

Braamrijke duinstruwelen in Nederland

R. Haveman & A.M.M. van Haperen

INLEIDING

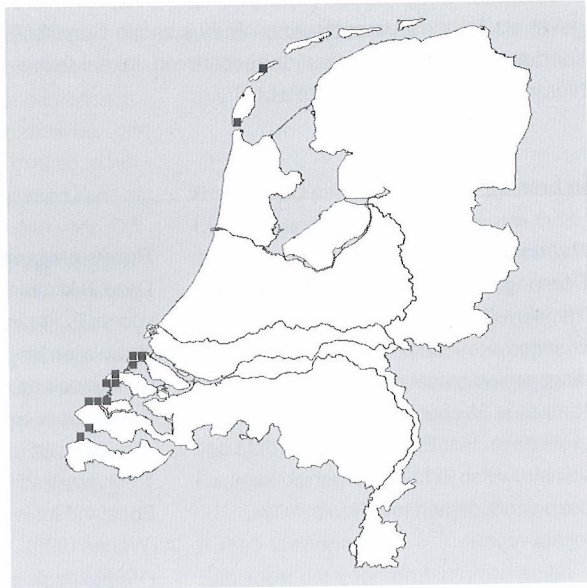
Braamstruwelen worden in Nederland ingedeeld in twee vegetatieklassen, vooral op grond van de begeleidende soorten. De struwelen met bramen op rijke en veelal basenrijke gronden, met begeleiders als *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa*, *Euonymus europaeus*, *Cornus sanguinea*, *Bryonia dioica* en *Rosa canina* worden tot de *Rhamno-Prunetea* gerekend, waarbinnen ze worden samengevat in het *Pruno-Rubion radulae* (Haveman et al. 1999b). De enige frequente en karakteristieke struikvormige begeleider in de braamstruwelen op de arme, zure gronden is *Rhamnus frangula*; daarnaast komen in vrijwel alle opnamen grassen als *Holcus mollis*, *Agrostis capillaris* en *Deschampsia flexuosa* voor. Deze braamstruwelen worden samengevat in een aparte vegetatieklasse, de *Lonicero-Rubetea plicati*, die pas in 1999 werd beschreven (Haveman et al. 1999a). Bij nadere beschouwing van de bramen blijken ook de deze in de beide klassen te verschillen. In de Nederlandse *Rhamno-Prunetea* zijn de belangrijkste soorten (in alfabetische volgorde) *Rubus elegantispinosus*, *R. geniculatus*, *R. macrophyllus*, *R. praecox*, *R. rudis*, *R. ulmifolius*, *R. vestitus* en *R. winteri*. In de *Lonicero-Rubetea* heeft een veelheid aan braamsoorten een zwaartepunt, waaronder *R. flexuosus*, *R. gratus*, *R. nessensis*, *R. nemoralis*, *R. pedemontanus*, *R. plicatus*, *R. pyramidalis*, *R. silvaticus*, *R. sprengelii* en *R. vigorosus*. De laatste klasse heeft in Nederland de grootste verspreiding: op de hogere zandgronden en – wellicht in fragmentaire vorm – ook in verdrogende laagveengebieden (Haveman et al. 1999a; Weeda et al. 2005). Het *Pruno-Rubion radulae* heeft een beperkte verspreiding en komt voornamelijk voor in het zuiden van Limburg, op de oostelijke Maasdalhelling, het Rijk van Nijmegen, de Liemers en verspreid in de Achterhoek en Twente (Weeda et al. 2005).

Behalve op het pleistoceen zijn ook in de duinen begroeiingen aanwezig waarin bramen een belangrijke rol spelen. Een belangrijke soort in de duinstruwelen is *Rubus caesius*, maar ook soorten uit het *Rubus fruticosus*-aggregaat kunnen een belangrijk aandeel innemen in de duinstruwelen. Waar in het vervolg wordt gesproken van braamrijke duinstruwelen worden struwelen uit het *Sambuco-Berberidenion* bedoeld. Vanouds zijn het vooral de dichte Koebraam-begroeiingen in het Deltagebied die de aandacht trokken. De eerste die hier vegetatiekundige aandacht aan besteedde was Doing (1969). In zijn *Assoziationstabellen von niederländischer Wäldern und Gebüsch* vermeldt hij

Figuur 2. *Rubus ulmifolius* in het duingebied Oranjezon op Walcheren (Foto: A. van Haperen). Deze Middellandse-Zee-Antillische soort is de enige seksuele vertegenwoordiger uit het complex van Zwarte bramen in ons land. In de duinen langs het Kanaal en de Noordzee reikt haar areaal tot het zuidwesten van Nederland. Bovendien komt ze voor in een klein gebied tussen Aken en Maastricht.

Rubus ulmifolius voor het *Oenothero-Hippophaetum* en het *Polypodio-Ligustretum* (overeenkomend met het *Hippophaeo-Ligustretum* en wellicht een deel van het *Crataego-Betuletum*), maar de gebruikte opnamen stammen uit Frankrijk, niet uit Nederland. De duinstruwelen in het Deltagebied waren het exclusieve onderwerp van de dissertatie van Sloet van Oldruitenborgh (1976), maar de insteek van haar werk is veel meer syndynamisch dan typologisch. Opnamen van deze auteur waarin de bramen op naam zijn gebracht zijn tot nu toe niet boven water gekomen. De eerste die voor de duinstruwelen andere bramensoorten dan *Rubus ulmifolius* of de 'verzamelbak' *Rubus fruticosus* vermeldt, is Van Haperen (2002), die voor Walcheren behalve *R. ulmifolius* ook *R. elegantispinosus* en *R. vigorosus* noemt. De laatste was wel al veel eerder in het duingebied gevonden, namelijk in 1940 op Goeree (Weevers 1940), waar ze werd waargenomen in een bremstruweel. Ook in andere duingebieden kunnen bramen een belangrijk deel uitmaken van de vegetatie. Een aanwijzing hiervoor wordt gegeven door Doing (1988), die een Hf-landschap (oftewel een bramenrijk duindoornlandschap) onderscheidt, dat voornamelijk zou voorkomen op Walcheren en Texel. Specifiek noemt hij (wederom) *Rubus ulmifolius* voor het Deltagebied, maar om welke soorten het zou gaan in de overige duingebieden laat hij in het midden. Volgens de tabellen die Van Til & Mourik (1999) presenteren van de struwelen in de Amsterdamse Waterleidingduinen, komen braamrijke duinstruwelen ook daar voor. In het werk van deze auteurs zijn de bramen echter niet op naam gebracht. Bovendien spelen ze in dit duingebied slechts een ondergeschikte rol in de echte duinstruwelen en bereiken pas een hogere presentie in het berkenbos. Bij de bespreking van de diverse bramengemeenschappen van de pleistocene gebieden noemen Weeda et al. (2005) dat deze wellicht ook in de duinen voorkomen. Ook van de Duitse Waddeneilanden zijn duinstruwelen bekend met bramen. Weber (1999b) noemt *R. pyramidalis*, *R. sprengelii*, *R. gratus* en *R. plicatus* voor oudere, volgens hem reeds enigszins geruderaliseerde stadia van de duinstruwelen op de Noord- en Oostfrie eilanden. Volgens hem zijn de bramen hier echter niet als eigenlijk bestanddeel van de natuurlijke duinstruwelen te beschouwen. Uit floristische karteringen en taxonomisch werk aan de bramen blijkt dat het Nederlandse duingebied echter wel een eigen bramenflora heeft. Behalve soorten die ook op de pleistocene zandgronden worden aangetroffen, blijken in de duinen ook soorten voor te komen die endemisch zijn in het duingebied, namelijk *Rubus thallasarctos* en *R. vadalis* in het Waddengebied en *R. ceratifolius* in het Renodunaal district (Van de Beek 1997; zie ook Veeken & Haveman 2008, p. 82-84). In het artikel waarin deze soorten zijn beschreven, worden ze in de titel expliciet voor de binnenduinen genoemd, maar in hoeverre ze ook voorkomen in duinstruwelen was tot nu toe niet onderzocht. De conclusie uit het voorgaande is dat de kennis over de diversiteit van de duinstruwelen met bramen en de plaats van deze struwelen in het landschap en de successie erg gebrekkig is, of, om met de grote duinkerken Henk Doing (1988) te spreken: "De eigenaardige combinatie van *Hippophae* met ... *Rubus fruticosus*, *Chamerion angustifolium*, *Dryopteris filix-mas* ... is als zodanig nauwelijks in de vegetatiekundige literatuur beschreven". In dit artikel willen we daarom een aanzet geven voor de beschrijving van de duinstruwelen met bramen.

*Figuur 1. Opnamelocaties van
braamrijke duinstruwelen die*



METHODE

Tussen 1993 en 2005 opnamen verzameld van duinstruwelen waarin bramen een belangrijke plaats innemen. Dit gebeurde enerzijds tijdens veldwerk dat verricht werd voor de beschrijving van de vegetatie van de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse eilanden in het kader van een dissertatie, anderzijds tijdens de kartering van de vegetatie op enkele militaire terreinen op Texel en Vlieland. Bovendien werden tijdens een bezoek aan Zeeland in de zomer van 2006 door de eerste auteur diverse opnamen gemaakt van duin-braamstruwelen. Voor dit overzicht zijn de opnamen van bosranden (bijvoorbeeld uit de binnenduinrand) niet geanalyseerd. In totaal stonden zo 92 opnamen ter beschikking, waarvan de herkomst is weergegeven in Figuur 1.

De opnamen zijn opgeslagen in TurboVeg (Hennekens & Schaminée 2001) en handmatig verwerkt tot een gestructureerde tabel met behulp van JUICE (Tichý 2002). Hierbij is gekozen voor het maken van een lokale typologie, in plaats van *a priori* aansluiting te zoeken bij reeds gepubliceerde bewerkingen in bijvoorbeeld *De vegetatie van Nederland*. Het voordeel van deze werkwijze is dat de variatie in het materiaal beter in beeld kan worden gebracht doordat geen rekening wordt gehouden met vooraf gestelde begrenzingsen. Het nadeel is echter dat er typen tevoorschijn kunnen komen die moeilijk te plaatsen zijn in de landelijke typologie.

AANGETROFFEN BRAMEN

In de opnamen zijn, naast *Rubus caesius* en zijn primaire bastaarden (samen-gevat als *Rubus x dumetorum* en *Rubus* sectie *Corylifolii*), 13 beschreven bramen-soorten aangetroffen en een onbeschreven, lokaal taxon. We laten deze soorten hieronder kort de revue passeren.

Aangetroffen bramen

Rubus armeniacus

Deze ingeburgerde cultuurplant (cv 'Himalaya') wordt gekweekt om zijn vruchten. Het oorspronkelijke verspreidingsgebied omvat delen van de Kaukasus (Weber 1995), maar ze is in grote delen van Europa verwilderd. In de duinstruwelen in het Deltagebied komt deze soort, samen met *R. ulmifolius*, lokaal voor.

Rubus beijerinckii

Een regionale soort die zijn hoofdverspreidingsgebied heeft in Zuidwest-Drenthe en die pas in 2000 beschreven werd (Meijer 2000). In dit onderzoek is deze soort alleen aangetroffen in de duinstruwelen op Texel; dit is tevens de eerste vondst in ons land buiten het bekende Drentse verspreidingsgebied. In Duitsland komt de soort echter ook voor rond Bremen; Weber beschreef dit taxon provisorisch als "*R. pseudoleucandrus*" (Pedersen & Weber 1993, med. H.E. Weber in litt.). Opnamen met deze soort zijn verder niet bekend.

Rubus contractipes

Een van de algemeenste soorten uit de sectie *Corylifolii* in ons land, die in vrijwel het gehele pleistocene zandgebied voorkomt. Buiten ons land is ze bekend van Noord-Duitsland. In de duinstruwelen is ze genoteerd in een opname van Vlieland, samen met *R. vadalis* en *R. nemoralis*.

Rubus elegantispinosus

Deze zeldzame soort komt in ons land voor in Zuid-Limburg, aan de randen van stuwwallen langs het Rijnsysteem, in de Achterhoek en op Walcheren. *R. elegantispinosus* is een wijd, maar disjunct verspreide soort (areaaltipe A3, zie Bijlsma & Haveman 2006), die voorkomt van Engeland tot in het westen van Duitsland (Weber 1995). Volgens Edees & Newton (1988) zou de soort in Groot-Brittannië verwilderd zijn, maar Weber (1995) betwijfelt dit. Hoewel het niet is uitgesloten dat de soort op een natuurlijke manier verspreid is geraakt in Groot-Brittannië en op Walcheren, komt ons dit niet waarschijnlijk voor. Edees & Newton (l.c.) beschrijven de soort expliciet van door de mens beïnvloede, geruderaliseerde standplaatsen in de nabijheid van steden. In Nederland lijkt de soort versleept te zijn met plantmateriaal van bomen. Het voorkomen op landgoederen in de Achterhoek (onder meer rondom Vorden) wijst in deze richting. Mogelijk is de soort zo ook terechtgekomen op Walcheren. Ze komt er veel voor op enkele buitenplaatsen in de binnenduintrand en heeft zich van hieruit wellicht naar de duinen verspreid. Een aanwijzing voor een dergelijke, door de mens beïnvloede verspreiding is het feit dat de soort in de braamrijke duinvegetaties op Schouwen en Goeree geheel ontbreekt. Haveman et al. (1999b) beschouwen deze soort in navolging van Weber (Weber 1998; Weber 1999a) als kensoort van het *Pruno-Rubetum elegantispinosi*.

Rubus gratus

De algemeenste braam van ons land, die behalve in de pleistocene gebieden ook veel in verdroogde laagveengebieden is aan te treffen. In dit onderzoek is de soort gevonden op Vlieland en Texel en in het Deltagebied. In dit laatste gebied komt zij vooral op Schouwen algemeen voor. Op Walcheren en Goeree is zij veel minder algemeen. *Rubus gratus* is een kensoort van de *Lonicero-Rubetea plicati*, die op de leemarme zandgronden samen met *R. plicatus* en een gering aantal andere soorten dichte en manshoge struwelen kan vormen: het *Rubetum grati* (Haveman 1997; Haveman et al. 1999a).

Rubus nemoralis

Deze wijdverspreide soort heeft een disjunct areaal, dat reikt van Groot-Brittannië tot de Noordwest-Duitse Laagvlakte, inclusief het noordelijke deel van Nederland. Daarbuiten is het verspreid aangetroffen in het Duitse Rijnland en noordelijk Midden-Europa. In Nederland komt ze vooral voor in het Fries-Drentse zandgebied, op de Veluwe en in de Gelderse Vallei. Binnen dit verspreidingsgebied is de soort echter lang niet overal algemeen. Zij treedt vooral op in struwelen van het *Lonicero-Rubion silvatici*, waar ze samengroeit met andere bramensoorten of dominantiegemeenschappen kan vormen. In de duinstruwelen is de soort alleen aangetroffen op Texel en Vlieland.

Rubus plicatus

Algemeen op het pleistoceen en in veengebieden. In heidegebieden en heidebebouwingen komt zij vaak als enige soort voor, maar op andere plaatsen groeit zij samen met andere bramen. In de duingebieden van Zuidwest-Nederland wordt deze soort niet

of nauwelijks aangetroffen. *Rubus plicatus* is kensoort van de *Lonicero-Rubetea plicati*, maar treedt her en der ook in het *Pruno-Rubion radulae* op.

Rubus pyramidalis

Een wijdverspreide soort, die in ons land algemeen is op lemige zandgronden. In het onderzoek naar de bramenrijke duinstruwelen is de soort aangetroffen op Texel en Vlieland. Deze soort is (nog) niet bekend van de duinstruwelen in Zuidwest-Nederland. Zij geldt als kensoort van het *Rubetum silvatici* (Weber 1997; Haveman et al. 1999a).

Rubus sprengelii

Een soort die voorkomt in grote delen van Midden-Europa. In Nederland kan ze worden aangetroffen in alle zandgebieden en in Zuid-Limburg. *Rubus sprengelii* heeft een tamelijk brede ecologische amplitudo en weet zich gemakkelijk te vestigen in vroege ontwikkelingsstadia van bos of struweel, bijvoorbeeld in jonge heidebebouwingen. Hoewel *R. sprengelii* ook op de armere zandgronden voorkomt, is ze slechts zelden in het *Rubetum grati* aan te treffen; wellicht kan deze kruipende braam zich slecht handhaven tussen het manshoge struweel dat *R. gratus* vaak vormt. In Zuidwest-Nederland komt deze soort plaatselijk algemeen voor in de duinen van Walcheren en Schouwen. Het gaat dan meestal om standplaatsen in de nabijheid van bossen op kalkarme bodem, waar de soort plaatselijk talrijk is en van waaruit zij zich waarschijnlijk in de duinen heeft verspreid.

Rubus thalassarcotus

Een opvallende, endemische soort van de Waddeneilanden, die pas in 1997

werd beschreven (Van de Beek 1997). In dit onderzoek werd ze aangetroffen in de duinstruwelen op Texel. Behalve in duinstruwelen komt *R. thallasarctos* ook voor in bossen en bosranden, maar opnamen met deze soort waren tot dusver niet gemaakt.

Rubus ulmifolius

Naast *R. caesius* is dit de enige seksuele bramensoort uit het subgenus *Rubus* in ons land. *Rubus ulmifolius* (figuur 2.) is een wijdverspreide soort met een mediterraan-atlantische verspreiding, die in het Deltagebied en Zuid-Limburg de noordgrens van zijn areaal bereikt. Zij wordt in Nederland als min of meer kalkminnend beschouwd. Al in Noord-Frankrijk is zij tamelijk bodemvaag en groeit ook in struwelen op kalkarme bodem (Weber 1997; Weber 1999a). In Zuidwest-Nederland komt zij niet alleen voor op lutumhoudende kalkrijke mariene afzettingen. In de duinen vinden we haar juist (ook) op oppervlakkig ontcalcite bodems (met name op Walcheren). In de kalkrijkste duinen van Zuidwest-Nederland (Voorne) ontbreekt *Rubus ulmifolius* geheel. In Zuid-Limburg maakt *R. ulmifolius* deel uit van *Prunorubion radulae*-gemeenschappen, maar in het zuidwesten van het land is dit beeld veel minder duidelijk. *R. ulmifolius* groeit hier zowel in duin- als in polderstruwelen (zie voor de laatste Sýkora & Sýkora-Hendriks 1977; Klazenga 1990). Ten zuidwesten van ons

land komt *R. ulmifolius* zeer algemeen voor in allerlei typen struwelen. Zo beschouwt Doing (1962; 1969) deze soort in de duinen van West-Europa als regulier onderdeel van het zuidelijke *Hippophaeion*, wat wordt overgenomen door Weber (1999b).

Rubus vadalis

Een endemische soort van de Nederlandse duinen, waar ze haar zwaartepunt heeft op Vlieland (Van de Beek 1997). In onze opnamen komt ze slechts eenmaal voor en wel in een opname van dit eiland.

Rubus vigorosus

Dit is een tamelijk algemene, wijdverspreide soort van de rijkere zandgebieden. Hoewel zij vaak voorkomt in (voorheen) door grondwaterbeïnvloede landschappen vinden we haar in de duinen ook op hoog gelegen, droge standplaatsen. In de duinen is dit een van de algemeenste braamsorten. Zowel op de Waddeneilanden als in het Deltagebied wordt zij in de duinstruwelen aangetroffen. In het binnenland wordt *R. vigorosus* als kensoort van de *Lonicero-Rubetea plicati* beschouwd (Haveman et al. 1999a).

Rubus "Jodoka"

Een onbeschreven, lokaal taxon uit de serie *Subsilvatici* (sectie *Corylifolii*), die alleen aangetroffen is op Texel, met name rond de Joost Dourleinkazerne.

DE STRUWEELTYPEN

Binnen het materiaal konden zes hoofdtypen onderscheiden worden, waarvan drie typen zijn onderverdeeld in subtypen (Tabel I).

Type 1 *Polypodium vulgare-Rubus vigorosus-struweel*

Floristische samenstelling Door *Rubus vigorosus* gevormd struweel, waarin zelden andere bramensoorten voorkomen: *R. ulmifolius*, *R. gratus* en een onbekend taxon uit de sect. *Corylifolii* (alle 1x). De boom- en struiklaag worden gevormd door *Prunus serotina*, *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, *Crataegus monogyna*, *Rosa canina*, *R. rubiginosa* en *Ligustrum vulgare*. De laatste vier soorten treden echter slechts met een lage frequentie op, hoewel in de meeste opnamen wel een van deze soorten is aangetroffen. De kruidlaag is ten opzichte van de andere hier beschreven struwelen goed gekarakteriseerd, met soorten als *Deschampsia flexuosa*, *Senecio sylvaticus*, *Polypodium vulgare*, *Lonicera periclymenum*, *Carex arenaria*, *Dryopteris dilatata*, *Rumex acetosella*, *Teucrium scorodonia*, *Agrostis capillaris*, *Calamagrostis epigejos* en juveniele exemplaren van *Sorbus aucuparia* en *Prunus serotina*. Ook de moslaag kan uit diverse soorten bestaan, waarvan de belangrijkste *Hypnum jutlandicum*, *Dicranum scoparium*, *Lophocolea bidentata*, *Aulacomnium androgynum* en *Brachythecium salebrosum* zijn.

Verspreiding Vrijwel alle opnamen van dit type zijn afkomstig uit het duingebied Oranjezon op Walcheren. Eén opname is afkomstig van het Groene Duin van Schouwen. Dit struweeltype komt daar ook in het aangrenzende deel van het Zeepe voor. Het wordt verder gevonden in de kalkarme gedeelten van de West- en Middelduinen op Goeree (figuur 2).

Opmerking De oudste braamstruweelopname uit ons land (Weevers 1940) gemaakt op het oude land van Goeree, vertoont veel overeenkomst met dit struweeltype (tabel II).

Type 2 *Teucrium scorodonia-Rubus elegantispinosus-struweel*

Floristische samenstelling. Struweel gedomineerd door *Rubus elegantispinosus* en *R. vigorosus*. Andere bramensoorten die in deze gemeenschap optreden zijn (in volgorde van afnemende frequentie) *R. sprengelii*, *R. ulmifolius* en *R. gratus*. De boom- en struiklaag kunnen gevormd worden door diverse soorten, zowel van kalkarme als van kalkrijke standplaats: *Prunus serotina*, *Crataegus monogyna*, *Rosa canina*, *Hippophae rhamnoides*, *Ligustrum vulgare* en, veelal in jonge exemplaren, *Sorbus aucuparia*. De kruidlaag is meestal goed ontwikkeld, met soorten als *Dryopteris dilatata*, *Carex arenaria*, *Lonicera periclymenum*, *Teucrium scorodonia*, *Polypodium vulgare*, *Agrostis capillaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Calamagrostis epigejos*, *Holcus lanatus* en juveniele *Crataegus monogyna* en *Prunus serotina*. Bovendien kunnen in dit struweel geregeld kruiden worden gevonden die kenmerkend zijn voor duingraslanden. In tegenstelling tot veel andere braamstruwelen zijn in dit struweeltype vaak mossen aangetroffen, waarvan de belangrijkste *Hypnum jutlandicum*, *Dicranum scoparium* en *Pseudoscleropodium purum* zijn.

Verspreiding De opnamen komen uit het duingebied Oranjezon, Walcheren (fig.2).

Type 3

***Rubus pyramidalis*-*Hippophae rhamnoides*-struweel**

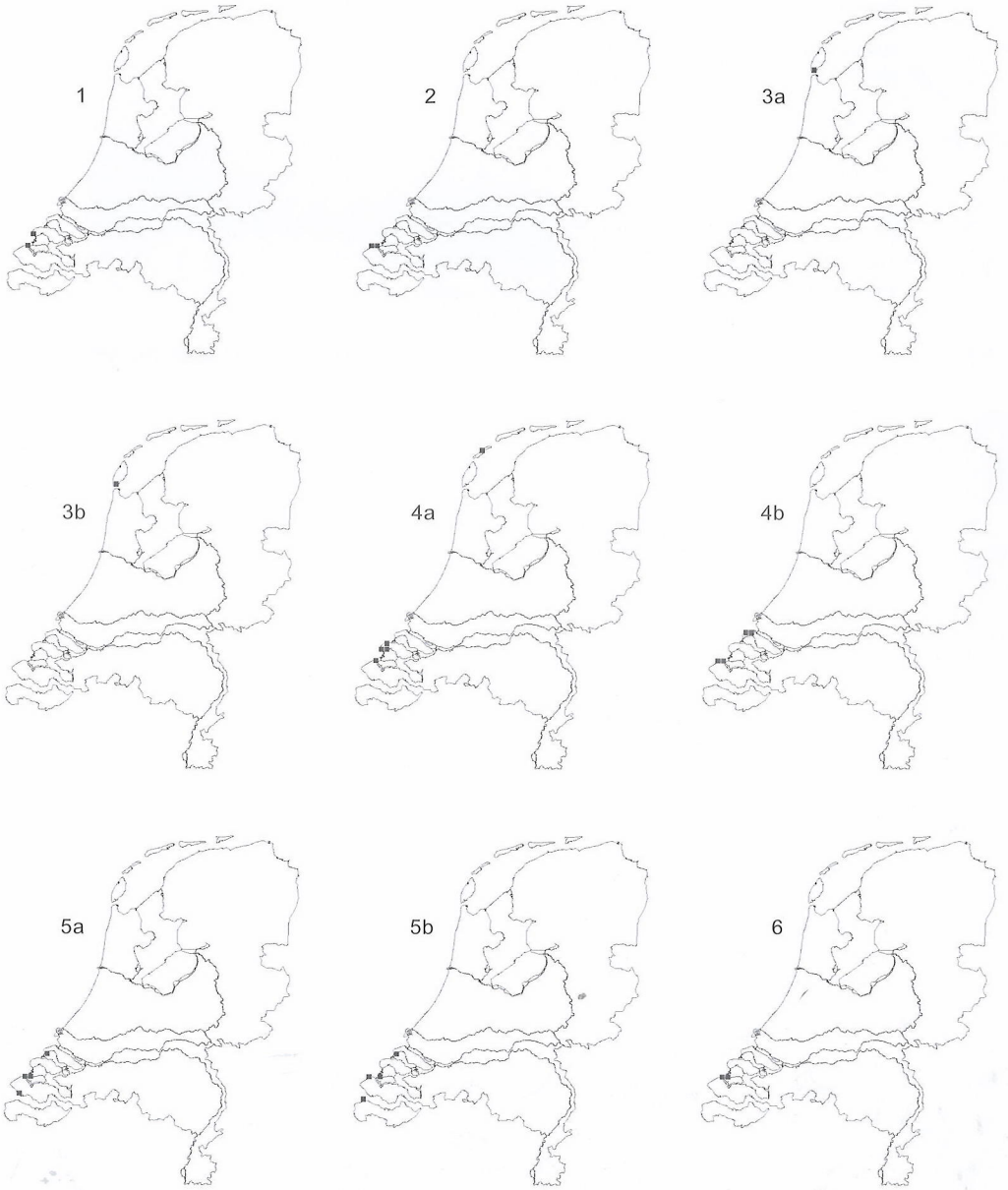
a. variant met *Lonicera periclymenum* en *Dryopteris dilatata*

b. soortenarme variant

Floristische samenstelling Braamstruweel gevormd door *Rubus vigorosus*, *R. pyramidalis*, *R. nemoralis*, de endemische *R. thallasarctos* en diverse soorten die slechts sporadisch optreden. Opmerkelijk is het voorkomen van *R. beijerinckii*, die in ons land tot nu toe slechts uit Drenthe bekend was. In veel van de opnamen is de onbeschreven lokale soort uit de sectie *Corylifolii* aangetroffen, die provisorisch is aangeduid als *R. "Jodoka"*. In opnamen van dit type die recent werden gemaakt op Vlieland, bleek *R. vadalis* veelvuldig voor te komen. Bovendien maakt ook *R. caesius* vaak onderdeel uit van deze struwelen. In de struiklaag worden veelvuldig *Sorbus aucuparia*, *Crataegus monogyna*, *Sambucus nigra* en *Hippophae rhamnoides* aangetroffen, evenals diverse *Rosa*-soorten. *Chamerion angustifolium* is in bijna alle opnamen aanwezig, evenals *Urtica dioica*, *Dryopteris filix-mas*, *Calamagrostis epigejos* en *Festuca rubra*. De moslaag wordt voornamelijk gevormd door *Brachythecium rutabulum* en *Kindbergia praelongam*. Binnen dit

Tabel II. De oudste bekende braamstruweelopname van ons land
De opnamen is gemaakt door Th. Weevers (opname XXVIII uit De Flora van Goeree en Overflakkee dynamisch beschouwd, 1940). Goeree, Oude Land van Diepenhorst, P2.67.42; oppervlak 5x5 m; totale bedekking 100%.

Struiklaag: 70%, 4 meter			
<i>Quercus robur</i>	+1	<i>Lonicera periclymenum</i>	3-4.1
<i>Sorbus aucuparia</i>	+1	<i>Rubus vigorosus</i>	2-3.3
<i>Betula pendula</i>	+1	<i>Cytisus scoparius</i>	4.3
Kruidlaag: 100%			
<i>Polypodium vulgare</i>	+1	<i>Hieracium pilosella</i>	+2
<i>Agrostis capillaris</i>	4.4	<i>Hypochaeris radicata</i>	+1
<i>Carex arenaria</i>	+3	<i>Crataegus monogyna</i>	+1.k
<i>Jasione montana</i>	+1	<i>Quercus robur</i>	+1.k
<i>Rumex acetosella</i>	+1		
Moslaag			
<i>Eurhynchium striatum</i>	4.5	<i>Polytrichum commune</i>	1.3



Figuur 2. Verspreiding van de onderscheiden struweeltypen. De nummers refereren aan de typenummers in de tekst.

Kolomnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Struweeltype	1	2	3a	3b	4a	4b	5a	5b	6
Aantal opnamen	11	10	23	6	10	5	13	11	4

Bramen

<i>Rubus vigorosus</i>	100	1.4	90	+3	83	+5	67	r-4	100	r-4	60	+b	15	1
<i>Rubus elegantispinosus</i>	9	1	100	+3										
<i>Rubus sprengelii</i>			50	+b										
<i>Rubus pyramidalis</i>					52	r-5	17	*	10	r				
<i>Rubus sect. Corylifolii</i>	9	+			17	+1	33	1	10	a		8	+	
<i>Rubus thalassartos</i>					26	+4	17	5						
<i>Rubus nemoralis</i>					26	+	17	+						
<i>Rubus 'Jodoka'</i>					30	+m	33	a						
<i>Rubus plicatus</i>					4	+								
<i>Rubus vadalis</i>					4	3								
<i>Rubus contractipes</i>					4	+								
<i>Rubus beijeirinkii</i>					9	+b	17	*						
<i>Rubus ulmifolius</i>	9	r	20	+1							100	+3	100	1-5
													100	1-5
														100
<i>Rubus gratus</i>	9	1	20	a	4	+	17	+	40	1-b				9
<i>Rubus armeniacus</i>											20	a		
<i>Rubus species</i>														

D 1-2

<i>Agrostis capillaris</i>	45	+1	60	+1	4	1			10	+	40	1-a		
<i>Polypodium vulgare</i>	91	+3	70	+b	13	+1			30	+a	20	+		
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	64	+	50	+a					10	+				
<i>Sorbus aucuparia</i> (kl)	45	+	30	+	4	+	17	+	10	+				25
<i>Teucrium scorodonia</i>	45	+3	80	+a							20	+		9
<i>Dicranum scoparium</i>	91	+a	30	1-b	4	a					20	+		
<i>Prunus serotina</i> (kl)	82	+a	80	+1					10	r	40	+		
<i>Hypnum jutlandicum</i>	55	+b	30	b-3					10	a				
<i>Hypnum species</i>	36	1-a												

D1

<i>Deschampsia flexuosa</i>	64	+3												
<i>Lophocolea bidentata</i>	55	+a	10	1							20	+		
<i>Lophocolea species</i>	27	+1	10	a										
<i>Betula pendula</i>	55	+b												
<i>Luzula campestris</i>	45	+	10	+										
<i>Ammophila arenaria</i>	45	r+	10	+	4	m								
<i>Rumex acetosella</i>	45	+1												
<i>Aulacomnium androgynum</i>	36	+4												
<i>Brachythecium salebrosum</i>	27	1												

D1-3a, 4

<i>Lonicera periclymenum</i> (sl)	73	+a	100	+a	74	+4			50	+b	40	1-a	8	+
<i>Dryopteris dilatata</i>	91	+b	100	+3	70	+a			60	+b	40	r+	8	+
<i>Carex arenaria</i>	100	1-3	100	+3	13	+3			70	+b	60	1-3	23	m-a
													18	+1
														75

D3-6

<i>Urtica dioica</i>					74	+4	100	+3	70	+3	60	1-b	85	+b	100	+b	25	+
<i>Rubus caesius</i>	18	a			74	+5	83	+3	60	+3	40	+b	69	+a	91	+a	50	1
<i>Solanum dulcamara</i>					35	+1	67	+a	20	+m	20	1	31	+1	55	+m	100	+b
<i>Dryopteris filix-mas</i>					65	+a	33	+1	50	r+	20	+	15	+	9	+	75	r+
<i>Elytrigia repens</i>					17	+1	50	+1	20	+a			31	1-m				

D3

<i>Kindbergia praelonga</i>			10	3	65	+5	33	3-4	20	3-5	20	3	8	a				
<i>Chamerion angustifolium</i>					83	+a	50	1-b							27	+1		
<i>Brachythecium rutabulum</i>					39	r-3	50	1-b			20	3	15	r+				

D3a

<i>Rosa pimpinellifolia</i>					22	+3							8	+				
-----------------------------	--	--	--	--	----	----	--	--	--	--	--	--	---	---	--	--	--	--

Kolonnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9
D4-5									
<i>Poa trivialis</i>		20 ⁺³	4 ⁺			60 ^{+a}	31 ^{+m}	36 ^{r-a}	
<i>Humulus lupulus</i>						30 ^{a-3}	20 ^m	15 ⁺	9 ^r
<i>Galium aparine</i>		10 ⁺	4 ⁺			80 ^{+a}	20 ¹	54 ^{+m}	55 ^{+a}
<i>Bryonia dioica</i> (sl)						50 ^{+a}	40 ⁺	23 ⁺¹	55 ^{r-a}
D5									
<i>Cirsium arvense</i>			9 ^{+a}	33 ⁺	10 ⁺		31 ⁺	64 ⁺¹	50 ⁺
<i>Eupatorium cannabinum</i>							15 ⁺	36 ^{+a}	50 ¹
<i>Agrostis stolonifera</i>			4 ⁺				15 ^m	9 ⁺	
<i>Anisantha sterilis</i>							15 ^{1-m}	9 ^m	
<i>Cirsium vulgare</i>			9 ⁺				8 ⁺	27 ^{r+1}	
<i>Elytrigia atherica</i>					10 ^b		23 ⁺¹	36 ⁺¹	
<i>Epilobium hirsutum</i>			4 ⁺				23 ⁺	36 ⁺³	
D5a									
<i>Geranium robertianum</i>		20 ^{1-m}	4 ¹		10 ¹	20 ⁺	46 ^{r-m}		
D5b									
<i>Salix cinerea</i> (bl)			4 ^a				8 ⁺		75 ³
<i>Salix cinerea</i> (sl)									25 ³
<i>Salix caprea</i> (bl)									25 ^a
<i>Salix caprea</i> (sl)									50 ^{r+1}
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>			4 ⁺						75 ⁺³
<i>Populus tremula</i> (sl)									50 ^{a-b}
<i>Prunella vulgaris</i>									75 ⁺
Boomlaag									
<i>Sorbus aucuparia</i>		10 ¹							25 ⁺
<i>Betula pendula</i>		10 ³							
<i>Betula pubescens</i>		10 ⁺							
<i>Betula species</i>									25 ¹
Struiklaag									
<i>Hippophae rhamnoides</i>		20 ^{1-a}	65 ⁺⁴	50 ⁺⁴	90 ¹⁻⁴	60 ³⁻⁴	69 ⁺³	73 ³⁻⁴	10 ^{++b}
<i>Sambucus nigra</i>		10 ⁺	70 ⁺⁴	83 ⁺⁴	80 ^{+a}	20 ¹	69 ⁺³	82 ⁺³	25 ⁺
<i>Sorbus aucuparia</i>	27 ^{r-1}		35 ^{+b}		20 ^{r-a}				
<i>Crataegus monogyna</i>	27 ⁺¹	30 ¹⁻⁴	43 ^{+a}		10 ⁺	20 ⁴	46 ⁺⁴		
<i>Ligustrum vulgare</i>	18 ⁺³	20 ⁺			60 ¹⁻⁴	20 ⁺	69 ^{r-3}		
<i>Prunus serotina</i>	64 ⁺⁴	50 ¹⁻³	9 ^a		40 ^{r-1}	20 ⁺			
<i>Quercus robur</i>	9 ⁺					20 ⁺	8 ^r		
<i>Rosa rubiginosa</i>	9 ¹	20 ^{a-b}	17 ^{+b}		50 ⁺¹	20 ⁺	15 ⁺¹		
<i>Rosa species</i>	18 ⁺¹		13 ⁺	17 ^a		20 ⁺	8 ¹		25 ⁺
<i>Rhamnus cathartica</i>					20 ¹	20 ¹	15 ⁺¹		
<i>Salix repens</i>		10 ⁺	4 ³		10 ³		8 ⁺		50 ^{a-b}
<i>Crataegus species</i>			4 ^a						
<i>Berberis vulgaris</i>			4 ⁺						
<i>Rosa rugosa</i>			4 ⁺						
<i>Cytisus scoparius</i>						20 ³			
<i>Ulmus minor</i>						20 ³			
<i>Rhamnus frangula</i>						20 ¹			
<i>Populus x canescens</i>							8 ⁺		
<i>Betula pubescens</i>									25 ¹
<i>Salix alba</i>									25 ¹
Kruidlaag									
<i>Calamagrostis epigejos</i>	91 ⁺¹	70 ^{+a}	57 ^{+m}	67 ⁺³	80 ^{+a}	60 ^{+a}	62 ^{+a}	45 ^{+a}	50 ^{a-b}
<i>Holcus lanatus</i>	55 ⁺³	60 ^{+a}		17 ⁺	30 ⁺¹	40 ^{+a}	31 ⁺¹	9 ⁺	25 ⁺
<i>Festuca rubra</i>	27 ^{1-a}	10 ^a	26 ^{+a}	33 ⁺¹	10 ⁺	40 ¹	8 ^m	18 ⁺¹	25 ⁺
<i>Moehringia trinervia</i>	27 ⁺¹	30 ⁺¹			50 ^{+m}	20 ^a	15 ^{m-a}	18 ⁺	
<i>Dryopteris carthusiana</i>	18 ⁺	30 ¹	9 ⁺	33 ⁺¹	20 ⁺	20 ⁺			75 ⁺
<i>Senecio sylvaticus</i>	64 ^{r+1}	20 ^{+m}				20 ¹	15 ⁺		
<i>Crataegus monogyna</i>	27 ^{r+1}	50 ^{+m}				20 ¹	15 ⁺		

Kolomnummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Kruidlaag (vervolg)									
<i>Phragmites australis</i>	.	.	13 ^{+m}	17 ¹	.	.	15 ⁺	18 ^{+a}	25 ¹
<i>Ligustrum vulgare</i>	.	.	4 ⁺	.	30 ⁺¹	20 ⁺	15 ⁺¹	.	50 ⁺
<i>Hippophae rhamnoides</i>	.	.	17 ^{+b}	33 ⁺	.	.	15 ¹	.	.
<i>Ceratocarpus claviculata</i>	.	30 ⁺	.	.	20 ⁺	40 ⁺¹	.	.	.
<i>Stellaria media</i>	9 ⁺	.	13 ⁺¹	.	.	40 ⁺¹	.	9 ^a	.
<i>Galium verum</i>	9 ¹	10 ⁺	.	33 ⁺	.	.	8 ¹	.	.
<i>Cardamine hirsuta</i>	.	.	9 ⁺¹	17 ^m	.	20 ⁺	.	9 ⁺	.
<i>Claytonia perfoliata</i>	.	.	.	17 ⁺	20 ⁺¹	20 ^a	8 ¹	.	.
<i>Senecio jacobaea</i>	.	.	.	17 ⁺	.	60 ⁺	8 ⁺	.	.
<i>Rosa rubiginosa</i>	9 ⁺	10 ⁺	.	.	20 ⁺¹
<i>Veronica officinalis</i>	9 ⁺	10 ^a	4 ⁺	.	.	.	8 ¹	.	.
<i>Silene dioica</i>	.	40 ^{+a}
<i>Dactylis glomerata</i>	.	.	9 ⁺	.	.	.	8 ⁺	.	25 ⁺
<i>Betula pendula</i>	9 ⁺	20 ⁺
<i>Poa pratensis</i>	9 ⁺	.	.	.	10 ⁺	.	8 ^m	.	.
<i>Cirsium palustre</i>	.	.	4 ⁺	50 ⁺¹
<i>Anthriscus sylvestris</i>	.	.	4 ^m	.	.	.	8 ¹	9 ⁺	.
<i>Ribes nigrum</i>	.	.	4 ⁺	33 ⁺
<i>Rumex crispus</i>	.	.	.	33 ⁺	.	.	8 ⁺	.	.
<i>Ribes uva-crispa</i>	10 ^m	20 ¹	8 ⁺	.	.
<i>Crepis capillaris</i>	15 ⁺¹	9 ⁺	.
<i>Equisetum arvense</i>	15 ⁺¹	.	25 ⁺
<i>Carex otrubae</i>	9 ⁺	50 ⁺¹
<i>Torilis japonica</i>	27 ^{+a}	.
Moslaag									
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	18 ^{+a}	20 ⁺³	9 ^{m-3}	17 ^a	10 ³	20 ^a	.	.	.
Amblystegiaceae species	27 ⁺	10 ⁺
<i>Mnium homum</i>	9 ³	20 ⁺
<i>Brachythecium albicans</i>	18 ⁺	.	.	.	10 ^a
<i>Hypnum cupressiforme</i>	.	.	4 ^m	.	10 ¹	20 ^a	.	.	.
<i>Plagiommium affine</i>	.	.	4 ¹	.	10 ^a	20 ⁺	.	.	.

Tabel 1. Synoptische tabel bramenrijke duinstruwelen.

Per type zijn weergegeven de frequentie en de spreiding in de bedekking; vanwege de beperkte ruimte zijn de 2m, 2a en 2b vervangen door m, a, respectievelijk b. Soorten in de kruid- en moslaag die slechts in een of twee opnamen zijn aangetroffen, zijn niet opgenomen.

struweeltype zijn twee subtypen onderscheiden op basis van het al dan niet voorkomen van *Lonicera periclymenum*, *Dryopteris dilatata* en *Rosa pimpinellifolia*.
Verspreiding: Het *Rubus pyramidalis*-*Hippophae rhamnoides*-struweel is alleen aangetroffen op de zuidpunt van Texel en, in een vorm met een enigszins afwijkende kruidlaag, op Vlieland. Ook op Schiermonnikoog komt dit type Braam-Duindoornstruweel voor, zoals blijkt uit foto's die gemaakt werden door Rienk-Jan Bijlsma (figuur 5). Opnamen van dit eiland stonden ons echter niet ter beschikking. Eén braamstruweelopname van Vlieland in onze tabel vertoont wel enige overeenkomst met dit type door het – overigens slechts minimale – optreden van *Rubus pyramidalis*. De totale soortensamenstelling van deze opname lijkt echter meer op het volgende type en is dan ook daar geplaatst.

Type 4 *Bryonia dioica*-*Rubus vigorosus*-struweel

a. *typische variant*

b. *variant met Rubus ulmifolius*

Floristische samenstelling: Duindoornstruweel waarin *Rubus vigorosus* veelal prominent aanwezig is, behalve een enkele maal in de tweede variant, waarin *R. ulmifolius* voorkomt en meestal domineert. Daarnaast zijn sporadisch andere bramensoorten aangetroffen in dit struweel, nog het meest *R. gratus* in de typische variant. De struiklaag wordt gevormd door *Sambucus nigra*, *Hippophae rhamnoides*, *Ligustrum vulgare*, *Crataegus monogyna*, *Rosa rubiginosa* en/of *R. canina*. In de kruidlaag worden frequent de volgende soorten aangetroffen: *Dryopteris dilatata*, *Carex arenaria*, *Urtica dioica*, *Rubus caesius*, *D. filix-mas*, *Galium aparine*, *Poa trivialis*, *Calamagrostis epigejos* en *Moehringia trinervia*. Daarnaast komen de lianen *Lonicera periclymenum*, *Bryonia dioica* en *Humulus lupulus* geregeld voor in dit struweel. De moslaag is meestal weinig ontwikkeld. De eerste opname van het tweede subtype wijkt van de overige opnamen van dit type af door het dominant voorkomen van *Cytisus scoparius* en *Ulmus minor*.

Verspreiding: De meeste opnamen van type 4a werden gemaakt op Schouwen en wel in de Meeuwenduinen, de Zeepeduinen en de duinen bij Watergat. Daarnaast is het subtype aangetroffen in de Manteling van Walcheren en op Vlieland. Type 4b is gevonden op Walcheren en op Goeree.

Opmerking: Een van de opnamen van subtype b, afkomstig van de zandwallen bij Ouddorp op Goeree, vertoont vrij veel overeenkomst met de opname die Weevers (1940) publiceerde van hetzelfde gebied (tabel 2, zie onder type 1). De dominante braam is echter *Rubus ulmifolius* en niet, zoals in de historische opname, *R. vigorosus*. Ook de kruidlaag wijkt te veel af om de beide opnamen tot hetzelfde type te rekenen.

Type 5 ***Hippophae rhamnoides-Rubus ulmifolius*-struweel**

a. variant met *Crataegus monogyna* en *Ligustrum vulgare*

b. typische variant

Floristische samenstelling: Het *Hippophae rhamnoides-Rubus ulmifolius*-struweel wordt gekenmerkt door het (veelal dominant) optreden van *Rubus ulmifolius* (Koebraam), die hier zeer hoog kan uitgroeien. Van de overige Zwarte bramen is slechts *R. vigorosus* af en toe gevonden in dit struweel. Daarnaast is *R. caesius* frequent en de bastaard van *R. ulmifolius* en *R. caesius* af en toe aangetroffen. De verwilderde *R. armeniacus* is in één opname genoteerd. In beide varianten vormen *Hippophae rhamnoides* en *Sambucus nigra* meestal de struiklaag. In de eerste variant maken bovendien *Crataegus monogyna*, *Ligustrum vulgare* en *Rosa canina* deel uit van de struiklaag. De opvallendste soort in de kruidlaag is *Urtica dioica*; daarnaast zijn *Rubus caesius*, *Solanum dulcamara*, *Galium aparine*, *Cirsium arvense*, *Elytrigia atherica* en *Calamagrostis epigejos* frequent in de kruidlaag gevonden.

Verspreiding: Het *Hippophae rhamnoides-Rubus ulmifolius*-struweel is aangetroffen in Zuidwest-Nederland. De opnamen van de variant met *Crataegus* en *Ligustrum* zijn gemaakt op Walcheren en Goeree. De typische variant is opgenomen in Zeeuws-Vlaanderen bij Breskens, in De Manteling van Walcheren en op Goeree. Dit type komt ook veel voor op de drooggevallen gronden in het Veerse Meer en de Grevelingen.

Type 6 ***Salix cinerea-Rubus ulmifolius*-struweel**

Floristische samenstelling: Goed gekarakteriseerd struweel met *Rubus ulmifolius*, die in de vier beschikbare opnamen echter geen hoge bedekkingen haalt. In de struiklaag is *Salix cinerea* de belangrijkste soort. Daarnaast zijn *Hippophae rhamnoides* en *Salix caprea* veelal aanwezig. *Solanum dulcamara*, *Dryopteris filix-mas*, *Hydrocotyle vulgaris* en *Dryopteris carthusiana* zijn in alle vier de opnamen aanwezig, *Rubus caesius*, *Dryopteris dilatata*, *Populus tremula*, *Prunella vulgaris*, *Carex otrubae*, *Ligustrum vulgare* en *Cirsium palustre* in twee van de drie opnamen.

Verspreiding: Alle vier opnamen stammen van de Schotsman (Veerse Meer). Dit vegetatietype komt echter ook in de Grevelingen (o.a. op de Slikken van Flakkee) veelvuldig voor.

SYNTAXONOMISCHE POSITIE

De plaatsing van de hier beschreven bramenrijke duinstruwelen in het bestaande systeem van plantengemeenschappen is niet eenvoudig. Zelfs het *Teucrium scorodonia*-*Rubus elegantispinosus*-struweel (type 2) kan niet eenduidig toegedeeld worden aan een beschreven associatie, hoewel in alle opnamen *Rubus elegantispinosus* voorkomt, die in het binnenland wordt beschouwd als kensoort van het *Pruno-Rubetum elegantispinosi*. Weeda et al. (2005) delen enkele afzonderlijke opnamen met *R. elegantispinosus* uit Zuidwest-Nederland wel toe aan deze associatie, maar als geheel beschouwd is ons *Teucrium-Rubus elegantispinosus*-struweel moeilijk als onderdeel van het *Pruno-Rubetum elegantispinosi* te beschouwen. Voor de toewijzing aan het *Pruno-Rubetum elegantispinosi* pleit het voorkomen van *Teucrium scorodonia*; deze soort ontbreekt zelden in genoemde associatie. Ten opzichte van de overige begroeiingen van deze associatie wijken de Zeeuwse opnamen af door het voorkomen van *Rubus vigorosus*, *R. sprengelii*, *Calamagrostis epigeios* en *Polypodium vulgare*. Daarnaast komen in de Zuidwest-Nederlandse opnamen met *R. elegantispinosus*, die hier waarschijnlijk met plantmateriaal is aangevoerd,



Figuur 3. Duindoornstruweel met *Rubus vigorosus* in het duingebied Oranjezon op Walcheren (foto: A. van Haperen). Deze braamsoort is in de duinen de algemeenste van de Zwarte bramen.

slechts sporadisch *Rhamno-Prunetea*-soorten voor, die in het *Pruno-Rubetum elegantispinosi* nooit ontbreken. Op basis van het ontbreken van dergelijke soorten, alsmede het voorkomen van bramensoorten als *R. vigorosus*, *R. sprengelii* en *R. gratus* kunnen de opnamen nog het beste geplaatst worden in de *Lonicero-Rubetea plicati*. Overigens zijn gemeenschappen met *R. elegantispinosus* landschappelijk gezien veelal te vinden op het knikpunt van basenrijk-basenarm (het *Pruno-Rubetum elegantispinosi* bezet de minst basenminnende vleugel van de *Rhamno-Prunetea*) en blijkbaar kantelt de waag hier richting basenarmoede.

Ook de overige struwelen komen niet overeen met een van de bramenrijke associaties die eerder voor ons land zijn beschreven. Zoals hierboven al is genoemd zijn er twee vegetatieklassen waarin braamstruwelen een plaats hebben: de *Lonicero-Rubetea plicati*, die de braamstruwelen op zure, min of meer voedselarme bodem omvatten en de *Rhamno-Prunetea*, waarin de braamstruwelen op neutrale tot basenrijke, vaak ook voedselrijkere bodem zijn samengenomen. Type 1, het *Polypodium vulgare-Rubus vigorosus*-struweel, behoort zonder twijfel tot de *Lonicero-Rubetea*, en daarbinnen tot het *Lonicero-Rubion silvatici*, waarop zowel de bramen als de begeleidende soorten wijzen. *Rhamno-Prunetea*-soorten ontbreken weliswaar niet helemaal, maar hebben over het algemeen geen hoge bedekkingen. Toewijzing aan een van de beschreven associaties is echter niet mogelijk, dus er is sprake van een rompgemeenschap van het verbond, ofwel van een regionale associatie. Het ontbreekt echter aan kensoorten, zoals dat overigens voor vrijwel alle struweeltypen in de duinen geldt. Gezien het beperkte voorkomen van deze gemeenschap en het beperkte aantal opnamen schorten we ons oordeel hierover op.

In de typen 3, 4 en 5, het *Rubus pyramidalis-Hippophae rhamnoides*-struweel, het *Bryonia dioica-Rubus vigorosus*-struweel en het *Rubus ulmifolius-Hippophae*-struweel, heeft *Hippophae rhamnoides* een prominente plaats. Dergelijke duinstruwelen met *Hippophae rhamnoides* werden tot dusver door vrijwel alle Nederlandse auteurs in het *Berberidion vulgaris* geplaatst (Meltzer 1941; Boerboom 1960; Westhoff & Den Held 1969; Sloet van Oldruitenborgh 1976; Haveman et al. 1999b). Het is evident dat de struwelen van de typen 3-5 verwantschap hebben met het *Berberidion* sensu Haveman et al. (1999b). Er pleit echter veel voor om de duindoornstruwelen van de West-Europese kusten niet in het *Berberidion* te plaatsen, maar in een eigen verbond, zoals Weber (1997; 1998) laat zien aan de hand van een overzicht van Europese struwelen. Franse en Duitse auteurs (Géhu & Géhu-Franck 1983; Weber 1999a) hebben hieraan de naam verbonden van het *Ligustro-Hippophaeion* J.M. & J. Géhu. Weber plaatst dit verbond, samen met het *Salicion arenariae* Tüxen ex Passarge, in de nieuwe orde *Salicetalia arenariae* Preising & Weber en zelfs in een nieuwe klasse, de *Salicetea arenariae* (Weber 1999b). Reeds een vluchtige blik op de tabellen die hij opneemt in zijn Europese overzicht maakt duidelijk dat hiervoor goede argumenten bestaan. De duindoornstruwelen aan de West-Europese kusten missen bijna alle soorten die in de *Rhamno-Prunetea* frequent optreden. Met het *Berberidion* hebben de duindoornstruwelen (exclusief het *Rhamno-Crataegetum*, zie verderop) nog minder gemeen. Slechts *Ligustrum vulgare*, die ook veel voorkomt in het vooral in

Oost-Europees verbreide *Prunion fruticosae*, het Iberische *Lonicero-Berberidion* en het mediterraan-atlantische *Pruno-Rubion ulmifolii*, speelt ook in de duindoornstruwelen een rol van betekenis. Het optreden van mesofiele apomictische bramen in de kustgebonden duindoornstruwelen is een argument te meer om deze niet in het *Berberidion* te plaatsen, aangezien de klassieke *Berberidion*-associaties gevormd worden door xerofiele soorten. Wij scharen ons dan ook achter de opvatting van Doing (1969) en Weber (o.a. Weber 1999b) dat de Duindoornstruwelen van de West-Europese kust in elk geval niet in het *Berberidion* thuishoren, maar beter een zelfstandige syntaxonomische positie kunnen krijgen. De meest voor de hand liggende plaats van dit verbond lijkt in een aparte orde, buiten de *Prunetalia* en wellicht zelfs in een afzonderlijke klasse, de *Salicetea arenariae*. Deze oplossing is voor ons land ook al door Weeda (in Weeda et al. 2005, p. 100, noot 38) overwogen. Een nadere studie zou hierover uitsluitel moeten geven. In dat kader zal ook moeten worden getoetst of het zinvol is binnen de nieuwe orde en eventueel klasse van de West-Europese Duindoorn- en Kruiwilgstruwelen twee aparte verbonden te onderscheiden (resp. *Ligustro-Hippophaeion* en *Salicion arenariae*).

De toekenning van de struweeltypen 3-5 tot een van de beschreven duinstruweelgemeenschappen is niet geheel zonder problemen. Van de drie Nederlandse duinstruweelassociaties komen het *Sambuco-Hippophaetum* (zie voor de inversie van de naam Géhu & Géhu-Franck 1983) en het *Hippophaeo-Ligustretum* nog het meeste in aanmerking, aangezien *Hippophae* in deze struwelen een belangrijk aandeel heeft. De derde struweelassociatie uit onze duinen, het *Rhamno-Crataegetum* is bezwaarlijk een duindoornstruweel te noemen, hoewel *Hippophae rhamnoides* er in kan voorkomen. In de tabel die Haveman et al. (1999b, p. 153) publiceren heeft *Hippophae* echter slechts een frequentie van 30% in het *Rhamno-Crataegetum*, tegenover 76%, respectievelijk 60% in de beide andere genoemde duinstruweelgemeenschappen. Bovendien is de bedekkingsklasse volgens deze tabellen lager in het *Rhamno-Crataegetum*, namelijk 11-20%, terwijl *Hippophae* in het *Sambuco-Hippophaetum* en het *Hippophaeo-Ligustretum* een bedekking heeft van 21-40%. Voor wat betreft het voorkomen van *Hippophae* komen nog de drie rompgemeenschappen met deze soort in aanmerking (Haveman et al. 1999b, p. 163), maar de eerste twee zijn open gemeenschappen met vooral graslandsoorten in de kruidlaag en de derde is een soortenarm, dicht struweel met hoge bedekkingen van *Calamagrostis epigejos*. Daarmee vallen deze rompgemeenschappen af als potentiële kandidaten om onze bramenrijke duinstruwelen onder te brengen. Aansluiting bij een van de associaties van het Atlantische *Pruno-Rubion ulmifolii*, is voor de struwelen uit Zuidwest-Nederland verleidelijk, gezien het frequent en soms dominant voorkomen van *R. ulmifolius*. Al eerder is echter beargumenteerd dat dit geen reële optie is, omdat de overige kenmerkende soorten van dit verbond ontbreken (Haveman et al. 1999b, p. 132). Alles overwogen sluit type 5b, met als enige bramensoort de seksuele *R. ulmifolius*, het beste aan bij de zuidelijke vorm van het typische *Hippophaeo-Sambucetum*. De typen 3 tot en met 5a behoren tot het *Hippophaeo-Ligustretum*, hoewel in de Texelse opnamen *Sambucus nigra* een prominente plaats inneemt. De totale soortensamenstelling van de Texelse struwelen wijkt echter sterk af van

het *Sambuco-Hippophaetum* en komt meer overeen met oudere vormen van het *Hippophao-Ligustretum*. Binnen deze laatste associatie vormen de bramenrijke stadia echter een eigen ontwikkelingsfase, die het beste kan worden beschouwd als aparte subassociatie beschouwd kan worden, die we op de volgende pagina nieuw beschrijven.

Duindoorn-wilgstruwelen, zoals ons *Salix cinerea-Rubus ulmifolius*-struweel (type 6), worden in *De vegetatie van Nederland* niet als zelfstandige gemeenschappen onderkend, maar beschouwd als "...incidenteel optredende ontwikkelingsstadia in de overgang van het *Caricion davallianae* naar het *Salicion cinereae*" (Schaminée et al. 1999, pp.116-119, Hommel et al. 1999, pag.176). Ze komen echter overeen met struwelen die door Franse en Duitse auteurs zijn beschreven onder de naam *Pyrolo-Hippophaetum* nom. inval. (Géhu & Géhu-Franck 1983; Weber 1999b). Tot nu toe waren geen opnamen van deze associatie gepubliceerd waarin de bramen op naam waren gebracht.

ECOLOGIE EN LANDSCHAPPELIJKE POSITIE VAN DE DUIN- BRAAMSTRUWELLEN

Grazige begroeiingen en open zand domineerden tot in het begin van de vorige eeuw grote delen van het duingebied. De schaal waarop struwelen thans in de duinen voorkomen is in veel gebieden dan ook een recent fenomeen (Van Haperen 2002). De grote veranderingen die in de laatste honderd jaar in de duinen plaatsvinden, weerspiegelen zich ook in de duinstruwelen. Dit geldt niet alleen de schaal waarop ze voorkomen, maar ook hun soortensamenstelling. Voor veel van de vegetatietypen die we als pareltjes van het natuurbeheer beschouwen, geldt dat ze ontstaan zijn onder één overheersende milieufactoor, of complex van factoren. Hierdoor gingen veranderingen langzaam, zodat het systeem zich aan ons stabiel voordoet. Een voorbeeld is het beekdal-blauwgrasland, dat lang in stand blijft als de waterhuishouding in orde blijft en het beheer uitgevoerd blijft worden. In de duinen is geen overheersende milieufactoor aanwezig die het systeem stabiliseert en gegeven de pioniersituatie waarin de duinen begin vorige eeuw verkeerden, zorgt dat op grote schaal voor veranderingen. Hierdoor is de soortensamenstelling van de duinstruwelen sterk in beweging. Dit verklaart voor een belangrijk deel de moeite om de duinstruwelen adequaat te classificeren: doordat het systeem tot voor kort erg dynamisch was, verandert de soortensamenstelling van de struweeltypen door de tijd sterk. Westhoff beschreef een dergelijk verschijnsel voor natte duinheiden van de Waddeneilanden en sprak van *associaties in statu nascendi* (Westhoff 1990).

Is het voorkomen van duinstruwelen een relatief jong verschijnsel, het optreden van bramen hierin is van nog recenter datum. In het algemeen is de ecologie van zwarte bramen te omschrijven als: vochtige, matig kalkhoudende tot kalkarme, voedselarme tot matig voedselrijke bodem. Stagnerend water in de wortelzone wordt niet verdragen, evenmin als kalkrijke en tegelijk voedselrijke bodem (behalve door *Rubus ulmifolius*) of kurkdroge omstandigheden. In de xeroserie in de duinen betekent dit alles dat de bodem gestabiliseerd moet zijn en enige ouderdom moet hebben om het optreden van bramen mogelijk te maken. In het

***Hippophao-Ligustretum rubetosum vigorosi* Haveman & Van Haperen subass. nov.**

Typus: Meeuwenduinen, Schouwen; Van Haperen 02-104, 12 juli 2002, 5 x 5 meter; struiklaag 80%, 1,5 m; kruidlaag 40% 75(-100) cm; moslaag 90%;

Struiklaag: *Bryonia dioica* 2a, *Hippophae rhamnoides* 4, *Sambucus nigra* 2a, *Solanum dulcamara* +, *Rubus gratus* 2a, *Rubus vigorosus* 2b;

Kruidlaag: *Bryonia dioica* +, *Calamagrostis epigejos* 1, *Carex arenaria* 2a, *Cirsium arvense* +, *Dryopteris carthusiana* +, *Galium aparine* 2a, *Ligustrum vulgare* +, *Moehringia trinervia* 2m, *Poa trivialis* +, *Solanum dulcamara* 1, *Urtica dioica* 2b;

Moslaag: *Kindbergia praelonga* 5, *Hypnum cupressiforme* 1.



Figuur 4. *Rubus vadalis* in Duindoornstruweel in de Kobbeduinen op Schiermonnikoog. Begeleidende soorten zijn hier onder meer *Sambucus nigra*, *Rosa canina* agg., *R. nemoralis*, *R. vigorosus* en *Chamerion*

duinzand moet voldoende humus aanwezig zijn om vocht vast te houden en dit veronderstelt enige ouderdom van het systeem.

Toch komen bramen lang niet in alle oudere duinsystemen voor, wat te maken heeft met het antagonistische karakter van de motoren van de duinsuccessie: humus en kalk (Sloet van Oldruitenborgh 1976). In gebieden waar bramen deel uitmaken van duinstruwelen ligt hun plek in de successie doorgaans in de tweede fase van de levenscyclus van *Hippophae*. Bramen in de duindoornstruwelen luiden veelal de aftakeling van deze struwelen in; in de literatuur wordt daarvoor wel de verwarrende term 'afbraaksuccessie' gebruikt (Sloet van Oldruitenborgh 1976). Op diverse plaatsen hebben wij waargenomen dat de vestiging van bramen (en diverse andere soorten) samenvalt met een afnemende vitaliteit van *Hippophae*. De humus onder dergelijke struwelen is opgebouwd door *Hippophae rhamnoides* zelf: juist onder duindoorns gaat de ontkalking snel en bij lagere initiële kalkgehalten leidt dit tot de opbouw van een laag ruwe humus. Op de kalkarmste plaatsen wordt waarschijnlijk te weinig humus opgebouwd, doordat *Hippophae* hier een beperkte levensduur heeft, of zelfs in het geheel niet voorkomt. Op de kalkrijkste plaatsen ontstaat waarschijnlijk een andere, mildere humusvorm, die voor bramen minder geschikt is. Het voorkomen van *Rubus* in duinstruwelen is daarmee een indicatie voor de intermediaire initiële kalkrijkdom van het zand. Het is dan ook niet verwonderlijk dat dergelijke braamrijke duindoornstruwelen vooral worden aangetroffen in de kalkrijkste delen van het Waddendistrict en in het kalkarmste deel van het Renodunaal district, te weten delen van de Zuid-Hollandse en Zeeuwse eilanden (Walcheren, Schouwen en delen van Goeree).

Er is in Nederland een aantal situaties bekend waarin bramen in duindoornstruwelen optreden. In de xeroserie a) onder *Hippophae*-struweel, als dit afsterft, b) op plaatsen waar tijdens de duinopbouw extra humus aan het zand is toegevoegd, bijvoorbeeld door stagnatie in de opbouw en c) in duingraslanden op sterk ontkalkt duinzand in de binnenduinrand. In de drogere delen van de hygroserie d) aan de randen van meeuwenkolonies en e) op zandplaten nabij de zee of zelfs in de buitenste duinenrijen. De eerste situatie kan als de typische worden beschouwd (type 4 en 5a). Een voorbeeld van de tweede situatie is te vinden op de duinrichel tussen de Kelderhuispolder en de Geul op Texel, direct ten zuiden van de Lepelaarskolonie, waar de Texelse duinstruwelen voorkomen die ook door Doing (Doing 1989, 1990) werden beschreven (type 3). Deze bevinden zich op een stuifdijk uit de periode 1890-1915 (Ballarini et al. 2003; Oost et al. 2003). Doing (1990) vermoedt dat tijdens de afzetting van deze stuifdijk veel organisch materiaal is afgezet doordat de opbouw van deze richel stagneerde. Hierdoor zijn relatief nitrofiële struwelen ontstaan waarin naast *Sambucus* ook *Rubus* een belangrijke rol speelt. De braam-duindoornstruwelen op Texel geven de klassieke soortencombinatie te zien die Doing (1988) kenmerkend acht voor f-varianten van duinlandschappen: *Rubus fruticosus* agg., *Chamerion angustifolium*, *Dryopteris filix-mas* en *D. dilatata*. Opvallend is dat deze struwelen sinds 1984 nauwelijks veranderd zijn in oppervlakte en plaats (Haveman et al. 2006). Plaatselijk, vooral aan de westzijde van de bewuste strook met struwelen, is echter waar te nemen dat *Hippophae* afsterft en dat pure braamstruwelen over blijven, die in soortensamenstelling nauwelijks verschillen van de binnenlandse

braamstruwelen van het *Lonicero-Rubion silvatici*, zoals het *Rubetum grati* en het *Rubetum silvatici*. Ook op Walcheren en Schouwen is deze opeenvolging van struwelen waar te nemen. In de derde situatie, die minder algemeen voorkomt, vestigen zich bramen in duingraslanden of pioniervegetaties op kalkarm of oppervlakkig ontkalkt zand op noordhellingen (type 1 en 2). Deze situatie komt vooral op Walcheren voor en plaatselijk ook in de (binnen)duinen van Schouwen en Goeree.

In de lage delen van de hygroserie is de bodem te sterk door grondwater beïnvloed om mogelijkheden voor bramengroei te bieden, maar aan de randen van natte duinvalleien, kan een gunstige situatie ontstaan voor de ontwikkeling van braamstruwelen. In de hygroserie zijn in twee situaties braamstruwelen aangetroffen. Zo kunnen in de randen van meeuwenkolonies op de Waddeneilanden dergelijke struwelen ontstaan (type 3) doordat door de excrementen van de meeuwen extra voedingsstoffen worden toegevoegd aan het duinzand (situatie d, zie Westhoff & Van Oosten 1991, p. 255). Of dit alleen voldoende is voor de ontwikkeling van braamrijke struwelen, is onduidelijk. Wellicht dat de toevoeging van voedingsstoffen plus kalk (schelpenresten) een snelle omzetting van humus veroorzaakt waardoor een gunstig humusprofiel ontstaat. De laatste situatie (e) betreft de struwelen op de hogere delen van de strandvlakten en op platen in de afgesloten zeearmen en ook in sommige duinvalleien in Zuidwest-Nederland. Het betreft hier het *Rubus ulmifolius-Hippophae-struweel* (type 5) en het *Salix cinerea-Rubus ulmifolius-struweel* (type 6). Anders dan de overige bramen in de duinstruwelen vestigt *R. ulmifolius* zich in deze struwelen veelal in een vroeg stadium. De bodem is dan nog relatief kalkrijk maar zeker ook voedselrijk, en deze groeiplaatsen kennen bovendien een goede vochtvoorziening vanwege de relatief lage ligging. Dergelijke voedsel- en tevens kalkrijke omstandigheden zijn ongunstig voor de meeste bramensoorten, maar niet voor *R. ulmifolius*. Ook hier is trouwens afsterfing van *Hippophae* waargenomen. De primaire oorzaak hiervan is waarschijnlijk gelegen in wortelherbivorie door nematoden (Zoon 1995), maar wordt versneld door onderschepping van licht door de alles overgroeïende *Rubus ulmifolius*.

ABSTRACT

Bramble scrubs in the Netherlands belong to two separate vegetation classes: the *Rhamno-Prunetea*, on base rich and often also nutrient rich soils, and the *Lonicero-Rubetea* on acidic and relatively nutrient poor soils. A phytosociological analysis of bramble scrubs was presented earlier for the scrubs in the pleistocene area, but the for bramble scrubs in the coastal dunes an overview was lacking until now. In this paper, an analysis is made of 92 relevés of dune scrubs with brambles, originating from the south western part of the Netherlands and the Western Frisian Isles. In the relevés 13 bramble species are found: the invasive *Rubus armeniacus*, and the autochthonous *R. beijerinckii*, *R. contractipes*, *R. elegantispinosus*, *R. gratus*, *R. nemoralis*, *R. plicatus*, *R. pyramidalis*, *R. sprengelii*, *R. thallasarctos*, *R. ulmifolius*, *R. vadalis*, *R. vigorosus* and an undescribed local taxon, called 'R. Jodoka'. Most of these species can

also be found in the pleistocene regions in the country, but *R. thallasarctos* and *R. vadalis* have been described as endemics of the Dutch Frisian Isles recently. Six scrub types could be distinguished, of which three types could be further subdivided. Type 6 belongs to the *Pyrolo-Hippophaetum*. The other scrub types are rather difficult to classify: type 1 and 2 are basal communities of the *Lonicero-Rubion silvatici* (class *Lonicero-Rubetea plicati*). Type 3, 4 and 5a are described as a new subassociation: the *Hippophaeo-Ligustretum rubetosum vigorosi*. Type 5a, with the sexual *Rubus ulmifolius*, belongs to the southern variant of the *Hippophaeo-Ligustretum*.

Dune scrubs with brambles are characteristic for dune areas with at least superficially decalcified sands, where sufficient soil organic matter has accumulated. Remarkably, these scrubs occupy areas with an intermediate initial base content mainly: the areas with the highest and lowest base contents are avoided. There are several situations in which dune bramble scrubs can develop: a) under *Hippophae rhamnoides* scrub when *Hippophae* is dying back (type 4 and 5a), b) at places where dune building has stagnated for a while (type 3), c) in grasslands in the superficially decalcified dunes (type 1 and 2), d) near colonies of gulls at the higher edges of wet dune slacks (type 3), and e) at sand flats and in the outer dunes near the sea (type 5b and 6).

LITERATUUR

- Ballarini, M., J. Wallinga, A.S. Murray, S. van Heteren, A.P. Oost, A.J.J. Bos & C.W.E. van Eijk (2003). Optical dating of young coastal dunes on a decadal time scale. *Quaternary Science Reviews* 22: 1011-1017.
- Bijlsma, R.J. & R. Haveman (2006). *Rubus canduliger* sp. nov., a new regional species from the Netherlands, with notes on the range structure and dynamics of brambles (*Rubus* L., Rosaceae). *Folia Geobotanica* 42: 315-329.
- Boerboom, J.H.A. (1960). De plantengemeenschappen van de Wassenaarse Duinen. *Mededelingen van de Landbouwhogeschool Wageningen* 60: 1-135.
- Doing, H. (1962). Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften. *Wentia* 8: 1-85.
- Doing, H. (1969). Assoziationstabellen von niederländischen Wäldern und Gebüsch. *Laboratorium voor Plantensystematiek en -geografie, Landbouwhogeschool, Wageningen*, 29 pp.
- Doing, H. (1988). Landschapsoecologie van de Nederlandse Kust. Een landschapskartering op vegetatiekundige grondslag. *Stichting Duinbehoud/ Stichting Publikatiefonds Duinen, Leiden*, 228 pp.
- Doing, H. (1989). Introduction to the landscape ecology of southern Texel. In: (red.), *Perspectives in coastal dune management*, SPB Academic Publishing bv, Den Haag: 279-285.
- Doing, H. (1990). Inleiding tot de landschapsoecologie van het zuidelijk deel van Texel. *K.N.A.G. Geografisch Tijdschrift* XXIV: 447-452.

- Edees, E.S. & A. Newton (1988). *Brambles of the British Isles*. The Ray Society, London, 377 pp.
- Géhu, J.-M. & J. Géhu-Franck (1983). Presentation synthétique des fourrés littoraux atlantiques. *Colloques phytosociologiques* 8: 347-354.
- Haveman, R. (1997). *Het Rubetum grati (Lonicero-Rubetea plicati classis nova)* in Nederland. *Stratiotes* 14: 41-51.
- Haveman, R., J.H.J. Schaminée & A.H.F. Stortelder (1999a). *Lonicero-Rubetea (Brummel-klasse)*. In: A.H.F. Stortelder, J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel (red.), *De vegetatie van Nederland. Deel 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen*, Opulus Press, Uppsala/Leiden: 89-104.
- Haveman, R., J.H.J. Schaminée & E.J. Weeda (1999b). *Rhamno-Prunetea*. In: A.H.F. Stortelder, J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel (red.), *De vegetatie van Nederland. Deel 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen*, Opulus Press, Uppsala, Leiden: 121-164.
- Haveman, R., R. van der Wijngaart & N. Gilissen (2006). *OT Joost Dourleinkazerne. Monitoring natuurwaarden 2004. Dienst Gebouwen, Werken en Terreinen, Ministerie van Defensie, Wageningen*, 54 pp.
- Hennekens, S.M. & J.H.J. Schaminée (2001). *TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data*. *Journal of Vegetation Science* 12: 589-591.
- Klazenga, N. (1990). *Struwelen in de Goesse Poel en op de bloemdijken in de Zak van Zuid-Beveland. Doctoraalverslag Landbouwuniversiteit, Wageningen*, 54 pp.
- Meijer, K. (2000). *Nieuwe bramen uit het noorden van Nederland*. *Gorteria* 26: 209-224.
- Meltzer, J. (1941). *Die Sanddorn-Liguster-Assoziation (Hippophaeto-Ligustretum)*. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 51: 385.
- Oost, A.P., S. van Heteren, J. Wallinga & M. Ballarini (2003). *De kalender van Texel op basis van luminiscentie en historische gegevens. Excursiegids. Rijkswaterstaat, Rijksinstituut voor Kust en Zee, Haren, VI- 6 pp.*
- Pedersen, A. & H.E. Weber (1993). *Atlas der Brombeeren von Niedersachsen und Bremen (Gattung Rubus L. subgenus Rubus)*. *Niedersächsisches Landesamt für Ökologie - Naturschutz - , Hannover*, 204 pp.
- Sloet van Oldruitenborgh, C.J.M. (1976). *Duinstruwelen in het Deltagebied*. Landbouwuniversiteit, Wageningen, 112 pp.
- Sýkora, K.V. & C.M.P. Sýkora-Hendriks (1977). *A phytosociological investigation of the dikes of the "Zak van Zuid-Beveland", the Netherlands*. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series C* 80(3): 212-226.
- Tichý, L. (2002). *JUICE, software for vegetation classification*. *Journal of Vegetation Science* 13: 451-453.
- Van de Beek, A. (1997). *Nieuwe soorten uit het genus Rubus L. uit de binnenduinen*. *Gorteria* 23: 5-13.
- Van Haperen, A. (2002). *Duinstruwelen in de Manteling van Walcheren, een recent fenomeen? De Levende Natuur* 103: 82-86.
- Van Til, M. & J. Mourik (1999). *Hieroglyfen van het zand. Vegetatie en landschap*

- van de Amsterdamse Waterleidingduinen. Gemeentewaterleidingen Amsterdam, Amsterdam, 272 pp.
- Weeken, J. & R. Haveman (2008). Plantengeografische en ecologische aspecten van apomicten. In: J.H.J. Schaminée & E.J. Weeda (red.), Grenzen in Beweging. Beschouwingen over vegetatiegeografie, KNNV Uitgeverij, Utrecht: 73-88.
- Weber, H.E. (1995). *Rubus L.* In: H.J. Conert, E.J. Jäger, J.W. Kadereit, W. Schultze-Motel, G. Wagenitz & H.E. Weber (red.), *Gustav Hegi Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band IV. Teil 2A. Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones 2(2)*, Blackwell, Berlin: 284-595.
- Weber, H.E. (1997). Hecken und Gebüsche in den Kulturlandschaft Europas - Pflanzensoziologische Dokumentation als Basis für Schutzmassnahmen. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 9: 75-106.
- Weber, H.E. (1998). Outline of the vegetation of scrubs and hedges in the temperate and boreal zone of Europe. *Itinera Geobotanica* 11: 85-120.
- Weber, H.E. (1999a). *Rhamno-Prunetea (H2A)*. Schlehen- und Traubenholunder-Gebüsche. In: H. Dierschke (red.), *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands. Heft 5., Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft/ Reinhold-Tüxen-Gesellschaft*, Göttingen: 3-108.
- Weber, H.E. (1999b). *Salicetea arenariae (H2B)*. Dünenweiden-Gebüsche. In: H. Dierschke (red.), *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands. Heft 5., Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft/Reinhold-Tüxen-Gesellschaft*, Göttingen: 3-37.
- Weeda, E.J., J.H.J. Schaminée & L. van Duuren (2005). Atlas van Plantengemeenschappen in Nederland, deel 4: Bossen, struwelen en ruigten. KNNV Uitgeverij, Utrecht, 282 pp.
- Weevers, Th. (1940). De flora van Goeree en Overflakkee dynamisch beschouwd. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 50: 285-354.
- Westhoff, V. (1990). Neuentwicklung von Vegetationstypen (Assoziationen in statu nascendi) an naturnahen neuen Standorten, erläutert am Beispiel der westfriesischen Inseln. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 2: 11-23.
- Westhoff, V. & A.J. den Held (1969). Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme, Zutphen, 324 pp.
- Westhoff, V. & M.F. van Oosten (1991). De plantengroei van de Waddeneilanden. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht, 417 pp.
- Zoon, F.C. (1995). Biotic and abiotic soil factors in the succession of sea buckthorn, *Hippophae rhamnoides L.*, in coastal dunes. Landbouwniversiteit, Wageningen, 143 pp.

Contactgegevens auteurs:

R. Haveman

E-mail: rense.haveman@wur.nl

A.M.M. van Haperen

E-mail: haperen@zeelandnet.nl