

Enkele plantensociologische bespiegelingen over licheenrijke stuifzandgemeenschappen

Rense Haveman & Iris de Ronde

Inleiding

De terrestrische korstmosgemeenschappen van de stuifzandgebieden in het Nederlandse en Duitse deel van de Europese zandgordel zijn in geografisch opzicht een bijzonder fenomeen. Ze vertegenwoordigen een formatie, de licheentoendra, die in de arctische en alpine zone met permafrost uitgestrekte oppervlaktes inneemt, maar die in de Noord-Atlantische klimaatzone, buiten de grenzen van het gesloten areaal, beperkt blijft tot uiteen gelegen locaties van geringe oppervlakte, zoals Warming & Graebner (1918, p. 494) al constateerden. De vegetatie vormt punten in het landschap op plaatsen met een extreem microklimaat en dito bodem en is daarmee een schoolvoorbeeld van *extrazonale vegetatie* (Dierschke 1994, p. 420). De begroeiingen in de Atlantische laagvlakte zijn maar matig soortenrijk in vergelijking met de soortenrijke arctisch-alpine toendrabegroeiingen (Bültmann 2005). In Nederland (en Duitsland) zijn de korstmosbegroeiingen een tussenstadium in de successie richting bos, terwijl de arctisch-alpine licheentoendra's onder invloed van het zeer korte vegetatieseizoen het eindstadium in de successie vormen. Het optreden in de Atlantische stuifzanden daarentegen is niet het gevolg van een kort vegetatieseizoen, maar van de buitengewoon geringe beschikbaarheid van voedingsstoffen, waardoor vaatplanten gedurende langere tijd slechts zeer moeizaam een voet aan de grond kunnen krijgen. We spreken hier van *relatieve standplaatsconstantie*, een term die oorspronkelijk toegepast werd op soorten (Walter & Straka 1970, p.57). Het is een interessante vraag in hoeverre de hier geconstateerde relatie tussen *extrazonale vegetatie* en *relatieve standplaatsconstantie* algemeen geldend is, maar die vraag gaat uit boven het onderwerp van dit artikel, en moet elders behandeld worden.

In *Stratiotes* 52 besprak John Janssen (2018) het overzicht van mossen- en korstmossengemeenschappen dat in 2017 verscheen (Van Dort et al. 2017b). Een belangrijk discussiepunt dat hij opwerpt is het onderscheid tussen terrestrische (korst-)mossengemeenschappen en vaatplanten-

gemeenschappen. Deze kwestie spitst zich toe in het onderscheid tussen het *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* en het *Cladonietum zopfii*, de associatienaam waarmee de hierboven ten tonele gevoerde licheenbegroeiing van de stuifzanden in het nieuwe overzicht wordt aangeduid. Er zijn (vooral vroege) auteurs die beide associaties afzonderlijk onderscheiden (o.a. Tüxen 1928; Van Dieren 1934; Libbert 1940; Klement 1955; Van Dort et al. 2017a), terwijl anderen ze als synoniemen van elkaar beschouwen (zoals Masselink 1994; Weeda et al. 1996; Hentschel 2011).

In dit artikel willen we, als medeauteurs van het hoofdstuk in het gerecenseerde boek waarin het *Cladonietum zopfii* is opgenomen (Van Dort et al. 2017a), enkele gedachten over deze kwestie presenteren. We doen dat via iets dat een omweg lijkt, maar soms is de omleiding de snelste route naar het doel. In dit geval leidt de weg over de vraag naar de zelfstandigheid van het *Corynephorion* binnen de *Koelerio-Corynephoretea*. Voordat er antwoord gegeven kan worden op de vraag of het *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* en het *Cladonietum zopfii* afzonderlijk van elkaar onderscheiden zouden moeten worden, moet namelijk eerst duidelijk zijn wat het *Spergulo-Corynephorum* als 'harde kern' van het *Corynephorion* (de uitdrukking is van Weeda et al. 1996) eigenlijk is. Of meer nog, wat de harde kern van het *Spergulo-Corynephorum* nou precies is.

Het *Corynephorion* als specialistengemeenschap

Corynephorus canescens (buntgras) is een gespecialiseerde pionier van open, beweeglijk, basenarm zand waarin (nog) geen bodemvorming heeft plaatsgevonden (Marshall 1967; Tüxen 1967). In stuivend zand (Foto 1) vertoont de soort de grootste vitaliteit, doordat de wortels geen lang leven beschoren zijn, maar bij overstuiving de ontwikkeling van adventiefwortels sterk wordt gestimuleerd. Bij afwezigheid van overstuiving vormen deze adventiefwortels zich boven het maaiveld en stopt hun ontwikkeling, terwijl van de bestaande



Foto 1. Het *Spergulo vernalis-Corynephorum canescentis* is een specialistengemeenschap van stuivend zand. Evenals andere specialistengemeenschappen is deze gemeenschap zeer soortenarm, in het bijzonder in de initiële vorm, zoals hier op het Infanterieschietkamp Harskamp. Foto: R. Haveman.

wortels de cortex binnen een jaar degenereert, wat de wateropname sterk belemmert (Marshall 1965). De soort is in de binnenlandse stuifzanden van Noordwest-Europa de belangrijkste opbouwende soort van een uitgesproken pioniergemeenschap waarin maar weinig andere vaatplanten weten te overleven, het *Spergulo-Corynephorum*. De belangrijkste begeleider van *Corynephorus* in dit milieu is *Spergula morisonii* (heidespurrie), die als kensoort van de associatie wordt beschouwd. Tot de karakteristieke soortensamenstelling van het *Spergulo-Corynephorum* (dus de soorten met een frequentie > 60%; Braun-Blanquet 1964, p. 108) behoren voorts alleen enkele cryptogamen (Weeda et al. 1996, p. 78), namelijk *Polytrichum piliferum* (ruig haarmos) en *Cladonia coccifera* (rood bekermos).

Het uitzonderlijk lage gemiddeld aantal soorten is een synthetisch kenmerk dat het *Spergulo-Corynephorum* deelt met veel andere specialistische pioniergemeenschappen, zoals het *Elymo-Ammophiletum* van de zeereep en het *Salicornietum dolichostachyae* van de lage kwelder. Op basis van deze uitzonderlijke positie pleitte Tüxen (1962, 1967) er meermaals voor om de *Corynephoretalia* (de orde waarin het *Spergulo-Corynephorum* wordt geplaatst) in een aparte klasse te plaatsen, de *Corynephoretea*, dus gescheiden van de graslandgemeenschappen van de *Festuco-Sedetalia* (= *Trifolio-Festucetalia ovinae*).

Door Weeda et al. (1996) worden binnen het *Spergulo-Corynephorum* twee subassociaties onderscheiden, namelijk het *Spergulo-Corynephorum*

inops, dat de soortenarme vroege stadia van de associatie omvat zoals die hierboven beschreven zijn, en het *Spergulo-Corynephorum cladonietosum*, waarin de korstmosrijke stadia (zie voor de variatie Masselink 1994) worden samengevat. De laatste subassociatie komt voor op minder sterk stuivend zand waarin al enige bodemontwikkeling heeft plaatsgevonden. Het *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* is veel soortenrijker dan de vroege stadia, maar in dit geval betekent soortenrijkdom niet dat er sprake zou zijn van een optimale ontwikkeling van de associatie. Het op de voorgrond treden van de lichenen in het *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* is een teken dat de optimale omstandigheden voor de dragende soort van de associatie – *Corynephorus canescens* – voorbij zijn en dat een ontwikkeling richting andere begroeiingstypen is ingezet. De opmerking van Van Dort et al. (2017a) dat het *Corynephorion* feitelijk een cryptogamenbegroeiing is, is bij nader inzien dus niet juist. Het is opmerkelijk dat de meeste van de soorten die Weeda et al. (1996, p. 76) aanvoeren als argument om de *Corynephoretalia* samen met de *Trifolio-Festucetalia* binnen de *Koelerio-Corynephoretea* te plaatsen (en niet in een eigen klasse, zoals Tüxen beargumenteerde), in het *Spergulo-Corynephorum* duidelijk het zwaartepunt hebben in de subassociatie *cladonietosum*, en als afbrekende soorten van de associatie beschouwd moeten worden. Zeer aanschouwelijk is dit neergezet door Gehlken (2000) in een overzichtstabel van het *Corynephorion* en aanverwante syntaxa in Noord-Duitsland. Van de soorten die Weeda et al. noemen heeft alleen *Corynephorus canescens* zijn zwaartepunt in de associatie, maar deze soort

is juist weer verminderd vitaal buiten het *Corynephorion*, zoals uit bovenstaand betoog afgeleid kan worden.

Het *Spergulo-Corynephorum 'inops'* is dus geen (sociologisch) verarmd *Spergulo-Corynephorum cladonietosum*, zoals licht uit de naam afgeleid zou kunnen worden, maar het vormt de harde, typische kern van de associatie. Daarom zou wat ons betreft de aanduiding *typicum* beter het karakter van deze begroeiing weergeven dan het huidige in gebruik zijnde *inops* (en bovendien wordt dit voorgeschreven onder de huidige code, zie Theurillat et al. 2021). Bovendien is er, als de pionierstadia de kern vormen van de associatie, veel voor te zeggen om de *Corynephorotalia* onder te brengen in een eigen klasse, zoals al door Tüxen werd verdedigd. De soorten die het lijntje naar de graslandgemeenschappen zouden vormen, zijn, als afbrekende soorten van het *Spergulo-Corynephorum*, niet als gemeenschappelijke soorten te waarderen. Dit is een algemeen gevolgd principe in de plantensociologische classificatie, wat bijvoorbeeld gemakkelijk af te leiden is uit de scheiding van de *Honckenyo-Elymetea* (als *Ammophiletea*) van de *Koelerio-Corynephoretea* of de *Thero-Salicornietea* van de *Asteretea*. Geen verstandig plantensocioloog zal het optreden van *Carex arenaria* (zandzegge), *Cerastium semidecandrum* (zandhoornbloem) en *Hypochaeris radicata* (gewoon biggenkruid) in het *Elymo-Ammophiletum festucetosum* als argument gebruiken om de *Ammophiletalia* op te nemen in de *Koelerio-Corynephoretea*, of op basis van het optreden van *Puccinellia maritima* (gewoon kweldergras) in het *Salicornietum brachystachyae* opname van deze associatie in de *Asteretea* bepleiten. In al deze gevallen (*Spergulo-Corynephorum*, *Elymo-Ammophiletum* en *Salicornietum brachystachyae*) gaat het om nauw omschreven specialistengemeenschappen die qua ecologie en soortensamenstelling sterk verschillen van de gemeenschappen die er in de loop van de successie uit kunnen ontstaan. Natuurlijk vestigen zich in de latere fases van de pioniergemeenschappen soorten uit de gemeenschappen die in de successie volgen, maar dat is geen reden om ze samen te vatten. Ook *Corynephorus canescens* wordt door Weeda et al. (1996) als verbindende soort gezien tussen het *Corynephorion* en de graslandgemeenschappen van de *Koelerio-Corynephoretea*, maar hiervoor geldt precies het tegenovergestelde: in de gesloten graslanden verliest *Corynephorus* snel aan vitaliteit en moet de soort zich telkens opnieuw vestigen in

kleine gaten in de vegetatie; dit is een argument om de soort hier niet als karakteristiek element te beschouwen, maar als overblijfsel uit vorige successiestadia, respectievelijk storingsindicator (Tüxen 1962). Kortom: er is veel voor te zeggen het *Spergulo-Corynephorum* als soortenarme, specialistische pioniergemeenschap te beschouwen, die dan het beste in een eigen klasse geplaatst wordt, analoog aan andere specialistengemeenschappen.

In de duinen heeft *Corynephorus canescens* een hoge frequentie in het *Violo-Corynephorum* en komt ze verder met matig hoge frequentie voor in het *Phleo-Tortuletum brachythecietosum* (Weeda et al. 1996), in het Waddengebied de voorloper van het *Violo-Corynephorum* in de successie. In zijn overzicht over de Noordwest-Duitse plantengemeenschappen neemt Tüxen (1955) twee associaties op in het *Corynephorion canescens*, namelijk het *Spergulo-Corynephorum* en het *Violo-Corynephorum maritimum*, maar blijkens zijn verhandeling over specialistengemeenschappen in 1962 bedoelde hij daar niet het *Violo-Corynephorum* Westhoff 1943 nom. nud. mee (Tüxen 1962). Of het *Violo-Corynephorum* van de Nederlandse auteurs past in een *Corynephorion* dat slechts specialistische pionierbegroeiingen omvat, is twijfelachtig. Het *Violo-Corynephorum* is geen pioniergemeenschap, anders dan het *Spergulo-Corynephorum*, en het aandeel soorten uit de *Koelerio-Corynephoretea* is in deze associatie veel groter dan in het *Spergulo-Corynephorum*. Dit zijn aanwijzingen dat het *Violo-Corynephorum* beter in deze laatste klasse geplaatst wordt. Het voorkomen van *Corynephorus* in deze begroeiingen is wellicht een indicatie voor de continue aanvoer van zand, of van het geregeld openvallen van de begroeiing, bijvoorbeeld door gravende konijnen. In elk geval is het licheen- en mosdek in het *Violo-Corynephorum* heel gevoelig voor tred en graverij.

De successie vanuit het *Spergulo-Corynephorum*

In stuivend zand kan het *Spergulo-Corynephorum typicum* lang standhouden als duur-pioniergemeenschap. Zolang *Corynephorus canescens* de zandophoping bij kan houden – maximaal zo'n 10 cm per jaar (Marshall 1967) – zal de soortenarme pionierfase van de associatie ook kunnen blijven bestaan: er is sprake van een duur-pioniergemeenschap (Tabel 1, kolom 1). Uit vegeta-

Tabel 1. Verkorte synoptische tabel van het *Spergulo-Corynephoretum* en enkele verwante vegetatietypen op de defensie-terreinen.

	Kolom	1	2	3	4	5	
	Gemiddeld aantal soorten	5	10	16	9	8	
	Aantal opnamen	58	31	24	7	40	
Opgenomen zijn differentiërende soorten en soorten die in meer dan 7 opnamen zijn aangetroffen.	dkSC <i>Corynephorus canescens</i>	V	V	V	III	III	Buntgras
	<i>Spergula morisonii</i>	I	II	III	II	I	Heidespurrie
Kolommen: 1 = <i>Spergulo-Corynephoretum typicum</i> , 2 = <i>Spergulo-Corynephoretum cladonietosum</i> , 3 = <i>Cladonietum zopfii</i> , 4 = <i>Festuca</i> -gemeenschap, 5 = <i>Agrostis vinealis</i> -gemeenschap.	d2-3 <i>Cladonia coccifera</i>	I	V	V	III	II	Rood bekermos
	<i>Cladonia grayi</i>	I	IV	V	II	II	Bruin bekermos
	<i>Cladonia ramulosa</i>	I	III	IV	.	I	Rafelig bekermos
	<i>Cladonia macilenta</i>	I	III	IV	II	I	Dove heidelucifer
	<i>Cladonia floerkeana</i>	I	II	III	I	I	Rode heidelucifer
	<i>Cladonia glauca</i>	.	II	III	.	I	Bruin heidestaartje
	<i>Cladonia subulata</i>	.	I	II	.	I	Kronkelheidestaartje
	d3 <i>Cetraria aculeata</i>	.	I	IV	.	.	Gewoon kraakloof
	<i>Cladonia zopfii</i>	.	I	III	.	.	Ezelspootje
	<i>Cladonia pulvinata</i>	I	.	III	I	I	Slank stapelbekertje
	<i>Cladonia cervicornis</i>	.	I	III	.	I	Gewoon stapelbekertje
	<i>Cladonia furcata</i>	.	I	II	.	I	Gevorkt heidestaartje
	<i>Cladonia borealis</i>	I	I	II	.	.	Plomp bekermos
	<i>Cladonia verticillata</i>	.	.	I	.	.	Stuifzandstapelbekertje
	d3' <i>Cladina portentosa</i>	.	I	III	.	I	Open bekermos
	<i>Cladonia gracilis</i>	I	.	III	.	I	Girafje
	<i>Cladonia crispata</i>	.	.	II	.	.	Open heidestaartje
	<i>Cladonia uncialis</i>	I	.	II	.	.	Varkenspootje
	<i>Cladonia strepsilis</i>	.	I	I	.	.	Hamerblaadje
	<i>Placynthiella icmalea</i>	.	I	I	.	I	Bruine veenkorst
	<i>Cladina arbuscula</i>	.	.	I	.	.	Gebogen rendiermos
	d4-5 <i>Festuca ovina ag.</i>	II	II	III	V	II	Schapengras
	<i>Agrostis vinealis</i>	III	IV	IV	IV	V	Zandstruisgras
	<i>Hypochaeris radicata</i>	I	I	II	IV	III	Gewoon biggenkruid
	<i>Rumex acetosella</i>	I	I	II	III	II	Schapenzuring
	<i>Carex arenaria</i>	I	I	I	III	I	Zandzegge
	<i>Filago minima</i>	.	I	I	II	I	Dwergviltkruid
	<i>Agrostis capillaris</i>	I	.	I	I	II	Gewoon struisgras
	<i>Hypnum jutlandicum</i>	.	.	I	I	I	Heideklauwtjesmos
Overige soorten							
Struiklaag	<i>Pinus sylvestris</i>	.	I	.	.	.	Grove den
	<i>Juniperus communis</i>	.	I	.	.	.	Jeneverbes
Kruidlaag	<i>Pinus sylvestris</i>	II	II	II	IV	III	Grove den
	<i>Avenella flexuosa</i>	I	II	II	II	I	Bochtige smele
	<i>Molinia caerulea</i>	I	II	I	I	I	Pijpenstrootje
	<i>Calluna vulgaris</i>	I	II	.	.	II	Struikhei
Moslaag	<i>Polytrichum piliferum</i>	V	V	V	V	IV	Ruig haarmos
	<i>Campylopus introflexus</i>	II	III	IV	III	II	Grijs kronkelsteeltje
	<i>Ceratodon purpureus</i>	I	I	I	.	I	Gewoon purpersteeltje
	<i>Cladonia fimbriata</i>	I	I	II	.	I	Kopjes-bekermos
	<i>Stereocaulon condensatum</i>	I	I	I	.	.	Stuifzandkorrelloof

Foto 2. In het *Spergulo-Corynephorum cladonietosum* zijn humicole en algemene *Cladonia*-soorten kenmerkend, zoals *Cladonia macilenta* en *Cladonia coccifera*. *Corynephorus canescens* is hier al op zijn retour en vaak ook afwezig, zoals hier in een *Cladonia*-rijke stuifzandbegroeiing in het Kootwijkerzand. Foto: R. Haveman.



tiekarteringen van diverse stuifzandgebieden op militaire oefenterreinen hebben we geleerd dat er daarnaast *grosso modo* vier successierichtingen bestaan vanuit het *Spergulo-Corynephorum* (zie voor de belangrijkste volgende begroeiingen Tabel 1, opnamen afkomstig uit de DUMIRA-database; zie De Ronde et al. 2020), als het stuifzand tenminste niet rechtstreeks verbost met *Pinus sylvestris* (grove den). Als de verstuiwing tot staan komt, neemt de vitaliteit van *Corynephorus* af, en begint de opbouw van humus in de bodem (Riksen et al. 2006), een proces dat, als gevolg van de geringe productie op deze uiterst arme zandgronden, vanzelfsprekend langzaam gaat. Daarmee verloopt ook de verdere successie tamelijk langzaam, maar dit is ook het stadium dat de eerste *Cladonia*-soorten zich vestigen (Masselink 1994; Riksen et al. 2006), en dat zijn in dit stadium voornamelijk de ‘allerwelt’-humicole soorten (Foto 2) zoals *Cladonia grayii* (bruin bekermos), *C. humilis* (frietzak-bekermos), *C. ramulosa* (rafelig heidestaartje), *C. coccifera*, *C. floerkeana* (rode heidelucifer) en *C. macilenta* (dove heidelucifer) (Tabel 1, kolom 2). Tenzij er opnieuw ver- of overstuiwing plaatsvindt is dit het begin van het einde voor het *Spergulo-Corynephorum*. Op de luwste plekken, vaak in de beschutting van naaldbos, ontwikkelt zich een graslandbegroeiing waarin ofwel *Agrostis vinealis* (zandstruisgras) (Tabel 1, kolom 5), ofwel soorten uit het *Festuca ovina*-aggregaat [*F. filiformis* (fijn schapengras) of, op de Veluwe, ook *F. guesstfalica* subsp. *hirtula* (ruig schapengras) (Tabel 1, kolom 4)] domineren (Gehlken 2000). De grassen groeien

hier optimaal door de relatief snelle accumulatie van strooisel van dennennaalden. Ook op andere plekken waar de humusopbouw niet stagneert, zoals aan de lijzijde van duintjes of heidebegroeiingen, of in terreindepressies, zijn de genoemde grassoorten in staat om de vegetatie te gaan domineren. Deze begroeiingen zijn niet meer tot het *Corynephorion* te rekenen, maar tot de *Trifolio-Festucetalia* (Gehlken 2000): *Corynephorus canescens* is hier duidelijk verminderd vitaal en *Spergula morinii* is hier slechts sporadisch te vinden.

Vaker, namelijk op minder luwe plekken, gaat de stuifzandbegroeiing over in een heidebegroeiing, doordat *Calluna vulgaris* (struikheide) zich in het *Spergulo-Corynephorum* vestigt en zich na verloop van tijd breed weet te maken (niet weergegeven in Tabel 1). De humusopbouw gaat hier trager dan waar *Agrostis vinealis* of *Festuca filiformis/guesstfalica* subsp. *hirtula* gaan domineren. De ontwikkeling naar een echte heidegemeenschap duurt ook aanzienlijk langer dan naar een graslandgemeenschap: vaak zijn hier enkele decennia mee gemoeid, met name waar begrazing een rol speelt. Zodra zich echter *Calluna* heeft gevestigd in onze stuifzandbegroeiing kunnen we niet meer spreken van een goed ontwikkeld *Spergulo-Corynephorum*: net als de grassen en de korstmossen is ook *Calluna vulgaris* als afbrekende soort van het *Spergulo-Corynephorum* te beschouwen. Naarmate struikheide in bedekking toeneemt verandert het *Spergulo-Corynephorum* in een *Genisto-Callunetum* (De Ronde 2017).



Foto 3. *Cladonia zopfii* (ezelspootje) is de naamgevende soort van het *Cladonietum zopfii*. Hier samen met *Cladonia verticillata*, een soort die eveneens kenmerkend is voor de genoemde associatie. Foto: Rense Have-
man.

Op stuifzand waarin zich een humuslaagje heeft ontwikkeld kan onder hoge stikstofdepositie de invasieve exoot *Campylopus introflexus* (grijs kronkelsteeltje) dominant worden (Sparrius & Kooijman 2013). Waar deze soort aaneengesloten matten vormt is weinig plek voor bijzondere korstmossen, maar op de matten kunnen zich de eerder genoemde humicole soorten als *Cladonia coccifera* en *C. grayi* vestigen; doorgaans groeien deze hier in lage dichtheden (ook deze derde successieroute is niet getoond in Tabel 1). Overigens is het effect van de vermossing met grijs kronkelsteeltje op de licheenrijkdom van de stuifzandbegroeiing niet duidelijk al lijkt de mosmat uiteindelijk weer gekoloniseerd te worden door *Cladonia*-soorten (Daniels et al. 2008; Bijlsma et al. 2009). Hoe de successie vanuit de *Campylopus*-gemeenschap verloopt is niet bekend.

Een vierde successieroute is te vinden op zeer sterk geëxponeerde stuifzandkoppen, waar zon en wind vrij spel hebben (zie ook Tüxen 1928). Hier lijkt de ontwikkeling te stagneren en blijft de begroeiing schijnbaar decennialang in hetzelfde sta-

dium hangen. De productie is zeer laag door de extreme omstandigheden, en veel van het weinige strooisel dat vanuit de vegetatie beschikbaar komt waait weg; hierdoor gaat de bodemontwikkeling bijzonder langzaam. Humusopbouw vindt nauwelijks plaats, terwijl de bovengrond dieper en dieper verzuurt (Riksen et al. 2006). Hoewel de begroeiing op het oog nauwelijks lijkt te veranderen, vestigen zich in de loop van de jaren steeds meer soorten lichenen (Foto 3), waaronder specialisten van zeer voedselarme, droge, humusarme omstandigheden, zoals *Cladonia monomorpha* (wrattig bekermos), *C. verticillata* (stuifzandstapelbekertje), *C. cervicornis* (gewoon stapelbekertje) en *C. zopfii* (ezelspootje). Ook *Cetraria aculeata* (gewoon kraakloof) heeft hier en niet in eerdere stadia zijn optimum, wat ook al geconstateerd werd door Tüxen (1928). *Corynephorus canescens* boet steeds verder aan vitaliteit in, en komt vrijwel niet meer tot bloei. Waar de lichenen gaan overheersen en *Corynephorus* duidelijk verminderd vitaal is, is feitelijk sprake van een licheengemeenschap, en deze vegetatie wordt, als tenminste genoemde *Cladonia*-soorten aanwezig zijn, door Van Dort et

al. (2017a) aangeduid als *Cladonietum zopfii* (Tabel 1, kolom 3). Deze vegetatie ontwikkelt zich slechts langzaam door de extreme omstandigheden en kan zeer lang standhouden: uit een analyse van luchtfoto's van het Rozendaalse Zand is gebleken dat plekken met meer dan 10 soorten korstmossen al zeker 40 jaar niet meer stuiven, en plekken met 15 soorten al meer dan 70 jaar niet meer (Junge-rius 2006 geciteerd in Bijlsma et al. 2009, p. 119). Soorten die kenmerkend zijn voor deze latere, zeer soortenrijke stadia (in de tabel aangegeven met d3'), zijn bijvoorbeeld *Cladonia portentosa* (open rendiermos), *C. crispata* (open heidestaartje), *C. gracilis* (giraffe), *C. uncialis* (varkenspootje) en *C. arbuscula* (gebogen rendiermos). De soortenrijkste opname die ten grondslag ligt aan Tabel 1 valt in deze groep: hierin zijn op vier vierkante meter 24 soorten genoteerd, waaronder 12 *Cladonia*-soorten en 5 overige cryptogamen. Zowel de vegetatie als de omstandigheden wijken dusdanig af van die van het optimaal ontwikkelde *Spergulo-Corynephoretum* dat de vegetatie hier niet meer toe gerekend kan worden zonder het overstijgende idee achter deze associatie (Lorberg, geciteerd in Sauerwein 2007) geweld aan te doen. Het betreft een soortenrijke lichenbegroeiing van uitgesproken stabiele (stagnante) omstandigheden, terwijl het *Spergulo-Corynephoretum* een zeer soortenarme vaatplantengemeenschap is van uitgesproken dynamische omstandigheden. De weinige verbindende soorten van beide gemeenschappen zijn *Corynephorus canescens*, die in het *Cladonietum zopfii* echter niet vitaal is, en *Polytrichum piliferum*. Ook *Spergula morisonii* komt in het *Cladonietum zopfii* nog vaak voor; evenals *Corynephorus* weet deze annueel in kleine open plekjes telkens opnieuw een plaats te veroveren tussen de lichenen. Naast de *Trifolio-Festucetalia*-graslanden en het *Genisto-Callunetum* is dus ook het *Cladonietum zopfii* als opvolggemeenschap van het aan zeer dynamische omstandigheden gebonden *Spergulo-Corynephoretum* te beschouwen. Net als het *Spergulo-Corynephoretum* is het *Cladonietum zopfii* een specialistengemeenschap (zoals alle extrazonale gemeenschappen), namelijk van zeer voedselarme, steeds dieper verzurende bodem (Riksen et al. 2006) waarin verder nauwelijks bodemvorming optreedt. De ontwikkeling vanuit het *Spergulo-Corynephoretum* richting *Trifolio-Festucetalia*-gemeenschappen en het *Genisto-Callunetum* betreft een 'normale' progressieve successie, die leidt tot een hogere organisatiegraad. In het geval van de

ontwikkeling van het *Cladonietum zopfii* is echter sprake van zogenaamde retrograde successie: de vegetatie valt terug naar een formatie met een lagere organisatiegraad (van open hemicryptofytenbegroeiing naar lichenbegroeiing).

"Nur die trockensten, der Sonne exponierten Dünenhänge und Kuppen zeigen die allmähliche Degeneration des Weingaertnerietums zugunsten der Cladonia impexa-Cornicularia aculeata-Gesellschaft, deren Reinbestände schon aus der Ferne an ihrer hellgrauen bis braun-schwarzen Färbung kenntlich sind. Daraus ergibt sich die überraschende Tatsache, daß an geeigneten Standorten die erdbewohnenden Strachflechten in ihrer Konkurrenz selbst horstbildenden Gramineen wie Weingaertneria überlegen sind" (Tüxen 1928, p. 84).

Conclusie

Zonder verder in te gaan op de kennistheoretische achtergronden van het syntaxonomische referentiesysteem willen we benadrukken dat het systeem aan helderheid – en dus aan bruikbaarheid – wint als het *Cladonietum zopfii* van rustende stuifzandkopen een eigen plaats krijgt naast het *Spergulo-Corynephoretum* van de stuivende delen van het stuifzandlandschap. Dat beide associaties verbonden zijn door allerlei overgangen is geen argument om ze samen te voegen in één associatie. Tenslotte zijn alle beschreven associaties door overgangen met elkaar verbonden. De vraag is echter of de kernen van beide dusdanig van elkaar verschillen dat een zelfstandige positie van het *Cladonietum zopfii* gerechtvaardigd is. Wat ons betreft is dat zeker het geval.

En dan nog dit...

Zoals vaak met opvallende gemeenschappen die vroeg herkend werden, is ook de nomenclatuur van het *Spergulo-Corynephoretum* een drama: er zijn veel lokale beschrijvingen gepubliceerd, onder allerlei verschillende namen (vgl. Hentschel 2011, die een even uitgebreid als deprimerend overzicht publiceerd), die gedeeltelijk een heel andere inhoud hebben, en het is onduidelijk welke naam nu daadwerkelijk geldig is. Dit leidt bijna altijd tot de tot de onzinnige situatie dat reeds lang in omloop zijnde namen (die als *termini technici* elke gebruiker bekend zijn), vervangen moeten worden door namen die nooit in omloop zijn geweest, alleen maar om aan de formalistische regels te voldoen.



Foto 4. *Helichrysum arenarium* (strobloem) en *Dianthus arenarius* ('zandanker') in een buntgrasrijk duingrasland aan de oostkust van Skåne in Zweden. *Helichrysum* is een van de soorten die het subcontinentale *Racomitrio-Corynephorum* differentieert ten opzichte van het Atlantische *Spergulo-Corynephorum*.

Al in 1928 beschrijft Tüxen de stuifzandgemeenschap met *Corynephorus* onder de naam 'Weingartnerietum' (*Weingartneria* = *Corynephorus*), met een tabel en een uitgebreide bespreking van de successie. Daarin beschrijft hij ook al de meeste successierichtingen die we in dit artikel beschreven hebben op basis van onze eigen ervaringen, inclusief een afzonderlijke licheengemeenschap als eindstadium op de meest extreme plaatsen. Helaas is de gebruikte naam een homoniem, doordat Braun (1915) uit de Cevennen een therofytenrijke begroeiing beschreef onder de naam '*Corynephorum*'; deze 'associatie' wordt niet meer erkend, maar door de publicatie is de naam die Tüxen gebruikt ongeldig. De naam waar vaak naar verwezen wordt, onder meer in *De Vegetatie van Nederland* (Weeda et al. 1996), is het '*Spergulo-Corynephorum* Libbert 1932', maar dit is een fantoomnaam (de auteur gebruikte deze naam niet) en ook nog een met een foutieve datumverwijzing. Het artikel waar Libbert de associatie in zou hebben beschreven verscheen in twee delen, en de *Corynephorus*-begroeiingen werden beschreven in deel 2, dat pas in 1933 verscheen. In dit artikel gebruikte hij echter consequent de naam *Corynephorum*. Tüxen (1955) gebruikt in zijn overzicht van de Noordwest-Duitse plantengemeenschappen de naam *Spergulo vernalis-Corynephorum canescens*, maar spijtig genoeg zonder geldige diagnose of verwijzing naar eerdere beschrijvingen. De diagnose wordt later toegevoegd door Passarge (1960), door te verwijzen naar de publicatie van het '*Corynephorum*' van Tüxen in 1928. Dengler et al. (2003) typificeren de associatie vervolgens.

Hierdoor wordt de juiste auteurcitatie *Spergulo vernalis-Corynephorum canescens* (Tüxen 1928) Tüxen 1955 ex Passarge 1960.

Hentschel (2011) verwierpt deze naam, omdat het een synoniem zou zijn van het eerder gepubliceerde *Racomitrio-Corynephorum* Sernander 1925, terwijl Dengler et al. (2003) en Juśkiewicz-Swaczyna (2009) het *Spergulo-Corynephorum* als synoniem beschouwen van het *Corniculario-Corynephorum* Steffen 1931. Het eerder genoemde *Corynephorum* van Libbert, noch het *Corniculario-Corynephorum* van Steffen betreft echter het Atlantische *Spergulo-Corynephorum* uit onze (en de Noordwest-Duitse) stuifzandgebieden. Beide oorspronkelijke auteurs vermelden dat de associatie op vastgelegd zand groeit, Libbert vermeldt zijn associatie expliciet van pleistocene zandige afzettingen en niet van holoceen stuifzand, en bovendien komt de soortensamenstelling niet overeen met ons *Spergulo-Corynephorum*. Zo zijn in de tabel van Steffen (1931, p. 284) en Juśkiewicz-Swaczyna (2009) behalve *Corynephorus* ook *Scleranthus perennis* (overblijvende hardbloem), *Thymus serpyllum* (kleine tijm), *Helichrysum arenarium* (strobloem, zie Foto 4), *Jasione montana* (zandblauwtje), *Artemisia campestris* (averuit) en *Pilosella officinarum* (muizenoor) constant aanwezig, en het is duidelijk dat het latere successiestadia op veel minder bewegelijk zand betreft. De tabel die Libbert publiceerde is minder uitgebreid, maar ook daarin komen deze soorten vaak voor. De publicatie van Sernander kon nog niet gecheckt worden, maar ook in het geval van zijn *Racomitrio-Corynephorum*.

trio-Corynephorum, dat gepubliceerd werd uit Skåne, gaat het waarschijnlijk om dezelfde (sub-) continentale begroeiing als bij Libbert en Steffen, gezien de plantengeografische beschouwingen van Hentschel (2011). Wij rekenen de hier ten tonele gevoerde (sub-)continentale graslandbegroeiingen niet tot het *Corynephorion*, laat staan tot het *Spergulo-Corynephorum*; wellicht betreft het een vicariërende associatie van ons *Violo-Corynephorum*.

Er zijn tal van andere namen in omloop die nauwelijks of niet gebruikt zijn en waarvan de inhoud, waar het werkelijk om gaat, al dan niet overeenkomt met die van Tüxens *Corynephorum*. Passarge (2002) stelde daarom voor om de inmiddels reeds lang in gebruik zijnde naam voor de Noordwest-Europese associatie die zo uitmuntend werd beschreven door Tüxen in 1928, als *Spergulo vernalis-Corynephorum canescens* te conserveren. Wij onderschrijven dit van harte! Bijna 100 jaar na Tüxens beschrijving, en we weten niet hoe we onze stuifzandbegroeiingen moeten noemen als we formalistisch omgaan met de regels. Terwijl we prima weten wat het *Spergulo-Corynephorum* is en de plantensocioloog al zijn/haar energie zou kunnen steken in de duiding van de veranderingen die hij/zij waarneemt in de stuifzandbegroeiingen.

Auteursgegevens

De Ronde & Haveman Onderzoeks- en Adviesbureau voor Geobotanie en Landschap
Kerkstraat 19, 6671 AP Zetten
R. Haveman, rense.haveman@derondehaveman.nl
I. de Ronde, iris.deronde@derondehaveman.nl

Abstract

Some reflections on lichen-rich drift-sand communities
In this paper, we argue that the *Spergulo-Corynephorum* and the *Cladonietum zopfii* should be considered as separate associations, because both are specialist communities, both growing in very extreme but also very different circumstances. The *Spergulo-Corynephorum* is characteristic for dynamic drifting sands. The major building species, *Corynephorus canescens*, is adapted to this environment, and in less dynamic places it loses its vigour due to the degeneration of the root cortex. The *Cladonietum zopfii* on the other hand, is the typical community of old drift-sand slopes which are static for at least 40-70 years. *Corynephorus canescens*, if present, is not vital in this association.

The *Cladonietum zopfii* is the result of one of three major succession routes from the *Spergulo-Corynephorum*. In places with considerate humus accumulation,

the encroachment of grasses (*Agrostis vinealis*, *Festuca filiformis* and/or *Festuca guestfalica* subsp. *hirtula*) leads to *Trifolio-Festucetalia*-grasslands. In places with less humus accumulation, *Calluna vulgaris* can establish, eventually leading to the development of *Genisto-Callunetum* heathlands. In places where a lichen community develops (the *Cladonietum zopfii*), hardly any soil development (in terms of humus accumulation) can be determined, only leaching of the topsoil. Some nomenclatural investigations lead to the conclusion that the Atlantic *Spergulo-Corynephorum* from moving sands is not the same association as the sub-continental *Corynephorum* which was described by Libbert in 1933, nor the *Corniculario-Corynephorum* Steffen 1931; both have a different species composition and are characteristic for stagnant sands. We wholeheartedly support the proposal by Passarge (2002) to conserve the name *Spergulo vernalis-Corynephorum canescens* (Tüxen 1928) Tüxen 1955 ex Passarge 1960.

Literatuur

- Bijlsma, R.J., A. Aptroot, K.W. Van Dort, R. Haveman, C.M. Van Herk, A.M. Kooijman, L.B. Sparrius & E.J. Weeda (2009). Preadvies Mossen & Korstmossen. Alterra, Wageningen, 255 pp.
- Braun-Blanquet, J. (1964). Pflanzensociologie, Grundzüge der Vegetationskunde. (3. Auflage). Springer Verlag, Wien, 865 pp.
- Braun, J. (1915). Les Cévennes méridionales (Massif de l'Aigoual): étude phytogéographique. Société générale d'Imprimerie, Genève, pp.
- Bültmann, H. (2005). Strategien und Artenreichtum von Erdflechten in Sandtrockenrasen. *Tüxenia* 25: 425-443.
- Daniëls, F., A. Minarski & O. Lepping (2008). Dominance pattern changes of a lichen-rich *Corynephorus* grassland in the inland of the Netherlands. *Annali di Botanica* 8: 9-19.
- De Ronde, I. (2017). *Calluno-Ulicetia*. *Stratiotes* 50/51: 78-81.
- De Ronde, I., R. Haveman, T. Van Heusden & A. Van der Berg (2020). DUMIRA - a management related vegetation plot database of Dutch military ranges. *Vegetation Classification and Survey* 1: 155-161.
- Dengler, J., C. Berg, M. Eisenberg, M. Isermann, F. Jansen, I. Koska, S. Löbel, M. Manthey, J. Pätzolt & A. Spangenberg (2003). New descriptions and typifications of syntaxa within the project 'Plant communities of Mecklenburg-Vorpommern and their vulnerability'-Part I. *Feddes Repertorium* 114: 587-631.
- Dierschke, H. (1994). Pflanzensociologie: Grundlagen und Methoden. Ulmer, Stuttgart, 683 pp.
- Gehlken, B. (2000). Klassenlotterie. Die Pflanzensociologie zwischen Vegetationskundigkeit, Formalismus und Technokratie. *Notizbuch der Kasseler*

- Schule 55, In guter Gesellschaft. Beiträge zur Pflanzensoziologie, Landschafts- und Vegetationskunde, Teil 2: 259-346.
- Hentschel, M. (2011). Die Gliederung des *Corynephorion* Klika 1931 (Silbergrasfluren) in Europa. Westfälischen Wilhelms-Universität, Münster, 242 pp.
- Janssen, J.A.M. (2018). Boekbespreking. De Vegetatie van Nederland 6. Mossen- en korstmossengemeenschappen. *Stratiotes* 52: 61-63.
- Juśkiewicz-Swaczyna, B. (2009). The psammophilous grassland community *Corniculario aculeatae-Corynephorum canescentis* in the Masurian Lake District (NE Poland). *Tuexenia* 391-408.
- Klement, O. (1955). Prodrum der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Akademie-verlag, 194 pp.
- Libbert, W. (1933). Die Vegetationseinheiten der neumärkischen Staubeckenlandschaft unter Berücksichtigung der angrenzenden Landschaften. 2. Teil. Verhandlungen der Botanischen Verein für Brandenburg 75: 229-348.
- Libbert, W. (1940). Die Pflanzengesellschaften der Halbinsel Darß (Vorpommern). *Repertorium Specierum Nov. Regni Veg., Beih.* 114: 1-95.
- Marshall, J.K. (1965). *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. as a model for the *Ammophila* problem. *The Journal of Ecology* 447-463.
- Marshall, J.K. (1967). Biological Flora of the British Isles: *Corynephorus canescens* (L.) Beauv. *Journal of ecology* 55: 207-220.
- Masselink, A.K. (1994). Pionier- en lichenrijke begroeiingen op stuifzanden benoorden de grote rivieren: typologie en syntaxonomie. *Stratiotes* 8: 32-62.
- Passarge, H. (1960). Zur soziologischen Gliederung binnenländischer *Corynephorus*-Rasen im nordostdeutschen Flachland. Verhandlungen der Botanischen Verein der Provinz Brandenburg (Berlin) 98-100: 113-124.
- Passarge, H. (2002). Pflanzengesellschaften Nordostdeutschlands 3–III. *Cespitosa* und *Herbosa*. Borntraeger, Berlin, Stuttgart, 304 pp.
- Riksen, M., R. Ketner-Oostra, C. Van Turnhout, M. Nijssen, D. Goossens, P. Jungerius & W. Spaan (2006). Will we lose the last active inland drift sands of Western Europe? The origin and development of the inland drift-sand ecotype in the Netherlands. *Landscape Ecology* 21: 431-447.
- Sauerwein, B. (2007). *Cruciata laevipes*-Versaumungen. Versaumungen und Saumgesellschaften als Indiz der Landnutzungsgeschichte. Notizbuch der Kasseler Schule 68: 149-182.
- Sernander, R. (1925). Vierte internationale pflanzengeographische exkursion (IPE) durch Skandinavien Juli-August 1925: Exkursionsführer für Skane. pp.
- Sparrius, L.B. & A.M. Kooijman (2013). Nitrogen deposition and soil carbon content affect nitrogen mineralization during primary succession in acid inland drift sand vegetation. *Plant and Soil* 364: 219-228.
- Steffen, H. (1931). Vegetationskunde von Ostpreußen. Gustav Fischer, Jena, 405 pp.
- Theurillat, J.-P., W. Willner, F. Fernández-González, H. Bültmann, A. Čarni, D. Gigante, L. Mucina & H. Weber (2021). International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edition. *Applied Vegetation Science* 24: e12491.
- Tüxen, R. (1928). Vegetationsstudien im nordwestdeutschen Flachlande. I. Über die Vegetation der nordwestdeutschen Binnendünen. *Jahrbuch der Geographischen Gesellschaft zu Hannover* 1928: 71-93.
- Tüxen, R. (1955). Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F. Heft 5: 155-176.
- Tüxen, R. (1962). Zur systematischen Stellung von Spezialisten-Gesellschaften. Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F. 9: 57-59.
- Tüxen, R. (1967). *Corynephorum canescens*. Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F. 11/12: 22.
- Van Dieren, J. (1934). Organogene Dünenbildung, eine geomorphologische Analyse der westfriesischen Insel Terschelling mit pflanzensoziologischen Methoden. Nijhoff, Den Haag
- Van Dort, K.W., R. Haveman, L.B. Sparrius, I. De Ronde & A. Aptroot (2017a). *Ceratodonto purpurei-Polytricheta piliferi*. Klasse van Purpersteeltje en Ruig haarmos. In: K.W. Van Dort, B. Van Gennip & M. Schrijvers-Gonlag (red.), *De vegetatie van Nederland. 6. Mossen- en korstmossengemeenschappen*, KNNV Uitgeverij, Utrecht: 319-352.
- Van Dort, K.W., B. Van Gennip & M. Schrijvers-Gonlag (2017b). *De vegetatie van Nederland. 6. Mossen- en korstmossengemeenschappen*. KNNV Uitgeverij, Zeist, 536 pp.
- Walter, H. & H. Straka (1970). Arealkunde: Floristisch-historische Geobotanik. Eugen Ulmer, Stuttgart, pp.
- Warming, E. & P. Graebner (1918). Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin, 762+764 pp.
- Weeda, E.J., H. Doing & J.H.J. Schaminée (1996). *Koelerio-Corynephorum*. In: J.H.J. Schaminée, A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda (red.), *De Vegetatie van Nederland. Deel 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden*, Opulus Press, Uppsala, Leiden: 61-144.