

Struwelen stellen in veel duinterreinen de beheerder voor vragen. Niet zozeer omdat duinstruwelen sterk achteruit zouden gaan in oppervlakte of kwaliteit, maar juist omdat er sprake is van een enorme toename. Deze toename gaat gepaard met de afname van andere begroeiingstypen en, zeker waar dit duingraslanden betreft, ook hand in hand met het verlies aan belangrijke soorten. Inzicht in de samenstelling en de successie van duinstruwelen, in samenhang met hun positie in het landschap, is dan ook van belang voor een adequaat beheer van de duinen. In dit artikel zal worden ingegaan op deze successie in verschillende landschappen van de droge, kalkrijke duinen van het Renodunale district.



Struwelen in de Nederlandse kustlandschappen:

Struweeltypen in de duinlandschappen

De duinen worden binnen Nederland veelal als het enige terrestrische ecosysteem beschouwd met een min of meer natuurlijke dynamiek. De belangrijkste landschapsvormende factor in de duinen is de wind, die in wisselwerking met de vegetatie in de loop van eeuwen een gevarieerd landschap heeft doen ontstaan, met een veelheid aan duinvormen. Gaande van het strand naar het binnenland kunnen verschillende zones worden onderscheiden, die idealiter bestaan uit een in ouderdom toenemende reeks (kader 1, Doing, 1988). Iedere duinenrij heeft zijn eigen karakteristieke vormen en zijn eigen vegetatietypen. Dit laatste wordt duidelijk geïllustreerd door het optreden van verschillende graslandtypen in de onderscheiden landschappen (Weeda, 2001).

Niet alleen de duingraslanden kennen een grote diversiteit, ook binnen de duinstruwelen kunnen verschillende typen onderscheiden worden. Net als de graslanden zijn ook deze struweeltypen niet gelijkmatig over de duinlandschappen verdeeld. Weeda et al. (1996) en Haveman et al. (1999) onderscheiden in totaal acht duinstruweeltypen; in tabel 1 wordt de landschappelijke plaats van deze struwelen weergegeven. De belangrijkste factoren die in de verdeling van de struweeltypen over de duinlandschappen een rol spelen, zijn in de droge duinen het humus- en het kalkgehalte van de bodem. Het jonge duinzand van de stuivende zeereep bevat geen humus en is, althans over grote delen

van onze vastelandsduinen, kalkrijk door de schelpresten. Bij veroudering van de duinen vinden tegelijkertijd humusopbouw en ontgisting plaats; de vegetatie reageert hier zeer precies op.

De ontwikkelingen die leiden tot de verschillende struweeltypen in de duinen zijn samengevat in een successieschema (fig. 1). Successieschema's zijn echter altijd ideaalplaatjes. Om het overzichtelijk te houden zijn in dit overzicht slechts de hoofdlijnen aangegeven en niet alle mogelijke ontwikkelingen op alle mogelijke plaatsen onder alle mogelijke omstandigheden. Er is weinig langjarig onderzoek gedaan aan successie en meestal moet de successie afgeleid worden uit de verschillende stadia die naast elkaar voorkomen in situaties van verschillende ouderdom. De Nederlandse vastelandsduinen met naast elkaar voorkomende duinenrijen van verschillende ouderdom bieden hiervoor een goede mogelijkheid (Doing, 1975).

De rol van humus en kalk in de successie

In het zeer humusarme, stuivende zand van de zeereep start de xeroserie met gemeenschappen die behoren tot het Helmverband (*Ammophila arenaria*). De zeereep wordt tot het A-landschap gerekend; in de zuivere vorm van dit landschap is door de dynamiek en de humusarmoede geen plaats voor struwelen. Een eigenschap van de soorten die hier wel groeien, met name van Helm (*Ammophila arenaria*), is echter dat ze tot diep in het profiel humus in de bodem brengen door horizontale wortel-

Rense Haveman &
Joop Schaminée

stokken en overstoven blad- en halmresten. Hierdoor ontstaat aan de binnenzijde van de zeereep (het Aah-landschap) een geschikt milieu voor de Duindoorn (*Hippophae rhamnoides*), in de duinen de struweelvormer bij uitstek. In de kruidlaag van dit nog open struweel, dat beschreven is als de rompgemeenschap (RG) *Hippophae rhamnoides-Sonchus arvensis*-[*Berberidion/Ammophilion*], zijn vooral soorten van het Helmverband aan te treffen. Bij verdere ontwikkeling wordt dit struweel dichter en kunnen ook andere soorten in de struiklaag optreden, zoals de Egelantier (*Rosa rubiginosa*) en de Wilde liguster (*Ligustrum vulgare*). In de kruidlaag komen voornamelijk 'duin-ubiquisten' (algemeen in de duinen) voor. Dit struweeltype wordt aangeduid als *Hippophae-Ligustrum* (Associatie van Duindoorn en Wilde liguster), dat grote oppervlakten inneemt in het Duindoornlandschap, een landschapstype met jonge tot vrij jonge, kalkrijke duinen, waarvan de bodem opvallend arm aan humus is (Doing, 1988). Ongestoorde successie leidt uiteindelijk, onder invloed van humusopbouw en ontgisting, tot bosvorming, waarbij via rijkere stadia bossen ontstaan die tot het Eikenverband te rekenen zijn (K-landschap).

De soortenrijkste gebieden in het duinlandschap worden, anders dan in bovenbeschreven situatie, gekenmerkt door verstoring,



Het Hippophae-Sambucetum is het kenmerkende struweel van de binnenzijde van de zeereep. Behalve hier kan ze in andere landschappen ontstaan door menselijke invloed, bijvoorbeeld op verlaten aardappelakker (foto: R. Knol).

nitrofiële Vlier-Duindoorn-begroeiing, die door Meltzer (1941) als *Hippophae*-variant van het *Hippophae-Ligustretum* werd beschreven, maar tegenwoordig als een zelfstandige associatie, het *Hippophae-Sambucetum*, wordt beschouwd. Plaatselijk komt hierin de zeldzame *Rosa sherardii* voor (Maes, dit nummer).

In de verstuivingen verder van zee ontstaan vanuit de helmbegroeiingen duindoornstruwelen van het *Hippophae-Ligustretum*, zoals hiervoor beschreven. Onder het duindoornstruweel verloopt humusvorming

zeer langzaam; bovendien spoelt de humus gemakkelijk af van de steile hellingen, waarna het zich ophoopt in de valleien. In deze valleien (R- en K-landschap, kader 1) kunnen zo hogere, soortenrijke struwelen ontstaan, die gekarakteriseerd worden door onder meer Zuurbes (*Berberis vulgaris*), Hondroos (*Rosa canina*), Eenstijlige meidoorn (*Crataegus monogyna*), Kardinaalsmuts (*Euonymus europaeus*) en Wegedoorn (*Rhamnus catharticus*). In dit zeldzame struweeltype (Associatie van Wegedoorn en Eenstijlige meidoorn, *Rhamno-Crataegetum*), dat tot nu toe alleen uit Nederland bekend is,

wordt een aantal zeldzame rozensoorten aangetroffen, waaronder *Rosa elliptica*, *Rosa subcanina* en *Rosa subcollina* (zie ook Maes, dit nummer). Als een voldoende voorraad humus is opgebouwd, ontstaat uit deze hoge struwelen uiteindelijk bos. Doordat onder het duindoornstruweel op de hellingen de humusopbouw slechts langzaam verloopt en de humus die ontstaat gemakkelijk afspoelt, treedt degradatie op van het struweel. Zijn humusopbouw en -afbraak in evenwicht, dan ontstaat een struweel, waarin in de kruidlaag Duinriet (*Calamagrostis epigejos*) domineert. Deze gemeenschap, de RG *Hippophae rhamnoides*-*Calamagrostis epigejos* [*Berberidion vulgaris*/ *Polygala-Koelerion*], kan in het middenduinen in het H-landschap (kader 1) grote oppervlaktes innemen, bijvoorbeeld rond Haarlem (Weeda et al., 1987) en hier zeer lang standhouden; er is sprake van een 'semi-climax'. Behalve uit het *Hippophae-Ligustretum* kan deze gemeenschap ook ontstaan uit andere duindoornstruwelen.

Waar de humusafspoeling groter is dan de opbouw, worden de struwelen vervangen door duingrasland, waarvan de Duinpaardebloem-associatie (*Taraxaco-Galietum*) de meest centrale is. Beschadiging van de vegetatie leidt in dit stadium tot open pioniergraslanden (o.a. de Duinsterretjes-associatie, *Phleo-Tortuletum ruraliformis*), die bij dichtgroei weer overgaan in Duinpaardebloem-graslanden. Door continue afspoeling en verwaaing van humus en verversing met kalkrijk zand kan dit systeem met graslanden op de hel-

typologie en successie

waardoor reeds gefixeerde duinen weer tot verstuiving overgaan. Dit geldt bijvoorbeeld voor de overmatige begrazing in de vorige eeuw. Hierdoor ontstonden stuifkuilen die, doordat reeds vegetatie aanwezig was, uit konden groeien tot zg. paraboolduinen. Het ontstane landschap wordt gekenmerkt door een hoge kalkrijkdom (jonge duinen!), gecombineerd met een relatief hoog humusgehalte uit overstoven begroeiingen (Doing, 1985). Op plekken met stuivend zand ontstaan begroeiingen met Helm. Aan de binnenzijde van de zeereep (Aar-landschap), op plaatsen met salt-spray en ophoping van humus, resulteert successie in een

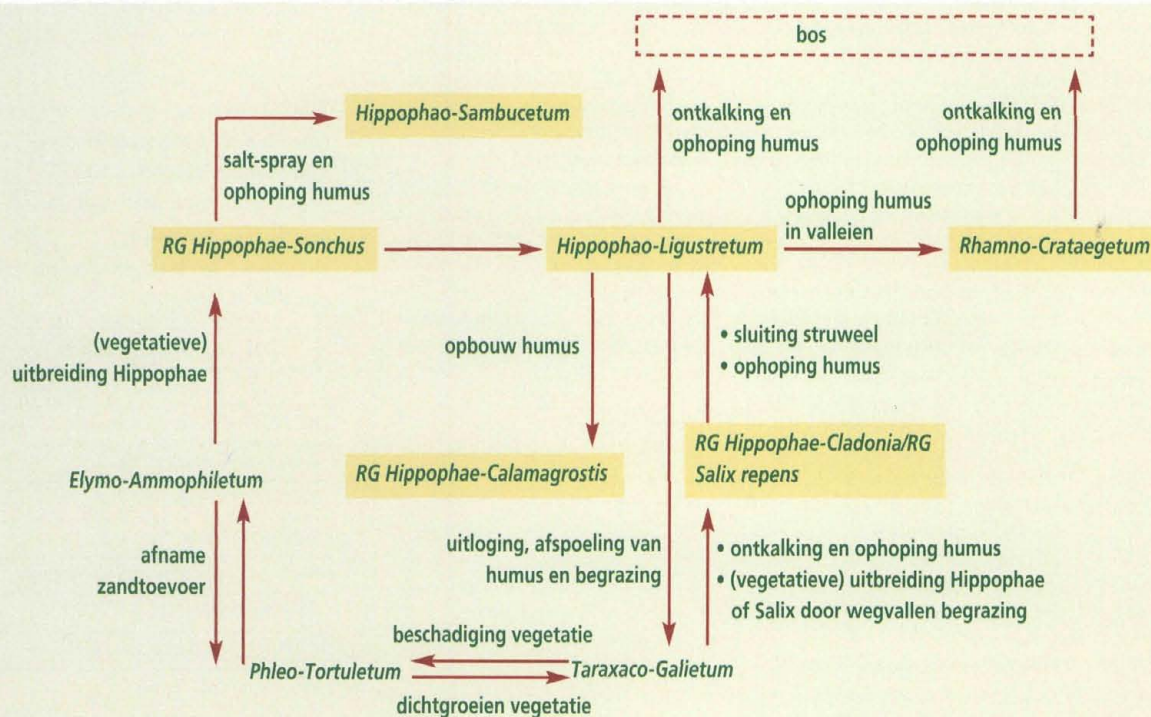


Fig. 1. Belangrijkste succesielijnen met betrekking tot de duinstruwelen. De Rompgemeenschap van Liguster is niet opgenomen, om kruisende lijnen te voorkomen. Deze gemeenschap kan ontstaan uit duingraslanden, maar ook uit verschillende andere typen struwelen. Dit schema is samengesteld op basis van gegevens van Doing (1974, 1988), Boerboom (1960), Sloet van Oldruitenborgh (1976), van Til & Mourik (1999) en eigen (ongepubliceerde) waarnemingen.

Wilde liguster (*Ligustrum vulgare*), Duindoorn (*Hippophae rhamnoides*) en besdragende Egelantier (*Rosa rubiginosa*) in het *Hippophao-Ligustretum*. Deze associatie vormt het hoofdbestanddeel van het H-landschap (foto: R. Knol).



lingen en hoge struwelen in de valleien in een dynamisch duinlandschap waarschijnlijk lang standhouden.

In verstilde landschappen, waar de graslanden 'gefixeerd' zijn en geen verstuiwing meer plaatsvindt, kan echter her-nieuwde humusopbouw plaatsvinden en treedt verzuring van de bovengrond op. Zo ontstaan opnieuw geschikte omstandigheden voor struweelvorming. Zolang de begrazingsdruk hoog genoeg is (Doing (1988) wijst in dit verband met name op de rol van het konijn!), is van struweelvorming geen sprake, maar bij afname van de begrazing gaan de graslanden over in (dwerg-)struwelen: de RG *Hippophae rhamnoides*-*Cladonia*-[*Berberidion vulgaris*/*Tortulo-Koelerion*] respectievelijk de RG *Salix repens*-[*Polygalo-Koelerion*]. Hebben de betreffende struiken eenmaal een zekere hoogte en omvang bereikt, dan zal versterkt humusopbouw plaatsvinden, waardoor dichtere struwelen ontstaan waarin ook andere soorten fanerofyten een plaats vinden (het al eerder genoemde *Hippophao-Ligustretum*). In hoeverre dit natuurlijke proces van veroudering van het land-

schap versterkt wordt door bijvoorbeeld atmosferische depositie, die in de duinen relatief laag is (vgl. RIVM, 1995), is onduidelijk.

Eén belangrijke ontwikkeling is nog niet genoemd: het ontstaan van de dichte ligusterstruwelen, vooral aan de binnenzijde van de zeereep en het direct daaraan grenzende R-landschap. Wilde liguster wordt in de duinen over het algemeen beschouwd als kenmerkend voor afbraak-successies, die optreedt daar waar de milieuveranderlijkheid toeneemt (Sloet van Oldruitenborgh, 1976). Deze milieuveranderlijkheid kan bestaan uit beperkte toename van de verstuiwing (kustafslag!), toenemende antropogene of zoögene activiteit of toenemende waterstandsschommelingen. De zeer soortenarme rompgemeenschap met Wilde liguster kan ontstaan uit

duingraslanden, maar ook uit verschillende Duindoornstruwelen.

Consequenties voor het beheer?

Voor een adequaat duinbeheer is het zaak de aanwezige duinstruwelen te beschouwen in hun landschappelijke context. Op een aantal plaatsen is de ontwikkeling van duinstruweel weinig problematisch, bijvoorbeeld in het A(ar)- en het H-landschap, omdat hier niet of nauwelijks verdringing van belangwekkende gemeenschappen optreedt. De struwelen die hier tot ontwikkeling komen zijn echter relatief arm aan soorten, hoewel plaatselijk botanische bijzonderheden worden aangetroffen. Daarentegen vormen duinstruwelen een reële bedreiging voor de duingraslanden in het R- en het K-landschap, maar juist hier ontwikkelt zich ook het meest waardevolle

Landschapstypologie op vegetatiekundige grondslag (vgl. Doing, o.a. 1974, 1988)

Kader 1

Op basis van geomorfologie, bodem en vegetatie worden verschillende landschapstypen, onderscheiden en aangeduid door een lettercombinatie. De belangrijkste hoofdtypen, waarin struwelen voorkomen zijn:

A: Helm-landschap. Alle delen van het duin met open, min of meer humusloos, sterk beweeglijk zand. De vegetatie bestaat voornamelijk uit soortenarme Helm-begroeiingen.

R: Dauwbraam-landschap. Door verstoring (bijvoorbeeld overbegrazing) kunnen reeds vastgelegde duinen opnieuw in verstuiwing gaan, waardoor sterk geaccidenteerde, zgn. parabool-duinen ontstaan. Het verse duinzand is kalkrijk en door overstuiving van de al aanwezige vegetatie ook humusrijk. Hierdoor ontstaat een vegetatie met een min of meer ruig karakter die onder meer zeer soortenrijke graslanden omvat.

H: Duindoorn-landschap. Vrij sterk geaccidenteerde, jonge tot vrij jonge, kalkrijke duincomplexen, ontstaan uit het A-landschap zodra het stuiven stopt.

Het aspect wordt bepaald door Duindoornbegroeiingen.

K: Fakkelfras-landschap. Vlakke tot weinig steile, vrij jonge tot vrij oude, matig kalkrijke en matig humusarme duincomplexen, intermediair tussen kalkrijke en kalkarme landschappen. Het ontstaan is divers: van oorsprong minder kalkrijke duinen of vanuit kalkrijkere situaties door uitloging van de bodem. De vegetatie is zeer soortenrijk, met waardevolle graslanden en struwelen.

C: Buntgras-landschap. Open duingebieden met kalkarm zand, die ontstaan kunnen zijn door uitloging van kalkrijker zand of in gebieden met van oorsprong kalkarmer zand. De vegetatie is kortgrasig en mossen- en lichenenrijk; struwelen zijn niet algemeen en veelal laag.

W: Oude strandwallen-landschap. Oude strandwallen en -vlakten, dus met een andere geologische ontstaanswijze dan de overige duinen, met kalkarm, humeus zand. Op de meeste plaatsen is het oude strandwallenlandschap sterk in cultuur gebracht.

P: Kraaiheide-landschap. Droge tot

vochtige valleien en lage duinruggen in kalkarme duingebieden met voldoende humus voor heidevorming. Ontstaat door verzuring uit H- en A-landschappen, of door humusopbouw uit het C-landschap. De vegetatie wordt bepaald door dwergstruwelen.

E: Natte duinvalleien. Binnen deze hoofdtypen worden onder-typen aangeduid met één of meer kleine letters, die meestal afgeleid zijn van de hoofdtypen. Voorbeeld Rh: dit is het landschap aan de landzijde van het R-landschap, waarin Duindoornstruwelen (element uit het H-landschap) een relatief grote rol spelen.

In tabel 1 worden daarnaast de volgende ondertypen onderscheiden:
..f = met braamstruweel of knikkend wilgenroosje;
..s = langdurige, extensieve verrijking ('zeedorpen-landschap');
..t = recente intensieve verrijking, zoals met vloedmerk of bemesting;
..u = zuidelijke landschapsvormen, kenmerkend voor het Deltagebied.

Tabel 1. Verdeling van de struweel-typen over de onderscheiden duin-landschappen (zie ook kader 1).
Donkergrijs = type wordt veel aangetroffen in landschap;
lichtgrijs = type wordt weinig aangetroffen in landschap.

RG <i>Hippophae rhamnoides</i> - <i>Sonchus arvensis</i>
<i>Hippophao-Sambucetum</i>
RG <i>Ligustrum vulgare</i>
<i>Hippophao-Ligustretum</i>
RG <i>Hippophao-Calamagrostis epigeios</i>
<i>Rhamno-Crataegetum</i>
RG <i>Hippophae rhamnoides</i> - <i>Cladonia</i>
RG <i>Salix arenaria</i>

