*. 17e druk. Groningen.
- HEYBROEK, H. M. (1973). De meidoorn als levend, bloeiend, bessendragend prikkeldraad. *Ned. Bosb. Tijdschr.* **45**(11), 317–320.
- JAKUCS, P. (1970). Bemerkungen zur Saum-Mantelfrage. *Vegetatio* **21** (1/3), 29–47.
- JAKUCS, P. (1972). Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen. *Akadémiai Kiadó. Budapest*.
- JELGERSMA, A. DE JONG, W. H. ZAGWIJN & J. F. VAN REGTEREN ALTENA (1970). The coastal dunes of Western Netherlands; geology, vegetational history and archeology. *Meded. Dienst. Nieuwe Serie* **21**, 93–167.

Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 76-8 (1976)

- JELLES, J. G. G. (1968). Geschiedenis van beheer en gebruik van het Noordhollands Duinreservaat. Meded. ITBON 87. Arnhem.
- KOPECKY, K. (1974). Die anthropogene nitrophile Saumvegetation des Gebirges Orlické hory (Adlergebirge) und seines Vorlandes. Praag 173 p.
- KOPECKY, K. & S. HEJNY (1974). A new approach to the classification of anthropogenic plant communities. *Vegetatio* 29, 17-20.
- LAAN, D. VAN DER (1966). Vegetatiekartering landgoed Mildenburg. Rapport Stichting 'Het Zuidhollands Landschap'. 31p.
- LAAN, D. VAN DER (1967). Rapport inzake vegetatiekartering van de duinen te Rockanje gelegen tussen de strandpalen 11 en 13. Oostvoorne 7p.
- LEEUWEN, C. G. VAN (1965). Het verband tussen natuurlijke en anthropogene landschapsvormen, gezien vanuit de betrekkingen in grensmilieus. *Gorteria* 2, 93-105.
- LEEUWEN, C. G. VAN (1966a). A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* XV, 25-46.
- LEEUWEN, C. G. VAN (1966b). Het botanisch beheer van natuurreservaten op structuuroecologische grondslag. *Gorteria* 3(2), 16-28.
- LEEUWEN, C. G. VAN (1967). Tussen observatie en conservatie. In: 10 jaar RIVON. 38-58.
- LEEUWEN, C. G. VAN (1968). Soortenrijke graslanden en hun milieu. *Kruipnieuws* 30(1), 16-28.
- LEEUWEN, C. G. VAN (1973a). Over spontane groei van meidoorns. *Ned. Bosb. Tijdschr.* 45 (11), 312-316.
- LEEUWEN, C. G. VAN (1973b). Oecologie en Natuurtechniek. *Natuur en Landschap* 27(3), 57-67.
- LEEUWEN, C. G. VAN & E. VAN DER MAAREL (1971). Pattern and process in coastal dune vegetations. *Acta Bot. Neerl.* 20(11), 191-198.
- LEEUWEN, C. G. VAN, G. LONDO & A. VAN WIJNGAARDEN (1972). Verslag van een excursie naar Gotland en Öland in 1971. RIN rapport. 23p.
- LONDO, G. (1971). Patroon en proces in duinvegetaties langs een gegraven meer in de Kennemerduinen. Diss. Nijmegen.
- LONDO, G. (1975). Nederlandse lijst van hydro-, freato- en afreatofyten. RIN rapport 52p.
- MAAREL, E. VAN DER (1960). Rapport inzake de vegetatie van het duingebied van de Stichting 'Het Zuidhollands Landschap' bij Oostvoorne. Delft. 57p.
- MAAREL, E. VAN DER (1966a). Dutch studies on coastal sand dune vegetation, especially in the Delta region. *Wentia* XV, 47-82.
- MAAREL, E. VAN DER (1966b). Over vegetatiestructuren, -relaties en -systemen. Diss. Utrecht.
- MAAREL, E. VAN DER (1969). On the use of ordination models in phytosociology. *Vegetatio* 22, 275-283.
- MAAREL, E. VAN DER (1971). Florastatistieken als bijdrage tot de evaluatie van natuurgebieden. *Gorteria* 5(7/10), 176-189.
- MAAREL, E. VAN DER & C. J. M. SLOET (1966). Het gebruik van ponskaarten bij de verwerking van duinvegetatiegegevens. Meded. Werkg. Kustgebied Voorne 2. 10-13.
- MAAREL, E. VAN DER & J. LEERTOUWER, (1967). Variation in vegetation and species diversity along a local environmental gradient. *Acta Bot. Neerl.* 16(6), 211-221.
- MELTZER, J. M. (1941). Die Sanddorn-Liguster Assoziation (*Hippophaeto-Ligustretum*). *Ned. Kruidk. Archief* 51, 385-395.
- OBERDORFER, E. (1957, 1970). Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland. Stuttgart. 3e Aufl. 987p.
- OLDENBURGER, F. H. F. (1965). Een globale vegetatiekartering van het duingebied van Voorne. RIVON rapport.
- OOSTERVELD, P. (1976). Beheer en ontwikkeling van natuurreservaten door begrazing. *Natuur en Landschap* 29(6), 161-172.
- OUWEHAND, Jacqueline, (1965). Vegetatiekundig onderzoek van het meidoornstruweel op Voorne. Rapport ISP, Utrecht, mschr.
- RANWELL, D. S. (1972a). Ecology of salt marshes and sand dunes. London. 258p.

- RANWELL, D. S. (1972b). The management of sea buckthorn, *Hippophae rhamnoides* L. on selected sites in Great Britain. Report of the Hippophae Study Group. The Nature Conservancy, 55p.
- SKOGEN, A. (1972). The *Hippophae rhamnoides* alluvial forest at Leinöra, Central Norway. K. norske Vidensk. Selsk. 4, 1-115.
- SLOET VAN OLDRUITENBORGH, Clara J. M. (1965). Vegetatiekartering van de Groene Punt van Voorne. RIVON rapport. 33p.
- SLOET VAN OLDRUITENBORGH, Clara, J. M. (1966). Rapport inzake vegetatiekartering van de buitenduinen te Rockanje en de gevolgen voor landschap en plantengroei van voorgestelde technische werken. Oostvoorne 10p.
- SLOET VAN OLDRUITENBORGH, Clara J. M. (1968). Oriënterend onderzoek naar een mogelijk verband tussen het voorkomen van perevuur (*Erwinia amylovora*) en het milieu van de waardplant, i.h.b. de meidoorn (*Crataegus monogyna*). Rapport. Wageningen. 27p.
- SLOET VAN OLDRUITENBORGH, Clara, J. M. & Els HEERES (1969). On the contribution of airborne salt to the gradient character of the Voorne dune area. Acta Bot. Neerl. 18(2), 315-324.
- SLOET VAN OLDRUITENBORGH, Clara, J. M. & M. J. ADRIANI (1971). On the relation between vegetation and soil-development in dune-shrub vegetations. Acta Bot. Neerl. 20(1), 198-204.
- STÄB, Clary & Nelly GERDINGH (1968). Zoomvegetaties op Voorne e.o. Rapport ISP. mschr.
- TANSLEY, A. G. (1965). The British Islands and their vegetation. Cambridge. 1414p.
- TANSLEY, A. G. (1968). Britain's green mantle. Past, present and future. London. 2nd ed.
- TREURNIET-LEDEBOER, Bruny (1969). Onderzoek naar milieugradienten in Gaasterland. Rapport Natuurbeheer 85. Wageningen 24p.
- TÜXEN, R. (1952). Hecken und Gebüsch. Mitt. der geogr. Gesellsch. in Hamburg. Band L, 85-117.
- WATT, A. S. (1947). Pattern and process in the plant community. J. Ecol. 35, 1-32.
- WERF, S. VAN DER (1970). Recreatie-invloeden in Meyendel. Meded. Landbouwhogeschool. 70-17. Wageningen.
- WERTER, M. J. A. (1973). Phytosociology of the Upper Orange River Valley, South-Africa. Diss. Nijmegen. Pretoria. 222p.
- WESTHOFF, V. (1952). Gezelschappen van houtige gewassen in de duinen en langs de binnenduinrand. Dendr. Jaarb. 1952, 9-49.
- WESTHOFF, V. (1959). The vegetation of Scottish pine woodlands and Dutch artificial coastal pine forests. Acta Bot. Neerl. 8, 422-448.
- WESTHOFF, V. (1964). Einige Bemerkungen zur syntaxonomischen Terminologie und Methodik, ins besondere zu der Struktur als diagnostischen Merkmale. Symp. Stolzenau/Weser.
- WESTHOFF, V. (1965). Rapport over een botanische studiereis naar West-Frankrijk 1964. RIVON rapport. 46p.
- WESTHOFF, V. (1965). Plantengemeenschappen. In: Uit de Plantenwereld. Zeist-Arnhem. p. 288-349.
- WESTHOFF, V. (1976). Het zichzelf handhaven van bos in de gematigde luchtstreken. Ned. Bosb. Tijdschr. 48(3), 58-65.
- WESTHOFF, V. & H. OTTO (1958). Grondslagen voor een beplantingsplan. In: Beplanting en Recreatie in de Haagse duinen. Meded. ITBON 39, 102-118.
- WESTHOFF, V., E. E. VAN DER VOO & C. G. VAN LEEUWEN (1960). De flora en vegetatie van de Kop van Schouwen. RIVON rapport. 13p.
- WESTHOFF, V., C. G. VAN LEEUWEN & M. J. ADRIANI (1961). Enkele aspecten van de vegetatie en bodem der duinen van Goeree, i.h.b. de contactgordels tussen zout en zoet milieu. Jaarb. Wet. Gen. Goeree 1961.
- WESTHOFF, V. & A. J. DEN HELD (1969). Plantengemeenschappen van Nederland. Zutphen. 324p.
- WESTHOFF, V., P. A. BAKKER, C. G. VAN LEEUWEN & E. E. VAN DER VOO (1970, 1971, 1973). Wilde Planten. Deel I, II en III. Amsterdam.
- WESTHOFF, V. & E. VAN DER MAAREL (1973). The Braun-Blanquet approach. In: Handbook

- of Vegetation Science V, 619–737. Den Haag.
- WHITTAKER, R. H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. Ecol. Monogr. 26, 1–80.
- WHITTAKER, R. H. (1967). Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev. 49, 207–264.
- WHITTAKER, R. H. (1973). *Handbook of Vegetation Science*. V. Den Haag.
- ZAGWIJN, W. H. (1969). Geologie en vegetatiegeschiedenis van de Nederlandse kustduinen. Jaarb. 1968/1969 Kon. Mij. v. Natuurk. 'Diligentia', p167–176. Den Haag.
- ZAGWIJN, W. H. (1971). Vegetational history of the coastal dunes in the western Netherlands. Acta Bot. Neerl. 20(1), 174–182.
- ZAGWIJN, W. H. (1972). Pollenanalytisch onderzoek van venige lagen, aangetroffen in een zuigput in het natuurmonument 'Midden-Herenduinen' onder Velsen. Rapport Rijks Geol. Dienst nr. 628.

CURRICULUM VITAE

De schrijfster van dit proefschrift werd geboren op 19 juli 1938 te Nijmegen. Na de lagere school bezocht zij het Gemeentelijk Lyceum te Doetinchem, waar zij in 1956 het eindexamen Gymnasium B aflegde.

In datzelfde jaar begon zij met de studie in de biologie aan de Rijksuniversiteit te Utrecht, waar in 1960 het kandidaats- en in 1964 het doctoraalexamen werd afgelegd. Voor dit laatste examen werd onderzoek op de volgende gebieden verricht: bijzondere plantkunde bij Prof. Dr. J. Lanjouw, o.l.v. Dr. E. van der Maarel en Prof. Dr. F. P. Jonker; dieroecologie bij Prof. Dr. D. J. Kuenen te Leiden; genetica bij Prof. Dr. Chr. P. Rümke, o.l.v. Dr. G. van Nigtevecht en Dr. S. C. M. Schouten; vergelijkende dierfysiologie bij Prof. Dr. S. Dijkgraaf, o.l.v. Dr. F. J. Verheyen.

Na het doctoraalexamen werd met steun van het Van Tienhoven Studiefonds, in beheer bij de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten, het onderzoek in de duinen van Voorne, dat als doctoraal-onderzoek was begonnen, voortgezet. Van november-december 1964 gebeurde dit in dienstverband bij het Instituut voor Oecologisch Onderzoek. Van januari 1965 t/m oktober 1967 werd het eigenlijke struweelonderzoek, in opdracht van de Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek en met subsidie van de Nederlandse Organisatie voor Zuiver Wetenschappelijk Onderzoek, verricht.

In november 1967 kwam zij als wetenschappelijk medewerkster in dienst bij de Afdeling Natuurbeheer van de Landbouwhogeschool, waar zij thans wetenschappelijk hoofdmedewerkster is.