

Het Sileno-Tortuletum (ass. nov.), een karakteristieke associatie van het zeedorpenlandschap

H. Doing

De hier te bespreken nieuwe associatie werd tot nu toe (Westhoff & Den Held 1969) gerekend tot het *Tortulo-Phleetum arenarii*, verbond *Galio-Koelerion*, klasse *Koelerio-Coryneporetea*. In het kader van het nieuwe overzicht van de Nederlandse plantengemeenschappen is de genoemde klasse thans in bewerking bij J. Schaminée en de auteur van dit artikel. Vooruitlopend daarop kan hier reeds vermeld worden, dat het in de bedoeling ligt *Koelerio-Coryneporetea* en *Sedo-Scleranthetea* - in overeenstemming met de oorspronkelijke beschrijvingen (Klika in Klika & Novak 1941 resp. Braun-Blanquet 1955) - als afzonderlijke klassen naast elkaar te onderscheiden. In beide gevallen gaat het om open pioniergemeenschappen, daarnaast ten dele ook om half-open tot min of meer gesloten droge graslanden, bryofyten-, lichenen- en kruidenvegetaties, in het eerste geval op zandgronden in het West- en Noord-europese laagland, in het tweede geval op gesteente-ondergrond in het heuvel- en bergland, grotendeels met een meer Centraaleuropees karakter. Dit houdt in, dat de *Koelerio-Coryneporetea* in Nederland in velerlei vorm en soms over grote oppervlakte ontwikkeld zijn, de *Sedo-Scleranthetea* slechts fragmentair en op zeer kleine oppervlakten, voornamelijk in Zuid-Limburg en op oude muren. De gesloten

kalkgraslanden behoren tot de *Festuco-Brometea*; overgangen tussen de drie genoemde klassen vindt men vooral op zandige, min of meer kalkrijke bodems langs de grote rivieren. In de mediterrane regio wordt hun plaats op overigens overeenkomstige standplaatsen, ingenomen door andere klassen.

Pioniergemeenschappen in de kalkrijke duinen op droog, niet of zwak stuivend zand werden oorspronkelijk ondergebracht in het verbond *Koelerion albescentis*. Dit werd door Westhoff en Den Held (l.c.) omgedoopt tot *Galio-Koelerion* en inhoudelijk uitgebreid. Over de juiste identiteit en naam van *Koeleria albescens* bestaan in de recente literatuur tegenstrijdige opvattingen (o.a. Ehrendorfer 1973; Guinochet & De Vilmorin 1978; Van der Meijden 1990; Rothmaler 1990; Tutin 1980). Volgens H.J. Conert (Hegi 1987) zijn *Koeleria albescens* en *Koeleria arenaria* nauw verwante soorten, beide beperkt tot de kust en te onderscheiden naast *Koeleria cristata* en *Koeleria macrantha*. De eerste komt voor in Zuidwest-Frankrijk, de tweede verder noordelijk en oostelijk, tot de Oostfriese eilanden. Op grond hiervan kan de naam van het syntaxon, *Koelerion albescentis* (tevens omdat *Koeleria arenaria* ook wel wordt opgevat als ondersoort van *Koeleria albescens*, zie Conert l.c.), evenwel niet

gewijzigd worden. Bovendien behoort onzes inziens het *Violo-Corynephorum* tot het *Corynephorion canescentis* en is de naam *Galio-Koelerion* misleidend, omdat *Galium verum* in het optimaal ontwikkelde *Koelerion* in Zuidwest-Frankrijk niet voorkomt, en de daarin ten dele wel voorkomende *Galium arenarium* zijn optimum in het *Ammophilion* heeft. Dit alles is voor ons aanleiding om de oorspronkelijke naam *Koelerion albescentis* in ere te herstellen. Tot dit verbond rekenen wij in Nederland, op elders uiteen te zetten gronden, de volgende associaties:

- *Tortulo-Phleum arenarii* (Massart 1908) Br.-Bl. et de Leeuw 1938
- *Sileno-Tortuletum* ass. nov.
- *Tortello-Bryoerythrophyllum* (Boerboom 1960) Weeda 1992
- *Taraxaco-Galietum maritimi* Boerboom 1957
- *Anthyllido-Silenetum nutantis* (de Leeuw 1938) Boerboom 1957

De kensoorten van het *Koelerion* zijn, volgens onze tabel (dus binnen Nederland): *Koeleria arenaria*, *Myosotis ramosissima*, *Tortella flavovirens*, *Ditrichum flexicaule*, *Taraxacum obliquum*, enkele *Taraxaca* van de sectie *Erythrosperma*, *Sedum acre* (preferent), *Ononis repens* ssp. *repens* en *Rosa pimpinellifolia* (in Centraal-Europa een soort van het *Geranion sanguinei*, bij ons in kalkarme duingebieden ook overgaand in de *Corynephoralia canescentis*).

Boerboom (1960, p. 38) onderscheidt binnen het *Koelerion albescentis* twee onderverbonden, volgens de moderne nomenclatuur *Erodio-Koelerienion* en *Luzulo-Koelerienion*. Dit is een indeling, die voor het verbond als geheel (dus ook

buiten Nederland) verhelderend werkt. Het *Erodio-Koelerienion* is het meest karakteristiek voor het verbond, dank zij de kensoorten *Phleum arenarium*, *Erodium glutinosum*, *Saxifraga tridactylites* (ook in het *Alysso-Sedion*, klasse *Sedo-Scleranthetea*), *Viola curtisii*, *Satureja acinos* (ook in het *Alysso-Sedion*), *Tortula ruralis* var. *ruraliformis*, *Tortula calcicolens*, *Pleurochaete squarrosa* (de beide laatste ook in het *Alysso-Sedion*), *Rhytidium rugosum*. Tot dit onderverbond behoren de drie eerstgenoemde associaties.

Het *Luzulo-Koelerienion* heeft slechts een reeks differentiërende soorten (t.o.v. het *Erodio-Koelerienion*), grotendeels soorten met een optimum in het *Plantagini-Festucion* der gesloten droge zandgraslanden (elders te bespreken): *Festuca ovina* ssp. *tenuifolia*, *Luzula campestris*, *Poa pratensis*, *Agrostis capillaris*, *Agrostis stolonifera*, *Avenula pubescens*, *Calamagrostis epigejos*, *Pseudoscleropodium purum*, *Plantago lanceolata*, *Hieracium pilosella*, *Cerastium arvense*, *Hypochaeris radicata* en *Salix repens*. Hiertoe behoren de beide laatstgenoemde associaties.

In Nederland komen, voornamelijk tussen Hoek van Holland en Bergen, beide onderverbonden naast elkaar voor, het eerste in pioniersituaties en op zuidhellingen, het tweede in wat latere successiestadia, in droge valleien en op noordhellingen. In de kalkarme duinen komt het eerste nog wel op een aantal plaatsen voor als gevolg van recente overstuiving of andere verrijking met kalkhoudend materiaal (bijv. door vogels). Bij sluiting van het vegetatiedek vestigen zich hier echter al gauw andere vegetatietypen, bijvoorbeeld het *Festuco-Galietum* of diverse dwergstruwelen.

Ten zuiden van Hoek van Holland gaat



Figuur 1: De opnamelocaties in Nederland.

het *Erodio-Koelerienion* steeds meer overheersen, waarbij tenslotte in West-Bretagne het *Luzulo-Koelerienion* geheel verdwijnt. Dit verschil gaat samen met het steeds opener worden van de vegetatie, en het steeds talrijker worden van therofyten in de richting van het mediterrane gebied (op overeenkomstig substraat). Het gaat er daarbij niet in de eerste plaats om, dat de soorten van de meer gesloten graslanden in het zuiden niet meer zouden voorkomen, maar dat deze steeds hogere eisen gaan stellen aan het vochtgehalte van de bodem, waardoor de betreffende typen vegetatie niet meer in de duinen voorkomen, respectievelijk niet meer tot het *Koelerion* behoren.

Langs de Golf van Biskaye, in zuidelijke richting tot aan de Gironde-monding (d.w.z. zolang het duinzand kalkhoudend is) bevindt zich het floristisch optimum van het *Koelerion albescentis*, met tal van

soorten die bij ons - waar zich qua oppervlakte en diversiteit een tweede optimum bevindt (Doing 1974) - niet voorkomen. Het betreft hier zonder twijfel andere associaties dan bij ons. Doordat bos- en struweelvorming daar een veel geringere rol spelen dan in Nederland, kan men daar, afgezien van de zeereep, spreken van het overheersen van een *Koelerion*-landschap (Bakker 1991). Hoewel dit enkele veel voorkomende soorten met de mediterrane duinen gemeen heeft, behoort het volgens ons niet tot de mediterrane klasse *Helichryso-Crucianelletea*, zoals voorgesteld door Sissingh (1974).

Floristische samenstelling

Onder de velerlei vormen, waarin het *Tortulo-Phleetum* volgens de oorspronkelijke opvatting in Nederland voorkomt, springt er één uit door zijn grote soortenrijkdom. Dit betreft onder meer enkele kensoorten van het verbond, die elders ontbreken: *Silene conica*, *Silene otites*, *Asparagus officinalis* ssp. *prostratus*, *Milium vernale* en (zeldzaam) *Orobanche purpurea* en *Thesium humifusum* (zeer lokaal). Sommige kensoorten van het *Koelerion*, vooral *Koeleria*, *Phleum arenarium* en *Saxifraga tri-dactylites* zijn optimaal aanwezig. Van de *Taraxacum*-soorten is waarschijnlijk *Taraxacum bifurcatum* als associatiekensoort te beschouwen (meded. P. Oosterveld). Hierbij voegen zich nog enkele soorten, die bij ons nergens anders in de duinen voorkomen: *Alyssum alyssoides* (bij Katwijk en Noordwijk), *Sedum album* (kensoorten van *Alyssio-Sedion*) en *Dianthus deltoides* (bij Zandvoort). Bovendien zijn er soorten aan te treffen, die in de rest van ons *Koelerion* ontbreken: *Eryngium maritimum*, *Calystegia soldanella*, *Cerasti-*

um diffusum en *Artemisia campestris* ssp. *maritima* (gemeenschappelijk met aangrenzende delen van het *Ammophilion*), *Bromus tectorum* (gemeenschappelijk met *Bromo-Corispermeum*), *Rhinanthus minor*, *Rhinanthus angustifolius*, *Tragopogon pratensis* ssp. *minor* (gemeenschappelijk met *Anthyllido-Silenetum nutantis*) en *Eryngium campestre* (gemeenschappelijk met *Medicagini-Avenetum*). Ruimtelijk is dit vegetatietype verweven met de laatstgenoemde associatie, waarbij die beslag legt op de noordhellingen, en de rest van het terrein (voor zover niet bedekt met het hier schaarse struweel) overlaat aan de hier besproken associatie, soms tezamen met het *Taraxo-Galietum*. Het valt op, dat verreweg de meeste van de opgesomde soorten, vanuit Nederland gezien, een relatief zuidelijk, respectievelijk continentaal areaal hebben.

Volgens de principes van het floristisch georiënteerde systeem dient een gemeenschap met een dergelijke concentratie van zeer karakteristieke soorten, die op een voldoende aantal plaatsen, en met een voldoende constante soortencombinatie voorkomt, als een eigen eenheid (in dit geval: associatie) beschreven te worden, waarvoor hier de naam *Sileno-Tortuletum* wordt voorgesteld, genoemd naar *Silene conica* en *Tortula ruralis* var. *ruraliformis*. Als type-opname wordt aangewezen nr. 35 uit tabel I, datum 9-5-1992, auteurs Doing, Leltz, Schaminée en Westhoff; uurhok 3026.

Binnen de associatie kunnen, analoog aan het *Tortulo-Phleetum*, ondereenheden worden onderscheiden. De floristische verschillen kunnen op diverse manieren geïnterpreteerd worden, naar een kalk-

gradiënt, een successiegradiënt, een geografische gradiënt, een lokaal-klimaatgradiënt (expositie, inclinatie, afstand tot de zee), een uit-, op- of overstuivingsgradiënt en een storingsgradiënt (zowel tred als eutrofiëring). Vanuit oecologisch oogpunt zijn deze alle even interessant en is het nuttig om te trachten, ze zo goed mogelijk van elkaar te onderscheiden. Voor een hiërarchische, syntaxonomische indeling (in dit geval die in subassociaties) dient men voorrang te geven aan die indeling, die zoveel mogelijk in het gehele areaal van de eenheid (hier: associatie) terug te vinden is, en berust op soorten die zoveel mogelijk tot de kern van de eenheid (kensoorten, hoog-presente soorten, dominante soorten) behoren. Andere, mogelijke differentiërende soorten, vooral als die tevens kensoorten zijn van andere eenheden, en typerend zijn voor overgangen in de richting van die eenheden, dienen bij voorkeur pas in tweede of derde instantie aanleiding te zijn tot het onderscheiden van (lagere) eenheden (bijv. varianten of subvarianten). In ons geval leidt dit ertoe dat men in het *Sileno-Tortuletum* en in het *Tortulo-Phleetum*, de subassociaties *inops*, *tortuletosum*, *hypnetosum* en *cladonietosum* kan onderscheiden. De *inops*-subassociatie groeit op plaatsen met relatief sterke verstuiwing (op- of uitstuiwing), veel kaal zand, geen of weinig mossen en lichenen en een relatief groot aandeel van grasachtige planten (vooral *Festuca rubra* ssp. *arenaria*, soms ook *Carex arenaria* of *Ammophila arenaria*). Bij lichtere, maar toch regelmatig optredende overstuiving vindt men het *tortuletosum*, met voornamelijk veel *Tortula ruralis*, *Tortula calcicolens* of *Brachythecium albicans*. Zodra de overstuiving ophoudt, wordt dit vervangen door de

Leontodon saxatilis22.....2.23.....2.....3.....24.....2.....2.....22232
Achillea millefolium2.....2.....2211.3.....4.....2.....12.....27.23.....
Brachythecium albicans	2.....4.....2.2.3	6.....4.....3.223.322.2.....54.....
Coelocaulon aculeatum	.2.2.4.2.....	.34.1.....3.....3.....111.....
Lotus corn. ssp. corn.2.....2.....1.3.33.....5.23.....2.....2.....1.....
Vicia sativa ssp. nigra2.....22.2.....222.2.....1.22.....4.....5.....
Homalothecium lutescens2.....223.....3.....2.3.....
Trifolium arvense211.1.....2.....2.....1.....22.....
Hieracium pilosella1.....1.....33.....3.24.....4.....2.....2
Arenaria serpyllifolia1.....2.....22.....2.....1.....1.....
Jasione montana2.....2.2.....2.....2.....1.....1.....
Taraxacum tortillosum2.....2.....2.23.....1.....1.....
Peltigera rufescens2.....3.....1.....1.....
(2) <u>Kentaxa Koelerion albescentis + Phleo-Koelerietalia</u>					
Koeleria arenaria	545455572553575536.	667537.6757575535	45555434436444455656	253.22232	332..2.2
Phleum arenarium	43.2445555555335432	34444.3325.34343	4222333334443344443	252323332225
Sedum acre	444.3.25.22.28335322	32.343.2325122.	324424433243.44244	.22..883.	2.....33
Saxifraga tridactylites	34.1.3.3.....33.3.333	4333.1.32..33323	23..22313.3144.3.
Ononis repens ssp. repens3.....3.....	634.....5.3..2.5	312.....11131	2..1232
Erodium cicut. ssp. dunense	.324115.....2.....	.21.231.....1.....33.23.3.2.2.....
Myosotis ramosissima	1.....3.....423	1.....1.....332.3	2.....2.....4.....
Erodium cicutarium	1522.....2.....1.....22.....2.22.....	222222..
Erodium glutinosum2.....3.....52
Viola curtisii83.....3.....5.....44..4.....	512.211.2
Bryoerythrophylum recurv.2.....4.....2.....32..22
Erodium species83.....5.....2.....
Rosa pimpinellifolia2.....4.....
Tortella flavovirens2.....2.....
Tortula subulata2.....2.....
Satureja acinos2.....2.....
(3) <u>Kentaxa Sileno-Tortuletum (incl. taxa Alyssu-Section)</u>					
Silene conica1225555322222.....2.21.3.....11.1.1.....3.1.1	352225552	523225.5
Silene otites	41..4.....2.....	325.4.155.3..3	2314..1.....42424425.....
Asparagus off. ssp. prostr.2.1.2222.21.....22.22.....	2.2.111.1	322325..
Alyssum alyssoides2.....23.....
Sedum album2.....
Orobancha purpurea2.....
Milium vernale2.....3.2.....

<i>Cladonia chlorophaea</i> /pyx.	..2..4.....	..2..3.....	4..3.....63..234..
<i>Cladonia ramulosa</i>	..2.....	..2.....	..1..3.....5.....2.....
<i>Dicranum scoparium</i>4.....	..4..4.....
<i>Cladonia ciliata</i>	743.....4.....
<i>Aira praecox</i>2.....	..4..4.....4.....
<i>Cladonia fimbriata</i>	4..3.....3.....
(8) Diff. taxa Sileno-Tortuletum e lymetosum				
<i>Elymus athericus</i>	..2..1...55..3.....1..1 52..2332
<i>Calamagrostis epigejos</i>5.....	2.....	..11. 225..3..22
<i>Elymus repens</i>	2..573...
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	1..... 2..122...
<i>Saponaria officinalis</i>5..5..
<i>Plantago coronopus</i>22
(9) Kentaxa Taraxaco-Galietum				
<i>Taraxacum laevigatum</i>1..2.....	..2..2.....12.....
<i>Taraxacum rubicundum</i>2.....
<i>Taraxacum agaurum</i>	22..3.....1.....12...
<i>Taraxacum obliquum</i>1.....
(10) Kentaxa Amophiletea + Cakiletea maritimi				
<i>Ammophila arenaria</i>	4..2..4..2..225..2..2..422..2..3..2..2..	4..2...21..2..234..532	23223..33.....
<i>Calamophila baltica</i> (x-)2.....
<i>Elymus farctus</i>
<i>Leymus arenarius</i>2.....12.....
(11) Taxa van duinruigte en struweel				
<i>Picris hieracioides</i>11.....222..1..2..31..3..2225..2..2..	..12.....1..13..	..222.....222..
<i>Rubus caesius</i>3.....	..75...1..252..253	6.....6..55	..5..3..
<i>Hippophae rhamnoides</i>5..2..221.....5..2..5..2.....	5.....	..1..2..2
<i>Taraxacum sectio Vulgaria</i>2..122..
<i>Taraxacum species</i>2..122..
<i>Stellaria pallida</i>22.....
(12) Taxa gemeenschappelijk met ruderales gemeenschappen (vnl. Stellarietea mediae)				
<i>Senecio vulgaris</i>22..11222...3321...1.....	2..21...1.....22
<i>Bryum capillare</i> s.1.	..44.....	2.....2.....
<i>Barbula convoluta</i>	2..4.....	5.....3.....
<i>Cardamine hirsuta</i>1.....	222.....

Numer in de tabel	111111111122	2222222333333333	3444444444444444	5566666666	66677777
(13) andere begeleidende en overige taxa	123456789012345678901	2222222333333333	3444444444444444	5566666666	66677777
Poa pratensis3.....4..3.4..2.4	221.....4
Senecio Jacobaea1.11.....222252.23..
Senecio Jacob. ssp. dun.	.1.....1..3.1.1.....11..2.
Geranium molle3333..2
Cochlearia danica2.....32..53

ADDENDA

Groep 1: *Trifolium dubium* (18, 2; 38, 2; 44, 3); *Festuca ovina* ssp. *tenuifolia* (22, 4; 38, 3; 43, 1); *Rumex acetosella* (24, 1; 69, 5); *Polytrichum juniperinum* (6, 4; 23, 6); *Erigeron acris* (31, 2; 32, 2); *Draadwier* (6, 1; 25, 2); *Cladonia merochlorophaea* (20, 2; 38, 2); *Cladonia uncialis* ssp. *biuncialis* (14, 2; 15, 3); *Cladonia subulata* (6, 4; 42, 1); *Cladina portentosa* (5, 4; 42, 1); *Bromus hordeaceus* (17, 3; 32, 2); *Veronica officinalis* (25, 3); *Ranunculus bulbosus* (18, 2); *Polygala vulgaris* (18, 2); *Potentilla argentea* (18, 2); *Festuca species* (47, 1); *Cladina rangiferina* (15, 3); *Climacium dendroides* (6, 4); *Agrostis capillaris* (32, 2).

Groep 3: *Sedum sexangulare* (18, 2); *Cerastium pumilum* (15, 3; 58, 3).

Groep 7: *Peltigera neckeri* (6, 1; 50, 2); *Peltigera species* (30, 2; 46, 2); *Peltigera didactyla* (55, 2; 57, 1); *Cladonia humilis* (39, 4; 40, 2); *Cephalozia divaricata* (39, 2; 40, 4); *Cladonia glauca* (42, 4); *Campylopus introflexus* (43, 4); *Elymus species* (37, 3).

Groep 9: *Taraxacum laetiforme* (35, 1).

Groep 10: *Atriplex patula* (70, 1; 71, 1); *Sonchus arvensis* (58, 2).

Groep 11: *Taraxacum officinale* s.s. (23, 1; 25, 2; 29, 2; 40, 1); *Cynoglossum officinale* (7, 2; 62, 1; 66, 1; 71, 1); *Claytonia perfoliata* (19, 5; 21, 7; 35, 2); *Bromus sterilis* (6, 4; 44, 1; 69, 1); *Salix repens* (29, 8; 60, 2); *Silene dioica* (73, 2); *Plagionium affine* (36, 2); *Muscari armeniacum* (34, 1); *Epilobium species* (55, 1); *Brachythecium rutabulum* (5, 2); *Anthriscus caucalis* (57, 1).

Groep 12: *Bryum argenteum* (13, 2; 34, 2; 54, 2); *Vicia hirsuta* (34, 2; 35, 2); *Erigeron canadensis* (69, 2; 71, 2); *Bryum species* (5, 4; 28, 1); *Artemisia vulgaris* (70, 2; 72, 2); *Silene latifolia* (ssp. *alba*) (5, 1); *Senecio sylvaticus* (38, 2); *Equisetum arvense* (68, 2); *Aster species* (42, 1).

Groep 13: *Leontodon autumnalis* (23, 1; 31, 2; 32, 2); *Crepis capillaris* (67, 2; 69, 2); *Cerastium fontana* ssp. *vulgare* (61, 2; 72, 2); *Trifolium species* (43, 2); *Rumex acetosa* (20, 1); *Rhytidadelphus squarrosus* (32, 2); *Prunella vulgaris* (34, 1); *Poa palustris* (70, 2); *Phleum pratense* ssp. *pratense* (3, 4); *Odontites vennis* (32, 3); *Dactylis glomerata* (71, 2).

Tabel I: Vegetatietabel van het *Sileno-Tortuletum*

subassociatie *hypnetosum*, met *Galium mollugo*, *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*, *Lotus corniculatus*, *Thymus pulegioides* en diverse taxa van het geslacht *Taraxacum*. Op min of meer vlakke terreinen, waar geen sprake is geweest van zandopvang door de vegetatie (dus ook niet van reeds aanwezige doorworteling) vindt men de subassociatie *cladonietosum*, met onder andere *Cladonia rangiformis*, *Cladonia foliacea* en *Cladonia chlorophaea/pyxidata*. Een ernstige moeilijkheid bij deze indeling is, dat de genoemde typen weliswaar ruimtelijk duidelijk gescheiden voorkomen en ook goed gecorrelleerd zijn met verschillen in bodemontwikkeling (doorworteling, oppervlakkige humusvorming en ontkalking, alles uiteraard binnen het kader van de duinvaaggronden), maar meestal optreden in een zo kleinschalig mozaïek, dat hiermee bij het maken van opnamen niet voldoende rekening is gehouden. De bijgevoegde tabel geeft dan ook slechts een vervaagd beeld van de beschreven verschillen, zodat hierin eerder sprake is van dominantieverschillen dan van duidelijke differentiërende soorten.

Een vijfde subassociatie, het *Sileno-Tortuleetum elymetosum*, heeft geen tegenhanger in het *Tortulo-Phleetum*. Deze komt voor op betreden en enigzins geruderaliseerde en vergraste plaatsen, door Boerboom (1960) beschreven als "*Asparagus officinalis* var. *prostratus* - *Allium vineale*-gemeenschap" (duidelijk niet bedoeld als behorende tot het *Koelerion*) en door Westhoff en Den Held (l.c.) als "*Sileno-Allietum vinealis*", gerekend tot het *Sisymbrium*. Zoals Weeda (1992) reeds suggereert, kan deze gemeenschap beter tot de droge graslanden gerekend worden. Aangezien ken- en differentiërende

soorten van het *Sileno-Tortuleetum* goed vertegenwoordigd zijn, sluit ze goed daarbij aan, en kan ze ingedeeld worden als een eigen subassociatie daarvan, met als differentiërende soorten *Asparagus officinalis* subsp. *prostratus* (zwak), *Allium vineale* (zwak), *Orobanche purpurea* (zeldzaam, maar tevens kensoort), *Elymus repens*, *Elymus athericus*, *Calamagrostis epigejos*, lokaal ook *Equisetum hyemale* en *Plantago coronopus* (versterkte betreding). Enkele opnamen van de tabel zijn ontleend aan Boerbooms *Erodio-Phleetum typicum*. Mossen en lichenen zijn in deze subassociatie vrijwel afwezig.

Landschappelijke samenhangen en oecologische achtergronden

Zoals reeds opgemerkt, komen het *Sileno-Tortuleetum* en het *Anthyllido-Sileneetum* meestal tezamen in dezelfde duingebieden voor. Deze staan bekend onder de naam zeedorpenlandschap (Doing 1964, 1974, 1988). Door Kruijsen (1989) worden ze onderscheiden als 'mos'- respectievelijk 'kruidenvegetatie van het zeedorpenlandschap'. Beider floristische samenstelling wijst onder andere op een iets mineraalrijkere bodem dan die van bijvoorbeeld het *Tortulo-Phleetum*. De betreffende landschappen zijn of waren het best ontwikkeld rondom de oude vissersdorpen Ouddorp, Scheveningen, Katwijk, Noordwijk, Zandvoort, IJmuiden, Wijk aan Zee en Egmond aan Zee. Zij onderbreken daar de normale zoning van het jonge duinlandschap. Verder van de dorpen vindt men achter de zee-reep (helmlandschap) het dauwbraamlandschap (Doing 1988), het meest kalkrijke gedeelte van onze duinen, en het domein van onder andere het *Taraxaco-*

Galietum. Het moet uit dat landschap voortgekomen zijn door allerlei langdurige (tenminste enkele tientallen jaren durende) kleinschalige menselijke activiteiten, zoals relatief intensieve beweiding door huisdieren, betreding, verrijking met visafval, verbouw van gewassen (o.a. aardappels) met organische bemesting, verwijdering van struiken, helmsteken, plaggen enz. Waarschijnlijk is de bodem vooral afwijkend door een grotere fosfaatrijckdom, veroorzaakt door een snellere kringloop van voedingsstoffen (begrazing en vertrapping) en een verrijking van buiten af. In de eerder genoemde kalkrijke duinen van Zuidwest-Frankrijk met een warmer en meer aride klimaat (minder uitspoeling van de bodem) behoren vrijwel alle voor ons zeedorpenlandschap karakteristieke soorten tot de normale duinflora. Hetzelfde geldt voor enkele soorten (o.a. *Silene conica*) wat betreft hun voorkomen nabij de Rijn in het Mainzer Sand-gebied. De desbetreffende vegetatie dient onzes inziens eveneens tot het *Koelerion albescentis* gerekend te worden, dat dan mede het *Sileno conicae-Cerastion semidecandri* (Korneck in Oberdorfer 1978) omvat.

Het zeedorpenlandschap is een voorbeeld van een halfnatuurlijk landschap: overwegend inheemse flora, vegetatie, geomorfologische processen en bodemvorming spontaan, maar onder menselijke invloed afwijkend van wat ter plaatse natuurlijk zou zijn (Doing & Westhoff 1976). Evenals bij de andere half-natuurlijke landschappen is er een beheersprobleem: om het in stand te houden moet men het in onbruik geraakte landgebruik zo effectief mogelijk trachten te imiteren (Slings, in druk). Ten dele is dit mogelijk door beweiding met grote huisdieren,

eventueel ook door een zekere mate van recreatie buiten de paden toe te laten.

Men kan zich afvragen, waar de plantesoorten, die elders in de duinen ontbreken, vandaan gekomen zijn. Het soortenrijkste zeedorpenlandschap vindt men nabij de vroegere Rijnmond bij Katwijk. Dit zou wijzen in de richting van een gedrag als stroomdalplanten (Weeda 1992). Een natuurlijke, herhaalde chemische verrijking van het duinzand kan ook optreden via vloedmerkinvloeden. Deze kunnen plaatselijk sterk verschillen in intensiteit, waarbij ze veelal het grootst zijn bij kleine of grote inhammen, waar de zeereep onderbroken is. Inderdaad treden soorten, die op de vaste wal zeedorpen-soorten zijn, bijvoorbeeld *Eryngium maritimum*, op de eilanden (bijv. Terschelling) ook op dergelijke plaatsen, ver van de dorpen, op (Doing 1988).

Areaal

Het voorkomen van het *Sileno-Tortuletum* is grotendeels beperkt tot het Nederlandse Renodunale district. Op de Britse eilanden, waar wel het *Tortulo-Phleetum* voorkomt, zijn de kenmerkende soorten, in verband met hun continentaal of zuidelijk karakter, zeer zeldzaam, of ontbreken zij geheel. Voor de Vlaamse en Picardische kusten geldt grotendeels hetzelfde. In de kalkarme duinen van het Waddendistrict zijn de bodemomstandigheden ongunstig, maar zijn er wel verspreide, meest fragmentaire voorkomens, onder andere bij de Koog op Texel, op sommige Oostfriese eilanden en op Römö (Denemarken), wellicht ook langs de zuidelijke Oostzee-kusten. De kust van de Golf van Biskaye behoort tot een ander floragebied dan Nederland, rijk aan submediter-