

## Pionier- en lichenrijke begroeiingen op stuifzanden benoorden de grote rivieren: typologie en syntaxonomie

A.K. Masselink

Onder stuifzanden worden de niet aan de kust gebonden zandige windafzettingen verstaan, die overwegend vanaf de late Middeleeuwen (Koster 1978) uit pleistocene afzettingen zijn ontstaan na lokale vernietiging van de vegetatie door plaggen, overbeweiding en overmatige berijding. De verspreiding ervan is dus beperkt tot de zandgronden van het oostelijk deel van Nederland. Naast dekzanden kunnen ook oudere en mineralogisch rijkere afzettingen (fluvio-glaciale zanden, stuwwal materiaal, zanden van de Formatie van Peelo, enz.) mee in de verstuiving betrokken zijn geraakt. Stuifzandgronden worden gekenmerkt door een betrekkelijk uniforme korrelgrootteverdeling met een vrij losse pakking; er heeft geen of slechts een geringe mate van bodemvorming plaats gevonden (vlak- en duinvaaggronden en in geval van mineralogisch iets rijker zand ook vorstvaaggronden). Ze zijn voedsel- en humusarm, zuur (pH 4-5) en onderhevig aan periodieke droogte. Door deze extreme omstandigheden is de aanwezige vegetatie arm aan hogere planten. Stuifzanden worden dan ook wel als atlantische woestijnen aangeduid.

Onder meer door bebossing is het areaal

stuifzand afgenomen; veel resterend stuifzand is hierdoor tot rust gekomen. Vooral in Drente zijn de actieve delen met hun pioniervegetatie tot weinige, en bovendien kleine oppervlakten gereduceerd. De vegetatie van de meer of minder vastgelegde, latere stadia wordt gekenmerkt door de aanwezigheid van terrestrische lichenen. Terwijl deze organismen grotendeels zijn verdwenen uit hoogvenen, heide en jonge naaldbossen, hebben ze zich in de stuifzanden nog deels weten te handhaven. Wegens de effecten van luchtverontreiniging en vegetatiesuccessie moet echter met een verdere afname van de soortenrijkdom rekening worden gehouden. Op basis van de huidige kennis is deze achteruitgang echter moeilijk te kwantificeren; beschrijvingen van stuifzand-vegetaties uit het verleden, die als referentie kunnen dienen, (o.a. Stoutjesdijk 1959; Cleef & Kers 1968) zijn schaars en slechts van lokale betekenis.

Een belangrijk deel van de begroeiingstypen op stuifzand wordt gerekend tot het *Spergulo morisonii-Corynephorum canescentis*, een associatie die in een andere omgrenzing voor het eerst door Tüxen (1928) is beschreven als *Corynephorum*

*canescentis*. Hiernaast onderscheidt Tüxen het *Cladonio-Cornicularietum* als een zelfstandige gemeenschap die de licheenrijke fasen op stuifzand omvat. Later brengt Tüxen (1937; 1955) deze associatie als subassociatie *cladonietosum* onder in het *Corynephoretum*. Meer recent wordt deze opvatting van Tüxen onder meer gevolgd door Passarge (1960/64), Hohenester (1967) en Oberdorfer (1978). Tobler & Mattick (1938) en Langerfeldt (1939) onderscheiden naast het *Corynephoretum cladonietosum* toch weer aparte licheengemeenschappen, die ten dele door Klement (1955) worden overgenomen en formeel beschreven. In navolging van de laatste beschouwen Westhoff & Den Held (1969) de licheenrijke fasen als doordringingen van afzonderlijke licheengemeenschappen in het *Spergulo-Corynephoretum* en onderscheiden daarom geen subassociatie *cladonietosum*. Ze stellen dat successie van het *Spergulo-Corynephoretum* leidt tot zuivere licheengemeenschappen en dat deze niet thuishoren in een op hogere planten gebaseerd classificatiesysteem. Niettemin beschouwen zij verschillende soorten lichenen wel als associatie-, verbonds- en orde-kensoorten.

Sommer (1970) merkt op dat de licheenrijke stadia van de "Silikattrockenrasen" (*Sedo-Scleranthetea* of *Koelerio-Corynephoretea*), die als subassociatie *cladonietosum* worden onderscheiden, in oostelijke en zuidoostelijke delen van Duitsland door *Cladina*-soorten worden gedomineerd; in Noordwest-Duitsland daarentegen door vertegenwoordigers van de sectie *Cladonia*. Om dit geografisch bepaalde verschil tot uiting te laten komen acht Sommer het noodzakelijk om

door *Cladina* gedomineerde fasen als subassociatie *cladinetosum* af te scheiden van een door *Cladonia*'s gedomineerde subassociatie *cladonietosum*. Zonder hiervoor duidelijke redenen te geven stelt Sommer daarnaast voor de laatste ook nog eens te verdelen in een subassociatie *cladonietosum cladoniae* voor door bruinvruchtige, en een subassociatie *cladonietosum cocciferae* voor door roodvruchtige soorten gedomineerde stadia. De gedachte hierachter is ongetwijfeld zo een scheiding te bewerkstelligen tussen *Cladonia*-rijke stadia van het *Spergulo-Corynephoretum* (met dominantie van roodvruchtige soorten) en *Cladonia*-rijke stadia van andere tot de *Sedo-Scleranthetea* behorende gemeenschappen. Naast het *Spergulo-Corynephoretum* komen in het *Violo-Corynephoretum* echter zowel door roodvruchtige als door bruinvruchtige soorten gedomineerde stadia voor.

Het bestaansrecht van de subassociatie *cladonietosum* blijkt dus afhankelijk te worden gesteld van de vraag of naast het *Spergulo-Corynephoretum* zuivere licheengemeenschappen in de stuifzanden voorkomen, en of de laatste het *Spergulo-Corynephoretum* in de successie opvolgen. Op grond van de bevindingen van Sommer kan men zich bovendien afvragen of het onderscheiden van een aparte subassociatie *cladinetosum* zinvol is.

Deze publicatie beoogt de resultaten te geven van een studie van Noord- en Midden-nederlandse stuifzandbegroeiingen, die voorkomen in stuiwend of vastgelegd zand in op- en uitgestoven milieu, dat wil zeggen de pionier- en licheenrijke vegetatie van xero- en mesoserie. In samenhang met de typologie en syntaxonomie wordt hier nader ingegaan op bovengenoemde

Vegetatietype:	1	2	3	4	5	6	7	8
<u>Prov. Friesland</u>								
Bakkeveen, de Duinen	(+)	+	.	+	.	+	+	+
Appelscha, Aekingerzand	+	+	.	+	.	+	.	+
<u>Prov. Drenthe</u>								
Zeegse, Zeegserduinen	(+)	+	+	+	(+)	+	.	.
Ballo, Balloërveld	(+)	.	+	++	.	(+)	.	++
Drouwen, Drouwenerzand	(+)	+	+	++	(+)	.	.	+
Hijken, N. en Z. Hijkerzand	.	+	.	+	.	.	(+)	+
Diever, Dieverderzand	.	+	.	+	(+)	+	(+)	+
Hogersmilde, Blauwe Meer	(+)	+	.	.	.	+	+	+
Lhee, Lheebroekerzand	(+)	+	+	+	(+)	.	(+)	+
Beilen, Terhorsterzand	.	+	+	+	+	.	(+)	.
Orvelte, Orvelterzand	(+)	+	+	+	(+)	(+)	.	++
Darp, Kamperzand	+	+	+	+	.	(+)	.	+
Uffelte, Holtinger-/Westerzand	+	+	+	+	(+)	+	(+)	+
Wittelte, Oosterzand	.	+	.	+	.	.	.	(+)
Ansen, Anserdennen	.	+	+	+	.	(+)	(+)	.
Pesse, Nuilerveld	.	+	+	+	.	.	.	(+)
Drijber, Hullenzand	.	+	+	+	(+)	.	.	++
Mantinge, Mantinger-/Balingierzand	(+)	+	+	+	(+)	(+)	+	+
Echten, Echtenerzand	(+)	+	+	+	(+)	.	(+)	+
<u>Prov. Overijssel</u>								
Mariënberg, Beerzerveld	.	+	+	.	.	.	.	.
Lemele, Lemelerberg	+	+	.	+	(+)	.	.	.
Nijverdal, Noetselerberg	.	+	+	+	(+)	.	.	.
Haaksbergen, Buurserzand	.	+	.	(+)	(+)	.	.	.
<u>Prov. Gelderland</u>								
Hulshorst, Hulshorsterzand	++	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)
Kootwijk, Caitwickerzand	+	+	+	+	.	.	.	(+)
Kootwijk, Kootwijkerzand	++	+	+	+	(+)	.	.	.
Harskamp, Harskamperzand	++	+	.	+	(+)	.	.	.
Wekerom, Wekeromsezand	++	+	+	(+)	(+)	.	.	.
Ede, Eder-/Ginkelseheide	(+)	(+)	+	.	+	.	.	.
Mossel, Planken Wambuis	+	(+)	+	+	(+)	+	.	.
Otterlo, Otterlosezand/-bos	++	+	+	+	.	.	.	(+)
Hoge Veluwe, Deelensezand	+	+	+	+	(+)	.	.	.
Rozendaal, Rozendaalsezand	+	+	+	(+)	.	.	.	.

Tabel I: Lijst van de voornaamste terreinen, waarvan stuifzandvegetaties zijn onderzocht. Achter elk terrein is aangegeven, welke van de volgende vegetatietypen er zijn waargenomen.

1 = *Corynephorus canescens*-sociatie. 3 = *Spergulo-Corynephorum cladonietosum*, typicum-variant. 4 = idem, *Cladonia zopfii-Coelo-caulon aculeatum*-variant. 5 = idem, *Cladonia strepsilis*-variant. 6 = idem, *Cladonia mitis-Cladonia portentosa*-variant. 9 = Rompgemeenschap van *Juncus squarrosus*. 10 = *Oligotrichum-Juncus squarrosus*-gemeenschap. 11 = *Baeomyces-Calluna vulgaris*-gemeenschap. (+ = voorkomend, ++ = veel voorkomend of soortenrijk ontwikkeld, (+) = zeer beperkt voorkomend). De nummers van de typen corresponderen met de kolomnummers van de synoptische tabellen.

noemde vragen.

### Studiegebied en methode

De bestudering van de vegetatie vond hoofdzakelijk plaats in stuifzanden van het Gelderse- en het Drentse district. Vooral de keileem, die in grote delen vrij dicht aan de oppervlakte ligt, heeft bewerkstelligd dat de Drentse stuifzanden minder uitgesproken en kleinschaliger zijn dan die van de Veluwe. Er zijn ook enkele floristische verschillen tussen de stuifzanden in de twee districten. In de Veluwse stuifzanden zijn vrijwel uitsluitend *Festuca ovina* subsp. *cinerea* en *Betula pendula* (als kiemplant en/of in juveniel stadium), in de Drentse stuifzanden alleen *Festuca ovina* subsp. *tenuifolia* en *Betula pubescens* aanwezig. De belangrijkste onderzochte terreinen worden vermeld in Tabel I.

Buiten genoemde districten werden nog enkele vegetatie-opnamen gemaakt in Noord-Brabant (Drunense duinen) en in Limburg (Gemeenteheide bij Bergen).

Het merendeel van de vegetatie-opnamen werd in de jaren tachtig gemaakt; in verband met de herkenbaarheid en ontwikkeling van lichenen en annuellen voornamelijk in het winterhalfjaar. Een beperkt deel is uit de jaren zestig (Tabel III, kolom 4r, Tabel IV, kolommen 10.1 en 10.1h); sommige opnamen werden gemaakt door andere, in de tekst vermelde auteurs. Voor het schatten van de kwantiteit van soorten werd een door Barkman (ongepubl.) ontwikkelde schaal gebruikt, waarin bedekking en abundantie volledig gescheiden zijn. Voor de oudere opnamen is de naar Barkman, Doing en Segal (1964) gewijzigde schaal van Braun-Blan-

quet gehanteerd. Eerstgenoemde schaal is direct te herleiden tot de tweede, en tot de oorspronkelijke Braun-Blanquet-schaal. De grootte van de opnamen varieerde van ca. 100 m<sup>2</sup> voor vroege pionier-stadia tot ca. 50 m<sup>2</sup> voor *Calluna*-rijke overgangen; opnamen van open lichenrijke stadia hadden betrekking op een proefvlak van ca. 10 m<sup>2</sup>. De opnamen werden naar floristische verwantschap met de hand geordend en tot tabellen verwerkt.

Voor zover nodig werden bryofyten microscopisch, lichenen met de gebruikelijke chemicaliën en/of microscopisch gedetermineerd. In een aantal gevallen werden lichenen met behulp van microkristaltest of dunnelaagchromatografie op licheenzuursamenstelling gecontroleerd. De nomenclatuur volgt Van der Meijden et al. (1990) voor de fanerogamen, Margadant & During (1982) voor blad- en levermossen, Wirth (1980) en Poelt & Vezda (1977; 1981) voor de lichenen.

### Resultaten

#### Vegetatietypen van de *Corynephorus canescens*-serie *xeroserie*, Tabel II en III

Het merendeel van de in de tabellen onderscheiden fytoceena van de *Corynephorus*-serie blijkt in het *Spergulo-Corynephorum* geplaatsd te kunnen worden. Het *Spergulo-Corynephorum* onderscheidt zich door de kentaxa *Spergula morisonii*, *Cladonia zopfii*, *Cladonia strepsilis*, *Stereocaulon condensatum* en *Stereocaulon saxatile*. Als differentiërende taxa ten opzichte van het nauw verwante

Kolom:	1	1a	1b	1c	1d	1e	2	2a	2b	2c	2d	2e
aantal opnamen:	29	19	3	7	6	10	32	12	7	3	1	11
<u>Kentaxa Koelerio-Corynephoretea:</u>												
<i>Corynephorus canescens</i>	100 <sup>6</sup>	84 <sup>5</sup>	3 <sup>6</sup>	100 <sup>3</sup>	100 <sup>4</sup>	100 <sup>4</sup>	100 <sup>4</sup>	92 <sup>4</sup>	71 <sup>2</sup>	3 <sup>2</sup>	1 <sup>1</sup>	91 <sup>4</sup>
<i>Agrostis vinealis</i>	.	37 <sup>4</sup>	2 <sup>3</sup>	57 <sup>4</sup>	50 <sup>4</sup>	20 <sup>4</sup>	75 <sup>3</sup>	75 <sup>3</sup>	57 <sup>3</sup>	2 <sup>3</sup>	1 <sup>2</sup>	27 <sup>3</sup>
<i>Polytrichum piliferum</i>	282	21 <sup>2</sup>	.	.	17 <sup>2</sup>	70 <sup>3</sup>	100 <sup>8</sup>	100 <sup>8</sup>	100 <sup>8</sup>	3 <sup>9</sup>	1 <sup>7</sup>	100 <sup>6</sup>
<i>Carex arenaria</i>	7 <sup>3</sup>	.	.	.	.	.	6 <sup>4</sup>	17 <sup>4</sup>	.	.	.	.
<u>Ken- en diff. taxa Spergulo-Corynephoretum:</u>												
<i>Spergula morisonii</i>	17 <sup>3</sup>	5 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>	.	17 <sup>1</sup>	50 <sup>3</sup>	59 <sup>2</sup>	42 <sup>1</sup>	29 <sup>2</sup>	3 <sup>2</sup>	.	73 <sup>3</sup>
<i>Stereocaulon condensatum</i> (zie onder)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cladonia zopfii</i> (zie onder)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>diff. taxa subassociatie cladonietosum:</u>												
<i>Cladonia diversa</i> (=C. pleurota)	.	.	.	.	.	20 <sup>2</sup>	22 <sup>2</sup>	17 <sup>3</sup>	43 <sup>1</sup>	2 <sup>2</sup>	1 <sup>1</sup>	36 <sup>2</sup>
<i>Cladonia floerkeana</i>	.	.	.	.	.	20 <sup>2</sup>	16 <sup>2</sup>	8 <sup>2</sup>	.	.	1 <sup>2</sup>	9 <sup>1</sup>
<i>Cladonia glauca</i>	.	.	.	.	.	20 <sup>1</sup>	6 <sup>1</sup>	8 <sup>2</sup>	14 <sup>1</sup>	.	.	.
<i>Cladonia zopfii</i>	.	.	.	.	.	10 <sup>3</sup>	6 <sup>1</sup>	.	.	.	.	18 <sup>1</sup>
<i>Coelocaulon aculeatum</i>	.	.	.	.	.	.	19 <sup>2</sup>	.	.	1 <sup>1</sup>	1 <sup>2</sup>	18 <sup>2</sup>
<i>Cladonia cervicornis</i>	.	.	.	.	.	.	6 <sup>2</sup>	.	.	1 <sup>2</sup>	.	.
<i>Cladonia crispata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cladonia var. cetrariiiformis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9 <sup>2</sup>
<i>Cladonia cervicornis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9 <sup>3</sup>
<i>ssp. pulvinata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>diff. taxa subvariant met Ammophila arenaria:</u>												
<i>Ammophila arenaria</i>	.	95 <sup>5</sup>	.	.	.	.	.	100 <sup>4</sup>	.	.	.	.
<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>arenaria</i>	.	.	.	.	.	.	25 <sup>3</sup>	.	.	.	.	.
<u>diff. taxa subvariant met Festuca ovina s.l.:</u>												
<i>Festuca ovina</i> ssp. <i>tenuifolia</i>	.	.	1 <sup>6</sup>	.	.	10 <sup>1</sup>	16 <sup>2</sup>	33 <sup>4</sup>	.	.	1 <sup>2</sup>	.
<i>Festuca ovina</i> ssp. <i>cinerea</i>	.	.	2 <sup>6/7</sup>	29 <sup>2</sup>	17 <sup>1</sup>	10 <sup>1</sup>	22 <sup>2</sup>	8 <sup>5</sup>	100 <sup>7</sup>	1 <sup>1</sup>	.	.

<u>diff. taxa subvariant met Calluna vulgaris:</u>									
Calluna vulgaris	11 <sup>2</sup>	:	86 <sup>6</sup>	:	6 <sup>1</sup>	8 <sup>3</sup>	14 <sup>1</sup>	3 <sup>6</sup>	.
Empetrum nigrum	5 <sup>3</sup>	:	43 <sup>4</sup>	:	.	.	.	.	.
<u>diff. taxa subvariant met Molinia caerulea:</u>									
Molinia caerulea	5 <sup>5</sup>	.	14 <sup>1</sup>	100 <sup>6</sup>	.	.	.	.	1 <sup>5</sup>
<u>Ken- en diff. taxa Baeomycion rosei/</u>									
<u>diff. taxa Zyogonium'-subvariant:</u>									
Zyogonium ericetorum <sup>1</sup>	.	.	.	100 <sup>5,9</sup>	19 <sup>4</sup>	.	.	1 <sup>4</sup>	.
Stereocaulon condensatum	.	.	.	40 <sup>2</sup>	6 <sup>1</sup>	.	.	.	.
<u>Overige soorten:</u>									
Pinus sylvestris	10 <sup>1</sup>	.	2 <sup>1</sup>	14 <sup>1</sup>	10 <sup>1</sup>	13 <sup>1</sup>	29 <sup>1</sup>	.	9 <sup>1</sup>
Deschampsia flexuosa	7 <sup>1</sup>	.	.	.	.	19 <sup>2</sup>	.	.	1 <sup>1</sup>
Pohlia nutans	10 <sup>3</sup>	.	.	.	10 <sup>2</sup>	13 <sup>5</sup>	14 <sup>8</sup>	.	18 <sup>3</sup>
Salix repens	5 <sup>4</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.
Hypochoeris radicata	5 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.
Agrostis capillaris	10 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.
Rumex acetosella	.	.	.	.	.	6 <sup>1</sup>	.	.	.
Campylopus introflexus	.	.	.	.	.	.	29 <sup>2</sup>	1 <sup>3</sup>	.

Tabel II: Synoptische tabel van het Spergulo-Corynephorum subassociatie typicum. De presentie van een soort is weergegeven als het aantal keren dat een soort voorkomt, of bij meer dan vijf opnamen in een kolom als percentage; de karakteristieke bedekking/abundantie (=de gemiddelde bedekking/abundantie over het aantal keren dat een soort voorkomt) is als exponent achter de presentie vermeld. (1 (=r) en 2 (=+)  $\leq 1\%$ , 3 = 1-2% (of talrijk), 4 = 2-5%, 5 = 5-12,5%, 6 = 12,5-25%, 7, 8 en 9 = 25-50%, 50-75%, resp. 75-100% bedekkend.).

Kolommen 1 = *Corynephorus canescens*-variant/sociatie. Kolommen 2 = *Corynephorus-Polytrichum piliferum*-variant/sociatie. Kolommen a = subvarianten met *Ammophila arenaria*. Kolommen b = subvarianten met *Festuca ovina* s.l. Kolommen c = subvarianten met *Calluna vulgaris*. Kolommen d = subvarianten met *Molinia caerulea*. Kolommen e = subvarianten met 'Zyogonium'.

*Violo-Corynephorum* van de kalkarme kustduinen gelden *Cladonia crispata*, *Cladonia pyxidata* var. *neglecta*, *Cetraria islandica* en *Coelocaulon muricatum*. Ook *Polytrichum piliferum* komt in het *Violo-Corynephorum* maar weinig voor. Binnen het *Spergulo-Corynephorum* bestaat een tweedeling tussen pioniergemeenschappen (Tabel II) en latere ontwikkelingsstadia op min of meer vastgelegd zand (Tabel III).

De pioniergemeenschappen behoren zonder twijfel tot de subassociatie *typicum*. *Agrostis vinealis* komt door de hele tabel veel voor. Gezien het volledig ontbreken van deze soort in een veertigtal oude opnamen van stuifzanden in aangrenzend Duitsland (Tobler & Mattick (1938) en Langerfeldt (1939)) is het aannemelijk dat deze soort zich sterk heeft uitgebreid en daarmee de status van differentiërende soort voor de subassociatie *agrostietosum caninae* heeft verloren. Volgens de tabel is het in elk geval niet zinvol deze laatste subassociatie te onderscheiden. Mede hierom (zie de discussie verderop) zijn de lichkeenrijke begroeiingen in de subassociatie *cladonietosum* geplaatst.

Het *Spergulo-Corynephorum* eindigt met een toename van grassen als *Deschampsia flexuosa* en vooral *Festuca ovina* (s.l.) en bladmossen als *Dicranum scoparium*.

### 1. *Spergulo-Corynephorum*

#### Subassociatie *typicum*

Tabel II

Differentiërende taxa: geen.

De subassociatie *typicum* heeft betrek-

king op de zeer soortenarme vegetatie van stuivend tot licht op- en overstuivend, droog zandig milieu. Aanhoudende deflatie van het bodemoppervlak wordt niet verdragen. Binnen de subassociatie komen twee verschillende successiestadia voor, die als varianten kunnen worden beschouwd:

- De *Corynephorus canescens*-variant: ijle, soortenarme, grazige begroeiingen in stuivend milieu, zonder of met een initiële moslaag (Tabel II, kolommen 1 t/m 1e);
- de *Corynephorus-Polytrichum piliferum*-variant: idem, maar met een goed ontwikkelde tot gesloten moslaag en voorkomend in licht stuivend milieu met een zandaanvoer van ten hoogste 5 cm per jaar (Tabel II, kolommen 2 t/m 2e).

Beide varianten zijn algemeen in actieve stuifzandgebieden en hebben dezelfde subvarianten:

- Subvariant met *Ammophila arenaria* (kolommen a).  
Differentiërende taxa: *Ammophila arenaria* en *Festuca rubra* subsp. *arenaria*.  
Voorkomen: Op stuifduinen met vrij sterke aanvoer van vers zand; overigens na stabilisatie nog lang standhoudend.
- Subvariant met *Festuca ovina* s.l. (kolommen b).  
Dominant taxon: *Festuca ovina* subsp. *cinerea* of *Festuca ovina* subsp. *tenuifolia*.  
Voorkomen: vooral in Veluwe stuif-

zandgebieden op afgestoven vlakten (vergelijk Stoutjesdijk, 1959), maar ook op luwe plaatsen aan bosranden zowel in op-, als in uitgestoven milieu voorkomend; elders nog maar zeer lokaal aanwezig.

Opmerking: *Festuca ovina* kan geleidelijke overstuiving goed verdragen, waardoor de vorm met *Polytrichum* zowel primair als secundair ontstaan kan zijn. Bij uitblijven van zandaanvoer leidt successie tot het ontstaan van een *Festuca-Agrostis vinealis*-gemeenschap (vergelijk Stoutjesdijk; zie ook Tabel III, kolommen 7).

- Subvariant met *Calluna vulgaris* (kolommen c).

Differentiërend taxon: *Calluna vulgaris*, soms ook *Empetrum nigrum*.

Voorkomen: Op overstoven podzolen of in uitstuivingen waar late successtadië met *Calluna* in overstuiving zijn geraakt of waar delen van podzolen (A + B horizonten) naar beneden gestort en daarna overstoven zijn.

- Subvariant met *Molinia caerulea* (kolommen d).

Differentiërend taxon: *Molinia caerulea*.

Voorkomen: Op duintjes of stuifruggen die op geleidelijk overstoven (veelal natte) heide zijn ontstaan.

- 'Zygonium' subvariant (idem, kolommen e; zie voor een afbeelding: Koster (1978), fig. 9.7, p.111).

Met dominantie van paarsrood gekleurde en het zand bedekkende, draadvormige groenalgen. Volgens Van der Drift (1964) betreft het voornamelijk *Zygonium ericetorum* en

*Prasiola crispa*; de laatste lijkt echter eerder een *Zygnema spec.* te zijn.

Differentiërend taxon ten opzichte van de vorige varianten: *Stereocaulon condensatum*.

Voorkomen: Op 'plotseling' tot rust gekomen, vlakke delen nabij bosranden; ook als regressiestadium van de *Corynephorus-Polytrichum*-variant.

Ook op hellingen voorkomend. Wordt vermoedelijk sterk bevorderd door luchtverontreiniging.

Opmerking: De algenmatjes vormen de vestigingsplaats van het licheen *Stereocaulon condensatum*. De waarschijnlijke uitbreiding van laatst genoemde soort in de 20ste eeuw (zie ook Brand & Sipman, 1978), zal dan ook samenhangen met de toename van de algen.

Naast de genoemde varianten wordt op tot rust gekomen, kaal zand soms plaatselijk een ijle vegetatie aangetroffen, waarin *Spergula morisonii* de enige soort is. Deze begroeiing is op te vatten als een *Spergula*-sociatie. Deze sociatie, die in de laatste decennia ook al is toegenomen, is overigens in stuivende fasen afwezig of komt hoogstens incidenteel voor. Vroeger kwamen in actief stuifzand op kopjes in uitgestoven laagten en op stuifruggen ook struweeltjes van *Salix repens* voor, die wat betreft de vegetatiesamenstelling aansloten bij de subassociatie *typicum*.

De *Corynephorus-Polytrichum*-variant vormt de aanzet tot het ontstaan van subassociatie *cladonietosum*, een ontwikkeling die de subvariant van *Ammophila* veelal niet doormaakt.



Kolom	3	3f	3g	4r	4	4f	4g	4h	5	5f	5g	5gf	6	6f	6h	7	7f	8	
aantal opnamen:	20	7	1	11	20	5	1	3	16	7	17	1	21	6	3	14	1	11	
<u>Kentaxa KoeLerio-Corynephoretea:</u>																			
<i>Corynephorus canescens</i>		65 <sup>5</sup>	29 <sup>4</sup>	1 <sup>2</sup>	45 <sup>3</sup>	90 <sup>6</sup>	1 <sup>5</sup>	3 <sup>5</sup>	69 <sup>2</sup>	57 <sup>5</sup>	41 <sup>4</sup>	1 <sup>3</sup>	53 <sup>3</sup>	33 <sup>1</sup>		29 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>	64 <sup>4</sup>	
<i>Agrostis vinealis</i>		55 <sup>2</sup>	71 <sup>3</sup>		45 <sup>3</sup>	75 <sup>3</sup>	1 <sup>1</sup>	1 <sup>5</sup>	88 <sup>2</sup>	43 <sup>2</sup>	35 <sup>4</sup>	1 <sup>4</sup>	86 <sup>5</sup>	67 <sup>4</sup>	2 <sup>3</sup>	71 <sup>4</sup>	1 <sup>3</sup>	64 <sup>3</sup>	
<i>Polytrichum piliferum</i>		100 <sup>8</sup>	71 <sup>7</sup>	1 <sup>7</sup>	64 <sup>5</sup>	100 <sup>7</sup>	5 <sup>6</sup>	3 <sup>6</sup>	100 <sup>7</sup>	100 <sup>6</sup>	100 <sup>7</sup>	176	86 <sup>5</sup>	67 <sup>5</sup>	1 <sup>3</sup>	86 <sup>5</sup>	1 <sup>3</sup>	82 <sup>6</sup>	
<i>Carex arenaria</i> (zie onder)																			
<i>Cladonia furcata</i> (zie onder)																			
<i>Cladonia foliacea</i> (zie onder)									6 <sup>2</sup>		6 <sup>3</sup>		10 <sup>2</sup>		1 <sup>2</sup>			64 <sup>6</sup>	
<i>Ceratodon purpureus</i>																		9 <sup>2</sup>	
<i>Rhammitrium canescens</i>					15 <sup>5</sup>			1 <sup>1</sup>			6 <sup>2</sup>								
<u>Kentaxa Festuco-Sedetalia/Thero-Airion:</u>																			
<i>Aira praecox</i>								3 <sup>6</sup>							3 <sup>3</sup>			64 <sup>3</sup>	
<i>Teesdalia nudicaulis</i>					15 <sup>1</sup>		1 <sup>1</sup>	2 <sup>2</sup>	6 <sup>2</sup>	14 <sup>2</sup>	6 <sup>2</sup>							45 <sup>3</sup>	
<i>Filago minima</i>					5 <sup>2</sup>			1 <sup>2</sup>	12 <sup>2</sup>									18 <sup>2</sup>	
<i>Jasione montana</i>					5 <sup>2</sup>			2 <sup>2</sup>							1 <sup>2</sup>			18 <sup>2</sup>	
<i>Thymus serpyllum</i>																		18 <sup>5</sup>	
<i>Scleranthus perennis</i>								2 <sup>2</sup>										18 <sup>5</sup>	
<i>Ornithopus perpusillus</i>								1 <sup>2</sup>										27 <sup>2</sup>	
<u>diff. taxa Festuco-Thymetum:</u>																			
<i>Hieracium pilosella</i>					5 <sup>1</sup>			1 <sup>1</sup>	6 <sup>1</sup>		6 <sup>2</sup>							91 <sup>5</sup>	
<i>Hypochoeris radicata</i>					9 <sup>1</sup>			3 <sup>2</sup>	12 <sup>1</sup>		18 <sup>2</sup>		14 <sup>3</sup>			14 <sup>2</sup>		82 <sup>2</sup>	
<u>Kentaxa Spargulo-Corynephoretum:</u>																			
<i>Spargula morisonii</i>		75 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>	18 <sup>2</sup>	75 <sup>3</sup>	4 <sup>3</sup>		3 <sup>3</sup>	75 <sup>3</sup>	86 <sup>3</sup>	76 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>	57 <sup>3</sup>	100 <sup>2</sup>	2 <sup>2</sup>	64 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>	55 <sup>2</sup>	
<i>Stereocaulon condensatum</i> (zie onder)																			
<i>Cladonia zopfii</i> (zie onder)																			
<i>Cladonia strepsilis</i> (zie onder)																			
<i>Cladonia pyxidata</i> var. <i>neglecta</i> (zie onder)																			
<i>Cetraria islandica</i> (zie onder)																			
<u>diff. taxa subass. typicum, Ammophila-subvariant:</u>																			
<i>Ammophila arenaria</i>																7 <sup>2</sup>			
<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>arenaria</i>																			
<u>diff. taxa subass. cladonietosum (zie tekst):</u>																			
<i>Cladonia diversa</i> (=C.pleurota)		100 <sup>6</sup>	100 <sup>2</sup>	1 <sup>6</sup>	54 <sup>1</sup>	95 <sup>5</sup>	5 <sup>4</sup>	2 <sup>2</sup>	100 <sup>4</sup>	100 <sup>4</sup>	100 <sup>5</sup>	1 <sup>5</sup>	86 <sup>3</sup>	100 <sup>4</sup>	2 <sup>2</sup>	71 <sup>4</sup>	1 <sup>3</sup>	45 <sup>3</sup>	
<i>Cladonia floerkeana</i>		95 <sup>3</sup>	43 <sup>2</sup>	1 <sup>3</sup>	36 <sup>2</sup>	90 <sup>3</sup>	5 <sup>2</sup>	1 <sup>1</sup>	75 <sup>3</sup>	10 <sup>3</sup>	76 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>	57 <sup>2</sup>	83 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>	14 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>	9 <sup>3</sup>	
<i>Cladonia glauca</i>		95 <sup>3</sup>	86 <sup>2</sup>	1 <sup>3</sup>	27 <sup>2</sup>	75 <sup>2</sup>	5 <sup>2</sup>		75 <sup>3</sup>	86 <sup>3</sup>	100 <sup>3</sup>	1 <sup>4</sup>	81 <sup>2</sup>	83 <sup>4</sup>	2 <sup>3</sup>	50 <sup>2</sup>	1 <sup>3</sup>	18 <sup>2</sup>	
<i>Cladonia chlorophaea</i> s.l.		50 <sup>2</sup>	57 <sup>3</sup>	1 <sup>2</sup>	9 <sup>2</sup>	55 <sup>2</sup>	2 <sup>2</sup>		38 <sup>2</sup>	57 <sup>2</sup>	24 <sup>2</sup>		86 <sup>2</sup>	10 <sup>2</sup>	2 <sup>3</sup>	57 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>	36 <sup>2</sup>	
<i>Cladonia ramulosa</i>					45 <sup>2</sup>	29 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>		44 <sup>3</sup>	71 <sup>3</sup>	65 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>	57 <sup>3</sup>	17 <sup>1</sup>	2 <sup>3</sup>	7 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>	9 <sup>1</sup>	
<i>Cladonia bacillaris</i>		20 <sup>2</sup>	29 <sup>3</sup>	1 <sup>2</sup>		10 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>		12 <sup>2</sup>	14 <sup>2</sup>			5 <sup>1</sup>	33 <sup>2</sup>					
<i>Micarea denigrata</i>		20 <sup>2</sup>	14 <sup>2</sup>			15 <sup>2</sup>			6 <sup>1</sup>	14 <sup>2</sup>	18 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>				21 <sup>5</sup>			



Kolon	3	3f	3g	4r	4	4f	4g	4h	5	5f	5g	5gf	6	6f	6h	7	7f	8
<i>Stereocaulon condensatum</i>	30 <sup>2</sup>	.	1 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	6 <sup>2</sup>	.	6 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.	.
<i>Baeomyces rufus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>2</sup>	.	6 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.	.
<i>Baeomyces roseus</i>	.	.	.	9 <sup>2</sup> ?	10 <sup>2</sup>	.	1 <sup>3</sup>	1 <sup>2</sup>	6 <sup>1</sup>	.	6 <sup>3</sup>	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pycnothelia uliginosa</i>	.	14 <sup>3</sup>	.	.	.	.	.	.	1 <sup>2</sup>	.	1 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pycnothelia papillaria</i>	.	14 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	.	1 <sup>2</sup>	14 <sup>2</sup>	18 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.	.
<i>Baeomyces placophyllus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cladonia portentosa</i>	25 <sup>2</sup>	71 <sup>2</sup>	1 <sup>1</sup>	55 <sup>3</sup>	65 <sup>2</sup>	4 <sup>4</sup>	1 <sup>1</sup>	.	81 <sup>2</sup>	10 <sup>0</sup>	82 <sup>2</sup>	1 <sup>3</sup>	95 <sup>6</sup>	83 <sup>5</sup>	2 <sup>6</sup>	29 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>	18 <sup>6</sup>
<i>Cladonia gracilis</i>	55 <sup>3</sup>	43 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>	27 <sup>2</sup>	85 <sup>3</sup>	5 <sup>4</sup>	1 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>	69 <sup>2</sup>	57 <sup>2</sup>	76 <sup>3</sup>	1 <sup>2</sup>	100 <sup>5</sup>	83 <sup>4</sup>	3 <sup>3</sup>	29 <sup>2</sup>	.	27 <sup>3</sup>
ssp. <i>gracilis</i>	10 <sup>1</sup>	.	.	45 <sup>4</sup>	70 <sup>3</sup>	2 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>	2 <sup>3</sup>	44 <sup>2</sup>	29 <sup>1</sup>	59 <sup>2</sup>	1 <sup>1</sup>	62 <sup>5</sup>	17 <sup>1</sup>	1 <sup>3</sup>	7 <sup>3</sup>	.	27 <sup>5</sup>
<i>Cladonia mitis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cladonia uncialis</i>	.	.	.	36 <sup>2</sup>	55 <sup>4</sup>	5 <sup>6</sup>	1 <sup>3</sup>	2 <sup>3</sup>	63 <sup>2</sup>	57 <sup>3</sup>	59 <sup>3</sup>	1 <sup>2</sup>	81 <sup>4</sup>	67 <sup>3</sup>	3 <sup>3</sup>	7 <sup>2</sup>	.	27 <sup>6</sup>
ssp. <i>biuncialis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>2</sup>	43 <sup>2</sup>	24 <sup>2</sup>	.	29 <sup>6</sup>	17 <sup>2</sup>	2 <sup>2</sup>	.	.	9 <sup>3</sup>
<i>Cladonia arbuscula</i>	.	.	.	10 <sup>1</sup>	2 <sup>2</sup>	.	.	.	6 <sup>2</sup>	14 <sup>3</sup>	.	.	29 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>	.	.	.	9 <sup>1</sup>
<i>Cetraria islandica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cladonia ciliata</i> var. <i>tenuis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
diff. taxa <i>Cladonia mitis/Cladonia portentosa</i> -variant:	5	14 <sup>2</sup>	.	25 <sup>2</sup>	2 <sup>2</sup>	.	.	.	.	29 <sup>2</sup>	.	.	81 <sup>5</sup>	50 <sup>4</sup>	5 <sup>5</sup>	57 <sup>6</sup>	1 <sup>3</sup>	45 <sup>3</sup>
<i>Dicranum scoparium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	14 <sup>5</sup>	14 <sup>4</sup>	1 <sup>4</sup>	.	.	9 <sup>3</sup>
<i>Pleurozium schreberi</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	14 <sup>2</sup>	1 <sup>3</sup>	.	.	.	9 <sup>2</sup>
<i>Ptilidium ciliare</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ken- en diff. taxa <i>Nardo-Callunetea</i> , <i>Vaccinio-Genistetalia</i> , <i>Calluno-Genistion</i> :	20 <sup>2</sup>	29 <sup>2</sup>	.	27 <sup>2</sup>	30 <sup>2</sup>	1 <sup>1</sup>	.	2	69 <sup>1</sup>	29 <sup>3</sup>	53 <sup>4</sup>	1 <sup>2</sup>	48 <sup>3</sup>	100 <sup>2</sup>	2 <sup>3</sup>	14 <sup>1</sup>	.	45 <sup>5</sup>
<i>Calluna vulgaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	14 <sup>1</sup>	.	.	19 <sup>2</sup>	17 <sup>1</sup>	.	.	.	.
<i>Empetrum nigrum</i>	.	14 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	.	.	29 <sup>4</sup> ?	53 <sup>?</sup>	1 <sup>2</sup>	86 <sup>6</sup>	50 <sup>5</sup>	2 <sup>6</sup>	43 <sup>7</sup>	.	73 <sup>7</sup>
<i>Festuca ovina</i> ssp. <i>tenuifolia</i>	25 <sup>2</sup>	14 <sup>1</sup>	1 <sup>3</sup>	36 <sup>5</sup>	64 <sup>?</sup>	.	.	3 <sup>3</sup>	.	.	.	.	14 <sup>6</sup>	50 <sup>6</sup>	1 <sup>7</sup>	57 <sup>8</sup>	1 <sup>3</sup>	27 <sup>7</sup>
<i>Festuca ovina</i> ssp. <i>cinerea</i>	25 <sup>2</sup>	14 <sup>1</sup>	.	.	2 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.	1 <sup>4</sup>	57 <sup>5</sup>	2 <sup>2</sup>	2 <sup>2</sup>	57 <sup>4</sup>	.	45 <sup>5</sup>
<i>Deschampsia flexuosa</i>	5 <sup>1</sup>	.	.	9 <sup>3</sup>	40 <sup>3</sup>	1 <sup>2</sup>	.	1 <sup>1</sup>	37 <sup>2</sup>	.	41 <sup>2</sup>	1 <sup>4</sup>	24 <sup>4</sup>	.	.	.	.	9 <sup>1</sup>
<i>Hypnum jutlandicum</i>	.	14 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	.	.	14 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Danthonia decumbens</i>	5 <sup>1</sup>	.	.	9 <sup>1</sup>	5 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Kentaxa Nardo-Juncion squarrosi</i> :	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Nardus stricta</i>	.	29 <sup>3</sup>	.	18 <sup>3</sup>	10 <sup>2</sup>	.	.	.	31 <sup>3</sup>	29 <sup>5</sup>	.	.	5 <sup>1</sup>	.	.	7 <sup>4</sup>	.	.
<i>Juncus squarrosus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	31 <sup>4</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Kentaxa Ericion tetralicis</i> :	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Erica tetralix</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>3</sup>	.	6 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.	.
diff. taxa <i>Nardo-Juncion</i> en <i>Ericion</i> (Feuchte Zeiger):	.	14 <sup>3</sup>	.	.	.	.	.	.	19 <sup>2</sup>	.	6 <sup>2</sup>	.	5 <sup>3</sup>	.	.	7 <sup>3</sup>	.	.
<i>Molinia caerulea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Polytrichum commune</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.	.
var. <i>perigoniate</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.



## 1.2. Subassociatie cladonietosum

Tabel III, alle kolommen 3, 4, 5 en 6.

Differentiërende taxa ten opzichte van de vorige subassociatie: diverse licheensoorten, zoals *Cladonia diversa* (= *C. pleurota*; zie Asperges, 1985), *C. floerkeana*, *C. glauca*, *C. subulata*, *C. cervicornis* (= *C. verticillata*), *C. ramulosa* (= *C. pityrea* = *C. anomaea*), *C. strepsilis*, *C. pyxidata* var. *neglecta*, *C. coccifera* s.s., *C. zopfii* (= *C. dstricta*), *Cladina portentosa* (= *Cladonia portentosa*, = *Cladonia impexa*), *Cladina mitis* (= *Cladina mitis*), *Cladina arbuscula* (= *Cladonia arbuscula*, = *Cladonia sylvatica*), *Cetraria islandica*, *Coelocaulon aculeatum* (= *Cornicularia aculeata*) en *Coelocaulon muricatum* (= *Cornicularia muricata*).

Binnen de subassociatie *cladonietosum* worden vier varianten onderscheiden. De explosieve ontwikkeling van het neofytische mos *Campylopus introflexus* in stuifzanden maakt het mogelijk om binnen elk van de varianten een aan lichenen verarmde *Campylopus*-subvariant (Tabel III, kolommen 3f, 4f, 5f, 5gf en 6f) te onderscheiden. Welke invloed de zich nog steeds uitbreidende *Campylopus introflexus* op het verloop van de verdere vegetatie-ontwikkeling zal hebben is nog niet te overzien. Overgangen van de varianten naar het *Thero-Airion* (kolom 4h), in het bijzonder het *Airetum praecocis* (zie voor de samenstelling Krausch, 1968 en Jeckel, 1984), kunnen nabij schaapskooien en akkerranden worden aangetroffen. Vooral in opgestoven milieu kunnen, zoals onder meer door luchtfoto's aangetoond wordt, vegetaties van de subassociatie *cladonietosum* gedurende lange tijd (meer dan 50 jaar) nagenoeg onveranderd blijven

voortbestaan.

Varianten:

- Typische variant. Tabel III, kolommen 3.  
Differentiërende taxa: geen. Ten opzichte van de volgende variant echter *Cladonia subulata*.  
Voorkomen en verspreiding: een vrij algemeen voorkomende vorm op opgestoven standplaatsen met mineralogisch zeer arme, soms ook iets sterker humeuze bodem met een neiging tot vorming van een micropodsol. Verwant aan de volgende variant en vermoedelijk hieruit ontstaan door verarming van de bodem.
- Variant met *Cladonia zopfii* en *Coelocaulon aculeatum*. Tabel III, kolommen 4, 4f, 4g en 4r.  
(= *Corynephorus - Cladonia*-Gesellschaft Tobler & Mattick 1938 p.p. = *Cladonia dstricta*-Gesellschaft Tobler & Mattick 1938, = *Cornicularia tenuissima*-Gesellschaft Tobler & Mattick 1938, = *Cladonia dstricta - Cornicularia tenuissima* Ass. Langerfeldt 1939. Als licheentaxocoenose beschreven als *Cladonietum dstrictae* (Langerfeldt 1939) Klement 1955).

Differentiërende taxa ten opzichte van overige varianten: *Cladonia zopfii* en *Coelocaulon aculeatum* als dominanten. Verder met betrekkelijk lage presentie gedifferentieerd door *Carex arenaria*, *Cladonia furcata* en *Cladonia foliacea*. Ten opzichte van de vorige variant ook gedifferentieerd door *Cladonia cervicornis* subsp. *cervicornis*.

Voorkomen en verspreiding: vrij algemeen in vlak en hellend, opgestoven of overstoven milieu, maar afnemend en zich terugtrekkend naar mineralogisch wat rijker zand (verstoven stuwalmateriaal, keizand, zand van de Formatie van Peelo, rivierduinzand) met een meer of minder duidelijke ontwikkeling tot vorstvaaggrond of donkerder humeuze bovengrond. Met luxuriante ontwikkeling van de dominante lichenen alleen nog voorkomend op vrij recente, licht bezande, houtskool bevattende brandplekken. Deze vertonen hogere gehalten aan  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$  en  $PO_4^{2-}$  ionen (zie ook Christensen 1977 en Daniels 1990).

Opmerkingen: De groeivorm (waarvoor verspreiding door de wind mogelijk is), een dikke cortex, sterke groei en gemakkelijke vegetatieve vermeerdering, hebben het *Cladonia zopfii* en *Coelocaulon aculeatum* vroeger mogelijk gemaakt een retrograde of vagante vorm van de variant te ontwikkelen, die onder meer langs frequent bereden, stuivende paden en aan de voet van stuivende duinen veelvuldig werd aangetroffen. Deze vorm (Tabel III, kolom 4r), die in ons land tegenwoordig niet meer voorkomt, werd door Tobler & Mattick (1938) en Langerfeldt (1939) als licheengemeenschap opgevat. Op basis van opnamen van genoemde auteurs leert een vergelijking van deze licheengemeenschap (23 opnamen) met het *Corynephoretum cladonietosum* (13 opnamen), dat het verschil ligt in de dominantie van *Cladonia zopfii* en *Coelocaulon aculeatum* en in een verminderde presentie van kruid- en

grasachtige fanerogamen in de licheengemeenschap. Toch hebben *Corynephorus canescens* en *Polytrichum piliferum* in de laatste nog altijd een presentie van 35 resp. 87 %. *Festuca ovina* en *Hypochaeris radicata* zijn elk in 9 % van de opnamen present, terwijl *Spergula morisonii* ontbreekt. Eenzelfde trend is in Tabel III aanwezig als de retrograde vorm wordt vergeleken met de overige licheenrijke *cladonietosum*-gemeenschappen. Ook in de dominanten komt ze overeen met de licheengemeenschap, die later door Klement (1955) als *Cladonietum dstrictae* is beschreven.

Een krachtige groei van lichenen als op overzande brandplekken is vroeger blijkens herbarium-materiaal vrij normaal geweest. Dit demonstreert de tegenwoordig verminderde vitaliteit van lichenen, die toe te schrijven is aan luchtverontreiniging. Men kan zich hierbij afvragen, welk effect het vroeger periodiek afbranden van heide en stuifzandvegetatie op lichenrijke *Corynephoretum*-vegetaties heeft gehad, alsmede of en in hoeverre het huidige negatieve effect van luchtverontreiniging op de ontwikkeling van lichenen kan worden ondervangen door oppervlakkig branden.

- Variant met *Cladonia strepsilis*. Tabel III, kolommen 5. Differentiërende taxa ten opzichte van de overige varianten: *Cladonia strepsilis* (als dominant taxon), *Calluna vulgaris*, *Micarea leprosula*, *Coelocaulon muricatum*, *Cladonia crispata* var. *cetrariiformis*, *Cladonia cervicornis* subsp. *pulvinata* (= *Cladonia rap-*

*pil*) (de laatste twee zwak), *Cladonia coccifera*, *Cladonia pyxidata* var. *neglecta* en *Campylopus flexuosus*.

Voorkomen en verspreiding: in vlakke uitstuivingen en uitgestoven laagten op zwak lemig tot lemig, fijn tot matig grof zand (oud dekzand, keizand, stuwwal materiaal en grindhoudend fluvio-glaciaal zand), met vaak enig of veel grind, vuursteen of keitjes aan de oppervlakte, het zogenaamde keienvloertje. Deze soortenrijke variant neemt af en komt in veel stuifzandterreinen in gedegradeerde vorm voor. In Noorddrentse stuifzanden nog het best ontwikkeld; op de Veluwe vaak alleen nog aanwezig aan bosranden in de beschutting van dennen. In de successie opgevolgd door vegetaties van de *Baeomyces-Calluna*-gemeenschap (zie onder).

Opmerkingen: Het *Lecideetum crustulatae* Klement 1955 is een saxicoool licheensynusium. De soorten kunnen de uit het zand vrijgekomen kleine grindjes, grof grind, vuursteen en granietkeitjes al na enkele jaren overgroeien; keienvloertjes in uitstuivingen vormen de favoriete standplaats. Het grote aantal opnamen met vertegenwoordigers van dit synusium (Tabel III, vergelijk de kolommen 3g, 4g en 5f met kolom 5g) geeft de voorkeur van de *Cladonia strepsilis*-variant voor uitgestoven milieu duidelijk aan. Net als *Cladonia strepsilis* zijn ook veel saxicole lichenen nogal gevoelig voor luchtverontreiniging, waardoor de soortensamenstelling van de *Cladonia strepsilis* variant en *Lecideetum crustulatae* naar het zuiden toe verarmt. In Utrechtse en Zuidwestveluwe stuifzanden lijken daarentegen *Racomitri-*

*um canescens* en *Racomitrium lanuginosum* tegenwoordig toe te nemen; deze worden plaatselijk vooral in een verarmde vorm van de variant aange troffen.

- Variant met *Cladina mitis* en *Cladina portentosa* (Tabel III, kolommen 6). (= *Corynephoretum cladonietosum* Tx (1928) 1937, = *Corynephorus-Cladonia* Gesellschaft Tobler & Mattick 1938 p.p., = *Cladonia mitis* Assoziation Langerfeldt 1939). Als licheen-taxocoenose beschreven als *Cladonietum mitis* (Krieger 1937) *atlanticum* Klement 1955 p.p.

Differentiërende taxa ten opzichte van de varianten van de subassociatie *cladonietosum*: *Cladina mitis* (= *Cladonia mitis*), *Cladina portentosa* (= *Cladonia impexa*, = *Cladonia portentosa*), *Cladina arbuscula* (= *Cladonia sylvatica*, = *Cladonia arbuscula*) en *Cladonia uncialis* als (co)dominanten; verder *Dicranum scoparium*, *Hypnum jutlandicum*, *Cetraria islandica* en vermoedelijk *Cladina (Cladonia) ciliata* var. *tenuis*.

Voorkomen en verspreiding: Op humeus, veelal met (naalden)strooisel of een dunne humuslaag afgedekt zand. Tegenwoordig nog maar sporadisch voorkomend: aan bosranden op beschutte, microklimatologisch gunstige plekken met frequente dauwvorming; hier eindstadium van het *Spergulo-Corynephoretum*. Verder gedurende een beperkt aantal jaren luxuriant voorkomend op niet te oude, overzande en houtskool bevattende brandplekken. Opmerkingen: Wegens het tot bosranden beperkte voorkomen wordt de va-

riant sterker dan de andere licheenrijke varianten tegenwoordig bedreigd door de massale ontwikkeling van de alg *Palmogloea protuberans* (= *Gloeocystis vesiculosa*) in herfst en winter, die de lichenen doet stikken.

De *Cladina mitis*-*C. portentosa*-variant van het *Spergulo-Corynephoretum* geeft eveneens een verminderde presentie van fanerogame kentaxa van *Koelerio-Corynephoretea* en *Corynephoretalia* te zien. Overeenkomstige gemeenschappen zijn door Tobler & Mattick en Langerfeldt weer als licheengemeenschap opgevat en door Klement ondergebracht in het *Cladonietum mitis*. De opmerking van Barkman (1968), dat de laatste associatie niets met het (*Spergulo*-)*Corynephoretum* te maken heeft, is in zoverre juist dat het zwaartepunt ervan in heide- en vooral in het *Dicrano-Pinion* ligt. Het voorkomen van de variant aan bosranden sluit hierbij aan. De variant wijkt echter door de hoge presentie (ten dele ook hoge bedekking) van *Cladonia zopfii* en de geringe aanwezigheid van *Cladina arbuscula* en *Cladina ciliata* var. *tenuis* af van het *Cladonietum mitis*, dat vroeger bij ons in naaldbossen voorkwam.

## 2. Gemeenschap van *Festuca ovina* s.l.

Tabel III, kolommen 7.

Dominante taxa: *Festuca ovina* subsp. *cinerea* of *Festuca ovina* subsp. *tenuifolia*, soms ook *Agrostis vinealis*, *Deschampsia flexuosa* en in de moslaag *Dicranum scoparium*.

Voorkomen en verspreiding: veel voorkomend aan bosranden en andere beschutte plaatsen, maar ook op afgestoven vlakten

(cf. Stoutjesdijk, 1959).

Opmerkingen: naast eindstadium van het *Spergulo-Corynephoretum* is deze soortenarme gemeenschap in de hier gepresenteerde vorm tevens een overgang naar floristisch moeilijk te karakteriseren, grazige dominantie-gemeenschappen, die aansluiten bij het *Nardo-Galion*. Afhankelijk van omgrenzing en definitie, die men aan *Spergulo-Corynephoretum* en *Corynephorion* geeft valt te overwegen de *Festuca ovina*-gemeenschap met de *Cladonia portentosa/mitis*-variant van de subassociatie *cladonietosum* in één subassociatie *festucetosum* onder te brengen, die dan de late stadia omvat.

Een wat betreft samenstelling en successtadium vergelijkbaar type is de *Festuca lemanii* (= *Festuca ovina* subsp. *cinerea*) - en *Festuca tenuifolia* Gesellschaft van Jeckel (1984), die als fragmentgemeenschappen in het *Armerion elongatae* worden opgenomen, maar floristisch ook aansluiten bij het *Thero-Airion*. Een studie aan de hand van permanente kwadraten (Daniels 1990), laat zien, dat vegetaties van de *Festuca ovina*-gemeenschap over een periode van acht jaar maar weinig veranderen.

## 3. Gemeenschap van *Aira praecox* en *Hieracium pilosella*

Tabel III, kolom 8.

Ken- en differentiërende taxa: *Aira praecox*, *Hieracium pilosella*, *Ceratodon purpureus* en andere *Festuco-Sedetalia*- en *Thero-Airion*-soorten.

Voorkomen en verspreiding: op zwak gestoord en door menselijke invloed of door schapen of konijnen tevens licht verrijkt en wat humeuzer geworden, vastgelegd stuifzand. Vrijwel uitsluitend aangetrof-



fen in overgangen van stuifzand naar akkers en weilanden en langs paden.

Opmerkingen: Het aandeel van ken- en differentiërende taxa van het *Thero-Airion* en de *Festuco-Sedetalia* geeft aan, dat de gemeenschap niet tot het *Spergulo-Corynephorum* behoort. Zij is een verarmde vorm van het *Festuco-Thymetum serpylli* (subassociatie *rumicetosum acetosellae*). Ook in deze gemeenschap kan onderscheid gemaakt worden in een betrekkelijk licheen-arme vorm en een vorm met een duidelijke inslag van het *Cladonietum mitis*. Door het beperkte aantal opnamen zijn deze varianten niet afzonderlijk in de tabel weergegeven.

**Vegetatietypen van de *Juncus squarrosus*-serie mesoserie, Tabel IV.**

Vegetaties van de *Juncus squarrosus*-serie komen voor in diepere, 's winters periodiek natte of geïnundeerde uitstuivingen. Ook hier kan een tweedeling in pioniergemeenschappen en latere, licheenrijke gemeenschappen worden gemaakt. De pioniervegetaties verschillen nog maar weinig van het *Spergulo-Corynephorum typicum*, maar door vestiging van heidesoorten als *Calluna vulgaris* wijken de latere stadia fysiognomisch en floristisch hiervan duidelijk af. Zoals ook blijkt uit luchtfoto's, verloopt de successie in diepere uitstuivingen aanzienlijk sneller dan in opgestoven milieu. De gemeenschappen van de *Juncus squarrosus*-serie hebben syntaxonomisch gezien een gemengd karakter, zodat de onderscheiden gemeenschappen moeilijk in het bestaande classificatiesysteem kunnen worden ingepast (zie discussie).

#### 4. Rompgemeenschap van *Juncus squarrosus*

Tabel IV, kolommen 9.

Deze omvat vroege, aan de hierna volgende gemeenschappen voorafgaande, ten dele ook door op- en overstuiving verloren gegane latere fasen zonder eigen kenmerkende soorten.

Varianten:

- *Typische*-variant (*Juncus squarrosus*-sociatie), zonder of met beginnende ontwikkeling van een moslaag (kolom 9.1).
- *Polytrichum piliferum*-variant (*Juncus squarrosus* - *Polytrichum piliferum*-sociatie), met moslaag (kolom 9.2).  
Voorkomen en verspreiding van beide varianten: in diepere uitstuivingen, soms ook op overstoven podzolbodems; plaatselijk voorkomend in stuifzanden van Noord-Nederland, Veluwe en Noord-Brabant.  
Opmerking: Eventueel kunnen de varianten van de rompgemeenschap als subvariant met *Juncus squarrosus* worden ondergebracht bij de varianten van de subassociatie *typicum* van het *Spergulo-Corynephorum*.

#### 5. *Oligotrichum hercynicum*-*Juncus squarrosus*-gemeenschap

Tabel IV, kolommen 10.

"Association pionnière à *Oligotrichum hercynicum* Barkman 1973) = *Dicranellae heteromallae* - *Oligotrichetum hercynici* Schumacker et al. (1980).

Kentaxon: *Oligotrichum hercynicum*. Differentiërende taxa ten opzichte van de

vorige en volgende gemeenschappen:  
*Juncus bulbosus* en *Dicranella species*.

Opmerkingen: zowel *Dicranella cerviculata* als (vaker) *Dicranella heteromalla* werden met zekerheid in de proefvlakken aangetroffen; het merendeel van de voorkomende planten is echter vegetatief en daardoor niet op soortsniveau op naam te brengen.

De gemeenschap komt meestal maar met geringe oppervlakten voor (enkele m<sup>2</sup> tot zelden enige honderden m<sup>2</sup>) en is afhankelijk van enige aan- of overstuiving.

Naast het voorkomen op vlakke bodems werd *Oligotrichum* plaatselijk ook waargenomen op vrij jonge greppelwanden. Opnamen van dit *Oligotrichum-synusium* (zie Bakker & Touw 1963) zijn niet in de synoptische tabel opgenomen. Deze sluiten aan bij de *Agrostis*-variant en bij de typische variant (zie onder), maar wijken af door een grotere verscheidenheid aan levermossen en een kleiner aantal hogere planten.

#### Varianten:

- Variant met *Corynephorus canescens* (kolom 10.1).

Differentiërend taxon: *Corynephorus canescens*.

Voorkomen: in relatief droog, stuiwend milieu; in jonge, nog stuivende laagten en overstuivingen met een ondoorlatende laag (podzol, B-horizont of ijzerhoudende bandjes/fibers) aan of vrij dicht aan de oppervlakte.

- Variant met *Agrostis capillaris* (kolommen 10.2).

Differentiërende taxa: *Agrostis capillaris*, *Festuca ovina* subsp. *tenuifolia* en

*Potentilla erecta* (zwak).

Voorkomen: op geploegde of gefreesde randen van zandwegen in voormalig stuifzandgebied (o.a. Staatsbossen in Drenthe) of lemige padranden (Zuidoost-Veluwe, lössleem) en hier na enige jaren overgaand in heischrale grasland-vegetatie (*Pedicularium sylvaticae* = *Nardo-Gentianetum*) of *Festuco-Thymetum*-vegetatie. Begroeiingen met inslag van het *Thero-Airion* (kolom 10.2h) komen voor.

- Typische variant (kolom 10.3).

Differentiërende taxa: ten opzichte van de eerste variant *Juncus bulbosus*, overigens geen.

Voorkomen: in periodiek natte tot geïnundeerde uitstuivingen op zwak lemmig - (oud dekzand) tot leemhoudend zand; ook aan randen van in stuifzand uitgegraven recreatieplassen. Deze variant gaat bij uitblijven van zandverplaatsing vrij snel over in de *Micarea peliocarpa*-variant van de navolgende gemeenschap. Aanwezigheid van levermossen als *Cephaloziella rubella*, *Gymnocolea inflata* en *Lophozia capitata* geeft de aanzet tot deze ontwikkeling aan.

Verspreiding van de gemeenschap: een vermoedelijk boreaal-montane pioniergemeenschap, die vooral in de stuifzandgebieden van het westen en zuidwesten van het Drentse district lokaal voorkomt (zie Tabel I). Verder komt deze gemeenschap sporadisch voor in het noordwestelijk deel (Hulsthorsterzand) en het zuidoostelijk deel van de Veluwe (zie voor beide gebieden: Bakker & Touw 1963; Touw 1969b) en Noord-Brabant (Drunense Duinen, zie Sollman 1969). Wat het buitenland betreft komt de gemeen-

Kolom	91	92	101	102	102h	103	111n	111	112	113	113l	113h
aantal opnamen	16	11	12	11	3	23	7	7	16	17	16	2
<u>Kentaxa Koelerio-Corynephoretea:</u>												
Corynephorus canescens	63 <sup>4</sup>	64 <sup>3</sup>	83 <sup>2</sup>	.	3 <sup>2</sup>	.	14 <sup>2</sup>	57 <sup>2</sup>	19 <sup>1</sup>	24 <sup>2</sup>	60 <sup>2</sup>	2 <sup>3</sup>
Agrostis vinealis	75 <sup>3</sup>	100 <sup>3</sup>	67 <sup>3</sup>	82 <sup>5</sup>	5 <sup>5</sup>	91 <sup>4</sup>	71 <sup>2</sup>	71 <sup>3</sup>	100 <sup>3</sup>	100 <sup>3</sup>	100 <sup>3</sup>	2 <sup>5</sup>
Polytrichum piliferum	31 <sup>4</sup>	100 <sup>7</sup>	83 <sup>6</sup>	73 <sup>4</sup>	2 <sup>5</sup>	65 <sup>4</sup>	100 <sup>7</sup>	100 <sup>6</sup>	100 <sup>7</sup>	100 <sup>6</sup>	100 <sup>7</sup>	2 <sup>7</sup>
Carex arenaria (zie onder)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cladonia furcata (zie onder)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cladonia foliacea (zie onder)	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>2</sup>	24 <sup>2</sup>	.	2 <sup>3</sup>
Ceratodon purpureus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>Kentaxa Festuco-Sedetalia/Thero-Airion:</u>												
Aira praecox	.	.	.	.	3 <sup>3</sup>	.	.	.	.	.	.	2 <sup>3</sup>
Teesdalia nudicaulis	.	.	.	.	1 <sup>4</sup>	.	.	.	.	.	6 <sup>1</sup>	2 <sup>2</sup>
Filago minima	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2 <sup>3</sup>
Jasione montana	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>1</sup>	12 <sup>2</sup>	33 <sup>2</sup>	2 <sup>2</sup>
Ornithopus perpusillus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2 <sup>2</sup>
<u>diff. taxa Festuco-Thymetum:</u>												
Hieracium pilosella	6 <sup>1</sup>	55 <sup>2</sup>	.	36 <sup>2</sup>	.	30 <sup>1</sup>	43 <sup>2</sup>	29 <sup>2</sup>	31 <sup>1</sup>	6 <sup>2</sup>	13 <sup>2</sup>	2 <sup>4</sup>
Hypochoeris radicata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	59 <sup>2</sup>	67 <sup>2</sup>	1 <sup>3</sup>
<u>Kentaxa Spergulo-Corynephoretum:</u>												
Spargula morisonii	25 <sup>2</sup>	36 <sup>2</sup>	42 <sup>2</sup>	9 <sup>2</sup>	.	.	.	14 <sup>2</sup>	6 <sup>1</sup>	6 <sup>2</sup>	40 <sup>2</sup>	.
Stereocaulon condensatum (zie onder)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cladonia zopfii (zie onder)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cladonia strepsilis (zie onder)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cladonia pyxidata var. neglecta (zie onder)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cetraria islandica (zie onder)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>diff. taxon subass. typicum, Ammophila-subvariant:</u>												
Ammophila arenaria	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>1</sup>	.
<u>diff. taxa subass. cladonietosum (zie tekst)</u>												
Cladonia diversa	.	.	.	.	.	.	57 <sup>3</sup>	71 <sup>2</sup>	100 <sup>4</sup>	100 <sup>5</sup>	100 <sup>5</sup>	2 <sup>4</sup>
Cladonia floerkeana	.	.	.	.	.	.	29 <sup>2</sup>	57 <sup>2</sup>	100 <sup>3</sup>	100 <sup>3</sup>	100 <sup>3</sup>	1 <sup>2</sup>
Cladonia glauca	.	.	.	.	.	4 <sup>1</sup>	.	.	94 <sup>2</sup>	65 <sup>3</sup>	100 <sup>3</sup>	1 <sup>2</sup>
Cladonia chlorophaea s.l.	.	.	.	.	.	4 <sup>1</sup>	14 <sup>2</sup>	.	88 <sup>2</sup>	88 <sup>3</sup>	93 <sup>3</sup>	1 <sup>2</sup>
Cladonia ramulosa	.	.	.	.	.	.	.	.	13 <sup>2</sup>	41 <sup>2</sup>	93 <sup>2</sup>	1 <sup>3</sup>



KoLom	91	92	101	102	102h	103	111n	111	112	113	113L	113h
Porpidia soredizodes	.	.	.	.	.	.	.	.	.	35 <sup>2</sup>	6 <sup>1</sup>	.
Lecidea fuscoatra var. grisella	.	.	.	.	.	.	.	14 <sup>1</sup>	.	6 <sup>2</sup>	6 <sup>1</sup>	.
Porpidia macrocarpa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	23 <sup>1</sup>	.	.
Baeomyces rufus fo. rupestris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	18 <sup>1</sup>	.	.
<u>Ken- en diff. taxa Baeomycion rosei/Stereocaulatum condensati Klement 155:</u>												
Zygozonium ericetorum <sup>1</sup>	.	91 <sup>6</sup>	75 <sup>3</sup>	91 <sup>3</sup>	2 <sup>5</sup>	100 <sup>8</sup>	86 <sup>7</sup>	86 <sup>7</sup>	94 <sup>7</sup>	94 <sup>6</sup>	100 <sup>5</sup>	2 <sup>5</sup>
Stereocaulon condensatum	.	91 <sup>1</sup>	.	.	.	.	14 <sup>1</sup>	86 <sup>3</sup>	.	29 <sup>2</sup>	27 <sup>2</sup>	.
Baeomyces rufus	.	18 <sup>2</sup>	.	18 <sup>2</sup>	.	.	100 <sup>7</sup>	100 <sup>6</sup>	81 <sup>2</sup>	71 <sup>3</sup>	53 <sup>2</sup>	.
Baeomyces roseus	.	.	.	.	.	.	29 <sup>2</sup>	86 <sup>6</sup>	25 <sup>1</sup>	47 <sup>2</sup>	6 <sup>2</sup>	.
Placynthiella uliginosa	.	.	.	.	.	.	57 <sup>4</sup>	71 <sup>3</sup>	31 <sup>3</sup>	24 <sup>3</sup>	31 <sup>4</sup>	.
Pycnothelia papillaria	.	.	.	.	.	.	.	86 <sup>2</sup>	.	41 <sup>2</sup>	13 <sup>2</sup>	.
Baeomyces placophyllus	.	.	.	.	.	.	.	14 <sup>2</sup>	.	6 <sup>1</sup>	.	.
Cladonia portentosa	.	.	.	.	.	4 <sup>1</sup>	63 <sup>2</sup>	.	.	88 <sup>4</sup>	87 <sup>4</sup>	1 <sup>5</sup>
Cladonia gracilis	.	.	.	.	.	.	50 <sup>2</sup>	.	.	71 <sup>2</sup>	73 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>
ssp. gracilis	.	.	.	.	.	.	6 <sup>1</sup>	14 <sup>2</sup>	.	35 <sup>3</sup>	27 <sup>2</sup>	.
Cladonia mitis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cladonia uncialis	.	.	.	.	.	.	6 <sup>1</sup>	.	.	41 <sup>2</sup>	60 <sup>2</sup>	1 <sup>4</sup>
ssp. biuncialis	.	.	.	.	.	.	6 <sup>1</sup>	.	.	24 <sup>2</sup>	27 <sup>2</sup>	1 <sup>3</sup>
Cladonia arbuscula	.	.	.	.	.	.	.	14 <sup>2</sup>	.	.	.	.
Cetraria islandica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cladonia ciliata var. tenuis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>diff. taxa Cladonia mitis/Cladonia portentosa-variant:</u>												
Dicranum scoparium	.	.	.	9 <sup>3</sup>	1 <sup>2</sup>	4 <sup>1</sup>	.	.	25 <sup>2</sup>	59 <sup>3</sup>	93 <sup>4</sup>	1 <sup>2</sup>
Pleurozium schreberi	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	27 <sup>2</sup>	.
<u>Ken- en diff. taxa Nardo-Callunetea, Vaccinio-Genistetalia, Calluno-Genestition:</u>												
Calluna vulgaris	25 <sup>4</sup>	64 <sup>3</sup>	58 <sup>4</sup>	82 <sup>3</sup>	2 <sup>2</sup>	74 <sup>4</sup>	100 <sup>6</sup>	100 <sup>5</sup>	100 <sup>8</sup>	100 <sup>8</sup>	100 <sup>8</sup>	2 <sup>6</sup>
Empetrum nigrum	.	18 <sup>1</sup>	.	18 <sup>2</sup>	.	13 <sup>1</sup>	29 <sup>2</sup>	.	56 <sup>2</sup>	24 <sup>2</sup>	60 <sup>3</sup>	.
Festuca ovina ssp. tenuifolia	6 <sup>2</sup>	9 <sup>1</sup>	8 <sup>1</sup>	100 <sup>3</sup>	2 <sup>3</sup>	13 <sup>4</sup>	43 <sup>2</sup>	43 <sup>2</sup>	75 <sup>2</sup>	76 <sup>3</sup>	93 <sup>4</sup>	2 <sup>5</sup>
Festuca ovina ssp. cinerea	13 <sup>2</sup>	9 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	14 <sup>2</sup>	.	6 <sup>1</sup>	6 <sup>2</sup>	.
Deschampsia flexuosa	25 <sup>3</sup>	18 <sup>2</sup>	25 <sup>2</sup>	27 <sup>4</sup>	.	13 <sup>4</sup>	.	29 <sup>3</sup>	.	82 <sup>3</sup>	60 <sup>4</sup>	2 <sup>3</sup>
Hypnum jutlandicum	.	.	.	27 <sup>2</sup>	.	4 <sup>2</sup>	.	14 <sup>1</sup>	13 <sup>3</sup>	29 <sup>4</sup>	93 <sup>5</sup>	.
Danthonia decumbens	.	9 <sup>1</sup>	.	4 <sup>2</sup>	.	4 <sup>2</sup>	.	.	.	6 <sup>1</sup>	6 <sup>1</sup>	.
Potentilla erecta	.	.	.	45 <sup>2</sup>	.	4 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.

<i>Carex pilulifera</i>	.	.	.	18 <sup>2</sup>	.	.	.	.	6 <sup>2</sup>	18 <sup>2</sup>	13 <sup>2</sup>	1 <sup>1</sup>
<i>Genista pilosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12 <sup>2</sup>	13 <sup>1</sup>	.
<i>Genista anglica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>2</sup>	.	.
<u>Kentaxa Nardo-Juncion squarrosi:</u>												
<i>Nardus stricta</i>	25 <sup>3</sup>	27 <sup>5</sup>	17 <sup>2</sup>	45 <sup>5</sup>	.	39 <sup>2</sup>	29 <sup>6</sup>	14 <sup>1</sup>	63 <sup>2</sup>	71 <sup>2</sup>	73 <sup>5</sup>	2 <sup>3</sup>
<i>Juncus squarrosus</i>	100 <sup>5</sup>	100 <sup>5</sup>	92 <sup>3</sup>	82 <sup>5</sup>	2 <sup>2</sup>	92 <sup>6</sup>	71 <sup>4</sup>	43 <sup>3</sup>	100 <sup>5</sup>	53 <sup>3</sup>	80 <sup>4</sup>	.
<i>Galium saxatile</i>	.	.	.	27 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>	.	.	.	.	6 <sup>1</sup>	.	1 <sup>2</sup>
<i>Polygala serpyllifolia</i>	.	.	.	18 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>Kentaxa Ericion tetralicis:</u>												
<i>Erica tetralix</i>	6 <sup>2</sup>	18 <sup>2</sup>	.	64 <sup>2</sup>	1 <sup>1</sup>	43 <sup>3</sup>	43 <sup>2</sup>	43 <sup>2</sup>	69 <sup>4</sup>	59 <sup>4</sup>	47 <sup>4</sup>	1 <sup>1</sup>
<i>Gymnocolea inflata</i>	.	.	.	.	.	9 <sup>2</sup>	.	14 <sup>2</sup>	88 <sup>5</sup>	59 <sup>5</sup>	67 <sup>4</sup>	1 <sup>3</sup>
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>2</sup>	.	.
<u>Diff. taxa Nardo-Juncion en Ericion (Feuchte Zeiger):</u>												
<i>Molinia caerulea</i>	19 <sup>4</sup>	27 <sup>3</sup>	25 <sup>3</sup>	55 <sup>3</sup>	.	61 <sup>4</sup>	29 <sup>2</sup>	29 <sup>1</sup>	69 <sup>2</sup>	41 <sup>2</sup>	67 <sup>2</sup>	.
<i>Polytrichum commune</i>	6 <sup>4</sup>	55 <sup>5</sup>	25 <sup>3</sup>	64 <sup>3</sup>	1 <sup>3</sup>	74 <sup>5</sup>	43 <sup>5</sup>	43 <sup>5</sup>	94 <sup>5</sup>	76 <sup>4</sup>	80 <sup>4</sup>	.
<i>Salix repens</i> s.l.	.	27 <sup>2</sup>	.	.	.	26 <sup>2</sup>	43 <sup>2</sup>	14 <sup>1</sup>	63 <sup>2</sup>	18 <sup>2</sup>	.	1 <sup>5</sup>
<u>Ken- en diff. taxa Oligotrichum-Juncus squarrosus-gem.:</u>												
<i>Oligotrichum hercynicum</i>	.	.	.	100 <sup>6</sup>	3 <sup>7</sup>	91 <sup>6</sup>	.	.	.	.	.	.
<i>Dicranella spec.</i>	.	.	.	64 <sup>4</sup>	2 <sup>2</sup>	74 <sup>5</sup>	.	14 <sup>2</sup>	13 <sup>3</sup>	.	.	.
<i>Juncus bulbosus</i>	.	.	.	27 <sup>2</sup>	.	57 <sup>2</sup>	.	.	13 <sup>2</sup>	.	.	.
<u>diff. taxon Agrostis capillaris-variant:</u>												
<i>Agrostis capillaris</i>	38 <sup>5</sup>	.	17 <sup>2</sup>	100 <sup>4</sup>	3 <sup>5</sup>	9 <sup>2</sup>	.	.	.	6 <sup>1</sup>	6 <sup>1</sup>	.
<u>Ken- en diff. taxa Baomyces-Calluna vulgaris-gem.:</u>												
<i>Isopaches bicrenatus</i>	.	.	.	9 <sup>2</sup>	.	4 <sup>1</sup>	.	14 <sup>2</sup>	94 <sup>3</sup>	76 <sup>4</sup>	47 <sup>2</sup>	2 <sup>3</sup>
<i>Cladonia fragilissima</i>	.	.	.	.	.	9 <sup>2</sup>	14 <sup>4</sup>	14 <sup>2</sup>	100 <sup>3</sup>	100 <sup>4</sup>	93 <sup>3</sup>	2 <sup>2</sup>
<i>Nardia scalaris</i>	.	.	.	27 <sup>2</sup>	1 <sup>5</sup>	13 <sup>4</sup>	.	.	44 <sup>2</sup>	35 <sup>3</sup>	.	.
<i>Micarea lignaria</i>	.	.	.	.	.	.	14 <sup>3</sup>	14 <sup>2</sup>	88 <sup>3</sup>	71 <sup>3</sup>	40 <sup>2</sup>	.
<i>Cephalozia rubella</i>	.	.	.	.	.	26 <sup>3</sup>	29 <sup>3</sup>	.	68 <sup>3</sup>	41 <sup>3</sup>	31 <sup>2</sup>	.
<i>Lophozia ventricosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	50 <sup>2</sup>	24 <sup>2</sup>	31 <sup>2</sup>	.
<i>Cladonia squamosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
var. <i>squamosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	38 <sup>2</sup>	18 <sup>2</sup>	19 <sup>2</sup>	1 <sup>5</sup>
<i>Scapania compacta</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>3</sup>	18 <sup>5</sup>	6 <sup>2</sup>	.

Kolom	91	92	101	102	102h	103	111n	111	112	113	113L	113h
Micarea metlaena	.	.	.	.	.	.	.	.	13 <sup>2</sup>	6 <sup>2</sup>	.	.
<u>Diff. taxa Micarea peliocarpa-variant:</u>												
Diplophyllum obtusifolium	.	.	.	.	.	4 <sup>1</sup>	14 <sup>2</sup>	.	44 <sup>2</sup>	18 <sup>2</sup>	.	.
Micarea peliocarpa	.	.	.	.	.	.	.	.	100 <sup>2</sup>	18 <sup>2</sup>	.	.
Salix repens (zie boven)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>Overige soorten:</u>												
Pinus sylvestris	19 <sup>1</sup>	18 <sup>1</sup>	17 <sup>2</sup>	45 <sup>1</sup>	2 <sup>1</sup>	43 <sup>2</sup>	14 <sup>2</sup>	14 <sup>1</sup>	50 <sup>1</sup>	59 <sup>2</sup>	56 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>
Pohlia nutans	.	9 <sup>2</sup>	25 <sup>5</sup>	82 <sup>3</sup>	2 <sup>5</sup>	61 <sup>4</sup>	29 <sup>4</sup>	57 <sup>5</sup>	94 <sup>5</sup>	100 <sup>6</sup>	94 <sup>6</sup>	2 <sup>7</sup>
Rumex acetosella	.	.	17 <sup>2</sup>	18 <sup>2</sup>	3 <sup>4</sup>	9 <sup>1</sup>	.	.	44 <sup>2</sup>	65 <sup>2</sup>	87 <sup>2</sup>	2 <sup>3</sup>
Betula pubescens	.	18 <sup>2</sup>	.	64 <sup>2</sup>	1 <sup>2</sup>	61 <sup>2</sup>	43 <sup>2</sup>	14 <sup>1</sup>	56 <sup>2</sup>	24 <sup>1</sup>	25 <sup>1</sup>	1 <sup>1</sup>
Placynthiella icmalea	.	.	.	.	.	.	.	14 <sup>1</sup>	13 <sup>1</sup>	18 <sup>2</sup>	69 <sup>2</sup>	.
Trapeliopsis granulosa	.	.	.	.	.	4 <sup>2</sup>	.	29 <sup>2</sup>	19 <sup>1</sup>	24 <sup>2</sup>	44 <sup>2</sup>	.
Carex trinervis	.	9 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	6 <sup>3</sup>	.	.	.	.
Placynthiella oligotropha	.	.	.	.	.	4 <sup>2</sup> ?	29 <sup>2</sup>	29 <sup>3</sup>	6 <sup>1</sup>	.	25 <sup>1</sup>	.
Cephaloziella divaricata	.	.	.	.	.	.	.	43 <sup>2</sup>	?	?	?	.
Campylopus pyriformis	.	.	.	.	.	.	.	.	13 <sup>2</sup>	12 <sup>2</sup>	60 <sup>3</sup>	.
Micarea prasina	.	.	.	.	.	.	.	.	25 <sup>2</sup>	18 <sup>2</sup>	25 <sup>2</sup>	.
Micrea nitschkeana	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>1</sup>	6 <sup>1</sup>	6 <sup>2</sup>	.
Cladonia cf. phyllophora	.	.	.	.	.	.	.	.	?	?	?	.
Hypnum cupressiforme	.	.	.	.	.	.	.	.	?	?	?	2 <sup>4</sup>
Frangula alnus	.	.	.	18 <sup>1</sup>	2 <sup>2</sup>	9 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.
Quercus robur	6 <sup>1</sup>	.	.	.	.	9 <sup>1</sup>	.	.	13 <sup>1</sup>	6 <sup>1</sup>	.	.
Prunus serotina	.	.	.	.	.	9 <sup>2</sup>	.	.	13 <sup>1</sup>	6 <sup>1</sup>	25 <sup>1</sup>	.
Luzula campestris	.	.	.	9 <sup>3</sup>	1 <sup>5</sup>	13 <sup>1</sup>	.	.	19 <sup>1</sup>	6 <sup>1</sup>	13 <sup>1</sup>	1 <sup>2</sup>
Juncus effusus	6 <sup>2</sup>	.	.	27 <sup>2</sup>	2 <sup>2</sup>	17 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	1 <sup>2</sup>
Salix aurita	.	6 <sup>2</sup>	.	18 <sup>1</sup>	3 <sup>5</sup>	35 <sup>2</sup>	.	.	13 <sup>1</sup>	.	.	.
Atrichum undulatum	.	.	.	9 <sup>3</sup>	.	4 <sup>2</sup>	.	.	.	.	.	.
Scapania nemorea	.	.	.	.	.	.	.	.	13 <sup>2</sup>	12 <sup>2</sup>	12 <sup>4</sup>	.
Lophocolea heterophylla	.	.	.	.	.	.	.	.	6 <sup>2</sup>	6 <sup>2</sup>	6 <sup>2</sup>	.
Juniperus communis	.	.	.	.	.	4 <sup>1</sup>	.	.	.	6 <sup>1</sup>	25 <sup>1</sup>	.

Addenda: Agrostis stolonifera, kolom 10.2: 18<sup>1</sup>; Anthoxanthum odoratum, kolom 10.2: 27<sup>2</sup>; Barbilophozia hatcheri, kolom 11.3L: 6<sup>2</sup>; Barbilophozia kunzeana, kolom 11.3L: 6<sup>2</sup>; Betula pendula, kolom 101: 8<sup>1</sup>, kolom 11.3: 18<sup>1</sup>; Bryum spec. kolom 10.2h: 1<sup>1</sup>, kolom 103: 4<sup>2</sup>; Campanula rotundifolia, kolom 11.3h: 1<sup>2</sup>; Cladonia fimbriata, kolom 11.2: 6<sup>1</sup>;

*Cladonia scabriuscula*, kolom 11.3h: 1<sup>2</sup>; *Cytisus scoparius*, kolom 11.3l: 6<sup>1</sup>; *Drosera rotundifolia*, kolom 10.3: 4<sup>1</sup>;  
*Fossombronina foveolata*, kolom 10.3: 9<sup>2</sup>; *Gnaphalium sylvaticum*, kolom 10.2: 9<sup>2</sup>; *Hieracium laevigatum*, kolom 10.2:  
 18<sup>1</sup>; *Hieracium umbellatum*, kolom 11.3: 6<sup>2</sup>, kolom 11.3l: 25<sup>1</sup>; *Holcus lanatus*, kolom 10.2: 18<sup>2</sup>, kolom 10.2h: 2<sup>4</sup>;  
*Hypogymnia phy-sodes*, kolom 11.3: 6<sup>2</sup>, kolom 11.3l: 6<sup>1</sup>; *Illecebrum verticillatum*, kolom 10.3: 4<sup>2</sup>; *Leucobryum*  
*glaucum*, kolom 11.3: 6<sup>1</sup>; *Lophozia capitata*, kolom 10.3: 17<sup>2</sup>; *Lycopodium inundatum*, kolom 10.3: 4<sup>2</sup>; *Pellia*  
*epiphylla*, kolom 10.2h: 1<sup>3</sup>; *Polytrichum juniperinum*, kolom 10.2: 9<sup>2</sup>, kolom 10.2h: 2<sup>2</sup>; *Pseudotsuga menziesii*, kolom  
 10.2h: 1<sup>1</sup>; *Quercus rubra*, kolom 10.2: 9<sup>1</sup>; *Rubus spec.*, kolom 10.2: 9<sup>1</sup>; *Sorbus aucuparia*, kolom 10.2: 9<sup>1</sup>, kolom  
 11.3: 2<sup>1</sup>; *Spergularia rubra*, kolom 10.2: 18<sup>2</sup>, kolom 10.2h: 1<sup>2</sup>; *Taraxacum spec.*, kolom 10.2: 9<sup>1</sup>.

Tabel IV: Synoptische tabel van de gemeenschappen van de *Juncus squarrosus* serie. Presentie en bedekking zijn op dezelfde wijze aangegeven als in Tabel II vermeld staat.

Kolommen 9 = Rompgemeenschap van *Juncus squarrosus*. Kolom 9.1 = typicum-variant. Kolom 9.2 = *Polytrichum piliferum*-variant. Kolommen 10 = *Oligotrichum hercynicum* - *Juncus squarrosus*-gemeenschap. Kolom 10.1 = *Corynephorus canescens* variant. Kolommen 10.2 = *Agrostis capillaris* variant. Kolom 10.3 = typicum variant. Kolommen 11 = *Baeomyces-Calluna vulgaris*-gemeenschap. Kolommen 11.1 = *Baeomyces*-variant. Kolom 11.2 = *Micarea peliocarpa*-variant. Kolommen 11.3 = *Cladonia strepsilis*-variant. n kolom = natte, verarmde vorm. l kolom = late vorm. h kolom = overgang naar het Thero-Airion.



schap, gezien de soortenlijst die Hobbs en Pritchard (1987) van hun studiegebied (470 m hoogte) geven, in elk geval ook voor in Noordoost-Schotland, en mogelijk ook in België (Schumacker et al. 1980). De opnamen van Bakker & Touw (1963) en Barkman (1973) zijn in de synoptische tabel betrokken.

## 6. *Baeomyces-Calluna vulgaris-gemeenschap*

Tabel IV, kolommen 11.

Kentaxa: *Baeomyces rufus*, *Baeomyces roseus*, *Isopaches bicrenatus*, *Cladonia fragilissima*, *Pycnothelia papillaria*, *Micarea (Bacidia) lignaria*, *Micarea leprosula*, *Micarea peliocarpa*, *Nardia scalaris*, *Diplophyllum obtusifolium* en de tegenwoordig welhaast verdwenen *Baeomyces placophyllus*.

Varianten:

- *Baeomyces*-variant (kolommen 11.1 en 11.1n). = *Cladonia cervicornis*-Ass. Langerfeldt 1939 (= *Stereocaulium condensati* Klement 1955 als licheen-taxocoenose), = *Lecidea granulosa-uliginosa*-Ass. Langerfeldt 1939 (= *Biatoretum uliginosae* Klement 1955 als licheen-taxocoenose), = *Lecidea uliginosa*-Gesellschaft Töbler & Mattick 1938 p.p.

Differentiërende taxa ten opzichte van de volgende varianten: *Baeomyces roseus*, *Baeomyces rufus* (als co-dominanten), *Pycnothelia papillaria*, *Stereocaulon condensatum* (zwak) en vermoedelijk *Baeomyces placophyllus*. Kentaxa als *Isopaches bicrenatus*,

*Cladonia fragilissima* en *Micarea*-soorten komen echter niet of incidenteel voor. In tegenstelling tot de volgende varianten wordt deze gedomineerd door lichenen met crustose - tot placoidie groeivorm.

Voorkomen en verspreiding: Op afgeblazen vlakken met verkit leemhoudend zand (oud dekzand, keizand, zand van de formatie van Peelo en stuwwal materiaal) of zandige keileem in vlakke, ondiepe uitstuivingen (soortenrijke vorm, kolom 11.1). De soortenarme vorm (kolom 11.1n) komt voor in nattere diepe uitgestoven laagten alsook op blootgestoven B-horizonten. Meestal bedekt de *Baeomyces* variant vrij kleine oppervlakten (1 - 10 m<sup>2</sup>), maar soms neemt het 100 - 200 m<sup>2</sup> in. In stuifzanden van Noord-Drenthe en Noord-Veluwe wordt de gemeenschap nog op enkele plaatsen aangetroffen; de soortenrijkere vorm - het klassieke *Stereocaulium condensati* - is nu wel geheel verdwenen. Successie leidt vermoedelijk tot de vervanging van de variant door een van de volgende varianten.

- Variant met *Micarea peliocarpa* (kolom 11.2).  
Differentiërende taxa: *Micarea peliocarpa*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Salix repens* en wellicht *Cladonia squamosa*.

Voorkomen en verspreiding: in 's winters natte of periodiek geïnundeerde uitstuivingen met leemhoudend zand of lemige bodem. Na 1 of 2 generaties van *Calluna* overgaand in het *Ericetum tetralicis typicum* sensu Barkman. Kan na plaggen van het *Ericetum* ook secundair ontstaan.

Deze gemeenschap is alleen bekend van stuifzanden in het Drentse district, maar kwam vroeger, gezien standplaatsomschrijvingen van *Micarea lignaria* en *Micarea peliocarpa*, waarschijnlijk ook voor in Noordwest-Duitsland en Sleeswijk-Holstein.

- Typische variant (kolommen 11.3 en 11.3l). = "*Cladonia strepsilis*-Stadium innerhalb der (sehr lichtstehender) Heide" Langerfeldt 1939, p 23 en 26, = *Bacidio-Isopachetum bicrenati* Touw 1969a, = *Scapanietum compactae* Touw 1969a.

Differentiërende taxa ten opzichte van de vorige variant: *Deschampsia flexuosa*, *Cladonia cervicornis* subsp. *cervicornis*, *Cladonia strepsilis* (zwak), *Cladonia crispata* subsp. *cetrariiformis* (zwak), *Cladonia uncialis* subsp. *biuncialis*, *Campylopus flexuosus* en, met lage presentie, *Cladina mitis*, *Pycnothelia papillaria*, *Stereocaulon condensatum* en *Diploschistes muscorum*.

Voorkomen en verspreiding: De typische variant komt voor op zwak lemig tot lemig zand in 's winters vochtige tot natte maar niet geïnundeerde, uitgestoven laagten in stuifzand. In meer fragmentaire vorm kwam het vroeger ook voor op steile, meestal op het noordwesten geëxponeerde hellingen in de heide (zie Touw 1969). Bodem meer of minder humeus in de bovenste centimeters.

Wegens de aanwezigheid van keileem in de ondergrond komt dit type vrij veel voor in de Noordnederlandse stuifzanden, en plaatselijk ook op die van de Veluwe.

Opmerkingen: Alleen in de late fase

(zie kolom 11.3l), die tegenwoordig relatief veel voorkomt doordat veel stuifzand al vroeg tot rust gekomen is, worden *Dicranum scoparium*, *Hypnum jutlandicum* en *Campylopus pyriformis* vaak aangetroffen, soorten die ook in het *Genisto-Callunetum* frequent optreden. In de successie wordt de typische variant opgevolgd door de laatst genoemde gemeenschap.

Nabij akkerranden kan de variant een inslag van het *Thero-Airion* (kolom 11.3h) verkrijgen.

### Discussie

Zoals opnamen van Tobler & Mattick (1938) en Langerfeldt (1939) aangeven, ligt het verschil tussen licheengemeenschappen en licheenrijk *Corynephoretum* in het verschil in dominantie van bepaalde lichensoorten en in een verminderde presentie van kruid- en grasachtige fanerogamen. De floristische verschillen zijn dus gering.

In de licheengemeenschap *Cladonietum dstrictae* van Klement (1955) ontbreken fanerogamen en mossen echter volledig, alhoewel hij de *Cladonia dstricta* - *Cornicularia tenuissima*-associatie van Langerfeldt als synoniem noemt (en in zijn synoptische tabel waarschijnlijk ook de opnamen van Langerfeldt heeft verwerkt). Hetzelfde geldt voor het *Cladonietum mitis* van deze auteur. De licheengemeenschappen van de stuifzanden, zoals Klement deze beschrijft, zijn dan ook taxocoenosen, waaruit fanerogamen en mossen bewust zijn weggelaten. Als Westhoff & Den Held (1969) over zuivere licheengemeenschappen spreken, dan bedoelen ze daarmee in feite de taxocoenosen van Klement.

Anders dan het *Cladonietum mitis* kan het *Cladonietum dstrictae* wegens het retrograde, vagante karakter van deze gemeenschap niet gezien worden als het eindstadium van de successie in het *Spergulo-Corynephoretum*. Maar wat is over de successie bekend? Oberdorfer (1978) vermeldt dat het *Spergulo-Corynephoretum* in de successie opgevolgd wordt door "*Calluna-Heiden und Sandtrockenrasen*" (zie ook Ellenberg 1986). Voor een met onze stuifzanden vergelijkbare situatie in Engeland gaat Watt (1938) ervan uit dat de 'mature stage' van de na verstuiwing ontstane licheenrijke stadia een *Festuca-Agrostis*-gemeenschap is. In de Nederlandse stuifzanden is een vergelijkbare *Festuca-Agrostis*-gemeenschap aanwezig, die als zodanig optreedt. De *Cladonia strepsilis* variant van het *Spergulo-Corynephoretum* gaat ook rechtstreeks in heide over.

Toch is de werkelijkheid complexer. In veel jeneverbesstruwelen komen aan de zuidzijde van de struiken nog stukjes *Corynephoretum*-vegetatie voor als relict uit de vestigingstijd van *Juniperus*. Kieming en vestiging van *Pinus sylvestris* kan zelfs in vroege stadia van het *Spergulo-Corynephoretum* plaats vinden en aanleiding geven tot een zgn. hals-over-kop successie, waarbij zich rechtstreeks bos vormt. De mening van Westhoff & Den Held (1969 p.155) dat *Corynephoretum*-gemeenschappen in de successie opgevolgd worden door zuivere licheengemeenschappen, is dus op z'n minst aanvechtbaar en onder de huidige omstandigheden door het effect van luchtverontreiniging in feite niet meer relevant. Het blijkt bovendien dat de vroeger onderscheiden licheengemeenschap pen onder hogere planten en mossen nog kentaxa

van *Koelerio-Corynephoretea* en *Corynephoretalia* bevatten. Er is dus geen enkele reden om de zogenaamde licheenrijke doordringingen en zelfs de eigenlijke licheengemeenschappen niet in het *Spergulo-Corynephoretum* onder te brengen. Hiermee vervallen eveneens alle redenen om licheensoorten niet als kentaxa van *Corynephoretalia* en *Spergulo-Corynephoretum* te accepteren.

Door de toegenomen verspreiding van *Agrostis vinealis* in de tegenwoordige stuifzand-begroeiingen is de status van de subassociatie *agrostietosum caninae* danig verzwakt en dubieus. Om de licheenrijke stadia van het *Spergulo-Corynephoretum* dan als varianten onder te brengen bij de subassociatie *typicum* doet afbreuk aan de duidelijke floristische verschillen. Bovendien zijn de licheenrijke vegetaties latere successiestadia. Het onderbrengen van de licheenrijke vegetaties in een aparte subassociatie *cladonietosum* is dan ook alleszins verantwoord.

In verreweg het grootste deel van de licheenrijke stuifzandgemeenschappen overwegen *Cladonia*-soorten. Dit is in overeenstemming met de situatie in Noordwest-Duitsland en onderstreept het bestaan van geografisch bepaalde verschillen in de licheenrijke vormen van de *Sedo-Scleranthetea* (atlantische tegenover continentale gebieden met in de laatste overwegend dominantie van *Cladina*-soorten), waarop Sommer (1970) wijst. Toch komen bij ons ook *Cladina*-rijke vormen (*Cladina mitis-portentosa*-variant van het *Spergulo-Corynephoretum*) voor. Het blijkt (Tabel III) echter dat de verschillen met de andere varianten niet zozeer in de floristische samenstelling als wel voornamelijk in de dominantie liggen. Voor de situatie in Ne-

derland is er dus geen reden de *Cladina mitis-portentosa*-variant in een aparte subassociatie onder te brengen.

Voor de continentale licheenrijke vormen, waarin naast *Cladina mitis*, *Cladina arbuscula*, *Cladina rangiferina*, *Cladonia furcata* en *Cetraria islandica* veelvuldig voorkomen, bestaat er wellicht meer reden. Het onderscheiden van een aparte subassociatie *cladinetosum* stuit echter op nomenclatorische problemen (zie Barkman et al. 1986), omdat de door *Cladina*-soorten gedomineerde opnamen van Tüxen (1928; 1937) als type voor de subassociatie *cladonietosum* gelden en de laatste naam prioriteit geniet.

Afgezien van de rompgemeenschap kunnen de gemeenschappen van de *Juncus squarrosus*-serie (Tabel IV) niet zonder meer worden afgehandeld als overgangen, omdat ze 'eigen' soorten hebben. Niettemin zijn ze door hun hybride karakter nauwelijks in het bestaande classificatiesysteem te plaatsen.

De droge vleugel van de *Baeomyces-Calluna*-gemeenschap en uiteraard de late fase met *Hypnum jutlandicum* (kolommen 11.3 en 11.3l) komen nog het meest overeen met het *Genista pilosae-Callunetum*. Ook *Genista pilosa* en *Genista anglica* komen hierin voor, zij het met geringe presentie, zodat deze gemeenschap kan worden ondergebracht in de subassociatie *typicum*. Ze gaat echter aan het eigenlijke *Genista-Callunetum* vooraf en heeft soorten die als ken- en differentiërende soorten kunnen worden beschouwd.

Wanneer de gemeenschap als een afzonderlijke associatie wordt opgevat, dan duikt een nomenclatorisch probleem op. De naam die ongetwijfeld prioriteit heeft,

is *Bacidio-Isopachetum bicrenati* Touw 1969. Deze naam heeft betrekking op soorten van de moslaag, maar houdt geen rekening met de dominant (*Calluna*) van de kruid/dwergstruiklaag. De aanpassing *Calluno-Isopachetum* is echter niet legitiem (zie Barkman et al. 1986).

De *Oligotrichum-Juncus squarrosus*-gemeenschap is een goede associatie, maar de naamgeving is hier even problematisch. Gebaseerd op opnamen met een oppervlak van slechts van 1 - 4 dm<sup>2</sup> hebben Schumacker et al. (1980) een *Dicranello-Oligotrichetum* beschreven, waarin hogere planten nagenoeg ontbreken, maar die wat de moslaag betreft veel overeenkomst vertoont met de bovenbedoelde gemeenschap. Mocht de naam *Dicranello-Oligotrichetum* prioriteit hebben, dan is het volgens de regels van de nomenclatuurcode ook in dit geval niet mogelijk een kenmerkende soort van de kruidlaag in de naam te betrekken.

Klassificatie van de *Oligotrichum-Juncus squarrosus*-gemeenschap in het bestaande systeem is evenmin goed mogelijk. Barkman (1973), die deze gemeenschap "association pionnière à *Oligotrichum hercynicum*" noemt, ziet een aansluiting en plaatsing in het *Nardo-Juncion squarrosi* als het meest passend. Het betreft hier echter geen schraallandvegetatie en goede kentaxa van het *Nardo-Juncion* zijn nauwelijks aanwezig. Te overwegen is om beide laatstgenoemde gemeenschappen te plaatsen naast het *Spergulo-Corynephoron* in een ruimer opgevat verbond *Corynephorion* (of in een afzonderlijk verbond naast het *Spergulo-Corynephorion*) in een aparte klasse *Corynephoretea canescens* (zie o.a. Tüxen 1976), die dan droge tot periodiek natte pioniergemeenschappen van zeer voedselarme bodems

zou omvatten.

### Summary

Inland dune areas, are the result of overgrazing from heathland on Weichselian coversands, are still locally present in the eastern part of the Netherlands. To get insight in the typology and syntaxonomy of the vegetation, particularly pioneer- and lichen-rich plantcommunities, were studied, using the Braun-Blanquet approach.

The results are:

- most community types belong to the *Spergulo-Corynephorum typicum*.
- except for *Cladina* dominated vegetation, that may still occur along borders of Pine plantations, lichen communities as described e.g. by Tobler & Matlack (1938) and Langerfeldt (1939) are no longer present nowadays. As a consequence the xeric lichen-rich vegetation has to be assigned to the *Spergulo-Corynephorum cladonietosum*.
- within the subassociation *cladonietosum* four variants may be distinguished.
- species of the *Cladina mitis/portentosa* variant (which includes the *Cladina* species) frequently occur also (with low cover) in vegetation of the other variants. Therefore, contrary to the opinion of Sommer (1970), there is no sufficient floristic difference to allow the distinction of a separate subassociation *cladinetosum*.
- in periodically wet blown-outs some other communities may be distinguished, viz. a *Oligotrichum-Juncus squarrosus* community and a *Baeomyces-Calluna vulgaris* community. Classification of these communities within the

existing synsystematic framework is problematic because of the hybrid floristic composition. The best classification of the *Oligotrichum-Juncus squarrosus* community may be in the alliance *Nardo-Juncion squarrosi*, the second community is related to the *Genisto-Callunetum typicum* and probably best classified next to or (although a pre-stage) within the latter.

### Gerefereerde literatuur

- Asperges, M. (1985). *Cladonia diversa* Asperges en Europe occidentale. *Dumortiera* 32: 24-31.
- Bakker, P. & A. Touw (1963). De opmars van *Oligotrichum hercynicum* (Hedw.) Lam. et DC. *Buxbaumia* 17: 111-115.
- Brand, A.M. & H.J.M. Sipman (1978). Het geslacht *Stereocaulon* (Lichenes) in Nederland. *Gorteria* 9 (2): 37-46.
- Barkman, J.J. (1968). Das synsystematische Problem der Microgesellschaften innerhalb der Biozöosen. *Ber. Int. Symp. Pflanzensoz. Syst. Stolzenau/Weser 1964*. Junk, Den Haag: 21-53.
- Barkman, J.J. (1973). Le *Violion caninae* (*Nardo-Galion*) existe-t-il ? *Colloque Ass. Intern. Phytosoc., Lille*.
- Barkman, J.J., H. Doing & S. Segal (1964). Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. *Acta Bot. Neerl.* 13: 394-419.
- Barkman, J.J., J. Moravec & S. Rauschert (1986). Code of Phytosociological nomenclature. *Vegetatio* 67 (3): 145-195.
- Christensen, N.L. (1977). Fire and Soil-Plant Nutrient Relations in a Pine-Wiregrass Savanna on the Coastal

- Plain of North Carolina. *Oecologia* (Berl.) 31: 27-44.
- Cleef, A.M. & J. Kers (1968). Stuifzanden heidevegetaties in Noord-Limburg, oostelijk van de Maas tussen Nijmegen en het Geldernsch Kanaal. *Doct. scr.* Utrecht. 82 pp.
- Daniels, F.J.A. (1990). Changes in dry grassland after cutting of Scots pine in inland dunes near Kootwijk, the Netherlands. In: F. Krahulec, A.D.Q. Agnew, S. Agnew & J.H. Willems (eds.): - Spatial processes in plant communities: 215-235.
- Drift, J. van der (1964). Soil fauna and soil profile in some inland-dune habitats. In: A. Jongerius (ed.), *Soil micromorphology*. Amsterdam: 69-81.
- Ellenberg, H. (1986). *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. Ulmer-Stuttgart: 508-515
- Hobbs, V.J. & N.M. Pritchard (1987). Population dynamics of the moss *Polytrichum piliferum* in north-east Scotland. *J. of Ecol.* 75: 177-192.
- Hohenester, A. (1967). Silbergrasfluren in Bayern. *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.* 11/12: 11-21.
- Jeckel, G. (1984). Syntaxonomische Gliederung, Verbreitung und Lebensbedingungen nordwestdeutscher Sandtrockenrasen (Sedo-Scleranthetea). *Phytocoenologia* 12 (1), 9-153.
- Klement, O. (1955). *Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften*. Feddes, Rep. Beih. 135: 5-194.
- Koster, E.A. (1978). De stuifzanden van de Veluwe; een fysisch-geografische studie. Amsterdam. 195 pp.
- Krausch, H.-D. (1968). Die Sandtrockenrasen (Sedo-Scleranthetea) in Brandenburg. *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.* 13: 71-100.
- Langerfeldt, J. (1939). Die Flechten-Gesellschaften der Kieskuppen und Sandheiden zwischen Jade und Ems. Fedde, Rep. spec. nov. regni veget. 116: 1-47. Dahlem-Berlin.
- Margadant, W.D. & H. During (1982). *Beknopte flora van Nederlandse Blad- en Levermossen*. Thieme, Zutphen. 517 pp.
- Meijden, R. van der, E.J. Weeda, W.J. Holverda & P.H. Hovenkamp (1990). *Heukels' Flora van Nederland*. (Wolters Noordhoff) Groningen. 662 pp.
- Oberdorfer, E. (1978). *Süddeutsche Pflanzengesellschaften II*: 31-38. (Gustaf Fischer Verlag) Stuttgart, New York.
- Passarge, H. (1960). Zur soziologischen Gliederung binnenländischer Corynephorus-Rasen in nordostdeutschen Flachland. *Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg* 98/100: 113-124.
- Passarge, H. (1964). *Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes I*. Pflanzensoz. 13.
- Poelt, J. & A. Vezda (1977). *Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten*. Ergänzungsheft I. Cramer, Vaduz. 258 pp.
- Poelt, J. & A. Vezda (1981). *Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten*, Ergänzungsheft II. Cramer, Vaduz. 390 pp.
- Schumacker, R., Ph. de Zuttere & Chr. Joye (1980). *Oligotrichum hercynicum* (Hedw.) Lam. & DC. (Musci, Polytrichaceae) in Belgium: chorological, ecological and phytosociological observations. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 113: 173-186.
- Sollman, F. (1969). *Oligotrichum hercynicum*

- cum (Hedw.) Lam. et DC. in Noord-Brabant. *Buxbaumia* 23 (1/2): 18-19.
- Sommer, W.-H. (1970). Das Cladonietosum-Problem in Silicattrockenrasen. *Herzogia* 2: 116-122.
- Stoutjesdijk, Ph. (1959). Heaths and Inland Dunes of the Veluwe. *Wentia* 2: 1-96.
- Tobler, Fr. & Fr. Mattick (1938). Die Flechtenbestände der Heiden und der Reitdächer Nordwestdeutschlands. *Bibl. Bot.* 117: 1-71. Stuttgart.
- Touw, A. (1969a). On some Liverwort Communities in Dutch inland Dunes and Heaths. *Rev. Bryol.*: 603-615.
- Touw, A. (1969b). Verslag van de Voorjaarsexcursie naar de Zuidoostelijke Veluwezoom. *Buxbaumia* 23 (1/2): 2-17.
- Tüxen, R. (1928). Über die Vegetation der nordwestdeutschen Binnendünen. *Jahresber. Geogr. Ges. Hannover*: 71-93.
- Tüxen, R. (1937). Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsens* 3: 1-170.
- Tüxen, R. (1955). Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.* 5: 155-176.
- Tüxen, R. (1967). *Corynephoretea canescens*. *Mitt. Flor.-Soz. Arbeitsgem. N.F.* 11/12: 22 - 24.
- Watt, S.A. (1938). Studies in the ecology of Breckland III. The origin and development of the *Festuco-Agrostidetum* on eroded sand. *J. Ecol.* 26: 1-37.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1969). *Plantengemeenschappen in Nederland*. (Thieme) Zutphen. 324 pp.
- Wirth, V. (1980). *Flechtenflora*. Ulmer, Stuttgart. 552 pp.