

## Het *Junco baltici-Schoenetum nigricantis* en enkele nauw verwante vegetatietypen

C.J.W. Bruin

Vegetaties die kenmerkend zijn voor vochtige, voedselarme, zwak zure tot basische milieus mogen zich vanouds verheugen in de belangstelling van floristen, bryologen en vegetatiekundigen vanwege hun rijkdom aan zeldzame vaatplanten en mossen.

Door grondwaterstandsaling, verzuring, en verrijking met meststoffen van elders is er de laatste decennia sprake van achteruitgang op grote schaal van dergelijke vegetaties van kalkmoerassen die tot het verbond *Caricion davallianae* behoren.

De meest voorkomende associatie uit dit verbond is in ons land wel het *Junco baltici-Schoenetum nigricantis*, hierna kortheidshalve aangeduid als de Knopbies-gemeenschap.

In dit artikel wil ik trachten een beeld te schetsen van deze in vochtige duinvalleien voorkomende associatie, waarbij ook enige aandacht besteed zal worden aan nauw verwante begroeiingen uit ons omringende landen en aan de plaats van de gemeenschap in het *Caricion davallianae*.

### Tabel en indeling in soortengroepen

In tabel I zijn 146 vegetatieopnamen in een synoptische tabel bijeengebracht, die een indruk kunnen geven van jonge en

oudere stadia van de Knopbies-gemeenschap en verwante vegetatietypen. Het zwaartepunt wordt daarbij gevormd door materiaal uit het Waddendistrict, waar de associatie ook haar huidige verspreidingszwaartepunt heeft. Daarnaast is echter ook materiaal uit Frankrijk, België en het Renodunale district in Nederland verwerkt. De oudste opnamen dateren van 1937, de jongste van 1991, zodat er zowel naar plaats als tijd sprake is van een behoorlijke spreiding in de herkomst van het gebruikte materiaal.

Bij de opstelling van de soortengroepen is vooral gestreefd naar een indeling op basis van overeenkomsten in oecologie van de desbetreffende soorten in de duinen. Op die manier komen de componenten waaruit de gepresenteerde vegetaties zijn opgebouwd mijns inziens het best naar voren. Waar dat mogelijk was is een syntaxon volgens Westhoff & Den Held (1969) vermeld. De nomenclatuur van de vaatplanten is die van de Flora van Nederland, die van de blad- en levermossen volgt Touw & Rubers (1989) en Landwehr (1980). De indeling is als volgt:

1) Soorten met een optimum op achterduinse strandvlakten. Ten dele betreft het *Armerion*-soorten, daarnaast echter ook planten die vooral voorkomen op buitendijks terrein op plaatsen waar zoet water toestroomt, bijvoorbeeld *Juncus mariti-*

mus.

2) Soorten die in de duinen hun optimum hebben in pioniervegetaties van jonge valleien en vochtige paadjes: *Centaurio-Saginetum* en *Cicendietum filiformis*. Een aantal van deze soorten kan bovendien talrijk optreden in lage, jaarlijks gemaaide valleivegetaties.

3) Soorten van het *Samolo-Littorelletum*.

4) Soorten van het *Lolio-Potentillion anserinae* (Sykora 1982) uit milieus met een vrij sterk schommelende waterstand waarbij inundaties optreden. Een aantal van deze soorten komt langs de randen van kwelders voor in combinatie met soorten uit groep 1.

5) Soorten die binnen de duinstreek vooral kenmerkend zijn voor de Knopbies-gemeenschap, merendeels verbondskensoorten van het *Caricion davallianae*.

6) Soorten die typerend zijn voor de rijpere stadia van de Knopbies-gemeenschap en (ten dele) het *Pyrolo-Salicetum*.

7) Soorten die veroudering in een Knopbies-gemeenschap indiceren. Anders dan de soorten uit groep 6 wijzen deze soorten vooral op een tendens tot verzuring en eventueel ook verdroging. Ze komen vooral in oudere stadia van de hygroserie voor, met name in vochtige tot natte heide en heischraal grasland.

8) Soorten die een belangrijke rol spelen bij de vorming van (dwerg)struweel uit een *Schoenetum*.

9) Soorten met een zwaartepunt in natte schraallanden (*Molinietalia*).

10) Algemene soorten van vochtige graslanden (*Molinio-Arrhenatheretea*).

11) Algemene soorten van vochtige valleien, zowel in relatief jonge als in oude valleien te vinden.

12) Algemene tot zeldzame soorten van vochtige valleien, maar ontbrekend in ou-

de, zure valleien.

13) Soorten met een optimum in natte, tamelijk ruige valleivegetaties.

14) Soorten van droge, eventueel wat ruderaal duinvegetaties.

### Knopbies, Knopbies-gemeenschap en "Schoenetum zonder Schoenus"

Zoals de naam van de associatie al aangeeft, speelt *Schoenus nigricans* meestal een prominente rol in de Knopbies-gemeenschap. Met name op de Waddeneilanden is dit het geval. Doordat zowel via de naamgeving als in bestaande beschrijvingen van de associatie het accent tamelijk sterk op *Schoenus nigricans* is gelegd, wordt de Knopbies dikwijls als een "pars pro toto" voor de Knopbies-gemeenschap gezien.

Een vegetatie met veel *Schoenus* kan echter niet op voorhand een *Schoenetum* genoemd worden, en een vegetatie waarin de Knopbies volledig ontbreekt, kan zeer wel een goed ontwikkeld *Schoenetum* zijn. Wat het eerste betreft: *Schoenus* blijkt in het Waddendistrict ook goed stand te kunnen houden aan de rand van achterduinse strandvlakten waarin vanuit aangrenzende duinen zoet water toestroomt. Op dergelijke plaatsen komen soms wel enkele andere *Caricion davallianae*-soorten samen met *Schoenus* voor, maar deze kunnen ook volledig ontbreken. Daarnaast kan de soort bij verdroging van valleien dikwijls verrassend goed stand houden (Van der Ham 1985) in vegetaties waaruit overigens alle typische *Schoenetum*-soorten al zijn verdwenen. Ook vrij aanzienlijke vernatting wordt soms goed doorstaan (Westhoff & Van Oosten 1991), waarbij eveneens de meeste andere *Schoenetum*-soorten verdwij-

nen.

Anderzijds zijn er ook vegetaties bekend waarin *Schoenus* niet of nauwelijks voorkomt, maar die in floristische samenstelling verder in niets van de Knopbiesrijke variant van de associatie verschillen; zie bijvoorbeeld tabel I, kolom 10. Op de Waddeneilanden komt dit "*Schoenetum* zonder *Schoenus*" (Bruin 1989a) relatief weinig voor, maar uit het Renodunaal district is het van verscheidene lokaties bekend.

Uit het bovenstaande blijkt dat de diagnostische waarde van *Schoenus* als indicator van de Knopbies-gemeenschap vrij beperkt is. In dit opzicht zijn soorten als *Liparis loeselii*, *Dactylorhiza incarnata* en *Pellia endiviifolia* binnen de duinstreek beslist betere indicatoren dan de Knopbies.

Door welke oorzaak de vestiging van *Schoenus* op bepaalde plaatsen wel, op andere, ogenschijnlijk geschikte, lokaties juist niet plaats vindt zal voorlopig wel een raadsel blijven. Een punt van verschil tussen de *Schoenus*-rijke variant en het *Schoenetum* zonder *Schoenus* betreft de structuur van de vegetatie. In de laatstgenoemde vegetatie ontbreekt namelijk de voor Knopbiesvegetaties zo typische structuur waarin pollen en lager gelegen slenkjes elkaar afwisselen. Vermoedelijk staat een ander punt van verschil, namelijk de sterke neiging tot verstruweling van het *Schoenetum* zonder *Schoenus*, hiermee in verband. Het blijkt namelijk dat bij natuurlijke successie al snel een zeer dicht en tamelijk hoog opgaand, vochtig Kruiwilgstruweel ontstaat, waarin op iets drogere plekken de Duindoorn een prominente rol speelt. Dit verschijnsel is niet alleen op de Texelse lokaties vastgesteld, maar ook op de Voornse en Bel-

gische groeiplaatsen waarvan in tabel I opnamemateriaal is opgenomen. Op al deze plaatsen bleek jaarlijks maaien voor het voortbestaan van het *Schoenetum* zonder *Schoenus* een zaak van levensbelang. Naast Kruiwilg en Duindoorn kan soms, vooral in de Belgische en Franse duinen (Wattez 1971), *Juncus subnodulosus* een sterk overheersende rol gaan spelen.

### De jonge Knopbies-gemeenschap

In de regel is de Knopbies-gemeenschap een associatie die kenmerkend is voor relatief jonge, primaire of secundaire duinvalleien. De beperkte ruimte laat niet toe om hier uitvoeriger in te gaan op de gemeenschappen die haar in de hygroserie vooraf kunnen gaan. Hiervoor wordt verwezen naar Westhoff (1947a en 1947b), De Vries (1950, 1961) en Westhoff & van Oosten (1991).

In het algemeen wordt de gemeenschap voorafgegaan door het *Centaurio-Saginetum*, waaruit al vrij snel het jonge *Schoenetum* ontstaat. De kolommen 5 tot en met 8 van tabel I geven de jonge stadia van de gemeenschap weer. Kenmerkend voor dergelijke stadia is in de eerste plaats de combinatie van soorten uit pioniermilieus (groep 2), bijvoorbeeld *Carex oederi*, *Eleocharis quinqueflora* en *Centaurium littorale*, met soorten uit ietwat brakke milieus (groep 1) als *Glaux maritima* en *Juncus gerardi*. Speciale aandacht verdient ook de moslaag, waarin de nodige blad- en levermossen van open, weinig begroeide standplaatsen voorkomen. In de eerste plaats moeten de thalleuze levermossen *Pellia endiviifolia*, *Riccardia chamaedryfolia* en *Aneura pinguis* genoemd worden, welke eventueel verge-

Kolom nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Aantal opnamen	12	34	10	2	8	7	12	11	9	5	6	7	6	1	9	7
<b>groep 1</b>																
<i>Glaux maritima</i>	.	.	II	.	IV	I	III	II	IV	I	I	.	.	.	.	.
<i>Juncus gerardi</i>	.	.	V	.	III	II	IV	I	IV	.	I	.	.	.	.	.
<i>Carex distans</i>	.	.	I	2	IV	.	.	I	III	.	I	.	.	.	.	.
<i>Juncus maritimus</i>	.	.	.	.	II	III	II	.	III	.	IV	.	I	.	.	.
<i>Oenanthe lachenalii</i>	.	.	II	.	.	III	II	.	.	.	.	.	II	.	II	.
<i>Scirpus maritimus</i>	.	.	I	.	II	.	.	I	II	.	.	.	.	.	.	.
<i>Scirpus rufus</i>	.	.	.	.	I	I	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Plantago maritima</i>	.	.	.	.	II	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
<b>groep 2</b>																
<i>Carex oederi</i> ssp. <i>oederi</i>	IV	IV	III	2	IV	V	III	IV	V	V	V	II	V	1	.	.
<i>Euphrasia stricta</i>	I	III	II	2	III	V	III	II	.	I	IV	II	III	.	.	IV
<i>Linum catharticum</i>	.	.	I	2	IV	IV	III	II	II	.	V	II	IV	.	.	III
<i>Leontodon saxatilis</i>	.	.	IV	I	2	IV	.	II	IV	III	I	II	I	.	.	.
<i>Centaurium littorale</i>	III	III	II	2	IV	III	III	I	I	.	I	.	.	.	.	I
<i>Sagina nodosa</i>	III	III	III	1	IV	IV	I	I	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	I	I	I	.	I	V	II	IV	II	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bryum</i> div. spp.	.	II	.	2	V	V	III	II	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Riccardia chamaedryfolia</i>	.	.	.	.	.	V	.	V	.	.	I	.	.	.	II	.
<i>Anagallis minima</i>	.	II	II	.	.	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Blackstonia perfoliata</i> <sup>1</sup>	.	II	II	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Centaurium pulchellum</i>	I	.	I	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Nostoc</i> spec.	.	.	I	.	II	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Radiola linoidea</i>	.	.	.	.	I	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sagina procumbens</i>	.	.	.	.	.	III	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
<i>Gnaphalium luteo-album</i>	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>groep 3</b>																
<i>Samolus valerandi</i>	III	III	III	.	.	I	I	.	III	III	.	.	I	.	.	.
<i>Echinodorus ranunculoides</i>	.	I	I	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Littorella uniflora</i>	.	.	I	.	.	.	.	I	.	II	.	.	.	.	.	.
<b>groep 4</b>																
<i>Juncus articulatus</i>	I	V	V	2	V	V	1	V	III	V	IV	II	V	1	II	I
<i>Agrostis stolonifera</i>	V	III	V	2	V	V	IV	IV	V	V	V	I	V	1	.	II
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	V	III	V	.	II	V	IV	V	IV	V	V	V	V	.	V	I
<i>Trifolium repens</i>	I	.	III	2	I	III	.	I	I	II	IV	III	.	.	I	III
<i>Potentilla anserina</i>	II	.	III	.	IV	.	IV	III	V	V	V	IV	II	.	III	I
<i>Ranunculus flammula</i>	I	I	IV	.	II	.	III	V	II	V	V	III	.	.	II	I
<i>Galium palustre</i>	.	.	IV	.	IV	I	III	II	V	I	I	.	.	.	II	.
<i>Leontodon autumnalis</i>	.	.	.	1	I	.	I	II	II	.	.	I	.	.	.	I
<i>Eleocharis palustris</i> ssp. <i>unigl.</i>	.	I	V	.	II	I	III	.	III	.	.	.	.	.	.	.
<i>Odontites vernus</i> ssp. <i>serotinus</i>	.	.	I	.	IV	.	I	I	II	.	II	.	.	.	.	.
<i>Ranunculus repens</i>	I	.	III	.	.	.	.	II	I	II	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca arundinacea</i>	I	.	I	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	III
<i>Triglochin palustris</i>	.	.	I	.	I	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lotus corniculatus</i> ssp. <i>ten.</i>	.	.	III	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Teucrium scordium</i>	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Scirpus cariciformis</i>	I	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>groep 5</b>																
<i>Parnassia palustris</i>	IV	V	IV	2	V	V	V	IV	V	I	V	III	III	1	II	II
<i>Epipactis palustris</i>	V	II	III	2	III	V	V	IV	IV	V	V	III	.	1	II	III
<i>Schoenus nigricans</i>	II	.	I	.	II	II	IV	V	V	.	V	IV	V	1	V	III
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	.	.	IV	.	I	V	II	V	IV	IV	II	III	.	.	.	IV
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	II	I	I	.	.	V	.	II	II	.	III	.	I	1	II	.
<i>Liparis loeselii</i>	I	III	III	.	II	II	III	IV	I	IV	.	.	.	.	.	.
<i>Pellia endiviifolia</i>	III	.	.	1	II	V	.	II	IV	.	II	.	I	.	II	.
<i>Aneura pinguis</i> <sup>2</sup>	.	.	.	2	I	III	.	I	I	.	I	.	I	.	.	.
<i>Campyium polygamum</i>	.	.	V	1	II	.	.	.	IV	.	I	.	.	.	.	I
<i>Campyium stellatum</i>	.	I	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	III	1	III	.
<i>C. polygamum</i> & <i>C. stellatum</i>	II	.	.	.	.	V	.	V	.	V	.	II	.	.	.	.
<i>Taraxacum palustre</i>	I	.	.	.	.	.	.	II	III	.	III	I	I	.	.	.
<i>Gentianella amarella</i>	I	.	I	.	.	.	.	.	IV	I	V	.	.	.	1	.
<i>Preissia quadrata</i>	.	I	.	1	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
<i>Equisetum variegatum</i>	I	.	I	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	1	.
<i>Moerckia hibernica</i>	.	.	.	.	II	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
<b>groep 6</b>																
<i>Pyrola rotundifolia</i>	II	.	I	.	I	.	IV	I	.	.	.	.	.	.	IV	V
<i>Galium uliginosum</i>	III	.	III	.	.	.	.	I	.	.	.	V	.	V	.	V
<i>Fissidens adiantoides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	IV	1	V	.

Kolom nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Gymnadenia conopsea	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	I	II
Herminium monorchis	III	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.
Carex pulicaris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	V	.	.
Genista tinctoria	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I
Valeriana dioica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	ii	.
Ctenidium molluscum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.
<b>groep 7</b>																
Carex panicea	II	I	.	.	.	.	.	I	II	.	.	.	I	.	III	I
Potentilla erecta	I	.	.	.	.	.	.	.	II	I	I	.	V	1	V	.
Danthonia decumbens	.	.	.	.	.	.	I	.	I	.	V	I	IV	1	IV	.
Pseudoscleropodium purum	I	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	1	II	II
Polygala vulgaris	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	I	I	1	II	II
Luzula multiflora	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	III	.	.	III	V
Festuca ovina ssp. tenuifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	1	V	II	II
Eriophorum angustifolium	I	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.	.	II	.
Platanthera bifolia	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	I	.	.	I	I
Empetrum nigrum	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	I	V
Molinia caerulea	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	1	.	.
Eurhynchium praelongum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	IV
Erica tetralix	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	IV	.
Mnium hornum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	III
Calypogeia fissa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	II	.
Lophocolea bidentata	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	II
Dicranum scoparium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I
<b>groep 8</b>																
Salix repens	V	V	V	2	V	V	V	V	V	V	B	V	V	1	V	V
Hippophae rhamnoides	IV	IV	I	1	II	IV	V	.	II	.	II	III	.	1	I	V
Salix cinerea & S. aurita	.	.	II	.	.	.	I	I	II	.	.	I	.	.	III	.
Betula pubescens	.	I	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	II	.
<b>groep 9</b>																
Cirsium palustre	II	.	II	.	.	I	III	I	II	.	V	III	III	.	III	I
Lotus uliginosus	.	.	.	.	.	.	.	I	I	V	III	.	.	V	II	II
Lythrum salicaria	V	.	II	.	.	.	I	IV	.	.	.	II	.	.	II	II
Hypericum tetrapterum	.	.	I	.	.	I	.	.	.	.	.	III	.	IV	.	.
Ophioglossum vulgatum	I	.	.	.	.	.	.	.	.	V	V	.	.	.	.	.
Lysimachia vulgaris	II	.	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Taraxacum nordstedtii	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	II	.
Lychnis flos-cuculi	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I
<b>groep 10</b>																
Prunella vulgaris	.	II	III	.	.	II	II	I	I	II	V	III	V	1	I	I
Festuca rubra ssp. commutata	I	.	I	2	III	.	II	I	IV	.	II	.	.	.	IV	II
Holcus lanatus	.	.	I	.	I	V	III	III	IV	.	II	IV	.	1	IV	V
Poa pratensis	.	.	I	.	.	.	II	I	III	.	I	V	.	1	IV	IV
Trifolium pratense	.	.	I	.	I	.	.	I	.	.	.	II	.	.	I	V
Cerastium fontanum ssp. vulgare	.	.	.	1	.	III	I	.	.	.	.	IV	.	.	.	III
Vicia cracca	.	.	I	.	.	.	.	I	.	I	.	I	.	II	.	.
Cardamine pratensis	.	.	III	.	.	V	.	II	.	.	.	I	.	.	.	.
Anthoxanthum odoratum	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	II	III	.
<b>groep 11</b>																
Calamagrostis epigejos	V	IV	IV	.	.	V	III	.	V	V	V	V	V	1	V	III
Carex trinervis	V	IV	I	.	II	I	I	V	II	III	.	III	I	1	.	V
Juncus alpinoarticulatus <sup>3</sup>	.	.	.	.	V	III	IV	IV	IV	III	.	III	.	1	.	III
Eleocharis palustris ssp. pal.	I	I	.	.	I	.	II	II	.	III	.	I	.	1	.	.
Carex nigra	I	.	II	.	.	.	III	.	II	V	I	.	.	.	V	.
Juncus arcticus balticus	.	.	.	.	II	.	.	IV	.	.	.	I	.	.	.	III
<b>groep 12</b>																
Calliergonella cuspidata	III	II	V	1	I	V	III	IV	III	V	V	III	V	.	V	III
Mentha aquatica	V	IV	V	.	II	V	V	V	IV	V	V	V	V	1	IV	III
Carex flacca	III	.	II	1	II	.	IV	II	V	.	V	III	V	1	IV	III
Drepanocladus aduncus	V	.	III	.	.	III	I	IV	I	.	.	I	.	.	.	.
Pulicaria dysenterica	III	II	IV	.	I	.	.	.	II	V	.	.	.	.	III	.
Anagallis tenella	II	V	IV	.	.	.	.	.	V	II	.	.	.	.	IV	.
Pedicularis palustris	.	.	I	.	I	.	.	V	.	I	.	I	.	.	.	I
Epilobium parviflorum	.	I	II	.	.	I	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.
Myosotis palustris	.	.	I	.	I	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>groep 13</b>																
Phragmites australis	.	I	IV	.	II	III	IV	IV	III	.	.	III	IV	.	IV	.
Lycopus europaeus	II	I	II	.	I	II	I	.	.	.	III	.	IV	.	.	.
Eupatorium cannabinum	II	II	III	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	1	.	.

Kolom nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Juncus subnodulosus</i>	III	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	.
<i>Potentilla palustris</i>	.	.	.	.	.	.	III	.	I	.	I	.	.	.	.	.
<i>Scutellaria galericulata</i>	.	.	I	.	.	.	.	.	.	I	.	.	I	.	.	.
groep 14																
<i>Carex arenaria</i>	I	.	.	.	II	V	IV	I	.	.	II	III	.	.	II	I
<i>Rubus spec.</i>	I	.	III	.	I	.	II	.	.	II	V	.	V	1	V	.
<i>Sonchus arvensis</i>	.	.	I	.	II	.	I	I	.	.	.	II	.	1	.	I
<i>Lotus corniculatus ssp. corn.</i>	.	.	.	.	.	I	III	.	II	.	.	.	.	1	.	III
<i>Cirsium arvense</i>	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	1	.	.

Opmerkingen: 1; subsp. serotina. 2: De beide *Campylium*-soorten zijn zoveel mogelijk afzonderlijk verwerkt. Opnamemateriaal waarin beide soorten gezamenlijk zijn geschat, of waarin alleen *Campylium spec.* vermeld is, is in de regel met beide soorten opgenomen. 3: subsp. atricapillus.

Addenda: kolom 1: *Potentilla reptans* I, *Scirpus setaceus* I. kolom 2: *Alnus glutinosa* I, *Antheros punctatus* II, *Barbula spec.* I, *Cratoneuron filicinum* I, *Scorpidium revolvens* I, *Typha angustifolia* I. kolom 3: *Berula erecta* I, *Crataegus monogyna* I, *Taraxacum spec.* I. kolom 4: *Brachythecium glareosum* 2, *Ceratodon purpureus* 1, *Parentucellia viscosa* 1. kolom 5: *Amblystegium serpens* I, *Ammophila arenaria* I, *Aster tripolium* I, *Carex extensa* II, *Cerastium diffusum* I, *Epilobium hirsutum* I, *Inocybe spec.* I, *Juncus bufonius* II, *Triglochin maritimum* II. kolom 6: *Carex disticha* I, *Riccardia incurvata* I. kolom 7: *Brachythecium rutabulum* I, x *Calamophila baltica* I, *Drosera rotundifolia* I, *Epipactis helleborine* I, *Epilobium montanum* I, *Hieracium umbellatum* I, *Hypnum cupressiforme* I, *Lathyrus pratensis* I, *Luzula campestris* I, *Pedicularis sylvatica* I, *Rhinanthus angustifolius* I, *Rhytidadelphus squarrosus* I, *Sphagnum spec.* I, *Tortula ruralis* I. kolom 8: *Myrica gale* I, *Oxycoccus macrocarpos* I, *Scorpidium scorpioides* I, *Utricularia australis* I. kolom 9: *Blasia pusilla* I, *Cynosurus cristatus* I, *Nardus stricta* I, *Taraxacum euryphyllum* III. kolom 10: *Bryum neodamense* I, *Drepanocladus sendtneri* I, *Potentilla anglica* I. kolom 12: *Blasia pusilla* I, *Cirsium dissectum* III, *Cirsium vulgare* I, *Equisetum palustre* I, *Trifolium dubium* I, *Vicia angustifolia* I. kolom 13: *Rhinanthus minor* I, *Taraxacum spec.* V. kolom 14: *Brachythecium rutabulum* 1. kolom 15: *Aulacomnium androgynum* I, *Briza media* I, *Centaurea jacea* II, *Chiloscyphus polyanthos* II, *Crataegus monogyna* I, *Dryopteris cristata* I, *Lonicera periclymenum* I, *Plantago lanceolata* II, *Ranunculus acris* II, *Rhizomnium punctatum* II, *Viburnum opulus* I. kolom 16: *Anthyllis vulneraria* I, *Brachythecium albicans* I, *Cephaloziella hampeana* I, *Ceratodon purpureus* I, *Cirsium vulgare* I, *Cladonia furcata* I, *Drosera rotundifolia* I, *Epipactis helleborine* I, *Hieracium umbellatum* I, *Hypochaeris radicata* III, *Peltigera canina* s.l.II, *Peltigera polydactyla* I, *Pyrola minor* III, *Pleurozium schreberi* I, *Polytrichum commune* I, *Taraxacum spec.* I, *Trifolium dubium* I, *Vaccinium uliginosum* I.

#### Legenda:

- Kolom 1: Duinen bij De Panne, België. 6 opnamen uit Duvigneaud (1947), 6 opnamen uit Herbauts (1971).
- Kolom 2: Duinen bij Merlimont, Pas de Calais, Frankrijk. 34 opnamen uit Wattez (1971).
- Kolom 3: Schapenwei en Vliegveld, Voorne. 3 opnamen uit Van der Laan (1979 a), 7 ongepubliceerde opnamen Van der Laan.
- Kolom 4: Veermansplaat, de Grevelingen. 2 ongepubliceerde opnamen Schaminée & Westhoff.
- Kolom 5: Vlieland, Terschelling, Ameland en Schiermonnikoog. Parnassio-Juncetum atricapilli, 8 ongepubliceerde opnamen Westhoff.
- Kolom 6: Westelijke Horspolder, Texel. Jong Schoenetum, 7 ongepubliceerde opnamen Bruin.
- Kolom 7: Borkum, Juist, Norderney en Baltrum, Duitsland. Knopbies-gemeenschap, 12 opnamen uit Heykena (1965).
- Kolom 8: Terschelling. Schoenetum nigricantis metuonense, subassociatie met *Pedicularis palustris*. 11 opnamen uit Westhoff (1947 b).
- Kolom 9: Schiermonnikoog. Knopbies-gemeenschap, 4 opnamen uit Hommes et al (1972), 5 ongepubliceerde opnamen Westhoff.
- Kolom 10: Buitenmuy, Texel. Schoenetum zonder Schoenus, 5 ongepubliceerde opnamen Bruin.
- Kolom 11: Langedamvallei, Texel. Knopbies-gemeenschap, 6 ongepubliceerde opnamen Bruin.
- Kolom 12: Terschelling. Schoenetum nigricantis metuonense, subassociatie met *Calamagrostis epigejos*, 7 opnamen uit Westhoff (1947 b).
- Kolom 13: Nabij Loodsmansduin, Texel. Oud Schoenetum, 2 opnamen uit Bruin (1989 b), 4 ongepubliceerde opnamen Bruin.
- Kolom 14: Reggers Sandervlak, Egmond-Binnen. Oud Schoenetum, 1 ongepubliceerde opname Weeda.
- Kolom 15: Muyvlakte, Texel. Oud Schoenetum, 9 opnamen uit basismateriaal Weeda (1989).
- Kolom 16: Terschelling. Pyrolo-Salicetum, variant met *Trifolium pratense*, 7 opnamen uit Westhoff (1947 b).

Tabel I: *Juncus baltici-Schoenetum nigricantis* en enkele daaraan nauw verwante vegetatietypen uit de duinen van NW-Europa

zeld worden door de zeldzame soorten *Preissia quadrata* en *Moerckia hibernica*. Ook diverse *Bryum*-soorten, waaronder *Bryum pseudotriquetrum*, *Bryum marratii* en *Bryum algovicum*, vertonen een duidelijke voorkeur voor deze jonge successiestadia. In de loop der successie gaan deze soorten gewoonlijk achteruit en maken plaats voor pleurocarpe bladmossen.

Met name in valleien die nog voor stormvloedwater toegankelijk zijn kan zich voor korte of langere tijd een vegetatie ontwikkelen waarin zoutplanten en glycofyten dooreen groeien en *Parnassia palustris* en *Juncus alpinoarticulatus* het aspect bepalen. Deze vegetatie, die aanvankelijk door Westhoff (1947a) als "stage with *Juncus anceps* and *Parnassia palustris*" is beschreven, wordt dikwijls opgevat als een aparte associatie, namelijk het *Parnassio-Juncetum atricapilli* (Westhoff & van Oosten 1991), zie kolom 5 van tabel I. Westhoff & Den Held (1969) noemen *Juncus alpinoarticulatus* als het enige kentaxon van het *Parnassio-Juncetum atricapilli*. Mogelijk is deze soort een preferente kensoort. De Duinrus is echter een plant met een ruime oecologische amplitude (Westhoff & van Oosten 1991), die behalve in het *Parnassio-Juncetum* ook nog relatieve optima vertoont in enkele geheel andere, niet tot het Knopbies-verbond behorende, vegetatietypen. Bovendien is de afgrenzing van het *Parnassio-Juncetum* tegenover jonge stadia van de Knopbies-gemeenschap, waarmee het in floristische samenstelling sterk overeenkomt, tamelijk vaag, zoals blijkt bij vergelijking van kolom 5 met de kolommen 6 tot en met 8. Vermoedelijk is het beter om het *Parnassio-Juncetum atricapilli* in strikte zin te beperken tot vegetaties van voor stormvloedwater bereikbare stand-

plaatsen die een vrij hoog aandeel aan zoutplanten herbergen. Dit vegetatietype zou dan als een subassociatie van (tijdelijk) zilte standplaatsen van de Knopbies-gemeenschap opgevat kunnen worden, waarvoor onder meer *Odontites vernus ssp. serotinus* en *Carex extensa* als scheisoorten tegenover het optimale *Schoenetum* bruikbaar zijn.

Vegetaties die een sterke gelijkenis vertonen met de jonge stadia van de Knopbies-gemeenschap, zijn na afsluiting van enkele zeearmen in het Deltagebied op voormalige zandbanken verschenen. Op een deel van de Veermansplaat bijvoorbeeld (kolom 4) treft men een combinatie aan van pioniers met soorten uit zwak brak milieu als *Carex distans*, *Trifolium fragiferum* en *Lotus corniculatus ssp. tenuifolius* naast *Caricion davallianae*-soorten als *Parnassia palustris* en *Epipactis palustris*.

Als voorbeeld van het optimale jonge *Schoenetum* is in kolom 8 het opnamemateriaal van de subassociatie van *Pedicularis palustris* van het *Schoenetum nigricantis metuonense* uit het manuscript van de dissertatie van Westhoff opgenomen. In dit stadium treden *Centaurio-Saginetum*-soorten al terug, terwijl *Schoenus nigricans*, *Liparis loeselii*, *Dactylorhiza incarnata*, *Epipactis palustris* en *Parnassia palustris* allemaal hoge presentiewaarden bereiken. *Pedicularis palustris* lijkt vrijwel tot dit stadium beperkt.

Naast opnamemateriaal uit het Nederlandse deel van het Waddendistrict is (in kolom 7) ook materiaal van enkele Duitse Waddeneilanden uit Heykena (1965) opgenomen, waaruit blijkt dat de Knopbies-gemeenschap ook daar voorkomt. Heykena (1965) vermeldt bovendien dat hetzelfde vegetatietype in de

kalkrijke delen van het duingebied van Jutland voorkomt, waar ook soorten als *Catoscopium nigratum*, *Pinguicula vulgaris* en *Selaginella selaginoides* er in optreden. Westhoff (in litt.) trof een overeenkomstige soortencombinatie aan in vochtige valleien van het duingebied Newborough Warren op Anglesey (Wales).

### Oudere successiestadia

Naarmate de Knobbies-gemeenschap ouder wordt, vindt ophoping van humus plaats, waarvoor in de eerste plaats *Schoenus nigricans* verantwoordelijk is. In samenhang hiermee nemen pioniers van open, minerale standplaatsen af, terwijl soorten met een voorkeur voor meer gereijpte bodems (groepen 6 en 7) toenemen. Het ontstaan van deze, soms enkele decimeters dikke, Knobbies-humuslagen heeft, bij gelijkblijvend gemiddeld grondwaterpeil, tot gevolg dat het maaiveld hoger komt te liggen en de levensomstandigheden voor planten dus droger uitvalen. Dit bevordert de vestiging van allerlei soorten die gevoelig zijn voor (langdurige) inundaties, zoals *Festuca ovina*, *Gymnadenia conopsea* en *Pseudoscleropodium purum*. Parallel met deze relatieve verdroging van de standplaats vindt tevens vestiging van soorten uit ietwat zuur milieu plaats. Hier valt bijvoorbeeld aan *Carex panicea*, *Danthonia decumbens* en *Potentilla erecta* te denken. In de moslaag geeft een soort als *Mnium hornum* dezelfde tendens aan. In tabel I geven de kolommen 9 tot en met 16 een aantal verouderingsstadia van de Knobbies-gemeenschap weer. Ten opzichte van de jonge stadia van de gemeenschap valt een afname van de soorten uit de groepen 1 en 2, en een toename van de groepen 6 en 7 op.

Deze tendens wordt van links naar rechts in de tabel sterker: in de kolommen 9, 10 en 11 zijn al soorten als *Danthonia decumbens* en *Potentilla erecta* aanwezig, maar in de kolommen 15 en 16, respectievelijk oud *Schoenetum* en *Pyrolo-Salicetum* variant met *Trifolium pratense*, komen veroudering en verzuring volop tot uiting. Daarbij moet opgemerkt worden dat de soorten van het *Caricion davallianae* toch in zekere mate aanwezig blijven. *Pyrola rotundifolia*, *Gymnadenia conopsea*, *Galium uliginosum* en *Fissidens adianthoides* hebben een uitgesproken voorkeur voor dergelijke successiestadia die zich op de grens van kalkmoerasvegetaties en werkelijk oude, zure stadia in de hygroserie van vochtige duinvalleien bevinden. Dat een voor "kalkovergangen" (Esselink e.a. 1989) typische soort als *Carex pulicaris* haar rijkste groeiplaats in het Nederlandse duingebied in het oud *Schoenetum* van het Muygebied vond (Weeda 1989), behoeft dan ook geen verbazing te wekken. Ranwell (1960) beschrijft uit het duingebied Newborough Warren de vegetatie van een ruimtelijke kalkovergang als "*Calluna-Salix* associaties" en noemt *Carex pulicaris* en *Fissidens adianthoides* als karakteristieke soorten van dit vegetatietype, wat goed overeenkomt met de positie van deze soorten in het Nederlandse duingebied.

De tendens tot verzuring die in een verouderend *Schoenetum* waarneembaar is, werd door De Vries (1961) in verband gebracht met het uitgeput raken van de kalkvoorraad in het zand onder de Knobbies-humus. Op plaatsen waar een hoge pH van de groeiplaats gekoppeld is aan kalk in de vorm van schelpgruis is een kalkminnende vegetatie op termijn dan ook gedoemd te verdwijnen. Het is echter



gebleken dat dergelijke vegetaties ook kunnen voorkomen op plaatsen waar het zand onder de humuslaag reeds ontkalkt is (Esselink e.a. 1989), maar waar de pH hoog blijft onder invloed van de aanvoer van kwelwater of opstijgend kalkrijk grondwater. Dit zijn de lokaties waar kalkminnende soorten binnen het duingebied ook op de lange termijn kunnen voorkomen. Kolom 13 geeft een voorbeeld van de vegetatie op een dergelijke standplaats op Texel (Bruin 1989b). Een ander voorbeeld van een dergelijke standplaats was voorheen aanwezig in het Kapenglop op Schiermonnikoog (Grootjans e.a. 1988). Helaas zijn zulke plaatsen, waar men *Caricion davallianae*-vegetaties in oude valleien met een gerijpte bodem aantreft, tegenwoordig uiterst zeldzaam: verreweg de meeste vegetaties van dit verbond in de duinstreek zijn thans beperkt tot tamelijk jonge valleien. Dit is wel voornamelijk een gevolg van de omstandigheid dat vrijwel alle oude lokaties met dergelijke begroeiingen zowel in het Waddendistrict als in het Renodunaal district zijn ontwaterd en ontgonnen. Men denke daarbij onder meer aan legendarische terreinen als de Westerdunen en de Mient op Texel of het Langeveld bij Noordwijkerhout.

In verband met het verouderend *Schoenetum* moet ook nog kort ingegaan worden op de betekenis van het aandeel van *Calamagrostis epigejos* in de vegetatie. Door Westhoff (1947a) is een subassociatie met *Calamagrostis epigejos* van de Knopbies-gemeenschap onderscheiden, die later als *Ophioglossa-Calamagrostietum epigeji* zelfs tot de rang van afzonderlijke associatie binnen het *Caricion davallianae* is verheven (Westhoff & Den Held 1969). Hierdoor is bij sommigen (bij

voorbeeld Den Hartog 1951) de opvatting ontstaan dat de loutere aanwezigheid van deze soort aangeeft dat de Knopbies-gemeenschap aan het degenereren is. *Calamagrostis epigejos* is stellig een soort die in de loop der successie, vooral wanneer overstuiving plaatvindt, tot sterke uitbreiding kan komen. Volgens De Vries 1961 vindt vestiging van de soort vrij laat plaats bij een gering kalkgehalte onder de humuslaag. Dit impliceert echter niet dat haar aanwezigheid op zichzelf een degeneratiefase van het *Schoenetum* markeert. Uit tabel I blijkt dat de soort alleen in enkele voorbeelden van jonge stadia (kolommen 4,5 en 8) volledig ontbreekt, maar overigens met zeer hoge presentie voorkomt, ook in vegetaties waarvan het volstrekt duidelijk is dat ze geen degeneratiestadium van het *Schoenetum* genoemd kunnen worden. Daarom lijkt het goed om, in het voetspoor van Weeda (1983), *Calamagrostis* op te vatten als een "duin-ubiquist", waarvan de aanwezigheid op zich in een duinvegetatie een vrij geringe diagnostische waarde heeft, althans zolang de hoeveelheden waarin de soort voorkomt beperkt blijven.

### Successie of fluctuatie?

Wie in de gelegenheid is om de vegetatieontwikkeling in een duinvallei enkele jaren achtereen te volgen, kan soms waarnemen dat de soortenscala en het relatieve aandeel der soorten van jaar tot jaar aanzienlijk kunnen verschillen. Hierboven zijn enkele veranderingen geschetst die in het kader van een successie te plaatsen zijn. Dit zijn dus structurele, blijvende veranderingen. Daarnaast treden echter ook, onder invloed van tijdelijke veranderingen in de milieuomstandigheden, wij-



*Massale bloei van Parnassia in augustus '91 in een duinpan die in augustus '88 nog onder water stond, Westelijke Horspolder, Texel.*

zigen in de vegetatie op die een tijdelijk karakter dragen. Dergelijke fluctuaties zijn meestal het gevolg van uitzonderlijk natte dan wel droge jaren en de daaruit voortvloeiende extremen in het grondwaterpeil. Voor vorstgevoelige soorten als *Anagallis tenella* en *Hypericum tetrapterum* kunnen ook strenge winters een rol van betekenis spelen. Met name in de glooiende valleiranden, dus juist in de zone waar het *Schoenetum* zich dikwijls goed kan ontwikkelen, geven extreme omstandigheden aanleiding tot verschuivingen van soorten langs de hoogtegradiënt. Dit verschijnsel is sinds lang bekend van de één- of tweejarige "gradiënt-pendelaars" van het *Centaurio-Saginetum* (During 1973). Het blijkt echter dat ook vele van de meerjarige soorten uit het *Schoenetum*, waaronder *Parnassia pa-*

*lustris* en de eerder genoemde orchideeën, tamelijk snel op dergelijke veranderingen kunnen inspelen. Hierdoor kan een opeenvolging van enkele extreem natte en droge jaren aanleiding geven tot het ontstaan van tamelijk bizarre, a-typische soortencombinaties binnen die delen van de vochtgradiënt waarin de Knopbies-gemeenschap zich pleegt te ontwikkelen.

Een voorbeeld hiervan bood de Westelijke Horspolder op Texel, waar het grondwater in de jaren 1988 tot en met 1991 achtereenvolgens extreem hoog, "normaal" en erg laag stond. Als gevolg daarvan rukten in 1988 vele soorten uit de natte sfeer, bijvoorbeeld *Iris pseudacorus*, *Rumex hydrolapathum*, *Carex disticha*, *Typha latifolia*, *Scirpus maritimus*, *Samolus valerandi* en *Echinodorus ranunculoides* op naar hogere delen van de vochtgra-

diënt, waar tegelijkertijd inundatiegevoelige soorten het veld ruimden. Nadat het gemiddelde grondwaterpeil zich in 1989 normaliseerde, bleek in 1990, bij relatief zeer lage standen, dat inmiddels vele soorten die in voorgaande jaren op het niveau van het *Schoenetum* voorkwamen zich in de overlappingszone gevestigd hadden. *Parnassia palustris*, *Liparis loeselii*, *Linum catharticum*, *Euphrasia stricta*, *Centaurium littorale* en nog enkele andere soorten stonden nu zij aan zij met de hiervoor genoemde soorten uit de natte sfeer die in 1988 omhoog gekropen waren en zich in 1990, ondanks de relatieve droogte toch nog hadden weten te handhaven. In 1991 bleef het grondwaterpeil erg laag, waardoor de soorten uit de natte sfeer verder terugliepen. *Dactylorhiza incarnata* en *Epipactis palustris* bleken zich echter redelijk goed op hun oude niveau in de Kruipwilggordels langs de valleiranden gehandhaafd te hebben, terwijl *Parnassia* en *Liparis* daar vrijwel totaal verdwenen waren. Op veel plaatsen stond *Parnassia* nu bij duizenden, *Liparis* bij honderden, te bloeien op een niveau dat twee tot drie decimeter lager in de zonering lag dan het optimum van *Epipactis palustris* en *Dactylorhiza incarnata* in hetzelfde jaar. Hieruit zou men bij een eenmalig bezoek gemakkelijk de indruk kunnen krijgen dat de vochtbehoefte van *Parnassia* groter is dan die van de genoemde orchideeën, wat stellig niet het geval is! Deze soorten bleken, vermoedelijk door hun vroegere bloeitijd en grotere ondergrondse delen, eenvoudig beter bestand tegen de relatieve droogte die in 1990 inzette. Anderzijds bleken *Parnassia* en *Liparis* over betere pioniereigenschappen te beschikken. Zo zag het dus in augustus 1991 werkelijk wit van de bloeien-

de *Parnassia* op plaatsen waar in augustus 1988 het grondwater 15 tot 20 centimeter boven het maaiveld stond.

Dit voorbeeld illustreert dat men zich er voor moet hoeden om een waarneming die tijdens een incidenteel bezoek wordt gedaan als normatief te hanteren, zeker in het milieu van natte duinvalleien met hun vrij sterk schommelende grondwaterspiegels. De beste manier om tijdelijke en structurele veranderingen vast te leggen en van elkaar te kunnen onderscheiden wordt geboden door jarenlange observatie van bepaalde groeiplaatsen, bij voorkeur via het opnemen van PQ's. Dit soort onderzoek wordt helaas maar weinig op een werkelijk consequente wijze toegepast. Uitstekende en zeer verhelderende voorbeelden zijn te vinden in het door Van der Laan (1977, 1979a en 1979b) op Voorne uitgevoerde onderzoek en het onderzoek op Schouwen van Beijersbergen (1990).

#### Het Renodunale district

Zoals hierboven al werd opgemerkt ligt het verspreidingszwaartepunt van de Knobbies-gemeenschap in ons land al sinds lang in het Waddendistrict. Dit is echter in hoofdzaak een gevolg van het feit dat het vastelandsduin in sterke mate verdroogd is geraakt. Eén blik op de verspreidingskaartjes van de soorten uit groep 1 in de Atlas van de Nederlandse Flora maakt duidelijk dat de associatie vroeger ook in het Renodunale district wijd verbreid moet zijn geweest. In de huidige situatie komen op slechts enkele plaatsen in dit district nog fragmenten van de Knobbies-gemeenschap voor, onder meer in het Houtglop in de Kennemerduinen (Londo 1971) en het Reggers San-

dervlak bij Egmond-Binnen (Van der Ham 1985, Slings 1990). Kolom 14 geeft een voorbeeld van een *Caricion davallianae*-vegetatie uit laatstgenoemde vallei. Voor het overige bieden voornamelijk Voorne, en eventueel Schouwen, nog goede kansen voor het Knopbies-verbond, terwijl in België het Westhoekreservaat vrijwel het laatste refugium van de associatie vormt. Verder is in tabel I nog opnamemateriaal uit de Franse duinen opgenomen (kolom 2), dat eveneens nauwe verwantschap met de Knopbies-gemeenschap vertoont.

Bij vergelijking van de vegetaties in de kolommen 1 tot en met 3 met die uit het Waddendistrict valt in de eerste plaats op dat het in hoofdzaak om *Schoenetum* zonder *Schoenus* gaat. Op Voorne komt *Schoenus nigricans* nauwelijks voor, in de Belgische duinstreek is de soort inmiddels zelfs uitgestorven (mondel. med. M. Leten)! De soorten uit groep 3 zijn goed vertegenwoordigd, waarbij bovendien *Blackstonia* en *Gnaphalium luteo-album* optreden; soorten uit oudere successiestadia daarentegen komen nauwelijks voor. Het gaat dan ook om opnamen uit relatief jonge valleien. Soorten uit de brakke sfeer zijn alleen op Voorne vertegenwoordigd; in secundaire valleien, waaruit het Franse en Belgische opnamemateriaal stamt, spelen dergelijke soorten vaak nauwelijks een rol.

Net als in de rest van het materiaal uit tabel I komen ook hier soorten met een optimum in het *Lolio-Potentillion* (groep 4) veelvuldig voor, waarbij *Scirpus cariciformis* en *Teucrium scordium* als zeldzame elementen vermelding verdienen.

Helaas was het niet mogelijk om voor vergelijkingsdoeleinden bruikbaar materiaal uit Engelse duingebieden in de tabel

te verwerken. Uit de beschrijvingen in de literatuur, onder meer van Willis (1959) en Ranwell (1960), valt op te maken dat ook daar nauw aan de Knopbies-gemeenschap verwante vegetatietypen voorkomen, doorgaans ook weer in de vorm van *Schoenetum* zonder *Schoenus*.

#### De plaats van de Knopbies-gemeenschap in het Nederlandse *Caricion davallianae*

Door verschillende auteurs, onder andere De Wit (1955), Van der Voo (1957) en Weeda (1985), is gewezen op floristische punten van overeenkomst tussen de vegetaties op uiteenlopende standplaatsen met een vochtig en neutraal tot basisch milieu, zoals natte duinvalleien, trilvenen, sommige boezemlanden, tichelgaten en bronveentjes. In de kruidlaag zijn onder andere *Dactylorhiza incarnata*, *Liparis loeselii*, *Epipactis palustris* en *Sagina nodosa* verbindende elementen, in de moss laag kunnen als zodanig onder andere *Campylium stellatum*, *Campylium polygamum*, *Fissidens adianthoides*, *Aneura pinguis* en *Pellia endiviifolia* gelden. Al deze soorten, en nog vele andere, worden door Westhoff & Den Held (1969) tot de kensoorten van het *Caricion davallianae* gerekend.

Bij nadere beschouwing blijken er echter naast opvallende punten van overeenkomst ook, niet minder opvallende, punten van verschil tussen de vegetaties van bijvoorbeeld natte duinvalleien en trilvenen te bestaan.

Een in het oog springend aspect is in dit verband het verschil in hydrologische situatie van de genoemde biotopen. Naar hun hydrologische toestand kunnen standplaatsen die vegetaties van het Knopbies-verbond herbergen generalise-

rend in drie typen worden ingedeeld:

1) Een type dat gekenmerkt wordt door een min of meer sterk wisselende waterstand. Dit type komt vooral in natte duinvalleien voor, daarnaast onder meer ook in kleiputten in het rivierengebied.

2) Een type met een vrijwel constant grondwaterpeil, waarbij de vegetatie drijft en met schommelingen in het grondwaterpeil mee op en neer gaat. Dit is de typische situatie in trilvenen.

3) Een type met een constant hoge grondwaterstand, die doorgaans slechts een geringe schommeling in de loop van het jaar vertoont. Daarbij is zowel sprake van een continue aanvoer als afstroming van water. Als gevolg daarvan is het milieu enerzijds zeer vochtig, maar kunnen anderzijds echte inundaties, zoals die in duinvalleien gewoon zijn, nauwelijks optreden. Dit type is beperkt tot bronveentjes en kwelplekken in reliëfrijke streken, en komt dientengevolge in Nederland slechts zeer zeldzaam voor. Een markant voorbeeld van dit type was het verloren gegane hellingveen bij Schinveld in Zuid-Limburg, dat qua soortengarnituur sterk deed denken aan wat van kalkrijke hellingvenen uit buitenlandse literatuur bekend is.

Het is waarschijnlijk dat de floristische verschillen tussen de vegetaties van de genoemde milieutypen, zowel wat de typische *Caricion davallianae*-soorten als de overige soorten betreft, in hoge mate verband houden met de geschetste verschillen in hydrologie. Zo blijken soorten als *Epipactis palustris*, *Liparis loeselii*, *Campylium stellatum* en *Aneura pinguis* in alle drie hydrologische typen te kunnen optreden, terwijl andere vrijwel tot één of twee typen beperkt zijn, bijvoorbeeld *Eriophorum gracile* tot type 2, *Eleocharis*

*quinqueflora* tot typen 1 en 3.

Daarbij moet opgemerkt worden dat men bij een vergelijking tussen de vegetaties van natte duinvalleien en trilvenen terdege rekening moet houden met het gezamenlijk optreden van soorten in één vegetatietype, en niet alleen moet afgaan op de flora van deze biotopen in hun algemeenheid. De mossen *Scorpidium scorpioides*, *Scorpidium lycopodioides*, *Drepanocladus sendtneri*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Bryum neodamense*, *Fissidens adianthoides* en *Aneura pinguis* kunnen alle zowel in natte duinvalleien als in trilvenen optreden. In trilvenen kunnen al deze soorten blijkens literatuurgegevens (De Wit 1955, Segal 1966, During & Kooiman 1988) in één vegetatietype gezamenlijk optreden, in natte duinvalleien daarentegen worden vele van deze soorten, afhankelijk van de vochttoestand van de groeiplaatsen als het ware in de zonering uit elkaar getrokken. Daar blijken de beide *Scorpidium*-soorten, *Drepanocladus sendtneri* en *Bryum neodamense* in hoofdzaak tot natte valleidelven, beneden het niveau van het *Schoenetum*, beperkt te zijn, terwijl de overige zojuist genoemde mossen en levermosses op het niveau van Knopbies-gemeenschap optreden.

Op het gebied van de vaatplanten ziet men iets vergelijkbaars. Zo komen *Parnassia palustris*, *Liparis loeselii*, *Potentilla palustris* en *Menyanthes trifoliata* zowel in natte duinvalleien als in trilvenen voor, in trilvenen echter in dezelfde vegetatie, in duinvalleien op verschillende niveaus in de zonering.

Het blijkt derhalve dat de verschillen in hydrologische toestand tussen de genoemde milieutypen aanleiding geven tot het onderscheiden van verschillende associaties die sterk samenhangen met de

respectievelijke hydrologische milieus.

In Nederland betekent dit vooral de onderscheiding van het *Scorpidio-Caricetum diandrae* (type 2) en het *Junco baltici-Schoenetum nigricantis*, beide eventueel onder te verdelen in enkele stadia of subassociaties. Of daarnaast in ons land nog andere zelfstandige associaties binnen het Knobbies-verbond onderscheiden kunnen worden is niet geheel duidelijk.

Naast de zojuist genoemde associaties geven Westhoff & Den Held (1969) voor Nederland nog het *Parnassio-Caricetum pullicaris* en het *Juncetum alpino-articulati* op. De eerstgenoemde associatie komt in Nederland echter nauwelijks (meer) voor (Weeda 1989). Het *Juncetum alpino-articulati* wordt opgegeven voor tichelgaten in het rivierengebied, met als kentaxa *Juncus alpinoarticulatus*, *Equisetum variegatum* en *Equisetum x trachyodon*. Vergelijking van een zestal ongepubliceerde Nederlandse opnamen van dergelijke putten en tichelgaten bij Vleuten, Buren en Acquoy met het *Juncetum alpino-articulati* bij Philippi (1960) geeft de indruk dat men hier toch te maken heeft met twee verschillende vegetatietypen. Weliswaar komen twee van de door Philippi (1960) genoemde kentaxa overeen met de eerste twee door Westhoff & Den Held (1969) vermelde kensoorten, maar overigens loopt de floristische samenstelling van beide vegetatietypen dermate uiteen dat men voorlopig wel moet aannemen dat het *Juncetum alpino-articulati* Philippi 1960 in Nederland niet voorkomt. In Philippi's opnamen komen diverse *Caricion davallianae*-soorten voor die in het Nederlandse materiaal ontbreken, bijvoorbeeld *Carex hostiana*, *Spiranthes aestivalis* en *Liparis loeselii*, evenals de nodige *Mo-*

*linietalia*-soorten. In het Nederlandse materiaal daarentegen komen weer soorten voor die op een grotere mate van storing en een sterker schommelende waterstand wijzen, bijvoorbeeld *Juncus inflexus*, *Juncus compressus*, *Ranunculus acris*, *Rhinanthus angustifolius* en zelfs *Dactylis glomerata*. Of dit vegetatietype, dat op enkele plaatsen in het rivierengebied voorkomt, wellicht als aparte associatie opgevat kan worden, dient nader onderzocht te worden.

#### Korte vergelijking met enkele buitenlandse Schoeneta

In de literatuur uit Engeland (Wheeler 1980), Frankrijk (Allorge 1922, Lemée 1937) en Midden-Europa (Koch 1926, Zobrist 1935, Braun 1968, Oberdorfer 1977) zijn diverse *Schoeneta* beschreven.

Wanneer men de floristische samenstelling van deze *Schoeneta* vergelijkt met die van de Knobbies-gemeenschap, vallen een aantal belangrijke punten van verschil op:

1) De scala aan *Caricion davallianae*-soorten is in de Knobbies-gemeenschap beduidend kleiner dan in de buitenlandse associaties. In deze *Schoeneta* komen onder meer de volgende soorten frequent voor die in de Knobbies-gemeenschap ontbreken: *Carex hostiana*, *Carex lepidocarpa*, *Eriophorum latifolium*, *Pinguicula vulgaris* en de mossen *Scorpidium scorpioides*, *Scorpidium revolvens*, *Homalotheicum nitens*, *Ctenidium molluscum* en *Cratoneuron commutatum*. De enige *Caricion davallianae*-soorten die in de Knobbies-gemeenschap mogelijk relatief meer voorkomen, lijken *Liparis loeselii* en *Dactylorhiza incarnata* te zijn.

Dat het ontbreken van de zojuist ge-

noemde soorten in de Knopbies-gemeenschap te wijten zou zijn aan een gering disseminatievermogen of aan de geïsoleerde ligging van de duinen, met name op de eilanden, ten opzichte van de bestaande groeiplaatsen in het binnenland lijkt nauwelijks waarschijnlijk. Vermoedelijk is het milieu van de huidige standplaatsen van het *Caricion davallianae* in de duinen eenvoudig niet geschikt voor de vestiging van dergelijke soorten.

2) De combinatie van *Schoenus nigricans* met *Juncus subnodulosus*, die voor buitenlandse *Schoeneta* (o.a. het *Schoenetum nigricantis* Koch 1926 en het *Schoenonjuncetum subnodulosi* Lemée 1937) dikwijls zo karakteristiek is, komt in het *Juncobaltici-Schoenetum nigricantis* niet voor. Padderus kan weliswaar in het Renodunale district en op de zuidelijke helft van Texel in natte valleivegetaties een prominente rol spelen, maar zij doet dit als regel op plaatsen die voor de Knopbies-gemeenschap te nat zijn. De combinatie van het genoemde tweetal in hetzelfde vegetatietype is tegenwoordig in het Nederlandse duingebied slechts van één Texelse duinvallei bekend (Bruin 1989 b), zie kolom 13. Vroeger kwam deze soortencombinatie ook in de Belgische duinen voor (Duvigneaud 1947).

3) Zowel pioniers als soorten uit de brakke sfeer treden in de Knopbies-gemeenschap veel meer op dan in buitenlandse *Schoeneta*.

4) Het aandeel van *Lolio-Potentillion*-soorten is in de Knopbies-gemeenschap veel hoger. In buitenlandse *Schoeneta* ontbreken deze soorten vaak zelfs volledig.

5) Soorten die hierboven als kenmerkend voor oudere successiestadia genoemd werden, komen in buitenlands materiaal



*Groenknolorchis*, één van de meest karakteristieke soorten van de jonge Knopbiesgemeenschap, Kelderhuispolder, Texel.

veelvuldig voor: onder meer *Fissidens adianthoides*, *Carex panicea*, *Carex pulicaris*, *Molinia caerulea* en *Potentilla erecta*. Hetzelfde geldt voor soorten die wij hier te lande vooral als planten van blauwgraslanden kennen: *Succisa pratensis*, *Valeriana dioica*, *Cirsium dissectum* en *Carex hostiana*. De overeenkomst tussen vele opnamen van buitenlandse *Schoeneta* en het type blauwgrasland dat wel is aangeduid als "binnenlands *Schoenetum*" of "orchideeënrijk blauwgrasland" (Van Leeuwen 1953, Sissingh 1978) is dan ook groot. Dit geldt vooral de *Schoeneta* op iets minder natte standplaatsen met een relatief sterk schommelende waterstand,

waarvoor onder andere *Gymnadenia conopsea*, *Epipactis palustris* en *Briza media* een voorkeur hebben.

De floristische verschillen tussen het *Junco baltici-Schoenetum* en buitenlandse *Schoeneta*, alsmede tussen deze buitenlandse *Schoeneta* onderling, worden voor een deel veroorzaakt door de uiteenlopende arealen van de betrokken plantesoorten. Atlantische soorten als *Anagallis tenella* en *Cirsium dissectum* zijn uiteraard alleen in de meer westelijke *Schoeneta* te verwachten, terwijl Midden-Europese *Schoeneta* zich weer onderscheiden door het optreden van continentale soorten. Vergelijkbaar hiermee is een differentiatie onder invloed van de hoogteligging. *Liparis loeselii* bijvoorbeeld is tot het laagland beperkt, zie hiervoor ook Görs (1964) en Kloss (1965).

Naast verschillen die op klimaatsinvloeden zijn terug te voeren treden ook verschillen op die primair door het standplaatstype bepaald worden. Zo blijken vele van de in de literatuur beschreven *Schoeneta* voor te komen op plaatsen waar het hiervoor reeds besproken hydrologische doorstromingstype voorkomt, in het Engels aangeduid als "headwater fen" (Haslam 1965) of "calcareous flush", in het Duits als "Gehängemoor" (Koch 1925). In een dergelijk milieu kunnen planten als *Juncus subnodulosus* en *Cladium mariscus* gezamenlijk met *Schoenus nigricans* voorkomen, terwijl deze soorten in de duinen vrijwel steeds beperkt blijven tot nattere standplaatsen dan die van de Knopbies-gemeenschap.

Uit het voorgaande blijkt, dat de Knopbies-gemeenschap zich door haar voorkomen in geologisch zeer jonge terreinen, die dicht bij zee gelegen zijn (zilde invloed via "salt-spray" of incidentele

winterse overstroming met zeewater) en een tamelijk sterk schommelend grondwaterpeil kennen, heel duidelijk van verwante *Schoeneta* onderscheidt.

Een laatste aspect dat bij vergelijking met beschrijvingen van buitenlandse *Schoeneta* opvalt betreft het verschijnsel successie. Vooral in Midden-Europese literatuur wordt het *Schoenetum nigricantis* opgevat als een verlandingsvegetatie in kalkrijk water, waarbij de successie van het *Cladietum marisci* naar het *Schoenetum* zou verlopen. Volgens Kloss (1965), die een globaal literatuuroverzicht geeft, zou deze successie zelfs "nach Meinung aller Autoren" de regel zijn. Dit is een successie die wel zeer afwijkt van wat van het *Junco baltici-Schoenetum* uit successieonderzoek (Westhoff & Van Oosten 1991, De Vries 1961) bekend is geworden. Wanneer men de beschrijvingen bestudeert van onder meer Zobrist (1935) en Braun-Blanquet & Tüxen (1952) blijkt dat de veronderstelde successiereeks op geen enkele wijze door successieonderzoek onderzoek aannemelijk wordt gemaakt. Sterker nog, uit de genoemde beschrijvingen komt naar voren dat men wat in feite niets anders is dan een zonering langs een hoogtegradiënt rond een kalkrijk open water interpreteert als een successiereeks! Dat een Knopbies-vegetatie zich via natuurlijke successie ooit uit een *Cladietum marisci* zou kunnen ontwikkelen lijkt, gezien de starre onveranderlijkheid van de meeste Galigaan-vegetaties, tamelijk onwaarschijnlijk. Weliswaar kan *Cladium mariscus* in enkele *Schoeneta* met een vrij hoge presentie voorkomen, maar dit rechtvaardigt nog niet de opvatting dat deze soort daar als een verlandingsrelict geduid moet worden. Het is namelijk niet





*Vleeskleurige orchis, een zeer vormenrijk sieraad van vochtige duinvaleien, Westelijke Horspolder, Texel.*

onwaarschijnlijk, dat *Cladium* op tenminste een deel van de standplaatsen van het *Schoenetum nigricantis* Koch 1926 en het *Schoeno-Juncetum subnodulosi* Lemée 1937 de oorspronkelijke, van nature aanwezige dominante soort is geweest, zie ook Haslam (1965). Door het regelmatig maaien van dergelijke Galigaan-populaties voor strooisel is geleidelijk een veel soortenrijkere vegetatie met een tamelijk open structuur ontstaan, waarin *Cladium* slechts een bescheiden aandeel heeft. Omdat de soort maar matig tegen regelmatig bemaaiing bestand is, blijft ze in dergelijke vegetaties doorgaans laag en steriel. Een dergelijk *Schoenetum* kan dus

wel uit een *Cladietum marisci* zijn ontstaan, maar dan wel via bemaaiing en niet door verlanding. Haslam (1965) heeft voor de Breck Fens in Engeland aanmerkelijk gemaakt dat deze successie bij introductie van "niets doen" als beheersvorm weer in omgekeerde richting kan verlopen. Wat het successieverloop betreft is van het *Junco baltici-Schoenetum nigricantis* dan ook stellig meer in de vorm van "harde" gegevens bekend dan van de meeste buitenlandse *Schoeneta*. Dit laatste hangt weer nauw samen met het gegeven dat men in Nederland, door het optreden in geologisch zeer jonge terreinen, volop de gelegenheid tot feitelijk successieonderzoek heeft gehad, terwijl de buitenlandse *Schoeneta* in de meeste gevallen al bestonden (lang) voordat de desbetreffende auteurs er een vegetatieonderzoek aan gingen wijden.

#### Enkele opmerkingen over duinbeheer

Hierboven kwam al tot uitdrukking dat de Knopbies-gemeenschap een associatie is die bij een ongestoorde successie doorgaans een vrij beperkte levensduur heeft. Voor het min of meer bestendig voorkomen van deze gemeenschap in een duingebied is het dus nodig dat er een actief inwendig beheer wordt gevoerd, ofwel dat er regelmatig nieuwe valleien ontstaan waarin de gemeenschap zich kan ontwikkelen. Wat dit laatste betreft: nieuwe primaire valleien ontstaan tegenwoordig nauwelijks meer in het Nederlandse duingebied, waar kustafslag tegenwoordig veelal het beeld bepaalt. Bij het ontstaan van nieuwe valleien zal men dus vooral moeten denken aan secundaire valleien, hetzij natuurlijke uitblazingsvalleien (Van der Meulen & Jungerius

1990) dan wel antropogene, door afgraving ontstane, valleien. Van beide typen zijn een aantal geslaagde voorbeelden aanwezig, zowel op Voorne als op de Waddeneilanden. Omdat natuurtechnische milieubouw en het laten uitstuiwen van valleien de laatste jaren een toenevende belangstelling van terreinbeherende instanties genieten, is het te verwachten dat er voor het ontstaan van beide secundaire valleitypen in de toekomst goede mogelijkheden liggen.

Toch moeten bij de huidige roep om meer natuurlijke dynamiek in het duingebied, door het toestaan van flinke verstuingen, een aantal restricties gemaakt worden. In de eerste plaats zullen de gewenste pionierstadia, waaronder de Knopbies-gemeenschap, bij achterwege blijven van een actief beheer al vrij snel weer verdwijnen, zodat er telkens weer nieuwe valleien zouden moeten ontstaan om dergelijke vegetaties een kans te geven. Het is zeer twijfelachtig of het ontstaan van geschikte nieuwe uitblazingsvalleien in een duingebied gelijke tred kan houden met de natuurlijke successie in de reeds aanwezige valleien van dit type. In veel gevallen stabiliseert een uitstuiwing bovendien al op een niveau waar freatofyten geen kans maken. Voorts is het de vraag of het milieu van de nieuwe vallei bodem geschikt is voor vestiging van bijvoorbeeld de Knopbies-gemeenschap (Westhoff & van Oosten 1991). En ten derde speelt vooral op een aantal Waddeneilanden nog een ander aspect mee, namelijk de bemestingsinvloed van meeuwenkolonies, die vooral in de grotere secundaire valleien ronduit desastreuus uitpakt voor de vegetatieontwikkeling.

Door deze beperkende factoren zullen werkelijk interessante secundaire val-

leien ook bij een zeer tolerante opstelling ten aanzien van verstuingen vermoedelijk niet al te dik gezaaid blijken te zijn. Daarom biedt alléén verstuiwingsbeheer op termijn voor pioniervegetaties toch te weinig perspectief en is een actief inwendig beheer noodzakelijk voor het behoud van een zo groot mogelijke diversiteit. Met maaien zijn in vele duingebieden de laatste decennia goede ervaringen opgedaan, waarbij ook het opnieuw in beheer nemen van verruigde valleien (Bruin 1989b), eventueel na een stijging van het grondwaterpeil (Mourik & Londo 1986), goede resultaten opleverde. Ook afplaggen, als periodieke of eenmalige ingreep, kan een gunstig effect hebben. Voor de resultaten van een experiment in het Renodunaal district wordt verwezen naar Slings (1990). Bij een vergelijkbare plagproef in de Geul op Texel werden onder meer *Schoenus nigricans*, *Carex pulicaris* en *Parnassia palustris* reeds drie jaar na het afplaggen bloeiend waargenomen!

Beweiding vond vanouds in vele duingebieden plaats, en is de laatste ca. tien jaar in een aantal duinterreinen opnieuw als beheersvorm ingevoerd. Omdat de (her)introductie van beweiding op veel plaatsen pas vrij recent heeft plaatsgevonden, zijn de effecten niet overal even duidelijk. Hoewel er positieve resultaten als het terugdringen van verruiging en het ontstaan van pioniermilieus zijn behaald, moeten toch ook enkele negatieve ontwikkelingen gesignaleerd worden. Zo bleek introductie van een vrij intensieve beweiding met paarden in het Vlak van Stark op Texel (Weeda 1989) voor soorten als *Schoenus nigricans* en *Pyrola rotundifolia* zeer ongunstig te werken. Ook het tamelijk willekeurig overstappen van een bestaand maaibeheer op beweiding is een

dubieuze maatregel: continuïteit in het beheer moet niet veronachtzaamd worden.

Hoewel beweiding zeker gunstige effecten kan hebben, is deze beheersvorm niet altijd en overal de Haarlemmer olie voor het natuurbehoud die sommigen (Ten Haaf 1989) er graag in zien. Hetzelfde geldt overigens voor elk van de hiervoor genoemde beheersvormen afzonderlijk, waarvan er geen enkele op zich als zaligmakend kan worden beschouwd. Daarom doet de richtingstrijd van de laatste jaren in het natuurbehoud, waarbij men allerlei beheersvormen/visies tegen elkaar afzet, ook zo wonderlijk aan. Het meeste perspectief lijkt juist geboden te worden door een zo gedifferentieerd mogelijk beheer, waarin beheersvormen als maaien, beweiden, afplaggen, verstuiwingsbeheer en "niets doen" naast of zelfs door elkaar voorkomen. Met name in niet te kleine duinterreinen is het goed mogelijk om voor deze benadering te kiezen, die goed aansluit op de menselijke invloed die eeuwenlang in vele duingebieden werkzaam is geweest.

Een dergelijk beheer correspondeert ook goed met wat uit de literatuur over het beheer van buitenlandse *Caricion davallianae*-lokaties bekend is: ook daar is het voorkomen van de vegetaties uit dit verbond heel vaak gekoppeld aan maai-beheer, beweiding, vervening en dergelijke.

#### Dankwoord

Ik ben de volgende personen zeer erkentelijk voor het beschikbaar stellen van ongepubliceerde opnamen, het verstrekken van informatie en/of het leveren van commentaar op de ontwerpstekst: mw. drs.

A.M. Kooiman, dhr. D. van der Laan (I.O.O. Weevers Duin), drs. J.H.J. Schaminée, drs. Q.L. Slings, drs. E.J. Weeda en Prof. dr. V. Westhoff.

#### Gerefereerde literatuur

- Allorge, P. (1922).** Les associations végétales du Vexin français. Nemours.
- Beijersbergen, J. (1990).** Grondwaterbeheer en regeneratie in de duinen van Schouwen. In: Natuurwaarden en waterwinning in de duinen. Kiwa med. nr. 114.
- Braun, W. (1968).** Die Kalkflachmoore und ihre wichtigsten Kontaktgesellschaften im Bayerischen Alpenvorland. Diss. Bot. 1.
- Braun-Blanquet, J. & R. Tüxen (1952).** Irische Pflanzengesellschaften. Veröff. Geobot. Inst. Rübel 25: 222-421 (SIGMA Commun. 117)
- Bruin, C.J.W. (1989a).** Over het voorkomen van Teer guichelheil [*Anagallis tenella* (L.) Murray] op Texel. Gorteria 15: 44-57.
- Bruin, C.J.W. (1989b).** Over een duinvalleivegetatie met Kammos [*Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt.], een nieuwe soort voor het Waddendistrict. Gorteria 15: 132-140.
- During, H.J. (1973).** Het *Nanocyperion flavescens* in de duinen in atlantisch verband bezien. Doct. Scr. R.U. Groningen. Lab. v. Plantenoecologie, Haren.
- During, H.J. & A.M. Kooiman (1988).** *Preissia quadrata* in trilveen. Lindbergia 14: 194-195.
- Duvigneaud, P. (1947).** Remarques sur la végétation des pannes dans les dunes littorales entre La Panne et Dunkerque. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 79: 123-

- 140.
- Esselink, H., A.P.Grootjans, P. Hartog & Th. Jager (1989).** Kalkrijke vegetaties in een duinvallei op Schiermonnikoog. *Duin* 1989, 2: 75-80.
- Görs, S. (1964).** Beiträge zur Kenntnis basiphiler Flachmoorgesellschaften. 2. Das Mehlprimel-Kopfbinsen-Moor (Primulo-Schoenetum ferruginei Oberd. (57)62). Veröff. Landesst. Natursch. u. Landschaftspfl. Baden-Württemberg 32: 7-42.
- Grootjans, A.P., P. Hendriksma, M. Engelman & V. Westhoff (1988).** Vegetation dynamics in a wet dune slack I: rare species decline on the Waddenland of Schiermonnikoog in The Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 37 (2): 265-278.
- Haaf, C. ten (1989).** Begrazing in de duinen. *Duin* 1989, nr.4.
- Ham, N.F. van der, (1985).** De Knopbies in het Noord-Hollands Duinreservaat. Rapp.V.U. Amsterdam/P.W.N.
- Hartog, C. den (1951).** De plantensociologische structuur van de Binnen-Geul. *Nederl. Kruidk. Arch.* 58: 141-159.
- Haslam, S.M. (1965).** Ecological studies in the Breck Fens I. Vegetation in relation to habitat. *Journal of Ecology*, 53: 599-619.
- Herbauts, J. (1971).** Flore et végétation des dunes de la réserve naturelle domaniale du Westhoek. Dienst Domaniale Natuurreservaten en Natuurbescherming. Werken nr. 5.
- Heykena, A. (1965).** Vegetationstypen der Küstendünen an der östlichen und südlichen Nordsee. *Mitt. Arb. gem. Floristik in Schleswig-Holstein u. Hamburg* 13.
- Hommel, F.G., J.G. Groeneveld & M. Vroman (1972).** *Taraxacum euryphyllum* (Dahlst.) Christ. op Schiermonnikoog. *Gorteria* 6: 34-40
- Kloss, K. (1965).** Schoenetum, Juncetum subnodulosi und *Betula pubescens*-Gesellschaften der kalkreichen Moorniederungen Nordost-Mecklenburgs. *Feddes Rep. Beih.* 142: 65-117.
- Koch, W. (1926).** Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. *Jahrb. St-Gallischen Naturwiss. Ges.* 61(2).
- Laan, D. van der (1979a).** Spatial and temporal variation in the vegetation of dune slacks in relation to the groundwater régime. *Vegetatio* 39: 43-51.
- Laan, D. van der (1979b).** Gevolgen extreme grondwaterstanden op vochtige duinvalleien. *Duin* 2, 1979 nr 1.
- Landwehr, J., S.R. Gradstein & H. van Melick (1980).** Atlas Nederlandse Leermossen. *Bibl. K.N.N.V.* nr 27, Utrecht.
- Leeuwen, C.G. van (1954).** Een verdwijnende levensgemeenschap: Het blauwgrasland. *Natuur en Landschap* 7(2/3): 2-11.
- Lemée, G. (1937).** Recherches écologiques sur la végétation du Perche. Thèse, Paris.
- Londo, G. (1971).** Patroon en proces in duinvalleivegetaties langs een gegraven meer in de Kennemerduinen. *Diss. Nijmegen*.
- Meulen, F. van der & P. Jungerius (1990).** Stufduinen en regeneratie. In: *Natuurwaarden en waterwinning in de duinen*. *Kiwa med.nr.* 114.
- Mourik, J. & G. Londo (1986).** Vestiging van bijzondere plantesoorten in het infiltratiegebied van de Amsterdamse Waterleidingduinen. *Gorteria* 13: 3-

- 11.
- Oberdorfer, E. (1977).** Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Bd II. Stuttgart.
- Philippi, G. (1960).** Zur Gliederung der Pfeifengraswiesen im südlichen und mittleren Oberrheingebiet. Beitr. naturk. Forsch. S.W.-Deutschl. 19: 138-187.
- Ranwell, D.S. (1960).** Newborough Warren, Anglesey. II. Plant associates and succession cycles of the sand dune and dune slack vegetation. *Journal of Ecology* 48: 117-141.
- Segal, S. (1966).** Ecological studies of peat-bog vegetation in the north-western part of the province of Overijssel (The Netherlands). *Wentia* 15: 109-141.
- Sissingh, G. (1978).** Le *Cirsio-Molinietum* Sissingh et de Vries (1942) 1946 dans les Pays-Bas. *Colloques Phytosociol.* 5: 289-301.
- Slings, Q.L. (1990).** Plagexperimenten in een kalkrijke, vochtige duinvallei. In: *Natuurwaarden en waterwinning in de duinen*. Kiwa med. nr. 114.
- Sykora, K.V. (1983).** The *Lolio-Potentillion anserinae* Tuxen 1947 in the northern part of the Atlantic domain. Diss. Nijmegen.
- Touw, A. & W.V. Rubers (1989).** De Nederlandse Bladmossen. *Bibl.K.N.N.V.* nr. 50, Utrecht.
- Voo, E.E. van der (1957).** De Kamerikse Nessen in het Oude Miland. *De Levende Natuur* 60: 162-167, 179-185.
- Vries, V. de (1950).** Vlieland, landschap en plantengroei. Brill, Leiden.
- Vries, V. de (1961).** Vegetatiestudie op de westpunt van Vlieland. Diss. Amsterdam.
- Wattez, J.-R. (1975).** La végétation pionnière des pannes de dunes situées entre Berck et Merlimont, Pas-de-Calais. *Colloques Phytosociol.* 1: 117-131.
- Weeda, E.J. (1983).** Stippelzegge (*Carex punctata* Gaudin) in Nederland en Noordwest-Duitsland. *Natuurh. Maandbl.* 72: 184-194.
- Weeda, E.J. (1985).** Veranderingen in het voorkomen van vaatplanten in Nederland. In: *Atlas van de Nederlandse Flora 2*, Utrecht.
- Weeda, E.J. (1989).** Vlozegge (*Carex pulicaris* L.) in Nederlandse duingebieden. *Gorteria* 15: 159-177.
- Westhoff, V. (1947a).** The vegetation of dunes and salt-marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Diss. Utrecht.
- Westhoff, V. (1947b).** De vegetatie der duin- en wadgebieden van Terschelling, Vlieland en Texel. Diss. Utrecht, Mscr.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1969).** Plantengemeenschappen in Nederland. Zutphen.
- Westhoff, V. & M.F. van Oosten (1991).** De plantengroei van de Waddeneilanden. *Bibl. K.N.N.V.* nr. 53.
- Wheeler, B.D. (1980).** Plant communities of rich-fen systems in England and Wales 2. Communities of calcareous mires. *Journal of Ecology* 68: 405-420.
- Willis, A.J. et al. (1959).** Braunton Burrows, The dune system and its vegetation. *Journal of Ecology* 47: 1-24, 249-288.
- Zobrist, L. (1935).** Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Schoenetum nigricantis. *Beitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz* 18.