

Nomenclatorische en systematische notities met betrekking tot de Koelerio-Corynephoretea

E.J. Weeda & J.H.J. Schaminée

De bewerking van de Klasse der droge graslanden op zandgrond (*Koelerio-Corynephoretea*) voor het derde deel van De Vegetatie van Nederland was oorspronkelijk toegedacht aan Henk Doing. Hij heeft hiertoe veel voorbereidend werk verzet. Al meer dan 30 jaar geleden (Doing 1963) presenteerde hij zijn ideeën over de omschrijving en indeling van de klasse, die bij de nieuwe bewerking (Weeda, Doing & Schaminée 1996) voor een groot deel gevolgd zijn. Al zijn grote landschapsoecologische studies van de Nederlandse duinen (Doing 1966, 1974, 1988) bevatten tal van plantensociologische notities. Enkele jaren geleden beschreef hij in *Stratiotes* het *Sileno-Tortuletum* als nieuwe associatie (Doing 1993). Het was Henk echter niet vergund zijn bijdrage aan De Vegetatie van Nederland tot voltooiing te brengen. In december 1995, toen hij voelde dat zijn leven spoedig ten einde zou lopen, heeft hij het werk overgedragen aan de schrijvers van dit artikel.

In dit herdenkingsnummer van *Stratiotes* willen wij aanvullende notities geven bij de bewerking van de *Koelerio-Corynephoretea* in De Vegetatie van Nederland 3. De informatie wordt daarbij gepresenteerd conform de nieuwe indeling, steeds bij de syntaxonomische eenheden in kwestie. Wat de systematiek betreft, geven wij een kruistabel om de positie van de diverse associaties en subassociaties in beeld te brengen. Voorts gaan wij in op de systematische positie van de Nederlandse mos- en grasbegroeiingen van droge, kalkrijke duinen ten opzichte van die in andere Westeuropese

kuststreken. Een figuur waarin onze indeling wordt vergeleken met die van Westhoff & Den Held (1969), is elders in dit nummer te vinden (Bakker & Groot 1996). Wat de nomenclatuur aangaat, brengen we de typificatie van associaties en hogere eenheden ter sprake, waarbij het decor gevormd wordt door publicaties van Moravec (1967) en Dierschke (1986). Van de negen associaties die het eerst uit Nederland beschreven zijn, wordt de type-opname vermeld of aangewezen. Nomenclatuur vormde voor Henk Doing een hulpmiddel dat zich bij de evolutie van zijn ideeën diende aan te passen; maar hoezeer wij de achter deze opvatting liggende gevoelens ook delen, de praktijk der communicatie vereist nu eenmaal regelgeving (evengoed als de praktijk der regelgeving communicatie vereist).

In dit artikel willen we tevens een hommage brengen aan een andere grote duinonderzoeker, onze onlangs overleden Belgische collega Frank de Raeye. Te zijner nagedachtenis gaan we wat uitvoeriger in op de kalkrijke duingraslanden in Vlaanderen. We werden hiertoe in de gelegenheid gesteld door Marc Leten, die we hartelijk bedanken voor de reeks van artikelen, rapporten en scripties die hij aandroeg. Het is niet meer gelukt al dit materiaal nog in De Vegetatie van Nederland 3 te verwerken, zodat we graag de gelegenheid aangrijpen om in dit artikel aanvullingen te geven.

inslag									andere eenheden waarmee verwantschap bestaat of kan bestaan
basis									
Corynephorion	Sparg-Cor	Violo-Cor		Sparg-Cor		Violo-Cor (koeler)	Violo-Cor koeler	Calluno-Ulicetea Ammophileteta	
Thero-Airion	Ornit-Cor	niet in Nederland	Ornit-Cor	Ornit-Cor				Artemisieteta vulgaris Stellarieteta mediae Arrhenatheretalia	
Plantag-Festucion	Fest-Thym jasion Fest-Gal typic	Fest-Thym jasion Fest-Gal	Fest-Thym	Fest-Thym Fest-Gal trifol	Fest-Thym	Fest-Gal	Fest-Gal	Arrhenatheretalia Nardo-Galion saxatilis Calluno-Ulicetea Artemisieteta vulgaris	
Sedo-Cerastion	Sedo-Thym ornith	Sedo-Thym ornith	Sedo-Thym Med-Aven luzul	Sedo-Thym medic Med-Aven	Sedo-Thym medic Med-Aven	Med-Aven luzul	Med-Aven luzul	Mesobromion Arrhenatheretalia Alyso-Sedion Trifolio-Geranieteta Artemisieteta vulgaris Stellarieteta mediae	
Tortulo-Koelerion	Phl-Tort cladon brach Sil-Tort coryn	Phl-Tort brach cladon Sil-Tort coryn	Sil-Tort picrid	Sil-Tort	Phl-Tort	Sil-Tort picrid Tort-Bry Phl-Tort brach	Sil-Tort picrid Tort-Bry Phl-Tort brach	Ammophileteta Alyso-Sedion Euphorbio-Helichrysion Sileno c.-Cerastion s. Artemisieteta vulgaris	
Polygalo-Koelerion	Tarax-Gal cladon	Tarax-Gal cladon	Tarax-Gal plant Anth-Sil	Anth-Sil	Tarax-Gal cladon	Tarax-Gal	Tarax-Gal	Nardo-Galion saxatilis Arrhenatheretalia Mesobromion Trifolio-Geranieteta Ammophileteta Caricion davallianae Berberidion Artemisieteta vulgaris	

Tabel I. Kruistabel met relaties tussen (sub)associaties en verbonden van de Koelerio-Corynephoretea. onderstreep: de desbetreffende subassociatie is ± gedefinieerd door de aangegeven inslag.

*Klasse *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novák 1941

Type-orde: *Corynephoretalia canescentis* Klika 1934, aangewezen door Moravec (1967).

De *Koelerio-Corynephoretea* vormen een van de vijf klassen van droge graslanden en pionierbegroeiingen op zand en gruis die door Dierschke (1986) binnen Europa worden onderscheiden. Van dit vijftal omvatten de *Koelerio-Corynephoretea* de subatlantische tot subcontinentale begroeiingen op zandbodem, de *Sedo-Scleranthetea* de gemeenschappen op steengruis. De atlantisch-mediterrane begroeiingen van min of meer vastgelegde duinen vormen de klasse *Helichryso-Crucianelletea* (Géhu, Rivas-Martínez et Tüxen) Sissingh 1974. Therofytenrijke gemeenschappen uit het Middellandse-Zeegebied worden ondergebracht in de *Helianthemetea guttati* Braun-Blanquet 1952. De (sub-)continentale steppengemeenschappen tenslotte vormen de klasse *Festucetea vaginatae* Soó 1968.

Tot de *Koelerio-Corynephoretea* behoren volgens Dierschke maximaal zes verbonden: *Corynephorion canescentis* Klika 1931, *Thero-Airion* Tüxen 1951, *Koelerion albescentis* Tüxen 1937, *Armerion elongatae* Krausch (1959) 1962 (= *Plantagini-Festucion* Passarge 1964), *Sileno conicae-Cerastion semidecandri* Korneck 1974 en *Koelerion glaucae* Volk 1931. Voor drie van deze verbonden wordt aangegeven dat hun positie in het systeem ook anders beoordeeld kan worden: het *Thero-Airion* zou ook in de *Helianthemetea guttati* geplaatst kunnen worden, het *Koelerion albescentis* in de *Helichryso-Crucianelletea* en het bij ons niet voorkomende *Koelerion glaucae* in de *Festucetea vaginatae*. Wat het *Thero-Airion* en het *Koelerion albescentis* betreft, valt ook bij sommige eerdere auteurs een neiging te constateren om de desbetreffende gemeenschappen te behandelen als ver-

armde uitlopers van mediterrane vegetatietypen (bijv. Hohenester 1967, Sissingh 1974, Rivas-Martínez 1978). Bij de genoemde verbonden wordt hier nader op ingegaan.

*Orde *Corynephoretalia canescentis* Klika 1934 emend. Tüxen 1955

Type-verbond: *Corynephorion canescentis* Klika 1931.

*Verbond *Corynephorion canescentis* Klika 1931

Type-associatie: *Weingaertnerietum* Tüxen 1928 (= *Spergulo-Corynephoretum* Libbert 1932), aangewezen door Moravec (1967).

*Associatie *Violo-Corynephoretum* Westhoff ex Boerboom 1960

Type-opname: Böcher (1941), Tabel 8, opname 9 (lectotypus hoc loco). Westhoff (1943, 1947) beschreef de associatie als *Violeto-Corynephoretum dunense*. Benamingen waarin een geografische aanduiding zoals *dunense* voorkomt, zijn echter ongeldig (art. 34). Voor zover wij hebben kunnen nagaan, is Boerboom (1960) de eerste die, onder verwijzing naar Westhoff, de naam *Violo-Corynephoretum* zonder het verboden aanhangsel *dunense* gebruikt. Op zichzelf geeft de door Westhoff (1947) gepubliceerde *beschrijving* een toereikende diagnose, doordat verwezen wordt naar een aantal eerdere publicaties waarin opnamen of tabellen gepubliceerd zijn. Uit deze publicaties kiezen wij Böcher (1941), die een aanzienlijk aantal afzonderlijke opnamen geeft welke tot het *Violo-Corynephoretum* te rekenen zijn.

*Vicariërende associaties:

Uit Zuid-Scandinavië en noordoostelijk Midden-Europa zijn verscheidene gemeenschappen beschreven die met het *Spergulo-Corynephoretum* en/of het *Violo-Coryne-*

phoretum vicariëren (Böcher 1941; Passarge 1960, 1964; Olsson 1974). Een overzichtsstudie over het hele areaal van het *Corynephorion canescentis* is nodig om vast te stellen of deze eenheden als zelfstandige associaties te handhaven zijn (bijv. het *Spergulo-Festucetum psammophilae* in Oost-Duitsland en het *Cladonio (dstrictae)-Corynephoretum* in Denemarken en Zuid-Zweden).

Uit Beieren beschrijft Hohenester (1967) naast het *Spergulo-Corynephoretum* een tweetal andere *Corynephorus*-gemeenschappen, het *Androsaco septentrionalis-Corynephoretum* en het *Veronico dillenii-Corynephoretum*, die zich onderscheiden door armoede aan lichenen en een relatieve rijkdom aan therofyten (o.a. *Myosotis stricta*, *Veronica dillenii*, *Filago minima*, *Erophila verna* en *Viola arvensis*). Hij beschouwt deze associaties als subcontinentale tegenhangers van het subatlantische *Spergulo-Corynephoretum* en rekent ze tot het *Corynephorion canescentis*, dat hij met het *Thero-Airion* en het *Koelerion albescentis* plaatst in de *Corynephoretalia*, die met de mediterrane *Tuberarietalia guttatae* tot een nieuwe klasse *Tuberario-Corynephoretea* verenigt. Naar onze mening hebben Hohenesters associaties met het *Corynephorion canescentis* niet meer gemeen dan een paar soorten met een brede amplitudo (*Corynephorus canescens*, *Rumex acetosella* en *Jasione montana*); ze zijn nauwer verwant aan het *Thero-Airion* (en het Middeneuropese *Sedo albi-Veronicion dillenii*) dan aan het *Corynephorion*, dat met de Zuideuropese therofyten gemeenschappen van de *Tuberarietalia* zo goed als niets gemeen heeft.

Iets dergelijks geldt voor het *Thymo angustifolii-Corynephoretum canescentis*, dat door Krippel (1954) voor Slowakije beschreven werd als een nieuwe associatie, niet vermeld door Klika (de auteur van het *Corynephorion canescentis*). Mucina et al.

(1993) rekenen deze associatie tot het *Corynephorion*, waarmee zij blijkens de opnamen van Krippel niet veel meer gemeen heeft dan *Corynephorus canescens* en *Jasione montana*; *Coelocaulon aculeatum* en *Polytrichum piliferum* treden slechts sporadisch en met geringe bedekking op. *Thymus serpyllum*, *Trifolium arvense* en *Helichrysum arenarium* wijzen in de richting van de *Trifolio-Festucetalia ovinae*, terwijl *Cynodon dactylon*, *Erigeron canadensis* en *Carex hirta* - de uitgesproken droge standplaats mede in aanmerking genomen - een zekere ruderaal invloed doen vermoeden.

*Orde *Trifolio-Festucetalia ovinae* Moravec 1967

Type-verbond: *Hyperico-Scleranthion perennis* Moravec 1967, aangewezen door de auteur van orde en verbond. Door ons wordt het *Hyperico-Scleranthion perennis* verbond beschouwd als synoniem met het *Plantagini-Festucion* Passarge 1964.

*Verbond *Thero-Airion* Tüxen 1951

Type-associatie: *Aira praecox-Sedum rupestre*-Ass. Tüxen 1951. Dit is de enige associatie die door Tüxen (1951) expliciet genoemd wordt als behorend tot het door hem opgestelde *Thero-Airion*. Door Moravec (1967) wordt de wettigheid van de opstelling van associatie en verbond betwist, omdat Tüxen alleen een presentielijst geeft en niet één afzonderlijke opname publiceert of (direct dan wel indirect) citeert. Volgens Moravec moet Oberdorfer (1957) als wettige auteur van het *Thero-Airion* worden beschouwd, zodat lectotypificatie door het *Filagini-Vulpium* voor de hand ligt: deze associatie werd door Oberdorfer opgesteld (reeds in 1938), heeft een ruime verspreiding en is rijk aan annuëllen uit de geslachten *Aira*, *Vulpia* en *Filago*, die het 'gezicht' van het verbond bepalen (vgl. Passarge 1964). Volgens de meest recente editie van de Code (Barkman et al. 1986) is de be-

schrijving door Tüxen (1951) echter toereikend, waarmee de typificatie door het *Filagini-Vulpietum* vervalt. Overigens is er uit het begin van de jaren '50 nog een publicatie waarin Tüxen het *Thero-Airion* ter sprake brengt, en in dit geval worden wel afzonderlijke opnamen weergegeven. Het gaat om de beschrijving van de *Aira praecox-Sedum anglicum*-associatie, die door Braun-Blanquet tot een afzonderlijk verbond *Sedion anglici*, maar door Tüxen tot het *Thero-Airion* wordt gerekend (Braun-Blanquet & Tüxen 1952). Ook onder een strengere Code zijn auteurscitaat en typificatie volgens Moravec (die de publicatie van Braun-Blanquet en Tüxen wel in zijn literatuurlijst vermeldt) dus niet te handhaven.

De plaatsing van het *Thero-Airion* in de *Trifolio-Festucetalia ovinae* is omstreden. In noordelijk Midden-Europa en ook in Nederland sluit het *Thero-Airion* het best bij deze orde aan, al wijzen soorten als *Polytrichum piliferum* en *Corynephorus canescens* op enige verwantschap met de *Corynephoretalia*. Rivas-Martínez (1978) rekent het verbond echter tot de *Tuberarietea guttati* (= *Helianthemetea guttati*), die door hem als een mediterraan-atlantische klasse worden opgevat. De kenmerkende soorten hebben deels een overwegend subatlantische, deels een meer (sub)mediterrane verspreiding; het in onze streken voorkomende *Ornithopodo-Corynephoretum* vormt een noordoostelijke uitloper die ten opzichte van de rest van het verbond voornamelijk negatief gekarakteriseerd is. Korneck (in Oberdorfer 1978), die het *Thero-Airion* in een afzonderlijke orde *Thero-Airetalia* Oberdorfer (1957) 1967 plaatst, geeft een indrukwekkende lijst met niet minder dan 20 kensoorten. Het wachten is op een overzichtsstudie waarin zowel de Midden- en Westeuropese als de Zuideuropese *Thero-Airion*-gemeenschappen betrokken worden.

*Verbond *Plantagini-Festucion*

Type-associatie: *Festuco-Thymetum serpylli* Tüxen 1937, lectotypus hoc loco.

Op grond van de omschrijving "*Festuca-Thymus*-Rasen" is het *Festuco-Thymetum serpylli* Tüxen 1937 als type-associatie van het *Plantagini-Festucion* te beschouwen en niet het *Galio-Agrostetum tenuis* Mahn 1965, dat ten onrechte door de overigens zo punctuele Moravec (1967) als lectotype werd aangewezen. Ten eerste werd deze associatie pas ná het *Plantagini-Festucion* beschreven, en ten tweede twijfelt Passarge juist aan de zelfstandigheid van de begroeiingen met *Agrostis tenuis* (= *A. capillaris*) als associatiegroep.

*Associatie *Festuco-Thymetum serpylli* Tüxen 1937

In plaats van de oorspronkelijke naamsvorm wordt vaak de geïnverteerde vorm *Thymo-Festucetum* gebruikt. Zeker als in de associatie ook begroeiingen worden ingegrepen die niet *Thymus serpyllum* maar wel *Thymus pulegioides* bevatten, is hier veel voor te zeggen. Echter, behalve de matjes van *Festuca ovina* s.l. kunnen ook de *Thymus*-pollen een substantieel deel van de begroeiing uitmaken, zodat het verdedigbaar is om van een *Thymetum* te spreken. Dat wij de oude vorm *Festuco-Thymetum serpylli* aanhouden, is bedoeld om de analogie met het *Sedo-Thymetum pulegioidis* weer te geven. Evenzo handhaven wij het *Festuco-Galietum* als tegenhanger van het *Taraxaco-Galietum*; tevens wordt aldus verwarring met het *Galio (hercinici)-Festucetum ovinae* vermeden. Bovendien corresponderen nu de namen van de onderling verwante associaties *Festuco-Thymetum* en *Festuco-Galietum* met elkaar.

*Associatie *Festuco-Galietum veri* Braun-Blanquet et De Leeuw 1936

Type-opname: Braun-Blanquet & De Leeuw (1936), Tabel 3, opname A (Weeda

1992).

*Verbond *Sedo-Cerastion* Sissingh et Tideman 1960

Type-associatie: Associatie van *Euphorbia seguieriana* en *Euphorbia cyparissias* Sissingh et Tideman 1960. Dit de enige gemeenschap is die door Sissingh & Tideman (1960) expliciet wordt genoemd als behorend tot het *Sedo-Cerastion*. Door de publicatie van (welgeteld) één opname is deze associatie geldig gepubliceerd. In onze indeling is de onderhavige opname tot het *Sedo-Thymetum medicaginetosum* te rekenen. De naam 'Associatie van *Euphorbia seguieriana* en *Euphorbia cyparissias*' is daardoor als een ouder synoniem van het *Sedo-Thymetum pulegioidis* te beschouwen. Omdat zij voor de associatie als geheel geen bruikbare aanduiding geeft, verwerpen wij haar.

*Associatie *Sedo-Thymetum pulegioidis* Doing ex Weeda, Doing et Schaminée 1996
Type-opname: V. Westhoff 43-037; Noord-Limburg, Katerbosch, weide bij weg Plasmolen - Middelaar; 13-6-1943 (zie Weeda, Doing & Schaminée 1996).

*Associatie *Medicagini-Avenetum pubescentis* De Leeuw 1938

Type-opname: W.C. de Leeuw 36-183; "Gorssel. Droge zavelgrond. Homogene weide. Ravenswaard. fraai. Geen *Arrhenatheretum*-invloed! Plaatselijk zeer zuiver!" 16-8-1936. Lectotypus hoc loco.

Acer campestre +, *Achillea millefolium* 1, *Agrimonia eupatoria* 1, *Agrostis capillaris* 2, *Allium vineale* +, *Arenaria serpyllifolia* +, *Avenula pubescens* 1, *Bellis perennis* +, *Briza media* +, *Bromus hordeaceus* subsp. *hordeaceus* +, *Campanula rotundifolia* +, *Carex arenaria* +, *Centaurea jacea* +, *Cerastium arvense* 1, *Cerastium fontanum* subsp. *vulgare* +, *Cerastium semidecandrum* +, *Convolvulus arvensis* +, *Crataegus*

monogyna +, *Elymus repens* 1, *Eryngium campestre* +, *Euphorbia cyparissias* 2, *Euphorbia esula* +, *Festuca rubra* 2, *Galium verum* 2, *Hieracium pilosella* +, *Hypericum perforatum* +, *Hypnum cupressiforme* 2, *Hypochaeris radicata* +, *Leontodon saxatilis* +, *Lotus corniculatus* subsp. *corniculatus* 1, *Medicago falcata* 2, *Medicago lupulina* 1, *Ononis repens* subsp. *spinosa* +, *Phleum pratense* subsp. *bertolonii* 1, *Pimpinella saxifraga* 2, *Plantago lanceolata* 1, *Plantago media* +, *Poa pratensis* var. *humilis* +, *Potentilla verna* +, *Prunus spinosa* +, *Ranunculus bulbosus* 1, *Rhinanthus minor* +, *Rhytidadelphus squarrosus* 1, *Rosa canina* +, *Rubus species* +, *Salvia pratensis* 1, *Sanguisorba minor* +, *Scabiosa columbaria* +, *Sedum acre* +, *Sedum sexangulare* +, *Senecio jacobaea* +, *Taraxacum laevigatum* +, *Thalictrum minus* 1, *Thymus pulegioides* 1, *Trifolium campestre* +, *Trifolium dubium* +, *Trifolium repens* 2 en *Veronica prostrata* +.

*Vicariërende associaties:

In Noord-Duitsland komt het *Diantho-Armerietum elongatae* Pötsch 1962 voor, dat als vicariant van het *Sedo-Thymetum pulegioidis* te beschouwen en tot het *Sedo-Cerastion* te rekenen is, al wordt het in Duitsland gewoonlijk ondergebracht in het *Armerion elongatae* (= *Plantagini-Festucion*). Het is het rijkst ontwikkeld in het dal van de Elbe met een voorpost op Amrum; verder komt het vooral langs de Aller voor (Jeckel 1984; Türk 1995). Met de Nederlandse stroomdalgraslanden heeft het *Diantho-Armerietum* onder meer *Sedum reflexum*, *Sedum sexangulare*, *Artemisia campestris* subsp. *campestris*, *Potentilla verna*, *Eryngium campestre*, *Rumex thyrsiflorus*, *Pimpinella saxifraga*, *Euphorbia cyparissias* en *Carex caryophyllaea* gemeen. Het onderscheidt zich door *Armeria maritima* var. *elongata*, *Dianthus deltoides*, *Dianthus carthusianorum*, *Veronica spica-*

ta en *Saxifraga granulata*. Ook uit Polen is de associatie bekend (Celinski et al. 1978).

*Orde *Cladonio-Koelerietalia* Weeda, Doing et Schaminée 1996

Type-verbond: *Tortulo-Koelerion* Tüxen 1937 (= *Koelerion albescentis* Tüxen 1937).

De inhoud van de *Cladonio-Koelerietalia* komt overeen met die van het 'oude' verbond *Koelerion albescentis* (= *Galio-Koelerion*) na afsplitsing van de associaties *Festuco-Galietum* en *Violo-Coryneporetum*, welke aan relatief kalkarm duinzand gebonden zijn.

Middeneuropese auteurs (o.a. Korneck in Oberdorfer 1978) plaatsen het *Koelerion albescentis* veelal in de *Coryneporetalia*. Floristisch hebben beide eenheden weinig met elkaar gemeen, voornamelijk *Corynephorus canescens* en *Coelocaulon aculeatum*. De min of meer gesloten duingraslanden (speciaal het *Anthyllido-Silenetum* en het *Taraxaco-Galietum plantaginetosum*) vertonen verwantschap met de *Trifolio-Festucetalia ovinae*, vooral met de stroomdalgraslanden van het *Sedo-Cerastion*. Gemeenschappelijke soorten zijn onder meer *Avenula pubescens*, *Luzula campestris*, *Hieracium pilosella*, *Thymus pulegioides*, *Cerastium arvense*, *Pimpinella saxifraga* en *Pseudoscleropodium purum*. Met uitzondering van *Avenula pubescens* komen deze ook frequent voor in de gesloten graslanden op kalkarm zand (*Plantagini-Festucion*). Over het geheel genomen blijkt de onderlinge verwantschap tussen *Tortulo-Koelerion* en *Polygalo-Koelerion* groter en karakteristieker dan hun verwantschap met binnenlandse gemeenschappen. De meer specifieke stroomdalplanten die gemeenschappelijk zijn aan stroomdal- en duingraslanden, hebben veelal zowel in het rivierengebied als in de duinen een beperkte sociologische amplitudo en vaak ook een beperkte presentie. Voorbeelden zijn *Viola*

hirta (alleen in het *Taraxaco-Galietum* ver en zeldzaam in het *Medicagini-Avenetum*), *Carex caryophyllaea* (in het *Taraxaco-Galietum* en het *Sedo-Cerastion*) en *Orobancha caryophyllacea* (in het *Anthyllido-Silenetum* en het *Medicagini-Avenetum pubescentis*). Daardoor is een gezamenlijke orde van stroomdal- en duingraslanden, hoezeer ook een aantrekkelijk concept vanuit plantengeografisch oogpunt, floristisch niet goed te funderen.

Ook het verenigen van begroeiingen van de kustduinen met die van binnenlandse stuifduinen in Middeneuropese droogtegebieden in één orde (Korneck in Oberdorfer 1978) of zelfs één verbond (Mucina et al. 1993) valt af te raden, omdat het tot geforceerde aansluitingen leidt: ver uiteengelegen gebieden geven zelden werkelijk overeenkomstige soortencombinaties te zien.

De *Cladonio-Koelerietalia* worden door ons opgevat als een Noordatlantische orde, die haar zuidgrens in Bretagne bereidt. In zuidelijker delen van de atlantische kuststrook komen vicariërende gemeenschappen voor, die door Sissingh (1974) tot een verbond *Euphorbio-Helichrysion stoechadis* worden verenigd (zie ook Vanden Berghen 1958, 1963). Zij onderscheiden zich door mediterrane soorten als *Helichrysium stoechas*, *Ephedra distachya*, *Medicago litoralis* en *Crepis bulbosa*, mediterraan-atlantische soorten zoals *Vulpia membranacea* (vermoedelijk incl. *V. fasciculata*), *Bupleurum ovatum*, *Mibora minima* en *Lagurus ovatus*, en eu-atlantische soorten als *Euphorbia portlandica*, *Galium arenarium*, *Herniaria ciliata* en *Dianthus gallicus*. Sissingh brengt het *Euphorbio-Helichrysion* met het *Koelerion albescentis* onder in een nieuwe orde *Artemisio-Koelerietalia*. Deze orde rekent hij tot de klasse *Helichryso-Crucianelletea*, die daarnaast de mediterrane *Crucianelletalia maritimae*

Zuidatlantische duinen	Noord- en Zuidatlantische duinen gezaamenlijk	Noordatlantische duinen
Artemisio-Koelerietalia (s.str.)	Artemisio-Koelerietalia +	Cladonio-Koelerietalia
Euphorbio-Helichrysion stoechadis	Cladonio-Koelerietalia	Tortulo-Koelerion, Polygalo-Koelerion
<i>Allium sphaerocephalum</i> <i>Bupleurum ovatum</i> <i>Crepis bulbosa</i> <i>Desmazeria rigida</i> <i>Dianthus gallicus</i> <i>Ephedra distachya</i> <i>Eryngium campestre</i> <i>Euphorbia portlandica</i> <i>Galium arenarium</i> <i>Helichrysium stoechas</i> <i>Herniaria ciliata</i> <i>Lagurus ovatus</i> <i>Medicago litoralis</i> <i>Mibora minima</i> <i>Vulpia membranacea/fasciculata</i>	<i>Carex arenaria</i> (KC) <i>Cladonia rangiformis</i> <i>Corynephorus canescens</i> (KC) <i>Erodium cicutarium</i> * <i>dunense</i> <i>Koeleria macrantha</i> s.l. <i>Leontodon saxatilis</i> (KC) <i>Ononis repens</i> * <i>repens</i> <i>Phleum arenarium</i> <i>Rosa pimpinellifolia</i> <i>Sedum acre</i> (KC) <i>Tortella flavovirens</i> <i>Tortula ruralis</i> * <i>ruraliformis</i>	<i>Calamagrostis epigejos</i> <i>Cerastium semidecandrum</i> <i>Ditrichum flexicaule</i> <i>Galium mollugo</i> <i>Galium verum</i> <i>Myosotis ramosissima</i> <i>Picris hieracioides</i> <i>Polygala vulgaris</i> <i>Rubus caesius</i> <i>Senecio jacobaea</i> s.l. <i>Taraxacum laevigatum</i> agg. <i>Thalictrum minus</i> * <i>dunense</i> <i>Thymus pulegioides</i> <i>Veronica arvensis</i> <i>Viola curtisii</i>

Tabel II. Overzicht van kenmerkende soorten van het *Euphorbio-Helichrysion stoechadis* en de *Cladonio-Koelerietalia* en van gemeenschappelijke soorten van beide eenheden. KC = klassekensort van de *Koelerio-Corynephoretea* (*Sedum acre*: gemeenschappelijk met de *Sedo-Scleranthetea*).

omvat. Het *Koelerion albescentis* betekent voor Sissingh (die kennelijk in hoofdzaak op beschrijvingen van anderen afgaat) niet veel meer dan een sterk verarmde uitloper van het *Euphorbio-Helichrysion*. Alvorens deze opvatting te weerleggen willen wij ons eerst in het algemeen uitspreken tegen de neiging - zowel onder plantensociologen als onder floristen - om dat wat nabij is gering te achten in vergelijking met wat ver weg is.

De Noordatlantische mos- en graslandgemeenschappen van droge, kalkrijke duinen missen inderdaad een aantal soorten die in Zuidatlantische duinen veelvuldig voorkomen en hebben ook een reeks van kenmerkende taxa ermee gemeen. Ze bevatten echter ook tal van soorten die in het *Euphorbio-Helichrysion* (vrijwel) ontbreken. Een overzicht van de voornaamste overeenkomst en verschillen wordt gegeven in Tabel II. De talrijke punten van verschil vormen aanleiding de Noord- en Zuidatlanti-

sche duingemeenschappen in twee vicariërende orden onder te brengen, die *Cladonio-Koelerietalia* respectievelijk *Artemisio-Koelerietalia* genoemd worden. Laatstgenoemde naam krijgt hier een beperktere inhoud dan bij Sissingh en omvat voorshands alleen het *Euphorbio-Helichrysion stoechadis*, dat als type-verbond van deze orde dient te worden beschouwd. Allereerst kende Sissingh de hiertoe behorende begroeiingen blijkbaar beter en had hij deze dus meer in gedachten bij het opstellen van de orde dan de Noordatlantische duingemeenschappen. Ten tweede is de vernoeming naar *Artemisia* (d.w.z. *A. lloydii* = *A. campestris* subsp. *maritima*) alleen op het *Euphorbio-Helichrysion* van toepassing (in Noordatlantische gebied is de Duinaveruit een neofyt, die waarschijnlijk als zandbinde ingevoerd is). De door Sissingh bepleite inlijving van de Noordatlantische begroeiingen van kalkrijke duinen bij de mediterrane (dan wel mediterraan-atlantische) *He-*

lichryso-Crucianelletea is niet te handhaven, omdat zij hiermee behalve *Phleum arenarium* nauwelijks een soort gemeen hebben. Het *Euphorbio-Helichryson* vormt een brug tussen beide, waarbij wij als niet-mediterrane onderzoekers in het midden willen laten in welke van beide klassen het verbond het best op zijn plaats is.

De beschrijvingen van Vanden Berghen (1958, 1963) en Sissingh (1974) geven geen aanleiding tot een splitsing van het *Euphorbio-Helichryson* in een verbond van mos- en één van graslandgemeenschappen, zoals binnen de *Cladonio-Koelerietalia* wel te verdedigen is. Blijkbaar vervagen de desbetreffende tegenstellingen onder warmere klimaatsomstandigheden.

*Verbond *Tortulo-Koelerion* Tüxen 1937 (sub nomine *Koelerion albescentis*)

Type-associatie: *Tortulo-Phleetum arenarii* Braun-Blanquet et De Leeuw 1936 (= *Phleo-Tortuletum ruraliformis*), aangewezen door Moravec (1967).

Korneck (in Oberdorfer 1978) rekent het kalkminnende deel van het *Tortulo-Phleetum* (de *Erodium glutinosum-Phleum arenarium*-associatie Boerboom 1960) tot het door hem opgestelde verbond *Sileno conicae-Cerastion semidecandri*, hetgeen in strijd is met de nomenclatuurregels. Voor het *Koelerion albescentis*, dat tot kustduinen beperkt is en in het door Korneck behandelde gebied ontbreekt, worden slechts vier kentaxa genoemd: *Festuca rubra* subsp. *arenaria*, *Jasione montana* var. *litoralis*, *Koeleria albescentis* (oftewel *K. arenaria*; duinvorm uit het *Koeleria macrantha*-aggregaat) en *Lotus corniculatus* var. *crassifolius*. Aldus wordt het *Koelerion* wel heel erg mager getypeerd: hier wrekt zich een 'teutonocentrische' kijk op de begroeiing van de duinen langs de Noordzeekust. Hoeveel fraais de Oost- en Noordfriese eilanden ook te zien geven, voor de systematiek van kalkminnende duinbegroeiingen

bieden ze geen toereikend uitgangspunt.

*Associatie *Phleo-Tortuletum ruraliformis* Braun-Blanquet et De Leeuw 1936 (sub nomine *Tortulo-Phleetum arenarii*)

Type-opname: Braun-Blanquet & De Leeuw, Tabel 2, opname A (Moravec 1967; Weeda 1992).

Voor uitvoerige beschrijvingen van de associatie voor de Vlaamse en Noordfranse kust wordt verwezen naar Hocquette (1928), Géhu & De Foucault (1978a) en De Raeve (1979).

*Associatie *Sileno-Tortuletum ruraliformis* Doing 1993 (sub nomine *Sileno-Tortuletum*)

Type-opname: Doing (1993), Tabel I, opname 35, aangewezen door de auteur. Terwille van de eensluidendheid met de naast verwante associaties (*Phleo-Tortuletum ruraliformis* en *Hornungio-Tortuletum ruraliformis*) hebben wij aan de door Henk Doing (1993) gepubliceerde benaming *Sileno-Tortuletum* het epitheton *ruraliformis* toegevoegd.

Buitenlandse opnamen die tot het *Sileno-Tortuletum* gerekend kunnen worden, zijn bekend van Klemskerke (Verboven 1980), Heist-Duinbergen en Knokke (Herrier 1989) in Vlaanderen, en van de Oostfriese Waddeneilanden Borkum (eigen notities 1996) en Norderney (Hobohm 1991).

*Associatie *Tortello-Bryoerythrophylletum* Boerboom 1960 (sub nomine *Didymodon recurvirostris-Tortella flavovirens*-associatie)

Type-opname: Boerboom (1960), Tabel 5, opname 5 (lectotype volgens Weeda 1992). De naamsvorm *Tortello (flavovirentis)-Bryoerythrophylletum* (Weeda 1992) is slechts een aan de nomenclatuurregels aangepaste weergave van Boerbooms benaming *Didymodon recurvirostris-Tortella flavovirens*-associatie, zodat Boerboom

(1960) auteur blijft.

Met het *Pellio-Conocephaletum* behoort het *Tortello-Bryoerythrophyllletum* tot de weinige door mossen beheerste gemeenschappen die een plaats in De Vegetatie van Nederland hebben gekregen. Weliswaar is de kwalificatie 'micro-associatie' in veel gevallen van toepassing op het *Tortello-Bryoerythrophyllletum*, maar er zijn ook duinhellingen waar deze associatie plekken van de grootte-orde van 1 m² bedekt.

Het *Tortello-Bryoerythrophyllletum* is een pioniergemeenschap van erosiekantjes in kalkrijke duingebieden. Op overeenkomstige plekken in duinen met zwak kalkhoudend zand komt een nog onbeschreven, levemosrijke microgemeenschap voor, die in de eerste plaats wordt gekenmerkt door *Lophozia excisa*. Deze is in Nederland grotendeels beperkt tot de duinen, waar zij plaatselijk vrij algemeen voorkomt (Ap-troot in Gradstein & Van Melick 1996). Andere soorten die in deze microgemeenschap optreden, zijn *Frullania tamarisci* (op Texel en bij Castricum; in het binnenland alleen als epifyt voorkomend) en *Bartramia epiphylla* (Bruin 1995). Wellicht is ook *Campylopus fragilis* s.str. kenmerkend (meded. H. Siebel). Verder kunnen *Cephaloziella divaricata* en *Cephaloziella hampeana* een belangrijke plaats innemen, maar deze soorten treden evengoed in het *Corynephorion canescentis* op. De bedoelde mossen-microgemeenschap bedekt gemiddeld kleinere oppervlakten dan het *Tortello-Bryoerythrophyllletum*. Behalve op kaal, humushoudend zand komt zij vooral ook voor op dunne laagjes ruwe humus en 'epibryisch' op kussens van *Campylopus introflexus*. Verscheidene tientallen opnamen zijn thans beschikbaar, afkomstig uit duingebieden vanaf Wassenaar tot op Borkum. Deze opnamen laten zien dat de bedoelde microgemeenschap van *Lophozia excisa* niet bevredigend in het systeem van vaatplantengemeenschappen te plaatsen is.

*Vicariërende associaties:

Uit Normandië en Bretagne beschrijven Géhu & De Foucault (1978a) het *Hornungio-Tortuletum ruraliformis* als vicariant van het *Phleo-Tortuletum*. Het onderscheidt zich door een aantal annuellen, merendeels met een mediterraan-atlantisch areaal, zoals *Hornungia petraea*, *Vulpia membranacea* (d.w.z. *V. fasciculata*?), *Bromus hordeaceus* subsp. *thominei*, *Mibora minima*, *Silene conica*, *Euphorbia portlandica* en *Desmazeria rigida*. Enkele van deze soorten zijn kenmerkend voor het Zuidwesteuropese *Euphorbio-Helichryson stoechadis*. *Silene conica* is bij ons kenmerkend voor het *Sileno-Tortuletum*; *Bromus hordeaceus* subsp. *thominei* komt, zij het vrij zeldzaam, in diverse duin-associaties voor, *Desmazeria rigida* kwam vroeger in de duinen van Voorne voor, *Mibora minima* houdt sinds de jaren '70 stand in het *Phleo-Tortuletum cladonietosum* op Goeree, evenals op een groeiplaats nabij de Frans-Belgische grens (Vanhecke & Clarysse 1975); *Vulpia fasciculata* is op enkele plaatsen waargenomen in droge, geruderaliseerde duinen. Gezamenlijk treden de genoemde annuellen binnen Nederland echter niet op.

Uit Ierland vermelden Braun-Blanquet & Tüxen (1952) de *Viola curtisii*-*Syntrichia ruralis*-associatie (= *Viola (curtisii)-Tortuletum ruraliformis*), die eveneens een vicariant van *Phleo-Tortuletum* vormt. Zij onderscheidt zich door de aanwezigheid of hogere presentie van onder meer *Cerastium diffusum* (constant), *Anagallis arvensis*, *Centaureum erythraea*, *Thymus drucei*, *Filago pyramidata* en *Vulpia bromoides*, en door het vrijwel ontbreken van *Phleum arenarium*. De zelfstandigheid van het *Viola-Tortuletum ruraliformis* als associatie naast het *Phleo-Tortuletum* wordt door Breuer et al. (1984) aangevochten. Thans zijn wij van mening dat het genoeg eigen kenmerken

heeft om als afzonderlijke eenheid erkend te worden.

*Verbond *Polygalo-Koelerion* (Boerboom 1960) Weeda, Doing et Schaminée 1996

Type-associatie: *Taraxaco-Galietum maritimi* Boerboom 1957. Van alle beoogde associaties beslaat het *Taraxaco-Galietum*, voor zover na te gaan, de grootste oppervlakte. Als geheel wordt deze associatie ook het minst bepaald door vormen van menselijk ingrijpen, zoals beweiding met huisdieren.

*Associatie *Taraxaco-Galietum veri* Boerboom 1957

Type-opname: Boerboom (1957), Tabel 2, opname 5 (Weeda 1992).

*Associatie *Anthyllido-Silenetum* De Leeuw 1938

Type-opname: W.C. de Leeuw 36-061; "Katwijk - Waterleiding. Ten NW v. watertoren op grens v. exercitieterrein. N exp. 20 graden. grazig. optimaal!" 24-5-1936. Tecnotypus hoc loco.

Achillea millefolium +, *Anthoxanthum odoratum* 2, *Anthyllis vulneraria* +, *Arenaria serpyllifolia* +, *Avenula pubescens* 2, *Botrychium lunaria* +, *Bromus hordeaceus* subsp. *hordeaceus* 1, *Cardamine hirsuta* +, *Carlina vulgaris* +, *Cerastium semidecandrum* +, *Cerastium arvense* 2, *Daucus carota* +, *Dicranum scoparium* 2, *Erigeron acris* +, *Erophila verna* +, *Festuca rubra* +, *Fragaria vesca* +, *Galium verum* 1, *Galium mollugo* 1, *Geranium molle* +, *Hieracium umbellatum* +, *Hieracium pilosella* 2, *Hylacomium splendens* 2, *Hypnum cupressiforme* 2, *Ligustrum vulgare* +, *Lotus corniculatus* subsp. *corniculatus* 1, *Luzula campestris* +, *Myosotis ramosissima* +, *Ononis repens* subsp. *repens* +, *Peltigera canina* s.l. +, *Picris hieracioides* +, *Pimpinella saxifraga* 1, *Plantago lanceolata* 2, *Poa pratensis* var. *humilis* 1, *Polygala vulgaris* +, *Polypodium vulgare* +, *Ranunculus*

bulbosus 2, *Rhytidiadelphus triquetrus* 2, *Rosa pimpinellifolia* +, *Rubus caesius* 1, *Salix repens* +, *Senecio jacobaea* +, *Silene nutans* +, *Silene otites* +, *Taraxacum laevigatum* 1, *Taraxacum* sect. *Vulgaria* +, *Thymus pulegioides* 2, *Vicia hirsuta* +, *Vicia lathyroides* + en *Vicia sativa* subsp. *nigra* +.

Bij deze keuze van een type-opname is een verantwoording op haar plaats. De typificatie door Weeda (1992) had betrekking op het *Anthyllido-Silenetum nutantis* (De Leeuw 1938) Boerboom 1957. Nu wij teruggekeerd zijn naar het concept van het *Anthyllido-Silenetum (otitis)* van De Leeuw (in Braun-Blanquet et Moor 1938), dient een opname van deze auteur met beide naamgevende soorten, *Anthyllis vulneraria* en *Silene otites*, als lectotype te worden gekozen. Reeds Boerboom (1957) wees op het opmerkelijke feit dat in De Leeuws opnamen van de associatie veelvuldig *Silene otites* en weinig *Silene nutans* voorkomt, terwijl volgens bevindingen latere onderzoekers *Silene nutans* een constante soort is en *Silene otites* veel minder voorkomt. Het is echter goed mogelijk dat met het wegvalLEN van beweiding *Silene otites* langzamerhand het veld heeft geruimd voor *Silene nutans*. Als type-opname hebben wij de enige opname van De Leeuw gekozen waarin behalve de combinatie van *Anthyllis vulneraria* met *Silene otites* ook *Silene nutans* voorkomt.

*Vicariërende associaties:

Voor zover bekend, zijn de duingraslanden van het *Polygalo-Koelerion* beperkt tot Noordwesteuropese duingebieden. Kenmerkend is een combinatie van antagonistisch werkende factoren, met name op het gebied van de kalkrijkdom van de bodem. Het neerslagoverschot in Noordwest-Europa begunstigt de voor het verbond noodzakelijke bodemvorming, maar tevens de ontkalking. Windwerking, activiteiten van

dieren (vooral herbivore zoogdieren), alsmede erosie door regenwater en soms ook kwel zorgen ervoor dat de bodem toch tot in de bovenste lagen kalkhoudend blijft (vgl. Slings 1994).

Het verbond wordt gekenmerkt door een combinatie van soorten uit de *Koelerio-Corynephoretea*, de *Molinio-Arrhenatheretea*, de *Nardetea* en de *Festuco-Brometea* (vgl. Tabel I). Soorten van kalkrijke en van kalkarme, van humeuze en van humusarme, van droge en van min of meer vochtige standplaatsen komen hier gezamenlijk voor. Opvallend is dat een aantal kortlevende soorten die op zandgrond in de regel binnen grondwaterbereik groeien, in het *Polygalo-Koelerion* dikwijls ver boven het grondwater gedijen. Dit geldt onder meer voor *Euphrasia stricta*, *Linum catharticum*, *Rhinanthus*-soorten en *Sagina nodosa*. Een voor deze soorten gunstige waterhuishouding kan worden door uiteenlopende factoren worden bewerkstelligd:

- een regenrijk klimaat, zoals in 'hyper-atlantische' gebieden (West-Ierland, Zuidwest-Noorwegen);
- een bijzonder microklimaat, zoals op noordhellingen (Boerboom 1960, 1964);
- ontwikkeling van duingrasland vanuit struweel, dat door uitputting van de grond en/of door begrazing te gronde gegaan is met als nalatenschap een humuslaag;
- beweiding, die de vorming van een 'milde', neutraal reagerende humus begunstigt (Slings 1994) en tot een zekere bodemverdichting leidt.

Verder ligt het voor de hand dat geleidelijke overgangen van nat naar droog terrein (randen van duinvalleien) goede mogelijkheden bieden voor de aangegeven soortencombinaties.

In de diverse kalkrijke duingebieden

van Noordwest-Europa spelen de genoemde factoren in wisselende combinaties een rol. Voor een deel zijn de verschillen in floristische samenstelling (Tabel III) een weerspiegeling van deze oecologische variatie, maar over het algemeen lijken plantengeografische factoren een grotere rol te spelen.

Voor de Vlaamse duinen vermeldt Heinemann (in Lebrun et al. 1949) een associatie *Anthyllido-Thesietum humifusi*, welke zou vicariëren met het Nederlandse *Anthyllido-Silenetum*. Lokale kentaxa zijn volgens de auteur *Thesium humifusum*, *Anthyllis vulneraria* var. *maritima*, *Thalictrum minus* var. *dunense* en *Asperula cynanchica*, vermoedelijk ook *Orobancha purpurea*, *Himantoglossum hircinum* en *Anacamptis pyramidalis*. Opnamen die een beeld kunnen geven van het Vlaamse duingrasland omstreeks 1950, zoals dat Heinemann voor ogen moet hebben gestaan, zijn in de literatuur moeilijk te vinden. Duvigneaud (1947) en Lambinon (1956) geven een paar graslandopnamen uit de duinen bij De Panne, maar daarin ontbreken de naamgevende *Anthyllis* en *Thesium*; wel aanwezig zijn *Thalictrum minus* en *Asperula cynanchica*, en voorts onder meer *Helianthemum nummularium*, *Orobancha caryophyllacea*, *Cirsium acaule*. De conclusie dringt zich op dat de naam *Anthyllido-Thesietum humifusi* blijkbaar niet al te gelukkig gekozen is. *Anthyllis vulneraria* komt in opnamen van graslanden in de Vlaamse duinen weinig voor (althans tegenwoordig; gezien de sterke fluctuaties die deze soort zowel over korte als over langere perioden te zien geeft, kan dit vroeger anders geweest zijn). Ook *Thesium humifusum* is slechts in een minderheid van de beschikbare opnamen aanwezig; deze soort is in de loop van de 20^e eeuw in de Belgische duinen sterk achteruitgegaan (mond. meded. M. Leten). Veel beter wordt de gemeenschap gekarakteriseerd

seerd door de aanduiding 'pelouse rase à *Helianthemum nummularium* et *Galium verum*' (Herbauts 1971). Door haar hoge presentie in Vlaamse en haar afwezigheid in Hollandse duingraslanden neemt *Helianthemum nummularium* onder de kenmerkende soorten de centrale plaats in. Dat deze soort (evenals *Cirsium acaule* en *Primula veris*) door Heinemann niet expliciet voor het *Anthyllido-Thesietum humifusi* wordt vermeld, komt doordat de associatie aanvankelijk tot het *Bromion erecti* werd gerekend, waarvan *Helianthemum nummularium* een van de vele verbondskensoorten is.

Terzijde: dit illustreert nogmaals hoezeer de plantensociologische systematiek bepaald wordt door referentiekaders (vgl. wat hiervoor bij de *Cladonio-Koelerietalia* over de opvattingen van Sissingh gezegd is). Wie een kalkrijk duingrasland als een 'verarmd' kalkgrasland beschouwt, zal niet opkijken van de aanwezigheid van Zonne-roosjes. Binnen het geheel van de duinvegetatie van de Noordzeekust is hun optreden echter hoogst opmerkelijk. Iets dergelijks geldt voor *Cirsium acaule* en *Primula veris*, die in sommige duingraslanden aan de Vlaamse kust aanwezig zijn (De Raeve et al. 1983).

De Raeve et al. (1983) beklemtonen de aanwezigheid van *vochtige* duinvalleien als voorwaarde voor het ontstaan en voortbestaan van kalkrijk duingrasland, dat een plaats heeft in de gradiënt van droge naar natte terreindelen. Ook D'Hondt (1981) geeft veel aanwijzingen in deze richting. Wat de Nederlandse duingraslanden betreft geldt hetzelfde ten dele ook voor het *Taraxaco-Galietum* (Doing 1988; Weeda 1992), maar niet of zelden voor het *Anthyllido-Silenetum*. Terwijl het *Anthyllido-Thesietum* kenmerkend is voor duinen met een zwak reliëf, komt het *Anthyllido-Silenetum* het best tot ontwikkeling in meer geaccidentieerd terrein, dikwijls hoog op vrij steile

hellingen. Het *Taraxaco-Galietum* in de ruime omvang die Henk Doing aan deze associatie heeft gegeven, komt zowel in golvende als in reliëfrijkere duinen en zowel in valleien als op hellingen voor.

Volgens algemeen oordeel van de Belgische duinonderzoekers is goed gedoseerde beweiding door hoefdieren van cruciale betekenis voor het *Anthyllido-Thesietum*. Volgens De Raeve et al. (1983) hebben konijnen (althans in de duinen bij Nieuwpoort) juist een destructieve invloed op het duingrasland. Wat de Nederlandse duingraslanden betreft, ligt de situatie genuanceerder. Een groot deel van het *Taraxaco-Galietum* is bij uitstek konijnengrasland. Het *Anthyllido-Silenetum* en het *Taraxaco-Galietum plantaginetosum* worden het best door grote grazers in stand gehouden, maar in de marge van het moderne zeedorpenlandschap blijkt het *Anthyllido-Silenetum* soms in stand te blijven dank zij mensen en hun honden ...

Een opmerkelijke kenmerk dat *Anthyllido-Thesietum*, *Anthyllido-Silenetum* en *Taraxaco-Galietum* met elkaar gemeen hebben, is de sterke geografische differentiatie die deze associaties binnen hun beperkte areaal vertonen. Met de woorden van De Raeve et al. (1983): "Afgezien van hun inwendige variatie op grond van oecologische verschillen, kan ongeveer elk aaneensluitend duingebied tussen Duinkerken en Cadzand door een eigen (geografisch) type worden gekarakteriseerd." Evenzo geldt voor de Nederlandse kust dat bij elk zeegat of zeedorp (= voormalig zeegat! zie Doing 1988) het karakter van de duinvegetatie zich ingrijpend wijzigt, en dat de verschillen het duidelijkst in de droge duingraslanden en -struwelen tot uiting komen.

Uiteraard is de grens tussen het *Anthyllido-Silenetum* en het *Anthyllido-Thesietum* niet messcherp en niet gefixeerd op de Nederlands-Belgische landsgrens. Duingraslanden te Heist-Duinbergen en Knokke met

Kolom	1	2	3	4	5
Centaurea jacea s.l.	+	II	+	+	-
Arabis hirsuta	+	+	II	+	-
Cynoglossum officinale	+	I	+	I	-
Trifolium scabrum	II	+	+	r	-
Potentilla erecta	+	I	+	+	-
Rhytidadelphus squarrosus	II	+	+	+	-
Carex caryophyllea	+	+	+	II	-
Lophocolea bidentata	+	+	I	I	-
Plagiomnium undulatum	I	+	+	+	-
Helianthemum nummularium	-	III	+	+	-
Arrhenatherum elatius	-	II	r	r	-
Thesium humifusum	-	I	-	r	-
Cirsium acule	-	+	-	-	-
Equisetum arvense	-	I	+	r	-
Viola hirta	-	I	r	II	-
Cirsium vulgare	-	I	r	I	-
Festuca arundinacea	-	I	-	+	-
Carex trinervis	-	I	-	+	-
Carex hirta	-	I	-	+	-
Rubus caesius	-	II	IV	IV	-
Thymus pulegioides	-	III	IV	III	-
Ononis repens * repens	-	II	III	II	-
Cerastium arvense	-	II	III	II	-
Galium mollugo	-	+	IV	II	-
Silene nutans	-	+	V	I	-
Potentilla reptans	-	III	+	I	-
Vicia sativa * nigra	-	II	II	I	-
Ligustrum vulgare	-	II	II	II	-
Crepis capillaris	-	II	+	+	-
Ranunculus acris	-	II	+	+	-
Hippophae rhamnoides	-	I	I	I	-
Geranium molle	-	I	I	I	-
Phleum pratense * bertolonii	-	I	+	+	-
Schoenus nigricans	-	I	+	+	-
Orobanche caryophyllacea	-	+	I	+	-

Kolom	1	2	3	4	5
Associatie	C-Asp	An-Th	An-Si	Ta-Ga	G-Pim
Kustduinen van:	Ir/Wa	Vlnd	W-Ned	Ned	No/Dk
Aantal opnamen	22	109	124	495	65
Armeria maritima	-	-	-	-	III
Solidago virgaurea	-	-	-	-	II
Hypochaeris maculata	-	-	-	-	II
Draba incana	-	-	-	-	II
Thymus serpyllum	-	-	-	-	I
Lathyrus maritimus	-	-	-	-	II
Geranium sanguineum	+	-	-	-	II
Plantago maritima	II	-	-	-	IV
Campanula rotundifolia	III	-	r	r	IV
Entodon concinnus	III	-	-	-	+
Ctenidium molluscum	III	-	-	-	+
Thuidium delicatulum	I	-	-	-	+
Centaurea scabiosa	I	-	-	-	+
Gentianella amarella	II	-	-	r	+
Thymus praecox	V	-	-	-	-
Blackstonia perfoliata	III	-	-	-	-
Gymnadenia conopsea	II	-	-	-	-
Vulpia bromoides	II	-	-	-	-
Gentiana verna	I	-	-	-	-
Sesleria albicans	I	-	-	-	-
Orobanche alba	I	-	-	-	-
Asperula cynanchica	V	+	-	-	-
Bellis perennis	III	I	-	-	-
Leucanthemum vulgare	IV	+	-	-	-
Anacamptis pyramidalis	III	*)	+	-	-
Centaureum erythraea	III	II	-	-	-
Cerastium diffusum	III	+	-	+	-
Primula veris	I	I	-	+	-
Koeleria macrantha	V	II	IV	III	-
Senecio jacobaea s.l.	III	III	III	III	-
Leontodon saxatilis	IV	II	II	I	-
Veronica arvensis	+	II	I	II	-

Kolom	1	2	3	4	5
Coelocaulon aculeatum	.	.	+	+	II
Empetrum nigrum	.	.	+	+	II
Jasione montana	.	.	+	+	II
Corynephorus canescens	.	.	+	+	I
Botrychium lunaria	.	.	I	+	+
Rhytidium rugosum	.	.	+	+	I
Tortella flavovirens	.	r	+	+	+
Cladina mitis	.	.	r	+	+
Racomitrium canescens	.	.	.	+	II
Polytrichum piliferum	.	.	r	+	II
Calluna vulgaris	.	.	.	+	I
Galium verum	V	IV	IV	V	V
Festuca rubra agg.	V	III	IV	III	V
Lotus corniculatus * cornic.	III	III	V	IV	IV
Carex arenaria	IV	IV	III	IV	IV
Poa pratensis	III	IV	IV	V	IV
Luzula campestris	II	II	V	II	II
Hypnum cupressiforme	V	IV	V	II	IV
Plantago lanceolata	I	III	III	V	III
Taraxacum microsp. div.	IV	III	III	III	III
Hieracium pilosella	III	III	IV	III	I
Polygala vulgaris s.l.	IV	IV	III	I	II
Achillea millefolium	III	III	II	II	III
Sedum acre	III	III	III	II	III
Cerastium fontanum * vulgare	IV	+	IV	+	IV
Anthyllis vulneraria	V	III	III	I	+
Hypochaeris radicata	V	III	II	+	+
Ranunculus bulbosus	V	II	II	+	II
Homalothecium lutescens	IV	II	I	+	II
Trifolium repens	+	I	III	III	II
Cerastium semidecandrum	IV	I	I	I	II
Euphrasia stricta s.l.	II	II	I	IV	+
Festuca ovina agg.	III	I	II	III	+
Pseudoscleropodium purum	V	I	I	I	+
Linum catharticum					

Kolom	1	2	3	4	5
Rhinanthus angustifolius	.	.	II	r	.
Orobancha picridis	.	.	I	r	.
Picris hieracioides	.	.	IV	II	.
Daucus carota	.	.	IV	+	.
Silene otites	.	.	II	+	.
Viola rupestris	.	.	+	II	.
Fragaria vesca	.	.	I	I	.
Gentiana cruciata	.	.	+	I	.
Potentilla verna	.	I	.	+	+
Cirsium arvense	.	I	r	+	+
Thalictrum minus s.l.	.	I	+	r	II
Hieracium umbellatum	.	II	IV	I	IV
Avenula pubescens	.	III	IV	III	+
Pimpinella saxifraga	.	+	III	I	V
Calamagrostis epigejos	.	III	II	IV	+
Salix repens	.	III	II	III	I
Veronica officinalis	.	+	I	IV	II
Cladonia furcata	.	I	II	II	II
Veronica chamaedrys	.	II	+	I	II
Myosotis ramosissima	.	II	I	II	+
Vicia lathyroides	.	I	II	II	+
Erigeron acris	.	+	II	I	II
Aira praecox	.	+	I	II	I
Rhinanthus minor	.	+	+	I	II
Brachythecium albicans	.	+	III	+	+
Bromus hordeaceus s.l.	.	+	I	+	+
Ceratodon purpureus	.	+	+	II	+
Leontodon autumnalis	.	+	+	+	II
Viola curtisii	.	+	+	I	I
Amnophila arenaria	.	.	III	I	IV
Dicranum scoparium	.	.	+	III	I
Cladonia rangiformis	.	r	II	II	II
Polypodium vulgare	.	.	III	I	I
Cladonia foliacea	.	.	I	II	I
Polygonatum odoratum	.	.	II	I	+

Kolom	1	2	3	4	5
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	+	II	II	II	II
<i>Tortula rur. * ruraliformis</i>	III	I	+	I	II
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	III	II	I	I
<i>Carlina vulgaris</i>	III	I	I	I	+
<i>Viola canina</i>	+	I	II	I	II
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	I	I	II	I	I
<i>Prunella vulgaris</i>	III	II	+	+	+
<i>Holcus lanatus</i>	+	III	+	I	I
<i>Trifolium pratense</i>	II	I	+	+	II
<i>Agrostis capillaris</i>	II	I	+	I	I
<i>Briza media</i>	II	II	+	+	+
<i>Rumex acetosa</i>	+	II	I	+	I
<i>Elymus</i> spp.	+	I	II	+	+
<i>Sagina nodosa</i>	+	+	+	+	+
<i>Medicago lupulina</i>	III	I	+	r	+
<i>Dactylis glomerata</i>	+	II	+	r	I
<i>Succisa pratensis</i>	I	+	.	.	+
<i>Carex flacca</i>	IV	II	r	II	+
<i>Agrostis stolonifera</i>	IV	+	.	+	+
<i>Vicia cracca</i>	I	I	r	+	I
<i>Ditrichum flexicaule</i>	III	.	+	+	+
<i>Antennaria dioica</i>	+	.	r	+	+
<i>Gentianella campestris</i>	+	.	r	+	+
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	+	.	II	+	I
<i>Peltigera canina/rufescens</i>	+	.	I	+	II
<i>Hylocomium splendens</i>	I	.	I	+	I
<i>Brachythecium rutabulum</i>	+	.	+	I	I
<i>Danthonia decumbens</i>	+	r	+	I	+

Tabel III. Floristische samenstelling van kalkrijke duingraslanden in diverse Noordwesteuropese kustgebieden.

Presentieklassen: V = 80-100 %; IV = 60-80 %; III = 40-60 %; II = 20-40 %; I = 10-20 %; + = 1-10 %; r = 0,2-1 %.

Basisgegevens:

Kolom 1: Ierland; Co. Galway en Co. Clare, 17 opn. (9 van Braun-Blanquet & Tüxen 1952, 5 van Shimwell 1971, 1 van Breuer et al. 1984 en 2 ongepubl. opn. van J.H.J. Schaminée); Wales, Pembrokeshire en Glamorgan, 5 opn. (Shimwell 1971).

Kolom 2: Belgisch en Frans Vlaanderen; Oostduinkerke - Nieuwpoort, 49 opn. (De Raeve, Leten & Rappé 1983); Bray-Duinen, 26 opn. (Fleurbaey 1982); De Panne, 23 opn. (17 van D'Hondt 1981, 3 van Lambinon 1956, 2 van Herbauts 1971 en 1 van Duvigneaud 1947); Klemskerke, 11 opn. (Verboven 1980).

Kolommen 3 en 4: Nederland (Weeda et al. 1996).

Kolom 5: Zuidwest-Noorwegen, 44 opn. (Tüxen 1967); Noord-Jutland, ter weerszijden van de Bulbjerg, 21 opn. (Heykena 1965).

*) *Anacamptis pyramidalis* wordt vermeld door Heinemann (in Lebrun et al. 1949) maar is in de beschikbare opnamen niet vertegenwoordigd.

veel *Silene nutans* en weinig *Helianthemum nummularium* (Herrier 1989) kunnen deels nog tot het *Anthyllido-Silenetum* gerekend

worden. Het optreden van *Thalictrum minus* (evenals vroeger bij Cadzand, Domburg en Wassenaar) vormt een verschil met

het optimaal ontwikkelde *Anthyllido-Silenetum* zoals dat van Katwijk tot Egmond voorkomt. Ook de opnamen van duingrasland bij Klemskerke (Verboven 1980) doen nog sterk aan Hollandse zeedorpenlandschappen denken, maar tevens aan de vroongronden van Goeree (*Trifolium scabrum!*).

Het zuidwestelijkste duingebied van waar het *Anthyllido-Thesietum* tot dusver is beschreven, is dat bij Bray-Duinen in de uiterste noordpunt van Frankrijk (Fleurbay 1982). Géhu & De Foucault (1978a, 1978b) vermelden voor Noordfranse duingebieden wel gemeenschappen die tot het *Phleo-Tortuletum ruraliformis*, het *Violo-Coryneporetum*, het *Ornithopodo-Coryneporetum* en het *Festuco-Galietum trifolietosum* te rekenen zijn, maar geen kalkrijke duingraslanden die in het *Polygalo-Koelerion* thuishoren.

Buiten Nederland zijn duingraslanden die tot het *Polygalo-Koelerion* behoren, beschreven uit Zuidwest-Noorwegen, Noord-Jutland, Zuid-Wales en West-Ierland. Het gaat daar in de meeste gevallen om duingebieden die grenzen aan of afgezet zijn op kalkgesteente. Uit Zuidwest-Noorwegen beschreef Tüxen (1967) het *Gentiano-Pimpinellum saxifragae*, dat hij tot het *Koelerion albescentis* rekende. Opnamen uit de kalkrijke duinen ter weerszijden van de Bulbjerg in Noord-Jutland (Heyken 1965, Tabel 36) geven een zozeer overeenkomstig beeld, dat zij naar onze mening tot dezelfde associatie te rekenen zijn. De verwantschap met de Nederlandse en Vlaamse duingraslanden is groot (Tabel III).

Van de Ierse westkust beschreven Braun-Blanquet & Tüxen (1952) het *Camptothecio-Asperuletum cynanchicae*, dat door Shimwell (1971) ook werd aangetroffen in Zuid-Wales. Het wordt door genoemde auteurs tot het *Mesobromion* gerekend, welke opvatting wordt onderschreven door

Willems (1982). Breuer et al. (1984) opperen de mogelijkheid om de associatie naar het *Galio-Koelerion* over te brengen; volgens onze indeling zou het dan in de *Cladonio-Koelerietalia* thuishoren. Hoewel de verwantschap met de Nederlandse en Vlaamse duingraslanden wat geringer is dan in het geval van het *Gentiano-Pimpinellum*, beschouwen ook wij de *Cladonio-Koelerietalia* als de orde waarin het *Camptothecio-Asperuletum* het best op zijn plaats is; het valt dan binnen het *Polygalo-Koelerion*. Met het Vlaamse *Anthyllido-Thesietum* heeft het een paar markante soorten gemeen, te weten *Asperula cynanchica*, *Centaureum erythraea* en *Primula veris*. Gemeenschappelijke soorten met het Zuid-scandinavische *Gentiano-Pimpinellum* zijn onder meer *Campanula rotundifolia*, *Plantago maritima*, *Geranium sanguineum* en *Centaurea scabiosa* (Tabel III).

De indeling van de mos- en kruidenrijke gemeenschappen van de droge duinen langs de Duitse Waddeneilanden en de westkust van Jutland, waarvan vooral Heyken (1965) talloze opnamen heeft nagelaten, blijft een probleem. Tot op zekere hoogte neemt het *Thalictro-Salicetum* op de Oostfriese eilanden de plaats van het *Taraxaco-Galietum* in, maar de kenmerkende soorten van de *Cladonio-Koelerietalia* zijn er slechts zwak in vertegenwoordigd.

Notes on the nomenclature and systematics of the Koelerio-Coryneporetea

In addition to the treatment of the Koelerio-Coryneporetea in "De Vegetatie van Nederland 3", notes are given on some aspects of nomenclature and systematics. The synsystematical position of the associations and subassociations is reflected by Table I. The typification of the units represented in the Netherlands is dealt with. As far as associations are concerned, a type relevé is quoted or designated for those associations

that have been first described from the Netherlands. Vicariants of Dutch associations are mentioned, attention being mainly focused on the communities of calcareous sand. The closed grassland vegetation on calcareous dune-sand in various parts of northwestern Europe (alliance Polygalo-Koelerion) is discussed in some detail.

Gerefereerde literatuur

- Bakker, M. & L. Groot (1996). Typologie van de droge duingraslanden op Voorne. *Stratiotes* 13: 57-76.
- Barkman, J.J., J. Moravec & S. Rauschert (1986). Code of phytosociological nomenclature. *Vegetatio* 67: 145-195.
- Böcher, T.W. (1941). Beiträge zur Pflanzengeographie und Ökologie dänischer Vegetation. I. Über die Flechtenheiden und Dünen der Insel Läsö. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter*, Bind II, Nr. 1: 1-38.
- Boerboom, J.H.A. (1957). Les pelouses sèches des dunes de la côte néerlandaise. *Acta Botanica Neerlandica* 6: 642-680.
- Boerboom, J.H.A. (1960). *De plantengemeenschappen van de Wassenaarse Duinen*. Dissertatie Landbouwhogeschool Wageningen. Tevens verschenen als: Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 60 (10), 135 pp.
- Boerboom, J.H.A. (1964). Microklimatologische waarnemingen in de Wassenaarse duinen. *Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen* 64 (3), 28 pp.
- Braun-Blanquet, J. & W.C. de Leeuw (1936). Vegetationsskizze von Ameland. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 46: 359-393.
- Braun-Blanquet, J. & M. Moor (1938). *Prodromus der Pflanzengesellschaften. Prodrome des Groupements végétaux. Fasz. 5. Verband des Bromion erecti*. Comité International du Prodrome Phytosociologique, Montpellier, 64 pp.
- Braun-Blanquet, J. & R. Tüxen (1952). Irische Pflanzengesellschaften. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidgenössischen Technischen Hochschule, Stiftung Rübel (Zürich)* 25: 222-421. Tevens verschenen als: Communication 117, SIGMA, Montpellier.
- Breuer, J.-P., S. Hennekens & J. Schaminée (1984). Celtatlantica. Verslag van een geobotanische excursie naar Ierland - juli 1981. Botanisch Laboratorium Katholieke Universiteit Nijmegen, Verslag No 32. 247 pp.
- Bruin, C.J.W. (1995). Over de standplaats van Appelmos (*Bartramia pomiformis* Hedw.) en het voorkomen van enkele 'bosmossen' in het open duin. *Gorteria* 21: 87-99.
- Celinski, F., B. Babczynska & A. Magiera (1978). Les pelouses psammophiles à *Armeria elongata* près de Myslowic (Plateau silésien, Pologne). *Colloques Phytosociologiques* 6: 123-131.
- De Raeve, F. (1979). Sur les pelouses à thérophytes des dunes de la côte ouest de la Belgique, en particulier le Tortullo-Phleetum arenarii. *Botanisch Jaarboek Dodonaea* 47: 74-86.
- De Raeve, F., M. Leten & G. Rappé (1983). Flora en vegetatie van de duinen tussen Oostduinkerke en Nieuwpoort. Rapport van de geobotanische studie uitgevoerd in het raam van de geplande waterwinning "Ter Yde". Nationale plantentuin van België. 176 pp.
- D'Hondt, A. (1981). De vegetatie van De Westhoek. Ministerie van het Vlaams Gewest, Bestuur Waters en Bos- sen/Rijksuniversiteit Gent. 142 pp.
- Dierschke, H. (1986). Entwicklung und heutiger Stand der Syntaxonomie von Silikat-Trockenrasen und verwandten Gesellschaften in Europa. *Phytocoenologia* 14: 399-416.
- Doing, H. (1963). Übersicht der floristischen Zusammensetzung, der Struktur

- und der dynamischen Beziehungen Niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 63 (2), 60 pp.
- Doing, H. (1966). Beschrijving van de vegetatie der duinen tussen IJmuiden en Camperduin. *Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen* 66 (13), 63 pp.
- Doing, H. (1974). Landschapsoecologie van de duinstreek tussen Wassenaar en IJmuiden. *Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen* 74 (12), 111 pp.
- Doing, H. (1988). *Landschapsoecologie van de Nederlandse kust: een landschapskartering op vegetatiekundige grondslag*. Stichting Duinbehoud, Leiden, 228 pp.
- Doing, H. (1993). Het Sileno-Tortuletum (ass. nov.), een karakteristieke associatie van het zeedorpenlandschap. *Stratiotes* 6: 40-52.
- Duvigneaud, P. (1947). Remarques sur la végétation des pannes dans les dunes littorales entre La Panne et Dunkerque. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* 79: 123-140.
- Fleurbaey, F. (1982). Vegetatiekundige studie van het duingebied ten oosten van Bray-Dunes. Rijksuniversiteit Gent, Faculteit van de Wetenschappen.
- Géhu, J.-M. & B. de Foucault (1978a). Les pelouses à *Tortula ruraliformis* des dunes du Nord-Ouest de la France. *Colloques Phytosociologiques* 6: 269-273.
- Géhu, J.-M. & B. de Foucault (1978b). Les pelouses silicieuses à Thérophytes de la zone littorale du Nord de la France. *Colloques Phytosociologiques* 6: 319-327.
- Görs, S. (1968). Der Wandel der Vegetation im Naturschutzgebiet Schwenninger Moos unter en Einfluß des Menschen in zwei Jahrhunderten. In: A. Benzing et al., *Das Schwenninger Moos Der Neckarursprung*. Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs 5, Ludwigsburg, pp. 190-284.
- Gradstein, R. & H.M.H. van Melick (1996). De Nederlandse Levermossen en Haumossen. Flora en verspreidingsatlas van de Nederlandse Hepaticae en Anthocerotae. Natuurhistorisch Bibliotheek 64, Uitgeverij KNNV, Utrecht. 366 pp.
- Herbaults, J. (1971). Flore et végétation des dunes de la Réserve Naturelle domaniale du Westhoek. Ministère de l'Agriculture, Administration des Eaux et Forêts, Travaux No 5. 63 pp.
- Herrier, J.-L. (1989). Vegetatiekundige bijdrage tot de landschapsoecologie van de duinstreek van het Zwin. Rijksuniversiteit Gent, Faculteit van de Landbouwwetenschappen.
- Heykena, A. (1965). Vegetationstypen der Küstendünen an der östlichen und südlichen Nordsee. *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft für Floristik in Schleswig-Holstein und Hamburg* 13, 135 pp.
- Hobohm, C. (1991). *Die Vegetation von Norderney*. Dissertation Universität von Hannover, 150 pp.
- Hocquette, M. (1927). Étude sur la végétation et la flore du littoral de la Mer du Nord. *Archives de Botanique* 1(4). 179 pp.
- Hohenester, A. (1967). Silbergrasfluren in Bayern. *Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F.* 11/12: 11-21.
- Jeckel, G. (1984). Syntaxonomische Gliederung, Verbreitung und Lebensbedingungen nordwestdeutscher Sandtrockenrasen (Sedo-Scleranthetea). *Phytocoenologia* 12: 9-153.
- Korneck, D. (1974). *Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten*. Schriftenreihe für Vegetationskunde 7 (Bonn-Bad Godesberg), 196 pp.
- Krausch, H.D. (1961). Die kontinentalen Steppenrasen (*Festucetalia vallesiacae*)

- in Brandenburg. *Feddes Repertorium* Beiheft 139: 167-227.
- Krippel, E. (1954). Die Pflanzengesellschaften auf Flugsandböden des slowakischen Teiles des Marchfeldes. *Angewandte Pflanzensoziologie*, Festschrift für Erwin Aichinger: 635-645.
- Lambinon, J. (1956). Aperçu sur les groupements végétaux du district maritime belge entre La Panne et Coxyde. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* 88: 107-127.
- Lebrun, J., A. Noifalisse, P. Heinemann & C. Vanden Berghen (1949). Les associations végétales de Belgique. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* 82: 105-207.
- Moravec, J. (1967). Zu den azidophilen Trockenrasengesellschaften Südwestböhmens und Bemerkungen zur Syntaxonomie der Klasse Sedo-Scleranthetea. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 2: 137-178.
- Mucina, L., G. Grabherr & Th. Ellmauer (1993, red.). *Die Pflanzengesellschaften Österreichs. I. Anthropogene Vegetation*. Fischer, Jena/Stuttgart/New York, 578 pp.
- Oberdorfer, E. (1938). Pflanzensoziologische Beobachtungen und floristische Neufunde im Oberrheingebiet. *Verhandlungen des naturhistorisch-medischen Vereins Heidelberg N.F.* 18 (2): 183-201.
- Oberdorfer, E. (1957). *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Pflanzensoziologie. Eine Reihe vegetationskundlicher Gebietsmonographien 10. Fischer, Jena, 564 pp.
- Oberdorfer, E. (1978). *Süddeutsche Pflanzengesellschaften II*. 2. Aufl. Fischer, Stuttgart/New York, 355 pp.
- Olsson, H. (1974). Studies on South Swedish sand vegetation. *Acta Phytogeographica Suecica* 60, 170 pp.
- Passarge, H. (1960). Zur soziologischen Gliederung binnenländischer Corynephorus-Rasen im nordostdeutschen Flachland. *Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg* 98-100: 1-183.
- Passarge, H. (1964). *Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes I*. Pflanzensoziologie 13. Fischer, Jena, 324 pp.
- Rivas-Martínez, S. (1978). Sur la syntaxonomie des pelouses thérophytiques de l'Europe occidentale. *Colloques Phytosociologiques* 6: 55-71.
- Shimwell, D.W. (1971). Festuco-Brometea Br.-Bl. & R.Tx. 1943 in the British Isles: the phytogeography and phytosociology of limestone grasslands. II. Eumesobromion in the British Isles. *Vegetatio* 23: 29-60.
- Sissingh, G. (1974). Comparaison du Roso-Ephedretum de Bretagne avec des unités de végétation analogues (contribution à la systématique des associations de dunes grises atlantiques et méditerranéennes). *Documents Phytosociologiques* 7-8: 95-106.
- Sissingh, G. & P. Tideman (1960). De plantengemeenschappen uit de omgeving van Didam en Zevenaar. *Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen* 60 (13): 1-30.
- Slings, Q.L. (1994). De kalkgraslanden van de duinen. *De Levende Natuur* 95: 120-130.
- Türk, W. (1995). Pflanzengesellschaften und Vegetationsmosaik der Insel Amrum. *Tuexenia* 15: 245-294.
- Tüxen, R. (1937). Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. *Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft* 3: 1-170.
- Tüxen, R. (1951). Eindrücke während der pflanzensoziologischen Exkursionen durch Süd-Schweden. *Vegetatio* 3: 149-172.
- Tüxen, R. (1967). Pflanzensoziologische

- Beobachtungen an südwestnorwegischen Küsten-Dünengebieten. *Aquilo. Series Botanica* 6: 241-272.
- Vanden Berghen, C. (1958). Etude sur la végétation des dunes et des landes de la Bretagne. *Vegetatio* 8: 193-208.
- Vanden Berghen, C. (1963). L'association à *Helichrysum stoechas* dans les dunes du littoral du Sud-Ouest de la France (Roseto-Ephedretum Kuhnholz-Lordat). *Vegetatio* 11: 317-324.
- Vanhecke, L. & R. Clarysse (1975). Een belangrijke nieuwe vindplaats van *Mibora minima* (L.) Desv. in de binnenduin van Ghyvelde (Frankrijk, Dep. du Nord). *Dumortiera* 3: 1419.
- Verboven, W. (1980). Duingraslandvegetaties van het golfterrein bij de Vosseslag (Klemskerke). Rijksuniversiteit Gent, Faculteit van de Wetenschappen.
- Weeda, E.J. (1992). *Zandviooltje (Viola rupestris) in de duinen van Noord-Kennemerland. Hoe een dwerg uit de steppe-toendra standhoudt temidden van zand, zeewind en konijnen*. Wetenschappelijke Mededeling KNNV 206, 88 pp.
- Weeda, E.J., H. Doing & J.H.J. Schaminée (1996). Koelerio-Corynephoretea, in: J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda, De Vegetatie van Nederland 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden: 61-144. Uppsala.
- Westhoff, V. (1943). Plantensociologisch onderzoek, in het bijzonder op de Waddeneilanden. In: *Handelingen van het 29e Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres, gehouden op 27, 28 en 29 April 1943 te Amsterdam*: 27-40.
- Westhoff, V. (1947). *The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel*. Dissertatie Rijksuniversiteit Utrecht, 131 pp.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1969). *Plantengemeenschappen in Nederland*. Thieme, Zutphen, 324 pp.
- Willems, J.H. (1982). Phytosociological and geographical survey of Mesobromion communities in Western Europe. *Vegetatio* 48: 227-240.