

# De duinvegetatie, een grandioze herschikking van plantensoorten

*Opgedragen aan de gedachtenis van Henk Doing*

**E.J. Weeda**

Onder de Nederlandse natuur van Europees gewicht nemen de duinen een ereplaats in, zowel in geomorfologisch als in botanisch, zoölogisch en mycologisch opzicht. Dit artikel richt zich op het eigen karakter van de duinvegetatie, dat een ecologische, een geografische en een plantensociologische dimensie heeft. Omwille van de beschikbare ruimte worden alleen gras- en kruidengemeenschappen nader besproken, niet de heiden, struwelen en bossen.

Als leefmilieu voor planten verschilt de duinkust van het achterland door de aanwezigheid van een grote voorraad zand dat gemakkelijk in beweging wordt gebracht door water en wind, en door de vaak harde, met zoute druppeltjes beladen zeewind. De consequenties hiervan zijn dat het minerale substraat op zichzelf een voedselarm karakter heeft, en dat vestiging van hoge struiken en nog meer van bomen verhinderd of zeer bemoeilijkt wordt. Hun afwezigheid over grote delen van het terrein begunstigt talrijke soorten met een grote lichtbehoefte. De voedselarme 'grondslag' biedt mogelijkheden voor grote differentiatie in voedselrijkdom, afhankelijk van aanvoer en verplaatsing van voedingsstoffen.

De belangrijkste differentiërende factor in de uitgangssituatie is het gehalte van het zand aan kalk in de vorm van schelpgruis. Op kleinere schaal zijn er vooral drie pro-

cessen te noemen die de verscheidenheid en de soortenrijkdom van de duinvegetatie versterken, door Doing (1988) gekarakteriseerd met de letters R, s en t:

**R:** Bij een afslaande kust wordt zand uit de zeereep in een reeds ontwikkelde vegetatie geblazen en met de humuslaag hiervan vermengd. Hierbij komen voedingsstoffen vrij en wel des te meer naarmate het zand kalkrijker is.

**s:** Vooral in de omgeving van zeedorpen wordt de voedingsstoffenkringloop geïntensiveerd door betreding, beweiding en lichte bemesting, wat een duurzaam, licht verrijkend effect op de bodem heeft, eveneens vooral als het zand kalkrijk is (Slings 1994).

**t:** Vlak bij zee treedt lokale, meer kortstondige bodemverrijking op door afzetting van vloedmerk.

In dit artikel worden de bijzondere kwaliteiten van de duinvegetatie in beeld gebracht vanuit de geografische en plantensociologische positie van de afzonderlijke plantensoorten. Daarbij worden zes groepen onderscheiden (Tabel 1). Een zevende groep – planten die in de duinen veel zeldzamer zijn dan in het achterland – blijft buiten beschouwing. De verschillen in plantensociologische positie of amplitudo die veel soorten in en buiten de duinen vertonen, hebben aanzienlijke consequen-

Biotoop	1) specifieke duinplanten	2) op grote afstand van rest areaal	3) in duinen frequenter dan in achterland
Duinvoet (Salsolo-Cakiletum)	<i>Atriplex laciniata</i> , <i>Cakile maritima</i> , <i>Salsola kali</i> * <i>kali</i>		
Zeezeep (Ammophiletea)	<i>Ammophila arenaria</i> , <i>Elytrigia juncea</i> , <i>Eryngium maritimum</i> , <i>Euphorbia paralias</i> , <i>Festuca arenaria</i> , <i>Honckenya peploides</i> , <i>Leymus arenarius</i>		
Contactzone duin / kwelder (Sagino-Cochlearietum)	<i>Catapodium marinum</i> , <i>Cerastium diffusum</i> , <i>Cochlearia danica</i> , <i>Sagina maritima</i>		
Ruderale vegetatie (Artemisietea vulgaris)		<i>Chenopodium foliosum</i>	<i>Anchusa officinalis</i> , <i>Chenopodium murale</i> , <i>Corisperrum intermedium</i> , <i>Echium vulgare</i> , <i>Nepeta cataria</i> , <i>Verbascum thapsus</i>
Droge en matig vochtige duingraslanden (Koelerio-Corynepheretea, Nardetea)	<i>Artemisia campestris</i> * <i>maritima</i> , <i>Asparagus officinalis</i> * <i>prostrata</i> , <i>Carex arenaria</i> , <i>Erodium glutinosum</i> , <i>Milium vernale</i> * <i>scabrum</i> , <i>Phleum arenarium</i> , <i>Senecio jacobaea</i> * <i>dunensis</i> , <i>Taraxacum sectie Erythrospema</i> (diverse microsp.), <i>Taraxacum obliquum</i> , <i>Thalictrum minus</i> * <i>dunense</i> , <i>Viola curtisii</i>	<i>Gentiana cruciata</i> , <i>Orobanche caryophyllacea</i> , <i>Orobanche picridis</i> , <i>Silene otites</i> , <i>Tuberaria guttata</i> , <i>Veronica prostrata</i> (†), <i>Viola rupestris</i>	<i>Anacamptis pyramidalis</i> , <i>Anisantha tectorum</i> , <i>Anthyllis vulneraria</i> , <i>Arabis hirsuta</i> * <i>hirsuta</i> , <i>Botrychium lunaria</i> , <i>Bunium bulbocastanum</i> , <i>Carlina vulgaris</i> , <i>Clinopodium acinos</i> , <i>Gentiana campestris</i> , <i>Koeleria macrantha</i> , <i>Myosotis ramosissima</i> , <i>Orobanche purpurea</i> , <i>Picris hieracioides</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Polygala vulgaris</i> , <i>Rosa pimpinellifolia</i> , <i>Saxifraga tridactylites</i> , <i>Silene conica</i> , <i>Silene nutans</i> , <i>Thesium humifusum</i> , <i>Trifolium scabrum</i> , <i>Trifolium striatum</i> , <i>Vicia lathyroides</i>
Duinheiden		<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	
Natte duinvalleien (Parvocaricetea, Centauro-Saginetum, Cicendietum filiformis)	<i>Carex trinervis</i> , <i>Juncus alpinoarticulatus</i> * <i>atricapillus</i>	<i>Blackstonia perfoliata</i> * <i>serotina</i> , <i>Centaureum littorale</i> , <i>Juncus balticus</i>	<i>Anagallis minima</i> , <i>Blysmus compressus</i> , <i>Eleocharis quinqueflora</i> , <i>Equisetum variegatum</i> , <i>Gentiana amarella</i> , <i>Gymnadenia conopsea</i> , <i>Hermidium monorchis</i> , <i>Juncus pygmaeus</i> , <i>Liparis loeselii</i> , <i>Ophioglossum vulgatum</i> , <i>Schoenus nigricans</i> , <i>Teucrium scordium</i>
Duinpoelen (Littorelletea)			<i>Anagallis tenella</i> , <i>Echinodorus ranunculooides</i> , <i>Samolus valerandi</i>
In diverse klassen			<i>Calamagrostis epigejos</i> , <i>Euphrasia stricta</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Genista tinctoria</i> , <i>Linum catharticum</i> , <i>Polypodium vulgare</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Rubus caesius</i> , <i>Viola hirta</i>

Tabel 1. Elementen in de duinflora

3a) in duinen minder achteruitgegaan	4) verschil in plantensociologische amplitudo	5) geen verschil in frequentie of amplitudo	6) in de duinen meer lokaal dan elders
	Sonchus arvensis s.lat.		
	Anchusa arvensis		
Antennaria dioica, Carex caryophyllea, Rhinanthus minor, Thymus pulegioides, Veronica officinalis, Viola canina	Aira praecox, Daucus carota, Eryngium campestre, Galium mollugo, Hieracium umbellatum, Senecio vulgaris	Cerastium arvense, Cerastium semidecandrum, Festuca filiformis, Galium verum, Helictotrichon pubescens, Hieracium pilosella, Hypochaeris radicata, Jasione montana, Luzula campestris, Pimpinella saxifraga, Ranunculus bulbosus, Rumex acetosella	Briza media, Cuscuta epithymum, Danthonia decumbens, Knautia arvensis, Pedicularis sylvatica, Potentilla erecta, Potentilla verna
		Calluna vulgaris, Empetrum nigrum, Erica tetralix	Genista anglica
Dactylorhiza incarnata, Epipactis palustris, Parnassia palustris, Radiola linoides, Sagina nodosa	Carex pulicaris, Galium uliginosum, Hydrocotyle vulgaris, Hypericum tetrapterum, Mentha aquatica, Pulicaria dysenterica		Juncus subnodulos, Menyanthes trifoliata, Myrica gale, Potentilla palustris, Valeriana dioica
	Agrimonia eupatoria, Carex flacca, Centaurium erythraea, Cirsium vulgare, Conyza canadensis, Erigeron acer, Leontodon saxatilis, Potentilla reptans, Rhinanthus angustifolius		

1) Specifieke duinplanten, waarvan het areaal geheel of grotendeels tot kuststreken beperkt is

2) Planten waarvan de groeiplaatsen in de duinen op grote afstand liggen van het aaneengesloten, niet aan de kust gebonden areaal

3) Planten die in de duinen frequenter voorkomen dan op zandgronden of in moerassen in de achterliggende laagvlakte

3a) Planten die in de duinen tegenwoordig frequenter voorkomen dan op zandgronden of in moerassen in de achterliggende laagvlakte, doordat ze in de duinen minder sterk zijn achteruitgegaan dan elders

4) Planten die in de duinen en de achterliggende laagvlakte geen opvallend verschil in frequentie maar wel in plantensociologische positie of amplitudo vertonen

5) Planten die in de duinen en de achterliggende laagvlakte geen opvallend verschil in frequentie, noch in plantensociologische positie of amplitudo vertonen (van deze groep worden alleen enige wijdverbreide soorten genoemd)

6) Planten die in de duinen wijdverbreid zijn (of waren) maar meer lokaal voorkomen dan op zandgronden of in moerassen in de achterliggende laagvlakte (ook van deze groep worden slechts enkele voorbeelden genoemd)

ties voor de vegetatiebeschrijving, die her en der zullen worden aangestipt.

Areaalgegevens zijn ontleend aan Meusel e.a. (1965, 1978, 1992) en Hultén & Fries (1988). Helaas is vooral laatstgenoemd standaardwerk slordig met areaalbegrenzingsen in de Noordwest-Europese laagvlakte. Vaak moesten dan ook landelijke verspreidingsatlassen en flora's ter hand worden genomen. Een Franse atlas werd node gemist, maar in veel gevallen bood Dupont (1962) of Géhu (1969) de gewenste informatie.

De aanduiding 'specifieke duinplanten' voor de eerste groep moet niet absoluut worden opgevat. Er is nauwelijks een duinplant die nergens buiten de kustduinen opduikt. Zo is *Carex trinervis* in haar hele, beperkte areaal (van Noord-Portugal tot Jutland) aan de duinen gebonden, behalve in Nederland, waar zij haar zwaartepunt heeft en ook hier en daar op de pleistocene zandgronden groeit. Niettemin rekenen we haar tot de specifieke duinplanten, waarbij het internationale verspreidingsbeeld de doorslag geeft.

Omwille van het ruimtebeslag zijn alleen vaatplanten in de tabel opgenomen, en alleen soorten die in Nederland voorkomen. Ook de verwijzing naar de 'achterliggende laagvlakte' in de groepsomschrijvingen is een typisch Nederlandse element: op diverse plaatsen in Frankrijk, op de Britse eilanden en in de Scandinavische landen grenzen duingebieden rechtstreeks aan gebergten. Vooral het contact tussen kalkrijke duinen en dito gesteenten biedt mogelijkheden voor uitwisseling van plantensoorten, die in de laagvlakte niet in dezelfde vorm aanwezig zijn. Ik wil dan ook beklemtonen dat dit korte artikel, inclusief de tabel, een schetsmatig karakter heeft en bedoeld is als opzet voor een meer omvattende publicatie, waarin ook andere West-Europese duingebieden, blad- en levermossen, kranswieren en lichenen ge-

honoreerd worden. Reacties zijn dan ook zeer welkom.

### De zeereep, domein van specifieke duinplanten

In de vegetatietypen op de grens van zee en duinen nemen specifieke duinplanten een overheersende plaats in. Dit geldt in het bijzonder voor de soortenarme begroeiingen van de *Ammophiletea* en het *Salsolacakiletum*. Het *Sagino-Cochlearietum* heeft in hoge mate het karakter van een contactgemeenschap die zelden of nooit onvermengd met andere vegetatie-eenheden voorkomt. Niettemin valt ook hier de prominente plaats op die specifiek aan de kust gebonden soorten innemen.

Voor alle drie eenheden, maar vooral voor de *Ammophiletea* geldt dat zij in onze streken soortenarmer zijn dan verder zuidwaarts. De schaarse aan zuidelijke soorten wordt niet gecompenseerd door specifiek noordelijke soorten, aangezien deze ons land niet bereiken (bijvoorbeeld *Mertensia maritima*) of slechts sporadisch optreden (*Lathyrus japonicus*). Een groot deel van de Nederlandse *Ammophiletea*-begroeiingen wordt bovendien zowel door zuidelijke als door noordelijke soorten gemeden: de eerste trekken zich achter de zeereep (*Eryngium maritimum* en nog sterker *Calystegia soldanella*, die bij ons nauwelijks in echte *Ammophiletea*-gemeenschappen optreedt), de tweede beperken zich tot de vloedmerkzone (*Lathyrus japonicus*) of treden slechts weinig daarbuiten (*Honckenya perloides*). In Doings terminologie vertonen de zuidelijke soorten een s-, de noordelijke een t-gedrag. *Leymus arenarius* verenigt beide aspecten in zich.

Een deel van de soortenarmoede van de Nederlandse zeereep- en vloedmerkgemeenschappen is toe te schrijven aan het recht trekken en gesloten houden van de zeereep. Onregelmatigheden als de Kerf bij

Schoorl en het Velsersstrand geven terstond een sterke toeneming van de floristische rijkdom te zien.

### Droge duingraslanden, ontmoetingsplaats van oost en west

Droge duingraslanden herbergen eveneens een reeks van specifieke duinplanten. Het best zijn deze vertegenwoordigd in het *Phleo-Tortuletum ruraliformis* en het *Sileno-Tortuletum ruraliformis*, minder in het *Taraxaco-Galietum veri*, terwijl zij in het *Anthyllido-Silenetum* grotendeels ontbreken. Kenmerkend voor Noord-Atlantische kusten zijn met name *Viola curtisii*, *Senecio jacobaea* subsp. *dunensis*, *Taraxacum obliquum* en een aantal microsoorten van *Taraxacum* sectie *Erythrosperma*. Andere soorten hebben een groter, Atlantisch of Midditerraan-Atlantisch areaal, in sommige gevallen met voorposten in het binnenland (*Phleum arenarium*).

Zij-aan-zij met deze duinplanten gedijen soorten waarvan het 'massieve' deel van het areaal juist ver naar het oosten (of zuiden) ligt. Sommige hebben een min of meer samenhangend, lintvormig deelareaal langs de kust, waarvan de lengte varieert van 100 kilometer (*Viola rupestris*) tot vele honderden kilometers (*Orobancha caryophyllacea*). Bij andere soorten is het duinareaal verbrokkeld (*Silene otites*) of in historische tijd ingekrompen tot een enkele geïsoleerde locatie (*Usnea articulata*). Ook een combinatie van beide komt voor (*Veronica prostrata*). Een enkele soort geeft na een periode van achteruitgang weer uitbreiding te zien (*Rhytidium rugosum*), soms geholpen door de mens (*Gentiana cruciata*).

Ook uit andere delen van Noordwest-Europa zijn geïsoleerde voorposten bekend van continentale plantensoorten in droge duingraslanden. Zo zien de bijzonder fraaie duinen bij Biville op het Normandische

schiereiland Cotentin plaatselijk blauw van *Veronica spicata*, die buiten Noordwest-Frankrijk nergens in de duinen groeit. Het Noordfriese Waddeneiland Amrum herbergt een populatie van *Dianthus carthusianorum*, eveneens een soort die elders niet als duinplant bekend is. De verbrokkeling van arealen en de in sommige gevallen gedocumenteerde achteruitgang in de laatste twee à drie eeuwen betekent dat deze soorten speciale zorg en aandacht verdienen, evenals de begroeiingen waarvan zij deel uitmaken.

Plantensociologisch zijn de droge duingraslanden niet alleen interessant als ontmoetingsplaats van oostelijke en westelijke plantensoorten, maar ook door combinaties van soorten die elders deel uitmaken van heel andere, zeer uiteenlopende vegetatietypen. Als voorbeeld dienen het bij uitstek Nederlandse *Taraxaco-Galietum veri* en zijn tegenhanger in het zeedorpenland-schap, het *Anthyllido-Silenetum*. Beide associaties zijn het best tegen elkaar te begrenzen door hun differentiërende soorten, waaronder *Veronica officinalis*, *Viola hirta* en *Carex flacca* voor het *Taraxaco-Galietum* en *Daucus carota*, *Rhinanthus angustifolius* en *Hieracium umbellatum* voor het *Anthyllido-Silenetum*. Geen van deze soorten is in ruimer verband kenmerkend voor de *Koelerio-Corynephoretea*; vele sluiten elkaar buiten de duinen uit. Ook verbonds- en associatiekensoorten zoals *Arabis hirsuta* subsp. *hirsuta*, *Silene nutans*, *Picris hieracioides*, *Viola rupestris* en *Gentiana cruciata* zijn buiten de duinen niet kenmerkend voor droge graslanden op zandgrond, evenmin als de differentiërende soorten van het *Polygalo-Koelerion* zoals *Rubus caesius* en *Galium mollugo* (beide in Doings terminologie typische R-soorten). Op grond van de combinatie van *Daucus carota* en *Picris hieracioides* zou men verwantschap kunnen veronderstellen van het *Anthyllido-Silenetum* met het *Dauco-Pi-*

*cridetum*, een Midden-Europese *Dauco-Melilotion*-associatie. De meeste andere soorten waaruit het *Anthyllido-Silenetum* is samengesteld, wijzen echter geenszins in de richting van het min of meer ruderaal *Dauco-Melilotion*. Het zijn juist de algemener, niet aan de duinen gebonden soorten uit groep 5, zoals *Hieracium pilosella*, *Galium verum* en *Cerastium semidecandrum*, die het mogelijk maken de duingraslanden een plaats te geven in hogere vegetatie-eenheden.

Speciale vermelding verdient nog het gedrag van een aantal planten die internationaal als *Nardetea*-soorten gelden, zoals *Polygala vulgaris*, *Botrychium lunaria*, *Euphrasia stricta*, *Viola canina*, *Veronica officinalis* en *Antennaria dioica*. Van de Oostfriese Waddeneilanden is als *Nardetea*-associatie het *Botrychio-Polygaletum* beschreven, dat trouwens ongeveer evenveel soorten van de *Koelerio-Corynephoretea* als van de *Nardetea* bevat (Preisling 1950; Pepler-Lisbach & Petersen 2001). De veel voorkomende combinatie van *Botrychium lunaria* met *Polygala vulgaris* hoeft echter geenszins op een *Nardetea*-gemeenschap te wijzen. Met het toenemen van de kalkrijkdom van het duinzand 'kantelen' deze en de overige genoemde soorten van de *Nardetea* naar de *Koelerio-Corynephoretea* (de verbondsnaam *Polygalo-Koelerion* verwijst hiernaar). Voor zover in de Nederlandse duinen een *Nardetea*-associatie is te onderscheiden, wordt deze veeleer gekenmerkt door *Potentilla erecta* en *Danthonia decumbens*, soorten die in de duinen voornamelijk binnen grondwaterbereik voorkomen en daardoor in plantensociologisch opzicht veel kritischer zijn dan bijvoorbeeld *Botrychium lunaria*. Laatstgenoemde toont slechts lokaal, zoals in de kalkarme westhelft van Goeree, een duidelijke binding aan de associatie die als *Botrychio-Polygaletum* beschreven is.

### Natte duinvalleien: onzuivere plantengemeenschappen?

Tot de soorten die in natte duinvalleien een markante plaats innemen, behoren de specifieke duinplanten *Carex trinervis* en *Juncus alpinoarticulatus* subsp. *atricapillus*. Ook *Schoenus nigricans* en *Samolus valerandi*, soorten die in de duinen veel meer voorkomen dan in de achterliggende laagvlakte, spelen in de valleien een grote rol. Al deze soorten hebben een brede plantensociologische amplitudo, die slechts ten dele overlapt met de naar hen genoemde associaties: *Caricetum trinervi-nigrae*, *Parnassio-Juncetum atricapilli*, *Junco baltici-Schoenetum nigricantis* en *Samolo-Litoretum*. In feite zijn ze alle vier ongeschikt als associatiekensoort. Genoemde associaties zijn veeleer te herkennen aan kensoorten van de hogere eenheden waartoe ze gerekend worden (vgl. Bruin 1991 en Petersen 2000) en aan soorten die zich in de duinen anders gedragen dan in het achterland. Zo is het *Caricetum trinervi-nigrae* goed te herkennen aan de verbondskensoort *Potentilla palustris* en aan *Lythrum salicaria*, die in de duinen zelfs als lokale associatiekensoort kan gelden. Bij het *Parnassio-Juncetum* en het *Junco-Schoenetum* moet niet alleen de omgrenzing maar ook de inpassing in de classificatie tegen het licht worden gehouden: het is de vraag of ze tot de moerasvegetatie behoren en in de *Parvocaricetea* thuishoren. Veeenvorming vindt niet of nauwelijks plaats en de veronderstelde relatie met de *Parvocaricetea* loopt in hoofdzaak via 'kalkmoerasplanten' als *Parnassia palustris* en *Epipactis palustris*, die wel kalkminnaars maar geen echte moerasplanten zijn. In een belangrijk deel van de begroeiingen met veel *Juncus alpinoarticulatus* subsp. *atricapillus* of *Schoenus nigricans* zijn trouwens helemaal geen kalkmoerasplanten aanwezig.

Met het oog op dit classificatieprobleem

een uitvoerig citaat van Henk Doing, kenner bij uitstek van de duinvegetatie. Hij schreef over het E-landschap, dat de natte duinvalleien omvat: 'Sterke wisselingen in waterstand zijn in alle E-landschappen een natuurlijk, vooral door weersomstandigheden bepaald, verschijnsel, versterkt door menselijke beïnvloeding. Er is veelal niet voldoende evenwicht tussen vegetatie en milieu om 'zuivere' typen uit het Braun-Blanquet-systeem te doen ontstaan. Pioniergemeenschappen, die zich snel kunnen vestigen, zijn nog het best herkenbaar (*Nanocyperion flavescentis*). Aan het andere einde der successiereeks, d.w.z. indien door veenvorming enige stabiliteit is ontstaan, vindt men goed ontwikkelde struwelen (*Salicion cinereae*) of natte heiden (*Ericion tetralicis*) (...) Tussen beide uitersten in onderscheidt men het *Phragmition*, het *Caricion davallianae* en het *Caricion curto-nigrae* (...) Deze zijn gewoonlijk echter alle door de genoemde en andere vormen van instabiliteit (o.a. ook mechanische verstoring van de bodem, chemische verrijking, lichte overstuiving, zout in de atmosfeer) doorweven met soorten die in de zuivere vormen van deze vegetatietypen geen rol van belang spelen, zoals *Hydrocotyle vulgaris*, *Juncus articulatus*, *Cirsium palustre*, *Mentha aquatica* en *Pulicaria dysenterica*' (Doing 1988).

Zoals Sýkora (1983) met betrekking tot het *Lolio-Potentillion anserinae* heeft uiteengezet, heeft het geen zin om natuurlijke condities voor het optreden van een bepaalde plantengemeenschap te kwalificeren als storing. In deze lijn is ook de gedachte onjuist dat natuurlijke duinvalleibegroeiingen onzuivere, 'gestoorde' voorbeelden van plantengemeenschappen zijn. Het systeem dient de natuur te volgen, niet omgekeerd. De gehele duinvalleivegetatie moet haar totale soortensamenstelling worden geanalyseerd en geclassificeerd, niet alleen de pareltjes waar *Schoenus*

samen met *Parnassia* en *Epipactis palustris* gedijt, want deze zijn veeleer een bijzonder geval dan een bruikbare norm.

### Slotopmerkingen

Wat wij momenteel in de duinen als 'bijzonder' ervaren, was 10.000 jaar geleden de heersende situatie in grote delen van West- en Midden-Europa. Van sommige soorten die nu in West-Europa aan de duinen gebonden zijn, is aangetoond dat ze aan het eind van het Pleistoceen in Oost-Nederland groeiden, zoals *Tortella flavovirens* (Wiegiers & Van Geel 1983), *Hippophae rhamnoides* en *Ephedra distachya* (Hoek 1997). Tot op zekere hoogte verkeren de duinen nog steeds in een stadium dat op de overgang van Pleistoceen naar Holoceen over grote oppervlakten heerste.

Voor de plantensocioloog brengt dit met zich mee dat grensoverschrijdende studies (zoals Petersen 2000) broodnodig zijn. Er moet een bevredigende vegetatieclassificatie voor de gezamenlijke West-Europese duingebieden uitgewerkt worden, in plaats van dat elk nationaal duingebied wordt ingepast in de classificatie van zijn achterland. Daarbij moet tevens worden voorkomen dat een aanzienlijk deel van de duinvegetatie (onder meer van de *Schoenus*- en de *Salix repens*-begroeiingen) tussen wal en schip raakt.

### Dune vegetation, a magnificent reshuffle of plant species

A survey is given of plant species according to (1) their degree of faithfulness to the dunes and (2) their phytosociological position and amplitude in dunes as compared to the adjacent lowlands. Several examples of different phytosociological behaviour within and outside the dunes are mentioned. Classification of the Western European dune vegetation is in need of crossing na-

tional borders: dune areas should be compared first with other dune areas, rather than with other parts of the same country.

## Literatuur

- Bruin, C.J.W. (1991). Het Junco baltici-Schoenetum nigricantis en enkele nauw verwante vegetatietypen. *Stratiotes* 3: 40-60.
- Doing, H. (1988). *Landschapsoecologie van de Nederlandse kust. Een landschapskartering op vegetatiekundige grondslag*. Stichting Duinbehoud, Leiden, 228 pp.
- Dupont, P. (1962). *La flore atlantique européenne. Introduction a l'étude du secteur ibéro-atlantique*. Documents pour les cartes des productions végétales, Série Europe-Atlantique, Tome Généralités, Volume I. Faculté des Sciences, Toulouse, 414 pp.
- Géhu, J.M. (1969). Essai synthétique sur la végétation des dunes armoricaines. *Penn ar Bed*, Vol. 7, No. 57: 81-104.
- Hoek, W. (1997). *Atlas to Palaeogeography of Lateglacial Vegetations*. KNAG/ICG/VU, Utrecht/Amsterdam, 165 pp.
- Hultén, E. & M. Fries (1986). *Atlas of North European vascular plants north of the tropic of cancer I t/m III*. Koeltz, Königstein, 1172 pp.
- Meusel, H., E.J. Jäger et al. (1965, 1978, 1992). *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora – Karten – Band I, II, III*. Fischer, Jena, 688 pp.
- Peppler-Lisbach, C. & J. Petersen (2001). Calluno-Ulicetea (G3). Teil 1: Nardetalia strictae. Borstgrasrasen. *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands* 8. Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft, Göttingen, 117 pp.
- Petersen, J. (2000). *Die Dünenalvegetation der Wattenmeer-Inseln in der südlichen Nordsee. Eine pflanzensoziologische und Ökologische Vergleich-*
- suntersuchung von Nutzung und Natuurschutz*. Husum, 205 pp.
- Preisig, E. (1950). Nordwestdeutsche Borstgras-Gesellschaften. *Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F.* 2: 33-42.
- Slings, Q.L. (1994). De kalkgraslanden van de duinen. *De Levende Natuur* 95: 120-130.
- Sýkora, K.V. (1983). *The Lolio-Potentillion anserinae R. Tüxen 1947 in the northern part of the atlantic domain*. Dissertatie Katholieke Universiteit Nijmegen, 119 pp.
- Wieggers, J. & B. van Geel (1983). The bryophyte *Tortella flavovirens* (Bruch) Broth. in late glacial sediments from Usselo (The Netherlands) and its significance as a palaeo-environmental indicator. *Acta Botanica Neerlandica* 32: 431-436.