Een wereld van verschil

landschap en plantengroei van de duinen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden

Anton M.M. van Haperen

Promotiecommissie

Promotoren

Prof. dr. M.G.C. Schouten
Hoogleraar Ecologie van het Natuurherstel
Wageningen Universiteit

Prof. dr. K.V. Sýkora
Hoogleraar Ecologische Inrichting en Beheer van Infrastructuur
Wageningen Universiteit

Overige leden

Prof. dr. P.J.E.M. van Dam, Vrije Universiteit Amsterdam
Prof. dr. A.P. Grootjans, Radboud Universiteit Nijmegen
Prof. dr. C.W.P.M. Blom, Radboud Universiteit Nijmegen
Prof. drs. J.A.J. Vervloet, Wageningen Universiteit

Een wereld van verschil

landschap en plantengroei van de duinen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden

Anton M.M. van Haperen

Proefschrift
ter verkrijging van de graad van doctor
aan Wageningen Universiteit
op gezag van de rector magnificus,
Prof. dr. M.J. Kropff,
ten overstaan van een door het
College voor Promoties ingestelde commissie
in het openbaar te verdedigen
op woensdag 28 oktober 2009
des namiddags te vier uur in de Aula

Anton M.M. van Haperen
Een wereld van verschil, landschap en plantengroei van de duinen
op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden,
274 pagina's.

Proefschrift Wageningen Universiteit, NL (2009)
In het Nederlands, met Engelstalige summary

ISBN 978-90-8585-469-2

Inhoud

Voorwoord 1

A Inleiding 3
1 Algemeen 3

2 Vraagstelling 4
2.1 Algemeen 4
2.2 Analyse van regionale overeenkomsten en verschillen 4
2.3 Afbakening van het studiegebied 5
2.4 Afbakening in de tijd 6
2.5 Opbouw van de studie 7

3 Het kustgebied van Zuidwest-Nederland 7
3.1 Geologische geschiedenis 7
Diepere ondergrond 7
Ontwikkeling tijdens het Pleistoceen 7
Ontstaan van de Holocene strandwallen 8
Verdrinking van het veenlandschap 9
Ontstaan van een nieuw kustlandschap 9
3.2 Duinen als onderdeel van het kustsysteem 9
Positie langs de Noordzeekust 9
Zeegaten en riviermondingen 9
3.3 Karakteristiek van de afzonderlijke duingebieden 10
Walcheren 10
Schouwen 12
Goeree 12
Voorne 14

B Geobotanische verkenningen 17
4 Oriëntatie op floristische overeenkomsten en verschillen 17
4.1 Inleiding, materiaal en methoden 17
4.2 Aanwezigheid van Rode Lijstsoorten 17

5 Inleiding op de vegetatiekundige analyse 20

6 Vegetaties van natte en vochtige duinvalleien 20
6.1 Inleiding 20
6.2 De duinvalleivegetaties en hun sturende milieufactoren 21
6.3 Ruimtelijke verspreiding van de duinvalleigemeenschappen 25
6.4 Valleivegetaties van de basofiele mesoserie nader bekeken 27
6.5 Milieucondities van het Junco-Schoenetum in de buitenduinen 29
6.6 Milieucondities van het Junco-Schoenetum in de afgesloten deltawateren 30
6.7 Buffering van de organische toplaag in de basofiele mesoserie 34
6.8 Ontwikkeling en successie van de basofiele hygro- en mesoserie 36

7 Vochtige schraallanden 38
7.1 Inleiding 38
7.2 De vochtige schraallanden en hun milieuomstandigheden 38
7.3 Kalkrijke schraallanden op bodems van mariene oorsprong 41
7.4 Schraalland op de overgang van duin naar polder 43
7.5 Zwakzure schraallandgradiënt in het reliëfrijke binnenduin 43
7.6 Zure schraallandgradiënt van dieper ontkalkte binnenduingebieden 45
7.7 De positie van heischrale graslanden en blauwgraslanden in het duinlandschap 45
7.8 Syntaxonomische positie van de binnenduinschraallanden 48

8 Droge pioniervegetaties en duingraslanden 49
8.1 Inleiding 49
8.2 De droge duingraslanden en hun milieuomstandigheden 50
8.3 Pioniervegetaties van zure bodem 50
8.4 Pioniervegetaties van kalkhoudende bodem 54
8.5 Duingraslanden met een goed ontwikkelde humeuze toplaag 57

9 Duinstruwelen en zoomgemeenschappen 59
9.1 Inleiding 59
9.2 Duinstruwelen en hun milieuomstandigheden 60
9.3 Ruimtelijke verspreiding van de struweelgemeenschappen 64
9.4 Duinstruwelen dynamisch bezien 65
De Grevelingen als voorbeeldgebied voor struweelontwikkeling 65
Slikken en platen vóór en ná de afsluiting 65
Slikken van Flakkee 66
Hompelvoet 69
Discussie en conclusies 71
9.5 Syntaxonomie van de duindoorn- en kruipwilgstruwelen 73
Inleiding 73
De syntaxonomische positie van duindoorn- en kruipwilgstruwelen 74
De onderverdeling van de klasse der Salicetea arenariae 75

10 Plantenpopulaties en hun ruimtelijke netwerk 76
10.1 Inleiding 76
10.2 Vraagstelling 77
10.3 Verspreidingspatronen van enkele afzonderlijke soorten 78
Duingraslandplanten met een zwaartepunt in de duinen aan de Haringvlietmonding 78
Zoom- en struweelplanten van kalkrijke bodem 81
Ruigte-, zoom- en struweelplanten van kalkarme bodem 83
Mesotrofe grasland- en moerasplanten op Schouwen en Goeree 85
Duinvalleiplanten met een schijnbaar brede ecologische amplitude 85
10.4 De populatienetwerken van *Briza media* en *Anacamptis morio* 87
Inleiding 87
Materiaal en methoden 88
Briza media 89
Anacamptis morio 91
Discussie en conclusies 95

C Duinzand in soorten en maten 100

11 Fysisch-chemische en geologische verschillen in het duinzand 100

11.1 Vraagstelling 100

Een geologische gradiënt als oorzaak voor verschillen in duinzand? 100

Verschillen in kalkgehalten 100

Onderzoeksvragen 101

11.2 Onderzoeksmethoden duinzand 101

Bemonstering 101

Voorbewerking en analyses 102

Bewerking van de analyseresultaten 105

11.3 Resultaten 106

Chemische samenstelling van het duinzand 106

Korrelgrootteverdeling 107

Kalkgehalten 108

11.4 Discussie 110

Algemeen 110

Verschillen in korrelgrootte 110

Verschillen in chemische samenstelling 112

Verschillen in kalkrijkdom 113

Zand uit de Formatie van Kreftenheye als grondstof voor duinvorming? 113

Walcheren 113

Schouwen 114

Goeree 116

Voorne 116

D Historische ontwikkeling en gebruik door de mens 117

12 Inleiding op het historisch onderzoek 117

12.1 Algemeen 117

12.2 Vraagstelling en aanpak van de analyse 117

12.3 Bestuurlijk-juridische verhoudingen en bronnenmateriaal 119

12.4 Economische context 120

Langjarige economische golfbeweging 121

Duinen in de periferie van stad en platteland 121

12.5 Standaardisatie van de historische financiële gegevens 122

13 Ontwikkeling van de middeleeuwse binnenduinlandschappen 123

13.1 Algemeen 123

13.2 Paleo-ecologische reconstructie van het binnenduinlandschap van de Manteling van Walcheren van 1350 tot 1650 na Chr. 123

Inleiding 123

Materiaal en methoden 124

Geschiedenis en landschappelijke ligging 124

Resultaten 126

Ligging en positie van het geanalyseerde veenpakket 127

Vegetatieontwikkeling ter plekke van de bemonsterde waterloop 129

Landschapsontwikkeling van de binnenduinrand 129

13.3 Middeleeuws cultuurland in het duinlandschappen van de verschillende eilanden 130

Noordwestelijk Walcheren 130

Schouwen 132

Goeree 133

Voorne 135

14 Konijnenwaranden en konijnenvangst 136

14.1 Konijnenwaranden in de Late Middeleeuwen en de Vroegmoderne Tijd 136

Konijnenvangst als economische activiteit 136

Het konijn als 'heerlijk dier' 137

14.2 Konijnenwaranden in Zuidwest-Nederland 137

De eerste vermeldingen van konijnen en waranden 137

Status van de konijnenwaranden in de zeventiende en achttiende eeuw 138

14.3 Konijnenwaranden in de verschillende duingebieden 140

Walcheren 140

Schouwen 144

Goeree 148

Voorne 150

14.4 Konijnenwaranden onderling vergeleken 153

Konijnenwaranden als vorm van duingebruik 153

Veranderende economische positie van de konijnenwaranden 153

Beëindiging van de konijnenwaranden in de achttiende eeuw 155

15 Nieuwe vormen van duingebruik vanaf het midden van de achttiende eeuw 155

15.1 Veranderingen in het denken 155

15.2 Belangrijke economische veranderingen 156

Verhouding stad-platteland 156

Veehouderij en veeteelt 157

Houtmarkt en houtprijzen 157

15.3 Duinen van Oranjezon (Walcheren) 1760-1960 158

Bestuurlijke organisatie en eigendom 158

Het hakhout van de Markies- of Prinsenbossen 159

Begrazing met rundvee 163

Differentiatie van de duinhoeves 163

Zoektocht naar een gebruiker voor de buitenduinen 165

Waterwinning en duinbebossing 165

15.4 Ruimtegebruik van de binnenduinen op Goeree 167

Begrazing in de tweede helft van de achttiende eeuw 167

Begrazing in de duinen rondom de polder Het West Nieuwland 167

Waterwinning en duinbebossing 172

15.5 Ontwikkeling van de Heveringen bij Oostvoorne vanaf de achttiende eeuw 172

Ontginning van de Heveringen van Oostvoorne en Rockanje 172

Eigendomsgeschiedenis van de duinen van Voorne in de twintigste eeuw 173

Begrazing van de duinen 174

Bebouwing en recreatieve ontwikkeling 175

Waterwinning en duinbebossing 175

15.6 Duingebieden onderling vergeleken 176

Omslagpunten in het duingebruik in de Moderne Tijd 176

Aard van het domeinbeheer als differentiërende factor 177

Natuurlijke gesteldheid 177

Verschillen in de lokale landschapsstructuur 177

Aanwezigheid van een stedelijke invloedsfeer 178

E Duinen in samenhang 180

16 Duinen van Zuidwest-Nederland als schakel in een keten 180

16.1 Geologische gradiënt langs de zuidoostelijke Noordzeekust 180

16.2 Zeegaten als sturende factor in de duinontwikkeling 181

Het ontstaan van de vlakke binnenduingebieden 181

Jonge secundaire duinvorming door grootschalige verstuiving 181

Strandvlakten in de monding der zeegaten 182

16.3 Plantengeografisch hiaat langs de Vlaams-Nederlandse duinkust 182

Postglaciale verspreiding van droogte- en kalkminnende planten 182

Kerngebieden van kalkminnende duinflora 183

Positie van de Zuid-Hollandse Eilanden 185

17 Duinen als dynamisch landschap 185

17.1 Klassieke visies op dynamiek in de duinen 185

17.2 Indeling van duinlandschappen op basis van dynamiek 186

17.3 '*Alternative stable states*' 186

17.4 Het effect van terugkoppelingsmechanismen 187

17.5 Het schaarse voorkomen van grootschalige verstuivingen 189

18 De rol van de mens als duingebruiker 189

18.1 Hoofdlijnen van het duingebruik 189

18.2 De mens als regulator van herbivorie 191

18.3 De mens als drijvende kracht achter duinbebossing en duinfixatie 192

Aanplant van hakhout vanaf de Late Middeleeuwen 193

Uitbreiding van bos vanaf circa 1750 tot het einde van de negentiende eeuw 193

Grootschalige bebossing met naaldhout 193

Landschappelijke beplanting 194

18.4 De invloed van de mens op de hydrologie 194

19 Uitdagingen voor duinbeheerders 194

19.1 Habitatbeheer 195

Vochtige duinvalleien 195

Vochtige schraallanden 196

Droge duingraslanden 197

Struwelen en struweelontwikkeling 198

19.2 Bottlenecks in populatienetwerken 198

19.3 Herstel van dynamiek en natuurlijke processen 199

Herstel van sedimentatie strandvlakten en primaire duinvorming 200

Herstel van grootschalige verstuivingen 200

Herstel van kleinschalige verstuivingen 201

19.4 Toekomst van de duinen als levend landschap 201

Samenvatting 203

Summary 209

Literatuur 215

Bijlage 1: Beschrijving van de onderscheiden plantengemeenschappen 229

Bijlage 2: Synoptische tabellen van de onderscheiden plantengemeenschappen 254

2a. Gemeenschappen van natte en vochtige duinvalleien 254

2b. Vochtige schraallanden 258

2c. Droge pioniervegetaties en duingraslanden 261

2d. Duinstruwelen en zoomgemeenschappen 264

Bijlage 3: Analyseresultaten duinzandmonsters 268

Bijlage 4: Overzicht van geraadpleegde archieven 272

Curriculum vitae 273

Voorwoord

De eerste ideeën voor een studie naar het landschap en de plantengroei van de duinen in Zuidwest-Nederland kwamen al ruim dertig jaar geleden in me op. Ik was toen net neergestreken in Zeeland. Zwervend door de duinen van Schouwen en Walcheren werd ik me steeds meer bewust van het eigen karakter van deze duinen. Dat het uiteindelijk tot dit boek is gekomen is allereerst te danken aan Wybe van der Meer, van 1991 tot 1999 mijn regiohoofd bij Staatsbosbeheer. Nadat ik hem een keer had verteld van mijn wetenschappelijke ambities, kwam hij regelmatig met de vraag: 'En ... komt het er nog van?' Het waren vervolgens Maarten Brabers en wijlen Niek van Heijst, destijds directeur en adjunct-directeur van Staatsbosbeheer, die het organisatorisch mogelijk maakten dat ik vanaf 2002 gedeeltelijk werd vrijgesteld om aan een duinenstudie te gaan werken. In de jaren daarna gaven hun opvolgers Cees Vriesman, Nel Sangers, Chris Kalden, Monique Stouten, Peter van den Tweel en Henk Jan Kievit mij steeds de ruimte om dit werk voort te zetten en af te ronden. Jolein Meijers en Harrie Hekhuis waren in de periode 2002-2009 mijn directe chefs in het werk. Zij steunden en stimuleerden me van dag tot dag en van week tot week, waren mijn praatpaal en schiepen van tijd tot tijd ook financieel ruimte als ik weer eens een idee had dat geld kostte. De vrijheid die zij mij allen gegeven hebben waardeer ik bijzonder. Ik heb in de afgelopen jaren buitengewoon veel inspiratie en energie gehaald uit het werken op twee fronten. Soms werd 'het hebben van twee banen' wel wat veel, maar ik heb nooit het gevoel gehad dat het een ten koste ging van het ander. Eerder was er sprake van het tegendeel. Voor het management is zo'n meerwaarde echter niet altijd zichtbaar. Des te groter is daarom mijn dank en waardering voor de geboden mogelijkheden. De ruimte die werknemers met een wetenschappelijke ambitie krijgen om zichzelf te ontplooien is volgens mij een goede maat voor de kwaliteit van het arbeidsvoorwaardenbeleid van een organisatie.

Uiteraard gaat mijn dank ook uit naar mijn beide promotoren, Prof. Dr. M.G.C. Schouten en Prof. Dr. K.V. Sýkora. Toen ik in 2000 voor het eerst met Matthijs Schouten sprak over de mogelijkheid van een promotie, was hij gelijk enthousiast en stimuleerde hij me om mijn ideeën verder uit te werken. Dat is in later jaren altijd zo gebleven. Vooral in de laatste fase heeft hij er belangrijk aan bijgedragen, dat de veelheid van gedachten die in mijn hoofd zat helder en overzichtelijk op papier kwam. Karle Sýkora is pas in tweede instantie bij mijn proefschrift betrokken geraakt, maar zijn bijdrage is niet minder belangrijk. Zonder zijn hulp en opbouwende kritiek hadden de geobotanische hoofdstukken nooit hun huidige vorm gekregen. Karle heeft daarnaast een belangrijk aandeel gehad in het comprimeren en helderder maken van de tekst. Hij spoorde me voortdurend aan tot beknopt en duidelijk taalgebruik.

Dit proefschrift is het resultaat van ruim drie decennia waarnemen, lezen, denken en discussiëren. Het had niet geschreven kunnen worden als niet een groot aantal mensen hun kennis en hun gegevens met mij hadden willen delen. Mensen die ik in dit verband speciaal wil noemen zijn Marten Annema, John Beijersbergen, Roelof Bijl (†), Chiel Jacobusse, Dick Kerkhof, Kees de Kraker, Dick van der Laan, Henk Mandemaker en Bart Vreeken. Rolf Kemmers en Bas van Delft introduceerden me in de analysemethoden van humuslagen. Klaas van Dort ben ik veel dank verschuldigd voor het checken van de determinatie van een groot aantal mossen en korstmossen. Connie Kuijpers-Smits voor het bijwerken en checken van de wetenschappelijke namen. Björn van den Boom voor zijn hulp bij het gebruik van CANOCO. Aart Meijssen en Marjoke Sinke voor hun hulp bij de GIS-verwerking en het maken van kaartjes. Huibert Verbrugge voor zijn hulp bij het verzamelen van de zandmonsters. Hans de Kruijk voor het scheiden van de zand-en kalksteenkorrels. Piet de Kok (TNO-NITG) voor zijn hulp bij de verwerking van de zandmonsters. Jan van Walsem en de medewerkers van het laboratorium van de Leerstoelgroep Natuurbeheer en Plantenecologie (Wageningen Universiteit) voor de chemische analyse van een groot aantal bodemmonsters. Niek Gremmen voor de statistische bewerkingen en adviezen en Max Nuijens voor de vertaling van de samenvatting in het Engels. Mascha Dedert en Annelies Pustjens (Stichting Bargerveen/Radboud Universiteit) namen onder leiding van Dr. Bas van Geel (Universiteit van Amsterdam) respectievelijk Dr. Janny Peters (Radboud Universiteit) en Dr. Hans Peter Koelewijn (Wageningen Universiteit) het basiswerk voor het paleobotanisch en populatiegenetisch onderzoek voor hun rekening. Zonder dit werk en de inbreng van alle genoemde personen hadden de betreffende hoofdstukken niet geschreven kunnen worden.

Dit proefschrift reikt verder dan de vakgebieden waarin ik oorspronkelijk ben opgeleid, de vegetatiekunde en de landschapsecologie. Ik begeef me ook op de werkgebieden van aanpalende disciplines uit de historische en geografische wetenschappen. Dat was alleen mogelijk dankzij de inbreng en het advies van diverse specialisten. Prof. Dr. Petra van Dam, Dr. Frans Beekman, Dr. Bas van Geel, Prof. Dr. Peter Henderikx, Prof. Dr. Pim Jungerius, Dr. Annemieke Kooijman, Jos Kuijpers, Dr. Cees Laban en Prof. Dr. Pieter Stuijfzand hielpen me op weg in hun vakgebieden en voorzagen gedeelten van het manuscript of eerdere versies daarvan van kritische kanttekeningen.

Het werk aan dit proefschrift vond in de afgelopen jaren plaats naast reguliere werkzaamheden voor Staatsbosbeheer in de Baronie van Breda, in de Biesbosch en in Zeeland. Ik wil graag mijn collega's binnen en buiten Staatsbosbeheer danken voor hun belangstelling voor mijn duinenstudie en vooral ook voor hun begrip als ik soms mijn prioriteiten stelde en in het werk een poosje afwezig was. Dat geldt ook voor mijn familie en vrienden, die er in de afgelopen jaren behoorlijk bij zijn ingeschoten. Het proefschrift is af en er komt dus ruimte voor het opnieuw aanhalen van contacten en leuke initiatieven.

Tenslotte zijn er natuurlijk Martine en Adriana. Zonder jullie steun en generositeit was dit proefschrift nooit geschreven. In ons persoonlijk leven is in de afgelopen acht jaar veel gebeurd. Voor mij was het duinenonderzoek daarbij een vast ankerpunt, waarin ik soms onderdook, afleiding vond en vooral ook inspiratie opdeed. Dat kon alleen omdat jullie mij daarvoor de ruimte gaven. Ik ben me er zeer van bewust dat jullie daarbij tekort gekomen zijn. Ik kijk uit naar de mogelijkheden om dat in de komende tijd recht te zetten en samen leuke dingen te gaan doen.

A Inleiding

1 Algemeen

Van Cap Blanc Nez in Noord-Frankrijk tot aan Kaap Skagen in het noorden van Denemarken strekt zich langs de zuidelijke Noordzee een vrijwel aaneengesloten duinkust uit. Deze kust wordt slechts onderbroken door een aantal riviermondingen en zeegaten en door kortere trajecten waar mensen dijken hebben gebouwd. Zij varieert in breedte van soms niet meer dan honderd meter tot ruim tien kilometer en bestaat uit fijn of matig grof zand dat door zeestromingen en golfwerking op korrelgrootte is geselecteerd en vervolgens door de wind in karakteristieke duinvormen bijeen is geblazen. Het achterliggende land heeft meestal een heel andere geologische opbouw. De bodem bestaat er uit veen en klei en voor zover er sprake is van een zandige ondergrond is deze meestal minder reliëfrijk.

Ook in de kustduinen zelf doen zich duidelijke verschillen voor. Het meest bekend en onderzocht zijn de plotselinge veranderingen van de kalk- en ijzergehalten van het duinzand ter hoogte van Bergen (NH). Deze hebben belangrijke verschillen in de plantengroei tot gevolg.[1] Ten noorden van Bergen komen heidevegetaties en veel zuurminnende planten voor, terwijl meer naar het zuiden duingraslanden en duinstruwelen met kalkminnende plantensoorten prominent aanwezig zijn. In Nederland worden daarom binnen de duinen twee floradistricten onderscheiden: een noordelijk kalkarm Waddendistrict en een zuidelijk kalkrijk Renodunaal district. In Vlaanderen werden de duinen tot voor kort plantengeografisch met het achterliggende polderland samengenomen in het zogenaamde Maritiem district, waartoe de Vlamingen ook de Zeeuwse polders en duinen rekenden. Pas in de onlangs verschenen Atlas van de Flora van Vlaanderen en het Brusselse Gewest worden de duinen als een aparte ecologische regio onderscheiden.[2] Door de perifere ligging van de zuidwestelijke duingebieden hebben Nederlandse onderzoekers de opbouw van deze duinen tot nu toe altijd min of meer vanzelfsprekend geïnterpreteerd vanuit de kennis van het kalkrijke Renodunale district, zoals dat langs de Hollandse vastelandskust voorkomt.

De kustduinen van Zuidwest-Nederland hebben in meerdere opzichten echter een geheel eigen karakter, dat duidelijk afwijkt van de kalkrijke delen van de Hollandse vastelandsduinen. Allereerst worden de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden - net als die van de Waddeneilanden - gekenmerkt door de aanwezigheid van grote zeegaten en riviermondingen. Dit is onmiskenbaar van invloed op de ontwikkelingsgeschiedenis en de morfologie van de duingebieden, zoals blijkt uit de aanwezigheid van veel strandvlakten, slufters en primaire duinvalleien. Kenmerkend is verder de aanwezigheid van uitgestrekte binnenduingraslanden, die in de landschapsecologische literatuur ook wel worden aangeduid als vroongraslanden. Opvallend is verder dat de duingebieden van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden onderling ook grote verschillen vertonen. De duinen van Voorne zijn kalkrijk en behoren in floristisch opzicht tot de meest soortenrijke van West-Europa, terwijl die van Schouwen en Walcheren duidelijk kalkarmer en ook minder rijk aan plantensoorten zijn.[3] In de duinen van Voorne en Goeree komen relatief veel soorten voor van kalkrijke graslanden, struwelen en bossen. Zij vertonen daardoor duidelijk overeenkomst met de kalkrijke duinen langs de Hollandse vastelandskust. Veel van deze soorten ontbreken op Schouwen en Walcheren of zijn daar zeldzamer. Op hun beurt worden de duinen van deze eilanden gekenmerkt door de aanwezigheid van diverse soorten van kalkarme bodem.

Dit eigen karakter van de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden en de daarbinnen bestaande landschapsecologische en botanische verschillen zijn reeds langs bekend.[4] Vanwege het voorkomen van kalkarme gedeelten heeft Eddy Weeda de duinen van Schouwen wel aangeduid als *'een enclave van het Waddendistrict binnen het Renodunaal district'*.[5] Tot op heden zijn deze verschillen echter nog weinig onderzocht en verklaard. Weliswaar verschenen er in de afgelopen eeuw diverse botanische studies over de duinen van Zuidwest-Nederland,[6] maar deze omvatten vrijwel steeds slechts een gedeelte van het gebied, en dan vooral de duinen van Voorne en Goeree. De overeenkomsten en verschillen van de duinen op de verschillende eilanden zijn nooit tot een apart onderwerp van studie gemaakt. Henk Doing is een van de weinigen die een poging heeft gedaan de duinen van Zuidwest-Nederland in hun samenhang te beschrijven vanuit zowel een historisch als een landschapsecologische perspectief.[7] Hij baseerde zich daarbij op verkenningen die door studenten in deelgebieden werden verricht.[8] Zijn analyse beperkte zich tot de hoofdlijnen en had grotendeels het karakter van hypothesen, die weinig door veldwaarnemingen en historisch bronnenonderzoek werden gestaafd en getoetst. Een tweede studie die de duinen van Zuidwest-Nederland in hun totaliteit in beschouwing heeft genomen is die van Theo Bakker, Jan Klijn en Erik van Zadelhoff.[9] Deze concentreerde zich op de duinvalleimilieus, vooral in relatie tot het thema verdroging, en ging slechts beperkt in op de overeenkomsten en verschillen van de onderscheiden duingebieden.

Een goed inzicht in de landschapsecologie van de duinen van Zuidwest-Nederland is een voorwaarde voor een samenhangende strategie gericht op het behoud van de biodiversiteit in dit gebied. Onze duinen zijn voortdurend aan verandering onderhevig en staan daarbij bloot aan een groot aantal directe en indirecte menselijke invloeden. Van diverse eilanden is gedocumenteerd dat er in de afgelopen decennia grote veranderingen in flora en vegetatie zijn opgetreden. De soortenrijkdom is afgenomen en afzonderlijke soorten zijn achteruitgegaan of verdwenen.[10] Tegelijkertijd vonden ook positieve ontwikkelingen plaats. Decennialang stond duinbeheer gelijk aan 'niets doen', maar hierin is de laatste jaren verandering gekomen. Er kwamen middelen beschikbaar voor projecten gericht op het behoud en herstel van biodiversiteit. Daardoor hebben bijzondere vegetatietypen zich op verschillende plaatsen kunnen herstellen en zijn bedreigde soorten weer verschenen op plaatsen waar zij al geruime tijd verdwenen waren.[11] Voor een succesvol duinherstel is het echter van groot belang dat er een goed inzicht bestaat in het ecologische functioneren van het duinsysteem en in de kansen en ontwikkelingsmogelijkheden die daarmee samenhangen. Meer

1 Eisma (1968); Weeda (1990).

2 Lambinon *et al.* (1998); Van Landuyt *et al.* (2006).

3 Van der Maarel (1966a); Adriani & Van der Maarel (1968); Weeda (1990); Van der Laan (1990); Van der Meulen & Van der Maarel (1993).

4 Weevers (1921, 1940); Van Soest (1934); De Leeuw (1934); Van der Kloot (1937a); Westhoff (1935); Van der Maarel (1966a); Van der Meulen & Van der Maarel (1993).

5 Weeda (1989a).

6 Weevers (1921, 1940); Westhoff *et al.* (1960, 1962); Van der Maarel & Westhoff (1964); Van der Maarel (1966b); Sloet van Oldruitenborgh (1976); Blom (1979).

7 Doing (1988).

8 Zie onder andere: Van Zadelhoff (1974); Roelofs & Van Tol (1975); Laumans (1980).

9 Bakker *et al.* (1979a t/m f); Bakker (1981); Klijn (1981); Van Zadelhoff (1981).

10 Van der Laan (1990); Beijersbergen *et al.* (1983), Beijersbergen & Van Wijngaarden (1982).

11 Zie bijvoorbeeld Beijersbergen (2002) en Van den Boom *et al.* (2005).

inzicht in het eigene van de duingebieden van Zuidwest-Nederland en de diepere achtergronden van de onderlinge overeenkomsten en verschillen is daarbij onontbeerlijk. Dit is vooral ook van belang omdat het beheer van de duinen in Zuidwest-Nederland relatief versnipperd is. Anno 2009 liggen zij in twee provincies en vier gemeenten en worden zij beheerd door vier natuurbeheerders, twee waterschappen en een groot aantal particulieren. Het op gang komen van duinbeheer- en duinherstelprojecten is daarbij vaak afhankelijk van toevalligheden. Niet alleen het inzicht in het ecologisch functioneren is onvolledig, maar het ontbreekt ook aan een gemeenschappelijke strategie voor behoud en beheer op middellange termijn. Deze studie wil bijdragen aan het opvullen van deze lacunes.

2 Vraagstelling

2.1 Algemeen

Het hoofddoel van deze studie is het verkrijgen van meer inzicht in de variatie van de plantengroei in de duinen van Zuidwest-Nederland en in de factoren die deze variatie verklaren. Dit kan niet los gezien worden van de grote veranderingen die zich sinds het begin van de twintigste eeuw in het duinlandschap hebben voorgedaan en van de afname van de biodiversiteit die daarmee samenhangt. Een eeuw geleden waren grote delen van de duinen nog sterk in beweging en weinig begroeid met bomen en struiken. Nu zijn stuivende duinen zeldzaam geworden en is duinstruweel en -ruigte het meest algemeen. Deze veranderingen hebben belangrijke consequenties voor de plantengroei en het dierenleven van het duinlandschap. Niet alleen zijn pioniersoorten en organismen van basische en zwakzure milieus sterk achteruit gegaan, maar de fixatie van het duinlandschap heeft ook de stof- en voedselkringlopen van het duinecosysteem beïnvloed. Zo hangt de sterke achteruitgang van de grauwe klauwier en de tapuit als broedvogel in de duinen waarschijnlijk samen met de verstarring van het duinlandschap.[12] Studies naar de achtergronden van deze veranderingen zijn thans volop gaande en een algemene verklaring is er nog niet. Een vergelijkende landschapsecologische studie naar de duinen van Zuidwest-Nederland kan de mechanismen die aan deze veranderingen ten grondslag liggen mogelijk verder verhelderen. Deze studie gaat daarom uit van de volgende vraagstelling:

- Wat zijn de overeenkomsten en de verschillen in de plantengroei van de onderzochte duinen?
- Welke zijn, op verschillende schaalniveaus van ruimte en tijd, de sturende processen in het duinecosysteem en verklaren deze de geconstateerde overeenkomsten en verschillen?
- Wat leren de resultaten van deze vergelijkende analyse ons over de landschapsecologie van duinlandschappen en over de grote veranderingen, die zich hierin sinds het begin van de twintigste eeuw hebben voorgedaan?

2.2 Analyse van regionale overeenkomsten en verschillen

In het onderzoek, het beleid en het beheer van biodiversiteit kunnen twee invalshoeken worden onderscheiden die min of meer los van elkaar staan, maar die elkaar ook niet helemaal uitsluiten. Zij hebben wel ieder hun eigen wetenschappelijke kaders.[13] Allereerst is er de invalshoek die de nadruk legt op de betekenis van *abiotische en biotische milieucondities*. Deze invalshoek is in West-Europa het sterkst ontwikkeld in de plantensociologie en dan met name in de Frans-Zwitserse School voor Vegetatiekunde.[14] Deze benadering gaat uit van duidelijk afgebakende plantengemeenschappen, waarvan het voorkomen wordt bepaald door abiotische en biotische milieufactoren. Daarbij wordt een hiërarchische ordening van de milieufactoren aangenomen, waarbij aan het klimaat, de geologie, de geomorfologie, de waterhuishouding en de bodem een dominante betekenis wordt toegekend. Zij bepalen, samen met het menselijk grondgebruik, welke plantensoorten op een bepaalde plaats kunnen groeien en welke ordening deze daarbij aannemen. In deze gedachtegang horen bij bepaalde milieuomstandigheden bepaalde plantensoorten, die zich - als de omstandigheden geschikt zijn - vroeger of later vanzelf zullen vestigen. Zo ontwikkelen zich plantengemeenschappen met een, voor die standplaats, karakteristieke soortensamenstelling en structuur.

De andere benadering legt de nadruk op het functioneren van het *ruimtelijk netwerk van plant- en dierpopulaties* als gevolg van de heterogeniteit en de dynamiek van het landschap. Daarbij is het niet vanzelfsprekend dat planten of dieren voorkomen in gebieden met voor hen geschikte milieuomstandigheden. Deze populaties zijn onderdeel van een dynamisch netwerk. Deelpopulaties kunnen uitsterven en geschikte gebieden kunnen ook weer opnieuw worden gekoloniseerd. Of dat gebeurt is in deze gedachtegang niet alleen afhankelijk van ter plekke heersende milieuomstandigheden, maar vooral ook van de aanwezigheid van vitale bronpopulaties in de omgeving en het vermogen van soorten om deze potentieel geschikte plekken te bereiken, zich daar te vestigen en te overleven. In deze benadering spelen populatiegenetische processen ook een belangrijke rol.[15]

Voor beide invalshoeken is de historische dimensie zeer belangrijk. Het duinlandschap van nú is het resultaat van grotere en kleinere gebeurtenissen in de geologische en meer recente geschiedenis. Actuele milieucondities van waterhuishouding en bodem kunnen alleen in dat licht worden begrepen. Maar ook de netwerkstructuur van populaties moet in zijn historische dimensie worden geïnterpreteerd. Populaties, die op dit moment van elkaar gescheiden zijn door zeegaten of uitgestrekte gebieden met ongunstige milieuomstandigheden, kunnen in het verleden met elkaar verbonden zijn geweest. In een dynamische omgeving, zoals het kustgebied van Zuidwest-Nederland tot voor kort was, kan ook de kolonisatie van nieuw ontstane gebieden nog volop aan de gang zijn. Sommige geïsoleerd gelegen gebieden kunnen dan potentieel wel geschikt zijn, maar soorten kunnen daar nog ontbreken omdat zij deze simpelweg nog niet bereikt hebben. Bij dit alles speelt ook het menselijk handelen een belangrijke rol. Dit geldt niet alleen voor het vastleggen van het hedendaagse duinlandschap. Ook in

12 Van Turnhout *et al.* (2007).

13 Ouborg *et al.* (2006) en Ozinga (2008) maken een vergelijkbaar onderscheid. Ouborg *et al.* (2006) spreken in dit verband over een *'habitat quality paradigm'* en een *'conservation genetics paradigm'*. Ozinga (2008) onderscheidt in zijn inleiding drie invalshoeken: *'niche-based view'*, *'dispersal-based view'* en *'trait-neutral view'*. Bij deze invalshoeken zijn de habitat-condities, de dispersie van zaden en de beschikbaarheid van zaden de beperkende factoren. In zijn samenvatting neemt hij de twee laatste invalshoeken onder één noemer samen. Beide liggen dicht bij elkaar en maken in feite deel uit van één paradigma dat overeenkomt met het *'conservation genetics paradigm'* van de eerste publicatie.

14 Westhoff & Van der Maarel (1978); Schaminée *et al.* (1995a); Westhoff & de Smidt (1995); Schaminée & 't Veer (2000).

15 Opdam (1987, 2000); Hanski & Gilpin (1997); Hanski (1998); Soons (2003); Ozinga (2008).

Figuur 1. Overzicht van het kustgebied van Zuidwest-Nederland.

de Middeleeuwen en de Vroegmoderne Tijd had de mens een grote invloed op het duinlandschap.[16] De rol van de mens komt daarom in deze studie nadrukkelijk aan de orde.

De variatie van het landschap en de plantengroei zullen in deze studie stapsgewijs worden geanalyseerd en verklaard. De hypothese is dat verschillen in plantengroei tussen de grotere duingebieden grotendeels te herleiden zijn tot verschillen in het abiotische milieu. In overeenstemming met de plantensociologische benadering wordt er daarbij van uitgegaan dat deze verschillen zich niet alleen manifesteren in het voorkomen of ontbreken van individuele plantensoorten, maar ook in herkenbare plantengemeenschappen. Deze verschillen in plantengemeenschappen moeten dan te relateren zijn aan verschillen in milieufactoren. Wanneer de verspreiding van soorten niet parallel loopt met de verspreiding van plantengemeenschappen en daaraan te relateren milieufactoren, moeten andere verklaringen worden gezocht. Aangenomen wordt dat het ruimtelijk functioneren van populatienetwerken dan een belangrijke rol speelt. Verklarende factoren zijn dan primair gerelateerd aan populatiestructuur, de populatiebiologie en populatie-genetica van de verschillende soorten. Factoren die daarbij een rol kunnen spelen zijn: aard en omvang van het populatienetwerk, dispersiegedrag, reproductie-, kiemings- en vestigingsbiologie en genetische isolatie en inteelt.

16 Boerboom (1958); Jelles (1968); Thurkow (1986).

2.3 Afbakening van het studiegebied

Deze studie richt zich op de duinen langs de kust van Zuidwest-Nederland. Dit gebied neemt door zijn geografische opbouw een eigen positie in ten opzichte van andere delen van de zuidoostelijke Noordzeekust, zoals de Vlaamse kust, de Hollandse vastelandskust en de Waddenkust. Het bestaat uit eilanden die worden afgewisseld met riviermondingen en zeegaten met een oost-west oriëntatie. Aan de noordzijde wordt het studiegebied begrensd door de Rijn/Maasmonding en aan de zuidzijde door de monding van de Schelde. In deze studie staan de duingebieden van Voorne, Goeree, Schouwen en noordelijk Walcheren centraal. Hun ontstaan hangt sterk samen met de ontwikkeling van de Maasmonding en

het Haringvliet, het Brouwershavense Gat, de Oosterschelde en het Veerse Gat. De ontwikkeling van de strandvlakten en duinen van de noordelijke Maasoever (De Beer, Rozenburg) en de Westerscheldemonding (Zuidwestelijk Walcheren en Zeeuws-Vlaanderen) komen dus niet in detail aan de orde. Op een aantal plaatsen zullen deze gebieden wel terloops worden genoemd.

De natuurlijke processen in het kustgebied van Zuidwest-Nederland zijn in de tweede helft van de vorige eeuw ingrijpend gewijzigd door het gereedkomen van de Deltawerken.[17] Dit leidde niet alleen tot een wijziging van de stromingspatronen in dit kustgebied (paragraaf 3.2), maar er viel ook een grote oppervlakte zandige slikken en platen permanent droog. Hierop ontwikkelde zich in enkele decennia een zeer gevarieerde begroeiing, met tal van duinplanten en duinvegetaties. Van sommige soorten, zoals *Blackstonia perfoliata, Epipactis palustris* en *Parnassia palustris,* ontstonden hier grote nieuwe populaties. Deze zijn vervolgens weer gaan functioneren als zaadbron voor de kolonisatie van andere gebieden. De populatiestructuur van diverse duinplanten in Zuidwest-Nederland is in de afgelopen decennia dus onmiskenbaar beïnvloed door de afsluiting van de zeegaten. Bovendien heeft de monitoring en het beheer van de drooggevallen gronden in het Veerse Meer en de Grevelingen belangrijke nieuwe inzichten opgeleverd over de wijze waarop de vegetatieontwikkeling in het kustgebied zich kan voltrekken en kan worden gestuurd. Vooral in de ecologische delen van deze studie zal daarom regelmatig worden ingegaan op de ontwikkeling van de drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren.

2.4 Afbakening in de tijd

Schaalverschillen in ruimte en tijd spelen in landschapsecologisch onderzoek een belangrijke rol. Daarbij wordt er meestal van uitgegaan dat grootschalige processen en patronen (geologie, klimaat, kustwaterregime) kleinschalige processen domineren. De diverse onderdelen van deze studie spelen zich op verschillende schaalniveaus af en daarom worden verschillende benaderingen en onderzoeksmethoden naast elkaar gebruikt.

In de geobotanische beschouwingen staat de ontwikkeling van de botanische diversiteit centraal, zoals die sinds de eerste helft van de vorige eeuw is beschreven. Naast recente door de auteur en anderen verzamelde gegevens (1975-2005) wordt gebruik gemaakt van historisch ecologische gegevens. Verspreidingsgegevens van afzonderlijke plantensoorten worden in Nederland vanaf circa 1900 min of meer systematisch geregistreerd. Deze gegevens zijn ontsloten dankzij de in de jaren tachtig van de vorige eeuw gepubliceerde Atlas van de Nederlandse Flora en de databases van het Nationaal Herbarium Nederland en de Stichting Floron.[18] Voor de vegetatiekundige analyses wordt ook gebruik gemaakt van vegetatieopnamen in de Vegetatiedatabank Nederland, waarvan de oudste opnamen teruggaan tot de jaren dertig van de vorige eeuw.[19] De plantengroei van de duinen in het studiegebied is gedurende de afgelopen decennia sterk aan verandering onderhevig geweest. Daarbij spelen twee factoren een rol. Allereerst zijn er de grote veranderingen in de begroeiing van het duinlandschap zelf, zoals de sterke afname van pioniersystemen (vochtige duinvalleien, stuivende duinen) en een toename van ruigte- en struweelbegroeiingen. Deze studie is er mede op gericht deze veranderingen beter te begrijpen. Een tweede belangrijke verandering is de constructie van de Deltawerken. Deze heeft grote gevolgen voor het kustsysteem en dus ook voor de duinen. Deze kunstwerken zijn tussen 1961 en 1987 gebouwd, maar een belangrijk deel van de effecten op het kustsysteem en de duinen zal pas vele decennia of zelfs eeuwen na de feitelijke bouw zichtbaar worden.[20] De huidige duinlandschappen zijn - zeker waar het gaat om de grootschalige processen - vooral beïnvloed door het kustsysteem zoals dat bestond vóór het gereedkomen van de Deltawerken. Overeenkomsten en verschillen tussen de onderscheiden duingebieden zullen dan ook meestal vanuit die situatie moeten worden geïnterpreteerd.

In het historisch deel van deze studie staat de rol van de mens in de ontwikkelingsgeschiedenis van de duinen centraal. Daarbij worden drie afzonderlijke perioden beschouwd: de Middeleeuwen, de Vroegmoderne Tijd (zeventiende en achttiende eeuw) en de Moderne Tijd (negentiende en twintigste eeuw). De Middeleeuwen zijn vooral van belang omdat toen de basis is gelegd voor het ontstaan van het hedendaagse duinlandschap en omdat zich toen ook de zeegaten in hun huidige dimensies begonnen te ontwikkelen. Voor deze periode wordt vooral uitgegaan van de historische literatuur en gepubliceerde bronnen. Aanvullend hierop is specifiek voor de noordwestkust van Walcheren een paleoecologische reconstructie uitgevoerd van de ontwikkeling van het huidige binnenduinlandschap tussen het einde van de veertiende en het begin van de zeventiende eeuw.

Mensen hebben de duinen in de afgelopen eeuwen intensief gebruikt.[21] Jacht op konijnen, begrazing door vee en benutting van aanwezige houtvoorraden speelden daarbij een belangrijke rol. Reconstructie van dit duingebruik maakt daarom een belangrijk onderdeel uit van deze studie. Daartoe is historisch bronnenonderzoek gedaan over de periode van circa 1600 tot circa 1950. Dit tijdperk is gekozen omdat het twee lange, relatief stabiele perioden omvat in de staatkundige geschiedenis van het Hollandse en Zeeuwse gewest, die van elkaar gescheiden worden door de grote veranderingen in de Franse Tijd (1795-1814). Door het duingebruik over langere periode te volgen bleek het mogelijk veranderingen hierin te relateren aan economische golfbewegingen, aan ontwikkeling van het sociaal-cultureel denken en aan technologische vernieuwingen. Het einde van de achttiende eeuw bleek daarbij niet alleen een omslagpunt in het staatkundig bestel. Er deden zich toen ook belangrijke veranderingen voor in het duingebruik zelf. Bovendien veranderden de aard en de continuïteit van de historische bronnen. Het duingebruik is daarom in twee aparte blokken behandeld; één voor de zeventiende en achttiende eeuw (Vroegmoderne Tijd) en één voor de negentiende en twintigste eeuw (Moderne Tijd), die ieder een eigen opbouw hebben.

De reconstructie van het duingebruik eindigt in het midden van de twintigste eeuw. Na de Tweede Wereldoorlog begon - ook voor de duinen en het duingebruik - een nieuwe fase van grote veranderingen die nog steeds naijlt. Deze periode wordt gekenmerkt door een groot verlies aan natuurkwaliteit, maar tegelijkertijd ook door een sterk toegenomen aandacht voor mogelijkheden om dit verlies te keren. Deze periode, waarin het natuurbeheer van de

17 Van de Ven (1993): 260-286.

18 Mennema *et al.* (1980, 1985) en Van der Meijden *et al.* (1989); voor de verspreiding van soorten langs de Vlaamse kust zie Van Rompaey & Delvosalle (1979) en Van Landuyt *et al.* (2006). Voor de databases met verspreidingsgegevens van planten zie www.floron.nl.

19 Schaminée & Van 't Veer (2000); Schaminée & Jansen (2006). Voor de databank zelf zie www.synbiosys.alterra.nl.

20 Mulder (1989); Van de Ven (1993): 260-286.

21 Boerboom (1958); Jelles (1968); Bakker *et al.* (1979f), 49-50; Klijn (1981): 57-64; Thurkow (1986).

duinen een grote vlucht heeft genomen, wordt in het historisch deel van deze studie niet meer behandeld.

2.5 Opbouw van de studie

Na de inleidende hoofdstukken worden in deel B de overeenkomsten en verschillen in de plantengroei van het studiegebied besproken. Dat gebeurt op drie verschillende niveaus. De geobotanische verkenning begint met een globale floristische vergelijking van de aantallen Rode Lijstsoorten (hogere planten) per eiland (hoofdstuk 4). Vervolgens wordt de plantengroei vanuit een vegetatiekundige invalshoek benaderd (hoofdstuk 5 tot en met 9). Op basis van een groot aantal vegetatieopnamen worden regionale plantengemeenschappen onderscheiden, waarvan de ruimtelijke verspreiding en de relatie met milieufactoren wordt nagegaan. Dit levert een eerste verklaring op voor een groot deel van de variatie in de plantengroei. Van een aantal soorten, waarvan de verspreidingspatronen niet of niet uitsluitend door milieufactoren kunnen worden verklaard, wordt het populatienetwerk geanalyseerd. Daarbij wordt nagegaan of ruimtelijke of populatiebiologische *bottlenecks* de waargenomen patronen (mede) kunnen verklaren (hoofdstuk 10). In het laatste deel van dit hoofdstuk (paragraaf 10.4) volgt een vergelijkbare benadering, maar dan op populatiegenetisch niveau. Met behulp van DNA-technieken worden de genetische verwantschap en variabiliteit geanalyseerd van verschillende populaties van twee zeldzame schraallandplanten (*Briza media* en *Anacamptis morio)*. Dit leidt tot conclusies over het functioneren van de populatienetwerken van deze soorten.

In de delen C en D wordt dieper ingegaan op abiotische verschillen tussen de duingebieden en op de rol van de mens. Deel C (hoofdstuk 11) behandelt de fysisch-chemische samenstelling van het duinzand en de variatie in het kalkgehalte. Deze variatie worden in verband gebracht met de geologie, de kustmorfologie en de kustdynamiek van Zuidwest-Nederland. In deel D (hoofdstuk 12 tot en met 15) staat de mens als gebruiker van het duin centraal. Voor drie verschillende perioden wordt nagegaan hoe de mens de duinen heeft gebruikt, welke veranderingen zich daarin hebben voorgedaan en hoe dit soms tussen gebieden verschilde. Ten slotte geeft deel E (hoofdstuk 16 tot en met 19) een samenvattend overzicht van de belangrijkste discussiepunten en conclusies.

3 Het kustgebied van Zuidwest-Nederland

3.1 Geologische geschiedenis [22]

Diepere ondergrond

Het kustgebied van Zuidwest-Nederland is een geologisch overgangsgebied. Zeeuws-Vlaanderen en Walcheren liggen op de noordrand van het Massief van Brabant, een oud massief dat sinds het Tertiair langzaam kantelt. Onder invloed van deze beweging en de bodemdaling van grote delen van de rest van Nederland, helt de Tertiaire ondergrond van Zuidwest-Nederland. De dikte van het Pleistocene pakket neemt daardoor in noordelijke richting sterk toe. Ter hoogte van Zeeuws-Vlaanderen is dit pakket slechts enkele tientallen meters dik en in het mondingsgebied van de Westerschelde is het zelfs tot op de Tertiaire ondergrond geërodeerd. Langs de Zuid-Hollandse kust heeft ditzelfde pakket een dikte van 200-300 meter.[23]

Ontwikkeling tijdens het Pleistoceen

Voor de recente duin- en kustontwikkeling zijn vooral de afzettingen uit het laatste deel van het Pleistoceen van belang. De afzettingen uit het Vroeg- en Midden-Pleistoceen zijn op veel plaatsen in Zuidwest-Nederland niet aangetroffen of bevinden zich zo diep (› 30 meter -NAP) dat zij buiten het bereik van de Holocene getijdengeulen zijn gebleven. Hun directe bijdrage aan de huidige duingebieden is daarom gering.[24] Hier wordt daarom vooral ingegaan op de ontwikkelingen vanaf het einde van het voorlaatste glaciaal (Saalien) en gedurende het Eem-interglaciaal (Eemien) en het laatste glaciaal (Weichselien).

Tijdens het Eemien was het relatief warm en had de zee een hoog niveau, waardoor zij ver in ons land kon doordringen. Dit was onder andere het geval in Zeeland, waar van zuidoost naar noordwest sprake was van een overgang van estuariene naar mariene condities. De afzettingen die in deze periode sedimenteerden worden aangeduid als de Eem Formatie. Aan de noordzijde werd het Deltabekken toen begrensd door het 20-40 kilometer brede Rijn/Maasdal, waarin sedimenten afkomstig van Midden-Europese gebergten werden afgezet (Formatie van Kreftenheye). Dit duurde voort tijdens het Weichselien. Het was toen lange tijd zeer koud en de zeespiegel daalde daardoor sterk. Onder invloed hiervan ontstonden in het huidige kustgebied grootschalige zandverstuivingen. De wind blies grote hoeveelheden matig fijn zand uit de grotendeels drooggevallen Noordzee in noordoostelijk richting, die vervolgens als zogenaamd dekzand werden afgezet (Formatie van Boxtel). In het hogere deel van Nederland liggen deze dekzanden nu nog op veel plaatsen aan de oppervlakte. In het Rijn/Maasdal gingen de rivieren in deze periode door met het afzetten van materiaal dat door de gletsjers in de gebergten was losgemaakt. Tijdens de koudste fasen van het Midden-Weichselien lag de zeespiegel circa 100-130 meter lager dan tegenwoordig, waardoor de rivieren hun sedimenten tot ver voorbij de huidige kustlijn konden afzetten. De Rijn had in deze periode piekafvoeren die tot tien keer zo hoog waren als de huidige. Afzettingen uit deze periode hebben daardoor een grove samenstelling en bevatten veel grind.

Ontstaan van de Holocene strandwallen [25]

Toen aan het einde van de ijstijden de gletsjers begonnen af te smelten steeg het gemiddelde zeeniveau. Aanvankelijk snel (› 70 cm per eeuw vóór 6000 jaar v. Chr.), maar later in het Holoceen steeds langzamer (10 cm per eeuw in de periode 3000-500 jaar v. Chr.). Omstreeks 7000 jaar v. Chr. bereikte de zee de tegenwoordige kust. Behalve het tempo van de zeespiegelrijzing waren het

22 Voor de naamgeving van de geologische formaties wordt Westerhoff *et al.* (2003b) aangehouden. Een aantal namen uit de recente en oudere literatuur zijn veranderd. Dit geldt onder andere voor de Twente Formatie (= Formatie van Boxtel), de Formatie van Schouwen (behoort tot de Eem Formatie), de Afzetting van Calais en de Afzetting van Duinkerke (beide worden samengenomen in de Formatie van Naaldwijk) en het Hollandveen (= Formatie van Nieuwkoop). Voor beschrijvingen zie: www.dinoloket.nitg.tno.nl/nomenclatorShallow/start/start/introduction/index.html.

23 Nienhuis (1996): 41-46; Van Rummelen (1972); Zagwijn (1974); Westerhoff *et al.* (2003a).

24 Vos & Van Heeringen (1997): 30: Holocene insnijdingen zijn in Zuidwest-Nederland waarschijnlijk nergens dieper gegaan dan 25-30 meter -NAP.

25 Indien niet anders vermeld is de inhoud van deze paragraaf gebaseerd op het overzichtsartikelen van Beets & Van der Spek (2000), Vos & Van Heeringen (1997) en Vos *et al.* (2002). Voor een overzicht van de kustontwikkeling van Nederland zie ook Westerhoff *et al.* (2003b).

vooral de morfologie van de Pleistocene kustvlakte en de beschikbaarheid van sediment die de kustontwikkeling bepaalden. De Nederlandse kust had in deze periode enkele vaste ankerpunten, 'zandkoppen' of '*headlands*', die weerstand boden aan de opkomende zee. Dat waren in het noorden de keileemondergrond van Texel en in het zuiden het Pleistocene massief van westelijk Zeeuws-Vlaanderen. Daarnaast bood ook het grindrijke Pleistocene rivierbed van de Rijn en de Maas weerstand aan de zee. Weliswaar was dit rivierdal een van de laagste delen van het Laat-Pleistocene kustlandschap, maar de rivieren voerden in de eerste helft van het Holoceen nog zoveel sediment aan, dat de opslibbende rivierbedding de stijgende zeespiegel min of meer kon volgen. Het Rijn/Maasdal behield daardoor ten opzichte van de zee een relatief hoge ligging en ontwikkelde zich zo tot de scheiding tussen de Vroeg-Holocene sedimentatiebekkens van Holland en Zeeland. Op dezelfde manier scheidde in de periode van 6000 tot 3000 jaar v. Chr. het Pleistocene massief van westelijk Zeeuws-Vlaanderen het Zeeuwse sedimentatiebekken van het Vlaamse.[26]

Tussen deze min of meer vaste ankerpunten bevonden zich uitgestrekte bekkens, die aan de zeezijde begrensd werden door strandwallen. Deze bekkens werden in de eerste helft van het Holoceen geleidelijk opgevuld met sediment (Formatie van Naaldwijk). Dit sediment was vooral afkomstig van de bodem van de oprukkende zee en van de Pleistocene zandkoppen. De strandwallen werden doorsneden door getijdengeulen die - net als in de huidige zeegaten - grote buitendelta's vormden. Het tempo waarin de bekkens zich in de periode van 6000 tot 3000 jaar v. Chr. opvulden was afhankelijk van de balans tussen de ruimte voor sedimentatie enerzijds en het aanbod aan sediment in de buitendelta's en de aangrenzende kustmassieven anderzijds. Zolang er ruimte was voor sedimentatie en een tekort aan sediment erodeerden de delta's en verplaatsten de strandwallen zich geleidelijk achterwaarts. De afnemende zeespiegelstijging speelde hierbij natuurlijk een rol. Circa 5500 jaar v. Chr. lag deze stijging in de orde van 25-30 centimeter per eeuw en werd daarna langzaam minder. De sedimentaanvoer en de ophoging van het kustgebied gingen daardoor de zeespiegelrijzing overheersen. De bekkens begonnen zich geleidelijk te vullen en de strandwallen sloten zich meer en meer.

Tussen 4500 en 3000 jaar v. Chr. nam ter hoogte van Zuidwest-Nederland de zeespiegelstijging af tot circa 10 centimeter per eeuw. In deze periode sloten de strandwallen zich grotendeels. Uiteindelijk bleven alleen een aantal riviermondingen open. De Rijn stroomde toen via de huidige Oude Rijn naar Katwijk. Ter hoogte van Rotterdam mondde alleen de Maas in zee uit. Tussen Schouwen en Walcheren bevond zich de Scheldemonding, maar deze was toen veel kleiner dan de monding van de huidige Oosterschelde. De Westerschelde bestond in deze periode nog niet, maar ter hoogte van de huidige Westerscheldemonding stroomden wel enkele riviertjes uit het hoger gelegen Vlaamse gebied door de strandwallen naar zee.[27] Het gesloten stelsel van strandwallen schiep nieuwe ecologische condities. Op de strandwallen zelf ontstonden langgerekte lage duinen, die in de literatuur worden aangeduid als Oude Duinen.[28] Hierachter ontwikkelde zich in de periode van 3000 tot 2500 jaar v. Chr. een uitgestrekt veencomplex (Hollandveen; Formatie van Nieuwkoop). Tegelijkertijd bouwden de strandwallen zich zeewaarts uit, waarbij zij voor de Hollandse kust plaatselijk een breedte van 10 kilometer bereikten. Over de breedte van de strandwalstelsels voor de kust van Zuidwest-Nederland zijn we minder goed geïnformeerd, omdat deze na de Romeinse tijd grotendeels door de zee werden opgeruimd. Er zijn aanwijzingen dat deze hier minder breed waren. Geologen vermoeden hier een verband met de grotere getijamplitude voor de Zeeuwse kust en daarmee samenhangende stromingen (zie hierna, paragraaf 3.2). Deze hadden waarschijnlijk een noordwaarts gericht sedimenttransport tot gevolg langs de toen grotendeels gesloten zuidwestelijke kust.[29] De strandwallen voor de kust hadden niet altijd een recht verloop. Langs de Hollandse kust bogen zij ten zuiden van Den Haag en ter hoogte van de Rijn/Maasmonding duidelijk zeewaarts uit. Mogelijk was dit ook aan de zuidelijke rivieroever het geval. Dit kan verklaren waarom de strandwallen voor de kust van Voorne ten opzichte van de huidige kust meer zeewaarts hebben gelegen dan die ter hoogte van Schouwen en Walcheren.[30]

Verdrinking van het veenlandschap

Enkele eeuwen voor het begin van onze jaartelling ontstond een zandtekort voor de Zeeuwse kust. De Pleistocene zandkop van Zeeuws-Vlaanderen, die millennialang de kustontwikkeling van het huidige Zeeland had gevoed, raakte uitgeput. Als gevolg daarvan nam de eroderende werking van de zee op de strandwallen en duinen toe. De riviermonding van de Schelde verruimde zich, waardoor getijdengeulen verder landinwaarts konden doordringen en het achterliggende veenlandschap lokaal werd gedraineerd. De ontwatering van het veen leidde hier tot klink, waardoor het maaiveld daalde en een groter gebied overstroomd kon worden. Daardoor namen ook de komberging en het getijdenvolume toe. In een volgende ontwikkelingsfase zag de zee kans op diverse plaatsen door de strandwallen heen te breken en deze te eroderen. Dergelijke doorbraken leidden tot nieuwe krekenstelsels met eveneens een toenemend getijdenvolume. De bressen in de strandwallen werden daardoor steeds groter en het erosieproces versterkte zichzelf.[31] Vooral in de Romeinse Tijd werd dit erosieproces door de bewoners van het kustgebied extra aangejaagd. Zij groeven sloten en kanalen en verbonden deze met de getijdengeulen, om zo het hoger liggende veenlandschap te draineren en bewoonbaar te maken. Zij groeven ook veen af voor brandstof en zoutwinning. Deze ingrepen droegen bij aan de steeds sterkere daling van het veenlandschap, dat daardoor veel gevoeliger werd voor inundatie en overstroming. Dit proces duurde een aantal eeuwen en leidde er uiteindelijk toe dat het stelsel van strandwallen sterk werd versnipperd en op veel plaatsen zelfs helemaal opgeruimd. Het landschap van Zuidwest-Nederland veranderde daardoor sterk en raakte na de Romeinse Tijd zelfs enige eeuwen vrijwel ontvolkt. De zee hernam haar dominante positie en bedekte grote delen van het verdronken veenlandschap met een kleilaag (Formatie van Naaldwijk).

Het in de vorige alinea beschreven proces speelde zich in de verschillende delen van Zuidwest-Nederland niet overal op hetzelfde moment af. In het gebied van Schouwen en Walcheren was het veen aan het einde van de Romeinse Tijd al grotendeels verdronken. Op grote delen van de Zuid-Hollandse Eilanden en in West-Brabant bleef het echter tot ver in de Middeleeuwen intact. Het verdrinken van het veen was hier sterk verbonden met de ontwikkeling van de Haringvlietmonding, die pas in de Late Middel-

26 Vos & Van Heeringen (1997): figuur 4 en 7; Westerhoff *et al.* (2003): figuur 139 en 140.

27 Ebbing en Laban (1996).

28 Jelgersma *et al.* (1969); Zagwijn (1984, 1997); Klijn (1981).

29 Beets & Van der Spek (2002).

30 Voor reconstructies zie De Groot & De Gans (1996), De Gans (1998), Vos *et al.* (2002) en Vos & Zeiler (2008).

31 Zie ook Leenders (2004), die dit proces typeerde als een '*voortvretende inbraak*'.

eeuwen zijn huidige omvang kreeg (zie hierna, paragraaf 3.3).

Het spreekt vanzelf dat deze processen ook grote invloed hadden op de ontwikkeling van de kustduinen van Zuidwest-Nederland. De grootschalige erosie van dit kustgebied tijdens en na de Romeinse Tijd is een belangrijk verschil met de duinontwikkeling langs de Hollandse vastelandskust, waar de strandwallen niet of veel minder zijn doorgebroken en waar sprake was van een min of meer continue ontwikkeling van de pre-Romeinse strandwallen en Oude Duinen naar de Jonge Duinen in de Middeleeuwen.

Ontstaan van een nieuw kustlandschap

Van de tweede helft van de derde eeuw tot de zesde eeuw na Chr. was het kustgebied van Zuidwest-Nederland waarschijnlijk grotendeels onbewoond. In de zesde en zevende eeuw vestigden zich, voor het eerst sinds de Romeinse Tijd, weer mensen op de nog aanwezige resten van de strandwallen en de daarop gelegen zogenaamde Oude Duinen. Deze nederzettingen langs de duinkust ontwikkelden zich in de eeuwen daarna tot belangrijke centra van bewoning en handel.[32] Van hieruit werden ook economische activiteiten ontwikkeld in het achterliggende schorrenlandschap, waarbij vooral aan schapenteelt en zoutwinning moet worden gedacht. In de negende eeuw was de opslibbing van dit schorrenlandschap zo ver gevorderd dat zich ook hier op grotere schaal mensen gingen vestigen en dat zich zelfstandige nederzettingen konden ontwikkelen. Dit leidde in de tiende, elfde en twaalfde eeuw tot het ontstaan van nieuwe centra zoals Middelburg, Zierikzee, Brouwershaven, Goedereede en Brielle. In deze periode vonden ook de eerste bedijkingen plaats. Aanvankelijk ging het daarbij om het afdammen van lokale kreken en het bedijken van kleinere gebieden, maar in de loop van de twaalfde eeuw werden op Walcheren, Schouwen en Voorne de oudste kernen van de huidige eilanden van één aaneensluitende ringdijk voorzien.[33] In dezelfde periode kwamen in de duinstrook van Walcheren en Schouwen grote duinverstuivingen op gang, waaruit de oudste duinvormen ontstonden die nu nog in het duinlandschap te herkennen zijn. Zij zijn te beschouwen als de pendant in Zuidwest-Nederland van de Jonge Duinen, zoals die beschreven zijn van de Hollandse vastelandskust.[34]

3.2 Duinen als onderdeel van het kustsysteem

Positie langs de Noordzeekust

Het kustgebied van Zuidwest-Nederland is onderdeel van de oostkust van de zogenaamde *Southern Bight*, het trechtervormige zuidelijke deel van de Noordzee. Dit gebied wordt gekenmerkt door een rondgaande getijgolf, met een cyclus van 12 uur en 25 minuten, die zowel vanuit het noorden als vanuit het zuiden wordt gevoed. Aan de noordzijde komt deze golf vanaf de Atlantische Oceaan langs de Engelse oostkust de *Southern Bight* binnen en maakt vervolgens een beweging tegen de klok in langs de Nederlandse kust. Vanuit het Kanaal doet zich daarbij een extra getijimpuls voor. Mede als gevolg van de trechtervormige morfologie van de zuidelijke Noordzee neemt de getijamplitude langs de kust in noordelijke richting van Vlaanderen naar Zeeland en Holland af, om vervolgens vanaf Texel naar de Duitse Bocht weer toe te nemen. Ter hoogte van Vlissingen bedraagt het verschil tussen hoog en laag water gemiddeld 3,80 meter en ter hoogte van Hoek van Holland 1,65 meter. Het getij heeft langs de Nederlandse kust een asymmetrisch verloop, waarbij de vloedperiode korter duurt dan de ebperiode. Hierdoor ontwikkelen zich tijdens de vloed hogere stroomsnelheden, waardoor er op enige afstand van de kust sprake is van een zwak noordwaarts gericht sedimenttransport.[35]

Zeegaten en riviermondingen

De kust van Zuidwest-Nederland onderscheidt zich van zowel de Vlaamse als de Hollandse kust door de aanwezigheid van een aantal riviermondingen en zeegaten. In het kader van de Deltawerken zijn in de afgelopen decennia de meeste van deze zeegaten en riviermondingen afgesloten of ingrijpend gewijzigd. Dit heeft belangrijke consequenties voor de hydrologie en de morfologie van het kustgebied en dus ook voor de duinen. Wat deze ingrepen precies voor de duinen en de kust betekenen valt op dit moment nog niet helemaal te overzien, omdat de effecten voor een deel pas op een termijn van decennia of zelfs eeuwen zichtbaar zullen worden.

De aanwezigheid van de zeegaten en riviermondingen is van dominante betekenis voor de ontwikkeling van de duinkust van Zuidwest-Nederland. Daarbij speelt de aanwezigheid van de getijstromen een belangrijke rol. Zij zijn verantwoordelijk voor een stromingscomponent die min of meer loodrecht op de kust is gericht. Hierdoor doet zich in het kustgebied van Zuidwest-Nederland veel meer variatie voor aan kustmilieus dan langs de gesloten Hollandse en Vlaamse kusten, waar de evenwijdig aan de kust gerichte stromingscomponenten sterk overheersen. De getijstromen verplaatsen zich in de mondingen van de zeegaten door geulen, die gescheiden zijn door hoge ruggen. Voor een deel hebben deze zelfs het karakter van platen die tot boven de gemiddelde laagwaterlijn reiken en bij laag water droogvallen. Onder invloed van het tegengesteld gerichte materiaaltransport hebben eb- en vloedstromen de neiging zich van elkaar te scheiden en door verschillende geulen te stromen. In ebgeulen overheerst de ebstroom en een zeewaarts gericht zand- en slibtransport. In vloedgeulen doet zich het omgekeerde voor; hier overheerst de vloedstroom en een nettotransport dat het zeegat in gaat. Ook zijn er geulen waar eb en vloed min of meer met elkaar in evenwicht zijn. Deze worden indifferente geulen genoemd. Onder invloed van de rondgaande getijbeweging in de zuidelijke Noordzee hebben de zuidelijke geulen in de monding van de zeegaten vaak het karakter van een vloedgeul, terwijl in de centrale en noordelijke geulen vaak de ebstroom overheerst.[36] De inkomende en uitgaande getijstromen houden zeewaarts van de eigenlijke monding een uitgestrekt geulen- en bankenstelsel in stand. Deze zogenaamde buitendelta drukt de zeestromingen - die min of meer parallel aan de kust verlopen - naar buiten. De buitendelta is min of meer in evenwicht met het getijdenvolume van het zeegat. Wanneer het getijdenvolume toeneemt, zoals na de grote inundaties in de veertiende, vijftiende en zestiende eeuw,[37] neemt ook de buitendelta in omvang toe. Omgekeerd leidt een verkleining van het getijdenvolume, zoals heeft plaatsgehad na realisatie van de Deltawerken, tot een reductie van

32 Van Heeringen (1995c); Henderikx (1993; 1995).

33 Henderikx (1993); Kuipers (1981); Palmboom (1996); Klok (1939).

34 Jelgersma *et al.* (1970); Zagwijn (1984, 1997).

35 Duursma *et al.* (1982): 177-201 en 277-288; Beets & Van der Spek (2000). In de laatste studie wordt het noordwaarts gerichte zandtransport op een diepte van 20 meter becijferd op netto 10-40 m^3 per meter per jaar.

36 Duursma *et al.* (1982): 177-201; Van Veen (1950); Van der Spek *et al.* (2002).

37 Bijvoorbeeld: inundatie van de omgeving van de Braakman (1375/1376, 1404), inundatie van Verdronken land van Saeftinge en Verdronken land van Zuid-Beveland (1530, 1532, 1580) en het ontstaan van de Biesbosch na de tweede en derde St. Elisabethsvloed (1421-1434). Voor een overzicht van alle bekende stormvloeden zie Vos *et al.* (2002) en Vos & Zeiler (2008).

de buitendelta's en een meer gestrekte kust. In de buitendelta is een grote hoeveelheid zand opgeslagen. Van hieruit kunnen zandplaten een geheel vormen met het strand, met primaire duinvorming tot gevolg. Omgekeerd kunnen ook eb- of vloedgeulen naar de kust toe bewegen, daar leiden tot stranderosie en kustafslag, zand aan het duin onttrekken en dit naar elders transporteren.

Behalve de Noordzee en de daarin heersende (getij-)stromingen, spelen in het kustgebied van Zuidwest-Nederland ook de rivieren een belangrijke rol. Aan de noordzijde zijn dat de Rijn en de Maas, die vooral via het Haringvliet en de Nieuwe Waterweg en vroeger ook door de Oude Maas afwater(d)en. In het zuiden is dat de Schelde. Oorspronkelijk had deze rivier haar monding tussen Schouwen en Walcheren ter hoogte van de huidige Oosterschelde, maar sinds de Middeleeuwen stroomt zij door de Westerschelde naar zee. Voor de sedimentsamenstelling van het kustgebied zijn vooral de noordelijke rivieren van belang. De gezamenlijke afvoer van de Rijn en de Maas is van een dusdanige omvang, dat zij kans ziet om een belangrijk deel van het zeewater uit de riviermonding weg te duwen. De overgang van zoet naar zout (het zogenaamde *poly-* en *mesohaliene* traject) ligt hier in het mondingsgebied ter hoogte van de duinkust van Voorne en Goeree. Dit overgangsgebied wordt gekenmerkt door een sedimentatiemilieu waarin slibdeeltjes gemakkelijk samenklonteren (*flocculatie*) en bezinken. In het benedenrivierengebied van het Haringvliet en de Oude Maas, zoals dat voor 1970 bestond, kwam dit onder andere tot uiting in de aanwezigheid van slibrijke afzettingen tot dicht bij de duinkust (riet- en biezengorzen op bijvoorbeeld de Plaat van Scheelhoek en de Beer), terwijl in de monding van de Oosterschelde en het voormalige Brouwershavense Gat (Grevelingen) zandige sedimenten overheersten.[38] Dit estuariene sedimentatiemilieu draagt bij aan de aanwezigheid van relatief fijn sediment in het mondingsgebied van het Haringvliet.

3.3 Karakteristiek van de afzonderlijke duingebieden

Walcheren

De duinkust van Walcheren heeft het karakter van een relatief smal lint, dat het voormalige eiland aan de Noordzeezijde omzoomt. Ter hoogte van Westkapelle wordt dit duinlint onderbroken door de Westkappelse Zeedijk. Alleen aan de noordzijde, tussen Oostkapelle en Vrouwenpolder, is het duingebied breder, tot circa 1,5 kilometer. Achter de reliëfrijke duinen bevindt zich een vrij vlak binnenduinlandschap dat op sommige plaatsen een breedte van 500-1000 meter bereikt. Op basis van de geomorfologie en de historische ontwikkeling kunnen op Walcheren en langs de noordelijke Westerscheldemonding van zuid naar noord de volgende deelgebieden worden onderscheiden:

- *Zuidwestelijke duinkust:* Tussen Vlissingen en Westkapelle bevindt zich één smalle duinrichel die plaatselijk meer dan 40 meter hoog is. Alleen tussen Dishoek en Valkenisse is deze duinrichel enigszins verwaaid en hebben de duinen een grotere breedte. Waarschijnlijk zijn de duinen van de zuidwestelijke kust ontstaan door aanstuiving tegen middeleeuwse dijken. Uit de bodemkundige en historische gegevens blijkt dat tot in de elfde eeuw langs de zuidwestkust van Walcheren nog kreken in zee uitmondden. In ieder geval was er in de veertiende en begin vijftiende eeuw nog sprake van inlaagdijken ter hoogte van Dishoek (= Dijkshoek).[39] Hieruit blijkt dat deze duinen zich pas vanaf de Late Middeleeuwen hebben ontwikkeld en zich sindsdien slechts weinig landinwaarts hebben verplaatst. De grote hoogte van dit duinmassief hangt waarschijnlijk samen met het feit dat het instuivende zand steeds door helmaanplant is vastgelegd, waardoor de duinen in de hoogte zijn gegroeid zonder zich landinwaarts uit te breiden.
- *Noordwestelijke kust:* Tussen Westkapelle en Oostkapelle bevindt zich een smal duingebied, dat aan de achterzijde wordt begrensd door een vrij brede, vlakke binnenduinrandzone. Tussen Domburg en Oostkapelle is deze grotendeels begroeid met bos. Westelijk van Domburg heeft deze zone landschappelijk een veel meer open karakter. Waarschijnlijk heeft de huidige noordwestelijke kust zich direct achter de pre-Romeinse strandwallen ontwikkeld. Restanten van deze strandwallen zijn ter hoogte Westkapelle in de ondergrond van het huidige Walcheren aangetroffen.[40] Maar vooral de vondst in 1647 van het Romeinse heiligdom gewijd aan de godin Nehalennia, op het strand voor Domburg, wijst in deze richting. Waarschijnlijk lag dit heiligdom op de strandwallen.[41] De ondergrond van het huidige duingebied bestaat helemaal uit mariene sedimenten die na de Romeinse tijd zijn afgezet. Dit blijkt het duidelijkst uit de kleilagen die tot voor kort op veel plaatsen langs het strand van Domburg en Oostkapelle bij laag water droogvielen.[42] De huidige duinen zijn dus waarschijnlijk ontstaan door verwaaiing en verspoeling van zand vanuit de strandwallen. Vanaf de Middeleeuwen tot in de tegenwoordige tijd is de noordwestelijke kust sterk geërodeerd en afgeslagen. De huidige duinkust is dus slechts een schamel restant van een oorspronkelijk veel bredere kust. In de loop van de tijd is deze afslag van zuidwest naar noordoost langs deze kust opgeschoven. Al in 1432 zijn de duinen ter hoogte van Westkapelle zodanig afgenomen dat de bevolking vraagt om de aanleg van *'een cleen dijcxkijn'* en in 1458 moet worden overgegaan tot de verplaatsing van de kerk en een aantal huizen.[43] Uit gegevens over de omvang van de kustafslag die door de Centrale Directie van Walcheren in de achttiende eeuw werden verzameld blijkt dat de afslag westelijk van Domburg en ter hoogte van deze stad in de eerste helft van deze eeuw veel sterker was dan in de jaren 1770-1810. In deze laatste periode was de afslag ter hoogte van Oostkapelle juist sterker (zie figuur 3).
- *Duinen van Oranjezon:* Tussen Oostkapelle en Vrouwenpolder bevindt zich een relatief breed duingebied dat bestaat uit een aantal hoge duinmassieven met daartussen uitgestoven valleien en afgesnoerde voormalige strandvlakten. Deze duinmassieven sluiten niet direct aan op de massieven van de noordwestelijke kust. Beide complexen worden ter hoogte van Oostkapelle van elkaar gescheiden door een relatief vlak binnenduingebied. Dit gebied, op kaarten ook wel aangeduid als de vronen van

38 Duursma *et al.* (1982): 177-201 en 277-288.

39 Bennema & Van der Meer (1952); Vlam (1942): 42-43; Henderikx (1996b): 31-33. In de jaren 1396-1397 en 1403-1404 is er sprake van aanleg en onderhoud van (inlaag)dijken ter hoogte van Dishoek. Zie ook ZA-CdB: nr. 149, pagina 96. In 1914 werden op het strand van Dishoek beneden de hoogwaterlijn de restanten van een dijk gevonden met grote hoeveelheden scherven die waarschijnlijk afkomstig waren uit de vijftiende en zestiende eeuw.

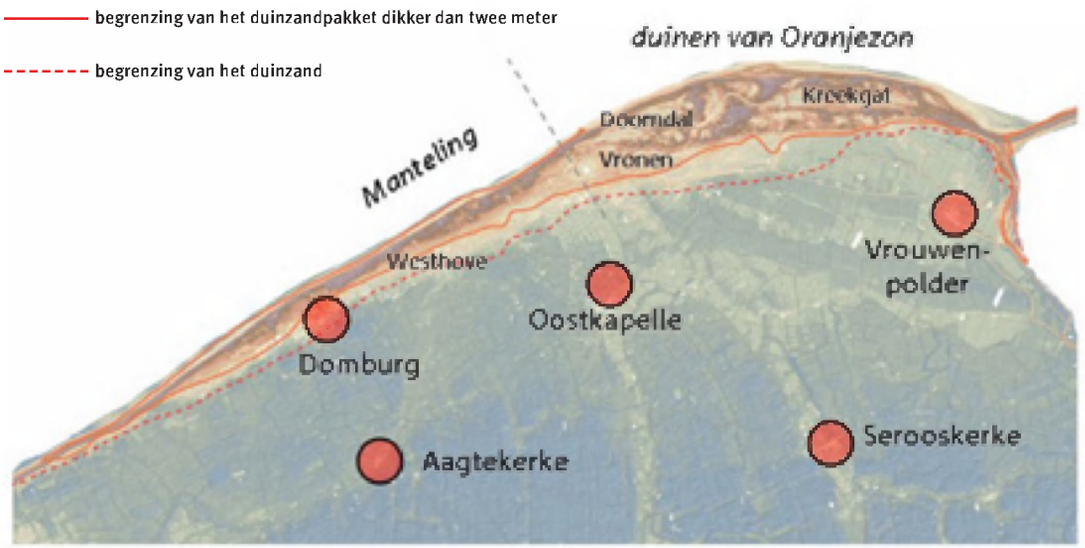
40 Van Rummelen (1972).

41 Hondius-Crone (1955).

42 Van Rummelen (1972). De betreffende kleilagen zijn tegenwoordig nog maar op enkele plaatsen zichtbaar omdat regelmatig nieuw zand wordt opgespoten in de kader van de kustverdediging (zogenaamde strandsuppleties).

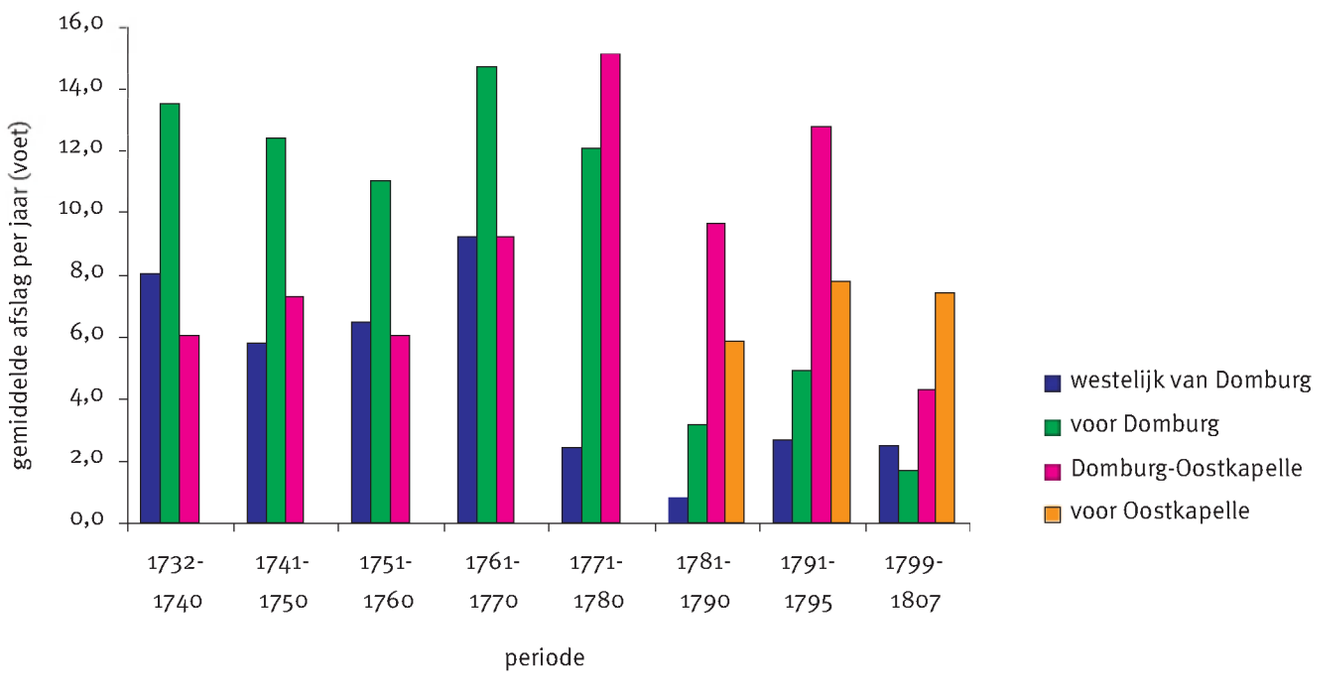
43 De Klerk (1996).

Figuur 2. Overzicht van het duingebied van noordelijk Walcheren.



Figuur 3. Kustafslag langs de noordwestkust van Walcheren tussen 1730 en 1810.

Bron: ZA-OAW, inv. nrs. 214 en 978. Het betreft hier twee overzichtsstaten, die onderling enkele verschillen vertonen voor de periode vóór 1770. Deze zijn waarschijnlijk bij het overschrijven ontstaan. Steekproefsgewijze vergelijking van de gegevens met de oorspronkelijke vermeldingen in de notulen van de Staten van Walcheren leert, dat de oudste (inv. nr. 241) voor de periode vóór 1770 het meest betrouwbaar is. Deze is voor die periode dan ook aangehouden. Voor de periode ná 1770 is de staat van inv. nr. 978 aangehouden.



Oostkapelle, is deels bebost. Het duingebied van Oranjezon is duidelijk jonger dan de noordwestelijke duinen. Het polderland tussen Oostkapelle en Vrouwenpolder is vanaf de twaalfde tot de veertiende eeuw bedijkt. Tot het midden van de zestiende eeuw hadden grote delen van het huidige duingebied nog het karakter van groen strand.[44] In de loop van de zestiende en het begin zeventiende eeuw ontwikkelde zich vóór de huidige Beekshoekpolder een zeereep en ontstonden aan de westzijde primaire duintjes op de brede strandvlakte. In de achttiende en negentiende eeuw verbreedden de duinen zich en breidden deze zich ook oostwaarts uit. Daarbij werden verschillende strandvlakten afgesnoerd die nu nog steeds herkenbaar zijn. In deze strandvlakten is in de jaren twintig van de vorige eeuw een waterleidingkanaal gegraven. In de jaren 1990-2005 zijn gedeelten van dit kanaal weer gedempt in het kader van herstelprojecten voor duinvalleien (Kreekgatvallei, Doorndal). Als gevolg van deze en andere ingrepen is de oorspronkelijke morfologie

44 De Waard (1912). Blijkens een beschrijving uit 1546 houden de duinen noordoostelijk van Oostkapelle op. Het meer oostelijk gelegen gebied werd toen omschreven als: *'dat groete scoor ofte scaperie, die tiegensover tlandt van Schouwen leijt'*. Vanaf dit schor tot aan Vrouwenpolder is er sprake van *'eenen rechten dijck'*.

van dit duingebied ingrijpend gewijzigd.[45] Sinds de sluiting van het Veerse Gat (1961) is er sprake van een kust- en duinontwikkeling, waarbij de duinen van Oranjezon aaneen groeien met de Veerse Dam, die zich op zijn beurt weer samenvoegt met de Kamperlandse Duintjes op Noord-Beveland. Hierdoor ontstaat geleidelijk één aaneengesloten duingebied langs de zuidelijke Oosterscheldemonding.

Schouwen

Het duingebied van Schouwen is relatief breed (> 4 kilometer) en heeft een duidelijke oriëntatie van zuidwest naar noordoost. Het valt uiteen in een vlak binnenduingebied en reliëfrijke buitenduinen. Aan de westzijde wordt de ondergrond gevormd door oude strandwallen. Aan de oostzijde bevinden zich klei- en veenlagen in de ondergrond. Op basis van de geomorfologie en de historische ontwikkeling kunnen vier deelgebieden worden onderscheiden.

- *Binnenduinen:* Het betreft hier een relatief vlak gebied, dat aan de landzijde tussen Renesse en Haamstede een hoogte bereikt van 5-7 meter +NAP en vandaar in noordwestelijke richting afhelt naar circa 3 meter +NAP. Het is deels begroeid met bos en deels met grasland. Belangrijke gedeelten hebben de status van natuurgebied (Vroongronden). In dit gebied bevindt zich ook een groot aantal campings en complexen met recreatiewoningen. Dit binnenduinlandschap is al in de Vroege Middeleeuwen ontstaan en waarschijnlijk al in een vroeg stadium in cultuur gebracht. Op de geschiedenis en de ontwikkeling van dit gebied wordt in hoofdstuk 13 uitgebreid ingegaan.
- *Westelijk duingebied:* Een uitgestrekt aaneengesloten duingebied dat wordt gevormd door twee boogvormige duinmassieven, met daartussen een relatief laag, vlak gebied. Het meest landinwaarts gelegen massief is ontstaan uit een golf verstuivend duinzand, die waarschijnlijk in de negende eeuw in de zeereep in beweging is gekomen. In de eeuwen daarna is deze in omvang toegenomen en heeft daarbij een groot deel van het toenmalige cultuurlandschap bedolven, om uiteindelijk in de dertiende eeuw ten westen van Haamstede tot stilstand te komen.[46] Het natuurgebied van het Zeepe omvat het duinlandschap dat na passage van deze zandgolf is overgebleven. Het meer westelijk gelegen duinmassief van de Meeuwenduinen en de Boswachterij Westerschouwen is op een vergelijkbare manier ontstaan tussen de zeventiende tot de negentiende eeuw. Het is in de eerste helft van de twintigste eeuw grotendeels vastgelegd door helmaanplant en bosaanleg. Een gedeelte van het gebied is al voor de Tweede Wereldoorlog als stuifreservaat aangewezen en als zodanig in stand gehouden. Sinds de jaren tachtig van de vorige eeuw worden de duinen niet meer vastgelegd. Onder invloed hiervan hebben zich, vooral in de Meeuwenduinen en het westelijk deel van het Zeepe, over aanzienlijke delen duinvormen kunnen handhaven, die worden gekenmerkt door een grote mate van dynamiek.
- *Verklikkerduinen:* Het gaat hier om een zeer reliëfrijk gebied dat grotendeels is begroeid met duinstruweel. Ter hoogte van de Verklikkerduinen slaat de duinkust van Schouwen om van een erosiekust in een aangroeikust. Aan de zuidzijde, in de monding van de Oosterschelde, overheerst afslag. Meer naar het noorden is in de laatste decennia sprake van een sterke aangroei. Hier doet zich primaire duinvorming voor die leidt tot het afsnoeren van strandvlakten. Hier ontwikkelen zich primaire duinvalleien van verschillende ouderdom. Dit proces is op dit moment nog steeds gaande. De kern van de huidige Verklikkerduinen is ontstaan in de zeventiende en achttiende eeuw, toen een aanzienlijk deel van het daar aanwezige binnenduinlandschap met een dikke laag duinzand is bedekt. Grote gedeelten van dit gebied waren tot in de jaren dertig van de vorige eeuw nog vrijwel onbegroeid en grotendeels stuivend. Het gebied is daarna met helmbeplantingen vastgelegd en vervolgens met struweel begroeid geraakt.
- *Noordelijke duinkust:* Aan de noordzijde van Schouwen worden de binnenduinen aan de zeezijde door slechts één smalle duinenrij begrensd. Deze duinenrij strekt zich uit tot aan de Brouwersdam, die sinds 1971 het Brouwershavense Gat (Grevelingen) afsluit. Het duin begrenst daar de Zoeten en Zouten Haard. Dit gebied is in de zestiende eeuw ontstaan na de aanleg van een inlaagdijk. In de zeventiende en achttiende eeuw kostte het buitengewoon veel moeite om de duinen hier in stand te houden. Vooral de Zouten Haard is daarbij regelmatig geïnundeerd.[47]

Goeree

De duinen van Goeree bestaan uit een binnenduingebied en de ruimtelijk daarvan grotendeels gescheiden reliëfrijke buitenduinen. Tussen beide deelgebieden bevinden zich enkele kleipolders, waarvan de oudste zijn ingedijkt tussen 1357 en 1492.[48] Deze opvallende configuratie hangt samen met het ontstaan van de Haringvlietmonding in de tweede helft van de Middeleeuwen. Het zeegat tussen Goeree en het huidige Voorne heeft zich toen belangrijk verwijd en landinwaarts uitgebouwd. Aan het einde van de dertiende eeuw had het getij het huidige West-Brabant al bereikt en moeten er al diepe geulen zijn uitgesleten.[49] Op Voorne zijn in deze fase belangrijke geulen ontstaan, die het nieuwe zeegat 'binnendoor' in verbinding brachten met de Maasmonding.[50] Na de St. Elisabethsvloeden (1421-1424) inundeerde de Grote Waard en kwam een verbinding met de grote rivieren tot stand. Hierdoor ontstond het Haringvliet dat zich ontwikkelde tot de belangrijkste afvoer van de Rijn en de Maas. Daardoor kwamen er grote hoeveelheid sediment beschikbaar in het zeegat tussen Goeree en Voorne. In de zich verwijdende Haringvlietmonding ontstond in de Middeleeuwen waarschijnlijk een zeewaarts uitwaaierende ebstroom, die scharnierde ten opzichte van de oude middeleeuwse kern van Goeree. In dit scharniergebied werd zand en slib afgezet en ontstonden aan de zeezijde van de reeds eerder afgezette binnenduinen nieuwe polders en later de zeeduinen.[51] Op basis van de historische ontwikkeling en de geomorfologie kunnen de volgende deelgebieden worden onderscheiden:

- *Binnenduinen:* Een groot deel van de binnenduinen bestaat uit een cultuurlandschap dat grote overeenkomst vertoont met het binnenduinlandschap van Schouwen. Het is verdeeld in kleine

45 Tijdens en na de Tweede Wereldoorlog zijn in het duingebied Oranjezon ontsluitingswegen aangelegd. In 1953 overstroomde het westelijk deel van Oranjezon tijdens de februariramp. Het gebied was toen nog waterwingebied en de inundatie heeft geleid tot ingrijpende werkzaamheden. Ook in de jaren tachtig van de vorige eeuw zijn delen van het duingebied van Oranjezon vergraven ten behoeve van kustverdedigingswerken.

46 Beekman (2007): 45-65.

47 Beekman (2007): 190.

48 Hoving (1992a en b): Het Oude Nieuwland is bedijkt in 1357, Nieuwenoord in 1367 en Het West Nieuwland in 1492.

49 Leenders (1989): 292-300 en Leenders (2004): figuur 5. In de periode 1285-1424 breidde de zee haar invloed in westelijk Noord-Brabant geleidelijk uit. De St. Elisabethsvloed en het ontstaan van de Biesbosch (1421-1424) moeten dus meer beschouwd worden als het sluitstuk van een erosieve ontwikkeling dan als een begin.

50 Klok (1939): 137 e.v.

51 Hageman (1964): 37-39.

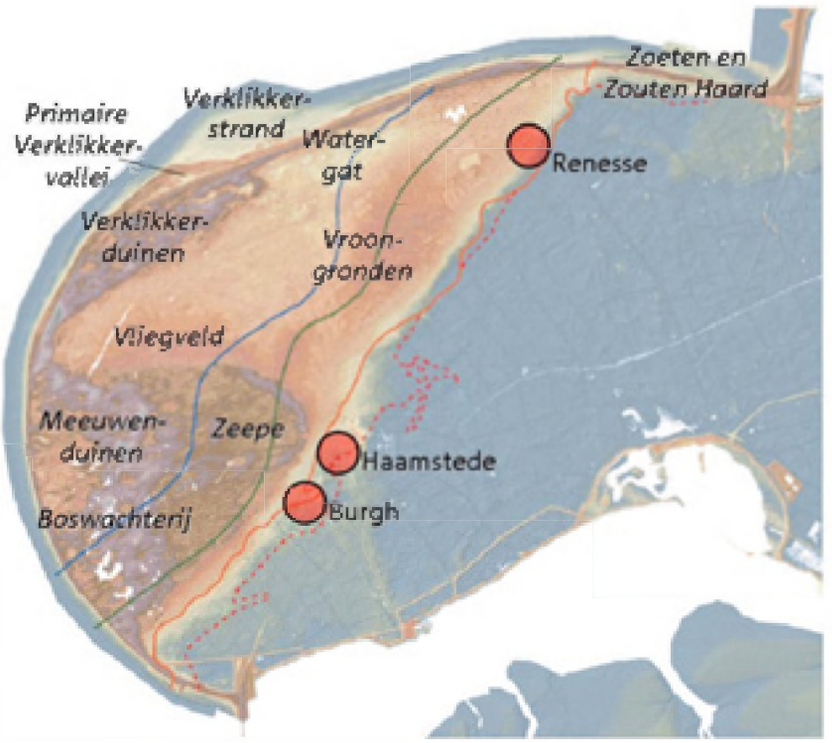
Figuur 4. Overzicht van het duingebied van Schouwen.

Landwaartse begrenzing van het duinzandpakket dikker dan twee meter

Landwaartse begrenzing van het duinzand

Zeewaartse begrenzing van de kleiafzettingen in de ondergrond

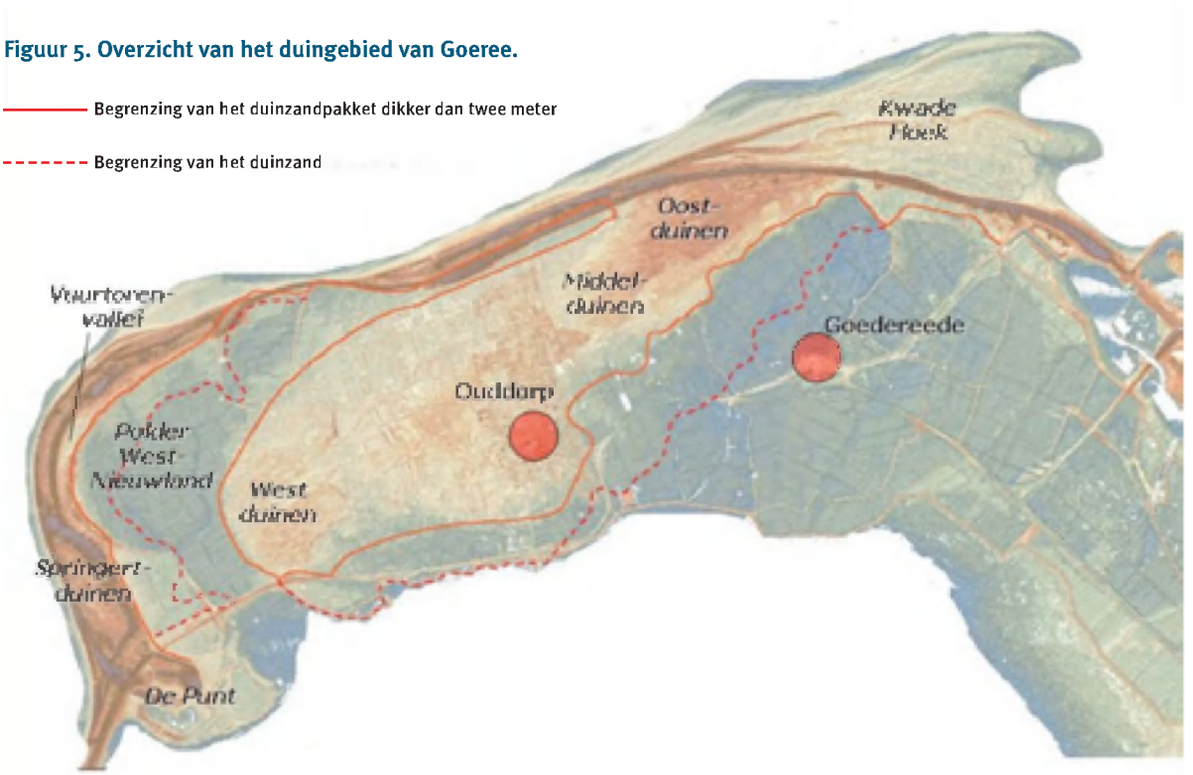
Zeewaartse begrenzing van de veenafzettingen in de ondergrond



Figuur 5. Overzicht van het duingebied van Goeree.

Begrenzing van het duinzandpakket dikker dan twee meter

Begrenzing van het duinzand



percelen en de afzonderlijke percelen zijn omgeven met zandwallen die deels beplant zijn. Dit gedeelte van het binnenduinlandschap is nu bebouwd met woningen en bedrijfsgebouwen en er is ook een groot aantal verblijfsrecreatiecomplexen aanwezig. Belangrijke gedeelten zijn ook nog in gebruik voor landbouw. Kenmerkend voor Goeree is de aanwezigheid van twee meer reliëfrijke binnenduingebieden die - voor zover bekend - nooit in cultuur zijn geweest: De Westduinen en de Middel- en Oostduinen. De geschiedenis en het gebruik van deze binnenduingebieden wordt in de hoofdstukken 14 en 15 uitgebreid besproken.

- *Zuidwestelijke buitenduinen:* Het gaat hier om een reliëfrijk duinlandschap dat een sterke kromming vertoont. In aanleg bestaat het uit een aantal min of meer parallel verlopende duinruggen, met daartussen en daarlangs lage gedeelten. De zuidwestelijke buitenduinen hebben zich min of meer tegelijkertijd ontwikkeld met de achterliggende polders. Bij de bedijking van de polder Het West Nieuwland (1492) is bijvoorbeeld een strook grond buiten de bedijking gebleven, die vanwege duinvorming onverpachtbaar was (de zogenaamde Omloop). Deze strook werd eerst aan een particulier in pacht gegeven en later aan de ingelanden van de polder, met het doel door helmbeplanting of dijkage overstuiving van het cultuurland te voorkomen en land aan te winnen. Later is deze pacht omgezet in eeuwigdurende erfpacht.[52] Een belangrijk deel van het oorspronkelijke reliëf van de zuidwestelijke duinen is sterk aangetast, omdat grote duingedeelten sinds hun ontstaan zijn weggeslagen en lage gedeelten zijn opgevuld in het kader van duinverzwaringen. In de negentiende eeuw was in dit gebied sprake van de Zuider- en Noordergorzen (zie paragraaf 15.4). Deze valleien zijn sindsdien sterk veranderd en deels ook onder het zand verdwenen. De huidige Westhoofd- of Vuurtorenvallei is een restant van het Zuidergors.
- *Kwade Hoek:* De Kwade Hoek is een van de weinige kustgebieden in Zuidwest-Nederland waar nog sprake is van een min of meer natuurlijke sluftervlakte, waar strand en duinen direct grenzen aan kleiige schorsystemen. De duinruggen zijn aan de westzijde vastgehecht aan het vaste land van Goeree en waaieren vandaar in noordoostelijke richting uit. Aan de noordoostzijde heeft de zee bij hoge waterstanden nog vrije toegang tot de schorren en strandvlakten. Dit duin- en schorsysteem heeft zich in de laatste anderhalve eeuw sterk uitgebreid. Op de topografische kaart van 1860 bevindt zich ter plekke van de Kwade Hoek nog een diepe geul. Op de kaart van 1913 is sprake van een strand van circa een kilometer breed. Rond 1920 heeft de Kwade Hoek nog grotendeels het karakter van een 'groen strand' en twintig jaar later komen er biestarwegras- en helmduintjes voor.[53] Tegenwoordig bestaat het gebied aan de westzijde grotendeels uit een gefixeerd duin dat begroeid is met struweel en ruigte. Aan de oost- en noordoostzijde heeft het gebied nog een sterk pionierkarakter en het breidt zich daar ook nog steeds uit.

Voorne

Op Voorne omzoomt een brede duinkust de westzijde van het voormalige eiland. Aan de zuidwestzijde varieert de breedte van de duinen van 0,5 tot 1 kilometer; langs de noordwestkust bedraagt zij plaatselijk meer dan 2 kilometer. In vergelijking met Schouwen en Walcheren zijn de duinen van Voorne niet hoog. De meeste toppen zijn lager dan 15 meter. Het ontstaan van deze duinkust hangt sterk samen met de ontwikkeling van de Haringvlietmonding (zie hierboven bij Goeree). Tot in de Late Middeleeuwen stroomden grote kreken vanuit het huidige polderland dwars door de duinen naar zee. Deze kreken, de Strype en de Goote, werden in de veertiende en vijftiende eeuw geleidelijk afgedamd en bedijkt, maar de zee heeft in duinstrook nog lang toegang gehad tot de mondingsgebieden.[54] De Gootemonding stoof pas in het begin van de zeventiende eeuw geheel dicht, waarna langs de zuidwestkust een aaneengesloten duinenrij kon ontstaan. Aan de noordwestkust, in het mondingsgebied van de Strype, spoelde in 1682 nog een dijk weg, waardoor de achterliggende gebieden van het Windgat en de Stuifakker konden inunderen.[55] In het duingebied van Voorne was altijd sprake van een landinwaarts transport van duinzand. Daarbij speelden zowel de overstromingen in de min of meer open kreekmondingen een rol, als de overheersende westelijke windrichting. Diverse historische bronnen documenteren de voortdurende overstuiving met zand.[56] Onder invloed hiervan heeft zich aan de landzijde van de duinen een breed en vlak binnenduingebied ontwikkeld, waarbij oud cultuurland en diverse oude dijken zijn overstoven. Grootschalige parabool- of loopduincomplexen, zoals die bekend zijn van Schouwen en Walcheren, komen op Voorne niet voor. Aan de hand van de historische ontwikkeling en de geomorfologie kunnen de volgende deelgebieden worden onderscheiden.

- *Zuidwestelijke duinkust:* De zuidwestelijke duinkust van Voorne wordt gevormd door een aaneengesloten reliëfrijk massief. De valleien en lage streep- en paraboolduinen in dit massief hebben een sterke oriëntatie van zuidwest naar noordoost. In dit gebied bevindt zich ook het duinmeer van het Quackjeswater. Waarschijnlijk ontstond dit in de achttiende eeuw door afsnoering van een strandvlakte, die mogelijk vooraf werd gegaan door verstuiving van een ouder duin.[57] Oorspronkelijk werd dit kustgedeelte doorsneden door de Goote, een kreek die hier in de Haringvlietmonding uitkwam. Reeds in 1415 verleende graaf Jan van Beieren toestemming de kreek gedeeltelijk af te dammen door de aanleg van een grote dijk tussen de polders Naters en Nieuw Helvoet.[58] Maar in 1565 werd de dijk van de St. Annapolder ten zuiden van Rockanje nog als zeedijk onderhouden. Het duurde tot het begin van de zeventiende eeuw voordat de Gootemonding ter hoogte van de duinkust geheel was dichtgestoven en de zuidwestelijke duinkust zich definitief kon sluiten. Hierdoor werd een strandvlakte van de zee afgesloten en ontstond het Schapengors. Vanaf het midden van de negentiende eeuw trad een belangrijke verdieping op van de geul voor de zuidwestkust van Voorne, waardoor deze landwaarts opschoof. Onder invloed hiervan is de duinvoet sindsdien honderden meters teruggeschreden.[59] Deze kustafslag leidde waarschijnlijk

52 Teixeira de Mattos (1941b) en Hoving (1992a). Zie ook Fruin (1876): 308. In 1565 is nog sprake van een west*dijk*, waaraan kosten gemaakt worden voor het planten van helm en riet om stuivend zand vast te leggen.

53 Weevers (1921, 1940).

54 Klok (1939); Van der Graaf (1990).

55 Van Alkemade & Van der Schelling (1729) dl I, 157.

56 Zie onder andere Klok (1939); Bakker *et al.* (1979a) en Van der Graaf (1990). In 1565 wordt de situatie ter plaatse van het Windgat als volgt omschreven (Fruin, 1876): *'Wij commissarissen hebben gesien dat de duynen hier van den anderen gescheyden zijn, twelck genomt werd twintgat, dairdeur de Noirtzeede op eenen storm can commen (alst dickwijls ghebeurt) tot an den dijck van tStuyffacker; hebben oick gesien den dijck an de zijde van Rockangien tot diverssche plaetsen mitten zande overloopen, dairdeur de landen binnen sdijcx zeer beschaedicht werden.'*

57 Bakker *et al.* (1979b).

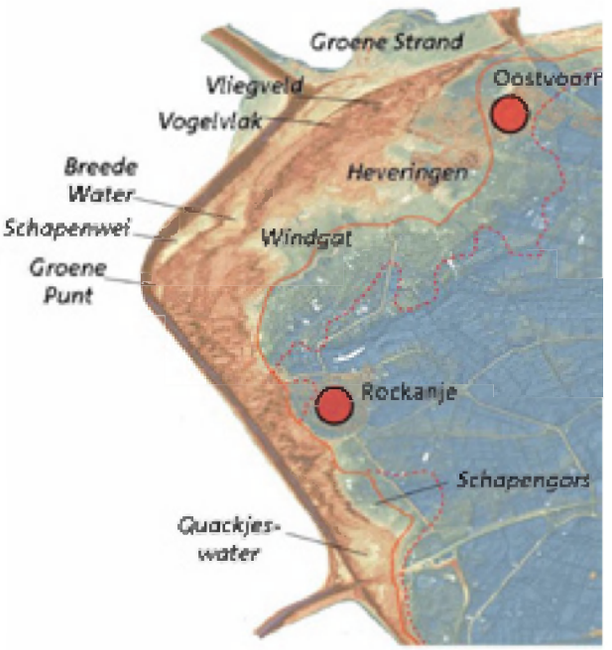
58 Klok (1939).

59 Bakker *et al.* (1979b); Van Driel (1959).

Figuur 6. Overzicht van het duingebied van Voorne.

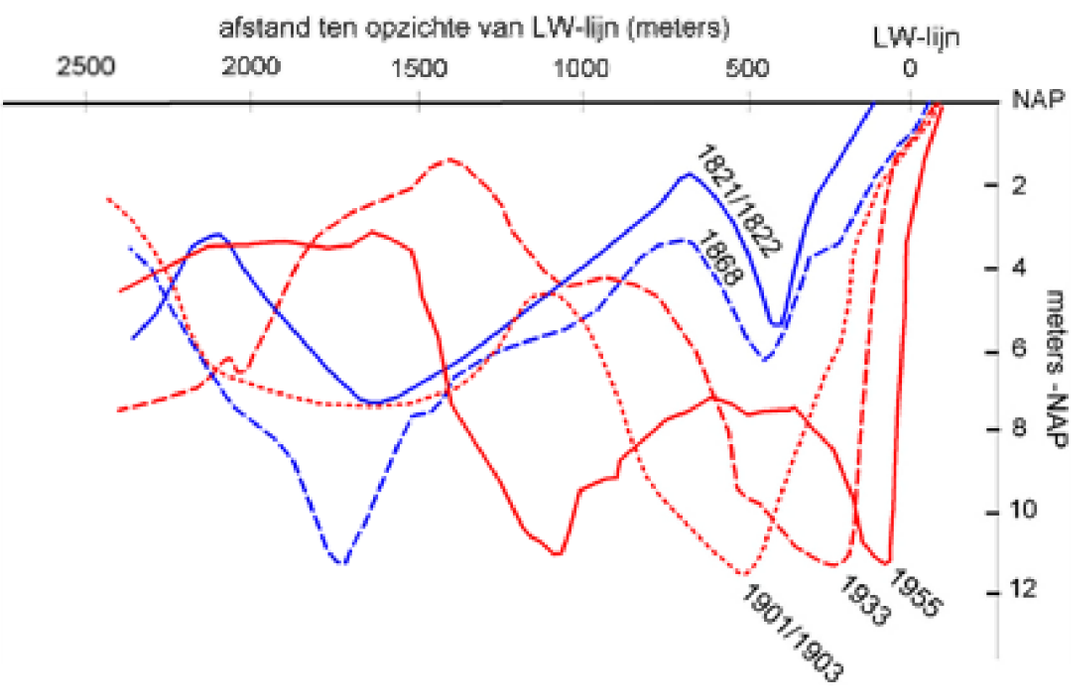
Landwaartse begrenzing van het duinzandpakket dikker dan twee meter

Landwaartse begrenzing van het duinzand



Figuur 7. Ontwikkeling van stroomgeulen voor de zuidwestkust van Voorne ter hoogte van Rockanje in de negentiende en twintigste eeuw.

Weergegeven zijn de profielen, in meters ten opzichte van NAP, met de laagwaterlijn langs het strand van Voorne als nulpunt. De negentiende-eeuwse profielen zijn blauw, de twintigste-eeuwse rood getekend. Duidelijk is te zien hoe de geulen sinds de tweede helft van de negentiende eeuw zijn verdiept en naar de kust zijn opgeschoven. (bron: Van Driel, 1959).



tot klifvorming. Dit verklaart ook de aanwezigheid van grootschalige verstuivingen vanuit de zeereep in de eerste helft van de twintigste eeuw (zie figuur 7). Dit kusttraject bleef onderhevig aan erosie, hetgeen ingrijpende maatregelen noodzakelijk maakte. In de jaren zeventig en tachtig van de vorige eeuw vonden gefaseerd twee duinverzwaringen plaats.[60] Als gevolg daarvan scheidt een massieve kunstmatige zeereep hier nu het duingebied van de zee.

- *Noordwestelijke duinkust:* Het noordwestelijke duingebied van Voorne is veel breder dan het zuidwestelijke. Het heeft ook een andere geomorfologische opbouw. Het bestaat aan de zeezijde uit een aantal min of meer parallel verlopende duinruggen (voormalige zeerepen) met daartussen grote primaire valleien (Vliegveldvallei, Vogelvlak, Schapenwei, Groene Punt) en het duinmeer van het Breede Water. Dit landschap is het resultaat van een sterke zeewaartse uitbouw van de noordwestelijke kust vanaf het einde van de negentiende eeuw. De vlakten en het Breede Water zijn de restanten van voormalige strandvlakten die met tussenpozen van enkele decennia door primaire duinvorming van de zee werden afgesnoerd.[61] Pas na de Tweede Wereldoorlog kreeg de huidige zeereep een min of meer definitieve vorm. In de jaren vijftig van de vorige eeuw werden de meest zeewaarts gelegen valleien (de Groene Punt en de Schapenwei) nog een aantal malen met zout water overspoeld. Later deed zich ter hoogte van de Groene Punt een sterke afslag voor (tot circa 20 meter per jaar). In de jaren zeventig en tachtig moest daarom ook hier een ingrijpende duinverzwaring plaatsvinden. Anders dan langs de zuidwestkust vond de duinverzwaring hier buitenwaarts plaats. Een belangrijk deel van de duinvalleien langs de noordwestkust konden daardoor worden gespaard.[62]
- *Binnenduingebied:* Vooral aan de noordwestzijde en ter hoogte van de voormalige monding van de Goote reikt het duinzand ver landinwaarts (zie figuur 6). Dit is een gevolg van de grootschalige verplaatsing van strand- en duinzand door overstromingen en verstuivingen vanaf de Middeleeuwen. Grote delen van dit binnenduingebied zijn in de negentiende en twintigste eeuw bebost, in cultuur gebracht en gedeeltelijk ook bebouwd. Anders dan op Schouwen en Goeree is de landwaartse begrenzing van de binnenduinen in het hedendaagse landschap dan ook moeilijk te herkennen. Grenzend aan de reliëfrijke duinen, in het gebied van de Heveringen nabij Oostvoorne, komen nog enkele restanten voor van de oude duingraslandcomplexen. Deze hadden tot in de achttiende eeuw een veel grotere omvang. In de hoofdstukken 14 en 15 wordt uitgebreid ingegaan op de ontwikkeling van dit gebied.
- *Groene Strand en Oostvoornse Meer:* Min of meer vergelijkbaar met de ontwikkeling aan de noordzijde van Goeree ontstond in het begin van de twintigste eeuw in het Brielse Gat, ter hoogte van Oostvoorne, een strandhaak. In de luwte hiervan kon zich vervolgens een strandvlakte ontwikkelen (Groene Strand van Oostvoorne). Deze ontwikkeling werd al in de jaren vijftig van de vorige eeuw sterk geremd door de afsluiting van het Brielse Gat (1950) en in 1966 definitief beëindigd door de afdamming van het Oostvoornse Meer.[63] Het Groene Strand viel daardoor permanent droog. Het kan in dat opzicht vergeleken worden met de drooggevallen gronden in het Veerse Meer en de Grevelingen. Hydrologisch is er een belangrijk verschil; grote delen van het Groene Strand worden beïnvloed door grondwater dat vanuit de aangrenzende duinen van Voorne toestroomt. Op de drooggevallen gronden aan de noordzijde van het Oostvoornse Meer gebeurt dit niet. Deze worden hydrologisch beïnvloed door een vergelijkbare grondwaterstroom vanuit de aangrenzende Maasvlakte die tot een hoogte van ruim 5 meter +NAP is opgespoten.

60 Veenbaas *et al.* (1989).

61 Van der Maarel & Westhoff (1964); Adriani & Van der Maarel (1968); Bakker *et al.* (1979b).

62 Veenbaas *et al.* (1989).

63 Adriani & Van der Maarel (1968); Terwindt (1964).

B Geobotanische verkenningen

4 Oriëntatie op floristische overeenkomsten en verschillen

4.1 Inleiding, materiaal en methoden

In dit deel van deze studie wordt de variatie in plantengroei van de duinen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden besproken. Deze wordt op drie niveaus behandeld. Dit hoofdstuk (hoofdstuk 4) verkent globaal de floristische overeenkomsten en verschillen op eilandniveau. In de hoofdstukken 5 tot en met 9 wordt ingegaan op de plantensociologische aspecten en op de mate van verwantschap van de plantengemeenschappen op de verschillende eilanden. In hoofdstuk 10 ten slotte worden de verspreidingspatronen van een aantal afzonderlijke soorten behandeld en de genetische verwantschap van de verschillende populaties van twee schraallandsoorten, *Briza media* en *Anacamptis morio*.

Een beschrijving van de floristische overeenkomsten en verschillen van de duingebieden van Walcheren, Schouwen, Goeree en Voorne is het meest compleet als deze plaats vindt aan de hand van volledige inventarislijsten van alle wilde planten die ooit in deze gebieden zijn gevonden. Dergelijke floristische totaallijsten ontbreken en kunnen ook niet gemakkelijk worden gemaakt. In de loop der jaren zijn vooral van Voorne, Goeree en Schouwen verschillende floristische overzichtslijsten gepubliceerd. Deze lijsten zijn echter op zeer uiteenlopende tijdstippen en onafhankelijk van elkaar door verschillende auteurs opgesteld.[64] Zij kunnen daarom niet zonder meer met elkaar vergeleken worden. Als op basis van gepubliceerde en recent verzamelde floragegevens nieuwe floristische overzichtslijsten worden gemaakt, doet zich een ander probleem voor; de meeste floristische gegevens zijn beschikbaar op basis van zogenaamde uurhokken (25 km^2) of kilometerhokken (1 km^2). In deze rasteroverzichten wordt geen rekening gehouden met de natuurlijke grenzen van het duingebied. Er valt dus vaak niet uit op te maken welke soorten in of net buiten het duingebied zijn gevonden. Vooral de status van algemenere soorten op de floristische totaallijsten is dan met onzekerheden omgeven en kan bij vergelijkingen aanleiding geven tot verkeerde interpretaties. Omdat er gezocht wordt naar kenmerkende verschillen in de florasamenstelling van de duingebieden, is de hierna volgende floristische verkenning uitgevoerd met een beperkte groep karakteristieke duinplanten die niet algemeen voorkomen. Daarbij is uitgegaan van de soorten die vermeld staan op de Rode Lijsten van bedreigde en kwetsbare vaatplanten. Deze zogenaamde Rode Lijstsoorten hebben het voordeel dat zij een grote indicatiewaarde hebben, waardoor ook inzicht kan worden verkregen in de ecologische achtergronden van het voorkomen of juist ontbreken van soorten.

De eerste (voorlopige) Rode Lijst van verdwenen en bedreigde planten is gepubliceerd in 1990.[65] Deze lijst ging uit van zogenaamde uurhokken (25 km^2) en had zeldzaamheid als belangrijkste ingang. De tweede en nu geldende Rode Lijst is gepubliceerd in 2000 en gaat uit van verspreidingsgegevens op basis van kilometerhokken.[66] Deze lijst hanteert de trend in de voor- of achteruitgang als belangrijkste selectiecriterium. In de oriënterende verkenning van dit hoofdstuk is uitgegaan van alle soorten die op een van beide lijsten voorkomen. Op basis van de driedelige Atlas van de Nederlandse Flora is een lijst samengesteld van Rode Lijstsoorten waarvan met zekerheid mag worden aangenomen dat deze ooit in de duinen van Zuidwest-Nederland zijn gevonden.[67] Als hierbij vragen of twijfels opdoken over het voorkomen van een soort in een gebied, is geprobeerd hierover meer zekerheid te krijgen in lokale en regionale bronnen.[68] Voor de recente tijd is gebruik gemaakt van inventarisatiegegevens van FLORON, van gegevens van regionaal actieve floristen en van eigen waarnemingen uit de periode 1975-2005. Met behulp van deze bronnen is uiteindelijk een overzichtslijst gemaakt van alle Rode Lijstsoorten die ooit in de duingebieden van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden zijn gevonden. Daarbij is ook aangegeven welke soorten nu nog voorkomen en welke zijn verdwenen.

Om de samenstelling en de ontwikkeling van de duinflora in de verschillende deelgebieden ecologisch te kunnen interpreteren is ook het relatieve aandeel van de verschillende ecologische plantengroepen berekend.[69] Om zo duidelijk mogelijk uitspraken te kunnen doen over de ecologische betekenis van de verspreidingspatronen, moet daarbij de voorkeur worden gegeven aan een indeling waarbij iedere soort in slechts één ecologische groep voorkomt. Daarom is gebruik gemaakt van de indeling van Arnolds en van der Maarel.[70] Deze indeling is op een aantal punten verouderd, maar nog goed bruikbaar voor een oriënterende floristische vergelijking van de vier duincomplexen van het studiegebied. Voor de overzichtelijkheid en om de indeling toepasbaar te maken voor een duinvergelijking zijn de deelgroepen wel op een andere wijze geordend dan in de oorspronkelijke indeling (zie tabel 1).

4.2 Aanwezigheid van Rode Lijstsoorten

Sinds de eerste helft van de negentiende eeuw zijn in de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden in totaal 154 soorten hogere planten gevonden die voorkomen op een van beide Rode Lijsten. Hiervan zijn er inmiddels 45 weer verdwenen. Voor het merendeel gaat het daarbij om soorten die slechts in een of twee duingebieden voorkwamen.

Voorne blijkt aanmerkelijk rijker aan Rode Lijstsoorten dan de overige eilanden. In de duingebieden van Walcheren, Schouwen en Goeree zijn ongeveer evenveel Rode Lijstsoorten aangetroffen (87-95 soorten), maar op Voorne ligt dit aantal een derde tot de helft hoger (130 soorten). Deze grotere soortenrijkdom doet zich voor over een breed ecologisch spectrum (waterplanten, droge graslanden, natte schraallanden en pioniermilieus en bosplanten). Ook blijkt in alle duingebieden circa 55-60% van de aangetrof-

64 Zie onder andere Weevers (1921, 1940); Adriani & van der Maarel (1968); De Boer (1981); Boeken *et al.* (1980); Boeken (1983); Van der Linden & Oosterhoud (1983); Spoormakers (1987); Van der Laan (1990).

65 Weeda *et al.* (1990).

66 Van der Meijden *et al.* (2000).

67 Mennema *et al.* (1980 en 1985) en Van der Meijden *et al.* (1989).

68 Zie bijvoorbeeld Weevers (1921, 1940); De Boer (1981); Mennema (1982); Beijersbergen *et al.* (1983); Beijersbergen & Van Wijngaarden (1982).

69 Van der Meijden (1990): 25-28. Alle in Nederland voorkomende plantensoorten zijn op grond van overeenkomsten in standplaats en vegetatiestructuur ingedeeld in een of meer ecologische groepen. Uit het spectrum van ecologische groepen dat in een gebied aanwezig is, kan een beeld worden verkregen van de ter plekke heersende milieuomstandigheden.

70 Arnolds & Van der Maarel (1979). Runhaar *et al.* (1987) hebben een meer verfijnde indeling gepubliceerd, waarbij soorten in meerdere ecologische groepen ingedeeld kunnen worden. Deze is daarom voor deze oriënterende vergelijking minder bruikbaar.

Tabel 1. Indeling in ecologische groepen (aangepast naar Arnolds & Van der Maarel, 1979).

Nr.	Naam gebruikte ecologische groep	Oorspronkelijke (deel)groepen bij Arnolds & Van der Maarel (1979)
1	Akker- en ruigteplanten	1a t/m 1c: diverse groepen akkerplanten 1d: planten van regelmatig betreden plaatsen op droge grond 1e t/m 1g: diverse groepen ruigteplanten van droge grond
2	Kustplanten	3a: planten van stranden, zeeduinen en zandige vloedmerken 3b: planten van zoute wateren, slikken en lage kwelders 3c: planten van hoge kwelders en contactsituaties zout-zoet
3	Waterplanten	4a: planten van zoete en zwak brakke voedselrijke wateren 4b: planten van matig tot zeer voedselarme wateren en oevers
4	Planten van natte ruigten en aanspoelselgordels	4c: planten van voedselrijke waterkanten en moerassen 4d: planten van aanspoelselgordels, natte ruigten en wilgstruwelen
5	Voedselrijke graslanden	5a en 5b: graslandplanten van bemeste natte of vochtige grond
6	Droge graslanden	6a: muurplanten 6b t/m 6d: planten van graslanden op verschillende typen droge grond 7e: planten van droge heide en onbemeste graslanden
7	Natte schraallanden en pioniermilieus	2a: planten van voedselrijke standplaatsen met wisselende waterstand 2b en 2c: planten van open, natte of vochtige grond 7a t/m 7d: voedselarme, natte, zure of basische moerassen en graslanden
8	Zoom- en struweelplanten	8a: planten van kapvlakten op (matig) voedselrijke grond 8b en 8c: zoomplanten van kalkrijke en kalkarme grond 8d: struweelplanten
9	Bosplanten	9a t/m 9e: diverse groepen bosplanten

Tabel 2. Overzicht van het aantal Rode Lijstsoorten dat ooit in de duinen van Zuidwest-Nederland is aangetroffen.

	Walcheren	Schouwen	Goeree	Voorne	Totaal
1 Akker- en ruigteplanten	9	6	11	9	16
2 Kustplanten	10	8	9	10	10
3 Waterplanten	4	5	4	11	11
4 Natte ruigten en aanspoelselgordels	0	2	1	4	4
5 Voedselrijke graslanden	8	7	7	8	8
6 Droge graslanden	24	19	24	34	40
7 Natte schraallanden en pioniermilieus	21	27	27	32	37
8 Zoom- en struweelplanten	11	8	9	13	16
9 Bosplanten	5	5	3	9	12
Totaal	92	87	95	130	154
Inmiddels verdwenen soorten	40	26	27	36	45

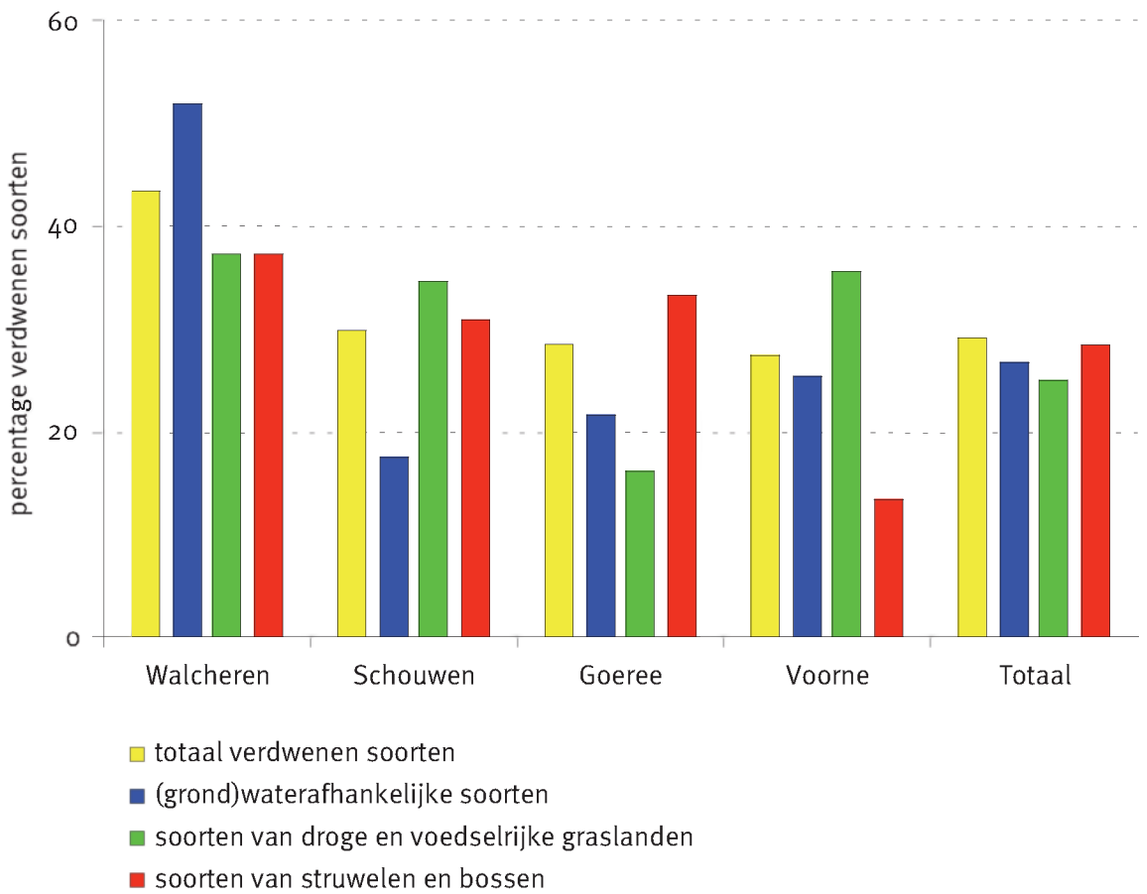
fen Rode Lijstsoorten te behoren tot soorten van droge en (matig) voedselrijke graslanden (groep 5 en 6) of van natte schraallanden en pioniermilieus (groep 7). De verschillende duingebieden komen in dit opzicht opvallend overeen. Als we naar de soorten zelf kijken, dan doen zich wel opmerkelijke verschillen voor. Allereerst is er, zoals te verwachten bij een grotere soortenrijkdom, een aantal soorten dat alleen op Voorne is gevonden (bijvoorbeeld diverse orchideeën, *Clinopodium acinos, Teucrium scordium, Silene otites, Gentiana cruciata*). Ook andere eilanden hebben echter 'eigen' soorten. Zo zijn *Pyrola minor* en *Genista pilosa* alleen op Schouwen gevonden, *Juncus tenageia* en *Blechnum spicant* alleen op Goeree en zijn *Platanthera montana* en *Ophrys insectifera* alleen van Walcheren bekend. Daarnaast zijn er diverse soorten die zich beperken tot de duingebieden van noordelijke eilanden Voorne en Goeree (*Thymus pulegioides, Gentianella campestris, Viola hirta, Anagallis tenella*). Ook zijn er enkele soorten die alleen van de zuidelijke duingebieden bekend zijn (*Allium scorodoprasum, Trifolium subterraneum, Trifolium ornithopodioides)*. Opvallend is ook dat verschillende soorten van twee verder uiteen gelegen eilanden bekend zijn, maar in de daartussen gelegen gebieden nooit zijn gevonden. Voorbeelden zijn *Agrimonia procera* en *Menyanthes trifoliata* (wel op Voorne en Schouwen, niet op Goeree en Walcheren), *Spiranthes spiralis* (wel op Goeree en Walcheren, niet bekend van Voorne en Schouwen) en *Antenaria dioica* en *Luronium natans* (wel op Voorne en Walcheren, niet op Schouwen en Goeree). De verschillen in soortenrijkdom tussen Voorne enerzijds en de andere eilanden anderzijds en de overeenkomst in aantallen Rode Lijstsoorten van de laatste zijn dus niet zonder meer te herleiden

tot duidelijk herkenbare patronen in het gedrag van de afzonderlijke soorten.

Van de 154 ooit gevonden Rode Lijstsoorten zijn er inmiddels 45 uit de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden verdwenen (tabel 2 en figuur 8). Per duingebied is er sprake van opvallende verschillen in de aantallen verdwenen Rode Lijstsoorten en vooral ook in het ecologisch spectrum van deze soorten. Op Walcheren verdwenen 40 soorten (ruim 40%). Op de overige eilanden, en ook voor Zuidwest-Nederland als geheel, ligt dit in de orde van 27-30%. Figuur 8 laat zien dat er duidelijke verschillen bestaan tussen de eilanden waar het gaat om het ecologisch spectrum van de verdwenen soorten. Op Walcheren zijn vooral veel (grond)waterafhankelijke soorten verdwenen. Op Voorne zijn juist de duingraslandplanten bij de verdwenen soorten het sterkst vertegenwoordigd, terwijl bos- en struweelplanten zich hier relatief goed hebben kunnen handhaven. Op Goeree is de verhouding tussen deze laatste groepen precies omgekeerd. Kennelijk moet er bij de achteruitgang van soorten niet alleen rekening worden gehouden met verschillen in soortenrijkdom tussen de eilanden, maar ook met verschillen in de achteruitgang van de afzonderlijke ecologische groepen. Dit doet vermoeden dat meerdere factoren verantwoordelijk zijn voor het verdwijnen van soorten en dat deze in de onderscheiden duingebieden verschillend doorwerken.

Figuur 8. Overzicht van het percentage verdwenen Rode Lijstsoorten per eiland en per ecologische groep.

In deze figuur zijn de ecologische groepen van de akker- en ruigteplanten niet weergegeven. De overige ecologische groepen zijn als volgt samengenomen:
(grond)waterafhankelijke soorten: ecologische groep 2, 3, 4 en 7;
soorten van droge en matig voedselrijke graslanden: ecologische groep 5 en 6;
soorten van struwelen en bossen: ecologische groep 8 en 9.



5 Inleiding op de vegetatiekundige analyse

In de volgende hoofdstukken wordt de plantengroei van de duinen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden besproken op het niveau van vegetatie en landschap. Daarbij wordt de methode van Braun-Blanquet gebruikt.[71] Deze gaat er van uit dat de vegetatie van een landschap geen willekeurige verzameling van plantensoorten is, maar een ordening vertoont op basis waarvan plantengemeenschappen kunnen worden onderscheiden. De soortensamenstelling en de structuur van deze gemeenschappen worden bepaald door milieuomstandigheden. Plantengemeenschappen laten daarbij meestal een nauwere samenhang met milieufactoren zien dan afzonderlijke soorten. Dit vindt zijn oorzaak in het feit dat gemeenschappen combinaties zijn van soorten, waarbij de gemeenschappelijke ecologische amplitude meestal kleiner is dan die van elke soort afzonderlijk. Bovendien wordt binnen gemeenschappen de amplitude van de afzonderlijke soorten vaak ook nog versmald door onderlinge concurrentie.[72] In de volgende hoofdstukken wordt nagegaan welke plantengemeenschappen in de duingebieden van Zuidwest-Nederland kunnen worden onderscheiden en welke milieufactoren hun verspreiding verklaren. Lokale en regionale verschillen in plantengroei en milieuomstandigheden komen het best tot uiting in een regionale classificatie van plantengemeenschappen. Daarom is zo'n classificatie opgesteld en gebruikt bij de bespreking en de vergelijking van de vegetatie van de verschillende duingebieden. Wel is in de tekst en in tabellen en bijlagen regelmatig de relatie gelegd tussen de onderscheiden regionale gemeenschappen en het landelijke overzicht in 'De Vegetatie van Nederland'.

De opgestelde regionale classificatie omvat een breed spectrum van plantengemeenschappen en is te uitgebreid om hier integraal te bespreken. De presentatie in de volgende hoofdstukken blijft daarom beperkt tot vier groepen van kenmerkende duinvegetaties die óf relatief veel zeldzame en bedreigde soorten herbergen (duinvalleien, vochtige schraallanden, droge duingraslanden) óf een belangrijke rol spelen in de recente grote veranderingen in het duinlandschap (duinstruwelen). Voor details over de gevolgde werkwijze en voor een gedetailleerde beschrijving van de afzonderlijke gemeenschappen wordt verwezen naar bijlage 1 en de daarbij behorende synoptische tabellen (bijlagen 2a tot en met 2d). De volgende hoofdstukken concentreren zich op de standplaatsen en de ruimtelijke verspreiding van de verschillende gemeenschappen. Hierna worden de methoden van de standplaatsanalyse en de daarbij gebruikte ordinatietechnieken kort beschreven.

Bij de bespreking van standplaats en de verspreiding van de plantengemeenschappen wordt per groep van vegetaties (duinvalleien, schraallanden, duingraslanden, struwelen) steeds van een hoger naar een lager niveau gewerkt. Eerst worden de standplaatsverschillen van de gemeenschappen met elkaar vergeleken. Vervolgens worden voor een of meer plantengemeenschappen de standplaats en de verspreiding meer in detail besproken. Bij de vergelijking van de gemeenschappen worden daarbij 'gemiddelde vegetatieopnamen' (clustercentroïden) gebruikt. Hierbij is de gemiddelde abundantiescore een maat voor de aanwezigheid van de verschillende soorten. Bij de clustercentroïden zijn geen gemeten milieuvariabelen beschikbaar. Daarom wordt dan gebruik gemaakt van gewogen gemiddelden van zogenaamde Ellenberggetallen als externe variabelen. Ellenberggetallen zijn indicatiewaarden voor milieufactoren die voor een groot deel van Europa op basis van *expert judgement* aan soorten zijn toegekend.[73] In deze studie word gebruik gemaakt van de Ellenberggetallen voor licht, temperatuur, vocht, stikstof, zout en buffering van de bodem (zuurgetal). Gebleken is dat het Ellenberggetal voor stikstof een bredere indicatiewaarde heeft en beschouwd kan worden als een maat voor de productiviteit van de bodem.[74] Voor de meer gedetailleerde standplaatsanalyses van een of enkele nauw verwante vegetatietypen zijn afzonderlijke opnamen gebruikt met bijbehorende gedetailleerde bodemanalyses en ter vergelijking ook gemiddelde Ellenbergwaarden.

Om de relatie tussen soortensamenstelling en standplaatsfactoren te analyseren zijn ordinaties uitgevoerd met het programmapakket CANOCO.[75] Dit programmapakket ordent de opnamen en de soortensamenstelling in een multidimensionale ruimte en geeft deze ordening vervolgens in een diagram weer. Alle ordinaties zijn als zogenaamde directe én als indirecte analyses uitgevoerd en vervolgens zijn de resultaten vergeleken. Om een cirkelredenering te voorkomen zijn bij het gebruik van Ellenberggetallen alleen de indirecte analyses gepresenteerd. Er is vooral gebruik gemaakt van DCA. PCA is alleen toegepast bij korte vegetatiegradiënten (< 2). De significantie van de relatie tussen de soortensamenstelling en de externe variabelen (gemeten milieuwaarden en/of Ellenberggetallen) is steeds getoetst met de *Monte Carlo*-permutatietest in CCA (directe analyse). Daarbij is eerst elke variabele afzonderlijk getoetst zonder *forward selection* toe te passen. De significant gebleken variabelen zijn vervolgens op volgorde van belangrijkheid met behulp van *forward selection* en de *Monte Carlo*-permutatietest getoetst. In de presentatie van de statistische gegevens bij de verschillende ordinatiediagrammen is de volgorde aangehouden van de variabelen in de *forward selection*.

6 Vegetaties van natte en vochtige duinvalleien

6.1 Inleiding

Bijna 25% van de Rode Lijstsoorten onder de vaatplanten, die ooit gevonden zijn in de duinen van Zuidwest-Nederland, is kenmerkend voor natte pioniervegetaties en schraallanden (tabel 2). Dit hangt samen met de grote oppervlakte en de grote diversiteit aan valleien en lage natte gedeelten in dit kustgebied. In de monding van de zeegaten komen uitgestrekte strandvlakten en sluftergebieden voor. In de oude, grotendeels ontkalkte binnenduingebieden zijn kleinere valleien en laagten aanwezig met een zeer gevarieerde vegetatie. Ten slotte zijn er in de reliëfrijke buitenduinen op diverse plaatsen grotere of kleinere secundaire valleien uitgeblazen, waarin ook verschillende (grond)waterafhankelijke plantengemeenschappen voorkomen of voorkwamen. In dit en het volgende hoofdstuk wordt de variatie in dit brede spectrum van vegetatietypen

71 Westhoff & Van der Maarel (1978); Schaminée *et al.* (1995a); Westhoff & De Smidt (1995); Schaminée & Van 't Veer (2000).

72 Schaminée *et al.* (1995c).

73 Ellenberg (1979); Ellenberg *et al.* (1991); Schaffers & Sýkora (2000).

74 Schaffers & Sýkora (2000).

75 Sýkora (2000); Jongman *et al.* (1987).

besproken. Daarbij worden alleen de vegetaties behandeld die in de zomermaanden op zijn minst gedurende enige tijd droogvallen. De ondergedoken watervegetaties worden buiten beschouwing gelaten. Dit hoofdstuk bespreekt de pioniervegetaties en de direct daarop volgende successiestadia. In het volgende hoofdstuk staan de schraallandvegetaties met een dikkere humuslaag centraal.

De bijzondere soortenrijkdom van duinvalleien en verwante habitats heeft te maken met het vochtige, voedselarme karakter van deze standplaatsen. De aanwezigheid van een chemisch gebufferde toplaag in de bodem speelt daarbij een belangrijke rol. Duinvalleien hebben in aanleg een minerale bodem die, afhankelijk van het primaire kalkgehalte van de ondergrond en de lokale waterhuishouding, meer of minder gebufferd is. Hierop ontwikkelen zich vegetaties die vooral in de eerste successiestadia vaak zeer soortenrijk zijn en waarin veel zeldzame soorten voorkomen. Naarmate de vegetatieontwikkeling vordert en zich meer organische stof in de bovenste bodemlagen ophoopt, worden de toplaag doorgaans voedselrijker en vaak ook zuurder. De primaire productie van de valleivegetatie neemt dan toe, waardoor zeldzame concurrentiegevoelige soorten zich moeilijk kunnen handhaven. De successie verloopt niet overal even snel en is afhankelijk van plaatselijke milieuomstandigheden. De mate waarin en de wijze waarop de chemische buffering van de bovenste bodemlagen tot stand komt is cruciaal voor de snelheid waarmee soortenrijke vegetaties met veel Rode Lijstsoorten worden vervangen door soortenarmere gemeenschappen van meer nutriëntrijke en oppervlakkig verzuurde bodems. Bij dit alles speelt ook het beheer een rol. Door een maai- of begrazingsbeheer kan de ophoping van organische stof en de verzuring van de toplaag belangrijk worden vertraagd, waardoor duinvalleien hun soortenrijkdom langer kunnen behouden.[76]

De in de vorige alinea geschetste bodemontwikkeling heeft zich in de afgelopen decennia op grote schaal voorgedaan in het duingebied van Voorne. In het midden van de vorige eeuw was Voorne beroemd om zijn grote areaal aan duinvalleien, waarin veel zeldzame soorten voorkwamen.[77] Sindsdien is dit areaal echter sterk afgenomen en zijn zeldzame soorten achteruitgegaan of zelfs verdwenen. Dit wordt voor een deel veroorzaakt door de ruimtelijke ontwikkeling van de Maasmonding en het noordwestelijk duingebied van Voorne, met de afsluiting van het Brielse Gat, de aanleg van de Maasvlakte en de versterking van de zeewering. Daarnaast speelt echter ook de natuurlijke successie in het gebied zelf een rol, waardoor vochtige pioniervegetaties op veel plaatsen zijn vervangen door ruigte, struweel en bos. Dankzij een maai- en begrazingsbeheer in een aantal valleien zijn niet alle soortenrijke vegetaties verdwenen en komen de meeste zeldzame soorten ook nu nog in het duingebied van Voorne voor.[78]

In dezelfde periode waarin de duinvalleien van noordwestelijk Voorne dichtgroeiden met struweel ontstonden op de drooggevallen platen in het Veerse Meer (afgesloten in 1961) en de Grevelingen (afgesloten in 1971) nieuwe soortenrijke begroeiingen met diverse zeldzame duinvalleiplanten. Soorten als *Blackstonia perfoliata, Parnassia palustris* en *Epipactis palustris* vestigden zich daar met populaties van vele tienduizenden exemplaren. Zij koloniseerden de drooggevallen platen binnen 5-10 jaar na de sluiting van de respectievelijke zeegaten. Andere soorten, zoals *Liparis loeselii* en *Eleocharis quinqueflora*, verschenen later op het toneel en bouwden pas na enige decennia grotere populaties op. In 2007 - ruim 35 jaar na de afsluiting van de Grevelingen - ontbraken in dit gebied echter nog steeds diverse soorten die in de duinvalleien van Voorne wel voorkomen. Voorbeelden hiervan zijn *Carex panicea, Carex disticha, Carex trinervis, Lysimachia vulgaris, Valeriana dioica, Anagallis tenella* en *Teucrium scordium*.[79] De vraag is nu of het tot op heden ontbreken van deze soorten gerelateerd kan worden aan verschillen in milieuomstandigheden of dat misschien toch aan andere oorzaken moet worden gedacht, zoals het functioneren van de populatienetwerken.

6.2 De duinvalleivegetaties en hun sturende milieufactoren

Op basis van 769 vegetatieopnamen zijn voor de natte en vochtige duinvalleien van Zuidwest-Nederland 9 plantengemeenschappen met 22 varianten onderscheiden. Deze plantengemeenschappen zijn in tabel 3 kort gekarakteriseerd. Voor een meer uitgebreide beschrijving van de verschillende gemeenschappen wordt verwezen naar de bijlagen 1 en 2a.

Figuur 9 geeft een DCA-analyse weer van de clustercentroïden van alle onderscheiden duinvalleigemeenschappen. De voornaamste variatie in de vegetatie (horizontale ordinatie-as) hangt sterk samen met het Ellenberggetal voor vocht. De tweede as is vooral gecorreleerd met het Ellenberggetal voor de zuurgraad (pH-getal). Ook de Ellenbergwaarden voor zout en stikstof vertonen samenhang met de soortensamenstelling van de geordineerde gemeenschappen. In de *forward selection* is echter van deze twee alleen de relatie met de factor zout zwak significant. Volgens de correlatiematrix bij de ordinatie (niet getoond) doet zich een duidelijke correlatie voor tussen het pH-getal en het stikstof- en zoutgetal (r = 0,54 respectievelijk 0,64).

Vocht (en dus de waterhuishouding) alsmede de chemische buffering van de bovenste bodemlagen leveren dus de belangrijkste verklaring voor de variatie in de onderscheiden duinvalleigemeenschappen. Met behulp van het ordinatiediagram kunnen deze in drie groepen worden ingedeeld. De gemeenschappen aan de linkerzijde van het ordinatiediagram staan een belangrijk deel van het jaar onder water en kunnen tot de hygroserie worden gerekend. In de gemeenschappen in het midden en aan de rechterzijde van het diagram zijn de inundaties afwezig of van kortere duur. Dat maakt het voor overstromingsgevoelige soorten mogelijk zich hier te vestigen.[80] Deze gemeenschappen worden sterk beïnvloed door milieucondities die een relatie vertonen met de grondwaterhuishouding. Zij kunnen daarom tot de zogenaamde mesoserie worden gerekend. De verschillende varianten van de gemeenschap met *Carex disticha* en *Phragmites australis* (RGJs) nemen langs de horizontale as duidelijk verschillende posities in, waarbij de variant met *Ranunculus repens* (RGJs-Rr) meer lijkt aan te sluiten bij de gemeenschappen van de mesoserie dan de beide andere. Dit hangt samen met de drogere standplaats van deze variant die waarschijnlijk door verdroging ontstaat uit de andere, meer karakteristieke varianten van deze gemeenschap (voor details zie bijlage 1).

76 Grootjans *et al.* (1995, 1998, 2004); Sýkora *et al.* (2004).

77 Adriani & Van der Maarel (1968); Van der Laan (1990).

78 Freijsen *et al.* (1985); Van der Laan & Smant (1985).

79 De Kraker (1982-2008): Dankzij de grondige inventarisaties en rapportages van de vogelwachters die jaarlijks op de Hompelvoet verblijven, is de floraontwikkeling van de verschillende deelgebieden in de Grevelingen goed gedocumenteerd.

80 Zie ook Schat (1982), die inundatiegevoeligheid van bijvoorbeeld *Sagina nodosa* en *Centaurium littorale* experimenteel heeft aangetoond.

Tabel 3. Overzicht van de onderscheiden duinvalleigemeenschappen.

Het betreft hier regionale plantengemeenschappen. Tussen haakjes is de plaats weergegeven die de betreffende gemeenschap heeft in de indeling van 'De Vegetatie van Nederland' (Schaminée et al., 1995d). Nog niet eerder beschreven rompgemeenschappen zijn aangeduid met de vermelding '*nom. nov.*'.

code	plantengemeenschap
SL	**Gemeenschap met *Littorella uniflora* en *Samolus valerandi*** *(Samolo-Littorelletum* Westhoff 1943) Karakteristiek: Pioniergemeenschap van natte minerale grond die in de wintermaanden gedurende enige tijd onder water staat. Diagnostische soorten: *Littorella uniflora, Samolus valerandi* en *Baldellia ranunculoides ranunculoides.* Onderverdeling: geen.
Cf	**Gemeenschap met *Centunculus minimus* en *Carex oederi*** *(Cicendietum filiformis* Allorge 1922) Karakteristiek: Open pioniergemeenschap van vochtige minerale grond. Diagnostische soorten: *Carex oederi ssp. oederi, Centunculus minimus* en *Radiola linoides.* Onderverdeling: - variant met *Calamagrostis epigejos* (Cf-Ce; *Cicendietum filiformis juncetosum*). - variant met *Potentilla anserina (*Cf-Pa; *Cicendietum filiformis centunculetosum*).
RGEp	**Gemeenschap met *Eleocharis palustris* en *Mentha aquatica*** *(RG Eleocharis palustris [Phragmitetea/Parvocaricetea] nom. nov.)* Karakteristiek: Min of meer gesloten pioniergemeenschap in laaggelegen natte duinvalleien die in de winter gedurende ten minste enkele maanden onder water staat. Diagnostische soorten: *Eleocharis palustris, Mentha aquatica, Agrostis stolonifera, Juncus articulatus, Hydrocotyle vulgaris* en *Ranunculus flammula.* Onderverdeling: - variant met *Apium inundatum* (RGEp-Ai). - variant met *Potentilla anserina* (RGEp-Pa). - variant met *Veronica catenata* (RGEp-Vc).
RGJs	**Gemeenschap met *Carex disticha* en *Phragmites australis*** *(RG Juncus subnodulosus [Phragmitetalia])* Karakteristiek: Gesloten moerasgemeenschap met een hoge presentie van *Juncaceae* en *Cyperaceae.* Diagnostische soorten: *Carex disticha, Phragmites australis, Lysimachia vulgaris, Mentha aquatica* en *Eleocharis palustris.* Onderverdeling: - variant met *Iris pseudacorus* (RGJs-Ip). - variant met *Salix repens* (RGJS-Sr). - variant met *Ranunculus repens* (RGJS-Rr).
CS	**Gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Centaurium littorale*** *(Centaurio-Saginetum* Diemont, Sissingh & Westhoff 1940) Karakteristiek: Meer of minder grazige pioniergemeenschap op zandige, voormalig mariene bodems, die niet of slechts incidenteel overspoeld worden met zeewater. Diagnostische soorten: *Centaurium littorale, Sagina nodosa, Plantago coronopus, Centaurium pulchellum* en *Blackstonia perfoliata.* Onderverdeling: - variant met *Samolus valerandi* (CS-Sv, *Centaurio-Saginetum samoletosum*). - variant met *Poa pratensis* (CS-Pp, *Centaurio-Saginetum epilobietosum*).

De verticale ordinatie-as in figuur 9 correleert met het Ellenberg-getal voor de zuurgraad. In het ordinatiediagram komt dit tot uiting in het feit dat gemeenschappen van kalkrijke bodems met een goed gebufferde pH zich langs de verticale as in het midden aftekenen (voor gegevens over bodemchemie zie tabel 4). Deze gemeenschappen kunnen tot het basofiele mesoserie worden gerekend. Aan de bovenzijde van het diagram bevinden zich de gemeenschappen die hun hoofdverspreiding hebben in de binnenduingebieden met een kalkarme ondergrond en daar voorkomen in zwakzure valleien. Deze gemeenschappen behoren tot of zijn verwant aan de acidofiele mesoserie. De positie van de gemeenschap met *Salix repens* en *Calamagrostis epigejos* (RGSr) behoeft in dit verband nadere toelichting. Qua soortensamenstelling vertoont zij duidelijk verwantschap met de gemeenschappen van kalkrijke bodem, maar zij is soortenarmer ontwikkeld (zie bijlage 1 en 2a voor details). Deze gemeenschap komt op Schouwen en Walcheren voor op bodems met lagere kalkgehalten en vaak ook een door de mens beïnvloede hydrologie (drinkwaterwinning). In jonge fasen van deze gemeenschap (variant met *Sagina procumbens*, RGSr-Sp) is het basofiele karakter soms nog duidelijk ontwikkeld (hoge presentie van *Carex oederi ssp. oederi, Sagina nodosa,* incidenteel ook *Parnassia palustris* en *Dactylorhiza incarnata*), maar tegelijk zijn ook indicatoren van zuurdere en/of voedselrijkere omstandigheden sterk vertegenwoordigd (*Sagina procumbens, Calamagrostis epigejos, Lycopus europaeus, Cirsium palustre*). In de oudere fasen (inopsvariant, RGSr-in) nemen de basofiele soorten sterk af en treedt *Salix repens* op de voorgrond. Op Schouwen kan dan de acidofiele *Monotropa hypopitys* aanwezig zijn. Deze gemeenschap neemt in de mesoserie dus min of meer een overgangspositie in tussen de basofiele en de acidofiele tak.

In figuur 10 zijn voor de gemeenschappen van het kalkrijke en het (zwak)zure traject de soortenrijkdom per opname en het

code	plantengemeenschap
JS1	**Gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica*** *(Junco baltici-Schoenetum nigricantis* Westhoff ex Westhoff et Van Oosten 1991) Karakteristiek: Soortenrijke meer of minder open vegetatie van vochtige valleien in reliëfrijke duinvalleien. Diagnostische soorten: *Epipactis palustris*, *Parnassia palustris*, *Dactylorhiza incarnata* en *Salix repens*. Onderscheidend ten opzichte van gemeenschap JS2: *Mentha aquatica*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Galium uliginosum*, *Potentilla anserina* en *Carex trinervis*. Onderverdeling: - variant met *Glaux maritima* (JS1-Gm). - typische variant (JS1-typ). - variant met *Potentilla erecta* (JS1-Pe). - variant met *Lysimachia vulgaris* (JS1-Lv).
JS2	**Gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans*** *(Junco baltici-Schoenetum nigricantis* Westhoff ex Westhoff et Van Oosten 1991) Karakteristiek: Soortenrijke meer of minder open vegetatie van vochtige bodems op drooggevallen gronden in de afgesloten Deltawateren. Diagnostische soorten: *Parnassia palustris*, *Epipactis palustris*, *Dactylorhiza incarnata*, *Salix repens* en *Carex distans*. In vergelijking met gemeenschap JS1 ontbreken diverse soorten uit die gemeenschap. Onderverdeling: - variant met *Glaux maritima* (JS2-Gm). - typische variant (JS2-tp). - inopsvariant (JS2-in). - variant met *Sphagnum species* (JS2-Sp).
RGSr	**Gemeenschap met *Salix repens* en *Calamagrostis epigejos*** *(RG Salix repens [Caricion davallianae] nom. nov.)* Karakteristiek: Dwergstruweel in relatief droge duinvalleien. Diagnostische soorten: *Salix repens*, *Calamagrostis epigejos*, *Mentha aquatica*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Galium palustre*, *Carex trinervis* en *Jacobaea vulgaris*. Onderverdeling: - variant met *Sagina procumbens* (RGSr-Sp). - variant met *Pyrola rotundifolia* (RGSr-Pr).
Ctn	**Gemeenschap van *Salix repens* en *Polytrichum* species** *(Caricetum trinervae-nigrae* Westhoff ex De Foucault 1984) Karakteristiek: Meer of minder open vegetatie van zwakzure vochtige duinvalleien. Diagnostische soorten: *Salix repens*, *Carex trinervis*, *Carex nigra*, *Carex x timmiana*, *Juncus effusus*, *Carex ovalis*, *Osmunda regalis*, *Polytrichum species* (met name *P. formosum*) en *Sphagnum species*. Onderverdeling: geen.

aantal Rode Lijstsoorten per gemeenschap uitgezet. Daarbij is de volgorde van de gemeenschappen op de horizontale ordinatie-as van figuur 9 aangehouden. De twee variabelen hebben in beide figuren een optimum in het middendeel van het ordinatietraject, dat - zoals hierboven aangegeven - sterk samenhangt met een vochtgradiënt. In het kalkrijke traject is zowel het gemiddelde aantal soorten per opname als het aantal Rode Lijstsoorten het grootst in de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1), de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans* (JS2) en *Samolus valerandi*-variant van de gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Centaurium littorale* (CS-Sv). Van al deze gemeenschappen is de typische variant van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1-tp) duidelijk het meest soortenrijk. De verschillen tussen de overige varianten zijn gering en statistisch niet significant. In het kalkarmere traject doet zich een vergelijkbaar fenomeen voor. De grootste soortenrijkdom en het aantal grootste aantal Rode lijstsoorten zijn hier aanwezig in de gemeenschap met *Centunculus minimus* en *Carex oederi* (Cf) en in de gemeenschap met *Salix repens* en *Calamagrostis epigejos* (variant met *Sagina procumbens*, RGSr-Sp).

Vocht- en waterhuishouding en zuurbuffering zijn dus belangrijke verklarende factoren voor de variatie in de duinvalleivegetaties van Zuidwest-Nederland. De grootste soortenrijkdom en de meeste Rode Lijstsoorten zijn aanwezig in gemeenschappen van de primair door grondwater beïnvloede kalkrijke valleien van de mesoserie, die in de systematiek van 'De Vegetatie van Nederland' behoren tot het *Junco baltici-Schoenetum nigricantis* en het *Centaurio-Saginetum*.[81] In de volgende paragraaf wordt de ruimtelijke verspreiding van de onderscheiden gemeenschappen besproken. Vervolgens worden de standplaatsen van de basofiele mesoserie in detail geanalyseerd.

81 Het *Junco baltici-Schoenetum nigricantis* wordt in het vervolg steeds aangeduid als '*Junco-Schoenetum*'.

Tabel 4. Fysisch-chemische bodemeigenschappen van de plantengemeenschappen in natte en vochtige duinvalleien.

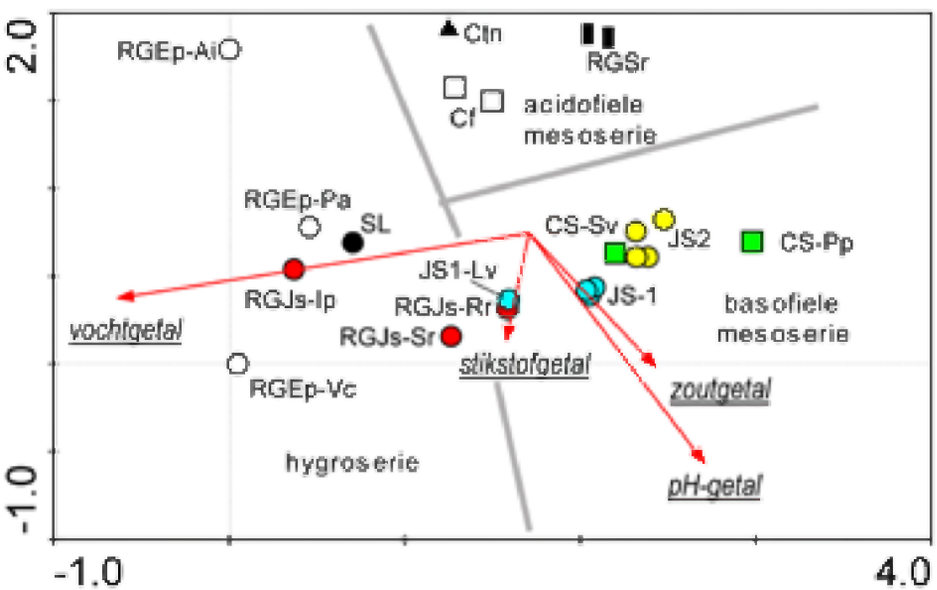
Weergegeven zijn de gemiddelde waarden en de spreiding (cursief). Voor de betekenis van de lettercodes van de plantengemeenschappen zie tabel 3.

	SL n=2	Cf n=4	RGEp-Pa n=5	RGJs-Sr n=2	RGJs-Rr n=1	CS-Sv n=4	JS1-Gm n=8	JS1-typ n=10	JS2-Gm n=2	JS2-typ n=9	JS2-inops n=5	JS2-Sp n=2
Toplaag (0-10 cm)												
dikte humuslaag (cm)	0	0-8	1-20	8-10	20	1-6	3-8	3-15	2-3	1-4	0-4	6-8
% $CaCO_3$	2,05 *(0,0-4,1)*	0,12 *(0,0-0,3)*	1,18 *(0,0-3,4)*	11,12 *(6,4-15,9)*	0,27	1,26 *(0,1-2,9)*	2,35 *(0,1-5,0)*	3,16 *(0,6-7,9)*	5,38 *(5,2-5,6)*	2,69 *(0,6-5,9)*	2,40 *(0,2-3,7)*	0,3 *(0,3-0,3)*
pH-KCl	7,70 *(6,7-8,7)*	5,37 *(4,5-6,2)*	6,38 *(3,4-7,9)*	7,67 *(7,6-7,7)*	5,78	7,54 *(7,4-7,8)*	7,64 *(7,3-7,9)*	7,66 *(7,0-8,1)*	7,83 *(7,6-8,1)*	7,35 *(5,9-7,9)*	7,17 *(6,2-7,6)*	6,62 *(6,6-6,7)*
Organische stof (%)	0,52 *(0,3-0,8)*	0,86 *(0,7-1,1)*	1,49 *(0,5-2,6)*	19,18 *(8,0-30,4)*	20,10	6,61 *(1,3-14.8)*	5,54 *(2,1-8,9)*	6,90 *(2,0-12,4)*	4,07 *(2,6-5,7)*	9,19 *(5,3-18,3)*	6,78 *(4,1-11,9)*	10,13 *(8,5-11,7)*
N-totaal (%)	0,02 *(0,02-0,03)*	0,03 *(0,03-0,04)*	0,07 *(0,03-0,15)*	0,70 *(0,4-1,0)*	0,71	0,14 *(0,07-0,27)*	0,18 *(0,05-0,27)*	0,27 *(0,1-0,5)*	0,17 *(0,12-0,22)*	0,32 *(0,2-0,7)*	0,24 *(0,1-0,4)*	0,29 *(0,2-0,4)*
Basenbezetting toplaag (%)												
Ca++	83,2 *(75,0-86,9)*	75,0 *(63,9-85,1)*	72,9 *(8,6-94,7)*	86,4 *(81,7-91,2)*	75,6	73,4 *(57,8-87,2)*	79,6 *(62,8-91,3)*	80,1 *(70,0-88,6)*	68,7 *(64,4-73,1)*	85,0 *(77,6-90,2)*	72,07 *(51,4-92,0)*	87,0 81,8-92,2
Mg++	6,7 *(5,3-8,1)*	11,1 *(6,4-17,9)*	9,0 *(4,9-15,7)*	5,5 *(4,5-6,5)*	14,9	4,3 *(3,3-5,6)*	6,3 *(3,6-16,0)*	4,1 *(2,6-5,5)*	7,8 *(6,7-9,0)*	4,1 *(3,1-6,0)*	4,73 *(2,4-6,12)*	3,9 *(2,9-5,0)*
Na+	4,6 *(4,5-4,8)*	0,8 *(0,0-3,1)*	1,7 *(0,0-4,7)*	4,7 *(1,6-7,9)*	6,0	5,4 *(0,0-8,7)*	9,0 *(3,1-18,5)*	7,2 *(3,2-11,3)*	11,7 *(5,8-17,6)*	2,8 *(0,0-12,5)*	10,8 *(0,0-24,0)*	0,2 *(0,0-0,41)*
K+	5,5 *(3,0-8,0)*	5,9 *(0,0-19,2)*	9,7 *(0-41,2)*	2,7 *(0,0-5,4)*	3,1	16,6 *(2,8-30,6)*	4,9 *(0,2-22,1)*	8,1 *(1,4-19,6)*	11,4 *(2,2-20,6)*	7,8 *(3,2-11,0)*	11,8 *(4,5-20,5)*	8,7 *(5,7-12,7)*
H+	0,0 0,0	7,2 *(1,4-19,7)*	6,7 *(0,0-31,5)*	0,7 *(0,71-0,78)*	0,3	0,2 *(0,0-0,4)*	0,3 *(0,0-0,7)*	0,4 *(0,2-0,7)*	0,3 *(0,2-0,5)*	0,3 *(0,2-0,8)*	0,6 *(0,24-1,0)*	0,2 *(0,1-0,2)*
Ondergrond												
% $CaCO_3$ (30-40 cm - mv)	1,17 *(0,0-2,4)*	0,06 *(0,03-0,1)*	1,42 *(0,0-3,7)*	6,03 *(5,7-6,4)*	3,12	3,93 *(1,5-6,1)*	3,1 *(2,2-6,0)*	5,59 *(3,7-6,9)*	7,36 *(7,0-7,7)*	6,33 *(4,6-7,5)*	5,93 *(3,0-7,1)*	3,28 *(3,2-3,4)*
pH-KCl (30-40 cm - mv)	7,48 *(6,8-8,2)*	5,43 *(4,2-6,5)*	6,91 *(4,0-8,7)*	8,71 *(8,6-8,8)*	8,29	8,62 *(8,6-8,7)*	8,66 *(8,5-8,8)*	8,68 *(8,5-8,9)*	8,60 *(8,6-8,6)*	8,47 *(8,4-8.6)*	8,55 *(8,4-8,8)*	8,43 *(8,2-8,7)*
GLG (cm - mv)	*0-30*	*40-65*	*5-30*	*10-35*	*40*	*6-35*	*15-30*	*15-65*	*20-25*	*5-40*	*30-60*	*20-30*

Figuur 9. Ordinatie van de onderscheiden duinvalleigemeenschappen met Ellenbergwaarden als externe variabelen (DCA-analyse van clustercentroïden).

De grijze lijnen geven de grenzen aan tussen respectievelijk de hygroserie, de basofiele mesoserie en acidofiele mesoserie (zie tekst). Voor betekenis van de gemeenschapscodes zie tabel 3. De significantie van de relatie tussen vegetatie en milieuvariabelen is getoetst met de Monte Carlo Permutatietest (9999 perm., tweede kolom) en onderworpen aan *forward selection* in CCA (laatste kolom). De volgorde van de variabelen in onderstaande tabel is conform de uitkomst van deze selectie.
Significantieniveaus: *** p < 0,001; ** p = 0,001-0,01; * P = 0,01-0,05, ns = niet significant.

	significantie onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met milieuvariabelen (r-waarde DCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen bij *forward selection* (% van totale variantie)		
		as 1	as 2			
vochtgetal	***	- 0,96	- 0,15	0,38	(11%)	***
pH-getal	**	0,43	- 0,66	0,60	(18%)	**
zoutgetal	*	0,31	- 0,38	0,80	(23%)	*
stikstofgetal	*	- 0,05	- 0,30	0,98	(29%)	ns
variantie verklaard door alle externe variabelen				1,24	(36%)	
totaal van alle eigenwaarden				3,42	(100%)	



6.3 Ruimtelijke verspreiding van de duinvalleigemeenschappen

Tabel 5 geeft een overzicht van de verspreiding van de verschillende duinvalleigemeenschappen in Zuidwest-Nederland. Gemeenschappen van de hygroserie komen op meerdere plaatsen goed ontwikkeld voor in de duinen van Schouwen, Goeree en Voorne. Op Schouwen vinden we deze gemeenschappen zowel in de binnenduinen (Vroongronden) als in de buitenduinen (Verklikkervallei). Op Goeree zijn ze vooral in de binnenduinen aanwezig en slechts fragmentarisch in de buitenduinen (Kwade Hoek). Op Voorne zijn deze gemeenschappen grotendeels tot de buitenduinen beperkt, waar zij op diverse plaatsen voorkomen. Gemeenschappen van de hygroserie ontbreken op de drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren. Zij komen thans ook niet meer voor in de duinen van Walcheren, maar vroeger mogelijk wel. Vondsten in de negentiende eeuw van *Baldellia ranunculoides ranunculoides, Luronium natans* en *Myriophyllum alterniflorum* in het binnenduingebied ten noorden van Oostkapelle wijzen in die richting. *Littorella uniflora* is van dit gebied echter niet bekend.[82] Het is niet uitgesloten dat ook meer oostelijk in het duingebied van Oranjezon de hygroserie vroeger goed ontwikkeld voorkwam. Botanische gegevens hierover ontbreken, maar uit historische bronnen is bekend dat hier in de tweede helft van de achttiende eeuw afgesnoerde strandvlakten voorkwamen die tot ver in het voorjaar onder water stonden.[83]

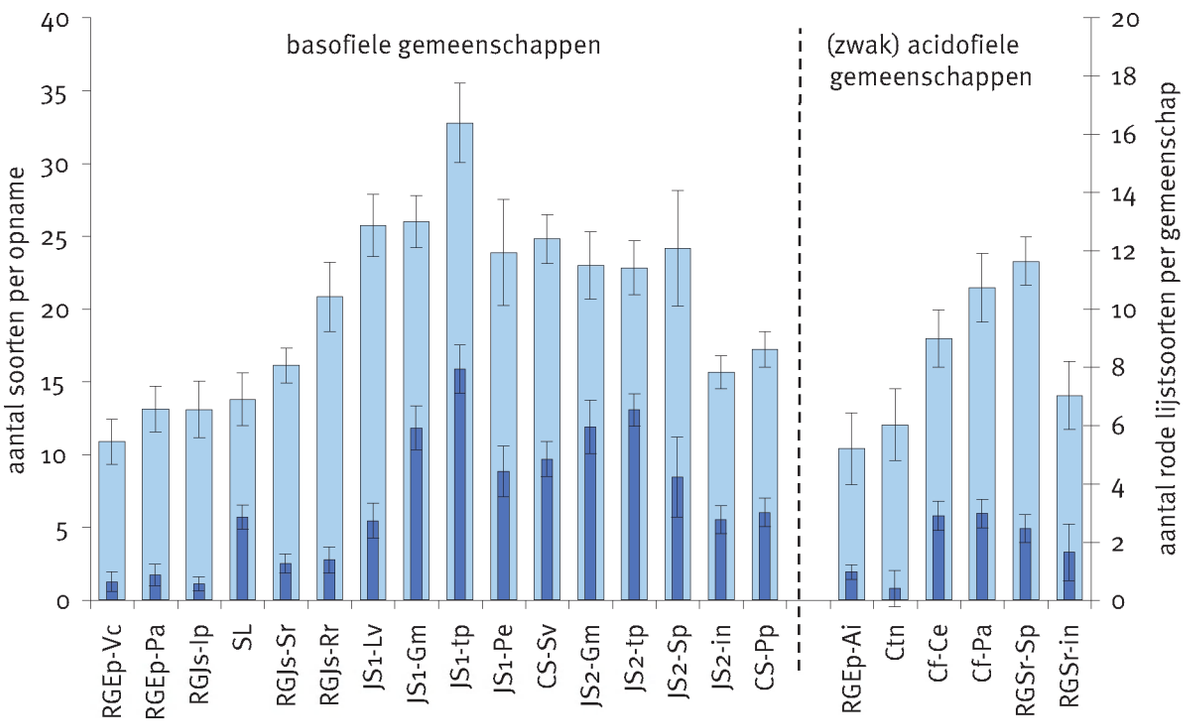
De gemeenschappen met verwantschap aan de acidofiele mesoserie komen voor op Walcheren, Schouwen en Goeree. Zij ontbreken in de duinen van Voorne en op de drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren. De gemeenschappen met *Centunculus minimus* en *Carex oederi* (Cf) en met *Salix repens* en *Polytrichum species* (Ctn) komen vooral voor in valleitjes van de kalkarme binnenduingebieden. De gemeenschap met *Salix repens* en *Calamagrostis epigejos* (RGSr) komt tegenwoordig voor op Schouwen

82 Mennema *et al.* (1985).

83 NA-NDR: inv. nr. 14569.

Figuur 10. Soortenrijkdom en aantal Rode Lijstsoorten in de onderscheiden duinvalleigemeenschappen.

De gemeenschappen zijn weergegeven in volgorde van de ordinatie in figuur 9. Links de basofiele en rechts de (zwak) acidofiele gemeenschappen. Weergegeven is het gemiddelde aantal soorten per opname (lichtblauw, linkeras) en het aantal Rode Lijstsoorten per gemeenschap (donkerblauw, rechteras). Per gemeenschap is het 95% betrouwbaarheidsinterval weergegeven.



Tabel 5. Ruimtelijke verspreiding van de onderscheiden duinvalleigemeenschappen.

+++ komt op meerdere plaatsen goed ontwikkeld voor
++ komt slechts op een of enkele plaatsen goed ontwikkeld voor
+ komt slechts fragmentarisch voor
Tussen haakjes geplaatste symbolen verwijzen naar historische situaties.

naam regionale gemeenschap	Walcheren	Schouwen	Goeree	Voorne	Grevelingen	Veerse meer	syntaxonomische positie in ruimer verband
hygroserie							
Gem. *Littorella unifl.* & *Samolus valerandi* (SL)	(++?)	++	++	+++	-	-	*Samolo-Littorelletum*
Gem. *Eleoch. palustris* & *Mentha aquatica* (RGEp)	+	+++	+++	+++	+	+	RG *Eleocharis palustris [Phragmitetea/Parvocaricetea]*
Gem. *Carex disticha* & *Phragm. australis* (RGJs)	+	++	++	+++	-	-	RG *Juncus subnodulosus [Phragmitetalia]*
acidofiele mesoserie							
Gem. *Centunculus minimus* & *Carex oederi* (Cf)	+ (+)	+++	+++	+	+	-	*Cicendietum filiformis*
Gem. *Salix repens* & *Calamagr. epigejos* (RGSr)	+(+?)	++	-	-	-	-	RG *Salix repens [Caricion davallianae]*
Gem. *Salix repens* & *Polytrichum species*	++	+	+	-	-	-	*Caricetum trinervae-nigrae*
basofiele mesoserie							
Gem. *Agr. stolonifera* & *Centaurium littorale* (CS)	++(+)	++	++	+++	+++	+++	*Centaurio-Saginetum*
Gem. *Epipactis palustris* & *Mentha aquatica* (JS1)	++(+?)	++	++(+)	+++	-	-	*Junco-Schoenetum nigricantis*
Gem. *Epipactis palustris* & *Carex distans* (JS2)	-	-	+	+	+++	+++	*Junco-Schoenetum nigricantis*

(Zeepe), op plaatsen waar kalkhoudend zand over een oppervlakkig ontkalkt binnenduinlandschap stuift. Historische vondsten van *Monotropa hypopitys* langs de noordwestkust van Walcheren wijzen er op dat deze gemeenschap daar in het verleden mogelijk ook aanwezig is geweest.[84] De variant met *Sagina procumbens* van deze gemeenschap (RGSr-Sp) heeft zich hier recent weer opnieuw gevestigd na de uitvoering van een plag- en natuurherstelproject in het Doorndal (duingebied Oranjezon). Op Goeree heeft deze gemeenschap waarschijnlijk altijd ontbroken.[85]

Plantengemeenschappen van de basofiele mesoserie blijken in alle duingebieden van Zuidwest-Nederland voor te komen, maar er doen zich wel verschillen voor in de verspreiding van de afzonderlijke gemeenschappen. De gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Centaurium littorale* (CS) heeft de meest brede verspreiding. De gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans* (JS2) komt alleen goed ontwikkeld voor op de drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren. Anderzijds beperkt de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1) zich tot de duinvalleien en voormalige strandvlakten van de reliëfrijke buitenduinen. Er zijn daarbij wel verschillen tussen de duingebieden. Zo komt deze gemeenschap tegenwoordig op Voorne veel meer voor dan op de andere eilanden en is daar ook soortenrijker. In het verleden had zij echter een bredere verspreiding. Zo waren tot in het begin van de twintigste eeuw goed ontwikkelde gemeenschappen van het *Junco-Schoenetum* op Walcheren niet zeldzaam.[86] Deze gingen daarna sterk achteruit en kwamen hier in de tweede helft van de twintigste eeuw alleen nog maar fragmentarisch voor. Na enkele grote duinherstelprojecten hebben de vegetaties van vochtige duinvalleien zich recent lokaal weer hersteld. Zij moeten deels tot de *Sagina procumbens*-variant van de gemeenschap met *Salix repens* en *Calamagrostis epigejos* (RGSr-Sp) worden gerekend (zie boven). Lokaal komen echter ook soortenrijkere vegetaties voor, die in de landelijke classificatie tot het *Junco-Schoenetum* behoren. Op grond van het voorkomen van soorten als *Mentha aquatica, Carex panicea, Galium uliginosum, Carex trinervis* en het grotendeels ontbreken van *Carex distans* moeten deze en vergelijkbare vegetaties van Walcheren en Schouwen in de regionale typologie tot de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1) worden gerekend. Zij zijn echter minder soortenrijk dan op Voorne. Soorten als *Anagallis tenella* en *Gentianella amarella* zijn hier uit deze gemeenschappen niet bekend.[87]

6.4 Vegetaties van de basofiele mesoserie nader bekeken

De soortenrijke duinvalleiassociatie van het *Junco-Schoenetum*, zoals die in 'De Vegetatie van Nederland' wordt onderscheiden, is in de regionale classificatie met twee verschillende gemeenschappen vertegenwoordigd. Zij onderscheiden zich niet alleen in soortensamenstelling van elkaar, maar ook in verspreiding. De gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1) komt alleen voor in de reliëfrijke buitenduinen en de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans* (JS2) voornamelijk op de drooggevallen gronden in de Grevelingen en het Veerse Meer. Om een verklaring te vinden voor de verschillen in soortensamenstelling en verspreiding zijn van deze twee gemeenschappen 34 opnamen met bodemgegevens geordineerd (figuur 11). Hieraan zijn ook vijf opnamen toegevoegd van de gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Centaurium littorale* (variant met *Samolus valerandi*, CS-Sv) en twee van de gemeenschap met *Carex disticha* en *Phragmites australis* (RGJs). De eerste gemeenschap is in deze analyse betrokken omdat zij zowel in de buitenduinen als in de afgesloten deltawateren voorkomt en daar in de successie voorafgaat aan de *Junco-Schoenetum*-gemeenschappen. De gemeenschap met *Carex disticha* en *Phragmites australis* is meegenomen omdat zij de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1) in de valleisuccessie van de buitenduinen kan opvolgen en er soms ook ruimtelijk in overgaat (zie ook paragraaf 6.8). Bij de eerste analyses bleken de opnamen van de *Sphagnum*-variant van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans* (JS2-Sp; 2 opnamen) en de variant met *Ranunculus repens* van de gemeenschap met *Carex disticha* en *Phragmites australis* (RGJs-Rr; 1 opname) sterk af te wijken. Dit hangt samen met een lagere pH (zie ook tabel 4). In beide gevallen gaat het om plantengemeenschappen met een door de mens beïnvloede grondwaterhuishouding (voor details zie bijlage 1). Om de variatie binnen de resterende opnamen beter te kunnen interpreteren zijn deze opnamen buiten de analyse gelaten.

In het ordinatiediagram (figuur 11) groeperen de beide *Junco-Schoenetum*-gemeenschappen zich min of meer evenwijdig aan de horizontale ordinatie-as. Deze as verklaart kennelijk een belangrijk deel van de verschillen tussen deze gemeenschappen. Zij correleert negatief met de Ellenberggetallen voor zuurgraad en voor zout en positief met de indicatiewaarden voor vocht, met de dikte van de humuslaag en met de bedekking van de kruidlaag. Ook is er sprake van een positieve correlatie met de gemeten pH-waarden. Deze bleken na *forward selection* echter geen significant verklarende waarde te hebben. Opvallend is daarbij dat de pijl voor het pH-getal tegengesteld is gericht aan de pijlen voor de gemeten waarden van de pH-KCl in de toplaag en op 30-40 centimeter diepte. Deze pH-gerelateerde variabelen blijken in deze dataset negatief gecorreleerd,[88] waarbij zich vooral tussen de beide *Junco-Schoenetum*-gemeenschappen verschillen voordoen. De Ellenbergwaarden voor de zuurgraad variëren in 18 opnamen van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1) tussen 6,3 en 6,9 (gemiddeld 6,6) en in 16 opnamen van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans* (JS2) tussen 6,7 en 8,1 (gemiddeld 7,2). De gemeten pH-waarden in beide gemeenschappen zijn echter vrijwel gelijk (zie tabel 4). Gemeenschap JS1 wordt gekenmerkt door vochtminnende soorten van de *Parvocaricetea* en de *Molinietalia* met een voorkeur voor vochtige sterk humeuze of zelfs venige bodems. Een deel van deze soorten heeft lage indicatiewaarden voor de zuurgraad.[89] In gemeenschap JS2 treden soorten met affiniteit tot het *Lolio-Potentillion* en het *Saginion maritimae*

84 Mennema *et al.* (1985)

85 Weevers (1921, 1940). *Monotropa* ontbreekt in de opgaven van Weevers. Wel meldt hij diverse vondsten van *Pyrola rotundifolia*. Het merendeel hiervan was echter gesitueerd in de kalkrijke buitenduinen en betrof waarschijnlijk standplaatsen van het *Polypodio-Salicetum* (gemeenschap PS, zie hoofdstuk 9).

86 Weeda (in Mennema *et al.*, 1985) meldt het voorkomen van *Liparis loeselii* in de omgeving van Oostkapelle in het begin van de zeventiende eeuw. Pieter de Bruine beschrijft het voorkomen van duinvalleivegetaties met onder andere *Epipactis palustris, Parnassia palustris, Dactylorhiza incarnata* en *D. maculata* omstreeks 1900 in een grote vallei centraal in de duinen van Oranjezon (ZA-CdB: inv. nr. 148, pagina 20).

87 *Gentianella amarella* kwam vroeger wel in het binnenduingebied van Schouwen voor (Mennema *et al.*, 1985). Het betrof hier waarschijnlijk standplaatsen die tot de vochtige schraallanden behoorden (hoofdstuk 7). De soort is hier inmiddels verdwenen.

88 De (niet getoonde) correlatiematrix geeft een correlatie tussen de Ellenbergwaarde voor de zuurgraad en de gemeten pH-KCl op 30-40 cm -mv en in de toplaag van respectievelijk -0,52 en -0,24.

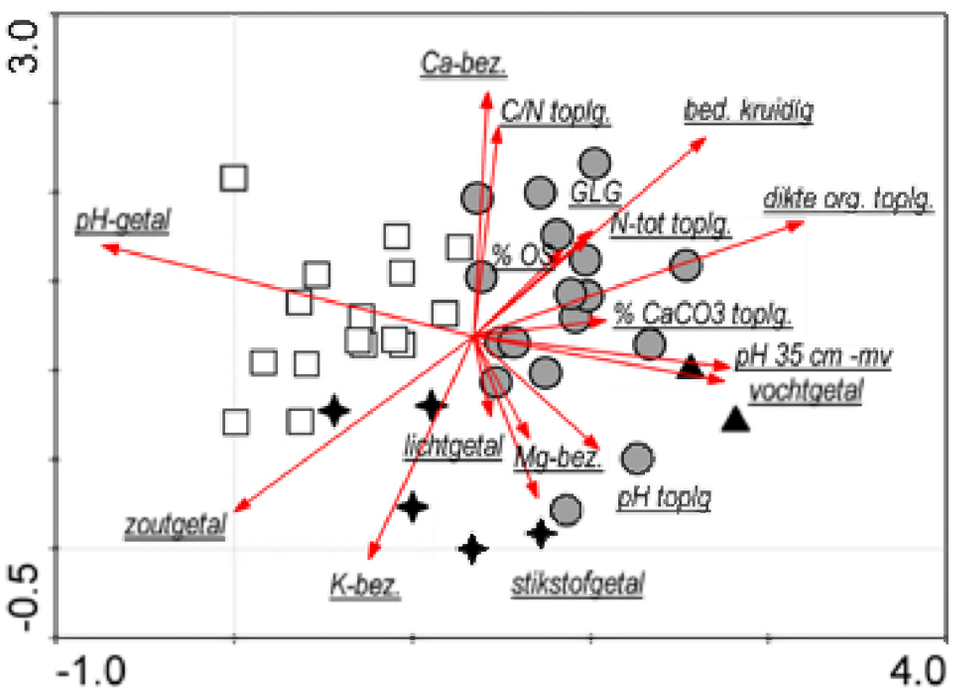
89 Bijvoorbeeld *Hydrocotyle vulgaris, Ranunculus flammula* en *Cirsium palustre*, met indicatiewaarden variërend van 2 tot 4.

Figuur 11. Ordinatie van enkele gemeenschappen van de basofiele mesoserie.

De relatie tussen de milieuvariabelen en de soortensamenstelling van de vegetatie is getoetst met de Monte Carlo Permutatietest (9999 perm., tweede kolom) en onderworpen aan *forward selection* in CCA (laatste kolom). De volgorde van de variabelen in onderstaande tabel is overeenkomstig de uitkomst van deze selectie.
Significantieniveaus: *** p < 0,001, ** p = 0,001-0,01; * P = 0,01-0,05; ns = niet significant.

	significantie onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met milieuvariabelen (r-waarde DCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen bij *forward selection* (% totale variantie)		
		as 1	as 2			
pH-getal	***	-0,69	0,17	0,24	(7%)	***
vochtgetal	***	0,47	-0,08	0,44	(12%)	***
zoutgetal	***	-0,45	-0,37	0,64	(18%)	***
lichtgetal	**	0,03	-0,16	0,80	(22%)	***
Mg^{++}-bezetting	***	0,10	-0,21	0,94	(26%)	**
bedekking kruidlaag	***	0,44	0,42	1,08	(30%)	***
stikstofgetal	***	0,11	-0,34	1,20	(33%)	**
K^{+}-bezetting	**	-0,19	-0,43	1,32	(36%)	**
dikte organische toplaag	***	0,62	0,25	1,43	(40%)	*
N-totaal toplaag	**	0,23	0,22	1,54	(43%)	*
% $CaCO_3$ toplaag	*	0,25	0,04	1,64	(45%)	*
pH-KCl toplaag	*	0,23	-0,23	1,73	(48%)	ns
gem. laagste grondwaterst. (GLG)	**	0,22	0,21	1,82	(50%)	ns
C/N toplaag	*	0,05	0,43	1,89	(52%)	ns
pH-KCl 35 cm -maaiveld	**	0,48	-0,05	1,97	(54%)	ns
Ca^{++}-bezetting	*	0,03	0,50	2,03	(56%)	ns
% organische stof toplg.	*	0,17	0,18	2,10	(58%)	ns
variantie verklaard door alle milieuvariabelen				2,49	(69%)	
som van alle eigenwaarden in de dataset				3,62	(100%)	

- ✦ Gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Centaurium littorale* (variant met *Samolus valerandi*, CS-Sv)
- ● Gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1)
- □ Gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans* (JS2)
- ▲ Gemeenschap met *Carex disticha* en *Phragmites australis* (RGJs)



sterker op de voorgrond (zie ook bijlage 2a). Een aantal van deze soorten heeft juist een hoge indicatiewaarde voor de zuurgraad.[90] Zoals de metingen laten zien kunnen deze verschillen niet worden toegeschreven aan feitelijke verschillen in zuurgraad van de bodem. Zij hebben waarschijnlijk te maken met andere verschillen tussen beide gemeenschappen. Het ordinatiediagram laat zien dat de factor vocht (en dus waterhuishouding) daarbij een belangrijke rol speelt. De niet getoonde correlatiematrix geeft aan dat zich een correlatie voordoet tussen het vochtgetal en het kalkgehalte in de organische toplaag (r = 0,52). Een andere belangrijke factor die de verschillen tussen gemeenschap JS1 en JS2 verklaart is de dikte van de organische toplaag. In de geanalyseerde proefvlakken van gemeenschap JS2 is deze nooit dikker dan circa 4 centimeter. In de typische variant van gemeenschap JS1 (JS1-tp) is de toplaag meestal dikker dan 5 centimeter en kan zij soms zelfs een dikte van 15 centimeter bereiken (zie ook hierna en tabel 4).

Langs de verticale as van het ordinatiediagram vertonen beide *Junco-Schoenetum*-gemeenschappen een duidelijk spreiding. Verder concentreren de opnamen van de gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Centaurium littorale* (CS) zich langs de onderste helft van de verticale as. Deze as zegt dus veel over de variatie binnen gemeenschappen JS1 en JS2 en over de verschillen tussen deze gemeenschappen enerzijds en gemeenschap CS anderzijds. Deze as blijkt (zwak) positief gecorreleerd met de bedekking van de kruidlaag en negatief met de Ellenbergwaarde voor zout en de K^+-bezetting van de toplaag. Ook het C/N-quotiënt en de Ca^{++}-bezetting van de toplaag zijn (positief) met deze as gecorreleerd. Bij de *forward selection* bleek de verklarende waarde van deze variabelen echter gering. Dit hangt waarschijnlijk samen met het feit dat zij sterk correleren met andere variabelen die in de *forward selection* eerder aan het verklaringsmodel zijn toegevoegd. Volgens de niet getoonde correlatiematrix doet zich een verband voor tussen het Ellenberggetal voor zout en de Mg^{++} en Ca^{++}-bezetting (r = 0,41 respectievelijk -0,40) en tussen de verschillende ionen onderling. Vooral de K^+- en Ca^{++}-bezetting zijn in deze dataset sterk negatief gecorreleerd (r = -0,73). Zout- en ionenhuishouding spelen bij de verklaring van de verticale ordinatie-as dus een belangrijke rol. Behalve met de zout- en ionenhuishouding hangt deze as waarschijnlijk ook samen met de vegetatiestructuur en de successie. Aanwijzing hiervoor is de min of meer tegengestelde oriëntatie van de pijlen voor het lichtgetal en de bedekking van de kruidlaag. De gemeenschap met het *Agrostis stolonifera* en *Centaurium littorale* (CS, *Centaurio-Saginetum* in de landelijke systematiek) aan de onderzijde van het diagram moet daarbij beschouwd worden als een pioniergemeenschap, terwijl de opnamen van de *Junco-Schoenetum*-gemeenschappen JS-1 en Js-2 in de bovenste helft van het diagram oudere successiestadia vertegenwoordigen. In de twee volgende paragrafen zullen we de variatie binnen deze twee gemeenschappen nader bezien aan de hand van twee afzonderlijke PCA-analyses.

6.5 Milieucondities van het *Junco-Schoenetum* in de buitenduinen

Figuur 12a en b zijn het resultaat van een PCA-ordinatie van 18 opnamen van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1) met bijbehorende bodemgegevens. Van de varianten met *Potentilla erecta* (JS1-Pe) en *Lysimachia vulgaris* (JS1-Lv) zijn vrijwel geen opnamen beschikbaar waarin bodemgegevens zijn verzameld. Op één opname na zijn deze varianten dan ook niet in de analyse betrokken. Dit is echter geen probleem, omdat het merendeel van de karakteristieke duinvalleisoorten goed vertegenwoordigd is. In het diagram ordenen de opnamen zich in twee clusters, die slechts in geringe mate overlappen. De opname van de variant met *Lysimachia vulgaris* (JS1-Lv) valt binnen de ruimte van de typische variant.

De eerste (horizontale) ordinatie-as correleert zwak positief met de Ellenbergwaarde voor vocht, het kalkgehalte in de toplaag en op 35 centimeter diepte, en met de bedekking van de kruidlaag. Deze as heeft een zwakke negatieve correlatie met de Ellenberggetallen voor licht en met stikstof. In de *forward selection* blijken alleen de Ellenbergwaarden voor vocht en licht en kalkgehalte in de toplaag een significant verklarende waarde te hebben. In de soortensamenstelling (figuur 12b) komen de verschillen langs de horizontale ordinatie-as tot uiting in de aanwezigheid van soorten van vochtige, voedselarme en humeuze bodems aan de rechterzijde (*Anagallis tenella, Pedicularis palustris, Rhinanthus angustifolius en Hypericum tetrapterum)* en soorten van meer minerale bodems met een dynamische waterhuishouding aan de linkerzijde (*Centaurium littorale, Juncus articulatus, Potentilla anserina, Eleocharis uniglumis* en ook *Carex oederi oederi*). De tegengesteld gerichte pijlen voor het lichtgetal en de bedekking van de kruidlaag reflecteren de successie in deze gemeenschap, met linksboven de jongere en rechtsonder de oudere stadia. In tegenstelling tot de DCA-analyse in figuur 11 is de dikte van de humuslaag in deze PCA-analyse geen significant verklarende variabele. Toch doen zich ten aanzien van deze variabele wel verschillen voor tussen de twee hier besproken varianten. In de zeven geanalyseerde proefvlakken van de variant met *Glaux maritima* (JS1-Gm) varieert de dikte van de humeuze toplaag tussen de 3 en 8 centimeter (gemiddeld 4,7), met slechts één waarde hoger dan 5 centimeter. In tien proefvlakken van de typische variant (JS2-tp) ligt de range tussen 3 en 15 (gemiddeld 8,8), met in slechts één proefvlak een humuslaag die dunner is dan 5 centimeter. Deze laatste variant wordt dus gekenmerkt door een voor het *Junco-Schoenetum* relatief dikke humuslaag. Opmerkelijk is dat de aanwezigheid van deze humuslaag niet leidt tot oppervlakkige verzuring. In variant JS1-tp werden op verschillende plaatsen in een humeuze toplaag van meer dan 5 centimeter dik kalkgehalten aangetroffen van 3-7% $CaCO_3$ (zie ook kader 1 en 2).

De tweede (verticale) as van het ordinatiediagram in figuur 12 is gecorreleerd met het Ellenberggetal voor zout, met de Mg^{++}-bezetting en met het Ellenberggetal voor stikstof. In de *forward selection* bleken alleen de beide eerste variabelen significant verklarende waarde te hebben. Daarbij is sprake van een duidelijke correlatie met de Ca^{++}-bezetting (negatief) en de Na^+-bezetting (positief).[91] Dit onderstreept de correlatie van de verticale ordinatie-as met de ionenbezetting in de bovenste bodemlaag. Er is hier sprake van een duidelijke overeenkomst met de tweede as van DCA-analyse in figuur 11 en de PCA-analyse van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans* (JS2, zie volgende paragraaf en figuur 13). Plantensoorten die met deze as correleren zijn *Juncus gerardii, Trifolium fragiferum, Blackstonia perfoliata, Glaux*

90 Bijvoorbeeld *Carex distans, Trifolium fragiferum, Centaurium pulchellum* en *Blackstonia perfoliata*, met een indicatiewaarde › 8.

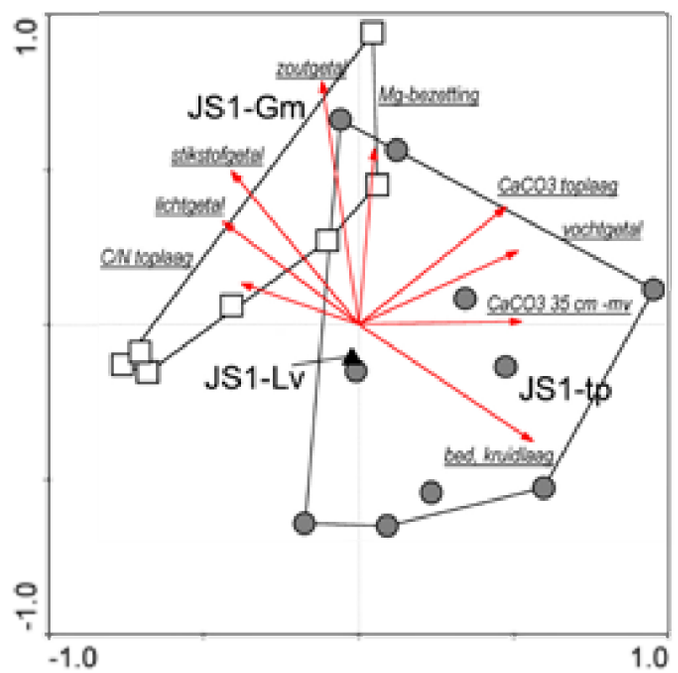
91 De correlatiecoëfficiënten van de Ca^{++}-bezetting met het zoutgetal en de Mg^{++}-bezetting bedragen -0,49 en -0,35. Voor de Na^+-bezetting zijn deze waarden respectievelijk 0,49 en 0,40. Ook is er sprake van een sterke correlatie tussen het zoutgetal en de Mg^{++}-bezetting (r=0,76).

Figuur 12. PCA-analyse van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica*.

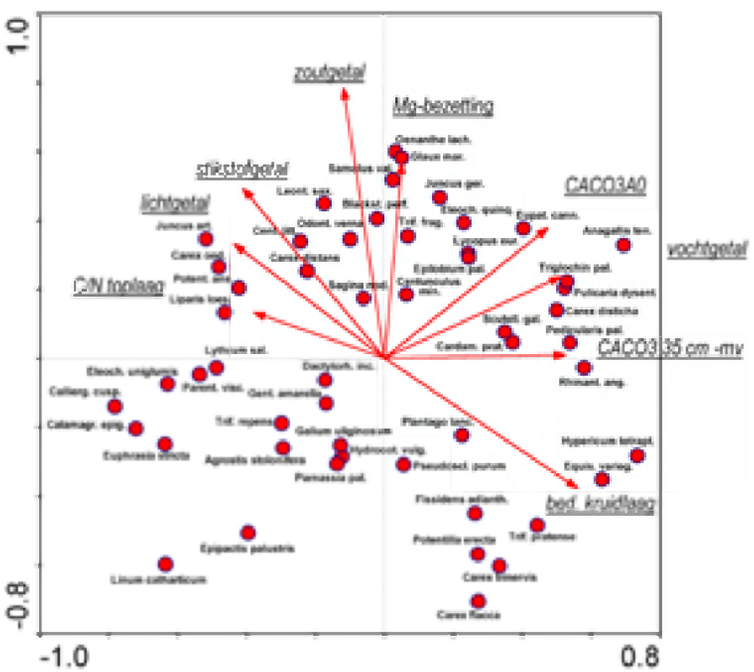
De relatie tussen de milieuvariabelen en de soortensamenstelling van de vegetatie is getoetst met de Monte Carlo Permutatietest (9999 perm.) en onderworpen aan *forward selection* in CCA; significantieniveaus: *** p < 0,001, ** p = 0,001-0,01; * P = 0,01-0,05. De volgorde van de variabelen in onderstaande tabel is conform de uitkomst van de *forward selection* in CCA.

	significantieniveau bij onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met milieuvariabelen (PCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen bij *forward selection* (% van totale variantie)		
		as 1	as 2			
zoutgetal	***	-0,12	0,78	0,24	10%	***
vochtgetal	*	0,51	0,24	0,43	18%	*
lichtgetal	*	-0,44	0,33	0,61	26%	*
Mg^{++}-bezetting	*	0,05	0,57	0,80	34%	*
% $CaCO_3$ humeuze toplaag	*	0,47	0,38	0,97	41%	*
stikstofgetal	**	-0,41	0,49	1,12	48%	ns
C/N humeuze toplaag	*	-0,38	0,13	1,23	53%	ns
% $CaCO_3$ 35 cm -mv	*	0,52	0,01	1,35	58%	ns
bedekking kruidlaag	**	0,56	-0,38	1,47	63%	ns
variantie verklaard door alle milieuvariabelen				2,34	100%	
totaal van alle eigenwaarden in de dataset				2,34	100%	

A. Gemeenschappen en milieuvariabelen



B. Soorten en milieuvariabelen



maritima, Samolus valerandi en *Oenanthe lachenalii* aan de (magnesiumrijke) bovenzijde en *Parnassia palustris, Epipactis palustris, Linum catharticum, Carex flacca, Carex trinervis* en *Euphrasia stricta s.l.* aan de (magnesiumarme) onderzijde.

6.6 Milieucondities van het *Junco-Schoenetum* in de afgesloten deltawateren

De gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans* (JS2) omvat de *Junco-Schoenetum*-vegetaties op de drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren. De figuren 13a en b geven een PCA-analyse van 16 opnamen van deze gemeenschap. Drie opnamen met nauwe verwantschap aan de *Sphagnum*-variant (JS2-Sp) zijn bij deze analyse weggelaten, omdat zij in de soortensamenstelling sterk van de overige opnamen afweken. Dit afwijkende karakter hangt samen met menselijke beïnvloeding van de waterhuishouding (verlaagd winterpeil) op de locaties waar deze variant voorkomt.

De eerste ordinatie-as correleert sterk negatief met de gemiddeld laagste grondwaterstand (GLG) en de Ellenberggetallen voor stikstof en licht. Er is een positieve correlatie met het Ellenberggetal voor vocht. In de *forward selection* hebben de GLG en het Ellenberggetal voor vocht de belangrijkste verklarende waarde. De tweede as correleert met een aantal parameters gerelateerd aan de ionenbezetting van de toplaag (negatief met Mg^{++} en Na^{+}, positief met Ca^{++}) en ook met de Ellenbergwaarden voor licht en zout (negatieve correlatie). In de *forward selection* hebben hiervan vooral de Mg^{++}-bezetting en het Ellenberggetal voor zout verklarende waarde.

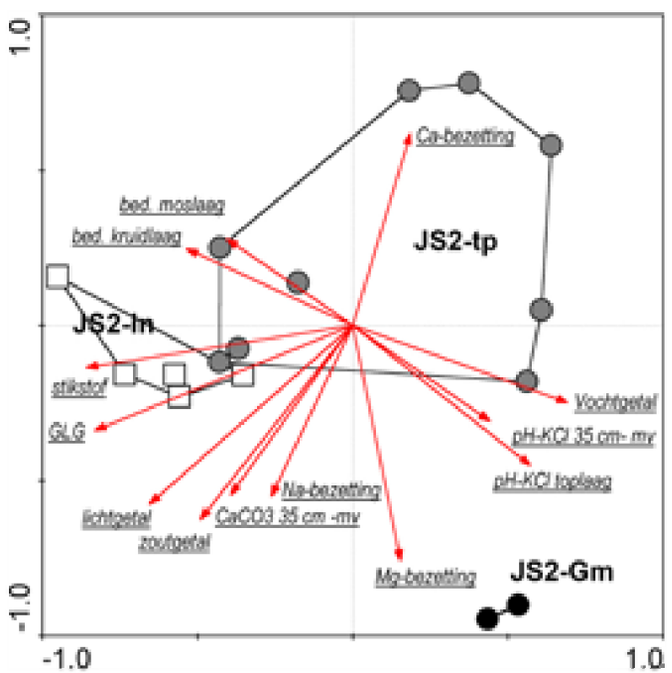
Rechtsonder in het ordinatiediagram liggen de opnamen van

Figuur 13. PCA-analyse van de gemeenschap met Epipactis palustris en Carex distans.

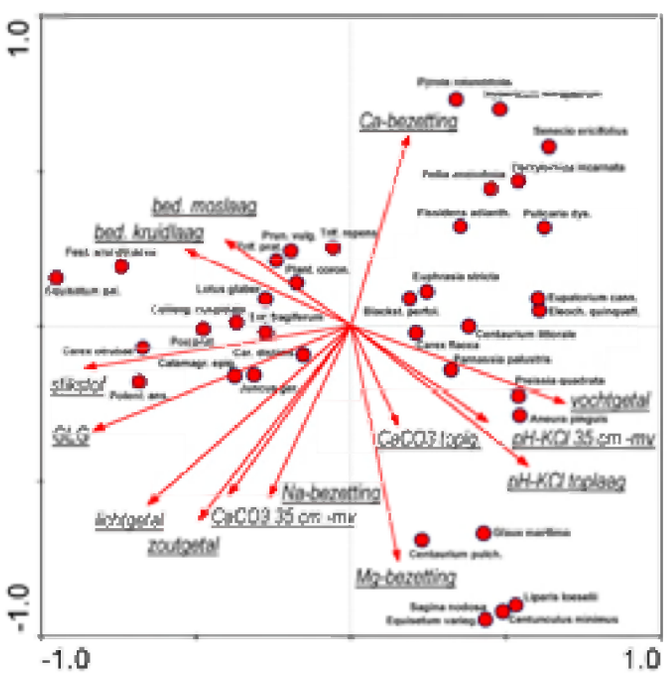
De relatie tussen de milieuvariabelen en de vegetatiesamenstelling is getoetst met de Monte Carlo Permutatietest (9999 perm.) en vervolgens onderworpen aan *forward selection* in CCA; De volgorde van de variabelen in de tabel is conform de uitkomst van deze selectie.
Significantieniveaus: *** p < 0,001, ** p = 0,001-0,01; * P = 0,01-0,05; ns = niet significant.

	significantie bij onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met milieuvariabelen (r-waarde PCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen bij *forward selection* (% van totale variantie)		
		as 1	as 2			
gem. laagste grondwaterstand (glg)	***	-0,80	-0,35	0,29	(15%)	***
Mg^{++}-bezetting	*	0,12	-0,68	0,50	(26%)	**
vochtgetal	***	0,74	-0,18	0,67	(35%)	*
zoutgetal	**	-0,55	-0,68	0,82	(43%)	*
bedekking moslaag	*	-0,49	0,30	0,97	(51%)	*
% $CaCO_3$ 35 cm -mv.	*	-0,42	-0,46	1,12	(59%)	ns
stifstofgetal	***	-0,86	-0,14	1,22	(64%)	ns
pH-KCl toplaag	**	0,54	-0,45	1,32	(69%)	ns
pH-KCl 35 cm -mv	*	0,35	-0,37	1,41	(74%)	ns
lichtgetal	***	-0,64	-0,67	1,49	(78%)	ns
bedekking kruidlaag	*	-0,55	0,24	1,57	(82%)	ns
Na^{+}-bezetting	*	-0,26	-0,59	1,63	(85%)	ns
Ca^{++}-bezetting	*	0,24	0,63	1,72	(90%)	ns
variantie verklaard door alle milieuvariabelen				1,91	(100 %)	
totaal van alle eigenwaarden in de dataset				1,91	(100 %)	

A. Gemeenschappen en milieuvariabelen



B. Soorten en milieuvariabelen



de variant met *Glaux maritima* (JS2-Gm), die gekenmerkt wordt door soorten van open minerale bodems en facultatieve halofyten (*Glaux maritima, Centaurium pulchellum, Sagina nodosa* en *Centunculus minimus*). Rechts in het midden en rechtsboven bevinden zich de opnamen van de typische variant (JS2-tp) met veel Rode Lijstsoorten (*Epipactis palustris, Dactylorhiza incarnata, Linum catharticum, Parnassia palustris*). Links bevinden zich de opnamen van de soortenarme inopsvariant (JS2-in). Typische duinvalleiplanten komen hier minder voor en hun plaats wordt ingenomen door soorten van meer dynamische en nutriëntrijke omgeving (*Festuca arundinacea, Trifolium fragiferum, Agrostis stolonifera, Potentilla anserina*). In deze opnamen hebben de kruid- en moslaag een hogere bedekking. In het ordinatiediagram wijzen de pijlen voor de GLG en het Ellenberggetal voor stikstof in deze richting. Dit laatste mag geïnterpreteerd worden als een indicator voor de productiviteit.[92] De hogere productiviteit in deze variant heeft waarschijnlijk te maken met een iets hogere ligging en een vaak fijn-zandige bodemsamenstelling. In grote aaneengesloten gebieden, zoals de Slikken van Flakkee in de Grevelingen, leidt dit laatste op grote schaal tot stagnerend water in de winter, terwijl 's zomers de grondwaterstand vele tientallen centimeters kan wegzakken.[93] De lage grondwaterstanden

92 Schaffers & Sýkora (2000).

93 Op de Slikken van Flakkee werden in deze gemeenschap GLG's vastgesteld van 30-85 centimeter -mv. Zie ook paragraaf 9.4 en tabel 12.

Kader 1. Duinvalleigradiënt in de Schapenwei (Voorne).

Onderstaande tabel geeft een gradiënt weer van de duinvallei-vegetaties in de Schapenwei op Voorne. Opname 1 is gemaakt in een van de laagste punten van de vallei. Dit proefvlak staat 's winters langdurig onder water. 's Zomers zakt het grondwater circa 25 cm beneden het maaiveld weg. Opname 4 en 5 liggen aan de hoge kant, tegen het duinstruweel aan. Opname 5 ligt tussen een paar lage duintjes. Opname 3 is recent door golfwerking en vogels oppervlakkig verstoord.
De grootste soortenrijkdom wordt bereikt aan de hoge kant van de gradiënt. Daar vinden we ook de meeste duinvalleiplanten en schraallandsoorten. Kruid- en moslaag hebben een hoge bedekking en de moslaag wordt gedomineerd door pleurocarpe mossen. We hebben hier te maken met een "oud *Schoenetum*" (Bruin, 1991). Vooral in de recent omgewoelde opname 3 komen enkele soorten van open bodem voor (o.a. *Pellia endivifolia*). Deze opname heeft, samen met opname 5, ook de hoogste soortenrijkdom. In opname 5 hangt dit samen met de aanwezigheid van soorten van droge duinmilieus.
De bodem van deze vallei bestaat uit kalkrijk zand (3,7-6,4% $CaCO_3$ op 30-40 cm), met ook oppervlakkig een hoge pH. Dit geldt niet alleen voor de valleiranden, maar ook voor het lage, natte en soortenarmere middendeel van de vallei. Juist in dit natte gedeelte is sprake van een opwaarts oplopende pH in de bovenste gedeelten van de humuslaag. Dit in tegenstelling tot de hoger gelegen soortenrijke proefvlakken, waar de pH naar beneden toe hoger wordt. Opmerkelijk zijn ook de kalkgehalten in de humuslaag. Deze zijn in het lage deel van de vallei gelijk of zelfs hoger dan de kalkgehalten op 30-40 cm diepte. Dit wijst op afzetting van kalk (Sival *et al.*, 1998). Van een dergelijke kalkafzetting is in de opnamen 4 en 5 geen sprake. Het wat hogere kalkgehalte van de toplaag van opname 3 kan samenhangen met de recente bodemwoeling, waardoor dieper gelegen kalkrijk materiaal naar boven is gewerkt. Ondanks de oppervlakkig lage kalkgehalten hebben opname 4 en 5 toch een goed gebufferde pH. De vegetatie van deze duinvallei wordt gekenmerkt door een gesloten begroeiing met een pleurocarpe moslaag en een relatief dikke humuslaag. De hydrologische situaties zijn echter zodanig dat van verzuring in deze duinvallei geen sprake is. Sterker nog: in het laagste deel van de vallei ontwikkelt zich zelfs een kalkmoeras. Het ontbreken of verdwijnen van duinvalleiplanten in dit valleigedeelte moet dan ook eerder aan langdurige inundaties dan aan verzuring worden toegeschreven.

Opnamenummer	1	2	3	4	5
Vegetatietype	RG Js	JS1-tp			
aantal soorten	23	33	47	42	48
Bedekking kruidlaag (%)	75	80	60	80	60
Bedekking moslaag (%)	100	100	60	50	50
pH gradiënt humuslaag	▲	▲	=	▼	▼
pH-KCl humuslaag	7,7	7,7	7,9	7,4	7,5
pH-KCl 30-40 cm -dmv	8,8	8,9	8,5	8,7	8,7
% $CaCO_3$ humuslaag	6,4	7,9	3,6	0,8	0,7
% $CaCO_3$ 30-40 cm -mv	6,4	6,1	4,1	5,2	3,7
laagste grondwaterstand	25	30	40	40	50
dikte humeuze toplaag	8	8	7	12	10
Saginion maritimae en Nanocyperion					
Sagina nodosa			2	1	
Blackstonia perf. serotina					2
Caricion davallianae en Junco-Schoenetum					
Carex nigra x trinervis	3				
Equisetum variegatum	2	5	4	5	
Anagallis tenella	5	8	7	7	2
Parnassia palustris		2	3	3	2
Carex oederi s. oederi			2		2
Carex trinervis			3	3	3
Epipactis palustris			4	2	2
Liparis loeselii			1		
Pellia endiviifolia			2		
Dactylorhiza incarnata			3		
Fissidens adianthoides				3	3
Gentianella amarella					2
Parvocaricetea en Phragmitetea					
Galium palustre	3	2	2		
Pedicularis palustris	3	6	2		
Eleocharis palustris	5	2	4		
Ranunculus flammula	2		3	2	
Juncus articulatus	5		3	3	
Calliergonella cuspidata	9	1	8	7	5
Hydrocotyle vulgaris	6	5	5	6	6
Mentha aquatica	5	3	5	3	5
Phragmites australis		1			4

Opnamenummer	1	2	3	4	5
Vegetatietype	RG Js	JS1-tp			
Lolio-Potentillion en Juncetum gerardii					
Potentilla anserina	6				
Triglochin palustris		2	2		
Glaux maritima			2		
Eleocharis quinqueflora	2		4		
Oenanthe lachenalii	1	1	1		
Agrostis stolonifera	6	3	2	3	3
Lotus glaber		5	2	3	2
Juncus gerardii			2	2	2
Schraallandsoorten					
Carex flacca			5	5	5
Linum catharticum			2	2	4
Euphrasia stricta			2	2	2
Leontodon saxatilis					2
Molinietalia					
Carex disticha	7	2		4	4
Rhinanthus angustifolius	1	2	2	2	2
Galium uliginosum		2	2	3	
Cirsium palustre		2	2	3	2
Hypericum tetrapterum		2	2	2	2
Potentilla erecta				6	3
Molinio-Arrhenatheretea					
Cardamine pratensis		2	2	1	
Equisetum arvense		2	2	1	2
Prunella vulgaris		2	2	2	2
Pulicaria dysenterica		2	3	4	5
Holcus lanatus			2	3	2
Trifolium pratense			2	5	6
Ranunculus repens			2	1	2
Plantago lanceolata			1		2
Festuca rubra				2	5
Ruigte- en struweelsoorten					
Salix purpurea	2				
Salix cinerea	3	2			
Salix repens	5	6	5	6	6
Eupatorium cannabinum		2	3		3
Betula species				1	2

Kader 2. Duinvalleigradiënt in de vallei van de Buitenverklikker (Schouwen).

De Verklikkervallei ligt aan de buitenzijde van de duinen van Schouwen. Het is een voormalige strandvlakte, die tussen 1975 en 1980 definitief van zee is afgesloten. De vallei is aan alle kanten omgeven door duindoornstruweel. Onderstaande tabel geeft een vegetatiegradiënt weer van de laagste gedeelten van de vallei naar lage kopjes die verspreid voorkomen. In natte jaren staat de vallei grotendeels en langdurig onder water. In droge winters blijven de hogere delen droog. De vallei wordt (als dat kan) jaarlijks gemaaid. De laagste delen zijn begroeid met de gemeenschap met *Littorella uniflora* en *Samolus valerandi* (opn. 1), die in een mozaïek voorkomt met de gemeenschap met *Eleocharis palustris* en *Mentha aquatica* (opnamen 2 en 3; van de laatste opname zijn geen bodemgegevens beschikbaar). Lage kopjes steken 50-100 centimeter boven de valleibodem uit. Zij zijn grotendeels begroeid met de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (opnamen 4, 5 en 6). De grootste soortenrijkdom wordt in dit transect aan de hoge zijde van de gradiënt bereikt. Deze vallei is gelegen in een kalkrijk duingebied, met een iets lager initieel kalkgehalte dan op Voorne (zie kader 1). Alle proefvlakken hebben een gebufferde bodem. Het sterkst is dit in opname 1, waar zowel de pH als het kalkgehalte in de bovenste vijf centimeter hoger zijn dan op 30 centimeter diepte. Kennelijk is hier sprake van secundaire kalkafzetting. Of deze zich ook voordoet in de moerasvegetaties van opnamen 2 en 3 is onduidelijk. In ieder geval werden hier oppervlakkig geen verhoogde pH's en kalkgehalten gemeten. Ook was er geen opwaarts oplopende pH in de bovenste bodemlagen waarneembaar. Het kalkgehalte in de toplaag was in de hoogst gelegen opname het laagst. Deze plek staat ook in natte jaren het minst onder invloed van basenhoudend grondwater, waardoor te verwachten valt dat het in de bodem aanwezige carbonaat hier het eerst is opgelost.
Hoewel de pionierstadia van het *Saginion maritimae* ontbreken, is de vegetatie in deze vallei duidelijk veel jonger dan in de Schapenwei op Voorne (kader 1). Dit uit zich in de dunnere humuslagen en het voorkomen van pionierbegroeiingen, zoals *Littorella*-vegetaties in de laagste delen. In landschapsecologisch opzicht is er echter een grote verwantschap. Ook hier vindt in de laagste delen afzetting van kalk plaats en komen de meest soortenrijke duinvalleivegetaties voor in de hogere delen van de vallei-zonering.

Opnamenummer	1	2	3	4	5	6
Vegetatietype	SL	RG Ep		JS1-tp		
Bedekking totaal (%)	100	80	100	100	80	100
Bedekking kruidlaag (%)	100	80	60	50	50	50
Bedekking moslaag (%)	0	5	5	80	70	80
% $CaCO_3$ 0-5 cm -mv	4,1	2,3	?	1,4	1,4	0,3
% $CaCO_3$ 30-40 cm -mv	2,4	3,7	?	2,5	2,5	2,3
pH-KCl 0-5 cm -mv	8,7	7,6	?	7,3	7,9	7,3
pH-KCl 30-40 cm -mv	8,3	8,7	?	8,7	8,7	8,8
% org. stof 0-5 cm -mv	0,3	2,6	?	3,8	2,5	4,7
N-totaal toplaag	0,2	0,2	?	0,2	0,5	0,1
dikte humuslaag	0	5	?	3	3	5
laagste grondwaterst.	5	8	?	28	30	30
Littorellion						
Littorella uniflora	8					
Samolus valerandi	5	4				
Saginion maritimae en Nanocyperion						
Sagina nodosa					2	
Parentucellia viscosa						2
Caricion davallianae en Junco-Schoenetum						
Dactylorhiza incarnata				2		
Liparis loeselii				3	2	
Epipactis palustris				3	3	2
Parnassia palustris					5	3
Carex oederi s. oederi	3	2	2	2	2	3
Parvocaricetea en Phragmitetea						
Scutellaria galericulata		3				
Carex nigra x trinervis		2				
Galium palustre		3				
Eleocharis palustris	3	8	4			
Ranunculus flammula		5	2	2		
Lysimachia vulgaris			5	2		
Lythrum salicaria			2	2		
Phragmites australis			7	5	3	
Bolboschoenus maritimus			2	1	1	
Hydrocotyle vulgaris	3	6	6	6	5	5
Mentha aquatica	2	5	2	3	3	2
Juncus articulatus	2	3	2	5	3	3
Calliergonella cuspidata				9	9	9
Drepanocladus species		2	5			2

Opnamenummer	1	2	3	4	5	6
Vegetatietype	SL	RG Ep		JS1-tp		
Lolio-Potentillion						
Agrostis stolonifera		3		5	3	5
Potentilla anserina		2	2	2	2	5
Eleocharis uniglumis				3		3
Juncus gerardii					1	
Schraallandsoorten						
Linum catharticum				4	4	4
Euphrasia stricta				5	3	5
Lotus corniculatus						6
Molinietalia						
Galium uliginosum				2	2	2
Molinia caerulea						1
Brachythecium mildeanum						2
Molinio-Arrhenatheretea						
Prunella vulgaris					2	2
Trifolium repens					5	3
Cerastium fontanum					2	
Holcus lanatus						2
Cardamine pratensis						1
Ranunculus repens						2
Ruigte- en struweelsoorten						
Salix cinerea		2			2	
Salix repens				3	6	5
Calamagrostis epigejos				3	5	5
Rubus caesius				1	3	
Hippophae rhamnoides					2	1
Koelerio-Corynephoretea						
Carex arenaria					2	
Agrostis capillaris						2

in het zomerhalfjaar scheppen hier goede groeicondities. Als gevolg van de uitgebreide plasvorming in de winter kunnen inundatiegevoelige planten zich hier echter niet handhaven. Deze dynamische grondwaterhuishouding verklaart dan ook de soortenarmoede van de inopsvariant.[94]

De verticale ordinatie-as hangt samen met de kationenbezetting van het adsorptiecomplex in de bovenste bodemlaag. De humuslaag is in deze gemeenschap meestal niet dikker dan 3 tot 4 centimeter. In de variant met *Glaux maritima* (JS2-Gm) is de humuslaag het dunst en vaak zelfs afwezig. In inopsvariant (JS2-in) is meestal een dunne laag vrij ruwe humus aanwezig, die zich vooral lijkt te kunnen ontwikkelen bij aanwezigheid van een dichte, vitale laag van het pleurocarpe bladmos *Calliergonella cuspidata* (zie ook kader 3). Net als in de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1) vertoont ook in deze gemeenschap de kationenbezetting van het adsorptiecomplex van de humuslaag duidelijk verschillen. De Mg^{++}-bezetting blijkt in de *forward selection* de grootste verklarende waarde te hebben. Deze is echter duidelijk gecorreleerd met de Ca^{++} en Na^{+}-bezetting.[95] In de opnamen in de bovenste helft van het diagram is het Ca^{++}-aandeel in de ionenbezetting steeds hoger dan 85%, terwijl dit in de opnamen in de onderste helft steeds beneden de 80% ligt. In de variant van *Glaux maritima* en in de inopsvariant ligt dit soms zelfs op een niveau van 50-70%. Hier zijn Mg^{++}-, Na^{+}- en K^{+} -ionen prominenter aanwezig in het adsorptiecomplex.

6.7 Buffering van de organische toplaag in de basofiele mesoserie

In kalkrijk duin- of strandzand is onopgelost calciumcarbonaat de belangrijkste bron voor zuurbuffering van de bovenste bodemlagen.[96] Onder invloed van neerslag en toename van zuurionen als gevolg van de afbraak van organische stof lost $CaCO_3$ op en spoelen Ca^{++}-ionen en HCO_3^{-}-ionen naar het grondwater uit. Metingen in de inopsvariant van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans* (JS2-in) in de Grevelingen laten zien dat de bovenste centimeters van een kalkrijke bodem in enkele decennia grotendeels kunnen ontkalken, waardoor de pH uiteindelijk in het zwakzure traject belandt (opname 3a in kader 3). Bij een goed contact tussen de zich ontwikkelende organische toplaag en het onderliggende kalkrijke materiaal zal de oppervlakkige verzuring echter veel trager verlopen. Bodemfauna of regelmatige betreding door vee kunnen aan deze menging bijdragen (zie ook kader 3). In veel gevallen spelen ook basenhoudend grond- en oppervlaktewater een rol bij de chemische buffering van de toplaag, omdat zij de ionenvoorraad van het adsorptiecomplex aanvullen. Deze ionen kunnen vervolgens worden uitgewisseld tegen zuurionen, waardoor de pH in de toplaag op een hoog niveau blijft. Bij de uitwisseling van zuurionen tegen basische kationen is sprake van een afnemende adsorptiesterkte volgens de reeks

$$H^{+} > Ca^{++} > Mg^{++} > K^{+} > NH_4^{+} > Na^{+}$$

In neutrale en basische omstandigheden zijn Ca^{++} en Mg^{++} meestal de dominante uitwisselbare ionen. Hoge concentraties van ionen met lage adsorptiesterkte (bijvoorbeeld Na^{+}) kunnen er echter voor zorgen dat ionen met een grotere adsorptiesterkte uitgewisseld worden.[97] In de kalkrijke duinen is in het grondwater Ca^{++} het dominante kation, terwijl in zeewater het relatieve aandeel van Na^{+}, Mg^{++} en K^{+} veel groter is.[98] De ordinaties van de basofiele duinvalleigemeenschappen laten zien dat de bezetting van het adsorptiecomplex in de bovenste bodemlagen een belangrijke variabele is bij de verklaring van de verschillen in de vegetatie. In de geanalyseerde opnamen van de basofiele mesoserie is de H^{+}-bezetting nergens hoger dan 1%. Deze speelt in deze gemeenschappen dus niet of nauwelijks een rol. In alle drie hierboven besproken ordinaties van de basofiele mesoserie hadden langs de verticale ordinatie-as de Ellenbergwaarde voor zout en een of meer kationen van het adsorptiecomplex een belangrijke verklarende waarde. Daarbij was steeds sprake van een negatief verband tussen enerzijds de Ca^{++}-bezetting en anderzijds het aandeel van Mg^{++}, K^{+} en/of Na^{+}. Waarschijnlijk hangt dit samen met de betekenis van grondwater, respectievelijk zout of brak oppervlaktewater voor de buffering van betreffende bodems. Opvallend is dat deze variatie zich zowel in gemeenschap JS1 als in gemeenschap JS2 voordoet. In beide gemeenschappen is kennelijk sprake van zowel standplaatsen waar de buffering wordt bepaald door calciumhoudend grondwater als standplaatsen waar zout of brak oppervlaktewater een overheersende invloed heeft. Dit is een belangrijke aanwijzing dat beide gemeenschappen twee verschillende ontwikkelingsreeksen vertegenwoordigen en geen verschillende stadia zijn in één ontwikkelingsreeks.

Onder bepaalde omstandigheden kan het voorkomen dat er in duinvalleien geen kalk oplost, maar dat dit hier juist neerslaat, waardoor de buffercapaciteit verder toeneemt.[99] Dit proces kan zich in ten minste twee verschillende omstandigheden voordoen. Allereerst kan op min of meer kale bodems, waar calcium- en bicarbonaathoudende grondwater in de zomer dicht onder het maaiveld staat, sprake zijn van capillaire opstijging van grondwater. Als dit grondwater oververzadigd is met Ca^{++} en HCO_3^{-}-ionen kan koolzuurgas ontwijken, bijvoorbeeld door verdamping of doordat CO_2 wordt opgenomen door microscopische algen. Kalk slaat dan in de vorm van korstjes in de bovenste bodemlagen neer. Onder of in een dikke homogene laag van pleurocarpe mossen doet dit proces zich niet voor. In valleien en kwelplassen die in het groeiseizoen langdurig worden geïnundeerd met basenrijk water kan zich echter wel een ander proces van kalkafzetting voordoen, waarbij planten een actieve rol spelen. Onder andere kranswieren en *Potamogeton*-soorten zijn in staat om actief CO_2 op te nemen, waarbij tegelijkertijd kalk op de bladeren en stengels wordt afgezet. Bij afwezigheid van waterplanten doet kalkafzetting zich niet of nauwelijks voor.[100] Dit type kalkafzetting doet zich dus voor ín de vegetatielaag en

94 Zie ook Drost & Visser (1981). Zij introduceerden voor deze standplaatsen het begrip 'dynamische mesoserie'.

95 De niet getoonde correlatiematrix geeft de volgende correlaties: zoutgetal/Mg^{++}-bezetting: 0,41, zoutgetal/Ca^{++}-bezetting: -0,68, Mg^{++}-bezetting/Ca^{++}-bezetting: -0,62, Mg^{++}-bezetting/Na^{+}-bezetting: 0,45.

96 Stuyfzand (1993); Grootjans *et al.* (1995).

97 Bloemendaal *et al.* (1988).

98 Zie Stuyfzand (1993). Uit de tabellen 7.3 en 7.5 in deze publicatie kunnen de volgende concentraties worden afgeleid (mg/liter).

	Ca^{++}	Mg^{++}	K^{+}	Na^{+}
Zeewater voor de kust	425	1122	346	9350
Grondwater op 5-20 meter diepte	113	5,1	1,4	25

99 Zie Sival *et al.* (1998). Het oplossen en neerslaan van kalk verloopt in stappen volgens de volgende evenwichtsreacties: (1) $CaCO_3 + H^{+} \leftrightarrow HCO_3^{-} + Ca^{++}$ en (2) $HCO_3^{-} + H^{+} \leftrightarrow CO_2 + H_2O$. Als aan water, dat is oververzadigd met Ca^{++} en HCO_3^{-}, CO_2 wordt onttrokken verloopt reactie (2) naar rechts. Dit kan alleen als er voldoende H^{+}-ionen beschikbaar zijn. Deze komen vrij door reactie (1) naar links te laten verlopen. Het resultaat is dat kalk neerslaat.

100 Mc Connaughey *et al.* (1994).

Kader 3. Duinvalleigradiënt op de Veermansplaat.

De Veermansplaat is een vlakke plaat in de Grevelingen die langs de rand iets helt. De hoogteverschillen zijn niet groter dan 40-50 centimeter. Op de zuidelijke helft van de plaat zijn in een raai 4 vegetatieopnamen gemaakt. Bij drie opnamen zijn ook uitgebreide bodemanalyses verricht (opname 1,2 en 3a). Van opname 3b is alleen het bodemprofiel beschreven en is de pH van de humuslaag gemeten met indicatorpapier. Opnamen 3a en 3b lagen pal naast elkaar. De eerste in een depressie die 's winters vaak onder water staat. De tweede op een rug, die door het vee als looppad werd gebruikt. Het gehele gebied wordt vanaf de jaren zeventig extensief begraasd. Voor het overige is hier geen sprake van beheer.
De opname aan de lage zijde van de plaat (1) was duidelijk het meest soortenrijk (JS2-Gm). Het grondwater zakte hier slechts weinig weg (20 cm-mv). Er was sprake van dunne, goed versmeerbare humuslaag (2 cm organische stof en 3 cm minerale overgangszone). Met indicatorpapier kon worden waargenomen, dat de pH in de bovenste centimeters van de toplaag het hoogst was (opwaarts oplopende pH, zie pijlen in de tabel). Het $CaCO_3$-gehalte in de humuslaag was slechts weinig lager dan in de minerale ondergrond op 30-40 cm diepte. De vegetatie had een open structuur, met een moslaag die slechts 20% van het proefvlak bedekte en hoofdzakelijk bestond uit levermossen. Op het resterende open deel van de bodem was een goed ontwikkelde bruin gekleurde mat van micro-organismen aanwezig. Opname 2 en 3a waren iets hoger gelegen (GLG resp. 30 en 40 cm. -mv). Deze opnamen waren veel soortenarmer, waarbij vooral duinvalleiplanten ontbraken en graslandplanten aanwezig waren. De bedekking en de structuur van de kruidlaag was echter ongeveer gelijk. Het grote verschil was de moslaag, die in beide opnamen circa 100 % bedekte en geheel bestond uit het pleurocarpe bladmos *Calliergonella cuspidata*. Opvallend waren ook de verschillen in de humuslaag. Deze was dikker en meer gelaagd. Bovenin waren nog duidelijk herkenbare plantenresten aanwezig. In deze humuslaag was sprake van een neerwaarts gerichte pH-gradiënt en in proefvlak 3a had de humuslaag in zijn totaliteit ook een duidelijk lagere pH. In dit proefvlak was in de bovenste 5-7 centimeter vrijwel alle kalk opgelost. Opname 3b nam ten opzichte van de overige opnamen een middenpositie in. Dit geldt zowel voor de soortensamenstelling van de vegetatie als voor opbouw van de humuslaag. Deze laatste was duidelijk compacter en meer gehomogeniseerd dan in de nabijgelegen opname 3a. Nauwkeurige metingen van de pH in dit proefvlak ontbreken. Kwalitatieve bepalingen met indicatorpapier wijzen uit, dat deze duidelijk lager liggen dan in proefvlak 1, maar hoger dan in 3a. Ook in proefvlak 3b was sprake van een neerwaarts oplopende pH's.
De opwaarts oplopende pH's en de afwezigheid van ontkalking in de bovenste humuslaag wijzen erop, dat in proefvlak 1 waarschijnlijk sprake is van kalkafzetting (Sival *et al.*, 1998). In de hoger gelegen proefvlakken is sprake van lagere grondwaterstanden en infiltratie. Productie van organische stof leidt hier tot oppervlakkige ontkalking. Vooral de (pleurocarpe) moslaag lijkt hierbij een rol te spelen. Ook het microreliëf en het beheer zijn van belang. Betreding door vee kan op ontkalkende bodems zorgen voor een betere menging van organische stof en onderliggend kalkhoudend materiaal, waardoor de humuslaag beter gebufferd is en duinvalleiplanten zich beter kunnen handhaven (proefvlak 3b). Locaties met plasvorming in de winter worden door het vee gemeden, terwijl pleurocarpe bladmossen in ondiep water 's winters kunnen doorgroeien. Dit versterkt juist de opbouw van organische stof en daarmee ook de gelaagdheid en oppervlakkige verzuring van de bodem (proefvlak 3a).

Opnamenummer	1	2	3a	3b
Vegetatietype (JS2)	JS2-Gm	JS2-in	JS2-in	JS2-tp
Aantal soorten	31	19	17	20
Bedekking totaal (%)	50	100	100	100
Bedekking kruidlaag (%)	35	40	50	40
Bedekking moslaag (%)	20	100	100	80
pH-gradiënt in humuslaag	▲	▼	▼	▼
pH-KCl humuslaag	7,6	7,4	6,2	7 ?
pH-KCl 30-40 cm -mv	8,6	8,5	8,3	?
$CaCO_3$-gehalte humuslaag (%)	5,16	1,38	0,16	?
$CaCO_3$-gehalte 30-40 cm -mv	7,68	7,12	7,05	?
GLG (cm -mv)	20	30	40	45
Ca++-bezetting toplaag	73	83	87	?
Saginion maritimae en Nanocyperion				
Centaurium pulchellum	2			
Sagina nodosa	2			
Centunculus minimus	3			
Blackstonia perf. serotina	1			2
Centaurium littorale	2			2
Caricion davallianae en Junco-Schoenetum				
Aneura pinguis	3			
Preissia quadrata	5			
Equisetum variegatum	5			
Campylium stellatum	5	5		
Parnassia palustris	4			4
Carex oederi oederi	5	5		6
Epipactis palustris	2	3	5	4
Fissidens adianthoides		5		
Soorten van de Parvocaricetea				
Juncus articulatus	4	5		5
Calliergonella cuspidata		8	9	9

Opnamenummer	1	2	3a	3b
Schraallandsoorten				
Lotus corniculatus	2			
Carex flacca	6			5
Linum catharticum	3			3
Leontodon saxatilis	4	2		
Euphrasia stricta			2	4
Lolio-Potentillion en het Juncetum gerardii				
Glaux maritima	4			
Juncus gerardii	2		4	
Carex distans	5	3		5
Lotus glaber	2	2	2	5
Agrostis stolonifera	2	3	3	3
Trifolium fragiferum	2	2	2	
Leontodon autumnalis	2	2	2	
Carex otrubae			2	
Molinio-Arrhenatheretea				
Festuca rubra	2	2		
Trifolium repens		2		
Dactylorhiza species		1	2	
Equisetum arvense		3	3	
Taraxacum officinalis		2		2
Equisetum palustre			2	3
Festuca arundinacea			3	
Holcus lanatus			3	2
Trifolium pratense			2	
Cerastium fontanum				2
Ruigte- en struweelsoorten				
Salix repens	5	6	7	5
Calamagrostis epigejos		3	3	
Salix cinerea		2	2	
Pyrola rotundifolia				2

kan na het afsterven van de planten leiden tot verhoging van de buffercapaciteit in de bovenste gedeelten van een dikkere en eventueel gelaagde organische toplaag. Essentieel voor dit proces is inundatie met voldoende basenrijk water in een periode dat er fotosynthese plaatsvindt. Beide typen van kalkneerslag komen in de duinvalleien van Zuidwest-Nederland voor en kunnen een rol spelen bij de zuurbuffering van duinvalleien. De eerste vorm doet zich vooral voor in jonge successiestadia.[101] Aanwijzingen voor dit type kalkafzetting zijn zowel in de buitenduinvalleien gevonden (Verklikkervallei, Meinderswaalvallei) als op de Stampersplaat en de Veermansplaat in de Grevelingen. In de Grevelingen doen deze omstandigheden zich alleen voor op laaggelegen plaatsen, waar het grondwater 's zomers niet verder wegzakt dan 20 tot 30 centimeter beneden maaiveld. Het tweede type kalkafzetting werd vastgesteld op Voorne (Vliegveldvallei, Schapenwei) in de toplaag van de gemeenschap met *Carex disticha* en *Phragmites australis* (RGJs) en de typische variant van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1-tp).[102]

Grondwater speelt dus een belangrijke rol bij de buffering van duinvalleibodems. Juist hierin verschillen de standplaatsen van soortenrijke duinvalleivegetaties in de buitenduinen (gemeenschap JS1) van die op de drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren (gemeenschap JS2). Onder invloed van de grote reliëfverschillen kwelt in valleien van de buitenduinen een grote hoeveelheid calcium- en bicarbonaatrijk grondwater op, waardoor deze in het winterhalfjaar langdurig inunderen. Afhankelijk van de neerslag kan de omvang van deze plassen van jaar tot jaar sterk wisselen. Dit schept een zeer goede uitgangssituatie voor vegetaties van de hygroserie. Het bicarbonaathoudende grondwater zorgt voor de buffering van de toplaag, ook als deze al een dikkere humeuze toplaag heeft en hierin geen kalk meer aanwezig is. *Chara*- en *Potamogeton*-soorten - en mogelijk ook onder water groeiende mossen - kunnen bijdragen aan kalkafzetting van het tweede type in langdurig geïnundeerde valleien. Op de drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren worden de humusrijke bodems echter niet of nauwelijks met basenhoudend grondwater overspoeld. De platen en slikken hebben een vlak of zwak bolvormig profiel. Grondwaterstromingen zijn hier van de platen naar het omringende meerwater gericht. Langs de rand kan hier wel sprake zijn van overspoeling met brak meerwater. Voor zover er hoger op de platen in de winter sprake is van plasvorming is dit meestal stagnerend regenwater, dat juist verzuring in de hand werkt. Humusrijke bodems met een goed gebufferde organische toplaag zullen hier dus niet of nauwelijks ontstaan.

Door de afwisseling van droge en natte jaren kunnen waterstanden in kalkrijke duinvalleien sterk wisselen, waardoor droogte- of inundatiegevoelige soorten soms nieuwe plekken moeten zoeken. Voor de westelijke Horspolder op Texel en het Kapenglop op Schiermonnikoog is de werking van dit pendelmechanisme beschreven.[103] In 2003 deed iets dergelijks zich ook voor in de Verklikkervallei (Schouwen) en de Schapenwei (Voorne). Deze valleien stonden in de regenrijke winters van 1998 tot 2002 langdurig onder water. Een overstromingsgevoelige soort als *Parnassia palustris* was daardoor in lage gedeelten van deze valleien grotendeels verdwenen. In de drogere jaren vanaf 2003 vestigde de soort zich echter opnieuw op plekken die in de jaren daarvoor langdurig onder water hadden gestaan[104] en vond hier een geschikte standplaats op bodems met een organische toplaag van 5 tot 8 centimeter dik. Dit was mogelijk door de werking van de hierboven beschreven buffermechanismen. Op de hogere delen van de drooggevallen platen in de deltawateren is zoiets niet aan de orde. Natte jaren leiden hier in depressies tot meer en langduriger plasvorming. Het water kan alleen door inzijging of verdamping verdwijnen. Bufferende ionen worden hier door uitloging afgevoerd. Opbouw van organische stof en winterinundaties versterken hier dus het proces van oppervlakkige verzuring. De mogelijkheden voor basofiele soorten om - afhankelijk van de jaarlijkse weersituatie - langs een nat-droog gradient te pendelen zijn hierdoor aanzienlijk kleiner. Het ontbreken van een goed ontwikkelde hygroserie en gebufferde humeuze bodems is samen met de afwezigheid van pendelmogelijkheden in het gebufferde traject een goede verklaring voor het ontbreken van een groot aantal soorten in de duinvalleivegetaties van de Grevelingen en het Veerse Meer.

6.8 Ontwikkeling en successie van de basofiele hygro- en mesoserie

In de inleiding van dit hoofdstuk is opgemerkt dat er een duidelijk verschil in ontwikkelingsfase is tussen de duinvalleivegetaties van Voorne en die op de drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren. Op Voorne is de ontwikkeling van de meeste duinvalleivegetaties vóór 1950 op gang gekomen, terwijl die in het Veerse Meer pas zijn ontstaan ná 1960 en in de Grevelingen zelfs na 1970. Het is bekend dat soortenrijke duinvalleivegetaties zich in een korte tijd ontwikkelen en zich niet langdurig op één plek kunnen handhaven. De successie van pionierfase naar een ouder stadium met een dikkere humeuze toplaag duurt meestal niet langer dan enkele decennia.[105] Het is daarom de vraag of dit verschil in ontwikkelingsfase niet de verklaring biedt voor de geconstateerde verschillen in soortensamenstelling en milieuomstandigheden van de duinvalleien in beide gebieden. De hierboven besproken ordinaties laten echter zien dat de *Junco-Schoenetum*-gemeenschappen van de reliëfrijke buitenduinen en de drooggevallen gronden twee duidelijk verschillende ontwikkelingsreeksen vertegenwoordigen, die ieder gekenmerkt worden door hun eigen milieucondities. Deze conclusie wordt bevestigd door de herkomst van de vegetatieopnamen die aan de onderscheiden gemeenschappen ten grondslag liggen. Veel opnamen documenteren het voorkomen van de gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Centaurium littorale* (CS) en de variant met *Glaux maritima* van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1-Gm) in de valleien aan de noordwestzijde van Voorne in de eerste helft van de vorige eeuw. In de tweede helft van de twintigste eeuw zijn deze gemeenschappen ook aangetroffen op strandvlakten van Kwade Hoek en de Verklikkervallei op Schouwen. Het gaat hier om jonge successiestadia die zich duidelijk onderscheiden van jongere successiestadia van de variant met *Glaux maritima* van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans* (JS2-Gm), zoals die na 1970 op de droog-

101 Zie ook Sival *et al.* (1998), die deze vorm van kalkneerslag beschrijft van de Meinderswaalvallei op Goeree.

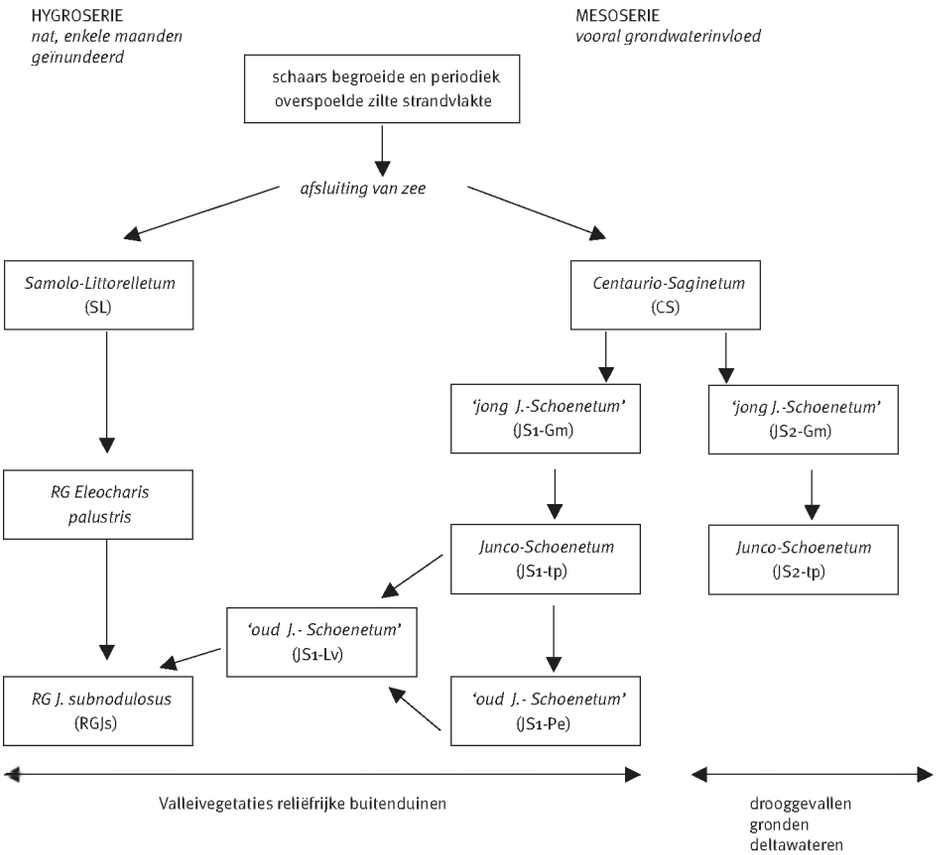
102 Het duidelijkste voorbeeld betreft variant RGJs-Sr in de Vliegveldvallei (Oostvoorne), waar het $CaCO_3$-gehalte van de toplaag 15,9% bedroeg, terwijl op 30-40 cm diepte 5,7% werd gemeten. Zie verder ook opnamen 1 en 2 in kader 1, opname 1 in kader 2 en opname 1 in kader 3.

103 Bruin (1991); Grootjans *et al.* (1995).

104 zie bijv. opname 2 in kader 1.

105 Grootjans *et al.* (2004). De ontwikkeling van een pioniergemeenschap naar oudere stadia van het *Junco-Schoenetum* duurt meestal circa 20-30 jaar, maar in sommige situaties kunnen pioniersituaties 30-60 jaar standhouden. Zie ook van der Maarel *et al.* (1985a), Petersen (2000), Adema *et al.* (2002).

Figuur 14. Successiereeksen van de kalkrijke duinvalleivegetaties in Zuidwest-Nederland.



gevallen gronden van de Grevelingen zijn aangetroffen. Omgekeerd zijn al in de eerste helft van de twintigste eeuw opnamen gemaakt van de oudere successiestadia van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1) in de Meinderswaalvallei (Goeree), het Quackjeswater en diverse andere landinwaarts gelegen valleien in het duingebied van Voorne.

In figuur 14 is het veronderstelde ontwikkelingstraject van beide gemeenschappen samengevat. Nadat een natuurlijke strandvlakte van de zee wordt afgesloten ontstaat onder invloed van een stijgende grondwaterspiegel en verminderde afwatering een differentiatie in de vegetatieontwikkeling. Lage gedeelten blijven langdurig geïnundeerd en hogere gedeelten staan weinig onder water, maar kunnen wel beïnvloed worden door toestromend grondwater. Hierbij horen verschillende successiereeksen van respectievelijk de hygro- en mesoserie. Een belangrijk verschil tussen de standplaatsen van duinvalleien in de buitenduinen en die van de drooggevallen gronden in de deltawateren is het ontbreken van de hygroserie op de drooggevallen gronden. Dat heeft te maken met het geringe reliëf dat geen of slechts een zeer geringe grondwaterstroming genereert. In de buitenduinen stijgt - op een aangroeiend strand - het grondwater meestal na de afsnoering van een strandvlakte, terwijl dit op de drooggevallen gronden niet gebeurt. De grondwaterstromingen zijn hier relatief gering en worden sterk bepaald door het peil van het oppervlaktewater in de voormalige zeearmen. Alleen in gebieden met een relatief sterk reliëf, zoals de Schotsman in het Veerse Meer en de Westgeul in de Braakman (hoogteverschillen maximaal 2-5 meter), zijn duidelijke grondwaterstromingen mogelijk. Door de drainerende werking van het aangrenzende meer kan zich echter ook hier geen hygroserie ontwikkelen. Dit wordt nog versterkt door het feit dat zowel in het Veerse Meer als in de Braakman tot op heden het waterpeil in het winterhalfjaar kunstmatig wordt verlaagd.[106]

Zoals figuur 14 laat zien, ontwikkelen de mesoseries van de buitenduinen en de drooggevallen gronden zich min of meer parallel. Op de drooggevallen gronden ontbreken echter de oudere successiestadia, die gekenmerkt worden door een dikkere humeuze, natte of vochtige toplaag met een goede chemische buffering. De typische variant van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans* (JS2-tp) vormt de oudste fase van het *Junco-Schoenetum* op de drooggevallen gronden. *Pyrola rotundifolia* is de belangrijkste vertegenwoordiger van het *'oud Schoenetum'* in deze gemeenschap.[107] Opvallend is vooral het grotendeels ontbreken van de vochtminnende soorten die de typische variant van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1-tp) kenmerken (*Anagallis tenella, Carex panicea, Carex disticha, Galium uliginosum, Potentilla erecta*). Het ontbreken van deze soorten moet waarschijnlijk primair worden toegeschreven aan het grondwaterregime en aan de humusontwikkeling gerelateerde milieuomstandigheden (zie vorige paragraaf). De oudere successiestadia in de buitenduinvalleien kunnen zich alleen ontwikkelen onder invloed van een maaibeheer. Als dit achterwege blijft ontstaat een wilgenbroekstruweel, zoals blijkt uit de landschapsontwikkeling aan de noordwestzijde van Voorne.[108] De variant met *Potentilla erecta* van de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1-Pe) is de meest karakteristieke vertegenwoordiger van deze gemeenschap. De variant met *Lysimachia vulgaris* (JS1-Lv)

106 Everts *et al.* (2001); Van Haperen & Weeda (2004).

107 Voor een omschrijving van de begrippen *'oud'* en *'jong Schoenetum'* zie Bruin (1991).

108 Van der Maarel *et al.* (1985a); Freijsen *et al.* (1985).

moet beschouwd worden als een overgangsvorm tussen de hygroserie en de mesoserie. Zij ontstaat waarschijnlijk door verruiging en/of vernatting uit de variant met *Potentilla erecta*. Voortgaande vernatting van deze vegetaties leidt waarschijnlijk tot de gemeenschap met *Carex disticha* en *Phragmites australis* (RGJs).

7 Vochtige schraallanden

7.1 Inleiding

Een van de meest opvallende kenmerken van het kustgebied van Zuidwest-Nederland is de aanwezigheid van uitgestrekte binnenduinlandschappen. Deze genieten in botanische kring bijzondere bekendheid vanwege het voorkomen van soortenrijke vochtige schraallanden, met plantensoorten die tot de meest bedreigde van de Nederlandse flora behoren (bijvoorbeeld *Anacamptis morio, Spiranthes spiralis, Gentianella campestris* en *Gentianella amarella*).[109] Recent hebben diverse van deze soorten zich ook gevestigd in kalkrijke graslanden die zijn ontstaan op de drooggevallen gronden in de afgesloten zeearmen van de Grevelingen en het Veerse Meer. Vergelijkbare schraallandvegetaties komen ook elders in de duinen van Nederland en West-Europa wel voor (Texel, Schiermonnikoog, Duitse Waddeneilanden), maar zij beslaan hier meestal een geringere oppervlakte en zijn doorgaans ook minder soortenrijk.

Over de syntaxonomische positie van de vochtige binnenduingraslanden van Zuidwest-Nederland bestaat geen overeenstemming. In de literatuur worden zij vaak tot de heischrale graslanden *(Nardo-Galion)* gerekend, maar anderen spreken ook wel van duinblauwgraslanden *(Junco-Molinion)*.[110] Dit verschil van inzicht heeft te maken met het feit dat de eigen positie van deze schraallanden eigenlijk nooit goed is onderzocht.[111] Dit hoofdstuk voorziet in deze leemte. Vanwege de overeenkomst in soortensamenstelling worden daarbij ook de soortenrijke graslanden betrokken die recent zijn ontstaan in de afgesloten deltawateren en de natte hooilanden die lokaal in de binnenduinrand van Zuidwest-Nederland voorkomen.

7.2 De vochtige schraallanden en hun milieuomstandigheden

Op basis van ruim 500 vegetatieopnamen zijn voor de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden zes verschillende schraallandgemeenschappen onderscheiden, die kunnen worden onderverdeeld in 14 afzonderlijke varianten (tabel 6, voor details van de afzonderlijke gemeenschappen zie bijlage 1 en 2b). Zowel de soortensamenstelling als de standplaats van een aantal van deze gemeenschappen is verwant met bepaalde gemeenschappen van de vochtige duinvalleien (hoofdstuk 6). De vochtige schraallanden hebben echter veel meer het karakter van een grasland. Behalve in de soortensamenstelling komt dit ook tot uiting in de vegetatiestructuur. Zeker in de meest soortenrijke vormen bestaat deze uit een korte, open en kruidenrijke grasmat. Verder heeft de bodem van de schraallandgemeenschappen meestal een dikkere humeuze toplaag. In deze paragraaf worden allereerst de belangrijkste milieuvariabelen behandeld die de variatie in de soortensamenstelling bepalen. Aan de hand daarvan worden voor de vochtige schraallanden in het kustgebied van Zuidwest-Nederland vier verschillende standplaatstypen onderscheiden. Per type worden vervolgens de variatie, de verspreiding en andere relevante aspecten besproken.

Figuur 15 geeft een DCA-analyse weer van de onderscheiden schraallandgemeenschappen. De voornaamste variatie in de soortensamenstelling (horizontale as) blijkt sterk (negatief) te correleren met de gemiddelde Ellenbergwaarden voor de zuurgraad en met de indicatiewaarden voor stikstof en zout. De buffering van de bodem is dus een belangrijke verklarende factor en deze vertoont een samenhang met de voedingstoestand en het producerend vermogen van de bodem.[112] In het vorige hoofdstuk is gebleken dat het zoutgetal in het kustgebied in gebufferde bodems gerelateerd kan zijn aan de ionenbezetting van de humeuze toplaag. Mogelijk speelt deze factor ook hier een rol. De verticale ordinatie-as vertoont een sterke (negatieve) relatie met de Ellenbergwaarde voor vocht. Kennelijk zijn vocht en waterhuishouding andere belangrijke factoren die de variatie in de binnenduingraslanden verklaren.

Aan de linkerzijde van het ordinatiediagram bevinden zich de verschillende vormen van de gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Carex distans* (OC). Zij komen voor op voormalig mariene gronden in de Grevelingen en het Veerse Meer met een neutrale tot basische pH, waarvan de toplaag gebufferd wordt door een hoge kalkrijkdom (zie tabel 7).

Centraal in het diagram bevindt zich een aantal schraallandgemeenschappen die alle gekenmerkt worden door een neutrale tot zwakzure pH. (pH-KCl 4,8-7, zie tabel 7). De soortenrijkdom van deze gemeenschappen blijkt duidelijk gecorreleerd aan de zuurgraad van de bovenste bodemlaag (figuur 16). Deze gemeenschappen bezetten in het binnenduinlandschap echter twee verschillende landschapsecologische posities. De gemeenschap met *Rhinanthus angustifolius* en *Anacamptis morio* (RO) is een hooilandgemeenschap die alleen goed ontwikkeld voorkomt in laaggelegen percelen voormalig cultuurland in de binnenduinrand. De gemeenschappen met *Juncus conglomeratus* en *Carex panicea* (RGCp), met *Danthonia decumbens* en *Prunella vulgaris* (BP1) en met *Danthonia decumbens* en *Luzula campestris* (BP2), zijn beperkt tot het zwak golvende binnenduinlandschap en komen daar in een smalle gradiënt naast elkaar voor op de hellingen van ondiepe valleien. De variant met *Trifolium fragiferum* van de gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Prunella vulgaris* (BP1-Tf) neemt in deze een overgangspositie in. De milieucondities en de landschapsecologische positie van deze variant sluiten ook goed aan bij de gemeenschap met *Rhinanthus angustifolius* en *Anacamptis morio* (RO). Mogelijk kunnen beide gemeenschappen onder invloed van een veranderend beheer ook in elkaar overgaan

109 Westhoff *et al.* (1970); Weeda *et al.* (2002). In de botanische literatuur worden deze graslanden vaak aangeduid als vroongraslanden. In historische tijden werd deze naam echter alleen op Walcheren algemeen gebruikt voor gedeelten van het binnenduingebied (bijv. vronen van Oostkapelle). Op Schouwen is zij pas na de Tweede Wereldoorlog in zwang geraakt en daar door natuurbeschermers vanuit Walcheren geïntroduceerd (Beekman, 2007: 241-243). Op Goeree en Voorne werd en wordt het begrip vroon voor binnenduingebieden niet gebruikt. Voor een meer algemene historische beschouwing over het begrip vroon in Zeeland zie Dekker (1998).

110 Zie bijvoorbeeld Annema & Jansen (1998), Janssen & Schaminée (2003) en Weeda (2002) versus Pranger (1997) en Everts *et al.* (1999). Ook bij de recente aanwijzing van de Kop van Schouwen tot NATURA 2000-gebied bestond verwarring over de status en de gewenste aanduiding van de vochtige schraallanden (mondelinge mededeling M. Jalink en B. Bouwman).

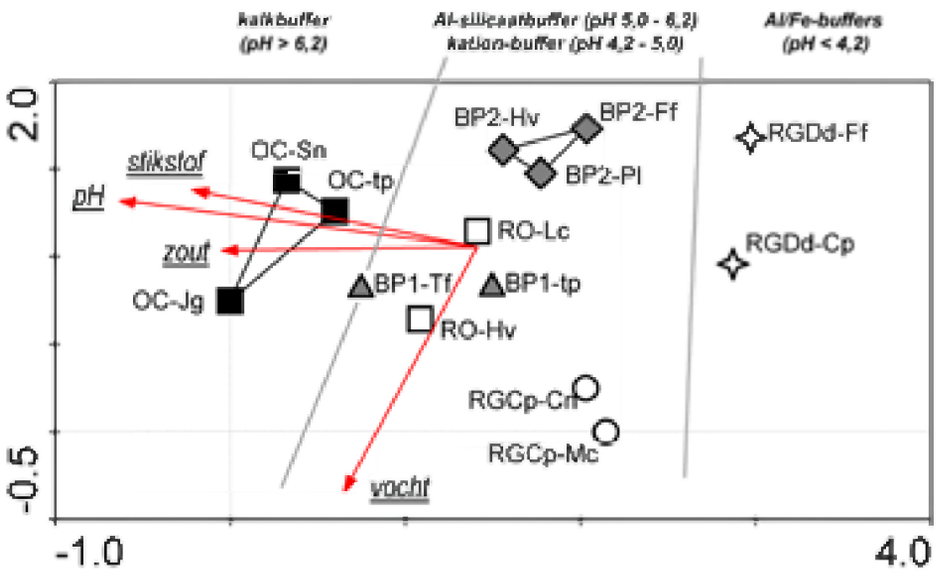
111 Zowel van de binnenduingraslanden van Goeree (Westhoff *et al.* 1962; Annema & Jansen, 1998; Blom *et al.*, 1979) als van de graslanden van Schouwen (Westhoff *et al.* 1960; Pranger, 1997; Everts *et al.* 1999) zijn deelstudies verschenen. Het ontbreekt tot op heden echter aan een studie die de variatie van de vochtige binnenduinschraallanden over een groter gebied beziet.

112 Schaffers & Sýkora (2000).

Figuur 15. Ordinatie (DCA-analyse) van de plantengemeenschappen van de vochtige schraallanden.

Boven het diagram zijn de veronderstelde chemische buffermechanismen weergegeven. De relatie tussen de milieuvariabelen (Ellenberg-indicatiegetallen) en de soortensamenstelling van de vegetatie is onafhankelijk getoetst met de Monte Carlo permutatietest (9999 permutaties, tweede kolom). De volgorde van de variabelen in onderstaande tabel is conform de uitkomst van de *forward selection* in de CCA. Significantieniveaus: *** : p < 0,001, ** : p = 0,001-0,01; * : p = 0,01-0,05. Voor de betekenis van de gemeenschapscodes zie tabel 6.

	significantie bij onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met milieuvariabelen (r-waarde DCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen bij *forward selection* (% van totale variantie)		
		As 1	As 2			
pH-getal	***	- 0,97	0,05	0,38	(23%)	***
vochtgetal	**	- 0,41	- 0,87	0,63	(38%)	***
stikstofgetal	***	- 0,77	0,11	0,80	(48%)	**
zoutgetal	***	- 0,70	- 0,09	0,95	(57%)	*
variantie verklaard door alle milieuvariabelen				1,14	(69%)	
som van alle eigenwaarden in de dataset				1,66	(100%)	



(zie hieronder). De drie gemeenschappen van het reliëfrijke binnenduinlandschap (RGCp, BP1 en BP2) vertonen een duidelijke relatie met de tweede as en de vochtpijl in figuur 15. Dit komt overeen met de positie die deze gemeenschappen innemen in de hoogtezonering langs de randen van de binnenduinvalleien (zie hierna voor meer details).

Aan de rechterzijde van het ordinatiediagram zien we tenslotte de gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Carex trinervis* (RGDd). Deze gemeenschap wordt gekenmerkt door een uitgesproken zure toplaag (pH-KCl < 4, zie tabel 7) en is duidelijk soortenarmer dan de meer gebufferde binnenduingraslanden. Ook in deze gemeenschap is sprake van afnemende soortenrijkdom bij een dalende pH (figuur 16).

Samenvattend kunnen de vochtige schraallandgemeenschappen van het kustgebied van Zuidwest-Nederland op grond van hun soortensamenstelling en de belangrijkste verklarende milieufactoren in drie hoofdgroepen worden ingedeeld. Op grond van de waargenomen kalkgehalten en pH's (tabel 7) is het waarschijnlijk dat in de hoofdgroepen verschillende chemische buffermechanismen werkzaam zijn.[113] Deze zijn in het ordinatiediagram van figuur 15 aangegeven.

- Schraallanden van voormalig mariene zandgronden (gemeenschap OC). De humuslaag van deze gemeenschap heeft een neutrale pH en wordt gebufferd door de kalkvoorraad in de bodem (pH > 6,2).
- Binnenduingraslanden met een zwakzure humuslaag en een bodem die tot op ten minste enkele decimeters diepte is ontkalkt. De bodems wordt waarschijnlijk gebufferd door Al-silicaatbuffer (pH-traject 5,0-6,2) en een kation-uitwisselingsbuffer (pH-traject 4,2-5,0). Deze gemeenschappen komen voor op twee verschillende standplaatsen: (1) laaggelegen percelen voormalig cultuurland (gemeenschap RO) en (2) smalle gradiëntzones op de overgang van nat naar droog in het golvende binnenduinlandschap (gemeenschappen RGCp, BP1 en BP2). In de gradiëntzones nemen deze gemeenschappen ieder een eigen ruimtelijke positie in, die waarschijnlijk vooral met hoogteligging en vocht- en waterhuishouding te maken heeft.
- Uitgesproken zure graslanden (gemeenschap RGDd), waarvan de bodem dieper dan een meter is ontkalkt. Buffering vindt hier waarschijnlijk plaats door Al-, Al/Fe- of Fe-buffers (pH < 4,2) Ook binnen deze gemeenschap kunnen verschillende vormen worden onderscheiden, die gerelateerd zijn aan de vocht- en waterhuishouding.

113 Verstraten *et al.* (1989); Stuyfzand (1993).

Tabel 6. Overzicht van de onderscheiden plantengemeenschappen van de vochtige schraallanden.

Het betreft hier regionale plantengemeenschappen. Tussen haakjes is de plaats weergegeven die de betreffende gemeenschap heeft in de indeling van 'De Vegetatie van Nederland' (Schaminée *et al.*, 1996). Nog niet eerder beschreven rompgemeenschappen zijn aangeduid met de vermelding '*nom. nov.*'.

code	plantengemeenschap
OC	Gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Carex distans* *(Ononido-Caricetum distantis* Runge 1966*)* Karakteristiek: Soortenrijke, open graslandgemeenschap van kalkrijke bodem. Diagnostische soorten: *Carex distans, Agrostis stolonifera, Festuca rubra, Holcus lanatus, Trifolium pratense, Lotus corniculatus* en *Trifolium repens*; met een iets lagere presentie ook *Carex flacca, Linum catharticum* en *Leontodon saxatilis*. Onderverdeling: - variant met *Juncus gerardii* (OC-Jg). - typische variant (OC-tp; *Ononido-Caricetum distantis armerietosum*). - variant met *Sagina nodosa* (OC-Sn; *Ononido-Caricetum distantis armerietosum*).
RO	*Gemeenschap met Rhinanthus angustifolius* en *Anacamptis morio* *(Rhinantho-Orchietum morionis* Bruin & Weeda 1996*)* Karakteristiek: Soortenrijke hooilandgemeenschap op zwakzure bodem. Diagnostische soorten: *Rhinanthus angustifolius, Anacamptis morio* en *Phragmites australis*. Kenmerkend is ook het voorkomen van een groot aantal hooi- en graslandplanten: *Rumex acetosa, Ranunculus acris, Centaurea jacea, Trifolium pratense, Cerastium fontanum, Holcus lanatus, Rhytidiadelphus squarrosus, Plantago lanceolata* en *Carex nigra/C x timmiana*. Onderverdeling: - variant met *Hydrocotyle vulgaris* (RO-Hv). - variant met *Luzula campestris* (RO-Lc).
RGCp	Gemeenschap met *Juncus conglomeratus* en *Carex panicea* *(RG Carex panicea en Succisa pratensis [Junco-Molinion])* Karakteristiek: Vochtige, ruige grasland- en dwergstruikgemeenschap in de laagste delen van het binnenduinlandschap Diagnostische soorten: *Juncus conglomeratus, Carex panicea, Potentilla erecta* en *Salix repens*. Onderverdeling: - variant met *Carex nigra* (RGCp-Cn). - variant met *Molinia caerulea* (RGCp-Mc).
BP1	Gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Prunella vulgaris* *(Botrychio-Polygaletum parnassietosum* Preising 1950) Karakteristiek: Smalle zones van soortenrijke, lage open graslandvegetaties in het golvende binnenduinlandschap; iets lager gelegen dan gemeenschap BP2. Diagnostische soorten: *Danthonia decumbens, Prunella vulgaris, Lotus corniculatus, Leontodon saxatilis, Trifolium repens, Carex flacca, Linum catharticum* en *Briza media*, samen met *Hydrocotyle vulgaris, Carex panicea, Juncus articulatus, Carex nigra/Carex x timmiana, Calliergonella cuspidata, Mentha aquatica* en *Potentilla anserina*. Onderverdeling: - variant met *Trifolium fragiferum* (BP1-Tf). - typische variant (BP1-tp).
BP2	Gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Luzula campestris* *(Botrychio-Polygaletum hypnetosum* Preising 1950) Karakteristiek: Smalle zones van soortenrijke, lage open graslandvegetaties in het golvende binnenduinlandschap; iets hoger gelegen dan gemeenschap BP1. Diagnostische soorten: *Danthonia decumbens, Potentilla erecta* en *Carex trinervis*, tezamen met *Luzula campestris, Hieracium pilosella, Galium verum* en *Carex arenaria*. Onderverdeling: - variant met *Hydrocotyle vulgaris* (BP2-Hv). - variant met *Plantago lanceolata* (BP2-Pl). - variant met *Festuca filiformis* (BP2-Ff.)
RGDd	Gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Carex trinervis* *(RG Danthonia decumbens en Carex trinervis [Nardetea} nom. nov.)* Karakteristiek: Soortenarme, al dan niet verruigde graslandgemeenschap in het binnenduinlandschap met een zure humeuze toplaag. Diagnostische soorten: *Danthonia decumbens, Rumex acetosella, Dicranum scoparium, Carex trinervis* en *Hypnum jutlandicum*. Onderverdeling: - variant met *Carex pilulifera* (RGDd-Cp). - variant met *Festuca filiformis* (RGDd-Ff).

Tabel 7. Fysisch-chemische bodemeigenschappen van de onderscheiden schraallandgemeenschappen.

Weergegeven zijn de gemiddelden en de spreiding (cursief). Voor de betekenis van de lettercodes van plantengemeenschappen zie tabel 6.

Plantengemeenschap	RO n = 3	RGCp n = 4	BP1-Tf n = 4	BP1-tp n = 14	BP2 n = 12	RGDd n = 8	OC-Sn n = 6	OC-tp n = 3
Toplaag (0-10 cm -mv)								
dikte humuslaag (cm)	28 *(20-35)*	13 *(10-15)*	12 *(10-12)*	16 *(12-25)*	17 *(12-20)*	17 *(5-40)*	7 *(4-10)*	11 *(10-12)*
pH-KCl humuslaag	5,01 *(4,58-5,75)*	4,83 *(4,07-5,31)*	6,99 *(6,82-7,58)*	5,59 *(4,17-6,53)*	4,78 *(3,93-5,73)*	3,40 *(3,19-3,63)*	7,29 *(6,80-7,47)*	7,24 *(7,06-7,48)*
Organische stof (%)	7,81 *(5,71-10,56)*	7,11 *(4,98-11,85)*	15,31 *(11,99-16,65)*	9,29 *(4,18-21,04)*	5,83 *(2,90-7,53)*	4,77 *(2,52-7,22)*	6,38 *(4,60-8,49)*	7,20 *(6,32-7,72)*
C/N verhouding	12,9 *(12,1-14,1)*	14,7 *(13,6-19,2)*	12,2 *(11,8-13,0)*	13,7 *(11,8-15,3)*	14,0 *(11,68-15,88)*	15,8 *(14,6-16,3)*	13,3 *(11,6-15,8)*	13,8 *(13,6-14,0)*
Kalkgehalte (% $CaCO_3$)	0,14 *(0,00 -0,38)*	0,18 *(0,04 -0,54)*	0,74 *(0,09 -2,05)*	0,17 *(0,00 -0,43)*	0,13 *(0,00 -0,38)*	0,13 *(0,07 -0,26)*	1,90 *(0,70 -2,73)*	2,67 *(1,22-4,55)*
Basenbezetting toplaag								
Ca^{++} (%)	77,5 *(75,8-78,6)*	77,2 *(64,2-95,4)*	87,4 *(58,1-92,0)*	73,4 *(39,9-94,1)*	66,9 *(42,2-90,0)*	26,4 *(10,6-45,4)*	88,5 *(86,5-92,5)*	84,8 *(84,1-86,2)*
Mg^{++} (%)	11,8 *(7,5-14,6)*	12,2 *(3,5-18,6)*	5,8 *(3,4-7,6)*	4,8 *(0,9-11,4)*	7,8 *(4,3-19,7)*	16,8 *(6,2-28,6)*	4,2 *(3,6-5,5)*	2,4 *(1,6-3,5)*
Na^{+} (%)	4,1 *(3,9-4,3)*	2,4 *(0,6-4,6)*	5,0 *(3,4-6,9)*	2,6 *(0,0-6,1)*	2,8 *(0,0-4,3)*	7,7 *(0,0-17,1)*	0,1 *(0,0-0,7)*	1,0 *(0,2-1,4)*
K^{+}(%)	5,1 *(2,4-8,8)*	4,4 *(0,0-10,0)*	1,2 *(0,5-1,9)*	18,3 *(0,0-53,3)*	20,0 *(0,0-43,5)*	24,6 *(0,0-66,7)*	6,8 *(3,5-9,4)*	11,6 *(10,8-12,7)*
H^{+} (%)	1,4 *(0,4-2,5)*	4,1 *(0,5-5,5)*	0,6 *(0,6-0,7)*	1,3 *(0,1-2,3)*	2,9 *(0,6-11,3)*	29,0 *(10,6-49,8)*	0,3 *(0,2-0,4)*	0,2 *(0,1-0,3)*
Ondergrond								
kalkgehalte op 30-40 cm -mv (% $CaCO_3$)	0,02 *(0,00-0,04)*	0,05 *(0,00-0,14)*	2,42 *(1,93-2,89)*	0,50 *(0,00-2,16)*	0,30 *(0,00-2,24)*	0,05 *(0,00-0,09)*	5,42 *(4,31-6,64)*	7,85 *(3,66-10.92)*
ontkalkingsdiepte (cm -mv)	*70 - 80*	*> 80*	*15 - 25*	*30 - >100*	*35 - >100*	*>100*	*<5*	*< 5*
GLG (cm -mv)	*60 - 70*	*65 - 95*	*40 - 75*	*45 - 95*	*60 - >100*	*90 - >100*	*65 - >100*	*65 -95*

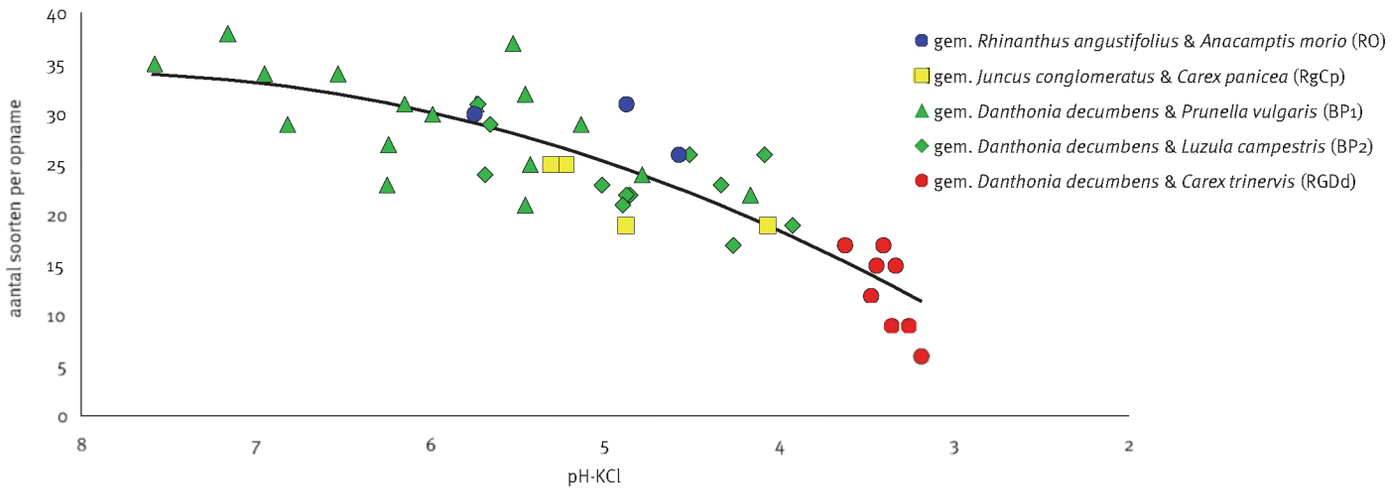
7.3 Kalkrijke schraallanden op bodems van mariene oorsprong

Op kalkrijke zandgronden van mariene oorsprong die niet of weinig meer door de zee worden overspoeld, kunnen zich soortenrijke graslanden ontwikkelen (gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Carex distans*, OC) die opvallende overeenkomsten vertonen met de vochtige schraallanden in de binnenduinrand. Het meest spectaculaire voorbeeld hiervan wordt gevormd door de schrale graslanden die na de afsluiting van de Grevelingen (1971) zijn ontstaan op de Hompelvoet. Hier komen nu grote populaties voor van zeldzame graslandplanten als *Gentianella amarella, Anacamptis morio, Spiranthes spiralis, Botrychium lunaria* en *Polygala vulgaris*. Graslanden van dit type zijn echter niet beperkt tot de afgesloten deltawateren. Zij komen ook voor in recent ingedijkte kleinere gebieden met een kalkrijke zandige bodem, zoals Dijkwater (Schouwen), Pluimpot (Tholen) en Braakman (Zeeuws-Vlaanderen). Waarschijnlijk kwamen vergelijkbare gemeenschappen vroeger ook in het bedijkte polderland tot ontwikkeling. Aanwijzingen hiervoor zijn de vondsten van zeldzame kalkminnende schraallandsoorten in de tweede helft van de vorige eeuw in gebieden als het Groot Eiland bij Hulst en De Plate bij Oostburg in Zeeuws-Vlaanderen.[114] Daarnaast kwam deze gemeenschap ook voor op weinig door de zee overspoelde gedeelten van strandvlakten, zoals op de Kwade Hoek (Goeree), De Beer (Rozenburg) en de noordwestkust van Voorne. Op Voorne en Goeree heeft zij zich onder invloed van het beheer weten te handhaven, nadat deze strandvlakten geheel of gedeeltelijk van zee zijn afgesloten.

114 Buijse (1977) vermeldt voor het Groot Eiland onder andere *Dactylorhiza incarnata* en *Epipactis palustris*. Op De Plate bij Oostburg kwamen in de jaren 1965-1970 onder andere *Carex distans, Dactylorhiza incarnata, Orchis militaris* en *Botrychium lunaria* voor (De Visser, 1966; Stieperaere, 1970; Rammeloo, 1971).

Figuur 16. Verband tussen de zuurgraad van de bovenste bodemlaag (0-10 cm) en de soortenrijkdom van verschillende schraalland-gemeenschappen.

De relatie tussen de pH-KCl en de soortenrijkdom in de verschillende gemeenschappen wordt het best beschreven door een kwadratische regressielijn (aantal soorten = -28,562 + 15,633 x pH-KCl - 0,977 x (pH-KCl)^2; n = 44; R^2adj = 0,743).



De gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Carex distans* valt in drie verschillende varianten uiteen, die alle drie floristisch duidelijk afwijken van de binnenduingraslanden (bijlage 2b). Dit wordt veroorzaakt door grote verschillen in abiotisch milieu. Het belangrijkste is daarbij de aanwezigheid van een aanzienlijke kalkvoorraad in de bodem (zie tabel 7). Deze zorgt ervoor dat de pH gebufferd wordt in het neutrale of zwakbasische traject. Behalve aan de vochtige schraallanden is deze gemeenschap ook nauw verwant aan de vegetaties van vochtige duinvalleien (gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans*, JS2; zie hoofdstuk 6). Zij onderscheidt zich hiervan door een dieper wegzakkende grondwaterstand in de zomer en een kortere inundatieduur in de winter (zie GLG's in de tabellen 4 en 7). De standplaatscondities in de gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Carex distans* zijn daardoor gunstiger voor inundatiegevoelige en droogteminnende soorten dan in de duinvalleigemeenschappen. Het aandeel van de graslandplanten in deze gemeenschap is dan ook duidelijk groter. Dat geldt allereerst voor de soorten van de matig voedselrijke graslanden, maar in de drogere varianten (typische variant en variant met *Sagina nodosa*) komen ook soorten van de droge duingraslanden met een relatief hoge presentie voor. Essentieel voor een goede ontwikkeling van deze soortenrijke schraallandgemeenschap is een lage en open vegetatiestructuur met een korte, open en (korst)mosrijke grasmat. Daarbij is het beheer een belangrijke factor. Deze schraallandgemeenschap blijkt zich het best te ontwikkelen bij een relatief intensieve begrazing met een aanvullend maaibeheer (bloten). Bij een te extensief graasbeheer of als het bloten achterwege blijft, neemt het aandeel van ruigte- en struweelpioniers (*Calamagrostis epigejos, Hippophae rhamnoides*) in de vegetatie toe en gaan deze soorten uiteindelijk domineren. Waarschijnlijk leidt dit tot een toename van de hoeveelheid nutriënten in de bovenste bodemlagen, waardoor de bodemvruchtbaarheid stijgt, de vegetatiestructuur een meer gesloten karakter krijgt en de omstandigheden voor zeldzame, concurrentiegevoelige graslandplanten ongunstiger worden. Op standplaatsen van deze gemeenschap heeft het moedermateriaal, gemeten op 30-40 centimeter diepte, een kalkgehalte dat varieert van 3,5% tot ruim 10% $CaCO_3$. De ontkalking van de bovenste bodemlagen is op de meeste plaatsen duidelijk aan de gang. Het laagst waargenomen kalkgehalte in de bovenste tien centimeter is 0,7%, maar op de meeste plaatsen ligt dit in de orde van 1-3% $CaCO_3$ (zie ook tabel 7). Als gevolg van een actief bodemleven en een doorgaans intensieve betreding door weidend vee worden organische stof en minerale ondergrond goed gemengd.

De gemeenschap met *Carex distans* en *Agrostis stolonifera* (OC) moet in de systematiek van 'De Vegetatie van Nederland' gerekend worden tot het *Ononido-Caricetum distantis* Runge 1966.[115] Deze associatie is tot nu toe vooral beschreven van de hoogste posities op strandvlakten, waar nog steeds een duidelijke invloed van de zee waarneembaar is.[116] Sommige onderzoekers plaatsen deze associatie zelfs in de klasse van de zoutplantengemeenschappen *(Armerion maritimae, Asteretea tripolii)*.[117] Het *Ononido-Caricetum* is nog niet eerder beschreven van voormalig mariene gronden. De gemeenschap met *Carex distans* en *Agrostis stolonifera* (OC) moet tot deze associatie worden gerekend op grond van het voorkomen van *Carex distans, Ononis repens spinosa* en van een aantal kensoorten van het *Lolio-Potentillion* (met name *Agrostis stolonifera* en *Trifolium fragiferum*), terwijl soorten van andere graslandklassen slechts weinig aanwezig zijn. Op haar natuurlijke standplaatsen op hoog gelegen kwelders wordt het *Ononido-Caricetum* aan de lage zijde meestal begrensd door het *Trifolio fragiferi-Agrostietum stoloniferae*.[118] Op zandige bodems van mariene oorsprong waar de zee geen toegang meer heeft is dit ook vaak het geval. Op lage posities ontwikkelt zich hier de variant met *Juncus gerardii* (OC-Jg), die een overgang vormt naar het *Trifolio-Agrostietum*. Soorten als *Oenanthe lachenalii, Carex flacca, Trifolium pratense, Cerastium fontanum*, *Poa pratensis* en *Holcus lanatus* verbinden deze variant echter met het *Ononido-Caricetum*.[119] Op hoger gelegen plaatsen neemt het aspect van de kalkrijke pioniervegetaties en de voed-

115 Het *Ononido-Caricetum distantis* Runge 1966 wordt in het vervolg kortweg aangeduid als *'Ononido-Caricetum'*

116 Zie bijvoorbeeld Sýkora *et al.* (1996).

117 Bijvoorbeeld Sýkora (1982), Runge (1980), Tüxen (1955).

118 Sýkora *et al.* (1996). Het *Trifolio fragiferi-Agrostietum stoloniferae* word in het vervolg kortweg aangeduid als *'Trifolio-Agrostietum'*.

119 Sýkora *et al.* (1996): tabel 12.3. De genoemde soorten hebben in het *Ononido-Caricetum* een duidelijk hogere presentie dan in de meest verwante subassociatie van het *Trifolio-Agrostietum centaurietosum.*.

selrijke graslanden toe. Juist hier is deze gemeenschap bijzonder soortenrijk.

Niet alleen de soortensamenstelling, maar ook de standplaats van het hier beschreven *Ononido-Caricetum* komt overeen met dat van de hogere kwelders en strandvlakten. De drooggevallen gronden kunnen - in ieder geval in de beginfase van de successie - heel goed met de hogere gedeelten van de strandvlakten worden vergeleken. Het belangrijkste verschil is dat strandvlakten bij stormvloeden van tijd tot tijd nog worden overspoeld met zout water, terwijl dit op de drooggevallen gronden niet meer het geval is. In gebieden als de Slikken van Flakkee (Grevelingen) wordt de oeverzone bij aanlandige wind weliswaar nog regelmatig overspoeld, maar meestal bereikt het water hier niet de hoogte waar deze gemeenschap tot ontwikkeling komt.[120] In natuurlijke situaties wordt de vegetatie periodiek geconfronteerd met zoutstress, waardoor de successie traag verloopt en de vegetatie relatief lang in een open grazige toestand blijft. Als er geen overspoeling met zeewater plaatsvindt is deze zoutstress afwezig en verloopt de successie veel sneller. Dit leidt al snel tot ruigte en struweel. Op standplaatsen die van de zee zijn afgesloten blijven soortenrijke graslanden van dit type dan ook alleen maar in stand bij een intensief begrazings- en maaibeheer.

Ononis repens spinosa, een belangrijke kensoort van het *Ononido-Caricetum*, komt in deze gemeenschap veel minder voor dan de referentietabel van 'De Vegetatie van Nederland' aangeeft.[121] In de Grevelingen heeft deze soort zich op de meeste plaatsen ook pas betrekkelijk recent gevestigd.[122] Zij heeft vrij grote ronde zaden met een doorsnede van enkele millimeters, die na het groeiseizoen gedurende enige tijd door de peulen worden vastgehouden. In de literatuur wordt zij een windverspreider genoemd [123], maar een snelle verspreiding van de grote zaden door de wind over afstanden van meer dan een kilometer is onwaarschijnlijk. Op natuurlijke strandvlakten speelt waarschijnlijk ook verspreiding door water een rol. In de afgesloten deltawateren is deze dispersie dan onderbroken, omdat er geen overspoeling van de drooggevallen gronden meer plaatsvindt. Dit verklaart de trage vestiging en het huidige geringe voorkomen van deze kensoort van het *Ononido-Caricetum* op de drooggevallen gronden.

7.4 Schraalland op de overgang van duin naar polder

De schraallandgemeenschap met *Rhinanthus angustifolius* en *Anacamptis morio* (RO) komt optimaal voor in inlagen en andere laaggelegen natte gebieden op de overgang van duin naar polder. Zij is het best ontwikkeld in de Zouten Haard op Schouwen. Meer fragmentarisch komt zij ook voor op Goeree (Preekhilpolder, Vuurtorenvallei) en Walcheren (Fort den Haak). Vochtige hooilanden met *Rhinanthus angustifolius, Anacamptis morio* en andere orchideeën waren tot in de eerste helft van de vorige eeuw ook in polderland van Zuidwest-Nederland niet zeldzaam.[124] In de duinen kwamen zij echter niet of nauwelijks voor. Door de sterke intensivering van het grondgebruik zijn deze graslanden in het polderland vrijwel verdwenen. Zij hebben zich alleen zeer lokaal in de binnenduinrand kunnen handhaven, maar vormen in feite geen typische duingemeenschap. Toch vertonen de abiotische omstandigheden in deze gemeenschap, zoals de gebufferde humuslaag, de basenbezetting en het grondwaterregime, duidelijk verwantschap met die van de schraallanden van het meer reliëfrijke binnenduinlandschap (zie ook tabel 7). Deze verwantschap is het grootst met de *Trifolium fragiferum*-variant van de gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Prunella vulgaris* (BP1-Tf), die in een vergelijkbare landschapsecologische positie kan voorkomen (bijvoorbeeld Vuurtorenvallei, Goeree). In beide gemeenschappen is vrij dicht onder het maaiveld (0,5-1 meter) klei aanwezig, wat het hoge aandeel aan soorten van de *Molinio-Arrhenatheretea* verklaart. Het verschil in soortensamenstelling tussen beide wordt waarschijnlijk in belangrijke mate bepaald door een verschillend beheer (maaien versus beweiden). Door het maaien neemt in gemeenschap RO het aandeel aan hooilandsoorten toe (*Rhinanthus angustifolius, Anacamptis morio, Phragmites australis, Rumex acetosa*) en krijgt de vegetatie een duidelijk verticale structuur. Bij een begrazingsbeheer verdwijnen riet en opgaande kruiden. Hun plaats wordt dan ingenomen door laagblijvende soorten met horizontale uitlopers (*Agrostis stolonifera, Trifolium fragiferum, Potentilla anserina)*. De vegetatie sluit dan aan bij gemeenschap BP1-Tf die meer het karakter heeft van een weiland met een korte grasmat. Deze verschillen kunnen verder worden versterkt door bodemverdichting als gevolg van betreding; plasvorming en oppervlakkige stagnatie van water kunnen dan optreden.

Kensoorten van de *Molinio-Arrhenatheretea*, de *Molinietalia* en het *Calthion* zijn in deze gemeenschap nadrukkelijker aanwezig dan in de andere onderzochte schraallandgemeenschappen. In de systematiek van 'De Vegetatie van Nederland' moet zij daarom geplaatst worden in het *Rhinantho-Orchietum morionis* Bruin & Weeda 1996.[125] In het verleden zijn hooilandvormen van de gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Carex distans* (OC) ook wel tot deze associatie gerekend.[126] Deze opvatting moet bij nader inzien worden verlaten, vanwege het grotendeels ontbreken van goede kensoorten van de *Molinietalia* (zie ook bijlage 2b).

7.5 Zwakzure schraallandgradiënt in het reliëfrijke binnenduin

De zwakzure schraallandgradiënt met de gemeenschappen met *Juncus conglomeratus* en *Carex panicea* (RGCp), *Danthonia decumbens* en *Prunella vulgaris* (BP1) en *Danthonia decumbens* en *Luzula campestris* (BP2) komt vooral voor in de binnenduinen van Schouwen en Goeree (figuur 17). Op Walcheren komen deze gemeenschappen zeer lokaal voor op taluds en wandelpaden langs (voormalige) waterleidingkanalen. Op Schouwen en Goeree zijn zij beperkt tot duingedeelten waar in de ondergrond, rond het niveau van de laagste grondwaterstand, kalkrijke afzettingen aanwezig

120 Drie permanente kwadraten op de Slikken van Flakkee, waarin deze gemeenschap aanwezig is, liggen op 62-87 cm +NAP. Het gemiddelde waterpeil in het Grevelingenmeer ligt op circa 20 cm -NAP. Zie paragraaf 9.4 en tabel 12.

121 Sýkora *et al.* (1996): tabel 12.3 vermeldt een presentie van 88% op een totaal van 33 opnamen. In de varianten OC-typ en OC-Sno komt *Ononis repens spinosa* voor in 21% van 111 opnamen.

122 Op de Hompelvoet is de soort voor het eerst waargenomen in 1991. Op de Slikken van Flakkee is het moment van vestiging onbekend, maar de soort heeft zich hier pas in de tweede helft van de jaren '90 van de vorige eeuw sterk uitgebreid. Waarschijnlijk heeft ook hier de vestiging zich pas circa 20 jaar na het droogvallen van de voormalige slikken en platen voorgedaan.

123 Bouman *et al.* (2000); Pfeiffer (1998); Weeda *et al.* (1987).

124 Weeda *et al.* (2002): 132-133. Zie ook Geuze (1979): 39. De latere cultuurtechnicus Ferdinand Mesu zag in het eerste decennium van de twintigste eeuw in het laaggelegen gebied langs de Segeersweg ten zuiden van Middelburg *'hooilanden paars van de orchideeën en geel van de ratelaar'*.

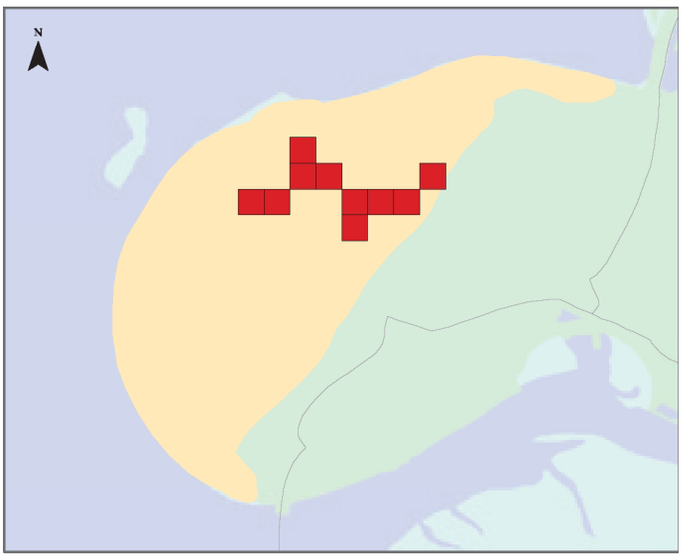
125 Deze associatie wordt in het vervolg kortweg aangeduid als *'Rhinantho-Orchietum'*.

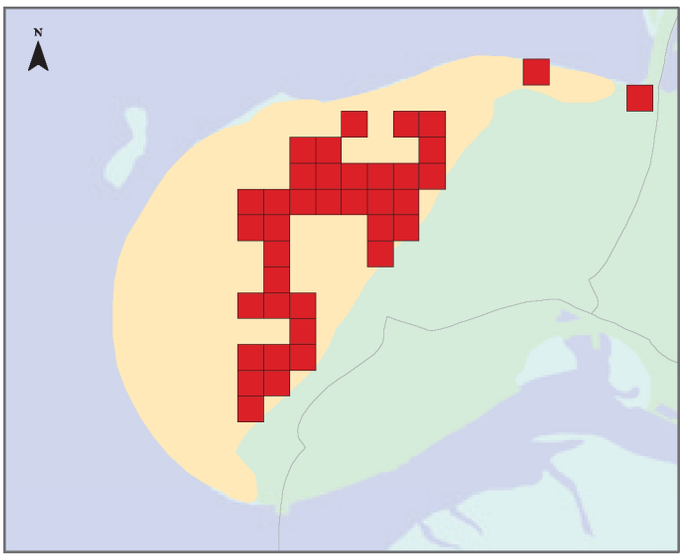
126 Van Haperen & Weeda (1996).

Figuur 17. Verspreiding van de gemeenschappen van de zwakgebufferde en de zure schraallandgradiënt in het binnenduingebied van Schouwen. Per 0,25 km² is aangegeven of de gemeenschappen voorkomen.

a Zwak gebufferde schraallandgradiënt (één van de gemeenschappen is aanwezig):
gemeenschap met *Juncus conglomeratus* en *Carex panicea*,
gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Prunella vulgaris*,
gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Luzula campestris*.

b Zure schraallandgradiënt:
gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Carex trinervis*.





zijn. Waar deze kalkrijke ondergrond ontbreekt worden deze gemeenschappen vervangen door de varianten van de gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Carex trinervis* (RGDd, zie paragraaf 7.6). In de kalkrijkere binnenduinen van Voorne komt deze gradient niet voor in de vorm zoals hij op Goeree en Schouwen wordt aangetroffen. Wel vinden we hier plaatselijk de gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Luzula campestris* (BP2) op de overgang van duinvalleivegetaties naar droge duingraslanden.

Deze schraallandgradiënt ontwikkelt zich als een smalle zone van enkele meters breed langs de rand van ondiepe valleitjes (zie kader 4). Aan de lage zijde wordt zij begrensd door valleivegetaties, die in de winter langdurig onder water staan. Aan de hoge zijde bevinden zich droge duingraslanden. Deze smalle zone bestaat uit twee of drie verschillende vegetatietypen. De gemeenschap met *Juncus conglomeratus* en *Carex panicea* (RGCp) neemt de laagste posities in en de gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Luzula campestris* (BP2) de hoogste. In een DCA-analyse van 37 vegetatieopnamen van de zwakzure plantengemeenschappen (figuur 18) komt deze ruimtelijke vegetatiegradiënt tot uiting. De Ellenbergindicatiewaarden blijken belangrijke verklarende variabelen. Enigszins schuin op de verticale ordinatie-as zien wij een rangschikking van de laag gelegen gemeenschap RGCp, via gemeenschap BP1 naar de hoogst gelegen gemeenschap BP2. Van linksonder naar rechtsboven nemen vochtindicatie, pH en Ca^{++}-bezetting af. BP1-Tf en RGCp liggen aan de natte kant met een relatief hoge pH en Ca^{++}-bezetting, BP2 ligt daarentegen aan de drogere, zuurdere kant, terwijl BP1-tp zich in het midden bevind. In tegenstelling tot de DCA-analyse van alle plantengemeenschappen van de vochtige schraallanden (figuur 15) zijn in deze analyse de pH van de toplaag en de vochtindicatie met elkaar gerelateerd.[127] De bodems van deze binnenduingraslanden zijn op de meeste plaatsen ten minste enkele decimeters ontkalkt en de bovenste bodemlagen hebben een pH-KCl die meestal niet hoger is dan circa 6. Alleen in gemeenschap BP1-Tf is een pH-KCl van 6,5 en hoger gemeten. De pH van de vochtige schraallanden wordt daarom waarschijnlijk vooral gebufferd door een zogenaamde silicaatbuffer (pH-traject 6,2-5,0) en een kation-uitwisselingsbuffer (pH 5,0-4,2).[128] In het traject van de uitwisselingsbuffer worden de uit neerslag of humusafbraak vrijkomende zuurionen uitgewisseld tegen basische kationen aan het adsorptiecomplex van humus- en kleideeltjes. De kationen spoelen vervolgens uit. Toestromend grondwater moet in deze situatie zorgen voor een regelmatige aanvulling van de kationenvoorraad in de bovenste bodemlagen. Er is hier dus een causale samenhang tussen de grondwaterbeweging en de buffering van de bovenste bodemlagen. Aanwezigheid van voldoende basenionen in het grondwater is een voorwaarde voor de werking van dit mechanisme.

De totale basenbezetting in de hier besproken gemeenschappen is vrijwel steeds hoger dan 95%. Er is slechts één opname (BP2-Pl) waar het adsorptiecomplex voor circa 11% bezet is met H^{+}-ionen. De Ca^{++}-bezetting is het hoogst (› 70%) in de opnamen linksonder in het ordinatiediagram. Vooral in de opnamen rechtsboven in het diagram is de Ca^{++}-bezetting duidelijk lager (40-60%) en treden K^{+} en Mg^{++}-ionen meer op de voorgrond. Overspoeling met zout of brak water, zoals die zich in de vochtige duinvalleien voordoet (zie hoofdstuk 6), speelt hier geen rol. In de binnenduinen van Goeree, waar de Oost- en Middelduinen ook een functie hebben als waterwingebied, kan de ionenhuishouding wel beïnvloed zijn door de oppervlakkige infiltratie van Haringvlietwater. De hogere K^{+} en Mg^{++}-bezetting in de goed gebufferde gemeenschap BP1-tp doet zich juist in dit gebied voor. In gemeenschap BP2 speelt mogelijk ook een rol dat juist deze gemeenschap het hoogst in de vegetatiegradiënt is gelegen, waar het effect van het calciumhoudend grondwater relatief gering is. In ieder geval is er

127 De (niet getoonde) correlatiematrix geeft een correlatie tussen de Ellenbergwaarde voor vocht en de pH-KCl in de toplaag van 0,42.

128 Verstraten *et al.* (1989); Stuyfzand (1993).

langs de hogere valleiranden sprake van een afnemende buffering. De pH-KCl blijkt in gemeenschap BP2 gemiddeld lager dan in de enkele decimeters lager gelegen gemeenschap BP1 (Zie tabel 7; t-toets, $p < 0{,}01$).

Er zijn sterke aanwijzingen dat het hoogste gedeelte van de gradiëntzone in de eerste helft van de twintigste eeuw minder zuur was en meer zeldzame soorten herbergde dan tegenwoordig. Weevers geeft een gedetailleerde beschrijving van een vegetatiegradiënt in de jaren dertig van de vorige eeuw in de Middelduinen op Goeree.[129] Sprekend over het hogere deel van de schraallandgradiënt tussen gemeenschap BP1 en de droge duingraslanden (gemeenschap met *Cerastium arvense* en *Hypochaeris radicata* in de regionale classificatie, zie paragraaf 8.5) zegt hij:

> *'Op de grens van de 's winters niet en wel onder water staande terreinen, dus juist tussen de beide hiervoor beschreven plantengemeenschappen in, komen nu een aantal soorten voor, die de invloed van de beweiding nog sterker verraden dan die van 't gezelschap van Festuca ovina (capillata) en Galium verum (maritimum). Het zijn de soorten Holcus lanatus, Ranunculus acer, Cerastium caespitosum, Cynosurus cristatus en Lolium perenne. Deze bewijzen, dat zich hier een associatie gaat vormen, die tot het Arrhenatherion behoort en wel het Cynosureto-Lolietum. De Orchidee Spiranthes autumnalis, waarvan deze weiden waarschijnlijk de mooiste vindplaats in ons land zijn, bereikt hier zijn optimale ontwikkeling, eveneens Gentiana campestris en Gentiana uliginosa.'*

Weevers heeft het hier over een schraallandgemeenschap die wij nu niet meer kennen: uitgesproken vochtminnende soorten kwamen hierin slechts weinig voor. Naast zeldzame soorten als *Spiranthes spiralis*, *Gentianella campestris* en *Gentianella amarella* (die volgens Weevers juist hier hun optimum bereikten!) werd het graslandaspect bepaald door soorten van droge, matig voedselrijke graslanden. In de eerste helft van de twintigste eeuw was het hoge, relatief droge deel van de schraallandgradiënt dus kennelijk veel soortenrijker en de meest kritische soorten bereikten mogelijk juist dáár hun optimum. Dit werd waarschijnlijk veroorzaakt doordat de grondwaterstanden toen in het winterhalfjaar hoger waren dan nu, waardoor ook hogere en drogere standplaatsen in de binnenduingraslanden een goed gebufferde toplaag hadden. In de graslandgemeenschap van deze zone was het aandeel van de soorten van voedselrijke graslanden relatief groot. Een sterke daling van de grondwaterstand heeft er sindsdien toe geleid, dat de bufferende grondwaterinvloed juist in het bovenste gedeelte van de binnenduingradiënt sterk is afgenomen. Van de binnenduinen van Schouwen weten we dat overtollig grondwater hier in de winter voor een deel oppervlakkig afstroomde.[130] Marten Annema, beheerder van de Middel- en Oostduinen (Goeree), nam dit verschijnsel in de extreem natte winter van 1993 ook waar in de Middelduinen. Een groot deel van de Middelduinen overstroomde toen en hij constateerde dat op grote schaal ijzerverbindingen in het maaiveld werden afgezet.[131] Dergelijke omstandigheden komen nu nog maar zeer incidenteel voor, maar waren vroeger waarschijnlijk regel. Het geheel of grotendeels verdwijnen van deze hoge winterwaterstanden heeft waarschijnlijk geleid tot verzuring van de hogere gradiëntzones, waardoor gebufferde zwakzure bodems thans alleen nog in het vochtige gedeelte van de vegetatiegradiënt voorkomen. Hierdoor zijn de standplaatsen voor soorten van het hogere deel van de zwakzure gradiënt in de afgelopen eeuw sterk afgenomen. De uitgebreide overstromingen in het winterhalfjaar leidden er mogelijk ook toe dat deze zone vroeger veel breder ontwikkeld was en grotere aaneengesloten oppervlakten besloeg. Op Schouwen was de verzuring van de hogere delen van de schraallandgradiënt waarschijnlijk in de jaren vijftig van de vorige eeuw al volop aan de gang. Een sterke aanwijzing hiervoor zijn klachten over de achteruitgang van goede weidegrassen als veldbeemd en kamgras, die werden vervangen door zandzegge, schapengras, veel mossen en veldbies. Deze verandering wordt in een verkenning van de landbouwkundige ontwikkelingsmogelijkheden van de binnenduinrand al in het midden van de jaren vijftig van de vorige eeuw expliciet genoemd en toegeschreven aan *'de gedurig dalende grondwaterstand'*.[132]

7.6 Zure schraallandgradiënt van dieper ontkalkte binnenduingebieden

In de dieper of geheel ontkalkte binnenduinlandschappen van Goeree, Schouwen en Walcheren komt, op de overgang van nat naar droog, een zonering voor van soortenarme schraallandgemeenschappen. Deze vegetatie behoort tot de vochtige en droge varianten van de gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Carex trinervis* (RGDd-Pe en RGDd-Ff). Op Walcheren vormen deze gemeenschappen het enige type vochtig schraalland. Zij komen hier vooral voor in het duingebied ten noorden van Oostkapelle. *Carex pilulifera* is hier een goede indicator voor deze gemeenschap. Op Schouwen komen deze gemeenschappen veel voor in het Zeepe en plaatselijk in verdroogde situaties in het binnenduingebied tussen Renesse en Haamstede (zie figuur 17). Op Goeree vinden we ze vooral in de oostelijke helft van de binnenduingebieden van de West-, Oost- en Middelduinen.

De humuslaag van deze gemeenschap is uitgesproken zuur (pH-KCl < 4, zie figuur 16). De Ca^{++}-bezetting is laag en ligt in zelfde orde van grootte als de H^{+}-bezetting (tabel 7). Dit wijst erop dat hier geen calciumbuffer werkzaam is, maar een zogenaamde aluminium- of aluminium-ijzerbuffer.[133] De standplaatsen van deze gemeenschap hebben vaak het karakter van een hydrologische infiltratiezone. Voor zover er al kalk in de (diepere) ondergrond aanwezig is, kan deze de bovenste bodemlagen niet beïnvloeden.

7.7 De positie van heischrale graslanden en blauwgraslanden in het duinlandschap

In de botanische literatuur bestaat onduidelijkheid over de syntaxonomische positie van de schraallanden die voorkomen op de gradiënt van nat naar droog in de binnenduinen van het studiegebied. Sommige auteurs omschrijven ze als duinblauw-

129 Weevers (1940): 298-301.

130 Dit blijkt uit correspondentie (1974) tussen Prof. Dr. J. Hamaker, mede-eigenaar van Biesterveld, en W.D. Janse, pachter van Biesterveld in de jaren 1940-1958 (afschrift in persoonlijk archief Van Haperen). Professor Hamaker herinnert zich dat in 1940 sloten, greppels en drinkputten ten noorden van Biesterveld overliepen en in de richting van de Prinsenhoeve afwaterden. Janse bevestigt deze waarnemingen en schrijft: *'de drinkputten voor het vee (waren) tot de rand gevuld met helder drinkwater en (liepen) soms ook wel over. Het weggetje van de boerderij naar de polder. ... stond dan gedeeltelijk onder water, al de greppels waren dan gevuld met, als het mogelijk was, stromend water. Op het bouwland richting Prinsenhoeve (Keepje), stonden dan groote plassen. Ook op het perceel weiland dicht langs de Vroonweg, stonden groote plassen ... In de laatste jaren ziet men geen water meer(;) volgens mij komt dit omdat Schouwen na de herverkaveling diep ontwaterd wordt...'*.

131 Annema (1994).

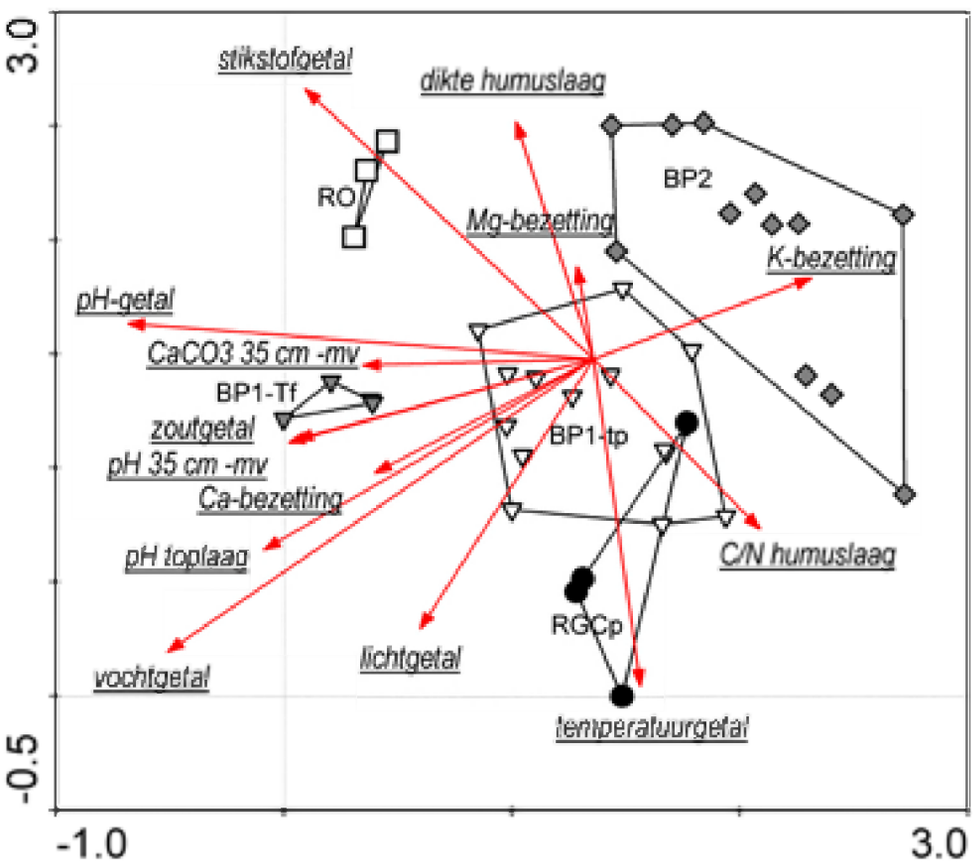
132 Van 't Leven & Lindenbergh (1956): 7.

133 Verstraten (1989); Stuyfzand (1993).

Figuur 18. DCA-analyse van 36 vegetatieopnamen met bodemanalyses van de zwakzure schraallanden.

De verklarende waarde van de milieuvariabelen is onafhankelijk getoetst met de Monte Carlo Permutatietest (9999 permutaties, tweede kolom).
De volgorde van de variabelen in onderstaande tabel is conform de uitkomst van de *forward selection* in CCA. Voor de betekenis van de gemeenschapscodes zie tabel 6.
Significantieniveaus: *** p < 0,001, ** p = 0,001-0,01; * p = 0,01-0,05.

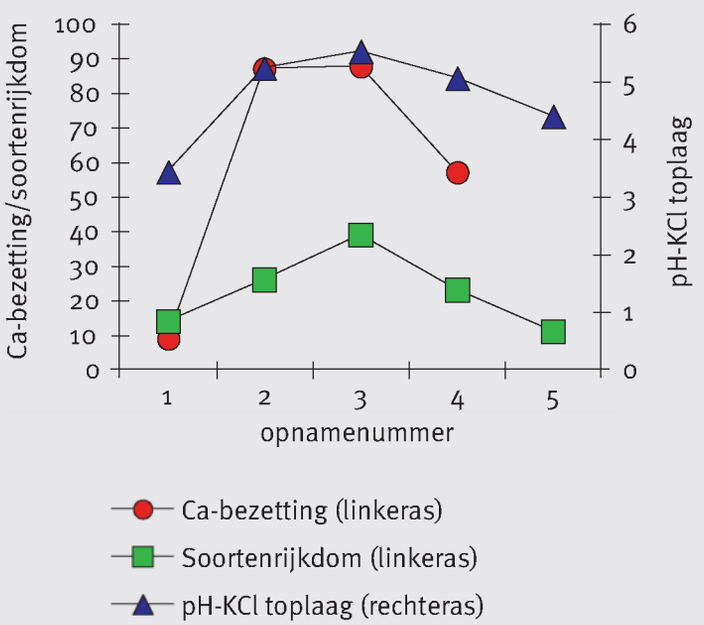
	significantie bij onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met milieuvariabelen (DCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen bij *forward selection* (% van totale variantie)		
		as 1	as 2			
vochtgetal	***	- 0,71	- 0,53	0,32	9%	***
stikstofgetal	***	- 0,46	0,46	0,57	16%	***
zoutgetal	***	- 0,49	- 0,15	0,77	22%	***
pH-getal	***	- 0,76	0,04	0,95	27%	***
temperatuurgetal	**	0,06	- 0,56	1,11	32%	***
dikte humuslaag	**	- 0,12	0,41	1,26	36%	***
Mg^{++}-bezetting	*	- 0,02	0,16	1,37	39%	*
lichtgetal	***	- 0,30	- 0,48	1,46	42%	ns
Ca-bezetting	**	- 0,36	- 0,21	1,54	44%	ns
K-bezetting	*	0,36	0,15	1,67	48%	ns
$CaCO_3$ 35 cm -mv	**	- 0,38	- 0,02	1,75	50%	ns
pH-KCl toplaag	***	- 0,55	- 0,35	1,82	52%	ns
% Organische stof toplaag	**	- 0,51	0,13	1,89	54%	ns
pH-KCl 35 cm -mv	***	- 0,50	- 0,16	1,96	56%	ns
C/N toplaag	**	0,26	- 0,29	2,02	58%	ns
variantie verklaard door alle milieuvariabelen				2,37	68%	
som van alle eigenwaarden in de dataset				3,47	100%	



Opnamenummer	1	2	3	4	5
Plantengemeenschap	Ctn	RGCp-Mc	BP1-tp	BP2-Ff	RGDd-Ff
Aantal soorten per opname	14	26	39	23	11
Schraallandsoorten					
Danthonia decumbens			3	3	
Briza media			2	2	
Linum catharticum			4	1	
Carex flacca		5	5		
Centaurium erythraea		1		1	
Viola canina		2	3	3	
Agrostis capillaris		5	3	6	
Anthoxanthum odoratum		2	5	6	
Potentilla erecta		5	5	2	
Carex trinervis		5	5	3	
Koelerio-Corynephoretea					
Aira praecox					2
Rumex acetosella					2
Campylopus introflexus					6
Polytrichum juniperinum					5
Cladonia ramulosa					3
Cladonia fimbriata					3
Cladonia glauca					2
Cladonia portentosa					7
Cetraria aculeata					2
Festuca filiformis				6	7
Luzula campestris				2	
Agrostis vinealis				2	
Carex arenaria			2	5	3
Galium verum			2	5	
Leontodon saxatilis			2	2	
Jacobaea vulgaris		2	2	5	
Matig voedselrijke graslanden					
Lotus corniculatus			3	2	
Potentilla reptans			3	5	
Cerastium fontanum			2	2	
Elytrigia repens			2	2	
Plantago coronopus			1		
Trifolium dubium			2		
Plantago major			1		
Plagiomnium affine			2		
Trifolium repens			2		
Prunella vulgaris		2	3	3	
Cardamine pratensis		2	2		
Vicia cracca		2	2		
Ranunculus repens		2	2		
Festuca arundinacea		2			
Junco-Molinion					
Succisa pratensis		5	5	1	
Juncus conglomeratus		3	2		
Carex panicea		5	5		
Galium uliginosum		5	5		
Molinia caerulea	3	6	5		
Parvocaricetea en Lolio-Potentillion					
Juncus alpinoart. atricap.			2		
Lycopus europaeus			2		
Hydrocotyle vulgaris	5	7	3		
Mentha aquatica	2	3	5		
Eleocharis palustris	5	2			
Agrostis stolonifera	6	3			
Potentilla anserina	5	6			
Carex nigra	2				
Lythrum salicaria	2				
Ranunculus flammula	3				
Agrostis canina	3				
Carex x timmiana	7				
Galium palustre	3				
Overig					
Salix repens	6	6	3		

Kader 4. Schraallandgradiënt langs een binnenduinvallei op Schouwen.

De opnametabel en de grafiek geven een beeld van de schraallandgradiënt langs een binnenduinvallei bij Biesterveld op Schouwen (coördinaten 41.268/415.928). De gradiënt strekt zich uit over een afstand van circa 25 meter en een hoogteverschil van twee tot drie meter.
Het lage deel van de vallei (opname 1) bestaat uit een weinig soortenrijke moerasvegetatie van gemeenschap Ctn (*Caricetum trinervae-nigrae*). De bodem heeft een lage pH en een lage calciumbezetting. Op de vijf tot tien meter brede helling langs de vallei kunnen drie schraallandgemeenschappen worden onderscheiden. Deze zijn soortenrijk en herbergen verschillende Rode Lijstsoorten. De bodem-pH is hier (zwak) gebufferd en heeft een hoge calciumbezetting. Zowel de pH, de calciumbezetting als de soortenrijkdom nemen aan de bovenzijde van de gradiënt af (opname 4). Het plateaulandschap boven de gradiënt bestaat uit een soortenarme pioniervegetatie met mossen en korstmossen (opname 5). De humuslaag reageert hier weer zuur. De calciumbezetting is hier niet gemeten, maar aangenomen mag worden dat deze laag is.



grasland, anderen rekenen ze tot de heischrale graslanden. Om deze onduidelijkheid te verhelderen wordt hieronder allereerst de plantensociologische en landschapsecologische positie van blauwgraslanden en heischrale graslanden behandeld. Vervolgens wordt ingegaan op de specifieke situatie van de schrale graslanden uit de binnenduinen van Zuidwest-Nederland.

De blauwgraslanden van het *Junco-Molinion (Molinio-Arrhenatheretea)* en de heischrale graslanden van het *Nardo-Galion (Nardetea)* staan in het classificatiesysteem van de West-Europese plantengemeenschappen ver van elkaar. Toch zijn er duidelijke parallellen in soortensamenstelling en standplaats. Zij vormen daarmee een overgang tussen beide klassen. Binnen de *Molinio-Arrhenatheretea* (voedselrijke graslanden) komen de graslanden van het *Junco-Molinion* voor bij de meest voedselarme milieucondities. Zij hebben daarom verschillende soorten gemeen met de aan de heidegemeenschappen verwante heischrale graslanden van het *Nardo-Galion*.[134] Beide typen graslanden komen voor op carbonaatarme, neutrale of zwakzure bodems met een stikstof- en waarschijnlijk ook een fosfaatbeperking.[135] Zij hebben beide ook een Atlantische verspreiding, met een zwaartepunt in West-Europa. De heischrale graslanden bereiken hun grootste soortenrijkdom in de Franse en Spaanse berggebieden, maar kwamen tot voor kort ook op de Nederlandse en Belgische zandgronden over grote oppervlakten in verschillende vormen voor. Het *Junco-Molinion* is een laaglandgemeenschap, die zijn zwaartepunt heeft in Noordwest-Europa. Over de positie van dit verbond ten opzichte van het *Juncion acutiflori* (Veldrus-schraallanden), dat een meer zuidelijke verspreiding heeft, verschillen de meningen.[136]

Het *Cirsio-Molinietum*, de enige associatie van het *Junco-Molinion,* heeft slechts twee uitgesproken kensoorten: *Cirsium dissectum* en *Carex hostiana*. Andere associatiekensoorten *(Carex panicea, Carex pulicaris)* en de verbondskensoorten *Succisa pratensis* en *Juncus conglomeratus* komen ook in andere graslandtypen voor, vooral in heischrale graslanden.[137] Heischrale graslanden worden gekenmerkt door een twintigtal kensoorten. Een deel hiervan ontbreekt in het kalkrijke deel van de Nederlandse en Vlaamse duinen (bijvoorbeeld *Nardus stricta*) of is hier uitgesproken zeldzaam (*Gentianella campestris, Spiranthes spiralis*). Andere kensoorten komen wel voor, maar hebben hier een bredere amplitude en kunnen ook worden aangetroffen in droge duingraslanden (*Koelerio-Corynephoretea*) of hebben daar zelfs hun optimum. Dit geldt bijvoorbeeld voor *Veronica officinalis, Polygala vulgaris, Viola canina* en *Botrychium lunaria*.[138] Naast deze kensoorten kan voor de afbakening van blauwgraslanden en heischrale graslanden ook nog gebruik gemaakt worden van een aantal differentiërende soorten en kensoorten van klasse en orde. Het *Junco-Molinion* wordt gedifferentieerd door kensoorten van de *Molinio-Arrhenatheretea* en de *Molinietalia*. Het *Nardo-Galion* wordt gedifferentieerd door soorten die gemeenschappelijk zijn voor de *Nardetea* en de *Koelerio-Corynephoretea*.[139]

Naast floristisch-sociologische overwegingen kunnen ook argumenten van landschapsecologische aard helpen bij het afbakenen van beide gemeenschappen. In hun meest typische vorm komen heischrale graslanden vooral voor op vochtige tot droge, minerale zandbodems. Daarbij is sprake van een enigszins geremde mineralisatie van organische stof, waardoor een ruwe humus ontstaat.[140] Heischrale graslanden worden meestal beweid en komen vaak in nauwe samenhang met andere gemeenschappen voor, zoals heiden, kleine zeggengemeenschappen, kalkgraslanden en ook blauwgraslanden. In overgangsituaties kunnen zij zich gemakkelijk in een mozaïekvorm of als langgerekte linten ontwikkelen. Blauwgraslanden echter komen veel meer aaneengesloten en perceelsgewijs voor. Het zijn vaak natte voedselarme hooilanden die 's winters tien tot vijftien centimeter onder water staan. De diepte tot waarop het grondwater 's zomers in het *Cirsio-Molinietum* wegzakt, hangt af van de standplaats. In zijn algemeenheid bezet deze associatie echter nattere plekken dan de *Nardo-Galion*-gemeenschappen.[141] Het verschil in beheer en de andere positie in de gradiënt van nat naar droog uit zich in het duinlandschap ook in de verwantschap ten opzichte van andere duinvegetaties. Het *Junco-Molinion* vertoont duidelijk de meeste verwantschap met de vegetaties van de kleine zeggengemeenschappen van duinvalleien. In de oudere stadia van deze gemeenschappen ('oud *Schoenetum'*) nemen soorten met affiniteit tot het *Junco-Molinion* en de *Molinietalia* dan ook een prominente plaats in. Maaibeheer en een natte, venig-humeuze, gebufferde bodem doen zich ook in deze duinvalleigemeenschappen voor (zie hoofdstuk 6). Het *Nardo-Galion* op zijn beurt heeft meer affiniteit met de (vooral begraasde) droge duingraslanden. Dit blijkt het duidelijkst uit het feit dat diverse kensoorten van de heischrale graslanden in de duinen hun optimum bereiken in droge duingraslanden die tot de *Koelerio-Corynephoretea* behoren (zie boven).

7.8 Syntaxonomische positie van de binnenduinschraallanden

In de schraallandgemeenschappen van de binnenduinen van Zuidwest-Nederland zijn de volgende plantensociologische hoofdgroepen te onderscheiden:

- Soorten van de *Nardetea* en de *Koelerio-Corynephoretea*. Behalve de echte kensoorten van de heischrale graslanden *(Danthonia decumbens, Potentilla erecta, Carex pilulifera)* is er ook een groot aantal soorten aanwezig van de *Koelerio-Corynephoretea* (droge duingraslanden). Een aantal van hen differentieert de *Nardetea* en de *Koelerio-Corynephoretea* gezamenlijk ten opzichte van de voedselrijke graslanden *(Molinio-Arrhenatheretea)*. Het *Nardetea*-element in de hier besproken gemeenschappen wordt nog verder versterkt door de aanwezigheid van soorten die ook beschouwd kunnen worden als verbonds- en associatiekensoorten van het *Nardo-Galion* en het *Botrychio-Polygaletum* (*Viola canina, Polygala vulgaris, Euphrasia stricta, Spiranthes spiralis, Gentianella campestris, Carex pulicaris*).
- Soorten van natte standplaatsen van het *Lolio-Potentillion* of de *Parvocaricetea:* Het gaat hier hoofdzakelijk om klassekensoorten met een brede amplitude (*Hydrocotyle vulgaris, Calliergonella cuspidata, Juncus articulatus, Mentha aquatica*) die de vochtige vormen van de verschillende gemeenschappen differentiëren ten opzichte van hun drogere tegenhangers. Deze soorten komen in de binnenduingemeenschappen met een hoge presentie voor, maar differentiëren het *Junco-Molinion* en

134 Voor een nadere omschrijving van het begrip 'heischraal grasland' zie Westhoff (1958) en Stieperaere (1990).

135 Pegtel (1983); Jeckel (1984).

136 Zuidhoff *et al.* (1996): 172; Everts & De Vries (1991): 88-90.

137 Voor *Carex pulicaris* zie ook Weeda (1989b).

138 Weeda *et al.* (1996).

139 Voor een overzicht zie bijlage 2b.

140 Swerts (1996).

141 Jansen (2000).

het *Nardo-Galion* niet of nauwelijks ten opzichte van elkaar.

- Soorten van de klasse der *Molinio-Arrhenatheretea:* Deze klasse is in de schraallandgemeenschappen van de binnenduinen rijk vertegenwoordigd. In de gemeenschappen van het hoge deel van de gradiënt gaat het daarbij vrijwel uitsluitend om klassekensoorten. Verbonds- en associatiekensoorten komen weinig voor. Zoals hierboven beschreven was dit in de eerste helft van de vorige eeuw waarschijnlijk anders. Soorten van het *Lolio-Cynoseretum* waren toen in het hoge deel van de gradiënt waarschijnlijk prominent aanwezig. In het lage deel van de gradiënt hebben verbondskensoorten van het *Junco-Molinion* een belangrijk aandeel, terwijl soorten van de *Nardetea*, *Koelerio-Corynephoretea* en de *Arrhenatheretalia* hier minder voorkomen.

De vegetatie van het lage deel van de zwakzure gradiënt (gemeenschap met *Juncus conglomeratus* en *Carex panicea*, RGCp) moet gerekend worden tot het *Junco-Molinion*. Deze gemeenschap is echter relatief soortenarm en associatiekensoorten ontbreken. Zij moet daarom tot een rompgemeenschap van dit verbond gerekend worden. De gemeenschappen met *Danthonia decumbens* en *Prunella vulgaris* (BP1) en met *Danthonia decumbens* en *Luzula campestris* (BP2) hebben plantensociologisch een ander karakter. Zij komen qua soortensamenstelling het meest overeen met het *Botrychio-Polygaletum* (*Nardo-Galion*). In vergelijking met de oorspronkelijke beschrijving van deze associatie van de Duitse Waddeneilanden zijn soorten van de voedselrijke graslanden in Zuidwest-Nederland echter sterk vertegenwoordigd.[142] Deze gemeenschappen vormen daardoor een overgang van het *Nardo-Galion* naar de voedselrijkere graslanden van de *Molinio-Arrhenatheretea*. In de soortenarme gemeenschap van de zure gradiënt (gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Carex trinervis*, RGDd) is het element van de *Molinio-Arrhenatheretea* niet of nauwelijks aanwezig. Soorten uit de *Nardetea* nemen hier een meer centrale plaats in. Omdat associatie- en verbondskensoorten ontbreken, moet zij als een rompgemeenschap van deze klasse beschouwd worden.

Het kustgebied van Zuidwest-Nederland neemt in het areaal van zowel de blauwgraslanden als de heischrale graslanden een perifere positie in. Dat geldt niet alleen in geografische, maar ook in ecologische zin. Beide gemeenschappen bereikten oorspronkelijk in Nederland en Vlaanderen hun grootste uitgestrektheid en soortenrijkdom in het laagveengebied en het Pleistocene zandlandschap. Grote delen van de Vlaamse, Zeeuwse en Hollandse kust zijn of waren te kalkrijk en te dynamisch voor deze gemeenschappen. Zwakzure schraallanden konden zich hier alleen ontwikkelen in de oude, relatief stabiele en op zijn minst oppervlakkig ontkalkte binnenduingebieden. Zij komen hier minder voor en zijn voor een deel ook soortenarmer dan vergelijkbare vegetaties op de primair kalkarmere Waddeneilanden. Zo komen op de Waddeneilanden zowel van het *Junco-Molinion* (i.c. *Cirsio-Molinietum*) als van het *Nardo-Galion* kensoorten voor, die in de binnenduinen van Zuidwest-Nederland ontbreken (bijvoorbeeld *Cirsium dissectum, Nardus stricta, Pedicularis sylvatica*).[143] Het *Junco-Molinion* is echter ook op de Waddeneilanden op associatieniveau nauwelijks ontwikkeld.[144] De gebrekkige ontwikkeling van het blauwgrasland in de binnenduinen van Zuidwest-Nederland moet waarschijnlijk worden toegeschreven aan het relatief dynamische karakter van de waterhuishouding. In de binnenduinvalleien van Schouwen en Goeree vertoont het waterpeil sterke schommelingen die 1-1,5 meter kunnen bedragen en die van jaar tot jaar kunnen wisselen. De ondergrond van deze gebieden bestaat uit een zandpakket van meerdere meters dikte op een ondoorlatende veen- of kleilaag. In natte jaren kunnen lage terreingedeelten langdurig onder water staan. De meest aan het *Junco-Molinion* verwante gemeenschap komt hier in de binnenduinvalleien voor op de laagste deel van de valleihellingen. In natte winters wordt deze gemeenschap daar langdurig geïnundeerd door ten minste enkele decimeters water, terwijl in droge zomers de grondwaterstand meer dan een halve meter beneden maaiveld kan wegzakken. Het zijn waarschijnlijk deze sterke schommelingen die de ontwikkeling van een soortenrijk *Cirsio-Molinietum* onmogelijk maken. Ook de vegetatiestructuur verschilt van goed ontwikkelde blauwgraslanden. De vegetaties van de gemeenschap met *Juncus conglomeratus* en *Carex panicea* hebben geen hooilandkarakter. Het zijn veel meer ruigten gedomineerd door *Salix repens* en *Molinia caerulea*, die deels wellicht zijn ontstaan door verruiging van andere vegetatietypen.

Overigens bereikt ook het *Nardo-Galion* in Zuidwest-Nederland zijn ecologische grens. Dit komt het duidelijkst tot uiting in de nadrukkelijke aanwezigheid van soorten van voedselrijke graslanden in de gemeenschappen met *Danthonia decumbens* en *Prunella vulgaris* (BP1) en met *Danthonia decumbens* en *Luzula campestris* (BP2). Zoals eerder vermeld was dit aandeel vroeger waarschijnlijk nog groter dan nu. Door de goede basenvoorziening, de gebufferde pH en mogelijk ook de aanwezigheid van ijzerverbindingen in de bodemtoplaag is de beschikbaarheid van nutriënten (met name fosfaat) in deze gemeenschappen waarschijnlijk laag. Dit verklaart de aanwezigheid van het grote aantal zeldzame soorten van open graslanden. Het weinig ontwikkelde heischrale karakter komt niet alleen tot uiting in de soortensamenstelling. Ook de bodembiologie verschilt. De bodem heeft een zeer milde humus, waarin organische stof en mineraal zand goed gemengd zijn en er sprake is van een rijk bodemleven. De soortenarme en zure gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Carex trinervis* (RGDd) heeft een ruwere humusvorm, hetgeen wijst op een geremde mineralisatie van de organische stof. In deze gemeenschap lijken de bovenste bodemlagen daardoor meer op die van de typische heischrale graslanden dan bij de gemeenschappen van het *Botrychio-Polygaletum*.

8 Droge pioniervegetaties en duingraslanden

8.1 Inleiding

Droge duingraslanden dragen in belangrijke mate bij aan de botanische diversiteit van de duinen. Circa 30% van de Rode Lijstsoorten die in de loop van de negentiende en twintigste eeuw in de duinen van Zuidwest-Nederland zijn waargenomen, zijn planten van droge duingraslanden (hoofdstuk 4). De soortenrijke duingraslanden hebben in Noordwest-Europa een beperkt verspreidingsgebied dat zich uitstrekt van Zuid-Scandinavië tot aan de Franse Westkust. Zij onderscheiden zich duidelijk van vergelijkbare medi-

142 Preising (1950).

143 *Cirsium dissectum* is weliswaar enkele malen in de duinen van Zuidwest-Nederland gevonden (Mennema *et al.*, 1985; Vreken, 2007), maar zij heeft zich, voor zover bekend, nooit vegetatievormend ontwikkeld in herkenbare zelfstandige plantengemeenschappen.

144 Weeda *et al.* (2002); Den Hartog (1952).

terrane en mediterraan-atlantische vegetaties.[145] De syntaxonomie van deze graslanden heeft onderzoekers al beziggehouden vanaf het ontstaan van de plantensociologie als zelfstandige wetenschap in de jaren dertig van de vorige eeuw. Volgens de meest recente inzichten, zoals gepubliceerd in het overzicht van 'De Vegetatie van Nederland', wordt de indeling van de duingraslandgemeenschappen vooral bepaald door de kalkrijkdom van de bodem. Daarnaast spelen ook successiestadia en de mate van menselijke beïnvloeding een belangrijke rol bij de classificatie.[146]

Kalkarme en kalkrijke duingraslanden hebben langs de oostelijke Noordzeekust een discontinue verspreiding. De kalkarme duingraslanden hebben hun grootste areaal en hun meest uitgesproken ontwikkeling in de duinen van het Waddendistrict, maar kunnen ook in de zogenaamd kalkrijke duinen van de Nederlandse en Belgische kust plaatselijk veel voorkomen. De duinen van de Zeeuwse eilanden Schouwen en Walcheren zijn hiervan duidelijke voorbeelden. De kalkrijke duingraslanden bereiken hun grootste soortenrijkdom langs de Vlaamse westkust (Nieuwpoort - De Panne) en langs de Hollandse kust van Goeree tot aan Bergen.

8.2 De droge duingraslanden en hun milieuomstandigheden

Op basis van ruim 980 vegetatieopnamen zijn zeven duingraslandgemeenschappen onderscheiden, die op hun beurt weer konden worden onderverdeeld in 21 varianten. Deze gemeenschappen omvatten niet alleen de duingraslanden in engere zin, maar ook de open pioniervegetaties die in de vegetatiesuccessie aan de duingraslanden vooraf gaan. Tabel 8 geeft een overzicht van de onderscheiden gemeenschappen. Voor een meer gedetailleerde beschrijving wordt verwezen naar de bijlage 1 en 2c.

Figuur 19 geeft een DCA-analyse weer van de onderscheiden duingraslandgemeenschappen. Daarbij zijn de indicatiegetallen van Ellenberg als externe variabelen gebruikt. Alle gebruikte Ellenberggetallen hebben een significante relatie met de soortensamenstelling van de vegetatie. In de *forward selection* bleken de verklarende waarde van het temperatuur- en zoutgetal echter slechts zwak en die van het stikstofgetal niet significant. Langs de eerste ordinatie-as hebben vooral het pH-getal, het stikstofgetal en het vochtgetal een verklarende waarde. Langs de tweede as blijken het licht- en vochtgetal van belang. Bij de verklaring van de soortensamenstelling van deze gemeenschappen spelen daarom de volgende processen waarschijnlijk een belangrijke rol: ontkalking, humusontwikkeling en nutriëntenhuishouding van de bovenste bodemlagen (pH-, stikstof- en vochtgetal). Ook de vegetatiestructuur is waarschijnlijk van belang (lichtgetal). De duingraslandgemeenschappen komen langs de horizontale as in twee groepen voor. De rechtergroep vertoont ook een spreiding langs de verticale as. Aan de linkerzijde in het ordinatiediagram bevinden zich de pioniergemeenschappen met *Corynephorus canescens* en *Polytrichum piliferum* (VC) en met *Carex arenaria* en *Dicranum scoparium* (RGDs). Het gaat hier om mos- en korstmosrijke gemeenschappen, waarin soorten van humusrijkere standplaatsen nagenoeg ontbreken en die beide gekenmerkt worden door een kalkarme, zure en droge toplaag. Midden in het ordinatiediagram bevinden zich de meer gebufferde pioniervegetaties en de voedselen humusrijkere duingraslanden. De volgorde langs de verticale ordinatieas geeft gedeeltelijk een ontwikkelingsreeks weer. Aan de benedenzijde van het diagram zien we de pioniervegetaties van kalkrijke bodem (gemeenschap met *Phleum arenaria* en *Syntrichia ruralis*, PhT) en aan de bovenzijde de gesloten duingraslanden (gemeenschap met *Cerastium arvense* en *Hypochaeris radicata*, FeG en de gemeenschap met *Taraxacum laevigatum* en *Galium verum*, TaG). Open vegetaties van de gemeenschap met *Syntrichia ruralis* en *Hypochaeris radicata* (ST) en van de gemeenschap met *Hypnum cupressiforme* en *Myosotis ramosissima* (RGHc) nemen tussen deze uitersten een middenpositie in. Dit komt overeen met een veronderstelde overgangspositie in de successie tussen pioniervegetaties op kalkrijke bodem en de meer gesloten duingraslanden. De duingraslandgemeenschappen van Zuidwest-Nederland kunnen dus in drie hoofdgroepen worden ingedeeld, welke indeling ook zal worden aangehouden bij de verdere bespreking in dit hoofdstuk:

- pioniervegetaties op zure bodem,
- pioniervegetaties op bodems met een kalkrijke of gebufferde toplaag en
- gesloten duingraslanden op bodems met een humusrijke toplaag.

8.3 Pioniervegetaties van zure bodem

In grote delen van de duinen van Walcheren, Schouwen en Goeree vormen de pioniervegetaties van zure bodem een belangrijk onderdeel van de duinvegetatie. We vinden ze vooral in de droge delen van de binnenduinen en op Walcheren en Schouwen ook in de grotendeels ontkalkte delen van de reliëfrijke buitenduinen. Op Voorne ontbreken deze vegetaties bijna geheel. De gemeenschap met *Carex arenaria* en *Dicranum scoparium* (RGDs) is verreweg het meest algemeen. Zij domineert in grote delen van het kalkarme open duinlandschap. De gemeenschap met *Corynephorus canescens* en *Polytrichum piliferum* (VC) komt alleen lokaal voor op zuidhellingen, op geëxponeerde toppen en rond windkuilen. Zij beslaat daar dan meestal niet meer dan enkele honderden tot duizenden vierkante meters.

Figuur 20 geeft een DCA-ordinatie weer van 16 vegetatieopnamen van deze pioniergemeenschappen. Varianten waarvan bodemgegevens ontbreken zijn niet in deze analyse betrokken. Omdat de meest soortenrijke varianten van beide gemeenschappen in deze dataset zijn opgenomen, geeft deze analyse waarschijnlijk toch wel een goed beeld van dominante standplaatsfactoren. De voornaamste variatie in de soortensamenstelling (horizontale ordinatieas) correleert sterk positief met het vochtgetal en de bedekking van de moslaag en negatief met het lichtgetal. In mindere mate is er ook een positieve correlatie met dikte van en de C/N-verhouding in de humuslaag en een negatieve correlatie met de pH op 30-40 centimeter diepte. Deze laatste variabelen hebben bij de *forward selection* echter geen significant verklarende waarde. Zij correleren ten dele echter met variabelen die wel een significant verklarende waarde hebben.[147] De tweede as is moeilijker te interpreteren. Er is een zwakke correlatie met de pH op 30-40 centimeter diepte (negatief) en met het Ellenberg pH-getal (positief). Beide variabelen hebben in de *forward selection* echter geen significant verklarende waarde.

145 Weeda & Schaminée (1996); Boorman & Van der Maarel (1997).

146 Weeda *et al.* (1996); Weeda & Schaminée (1996); Weeda (2000).

147 De niet getoonde correlatiematrix geeft de volgende correlaties: vochtgetal - C/N toplaag: 0,61; vochtgetal - dikte humeuze toplaag: 0,52; moslaag - dikte humeuze toplaag: 0,48.

Tabel 8. Overzicht van de plantengemeenschappen van de droge duingraslanden.

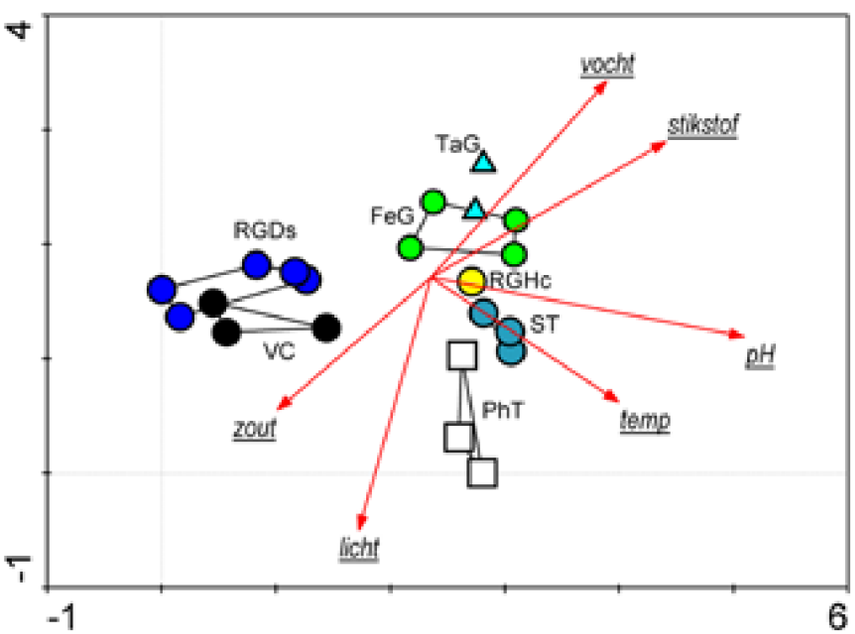
Het betreft hier regionale plantengemeenschappen. Tussen haakjes is de plaats weergegeven die de betreffende gemeenschap heeft in de indeling van 'De Vegetatie van Nederland' (Schaminée et al., 1996). Nog niet eerder beschreven rompgemeenschappen zijn aangeduid met de vermelding '*nom. nov.*'.

code	plantengemeenschap
VC	**Gemeenschap met *Corynephorus canescens* en *Aira praecox*** (*Violo-Corynephoretum* Westhoff ex Boerboom 1960) Karakteristiek: Open pioniergemeenschap van kalkarme zandgrond. Diagnostische soorten: *Corynephorus canescens* en *Polytrichum piliferum*. Onderverdeling: - inopsvariant (VC-in). - variant met *Cladonia ramulosa* (VC-Cr; *Violo-Corynephoretum typicum*) - variant met *Phleum arenaria* (VC-Pa; *Violo-Corynephoretum koelerietosum*)
RGDs	**Gemeenschap met *Carex arenaria* en *Dicranum scoparium*** (*RG Dicranum scoparium [Koelerio-Corynephoretea]*) Karakteristiek: Soortenarme, gesloten pioniergemeenschap met een sterk ontwikkelde laag van mossen en korstmossen Diagnostische soorten: *Carex arenaria*, *Aira praecox*, *Dicranum scoparium* en *Polytrichum juniperinum*. *Agrostis capillaris* en *Anthoxanthum odoratum* komen verspreid met een lage abundantie voor. Onderverdeling: - variant met *Polytrichum juniperinum* (RGDs-Pj). - variant met *Campylopus introflexus* (RGDs-Ci). - variant met *Ammophila arenaria* (RGDs-Aa). - variant met *Cladonia portentosa* (RGDs-Cp). - variant met *Jasione montana* (RGDs-Jm).
FeG	**Gemeenschap met *Cerastium arvense* en *Hypochaeris radicata*** (*Festuco-Galietu*m Braun-Blanquet et De Leeuw 1934) Karakteristiek: Soortenrijk, min of meer gesloten duingrasland op oppervlakkig ontkalkte bodem. Diagnostische soorten: *Rumex acetosella, Hypochaeris radicata, Agrostis capillaris, Anthoxanthum odoratum*, *Achillea millefolium* en *Cerastium arvense*. Onderverdeling: deze gemeenschap valt in vier varianten uiteen, waarbij de beide eerste en de beide laatste varianten grote verwantschap vertonen: - variant met *Polytrichum juniperinum* (FeG-Pj; *Festuco-Galietum typicum*). - variant met *Rhytidiadelphus squarrosus* (FeG-Rs; *Festuco-Galietum typicum*). - typische variant (FeG-tp; *Festuco-Galietum trifolietosum*). - variant met Polygala vulgaris (FeG-Pv; *Festuco-Galietum trifolietosum*).
PhT	**Gemeenschap met *Phleum arenarium* en *Syntrichia ruralis*** (*Phleo-Tortuletum ruraliformis* Braun-Blanquet et De Leeuw 1936 nom. inv. Géhu & De Foucault 1978). Karakteristiek: Open pioniergemeenschap van kalkrijke zandbodems met een lichte zanddynamiek. Diagnostische soorten: *Syntrichia ruralis, Phleum arenaria, Erodium cicutarium dunense, Erodium lebelii* en *Sedum acre*. Onderverdeling: - inopsvariant (PhT-in). - variant met *Festuca arenaria* (PhT-Fa). - typische variant (PhT-tp).
ST	**Gemeenschap met *Syntrichia ruralis* en *Hypochaeris radicata*** (*Sileno-Tortuletum ruraliformis corynephoretosum* Doing 1993) Karakteristiek: Open graslandgemeenschap, met een zwak dynamische zandbodem. Diagnostische soorten: *Phleum arenaria, Syntrichia ruralis, Sedum acre, Cerastium semidecandrum, Saxifraga tridactylites*, *Arenaria serpyllifolia, Hypochaeris radicata, Trifolium campestre, Trifolium scabrum, Trifolium arvense, Eryngium campestre, Bromus hordaceus*. Onderverdeling: - typische variant (ST-tp). - variant met *Cladonia rangiformis* (ST-Cr). - variant met *Leontodon autumnalis* (ST-La).
RGHc	**Gemeenschap met *Hypnum cupressiforme* en *Myosotis ramosissima*** (*RG Hypnum cupressiforme [Koelerio-Corynephoretea] nom. nov.)* Karakteristiek: Pioniergemeenschap met een gesloten laag van pleurocarpe bladmossen op een kalkhoudende ondergrond. Diagnostische soorten: *Hypnum cupressiforme, Myosotis ramosissima, Sedum acre, Cerastium semidecandrum, Veronica arvensis, Erodium cicutarium dunense* en *Syntrichia ruralis*. Onderverdeling: Deze gemeenschap kan niet worden onderverdeeld.
TaG	**Gemeenschap met *Taraxacum laevigatum* en *Galium verum*** (*Taraxaco-Galietum veri* Boerboom 1957 em. Weeda, Doing et Schaminée 1996) Karakteristiek: Soortenrijke, vaak enigszins ruige duingraslandgemeenschap op kalkrijke bodem. Diagnostische soorten: *Viola hirta, Polygonatum odoratum, Polygala vulgaris, Cynoglossum officinale,Veronica officinalis* en *Plagiomnium affine. Calamagrostis epigejos*, *Rubus caesius* en *Holcus lanatus* zijn constant aanwezig. Onderverdeling: - variant met *Aira praecox* (TaG-Ap; *Taraxaco-Galietum cladonietosum*). - variant met *Plantago lanceolata* (TaG-Pl, *Taraxaco-Galietum plantaginetosum*).

Figuur 19. DCA-ordinatie van de onderscheiden duingraslandgemeenschappen (clustercentroïden) met Ellenberg-indicatiewaarden als externe variabelen.

De correlatie van de externe variabelen met de soortensamenstelling van de vegetatie is getoetst met de Monte Carlo permutatietest (9999 permutaties, tweede kolom).
De volgorde van de variabelen in onderstaande tabel is conform de uitkomst van de *forward selection* in CCA.
Significantieniveaus: *** : p < 0,001, ** : p = 0,001-0,01; * : p = 0,01-0,05; ns = niet significant. Voor de betekenis van de gemeenschapscodes zie tabel 8.

	significantie bij onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met externe variabelen (r-waarde DCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen bij *forward selection* (% van totale variantie)		
		as 1	as 2			
pH-getal	***	0,95	- 0,12	0,46	(19%)	***
lichtgetal	***	- 0,28	- 0,95	0,76	(31%)	***
vochtgetal	***	0,59	0,77	0,91	(37%)	**
zoutgetal	***	- 0,50	- 0,53	1,05	(43%)	*
temperatuurgetal	***	0,55	- 0,40	1,19	(49%)	*
stikstofgetal	**	0,75	0,57	1,28	(52%)	ns
variantie verklaard door alle externe variabelen				1,28	(52%)	
totaal van alle eigenwaarden in de dataset				2,45	(100%)	



Aan de linkerzijde van het ordinatiediagram bevinden zich de opnamen van de gemeenschap met *Corynephorus canescens* en *Polytrichum piliferum* (VC) met een open moslaag, een humusarme bodem en een gemiddelde pH-KCl tussen 4 en 4,5 (tabel 9). De opnamen van de varianten met *Cladonia ramulosa* (VC-Cr) en met *Phleum arenaria* (VC-Pa) ordenen zich evenwijdig aan de verticale as. Deze ordening correspondeert met verschillen tussen beide varianten in de pH-KCl en de hoeveelheid Ca^{++}-ionen op 30-40 centimeter diepte (zie tabel 9). Beide variabelen bleken in de permutatietest niet significant te verklaren (het Ca^{++}-gehalte bij de onafhankelijke toetsing, de pH-KCl bij de *forward selection*). Dit hangt wellicht samen met het geringe aantal geanalyseerde monsters, die in één dataset zijn samengenomen met een groter aantal opnamen van gemeenschap RGDs. Waarschijnlijk moet aan deze verschillen wel betekenis worden toegekend. De variant met *Cladonia ramulosa* (VC-Cr) komt vooral tot ontwikkeling in de oudere binnenduingebieden van Walcheren, Schouwen en Goeree, terwijl de variant met *Phleum arenaria* (VC-Pa) geheel beperkt is tot de ontkalkte gedeelten van de reliëfrijke buitenduinen van Walcheren en Schouwen. In de (ontkalkte) buitenduinen van Walcheren varieren de kalkgehalten op 1,5 tot 2 meter diepte tussen 0,18 en 0,68 (n = 6) en op Schouwen van 0,11-1,06 (n = 3). In de binnenduingebieden bedroegen deze gehalten 0,07-0,12 (n = 6, inclusief 2 waarnemingen van de binnenduinen van Goeree).[148] In de literatuur wordt ervan uitgegaan dat de kalkbuffer werkzaam is tot kalkgehalten van circa 0,1-0,2% $CaCO_3$ (pH = circa 6,2).[149] Het voorgaande maakt aannemelijk dat in de ondergrond van de ontkalkte buitenduinen van Walcheren en Schouwen een geringe hoeveelheid kalk aanwezig is, die van invloed kan zijn op de soortensamenstelling van deze pioniergemeenschap.

De opnamen in het centrum van het ordinatiediagram behoren tot de varianten met *Cladonia portentosa* (RGDs-Cp) en met *Jasione montana* (RGDs-Jm) van de gemeenschap met *Carex aren-*

148 Deze kalkgehalten zijn ontleend aan waarnemingen, die in deel C uitgebreider ter sprake komen.

149 Stuyfzand (1993).

Tabel 9. Fysisch-chemische bodemeigenschappen van de droge duingraslanden.

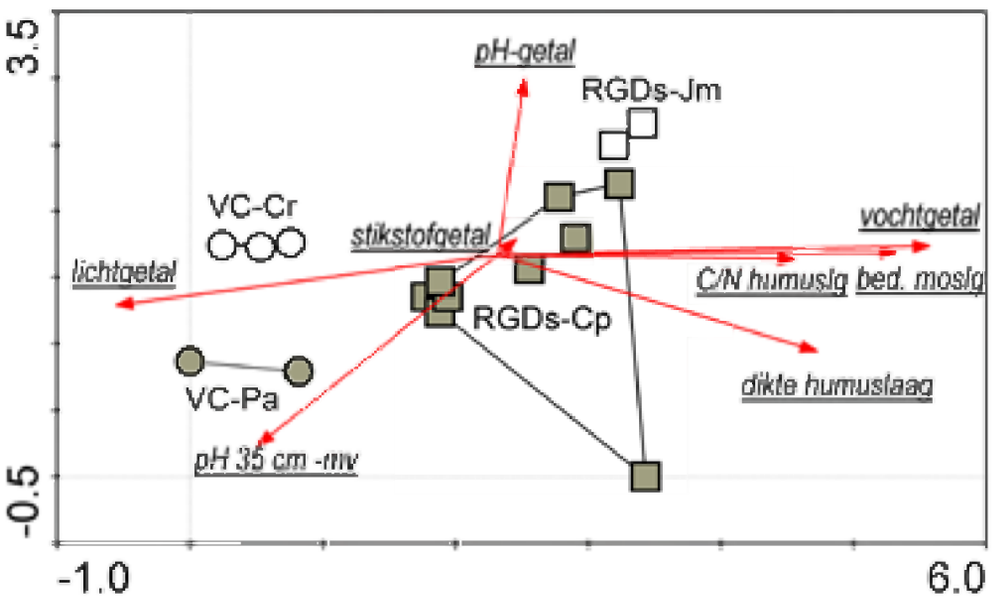
Weergegeven zijn de gemiddelde waarden en de spreiding (cursief). Voor de betekenis van de lettercodes van de plantengemeenschappen zie tabel 8.

gemeenschap	VC-Cr	VC-Pa	RGDs-Cp	RGDs-Jm	PhT-tp	RGHc	ST-tp	TaG-Ap	TaG-Pl	FeG-tp	FeG-Pv	FeG-Pj	FeG-Rs
n	3	2	9	2	14	4	1	3	7	3	2	16	5
toplaag (0-10 cm -mv)													
dikte humeuze toplaag (cm)	0	0	11,7	12,5	4,9	7,5	5,00	7,00	13,43	5,00	25,00	14,44	18,60
			(6-23)	*(10-15)*	*(0-15)*	*(0-15)*		*(3-10)*	*(8-20)*	*(2-8)*	*(20-30)*	*(2-30)*	*(3-30)*
% $CaCO_3$	0,25	0,06	0,11	0,03	1,89	1,21	3,10	2,35	2,11	1,34	0,90	0,18	0,15
	(0,11-0,46)	*(0,00-0,11)*	*(0,00-0,24)*	*(0,00-0,06)*	*(0,54-4,33)*	*(0,44-1,54)*		*(0,31-4,53)*	*(0,41-3,6)*	*(0,34-2,22)*	*(0,25-1,10)*	*(0,00-0,45)*	*(0,00-0,51)*
pH-KCl	4,23	4,49	3,45	3,52	7,80	7,47	7,61	7,23	7,07	7,15	5,95	4,49	4,45
	(3,85-4,53)	*(4,16-4,82)*	*(3,09-3,31)*	*(3,41-3,63)*	*(7,06-8,29)*	*(7,45-7,51)*		*(6,64-7,69)*	*(6,24-7,65)*	*(6,89-7,61)*	*(5,0-6,9)*	*(3,50-6,40)*	*(4,08-5,17)*
uitwisselbaar Ca++	0,06	0,24	1,67	0,79	2,31	3,29	5,20	6,50	6,75	4,99	6,63	1,78	2,57
	(0,03-0,09)	*(0,19-0,29)*	*(0,16-12,77)*	*(0,10-1,48)*	*(1,01-3,58)*	*(1,25-4,96)*		*(5,53-7,88)*	*(4,91-8,85)*	*(2,5-7,68)*	*(2,8-10,5)*	*(0,78-4,34)*	*(1,86-3,84)*
% Organische stof	0,40	0,42	4,34	4,22	0,83	1,41	2,21	2,03	3,62	3,33	3,12	3,31	3,76
	(0,37-0,43)	*(0,26-0,28)*	*(1,41-14,26)*	*(3,08-5,35)*	*(0,37-1,43)*	*(0,48-2,31)*		*(1,29-3,36)*	*(2,15-7,22)*	*(2,23-4,3)*	*(3,04-3,2)*	*(1,86-6,0)*	*(2,94-4,76)*
% N-totaal	0,02	0,03	0,17	0,16	0,08	0,08	0,11	0,09	0,12	0,16	0,12	0,11	0,15
	(0,01-0,05)	*(0,02-0,03)*	*(0,04-0,79)*	*(0,10-0,22)*	*(0,04-0,31)*	*(0,05-0,11)*		*(0,05-0,14)*	*(0,09-0,17)*	*(0,1-0,21)*	*(0,10-0,14)*	*(0,04-0,14)*	*(0,10-0,25)*
C/N-verhouding	2,9	5,2	16,2	13,4	11,2	10,9	13,9	14,08	13,58	12,37	11,80	14,26	14,35
	(1,4-5,6)	*(4,8-5,6)*	*(11,7-20,8)*	*(12,1-14,8)*	*(2,0-17,9)*	*(6,5-13,6)*		*(13,2-14,5)*	*(11,2-16,1)*	*(12,2-12,6)*	*(11,1-12,5)*	*(9,7-18,7)*	*(11,6-17,8)*
Ondergrond (30-40 cm -mv)													
% $CaCO_3$	0,37	0,13	0,18	0,02	2,50	1,55	2,71	4,04	3,47	1,52	0,68	0,47	0,61
	(0,11-0,53)	*(0,04-0,22)*	*(0,00-0,54)*	*(0,00-0,04)*	*(0,00-5,32)*	*(0,47-2,22)*		*(0,21-6,09)*	*(0,36-4,39)*	*(0,4-2,86)*	*(0,25-1,1)*	*(0,00-2,49)*	*(0,00-2,62)*
uitwisselbaar Ca++	0,05	0,53	0,15	0,05	1,07	1,22	1,09	1,66	1,78	3,21	2,65	0,92	0,77
	(0,03-0,06)	*(0,42-0,63)*	*(0,01-0,88)*	*(0,03-0,06)*	*(0,49-1,75)*	*(0,76-1,84)*		*(0,85-2,13)*	*(1,34-2,45)*	*(2,15-3,75)*	*(2,42-2.88)*	*(0,16-1,99)*	*(0,13-1,77)*
pH-KCl	4,17	6,47	4,09	3,94	8,29	8,40	8,68	7,56	8,02	7,88	6,79	5,78	5,09
	(4,06-4,36)	*(6,34-6,60)*	*(3,71-5,35)*	*(3,93-3,95)*	*(5,72-8,78)*	*(8,12-8,78)*		*(6,17-8,27)*	*(7,1-8,28)*	*(7,27-8,26)*	*(6,64-6,93)*	*(3,81-7,04)*	*(3,97-7,68)*
ontkalkingsdiepte (cm - mv)	*. > 100*	*> 100*	*> 100*	*> 100*	*0-15*	*1-8*	*3*	*3-10*	*0-12*	*0-40*	*5-40*	*10 - >100*	*30 - >100*

Figuur 20. Ordinatie van de pioniergemeenschappen van zure bodem (DCA-diagram).

De relatie tussen de milieuvariabelen en de soortensamenstelling van de vegetatie is onafhankelijk getoetst met de Monte Carlo Permutatietest (9999 permutaties, tweede kolom). De volgorde van de variabelen in onderstaande tabel is conform de uitkomst van de *forward selection* in CCA.
Significantieniveaus: *** : p < 0,001; ** : p = 0,001-0,01; * : p = 0,01-0,05; ns : niet significant. Voor de betekenis van de gemeenschapscodes zie tabel 8.

	significantie bij onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met milieuvariabelen (r-waarde DCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen bij *forward selection* (% van totale variantie)		
		as 1	as 2			
vochtgetal	***	0,83	0,30	0,48	(16%)	***
stikstofgetal	*	0,04	0,04	0,88	(28%)	**
bedekking moslaag	**	0,77	0,26	1,16	(38%)	*
pH-getal	*	0,13	0,37	1,37	(44%)	ns
lichtgetal	***	- 0,76	- 0,34	1,58	(51%)	ns
pH 35 cm -mv	*	- 0,55	- 0,53	1,75	(57%)	ns
dikte humuslaag	*	0,57	0,01	1,94	(63%)	ns
C/N humuslaag	***	0,57	0,18	2,12	(69%)	ns
verklarende variantie van alle ingevoerde milieuvariabelen				2,64	(85%)	
som van alle eigenwaarden in de dataset				3,09	(100%)	



aria en *Dicranum scoparium*. Zij hebben een duidelijk ontwikkelde humuslaag met een uitgesproken zuur karakter (tabel 9). Hierbij is de aanwezigheid van een gesloten mosdek van groot belang, omdat deze de vochthuishouding en de humusontwikkeling van de bovenste bodemlagen beïnvloedt. De moslaag leidt niet alleen tot een meer getemperd microklimaat en de productie van organische stof, maar zorgt er ook voor dat er geen verstuiving van zand meer kan optreden. De geproduceerde organische stof wordt daardoor niet of nauwelijks gemengd met zand. Dit draagt bij aan de opbouw van een gelaagd humusprofiel, waarin een sterk organische bovenlaag van een of enkele centimeters rust op een minerale ondergrond (zogenaamd ectorganisch humusprofiel). Deze gelaagdheid en accumulatie van organische stof in de bovenste bodemlagen verklaren de lage pH's in deze gemeenschap. De hoge gehalten aan organische stof en de lage pH's belemmeren waarschijnlijk de vestiging van diverse duingraslandplanten in deze gemeenschap. Dit verklaart waarom in landschappen op Walcheren en Schouwen, waar deze pioniergemeenschap overheerst, droge duingraslanden zich niet of nauwelijks ontwikkelen. Soortenrijkere droge duingraslanden (gemeenschap *Cerastium arvense* en *Hypochaeris radicata*, FeG) ontstaan hier alleen op plaatsen waar kleinschalig of op grotere schaal zand verstuift. In de instuifzone ontwikkelt zich dan een dikker humuspakket met een meer gemengde samenstelling, een hoger aandeel mineraal zand en een hogere pH (zie figuur 21). Binnen gemeenschap RGDs onderscheidt de variant met *Jasione montana* (RGDs-Jm) zich van die met *Cladonia portentosa* (RGDs-Cp) door een groter aandeel van duingraslandplanten (o.a. *Jasione montana, Teesdalia nudicaulis, Hieracium pilosella, Galium verum, Hypochaeris radicata*; zie bijlage 2c). Hoewel dit niet blijkt uit de ordinatie en de daaraan ten grondslag liggende bodemgegevens zijn de milieucondities in de eerste variant waarschijnlijk iets meer verwant aan die van de in paragraaf 8.5 te bespreken duingraslanden.

8.4 Pioniervegetaties van kalkhoudende bodem

In de duinen van Zuidwest-Nederland kunnen voor de kalkrijke bodems drie verschillende pioniergemeenschappen worden onderscheiden: de gemeenschap met *Phleum arenarium* en *Syntrichia*

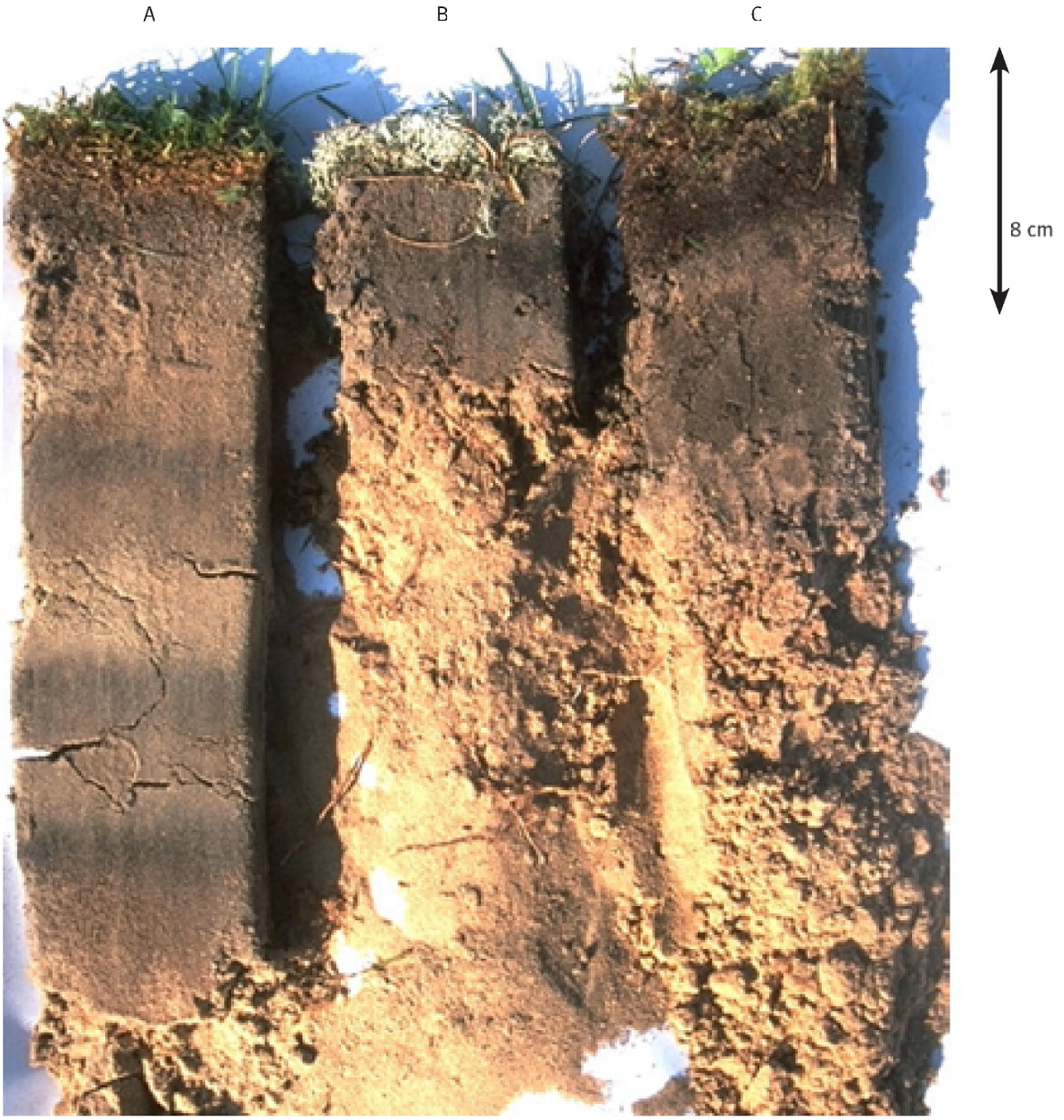
Figuur 21. Drie bodems uit het grotendeels ontkalkte duinlandschap van Oranjezon (Walcheren).

Deze bodems bevinden zich op een afstand van enkele tientallen meters van elkaar.

A. Duingraslandbodem met een dik gelaagd humeus pakket, dat is ontstaan door het herhaald instuiven van duinzand vanuit een kleine stuifkuil. De totale oppervlakte van dit bodem- en vegetatietype beslaat slechts enkele honderden vierkante meters. De vegetatie behoort tot gemeenschap FeG-Pj (zie tabel 8).

B. Bodem van een mos- en korstmosrijke pioniergemeenschap op een zuidhelling met een humuslaag van 6-8 centimeter dik (gemeenschap RGDs, zie tabel 8). Dit vegetatietype domineert samen met het volgende het landschap op deze plek.

C. Bodem onder een open braamstruweel met struiken en jonge bomen op een noordhelling met sterke accumulatie van organische stof in de toplaag (gemeenschap RGLR, zie tabel 10). De humuslaag is iets dikker dan op de zuidhelling, maar veel minder dik dan op de plaats waar verstuivend duinzand wordt ingevangen en zich duingrasland heeft ontwikkeld.



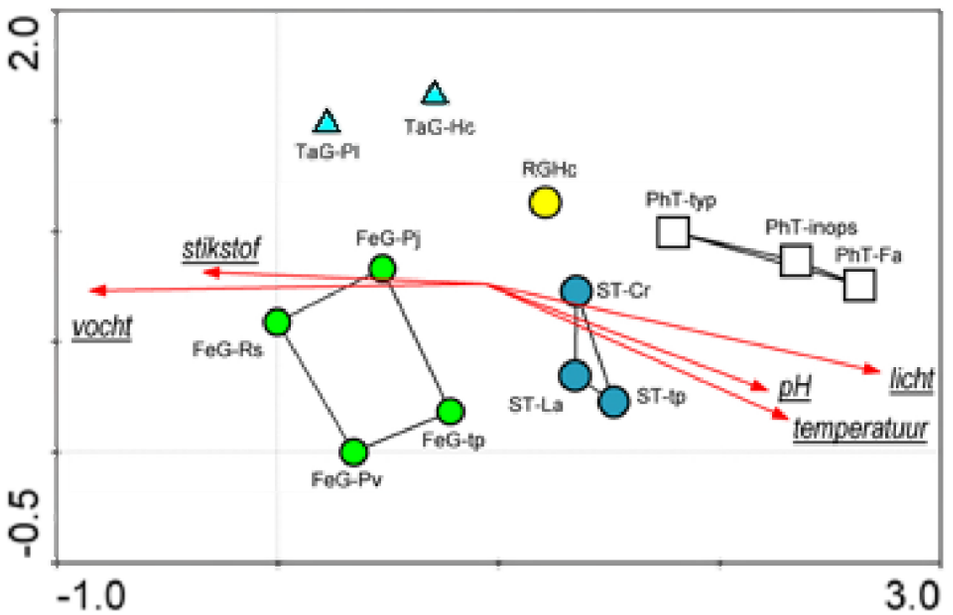
ruralis (PhT), de gemeenschap met *Syntrichia ruralis* en *Hypochaeris radicata* (ST) en de gemeenschap met *Hypnum cupressiforme* en *Myosotis ramosissima* (RGHc). Deze gemeenschappen komen onder zeer verschillende omstandigheden voor. Bij de ordinatie van deze gemeenschappen zijn ook de duingraslanden met een humeuze toplaag betrokken (figuur 22), waardoor het mogelijk wordt de successie van pioniergemeenschap naar duingrasland in de analyse mee te nemen. De afbakening van de gemeenschap met *Syntrichia ruralis* en *Hypochaeris radicata* (ST) is vooral gebaseerd op historische opnamen. Zij komt thans alleen nog maar zeer lokaal voor. Van deze gemeenschap zijn dan ook vrijwel geen opnamen met bodemmetingen beschikbaar. Daarom zijn bij de ordinatie uitsluitend Ellenbergindicatiewaarden als externe variabelen gebruikt.

Figuur 22 laat langs de horizontale as een ontwikkelingsreeks zien van pioniergemeenschap naar gesloten duingrasland. Hierin ligt een belangrijke overeenkomst met de verticale as van figuur 19. Aan de rechterzijde in het ordinatiediagram zien we de verschillende varianten van de mos- en korstmosrijke pioniergemeenschap met *Phleum arenaria* en *Syntrichia ruralis* (PhT) en aan

Figuur 22. DCA-ordinatie van de pioniergemeenschappen en duingraslanden op zwakzure en neutrale bodem met Ellenbergindicatiewaarden als externe variabelen.

De relatie tussen de indicatiewaarden en de soortensamenstelling van de vegetatie is onafhankelijk getoetst met de Monte Carlo permutatietest (9999 permutaties, tweede kolom). De volgorde van de variabelen in onderstaande tabel is conform de uitkomst van de *forward selection* in CCA.
Significantieniveaus: *** : p < 0,001; ** : p = 0,001-0,01; * : P = 0,01-0,05; ns : niet significant. Voor de betekenis van de gemeenschapscodes zie tabel 8.

	significantie bij onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met milieuvariabelen (r-waarde DCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen bij *forward selection* (% van totale variantie)		
		as 1	as 2			
lichtgetal	***	0,93	- 0,29	0,31	(23%)	***
vochtgetal	***	- 0,93	0,02	0,49	(35%)	**
stikstofgetal	**	- 0,66	0,06	0,61	(44%)	ns
temperatuurgetal	**	0,72	- 0,42	0,72	(52%)	ns
pH-getal	**	0,67	- 0,33	0,82	(59%)	ns
variantie verklaard door alle milieuvariabelen				0,92	(66%)	
totaal van alle eigenwaarden in de dataset				1,39	(100%)	



de linkerzijde de soortenrijkere duingraslanden met een humeuze bovenlaag. De gemeenschappen met *Syntrichia ruralis* en *Hypochaeris radicata* (ST) en met *Hypnum cupressiforme* en *Myosotis ramosissima* (RGHc) nemen een middenpositie in. De belangrijkste externe variabelen blijken sterk aan deze ontwikkelingsreeks gerelateerd. De Ellenbergindicatiewaarden geven aan dat in gemeenschap PhT relatief lichte en warme condities heersen bij een hoge pH. In de meer gesloten graslandgemeenschappen spelen relatief vochtige en nutriëntrijke omstandigheden een belangrijke rol. Dit komt overeen met het gangbare beeld van de successie van pioniervegetaties naar meer gesloten duingrasland.

Langs de verticale as tekenen zich duidelijk twee verschillende reeksen af. Pioniergemeenschap RGHc komt samen met de duingraslandgemeenschap TaG in de bovenste helft van het ordinatiediagram voor, terwijl pioniergemeenschap ST zich samen met de graslandgemeenschap FeG aan de onderzijde bevindt. Hoewel de gebruikte Ellenbergwaarden geen duidelijke verklaring geven voor de tweede as, verschillen beide gemeenschappen toch duidelijk in standplaats. Gemeenschap RGHc is een overgangsgemeenschap van open pioniersituaties naar een grotendeels gefixeerd duinlandschap. Dit komt tot uiting in de dominantie van het pleurocarpe bladmos *Hypnum cupressiforme* in de moslaag. Deze bedekt het zand met een gesloten mosdek en laat weinig ruimte voor open, stuivend zand. Deze gemeenschap moet daarom beschouwd worden als de tegenhanger op kalkrijke bodem van de gemeenschap met *Carex arenaria* en *Dicranum scoparium* (RGDs). Net als in die gemeenschap bouwt zich ook hier een gelaagde organische toplaag op, die leidt tot oppervlakkige verzuring. In tabel 9 komt dit niet goed tot uiting, omdat de hier vermelde waarden afkomstig zijn uit bodemanalyses van de gehele humeuze toplaag. Bij een meer gedetailleerde bestudering van de bovenste centimeters valt in deze gemeenschap echter onmiskenbaar gelaagdheid in de toplaag waar te nemen. Dit doet zich vooral voor in gebieden met lagere initiële kalkgehalten (< 3% $CaCO_3$), zoals die op Schouwen en Walcheren en plaatselijk ook op Goeree voorkomen. De aanwezigheid van een toplaag met een toenemend gehalte aan organische stof uit zich ook in de aanwezigheid van soorten als *Calamagrostis epigejos, Agrostis capillaris, Holcus lanatus* en *Jacobaea vulgaris* (zie bijlage 2c). In gemeenschap RGHc is dit aspect van 'verruiging' veel sterker aanwezig dan indicaties van een ontwikkeling naar een soortenrijk duingrasland. In gemeenschap ST is - of liever was - dit anders. Deze gemeenschap onderscheidt zich van pioniergemeenschap PhT door de aanwezigheid van een groot aantal acrocarpe mossen, eenjarige hogere planten, rozetplanten en andere

soorten met een laagblijvende min of meer liggende groeiwijze. Deze gemeenschap heeft een korte open grasmat en komt voor op plekken met een lichte zanddynamiek. Dit leidt tot het voortdurend ontstaan van open plekken en plekjes, waar pioniersoorten zich kunnen vestigen. Voor zover er organische stof aanwezig is in de bovenste bodemlagen, is deze goed gemengd met mineraal zand en zijn de bovenste bodemlagen goed gebufferd.

Hoewel diverse diagnostische soorten ontbreken, kan de gemeenschap met *Syntrichia ruralis* en *Hypochaeris radicata* (ST) in de systematiek van de 'Vegetatie van Nederland' het best geplaatst worden in het *Sileno-Tortuletum ruraliformis* Doing 1993.[150] In vergelijking met de gangbare opvattingen is dit een verbreding van deze associatie, waarvan tot nu toe wordt aangenomen dat zij haar hoofdverspreiding heeft in het kalkrijke zeedorpenlandschap langs de Hollandse vastelandskust.[151] Zoals de synoptische tabel laat zien, zijn in de gemeenschap met *Syntrichia ruralis* en *Hypochaeris radicata* op orde- en verbondsniveau de soorten van de *Cladonio-Koelerietalia* en het *Tortulo-Koelerion* prominent aanwezig. Deze gemeenschap moet syntaxonomisch dan ook in het *Tortulo-Koelerion* worden geplaatst. Binnen dit verbond onderscheidt het *Sileno-Tortuletum* zich van het *Phleo-Tortuletum* door een grotere soortenrijkdom. Dit hangt samen met een hoger nutriëntenniveau, dat weer een gevolg kan zijn van een menselijke invloed. Het belangrijkste plantensociologische argument om de gemeenschap met *Syntrichia ruralis* en *Hypochaeris radicata* tot het *Sileno-Tortuletum* te rekenen is de aanwezigheid van diverse soorten die volgens de referentietabel in 'De Vegetatie van Nederland' in deze associatie een hogere presentie bereiken dan in het *Phleo-Tortuletum* (*Plantago lanceolata, Cerastium arvense*, *Bromus hordeaceus, Hypochaeris radicata, Trifolium arvense, Eryngium campestre*).[152] Bovendien zijn er ook goede landschapsecologische argumenten voor aan te voeren. De voor het *Sileno-Tortuletum* kenmerkende hogere mineralenrijkdom en menselijke beïnvloeding zijn niet beperkt tot het kalkrijke Hollandse zeedorpenlandschap. Zo hebben de duinen van Voorne en Goeree relatief fijn zand, met op veel plaatsen zelfs een geringe hoeveelheid leem (zie hoofdstuk 11). Ook kan er sprake zijn van het inwaaien van mineralen vanaf het strand of vanuit zee (klifkust Domburg). In dergelijke relatief nutriëntrijke omstandigheden ontstaan pioniervegetaties, die grote verwantschap hebben met het *Sileno-Tortuletum*. Hoge kalkgehalten zijn daarbij geen voorwaarde, maar het duinzand moet wel in het (sub)neutrale traject gebufferd worden.

8.5 Duingraslanden met een goed ontwikkelde humeuze toplaag

In deze paragraaf worden de verspreiding en de ruimtelijke variatie van de soortenrijkere duingraslanden op bodems met een humeuze toplaag besproken. In het ordinatiediagram van 35 vegetatieopnamen van deze graslanden (figuur 23a en b) zijn duidelijk drie groepen te onderscheiden. Deze komen overeen met de in de classificatie onderscheiden gemeenschappen, die op hun beurt weer aansluiten bij het overzicht van 'De Vegetatie van Nederland'.[153] Het betreft: (1) de gemeenschap met *Taraxacum laevigatum* en *Galium verum* (TaG), (2) de varianten met *Polytrichum juniperinum* en *Rhytidiadelphus squarrosus* van de gemeenschap met *Cerastium arvense* en *Hypochaeris radicata* (FeG-Pj en FeG-Rs) en (3) de typische variant en de variant met *Polygala vulgaris* van dezelfde gemeenschap (FeG-tp en FeG-Pv). De horizontale ordinatie-as correleert duidelijk met de kalk- en zuurhuishouding van de bodem. In de *forward selection* blijken vooral het kalkgehalte op 30-40 centimeter diepte en het Ellenberg pH-getal een grote verklarende waarde te hebben. Diverse aan de pH gerelateerde variabelen zijn hier overigens sterk mee gecorreleerd.[154] Ook de tweede as is deels gerelateerd aan de pH. Daarnaast spelen hier factoren een rol die samenhangen met de opbouw van de humuslaag (stikstofgetal, C/N toplaag).

De verschillen tussen de gemeenschap met *Taraxacum laevigatum* en *Galium verum* (TaG) en de gemeenschap met *Cerastium arvense* en *Hypochaeris radicata* (FeG) worden grotendeels verklaard door de horizontale ordinatie-as. Gemeenschap TaG komt voor op kalkrijke en meer gebufferde standplaatsen dan gemeenschap FeG, waarvan de bodem op zijn minst oppervlakkig ontkalkt is. De pijl van het Ellenberggetal voor licht in figuur 23a geeft aan dat ook het lichtklimaat en de vegetatiestructuur van beide gemeenschappen verschillen. De ruimtelijke verspreiding van beide gemeenschappen en hun landschapsecologische positie is met het voorgaande in overeenstemming. Gemeenschap TaG komt voor in de reliëfrijke gedeelten van de duinen van Voorne en plaatselijk ook op Goeree (Springertduinen), waar tot in het maaiveld hoge kalkgehalten zijn gemeten. Deze kalk buffert de pH van de bovenste bodemlagen in het neutrale bereik. Gemeenschap TaG ontwikkelt zich daarbij in mozaïek met duinstruwelen; ruigte- en struweelplanten hebben hier een hoge presentie.

Gemeenschap FeG komt voor op plaatsen die op zijn minst tot op enkele tientallen centimeters diepte grotendeels zijn ontkalkt. In de varianten met *Polytrichum juniperinum* en met *Rhytidiadelphus squarrosus* (FeG-Pj en FeG-Rs) is de ontkalking diep en de toplaag relatief zuur (pH-KCl 4-5, zie tabel 9). Bij de typische variant en de variant met *Polygala vulgaris* (FeG-tp en FeG-Pv) zijn de bovenste bodemlagen meer gebufferd, omdat de ontkalking minder diep is voortgeschreden of omdat bodemdieren of de wind bufferend materiaal in de bovenste bodemlaag brengen. De beide eerste varianten komen in alle duingebieden voor. Op Schouwen en Walcheren vinden we ze lokaal op plaatsen waar zich een dikkere minerale humuslaag heeft kunnen ontwikkelen. Vaak is hier sprake geweest van het verstuiven van zand of menselijke activiteiten (graven voor wegaanleg, afbreken van bunkers e.d.) waardoor organische stof en mineraal materiaal vermengd zijn geraakt. Op Goeree en Voorne vinden we deze varianten vooral in de binnenduingebieden, die dieper ontkalkt zijn. Zij komen hier over een grotere oppervlakte en meer aaneengesloten voor. De varianten FeG-tp en FeG-Pv komen in de duinen van Zuidwest-Nederland meer geconcentreerd voor. Op Goeree en Voorne vinden we deze varianten vooral in de ondiep ontkalkte binnenduingebieden, waar grotere of kleinere bodemdieren (konijnen, mollen, mieren) gebufferd duinzand uit de ondergrond naar boven halen.[155] Op Schouwen en Walcheren komen deze varianten alleen tot ontwikkeling op plaatsen waar zwak kalkhoudend zand het duin inwaait.

150 Deze associatie wordt in het vervolg kortweg aangeduid als *'Sileno-Tortuletum'*.

151 Doing (1993); Weeda *et al.* (1996).

152 Weeda *et al.* (1996): tabel 14.5. *Eryngium campestre* wordt daarin niet genoemd. Doing (1993) noemt deze echter wel als differentiërende soort voor het *Sileno-Tortuletum*.

153 Weeda *et al.* (1996).

154 De niet getoonde correlatiematrix geeft de volgende correlaties tussen het kalkgehalte op 30-40 centimeter diepte en andere variabelen: met pH-getal 0,62, met pH-KCl toplaag 0,78, met pH-KCl 30-40 cm -mv 0,74, met $CaCO_3$ toplaag 0,82. Het Ellenberg pH-getal is gecorreleerd met de pH-KCl van de toplaag (r = 0,76).

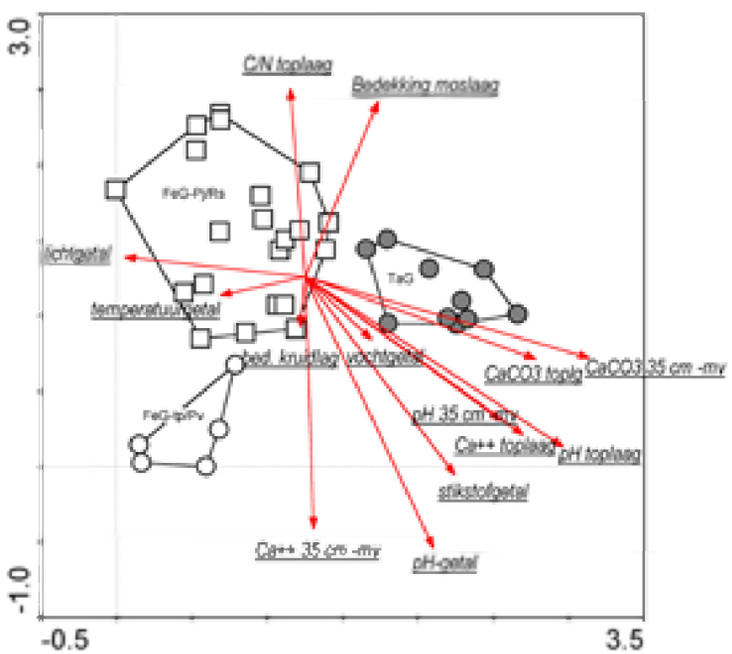
155 Zie ook Annema & Jansen (1998).

Figuur 23. DCA-ordinatie van verschillende typen duingrasland.

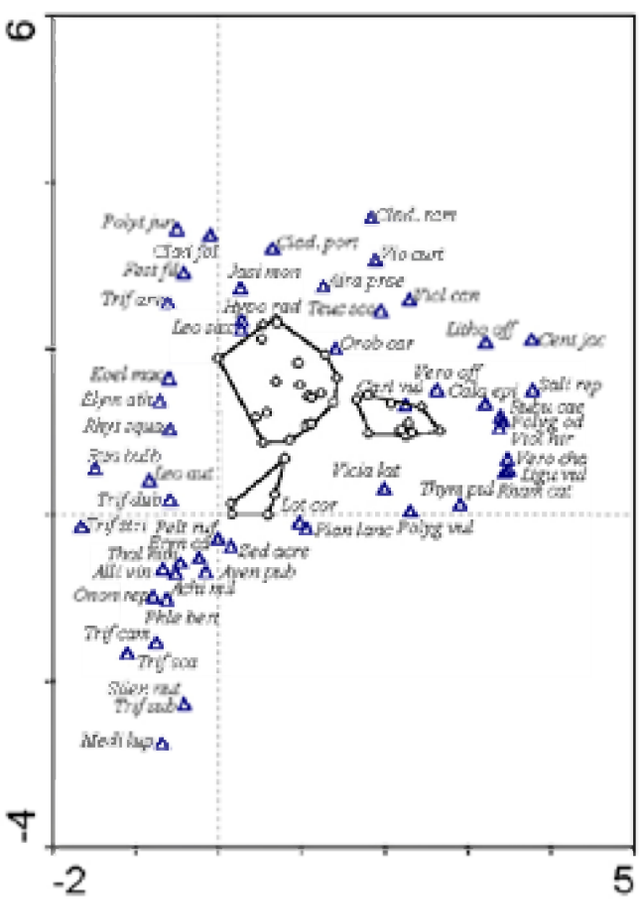
Figuur 23a geeft de relatie tussen de gemeenschappen en de milieuvariabelen weer. Figuur 23b laat de positie van een aantal afzonderlijke soorten zien.
De relatie tussen de milieuvariabelen en de soortensamenstelling van de vegetatie is onafhankelijk getoetst met de Monte Carlo permutatietest (9999 permutaties, tweede kolom); significantieniveaus: *** p < 0,001, ** p = 0,001-0,01; * p = 0,01-0,05. De volgorde van de variabelen in onderstaande tabel is conform de uitkomst van *forward selection* in CCA. Voor de betekenis van de gemeenschapscodes zie tabel 8.

	significantie bij onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met milieuvariabelen (r-waarde DCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen bij *forward selection* (% van totale variantie)		
		as 1	as 2			
$CaCO_3$-gehalte 35 cm -mv	***	0,77	- 0,30	0,317	(8%)	***
pH-getal	***	0,39	- 0,79	0,575	(14%)	***
lichtgetal	***	- 0,48	0, 10	0,763	(19%)	***
bedekking kruidlaag	**	- 0,00	- 0,14	0,941	(23%)	***
vochtgetal	*	0, 19	- 0,19	1,092	(27%)	**
stikstofgetal	***	0,43	- 0,59	1,230	(30%)	*
uitwisselbaar Ca^{++} 35 cm -mv	***	0,07	- 0,71	1,366	(34%)	*
temperatuurgetal	**	- 0,22	- 0,03	1,501	(37%)	*
C/N toplaag	*	- 0,08	0,53	1,632	(40%)	*
uitwisselbaar Ca^{++} toplaag	***	0,61	- 0,50	1,746	(43%)	ns
pH-KCl 35 cm -mv	***	0,54	- 0,45	1,856	(46%)	ns
$CaCO_3$-gehalte toplaag	***	0,62	- 0,29	1,969	(49%)	ns
pH-KCl toplaag	***	0,71	- 0,54	2,053	(51%)	ns
bedekking moslaag	*	0,16	0,47	2,138	(53%)	ns
variantie verklaard door alle milieuvariabelen				2,385	(59%)	
totaal van alle eigenwaarden in de dataset				4,045	(100%)	

Figuur 23a



Figuur 23b



Het meest duidelijk is dit langs de noordwestkust van Walcheren rondom Domburg. Er is hier sprake van een erosiekust, waar deze duingraslandgemeenschappen dicht bij zee bovenop een klifachtig duin voorkomen. Het kalkgehalte in het moedermateriaal is hier niet hoger dan 0,1-0,5% (zie hoofdstuk 11). Zowel oppervlakkig als op enkele decimeters diepte is echter relatief veel uitwisselbaar Ca^{++} beschikbaar is. Landinwaarts verandert de vegetatie snel. Op circa honderd tot honderdvijftig meter van de klifrand komen geen gebufferde duingraslandbodems meer voor en behoort de vegetatie tot pioniergemeenschappen van zure bodem (zie paragraaf 8.3). Deze gradiënt in de vegetatie en de buffering is waarschijnlijk een gevolg van het inwaaien van kleine hoeveelheden kalkhoudend zand.[156] Op Schouwen doet zich aan de westzijde van het Zeepe iets vergelijkbaars voor. Hier is het inwaaiend zand afkomstig van enkele dynamische duingedeelten op de grens van het Zeepe en de Meeuwenduinen.

De figuren 23a en b laten zien dat de varianten van gebufferde bodem (FeG-tp en Feg-Pv, *Festuco-Galietum trifolietosum* in de landelijke systematiek) niet zonder meer beschouwd mogen worden als een overgang tussen de kalkrijke duingraslanden van gemeenschap TaG (*Taraxaco-Galietum*) en de varianten van zuurdere bodem (FeG-Pj en FeG-Rs, *Festuco-Galietum typicum*). De in figuur 23b geselecteerde soorten groeperen zich min of meer in drie polen rondom de geordineerde gemeenschappen. Aan de bovenzijde bevindt zich een aantal soorten met een vrij uitgesproken voorkeur voor zure omstandigheden. Aan de rechterzijde bevindt zich een groep van soorten die kalkminnend is en gerekend kan worden tot de zoom-, ruigte- of struweelplanten. Bij deze groep sluiten zich een aantal kalkminnende soorten van meer open milieu aan (bijvoorbeeld *Carlina vulgaris* en *Phleum arenaria*). Linksonder bevindt zich een mengeling van uitgesproken graslandplanten waarin drie duidelijke subgroepen in zijn te herkennen: (1) graslandplanten van voedselrijke bodem (bijv. *Allium vineale, Ranunculus bulbosus, Bellis perennis, Medicago lupulina, Plantago lanceolata*), (2) soorten met affiniteit tot zwakzure droge graslanden (*Rhytidiadelphus squarrosus, Trifolium campestre, Achillea millefolium*) en (3) uitgesproken kalkminnende graslandplanten (*Koeleria macrantha, Ononis repens ssp. repens en Silene nutans*). In gemeenschap TaG *(Taraxaco-Galietum)* is het aandeel kalkminnende soorten duidelijk groter dan in FeG *(Festuco-Galietum)*. Daarnaast zijn er ook duidelijke verschillen in het aandeel van planten met affiniteit tot ruigten, zomen en struwelen. Deze soorten zijn in gemeenschap TaG (*Taraxaco-Galietum*) sterker vertegenwoordigd. De varianten behorend tot het *Festuco-Galietum trifolietosum* kenmerken zich vooral door de aanwezigheid van duidelijke graslandplanten, waaronder soorten die kenmerkend zijn voor relatief voedselrijke omstandigheden. Opvallend is de aanwezigheid van soorten met affiniteit tot het *Sedo-Cerastion* respectievelijk het *Medicagini-Avenetum*. Juist deze soorten (*Eryngium campestre, Ranunculus bulbosus, Allium vineale, Convolvulus arvensis*) leveren een belangrijke bijdrage aan het onderscheid tussen de gemeenschappen en varianten behorend tot het *Festuco-Galietum trifolietosum* enerzijds en die van het *Taraxaco-Galietum* anderzijds. Het *Medicagini-Avenetum* is een riviergebonden graslandassociatie die plantensociologisch gerekend wordt tot de vegetaties van de *Trifolio-Festucetalia*, die voorkomen op zowel kalkarme als kalkhoudende bodem. Zij is tegelijk ook nauw verwant aan de *Cladonio-Koelerietalia,* die hun optimum bereiken op kalkrijke bodems. Het *Medicagini-Avenetum* heeft van alle droge graslanden op zandgrond de meest voedselrijke standplaats. Het is juist ook deze nutriëntrijkdom die de droge duingraslanden van het *Festuco-Galietum trifolietosum* karakteriseert.

156 Zie ook Ketner-Oostra & Sýkora (2000). Op de Noordsvaarder (Terschelling) vonden deze auteurs een positief effect van instuivend zand op de pH van de bovenste bodemlagen en op de aanwezigheid van lichenen van zwakbasische en neutrale standplaatsen.

9 Duinstruwelen en zoomgemeenschappen

9.1 Inleiding

Struwelen behoren tot de karakteristieke begroeiingen van het hedendaagse duinlandschap. Twee van de negen Europees beschermde habitattypen die in de Nederlandse duinen voorkomen zijn struwelen.[157] In dit verband is ook de bijzondere status van *Hippophae rhamnoides* van belang. Deze soort heeft met een achttal ondersoorten een opmerkelijk groot areaal dat zich uitstrekt over een groot deel van Euraziatische continent. Aan het einde van het Pleistoceen heeft de soort zich vanuit Azië over grote delen van Europa uitgebreid, om zich vervolgens, in de loop van het Holoceen, onder invloed van concurrentie door andere bomen en struiken weer in aantal extreme habitats terug te trekken. De ondersoort *Hippophae rhamnoides rhamnoides* komt nu alleen nog maar voor in de duinen langs het Kanaal en de Noordzee en in bepaalde kustzones van het Oostzeegebied[158] en is daarmee een goed voorbeeld van de bijzondere betekenis van de duinen van West-Europa voor het behoud van biodiversiteit op wereldschaal.

Tegelijkertijd moeten worden geconstateerd dat de houding van natuurbeschermers en natuurbeheerders ten opzichte van duinstruwelen gedurende de laatste decennia sterk is veranderd en tegenwoordig zonder meer ambivalent genoemd mag worden. In de klassieke benadering werden duinstruwelen, met die van Voorne als meest uitgesproken voorbeeld, geroemd om hun variatie en soortenrijkdom.[159] Daarbij werd er vaak min of meer stilzwijgend van uitgegaan dat duinstruwelen relatief stabiel waren en decennia- of misschien zelfs eeuwenlang in eenzelfde toestand konden blijven. Mede dankzij de gedetailleerde studies van Eddy van der Maarel en zijn studenten is dit beeld bijgesteld. Met een tussenpoos van ruim twintig jaar hebben zij in de duinen van Oostvoorne twee vegetatiekarteringen uitgevoerd en deze vervolgens nauwgezet vergeleken.[160] Duinstruwelen kwamen in de eerste helft van de twintigste eeuw op Voorne veel minder voor dan enkele decennia later en ze hebben in die periode ook een ander karakter gekregen. Een dergelijke verandering heeft zich niet alleen op Voorne voorgedaan. Vrijwel overal langs de Vlaamse en Nederlandse kust, van De Panne tot aan Schiermonnikoog, hebben houtige gewassen zich sinds het begin van de vorige eeuw onmiskenbaar uitgebreid. Struwelen namen in oppervlakte toe, open struwelen werden dichter en gesloten struwelen werden hoger. Deze uitbreiding van opgaand houtgewas in de duinen ging en gaat ten koste van pioniervegetaties, duingraslanden en lage open struwelen;

157 Janssen & Schaminée (2003). Het betreft de habitattypen 2160 (Duinen met *Hippophae rhamnoides*) en 2170 (Duinen met *Salix repens ssp. argentea*, *Salicion arenariae*).

158 Bartish *et al.* (2006) ; Reynaud (1975) ; Hoek (1997a en b).

159 Adriani & van der Maarel (1968); Westhoff *et al.* (1970); Sloet van Oldruitenborgh (1976).

160 Van der Maarel *et al.* (1985a); van Dorp *et al.* (1985); Boot & Van Dorp (1986).

levensgemeenschappen die juist grote aantallen Rode Lijstsoorten herbergen (hoofdstuk 4). Waar enkele decennia geleden het duinlandschap nog werd geroemd om het mozaïek waarin grasland- en struweelformaties *'naast en met elkaar leven'*,[161] wordt nu gesproken over *'gedogen van struweel'* en is het terugdringen daarvan een legitieme beheersmaatregel geworden.[162]

Tal van oorzaken worden genoemd ter verklaring van de sterke toename van struweel in de duinen: stopzetten van begrazing, achteruitgang van konijnen, vastlegging van de duinen, vochtiger klimaatsomstandigheden met gunstige vestigingsomstandigheden voor jonge struiken en verzuring en eutrofiering als gevolg van luchtverontreiniging.[163] Toch bestaan er rond deze verandering nog veel onduidelijkheden. Dat geldt ook voor de plaats en de rol van twee belangrijke soorten in de struweelontwikkeling, *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens*. Dit laatste blijkt onder andere uit het feit dat West-Europese plantensociologen diepgaand van mening verschillen over de positie van de duindoornstruwelen in de hoofdindeling van de plantengemeenschappen van Europa. In Nederland is de gangbare opvatting dat zij gerekend moeten worden tot de droogteminnende struwelen van het *Berberidion vulgaris*, die hun zwaartepunt in Midden-Europa hebben.[164] Franse en Duitse onderzoekers opteren echter voor een geheel eigen plaats van de duindoorn- en kruipwilgstruwelen en hebben hiervoor recent zelfs een aparte klasse in het leven geroepen *(Salicetea arenariae* Weber 1999).[165] Ook de positie van *Salix repens* is onduidelijk; deze soort komt in een breed spectrum van droge en vochtige plantengemeenschappen voor, maar heeft in de opvatting van de hedendaagse Nederlandse onderzoekers een geringe ecologische indicatiewaarde.[166] Veelzeggend zijn in dit verband de lotgevallen van het *Polypodio-Salicetum* Boerboom 1960. Het gaat hier om een karakteristiek dwergstruweel uit het dynamische duinlandschap met *Salix repens* in de hoofdrol. Deze gemeenschap wordt in 'De Vegetatie van Nederland' echter niet meer erkend en de betreffende vegetaties worden tot de duingraslanden gerekend.[167]

Dit hoofdstuk wil de positie van de struwelen en de rol die zij spelen in het duinlandschap van Zuidwest-Nederland verhelderen. Daartoe beschrijft het allereerst de standplaatsen en de verspreiding van de verschillende struweelgemeenschappen. Vervolgens wordt stilgestaan bij de dynamische aspecten van duinstruwelen. Dit gebeurt aan de hand van de vegetatieontwikkeling van de drooggevallen gronden in de Grevelingen gedurende de afgelopen dertig jaar, waarin de successie van grasland naar struweel een belangrijke rol speelde. In de slotparagraaf wordt ten slotte ingegaan op de syntaxonomische positie van de duindoorn- en kruipwilgstruwelen in een breder verband.

9.2 Duinstruwelen en hun milieuomstandigheden

Op basis van ruim 780 vegetatieopnamen zijn voor de duinen van Zuidwest-Nederland 13 struweel- en zoomgemeenschappen onderscheiden, die kunnen worden onderverdeeld in 22 varianten (zie tabel 10; bijlagen 1 en 2d geven een gedetailleerde beschrijving). Bij het afbakenen van deze gemeenschappen zijn, behalve de totale soortensamenstelling, ook de structuur en de dominantieverhoudingen in de struiklaag meegewogen. Deze laatste geven namelijk een goed beeld van de ontwikkelingsfase van een struweelvegetatie, waardoor het dynamische aspect beter in de classificatie kan worden verwerkt. Er zijn geen chemische bodemgegevens van de verschillende struweelgemeenschappen verzameld. Daarom zijn voor de standplaatsanalyse alleen Ellenberggetallen en structuurgegevens (hoogte en bedekking van boom-, struik- en kruidlaag) als externe variabelen beschikbaar.

Figuur 24 geeft een DCA-analyse weer van de verschillende struweelgemeenschappen. De eerste as van dit ordinatiediagram correleert duidelijk met de gemiddelde Ellenbergwaarden voor pH, vocht en stikstof. De buffering en de vocht- en nutriëntenhuishouding verklaren dus een aanzienlijk deel van de variatie in de struweelgemeenschappen. Deze as geeft vooral informatie over de landschapsecologische posities van de onderscheiden gemeenschappen: vochtige en gebufferde standplaatsen aan de linkerzijde van het diagram, droge en gebufferde in het middendeel en relatief zure aan de rechterzijde. De tweede ordinatie-as correleert sterk met de hoogte van de boom- en struiklaag en de gemiddelde Ellenbergwaarden voor licht, temperatuur en zout. In de *forward selection* blijken hiervan vooral de licht- en temperatuurgetallen verklarende waarde te hebben. Deze factoren hangen samen met de structuur en de successiefase van de onderscheiden gemeenschappen. In de onderste helft van het ordinatiediagram vinden we de relatief lage pionierstruwelen, waar in de vochtige gebufferde struwelen soorten met hogere indicatiewaarden voor zout kunnen voorkomen (bijvoorbeeld *Juncus gerardii* en *Carex distans*). In de bovenste helft vinden we de hogere, meer gesloten struwelen en bossen die latere successiestadia vertegenwoordigen. Globaal bezien kunnen in figuur 24 van links naar rechts drie successiereeksen worden onderscheiden:

- Aan de linkerzijde vinden we de vochtige gebufferde struweelgemeenschappen. De *Agrostis stolonifera*-variant van de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* (SaH1-As) en de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* (PH) vertegenwoordigen hier de pioniergemeenschappen. De laatste gemeenschap bestaat in vergelijking met de vegetaties van de droge successiereeks relatief kort. Dat heeft te maken met de vroege vestiging van *Salix cinerea*, waardoor *Hippophae rhamnoides* hier snel te maken krijgt met concurrentie om licht (zie paragraaf 9.4). Het eindstadium van deze successiereeks wordt in de reliëfrijke duinen gevormd door natte wilgenbroekstruwelen (*Iris pseudacorus*-variant van de gemeenschap met *Salix cinerea*, Sci-Ip) en meidoorn-berkenbos (gemeenschap met *Crataegus monogyna* en *Betula pubescens*, CB1). De volgorde van deze gemeenschappen in het ordinatiediagram is dezelfde als die in de hoogtezonering in het veld (Sci-Ip/CB1-Ag/CB1-Be). Op de drooggevallen gronden in afgesloten deltawateren heersen minder natte omstandigheden. Hier ontwikkelt zich dan ook een drogere vorm van het wilgenbroekstruweel (*Hippophae rhamnoides*-variant van de gemeenschap met *Salix cinerea*, Sci-Hr) en ontbreekt het meidoorn-berkenbos. De hoger gelegen standplaatsen worden hier bezet door de gemeenschap met *Salix caprea* (Sca). Daarbij speelt niet alleen de hoogteligging een rol, maar ook de aanwezigheid in de bodem van leem of soms zelfs een geringe hoeveelheid lutum (zie paragraaf 9.4).
- In het centrale deel van het ordinatiediagram bevinden zich de

161 Westhoff *et al.* (1970).

162 Van Til *et al.* (2002b); Van der Hagen (2002).

163 Van Til *et al.* (1999, 2002a).

164 Haveman *et al.* (1999).

165 Weber (1999b); Preising & Weber (2003); Géhu & Géhu-Franck (1983).

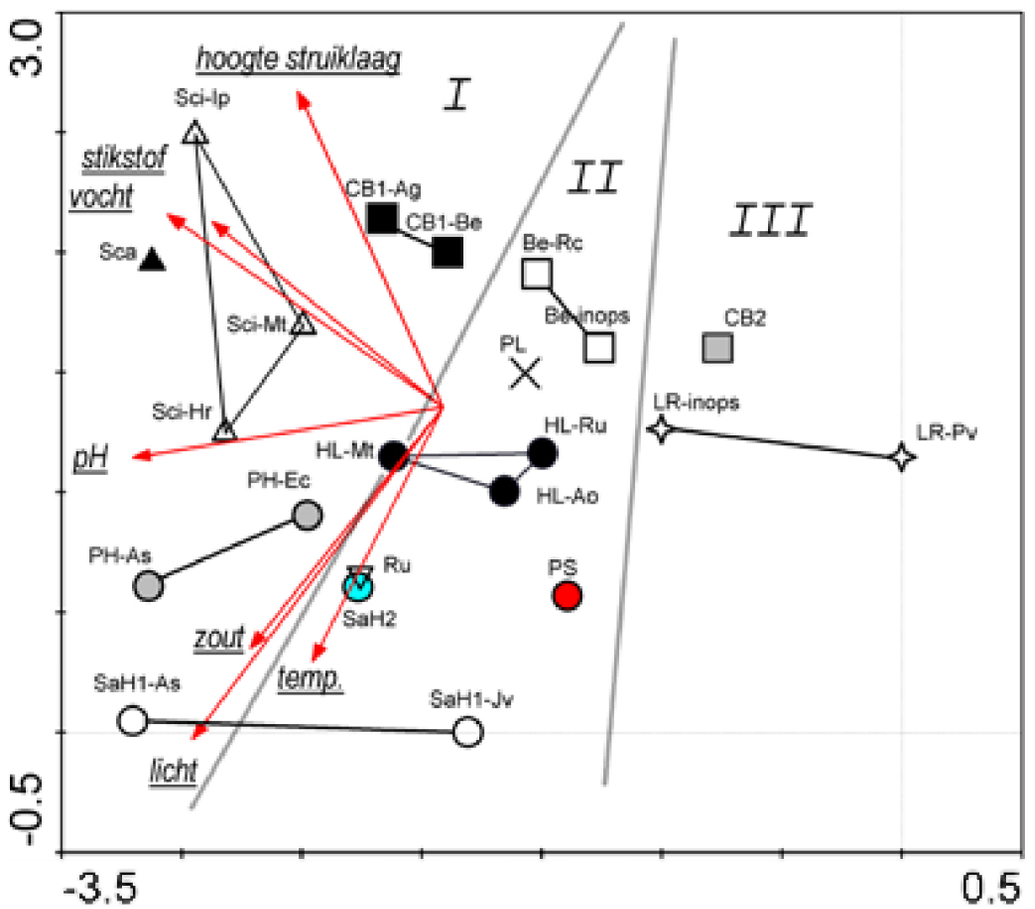
166 Weeda (2001): 74-75; zie ook Weeda *et al.* (1996).

167 Weeda *et al.* (1996): 142.

Figuur 24. DCA-analyse van de onderscheiden struweelgemeenschappen met Ellenbergindicatiewaarden en hoogte van de verschillende vegetatielagen als externe variabelen.

De Romeinse cijfers en de grijze lijnen geven de verschillende successieseries weer:
I: struwelen van natte en vochtige kalkrijke bodems;
II: struwelen van droge kalkrijke bodems;
III: struwelen van ontkalkte bodems.
De relatie tussen de soortensamenstelling en de externe variabelen is getoetst met de Monte Carlo permutatietest (9999 perm.). De volgorde van de variabelen in onderstaande tabel is conform de uitkomst van de *forward selection* in CCA. significantieniveaus: *** p < 0,001; ** p = 0,001-0,01; * p = 0,01-0,05; ns : niet significant. Voor de betekenis van de gemeenschapscodes zie tabel 10.

	significantieniveau onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met milieuvariabelen (r-waarde DCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen volgens *forward selection* (% van totale variantie)		
		as 1	as 2			
pH-getal	***	- 0,68	- 0,41	0,357	(12%)	***
vochtgetal	***	- 0,61	0,47	0,704	(24%)	***
lichtgetal	***	- 0,54	- 0,78	0,994	(34%)	***
stikstofgetal	***	- 0,51	0,45	1,202	(41%)	***
temperatuurgetal	**	- 0,28	- 0,60	1,363	(47%)	**
zoutgetal	*	- 0,42	- 0,57	1,505	(52%)	*
hoogte boom- en struiklaag	***	- 0,33	0,76	1,622	(56%)	ns
variantie verklaard door alle milieuvariabelen				2,148	(74%)	
totaal van alle eigenwaarden in de dataset				2,913	(100%)	



Tabel 10. Overzicht van de onderscheiden struweelgemeenschappen.

Het betreft hier regionale plantengemeenschappen. Tussen haakjes is de plaats weergegeven van de betreffende gemeenschap in syntaxonomisch systeem. Nog niet eerder beschreven rompgemeenschappen zijn aangeduid met de vermelding '*nom. nov.*'.

code	plantengemeenschap
SaH1	**Gemeenschap met *Hippophae rhamnoides*** *(Sambuco-Hippophaetum rhamnoides* Boerboom 1960 ex Delelis-Dusollier & Géhu 1974) Karakteristiek: Duindoornstruweel; gesloten soortenarm pionierstruweel, maximaal een tot twee meter hoog. Diagnostische soorten: *Hippophae rhamnoides, Calamagrostis epigejos.* Onderverdeling: - variant met *Jacobaea vulgaris* (SaH1-Jv; *S-H typicum).* - variant met *Agrostis stolonifera* (SaH1-As; *S.-H. calamagrostidetosum epigejos).*
SaH2	**Gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Sambucus nigra*** *(Sambuco-Hippophaetum* Boerboom 1960 ex Delelis-Dusollier & Géhu 1974) Karakteristiek: Duindoorn-vlierstruweel; ouder gesloten struweel van twee tot vier meter hoog. Diagnostische soorten: *Hippophae rhamnoides, Sambucus nigra* , *Urtica dioica* en *Rubus ulmifolius.* Onderverdeling: geen.
RGRu	**Gemeenschap met *Rubus ulmifolius*** *(RG Rubus ulmifolius [Rhamno-Prunetea] nom. nov.)* Karakteristiek: Koebraamstruweel; soortenarm struweel dat sterk wordt gedomineerd door een sluierlaag van bramen. Diagnostische soorten: dominantie van *Rubus ulmifolius.* Onderverdeling: geen.
PH	**Gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens*** *(Pyrolo-Hippophaetum* Géhu & Géhu-Franck 1983) Karakteristiek: Duindoorn-wilgstruweel; gesloten struweel op vochtige of natte bodems van een tot drie meter hoog. Diagnostische soorten: *Hippophae rhamnoides, Salix repens, Salix cinerea, Calamagrostis epigejos* en *Rubus caesius.* Onderverdeling: - variant met *Agrostis stolonifera* (PH-As). - variant met *Eupatorium cannabinum* (PH-Ec).
PS	**Gemeenschap met *Salix repens*** *(Polypodio-Salicetum arenariae* Boerboom 1960) Karakteristiek: Kruipwilgstruweel; laag dwergstruweel met hoog aandeel van duingraslandplanten. Diagnostische soorten: *Salix repens, Calamagrostis epigejos, Rubus caesius, Ligustrum vulgare, Polypodium vulgare, Pyrola rotundifolia* en *Epipactis helleborine.* Onderverdeling: geen.
HL	**Gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Ligustrum vulgare*** *(Hippophao-Ligustretum* Meltzer 1941 em. Haveman, Schaminée et Weeda 1999) Karakteristiek: Duindoorn-ligusterstruweel; soortenrijk open struweel van een tot drie meter hoog. Diagnostische soorten: *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare, Rosa rubiginosa, Bryonia dioica*, *Moehringia trinervis, Urtica dioica, Rubus caesius, Galium aparine* en *Poa trivialis.* Onderverdeling: - variant met van *Asparagus officinalis* (HL-Ao; *Hippophao-Ligustretum asparagetosum*). - variant met *Mentha aquatica* (HL-Ma; *Hippophao-Ligustretum eupatorietosum*). - variant met *Rubus vigorosus* (HL-Rv; *Hippophao-Ligustretum rubetosum vigorosi*).
Sci	**Gemeenschap met *Salix cinerea*** *(Salicetum cinereae* Zólyomi 1931) Karakteristiek: Vochtig of nat wilgenbroekstruweel van vijf tot tien meter hoogte. Diagnostische soorten: *Salix cinerea* (incl. *Salix x multinervis*), *Calamagrostis epigejos, Solanum dulcamara, Urtica dioica, Rubus caesius, Eupatorium cannabinum, Phragmites australis* en *Lycopus europaeus.* Onderverdeling: - variant met *Iris pseudacoris* (Sci-Ip, *Salicetum cinereae typicum*). - variant met *Moehringia trinervis* (Sci-Mt, *Salicetum cinereae salicetosum repentis*). - variant met *Hippophae rhamnoides* (Sci-Hr, *Salicetum cinereae salicetosum repentis*).
Sca	**Gemeenschap met *Salix caprea*** *(Salicetum capreae* Schreier 1955) Karakteristiek: Opgaand wilgenbos van tien tot vijftien meter hoog. Diagnostische soorten: *Salix caprea, Tussilago farfara* en *Pteridium aquilinum.* Onderverdeling: geen.
PL	**Gemeenschap met *Polygonatum odoratum* en *Lithospermum officinale*** *(Polygonato-Lithospermetum* Weeda 1996) Karakteristiek: Kruidenrijke zoom of ruigte in mozaïek met struweel. Diagnostische soorten: *Polygonatum odoratum, Lithospermum officinale, Inula conyzae* en met een lagere presentie ook *Viola hirta, Asparagus officinalis, Cynoglossum officinale* en *Fragaria vesca.* Onderverdeling: geen.

Be	***Gemeenschap met*** **Crataegus monogyna** Karakteristiek: Opgaand meidoornstruweel van drie tot vijf meter hoogte. Diagnostische soorten: *Crataegus monogyna, Ligustrum vulgare, Rosa canina s.l., Lonicera periclymenum, Bryonia dioica, Solanum dulcamara, Glechoma hederacea, Urtica dioica, Moehringia trinervis, Geranium robertianum* en *Geum urbanum*. Onderverdeling: - variant met *Rhamnus cathartica* (Be-Rc; *Rhamno-Crataegetum* Sloet van Oldruitenborgh ex Haveman, Schaminée et Weeda 1999). - inopsvariant (Be-in; *RG Crataegus monogyna [Rhamno-Prunetea] nom. nov.).*
CB1	**Gemeenschap met *Crataegus monogyna* en *Betula pubescens*** *(Crataego-Betuletum menthetosum* Boerboom 1960) Karakteristiek: Vochtig opgaand berkenbos in kalkrijke duinvalleien en natte binnenduingebieden. Diagnostische soorten: *Betula pubescens*, *Alnus glutinosa, Eupatorium cannabinum, Mentha aquatica, Cirsium palustre, Lysimachia vulgaris en Valeriana officinalis*. Onderverdeling: - variant met *Betula pubescens* (CB1-Be). - variant met *Alnus glutinosa* (CB1-Ag).
CB2	**Gemeenschap met *Betula pubescens* en *Sorbus aucuparia*** *(RG Rubus fruticosus s.l. [Betulion pubescentis])* Karakteristiek: Vochtig berkenbos in oppervlakkig ontkalkte duinvalleien met een neerwaarts gerichte grondwaterstroom. Diagnostische soorten: *Betula pubescens, Lonicera periclymenum, Crataegus monogyna, Sorbus aucuparia, Prunus serotina, Rubus vigorosus, Dryopteris dilatata, Dryopteris carthusiana* en *Juncus effusus*. Onderverdeling: geen.
RGLR	**Gemeenschap met *Lonicera periclymenum* en *Rubus vigorosus*** *(RG Rubus vigorosus [Lonicero-Rubion] nom. nov.)* Karakteristiek: Laag tot middelhoog braamstruweel, waarin ook andere houtige gewassen kunnen voorkomen. Diagnostische soorten: *Rubus vigorosus, Lonicera periclymenum, Dryopteris dilatata* en *Calamagrostis epigejos*. Onderverdeling: - variant met *Polypodium vulgare* (RGLR-Pv). - inopsvariant (RGLR-in).

droge duinstruwelen van kalkrijke bodem. Relatief soortenarme struwelen van *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* (*Jacobaea vulgaris*-variant van de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides*, SaH1-Jv; gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Sambucus nigra*, SaH2; gemeenschap met *Salix repens*, PS) vormen hier de pionierfase. De verschillende varianten van de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Ligustrum vulgare* (HL) vormen de overgang naar oudere struweelstadia. Meidoornstruweel (gemeenschap van met *Crataegus monogyna*, Be) is de - voorlopige - eindfase van deze ontwikkelingsreeks. Enigszins uitzonderlijk is de positie van de gemeenschap met *Polygonatum odoratum* en *Lithospermum officinale* (PL). Betreffende vegetatiestructuur en successiestadium sluit deze zoomgemeenschap aan bij de open pionierstruwelen in de onderste helft van het ordinatiediagram. De soortensamenstelling heeft echter meer gemeen met de meidoornstruwelen van vooral de *Rhamnus cathartica*-variant van de gemeenschap met *Crataegus monogyna* (Be-Rc). In de duindoorn-ligusterstruwelen en meidoornstruwelen en -bossen doet zich een duidelijke variatie voor langs de horizontale ordinatie-as. Deze variatie vindt zijn oorzaak in verschillen in de kalkrijkdom van de standplaats. De varianten HL-Ao en Be-Rc zijn relatief soortenrijk en komen alleen voor op bodems die ook aan de oppervlakte duidelijk kalkhoudend zijn. De gemeenschappen HL-Rv en Be-inops zijn duidelijk soortenarmer en komen tot ontwikkeling op kalkarmere bodems, die in de bovenste decimeters meestal geheel ontkalkt zijn. In feite vormen deze gemeenschappen de overgang tussen de 'echte' kalkrijke duinstruwelen en de hierna te bespreken kalkarmere gemeenschappen. In hun ruimtelijke verspreiding sluiten zij dan ook bij deze laatste aan.

- Aan de rechterzijde van het ordinatiediagram bevinden zich de gemeenschappen van zure en verzuurde standplaatsen. Het aantal gemeenschappen in dit deel van de figuur is beperkt. Dit heeft te maken met de selectie van de gemeenschappen die in deze analyse betrokken zijn. Zo ontbreken bijvoorbeeld de eikenstruwelen en eiken-berkenbossen, die in de rechterbovenhoek van dit diagram verwacht mogen worden.

Het aantal gemeenschappen neemt in figuur 24 van onder naar boven duidelijk toe: er is sprake van een divergerende successie. De struweelontwikkeling begint met gemeenschappen waarin *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* een belangrijke rol spelen. Deze twee soorten kunnen in relatief korte tijd in zeer verschillende gemeenschappen (duinvalleivegetaties, droge pioniervegetaties en duingraslanden, helmvegetaties) gaan domineren, waarna de struwelen zich in korte tijd sterk uitbreiden en er relatief soortenarme begroeiingen ontstaan. De lengte van deze pionierfase kan verschillen. In natte en vochtige omstandigheden duurt deze soms niet langer dan 10-15 jaar. In drogere condities, waar sterke concurrenten voor beide soorten ontbreken, kunnen *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* zich vele decennia als aspectbepalende soort handhaven. Toch neemt ook hier uiteindelijk hun aandeel in de vegetatie af en krijgt het struweel een andere, meer open structuur. Het verschil in levensduur van het duindoorn-wilgstruweel (gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens*) en het duindoorn-ligusterstruweel (gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Ligustrum vulgare*) vindt zijn oorzaak in verschillen in het vestigingsmoment en de concurrentiekracht van de belangrijkste concurrenten van *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens*. In het geval van het duindoorn-wilgstruweel gaat het om *Salix cinerea*. Deze soort vestigt zich min of meer tegelijk met *Hippophae* en *Salix repens* en kan in relatief korte tijd gaan domineren (zie paragraaf 9.4 voor details). In het geval van het duindoorn-

ligusterstruweel vestigen de opvolgers van *Hippophae* (*Ligustrum vulgare, Crataegus monogyna, Rhamnus cathartica*) zich pas, nadat deze in vitaliteit afneemt en er ruimte ontstaat voor nieuwe soorten. In beide gevallen is de rol van *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* essentieel in het op gang brengen van de struweelontwikkeling. Niet alleen scheppen zij de ruimtelijke structuur van een struweelgemeenschap, waarin andere houtige gewassen kunnen opgroeien. Zij spelen ook een sleutelrol in de bodemontwikkeling waardoor gunstige condities ontstaan voor ruigte- en struweelplanten. Deze pionierrol in de struweelontwikkeling bepaalt in hoge mate de betekenis van beide soorten in het duinlandschap.

9.3 Ruimtelijke verspreiding van de struweelgemeenschappen

De verschillende struweelgemeenschappen zijn niet gelijkmatig over het studiegebied verdeeld, maar vertonen een duidelijke clustering die samenhangt met de vocht- en kalktoestand van de bodem (zie tabel 11).

De natte en vochtige struweelgemeenschappen van kalkrijke bodem komen vooral voor in het duingebied van Voorne en op de drooggevallen zandige platen in de Grevelingen en het Veerse Meer. Op Walcheren, Schouwen en Goeree komen deze gemeenschappen niet voor of alleen lokaal en zijn dan meestal slecht ontwikkeld. Er is ook een duidelijk verschil tussen de vochtige struwelen van Voorne en die van drooggevallen gronden in de deltawateren. In de duinen van Voorne zijn de standplaatsen duidelijk natter en de struwelen soortenrijker. Als enige locatie in Zuidwest-Nederland komen hier de natte vorm van het wilgenbroekstruweel (*Iris pseudacorus*-variant van de gemeenschap met *Salix cinerea*, Sci-Ip) en het duinberkenbos (gemeenschap met *Crataegus monogyna* en *Betula pubescens*, CB-1) goed tot ontwikkeling. Dit heeft te maken met de aanwezigheid van laaggelegen valleien, waarin carbonaathoudend grondwater toestroomt. Deze valleien blijven daardoor in de voorzomer langdurig vochtig en behouden tegelijkertijd een goede pH-buffering in de bovenste bodemlagen. Op de drooggevallen gronden in de Grevelingen en het Veerse Meer heersen meer dynamische omstandigheden, waarbij de grondwaterstanden in de zomer verder wegzakken. De jongste struweelstadia komen hier overeen met die in Voorne, maar met het voortschrijden van de successie ontwikkelt zich hier een andere variant van het wilgenbroekstruweel (Sci-Hr) en ook de gemeenschap met *Salix caprea* (Sca).

De duindoornstruwelen van droge kalkrijke bodems komen in hun pionierfase in alle duingebieden goed ontwikkeld voor. De gemeenschap met *Salix repens* (PS) is beperkt tot duingebieden waar lichte verstuiving plaatsvindt. Zij kwam oorspronkelijk waarschijnlijk in alle duingebieden vrij algemeen voor. Thans is zij beperkt tot bepaalde duingedeelten van Schouwen, Goeree en Voorne. Op Walcheren ontbreekt zij geheel. De oudere successiestadia van de struwelen op kalkrijke droge grond (*Asparagus offici-*

Tabel 11. Ruimtelijke verspreiding van de onderscheiden struweelgemeenschappen over de verschillende duingebieden en de zandige platen in de deltawateren.

+++ op meerdere plaatsen goed ontwikkeld voorkomend.
++ op een of enkele plaatsen goed ontwikkeld voorkomend.
+ slechts fragmentarisch voorkomend.
Tussen haakjes geplaatste symbolen verwijzen naar historische situaties.

naam regionale gemeenschap	Wal.	Schou	Goe	Voo	VMe	Grev.	syntaxonomische positie
A. Struwelen van natte en vochtige kalkrijke bodems							
Gem. *Hipp. rhamn.* var. *Agrostis stolonifera* (SaH1-As)	-	+	+	+++	+++	+++	*Sambuco-Hippophaetum calamagrostid.*
Gem. *Hippophae rhamnoides* & *Salix cinerea* (PH)	-	++	+	+++	+++	+++	*Pyrolo-Hippophaetum*
Gem. *Salix cinerea* var. *H. rhamnoides* (Sci-Hr)	-	+	+	+++	+++	+++	*Salicetum cinereae salicetosum repentis*
Gem. *Salix caprea* (Sca)	-	-	-	-	+	++	*Salicetum capreae*
Gem. *Salix cinerea* var. *Iris pseudacorus* (Sci-Ip)	(++)	+(+)	+	+++	-	-	*Salicetum cinereae typicum*
Gem. *Crataegus monogyna* & *Betula pubescens* (CB1)	-	-	+	+++	-	-	*Crataego-Betuletum menthetosum*
B. Struwelen van droge kalkrijke bodem							
Gem. *Hipp. rhamnoides* var. *Jacobaea vulg.* (SaH1-Jv)	+++	+++	+++	+++	+	+	*Sambuco-Hippophaetum typicum*
Gem. *Hipp. rhamnoides* & *Sambucus nigra* (SaH2)	+++	+++	+++	+++	+++	+++	*Sambuco-Hippophaetum*
Gem. *Salix repens* (PS)	(++)	++	++	+++	-	-	*Polypodio-Salicetum*
Gem. *Hipp. rhamn.* & *Lig. vulg.* var. *Asp. off.* (HL1-Ao)	-	+	++	+++	-	-	*Hippophao-Ligustretum asparagetosum*
Gem. *Polyg. odoratum* & *Lithosp. officinale* (PL)	-	-	++	+++	-	-	*Polygonato-Lithospermetum*
Gem. *Crat. monogyna* var. *Rhamnus cathartica* (Be-Rc)	-	-	++	+++	-	-	*Rhamno-Crataegetum*
C. Struwelen van ontkalkte bodems							
Gem. *Lonicera periclymenum* & *Rubus vigorosus* (RgLR)	+++	+++	+++	-	-	-	*RG Rubus vigorosus [Lonicero-Rubion}*
Gem. *Hipp. rhamn.* & *Lig. vulg.* var. *R. vigorosus* (HL-Rv)	+++	+++	++	+	+	-	*Hippophao-Ligustretum rubetosum vig.*
Gem. *Crataegus monogyna* inopsvariant (Be-in)	+++	+++	-	+	-	-	*RG Crat. monogyna [Rhamno-Prunetea]*
Gem. *Betula pubescens* & *Sorbus aucuparia* (CB2)	+++	+++	-	-	-	-	*RG Rubus frutic. [Betulion pubescentis]*
D. Vochtige struwelen met een overgangspositie							
Gem. *Hipp. rhamn.* & *Lig. vulg.* var. *Mentha aq.* (HL-Mt)	+	++	-	+	-	-	*Hippophao-Ligustretum eupatorietosum*
Gem. *Salix cinerea* var. *Moehringia trinervis* (Sci-Mt)	+	+++	+	+	-	-	*Salicetum cinereae salicetosum repentis*

nalis-variant van de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Ligustrum vulgare,* HL-Ao; *Rhamnus cathartica*-variant van gemeenschap met *Crataegus monogyna*, Be-Rc) komen alleen goed ontwikkeld voor op Voorne en lokaal op Goeree (Springertduinen). De gemeenschap van *Polygonatum odoratum* en *Lithospermum officinale* (PL) heeft een vergelijkbare verspreiding.

Vooral op Schouwen en Walcheren - maar ook lokaal op Goeree - wordt de plaats van de verschillende struweelgemeenschappen van kalkrijke bodem ingenomen door verwante soortenarmere gemeenschappen, waarvan de bodem op zijn minst oppervlakkig ontkalkt is. Dit fenomeen doet zich vooral voor in de oudere successiestadia (gemeenschappen HL-Rv, Be-in en CB2). In het landelijke overzicht van 'De Vegetatie van Nederland' onderscheiden deze gemeenschappen zich alle op associatie- of subassociatieniveau van hun 'kalkrijke tegenhangers' (zie bijlage 1 voor details). De prominente aanwezigheid van *Rubus*-soorten, met *Rubus vigorosus* als meest opvallende, is daarbij een belangrijk onderscheidend kenmerk. *Rubus vigorosus* is ook karakteristiek voor een andere struweelgemeenschap van het oppervlakkig ontkalkte duinlandschap, de gemeenschap met *Lonicera periclymenum* en *Rubus vigorosus* (RGLR). Zij neemt hier op noordhellingen en langs de randen van verdroogde duinvalleien de plaats in die de gemeenschap met *Salix repens* (PS) in meer kalkrijke duingebieden heeft.

Tot slot moeten nog enkele opmerkingen worden gemaakt over twee vochtige struweelgemeenschappen die een onduidelijke overgangspositie innemen tussen de gemeenschappen van kalkrijke en meer ontkalkte landschappen (gemeenschappen HL-Mt en Sci-Mt). Deze gemeenschappen komen vooral op Schouwen vrij veel voor. Waarschijnlijk zijn zij door verdroging ontstaan uit gemeenschappen met een vochtiger en meer gebufferde bodem (bijvoorbeeld de gemeenschappen PH en Sci-Ip). Door oppervlakkige verzuring en eutrofiering als gevolg van deze verdroging zijn zij zich gaan ontwikkelen in de richting van gemeenschappen die lijken op de struwelen van ontkalkte bodems.

9.4 Duinstruwelen dynamisch bezien

De Grevelingen als voorbeeldgebied voor struweelontwikkeling

De Grevelingen is een voormalig estuarium dat in 1971 van de Noordzee is afgesloten. Daardoor is in dit gebied ongeveer 3000 hectare voormalige schorren, slikken en zandplaten permanent drooggevallen.[168] Het grootste deel van deze gronden is sindsdien als natuurgebied beheerd. Daarbij hebben de waarden van open kustlandschappen (kustbroedvogels, duinvalleivegetaties en schraallanden) steeds centraal gestaan, waarbij zowel actief beheer (begrazen, maaien) als spontane ontwikkeling heeft plaatsgehad. De Grevelingen heeft zich in deze 35 jaar ontwikkeld tot een van de meest soortenrijke natuurgebieden van Zuidwest-Nederland. Tijdens deze ontwikkeling nam ook het areaal struweel sterk toe, wat lokaal gepaard ging met verlies van zeldzame duinvallei- en schraallandsoorten. In feite was een belangrijk deel van het begrazings- en maaibeheer er in de afgelopen decennia op gericht deze ontwikkeling te sturen en vooral ook af te remmen. Dat bleek echter niet altijd eenvoudig: struwelen breidden zich in de Grevelingen op allerlei plaatsen uit, ondanks een actief beheer.

168 Zie Visser (1995) voor een overzicht van de ontwikkelingsgeschiedenis van de Grevelingen gedurende de eerste vijfentwintig jaar.

In de volgende paragrafen wordt de kennis en ervaring samengevat die de afgelopen decennia in de Grevelingen is opgedaan met de ontwikkeling en het beheer van struwelen. Deze wordt vervolgens gebruikt om de struweeldynamiek in de duinen te verklaren. Daartoe wordt de vegetatieontwikkeling van twee deelgebieden in de Grevelingen besproken. Allereerst de Slikken van Flakkee, waarvan de vegetatieontwikkeling nauwkeurig is gedocumenteerd door een aantal vegetatiekaarten en door ruim 60 permanente kwadraten, die vanaf de jaren zeventig van de vorige eeuw zijn opgenomen.[169] Het tweede gebied is de Hompelvoet. Ook van dit gebied is uit de eerste 15 jaren na het ontstaan een serie permanente kwadraten bekend.[170] De belangrijkste informatiebron over de vegetatieontwikkeling is hier echter een reeks jaarrapporten van de vogelwachters die jaarlijks vier maanden op dit eiland verblijven en vanaf 1981 uitgebreid verslag hebben gedaan over de vegetatie- en landschapsontwikkeling van het gebied.[171]

Slikken en platen vóór en ná de afsluiting

De drooggevallen gronden van de Grevelingen kunnen globaal verdeeld worden in twee categorieën: de voormalige schorren en de voormalige slikken en zandplaten. De voormalige schorren hebben een hoge ligging, een lutumrijke bovengrond en bevinden zich in smalle zones langs de dijken van het polderland van Schouwen en Goeree. Na de afsluiting van de Grevelingen hebben zij zich ontwikkeld tot voedselrijke ruigten of grasland. Aaneengesloten struwelen komen op deze gronden niet voor. Daarom blijven zij hier verder buiten beschouwing. De voormalige slikken en zandplaten werden vóór 1971 tweemaal per dag overspoeld door zout zeewater. Zij waren onbegroeid, hadden weinig microreliëf en liepen onder een flauwe helling op tot een maximale hoogte van circa 1-1,5 meter +NAP. Alleen op de overgang van de voormalige slikken naar de schorren kwam lokaal een pioniervegetatie voor, waarin grotere en kleinere pollen van *Spartina anglica* afwisselden met open slik *(Spartinetum townsendii* Corillion 1953). Na de afsluiting van het Brouwershavense Gat in april 1971 is het micro- en mesoreliëf van de slikken en zandplaten ingrijpend gewijzigd. Het uitdrogende zand raakte op grote schaal onderhevig aan winderosie. Op de Slikken van Flakkee werd dit verstuivende zand ingevangen door de *Spartina*-pollen, waardoor hier op de overgang van slik naar schor '*Spartina*-duintjes' ontstonden: lokale verhogingen van enkele tientallen centimeters. Voor de beheerder was het stuivende zand aanleiding om grote gedeelten van de platen en slikken in te zaaien met gras en graan. Ook werden in de jaren 1972-1973 op diverse plaatsen stuifschermen van stro, rijshout of helm en biestarwegras ingeplant, waardoor langgerekte ruggen van 0,5 tot 1 meter hoogte ontstonden.[172] In een latere fase van de gebiedsontwikkeling heeft een vergelijkbaar proces van winderosie en

169 Voor vegetatiekaarten zie De Jong & de Kogel (1979); Keijzer (1989); Van Schaik *et al.* (1989); Bekkers (2001) en Van der Pluijm & de Jong (2003). Omstreeks 1975 zijn tien permanente kwadraten uitgezet door Dr. W.G. Beeftink, onder wiens leiding deze tot 1992 zijn opgenomen door P. Slim, W. de Munck en B. Koutstaal. Door Rijkswaterstaat zijn in de periode 1972-1975 ruim 35 proefvlakken uitgezet. Deze serie is in 1981 en 1993 uitgebreid met respectievelijk 11 en 17 proefvlakken. Deze kwadraten zijn tot circa 2000 onder leiding van Drs. D. de Jong opgenomen door K. Hoek, Th. de Kogel en A. van der Pluijm. Vanaf 2001 worden alle nog bestaande proefvlakken door de auteur opgenomen. Een bijzonder woord van dank is op zijn plaats aan Annemieke van der Pluijm. Het is aan haar te danken dat veel struweelkwadraten in de jaren tachtig en negentig van de vorige eeuw zijn blijven bestaan en opgenomen. Zij heeft ook een essentiële rol gespeeld in het terugvinden van een aantal verloren geraakte proefvlakken toen de afnemende vitaliteit van *Hippophae rhamnoides* deze omstreeks 2000 weer bereikbaar maakte.

170 Slim & Oosterveld (1985).

171 De Kraker (1982-2008).

172 Deelman & Feitsma (1973); Buysrogge *et al.* (1981).

accumulatie van zand zich ook voorgedaan langs en in aanspoelselzones op de lagere delen van de Slikken van Flakkee. Daardoor ontstonden hier, evenwijdig aan de oeverlijn, langgerekte ruggen van 20-40 centimeter hoogte. Al deze reliëfvormen zijn nog steeds goed herkenbaar.

Slikken van Flakkee

De Slikken van Flakkee vormen een natuurgebied van circa 1500 hectare, dat in drie delen uiteen valt.[173] Het zuidelijk deel heeft een open karakter en wordt sinds het begin van de vegetatieontwikkeling grotendeels begraasd. Aanvankelijk ging het daarbij om relatief hoge veedichtheden. Deze werden echter al in het midden van de jaren zeventig van de vorige eeuw teruggebracht van 0,3 naar 0,1 GVE per hectare in de periode mei-october.[174] Sinds 1983 wordt het gebied begraasd met Heckrunderen en Fjordenpaarden (0,1-0,2 GVE/ha jaarrond).[175] Het noordelijk deel kent sinds 1971 een vrijwel spontane ontwikkeling en is in de afgelopen decennia begroeid geraakt met een aanzienlijke oppervlakte struweel en bos. Het heeft sinds 1998 de status van bosreservaat.[176] Het middengebied is in de afgelopen jaren aan een aantal veranderingen onderhevig geweest, onder andere vanwege de aanwezigheid van een zanddepot. In dit gedeelte zijn geen permanente kwadraten gelegen en het blijft hieronder dan ook verder buiten beschouwing.

Abiotisch milieu

Het voorheen onbegroeide zandige slik van de Slikken van Flakkee, dat na 1971 is drooggevallen, kent tussen de voormalige schorrand en de waterlijn een hoogteverschil van 1-1,5 meter en vertoont een helling van 0,5-2%. De bodem bestaat uit middelfijn zand met een geringe hoeveelheid lutum. Het lutumgehalte is het hoogst langs de schorrand.[177] Na de sluiting van het Brouwershavense Gat is het gebied geleidelijk ontzilt geraakt. De ontzilting ging het snelst op de hoger gelegen plaatsen en op gedeelten die tot op grotere diepte redelijk doorlatend waren. De aanwezigheid van stagnerende lagen speelde daarbij een belangrijke rol.[178] Grote delen van de (begraasde) Slikken van Flakkee-Zuid hebben een relatief zandige ondergrond en raakten daardoor sneller ontzilt dan de (onbegraasde) Slikken van Flakkee-Noord. Op laaggelegen plaatsen dicht langs de oevers kan verzilting optreden als verdampend water wordt aangevuld met zout grondwater.[179] Grote delen van Slikken van Flakkee werden en worden bij harde aanlandige stormwind overspoeld door zout Grevelingenwater. In de eerste jaren na het droogvallen konden zuidwesterstormen grote delen van het toen nog onbegroeide slik bedekken met een dunne laag brak water. Onder invloed van het nieuwe microreliëf en de toegenomen vegetatieontwikkeling overstroomt het slik nu minder ver. De toegenomen terreinweerstand belemmert tegelijkertijd de oppervlakkige afstroming van regenwater, waardoor in het winterhalfjaar de plasvorming door regenwater is toegenomen.

Actuele vegetatie van de Slikken van Flakkee

De vegetatie van het zandige deel van de Slikken van Flakkee omvat circa tien plantengemeenschappen (zie tabel 12 en figuur 25). Een deel hiervan betreft gemeenschappen die in de voorgaande paragrafen en in bijlage 2 worden besproken. Dit is in de eerste kolom van tabel 12 aangegeven. Voor de gemeenschappen die in deze studie niet uitgebreid ter sprake komen is alleen de syntaxonomische positie vermeld volgens het overzicht van 'De Vegetatie van Nederland' (laatste kolom).

Figuur 25 geeft een DCA-analyse van de vegetatieopnamen die in 2005 in de permanente kwadraten werden gemaakt. Deze opnamen ordenen zich in drie min of meer duidelijk af te bakenen groepen. Rechtsboven bevinden zich de opnamen van de begraasde gemeenschappen (*Ononido-Caricetum, RG Salix repens [Caricion davallianae]* en *Trifolio-Agrostietum*). Voor deze gemeenschappen lijken de hoogtezonering en de zoutgehalten in de bovenste bodemlaag de belangrijkste variabelen (zie ook tabel 12). Aan de linkerzijde in het diagram bevinden zich de (onbegraasde) struweelgemeenschappen. Hier spelen hoogteligging en leemfractie als verklarende milieuvariabelen een belangrijke rol. Vooral het *Salicetum capreae* komt voor op hoog gelegen bodems met een relatief hoog leemgehalte. Aan de rechteronderzijde bevinden zich de zoutplantengemeenschappen (*Juncetum gerardii* en *Junco-Caricetum extensae*). Opvallend is dat in het *Juncetum gerardii* het verschil tussen de begraasde en onbegraasde plots lijkt te vervagen. Deze gemeenschap komt bij beide beheersvormen voor. In dit ordinatiediagram bezet zij - zowel in de begraasde als in de onbegraasde situatie - de laagste plaats in de vegetatiegradiënt. In het veld is er ook nog een zone waarin eenjarige zoutplanten overheersen (met name *Salicornia species*). Van deze gemeenschap zijn echter geen proefvlakken in deze ordinatie betrokken. Het *Trifolio-Agrostietum* komt niet goed ontwikkeld voor in het onbegraasde noordelijk gebied. Deze gemeenschap moet op de Slikken van Flakkee kennelijk beschouwd worden als vervangingsgemeenschap. De hoogtegegevens in tabel 12 en het ordinatiediagram laten zien dat haar standplaats in het onbegraasde gebied vooral wordt ingenomen door het *Junco-Caricetum extensae*. Iets dergelijks geldt ook voor de *RG Salix repens* en het *Ononido-Caricetum distantis*. Zij ontwikkelen zich op standplaatsen die in het onbegraasde gebied worden bezet door het *Pyrolo-Hippophaetum* en het *Salicetum cinereae*. Het *Sambuco-Hippophaetum* ontwikkelt zich op de Slikken van Flakkee op relatief lage standplaatsen die zijn blootgesteld aan incidentele overspoeling met zout water of aan zilte wind. Zij begrenst de lage buitenzijde van de struweelzone en heeft een duidelijk extremere standplaats dan *Pyrolo-Hippophaetum*. Zij onderscheidt zich van deze gemeenschap door het ontbreken van de *Salix*-soorten en de prominente aanwezigheid van nitrofiele soorten als *Sambucus nigra, Urtica dioica, Solanum dulcamara* en *Rubus ulmifolius*.

Struweelontwikkeling op hoofdlijnen

Zeven jaar na het permanent droogvallen van de Slikken van Flakkee hadden zich al minimaal 24 verschillende soorten houtige gewassen in dit nieuwe gebied gevestigd.[180] Behalve de vier later dominante soorten (*Salix repens, Hippophae rhamnoides, Salix cinerea en Salix caprea*) waren dat bijvoorbeeld ook *Sambucus nigra, Populus tremula, Crataegus monogyna, Rhamnus cathartica* en *Ligustrum vulgare*. Deze laatste soorten hebben tot op heden echter geen rol van betekenis gespeeld in de struweelontwikkeling. Uit het feit dat ze wel van het begin af aan aanwezig waren, mag wor-

173 Van Haperen & Visser (1992).

174 De Jong & de Kogel (1978).

175 Van Haperen (1992); gegevens Staatsbosbeheer. Zie ook voetnoot 189.

176 Bekkers (2001).

177 Slager & Visser (1990).

178 Drost & Visser (1981).

179 Visser *et al.* (1985).

180 De Jong & De Kogel (1978).

Tabel 12. Plantengemeenschappen aanwezig in de proefvlakken op de Slikken van Flakkee en de daar heersende milieuomstandigheden (situatie 2005).

Van de milieuvariabelen zijn gemiddelden weergegeven met tussen haakjes de spreiding.

naam regionale plantengemeenschap	hoogteligging (cm t.o.v. NAP)	GLG (cm -mv)	leemfractie (% < 64 µm)	zoutgehalte (mg NaCl/ 100 gr.)	syntaxonomische positie in ruimer verband
Slikken van Flakkee-Zuid (begraasd)					
Gem. *Carex distans* en *Agrostis stolonifera* (OC-typ; n = 3)	74 (62-87)	90 (65-130)	4,0 (3,8-4,1)	14 (12-15)	*Ononido-Caricetum distantis*
Gem. *Epipactis palustris* en *Carex distans*, inopsvariant (JS2-inops; n = 11)	46 (20-70)	59 (30-85)	3,2 (2,4-4,1)	34 (9-145)	*RG Salix repens [Caricion davallianae]*
Niet beschreven in de regionale classificatie (n = 9)	15 (4-30)	52 (30-75)	3,9 (2,2-6,2)	206 (74-370)	*Trifolio-Agrostietum stoloniferae*
Niet beschreven in de regionale classificatie (n = 5)	6 (2-12)	31 (1-50)	3,7 (3,0-4,2)	377 (175-546)	*Juncetum gerardii*
Slikken van Flakkee-Noord (spontane ontwikkeling)					
Gem. *Salix caprea* (Sca; n = 10)	102 (83-122)	109 (76-150)	9,2 (3,4-23,2)	18 (10-32)	*Salicetum capreae*
Gem. *Salix cinerea* var. *Hippophae rhamnoides* (Sci; n = 4)	79 (60-114)	102 (75-123)	4,8 (1,6-8,6)	15 (14-18)	*Salicetum cinereae salicetosum repentis*
Gem. *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* (PH; n = 2)	79 (68-90)	80	2,1 (1,8-2,5)	27 (25-28)	*Pyrolo-Hippophaetum*
Gem. *Hippophae rhamnoides* en *Sambucus nigra* (SaH2; n = 1)	35	65	2,2	114	*Sambuco-Hippophaetum*
Niet beschreven in de regionale classificatie (n = 9)	23 (18-31)	63 (60-67)	2,6 (2,1-3,2)	65 (24-134)	*Junco-Caricetum extensae*
Niet beschreven in de regionale classificatie (n = 6)	7 (-5-17)	42 (30-55)	2,5 (1,8-3,0)	317 (102-824)	*Juncetum gerardii*

den afgeleid dat accessibiliteit geen belangrijke beperkende factor is in vroege fasen van de struweelvorming. De vegetatieontwikkeling in het onbegraasde gebied van Slikken van Flakkee-Noord was zodanig dat krap tien jaar na de afsluiting (1980) een smalle strook hoog gelegen slik langs de voormalige schorrand werd gekarteerd als dicht struweel. Elders had het gebied echter overal nog een open grazig karakter. Dat veranderde snel. In 1987 was een veel bredere zone begroeid met struweel.[181] Nadien breidde het struikgewas zich uit en verdichtte. In 2001, 30 jaar na het droogvallen, was bijna de helft van het noordelijk deel van de Slikken van Flakkee begroeid met struweel en bos (circa 190 hectare).[182]

Herbivorie heeft een belangrijke rol gespeeld in de differentiatie tussen de struweel- en graslandgemeenschappen, zoals die ook figuur 25 tot uiting komt. Grazend vee, maar ook konijnen en hazen, belemmerden in de eerste jaren na het droogvallen de vestiging van houtige gewassen op Slikken van Flakkee-Zuid.[183] Mogelijk speelde bij de trage vestiging van houtige gewassen in het begraasde gebied een rol dat juist hier de hogere delen van het voormalige slik zijn ingezaaid om verstuiving tegen te gaan. Behalve directe concurrentie tussen houtige gewassen en ingezaaide grassen, kunnen daarbij ook de grotere aantrekkelijkheid van de ingezaaide gronden voor vee en de daaruit voorvloeiende hogere begrazingsdichtheden van betekenis zijn geweest. Medio jaren zeventig vestigden *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* zich ook in het ingezaaide gebied. *Salix cinerea* en *Salix caprea,* belangrijke struweelvormers in het onbegraasde gebied, bleven echter weinig algemeen.[184] Pas in de tweede helft van de jaren negentig kwam de struweelontwikkeling ook in het begraasde gebied van Slikken van Flakkee-Zuid duidelijk op gang. Aanvankelijk ging het vooral om lage open kruipwilgstruwelen. In tweede instantie vestigden zich hierin op diverse plaatsen duindoorns. Deze groeiden later door naar gesloten struwelen van 2-4 meter hoog, zoals die ook in het noordelijk deel voorkwamen. Het beheer van het begraasde zuidelijk deel van de Slikken van Flakkee was gericht op het handhaven van een open kustlandschap. De beheerder besloot daarom met ingang van 1999 de dwergstruwelen van kruipwilg en duindoorn in dit gebied iedere 2-3 jaar in de nazomer te maaien. Vooral duindoornstruiken van een aantal jaren oud verdragen dit beheer niet. Deze soort is daarom in de gemaaide gedeelten als (co)dominante struik verdwenen.

Dynamiek van de dominante soorten

De dominantieverhoudingen in de struik- en boomlaag van de struwelen en jonge bossen op de Slikken van Flakkee zijn in de afgelopen decennia ingrijpend gewijzigd. De figuren 26 en 27 geven hiervan een beeld. In figuur 26 is de aanwezigheid van de vier belangrijkste soorten in de struik- en boomlaag weergegeven. Daarbij is van iedere soort de aanwezigheid gescoord vanaf het moment dat de eerste van deze vier soorten zich vestigde. In de meeste gevallen was er vanaf dat moment sprake van een continue ontwikke-

181 Van Schaik *et al.* (1989).

182 Bekkers (2001).

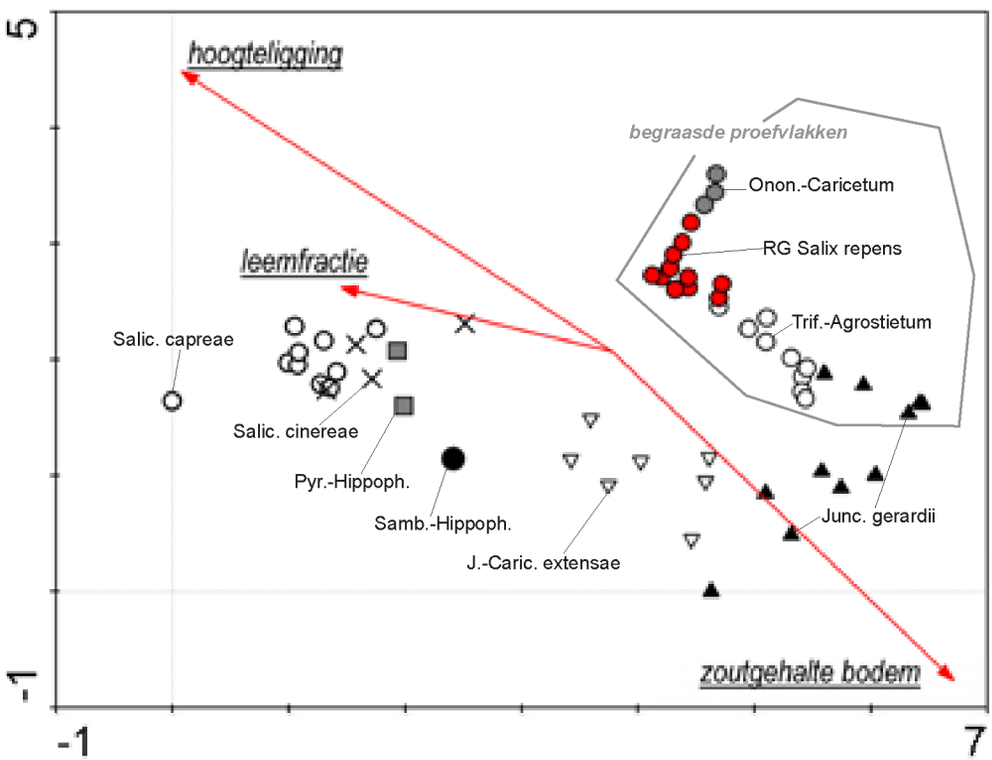
183 De Jong & De Kogel (1978).

184 De Jong & De Kogel (1978).

Figuur 25. DCA-analyse van de vegetatieopnamen in een aantal permanente kwadraten op de Slikken van Flakkee (situatie 2005).

De relatie tussen de soortensamenstelling en de milieuvariabelen is getoetst met de Monte Carlo Permutatietest (9999 permutaties). De volgorde van de variabelen in onderstaande tabel is conform de uitkomst van de *forward selection* in CCA. Significantieniveaus: ***: p < 0,001, **: p = 0,001-0,01.

	significatieniveau bij onafhankelijke toetsing	correlatie ordinatieassen met milieuvariabelen (DCA)		variantie verklaard door geselecteerde variabelen bij *forward selection* (% van totale variantie)		
		as 1	as 2			
hoogteligging	***	- 0,81	0,42	0,61	(10%)	***
leemfractie	***	- 0,51	0,08	0,88	(15%)	***
zoutgehalte	***	0,63	- 0,51	1,07	(17%)	**
variantie verklaard door alle milieuvariabelen				1,07	(17%)	
totaal van alle eigenwaarden in de dataset				5,92	(100%)	

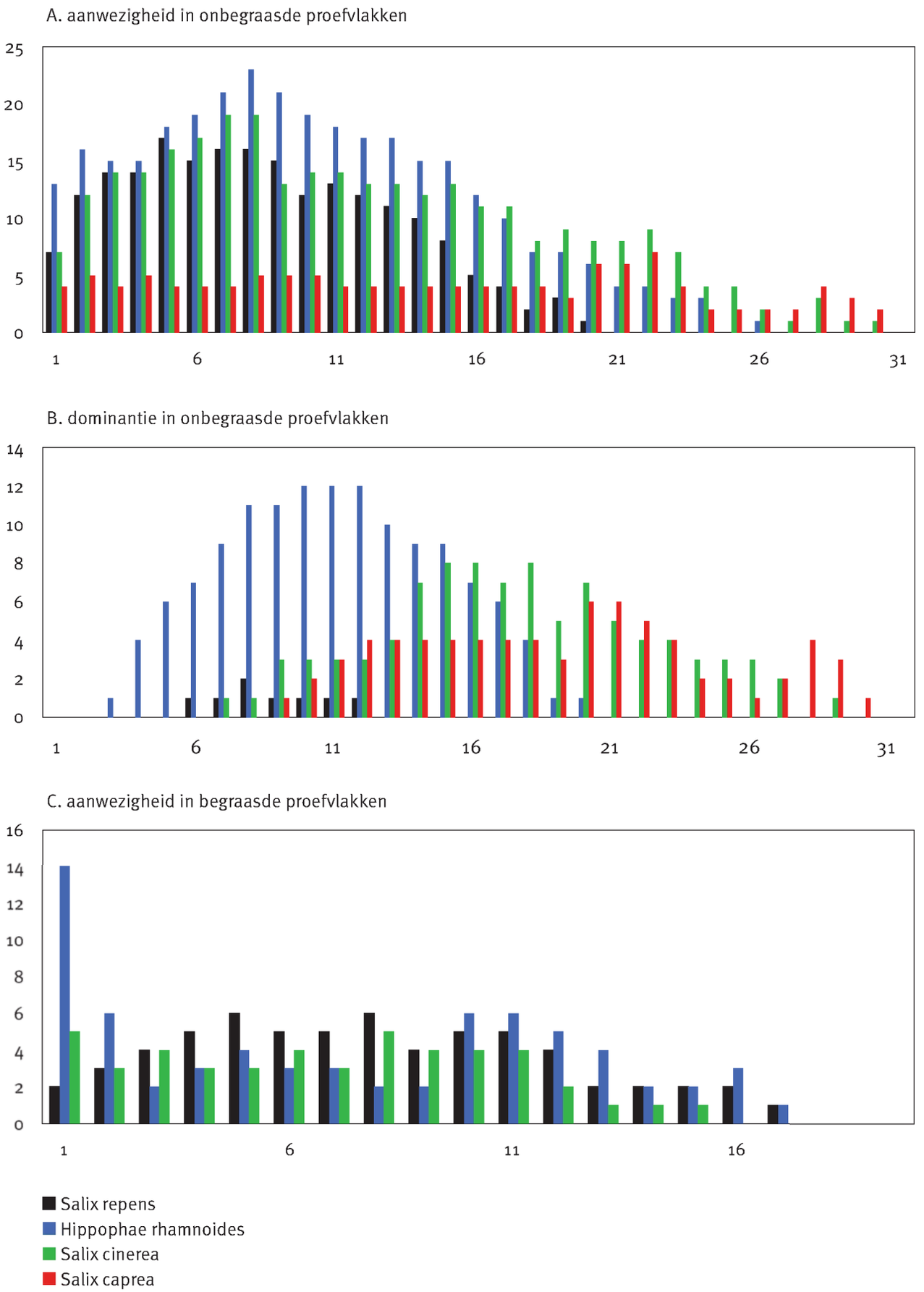


ling van de houtige gewassen. In de begraasde situaties is in een aantal gevallen de struweelontwikkeling wel onderbroken na een eerste vestiging van *Hippophae rhamnoides*. Indien gedurende ten minste twee jaar geen houtige gewassen meer zijn waargenomen is er van uitgegaan dat de ontwikkeling was afgebroken en is hervestiging van een van de vier soorten beschouwd als een nieuwe struweelontwikkeling. Uit figuur 26a blijkt, dat in de onbegraasde proefvlakken alle vier de soorten vanaf het begin van de struweelontwikkeling aanwezig waren en dat zij zich dus min of meer tegelijkertijd vestigden. Wel zijn de soorten niet overal in gelijke mate aanwezig. Dit hangt samen met verschillen in standplaatsvoorkeur tussen de soorten. Zo komt *Salix caprea* alleen voor op de hogere delen van de voormalige slikken en heeft deze soort dus een lagere presentie. In de tweede helft van de waarnemingsperiode loopt het aandeel van *Salix repens* en *Hippophae rhamnoides* sterk terug. Na 20-25 jaar struweelontwikkeling zijn beide soorten in veel proefvlakken zelfs verdwenen. De dominante aanwezigheid van beide soorten in de eerste fase van de struweelontwikkeling blijkt ook het figuur 26b. *Hippophae rhamnoides* is, samen met *Salix repens*, in de onbegraasde situaties de dominante pionier die in de beginjaren van de struweelontwikkeling sterk in bedekking toeneemt. Dit heeft te maken met het vermogen van deze soorten om zich vegetatief uit te breiden. *Salix cinerea* en *Salix caprea* groeien in de beginjaren gelijk met de beide eerste soorten op, maar breiden zich niet vegetatief uit en komen in deze fase dus meestal niet tot dominantie. Als het struweel 2-5 meter hoog is, bereiken *Hippophae* en *Salix repens* op de Slikken van Flakkee hun maximale hoogte. *Salix cinerea* en *Salix caprea* kunnen echter nog doorgroeien en zetten de beide pioniers letterlijk in de schaduw. Deze sterven daarna vrij snel af. In figuur 27a en b worden deze ontwikkelingen geïllustreerd voor het hogere en middendeel van de voormalige slikken, waar respectievelijk *Salix caprea* en *Salix cinerea* voorlopig de eindfase van de struweel- en bosontwikkeling domineren.

Deze wijzigingen in de dominantieverhoudingen hebben ingrijpende gevolgen voor de bodem en de vegetatiestructuur. In de *Hippophae*-fase is de struiklaag vanaf de bodem dicht gevuld en kan een kruidlaag zich maar zeer plaatselijk ontwikkelen. Bovendien is de bodem aanvankelijk nog relatief humus- en nutriëntarm.

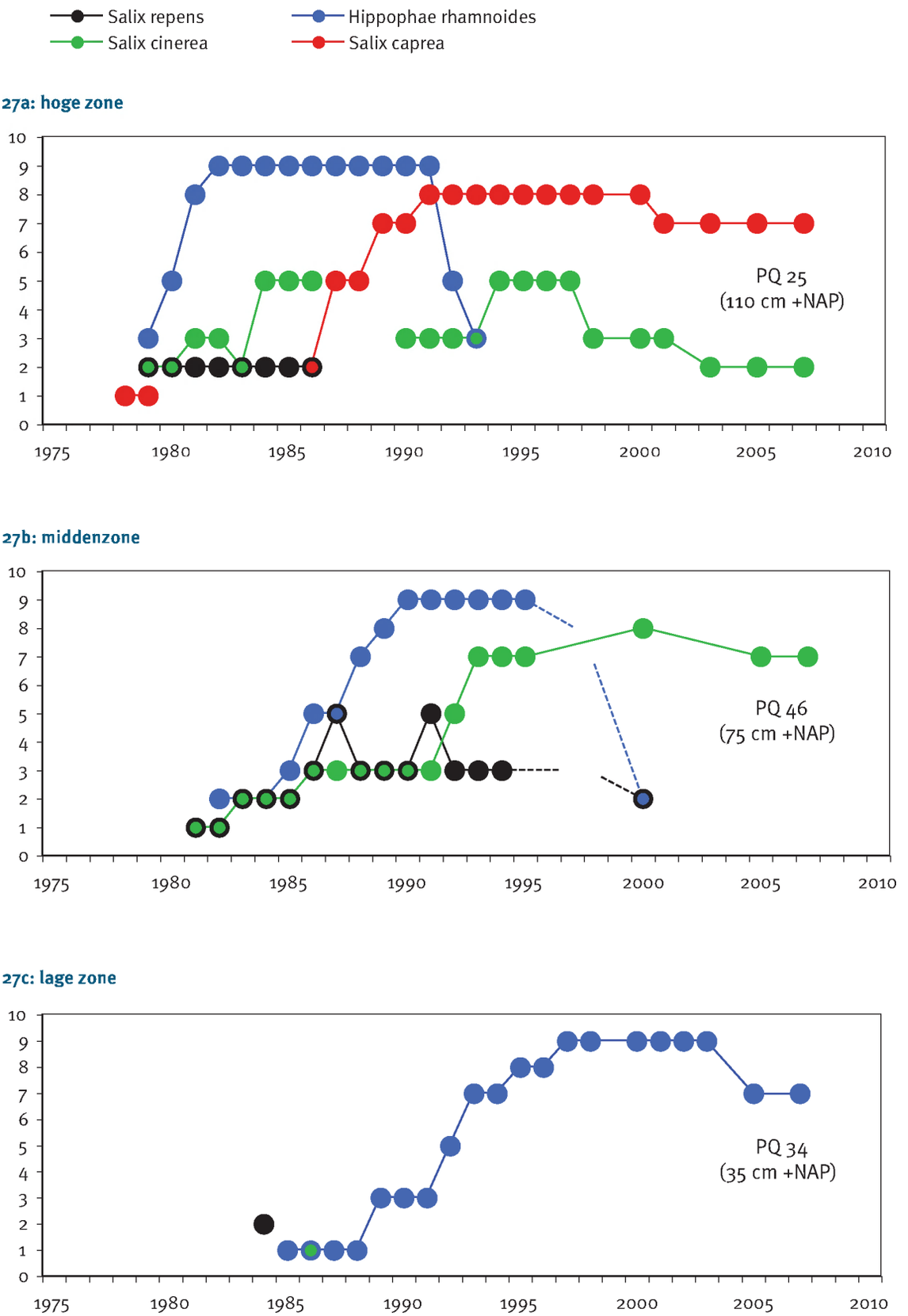
Figuur 26. Aanwezigheid van vier struweelsoorten in de proefvlakken op de Slikken van Flakkee.

De y-as geeft het aantal proefvlakken aan, waarin een soort aanwezig was. De x-as geeft het aantal jaren aan sinds het op gang komen van de struweelontwikkeling.



Figuur 27. Ontwikkeling van enkele houtige gewassen in drie proefvlakken met een verschillende hoogteligging op de Slikken van Flakkee-Noord 1975-2007.

Tussen haakjes is de hoogteligging ten opzichte van NAP aangegeven. De waarden op de y-as zijn de ordinale abundantiescores.



Naarmate de *Hippophae*-struiken ouder worden neemt de stikstofrijkdom van de bodem toe, dankzij het vermogen van deze planten om stikstof uit de lucht vast te leggen. In latere fasen, waarin *Salix cinerea* en *Salix caprea* domineren, is er sprake van een gelaagdheid waarbij zich een duidelijke kruidlaag en een lage struiklaag kunnen ontwikkelen. Pas in deze fase vestigen zich andere houtige gewassen, waaronder *Prunetalia*-soorten als *Crataegus monogyna, Ligustrum vulgare* en *Rhamnus cathartica*. De planten van deze soorten blijven echter klein en ontwikkelen zich tot op heden niet boven de kruidlaag.

Op plaatsen waar zich in de beginfase van de struweelontwikkeling geen *Salix cinerea* of *Salix caprea* heeft gevestigd, weet vooral *Hippophae* zich langer te handhaven. Het gaat hier meestal om relatief kleine oppervlakten, die uiteindelijk toch overschaduwd worden door de opgroeiende wilgen in de omgeving. Een andere situatie doet zich voor op de smalle aanspoelselruggen dicht langs oever van het Grevelingenmeer, waar zich het *Sambuco-Hippophaetum* ontwikkelt. Proefvlak 34, dat zich op een lage rug dicht bij het zoute Grevelingenwater bevindt, laat zien dat *Salix repens* en *Salix cinerea* zich hier in de beginjaren wel gevestigd hebben (figuur 27c). Deze soorten zijn na een of twee jaar echter weer afgestorven en alleen *Hippophae rhamnoides* heeft zich hier kunnen handhaven. Bodemmetingen wijzen uit dat in 2005 het zoutgehalte in de bodem hier vier tot zes keer hoger was dan in de hoger gelegen proefvlakken van het *Pyrolo-Hippophaetum* en het *Salicetum cinereae* (tabel 12). Waarschijnlijk zijn de *Salix*-soorten gevoeliger voor zout en kunnen zij zich op de laagst gelegen struweelstandplaatsen dicht bij het zoute water niet handhaven.[185] Het gevolg is dat *Hippophae* hier in de latere fasen van de struweelontwikkeling minder concurrentie ondervindt en langer kan doorgroeien. Het ontbreken van wilgen op de laaggelegen en zwak brakke struweelstandplaatsen leidt ertoe dat zich hier geen *Pyrolo-Hippophaetum* of *Salicetum cinereae* kan ontwikkelen, maar dat een *Sambuco-Hippophaetum* ontstaat. Daarbij speelt een rol dat de langere duur van de *Hippophae*-fase, dankzij een grotere N-fixatie, bijdraagt aan een grotere nutriëntenrijkdom van de bodem. Vergelijking van de drie grafiekjes van figuur 27 leert dat de struweelontwikkeling het snelst verloopt op de relatief hooggelegen, mineraalrijkere standplaatsen, terwijl het *Hippophae*-struweel zich het langst weet te handhaven op de meest extreme standplaats aan de lage, zilte en natte zijde van de Slikken van Flakkee. De duindoornontwikkeling is hier relatief laat begonnen, maar in 2008 nog lang niet ten einde.[186] Waarschijnlijk zal *Hippophae* hier nog minstens enkele decennia stand kunnen houden. Uit het voorgaande kunnen we concluderen dat *Hippophae rhamnoides* zich als pionier in de concurrentie met andere houtige gewassen het langst weet te handhaven in relatief extreme situaties. Dit gegeven is relevant voor het interpreteren van het gedrag van deze soort elders, bijvoorbeeld in de droge duinen.

In de begraasde proefvlakken spelen houtige gewassen een veel minder prominente rol (figuur 26c). *Salix caprea* ontbreekt er geheel. Verder is er een duidelijk verschil tussen *Hippophae rhamnoides* enerzijds en *Salix repens* en *Salix cinerea* anderzijds. In het geval van *Hippophae* is er sprake van meerdere herhaalde vestigingen, waarvan er vele mislukken. De beide *Salix*-soorten kunnen zich na vestiging vaak wel geruime tijd handhaven. In figuur 26c komt dit tot uiting in het relatief hoge aantal scores van *Hippophae* in de eerste twee struweeljaren. Waarschijnlijk is deze soort in de vestigingsfase gevoeliger voor herbivorie dan *Salix repens en Salix cinerea.* Ook de meer frequente en meer langdurige aanwezigheid van *Salix repens* in begraasde plots wijst op een hogere tolerantie voor begrazing. In de begraasde situaties op de Slikken van Flakkee vormen dwergstruwelen van *Salix repens* geruime tijd het dominante struweeltype. *Hippophae rhamnoides* en *Salix cinerea* komen wel voor, maar hun presentie en abundantie is veel lager dan in onbegraasde situaties. Omdat *Salix repens* minder hoog wordt, komt deze soort bij spontane ontwikkeling van het duindoorn-wilgstruweel op enig moment in een ongunstige positie ten opzichte van *Hippophae rhamnoides* als gevolg van concurrentie om licht.[187] In deze concurrentie wordt *Salix repens* waarschijnlijk bevoordeeld door begrazing. Allereerst omdat *Hippophae* in de vestigingsfase minder bestand lijkt tegen vraat en op de tweede plaats omdat de vegetatie langer laag en open blijft.

Hompelvoet

De Hompelvoet is een eiland in de Grevelingen, dat is ontstaan na de afsluiting van het Brouwershavense Gat. In vergelijking met de Slikken van Flakkee heeft dit gebied een relatief hoge ligging en bestaat de bodem uit grover zand.[188] Het oostelijk deel loopt vrij flauw af en lijkt nog het meest op de Slikken van Flakkee. Het centrale gedeelte, waar de struwelen vooral tot ontwikkeling zijn gekomen, ligt grotendeels hoger dan 1 meter +NAP. De hoogste grondwaterstanden liggen hier circa 50 centimeter beneden maaiveld. Wel kan in natte perioden in de winter ook op het centrale deel van de Hompelvoet lokaal regenwater stagneren. 's Zomers zakt het grondwater hier 1-1,5 meter beneden het maaiveld weg. De Hompelvoet wordt vanaf het begin van de jaren zeventig begraasd, maar aanvankelijk in relatief lage dichtheden. In het gebied waar zich de grootste struweelontwikkeling heeft voorgedaan lagen de begrazingsdichtheden in de jaren zeventig van de vorige eeuw een factor 5-10 lager dan op de Slikken van Flakkee.[189] Vanaf het midden van de jaren tachtig zijn deze min of meer vergelijkbaar (0,1 GVE/ha op jaarbasis). Op dit eiland komen, in tegenstelling tot de Slikken van Flakkee, geen konijnen, hazen of reeën voor. Deze dieren hebben hier altijd ontbroken.[190]

Vegetatieontwikkeling

Anders dan op de Slikken van Flakkee wordt de primaire struweelontwikkeling op de Hompelvoet gedomineerd door *Hippophae*

185 Zie ook Reynaud (1975). Langs de Scandinavische kusten verdraagt *Hippophae rhamnoides ssp. rhamnoides* tijdelijke overspoeling met brak en zout water met een saliniteit van 3,5-30 pro mille.

186 Figuur 27c suggereert een afname van de bedekking van *Hippophae rhamnoides* in 2005 ten opzichte van 2003. Hiervan is waarschijnlijk geen sprake. Het proefvlak is in 2004 niet opgenomen. Vanaf 2005 is het opnemen hervat door een andere onderzoeker met een meer verfijnde opnameschaal. Waarschijnlijk is de feitelijke bedekking minder veranderd dan de cijfers suggereren. De ontwikkeling in de richting van een *Sambuco-Hippophaetum is* onmiskenbaar getuige het ontbreken van wilgen en de vestiging van *Sambucus nigra* en *Rubus ulmifolius* en de prominente aanwezigheid van *Urtica dioica*.

187 De maximale hoogte van *Hippophae rhamnoides* op vochtige bodems in de Grevelingen ligt in de orde van 3-5 meter, waarbij de plant een brede parasolvormige groeiwijze heeft. Van *Salix repens* zijn struiken waargenomen van maximaal 2-3 meter hoog. Het gaat hier echter steeds om lange ijle groeiwijzen, die door takken van *Hippophae* en *Salix cinerea* overeind gehouden worden. Massieve aaneengesloten kruipwilgstruwelen worden meestal niet hoger dan 1-1,5 meter.

188 Slager & Visser (1990): De zandbodem van het middengebied van de Hompelvoet heeft een U-cijfer van 50-65. Op de Slikken van Flakkee ligt dit in de orde van 80-100.

189 Gegevens Staatsbosbeheer. Van 1973 tot 1983 werd het hogere deel van de Hompelvoet (ca. 110 ha) jaarrond begraasd met 5-7 fjordenpaarden (0,02-0,03 GVE/ha). Op 215 hectare van de Slikken van Flakkee graasden aanvankelijk van 15 mei tot 15 oktober 100 stuks rundvee (1973-1974; 0,28 GVE/ha). Vanwege de marginale graasomstandigheden zijn deze aantallen later teruggebracht naar 50 (1975: 0,13 GVE/ha) respectievelijk 30-35 stuks (ca. 0,1 GVE/ha). Voor de Slikken van Flakkee zie ook de Jong & de Kogel (1978).

190 Er zijn een beperkt aantal meldingen van reeën, die kans hebben gezien de Hompelvoet te bereiken. Dit heeft echter nooit geleid tot een permanente populatie.

rhamnoides. De *Salix*-soorten hebben in de struweelontwikkeling op het centrale deel van de Hompelvoet tot nu toe nauwelijks een rol gespeeld. Zij komen wel voor op de lagere randen aan de west- en zuidwestzijde van het gebied. De oorzaak voor het ontbreken van wilgen in de struweelontwikkeling van grote delen van de Hompelvoet moet waarschijnlijk gezocht worden in het relatief droge, grofzandige karakter van het centrale deel van dit eiland. De milieu-omstandigheden waren hier waarschijnlijk te droog voor kieming van *Salix repens* en *Salix cinerea*. Dat *Hippophae* zich in het begraasde gebied van de Hompelvoet veel beter kon ontwikkelen dan op de Slikken van Flakkee-Zuid moet waarschijnlijk worden toegeschreven aan de lagere begrazingsdichtheden hier en het ontbreken van hazen, konijnen en reeën.

Langjarige reeksen van vegetatieopnamen, die een beeld geven van de struweelontwikkeling van de Hompelvoet, ontbreken helaas. Onderstaande citaten uit de jaarverslagen van de vogelwachters[191] illustreren de ontwikkelingen echter treffend:

1983: *'De meest in het oog springende ontwikkeling is nog steeds die van de Duindoorn. In snel tempo worden nieuwe gebieden gekoloniseerd, op andere plaatsen rijgen de horsten zich aaneen tot dichte struwelen en op de nog over gebleven plekken verschijnen talloze zaailingen. Dit, nu al jarenlang hetzelfde, beeld, blijkt uit te lopen op één nagenoeg gesloten duindoornstruweel. De beweiding met paarden heeft op deze ontwikkelingen vrijwel geen invloed……..Door aftakeling van oude struiken zien we in het midden van de horsten hier en daar Vlieren komen, waarvoor de nu met stikstof verrijkte bodem, door duindoorns geschikt is gemaakt'*

1986: *'Sinds enkele jaren gaat het niet zozeer om uitbreiding als wel verdichting van (het) struweel. Was er eerst sprake van een open parklandschap, dan wordt het nu toch meer en meer één aaneengesloten struweel met maar weinig open plekken ertussen en steeds minder paadjes er doorheen. Beweiding met paarden of jongvee blijkt de ontwikkeling van deze duindoornstruwelen nauwelijks te beïnvloeden, laat staan te stoppen of terug te dringen. Hoewel de paarden de afgelopen winter voor het eerst veel uitlopers aan de randen van de duindoornhorsten uit de grond hadden getrokken om de wortels ervan te eten, bleek dit van weinig invloed op de verdere uitbreiding van deze horsten'*

1996: *'Vooral door toename van Koebraam en Vlier wordt het struweel steeds gevarieerder, maar ook de toename en uitgroei van wilgen, Ruwe berk, Egelantier, Hondsroos en plaatselijk Ratelpopulier en Grauwe abeel en de (nog wel zeer schaarse) toename van Wilde liguster, Wilde lijsterbes, Eenstijlige meidoorn, Sporkehout en Wegedoorn, dragen daar toe bij.'*

2005: *'Het duindoorn-vlierstruweel is langzamerhand veranderd in een duindoorn-vlier-bosbramenstruweel. Het overgrote deel van de bosbramen bestaat uit Koebraam (Rubus ulmifolius). Veel vlieren vertonen verschijnselen van verminderde vitaliteit. Hun aandeel in de vegetatie neemt tegenwoordig eerder af dan toe. Duindoorn vertoont een sterk wisselend beeld van vitaliteit, maar ook het aandeel Duindoorn loopt langzaam terug…….De aantasting van Duindoorn door rupsen was bijzonder groot. Op vrijwel de hele Hompelvoet werd het struweel kaalgevreten. Plaatselijk kan dat de degeneratie van Duindoorn versnellen, maar over het algemeen heeft deze soort een opmerkelijke veerkracht.'*

De struweelontwikkeling op de Hompelvoet voltrekt zich dus via andere lijnen dan op de Slikken van Flakkee. In beide gebieden is de struweelontwikkeling omstreeks 1980 op gang gekomen en komen het *Sambuco-Hippophaetum* en het *Pyrolo-Hippophaetum* naast elkaar voor. De oppervlakteverhoudingen zijn echter verschillend en er zijn ook verschillen in standplaats. Op de Hompelvoet is het *Sambuco-Hippophaetum* het dominante struweeltype, waar het de hogere standplaatsen in centrale middengebied bezet. Op de Slikken van Flakkee overheerst het *Pyrolo-Hippophaetum*. Het *Sambuco-Hippophaetum* is hier teruggedrongen tot de laagste zilte struweelzone langs het Grevelingenmeer. Zowel op de hoge, droge standplaatsen van de Hompelvoet als in de lage, zilte situaties van de Slikken van Flakkee is *Hippophae* na 25 jaar nog steeds aanwezig in het *Sambuco-Hippophaetum*. In het *Pyrolo-Hippophaetum* verloopt de successie sneller en is deze soort na circa 10-15 jaar vaak al uitgespeeld.

Discussie en conclusies

Hippophae rhamnoides en *Salix repens* zijn bij uitstek in staat om in korte tijd grote oppervlakten voedsel- en humusarme zandbodems te koloniseren en deze te bedekken met een gesloten struikgewas van enkele meters hoog. Zij zijn hiertoe niet alleen in staat in relatief vochtige omstandigheden, zoals in de Grevelingen, maar ook in de droge duinen. Het kolonisatievermogen van beide soorten kan niet los gezien worden van hun bodembiologie. Daarbij doen zich wel verschillen tussen beide soorten voor, die van belang zijn voor het begrijpen van hun ecologisch gedrag.

Hippophae rhamnoides heeft het vermogen om met behulp van actinomyceten van het geslacht *Frankia* vrije stikstof uit de atmosfeer vast te leggen. In de interne nutriëntenbalans spelen daarnaast vaso-arbusculaire mycorrhiza een belangrijke rol.[192] Zij bevorderen de fosfaatopname en stimuleren de groei en de N-fixatie. De combinatie van N-fixatie en mycorrhiza maakt het voor de soort mogelijk als eerste struik uitgesproken nutriënt- en humusarme standplaatsen te koloniseren. Zij is echter zeer gevoelig voor wortelherbivorie door nematoden. Waarschijnlijk vermindert hierdoor de P-opname, waardoor de N/P-balans in de plant verstoord raakt. Hierbij is sprake van een zichzelf versterkend proces: door de vraat aan de wortels neemt de fosfaatopname af en het stikstofaandeel in de plant toe. Die wordt daardoor aantrekkelijker voor herbivoren, hetgeen leidt tot een hogere graasdruk, waardoor de fosfaatopname verder wordt geremd.[193] Deze bodembiologische samenhang verklaart de korte levensduur van *Hippophae*. Hoewel in Scandinavië leeftijden tot 80 jaar zijn waargenomen, worden individuele *Hippophae*-struiken in de Nederlandse duinen meestal niet ouder dan enkele decennia.[194] Vitale duindoornstruiken zijn afhankelijk van de continue productie van jonge wortels. Als er geen jonge wortels ontstaan, degeneren de struiken.[195] In de landschapsecologische literatuur wordt deze degeneratie vaak aan ontkalking en verzuring van de bodem toegeschreven. Hoewel *Hippophae rhamnoides* meestal verdwijnt bij een bodem-pH lager dan 7, is

191 De Kraker (1982-2008).

192 Zoon (1995).

193 Idem.

194 Oremus (1982); Zoon (1995).

195 Oremus (1982).

wortelherbivorie waarschijnlijk toch de primaire oorzaak voor de degeneratie van de duindoornstruiken. Hierbij speelt een rol dat de wortels met *Frankia*-knolletjes hun hoogste dichtheid bereiken op 50-60 centimeter diepte. Ontkalking op deze diepte is een kwestie van ten minste vele decennia, terwijl de wortelherbivorie in onderzochte situaties binnen een decennium sterk bleek toe te nemen.[196]

Salix repens heeft een geheel andere bodembiologie. Het is een van de weinige plantensoorten die zowel ectomycorrhiza als arbusculaire mycorrhiza kan vormen.[197] Anders dan *Hippophae rhamnoides* beschikt deze soort echter niet over het vermogen tot N-fixatie. Dat betekent dat zij op voedselarme zandbodems in haar nutriëntenvoorziening uitsluitend door mycorrhiza wordt ondersteund. Waarschijnlijk draagt de grote variatie aan mycorrhizatypen die bij *Salix repens* wordt aangetroffen wel bij aan de brede ecologische amplitude van deze soort.[198] Waar kiemende en oppervlakkig wortelende exemplaren van *Hippophae rhamnoides* op humeuze bodems dus al snel in een achterstandpositie verkeren vanwege de aanwezigheid van nematoden, bieden deze bodems voor *Salix repens* juist de kans op mycorrhizavorming met autotrofe schimmels. Een tweede belangrijk verschil tussen beide soorten is dat de ecologische amplitude van *Hippophae rhamnoides* in de vestigingsfase waarschijnlijk breder is dan die van *Salix repens*. De struweelontwikkeling in de Grevelingen levert sterke aanwijzingen dat *Hippophae* zich zowel in droge als in zwak brakke milieus gemakkelijker vestigt dan *Salix repens*. Iets dergelijks is waarschijnlijk ook in de droge duinen aan de orde. In de literatuur wordt het voorkomen van *Salix repens* in droge duingraslanden en op noordhellingen doorgaans toegeschreven aan ontwikkeling van deze soort vanuit valleien onder invloed van instuivend zand. In oudere Belgische literatuur wordt echter ook gemeld dat *Salix repens* in droge pioniervegetaties en duingraslanden kan kiemen.[199] Het is niet onwaarschijnlijk dat vestiging van deze soort niet - zoals meestal verondersteld - uitsluitend afhankelijk is van grondwater, maar ook kan plaatsvinden bij vochtige microklimaatomstandigheden. Kieming op bijvoorbeeld noordhellingen zou dan tot de mogelijkheden kunnen behoren. De amplitude van jonge duindoorns is in de xeroserie echter ongetwijfeld breder dan die van jonge kruipwilgplanten. In het centrale deel van de Hompelvoet wisten zaailingen van *Hippophae rhamnoides* zich op grote schaal in open droge schraallandvegetaties te vestigen, waar *Salix repens* dat aanvankelijk niet deed.[200] Een derde belangrijk punt is de onderlinge verhouding bij concurrentie om licht. De snelle achteruitgang van beide soorten bij beschaduwing op de Slikken van Flakkee bewijst dat beide soorten zeer gevoelig zijn voor lichtconcurrentie. Omdat *Hippophae* doorgaans hoger groeit dan *Salix repens* wint de eerste het meestal in rechtstreekse onderlinge concurrentie. In begraasde situaties, zoals op het zuidelijk deel van de Slikken van Flakkee, verkeert *Salix repens* echter lang in het voordeel. Daarbij kunnen zowel het lichtklimaat als een grotere gevoeligheid van jonge *Hippophae*-planten voor vraat een rol spelen. *Salix repens* blijkt goed aangepast aan hoge lichtintensiteit. *Salix*-planten met mycorrhiza bleken in experimentele omstandigheden bij verhoogde lichtintensiteit beter te groeien dan planten zonder mycorrhiza.[201] Deze verschillen zijn waarschijnlijk vooral in de vestigingsfase van belang. Zodra *Hippophae* zich werkelijk heeft gevestigd en tot een overjarige struik is uitgegroeid, is de soort ook in begraasde situaties in het voordeel vanwege zijn doornige habitus en later ook vanwege zijn grotere hoogte. In de concurrentie met *Salix repens* is *Hippophae* wellicht ook nog in het voordeel door zijn vermogen tot N-fixatie en een daaruit voortvloeiende gunstiger nutriëntenvoorziening. De grotere droogtegevoeligheid en de geringere concurrentiekracht verklaren het ontbreken van *Salix repens* in veel struwelen in de xeroserie. Opvallend is daarom de nadrukkelijke aanwezigheid van deze soort in het *Polypodio-Salicetum* en in verruigende duingraslanden. De vraag is waarom *Salix repens* hier niet door *Hippophae rhamnoides* wordt weggeconcurreerd. Humusontwikkeling speelt hierbij waarschijnlijk een belangrijke rol. *Salix repens* is een soort die zich vooral in situaties met lichte verstuiving langdurig kan handhaven. Instuivend zand vermengt zich dan met dode plantenresten, waardoor een sterke minerale humuslaag ontstaat waarin mycorrhizaschimmels goed gedijen. Dankzij het vermogen om met instuivend zand mee te groeien kan *Salix repens* zich in dergelijke situaties langdurig handhaven. *Hippophae rhamnoides* kan zich waarschijnlijk moeilijk in deze vegetaties vestigen, omdat de jonge ondiep wortelende planten sneller zullen worden aangetast door in de humuslaag aanwezige nematoden. In dit verband is ook de schaal waarop duindoorn- en kruipwilgstruwelen zich in het landschap van de xeroserie voordoen interessant. Duindoornstruwelen beslaan vaak grote aaneengesloten oppervlakten. Dit kan verklaard worden uit de sterke neiging van *Hippophae* om zich vegetatief uit te breiden, hetgeen weer samenhangt met de voortdurende noodzaak van de plant om maagdelijke, nog niet met wortelnematoden geïnfecteerde zandbodems te koloniseren. *Hippophae rhamnoides* ontwikkelt zich dus het best in grote aaneengesloten gebieden met een minerale zandbodem en een grootschalige zanddynamiek. De kruipwilgstruwelen van het *Polypodio-Salicetum* betreffen veel kleinere mozaïeken die worden afgewisseld met duingrasland of andere open duinvegetaties.

9.5 Syntaxonomie van de duindoorn- en kruipwilgstruwelen

Inleiding

Over de syntaxonomie van de duinstruwelen langs de West-Europese kust bestaat veel verwarring. Hoewel de eerste beschrijvingen reeds in de jaren dertig van de vorige eeuw werden gepubliceerd, zijn er nog steeds grote verschillen in opvatting tussen de Duitse en Franse onderzoekers enerzijds en de Nederlandse vegetatiekundigen anderzijds. Na het gereedkomen van deel 5 van 'De Vegetatie van Nederland',[202] hebben E. Preising en H.E. Weber overzichten gepubliceerd van de Duitse duindoorn- en kruipwilgstruwelen, zoals die op de Oost- en Noord-Friese Eilanden voorkomen. Zij kiezen daarin een principieel andere invalshoek dan hun Nederlandse collega's.[203] In de Nederlandse benadering worden de duindoorn-

196 Stuyfzand (1993): 257-262. Onder duindoornstruwelen blijkt ontkalking relatief snel te verlopen. Ook dan moet bij kalkgehalten in de orde van 2-5% $CaCO_3$ rekening worden gehouden met ontkalkingsnelheden van niet meer dan enkele decimeters tot maximaal 40-50 centimeter per eeuw.

197 Van der Heijden (2000).

198 Van der Heijden & Vosatka (1999).

199 Boerboom (1960): 59.

200 Vanaf het einde van de jaren negentig van de vorige eeuw breidt *Salix repens* zich op de Hompelvoet duidelijk uit in de schraallandvegetaties. Deze toename kan te maken hebben met een verdere opbolling van de grondwaterstand, die samenhangt met een vergroting van de zoetwaterlens. Het is echter ook denkbaar, dat humusontwikkeling of andere bodemomstandigheden een rol spelen.

201 Van der Heijden (2000).

202 Stortelder *et al.* (1999).

203 Weber (1999b); Preising & Weber (2003).

struwelen ondergebracht in de struwelen van droge kalkrijke bodems (*Rhamno-Prunetea, Berberidion*), terwijl Preising en Weber de duindoorn- en kruipwilgstruwelen verheffen tot een aparte klasse (*Salicetea arenariae*), waarbinnen zij vervolgens een orde (*Salicetalia arenariae)* en twee vicariërende verbonden onderscheiden. Allereerst is dat het *Salicion arenariae*, dat zijn optimum bereikt in het (kalkarme) Waddengebied en dat ook verder noordwaarts nog langs de kust van Jutland voorkomt. Het tweede verbond is het *Ligustro-Hippophaion*, dat vooral voorkomt in de (kalkrijke) duinen van de Nederlandse, Vlaamse en Noord-Franse kust. Preising en Weber gaan slechts zijdelings in op de inhoudelijke aspecten van het *Ligustro-Hippophaion*, omdat in hun studiegebied de uitgesproken kalkrijke duindoornstruwelen nauwelijks ontwikkeld zijn. Zij gaan voor deze vegetaties uit van de beschouwingen die in de jaren zeventig en begin jaren tachtig van de vorige eeuw zijn gepubliceerd door J.M. Géhu en enkele andere Franse auteurs.[204] Dit is een belangrijke beperking voor het gebruik van de overigens uitstekende overzichten van de Duitse auteurs in de Nederlandse context. Een en ander is aanleiding om in de volgende paragrafen nader in te gaan op de syntaxonomie van de duindoorn- en kruipwilgstruwelen.

De syntaxonomische positie van duindoorn- en kruipwilgstruwelen

In afwijking van de tot nu toe gebruikelijke Nederlandse benadering moet de voorkeur worden gegeven aan een indeling waarbij de duindoorn- en kruipwilgstruwelen op een hoog niveau in de syntaxonomische hiërarchie een eigen positie krijgen. Voor dit standpunt gelden drie argumenten, die hieronder worden besproken.

Floristisch-sociologische overwegingen

Verschillende auteurs hebben aangegeven dat in de meeste duindoorn- en kruipwilgstruwelen geen of zeer weinig kensoorten voorkomen van de klasse van de *Rhamno-Prunetea* en zeker niet van het *Berberidion*.[205] De synoptische tabel in bijlage 2d laat zien dat dit ook in de struwelen van Zuidwest-Nederland het geval is. De duidelijke uitzondering hierop vormen de gemeenschappen behorend tot het *Hippophao-Ligustretum*, waarin onder andere *Ligustrum vulgare, Rosa rubiginosa, Crataegus monogyna, Rhamnus cathartica* en *Rosa canina* veel voorkomen. In de literatuur is gediscussieerd over de vraag of *Ligustrum vulgare* wel beschouwd kan worden als een echte *Berberidion*-soort.[206] Deze vraag is minder relevant, omdat het *Hippophao-Ligustretum*, zoals dat ook in Zuidwest-Nederland voorkomt, onmiskenbaar een aantal *Berberidion*-elementen bevat. Veel belangrijker is echter de vraag welke de syntaxonomische positie is van *Hippophae rhamnoides ssp. rhamnoides* is.[207] Deze ondersoort bereikt zijn grootste abundantie en vitaliteit in gemeenschappen waarin *Berberidion*-soorten en goede klasse-kensoorten van de *Rhamno-Prunetea* nagenoeg ontbreken. Deze vegetaties kunnen dan ook met geen mogelijkheid tot de klasse van de *Rhamno-Prunetea* worden gerekend en *Hippophae rhamnoides ssp. rhamnoides* kan dus geen kentaxon zijn voor deze klasse of de daarin opgenomen syntaxa. De 'oplossing' van Haveman en anderen om de relatief soortenarme pionierstruwelen met duindoorn te rekenen tot een rompgemeenschap van de *Rhamno-Prunetea* moet dan ook worden verworpen.[208] Anderzijds is het de vraag of de benadering van Preising en Weber om de duindoorn- (en kruipwilg)struwelen te verheffen tot een eigen klasse voldoende onderbouwd kan worden. Daarvoor is het nodig dat een dergelijke klasse (1) voldoende eigen kensoorten heeft en (2) gerelateerd kan worden aan specifieke milieuomstandigheden. Volgens Weber worden de *Salicetea arenariae* gekenmerkt door drie kensoorten: *Hippophae rhamnoides*, *Salix repens* en *Rubus caesius*.[209] De laatste soort heeft in de kalkrijke duinen van Zuidwest-Nederland echter een aanzienlijk bredere amplitude dan de kruipwilgduindoornstruwelen. Zij komt hier ook veel voor in verruigende duingraslanden (bijlage 2c) én in oudere struweelgemeenschappen die in de successie op de duindoorn- en kruipwilgstruwelen volgen (bijvoorbeeld *Rhamno-Crataegetum, Crataego-Betuletum* en *Salicetum cinereae*; zie bijlage 2d). Zij kan in kalkrijke duinen van Zuidwest-Nederland dus zeker niet optreden als een ken- of differentiërende soort voor de klasse van de *Salicetea arenariae*. Vergelijkbare opmerkingen kunnen worden gemaakt voor andere soorten die affiniteit vertonen tot de duindoornstruwelen en die door de Duitse en Franse auteurs als kensoort of als kenmerkend worden genoemd (*Solanum dulcamara, Calamagrostis epigejos* en *Eupatorium cannabinum)*. De conclusie is dus dat de *Salicetea arenaria* als klasse floristisch zwak gefundeerd is en eigenlijk alleen *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* als goede kensoorten heeft. Anderzijds gaat deze smalle floristische basis samen met een karakteristieke structuur die gekenmerkt wordt door een geringe hoogte en een geheel of grotendeels gesloten struiklaag, waarin de kensoorten meestal sterk domineren. Deze combinatie van geringe soortenrijkdom en karakteristieke structuur leidt ertoe dat de duindoorn- en kruipwilgstruwelen als zodanig zeer herkenbaar zijn.

Oecologische overwegingen

Hippophae rhamnoides en *Salix repens* hebben een autecologie die sterk verschilt van de andere bomen en struiken in het duinlandschap. Deze verschillen verklaren waarom zij zich plantensociologisch anders gedragen dan bijvoorbeeld *Rosa rubiginosa*, *Ligustrum vulgare* en *Crataegus monogyna*. Het zijn pionierplanten die zich alleen kunnen handhaven in lage struwelen en verdwijnen bij beschaduwing door opgaande bomen en struiken.

In de vegetatiesuccessie van het duinlandschap spelen *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* een essentiële rol bij de ontwikkeling van mos- en kruidenrijke pioniervegetaties en duingraslanden naar hogere en gesloten struwelen en bossen. Juist in deze overgangsfase bereiken zij hun grootste vitaliteit en abundantie. In de relatief soortenarme, gesloten struwelen van het *Polypodio-Salicetum*, het *Sambuco-Hippophaetum* en het *Pyrolo-Hippophaetum* ondergaan de bodem en het microklimaat ingrijpende verandering. Daardoor kunnen houtige gewassen van volgende successiestadia zich hier vestigen (*Rhamno-Crataegetum*, *Crataego-Betuletum, Salicetum cinereae*). Het is onjuist om de plantensociologische positie van de duindoorn- en kruipwilgstruwelen te beoordelen vanuit een relatief gevorderd successiestadium *(Hippophao-Ligustretum)* en zo de soortenarme dichte pionierstruwelen tot rompgemeenschap te verklaren. Dit is een miskenning van de bijzondere positie van de duindoorn- en kruipwilgstruwelen die een eigen ecologische positie innemen in de duinsuccessie. Deze positie kan het best vergeleken worden met die van *Ammophila arenaria* ten op-

204 Delelis-Dusollier & Géhu (1974); Géhu & Wattez (1978); Géhu & Géhu (1983).

205 Delelis-Dusollier & Géhu (1974); Weber (1999b).

206 Zie onder andere Delelis-Dusollier & Géhu (1974) en Haveman *et al.* (1999b).

207 Er wordt hier gerefereerd aan deze ondersoort, om een duidelijk onderscheid te maken ten opzichte van Hippophae rhamnoides ssp. fluviatilis, die in Midden-Europese struwelen mogelijk een andere positie inneemt.

208 Haveman *et al.* (1999b).

209 Weber (1999b).

zichte van de duingraslanden. Ook in helmvegetaties is sprake van relatief soortenarme vegetaties, die qua structuur en dominante ecologische processen een geheel eigen karakter hebben. De smalle floristische basis van het *Elymo-Ammophiletum* zal echter voor geen enkele plantensocioloog aanleiding zijn om deze associatie te beschouwen als een rompgemeenschap van het *Koelerio-Corynephoretea*. Iets vergelijkbaars is aan de orde bij de afbakening van de *Spartinetea* ten opzichte van de *Asteretea tripolii*.[210] In al deze gevallen gaat het om pioniers die karakteristieke soortenarme gemeenschappen vormen en een dominante rol spelen in de landschapsontwikkeling. Deze pioniergemeenschappen markeren de overgang van het ene landschapstype naar het andere. Als relict van deze pioniersituaties komen zij ook nog in andere gemeenschappen voor, maar spelen daar een ondergeschikte rol. De plantensociologische positie van deze soorten moet beoordeeld worden vanuit hun rol als pionier en niet vanuit de relictsituatie. Dit aspect is in de discussie over de plantensociologische positie van *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* tot nu toe onvoldoende benadrukt.

Ecologische en geografische amplitudes

Een derde belangrijk argument om de duindoorn- en kruipwilgstruwelen een eigen positie te geven ten opzichte van het *Berberidion* en de *Rhamno-Prunetea* is het feit dat ecologische en geografische amplitudes van *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* breder zijn dan die van de meeste soorten van deze eenheden. De hierboven aangeduide associaties van de duindoorn- en kruipwilgstruwelen komen voor langs de gehele Noordwest-Europese kust van Normandië tot het noorden van Jutland. Vooral in het kalkarme Waddendistrict en verder noordelijk is de relatie met de *Rhamno-Prunetea* en het *Berberidion* geheel afwezig. Maar ook in ecologisch opzicht is de amplitude van de *Hippophae*-struwelen duidelijk breder dan die van het *Berberidion*. Duindoornstruwelen zijn niet beperkt tot droge kalkrijke bodems (xeroserie). *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* spelen ook in de struweelsuccessie van de hygro- en mesoserie een belangrijke rol. Hier ontwikkelen duindoorn-wilgstruwelen (*Pyrolo-Hippophaetum*) zich tot vegetaties, die gerekend moeten worden tot het wilgenbroekstruweel (*Salicetum cinereae*). Soorten die wijzen op verwantschap met het *Berberidion* zijn in het *Pyrolo-Hippophaetum* grotendeels afwezig. Enkele soorten komen met een lage presentie in de kruidlaag voor, maar dringen niet door tot in de struiklaag (*Ligustrum vulgare, Crataegus monogyna, Rhamnus cathartica*). Ook in volgende successiestadia (wilgenbroekstruweel) blijven zij tot de kruidlaag beperkt (zie bijlage 2d).

Conclusie

Samenvattend kan geconcludeerd worden dat een zelfstandige syntaxonomische positie van de duindoorn- en kruipwilgstruwelen in de klasse van de *Salicetea arenariae* Weber (1999) goed te verdedigen is. De klasse wordt weliswaar door slechts twee kensoorten gekarakteriseerd, maar deze smalle floristische basis is te verklaren vanuit haar karakter als pionierstruweel. Bovendien zijn deze struweelgemeenschappen fysiognomisch zeer goed afgebakend en hebben zij een geheel eigen ecologisch en bodembiologisch karakter. In historisch opzicht is de late herkenning van de klasse te verklaren vanuit het feit dat de syntaxonomische positie van de duindoorn- en kruipwilgstruwelen in Nederland aanvankelijk vanuit het perspectief van de bossen en later vanuit dat van de soortenrijke struwelen is beoordeeld. De brede associatie van Meltzer (1941), waarin *Hippophao-Ligustretum, Rhamno-Crataegetum*, en *Crataego-Betuletum* waren verenigd, is in dit opzicht veelzeggend. Deze associatie werd aanvankelijk tot de klasse van de *Quercetalia pubescentis* (*Querco-Fagetea*, klasse der eiken-beukenbossen) gerekend. Tüxen (1952) was de eerste die de droge struwelen van de bossen afsplitste, waarna zij enkele jaren laten in een aparte klasse zijn ondergebracht.[211] De afsplitsing van de pionierstruwelen van kruipwilg en duindoorn van de meer opgaande struwelen - zoals dat in de jaren negentig van de vorige eeuw gebeurde - is in dit perspectief een logische stap. Zij vindt haar ecologische onderbouwing in de bodembiologische onderzoeksresultaten die vanaf het midden van de jaren tachtig van de vorige eeuw beschikbaar zijn gekomen.[212]

De onderverdeling van de klasse der *Salicetea arenariae*

H.E. Weber onderscheidt binnen de *Salicetalia arenariae* (kl. *Salicetea arenariae*) twee vicariërende verbonden: het *Salicion arenariae* en het *Ligustro-Hippophaion*.[213] Het *Salicion arenariae* omvat de duindoorn- en kruipwilgstruwelen van het Waddendistrict en de noordelijker gelegen Duitse en Deense duingebieden. Het bestaat uit vier associaties (*Hippophao-Salicetum*, *Roso pimpinellifoliae-Salicetum arenariae*, *Polypodio-Salicetum arenariae* en het *Pyrolo-Hippophaetum*) en heeft *Rosa pimpinellifolia* als enige kensoort. Het *Ligustro-Hippophaion* is door Weber overgenomen van J.M. Géhu en omvat de meer zuidelijke duindoorn- en kruipwilgstruwelen vanaf het Nederlandse duindistrict tot aan Normandië. Het zou gekenmerkt worden door warmteminnende soorten, waarvan *Ligustrum vulgare* met name door Weber wordt genoemd. De Franse auteurs geven voor dit verbond drie associaties op (*Sambuco-Hippophaetum, Pyrolo-Hippophaetum* en *Hippophao-Ligustretum*).[214] De kruipwilg- en duindoornstruwelen worden zo vanaf de beide uiteinden van hun Noordwest-Europees areaal beschreven, zonder de soortensamenstelling van de struwelen over het gehele areaal in hun beschouwing te betrekken. Het opnamemateriaal van Zuidwest-Nederland neemt duidelijk een tussenpositie in en biedt een goede gelegenheid deze syntaxonomische beschouwingen aan te vullen.

Allereerst moet worden vastgesteld, dat het *Pyrolo-Hippophaetum* door beide auteurs wordt genoemd en beschreven, zonder dat zij naar elkaars beschrijving verwijzen. Bestudering van de tabellen in beide publicaties leert dat het hier zonder meer om dezelfde associatie gaat. Hierbij moet worden opgemerkt, dat de tabel 2 van Géhu & Géhu-Franck (l.c.) een heterogene indruk maakt; verschillende opnamen behoren waarschijnlijk tot de xeroserie.[215] In het *Pyrolo-Hippophaetum* van de Franse auteurs is *Ligustrum vulgare* met een opvallend hoge presentie aanwezig is. Dit vindt voor een deel waarschijnlijk zijn oorzaak in het heterogene karakter van de tabel. Echter ook in de opnamen die duidelijk tot de hygroserie (en dus het *Pyrolo-Hippophaetum*) behoren, komt *Ligustrum vulgare* voor met een presentie van 50%. Dit onderscheid ten opzichte van

210 zie ook Schaminée *et al.* (1998): 73.

211 Zie Weber (1999a).

212 Oremus (1982); Zoon (1995); Van der Heijden (2000).

213 Weber (1999b).

214 Géhu & Géhu-Franck (1983).

215 In opname 1, 2, 4 en 5 ontbreken vochtindicatoren, terwijl diverse soorten van droge omstandigheden aanwezig zijn. Met name opname 1 en 2 vertonen veel overeenkomst met het *Polypodio-Salicetum*. Het is juist in deze opnamen, dat Ligustrum vulgare een hogere bedekking bereikt. Verwarrend is ook de naamgeving van de gemeenschap in de kop van deze tabel *(Pyrolo-Salicetum)*, die niet correspondeert met de tekst van de publicatie.

het noordelijke *Pyrolo-Hippophaetum* wordt echter onvoldoende ondersteund door presentieverschillen van andere soorten om beide gemeenschappen als verschillende associaties te zien, laat staan in een verschillend verbond te plaatsen. Bovendien doet dit verschil zich niet alleen ten opzichte van het Waddendistrict voor. Ook in het *Pyrolo-Hippophaetum* van Zuidwest-Nederland is *Ligustrum vulgare* veel minder aanwezig dan in de Franse duindoorn-wilgstruwelen. Dit is interessant omdat *Ligustrum vulgare* in Zuidwest-Nederland in de xeroserie algemeen voorkomt. Wellicht is er langs de West-Europese kust sprake van een verschuiving in de ecologische amplitude van deze soort. In het kalkarme Waddengebied ontbreekt zij grotendeels; in de kalkrijke delen van Zuidwest-Nederland is zij algemeen in de xeroserie en komt zij in de hygroserie weinig voor; langs de Franse noordwestkust neemt haar aandeel in de hygroserie mogelijk toe. Nader onderzoek is op dit punt gewenst.

Een tweede opvallend feit bij de bestudering van de Duitse en Franse vegetatietabellen is de grote overeenkomst tussen het *Sambuco-Hippophaetum* en het *Hippophao-Salicetum*. Beide gemeenschappen moeten als identiek worden beschouwd, waarbij de eerste naam uit een oogpunt van syntaxonomische nomenclatuurregels prioriteit geniet.

Het voorgaande betekent dat de twee vicariërende verbonden ten minste twee associaties gemeenschappelijk hebben (*Sambuco-Hippophaetum* en het *Pyrolo-Hippophaetum*). Verder is het zo, dat het *Polypodio-Salicetum* zich niet beperkt tot de kalkarme duinen van de Waddenzee. Deze associatie komt ook voor in de kalkrijke duinen van Nederland en mogelijk ook langs de Franse kust.[216] Alleen het *Hippophao-Ligustretum* en het *Roso pimpinellifoliae-Salicetum* lijken elkaar geografisch grotendeels uit te sluiten. De verschillen in kensoorten op verbondsniveau zijn echter gering. In feite gaat het om slechts twee soorten (*Rosa pimpinellifolia* en *Ligustrum vulgare*). Het ligt daarom niet voor de hand om de kruipwilg- en duindoornstruwelen op verbondsniveau te onderscheiden in dwergstruwelen van kalkrijke en van meer kalkarme bodem. Daarbij speelt ook een rol dat, gezien het pionierkarakter van deze struwelen, gedeelten van het *Hippophao-Ligustretum* reeds min of meer een overgang vormen naar het *Berberidion*. De keuze van Géhu & Géhu-Franck (l.c.) om het *Hippophao-Ligustretum* tot typeassociatie van het *Ligustro-Hippophaion* aan te wijzen is dan ook minder voor de hand liggend. Als de opdeling van de *Salicetalia arenariae* in twee verbonden wordt verworpen, verdient de naam *Salicion arenariae* om nomenclatorische redenen prioriteit. De indeling van de klasse van de *Salicetea arenariae* komt er dan als volgt uit te zien:

Klasse: *Salicetea arenariae* Weber 1999
- **Orde:** *Salicetalia arenariae* Preising & Weber 1997
  - **Verbond:** *Salicion arenariae* Tüxen ex Passarge in Passarge & Scamoni 1963
    - **Associaties:**
      - *Sambuco-Hippophaetum rhamnoides* Boerboom 1960 ex Delelis-Dusollier & Géhu 1974
      - *Pyrolo-Hippophaetum* Géhu & Géhu-Franck 1983
      - *Polypodio-Salicetum arenariae* Boerboom 1960
      - *Hippophao-Ligustretum* Meltzer 1941 em. Haveman, Schaminée et Weeda 1999
      - *Roso pimpinellifoliae-Salicetum arenariae* Passarge in Passarge & Scamoni 1963

216 Voor het *Polypodio-Salicetum* zie allereerst Boerboom (1960). In de regionale classificatie voor de duinen van Zuidwest-Nederland behoort gemeenschap PS tot deze associatie.

Opgemerkt moet worden dat een definitieve revisie van de syntaxonomie van de West-Europese kruipwilg- en duindoornstruwelen alleen kan plaatsvinden op basis van een integrale beoordeling van een grotere hoeveelheid opnamemateriaal, afkomstig uit een groter gebied. Het verdient aanbeveling daarbij behalve opnamen van de Franse, Vlaamse, Nederlandse en Duitse kust ook materiaal te betrekken van de Britse Eilanden. Een nadrukkelijk punt van aandacht moet daarbij zijn of de verschillende typen duindoornstruwelen (duindoorn-vlierstruweel, duindoorn-wilgstruweel, duindoorn-ligusterstruweel) wel op associatieniveau moeten worden onderscheiden. De floristische verschillen tussen de huidige associaties zijn gering. Bovendien zijn zij terug te voeren op slechts een of enkele ecologische factoren en doen zich daarbij ook verschillen in successiestadia voor. Uitgaande van een ruim associatieconcept moet wellicht de voorkeur worden gegeven aan één associatie, die op subassociatieniveau wordt onderverdeeld. In dit verband kan worden verwezen naar de recente opvattingen over de wilgenbroekstruwelen *(Salicetum cinereae)*, die in 'De Vegetatie van Nederland' een vergelijkbare opschaling hebben gekregen.[217]

10 Plantenpopulaties en hun ruimtelijke netwerk

10.1 Inleiding

Tot ver in de tweede helft van de vorige eeuw waren de meeste ecologen en natuurbeheerders het er over eens dat vrijwel alle variatie in natuurlijke en halfnatuurlijke begroeiingen moest worden toegeschreven aan verschillen in milieucondities. Dit werd onder woorden gebracht met het adagium '*alles is overal, maar het milieu selecteert*'.[218] Door de biogeografische eilandtheorie van Mc Arthur en Wilson en de metapopulatietheorie is men hier anders over gaan te denken en kregen de ruimtelijke structuur en het functioneren van populatienetwerken meer aandacht. De eilandtheorie gaat er van uit dat de biologische soortenrijkdom van een eiland zich stabiliseert op een niveau dat afhankelijk is van de grootte van dat eiland en van de afstand tot het vaste land.[219] Volgens deze theorie sterven daarbij voortdurend soorten uit en vestigen zich ook weer soorten. Kleinere eilanden en eilanden die verder van het vaste land af liggen herbergen minder soorten dan grotere en minder geïsoleerd gelegen eilanden. Deze theorie is oorspronkelijk geformuleerd voor geografische eilanden, maar vanaf het einde van de jaren zeventig van de vorige eeuw wordt zij ook steeds meer toegepast op 'ecologische eilanden'. Hiermee wordt gedoeld op bossen, waterpartijen, voedselarme ecosystemen en vergelijkbare habitats, die verspreid voorkomen in een omgeving met sterk afwijkende milieuomstandigheden. Aangenomen werd dat ook daar sprake is van een dynamisch evenwicht

217 Schaminée *et al.* (1999), 116-119.

218 Het eerste deel van deze uitspraak ('alles is overal') is geformuleerd door Martinus Beyerinck (1851-1931, chemicus en microbioloog). Hij deed deze uitspraak toen voor micro-organismen. Lourens G.M. Baas Becking (1895-1963, chemicus en bioloog) heeft haar aangevuld met de bijzin 'maar het milieu selecteert'. Baas Becking formuleerde dit adagium vanuit een natuurvisie waarin natuurlijk selectie, dynamiek en toeval een belangrijke plaats innamen. Qua gedachtegoed sloot hij dus meer aan bij de invalshoek van de ruimtelijke netwerken die in dit hoofdstuk wordt behandeld dan bij de deterministische denkwereld die habitatkwaliteit centraal stelt (de Jong, 2002, 77-78 en 156-170).

219 MacArthur & Wilson (1967); in Nederland is de eilandtheorie voor het eerst voor een breed publiek gepresenteerd door Brussaard & Van der Weijden (1980). Zie ook Brussaard (1984).

waarbij soorten voortdurend uitsterven en zich opnieuw moeten vestigen.[220] Hiervoor is de metapopulatietheorie ontwikkeld.[221] Deze gaat er van uit dat het vermogen van soorten om zich op nieuwe plaatsen te vestigen beperkt is, zeker op een groter schaalniveau. Soorten kunnen dan op bepaalde plaatsen ontbreken; niet omdat de milieuomstandigheden daar ongeschikt zijn, maar omdat zij de afstand vanuit bevolkte plekken in de buurt niet kunnen overbruggen of omdat hun voortplantingsbiologie hen niet in staat stelt zich permanent te vestigen. Sommige soorten (bijvoorbeeld windverspreiders) kunnen gemakkelijk grote afstanden overbruggen, terwijl andere soorten met meer beperkingen te maken hebben. Dit is bijvoorbeeld het geval bij plantensoorten die voor de verspreiding van hun zaden afhankelijk zijn van kruipende insecten zoals mieren. De uitwisseling tussen populaties wordt ook sterk beïnvloed door de mens. Daarbij moet allereerst worden gedacht aan de inrichting van het landschap. Het maakt voor het functioneren van populaties zeer veel uit of natuurgebieden met elkaar verbonden zijn of dat zij volstrekt geïsoleerd zijn in een omgeving met totaal andere milieuomstandigheden. Daarbij gaat het niet alleen om de landschapstructuur met landschappelijke beplantingen of moeraszones als verbinding. Leefgebieden kunnen ook met elkaar verbonden zijn doordat vee of agrarische activiteiten zaden van de ene plek naar de andere brengen. Het rondtrekken met kuddes koeien en schapen, transhumance en verplaatsen van vee heeft eeuwenlang waarschijnlijk geleid tot transport van zaden over afstanden van vele tientallen tot zelfs honderden kilometers.[222]

In de loop van de jaren tachtig en negentig van de vorige eeuw kregen de populatiegenetische aspecten van het metapopulatieconcept steeds meer aandacht.[223] Daarbij is vooral de vraag naar de genetische differentiatie van (deel)populaties en de levensvatbaarheid van kleinere populaties van belang. Naarmate deelpopulaties meer en vaker individuen, zaden of pollen uitwisselen, zullen zij genetisch meer verwant zijn en zal de metapopulatie homogener zijn. Vaak wordt aangenomen dat, naarmate deelpopulaties meer geïsoleerd zijn, de kans op genetische differentiatie toeneemt. Kleine geïsoleerde populaties lopen het risico te worden blootgesteld aan inteelt en *genetic drift*, waardoor het aantal homozygoten toeneemt en de genetische variatie in de populatie minder wordt. Dit kan leiden tot verminderde fitness (‘*inbreeding depression’)* en tot een afnemend aanpassingsvermogen bij veranderende milieuomstandigheden. Het risico op uitsterven neemt dan toe. Voor diverse plantensoorten is aangetoond, dat er een verband bestaat tussen populatiegrootte, genetische variatie en afnemende populatievitaliteit[224], maar er is geen algemeen geldende regel die stelt dat kleinere populaties altijd een lagere genetische diversiteit en een geringere vitaliteit hebben.[225] Zo heeft bijvoorbeeld *Silene nutans* in de periferie van zijn areaal langs de Frans-Belgische grens een aantal kleine, sterk gedifferentieerde populaties.[226] In veel gevallen gaat het daarbij om niet meer dan 100 individuen. De inwendige genetische variatie van deze populaties is echter vergelijkbaar met die in het centrum van het areaal van *Silene nutans* in Midden- en Oost-Frankrijk. Het gaat hier waarschijnlijk om oude populaties met een lange geschiedenis van beginnende soortvorming en aanpassing aan de specifieke en extreme standplaatsen. In dergelijke gevallen van sterke differentiatie en specialisatie zijn risico’s verbonden aan het verbinden van ruimtelijk gescheiden populaties. Introductie van nieuwe genen kan hier juist leiden tot het onderdrukken van populatiekenmerken die van belang zijn voor het overleven op een specifieke standplaats. Afnemende vitaliteit is dan een mogelijk gevolg (‘*outbreeding depression’)*.[227] Bij het beoordelen van de positie van geïsoleerde populaties moet daarom eigenlijk steeds de populatiegeschiedenis onderzocht worden. Kansen op inteelt en te kleine genetische variatie zijn het grootst in kleine populaties van soorten die vroeger een veel bredere, aaneengesloten verspreiding hadden en waarvan het areaal sindsdien sterk is gefragmenteerd. Van kleine populaties, aan de rand van hun verspreidingsgebied, die een lange ontwikkelingsgeschiedenis hebben doorgemaakt, kan eerder verwacht worden dat zij zich aangepast hebben aan de plaatselijke milieuomstandigheden. Genetische isolatie en differentiatie ten opzichte van naburige populaties kan hier juist onderdeel zijn van een structuur die bijdraagt aan het voortbestaan van het populatienetwerk.

10.2 Vraagstelling

Het kustgebied van Zuidwest-Nederland wordt gekenmerkt door een sterke versnippering. Daarbij moet onderscheid worden gemaakt tussen de natuurlijke fragmentatie die een gevolg is van de geologische ontwikkeling van de zeegaten in de afgelopen 2000 jaar en de versnippering als gevolg van het grondgebruik en de beïnvloeding van het abiotisch milieu door de mens. De natuurlijke isolatie kan in haar lange ontwikkelingsgeschiedenis verspreidingspatronen hebben doen ontstaan waarbij plantensoorten op bepaalde plaatsen ontbreken of populaties genetisch gedifferentieerd zijn geraakt. Lokale populaties kunnen daarbij eigenschappen hebben ontwikkeld die hen in staat stellen op die plek te overleven. In stand houden van de isolatie kan dan de voorkeur hebben boven het verbinden met andere populaties. Dit vanwege mogelijk verlies van specifieke ter plaatse ontwikkelde eigenschappen. Bij recente fragmentatie als gevolg van menselijk handelen is de vraag of dit leidt of geleid heeft tot verlies aan genetische variabiliteit met mogelijk ook afnemende *fitness* en een risico op uitsterven van deelpopulaties. Voor de duinkust van Zuidwest-Nederland is ook de vraag wat het effect is van de recent afgeronde Deltawerken. Deze hebben ervoor gezorgd dat de ruimtelijke structuur van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden sterk is veranderd. Eilanden zijn met elkaar verbonden, maar tegelijkertijd zijn getijstromingen en processen van erosie en sedimentatie onderbroken. Daarnaast is er ook een groot areaal aan kalkrijke zandige habitats beschikbaar gekomen. De vraag is wat dit betekent voor de populatienetwerken van plantensoorten in het kustgebied. Nieuwe landverbindingen maken het voor soorten misschien gemakkelijker om bepaalde plekken te bereiken. Anderzijds kan de verandering van stromingen dispersiepatronen hebben doorbroken. En ten slotte kunnen nieuwe eilanden zich hebben ontwikkeld tot nieuwe kerngebieden in een dynamisch netwerk.

In dit hoofdstuk worden bovenstaande vragen op twee niveaus behandeld: op soortniveau en op populatieniveau. Op *soortniveau* wordt nagegaan of er aanwijzingen zijn dat soorten

220 Brussaard (1984).

221 Hanski & Gilpin (1997); Hanski (1998). In Nederland is de metapopulatietheorie voor het eerst uitgebreid beschreven door Opdam (1987).

222 Poschlod & Wallis de Vries (2002).

223 Voor een overzicht zie Hendriks *et al.* (1998), de reviewartikelen van Booy *et al.* (2000) en Ouborg *et al.* (2006) en de daar aangehaalde literatuur.

224 Hendriks *et al.* (1998) en Vergeer *et al.* (2003) en daar aangehaalde literatuur.

225 Booy *et al.* (2000).

226 Van Rossum *et al.* (2003).

227 Ouborg *et al.* (2006); Groenendael *et al.* (1998).

belangrijke beperkingen ondervinden in hun voortplanting of hun dispersie, waardoor zij op potentieel geschikte standplaatsen ontbreken (paragraaf 10.3). Voor het beantwoorden van deze vraag wordt gebruik gemaakt van de vegetatieclassificatie en de daaraan ten grondslag liggende vegetatieopnamen die in de vorige hoofdstukken zijn besproken. Daarbij wordt aangenomen dat milieucondities binnen één plantengemeenschap min of meer vergelijkbaar zijn. Als een soort binnen één gemeenschap grote presentieverschillen vertoont tussen duingebieden, dan spelen waarschijnlijk andere factoren dan milieuomstandigheden een rol in de ruimtelijke verspreiding. Zeker als zij in een gebied in meerdere plantengemeenschappen ontbreekt terwijl zij hierin elders wel voorkomt geeft dit een sterke aanwijzing dat zich *bottlenecks* in de dispersie of de voortplantingsbiologie van deze soort voordoen. Op *populatieniveau* worden voor twee schraallandplanten (*Briza media* en *Anacamptis morio*) de genetische variabiliteit en differentiatie van verschillende populaties in het gefragmenteerde kustlandschap van Zuidwest-Nederland onderzocht (paragraaf 10.4). De twee geselecteerde soorten komen in dezelfde habitats voor, maar hebben een verschillende voortplantings- en dispersiestrategie. De populatiestructuur van beide soorten is ruimtelijk gelaagd. Populaties komen niet alleen gescheiden op verschillende eilanden voor, maar binnen één eiland zijn de individuen ook nog verspreid over verschillende natuurgebieden en binnen één gebied vaak ook nog over verschillende deelpopulaties. De vraag is of en in hoeverre deze (deel)populaties dan genetisch zijn gedifferentieerd en of kleinere populaties worden geconfronteerd met afnemende genetische variabiliteit.

10.3 Verspreidingspatronen van enkele afzonderlijke soorten

In dit hoofdstuk bespreken we op het niveau van afzonderlijke soorten een aantal voorbeelden van verspreidingspatronen die mogelijk samenhangen met beperkingen in het functioneren van populatienetwerken. Deze patronen doen zich voor op verschillende tijd- en ruimteschalen. Sommige patronen spelen zich af op het schaalniveau van Zuidwest-Nederland als geheel en hangen samen met de meer dan 1000 jaar oude geschiedenis van het huidige duinlandschap. In andere gevallen gaat het om verschillen die pas recent zijn ontstaan en zich voordoen op het niveau van deelgebieden. Het gaat niet altijd om de aan- of afwezigheid van soorten. In sommige gevallen komen soorten in bepaalde gebieden wel voor, maar bereiken zij daar een veel lagere abundantie dan in andere gebieden, terwijl de milieuomstandigheden vergelijkbaar zijn.

Duingraslandplanten met een zwaartepunt in de duinen aan de Haringvlietmonding

Thymus pulegioides

In de kalkrijke duinen van Nederland en Vlaanderen komt *Thymus pulegioides* vrij algemeen voor. Ook in de duingebieden van Voorne en Goeree is deze soort op verschillende plaatsen een gewone verschijning. In de duinen van Schouwen en Walcheren ontbreekt ze en is ze ook nooit waargenomen. Vooral het ontbreken in de duinen van Walcheren en Schouwen in de gemeenschappen behorend tot het *Festuco-Galietum* is een opmerkelijk verschil met Goeree en Voorne (zie tabel 13).

Helictotrichon pubescens

In Nederland is *Helictotrichon pubescens* vrij algemeen in Zuid-Limburg, het rivierengebied en de duinen. In dit laatste gebied heeft deze soort zich onder invloed van een toenemende vergrassing uitgebreid. Ook in de Vlaamse duinen is ze vrij algemeen. In de duinen van Zuidwest-Nederland heeft ze echter een opmerkelijk onregelmatige verspreiding. Op Goeree komt zij algemeen voor. Ook op Voorne is zij niet zeldzaam, vooral in het binnenduingebied. Op Schouwen komt *Helictotrichon* ten noorden van Renesse met een vrij grote populatie voor. Van elders is zij niet bekend. Op Walcheren is zij in 2003 voor het eerst gevonden op de golfbaan van Domburg. Elders in het duingebied ontbreekt ze. *Helictotrichon pubescens* is een soort met een brede plantensociologische amplitude, die op kalkhoudende bodems in verschillende graslandgemeenschappen kan voorkomen. Op Goeree en Voorne is dit het geval (tabel 13). Opvallend is wel de lage presentie van deze soort in de gemeenschap met *Taraxacum laevigatum* en *Galium verum* (TaG) op Voorne, terwijl zij op grond van de landelijke referentietabellen in bijna de helft van de opnamen verwacht zou mogen worden. Het meest opmerkelijk is echter het nagenoeg ontbreken van deze soort op Walcheren en Schouwen in verschillende duingraslandgemeenschappen waarin zij op Voorne en Goeree wel aanwezig is.

Koeleria macrantha

Zowel in de Nederlandse als in de Vlaamse duinen komt *Koeleria macrantha* algemeen voor.[228] In grote delen van de duinen van Zuidwest-Nederland is de soort echter opvallend zeldzaam. Alleen in de binnen- en buitenduinen van Goeree is zij vrij algemeen. Op Voorne komt zij slechts op enkele plaatsen voor, vooral in de oudste delen van de duinen.[229] Ook op Schouwen is zij slechts op enkele plaatsen in het duin aanwezig en zij heeft hier nergens populaties van enige omvang ontwikkeld. Van Walcheren was de soort tot voor kort niet bekend. In 2003 is hier voor het eerst een kleine populatie gevonden op de golfbaan van Domburg. Waarschijnlijk gaat het om een recente vestiging.[230] *Koeleria macrantha* heeft een brede plantensociologische amplitude. Zij staat te boek als een kensoort van de *Cladonio-Koelerietalia*, maar kan in de duinen ook in kalkarmere of oppervlakkig ontkalkte duingraslanden voorkomen. In Zuidwest-Nederland zijn er grote verschillen in presentie tussen verschillende regio's (tabel 13) De soort is opvallend ondervertegenwoordigd in de kalkrijke pioniervegetaties en duingraslanden van Voorne. In de kalkarmere graslandgemeenschappen doen zich opmerkelijke presentieverschillen voor tussen Goeree enerzijds en Voorne, Schouwen en Walcheren anderzijds.

Silene nutans

In Nederland en Vlaanderen is *Silene nutans* beperkt tot kalkrijke kustduinen, Zuid-Limburg en het riviergebied. In de duinen van

228 Over de taxonomische afbakening en naamgeving van de in de duinen voorkomende *Koeleria*-soort(en) bestaat verschil van mening (zie onder andere van der Meijden, 2005; Weeda *et al.* 1996: 111-112; Lambinon *et al.*, 1998; Van Landuyt *et al.* 2006: 513-514). In Nederland wordt het Fakkelgras uit de duinen onder naam *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schultes samengenomen met de vormen die voorkomen in het rivierengebied en Zuid-Limburg. In Vlaanderen wordt het Duinfakkelgras gerekend tot een Zuidwest-Europese soort (*Koeleria albescens* DC), die wordt onderscheiden van de meer landinwaarts voorkomende *Koeleria macrantha*. Hier wordt de Nederlandse benadering gevolgd en wordt vooralsnog aangenomen dat de *Koeleria*-planten langs de Nederlandse kust tot één soort behoren.

229 Zie ook Vreeken (2007) en Bakker & Groot (1996).

230 Van Haperen (eigen waarneming): de vindplaats is in de periode 1976-2003 meerdere malen bezocht en *Koeleria macrantha* en *Helictotrichon pubescens* zijn daar vóór 2003 nooit aangetroffen.

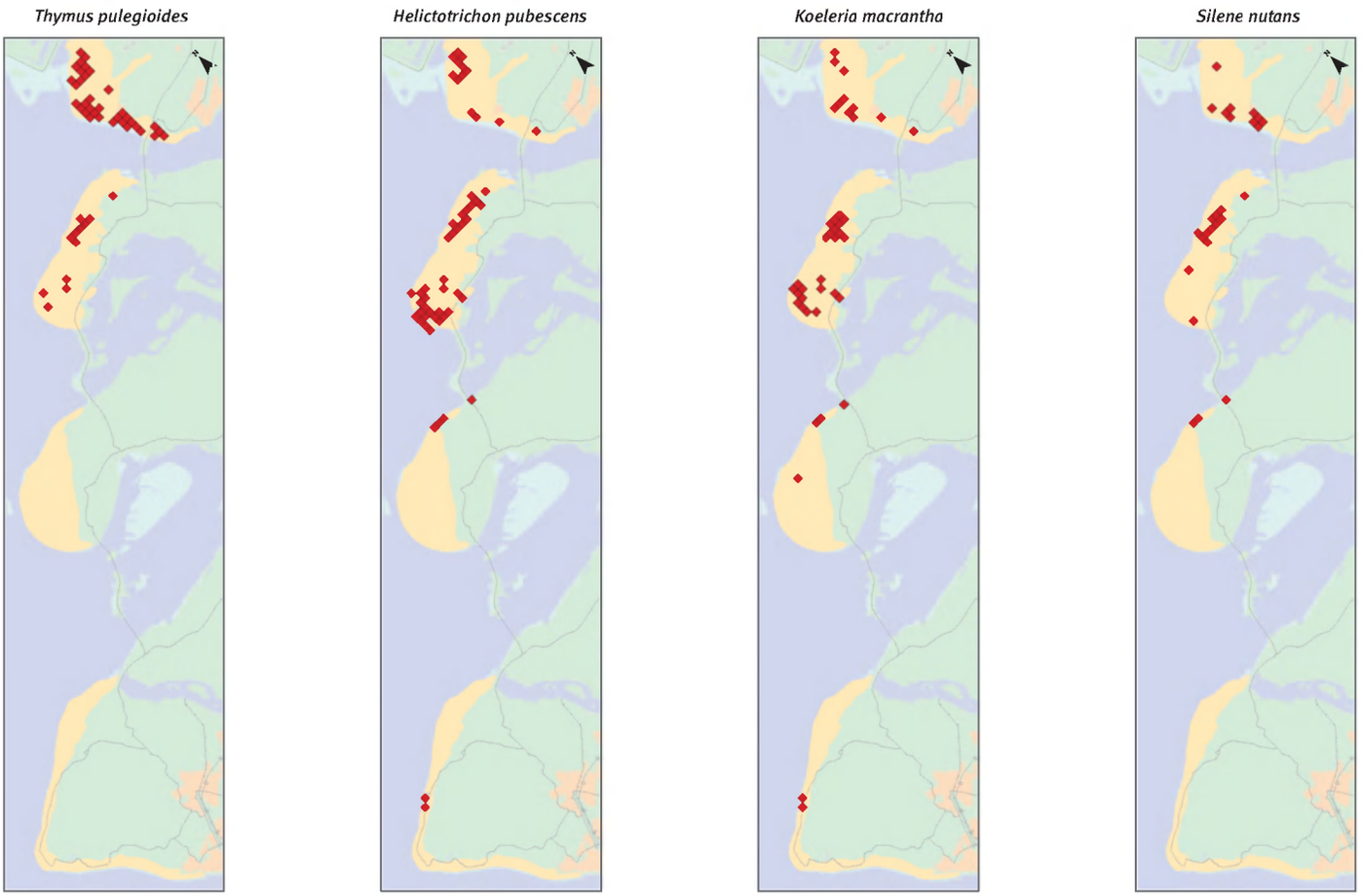
Tabel 13. Presentieverschillen van enkele duingraslandplanten in Zuidwest-Nederland.

Weergegeven is de presentie (%) per gemeenschap en per duingebied. Tussen haakjes het aantal gebruikte opnamen. Als een vegetatietype in een gebied niet aanwezig was, is dit aangegeven met nvt (niet van toepassing). Typen en gebieden waarin soorten sterk zijn vertegenwoordigd, zijn vet gedrukt. Het opvallend ontbreken van soorten is aangegeven met een grijze kleur. De tweede kolom (referentie) geeft de presentie van de soort weer in de referentietabellen van 'De Vegetatie van Nederland' (Weeda et al., 1996).

naam regionale gemeenschap	referentie	Walcheren		Schouwen		Goeree		Voorne		syntaxonomische positie
		< 1970	> 1970	< 1970	>1970	< 1970	> 1970	< 1970	> 1970	
Thymus pulegioides										
gem. *Syntrichia ruralis* & *Hypochaeris radicata*	3%	- (15)	- (10)	- (1)	nvt	4 (22)	- (12)	**22 (36)**	+ (2)	*Sileno-Tortuletum corynephoretosum*
gem. *Cerastium arvense* & *Hypochaeris radicata* (var. *Polytr. juniperinum* & var. *Rhytidiadelphus squarrosus*)	17%	- (4)	- (15)	- (5)	- (13)	26 (30)	20 (97)	**91 (12)**	30 (80)	*Festuco-Galietum typicum*
gem. *Cerastium arvense* & *Hypochaeris radicata* (typische variant & variant *Polygala vulgaris*)	6%	- (16)	- (12)	- (2)	- (2)	**37 (24)**	14 (21)	14 (7)	**20 (5)**	*Festuco-Galietum trifolietosum*
gem. *Phleum arenarium* & *Syntrichia ruralis*	-	- (2)	- (9)	- (3)	- (24)	nvt	- (28)	nvt	6 (16)	*Phleo-Tortuletum*
gem. *Hypnum cupressiforme* & *Myosotis ramosissima*	14%	nvt	nvt	nvt	- (2)	nvt	- (7)	nvt	9 (64)	RG *Hypnum cupressiforme [Cladonio-Koelerietalia]*
gem. *Taraxacum laevigatum* & *Galium verum*	58%	nvt	- (6)	nvt	- (6)	nvt	+ (2)	- (2)	43 (110)	*Taraxaco-Galietum*
Helictotrichon pubescens										
gem. *Syntrichia ruralis* & *Hypochaeris radicata*	3%	- (15)	- (10)	- (1)	nvt	**40 (22)**	**66 (12)**	8 (36)	+ (2)	*Sileno-Tortuletum corynephoretosum*
gem. *Cerastium arvense* & *Hypochaeris radicata* (var. *Polytr. juniperinum* & var. *Rhytidiadelphus squarrosus*)	14%	- (4)	- (15)	- (5)	8 (13)	3 (30)	23 (97)	**41 (12)**	**43 (80)**	*Festuco-Galietum typicum*
gem. *Cerastium arvense* & *Hypochaeris radicata* (typische variant & variant *Polygala vulgaris*)	10%	- (16)	- (12)	- (2)	+ (10)	**45 (24)**	**66 (21)**	14 (7)	**60 (5)**	*Festuco-Galietum trifolietosum*
gem. *Phleum arenarium* & *Syntrichia ruralis*	-	- (2)	- (9)	- (3)	- (24)	- (14)	- (28)	- (10)	**12 (16)**	*Phleo-Tortuletum*
gem. *Hypnum cupressiforme* & *Myosotis ramosissima*	12%	nvt	nvt	nvt	- (2)	nvt	**28 (7)**	nvt	9 (64)	RG *Hypnum cupressiforme [Cladonio-Koelerietalia]*
gem. *Taraxacum laevigatum* & *Galium verum*	47%	nvt	- (6)	nvt	- (6)	nvt	+ (2)	- (2)	7 (110)	*Taraxaco-Galietum*
Koeleria macrantha										
gem. *Corynephorus canescens* & *Aira praecox*	-	- (4)	- (19)	- (1)	- (14)	**10 (10)**	**21 (14)**	nvt	- (2)	*Violo-Corynephoretum*
gem. *Carex arenaria* & *Dicranum scoparium*		- (1)	- (22)	- (1)	- (81)	**40 (15)**	**30 (13)**	nvt	- (3)	RG *Dicranum scoparium [Koelerio-Corynephoretea]*
gem. *Syntrichia ruralis* & *Hypochaeris radicata*	77%	- (15)	- (10)	- (1)	nvt	72 (22)	78 (12)	8 (36)	+ (2)	*Sileno-Tortuletum corynephoretosum*
gem. *Cerastium arvense* & *Hypochaeris radicata* (var. *Polytr. juniperinum* & var. *Rhytidiadelphus squarrosus*)	47%	- (4)	- (15)	- (5)	- (13)	**70 (30)**	**62 (97)**	- (12)	- (80)	*Festuco-Galietum typicum*
gem. *Cerastium arvense* & *Hypochaeris radicata* (typische variant & variant *Polygala vulgaris*)	21%	- (16)	16 (12)	- (2)	+ (2)	**58 (24)**	**57 (21)**	- (7)	- (5)	*Festuco-Galietum trifolietosum*
gem. *Phleum arenarium* & *Syntrichia ruralis*	-	- (2)	- (9)	- (3)	- (24)	**28 (14)**	**42 (28)**	- (10)	12 (16)	*Phleo-Tortuletum*
gem. *Hypnum cupressiforme* & *Myosotis ramosissima*	59%	nvt	nvt	nvt	- (2)	nvt	57 (7)	nvt	3 (64)	RG *Hypnum cupressiforme [Cladonio-Koelerietalia]*
gem. *Taraxacum laevigatum* & *Galium verum*	55%	nvt	- (6)	nvt	- (6)	nvt	- (2)	- (2)	7 (110)	*Taraxaco-Galietum*
Silene nutans										
gem. *Syntrichia ruralis* & *Hypochaeris radicata*	6%	- (15)	- (10)	- (1)	nvt	**18 (22)**	8 (12)	- (36)	- (2)	*Sileno-Tortuletum corynephoretosum*
gem. *Cerastium arvense* & *Hypochaeris radicata* (var. *Polytr. juniperinum* & var. *Rhytidiadelphus squarrosus*)	1%	- (4)	- (15)	- (5)	- (13)	3 (30)	5 (97)	- (12)	- (80)	*Festuco-Galietum typicum*
gem. *Cerastium arvense* & *Hypochaeris radicata* (typische variant & variant *Polygala vulgaris*)	2%	- (16)	- (12)	- (2)	+ (2)	**33 (24)**	**14 (21)**	- (7)	- (5)	*Festuco-Galietum trifolietosum*
gem. *Phleum arenarium* & *Syntrichia ruralis*	-	- (2)	- (9)	- (3)	- (24)	- (14)	- (28)	?	6 (16)	*Phleo-Tortuletum*
gem. *Hypnum cupressiforme* & *Myosotis ramosissima*	5%	nvt	nvt	nvt	- (2)	nvt	- (7)	nvt	- (64)	RG *Hypnum cupressiforme [Cladonio-Koelerietalia]*
gem. *Taraxacum laevigatum* & *Galium verum*	18%	nvt	- (6)	nvt	- (6)	nvt	- (2)	- (2)	7 (110)	*Taraxaco-Galietum*

Figuur 28. Verspreiding van enkele duingraslandplanten met een zwaartepunt in de duinen rondom de Haringvlietmonding.

In rastereenheden van 0,25 km² zijn de vondsten weergegeven, die in het kader van dit onderzoek zijn gedaan.



Zuidwest-Nederland komt deze soort in de binnenduinen van Goeree lokaal vrij algemeen voor. Zij is hier grotendeels beperkt tot de noordwestzijde van de Middel- en Oostduinen. Wel zijn er enkele kleine populaties in de buitenduinen. Op Voorne komt een vrij omvangrijke populatie voor ten noorden van het Quackjeswater. Elders is de soort hier schaars. Op Schouwen bevinden zich enkele kleine populaties in het smalle duin tussen Renesse en Scharendijke. Elders op Schouwen en op Walcheren ontbreekt de soort. *Silene nutans* staat voor het kustgebied van de Noordzee te boek als een kalkminnende plant van humeuze bodems. In 'De Vegetatie van Nederland' wordt zij beschouwd als een kensoort van de kalkrijke droge duingraslanden (*Polygalo-Koelerion*).[231] Op Goeree komt *Silene nutans* echter ook voor in oppervlakkig ontkalkte graslanden van het *Festuco-Galietum*. In vergelijkbare vegetatietypen op Walcheren en Voorne ontbreekt deze soort. Opmerkelijk is, dat de presentie van *Silene nutans* ook in het kalkrijke *Taraxaco-Galietum* op Voorne geringer is dan in het *Festuco-Galietum* op Goeree.

Discussie

De hierboven besproken soorten hebben hun hoofdverspreiding op Goeree en ten dele ook op Voorne. Zij ontbreken grotendeels op andere eilanden, juist ook in gemeenschappen waarin zij op Goeree en Voorne wel aanwezig zijn. De verspreiding van deze soorten kan verklaard worden vanuit de ontwikkelingsgeschiedenis van de afzonderlijke populaties en de daarbij werkzame dispersiemechanismen. Waarschijnlijk vormen de in de Middeleeuwen ontstane kalkrijke binnenduinen van Goeree en Voorne het oudste kerngebied van deze soorten in Zuidwest-Nederland. Van hieruit hebben zij zich verspreid naar de jongere buitenduinen in deze gebieden. Het huidige verschil in voorkomen van *Koeleria macrantha* en *Silene nutans* tussen Voorne en Goeree hangt waarschijnlijk samen met de zeer verschillende ontwikkeling van de binnenduinlandschappen van Goeree en Voorne sinds het midden van de achttiende eeuw (zie hoofdstuk 15). Op Walcheren en Schouwen hebben de hier besproken soorten nooit grote populaties gehad. Enkele soorten hebben wel kans gezien zich hier lokaal te vestigen, maar deze lokale populaties zijn tot op heden nooit uitgegroeid tot een samenhangend netwerk van waaruit alle potentiële standplaatsen konden worden bevolkt.

Hierboven zijn vier voorbeelden besproken van soorten die een zwaartepunt hebben in de binnenduingebieden van de Rijn/Maasmonding. Diverse andere soorten hebben een vergelijkbaar verspreidingspatroon, zoals *Potentilla tabernaemontani, Carex caryophyllea, Knautia arvensis, Pimpinella saxifraga, Campanula rotundifolia* en *Sedum sexangulare*.[232] Deze soorten zijn niet beperkt tot de droge duingraslanden, maar komen ook voor in de overgang naar de vochtige schraallanden. Een aantal van hen komt of kwam ook voor op de zandige dijken, die het binnenduingebied aan de landzijde begrenzen.

231 Weeda *et al.* (1996).

232 Zie Mennema *et al.* (1985) en van der Meijden *et al.* (1989).

Zoom- en struweelplanten van kalkrijke bodem

Het *Polygonato-Lithospermetum* en het *Rhamno-Crataegetum* zijn twee kalkminnende associaties, die hun grootste verspreiding hebben in de Hollandse duinen en die op Goeree de zuidgrens van hun areaal bereiken (hoofdstuk 9). Enkele karakteristieke soorten van deze gemeenschappen komen nog wel in de duingebieden van Schouwen en Walcheren voor, maar vertonen daar een divergerend plantensociologisch gedrag, omdat de genoemde gemeenschappen hier uiteenvallen en de karakteristieke soorten verschillende standplaatsen gaan innemen. Zij hebben in deze gebieden ook een beperkte ruimtelijke verspreiding. Hieronder worden vijf soorten besproken waaraan deze fenomenen duidelijk waarneembaar zijn.

Rhamnus cathartica

In Nederland komt *Rhamnus cathartica* vooral voor in het Zuid-Limburg, het rivierengebied en de kalkrijke duinen. Over langere tijd bezien is deze soort langs de Nederlandse en Vlaamse kust duidelijk bezig met een opmars. Van de Vlaamse duinen zijn van *Rhamnus* geen meldingen bekend die dateren van vóór 1970. Thans komt zij hier op verschillende plaatsen voor.[233] Uit de Nederlandse duinstreek was *Rhamnus cathartica* vóór 1850 alleen bekend uit de omgeving van Den Haag en Wassenaar. Van Voorne wordt zij voor het eerst gemeld in 1874.[234] Waarschijnlijk ging het hier toen nog om een geïsoleerde vindplaats. Onderzoek naar de leeftijdsopbouw van houtige gewassen in de duinen van Voorne laat zien dat de oudste struiken van deze soort zich hier omstreeks 1930-1940 hebben gevestigd. Het merendeel van de omstreeks 1980 aanwezige struiken was toen niet ouder dan 30 jaar.[235] Iets dergelijks geldt waarschijnlijk ook voor de Springertduinen op Goeree.[236] Nu is *Rhamnus cathartica* in de duinen van Voorne en Goeree een algemene soort. Op Schouwen komt zij verspreid voor in duindoornstruwelen van de Meeuwenduinen en Verklikkerduinen. Het gaat hier steeds om relatief jonge exemplaren van maximaal enkele tientallen jaren oud. Op Walcheren is de soort uitgesproken zeldzaam. Zij komt op slechts enkele plaatsen voor en dan meestal nog in de vorm van kleine struikjes, in of dicht bij de zeereep. Tegelijkertijd doen zich in de duingebieden van Zuidwest-Nederland opmerkelijke verschillen voor in de standplaats van *Rhamnus cathartica*. Op Voorne en Goeree bereikt de soort haar optimum in de (oudere) meidoornstruwelen van het *Rhamno-Crataegetum*. Daarnaast vindt men jonge exemplaren ook in verschillende typen duindoornstruwelen. Op Schouwen en Walcheren komt de soort uitsluitend voor in duindoornstruwelen. Zij ontbreekt in de oudere meidoornstruwelen. De bovenste bodemlagen van deze struwelen zijn waarschijnlijk te kalkarm voor de vestiging van *Rhamnus* (hoofdstuk 9).

Polygonatum odoratum

Polygonatum odoratum is een plant met een continentale verspreiding, die langs de Noordzeekust grotendeels tot de Hollandse duinen beperkt is. In dit gebied lijkt de soort zich uit te breiden. Zo zijn er sinds 1950 diverse nieuwe vondsten gedaan in het gebied ten noorden van Castricum.[237] Ook in zuidelijke richting is er sprake van uitbreiding. De soort is in 1980 gevonden bij Cadzand en in 1992 ook in de duinen van de Vlaamse Westhoek, waar zij tot dan toe ontbrak.[238] Ook de hierna te bespreken vestigingen op Schouwen en Walcheren zijn waarschijnlijk onderdeel van deze expansie. In de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden komt *Polygonatum odoratum* alleen algemeen voor in de duinen van Voorne. Op Goeree komt de soort nu algemeen voor in de Springertduinen. Zij heeft zich hier waarschijnlijk pas in de loop van de twintigste eeuw gevestigd en in ieder geval sinds die tijd uitgebreid.[239] Buiten dit complex zijn er van Goeree slechts enkele geïsoleerde vindplaatsen bekend. Op Schouwen komt deze soort op een vijftal plekken voor. In ten minste vier van de vijf gevallen gaat het om geïsoleerde vindplaatsen van een of enkele clusters van planten, die elk op zich waarschijnlijk door vegetatieve voortplanting afstammen van één ouder. De soort ziet kennelijk geen kans zich na vestiging hier verder in het duinlandschap te verspreiden. Iets dergelijks is ook het geval op Walcheren. *Polygonatum odoratum* is hier eind jaren zeventig van de vorige eeuw gevonden nabij Vrouwenpolder. Deze vindplaats is thans overgroeid met een dicht struweel van *Rubus ulmifolius* en de soort is hier waarschijnlijk verdwenen. Op Voorne en Goeree komt ze voor in een breed spectrum van grasland-, zoom- en struweelvegetaties (*Taraxaco-Galietum, Polygonato-Lithospermetum* en *Rhamno-Crataegetum*). Deze vegetatietypen ontbreken grotendeels op Walcheren, Schouwen en op Goeree ook buiten de Springertduinen. *Polygonatum odoratum* ziet echter wel kans in deze gebieden afwijkende standplaatsen te koloniseren. In de meeste gevallen gaat het daarbij om pioniervegetaties behorende tot het *Phleo-Tortuletum* of de RG *Hypnum cupressiforme [Koelerio-Corynephoretea]*.

Lithospermum officinale

In Nederland komt *Lithospermum officinale* thans vrijwel uitsluitend voor in de duinen en op dijkhellingen in het zuidwestelijk zeekleigebied. In de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden is de soort algemeen op Voorne en in de Springertduinen op Goeree. In de duinen van Schouwen en Walcheren komt zij alleen lokaal voor. Op Voorne en Goeree bereikt ze haar optimum in de zoom- en struweelvegetaties van het *Polygonato-Lithospermetum* en het *Rhamno-Crataegetum*. Deze gemeenschappen ontbreken op Walcheren en Schouwen. Op Schouwen komt de soort voor in het licht dynamische duingedeelte van het Zeepe in een overgang van kalkrijke pioniervegetaties (*Phleo-Tortuletum*, RG *Hypnum cupressiforme*) naar duindoornstruwelen. Op Walcheren is de soort grotendeels beperkt tot sterk door de mens beïnvloede, jaarlijks gemaaide bermvegetaties langs een met puin verharde duinweg.

Inula conyzae

In Nederland komt *Inula conyzae* voor in Zuid-Limburg, op dijkhellingen in het zuidwestelijk zeekleigebied en in de duinen. In Vlaamse duinen komt de soort alleen voor in het gebied ten westen van de IJzermonding. In Zuidwest-Nederland is zij algemeen in de duinen van Voorne en lokaal op Goeree (vooral Springertduinen).

233 Van Landuyt *et al.* (2006); Van Rompaeij & Delvosalle (1979).

234 Weeda *et al.* (2005): 105-106. In voetnoot 94 wordt een vermelding aangehaald van Van Eeden (1874, 374), waarbij verwezen wordt naar 'De Eendenkooi', waar sprake zou zijn van spontaan voorkomen. Het gaat hier om een locatie in het binnenduingebied van de Heveringen, waar toen duingrasland werd ontgonnen tot cultuurland (voor meer details zie hoofdstuk 15).

235 Van der Maarel *et al.* (1985b).

236 Weevers (1940) bespreekt uitvoerig de verschillende typen duindoornstruwelen in dit gebied, maar maakt geen melding van het voorkomen van *Rhamnus*. Weevers (1921) noemt *Rhamnus* zelfs niet als soort voor de duinen van Goeree.

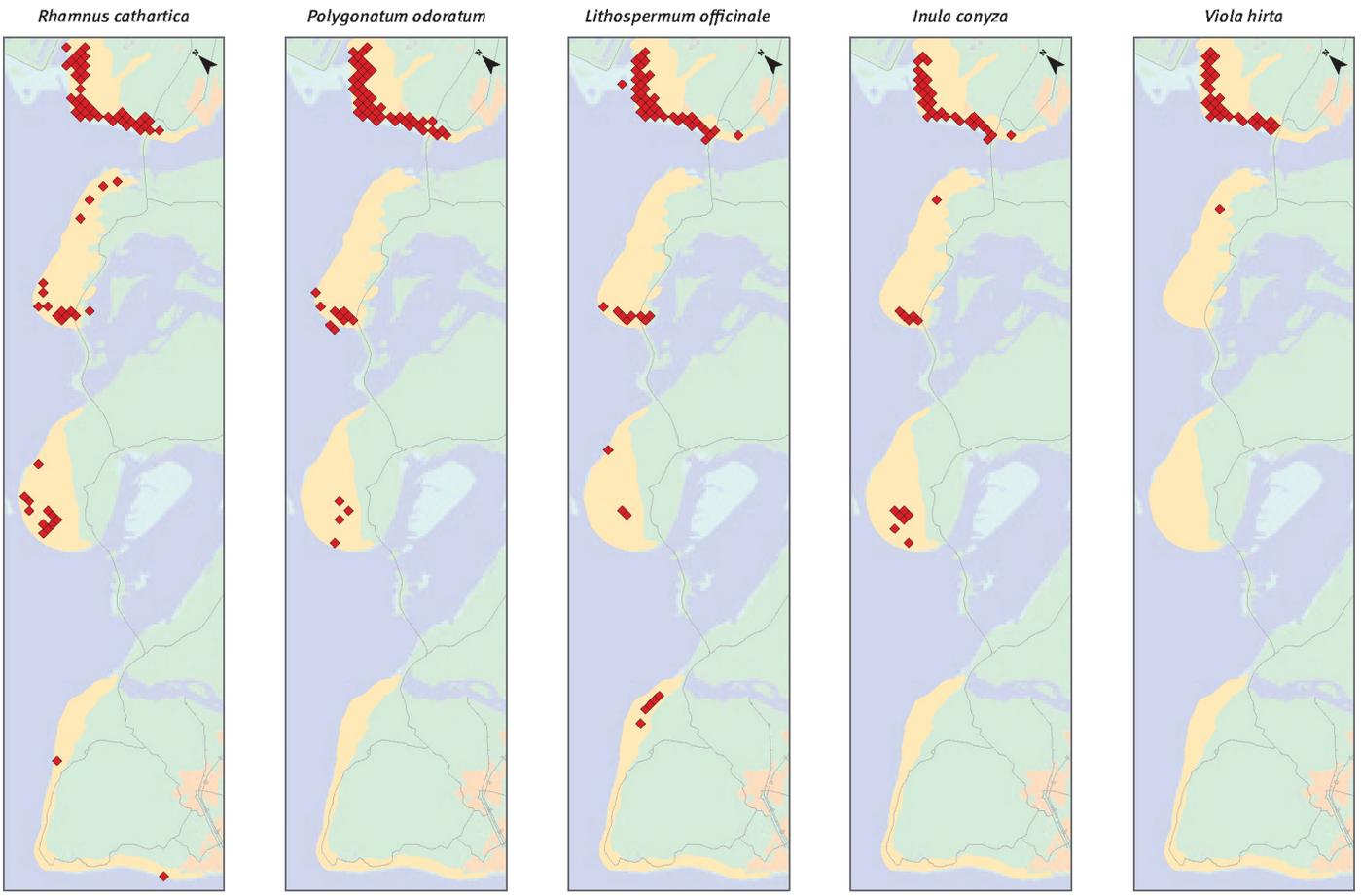
237 Mennema *et al.* (1985); Weeda (2001).

238 Mennema *et al.* (1985); Van Landuyt *et al.* (2006).

239 Weevers (1921) noemt *Polygonatum odoratum* van twee plaatsen op Goeree, maar niet van de Springertduinen: hok P2-68-23 (duinreep ter hoogte van de huidige Kwade Hoek) en Q2-17-22 (Westduinen). Op beide locaties komt de soort nu waarschijnlijk niet meer voor. Weevers (1940), 317 zegt dat de soort slechts op '*zeer enkele plaatsen in de duinen*' te vinden is en noemt daarbij een locatie in de Springertduinen (Q2-16-42). Juist in dit gebied komt de soort nu het meest voor.

Figuur 29. Verspreiding van enkele zoom- en struweelplanten van kalkrijke bodem.

In rastereenheden van 0,25 km² zijn de vondsten weergegeven, die in het kader van dit onderzoek zijn gedaan. De vindplaatsen in de Grevelingen zijn niet weergegeven.



Op Schouwen komt ze lokaal voor in het Zeepe. Op Walcheren ontbreekt zij. Op Voorne en in de Springertduinen van Goeree komt de soort voor in zoom- en struweelvegetaties van het *Polygonato-Lithospermetum* en het *Rhamno-Crataegetum*. De vindplaatsen buiten de Springertduinen op Goeree betreffen veelal sterk door de mens beïnvloede standplaatsen, zoals gemaaide bermen van duinpaden en -wegen. In het Zeepe op Schouwen komt zij vooral voor in open duingraslanden met een gebufferde toplaag en lage open kruipwilgstruwelen (*Polypodio-Salicetum*).

Viola hirta

In Nederland komt *Viola hirta* vooral voor in Zuid-Limburg, het oostelijk rivierengebied en de duinen. In het duingebied is deze soort beperkt tot het kalkrijke deel van de Hollandse duinen. In Vlaanderen komt zij alleen voor in de Westduinen bij de Franse grens. In de duinen van Zuidwest-Nederland is de soort alleen algemeen op Voorne. Van Goeree is zij bekend van een enkele plaats in de binnenduinen. Zij ontbreekt echter in de Springertduinen en andere delen van het reliëfrijke buitenduin. De soort komt op Voorne voor in een breed spectrum van grasland-, zoom- en struweelvegetaties van het *Taraxacum-Galietum, Polygonato-Lithospermetum* en het *Rhamno-Crataegetum*. Vegetaties van dit type komen gedeeltelijk ook buiten Voorne voor (vooral op Goeree), maar *Viola hirta* ontbreekt daar.

Discussie

De zoom- en struweelvegetaties van het *Polygonato-Lithospermetum* en *Rhamno-Crataegetum* bereiken in de duinen van Voorne en Goeree de zuidgrens van hun verspreidingsgebied. In meer zuidelijke gebieden wordt hun plaats ingenomen door struweelgemeenschappen die kenmerkend zijn van bodems met lagere kalkgehalten (hoofdstuk 9). De Springertduinen op Goeree vormen de meest zuidelijke voorpost van de uitgesproken kalkminnende gemeenschappen. *Viola hirta* ontbreekt echter in dit gebied. Alles wijst erop dat de hier besproken gemeenschappen en soorten de Springertduinen pas in de loop van de twintigste eeuw hebben gekoloniseerd. Het ontbreken van *Viola hirta* moet daarom waarschijnlijk worden toegeschreven aan de trage myrmecochore dispersie van deze soort.[240] Zij kwam in het begin van de vorige eeuw waarschijnlijk al wel op Goeree voor, maar was hier toen zeldzaam. Met haar geringe dispersiecapaciteit heeft deze soort de potentieel geschikte standplaatsen in de Springertduinen tot op heden waarschijnlijk nog niet kunnen bereiken.

De overige soorten van deze groep zijn in staat gebleken om op zijn minst lokaal ook de duinen van Schouwen en Walcheren te koloniseren. Voor deze soorten zijn brede zeearmen of andere barrières dus geen belemmering om nieuwe gebieden te bereiken. Deze kolonisatie heeft echter niet geleid tot het ontstaan van grote populatienetwerken op deze eilanden. *Rhamnus cathartica* en *Polygonatum odoratum* hebben zich op Schouwen gevestigd in jonge successiestadia, zoals de braamrijke vorm van het duindoorn-ligusterstruweel (*Hippophao-Ligustretum rubetosum vigorosi*, zie hoofdstuk 9). Deze komt tot ontwikkeling op standplaatsen met een geringe kalkrijkdom

240 Bouman *et al.* (2000); Pfeiffer (1998).

Tabel 14. Presentieverschillen van enkele soorten van ruigte-, struweel- en zoomvegetaties van kalkarme bodem.

Weergegeven is de presentie (%) per gemeenschap en per duingebied. Tussen haakjes het aantal gebruikte opnamen. Als een gemeenschap in een gebied niet aanwezig was, is dit aangegeven met nvt (niet van toepassing). Gemeenschappen en gebieden waarin een soort sterk is vertegenwoordigd, zijn vet gedrukt. Het opvallend ontbreken van soorten is aangegeven met een kleur.

naam regionale gemeenschappen	Walcheren	Schouwen	Goeree	Voorne	syntaxonomische positie
Teucrium scorodonia					
gem. *Carex arenaria* & *Dicranum scoparium*	**27 (23)**	- (82)	- (28)	- (3)	RG *Dicranum scoparium [Koelerio-Corynephoretea]*
gem. *Hippophae rhamnoides* & *Ligustrum vulgare* (var. *Rubus vigorosus*)	**40 (9)**	- (18)	- (7)	- (2)	*Hippophao-Ligustretum rubetosum vigorosi*
gem. *Crataegus monogyna* (inopsvariant)	**50 (12)**	- (12)	nvt	nvt	RG *Crataegus monogyna [Rhamno-Prunetea]*
gem. *Lonicera periclymenum* & *Rubus vigorosus*	**55 (29)**	- (11)	- (3)	nvt	RG *Rubus vigorosus [Lonicero-Rubion]*
Rubus elegantispinosus					
gem. *Hippophae rhamnoides* & *Ligustrum vulgare* (var. *Rubus vigorosus*)	**33 (9)**	- (18)	- (7)	- (2)	*Hippophao-Ligustretum rubetosum vigorosi*
gem. *Crataegus monogyna* (inopsvariant)	**25 (12)**	- (12)	nvt	nvt	RG *Crataegus monogyna [Rhamno-Prunetea]*
gem. *Lonicera periclymenum* & *Rubus vigorosus*	**34 (29)**	- (11)	- (3)	nvt	RG *Rubus vigorosus [Lonicero-Rubion]*
Rubus ulmifolius					
gem. *Hippophae rhamnoides* & *Sambucus nigra*	**17 (23)**	- (26)	- (17)	- (35)	*Sambuco-Hippophaetum*
gem. *Hippophae rhamnoides* & *Ligustrum vulgare* (var. *Rubus vigorosus*)	**55 (9)**	- (18)	**71 (7)**	- (2)	*Hippophao-Ligustretum rubetosum vigorosi*
gem. *Lonicera periclymenum* & *Rubus vigorosus*	**13 (29)**	- (11)	- (3)	nvt	RG *Rubus vigorosus [Lonicero-Rubion]*

en een snelle ontkalking van de bovenste bodemlagen. In de vegetatiesuccessie worden *Rhamnus* en andere kalkminnende soorten hier dus snel geconfronteerd met abiotische beperkingen. Dit verklaart waarom deze soorten zich op deze eilanden niet verder uitbreiden en zich niet kunnen vestigen in oudere successiestadia. Bij *Polygonatum odoratum* spelen mogelijk ook factoren uit de bloembiologie een rol. *Polygonatum odoratum* is zelfincompatibel en geïsoleerde klonen zijn dus waarschijnlijk niet in staat tot generatieve reproductie.[241] Ontwikkeling van grotere populaties is bij deze soort waarschijnlijk alleen mogelijk als meerdere vestigingen min of meer tegelijkertijd en dicht bij elkaar plaatsvinden.

Inula conyzae en *Lithospermum officinale* komen in de duinen van Walcheren, Schouwen en Goeree (buiten de Springertduinen) verspreid op enkele plaatsen voor. Zij zijn daarbij voor een deel afhankelijk van sterk door de mens beïnvloede standplaatsen, zoals gemaaide bermen. De meest natuurlijke standplaatsen zijn die in het Zeepe op Schouwen, waar verstuiving van zand zorgt voor overgangen tussen goed gebufferde pioniervegetaties, duingraslanden en open struwelen. Zonder deze dynamiek zouden deze soorten hier niet kunnen overleven.

Ruigte, zoom- en struweelplanten van kalkarme bodem

Teucrium scorodonia

Het centrum van het areaal van *Teucrium scorodonia* ligt in West-Europa. De soort is zowel in Nederland als Vlaanderen algemeen en komt hier vooral voor op de hoger gelegen kalkarme gronden. In de Hollandse duinen is zij vrij algemeen, maar in Vlaanderen komt zij op slechts enkele plaatsen in de duinen voor. In Zuidwest-Nederland is *Teucrium scorodonia* algemeen in de duinen van Walcheren. Deze situatie bestond al vóór 1950. Zij is hier aanwezig in een breed spectrum van vegetaties op kalkarme bodem. Behalve in de voor deze studie onderzochte grasland-, zoom- en struweelvegetaties (zie tabel 14) is zij hier ook vrij algemeen in lichte bossen op kalkarme bodem. Op Goeree is de soort nooit gevonden. Op Schouwen en Voorne is zij pas ná 1950 voor het eerst aangetroffen.[242] Van Schouwen zijn op dit moment slechts een beperkt aantal vindplaatsen bekend, waar steeds slechts een of enkele individuen voorkomen. Ook op Voorne gaat het om kleine populaties. Zowel op Voorne als op Schouwen bevinden deze jonge vindplaatsen zich in of nabij bosaanplantingen uit de twintigste eeuw.

Rubus elegantispinosus

Rubus elegantispinosus is een braamsoort die haar hoofdverspreiding heeft in West-Duitsland en het oostelijk deel van Nederland en België.[243] De soort komt ook voor in Groot-Brittannië en is daar '*evidently of horticultural origin and naturalized in woods and established on railway banks and by road sides, especially in suburban areas*'.[244] Ook in Nederland zijn er aanwijzingen dat de soort door menselijk handelen (verplaatsing met pootgoed) is verspreid naar plekken waar zij oorspronkelijk niet voorkwam.[245] In de duinen van Zuidwest-Nederland komt ze alleen op Walcheren voor. Zij is hier in de noordelijke duinen een algemene verschijning, in zowel pioniervegetaties op noordhellingen als in oudere struwelen. Ook op de buitenplaatsen in de binnenduinrand komt zij plaatselijk algemeen voor langs paden en op open plekken in het bos. In het polderland ontbreekt zij. In de literatuur wordt deze soort geplaatst in de braamstruwelen van voedselrijke, zwakzure en neutrale, vaak kalkhoudende leemgronden.[246] De standplaatsen in de duinen van Walcheren wijken hiervan af door hun uitgesproken zandige karak-

241 Guitián *et al.* (2004). Op ten minste één plaats op Schouwen is vruchtzetting waargenomen. Op deze plaats zijn op enkele tientallen meters van elkaar verschillende planten aanwezig. Mogelijk gaat het hier niet om een kloon, maar om twee of meer genetische verschillende planten.

242 Van der Meijden (1989): 158.

243 Weber (1995, 1985).

244 Edees & Newton (1988).

245 Haveman *et al.* (1999a): 137.

246 Haveman *et al.* (1999a): 136-137; Weber (1995); Haveman & Van Haperen (2008).

ter. Ook zijn veel standplaatsen van *Rubus elegantispinosus* in de duinen van Walcheren onder invloed van humusontwikkeling en ontkalking oppervlakkig sterk verzuurd (zie hoofdstuk 9).

Rubus ulmifolius

Rubus ulmifolius is een braamsoort met een westelijk mediterraan-atlantische verspreiding, die in Nederland de noordoostgrens van haar areaal bereikt.[247] In ons land komt zij alleen voor in Zuid-Limburg en in de duinen en het zeekleigebied van Zuidwest-Nederland.[248] In de duinen heeft zij hier een opmerkelijk onregelmatige verspreiding. In de duinen van Walcheren en Goeree is zij algemeen, maar zij ontbreekt vrijwel geheel in de duinen van Voorne. Ook in de duinen van Schouwen is zij weinig aanwezig. Verspreid komen een aantal kleine struwelen van deze soort voor, maar zij is hier nergens zo prominent aanwezig als op Walcheren en Goeree. In de afgesloten zeearmen van het Veerse Meer en de Grevelingen heeft *Rubus ulmifolius* zich op een groot aantal plaatsen weten te vestigen en zij speelt hier nu een belangrijke rol in de struweelontwikkeling. Deze onregelmatige verspreiding kan niet goed vanuit abiotische milieufactoren verklaard worden. In de duinen van Walcheren komt *Rubus ulmifolius* in een breed spectrum van gemeenschappen voor. We vinden haar daar zowel in oppervlakkig ontkalkte pioniergemeenschappen op noordhellingen als in oudere duindoorn- en meidoornstruwelen. Hoewel zij in de literatuur genoemd wordt als een min of meer basofiele soort,[249] komt zij in de duinen van Zuidwest-Nederland juist ook op minder kalkrijke of oppervlakkig ontkalkte standplaatsen voor. Vanuit deze optiek is het grotendeels ontbreken van *Rubus ulmifolius* in de kalkarmere en oppervlakkig ontkalkte struweel- en zoomvegetaties op Schouwen opmerkelijk (zie tabel 14).

Discussie

De hierboven gepresenteerde voorbeelden laten zien hoe ook soorten van kalkarme bodems in verschillende duingebieden in dezelfde vegetatietypen een totaal verschillende presentie te zien kunnen geven. Vooral het verschil tussen Walcheren en Schouwen is in dit opzicht opvallend, omdat juist deze eilanden vrij grote overeenkomst vertonen waar het gaat om de struweelgemeenschappen van ontkalkte bodems (hoofdstuk 9, tabel 11). De opvallende presentieverschillen in tabel 14 kunnen niet worden toegeschreven aan verschillen in milieuomstandigheden tussen beide eilanden en de vraag is welke andere factoren hier een rol spelen. Waarschijnlijk heeft de mens een belangrijk aandeel gehad in de verspreiding van ten minste enkele van de hier besproken soorten. Daarbij moeten we denken aan de bewuste of onbewuste introductie van levende planten, plantendelen (bijvoorbeeld wortels) of zaden met pootgoed. Het meest aannemelijk is dit voor *Rubus elegantispinosus*. Zowel in Engeland als in Nederland zijn er aanwijzingen dat de mens een rol heeft gespeeld bij de actuele verspreiding van deze soort. Waarschijnlijk is dit ook op Walcheren het geval. Deze soort komt hier in de binnenduinrand op diverse buitenplaatsen voor en zij kan hier zeer goed aangevoerd zijn met bosplantsoen. Ook een aanvoer met plantmateriaal in de fase van de duinbebossing (1925-1940, zie paragraaf 15.3) is mogelijk. Vanuit dergelijke locaties kan de soort zich vervolgens over het duingebied verspreid hebben. Gezien het huidige voorkomen moet deze introductie al geruime tijd geleden hebben plaatsgevonden, bijvoorbeeld in de eerste decennia van de twintigste eeuw, maar mogelijk nog eerder. Een dergelijke vroege introductie verklaart niet alleen de huidige brede verspreiding van de soort in het duingebied, maar ook het voorkomen op oppervlakkig sterk verzuurde bodems. Elders in Nederland en Europa heeft *Rubus elegantispinosus* een duidelijke voorkeur voor neutrale of zwakzure standplaatsen. Bij een vroege kolonisatie van het Walcherse duinlandschap kon de soort zich vestigen op standplaatsen die als gevolg van de dynamische duingesteldheid toen waarschijnlijk minder verzuurd waren dan tegenwoordig. In dit verband zou het interessant zijn om na te gaan of er in het huidige duinlandschap van Walcheren nog nieuwe vestigingen van deze soort plaatsvinden.

Ook het voorkomen van *Teucrium scorodonia* op Schouwen en Voorne hangt waarschijnlijk samen met introductie door de mens. Het feit dat deze soort pas ná 1950 voor het eerst op deze eilanden is gevonden en daar thans nog steeds beperkt is tot enkele locaties in of nabij aangeplante bossen wijst in deze richting, maar feitelijke bewijzen hiervoor ontbreken. Het is goed mogelijk dat een dergelijke introductie - veel langer geleden - ook op Walcheren plaats vond. Vanaf de Middeleeuwen zijn hier honderden hectaren bos aangeplant, waarvoor het plantmateriaal is betrokken uit verschillende delen van Vlaanderen, Brabant en Holland (zie paragraaf 13.2 en 15.3). Het is zeer wel mogelijk dat via een van deze wegen *Teucrium scorodonia* oorspronkelijk in de (binnen)duinen van Walcheren is ingevoerd, maar ook hiervoor ontbreken feitelijke bewijzen. Introductie door de mens kan de aanwezigheid van deze soorten op voornoemde eilanden verklaren, maar biedt niet direct een verklaring voor de opvallende presentieverschillen van deze soorten tussen vooral Schouwen en Walcheren (tabel 14).

Voor een goed begrip van deze verschillen moeten we een onderscheid maken tussen de soorten die hun hoofdverspreiding hebben in een kalkarme omgeving (*Teucrium scorodonia*) en soorten die vooral voorkomen in een meer gebufferde omgeving (*Rubus elegantispinosus* en *Rubus ulmifolius). Teucrium scorodonia* komt al geruime tijd algemeen voor in de kalkarme binnenduinrand van Walcheren. Het is dus niet verrassend dat deze soort dit duingebied snel wist te koloniseren toen het open duinlandschap begon te veranderen en zich hier in het midden van de twintigste eeuw meer geschikte standplaatsen ontwikkelden voor zoom- en struweelvegetaties van kalkarme bodem. Op Schouwen en Voorne was de uitgangssituatie anders. De soort heeft zich hier waarschijnlijk pas in de vorige eeuw gevestigd. Er was dus nog geen sprake van grote populaties toen zich zomen en struwelen begonnen te ontwikkelen. Dit verschil in uitgangssituatie heeft waarschijnlijk consequenties voor de dispersie en kolonisatie van deze soort. Hierbij speelt mogelijk ook de bloembiologie van *Teucrium scorodonia* een rol. Deze soort is waarschijnlijk verminderd fertiel bij zelfbestuiving.[250] In dergelijke situaties kunnen meerdere introducties dicht bij elkaar nodig zijn om tot succesvolle vestiging van een populatie te komen. De situatie van *Teucrium scorodonia* op Schouwen zou daarmee vergelijkbaar zijn met die van *Polygonatum odoratum*.

Bij de ruimtelijke verspreiding van *Rubus ulmifolius* is waarschijnlijk de beschikbaarheid van nutriënten van belang. Deze soort bereikt haar grootste vitaliteit in relatief voedselrijke omstan-

247 Weber (1995): 368-370.

248 Van de Beek (1979).

249 Edees & Newton (1988): 122; Weber (1985): 219.

250 Hutchinson (1968) vermeldt een zaadzetting van slechts 40% bij experimentele zelfbestuiving tegen 100% bij kruisbestuiving in natuurlijk omstandigheden.

digheden op bijvoorbeeld kleibodems of leem- en lutumhoudende strandvlakten. Het voorkomen op de nutriëntrijke standplaatsen van het *Sambuco-Hippophaetum* op de drooggevallen gronden in de Grevelingen sluit hierbij aan. Op goed gebufferde kalkrijke zandige bodems heeft zij waarschijnlijk een tekort aan nutriënten, omdat fosfaat hier wordt geïmmobiliseerd. Zodra de ontkalking inzet lost calciumfosfaat op en kan fosfaat beschikbaar komen, waardoor de omstandigheden voor deze soort gunstiger worden.[251] Dit mechanisme verklaart de aanwezigheid van deze braamsoort op oppervlakkig ontkalkende standplaatsen en het ontbreken in kalkrijke duinen. De relatieve zeldzaamheid van *Rubus ulmifolius* op Schouwen moet echter een andere oorzaak hebben, omdat in dit gebied struwelen van ontkalkende bodem algemeen voorkomen (zie tabel 11). Deze situatie is vergelijkbaar met Walcheren, waar *Rubus ulmifolius* wel veel voorkomt. Waarschijnlijk spelen hierbij verschillen in landschapsopbouw en populatieontwikkeling tussen beide eilanden een rol. In de duinen van Oranjezon op Walcheren kwamen de eerste struwelen met *Rubus ulmifolius* tot ontwikkeling in de grote voormalige strandvlakten die in de loop van de negentiende eeuw van de zee zijn afgesneden en die in de twintigste eeuw sterk zijn verdroogd door waterwinning. Vooral in de tweede helft van de twintigste eeuw zijn deze valleien geheel dichtgegroeid met braamstruwelen. Vanuit deze grote populaties zijn vervolgens de drogere duinen gekoloniseerd. Op Schouwen kwamen dergelijke grote valleien echter niet voor of hadden een ander karakter. *Rubus ulmifolius* heeft hier in de vorige eeuw dus geen grote populaties kunnen vestigen. Deze soort is hier daardoor veel minder aanwezig in de 'regionale zaadregen', waardoor kolonisatie van ontkalkende struweelstandplaatsen hier niet of nauwelijks plaatsvindt.

Mesotrofe grasland- en moerasplanten op Schouwen en Goeree

De binnenduinen van Schouwen en Goeree worden gekenmerkt door soortenrijke schraallandgemeenschappen van zwakzure bodem. Plantensociologisch behoren de schraallandvegetaties van beide binnenduingebieden tot dezelfde reeks (hoofdstuk 7). Op soortniveau doen zich echter wel verschillen voor, waarbij een aantal grasland- en moerasplanten op Goeree ontbreken (tabel 15). Waarschijnlijk moeten aan deze lijst nog enkele soorten worden toegevoegd (bijvoorbeeld *Stellaria palustris* en *Calamagrostis canescens*). Voor deze soorten ontbreken echter de kwantitatieve gegevens om deze veronderstelling te onderbouwen.

Discussie

De soorten die in de duinen van Goeree ontbreken of ondervertegenwoordigd zijn, hebben alle affiniteit met het *Junco-Molinion* en *Calthion*. Het gaat hier om natte, voedselarme of matig voedselrijke graslanden, die zich het best ontwikkelen bij een hooilandbeheer. De meeste soorten hebben een brede ecologische amplitude en stellen geen zeer specifieke standplaatseisen. Dit maakt aannemelijk dat deze soorten in de schraallanden op Goeree niet ontbreken vanwege de afwezigheid van de vereiste abiotische condities. Waarschijnlijk spelen verschillen in het grondgebruik een rol. De Oost-, West- en Middelduinen op Goeree zijn vanaf de Middeleeuwen aanvankelijk gebruikt als konijnenwaranden en later tot in het midden van de vorige eeuw intensief begraasd door rundvee. Hooilandbeheer kwam in deze natuurgebieden niet of nauwelijks voor. De binnenduingraslanden van Schouwen zijn in een cultuurlandschap ontstaan, waar hooiland waarschijnlijk veel meer voorkwam (zie verder hoofdstuk 13 en 15). Dit verschil in grondgebruik is van belang voor de verklaring van de presentieverschillen in tabel 15. Als gevolg van het intensieve begrazing door konijnen en later runderen hebben soorten die afhankelijk zijn van een hooilandbeheer of ruigte waarschijnlijk geen kans gezien op Goeree in Oost-, West- en Middelduinen een goed populatienetwerk op te bouwen of in stand te houden.

Duinvalleiplanten met een schijnbaar brede ecologische amplitude

Schoenus nigricans

Schoenus nigricans is een soort van kalkmoerassen en vochtige duinvalleien en heeft haar hoofdverspreiding in West- en Zuid-Europa. Hoewel zij in Nederland en Vlaanderen altijd zeldzaam is geweest, kwam zij hier langs de kust oorspronkelijk op een groot aantal plaatsen voor. Onder invloed van verdroging van de duinen is zij in de tweede helft van de vorige eeuw sterk achteruitgegaan.[252] Gebleken is dat grote oude pollen van deze soort decennialang kunnen overleven, zonder dat zich jonge planten ontwikkelen. Als in dergelijke situaties oude duinvalleien geplagd worden, kan verjonging optreden. *Schoenus nigricans* heeft echter veel minder dan andere soorten geprofiteerd van het herstel van duinvallei-milieus dat in de laatste twee decennia heeft plaatsgehad. In Zuidwest-Nederland kwam *Schoenus* oorspronkelijk in de duingebieden van alle eilanden voor, maar op Walcheren en Schouwen was de soort waarschijnlijk al vóór 1950 verdwenen.[253] Ook op Voorne en Goeree is zij sterk afgenomen. Op Voorne resteert een beperkt aantal kleine populaties. Deze populaties bestaan hoofdzakelijk uit grote oude pollen. Ook op Goeree komen dergelijke oude populaties voor, maar hier heeft de soort zich in het laatste decennium van de vorige eeuw opnieuw gevestigd en uitgebreid in de toen geplagde Meinderswaalvallei. In het begin van de jaren negentig van de vorige eeuw heeft *Schoenus* zich ook gevestigd op de in 1971 drooggevallen Stampersplaat (Grevelingen). Zij komt hier voor op twee dicht bijeen gelegen plaatsen, waar de nieuw gevestigde pollen zaden produceren die ook weer kiemen. Er heeft zich tot op heden echter geen uitbreiding voorgedaan naar andere plekken of naar andere eilanden in dit gebied, hoewel hier wel standplaatsen aanwezig zijn die geschikt lijken.

Carex trinervis

Carex trinervis is een soort met een klein langgerekt areaal in het kustgebied van West-Europa, dat loopt van Portugal tot het noorden van Denemarken.[254] In Nederland en Vlaanderen is de soort in het kustgebied niet zeldzaam. In het binnenland ontbreekt zij vrijwel geheel. Opmerkelijk daarbij zijn enkele historische vondsten op stuifzanden, onder andere in Drenthe.[255] *Carex trinervis* vormt bastaarden met zijn nauwe verwant *Carex nigra*, die weer kunnen terugkruisen met de ouders. Hierdoor ontstaan bastaardzwermen (*Carex x timmiana*), waarvan *Carex trinervis* soms lastig

251 Kooijman *et al.* (2005).

252 Van Landuyt *et al.* (2006); Mennema *et al.* (1985).

253 Mennema *et al.* (1985); Roelofs & Van Tol (1975): bijlage 4 -I, opname 112. De laatste auteurs maken melding van het voorkomen van *Schoenus nigricans* in een van de oostelijke valleien van het duingebied Oranjezon. Deze valleien werden tot in de jaren twintig van de vorige eeuw nog gedomineerd door kruipwilgstruweel. *Schoenus* kan hier als relict nog lang hebben standgehouden. Ondanks intensief zoeken is zij hier recent echter niet teruggevonden.

254 Dupont (1962); Foley (2005).

255 Barkman (1963); Ten Klooster (1972).

Tabel 15. Presentieverschillen van enkele vochtminnende grasland- en ruigteplanten in plantengemeenschappen op Schouwen en Goeree.

Weergegeven is de presentie (%) per gemeenschap en per duingebied. Tussen haakjes het aantal gebruikte opnamen.

regionale gemeenschap	Schouwen	Goeree	syntaxonomische positie
Molinia caerulea			
gem. *Littorella uniflora* & *Samolus valerandi*	17% (17)	- (6)	*Samolo-Littorelletum*
gem. *Centunculus minimus* & *Carex oederi*	64% (51)	- (11)	*Cicendietum filiformis*
gem. *Eleocharis palustris* & *Mentha aquatica*	10% (38)	- (23)	RG *Eleocharis palustris [Phragmtetea/Parvocaricetea]*
gem. *Epipactis palustris* & *Mentha aquatica*	11% (17)	- (18)	*Junco-Schoenetum nigricantis*
gem. *Juncus conglomeratus* & *Carex panicea*	73% (49)	- (14)	RG *Carex panicea en Succisa pratensis [Junco-Molinion]*
gem. *Danthonia decumbens* & *Prunella vulgaris*	19% (16)	- (42)	*Botrychio-Polygaletum parnassietosum*
gem. *Danthonia decumbens* & *Luzula campestris*	50% (4)	- (40)	*Botrychio-Polygaletum hypnetosum*
gem. *Danthonia decumbens* & *Carex trinervis*	10% (59)	- (14)	RG *Danthonia decumbens & Carex trinervis [Nardetea]*
Succisa pratensis			
gem. *Juncus conglomeratus* & *Carex panicea*	39% (49)	- (14)	RG *Carex panicea en Succisa pratensis [Junco-Molinion]*
gem. *Danthonia decumbens* & *Prunella vulgaris*	47% (15)	- (56)	*Botrychio-Polygaletum parnassietosum*
gem. *Danthonia decumbens* & *Luzula campestris*	13% (16)	- (42)	*Botrychio-Polygaletum hypnetosum*
gem. *Danthonia decumbens* & *Carex trinervis*	5% (59)	- (14)	RG *Danthonia decumbens & Carex trinervis [Nardetea]*
Silene flos-cuculi			
gem. *Centunculus minimus* & *Carex oederi*	2% (51)	- (11)	*Cicendietum filiformis*
Gem. *Carex disticha* & *Phragmites australis*	4% (24)	- (13)	RG *Juncus subnodulosus [Phragmitetalia]*
gem. *Epipactis palustris* & *Mentha aquatica*	6% (17)	- (18)	*Junco-Schoenetum nigricantis*
gem. *Rhinanthus angustifolius* & *Anacamptis morio*	52% (23)	- (6)	*Rhinantho-Orchietum morionis*
gem. *Juncus conglomeratus* & *Carex panicea*	27% (49)	- (14)	RG *Carex panicea en Succisa pratensis [Junco-Molinion]*
gem. *Danthonia decumbens* & *Prunella vulgaris*	6% (16)	- (42)	*Botrychio-Polygaletum parnassietosum*
gem. *Danthonia decumbens* & *Luzula campestris*	8% (13)	- (40)	*Botrychio-Polygaletum hypnetosum*
Lythrum salicaria			
gem. *Littorella uniflora* & *Samolus valerandi*	17% (17)	- (6)	*Samolo-Littorelletum*
gem. *Centunculus minimus* & *Carex oederi*	27% (51)	- (11)	*Cicendietum filiformis*
gem. *Eleocharis palustris* & *Mentha aquatica*	28% (38)	- (23)	RG *Eleocharis palustris [Phragmtetea/Parvocaricetea]*
Gem. *Carex disticha* & *Phragmites australis*	20% (24)	- (13)	RG *Juncus subnodulosus [Phragmitetalia]*
gem. *Epipactis palustris* & *Mentha aquatica*	29% (17)	- (18)	*Junco-Schoenetum nigricantis*
gem. *Juncus conglomeratus* & *Carex panicea*	24% (49)	- (14)	RG *Carex panicea en Succisa pratensis [J.-Molinion]*
gem. *Danthonia decumbens* & *Prunella vulgaris*	7% (15)	- (56	*Botrychio-Polygaletum parnassietosum*
Lysimachia vulgaris			
gem. *Littorella uniflora* & *Samolus valerandi*	11% (17)	- (6)	*Samolo-Littorelletum*
gem. *Centunculus minimus* & *Carex oederi*	9% (51)	- (11)	*Cicendietum filiformis*
gem. *Eleocharis palustris* & *Mentha aquatica*	13% (38)	- (23)	RG *Eleocharis palustris [Phragmtetea/Parvocaricetea]*
gem. *Carex disticha* & *Phragmites australis*	25% (24)	- (13)	RG *Juncus subnodulosus [Phragmitetalia]*
gem. *Epipactis palustris* & *Mentha aquatica*	29% (17)	- (18)	*Junco-Schoenetum nigricantis*
gem. *Rhinanthus angustifolius* & *Anacamptis morio*	4% (23)	- (6)	*Rhinantho-Orchietum morionis*
gem. *Juncus conglomeratus* & *Carex panicea*	12% (49)	- (14)	RG *Carex panicea en Succisa pratensis [Junco-Molinion]*

te onderscheiden is.[256] In de duinen van Zuidwest-Nederland is *Carex trinervis* niet zeldzaam; zij komt in alle duingebieden op zijn minst lokaal voor. In natte omstandigheden is zij vaak samen aanwezig met *Carex x timmiana* en in drogere omstandigheden meestal alleen. De andere ouder van de bastaard, *Carex nigra*, komt lokaal voor in vochtige omstandigheden.[257] Op de drooggevallen gronden in de Grevelingen en het Veerse Meer ontbreken tot op heden beide soorten en hun bastaard. *Carex trinervis* wordt algemeen beschouwd als een soort die haar optimum bereikt in natte of vochtige kalkrijke duinvalleien.[258] Als volwassen plant heeft de soort echter een aanzienlijk bredere ecologische amplitude. In Zuidwest-Nederland is zij ook algemeen in verschillende typen vochtig schraalland. In hogere, relatief droge en soms zelfs uitgesproken zure schraallandzones bereikt zij hier zelfs de hoogste pre-

256 Zie o.a. Westhoff & Van Oosten (1991): 122; Schiffe (1997) en Foley (2005). In afwijking van de vermeldingen in sommige Nederlandse flora's worden zowel *Carex trinervis* als *Carex x timmiana* gekenmerkt door huidmondjes op de boven- én onderzijde van het blad. Na enige oefening is *Carex trinervis* echter goed te herkennen. De soort onderscheidt zich van de bastaard door een enigszins sikkelvormige habitus en lichte grijze bladeren, terwijl *Carex x timmiana* meestal een rechte groeiwijze heeft en iets donkerder getinte bladeren. *Carex trinervis* heeft spoelvormige aartjes die in de vruchttijd geheel gevuld zijn met rijpe vruchten. Bij *Carex x timmiana* zijn de aartjes in de vruchttijd vaak geheel of gedeeltelijk loos. Met een sterke loep (20-maal vergroting) zijn bij *C. trinervis* op de onderzijde van het blad regelmatige gesloten rijen van witte puntjes (huidmondjes) zichtbaar. Bij *Carex x timmiana* zitten in deze rijtjes altijd onderbrekingen, met name op de onderste bladhelft. Soms ontbreken de huidmondjes grotendeels. Er zijn dan slechts enkele onderbroken rijen stipjes te zien. De bladbasis is dan vaak iets geel aangelopen. *Carex nigra* is meer grasgroen en heeft geen huidmondjes op de onderzijde van het blad.

257 De bastaard *Carex x timmiana* is in staat vruchten te produceren, zij het minder dan de *C. trinervis* en *C. nigra*. Het is daarom aannemelijk, dat zij zich generatief voortplant. Lokaal komen populaties voor op plaatsen, waar *Carex nigra* ontbreekt en waarvan het niet aannemelijk is dat de kruising ter plekke heeft plaatsgevonden.

258 zie bijvoorbeeld Westhoff & Den Held (1969), Westhoff *et al.* (1995b).

sentie (hoofdstuk 7, bijlage 2b). Iets dergelijks is ook waargenomen in Vlaanderen en Noord-Frankrijk.[259] Het voorkomen op stuifzanden in Noord-Nederland (zie boven) sluit hierbij aan. Gezien deze brede amplitude is het opmerkelijk dat *Carex trinervis* ontbreekt op de drooggevallen gronden in de Grevelingen en het Veerse Meer, omdat juist hier de overgang van vochtige mesoserie naar drogere graslanden goed ontwikkeld is (hoofdstuk 7).

Discussie

Schoenus nigricans en *Carex trinervis* zijn twee weinig algemene soorten, die veel overeenkomsten vertonen in hun ecologisch gedrag. Beide soorten staan te boek als karakteristieke duinvalleiplanten, maar blijken als volwassen plant ook in drogere omstandigheden voor te komen. In het geval van *Schoenus nigricans* is uit onderzoek bekend dat deze soort hoge eisen stelt aan de kiemingsomstandigheden.[260] Als zij zich eenmaal gevestigd heeft kan de soort zich vele decennia handhaven, ook als de milieuomstandigheden zich wijzigen. Het aantal potentiële plaatsen waar de soort zich door kieming kan vestigen is echter veel kleiner dan men uit het voorkomen van de volwassen planten zou afleiden. Mogelijk is iets dergelijks ook bij *Carex trinervis* aan de orde. Vestiging van deze soort op nieuwe locaties is vooral waargenomen in pioniersituaties, zoals duinvalleien. Het is zeer wel denkbaar dat de soort zich van hier met haar lange wortelstelsel vegetatief verspreidt naar drogere standplaatsen. Merkwaardigerwijs is de levenscyclus van deze plantengeografisch interessante soort nog nauwelijks onderzocht. Er zal eerst meer onderzoek moeten worden verricht alvorens het voorkomen in relatief droge en zure schraallandhabitats kan worden verklaard.

Bij de onregelmatige verspreiding van *Schoenus nigricans* speelt, - naast de kiemingsbiologie - waarschijnlijk ook de factor dispersie een belangrijke rol. Deze dispersie vindt vooral plaats door wind en water. De aan oude planten vastzittende zaden en mogelijk ook delen van aartjes kunnen bij overspoeling door water worden losgerukt en vervolgens over kortere of langere afstand worden verplaatst.[261] Op strandvlakten, die incidenteel nog door de zee overstroomd worden, kan hierbij sprake zijn van een transport over afstanden van vele tientallen tot honderden meters. In geïsoleerd gelegen duinplassen zal het doorgaans gaan om kleinere afstanden. Als *Schoenus* algemeen voorkomt, kunnen zaden zo gemakkelijk naar geschikte standplaatsen worden getransporteerd. In de duinvalleihabitats van de Grevelingen en op geïsoleerde gelegen plaatsen, waar duinvalleimilieus door plaggen zijn hersteld, doen dergelijke verspreidingsmogelijkheden zich alleen voor als er oudere *Schoenus*-planten in de directe omgeving aanwezig zijn. Is dat niet het geval, dan is de soort voor zijn verspreiding over grotere afstand aangewezen op vogels of mensen. Het zal hierbij meestal gaan om slechts een of enkele zaden per gebeurtenis en kritische factoren in de kiemingsbiologie kunnen dan de vestiging van de soort al snel beperken. De fixatie van het duingebied en de realisatie van de Deltawerken heeft natuurlijke overstromingen van duinvalleien en strandvlakten sterk verminderd. Hierdoor wordt de dispersie van *Schoenus nigricans* thans met veel meer beperkingen geconfronteerd dan vijftig jaar geleden. Het ontbreken van *Schoenus* op veel potentieel geschikte plaatsen in Zuidwest-Nederland kan dan ook verklaard worden uit een interactie tussen de kiemingsbiologie van de soort en de onderbroken dispersie.

Wellicht spelen onderbroken dispersiemechanismen in combinatie met kiemingsfactoren ook een rol bij het ontbreken van *Carex trinervis* in de afgesloten Deltawateren. Hierover zijn pas met meer zekerheid uitspraken te doen als onderzoek is gedaan naar de populatie- en voortplantingsbiologie van deze soort.

10.4 De populatienetwerken van *Briza media en Anacamptis morio*

Anton M.M. van Haperen, Annelies Z. Pustjens, Hans Peter Koelewijn & Janny L. Peters [262]

Inleiding

De volgende paragrafen gaan over de vraag wat de invloed is van de fragmentatie van het duin- en kustlandschap van Zuidwest-Nederland op het populatienetwerk van *Briza media* en *Anacamptis morio,* twee zeldzame plantensoorten van de vochtige schraallanden. Deze soorten hebben een vergelijkbare standplaats en komen vaak samen voor, maar zij verschillen sterk in leefwijze en voortplantingstrategie. *Briza media* is een kruisbestuivende grassoort met relatief grote, stevig in kafjes verpakte zaden die voor hun verspreiding over grotere afstand waarschijnlijk van mensen of dieren afhankelijk zijn. *Anacamptis morio* is een orchideeënsoort die zichzelf kan bestuiven. Zij heeft stoffijn zaad en is als windverspreider in staat om op eigen kracht verder weg gelegen nieuwe gebieden te koloniseren. Beide soorten zijn in de afgelopen halve eeuw - zowel landelijk als regionaal - sterk afgenomen. In Zuidwest-Nederland komen zij nu vooral voor in de gebufferde binnenduingraslanden van Schouwen en Goeree. *Anacamptis morio* groeit ook op de drooggevallen gronden in en rond de afgesloten Deltawateren. Beide soorten hebben op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden te maken met fragmentatie op verschillende schaalniveaus. Allereerst is er de geografische opdeling van het kustgebied in verschillende eilanden die van elkaar worden gescheiden door (voormalige) zeegaten van meerdere kilometers breed. Daarnaast is er een fragmentatie op gebiedsniveau. De natuurgebieden, waarin beide soorten voorkomen, worden van elkaar gescheiden door andere vormen van ruimtegebruik. Voorbeelden zijn de Westduinen en de Middelduinen op Goeree en de Vroongronden en de Zoute Haard op Schouwen. Deze gebieden bevinden zich op een afstand van meerdere honderden meters tot enkele kilometers van elkaar en zijn van elkaar gescheiden door landbouwgrond en woon- en recreatiebebouwing. Een derde niveau van fragmentatie doet zich voor in de landschapsstructuur van de afzonderlijke natuurgebieden zelf. De deelpopulaties van beide soorten zijn in deze natuurgebieden sterk gebonden aan gebufferde standplaatsen. Deze komen vaak versnipperd voor. Zij bevinden zich meestal in smalle zones langs valleien en in lage gedeelten van oude graslandpercelen (hoofdstuk 7). Deze zones en plekken worden van elkaar gescheiden door nattere of drogere delen met een lagere zuurgraad, waar beide soorten niet kunnen groeien.

De vraag is hoe de populatienetwerken van *Briza media* en *Anacamptis morio* in dit gefragmenteerde kustlandschap functioneren. Vormen zij voor beide soorten een samenhangend netwerk

259 Van Landuyt *et al.* (2006); Foucault *et al.* (1978).

260 Ernst & Van der Ham (1988); Ernst (1995); Martinez-Sanchez *et al.* (2006).

261 Bouman *et al.* (2000); Sparling (1968). De laatste auteur vermeldt dat zaden van *Schoenus* in water zinken, tenzij er kroonkafjes aan het zaad zitten.

262 De genetische en statistische analyses, die aan dit hoofdstuk ten grondslag liggen, zijn verricht door A.Z. Pustjens (Stichting Bargerveen/Institute for Wetland & Water Research, RU Nijmegen) onder leiding van Dr. J.L. Peters (Institute for Wetland & Water Research, RU Nijmegen) en Dr. H.P. Koelewijn (Alterra/Wageningen Universiteit).

of zijn de deelpopulaties veel meer gescheiden? Neemt in kleinere populaties de genetische variabiliteit af en komt hier inteelt voor, waardoor we misschien moeten vrezen voor de instandhouding van een deel van de populaties? Om in deze problematiek een beter inzicht te krijgen wordt in dit hoofdstuk een antwoord gezocht op volgende specifieke vragen:

- Wat is de huidige en historische verspreiding van beide soorten en hoe hebben de populaties zich in de afgelopen eeuw ontwikkeld?
- Wat is de genetische verwantschap tussen (deel)populaties op de verschillende schaalniveaus en wat zegt dit over de structuur van het populatienetwerk?
- Wat is de genetische variabiliteit van de verschillende (deel-) populaties en zijn er aanwijzingen voor inteelt of *'genetic drift'*, vooral op het laagste fragmentatieniveau?
- Wat is de (mogelijke) invloed van de mens op het functioneren van de populatienetwerken? Is deze veranderd en kan de populatiegenetische structuur van beide soorten wellicht zodanig worden versterkt, dat het behoud van de (deel)populaties beter gegarandeerd is?

Materiaal en methoden

Monstername en monsterlocaties

In het voorjaar en de zomer van 2005 en 2006 is van de belangrijkste populaties van *Briza media* en *Anacamptis morio* in het studiegebied levend materiaal verzameld voor een DNA-analyse. In iedere populatie is van circa 25 verschillende planten een kleine hoeveelheid jong blad (circa 1 cm^2) verzameld. Dit materiaal is steeds onmiddellijk gekoeld met behulp van koelelementen (circa 4°C) en aan het einde van de dag diepgevroren (-20 ° C). Later is het op droogijs (-80 ° C) naar het laboratorium vervoerd en daar opgeslagen tot het moment van DNA-extractie. Figuur 30 en tabel 16a en b geven een overzicht van de bemonsterde populaties. Deze kunnen naar verschillende ruimtelijk schaalniveaus worden gegroepeerd:

- eilandniveau (bijvoorbeeld Walcheren, Schouwen, Goeree, Voorne)
- gebiedniveau per eiland (bijvoorbeeld Goeree: Middelduinen, Westduinen, Vuurtorenvallei, Preekhilpolder)
- binnen één gebied naar locaties die ruimtelijk van elkaar gescheiden zijn door een zone waar de soort ontbreekt (bijvoorbeeld Schouwen: Vroongronden-1 en Vroongronden-2)

Bij de analyse van *Briza media* bleek dat in enkele monsters genetisch identieke individuen voorkwamen. Waarschijnlijk gaat het hier om verschillende planten die door vegetatieve vermeerdering uit één moederplant zijn ontstaan. Van deze klonale individuen is steeds slechts één plant in de analyses betrokken. Dit leidde in het geval van populatie VH tot monsters met een beperkt aantal individuen. Daarom zijn hier de individuen van twee deelpopulaties, die circa 250 meter van elkaar verwijderd lagen, bij elkaar gevoegd en als één populatie behandeld.

DNA-analyse

De genetische variatie binnen en tussen monsterplekken is geanalyseerd met behulp van de zogenaamde AFLP-techniek.[263] Deze techniek is niet soortspecifiek en wordt daarom vaak gebruikt om een eerste indruk te krijgen van de genetische variatie in verschillende populaties van een soort. Het nadeel van de techniek is dat alleen de aan- of afwezigheid van een merker (bandje op de gel, zie hierna) kan worden gescoord. De AFLP-techniek is gebaseerd op dominante merkers, waardoor heterozygote individuen niet detecteerbaar zijn. Wel kunnen, op basis van een geringe hoeveelheid DNA, nauw verwante individuen van een soort of een populatie worden vergeleken. De analyse omvat de volgende stappen:

- Na te zijn geëxtraheerd wordt het DNA met de restrictie-enzymen *EcoR*I en *Mse*I in stukken geknipt, waarna aan de uiteinden van ieder segment specifieke adaptermoleculen worden gekoppeld.[264]
- Vervolgens worden de opgeknipte segmenten met hun adaptermoleculen een aantal malen vermenigvuldigd op basis van een zogenaamde PCR (Polymerase Chain Reaction).
- In de daarop volgende stap worden de fragmenten nogmaals vermenigvuldigd, waarbij een van de adapterspecifieke primers gelabeld is. In beide soorten is daarbij gebruik gemaakt van drie primercombinaties.[265]
- De aldus gelabelde segmenten worden met behulp van electroforese over een gel geleid, waarbij zij worden gescheiden en er op de gel bandjes ontstaan, die representatief zijn voor in het DNA aanwezige erfelijk materiaal.
- Door het aantal en de positie van de bandjes te vergelijken kan een beeld worden verkregen van de mate van verwantschap van de onderzochte individuen en de genetische variabiliteit binnen de populatie.

Data-analyse

Alleen bandjes die in alle gevallen duidelijk herkenbaar waren zijn geteld. Verder is de analyse beperkt tot bandjes met een frequentie ‹ 1-(3/N), zoals aanbevolen door Lynch en Milligan.[266] Individuen die met een of meer primercombinaties slechte resultaten gaven, zijn niet in de berekeningen betrokken. Dat geldt ook voor individuen die voor alle beoordeelde loci identiek bleken aan een eerder geteld individu. Om de genetische variatie en differentiatie van de populaties en deelpopulaties te beschrijven is gebruik gemaakt van het programma GENALEX6.[267]

Omdat de AFLP-techniek is gebaseerd op dominante merkers, waardoor minder specifieke informatie wordt verkregen, moeten voor het schatten van populatiegenetische parameters aannames worden gemaakt. Om de genetische variatie te karakteriseren zijn de volgende parameters berekend:[268]

- Het percentage bandjes dat variatie vertoont (polymorfe bandjes) in een (deel)populatie als maat voor de genetische variatie (% P). Het percentage is steeds berekend in verhouding tot het totale aantal polymorfe bandjes in alle populaties samen.
- Gemiddelde heterozygotie (He). Dit is een standaardmaat voor het vergelijken van genetische diversiteit in populaties. Bij dominante merkers kan alleen een schatting worden verkregen onder de aanname dat de populaties in Hardy-Weinberg even-

263 Vos *et al.* (1995).

264 Voor *Briza media* is gebruik gemaakt van de volgende adapters *EcoR*I+A en *Mse*I+AA, voor *Anacamptis morio* van *EcoR*I+A en *Mse*I+CA.

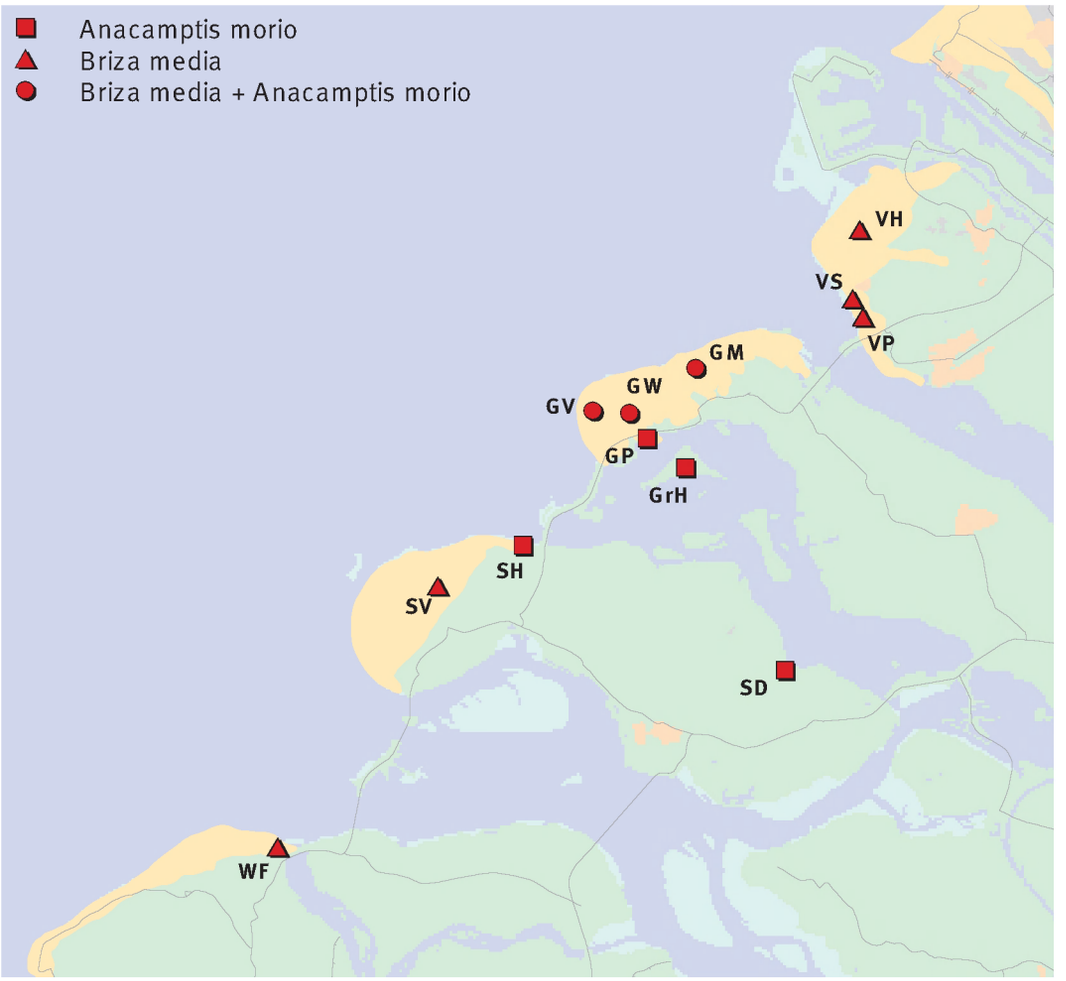
265 De volgende primercombinaties zijn gebruikt: *EcoR*I+ACC en *Mse*I+ resp. AATC, AATA en AATG (*Briza media*); *EcoR*I+ACC en *Mse*I+ resp. CACC, CACT en CAGA (*Anacamptis morio*).

266 Lynch & Milligan (1994).

267 Peakal & Smouse (2006).

268 Naast AFLP zijn er nog enkele andere op dominante merkers gebaseerde analysetechnieken (RAPD, ISSR). Nybom (2004) bespreekt deze en vergelijkt de daaraan gerelateerde populatiegenetische parameters. Uit haar review blijkt dat de parameters van deze verschillende technieken veel overeenkomst vertonen en dat de verkregen resultaten daarom onderling vergeleken mogen worden.

Figuur 30. Ligging van de monsterlocaties voor het populatiegenetisch onderzoek.



wicht zijn. Gebaseerd op deze aanname kan een schatting worden verkregen van de allelfrequenties. De H varieert van 0 (alle merkers zijn homozygoot) tot 1 (alle merkers zijn heterozygoot).

- Populatiedifferentiatiecoëfficient (Φ_{PT}). Deze coëfficiënt geeft een schatting van de hoeveelheid genetische variatie die veroorzaakt wordt door populatieverschillen en is berekend door middel van een AMOVA (Analyse van MOleculaire VAriantie).
- Verdeling van de genetische variantie over eilandniveau, gebiedsniveau en niveau van afzonderlijke deelpopulaties. Deze is geschat via een hiërarchische AMOVA.
- Correlatie tussen de genetische differentiatie en de geografische afstand, berekend met behulp van de zogenaamde Manteltest (onderdeel van het programma GENALEX6).

Briza media

Karakteristiek

Briza media is een meerjarige grassoort met geringe concurrentiekracht, die uitsluitend voorkomt in schrale graslandvegetaties met een open zode. Deze soort heeft een brede ecologische amplitude en komt voor in zowel droge kalkgraslanden als in een vochtige zwakgebufferde omgeving. Zij ontbreekt in uitgesproken zure milieus. *Briza* verdraagt intensieve begrazing. De soort vormt kleine pollen met korte uitlopers, waaruit nieuwe planten kunnen ontstaan. Ze kan zich zowel vegetatief als generatief voortplanten. In de literatuur wordt er van uitgegaan, dat ze niet of nauwelijks in staat is tot zelfbestuiving.[269] *Briza* heeft een tijdelijke zaadbank, waarbij de kieming in de herfst plaatsvindt en kiemkrachtige zaden in de winter of het voorjaar afwezig zijn.[270] De zaden van *Briza* zitten stevig verpakt in de kroonkafjes, waarvan het bovenste veel groter zijn dan de onderste.[271] Vaak wordt aangenomen dat de soort door de wind wordt verspreid. De zaden blijven echter langdurig aan de plant zitten.[272] Experimenten hebben bovendien aangetoond, dat de verspreidingsafstanden bij windverspreiding, zelfs bij windkracht zeven, beperkt blijven tot maximaal enkele honderden meters.[273] Waarschijnlijk speelt verspreiding door dieren dan ook een belangrijke rol. Het gaat daarbij zowel om endo- als epizoöchore verspreiding.[274] Ook kan verspreiding plaatsvinden door maaiapparatuur en door hooiwinning. In het agrarische cultuurlandschap van het Zweedse Öland kan *Briza* begraasde jonge graslanden, die voorheen als bos of akker werden gebruikt, binnen enkele decennia koloniseren.[275] Dit in tegenstelling tot de situatie

269 Dixon (2002); Prentice *et al.* (2005).

270 Thompson & Grime (1979).

271 Bouman *et al.* (2000).

272 Dixon (2002): In een experimentele situatie, waarbij 53 bloeiwijzen van juli tot oktober werden gevolgd, zat eind oktober nog 75% van de zaden aan de plant. Van de afgevallen zaden was 15% neergekomen tussen 0,5 en 1 meter van de plant. Slechts 3% van de rijpe zaden werden verzameld op een afstand van meer dan een meter van de moederplant.

273 Hensen & Müller (1997).

274 Tackenberg (2001); Fischer *et al.* (1996).

275 Prentice *et al.* (2005).

Tabel 16a. Overzicht van de bemonsterde populaties van Briza media.

In de eerste kolom is tussen haakjes weergegeven:
(1) de codes waarmee de bemonsterde populaties in de tekst en de tabellen zijn aangeduid en
(2) het jaar van bemonstering en het aantal in de genetische analyse betrokken individuen.

populatie	oorsprong	ontwikkeling in de laatste decennia
Walcheren		
Fort Den Haak (WF) (2006, n = 22)	Oude populatie op en langs het grondlichaam van een 16e-eeuws fort. De soort komt hier al vele decennia voor; mogelijk langer.	Populatie beslaat nu een oppervlakte van maximaal ca. 100-200 m². Sinds midden 20e eeuw waarschijnlijk sterk afgenomen en geïsoleerd geraakt.
Schouwen		
Vroongronden (SV-1 en SV-2) (2005, n = 20 resp. 18)	Oude populatie in grasland dat voorheen agrarisch gebruikt is. Begraasd als natuurgebied sinds circa 1965-70. De soort komt hier al vele tientallen jaren voor; mogelijk langer.	Verdroging en verzuring van hoge delen sinds circa 1950. De soort is daardoor mogelijk afgenomen. Op diverse plaatsen echter nog steeds over honderden tot duizenden m² aanwezig.
Goeree		
Vuurtorenvallei (GV-1 en GV-2) (2005, n = 23 resp. 24)	Oud grasland dat in ieder geval vanaf ca. 1800 wordt begraasd met rundvee; vanaf ca. 1900 door rondtrekkende kudden verbonden met Westduinen (zie hoofdstuk D.4.3).	Sinds midden van de vorige eeuw is dit gebied aanzienlijk kleiner geworden t.g.v. duinverzwaringen. Er is echter nog steeds een grote populatie aanwezig (duizenden individuen).
Westduinen (GW-1 en GW-2) (2005, n =23)	Oud binnenduingebied, dat nooit in cultuur is geweest. De soort komt hier waarschijnlijk al honderden jaren voor met grote populatie (zie figuur 31).	Mogelijk verdroging van hogere delen sinds het midden van de vorige eeuw. De soort is daardoor wellicht afgenomen. Nog steeds grote populatie aanwezig.
Middelduinen (GM-1 en GM-2) (2005, n = 24 resp. 22)	Als Westduinen.	Als in de Westduinen; Vanaf 1934 waterwingebied. Geen begrazing in periode 1972-1982. De soort is daardoor mogelijk afgenomen. Nog steeds grote populatie aanwezig.
Voorne		
Heveringen (VH) (2006, n = 18 resp. 7, samengevoegd tot een monster)	Grasland in oud binnenduingebied, dat nooit in cultuur is geweest. De soort komt hier mogelijk al honderden jaren voor.	Populatie is waarschijnlijk achteruitgegaan door veranderend grondgebruik sinds 18e eeuw. Bemonsterde populaties zijn kleine geïsoleerde restanten (maximaal enkele tientallen tot honderden m²).
Stekelhoek (VS) (2006, n = 22)	Geïsoleerd gelegen populatie in kleine oudere vallei die gemaaid wordt. Populatie waarschijnlijk al vele decennia bestaand, mogelijk ouder.	Populatie is mogelijk onderdeel geweest van groter netwerk, dat thans niet meer bestaat. De soort ontbreekt in de omgeving. Populatie beslaat 500-1000 m² .
Panpad (VP) (2006, n = 22)	Geïsoleerd gelegen populatie in kleine oudere vallei die gemaaid wordt. Populatie waarschijnlijk al vele decennia bestaand, mogelijk ouder.	Populatie is mogelijk onderdeel geweest van groter netwerk, dat thans niet meer bestaat. De soort ontbreekt in de omgeving. Populatie beslaat 500-1000 m².

in Zuidwest-Nederland, waar de soort bijna een halve eeuw na de afsluiting nog steeds ontbreekt in de kalkrijke schraallanden op de drooggevallen gronden in de Grevelingen en het Veerse Meer.

Populatiegeschiedenis in een breder verband

Vóór 1950 kwam *Briza media* in grote delen van Zuidwest-Nederland vrij algemeen voor.[276] De soort kon toen op veel plaatsen worden gevonden, niet alleen in de binnenduinen en de binnenduinrand, maar ook in het polderland. Vooral de intensief begraasde polderdijken waren een belangrijke groeiplaats. Daarnaast kwam zij mogelijk ook in bloemrijke hooilanden voor. In de tweede helft van de vorige eeuw ging *Briza media* in Zuidwest-Nederland sterk achteruit. In het polderland is zij nu vrijwel verdwenen. De in deze studie besproken populaties van de binnenduingraslanden op Voorne, Goeree, Schouwen en Walcheren zijn de laatste restanten van een voorheen uitgestrekt populatienetwerk. *Briza* heeft zich tot nu toe niet gevestigd in de soortenrijke graslanden die zich in de Grevelingen en het Veerse Meer op de kalkrijke drooggevallen gronden hebben ontwikkeld. Dit is opmerkelijk, omdat diverse andere soorten met een grotendeels vergelijkbare standplaats (*Carex flacca, Linum catharticum, Anacamptis morio, Polygala vulgaris*) hier wel voorkomen.

Voorkomen en populatieontwikkeling in het studiegebied

Briza media komt in alle onderzochte duingebieden voor, maar heeft daarbij wel een duidelijk optimum in de begraasde binnenduingebieden van Schouwen en Goeree. De soort groeit hier op de zwakgebufferde hellingen van binnenduinvalleien en in laaggelegen oude cultuurgraslanden (hoofdstuk 7). Deze binnenduingebieden zijn vele tientallen tot enkele honderden hectares groot en worden begraasd met runderen of paarden. De *Briza*-populaties zijn hier mozaïekachtig verspreid, maar beperken zich wel tot de gedeelten waar de zwakgebufferde binnenduingradiënten goed ontwikkeld zijn (zie figuur 31). Over de populatiegeschiedenis van *Briza* in deze gebieden is weinig bekend, maar aangenomen mag worden dat de soort hier al vele decennia en mogelijk zelfs eeuwen voorkomt.

Op Voorne is *Briza* in het binnenduingebied aanmerkelijk zeldzamer. De soort komt nog voor met enkele kleine populaties in het duingraslandengebied van de Heveringen nabij het voormalige biologisch station Weevers' Duin (locatie VH). Voor het overige zijn geen recente waarnemingen van de soort bekend uit het binnenduin. In de reliëfrijke duinen komt zij verspreid voor in en rond een aantal valleicomplexen. Het merendeel van deze populaties

276 Van der Meijden *et al.* (1989)

Tabel 16b. Overzicht van de bemonsterde populaties van Anacamptis morio en hun ontwikkeling.

In de eerste kolom is tussen haakjes weergegeven:
(1) de codes waarmee de bemonsterde populaties in de tekst en de tabellen zijn aangeduid en
(2) het jaar van bemonstering en het aantal in de genetische analyse betrokken individuen.

populatie	oorsprong	ontwikkeling in de laatste decennia
Schouwen		
Zouten Haard (SH-1 en SH-2) (2005, n = 24)	Oude populatie; in 1955 reeds "veel" exemplaren aanwezig.	Sterk toename vanaf ca. 1960; 1963: 150; 1970: enkele duizenden; 1976-79: 5-10.000; 2005: 10-20.000 (Bron: Natuurw. Archief Staatsbosbeheer).
Dijkwater (SD-1 en SD-2) (2005, n=20 resp. 24)	Recente vestiging (ca. 1970, locatie SD-1); na 1998 uitbreiding ten oosten van de Dijkwaterkreek (SD-2).	Sterke toename vanaf ca. 1980; 1977-1979: 40-80; 1990: ca 4200; 2005: 20.000-40.000. (Bron: Natuurw. Archief Staatsbosbeheer).
Goeree		
Preekhilpolder (GP) (2005, n = 23)	Mogelijk oude populatie, maar niet vermeld door Weevers (1921); in 1973 honderden exemplaren aanwezig.	Stabiel sinds 1980 10-20; 2005: ca. 25. (Bron: K. Tanis).
Vuurtorenvallei (GV-1 en GV-2) (2005, n = 23)	Mogelijk oude populatie, maar niet vermeld door Weevers (1921).	Toename sinds 1980; ca. 1980: 160-250; 2000: 660; 2004: 1066; 2005: 1715. (Bron: K. Tanis).
Westduinen (GW-1 en GW-2) (2005, n =23)	Mogelijk oude populatie, maar niet vermeld door Weevers (1921).	2005: ca. 375 in 3 deelpopulaties. (Bron: D. Kerkhof).
Middelduinen (GM) (2005, n =23)	Waarschijnlijk oude populatie; aanwezig in 1920, maar populatiegrootte onbekend (Weevers, 1921).	Bijna verdwenen omstreeks 1980, sindsdien licht herstel; 2005: 50 (bron: M. Annema).
Grevelingen		
Hompelvoet (GrH-1 en GrH-2) (2005, n = 19 resp. 20)	Nieuwe vestiging (eerste waarneming van enkele exemplaren in 1993).	Sterke groei vanaf 2000: 1993: 3; 1998: 13; 2003: 100; 2004: 516; 2006: 1300; 2007: 3500; 2008: 4200; 2009: 5500 (Bron: K. de Kraker).

bevindt zich in of nabij valleien die jaarlijks worden gemaaid.[277] De (deel)populaties in valleien en valleigedeelten worden van elkaar gescheiden door habitats die geen geschikte groeiplaats voor de soort vormen. Ook van deze populaties is de voorgeschiedenis niet bekend. Sommige valleicomplexen zijn pas betrekkelijk recent ontstaan (Schapenwei bijvoorbeeld in de eerste helft van de twintigste eeuw). De hier aanwezige populaties zijn dus enkele decennia tot maximaal een eeuw oud. In het geval van de bemonsterde valleien in de omgeving van het Panpad en Stekelhoek (locaties VP en VS) moet echter rekening worden gehouden met een ouderdom van een eeuw of meer. In de duinen van Walcheren is *Briza media* een zeer zeldzame plant geworden. In de afgelopen decennia zijn diverse kleine populaties verdwenen.[278] De soort is thans alleen nog maar bekend uit een smalle gradiëntzone van enkele honderden vierkante meters in het voormalige Fort den Haak (locatie WF). Ook deze populatie heeft waarschijnlijk al een hoge ouderdom.

Genetische differentiatie en variatie

Met de drie gebruikte primercombinaties konden 199 loci worden onderscheiden, waarvan er 103 polymorf waren en duidelijk herkenbare resultaten op de gel gaven. De genetische variatie binnen de verschillende deelpopulaties is relatief groot. Over alle populaties gemeten is het gemiddelde percentage polymorfe loci (%P) 76%. De gemiddelde heterozygotie bedraagt 0,24 (zie figuur 32). De He-waarden zijn het laagst op Voorne en Walcheren (gemiddeld 0,22-0,23) en het hoogst op Goeree (0,25). De AMOVA-analyse wijst uit dat 87% van de totale genetische variatie zich voordoet tussen individuen binnen populaties, 7% betreft verschillen tussen (sub)populaties van één eiland en 6% verschillen tussen eilanden (in alle gevallen p = 0,001, bij 999 permutaties).

De genetische differentiatie tussen de verschillende onderzochte *Briza*-populaties is matig (Φ_{PT} bedraagt gemiddeld 0,13; tabel 17). Op het niveau van subpopulaties binnen één gebied (Vroongronden, Westduinen, Middelduinen, Vuurtorenvallei) blijkt de differentiatie in alle gevallen zeer gering ($\Phi_{PT} \leq 0,05$). Tussen de verschillende gebieden op één eiland is de differentiatie op Voorne groter dan op Goeree (Φ_{PT} 0,11 resp. 0,07). De gemiddelde differentiatie tussen eilanden is matig, waarbij de populaties van Schouwen en Goeree onderling meer overeenkomst vertonen dan met de populaties van Voorne en Walcheren. Volgens de Manteltest bestaat er een significant verband tussen de genetische differentiatie van de populaties en hun geografische afstand (r = 0,561; p = 0,004; zie ook figuur 33).

Anacamptis morio

Karakteristiek

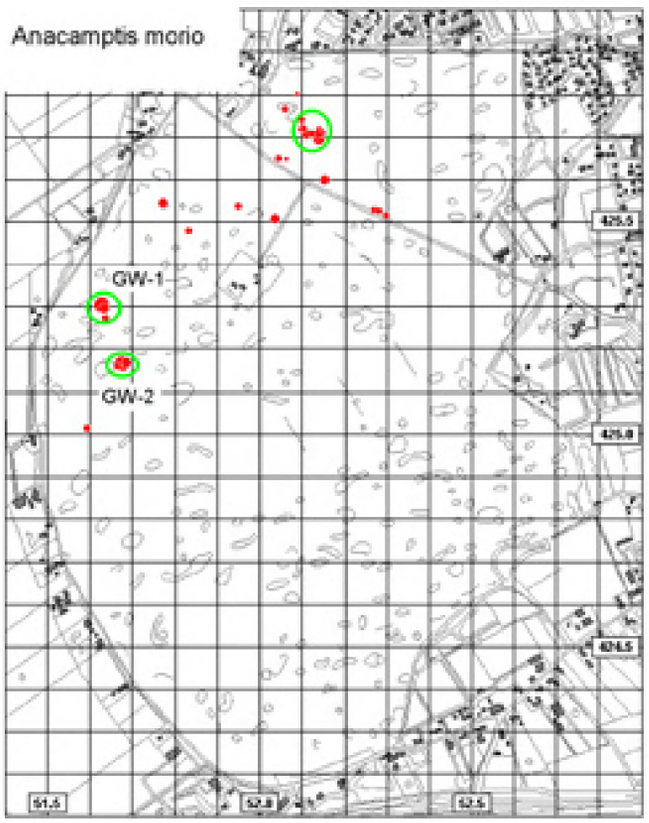
Anacamptis morio is een orchideeënsoort met een brede ecologische amplitude op de gradiënt van nat naar droog en van zwakzuur

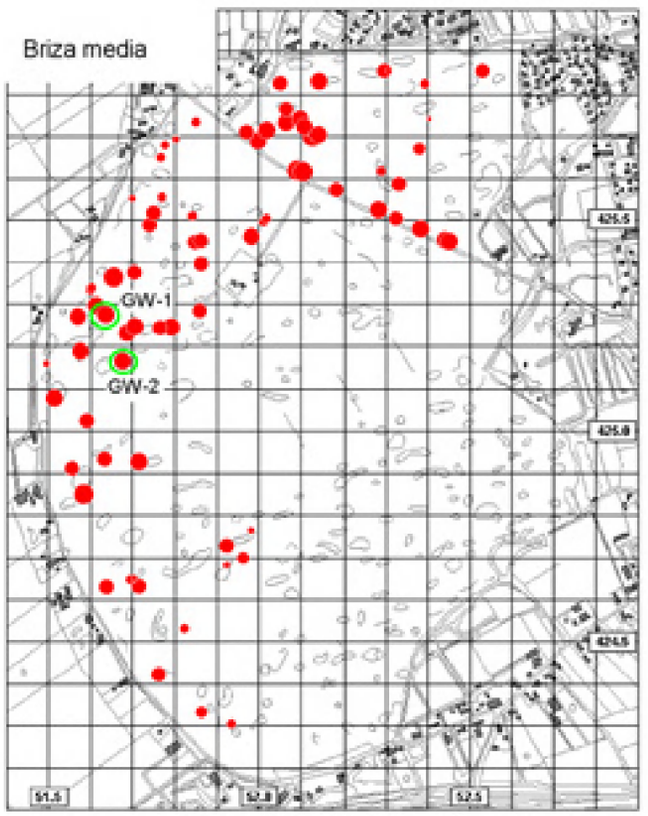
277 In de omgeving van het Panpad is in 2006 een duinherstelproject uitgevoerd. In dat kader zijn struwelen gerooid, duingedeelten geplagd en is gestart met de integrale begrazing van een groter duingedeelte. Dit onderzoek heeft betrekking op de situatie vóór de uitvoering van deze maatregelen.

278 Waarneming Anton van Haperen.

Figuur 31. De populatiestructuur van *Anacamptis morio* en *Briza media* in de Westduinen van Goeree in 2005.

De populatie van *Anacamptis morio* omvatte drie clusters van ten minste enkele tientallen planten (groen omcirkeld) en daarnaast nog een aantal verspreid voorkomende individuele planten en kleinere clusters. De totale populatie betrof circa 375 bloeiende planten. De populatie van *Briza media* was waarschijnlijk vele duizenden individuen groot (mogelijk zelfs meer dan 10.000 planten), die geaggregeerd voorkwamen in ruimtelijk min of meer gescheiden valleitjes. Het afgebeelde raster bestaat uit vakjes van 100 x 100 meter. De lettercodes geven de ligging van de bemonsterde deelpopulaties is weer. (gegevens Dick Kerkhof, Stichting Zuid-Hollands Landschap).





naar basisch. Net als veel andere orchideeën is de plant afhankelijk van de aanwezigheid van mycorrhizaschimmels in de bodem. Eerste vestiging vindt plaats door de ontwikkeling van een traag groeiend protocorm, waaruit later een volwassen plant ontstaat. Planten doen er ten minste enkele jaren over om zich vanuit zaad te ontwikkelen en tot bloei en vruchtzetting te komen.[279] *Anacamptis morio* bloeit van eind april tot begin mei met een bloeistengel die een hoogte bereikt van 10-30 centimeter en die 5-15 bloemen draagt. De bovengrondse delen sterven vrij snel na de zaadvorming af, waarna de plant ondergronds de droge zomermaanden overleeft in de vorm van een knol. Deze wordt ieder jaar vernieuwd. Van tijd tot tijd produceren planten meer dan een knol per jaar, waardoor kleine clusters van 2-5 dicht bijeen groeiende planten kunnen ontstaan. Nieuwe bladeren verschijnen in de herfst en blijven de hele winter als een kleine groene rozet zichtbaar. De bladeren van de rozet en ook de bloeiende plant worden gegeten door herbivoren (konijnen, hazen, koeien, paarden). Frequente vraat in het winterhalfjaar leidt tot kleinere rozetten en in het voorjaar ook tot kortere bloeistengels met minder bloemen.

Hoewel *Anacamptis morio* zich op beperkte schaal vegetatief kan voortplanten is generatieve voortplanting voor deze soort verreweg het belangrijkste. Zij produceert per plant meestal een beperkt aantal zaaddozen die ieder vele honderden stoffijne zaden bevatten die door de wind verspreid worden. *Anacamptis* is zelfcompatibel, maar de stuifmeelklompjes moeten wel op de stempel worden gedeponeerd. Daarom is de plant in natuurlijke situaties afhankelijk van insecten voor een goede vruchtontwikkeling. Hommelkoninginnen zijn de belangrijkste bestuivers.[280] De soort produceert geen nectar en is ook op andere manieren niet aantrekkelijk voor bestuivende insecten. De bezoeken van insecten aan de bloeiwijzen zijn daarom kort, waarbij meestal niet meer dan een of twee bloemen worden bezocht.[281] De vruchtzetting van de soort wordt beperkt door de aanwezigheid van bestuivers.[282] De nectarloze bloeiwijze wordt wel beschouwd als een aanpassing om zelfbestuiving en bevruchting met stuifmeel van dezelfde plant (buurbloembestuiving of geitonogamie) te beperken. De onderzoeksresultaten spreken elkaar op dit punt echter tegen.[283] Hommels blijven langer op bloeistengels waarvan de bloemen kunstmatig zijn voorzien van nectar, maar dit leidt niet tot een afwijkende vruchtzetting. In een experimentele situatie was er bij kunstmatige zelfbestuiving wel sprake van een *inbreeding* depres-

279 De Kraker (2007): 45. In 2002 werden twee *Anacamptis*-planten vanuit Frankrijk verplant naar een tuin Drenthe, waar de soort tot dan niet voorkwam. Zij handhaafden zich in 2003 en 2004. In 2005 verschenen 21 planten, waarvan de meeste erg klein waren en slechts enkele bloemen hadden (waarneming E.J.M. Arnolds).

280 Nilsson (1984); Smithson (2002).

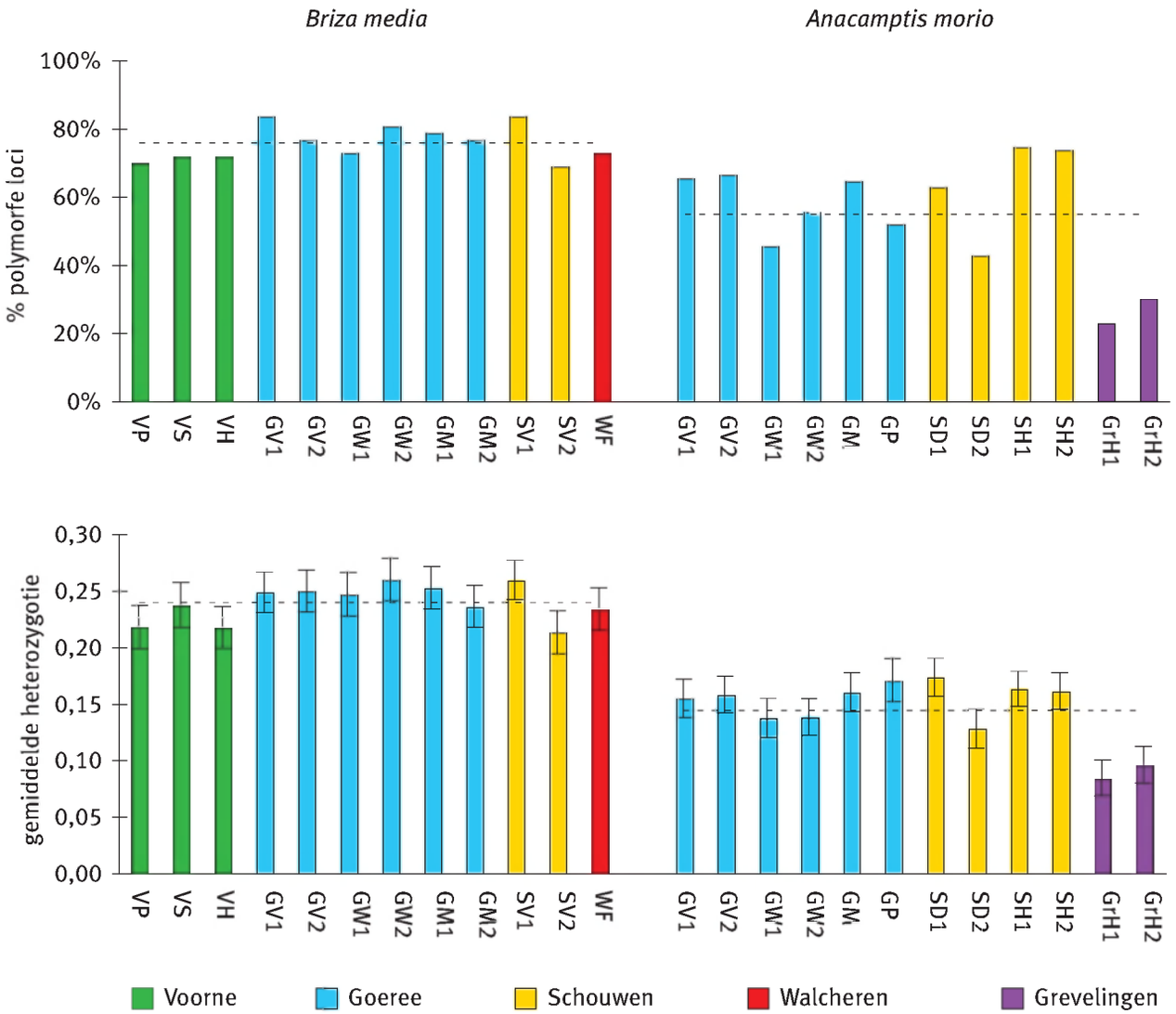
281 Nilsson (1984); Johnson & Nilsson (1999); Smithson (2002).

282 Smithson (2006). In het kader van dit onderzoek werden in 2005 en 2006 op diverse plaatsen het percentage bloemen geteld dat succesvol vrucht zette. Dit varieerde op de meeste plaatsen tussen de 5 en 20%. Slechts op twee plaatsen werd een vruchtzetting van 30-40% waargenomen. In beide gevallen ging het om een kleine populatie van vrij ver uiteen staande bloeiende planten.

283 Johnson & Nilson (1999); Johnson *et al.* (2004); Smithson (2002); Smithson (2006). Voor een overzicht van de bestuivingsbiologie van nectarloze orchideeën zie ook Jacquemyn *et al.* (2003)

Figuur 32. Genetische variatie in de onderzochte populaties van Briza media en Anacamptis morio.

Weergegeven is het percentage polymorfe loci (boven) en de gemiddelde heterozygotie (onder). De gemiddelde waarde van alle onderzochte populaties is met een stippellijn weergegeven.



sie, die zich uitte in geringere zaadmassa, minder levenskrachtig zaad en geringere protocormproductie. In het veld bleek deze laatste afhankelijk van de plaats in de populatie. Mogelijk waren hier de aanwezigheid van mycorrhizaschimmels of andere bodemfactoren van invloed op mogelijkheden van een protocorm om zich te vestigen en te ontwikkelen.[284]

Populatiegeschiedenis in een breder verband

Vóór 1950 kwam *Anacamptis morio* in Zuidwest-Nederland vrij algemeen voor.[285] De soort had haar hoofdverspreiding waarschijnlijk in natte hooilanden in het polderland, maar kwam daarnaast ook in de binnenduinen op diverse plaatsen voor.[286] Onder invloed van de oorlogsinundaties, de stormvloedramp van 1953 en de daaropvolgende her- en ruilverkavelingen zijn bloemrijke orchideeënrijke hooilanden al sinds de jaren zestig van de vorige eeuw vrijwel uit het Zeeuwse polderland verdwenen. *Anacamptis morio* kwam toen alleen nog maar voor in kleine aantallen op een beperkt aantal plaatsen in de binnenduinrand. Sindsdien heeft de soort zich op een aantal plaatsen opvallend hersteld. Dankzij een gericht beheer nam zij op enkele plaatsen, na een aanvankelijke teruggang, weer duidelijk toe (bijvoorbeeld Zouten Haard, Schouwen). Daarnaast heeft zij op een aantal plaatsen op voormalig mariene bodems nieuwe populaties gevestigd, die in de afgelopen decennia sterk zijn uitgebreid. Zij heeft zich in de afgelopen decennia ook op meerdere plaatsen tijdelijk met een of enkele individuen gevestigd, zonder dat deze kolonisaties leidden tot de ontwikkeling van een grotere populatie die langdurig kon standhouden.[287]

Voorkomen en populatieontwikkeling in het studiegebied

In het studiegebied komt *Anacamptis morio* tegenwoordig met goed ontwikkelde populaties voor in de binnenduinen van Goeree en Schouwen en op de Hompelvoet in de Grevelingen (tabel 16b). De populaties Schouwen-Dijkwater (SD) en Grevelingen-Hompelvoet (GrH) zijn recente nieuwe vestigingen. In Dijkwater heeft de

284 Smithson (2006).

285 Mennema *et al.* (1985).

286 Zie bijvoorbeeld Weevers (1921), die de soort vermeld voor zes kwartierhokken in de binnenduinen van Goeree.

287 In het gebied van Midden- en Noord-Zeeland zijn de volgende vindplaatsen bekend: Buitenplaats Zeeduin, Oostkapelle (eind jaren zeventig vorige eeuw, één exemplaar), Inlaag Ouwerkerk, Duiveland (1986, zes exemplaren; med. M. van Loo), Schotsman, Veerse Meer (op twee locaties: circa 2000, één exemplaar en 2003-heden, één pol van twee exemplaren; waarneming A. van Haperen),

Tabel 17. Populatiedifferentiatiecoëfficient (Φ_{PT}) voor de populaties van *Briza media*.

De grijstinten geven de mate van differentiatie weer (naar Hartl & Clark, 2007).

Φ_{PT} < 0,05 : geen differentiatie
Φ_{PT} = 0,05-0,10: geringe differentiatie
Φ_{PT} = 0,10-0,25: matige-sterke differentiatie

	Voorne Panpad	Voorne Stekelhoek	Voorne Heveringen	Goeree Vuurtoren-1	Goeree Vuurtoren-2	Goeree Westduinen-1	Goeree Westduinen-2	Goeree Middelduinen-1	Goeree Middelduinen-2	Schouwen Vroongronden-1	Schouwen Vroongronden-2
Voorne Stekelhoek	0.07										
Voorne Heveringen	0.13	0.13									
Goeree Vuurtoren-1	0.08	0.12	0.16								
Goeree Vuurtoren-2	0.12	0.16	0.16	0.04							
Goeree Westduinen-1	0.12	0.15	0.18	0.06	0.07						
Goeree Westduinen-2	0.14	0.15	0.22	0.08	0.11	0.05					
Goeree Middelduinen-1	0.13	0.14	0.18	0.07	0.08	0.05	0.07				
Goeree Middelduinen-2	0.12	0.15	0.20	0.07	0.10	0.05	0.08	0.03			
Schouwen Vroongronden-1	0.11	0.14	0.14	0.05	0.08	0.07	0.10	0.10	0.11		
Schouwen Vroongronden-2	0.12	0.12	0.21	0.04	0.09	0.09	0.09	0.11	0.11	0.04	
Walcheren Fort Den Haak	0.13	0.17	0.15	0.11	0.10	0.15	0.16	0.16	0.16	0.07	0.14

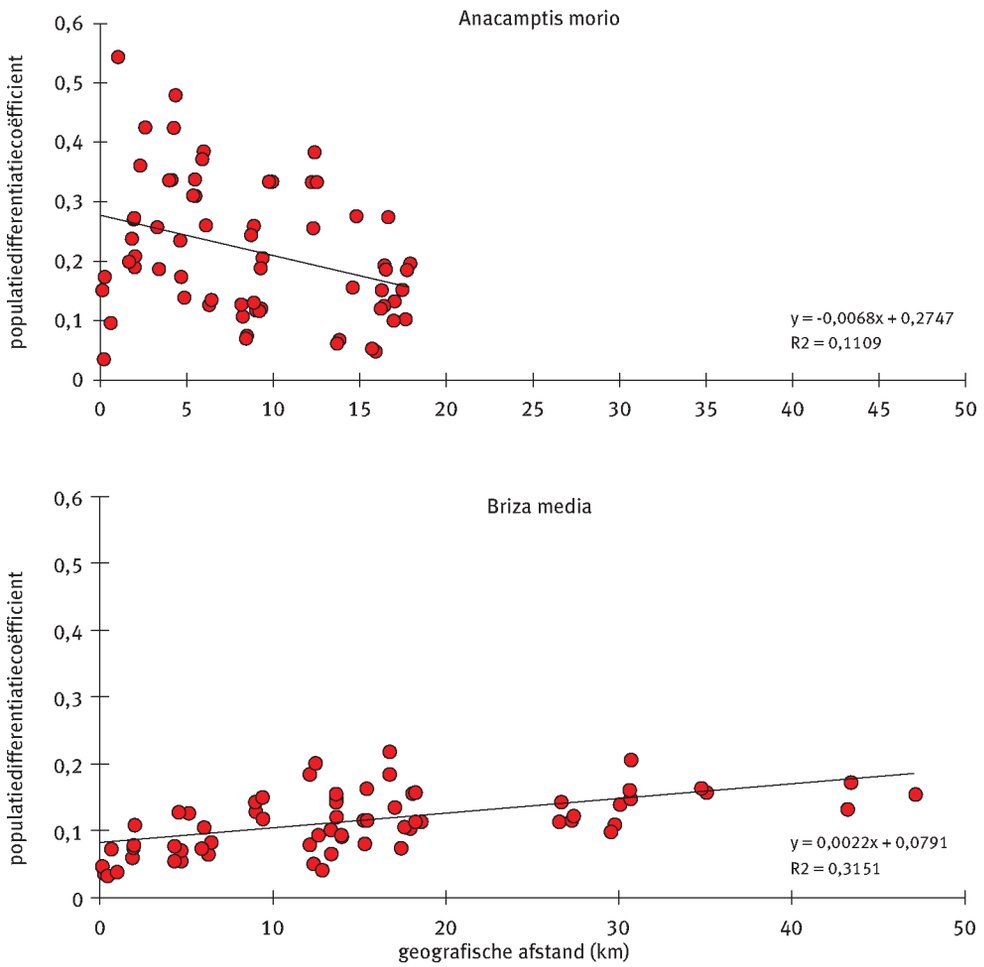
soort zich omstreeks 1970 voor het eerst gevestigd. Deze populatie heeft zich vooral vanaf circa 1980 sterk ontwikkeld. Locatie SD-1 ligt in het oude centrum van deze populatie. Nadat in 1998 ook aan de oostzijde van de Dijkwaterkreek een hooilandbeheer is ingesteld, heeft zich hier een nieuwe deelpopulatie ontwikkeld (monsterlocatie SD-2). Ook in het geval van de Hompelvoet gaat het om een recente vestiging (figuur 34). Hier werden voor het eerst in 1993 op twee verschillende locaties drie planten waargenomen. Vervolgens verscheen de soort ook elders op het eiland. Tot circa 2000 bleef het aantal beperkt tot niet meer dan 20 exemplaren. De soort kon zich ook niet op alle gevestigde plaatsen handhaven. Mogelijk was daarbij het begrazingsbeheer van invloed. Alle vindplaatsen waar de soort in 2000 nog aanwezig was, bevonden zich in een meest extensief begraasde deelgebied. Vanaf 2000 is er sprake van een sterke toename, die zich concentreert op twee plaatsen, beide in het meest extensief begraasde gedeelte. Deze twee deelpopulaties zijn in 2005 in het kader van deze studie bemonsterd voor de DNA-analyse. Zij zijn waarschijnlijk uit een beperkt aantal individuen ontstaan, omdat de planten in de beginjaren van de populatiegroei gegroepeerd waren rond een beperkt aantal oudere planten.

Genetische differentiatie en variatie

Met de drie primercombinaties konden 165 loci worden onderscheiden, waarvan er 110 polymorf waren en duidelijk herkenbare resultaten gaven op de gel. De genetische variatie binnen de onderzochte populaties is gemiddeld genomen lager dan bij *Briza media* (figuur 32). Voor alle populaties samen is het gemiddelde percentage polymorfe loci 55%. De gemiddelde heterozygotie (He) bedraagt 0,14. Opvallend is dat de bemonsterde populaties in dit opzicht onderling sterk verschillen. Met name de recent ontstane populaties (GrH-1, GrH-2 en SD-2) hebben een lage waarde voor He en %P. Vooral de deelpopulaties op de Hompelvoet vallen in dit verband op. Zij hebben een He-waarde van respectievelijk 0,08 en 0,10 tegen een gemiddelde voor Schouwen en Goeree van 0,15. Ook het percentage polymorfe bandjes is hier veel lager (23% en 30%) dan op Schouwen en Goeree (gemiddeld 60%). De AMOVA-test (999 permutaties) wijst uit dat 78% van de genetische variatie zich voordoet tussen individuen binnen populaties, 19% tussen (deel)populaties van één eiland en slechts 3% tussen eilanden. (p = 0,001 in alle gevallen).

De genetische differentiatie tussen de onderzochte populaties van *Anacamptis morio* is hoog (tabel 18), met een gemiddelde Φ_{PT} van 0,22. De grote populaties op Schouwen (SH-1, SH-2 en SD-1) zijn genetisch weinig gedifferentieerd (gemiddelde Φ_{PT} = 0,05). De differentiatie van de populaties op Goeree is veel sterker (gemiddelde Φ_{PT} = 0,20). Het meest opvallend is echter de differentiatie

Figuur 33. Verband tussen de genetische differentiatie en de geografische afstand van de verschillende populaties van *Briza media* (onder) en *Anacamptis morio* (boven).



van de populaties op de Hompelvoet. Zij verschillen samen sterk van alle andere populaties (Φ_{PT} = 0,34), maar verschillen nog sterker van elkaar (Φ_{PT}= 0,54). De Manteltest gaf een negatieve correlatie tussen de genetische differentiatie en de geografische afstand; de grootste verschillen blijken zich voor te doen tussen dicht bijeen gelegen populaties (r = -0,333, p = 0,049; zie figuur 33).

Discussie en conclusies

Op grond van de historische verspreidingsgegevens van *Briza media* en *Anacamptis morio* mag worden aangenomen dat de huidige populaties van beide soorten in de (binnen)duingebieden van Zuidwest-Nederland vroeger deel uitmaakten van een groter en dichter populatienetwerk dat zich ook uitstrekte over delen van het polderland. Dit netwerk is sinds het midden van de vorige eeuw sterk in omvang gereduceerd en ook gefragmenteerd. De vraag is of deze fragmentatie gepaard is gegaan met een afnemende genetische variatie en een toenemende genetische differentiatie van de deelpopulaties. Indien hiervan sprake is, zou dit aanleiding kunnen zijn voor een geringere levensvatbaarheid van de nu nog overgebleven populaties van beide soorten.

Verschillen in voortplantings- en dispersiestrategie

De analyses laten voor *Briza media* en *Anacamptis morio* verschillende patronen zien in de genetische variatie en de populatiedifferentiatie. Deze verschillen staan niet op zich. Zij hebben te maken met verschillen in het voortplantingssysteem en de dispersiestrategie van beide soorten. Zij komen ook tot uiting in de mate waarin en de wijze waarop beide soorten kans zien nieuwe gebieden te koloniseren.

Briza media wordt beschouwd als een kruisbestuiver.[288] De resultaten van de DNA-analyses wijzen ook in deze richting. De gemiddelde heterozygotie van de onderzochte populaties (He = 0,24) ligt binnen de reikwijdte die is vastgesteld voor kruisbestuivende soorten.[289] *Briza media* is voor zijn generatieve voortplanting waarschijnlijk afhankelijk van de aanwezigheid van meerdere individuen. Genetische variabiliteit is daarbij belangrijk voor een levensvatbare populatie. Het vermogen tot vegetatieve voortplanting geeft de soort de mogelijkheid om genotypen langdurig voor een deelpopulatie te behouden. Dit kan in belangrijke mate bijdragen aan het behoud van lokaal aanwezige genetische variatie. Voor zover bekend zijn nooit waarnemingen gedaan aan de ouderdom van individuele *Briza*-planten en hun vegetatieve nakomelingen. Het is echter aannemelijk dat klonen van deze soort een leeftijd

288 Dixon (2002); Prentice *et al.* (2006).

289 In een review-artikel betrok Nybom (2004) 38 soorten met kruisbestuiving. De gemiddelde waarde voor H lag daarbij iets hoger dan die voor *Briza* in deze studie (0,27 versus 0,24). De voor *Briza* gevonden waarde bevindt zich nog steeds in de range voor soorten met kruisbestuiving. De gegevens van Nybom hadden betrekking op studies die gebruik maakten van de RAPD-techniek. Haar review laat echter ook zien dat deze vergeleken mogen worden met de waarden verkregen met behulp van AFLP.

Tabel 18. Populatiedifferentiatiecoëfficient (Φ_{PT}) voor de populaties van *Anacamptis morio*.

De grijstinten geven de mate van differentiatie weer (naar Hartl & Clark, 2007).

Φ_{PT} < 0,05 : geen differentiatie
Φ_{PT} = 0,05-0,10: geringe differentiatie
Φ_{PT} = 0,10-0,25: matige-sterke differentiatie
Φ_{PT} > 0,25: (zeer) sterke differentiatie

	Goeree Vuurtoren-1	Goeree Vuurtoren-2	Goeree Westduinen-1	Goeree Westduinen-2	Goeree Middelduinen	Goeree Preekhilpolder	Schouwen Dijkwater-1	Schouwen Dijkwater-2	Schouwen Zouten Haard-2	Schouwen Zouten Haard-2	Grevelingen Hompelvoet-1
Goeree Vuurtorenvallei-1	0.17										
Goeree Westduinen-1	0.27	0.27									
Goeree Westduinen-2	0.19	0.21	0.15								
Goeree Middelduinen	0.13	0.13	0.23	0.17							
Goeree Preekhilpolder	0.19	0.26	0.24	0.20	0.14						
Schouwen Dijkwater-1	0.10	0.15	0.19	0.15	0.10	0.16					
Schouwen Dijkwater-2	0.20	0.18	0.27	0.19	0.13	0.28	0.10				
Schouwen Zouten Haard-1	0.07	0.11	0.21	0.12	0.07	0.12	0.05	0.12			
Schouwen Zouten Haard-2	0.07	0.13	0.19	0.12	0.06	0.13	0.05	0.12	0.03		
Grevelingen Hompelvoet-1	0.38	0.37	0.48	0.42	0.34	0.43	0.33	0.38	0.33	0.33	
Grevelingen Hompelvoet-2	0.31	0.31	0.34	0.34	0.26	0.36	0.26	0.33	0.26	0.24	0.54

van meerdere decennia kunnen bereiken.[290] Dit is waarschijnlijk belangrijk voor het behoud van genetische variatie in de onderzochte populaties. Daarnaast is ook de dispersie van belang. Planten van *B. media* groeien in de schraallandvegetaties van Zuidwest-Nederland dicht bijeen in een mozaïekachtige structuur, waarbij deelpopulaties binnen één gebied op tientallen tot honderden meters van elkaar kunnen liggen (voor een voorbeeld zie figuur 31). In deze gebieden kunnen diasporen door de wind worden verplaatst en bij integrale begrazing kan ook epi- of endozooïchoor transport aan de orde zijn.[291] Dispersie over grotere afstanden zonder zooïchoor transport vormt echter een probleem. Experimenten hebben aannemelijk gemaakt dat diasporen van *Briza media* bij harde wind tot circa 400 meter verplaatst kunnen worden.[292] Dat betekent dat windverspreiding niet of nauwelijks kan bijdragen aan dispersie van het ene natuurgebied naar het andere of over brede zeegaten heen van het ene eiland naar het andere. Menselijk handelen speelde hierbij vroeger waarschijnlijk een belangrijke rol. Het is echter de vraag of deze dispersiefactor thans nog functioneert (zie hieronder).

In de onderzochte populaties van *Anacamptis morio* spelen zelfbestuiving en geitonogamie waarschijnlijk een belangrijke rol. De gemiddelde He-waarde van de *Anacamptis*-populaties van Goeree en Schouwen (0,17) ligt binnen het bereik van H-waarden van soorten met een gemengd voortplantingssysteem. De extreem lage waarden van de Hompelvoetpopulaties (0,08 en 0,010) wijzen op zelfbestuiving.[293] Deze variatie tussen populaties lijkt samen te hangen met hun leeftijd. Juist de jonge, meest recent ontstane populaties, vertonen de minste variatie en hier is zelfbestuiving het duidelijkst aan de orde. *Anacamptis morio* is een windverspreider die - in tegenstelling tot *Briza media* - in staat is om grote afstanden te overbruggen. Dat komt tot uiting in de vestiging van nieuwe *Anacamptis*-planten op afstanden van meerdere kilometers van bestaande populaties. In de meeste gevallen gaat het daarbij om de vestiging van een of enkele planten. *Anacamptis* zal dan voor zijn verdere voortplanting meestal aangewezen zijn op zelfbestuiving.

290 Ozinga *et al.* (2007): Uit analyse van een groot aantal Nederlandse permanente kwadraten bleek dat *Briza media* zich in meer dan 75% van deze kwadraten langer dan 16 jaar had kunnen handhaven.

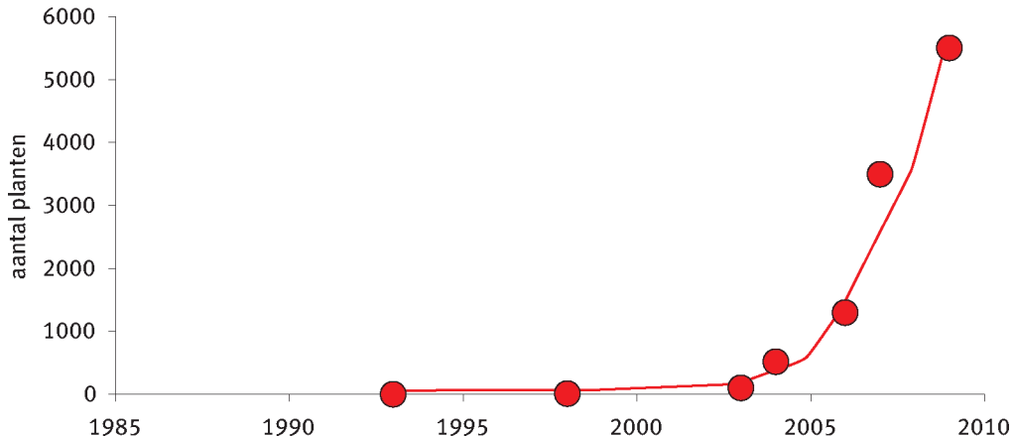
291 Tackenberg (2001); Fischer *et al.* (1996).

292 Hensen & Müller (1997).

293 Nybom (2004) geeft in haar *review* voor 8 studies van soorten met een gemengd voortplantingssysteem een gemiddelde H-waarde van 0,18 en voor 10 studies van soorten met volledige zelfbestuiving een waarde van 0,12. Het gaat hier om waarden verkregen met RAPD-techniek, maar deze mogen vergeleken worden met AFLP-waarden.

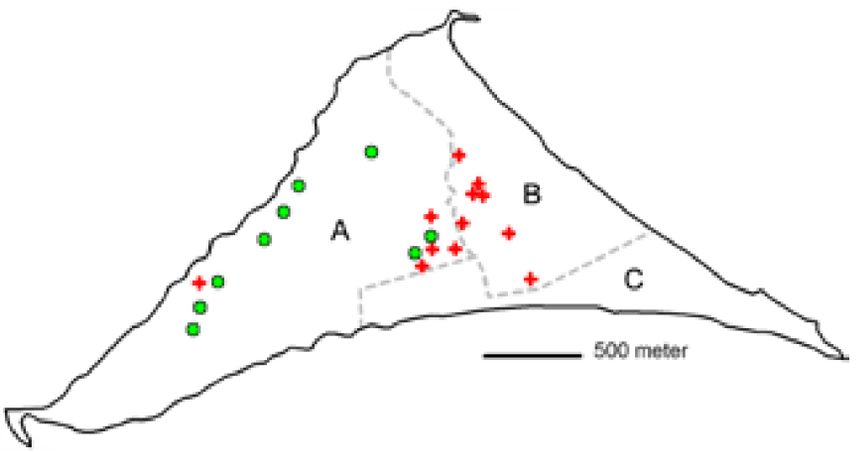
Figuur 34. Aantalsontwikkeling en verspreiding van *Anacamptis morio* op de Hompelvoet (Grevelingen).
(gegevens: Kees de Kraker)

A. Populatieontwikkeling 1993-2009.



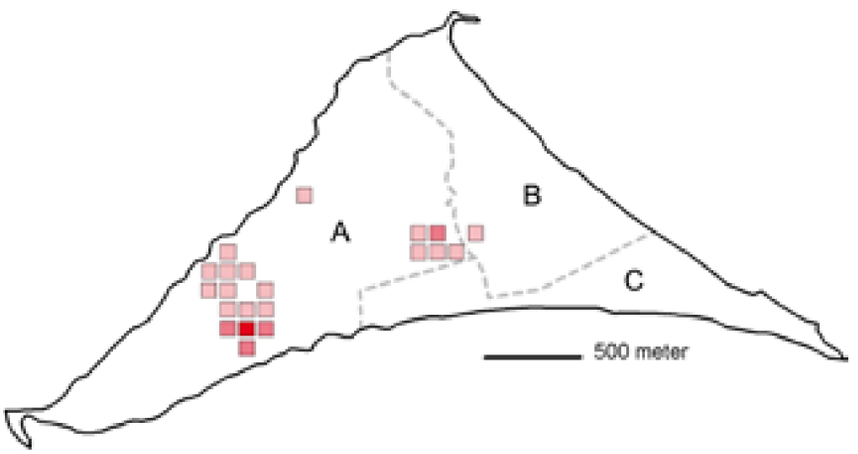
B. Voorkomen 1993-2000.

Ter plekke van de groene stippen was de plant in 2000 nog aanwezig. Bij de rode kruisjes niet meer.



C. Voorkomen in 2007.

Rastereenheden van 100 x 100 meter; lichtroze 1-100 ; donkerroze: 100-1000 en rood: >1000 exemplaren per hectare.



De stippellijnen bakenen gebieden af met een verschillend beheersregime:
A: Relatief extensieve begrazing met paarden (jaarrond) en runderen (juli-november).
B: Relatief intensieve begrazing met runderen in de maanden mei-juli. In de rest van het jaar wordt dit deel begraasd met runderen (juli-november) en paarden (juli-maart).
C. Hooilandbeheer en geen begrazing in maart-juli. Daarna extensieve begrazing door runderen (juli-november) en paarden (juli-maart).

Dit sluit aan bij de hierboven gepresenteerde analyseresultaten, die laten zien dat in jonge vestigingen sprake is van een geringe heterozygotie. Het is echter de vraag of *Anacamptis morio* altijd en overal tot reproductie door zelfbestuiving in staat is. In de literatuur zijn er verschillende aanwijzingen dat de soort bij zelfbestuiving te maken kan krijgen met *inbreeding* depressie.[294] Recent is er op gewezen dat de gevoeligheid voor inteelt tussen populaties van dezelfde soort kan variëren.[295] Mogelijk doet iets dergelijks zich voor in de populaties van *Anacamptis morio* in Zuidwest-Nederland (voor details zie hierna). Als dit zo is, dan moet er rekening gehouden worden met een veranderende selectiedruk tussen en binnen populaties. Handhaving van het erfelijke vermogen om zich voort te planten met behulp van zelfbestuiving - zelfs als dit leidt tot een iets verminderde reproductie - kan *Anacamptis* helpen om nieuwe plekken te koloniseren. Daarom moet er rekening mee worden gehouden dat in jonge geïsoleerde populaties sprake kan zijn van een geringere gevoeligheid voor inteelt. In oudere populaties met een grotere genetische variabiliteit levert inteelt weinig voordelen op en zal er dus eerder sprake zijn van een selectiedruk ten gunste van kruisbestuiving. Waarnemingen in een populatienetwerk in Noordoost-België van een andere nectarloze orchideeënsoort, *Orchis purpurea*, sluiten hierbij aan. Dit netwerk bestaat uit kleine, oude populaties die weinig gedifferentieerd zijn en gemiddeld een hogere genetische variatie hebben dan de hier onderzochte *Anacamptis*-populaties.[296] De leeftijd van deze populaties is honderd jaar of ouder en recente nieuwe kolonisaties ontbreken. Het verschil in ouderdom van een deel van de populaties kan de populatiegenetische verschillen tussen beide netwerken verklaren. Interessant zijn in dit verband ook de waarnemingen van L.A. Nilsson bij Skogsby op het Zweedse eiland Öland.[297] *Anacamptis morio* komt hier voor met een (meta)populatie die vele miljoenen individuen omvat. Geringe embryovorming bij kruisbestuiving en diverse bloemkenmerken indiceren een geringe genetische variabiliteit en een hoog aandeel van homozygoten in deze grote populatie. De auteur veronderstelt dat dit te maken heeft met een snelle uitbreiding van een kleine beginpopulatie in een zeer geschikt habitat. Het duidelijk waarneembare effect van inteelt zou daarbij de populatieontwikkeling niet hebben belemmerd.

Verminderde genetische variatie als gevolg van fragmentatie

De genetische variatie binnen de verschillende populaties van *Briza media* is groot en ligt in alle populaties op een min of meer vergelijkbaar niveau. Er zijn geen aanwijzingen voor een afgenomen variatie als gevolg van fragmentatie. Goede schattingen van de omvang van de verschillende populaties ontbreken, maar op grond van de groeiwijze van de soort en de oppervlakte die de populaties innemen is het waarschijnlijk dat deze ten minste enkele honderden en in aantal gevallen meerdere duizenden individuen omvatten. Daarnaast speelt ook de lange generatietijd van de genotypen als gevolg van vegetatieve voortplanting een belangrijke rol (zie boven). Beide factoren samen verklaren waarom ook geïsoleerde populaties van *Briza media* tot nu in staat zijn gebleken hun genetische variatie op een hoog niveau te handhaven. Voor kleine populaties van soorten met vegetatieve voortplanting is er een risico op vertragingseffecten bij uitsterven. Dit voortplantingsmechanisme maakt het voor een soort mogelijk nog enige tijd te overleven in geïsoleerde populaties. Op langere termijn kan de soort echter gedoemd zijn op deze plekken uit te sterven (‘*extinction debt*’).[298] In de onderzochte populaties van *Briza media* op Goeree en Schouwen lijken deze risico’s niet aan de orde. Het gaat hier steeds om grote populaties van vele honderden individuen of meer, die deel uitmaken van een groter samenhangend netwerk binnen een natuurgebied. De situatie op Voorne en Walcheren is anders. Weliswaar gaat het ook hier om forse populaties (honderden individuen), maar zij maken niet of nauwelijks onderdeel uit van een samenhangend netwerk. Er zijn geen aanwijzingen dat hier op dít moment sprake is van afnemende genetische variabiliteit. Het is echter onzeker hoe deze factor zich op langere termijn zal ontwikkelen als de bestaande isolatie tussen populaties zal blijven voortbestaan.

De onderzochte populaties van *Anacamptis morio* zijn genetisch duidelijk minder gevarieerd dan die van *Briza media*. Dit hangt samen met verschillen in het voortplantingssysteem van beide soorten (zie vorige paragraaf). Ook in het geval van *Anacamptis morio* zijn er geen aanwijzingen dat de populaties van deze soort in Zuidwest-Nederland te maken hebben met een afnemende genetische variabiliteit onder invloed van versnippering van het areaal. Voor zover er bij deze soort sprake is van populaties met een geringe genetische variatie gaat het hier waarschijnlijk om een wezenlijk kenmerk in de dispersie- en kolonisatiestrategie en is deze niet het gevolg van genetische erosie onder invloed van populatiefragmentatie.

Zowel voor *Briza media* en als voor *Anacamptis morio* zijn er dus geen aanwijzingen voor afnemende genetische variatie als gevolg van areaalfragmentatie in de binnenduinen van Zuidwest-Nederland. Een kanttekening daarbij is wel dat een hoge genetische variatie die wordt gemeten met neutrale merkers, zoals AFLP, niet hoeft te corresponderen met variatie in de functionele genen die de overlevingskansen van een populatie bepalen.[299] Voor een definitief oordeel over de levensvatbaarheid van de verschillende populaties moet vergelijkend onderzoek worden gedaan naar relevante populatieparameters.

Populatienetwerk van Briza media

De geringe genetische differentiatie van de onderzochte populaties van *Briza media* wijzen erop dat deze populaties deel uitmaken of uitgemaakt hebben van een groter samenhangend netwerk. Het lage differentiatiecoëfficiënt op gebiedsniveau (in alle gebieden waar meerdere populaties zijn onderzocht is $\Phi_{PT} \leq 0{,}05$) maakt aannemelijk dat de uitwisseling van genetisch materiaal tussen deelpopulaties in deze gebieden nog steeds plaatsvindt. Ook tussen gebieden en tussen eilanden - vooral Goeree en Schouwen - is sprake van een geringe differentiatie. Dit wijst erop dat ook de populaties van deze gebieden met elkaar verbonden zijn of zijn geweest. Natuurlijke dispersie door de wind is onvoldoende om afstanden groter dan enkele honderden meters te overbruggen en waarschijnlijk speelt zoöchoor transport en menselijk handelen daarom een belangrijke rol bij het verbinden van populaties over grotere afstand. Tot het midden van de twintigste eeuw maakten de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden deel uit van één agrarisch

294 Nilsson (1984); Smithson (2006).

295 Ouborg *et al.* (2006).

296 Jacquemyn *et al.* (2006): In negen kleine populaties (12-302 planten), die circa 0,25-7 kilometer van elkaar verwijderd lagen, bedroeg de gemiddelde H 0,21 (range 0,15-0,27). De differentiatie tussen de populaties (F_{ST}) bedroeg 0,09. Deze mag worden vergeleken met de in ZW-Nederland gevonden Φ_{PT} (Nybom, 2004).

297 Nilsson (1984).

298 Ozinga *et al.* (2007).

299 Ouborg *et al.* (2006).

systeem, waarbij dieren en dierlijke producten werden uitgewisseld (hoofdstuk 14 en 15). De *Briza*-populaties van de huidige binnenduingebieden waren toen verbonden met die in het polderland en dankzij de agrarische kontakten konden ook diasporen van het ene eiland naar het andere worden gebracht. Deze dispersiemechanismen werken nu waarschijnlijk niet meer. Veel natuurgebieden worden begraasd met dieren die daar permanent verblijven. Voor zover er sprake is van het inscharen van dieren van elders, komen deze waarschijnlijk niet meer in contact met andere *Briza*-populaties. Het zoöchoor transport van diasporen is daardoor onderbroken. Uitwisseling van diasporen tussen bestaande populaties vindt niet of nauwelijks meer plaats en onbezette, maar potentieel geschikte standplaatsen worden niet meer gekoloniseerd. Bij dit laatste is ook van belang dat *Briza* afhankelijk is van kruisbestuiving. De soort kan daarom op nieuwe locaties pas een vitale populatie ontwikkelen als er sprake is van een aanvoer van een groter aantal diasporen.

De geringe genetische differentiatie tussen de *Briza*-populaties van verschillende natuurgebieden en van verschillende eilanden is waarschijnlijk dus vooral het resultaat van een *gene flow* die tot het midden van de vorige eeuw plaatsvond. Dat deze nu nog steeds in het genetisch materiaal tot uiting komt kan worden verklaard door de grote populatieomvang en het voorkomen van vegetatieve voortplanting in deze populaties (zie boven). De relatief geïsoleerde positie van de *Briza*-populaties op Voorne moet waarschijnlijk verklaard worden vanuit de afwijkende ontwikkelingsgeschiedenis en het afwijkende beheer van dit gebied. Anders dan op Goeree en Schouwen is op Voorne de traditie van begrazing in de binnenduinen in de negentiende en twintigste eeuw veel minder sterk ontwikkeld (zie hoofdstuk 15). De plaatsen waar Briza hier thans voorkomt zijn kleine geïsoleerde valleitjes, die als eilandjes liggen in een overigens onbegraasd duinlandschap. Het is daarom goed mogelijk dat deze populaties minder sterk verbonden waren met het areaal van deze soort op Schouwen en Goeree en dat ook de onderlinge verbinding tussen de populaties op Voorne minder sterk was.

Kritische factoren in de kolonisatiestrategie van Anacamptis morio

De populaties van *Anacamptis morio* zijn genetisch sterk gedifferentieerd. Deze differentiatie is het grootste tussen de jonge populaties (GrH-1 en 2 en SD-2). Voor oudere en grotere populaties (SH, SD-1, GV) is de differentiatiecoëfficiënt veel kleiner. Bij de kolonisatie van nieuwe plekken spelen individuen die het vermogen hebben tot reproductie door zelfbestuiving waarschijnlijk een belangrijke rol. Daar ontwikkelen zich dan kleine, sterk gedifferentieerde populaties met een hoge frequentie van zelfbestuiving en buurbloembestuiving. Er zijn echter aanwijzingen dat niet alle planten zelfbestuiving effectief kunnen toepassen. Op de Schotsman (Veerse Meer) hebben zich in de afgelopen 10 jaar ten minste twee keer solitaire planten gevestigd, zonder dat dit leidde tot een waarneembare populatie-uitbreiding op basis van generatieve voortplanting. In één geval bloeide de plant van 2003 tot 2008 jaarlijks. De populatieontwikkeling op de Hompelvoet in de periode 1993-2000 wijst in eenzelfde richting. In deze periode waren er ten minste 21 vestigingen, maar op meer dan de helft van deze locaties is de soort in dezelfde periode ook weer verdwenen (figuur 34). Pas meer dan zeven jaar na de eerste vestiging begon de groei naar een grotere populatie. Dat gebeurde geconcentreerd op twee plekken en niet verspreid over het eiland, zoals men zou verwachten als alle exemplaren in gelijke mate zouden bijdragen aan de populatieontwikkeling. Een vertraagde populatieontwikkeling valt ook te reconstrueren uit de oudere gegevens over het voorkomen van de plant in Dijkwater. Omstreeks 1970 vond hier de eerste vestiging plaats, maar het duurde tot circa 1980 vóór de populatie sterk ging groeien (tabel 16b).

Het overbruggen van grote afstanden en de kolonisatie van nieuwe plekken is voor de windverspreider *Anacamptis morio* geen probleem. De soort heeft veel meer moeite om na een eerste vestiging door te groeien naar een grotere populatie. Daarbij spelen waarschijnlijk ook nog andere factoren een rol dan de hierboven aangeduide afhankelijkheid van zelfbestuiving. Zo is het jonge protocorm voor zijn ontwikkeling afhankelijk van de aanwezigheid van mycorrhizaschimmels. Het is niet zeker of deze altijd voldoende aanwezig zijn.[300] Bij *Orchis purpurea* bleek de aanwezigheid van mycorrhiza echter niet beperkend. De beschikbaarheid van voldoende zaden was waarschijnlijk wel een kritische factor.[301] Bij *Anacamptis morio* is herbivorie door natuurlijke grazers (konijnen, hazen) en beheersdieren (runderen, paarden) van grote invloed op het aantal planten dat in bloei komt en vrucht kan zetten. Deze orchidee is in het vroege voorjaar in schraallanden een van de weinige soorten met groene bovengrondse delen en is dan voor herbivoren zeer aantrekkelijk. Het aantal en de soort grazers en de wijze waarop begrazing plaatsvindt is direct van invloed op de hoeveelheid geproduceerd zaad. Deze is echter ook afhankelijk van het vermogen tot zelfbestuiving en de gevoeligheid voor inteelt. In beginnende en zich ontwikkelende populaties is een interactie tussen deze factoren dan ook zeer goed denkbaar.

300 Smithson (2006).

301 Jacquemyn *et al.* (2007).

C Duinzand in soorten en maten

11 Fysisch-chemische en geologische verschillen in het duinzand

11.1 Vraagstelling

In de vorige hoofdstukken is geconstateerd dat een belangrijk deel van de variatie in de plantengroei van de duinen in Zuidwest-Nederland samenhangt met verschillen in milieuomstandigheden. Het kalkgehalte van het duinzand speelt daarbij een belangrijke rol. Dat zich in het duinen van Zuidwest-Nederland aanzienlijke verschillen voordoen in het kalkgehalte is al lang bekend, maar deze verschillen zijn tot op heden nooit goed beschreven en verklaard.[302] Daarom gaat dit hoofdstuk nader in op de geologie en de chemie van het duinzand.

Een geologische gradiënt als oorzaak voor verschillen in duinzand?

In het kustgebied van Zuidwest-Nederland vertonen de afzettingen uit het Laat-Pleistoceen duidelijk verschillen (zie ook hoofdstuk 3). Ter hoogte van Walcheren en Schouwen sedimenteerden in deze periode mariene afzettingen van de Eem Formatie. Later ontstonden hieruit de eolische afzettingen van de Formatie van Boxtel. Ter hoogte van Voorne en Goeree werd in diezelfde periode een dik pakket fluviatiele sedimenten afgezet, dat gerekend wordt tot de Formatie van Kreftenheye (zie tabel 19). Deze hadden hun oorsprong in de bovenloop van de Rijn en de Maas. De vraag is nu of deze geologische verschillen een verklaring kunnen bieden voor mogelijke fysisch-chemische verschillen in het duinzand van Zuidwest-Nederland.

De Eem Formatie is weliswaar van mariene oorsprong, maar het materiaal voor deze formatie bestaat uit sedimenten die in eerdere fasen van het Pleistoceen door voorlopers van de Rijn en de Maas werden aangevoerd. In die zin hebben de Eem Formatie en de Formatie van Kreftenheye dus een gemeenschappelijke oorsprong. Gedurende het Pleistoceen speelden zich echter belangrijke geologische ontwikkelingen af in het bovenstroomse gebied van de Rijn. Zo sneed de Rijn in deze periode een aantal nieuwe brongebieden aan. Daarnaast was er in het Laat-Pleistoceen in het gebied van de Eifel sprake van een aanzienlijke vulkanische activiteit.[303] Dit betekent dat zich toch belangrijke mineralogische verschillen kunnen voordoen tussen de Eem Formatie en de Formatie van Kreftenheye.

De twee Pleistocene afzettingen in het kustgebied van Zuidwest-Nederland verschillen weliswaar sterk, maar zijn al meer dan 10.000 jaar oud. Sinds die tijd zijn zij op veel plaatsen geërodeerd of bedekt met of vervangen door sedimentpakketten van meer recente datum. In het polderland behoren deze tot de Formatie van Naaldwijk en in het zeegebied neemt de Banjaard Formatie een belangrijke plaats in. De vraag is dus of de oude Pleistocene afzettingen nog van invloed kunnen zijn op het relatief jonge duinzand dat grotendeels pas in de laatste duizend jaar is afgezet. Onderzoek heeft aannemelijk gemaakt dat het sediment dat gedurende het Holoceen is afgezet in de bekkens achter de strandwallen, voor circa 90% bestaat uit Pleistoceen materiaal van de Noordzeebodem en de zogenaamde Zeeuws-Vlaamse zandkop (*'headland'*, zie ook paragraaf 3.1).[304] Materiaal van de Eem Formatie, de Formatie van Boxtel en de Formatie van Kreftenheye vormen dus een belangrijke grondstof voor de Holocene Formatie van Naaldwijk en de Banjaard Formatie. Ook als het huidige duinzand afkomstig is van recente Holocene afzettingen, dan is het dus nog steeds mogelijk dat het ruimtelijke sedimentatiepatroon van eerdere Pleistocene mariene en fluviatiele afzettingen in dit duinzand tot expressie komt.

In dit verband zijn ook de sedimentatie- en transportprocessen in het kustgebied van belang. Gedurende een groot deel van het Holoceen deed zich langs de Vlaamse en Nederlandse kust een noordwaarts gericht sedimenttransport voor.[305] Materiaal uit de Rijn/Maasmonding werd in zuidelijke richting alleen over kortere afstand getransporteerd. Daarom kan evenwijdig aan de kust van Zuidwest-Nederland een gradiënt worden verondersteld in het Pleistocene materiaal. Aan de zuidzijde overheerst dan materiaal met verwantschap aan de Eem Formatie en de Formatie van Boxtel, terwijl aan de noordzijde materiaal van de Formatie van Kreftenheye domineert. Naast de stromingen die min of meer evenwijdig aan de kustlijn verliepen, speelden in Zuidwest-Nederland gedurende de laatste twee millennia ook getijstromen een belangrijke rol. Deze hebben in de zeegaten een sterk oost-west gerichte component en leiden daar tot buitendelta's met eenzelfde oriëntatie (paragraaf 3.2). Zij worden gevoed met Pleistoceen en Holoceen materiaal dat afkomstig is uit de verschillende zeearmen. Juist de platen in de buitendelta's zijn belangrijke leveranciers van zand voor de duinontwikkeling. De hypothese is nu dat de fysisch-chemische verschillen in het duinzand van Zuidwest-Nederland te herleiden zijn tot een gradiënt in de Pleistocene ondergrond van het kustgebied en de sedimentatie- en erosieprocessen in de onderscheiden zeearmen en hun buitendelta's.

Verschillen in kalkgehalten

Kalk in duinzand is een veelvormig en lastig te onderzoeken verschijnsel. In navolging van D. Eisma wordt er in de landschapsecologische literatuur meestal van uitgegaan dat kalk in duinzand geheel van zoögene oorsprong is en afkomstig is van schelpresten van recente of fossiele zeedieren.[306] De kalk kan echter ook een andere herkomst hebben. Zo kunnen in duinzand kalkkorrels aanwezig zijn die afkomstig zijn van geërodeerde kalksteen. Ook kunnen zich rondom bodemdeeltjes kalkkorstjes hebben afgezet.[307] Bij het onderzoeken en interpreteren van kalkgehalten in duinzand moet verder rekening worden gehouden met veranderingen die in de tijd optreden. Door neerslag en de afbraak van organische stof komen in de bodem H^+-ionen vrij, waarna carbonaten in oplossing gaan. De snelheid van ontkalking is vooral afhankelijk van het initiële kalkgehalte, de porositeit van de bodem en van de aard van de begroeiing. Vooral onder duindoornstruwelen blijkt het ontkalkingsproces relatief snel te verlopen.[308] Stuyfzand becijferde voor gebieden met een kalkgehalte van 2 en 5% $CaCO_3$ een gemiddelde ontkalkingsnelheid van circa 23 en 9 centimeter per eeuw. Naarmate een primair kalkrijk of kalkhoudend duingebied ouder is, wordt

302 Weevers (1921); Van der Kloot (1937a); Bennema (1949); Van der Maarel (1972); Depuijdt (1972).

303 Zonneveld (1977): 200-233; Berendsen & Stouthamer (2001): 7-13.

304 Beets & Van der Spek (2000); 11-13; Vos & Zeiler (2008).

305 Beets & Van der Spek (2000).

306 Eisma (1968).

307 Eisma (1968); Assendorp & Mücher (1990).

308 Stuyfzand (1993): 257-260; Stuyfzand (1998).

Tabel 19. Kenmerken van enkele belangrijke geologische formaties die aanwezig zijn in het kustgebied van Zuidwest-Nederland.

Bronnen: Verbraeck (1990); Ebbing & Laban (1996) en Laban & Rijsdijk (2002). De ouderdom van de afzettingsperiode is weergegeven in zogenaamde ^{14}C-jaren Before Present (Before Present = 1950; zie Groenendijk & Leloux, 2002).

	Formatie van Kreftenheye I-V	Formatie van Kreftenheye VI	Eem Formatie	Formatie van Boxtel	Banjaard Formatie
afzettingsperiode	Laat-Saalien - Weichselien 150.000-12.000 BP	Laat-Weichselien -Preboreaal 12.000-9.000 BP	Eemien 130.000-120.000 BP	Midden en Laat-Weichselien 25.000-10.000 BP	Laat-Holoceen, 3000 BP-heden
soort afzetting	fluviatiel	fluviatiel	marien en estuarien	wind	marien
herkomst	brongebied Rijn/Maas	brongebied Rijn/Maas	herwerkt Oud- en Midden-Pleistoceen	herwerkt Pleistoceen	herwerkt Pleistoceen
type materiaal	(zeer) grof zand (300-500 µm)	fijn - matig grof zand (< 300 µm)	fijn - grof zand	fijn zand	fijn zand; soms iets lutumhoudend
grind	fijn en grof grind (tot 40%)	minder en vooral fijn grind	veel grind aanwezig	geen grind	geen grind
schelpen en kalk	lokaal schelpresten, kalkhoudend?	> 1 % $CaCO_3$	Lokaal schelpresten, ook ouder materiaal	schelp- en kalkloos	schelprijk
mineralen	3-5 % augiet	25-35 % augiet; vulkanische puimsteen	geringe hoeveelheid augiet	geringe hoeveelheid augiet	aanwezigheid augiet onbekend

de ontkalkte bovenlaag dikker. De grens van ontkalkte naar kalkrijke omstandigheden doet zich voor als een overgangszone van 5-50 centimeter. Deze heeft het karakter van een 'ontkalkingsfront', dat zich langzaam maar zeker naar beneden verplaatst. Als een geheel of gedeeltelijk ontkalkt duinmassief verstuift en secundair een nieuw duin vormt, zal het primaire kalkgehalte van dit massief lager zijn dan dat van vergelijkbare massieven die uit jonger materiaal zijn opgebouwd. Dit doet zich waarschijnlijk voor in gebieden die zijn opgebouwd uit verwaaid of verspoeld strandwalzand. Het omgekeerde, secundaire afzetting van kalk in duinbodems, is ook mogelijk. In duinvalleien met toestromend grondwater dat is oververzadigd met Ca^{++}- en HCO_3^--ionen kan secundaire afzetting van $CaCO_3$ optreden. Dit kan lokaal leiden tot een aanmerkelijke verhoging van de kalkgehalten. In hoofdstuk 6 is gebleken dat ook in de duinvalleien van Zuidwest-Nederland rekening moet worden gehouden met dergelijke secundaire kalkafzettingen.[309] Voor een goed beeld van het initiële verschillen in kalkgehalte is het dus van belang om enerzijds rekening te houden met de mate van ontkalking en anderzijds om plaatsen met secundaire kalkafzetting als vochtige valleien te mijden.

Onderzoeksvragen

Op grond van het voorgaande zijn de volgende onderzoeksvragen geformuleerd:

- Doen zich in het kustgebied van Zuidwest-Nederland verschillen in het duinzand voor en kunnen deze worden gerelateerd aan de Laat-Pleistocene afzettingen in dit gebied?
- Hoe variëren de primaire kalkgehalten van het duinzand? Zijn eventuele verschillen te correleren met andere chemische of fysische variabelen en met mogelijke verschillen in geologische identiteit?
- Hoe moeten deze verschillen worden geïnterpreteerd in relatie tot het ontstaan van de duingebieden afzonderlijk en van het kustgebied van Zuidwest-Nederland als geheel?

309 Sival *et al.* (1998) toonden aan, dat in de toplaag van de Meinderswaalvallei in de Middelduinen op Goeree sprake is van een secundaire afzetting van 1,3% $CaCO_3$ per jaar. Vergelijkbare processen doen zich lokaal ook voor op Voorne en Schouwen.

11.2 Onderzoeksmethoden duinzand

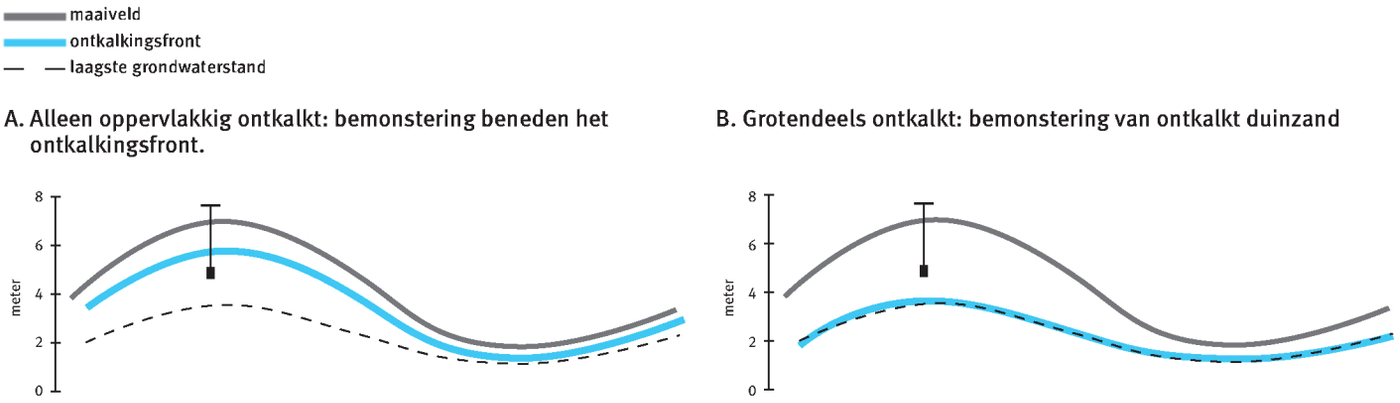
Bemonstering

Verspreid langs de kust van Walcheren tot aan Voorne zijn 46 duinzandmonsters verzameld en geanalyseerd (zie figuur 36). Daarbij is de variatie in ouderdom en geomorfologie van de grotere duingebieden in Zuidwest-Nederland zoveel mogelijk in de bemonstering betrokken. Bij grotere duinbreedtes en bij duinzones van verschillende ouderdom zijn meerdere monsters verzameld, loodrecht op de kust. De monsters zijn steeds genomen op hoger gelegen plaatsen boven de hoogste stand van het grondwater. De monsterdiepte was steeds 1 tot 2 meter beneden maaiveld. Waar mogelijk is geprobeerd om het duinzand beneden het ontkalkingsfront te verzamelen (zie figuur 35). Op een aantal plaatsen, vooral in de binnenduinen en op Walcheren, was het zand tot op grotere diepte kalkarm. In deze situaties is kalkarm zand verzameld, waarbij er op gelet werd dat niet in een ontkalkingsfront werd verzameld. Het zand is na het verzamelen aan de lucht gedroogd en bewaard in plastic zakjes. Tijdens het drogen is het zand in de zakjes enkele malen gekneed om verkitting tijdens het drogen tegen te gaan. Aan het eind van dit proces bestonden de monsters dan ook uit los duinzand waarin geen verkitte of geklonterde deeltje meer konden worden gevoeld of met de loep worden waargenomen. Grind of grotere schelpresten (> 2000 µm) waren niet in het bemonsterde duinzand aanwezig.

Om het duinzand chemisch te kunnen relateren aan geologische formaties zijn uit de collectie van TNO-NITG referentiemonsters genomen. Het betreft referentiemonsters van de Eem Formatie, Formatie van Kreftenheye en de Banjaard Formatie.[310] De Banjaard Formatie is een Laat-Holocene afzetting die in het kustgebied van Zuidwest-Nederland veel voorkomt. Deze formatie is in de analyse betrokken om ook een beeld te krijgen van de verwantschap van het duinzand met de Holocene kustafzettingen. Tabel 19 geeft een overzicht van de eigenschappen van verschillende formaties.

310 Het betreft de volgende boringen en boorlocaties. Formatie van Kreftenheye: boring 01RF379, afkomstig uit het kustgebied voor Voorne, UMT 559338/5755927; Banjaard Formatie: boring S5-224, afkomstig uit het kustgebied voor Schouwen, UMT 543990/5724683 en Eem Formatie: boring 02RF127; afkomstig uit het kustgebied voor Walcheren, UMT 511636/5714789.

Figuur 35. Bemonstering van het duinzand in alleen oppervlakkig en in grotendeels ontkalkte duinlandschappen. Het ontkalkingsfront is vermeden.



Voorbewerking en analyses

De verzamelde duinzandmonsters zijn in het laboratorium van TNO Bouw en Ondergrond (Utrecht) voorbewerkt en geanalyseerd. Tabel 20 geeft een overzicht van de verschillende analysemethoden en de bijbehorende voorbehandelingen.

Chemische samenstelling van de zandige fractie

De monsters zijn geanalyseerd op hun chemische samenstelling met behulp van de röntgenfluorescentietechniek (XRF-analyse). Daarbij is onderscheid gemaakt tussen een aantal hoofdverbindingen (bijvoorbeeld SiO_2, Fe_2O_3, Al_2O_3) en sporenelementen (bijvoorbeeld Pb, Zn, Ni, Cr), waarvan de gehalten zijn uitgedrukt in procenten respectievelijk in ppm's. Om het effect van klei- en leemdeeltjes zoveel mogelijk uit te sluiten is de analyse uitgevoerd op de fractie groter dan 63 µm. In het duinzand van Voorne en een deel van de binnenduinen van Goeree was deze fractie in kleine hoeveelheid aanwezig (0,5-1%, zie hierna). Ondanks het kneden van het duinzand tijdens het droogproces (zie vorige paragraaf) kan niet worden uitgesloten dat fijne deeltjes in het zand onderling of met zandkorrels verkit waren. In zeer geringe mate zijn daarom wellicht toch deeltjes kleiner dan 63 µm in de analyse betrokken.

Na in het laboratorium nogmaals te zijn gedroogd en vervolgens gezeefd, zijn de monsters gemalen. Daarna zijn zij onder toevoeging van een hechtmiddel onder hoge druk tot een parel geperst. De feitelijke analyse vond plaats met röntgenstraling die elektronen uit de binnenste schil van het atoom vrijmaakt. Bij het terugvallen van een elektron uit één van de buitenste schillen naar de opengevallen plaats wordt secundaire straling opgewekt met een voor het atoom specifieke energie. Deze energie wordt gedetecteerd en is een maat voor de concentratie van het betreffende atoom. De duinzandmonsters zijn in twee verschillende jaren (2004 en 2005) verzameld en geanalyseerd, waarbij gebruik gemaakt is van verschillende apparaten. Dit leverde voor enkele variabelen (SiO_2, TiO_2, MgO, Cu) verschillen op, die alleen verklaard konden worden vanuit verschillen in de analysemethode. Voor de hoofdelementen SiO_2, TiO_2 en MgO werd dit waarschijnlijk veroorzaakt door een iets fijnere maling en hogere perskracht in het nieuwe apparaat. Daarom zijn vijf monsters uit de eerste serie met het nieuwe apparaat opnieuw geanalyseerd en zijn de analyseresultaten van de eerste reeks gecorrigeerd voor de verschillen.[311] Deze correctie bleek geen waarneembaar effect te hebben op de resultaten van de bewerkingen. De clusteranalyse leverde voor de gecorrigeerde monsters voor en na de correctie dezelfde indeling op. De afwijkende Cu-gehalten werden waarschijnlijk veroorzaakt door contaminatie tijdens het analyseproces. De analyses voor dit element zijn daarom verder buiten beschouwing gelaten.

Bij de analyse werden in een aantal monsters de detectielimieten voor enkele verbindingen en sporenelementen overschreden. Bij twee elementen ging het om een groot aantal monsters. De waarnemingen voor deze elementen zijn verder voor alle monsters buiten beschouwing gelaten. Bij vier elementen ging het om een beperkt aantal monsters. Hier is in de clusteranalyse een waarde aangenomen van 0,5 x de laagst waargenomen waarde.[312]

Kalkgehalten

De kalkgehalten in de duinzandmonsters zijn bepaald door thermogravitatieve analyse (TGA-techniek) in het laboratorium van TNO-NITG in Utrecht. Daarbij zijn de monsters inclusief de fractie < 63 µm geanalyseerd (tabel 20). Kalk bestaat voor het grootste deel uit calciumcarbonaat ($CaCO_3$), maar bevat daarnaast ook een geringe hoeveelheid andere verbindingen en elementen. Een daarvan is strontium (Sr) dat de plaats van Ca-atomen in de kalkstructuur kan innemen. De Sr-gehalten kunnen per type kalkafzetting variëren. Door de Ca/Sr-verhouding in (clusters van) zandmonsters te vergelijken kan een beeld worden verkregen van mogelijke geochemische verschillen in de kalk van het duinzand. Bij het vergelijken van de Sr- en $CaCO_3$-gehalten moet er rekening mee worden gehouden dat deze bepaald zijn met verschillende analysetechnieken en dat in de XRF de fractie ≤ 63 µm niet is meegenomen (zie tabel 20). Daarom worden ook de Sr-gehalten met de CaO-gehalten uit de XRF vergeleken (beide exclusief fractie ≤ 63 µm). Omdat het in duinzand gedetecteerde CaO een andere oorsprong kan hebben dan calciumcarbonaat (bijvoorbeeld CaAl-silicaten) worden bij de presentatie van de resultaten ook de CaO-gehalten$_{(XRF)}$ en de $CaCO_3$-gehalten$_{(TGA)}$ onderling vergeleken.

De aard van de kalk in het duinzand is ook nog op een andere manier onderzocht. Duinzand bestaat uit onderdelen die enigszins verschillen in dichtheid. Kwarts is daarbij iets lichter (circa 2,65 gr/cm^3) dan kalksteen (circa 2,7 gr/cm^3). Door Hans de Kruyk (Leerdam) is van dit verschil gebruik gemaakt om het

311 Met dank aan Dr. B. van Os (TNO Bouw en Ondergrond) voor zijn hulp bij de interpretatie en de correctie van de analyseresultaten.

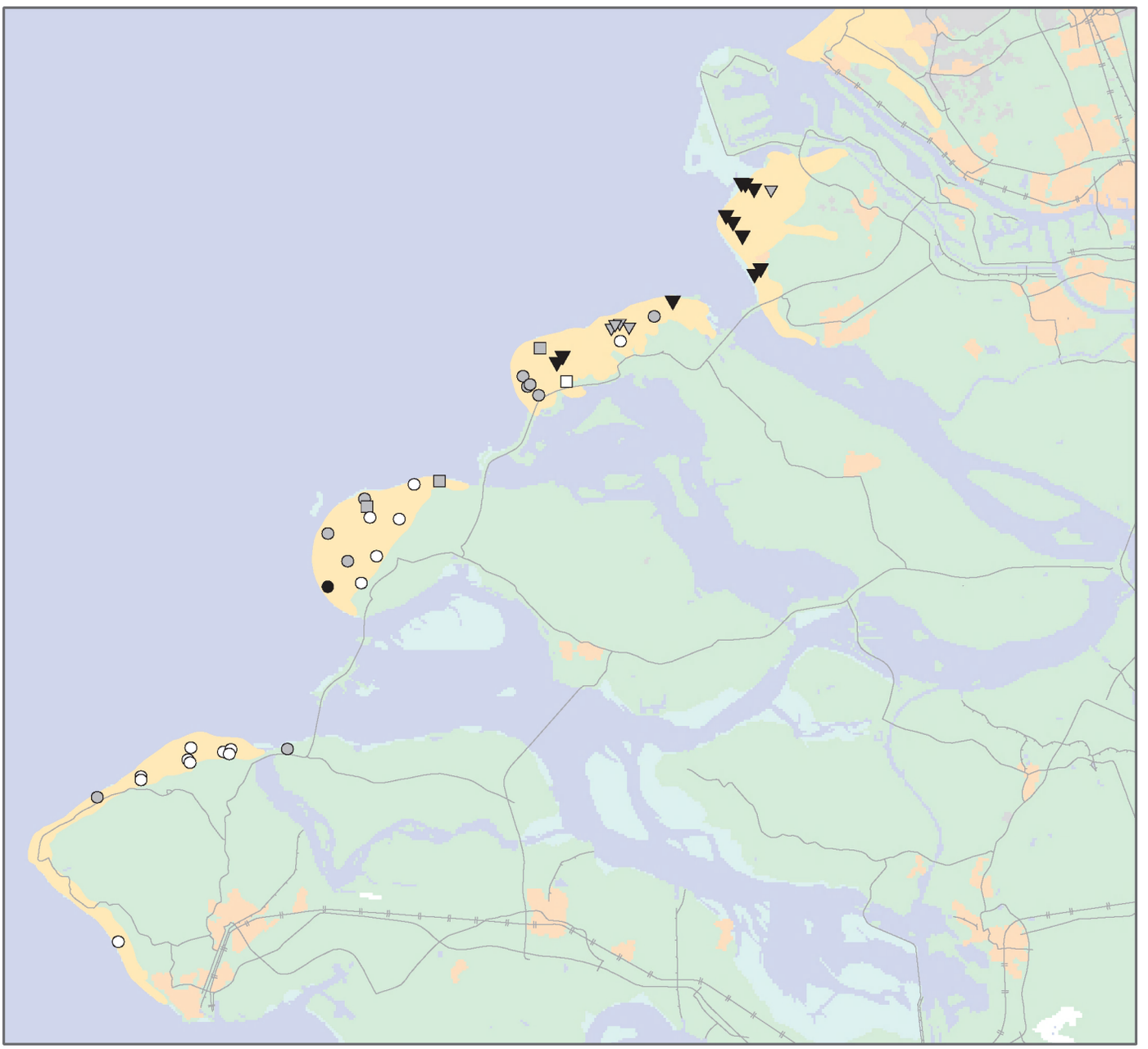
312 De buiten beschouwing gelaten elementen zijn (tussen haakjes het aantal malen buiten detectie en de laagste waameming): Sn (20 maal; 0,078 ppm) en Ni (19 maal; 0,202 ppm). De wel meegenomen elementen met slechts enkele waarnemingen buiten detectie zijn: MgO (4 maal; 0,00036%); Zn (1 maal; 0,0053 ppm); Th (2 maal; 0,024 ppm) en U (2 maal; 0,12 ppm).

Figuur 36. Geografische ligging van de geanalyseerde duinzandmonsters.

Van ieder monster is de clusterindeling en het kalkgehalte weergegeven.

○ : hoofdgroep 1
□ : hoofdgroep 2
▽ : hoofdgroep 3

: < 1,5% $CaCO_3$
: 1,5-3,5% $CaCO_3$
: 3,5-6% $CaCO_3$

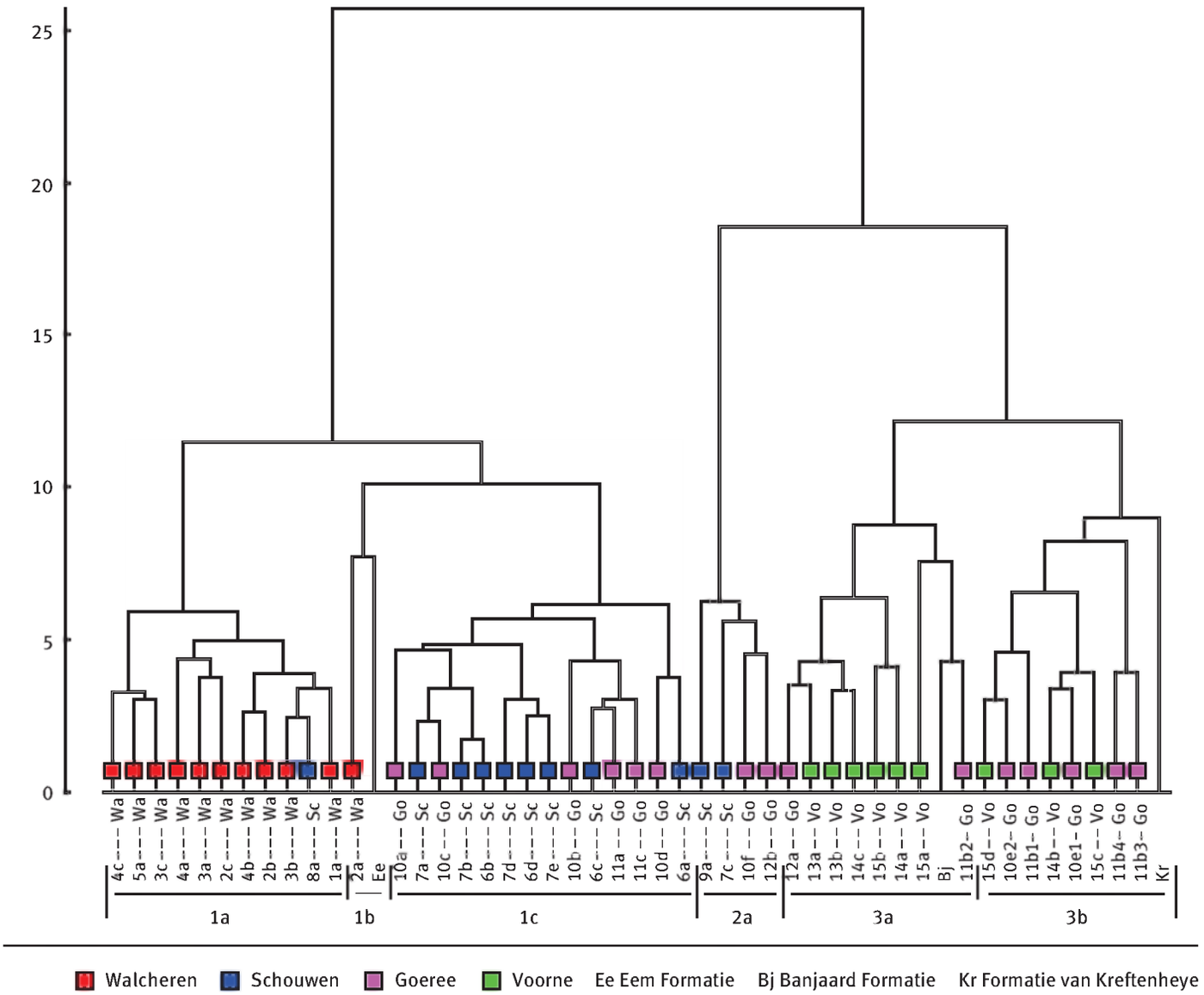


Tabel 20. Analysemethoden en voorbehandeling duinzand.

variabele	geanalyseerde fractie	analysemethode	voorbehandeling
chemische samenstelling	fractie > 63 µm (incl. schelpgruis)	röntgenfluorescentie-techniek (XRF)	drogen en zeven, vervolgens gemalen en met hars tot een tablet geperst
kalkgehalte	gehele sediment	thermogravitatieve analyse (TGA)	drogen en malen
korrelgrootte-verdeling	gehele sediment (ontkalkt)	multiple particle sizer (MPS)	voorbehandeling met H_2O_2 en HCL

Figuur 37. Dendrogram van de geochemische clusterindeling van de duinzandmonsters.

De dissimilariteiten zijn berekend op basis van euclidische afstand. Gebruikte clustertechniek: *'Error Sum of Squares'*.
Voor de basisgegevens van de afzonderlijke monsters zie bijlage 3.



duinzand te scheiden in een lichte kwarts-fractie en een zwaardere fractie. Daartoe is duinzand gemengd met een uitgebalanceerd mengsel van monobroomnaphthaline (sg 1,49) en tetrabroommethaan (sg 2,96). De zware fractie (zware mineralen, kalksteenkorrels en schelpgruis) zakt hierin naar beneden, terwijl de lichtere kwartskorrels blijven drijven. De aldus gescheiden zware fracties zijn voor een aantal monsters visueel vergeleken. Ook zijn slijpplaatjes gemaakt en kalkresten gefotografeerd.[313] In een deel van de zandmonsters bleek kalk niet alleen aanwezig in de vorm van schelpresten, maar ook als kleine korrels secundaire kalksteen, als calcietkristallen en als kalkkorstjes rondom korrels van een andere samenstelling. Om het aandeel van deze fracties in het duinzand na te gaan, is van een aantal kalkhoudende monsters een kleine hoeveelheid duinzand onder het binoculair bekeken. Daarbij zijn per monster 250-500 korrels (niet de schelpresten) afzonderlijk of in kleine groepjes met een bevochtigde naald in een druppel zoutzuur gedeponeerd, waarbij is geregistreerd of de korrels geheel of gedeeltelijk oplosten. Het aandeel opgeloste korrels in verhouding tot het totale aantal bekeken korrels is beschouwd als een maat voor de hoeveelheid in het duinzand aanwezige kalksteen en calciet.

In aanvulling op de hierboven besproken monsters van het diepere duinzand, waarvan de kalkgehalten met de TGA-techiek zijn bepaald, zijn ook de kalkgehalten beschouwd van de bodemmonsters die voor het vegetatieonderzoek zijn verzameld op 30 tot 40 centimeter diepte. Om de aanwezigheid van mariene sedimenten en secundaire kalkafzetting onder invloed van grondwater uit te sluiten zijn daarbij slechts monsters van de zogenaamde xeroserie gebruikt. Het gaat in totaal om 92 bepalingen, die zijn verricht met de methode van Van Wesemael.[314]

313 Voor een uitgebreider verslag zie De Kruyk (2008).

314 Van Wesemael (1955).

Tabel 21. Chemische samenstelling van het duinzand in de verschillende deelgroepen.

Weergegeven is de gemiddelde waarde en de spreiding. De gemiddelden waarvan de spreiding in de hoofdgroepen 1 en 3 elkaar uitsluiten zijn vetgedrukt.

	deelgroep 1a		1b	deelgroep 1c		hoofdgroep 2		deelgroep 3a		deelgroep 3b	
	n = 11		n = 1	n = 9		n = 4		n = 8		n = 8	
	gem.	*(spreiding)*		gem.	*(spreiding)*	gem.	*(spreiding)*	gem.	*(spreiding)*	gem.	*(spreiding)*
***Hoofdverbindingen** (procenten)*											
SiO_2	**98,1**	*(95,6 - 100)*	**97,3**	**96,5**	*(94,3 - 98,5)*	95,3	*(93,5 - 96,4)*	**92,5**	*(89,6 - 94,3)*	**92,3**	*(90,5 - 93,8)*
Al_2O_3	**1,19**	*(0,87 - 1,46)*	**0,74**	1,89	*(1,62 - 2,41)*	1,87	*(1,42 - 2,12)*	**2,42**	*(2,07 - 2,73)*	**2,74**	*(2,51 - 3,06)*
TiO_2	**0,06**	*(0,04 - 0,080)*	**0,05**	**0,07**	*(0,04 - 0,09)*	0,15	*(0,14 - 0,17)*	0,08	*(0,05 - 0,09)*	**0,13**	*(0,10 - 0,16)*
Fe_2O_3	**0,13**	*(0,05 - 0,19)*	**0,20**	**0,14**	*(0,07 - 0,23)*	0,33	*(0,27 - 0,38)*	0,32	*(0,19 - 0,46)*	**0,40**	*(0,29 - 0,48)*
MnO	0,005	*(0,002 - 0,010)*	0,005	0,004	*(0,002 - 0,009)*	0,013	*(0,010 - 0,014)*	0,009	*(0,006 - 0,012)*	0,011	*(0,009 - 0,015)*
CaO	**0,33**	*0,07 - 0,98*	**1,12**	0,84	*(0,07 - 1,71)*	1,12	*(0,25 - 1,90)*	**2,16**	*(1,18 - 3,11)*	1,98	*(0,91 - 3,08)*
MgO	**0,002**	*(<0,0004-0,011)*	**0,007**	**0,006**	*(0,001 - 0,013)*	0,011	*(0,007 - 0,020)*	**0,029**	*(0,017 - 0,047)*	**0,039**	*(0,024 - 0,060)*
Na_2O	**0,30**	*(0,20 - 0,37)*	**0,15**	0,50	*(0,42 - 0,65)*	0,50	*(0,38 - 0,57)*	**0,67**	*(0,54 - 0,76)*	**0,74**	*(0,71 - 0,78)*
K_2O	**0,50**	*(0,35 - 0,62)*	**0,33**	0,82	*(0,71 - 0,96)*	0,73	*(0,54 - 0,81)*	**0,98**	*(0,86 - 1,10)*	**1,06**	*(0,95 - 1,18)*
P_2O_5	0,019	*(0,010 - 0,025)*	0,048	0,022	*(0,016 - 0,027)*	0,025	*(0,021 - 0,027)*	0,025	*(0,015 - 0,029)*	0,027	*(0,017 - 0,036)*
***Sporenelementen** (ppm)*											
Pb	**4,16**	*(2,92 - 4,89)*	5,68	5,47	*(4,01 - 6,35)*	5,77	*(3,50 - 7,15)*	**9,65**	*(5,77 - 18,72)*	**7,40**	*(4,95 - 10,23)*
Zn	**1,10**	*(<0,005 - 2,29)*	4,23	1,43	*(<0,005 - 3,70)*	3,84	*(2,82 - 4,90)*	**8,18**	*(3,17 - 20,29)*	**6,37**	*(3,19 - 12,94)*
Cr	12,6	*(7,9 - 22,6)*	**10,0**	10,9	*(6,9 - 14,4)*	27,8	*(23,4 - 32,0)*	12,9	*(10,6 - 16,6)*	19,4	*(14,4 - 26,0)*
V	7,2	*(5,7 - 8,6)*	8,3	7,5	*(5,2 - 9,9)*	11,4	*(10,1 - 12,9)*	8,2	*(2,6 - 10,9)*	10,1	*(4,0 - 13,1)*
Sr	**29,7**	*(22,5 - 50,4)*	**49,7**	49,6	*(31,6 - 68,7)*	55,8	*(40,0 - 74,3)*	**82,3**	*(69,7 - 100,7)*	**82,5**	*(62,3 - 100,9)*
Ba	**119,1**	*(93,2 - 142,0)*	**82,7**	171,3	*(151,9 - 193,9)*	152,0	*(116,3 - 170,9)*	**192,7**	*(172,4 - 220,0)*	**199,0**	*(181,3 - 219,3)*
Rb	**16,62**	*(11,41 - 20,07)*	**11,64**	**26,04**	*(22,95 - 30,10)*	23,65	*(17,91 - 26,41)*	**31,40**	*(27,75 - 34,93)*	**33,73**	*(30,91 - 37,24)*
Ga	**2,26**	*(1,76 - 2,54)*	**2,11**	2,76	*(2,33 -3,42)*	2,67	*(2,09 - 3,02)*	**3,28**	*(2,71 - 3,74)*	**3,49**	*(3,04 - 3,76)*
Zr	77,0	*(35,9 - 156,1)*	**34,4**	66,8	*(30,1 - 112,1)*	264,5	*(246,6 - 285,1)*	53,8	*(38,2 - 81,1)*	119,8	*(72,2 - 181,3)*
Nb	2,34	*(1,77 - 3,02)*	**2,03**	2,32	*(1,29 - 2,90)*	4,29	*(3,76 - 4,69)*	2,51	*(2,11 - 2,99)*	3,36	*(2,74 - 4,54)*
Y	**5,49**	*(4,43 - 6,90)*	**5,71**	**5,49**	*(4,40 - 6,60)*	8,44	*(7,55 - 8,92)*	6,24	*(5,43 - 7,30)*	**7,80**	*(7,01 - 8,74)*
Sc	1,50	*(1,10 - 2,50)*	1,60	1,61	*(0,50 - 3,10)*	2,10	*(1,10 - 3,60)*	2,60	*(1,90 - 3,50)*	2,09	*(1,00 - 3,20)*
La	6,52	*(4,81 - 9,41)*	5,34	6,46	*(3,35 - 9,17)*	9,55	*(7,67 - 10,84)*	6,88	*(4,36 - 8,88)*	9,03	*(7,05 - 11,25)*
Nd	6,57	*(3,90 - 10,00)*	6,10	5,74	*(2,30 - 8,20)*	13,58	*(12,40 - 15,10)*	4,15	*(1,90 - 7,80)*	8,03	*(5,90 - 10,80)*
Th	1,63	*(< 0,02 - 3,51)*	1,60	1,30	*(< 0,02 - 3,81)*	2,73	*(1,49 - 4,76)*	2,38	*(0,02 - 3,84)*	3,13	*(0,76 - 5,12)*
U	0,60	*(< 0,12 - 1,22)*	< 0,12	0,98	*(0,15 - 1,54)*	1,34	*(0,35 - 1,97)*	0,97	*(0,28 - 1,62)*	1,36	*(0,71 - 1,76)*

Korrelgrootteverdeling

De korrelgrootteverdeling is bepaald met behulp van een Multiple Particle Sizer. Om het zand te ontdoen van kalkresten en organische stof zijn de monsters voorbehandeld met zoutzuur en waterstofperoxide.

Bewerking van de analyseresultaten

De chemische verwantschap van de duinzandmonsters is met behulp van het clusterprogramma DENDRO in een zogenaamd dendrogram weergegeven.[315] Als verwantschapsmaat is de euclidische afstand gebruikt. Voor de clusteranalyse is gebruik gemaakt van de *'Error Sum of Squares'*, omdat deze bij uitstek geschikt is voor kwantitatieve reeksen, waarbij gezocht wordt naar clusters met een minimale (statistische) variantie.[316]

Bij het vergelijken en clusteren van de duinzandmonsters gaat het om relatief kleine verschillen in de chemische samenstelling. Hierbij kunnen juist ook verbindingen en sporenelementen van belang zijn die in geringe hoeveelheid in het duinzand aanwezig zijn. De samenstelling van duinzand wordt sterk gedomineerd door SiO_2 (> 90-95%). De overige verbindingen en sporenelementen nemen maximaal slechts enkele procenten en soms slechts enkele tienden of honderden van procenten voor hun rekening. Om de verschillen in SiO_2-gehalten niet te sterk te laten domineren en de verschillen van alle variabelen een gelijk gewicht te geven bij de clustering, zijn de analyseresultaten onderworpen aan een zogenaamde Z-standaardisatie. Hierbij worden de verschillen in de gehalten uitgedrukt in een getal rondom 1 als functie van het gemiddelde en de standaarddeviatie van de gemeten waarden per element.[317] De getransformeerde waarden zijn gebruikt als input voor het programma DENDRO. Na uitvoering van de clusteranaly-

315 Schaffers (1991).

316 Schaffers (1991); Jongman *et al.* (1987).

317 Jongman *et al.* (1987): 20-21. In formule uitgedrukt: Ys= (Yw - Ygem) / sd, waarin Ys = gestandaardiseerde waarde, Yw = gemeten waarde, Ygem = gemiddelde van alle gemeten waarden, sd = standaarddeviatie van de reeks gemeten waarden.

Tabel 22. Korrelgrootteverdeling van de geanalyseerde duinzandmonsters.

Per regio en per zandgroep is het aandeel van de fijnste en de grofste fractie weergegeven. Tevens is aangegeven bij welke korrelgrootte de monsters gemiddeld 10%, 50% (mediaan) en 90% van hun drooggewicht bereiken (D10, D50 respectievelijk D90). Het quotiënt D60/D10 is een maat voor de spreiding van het duinzand. Bij een waarde kleiner dan 1,8 is er sprake van een zeer kleine spreiding. Bij een waarde groter dan 3 is de spreiding zeer groot.

			fractie (%) < 150 µm		fractie (%) > 350 µm		D10		D50		D90		D60/D10
groep	regio	n	gem	sd	gem	sd	gem	sd	gem	sd	gem	sd	gem
1a	Walcheren	10	0,2	*0,4*	33,6	*9,2*	229,6	*13,7*	317,5	*20,6*	438,9	*36,7*	1,50
	Schouwen	1	0,9	*nvt*	19,4	*nvt*	203,7	*nvt*	284,7	*nvt*	390,7	*nvt*	1,49
1b	Walcheren	1	0,0	*nvt*	71,8	*nvt*	299,2	*nvt*	411,7	*nvt*	576,8	*nvt*	1.47
1c	Schouwen	8	3,9	*1,1*	17,9	*7,5*	181.3	*23,1*	268,4	*26,1*	391,7	*33,5*	1,60
	Goeree	6	3,0	*3,7*	16,8	*5,9*	184.4	*10.6*	269,2	*16,9*	380,8	*23,1*	1,57
2	Schouwen	2	4,2	*1,3*	14,8	*0,4*	189,0	*19,1*	265,2	*17,0*	363,4	*10,8*	1,50
	Goeree	2	2,1	*1,6*	7,6	*1,8*	171,1	*9,0*	245,8	*11,0*	341,8	*10,2*	1,54
3a	Goeree	2	9,4	*8,5*	8,1	*3,9*	157,7	*25,5*	229,3	*36,5*	335,9	*31,1*	1,57
	Voorne	5	7,9	*5,6*	3,9	*2,7*	159,3	*17,1*	226,9	*21,5*	315,7	*22,6*	1,53
3b	Goeree	5	17,3	*2,2*	1,7	*0,2*	136,9	*3,0*	197,0	*5,21*	287,6	*6,0*	1,55
	Voorne	3	11,8	*4,6*	4,2	*4,0*	147,8	*9,3*	215,2	*18,45*	311,7	31,6	1,57

ses zijn de zandmonsters definitief ingedeeld en zijn per cluster de gemiddelden en de spreiding berekend van de gehalten aan hoofdverbindingen en sporenelementen. Dit is ook gedaan voor de korrelgrootteverdeling en de kalkgehalten. Deze variabelen hebben echter geen rol gespeeld bij de clusterindeling.

11.3 Resultaten

De chemische samenstelling van het duinzand

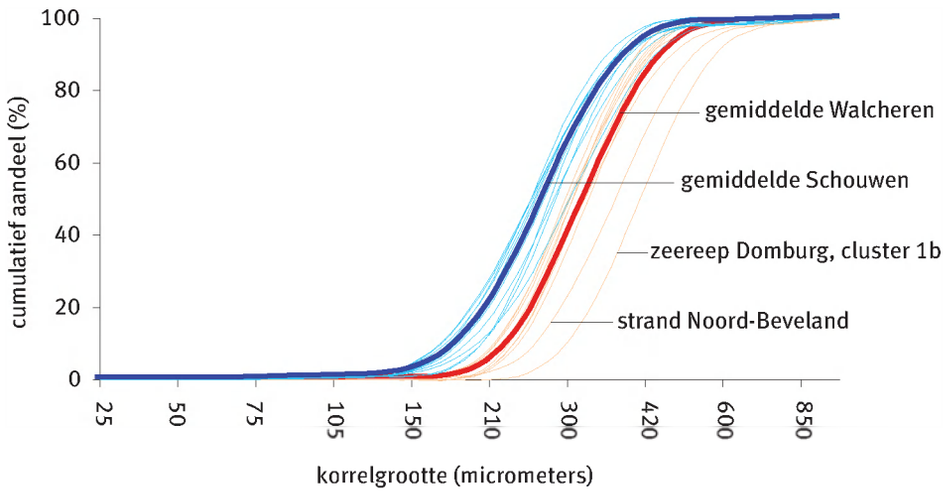
De duinzandmonsters vertonen een aanzienlijke variatie in chemische samenstelling. Daarbij is er een duidelijke samenhang met de korrelgrootteverdeling, het kalkgehalte en met de geografische herkomst. Ook blijken zich diverse correlaties voor te doen tussen de verschillende variabelen. Geochemisch bezien kunnen drie hoofdgroepen worden onderscheiden, die vervolgens uiteen vallen in een aantal deelgroepen (figuur 37). Hoofdgroep 1 betreft duinzand met een hoog gehalte aan SiO_2 dat vooral voorkomt op Walcheren, Schouwen en lokaal ook in de buitenduinen van Goeree (figuur 36 en tabel 21). Het referentiemonster van de Eem Formatie valt ook binnen dit cluster. Hoofdgroep 2 betreft vier monsters van Schouwen en Goeree, die een tussenpositie innemen tussen de beide andere hoofdgroepen (zie hierna). Hoofdgroep 3 omvat duinzandmonsters die afkomstig zijn van Voorne en Goeree. De referentiemonsters van de Formatie van Kreftenheye en de Banjaard Formatie vallen binnen dit cluster. Het wordt gekenmerkt door lagere SiO_2-gehalten dan hoofdgroep 1 en laat tegelijkertijd hogere gehalten zien voor een aantal andere hoofdverbindingen en sporenelementen. Niet alleen verschillen veel gemiddelde gehalten van hoofdgroepen 1 en 3, ook de spreiding van een aantal variabelen verschilt (zie tabel 21). Ook indien het kwantitatief sterk overheersende SiO_2 buiten beschouwing wordt gelaten en de overige hoofdverbindingen samen op 100% worden gesteld, is er sprake van duidelijke verschillen. In hoofdgroep 1 hebben Al_2O_3, K_2O en P_2O_5 dan een relatief hoog aandeel, terwijl CaO en MgO in hoofdgroep 3 sterker vertegenwoordigd zijn. De chemische verschillen tussen de hoofdgroepen corresponderen met verschillen in korrelgrootteverdeling en kalkgehalte van het duinzand (zie hierna). De hoofdgroepen 1 en 3 kunnen worden onderverdeeld in deelgroepen, die twee extremen laten zien (deelgroepen 1a en 3b) met daartussen een overgangsgroep, waarbinnen de deelgroepen minder verschillen (m.n. deelgroepen 1c, 2 en 3a). Deze onderverdeling in deelgroepen wordt hieronder verder besproken.

- *Deelgroep 1a:* deze groep wordt gevormd door duinzand van Walcheren en één monster uit een jong duingedeelte van Schouwen. Alle monsters worden gekenmerkt door een hoog SiO_2-gehalte. Voor een groot aantal hoofdverbindingen en sporenelementen sluiten de spreiding van deze deelgroep en die van de deelgroepen 3a en 3b elkaar uit (zie tabel 21).
- *Deelgroep 1b:* Het gaat hier om slechts één monster, afkomstig uit de zeereep ten westen van Domburg. Dit monster neemt ten opzichte van de overige zandmonsters een geïsoleerde positie in en vertoont in de clusteranalyse de grootste verwantschap met het referentiemonster van de Eem Formatie. Deze geïsoleerde positie en de relatief sterke verwantschap met de Eem Formatie hebben mogelijk te maken met de ligging van de monsterlocatie in de directe nabijheid van een strand waar in het afgelopen decennium herhaaldelijk suppleties hebben plaatsgevonden met zand dat uit het voorliggende kustgebied is opgezogen en op het strand is opgespoten. Juist in deze omgeving is de Eem Formatie aanwezig. Het gesuppleerde zand is mogelijk in de zeereep ingestoven. Het monster zou daarmee minder representatief kunnen zijn voor het zand van het historisch gegroeide duinlandschap van Walcheren.
- *Deelgroep 1c:* Betreft duinzand van Schouwen en Goeree, dat van deelgroep 1a afwijkt door hogere gehalten van een aantal hoofdverbindingen (Al_2O_3, Na_2O, K_2O) en sporenelementen (Pb, Sr, Ba, Rb en Ga). Er is echter veel overlap in de spreiding van de gehalten van beide deelgroepen. Ook met de hoofdgroepen 2 en 3 is overlap (zie tabel 21).
- *Hoofdgroep 2:* Deze groep bestaat uit vier monsters, die af-

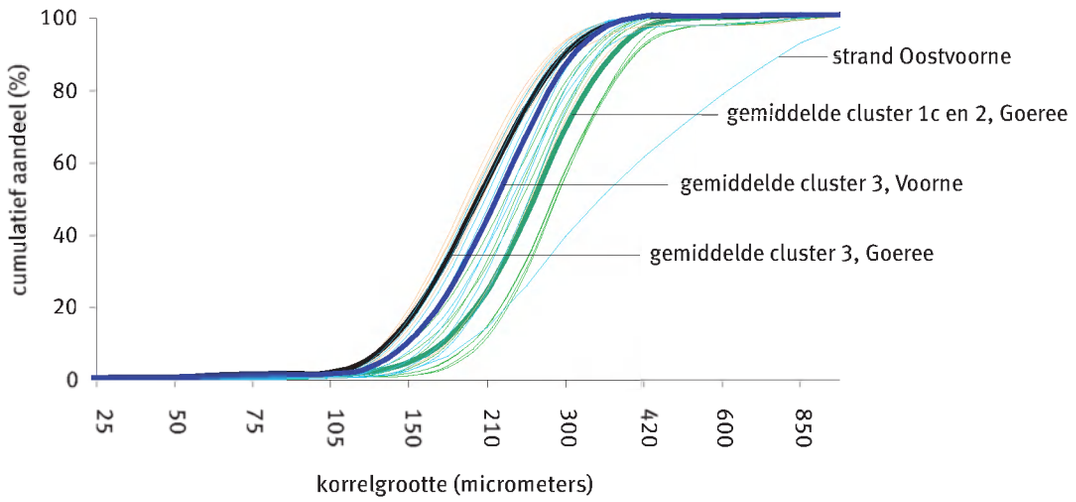
Figuur 38. Korrelgrootteverdeling van het onderzochte duinzand.

Ieder monster is met een aparte lijn weergegeven. Gemiddelden van eilanden of clusters per eiland zijn met een dikkere lijn getekend.

A. Walcheren en Schouwen



B. Goeree en Voorne



komstig zijn van vier zeer verschillende locaties op Goeree en Schouwen met een verschillende ouderdom. Ten opzichte van de hoofdgroepen 1 en 3 wordt deze groep gekenmerkt door intermediaire SiO_2-gehalten. Zij valt vooral op door hoge gehalten van een aantal sporenelementen met een hoog atoomgewicht (Zr, Cr, Nb, Y en Nd).

- *Deelgroep 3a:* Deze deelgroep bestaat geheel uit duinzandmonsters van Goeree en Voorne en omvat ook het referentiemonster uit de Banjaard Formatie. Zij wordt gekenmerkt door lage SiO_2-gehalten en een relatief hoge gehalten van andere verbindingen en elementen. Zij onderscheidt zich van groep 3b door lagere gemiddelden van een aantal hoofdverbindingen (Al_2O_3, TiO_2, Fe_2O_3, Na_2O) en sporenelementen (Cr, Zr, Nb, Y, La, Nd). Wel is vrijwel steeds sprake van een overlap in de spreiding. Deze deelgroep onderscheidt zich minder duidelijk van de beide andere hoofdgroepen dan deelgroep 3b (tabel 21).
- *Deelgroep 3b:* Deze groep omvat acht duinzandmonsters die afkomstig zijn uit de duinen van Voorne en van de noordwestzijde van de binnenduinen van Goeree (Westduinen, Middelduinen). Het referentiemonster van de Formatie van Kreftenheye valt binnen deze deelgroep. Samen met deelgroep 3a heeft deze groep de laagste SiO_2-gehalten en de hoogste gehalten aan andere verbindingen en elementen. Zij onderscheidt zich sterk van de deelgroepen 1a, 1b en 1c (zie tabel 21).

Korrelgrootteverdeling

Ook de korrelgrootteverdeling van de geanalyseerde monsters is zeer gevarieerd (tabel 22 en figuur 38). Monster 15a heeft een verdeling die duidelijk afwijkt van de overige monsters. Het is afkomstig van de primaire duintjes op het strand bij Oostvoorne en is ingedeeld in deelgroep 3a (figuur 38b). De grove fractie heeft in dit monster een hoog aandeel en het is ook uitgesproken schelprijk. Bijna 50% van dit monster bestaat uit zandkorrels groter dan 350 µm, terwijl het duinzand van Voorne voor het overige juist gekenmerkt wordt door een fijne samenstelling. Waarschijnlijk hangt de afwijkende samenstelling van dit strandzand samen met werken die in de tweede helft van de vorige eeuw zijn uitgevoerd in het gebied van de Brielse Dam en de Maasvlakte, waarbij grote hoeveelheden zand vanuit grotere diepte zijn opgespoten. Zo komt bijvoorbeeld ook langs de oever van het Oostvoornse Meer aan de

Tabel 23. Kalkgehalten (% $CaCO_3$) in de geanalyseerde duinzandmonsters.

Weergegeven zijn de totale spreiding per regio en de gemiddelden per duinzandcluster. Deze cijfers zijn berekend over alle analyses (a) en over de monsters die duidelijk kalkhoudend zijn (b).

	Walcheren	Schouwen	Goeree	Voorne
a. alle analyses				
Totale spreiding	0,07 - 2,02	0,11 - 3,67	0,11 - 5,32	3,70 -5,89
Cluster 1a	0,51 (n=10)	1,23 (n=1)		
Cluster 1b	1,84 (n=1)			
Cluster 1c		1,37 (n=8)	2,07 (n=6)	
Cluster 2a		1,94 (n=2)	1,78 (n=2)	
Cluster 3a			2,95 (n=2)	4,64 (n=5)
Cluster 3b			3,29 (n=5)	5,53 (n=3)
b. alleen duidelijk kalkhoudende monsters (> 1 % $CaCO_3$)				
Totale spreiding	1,84 - 2,02	1,06-3,67	1,57 - 5,32	3,70 -5,89
Cluster 1a	2,02 (n=1)	1,23 (n=1)		
Cluster 1b	1,84 (n=1)			
Cluster 1c		2,25 (n=5)	2,45 (n=5)	
Cluster 2a		1,95 (n=2)	3,45 (n=1)	
Cluster 3a			2,95 (n=2)	4,64 (n=5)
Cluster 3b			3,29 (n=5)	5,53 (n=3)

zijde van de Maasvlakte plaatselijk zeer grof zand voor, dat afwijkt van het duinzand van Voorne.[318] Het zand van monster 15a is daarom niet representatief voor de rest van het duingebied van Voorne en wordt bij de bespreking van de korrelgrootteverdeling verder buiten beschouwing gelaten.

- *Hoofdgroep 1*: Het duinzand van Walcheren (inclusief primaire duintjes op het strand van Noord-Beveland) is duidelijk het grofste van alle onderzochte duingebieden. In slechts drie van de tien monsters is materiaal aangetroffen, dat kleiner was dan 150 µm. Daarbij ging het steeds om een aandeel van minder dan 1%. Materiaal kleiner dan 63 µm kwam hier niet voor. Anderzijds is gemiddeld ruim 30% van dit duinzand grover dan 350 µm. Het zand uit de zeereep van Domburg (deelgroep 1b) bestaat zelfs voor meer dan 70% uit zulk grof zand. Het is niet uitgesloten dat dit monster is beïnvloed door recente strandsuppleties (zie vorige paragraaf). Het duinzand van Schouwen en Goeree is duidelijk fijner. Het zand van deelgroep 1c (afkomstig van Schouwen en Goeree) is significant fijner dan de Walcherse monsters van deelgroep 1a (t-toets: $p < 0{,}001$ voor d50 en fractie > 350 µm). Ook binnen deelgroep 1a is het enige monster van Schouwen duidelijk fijner dan de overige monsters, die verder allemaal van Walcheren afkomstig zijn. De monsters afkomstig van Goeree en Schouwen vertonen geen verschil. In de monsters behorend tot deelgroep 1c van zowel Goeree als Schouwen komt soms een kleine fractie voor < 63 µm (max. 0,4%).
- *Hoofdgroep 2:* De korrelgrootteverdeling van deze monsters komt overeen met die van deelgroep 1c. De monsters van zowel Goeree als Schouwen verschillen niet significant van elkaar. De monsters van Goeree in deze deelgroep zijn grover dan die in groep 3, maar de verschillen zijn slechts zwak significant (t-toets $0{,}01 > p > 0{,}05$ voor fractie < 150 µm en d50).
- *Hoofdgroep 3:* Het duinzand van dit cluster is duidelijk het fijnste van de drie onderscheiden hoofdgroepen. Deelgroep 3b heeft de fijnste samenstelling. Het zand van deze deelgroep heeft gemiddeld voor 10-20% een korrelgrootte kleiner dan 150 µm. Anderzijds omvat de fractie grover dan 350 µm slechts enkele procenten. De fijne zandsamenstelling vinden we ook terug in deelgroep 3a, maar gemiddeld genomen is de korrelgrootte hier iets grover. In alle monsters van de deelgroepen 3a en 3b is materiaal aanwezig met een korrelgrootte kleiner dan 63 µm. Dit aandeel varieert van 0,01 tot 1,08%.

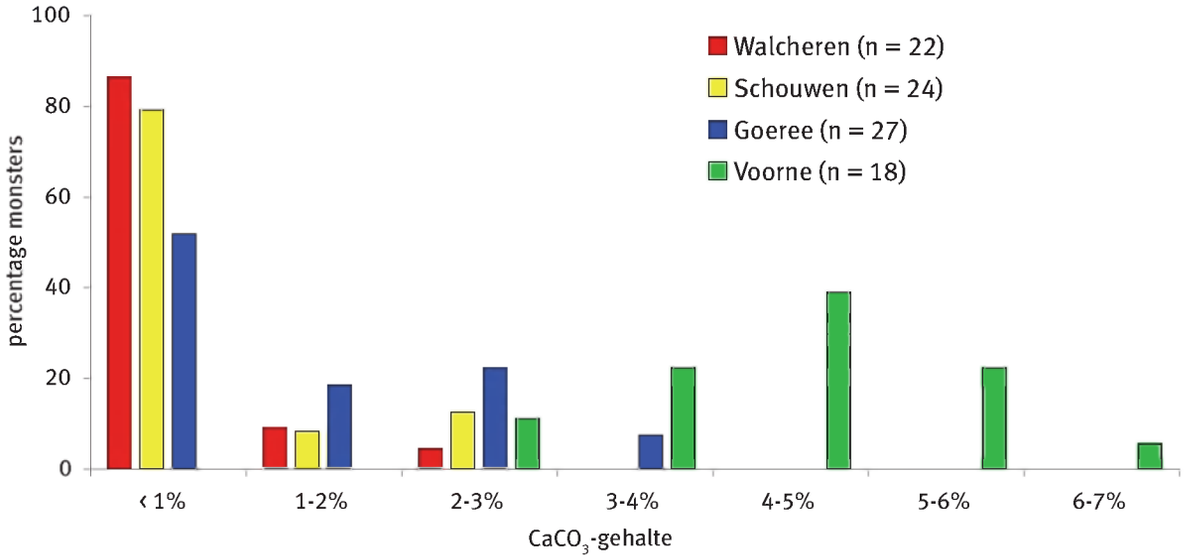
318 Het feit dat monster 15a in deelgroep 3b is ingedeeld, wijst op verwantschap met de Formatie van Kreftenheye. De diepere lagen van deze formatie worden gekenmerkt door de aanwezigheid van relatief grof zand en grind (Verbraeck, 1990; zie ook tabel 19). De grove samenstelling van monster 15a kan daarom beschouwd worden als een aanwijzing voor een herkomst uit de diepere ondergrond.

Kalkgehalten

Ook de kalkgehalten van de geanalyseerde monsters verschillen aanzienlijk. Tabel 23 geeft een overzicht van de spreiding per regio en de gemiddelden per cluster. Om de invloed van oude geheel ontkalkte duingedeelten uit te sluiten en een beeld te krijgen van de gehalten van kalkhoudende duinmassieven zijn in deze tabel ook de gegevens opgenomen van alleen die duingedeelten waar de bodem duidelijk kalkhoudend was (> 1% $CaCO_3$). In figuur 39 zijn de kalkgehalten weergegeven van de bodemmonsters die voor de vegetatieanalyses zijn verzameld. De verschillende gegevens worden hieronder per eiland apart besproken.

- *Walcheren:* Het merendeel van het duinzand van Walcheren is uitgesproken kalkarm. In de noordelijke duinen tussen Domburg en Vrouwenpolder werden op 1-2 meter diepte geen kalkgehalten gemeten > 0,7% $CaCO_3$, zelfs niet dicht bij de zeereep. Hogere gehalten waren wel aanwezig in de duinen aan de zuidwestzijde bij Dishoek/Valkenisse, tussen Westkapelle en Domburg en in de primaire duintjes op het strand van Noord-Beveland (1,8-2,0% $CaCO_3$). De bodemmonsters die voor de vegetatieanalyses zijn verzameld, bevestigen dit beeld. Bijna 90% van deze monsters bevatte minder dan 1% $CaCO_3$. Kalkgehalten > 3% werden ook hier niet vastgesteld op Walcheren (figuur 39).
- *Schouwen:* Ook op Schouwen zijn de kalkgehalten laag. Op 1-2 meter diepte werden de hoogste gehalten gemeten direct achter de zeereep aan de buitenzijde van de Boswachterij Westerschouwen (3,7% $CaCO_3$) en in de Verklikkerduinen en de

Figuur 39. Kalkgehalten in bodemmonsters van 30-40 centimeter diepte uit de xeroserie van verschillende duingebieden in Zuidwest-Nederland.



voorliggende primaire duintjes (2,4-2,3%). Overal elders was het kalkgehalte ‹ 2,0% (totaal 11 monsters). Daarbij deden zich geen significante verschillen voor tussen de onderscheiden (deel) groepen. Bijna 80% van de bodemmonsters die zijn verzameld voor de vegetatieanalyses bevatte ‹ 1% $CaCO_3$. Op een totaal van 23 analyses werden ook hier geen kalkgehalten vastgesteld › 3%.

- *Goeree:* Van alle bestudeerde duingebieden is de spreiding van de kalkgehalten in de duinen van Goeree het grootst. Op 1-2 meter diepte zijn aan de zuidoostzijde van de West- en Middelduinen (binnenduingebied) kalkgehalten gemeten van 0,1-0,2% (deelgroepen 1c en 2). De kalkgehalten in het zand van de buitenduinen aan de west- en zuidwestzijde van Goeree varieren tussen 1,7 en 3,5%, waarbij zich tussen de verschillende deelgroepen (1c, 2a, 3a) geen duidelijk verschillen voordoen. De hoogste waarden in de duinen van Goeree zijn gemeten aan de noordwestzijde van de Westduinen (5,3% $CaCO_3$). Het betreft hier monsters, die geochemisch in deelgroep 3b vallen. Elders in het binnenduingebied, aan de noordwestzijde van de Middelduinen, zijn in drie monsters van dezelfde deelgroep kalkgehalten gemeten die variëren van 1,6-2,3% $CaCO_3$. Secundaire ontkalking speelt hier geen rol, omdat het zand steeds op een diepte van circa 1,5 meter en duidelijk beneden het ontkalkingsfront is verzameld. Kennelijk zorgen andere factoren voor een aanzienlijke variatie van de kalkgehalten in de binnenduinen van Goeree. De analyses van de ondiepe monsters bevestigen het beeld van de relatief grote variatie in het kalkgehalte dit duingebied (zie figuur 39). De hoogst gemeten gehalten in deze reeks bedragen respectievelijk 3,0 en 3,1% $CaCO_3$.
- *Voorne:* De kalkgehalten in het duinzand van Voorne zijn de hoogste van Zuidwest-Nederland. De op 1-2 meter diepte gemeten gehalten variëren van 3,7-5,9% $CaCO_3$. Kalkarm duinzand, is op een diepte van 1-1,5 meter op Voorne niet aangetroffen en komt daar waarschijnlijk ook niet voor. Op een diepte van 30-40 centimeter varieerden de kalkgehalten van 2,3-6,1% $CaCO_3$. Ruim 70% van de ondiepe monsters bevatte meer dan 3,5% kalk.

Het in het duinzand aanwezige calciumcarbonaat is niet alleen afkomstig van recente of fossiele schelpresten. Dit blijkt onder andere uit de aanwezigheid van calcietkristallen, van andere microfossielen dan schelpresten en vooral van kalksteenkorrels (zie figuur 40). Daarbij viel de aanwezigheid op van grijs gekleurde korrels, waarvan na oplossen vaak enkele zeer fijne donkere partikeltjes overblijven. Deze korrels zijn ook aangetroffen in rivierzand dat is verzameld langs de Waal bij Herwijnen en langs de Maas bij Roermond.[319] Zij zijn te herkennen aan het bij het oplossen vrijkomen van een lichte H_2S-geur. Deze geur is kenmerkend voor veel fossiele organogene kalksteen in de Eifel en de Ardennen.[320] Het gaat hier om kalksteen waarin microkristallijne kleideeltjes zijn vermengd. Uit uitgevoerde korreltellingen blijkt, dat vooral in monsters uit hoofdgroep 3 een relatief hoog percentage kalksteenkorrels aanwezig is (zie figuur 40). Monsters van de hoofdgroepen 1 en 2 hebben een maximaal $CaCO_3$-gehalte van 3,7%, waarbij ten hoogste 3-3,5% van de zandkorrels blijkt te bestaan uit kalksteen. Duinzandmonsters van hoofdgroep 3 hebben meestal hogere $CaCO_3$-gehalten en bestaan voor 5 tot bijna 15% uit kalksteenkorrels. Dit maakt aannemelijk dat de kalksteenkorrels een belangrijke rol spelen bij de hogere kalkgehalten van de duingebieden rond de Haringvlietmonding. Uit de korreltellingen bleek ook dat in diverse monsters zandkorrels (0-8%) met een kalkkorstje voorkwamen. Dit korstje varieerde in dikte. Het bleek niet mogelijk om hierin verschillen te vinden tussen de verschillende clusters en/of duingebieden.

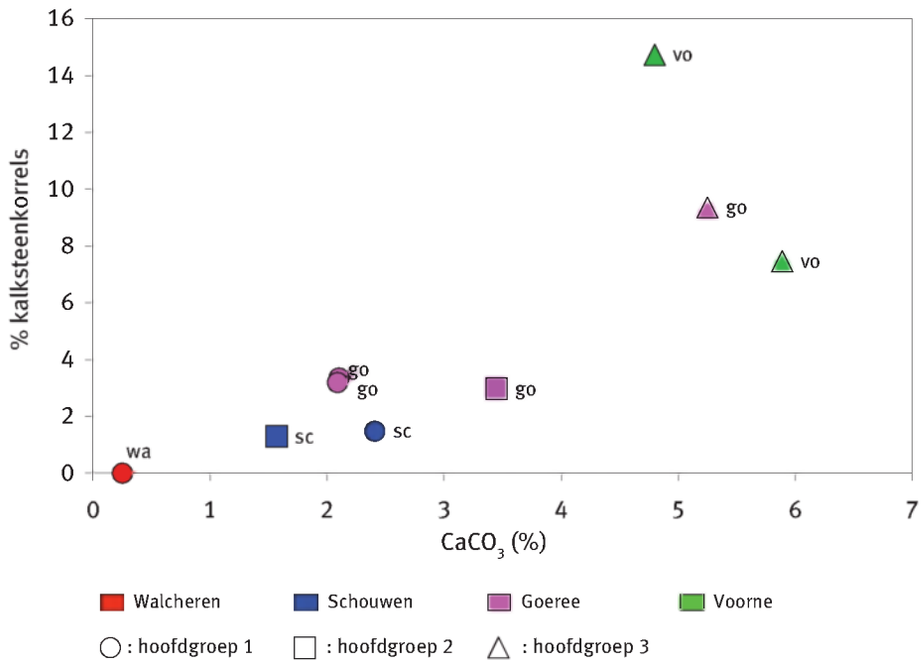
Vergelijking van de resultaten van de TGA- en XRF-analyses maakt verder aannemelijk dat zich tussen het duinzand van de hoofdgroepen 1 en 3 verschillen voordoen in de aard en de geochemische samenstelling van de kalk. De kalkgehalten volgens de TGA-analyse blijken sterk gecorreleerd met de resultaten van de CaO-bepaling in de XRF-metingen (figuur 41a). Daarbij doen zich kleine verschillen voor in de hellingshoek van de regressielijnen van beide hoofdgroepen. Deze verschillen bleken statistisch significant ($p < 0{,}016$). Hierbij speelt een rol dat in de XRF-analyses de fractie ≤ 63 µm ontbreekt en deze fractie wel betrokken is in de TGA-analyse. Het in deze fractie aanwezige calciumcarbonaat ont-

319 Mededeling Hans de Kruyk; met dank aan Hans de Kruyk en Phlip Bossenbroek voor het verzamelen van dit Rijn- en Maaszand.

320 Hans de Kruyk (mondelinge mededeling).

Figuur 40. Aanwezigheid van kalksteenkorrels in duinzandmonsters.

Het percentage korrels per steekproef dat geheel oplost in HCl is uitgezet tegen het $CaCO_3$-gehalte van het monster. De geochemische hoofdgroepen en het duingebied van herkomst zijn met kleuren en symbolen apart weergegeven.



breekt dus in de CaO-bepaling van de XRF. Deze fractie is in cluster 3 groter en anders verdeeld dan in cluster 1 (zie vorige paragraaf) en dat kan het geringe verschil in de hellingshoek van de twee regressielijnen verklaren. Beide regressielijnen gaan dicht langs het nulpunt van de x- en y-as. Hieruit blijkt dat het carbonaatgebonden calcium verreweg de belangrijkste bron is voor de CaO. Daarom kan het Cao_{XRF}-gehalte gebruikt worden als maat voor het kalkgehalte. Figuur 41b laat de relatie zien tussen CaO- en Sr-gehalten in verschillende monsters. De hellingshoek van de regressielijnen door de hoofdgroepen 1 en 3 is significant verschillend. Hetzelfde geldt voor de regressielijnen door de deelgroepen 1a en 1c. Tussen de deelgroepen 3a en 3b doet zich geen significant verschil voor. De monsters van hoofdgroep 2 hebben een verspreide ligging en sluiten aan bij de monsters van de (deel)groepen 1c en 3 die in dezelfde omgeving zijn verzameld.

11.4 Discussie

Algemeen

De fysisch-chemische samenstelling van het zand in de duingebieden van Zuidwest-Nederland is duidelijk gedifferentieerd. Geochemische verschillen gaan daarbij opvallend vaak samen met verschillen in korrelgrootte en kalkgehalte. Walcheren heeft relatief grof, kalkarm duinzand, waarin SiO_2 sterk overheerst. Het duinzand van Voorne en van delen van Goeree is niet alleen duidelijk fijner, maar ook chemisch gevarieerder en kalkrijker. De monsters van Schouwen en het resterende gedeelte van Goeree nemen in dit opzicht een tussenpositie in. Er zijn slechts enkele geologische referentiemonsters geanalyseerd en daarom kan geen beeld worden verkregen van de variatie in de chemische samenstelling van de verschillende geologische afzettingen. De conclusies over de verwantschap van de duinzandclusters met geologische formaties moeten daarom met het nodige voorbehoud worden gepresenteerd. Er lijkt sprake van een verband tussen de samenstelling van het duinzand en de aanwezigheid van de mariene Eem Formatie en de fluviatiele Formatie van Kreftenheye in de Pleistocene ondergrond. Het duinzand van Walcheren en Schouwen vertoont de meeste verwantschap met de Eem Formatie en het fijne duinzand van Voorne en delen van Goeree met de Formatie van Kreftenheye. Toch verklaren de geologische verschillen in de ondergrond waarschijnlijk slechts een deel van de verschillen in het huidige duinzand. De duidelijkste aanwijzing hiervoor is dat hoofdgroep 3 niet alleen verwantschap vertoont met het referentiemonster van de Formatie van Kreftenheye (deelgroep 3b), maar ook met het referentiemonster van de Banjaard Formatie (deelgroep 3a). Dit referentiemonster is afkomstig uit de monding van de Oosterschelde, waar de Pleistocene ondergrond gedomineerd wordt door de Eem Formatie en de daaruit ontstane dekzanden van de Formatie van Boxtel. Zoals al eerder is aangegeven zijn de Holocene afzettingen - zoals de Banjaard Formatie - geheel of grotendeels ontstaan uit oudere Pleistocene afzettingen. Men zou daarom verwachten dat deze formatie een plaats zou hebben in het duinzandcluster met affiniteit tot de Eem Formatie (hoofdgroep 1) in plaats van in het cluster met affiniteit tot de Formatie van Kreftenheye. In de volgende paragrafen wordt nader ingegaan op de verschillende factoren die een rol spelen bij de fysisch-chemische variatie in het duinzand.

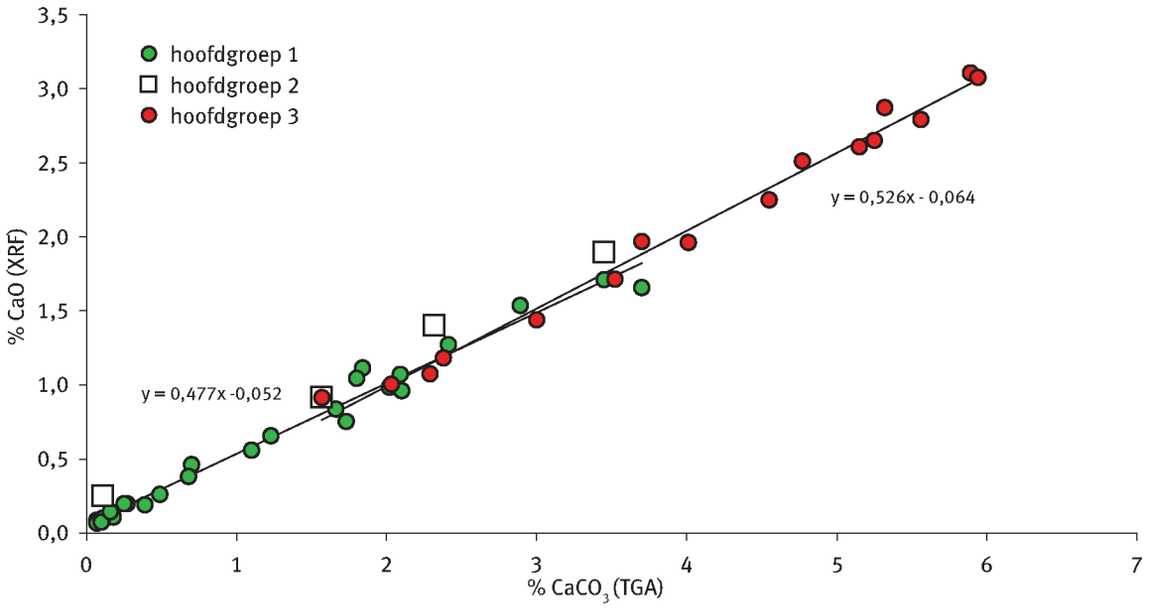
Verschillen in korrelgrootte

De verschillen in korrelgrootte van het duinzand in Zuidwest-Nederland staan niet op zichzelf. Zij sluiten aan bij vergelijkbare verschillen in de geulen en platen van het voorliggende kustgebied, zoals die in ieder geval vóór de realisatie van de Deltawerken bestonden. Ook onder water wordt het zand van zuid naar noord geleidelijk fijner. In de monding van de Oosterschelde heeft het zand een me-

Figuur 41. Relatie tussen enkele aan kalk gerelateerde variabelen in de duinzandclusters.

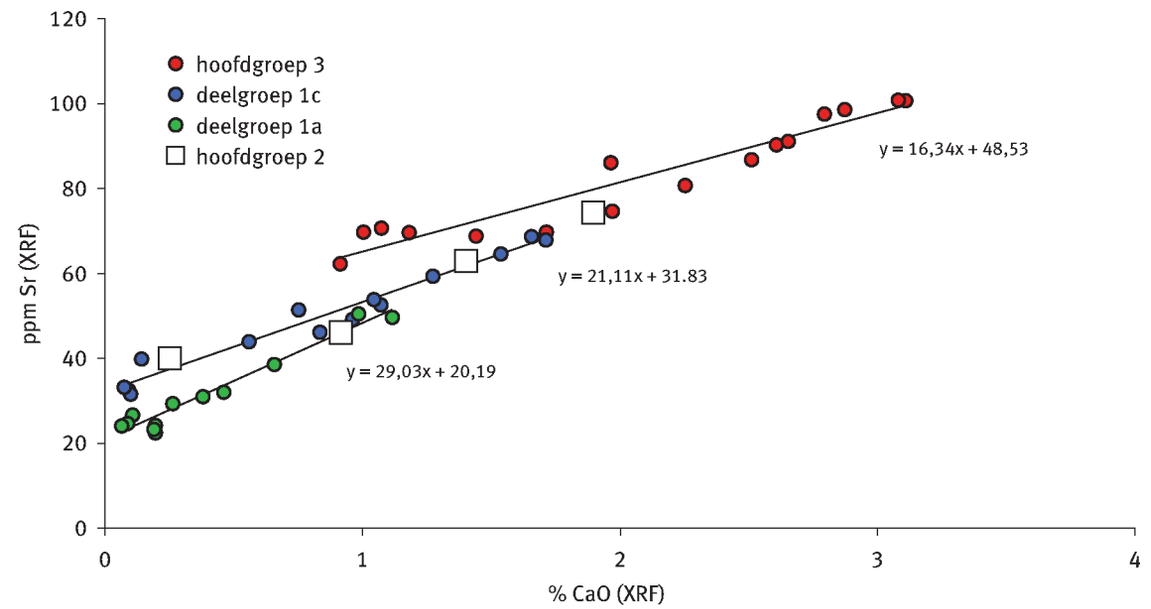
a. $CaCO_3$-gehalten en CaO-gehalten in respectievelijk de TGA- en XRF-analyses.

Het verschil in hellingshoek tussen de regressielijnen van de hoofdgroepen 1 en 3 is significant (p = 0,016)



b. De relatie tussen de CaO- en Sr-gehalten in de verschillende duinzandclusters.

Het verschil in hellingshoek tussen de regressielijnen van de hoofdgroepen 1 en 3 is significant. Dit geldt ook voor de lijnen van de deelgroepen 1a en 1c. Een dergelijk significant verschil doet zich niet voor tussen de deelgroepen 3a en 3b.



diane korrelgrootte van 200-250 µm en lokaal zelfs meer dan 250 µm. Terwijl in de monding van het Haringvliet zand overheerst met een mediane korrelgrootte tussen 150-200 µm. Er zijn hier zelfs gedeelten waar deze waarde 100-150 µm bedraagt.[321] In de tweede helft van het Holoceen was de aanvoer van sediment door de Rijn en de Maas relatief gering. Daarom wordt deze gradiënt vooral toegeschreven aan een netto transport van fijnere deeltjes vanuit de monding van de Wester- en Oosterschelde naar het Brouwershavense Gat en de Haringvlietmonding.[322] Daarnaast draagt mogelijk ook het estuariene sedimentatiemilieu nog bij aan de relatief fijne samenstelling van het sediment in de Haringvlietmonding (zie paragraaf 3.2). Een belangrijk deel van het duinzand is oorspronkelijk afkomstig uit de buitendelta's in het mondingsgebied van de zeegaten. Verschillen in de korrelgrootteverdeling van het duinzand kunnen dus (mede) worden toegeschreven aan transport door zeestromingen en het overheersen van erosie in de monding

321 Terwindt (1973); Van den Berg (1984).

322 Idem.

van de Wester- en Oosterschelde en sedimentatie in de monding van het Haringvliet en Brouwershavense Gat.[323] Op de opmerkelijke verschillen in korrelgrootte van de duinen van Walcheren en Schouwen wordt hieronder nader ingegaan.

Verschillen in chemische samenstelling

Naast de verschillen in de Pleistocene ondergrond bieden ook de verschillen in korrelgrootteverdeling een verklaring voor de geochemische variatie in het duinzand. Fijnere deeltjes hebben per volume- en gewichtseenheid een groter oppervlak waaraan mineralen en kalk zich kunnen hechten dan grovere. Daarnaast zijn er ook verschillen in chemische adsorptiecapaciteit. Deze is het meest evident voor kleideeltjes, maar ook leem heeft een tot tien keer hogere adsorptiecapaciteit dan zand.[324] Omdat in de hier besproken analyse alleen de fractie groter dan 63 µm is betrokken, zal de grotere chemische adsorptiecapaciteit van de kleinere deeltjes niet of nauwelijks in de resultaten hebben doorgewerkt. Toch is het zeer aannemelijk dat de verschillen in korrelgrootteverdeling een belangrijke aanvullende verklaring vormen voor een deel van de chemische variatie in de geanalyseerde monsters. Chemische verbindingen en mogelijk ook zeer fijne bodemdeeltjes kunnen zich als een dun korstje op zandkorrels afzetten. Veel kleine korrels geven dan een groter hechtingsoppervlak dan een geringer aantal grote korrels, waardoor het gehalte aan bijvoorbeeld metaaloxiden of sporenelementen in een fijner sediment groter kan worden. Dit gegeven heeft waarschijnlijk bijgedragen aan de chemische verschillen tussen de deelgroepen 1a (Walcheren) en 1c (Schouwen en Goeree), die duidelijk verwantschap vertonen met de Eem Formatie en die ruimtelijk geheel of grotendeels gescheiden zijn van het verspreidingsgebied van de Formatie van Kreftenheye.

Hoofdgroep 3 komt uitsluitend voor in de duinen van Goeree en Voorne. De beide deelgroepen van dit cluster vertonen slechts geringe verschillen in mediane korrelgrootte. Opvallend is dat deelgroep 3a ook het referentiemonster uit de Banjaard Formatie omvat en dat de Formatie van Kreftenheye in deelgroep 3b geplaatst wordt. Het chemisch meer gevarieerde karakter van het duinzand van deze hoofdgroep kan samenhangen met zowel een hoger aandeel aan fijne bodemdeeltjes als met de aanwezigheid van mineraalrijkere elementen uit de Formatie van Kreftenheye. Bij dit laatste kan de aanwezigheid van vulkanische elementen in dit sediment een rol spelen. Vooralsnog moeten beide factoren samen verantwoordelijk worden gehouden voor het geochemische verschil tussen de hoofdgroepen 1 en 3. Daarbij is het niet uitgesloten dat het aandeel van beide componenten van plek tot plek kan verschillen. Hoofdgroep 2 komt qua korrelgrootte overeen met het duinzand van deelgroep 1c op Schouwen en Goeree en sluit hier ook geografisch goed op aan. Zij onderscheidt zich door hoge gehalten van een aantal zware elementen, die in enkele gevallen ook veel hoger zijn dan in hoofdgroep 3. Het afwijkende karakter van deze monsters, die ruimtelijk verspreid voorkomen en in aantal beperkt zijn, kan het resultaat zijn van selectie door de wind en de zwaartekracht op duinhellingen. Daarbij kunnen bepaalde zandlagen lokaal een hoger gehalte aan zware mineralen hebben verkregen, die vervolgens bij toeval zijn bemonsterd.

323 Er wordt hier nadrukkelijk gerefereerd aan de situatie, zoals die bestond vóór de uitvoering van de Deltawerken (Terwindt, 1973). Nadien kunnen omstandigheden zich gewijzigd hebben. Deze ontwikkelingen zijn echter nog te recent om al in de korrelgrootteverdelingen van de duingebieden zichtbaar te zijn. Zie hiervoor ook paragraaf 2.4.

324 De Bakker (1976) geeft voor kleideeltjes (<2 µm) een adsorptiecapaciteit van 10-100 meq kationen per 100 gram bodem, voor de zandfractie (>50 µm) < 0,001 en voor de fractie tussen 0,2 en 0,50 µm 0,01-0,001 meq/100 gram.

Verschillen in kalkrijkdom

Tabel 23 en figuur 39 laten zien dat zich tussen de duingebieden aanzienlijke verschillen voordoen in kalkgehalte. Deze zijn echter minder gemakkelijk te duiden dan de verschillen in korrelgrootte en geochemische samenstelling, omdat ook ontkalking en kalkneerslag een rol kunnen spelen. De hierboven gepresenteerde gegevens zijn allemaal verzameld buiten bereik van het grondwater en dus mag worden aangenomen dat kalkneerslag hierin geen rol speelt. Ontkalking en verstuiving van gedeeltelijk ontkalkte profielen zijn echter wel van belang, met name op Schouwen, Walcheren en Goeree. In deze gebieden, en dan vooral in de binnenduinen, komen op een diepte van 1-2 meter op diverse plaatsen afzettingen voor met kalkgehalten < 0,2% $CaCO_3$. Dergelijke gehalten wijzen op geheel ontkalkt duinzand.[325] Op Voorne ontbreken dergelijke afzettingen, wat een belangrijke aanwijzing is voor een afwijkende ontwikkelingsgeschiedenis van dit duingebied (zie ook hoofdstuk 13). Vooral op Walcheren en Schouwen - maar plaatselijk ook op Goeree - zijn kalkgehalten aangetroffen variërend van 0,5 tot circa 2% $CaCO_3$. Deze zijn duidelijk lager dan de primaire kalkgehalten die hieronder voor de onderscheiden duinzandclusters zullen worden besproken. Deze intermediaire kalkgehalten zijn niet afkomstig uit een ontkalkingsfront, omdat bij het verzamelen van de zandmonsters dit overgangstraject steeds is vermeden. Zij zijn waarschijnlijk het resultaat van landschapsvormende processen, waarbij geheel of gedeeltelijk ontkalkt duinzand vermengd is geraakt met kalkrijker materiaal (zie ook hierna in de eilandgewijze bespreking).

Nadere beschouwing van de kalkhoudende duinafzettingen van de diverse eilanden laat zien dat er globaal twee groepen van kalkgehalten te onderscheiden zijn. De duinzandmonsters van hoofdgroep 1, die verwantschap hebben met de Eem Formatie en afkomstig zijn uit de duinen rondom de monding van de Oosterschelde en het Brouwershavense Gat, vertonen kalkgehalten van maximaal 3-3,7% $CaCO_3$. De monsters die afkomstig zijn uit het mondingsgebied van het Haringvliet (hoofdgroep 3, Voorne en delen van Goeree) en verwantschap hebben met de Formatie van Kreftenheye en de Banjaard Formatie, bereiken waarden van 3,5-6% $CaCO_3$. Deze monsters hebben een groter aandeel aan kalksteenkorrels met waarschijnlijk een fluviatiele herkomst. Dit aandeel kalksteen draagt waarschijnlijk bij aan de hogere kalkgehalten van hoofdgroep 3 op Voorne en Goeree. Volgens de geologische literatuur is in de bovenste lagen van de Formatie van Kreftenheye, afhankelijk van de grofheid, 1-2% kalk aanwezig.[326] Dit betekent dat nog een aanvullende kalkbron nodig is om de kalkgehalten in de orde van 5% te brengen. Waarschijnlijk speelt schelpgruis hierbij een belangrijke rol, maar nader onderzoek zal moeten uitwijzen of dit ook inderdaad zo is. Een aanwijzing voor verschillen in geochemische aard en oorsprong van de kalk in het duinzand van de hoofdgroepen 1 en 3 is de afwijkende CaO/Sr-ratio in beide clusters (figuur 41). Deze verschillen zijn het grootst tussen de groepen 1a en 3, terwijl deelgroep 1c een overgangspositie inneemt. Dit sluit aan bij de conclusies in voorgaande paragrafen. Bij het gebruik van de CaO/Sr-ratio als bewijs voor een verschil in de geologische herkomst van de kalk in het duinzand moet een kritische kanttekening worden geplaatst. Bij een werkelijk geochemisch verschil mag een divergerend verloop van de regressielijnen worden verwacht, waarbij de verschillen toenemen bij oplopende CaO- en Sr-gehalten. Dit is nu niet het geval. Uit de figuren 42a en

325 Stuyfzand (1993).

326 Verbraeck (1990).

b kan worden berekend dat de regressielijnen van de clusters 1a en 3 elkaar zouden snijden bij kalkgehalten in de orde van 4-4,5% $CaCO_3$. Waarschijnlijk spelen bij de in figuur 41b weergegeven relatie dus ook nog andere factoren een rol. Daarbij moet vooral worden gedacht aan de verschillen in korrelgrootte tussen de beide clusters. Nader onderzoek is ook hier gewenst. Niettemin bevatten de analyses belangrijke aanwijzingen voor wezenlijke verschillen in de geochemische identiteit van de kalk in het duinzand van de Haringvlietmonding enerzijds en die van de monding van de Oosterschelde en het Brouwershavense Gat anderzijds. Deze zijn waarschijnlijk deels te herleiden tot verschillen in de geologische identiteit van het duinzand.

In de literatuur worden voor het duingebied van Voorne kalkgehalten vermeld die aanzienlijk hoger zijn dan de in deze studie gemeten waarden.[327] Dergelijke hoge gehalten hebben waarschijnlijk betrekking op afzettingen in lage valleigedeelten waar lutum in de bodem aanwezig is of waar secundair kalk is afgezet. In het kader van deze studie zijn in dergelijke habitats ook hogere kalkgehalten aangetroffen dan in de xeroserie.[328] Het initiële kalkgehalte van het duinzand van Voorne is waarschijnlijk niet hoger dan circa 6% $CaCO_3$.

Zand uit de Formatie van Kreftenheye als grondstof voor duinvorming?

Een belangrijke vraag die overblijft, is hoe elementen uit de Formatie van Kreftenheye in het duinzand zijn terechtgekomen en hoe deze vaak grove afzettingen (zie tabel 19) een doorslaggevende bijdrage hebben kunnen leveren aan duinzand, dat zich juist kenmerkt door een fijne samenstelling. Het materiaal van de Formatie van Kreftenheye kan in principe op twee manieren in het duinzand terecht zijn gekomen. De eerste mogelijkheid is dat het gaat om materiaal dat in het Midden-Holoceen, tijdens de vorming van de strandwallen, uit het fluviatiele sediment is opgewoeld en verwerkt in deze strandwallen. In deze fase was golfwerking een belangrijke vormende kracht en daarom mag worden aangenomen dat het strandwalzand voor de kust van het huidige Noordelijk Deltagebied een relatief grove samenstelling had. Het duinzand verwant aan de Formatie van Kreftenheye heeft juist een fijne samenstelling. Dit maakt een dergelijke herkomst niet waarschijnlijk.[329] Bovendien zou men bij een herkomst van het huidige duinzand uit (verspoelde) strandwallen een duidelijke ontkalking, en dus lagere kalkgehalten, verwachten. Een tweede mogelijkheid is, dat het materiaal afkomstig is uit de hoogste lagen van meer landinwaarts gelegen afzettingen van de Formatie van Kreftenheye. Juist hierin zijn fijne zandige, kalkrijke sedimenten aanwezig.[330] In dat geval zouden deze sedimenten ná de Romeinse Tijd - en waarschijnlijk in de Middeleeuwen - naar het kustgebied zijn gebracht. Daarbij moet niet zozeer worden gedacht aan transport over grotere afstand, maar eerder aan een regionale herverdeling tijdens het ontstaan van het Helinium en het Haringvliet, waarbij de bovenste lagen van de Formatie van Kreftenheye zijn aangesneden en juist het fijne zand van de Formatie van Kreftenheye VI stroomafwaarts is getransporteerd. Hierbij moet worden aangetekend dat, evenwijdig aan het Haringvliet, die bovenzijde van de Formatie van Kreftenheye geleidelijk oploopt van 15-20 meter -NAP in het westen naar 12-15 meter -NAP in het oosten en circa 8-10 meter -NAP in de Biesbosch.[331] Het is aannemelijk dat de grote doorbraken van deze rivieren in de post-Romeinse Tijd en de Middeleeuwen de bovenste lagen van de Formatie van Kreftenheye hebben losgewoeld en naar het mondingsgebied van het Helinium en later het Haringvliet hebben getransporteerd, waar het door getijstromingen is herverdeeld en als grondstof heeft gediend voor de vorming van duinen op Voorne en noordelijk Goeree. De overheersend noordwaarts gerichte stroming in het kustgebied van Zuidwest-Nederland heeft daarbij verhinderd dat dit zand zich over meer zuidelijke gedeelten van het kustgebied verspreidde. Het is niet uitgesloten dat een deel van dit materiaal in noordelijke richting is getransporteerd langs de Hollandse kust en daar bijvoorbeeld heeft bijgedragen aan de vorming van de Jonge Duinen.

Walcheren

Het duinzand van Walcheren wordt gekenmerkt door een relatief grove, mineraalarme samenstelling en een opvallend laag kalkgehalte. Tussen Domburg en Vrouwenpolder is geen kalkgehalte > 0,7% gemeten (n=8, waarvan ten minste 3 dicht bij de zeereep). In de geochemisch sterk verwante zandpakketten aan de zuidwestkust van Walcheren en in de primaire duintjes op het strand van Noord-Beveland bedroegen de gehalten respectievelijk 1,84 en 2,02%. Dit ligt in dezelfde orde van grootte als de gehalten van de kalkhoudende monsters op Schouwen. Gehalten van 2-3% $CaCO_3$ kunnen daarom als representatief worden gezien voor het primaire kalkgehalte van kalkrijke duinen in het mondingsgebied van de Wester- en Oosterschelde. Dit maakt aannemelijk dat een groot deel van het noordelijke duingebied van Walcheren is opgebouwd uit secundair ontkalkt zand. Omdat het hier gaat om duinen die voor een deel pas vanaf de achttiende eeuw zijn gevormd moet deze ontkalking elders hebben plaatsgehad. Waarschijnlijk heeft een groot deel van het duinzand van noordelijk Walcheren oorspronkelijk deel uitgemaakt van de strandwallen en Oude Duinen voor de kust en is het daar reeds deels ontkalkt. Een belangrijke aanwijzing hiervoor is dat ook de duinen tussen Domburg en Oostkapelle over het hele profiel bestaan uit grotendeels ontkalkt duinzand.[332] Herkomst uit een strandwal, waar golfwerking een belangrijke rol heeft gespeeld bij het ontstaan, en de latere erosie bieden een goede verklaring voor het relatief grove karakter van het duinzand van Walcheren.

In grote lijnen komt de kustontwikkeling van noordelijk Walcheren er op neer dat de strandwallen en de duinen aan de noordwestzijde zijn afgeslagen en dat de duinen verder oostelijk zijn aangegroeid. Daarbij is het hergebruik van ontkalkt zand deels via grootschalige verstuivingen verlopen (zie ook paragraaf 3.3). Daarnaast spelen ook de stromingen in het zuidwestelijk deel van de Oosterscheldemonding een rol. De gelijktijdige erosie langs de noordwestkust en de uitbouw van het meer oostelijk gelegen duin-

327 zie bijvoorbeeld Van der Maarel & Westhoff (1964), die een kalkgehalte van 5-15% noemen.

328 In de valleien aan de noordwestzijde van Voorne bedraagt het hoogst gemeten gehalte op 30-40 cm. diepte 7,9% $CaCO_3$. In de organische toplaag met secundaire kalkafzetting is het maximum 15.9% tegen 5,7% op 30-40 cm diepte (hoofdstuk 6).

329 Zie ook voetnoot 318 en figuur 38b. Het zand van de primaire duintjes op het strand van Oostvoorne heeft een grove samenstelling en wijkt sterk af van de rest van het duinzand van Voorne. Het gaat hier om zand dat waarschijnlijk behoort tot de Formatie van Kreftenheye en vanuit de diepere ondergrond voor de Maasvlakte en/of de Brielse dam is opgespoten.

330 Verbraeck (1990). In deze paragraaf wordt de indeling van de Formatie van Kreftenheye aangehouden, zoals die door deze auteur is gepresenteerd.

331 Hageman (1964); Verbraeck (1990).

332 In 1994 zijn in opdracht van Staatsbosbeheer voor het plaatsen van hydrologische peilbuizen in het duingebied tussen Domburg en Oostkapelle een aantal boringen verricht tot onder de klei- en veenlagen op NAP-niveau. In negen boorbeschrijvingen zijn aantekeningen gemaakt over de aanwezigheid van kalk (bruisen met zoutzuur). In slechts één boring was sprake van (zwak) bruisen van het duinzand dat op de klei- en veenlagen was afgezet.

gebied van Oranjezon hangt samen met een (noord)oostwaarts gericht zandtransport onder invloed van de inkomende vloedstroom in de Oosterscheldemonding. In de negentiende en twintigste eeuw bevonden de vloedgeulen zich dicht onder de kust van Walcheren en lagen de ebgeulen uit de Oosterschelde verder weg (zie figuur 42). Waarschijnlijk was dit ook in vroegere eeuwen het geval en leidde dit tot een zandtransport evenwijdig aan de kust in noordoostelijke richting. Behalve aan zand dat weggeslagen werd van de duinen tussen West- en Oostkapelle moet hierbij vooral ook gedacht worden aan zand uit het stelsel van ondiepten dat zich bevindt voor de noordwestkust van Walcheren (Kueerens en Domburger Rassen). Deze stelsels werden al in 1573 op de kaart van Christiaan Sgrooten aangeduid en zijn - voor zover bekend - nooit door grote geulen doorsneden geweest. Zij bevinden zich precies op de plaats waar de pre-Romeinse strandwallen hebben gelegen en zeer waarschijnlijk hebben deze strandwallen een belangrijke bijdrage hebben geleverd aan het sediment van deze ondiepten. Sinds de Middeleeuwen is het getijvolume van de Oosterschelde sterk toegenomen en daardoor ook de kracht van de getijstromen in het mondingsgebied. Dit verklaart de toegenomen erosie langs de noordwestkust. Het betekent ook dat het transporterend vermogen van de getijdengeulen is toegenomen. Het hierboven veronderstelde noordoostelijk gerichte zandtransport langs de noordkust van Walcheren is ook in waterhuishoudkundige studies aannemelijk gemaakt.[333] Sedimenttransporten vanuit de Oosterschelde naar de buitendelta hebben zich waarschijnlijk vooral in zeewaartse en noordelijke richting voorgedaan. Ook dit wordt bevestigd door hydromorfologische studies.[334]

Schouwen

De duinen van Schouwen worden gekenmerkt door de aanwezigheid van zowel oude als jonge elementen. Het is opvallend dat monsters uit geheel verschillende ontwikkelingsfasen geochemisch en qua korrelgrootteverdeling toch een duidelijke overeenkomst vertonen. Monsters van het binnenduingebied dat in de Vroege Middeleeuwen is ontstaan zijn bij de clusteranalyse in dezelfde deelgroep ingedeeld als de monsters uit jongere overstuivingsfasen (Zeepe- en Meeuwenduinen) en uit recent ontstane primaire duintjes op het Verklikkerstrand. Dit wijst op een gemeenschappelijke herkomst van het zand. De oorsprong van de middeleeuwse en de zeventiende- en achttiende-eeuwse overstuivingsfasen aan de monding van de Oosterschelde doet daarbij een relatie met het mondingsgebied van deze zeearm vermoeden. Het duinzand van Schouwen heeft in vergelijking met dat van Walcheren een fijner karakter en is rijker aan hoofdverbindingen en sporenelementen. De oorzaak hiervan is waarschijnlijk gelegen in een verschillende positie van beide duingebieden ten opzichte van de eb- en vloedgeulen in het mondingsgebied van de Oosterschelde. Zoals hierboven is beargumenteerd, overheerst langs de kust van noordelijk Walcheren een west-oost gericht zandtransport, waarbij de ligging ten opzichte van de inkomende vloedstromen in het mondingsgebied van belang is. Bij de kustontwikkeling aan de zuidwestzijde van de duinen van Schouwen zijn juist de ebstromen uit de Oosterschelde van overwegende betekenis (zie ook figuur 42).[335] Langs de duinkust van Schouwen leidt dit tot een noordwestelijk gericht zandtransport. Duidelijk bewijs hiervoor zijn de zandgolven, die zich in de loop van de negentiende en twintigste eeuw aan de buitenzijde van de Verklikkerduinen voordeden en die hebben bijgedragen aan de uitbouw van dit massief.[336] Verschillen in transportrichting en de daarmee samenhangende herkomst van het zand verklaren dan ook de verschillen in de korrelgrootteverdeling tussen de duinen van Walcheren en Schouwen. De zeewaartse delen van de buitendelta zijn sterker onderhevig aan golfwerking en hebben een meer dynamische sedimentatieomgeving dan de landinwaartse delen van de estuaria, waardoor de laatste een groter aandeel fijnere deeltjes hebben.[337] Met het verschil in herkomst hangt ook samen dat op Schouwen minder strandwalzand is hergebruikt en dat nieuw aangevoerd kalkrijk of kalkhoudend zand uit de Oosterschelde een groter aandeel inneemt in de duinmassieven. Dit geldt vooral voor de grote stuifduincomplexen. Allereerst natuurlijk voor de relatief recent gevormde Verklikkerduinen en het duinmassief van de Meeuwenduinen en de Boswachterij, maar ook in het middeleeuwse massief noordelijk van Burgh en Haamstede is waarschijnlijk kalkrijk materiaal verwerkt. Zo werd in het hoge massief direct westelijk van Haamstede, op een diepte van circa 2 meter een kalkgehalte van 1,1% $CaCO_3$ gevonden. Afzettingen met een vergelijkbare ontstaanswijze en ouderdom in de duinen van Domburg-Oostkapelle op Walcheren laten kalkgehalten van 0,07-0,18% $CaCO_3$ zien. Dit is een belangrijke aanwijzing dat in de twaalfde- en dertiende-eeuwse verstuivingsfase op Schouwen niet alleen ontkalkt strandwalzand is hergebruikt, maar dat er waarschijnlijk ook sprake is geweest van aanvoer van nieuw kalkhoudend duinzand.

Recent onderzoek heeft duidelijk gemaakt dat de ondergrond van het westelijk deel van de duinen van Schouwen bestaat uit restanten van oude strandwallen.[338] Op grond hiervan wordt het vlakke binnenduinlandschap wel tot de zogenaamde Oude Duinen gerekend. Voor het oostelijk deel van de binnenduinen is dit echter niet juist. In dit gebied (zie figuur 4 voor globale begrenzing) komen op grote schaal klei- en veenlagen voor en ontbreken ook archeologische vondsten uit de prehistorie en de Romeinse Tijd.[339] Het oostelijk deel van het vlakke binnenduinlandschap heeft daarom waarschijnlijk een andere ontstaansgeschiedenis dan de ondergrond van het meer westelijk gelegen gebied. Het al dan niet ontkalkte zand is hier afgezet op vaak relatief dikke pakketten klei en veen, waarvan de bovenzijde zich bevindt rondom NAP.[340] Gezien deze hoogteligging dateert de eerste duinvorming hier waarschijnlijk uit de post-Romeinse periode, toen de strandwallen al sterk aan erosie onderhevig waren. Dit deel van het binnenduinlandschap is waarschijnlijk het restant van een oude strandvlakte die zich ontwikkelde achter de meer westelijk gelegen strandwallen.[341]

333 Zie figuur 42 en Wilderom *et al.* (1984): 55-58. Deze auteurs beschrijven het voorkomen van noordoost gerichte zandgolven langs de kust van noordelijk Walcheren. Nadat in de negentiende en twintigste eeuw de Roompot zich belangrijk verdiepte heeft een dergelijke zandgolf zijn eindpunt gevonden in de wand van deze geul en daarmee de ondergrond gevormd voor het strand van Breezand aan de noordzijde van Walcheren.

334 Zie ook Terwindt (1973) en Van den Berg (1984). De laatste nam over de periode 1959-1980 in de monding van de Oosterschelde een zeewaartse uitbouw van vooral de ebgeulen in de buitendelta waar. Hij veronderstelt een licht transport in noordelijke richting. Het zuidwestelijk deel van de buitendelta voor de kust van Walcheren was relatief stabiel en bleek ook geen sediment uit de Westerschelde te ontvangen.

335 Beekman (2007): 112-131.

336 Beekman (2007): 132 en 228-229.

337 Van den Berg (1984).

338 Van der Valk *et al.* (1997); Beekman (2007): 25-29.

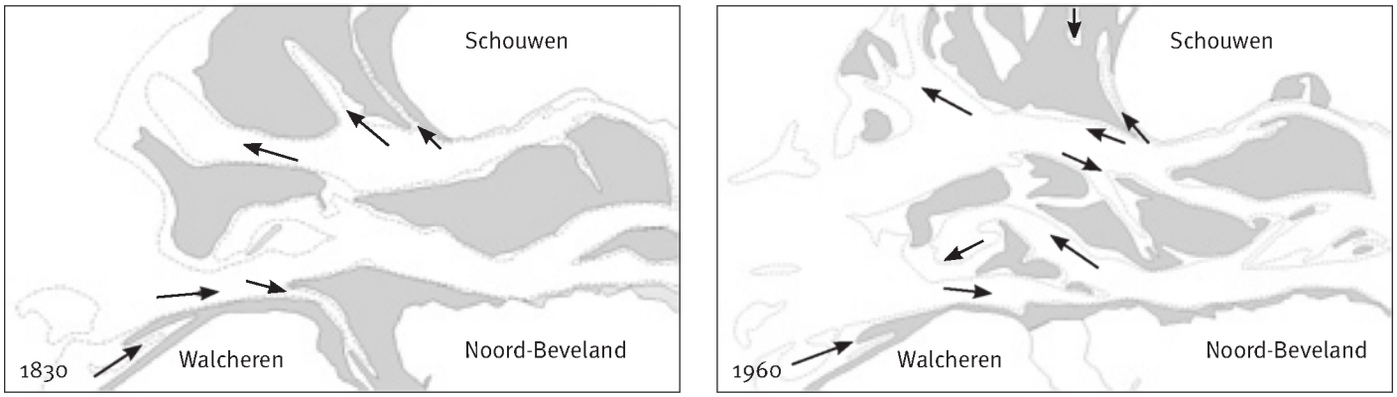
339 Idem, zie ook tabel 1 bij van der Valk *et al.* (2007).

340 Een boring in het Gadrabos (Amersfoortcoordinaten: 40.05/414.85) geeft het volgende beeld (in meters t.o.v. NAP): 4.90 m. maaiveld, 4.90-4.10 kalkarm zand; 4.10 - -0,10 kalkhoudend zand (matig bruisend); -0,10 - -1,25 stugge, iets kalkhoudende klei; -1,25 - -1,35 veen en iets kalkhoudende klei; vanaf -1,35 iets kalkhoudend zand. Er is hier dus sprake van een kalkhoudende zandafzetting van ca. 4 meter dik op een dikke kleilaag.

341 Zie ook Vos & Van Heeringen (1997), die een vergelijkbaar ontstaan voor het binnenduinlandschap van noordelijk Walcheren aannemen.

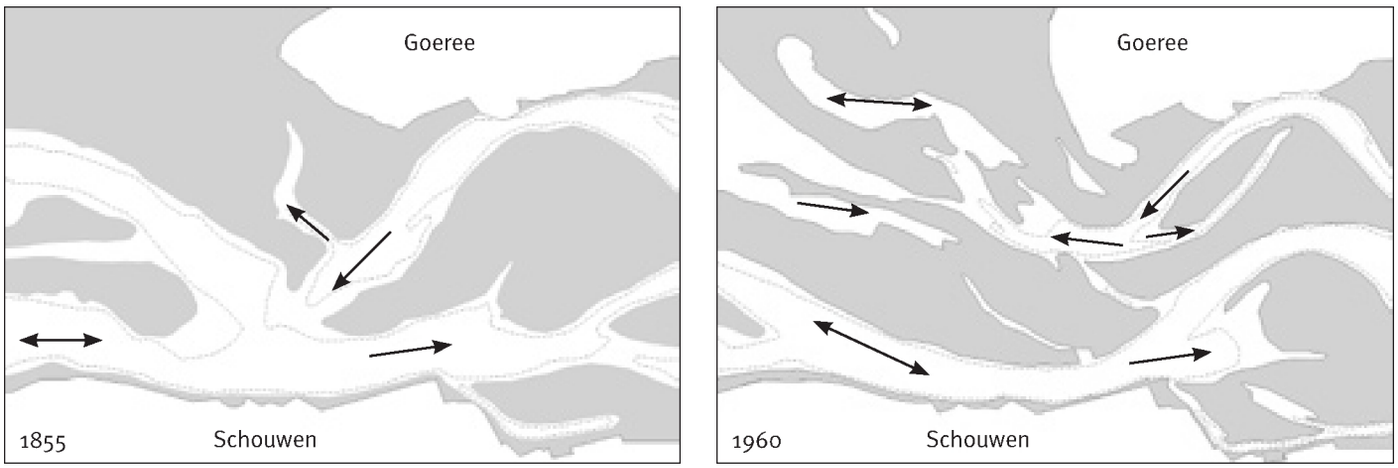
Figuur 42. Ontwikkeling van de stroomgeulen in de monding van de Oosterschelde .

Slikken, platen en ondiepten boven 5 meter -NAP zijn donkerder gekleurd. De stippellijnen geven de dieptelijnen van 8 meter -NAP weer. Met pijlen is de veronderstelde dominante stroming weergegeven. Langs de noordwestkust van Walcheren overheersen zowel in 1825 als in 1960 (oostwaarts gerichte) vloedgeulen. De ebgeulen liggen hier verder van de kust af. Langs de zuidwestkust van Schouwen overheersen juist de (westelijk gerichte) ebgeulen. In 1960 dringen echter vloedgeulen vanuit het noorden in de ondiepten voor de Schouwse kust door. (naar Van den Berg, 1984).



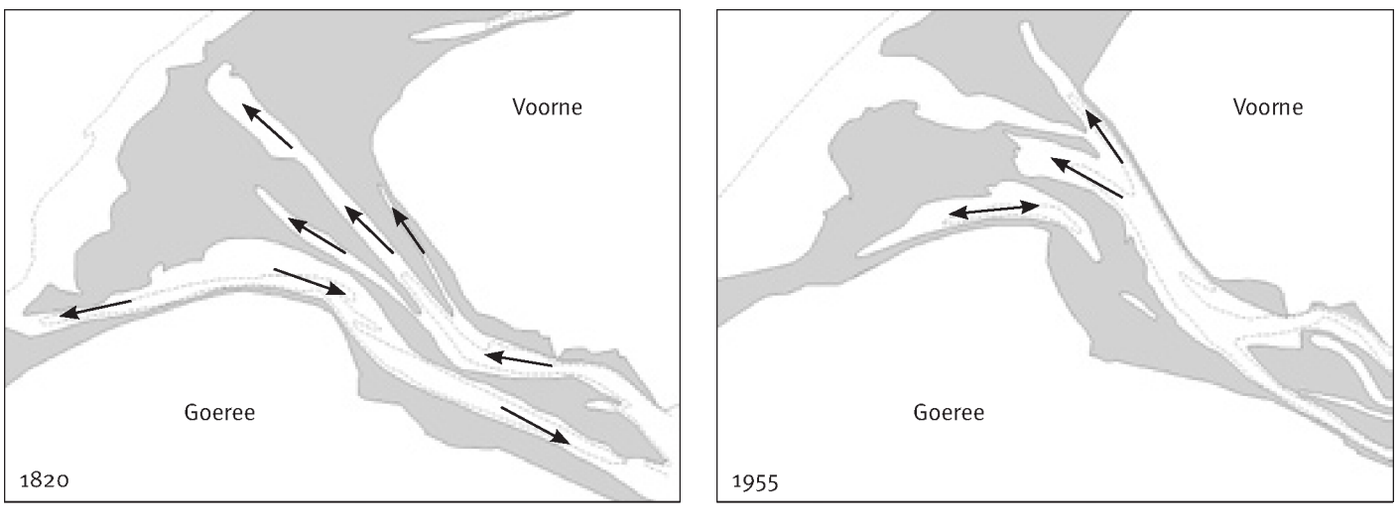
Figuur 43. Ontwikkeling van de stroomgeulen in het zeegat tussen Schouwen en Goeree.

In de negentiende en twintigste eeuw trok de vloedstroom door de zuidelijke helft van dit zeegat naar binnen (Brouwershavense Gat). De geul langs Goeree (Springersdiep) had het karakter van een ebgeul of een indifferente geul. Het platengebied (Springertplaat) en de ondiepten zuidwestelijk van Goeree zijn nooit door diepe geulen doorsneden geweest. Het Haringvliet had hier nauwelijks invloed (naar Haring, 1963)



Figuur 44. Ontwikkeling van de stroomgeulen in de Haringvlietmonding.

In de negentiende eeuw had de zuidelijke geul in de Haringvlietmonding het karakter van een vloedgeul (oostzijde) en een indifferente geul (westzijde). De geulen langs de zuidkust van Voorne waren vooral ebgeulen. Vanaf de tweede helft van deze eeuw bouwde de noordkust van Goeree zich sterk uit met de Kwade Hoek. De geulen schoven daardoor in noordoostelijke richting op, waardoor de zuidwestkust van Voorne sterk erodeerde (zie ook figuur 7). De vloedstroom nam toen hier iets in belang toe. (naar Van Driel, 1959).



Goeree

Van alle onderzochte duingebieden vertoont het duinzand van Goeree duidelijk de grootste variatie. Van de zes onderscheiden duinzandclusters zijn er vier op Goeree aanwezig. Dit duingebied vertoont geochemisch enerzijds overeenkomst met de duinen van Schouwen en sluit anderzijds aan bij de duinen van Voorne. De oorzaak hiervoor is waarschijnlijk dat de duinen van Goeree afwisselend vanuit het zuiden en vanuit het noorden zijn opgebouwd.

De meest landinwaarts gelegen - en waarschijnlijk dus de oudste - delen van de binnenduinen vertonen belangrijke overeenkomsten met de duinen van Schouwen. Betreffende het ontstaan zijn er minstens twee belangrijke verschillen. Allereerst ontbreken in de ondergrond van Goeree restanten van strandwallen.[342] Een tweede belangrijk verschil is dat grootschalige verstuivingen, die de middeleeuwse geschiedenis van de duinen op Walcheren en Schouwen kenmerken, hier nooit hebben plaatsgevonden. Waarschijnlijk was het strandwallenlandschap in de Middeleeuwen al zo ver geërodeerd en versnipperd dat grootschalige loopduinen en paraboolduincomplexen zich hier niet meer konden ontwikkelen. De binnenduinen van Goeree zijn in twee fasen ontstaan. Aan de zuidoostzijde van zowel de West- als Middelduinen bevinden zich relatief kalkarme gedeelten, die geochemisch gezien aansluiten bij de binnenduinen van Schouwen. Zij zijn waarschijnlijk al in de Vroege Middeleeuwen ontstaan op een vergelijkbare manier als de binnenduinen op Schouwen. Aan de noordwestelijke zijde van de binnenduinen bevindt zich duinzand dat qua geochemie en korrelgrootte meer overeenkomt met het duinzand van Voorne (hoofdgroep 3). In de tweede helft van de Middeleeuwen werd vanuit het Haringvliet sediment aangevoerd dat leidde tot de opslibbing van polders aan de buitenzijde van de huidige binnenduinen. Deze polders zijn bedijkt in de jaren 1357-1492 (hoofdstuk 3). Voorafgaand aan de opslibbing van deze polders is waarschijnlijk tegen de vroegmiddeleeuwse kern van Goeree kalkrijk duinzand afgezet. Hieruit hebben zich duintjes ontwikkeld die met het achterliggende kalkarme duinlandschap zijn vergroeid en dit voor een deel mogelijk ook nog hebben overstoven. Een dergelijke ontwikkeling blijkt ook uit de geologische kaart, waarop zowel voor de Westduinen als voor de Middelduinen aan de noordzijde een zone is aangegeven die bestaat uit jonge duin- en strandzanden, die aan de buitenzijde wordt begrensd door de jongste afzettingen van de Formatie van Naaldwijk. Oudere afzettingen, daterend uit de Vroege Middeleeuwen, ontbreken hier in de ondergrond.[343] Deze sedimentatie tussen de vroegmiddeleeuwse kern en de in de veertiende en vijftiende eeuw bedijkte polders maakt aannemelijk dat er een relatie moet worden gelegd tussen het ontstaan van de Haringvlietmonding en de afzetting van deze aan de Formatie van Kreftenheye verwante kalkrijke zanden. Het gaat hier om zand dat afkomstig is uit het gebied zeewaarts van de huidige Biesbosch. De oudste polder aan de zeezijde (polder Het Oude Nieuwland) is immers al in 1357 bedijkt, ruim 60 jaar voordat de Sint Elisabethsvloeden (1421-1424) de Grote Waard overstroomden en de Biesbosch deden ontstaan.

In de buitenduinen, die na de Middeleeuwen zijn ontstaan, is aan de zuidwestzijde (Springertduinen) duidelijk sprake van geochemische verwantschap met de duinen van Schouwen. Dit duinzand is waarschijnlijk aangevoerd van de voorliggende Springertplaat. Het is aannemelijk dat dit sediment afkomstig is uit het Brouwershavense Gat en het platengebied voor de kust van Schouwen.

Voorne

De afwezigheid van diepere ontkalking is een duidelijk aanwijzing voor de eigen ontwikkelingsgeschiedenis van de duinen van Voorne. In vergelijking met de andere duingebieden van Zuidwest-Nederland zijn deze duinen relatief jong. De oudste gedeelten zijn waarschijnlijk omstreeks 1100 ontstaan als jonge primaire duintjes op opgeslibde zandplaten. Er is geen directe relatie aanwijsbaar met de geërodeerde strandwallen voor de kust. Anders dan op Goeree en Schouwen lijkt op Voorne ook geen sprake te zijn van strandvlakten of lage duingebieden die na de Romeinse Tijd of in de Vroege Middeleeuwen zijn ontstaan. Voor zover er op Voorne sprake is van archeologische resten uit die perioden zijn deze aangetroffen op veen of op de jongste afzettingen van de Formatie van Naaldwijk (zie ook paragraaf 13.3). Het relatief laat op gang komen van de duinontwikkeling op Voorne is waarschijnlijk een gevolg van de geringe beschikbaarheid van zandig sediment ter hoogte van de huidige kustzone. Dit is te verklaren vanuit het estuariene sedimentatieklimaat in het Helinium met een zeewaarts gericht nettotransport, waarbij de zandvoorraad (de strandwallen) zich aan de zeezijde van het estuarium bevond. Voor zover er in de post-Romeinse en vroegmiddeleeuwse periode sedimentatie op het veen plaatsvond, werd hier vooral klei afgezet. Zandbanken kwamen in deze fase waarschijnlijk alleen aan de zeezijde voor. Pas toen de eroderende zee de huidige kustlijn had bereikt en in het achterliggende land diepere kreken ging uitslijten kwam er voldoende zand beschikbaar voor lokale duinvorming. De duinontwikkeling op Voorne liep waarschijnlijk min of meer gelijk met de ontwikkeling van de buitendelta's in de monding van de Maas en het Haringvliet. De duinvorming is op Voorne aan de noordzijde langs de Maasmonding begonnen en heeft zich vervolgens in zuidwestelijk richting uitgebreid. De sluiting van de duinenrij en de zeewaartse uitbouw daarvan vond pas in de loop van de zestiende en zeventiende eeuw plaats.

342 Hageman (1964).

343 Hageman (1964), zie met name ook schematisch profiel op de hoofdkaart.

D Historische ontwikkeling en gebruik door de mens

12 Inleiding op het historisch onderzoek

12.1 Algemeen

De volgende hoofdstukken behandelen de historische ontwikkeling van de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden en de rol die de mens daarin heeft gespeeld. In de literatuur is herhaaldelijk benadrukt dat menselijke activiteit het duinecosysteem wezenlijk kan beïnvloeden. Zo stelt de Vlaamse historisch geografe Beatrijs Augustyn dat in de loop van de twaalfde en dertiende eeuw de menselijke invloed op de Vlaamse duinen sterk is toegenomen door stads- en havenuitbreiding en beweiding met runderen. Regelgeving door de graven van Vlaanderen zorgde er aanvankelijk voor dat dit gebruik slechts beperkte ecologisch gevolgen had. In de tweede helft van de dertiende eeuw zou deze situatie echter veranderd zijn. Onder invloed van een toenemende behoefte aan geld begonnen de graven de duinen maximaal uit te nutten. Een verslechterende economie en burgeroorlogen leidden volgens Augustyn tot een overexploitatie waardoor de duinen grootschalig gingen verstuiven. Dit zou op zijn beurt weer hebben geleid tot overstromingen en kusterosie.[344] Ook in de ecologische literatuur wordt er meestal van uitgegaan dat de mens in het verleden een destructieve invloed op de duinen heeft gehad.[345] Jan Klijn spreekt in zijn proefschrift zelfs over *'overexploitatie en regelrechte plundering*'. Het duin zou lang het karakter hebben gehad van een *'wildernis'*, waar naar believen gebruik van kon worden gemaakt. Konijnen, die ten behoeve van de jacht werden getolereerd en gecultiveerd, worden genoemd als een belangrijke oorzaak van verstuiving. Ook houtroof en ongereguleerde beweiding met vee zouden onderdeel zijn van een dergelijke overexploitatie. In de achttiende eeuw zou tijdelijk een verbetering zijn opgetreden, maar in en na de Franse tijd trad weer een terugval op, met overexploitatie en verstuiving als gevolg.[346]

In Zuidwest-Nederland is begrazing van de duinen en binnenduinen een eeuwenoud fenomeen. Het ligt dus voor de hand om het menselijk gebruik en vooral begrazing als gebruiksvorm in deze duinen nader te analyseren. Interessant is daarbij dat de flora en de vegetatie van deze duinen - behalve door duinvalleivegetaties en duinstruwelen - vooral ook worden gekenmerkt door het voorkomen van soortenrijke duingraslanden (hoofdstuk 4). Kennelijk was het gebruik en de vegetatieontwikkeling van de duingebieden van Zuidwest-Nederland zodanig dat zich hier in de afgelopen eeuwen een aanzienlijke oppervlakte soortenrijk duingrasland heeft kunnen ontwikkelen. Recente ervaringen bij het beheer van de drooggevallen gronden in de Grevelingen hebben geleerd dat dergelijke graslanden niet vanzelf ontstaan. Zij ontwikkelen zich hier alleen bij een intensief graas- en maaibeheer, waarbij de beheerder voortdurend de vinger aan de pols moet houden. Blijft aanvullend maaibeheer achterwege en beperkt het beheer zich tot relatief extensieve begrazing, dan ontstaan uitgestrekte soortenarme ruigten of struwelen waarin kritische graslandplanten ontbreken (paragraaf 9.4). De vraag is dan ook hoe onze voorouders de duinen en binnenduinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden hebben gebruikt, zodat hier deze soortenrijke duingraslanden konden ontstaan zonder dat zij dichtgroeiden met ruigte of struweel. Deze vraag wordt nog interessanter als we haar plaatsen in de context van de historische beelden waarin overexploitatie en verstuiving overheersen.

344 Augustyn (1992, 1995).

345 Westhoff (1985, 1989); Bakker *et al.* (1979f); Klijn (1981).

346 Klijn (1981): 59-60.

12.2 Vraagstelling en aanpak van de analyse

In dit onderdeel over de historische ontwikkeling staan twee vragen centraal:

- Wat was de rol van de mens bij de ontwikkeling van het duinlandschap? Hoe maakte hij gebruik van het duinlandschap en welke rol speelde bijvoorbeeld duinbegrazing en houtoogst daarbij?
- Wat zijn overeenkomsten en verschillen in het gebruik van de duinen op de verschillende eilanden? Is hier sprake van parallelle, convergerende of divergerende ontwikkelingen? Kunnen eventuele verschillen in gebruik verantwoordelijk worden gehouden voor actuele verschillen in botanische diversiteit?

In de meeste recente landschapsecologische studies wordt uitgegaan van een ecosysteemmodel waarin de verschillende abiotische en biotische factoren zich hiërarchisch ten opzichte van elkaar verhouden (figuur 45). Deze hiërarchie heeft te maken met het feit dat ecologische processen zich op verschillende tijd- en ruimteschalen afspelen. In het kustlandschap zijn het bijvoorbeeld de stromingen in de zeegaten, die de vorm en de aangroei of afslag van het duingebied bepalen. Zo is ook het door de wind gevormde reliëf van een duingebied sturend voor de grondwaterhydrologie en daarmee voor de plantengroei. De mens heeft in dit model geen eigen plaats. Meestal komt hij slechts indirect in beeld: er wordt rekening mee gehouden dat hij op verschillende schaalniveaus de natuurlijke processen kan beïnvloeden, maar deze invloeden vormen niet de kern van het model. Deze perifere positie van de mens maakt het hiërarchische ecosysteemmodel minder geschikt als vertrekpunt voor ecologisch historisch onderzoek.

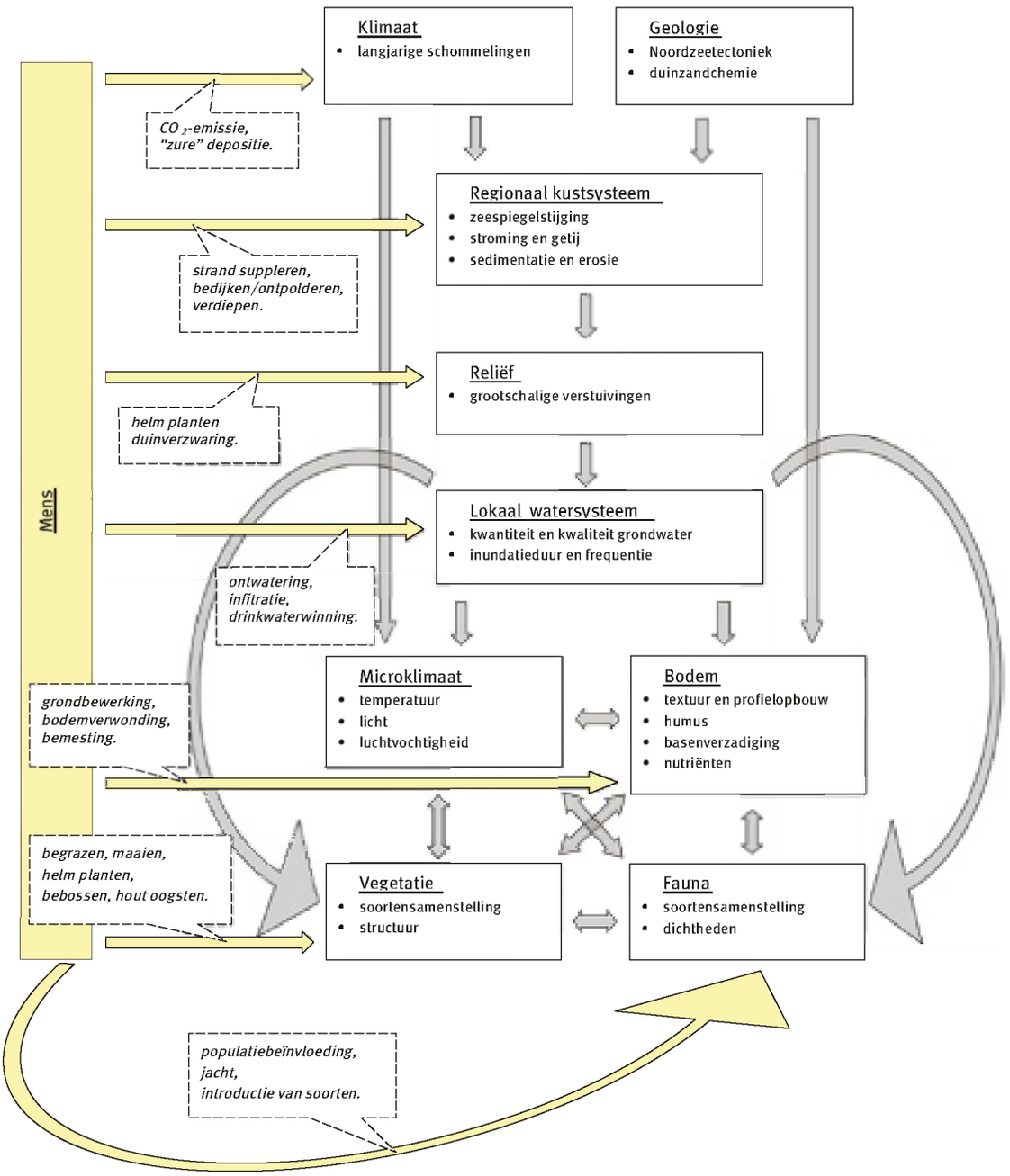
Menselijke activiteiten worden - behalve door natuurlijke processen - vooral aangestuurd door sociaal-culturele en economische factoren. Te denken valt aan:

- de geestelijke stromingen en de technologische mogelijkheden,
- de economische ontwikkelingen,
- het politiek-bestuurlijke krachtenveld.

Min of meer analoog aan het hiërarchische ecosysteemmodel kan ook in deze sociaal-culturele en economische factoren een hiërarchie in ruimte en tijd worden verondersteld. Sommige ontwikkelingen spelen zich af op langere termijn en doen hun invloed in een groot gebied gelden, andere spelen vooral lokaal en op een kortere tijdas een rol. Voor de ecologische geschiedschrijving is vooral de vraag interessant naar de interactie tussen de belangrijke natuurlijke processen enerzijds en sociaal-culturele en economische processen anderzijds. Daarbij gaat de interesse vooral uit naar ontwikkelingen op langere termijn en op een grotere ruimtelijke schaal, omdat het aannemelijk is dat deze domineren over meer kleinschalige processen en patronen. Door na te gaan of de processen in beide systemen min of meer synchroon verlopen en elkaar versterken of juist tegenwerken, krijgen we een beter inzicht in de betekenis van sociaal-culturele en economische processen voor

Figuur 45. Ecologisch rangordemodel voor het duinlandschap.

De abiotische en biotische invloeden zijn met een grijze kleur weergegeven. De beïnvloeding door de mens is geel afgebeeld.



het landschapsecologische systeem en omgekeerd (bijvoorbeeld: leidt verandering van duingebruik tot meer verstuiving?). Anderzijds kunnen we door vergelijking in de ruimte nagaan of verschillen in gebruik aansluiten bij verschillen in landschapsecologisch functioneren (bijvoorbeeld: zijn duingebieden met beter ontwikkelde duingraslanden meer en langer begraasd?). Deze vragen naar synchronie in ruimte en tijd, tussen landschapsecologische processen aan de ene kant en sociaal-culturele en economische processen aan de andere, zijn vooral goed te beantwoorden als we beschikken over reeksen van vergelijkbare gegevens over langere tijd. Dergelijke tijdreeksen maken het ook gemakkelijker de interactie van de twee systemen op verschillende schaalniveaus te bezien.

Voor een selectie van nader te onderzoeken historische variabelen is aansluiting gezocht bij studies van het collectieve grondgebruik in West-Europa.[347] In een daar ontwikkeld model voor het grondgebruik worden drie belangrijke complexen van variabelen onderscheiden: hulpbronnen, gebruikers en regelgeving. Op basis hiervan kunnen voor deze studie drie deelvragen worden geformuleerd:

- Waarvoor werden de duinen gebruikt, hoeveel en welke producten werden geoogst?
- Wie waren gebruikers en hoe vond benutting van de hulpbronnen plaats?
- Hoe was het gebruik van de hulpbronnen geregeld en wie was bevoegd gezag?

Voor deze variabelen zijn in de literatuur en in historische bronnen

347 De Moor (2004); De Moor *et al.* (2002).

tijdreeksen gezocht die het mogelijk maken om de ontwikkeling van één duingebied door te tijd te volgen en die tegelijk ook gebruikt kunnen worden voor een vergelijking tussen verschillende gebieden. Daarbij is gebruik gemaakt van twee typen tijdreeksen. Allereerst de ruimtelijke ontwikkeling van duinen door de tijd heen, waarbij gezocht wordt naar elementen van continuïteit en verandering. Tijdreeksen van dit type zijn vooral gebaseerd op historische literatuur en op oudere en meer recente kaarten. Het tweede type betreft reeksen van financiële of economische aard. Deze zijn ontleend aan historische bronnen, zoals de rekeningen van duinbeheerders en -eigenaren. Door pachtopbrengsten of aantallen stuks ingeschaard vee over langere tijd te vergelijken met bijvoorbeeld de prijsontwikkeling van graan of verpachte landbouwgrond of met de gemiddelde vleesprijs krijgen we inzicht in veranderingen in de relatieve betekenis van een gebruiksvorm.

12.3 Bestuurlijk-juridische verhoudingen en bronnenmateriaal

De kustduinen bevinden zich zowel letterlijk als figuurlijk aan de periferie van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden. Zij liggen niet alleen op de grens van het water en het land, maar speelden in de laatste duizend jaar ook een betrekkelijk marginale rol in het grondgebruik van de inwoners van deze eilanden. Dat was echter niet altijd zo. Toen na de post-Romeinse overstromingsfase Zuidwest-Nederland in de zesde en zevende eeuw weer bewoond raakte, vestigden de nieuwe bewoners zich eerst in de duinstrook langs de kust. Hier ontwikkelden zich nederzettingen en domeinen, die gedurende enkele eeuwen de sociaaleconomische en bestuurlijke centra vormden van het slikken-, schorren- en veengebied, dat Zuidwest-Nederland toen nog was. Pas vanaf de negende, tiende en elfde eeuw raakte ook het achterliggende schorrenlandschap meer bewoond en verplaatsten de bestuurlijke zwaartepunten zich geleidelijk naar opkomende nieuwe centra zoals Middelburg en Zierikzee. Informatie over deze periode is aanwezig in weinig toegankelijke en moeilijk te interpreteren bronnen, zoals in het Latijn geschreven oorkonden en levensbeschrijvingen van heiligen. Gelukkig zijn juist voor Zuidwest-Nederland diverse studies van mediëvisten gepubliceerd die deze bronnen interpreteren en in een breder kader plaatsen.[348] Hun interpretaties en conclusies zijn in de volgende hoofdstukken leidend bij de vergelijking van de middeleeuwse ontwikkeling van de duinlandschappen. Resultaten van archeologisch onderzoek maken het mogelijk de beelden verder in te kleuren. Voor de Late Middeleeuwen konden, in samenwerking met de Universiteit van Amsterdam, de veranderingen in het grondgebruik van de binnenduinrand van Walcheren in beeld gebracht worden door een paleo-ecologische analyse van een middeleeuws veenpakket (paragraaf 13.2).

Op de meeste plaatsen in de duinen is van het oude middeleeuwse landschap echter weinig of niets meer te zien. Op veel plaatsen is het er simpelweg nooit geweest en op andere plaatsen is het in de Middeleeuwen of later overstoven met zand. Deze duingedeelten leenden zich - zeker vóór de negentiende-eeuwse 'ontginning van woeste gronden' - niet of nauwelijks voor traditionele vormen van grondgebruik zoals akkerbouw of veeteelt. Zij kwamen daardoor beschikbaar voor een aantal functies en activiteiten waarvoor in het cultuurland geen plaats was of waarvoor het minder geschikt was (houtteelt, jacht, konijnenvangst, begrazing en in de twintigste eeuw ook drinkwaterwinning en behoud van natuurwaarden). Mede vanwege deze gebruiksmogelijkheden waren de duinen voor lokale en bovenregionale machthebbers interessant, ofwel als pion in het spel om aanzien en macht, ofwel als inkomstenbron. Als in de loop van de Middeleeuwen de invloed van het grafelijke gezag toeneemt, brengen de graven van Holland en Zeeland de niet in cultuur gebrachte duinen dan ook als zogenaamde wildernis onder hun invloed,[349] waarna zij deze in gebruik geven aan verschillende gebruikers. Deels gaat het daarbij om leen aan lagere edelen, deels ook om het toestaan van gebruik of om verpachtingen. Veel van deze ingebruikgevingen zijn uit archiefbronnen nog redelijk goed te reconstrueren, uiteraard voor zover de oorspronkelijke documenten in archieven bewaard zijn gebleven. Globaal bezien is deze situatie tot het einde van de achttiende eeuw blijven bestaan. Wel deden zich herhaaldelijk bestuurlijke veranderingen voor. Zo werden na het ontstaan van de Republiek der Verenigde Nederlanden (1581) de bevoegdheden van de graaf overgenomen door de Staten van Holland en van Zeeland. Ook veranderde de positie van de heren van Voorne en de markies van Veere. Er bleef echter steeds sprake van een centraal gezag dat lokaal werd vertegenwoordigd door een rentmeester. Die regelde de verpachting, zag toe op de uitvoering daarvan en legde jaarlijks verantwoording af aan het centrale gezag. De rekeningen van de diverse rentmeesters en de daaraan gerelateerde bronnen (pachtcondities, correspondentie, beheersverslagen, bestekken van voorgenomen grotere werken en dergelijke) bleven voor verschillende duingebieden over langere tijd bewaard en zijn de belangrijkste historische informatiebron voor deze studie (bijlage 4).

In de Franse tijd (1795-1814) werd de gezagsstructuur in belangrijke mate gecentraliseerd. De Staten van Holland en Zeeland hielden als dragers van het gewestelijk gezag op te bestaan en hun bevoegdheid ging over naar het Koninkrijk der Nederlanden. Voor de grafelijke domeinen betekende dit dat zij voortaan deel uitmaakten van een landelijke organisatie. Vanuit het gezichtspunt van de hierboven geschetste benadering veranderde er echter weinig. Er was nog steeds sprake van een centraal gezag met regionale of lokale vertegenwoordigers die de verpachtingen regelden en die verantwoording verschuldigd waren aan de centrale overheid. Wat de bronnen betreft is er echter een probleem. De organisatiestructuur van het nationale domeingezag veranderde in de eerste helft van de negentiende eeuw enkele malen ingrijpend. Tegelijkertijd deden zich juist in deze periode ook veel veranderingen in het domeinbezit voor. In de Franse tijd en de decennia daarna werden een groot aantal domeinobjecten verkocht. Bij deze verkopen en de voorbereidingen daarvoor speelde het door koning Willem I opgerichte Amortisatiesyndicaat een belangrijke rol.[350] Daarnaast was er sprake van het Kroondomein en het Staatsdomein. Helaas zijn de archieven van deze domeindiensten slechts gedeeltelijk bewaard gebleven en dan nog deels ongeordend. Dat betekent dat de rentmeesterrekeningen van de zeventiende en achttiende eeuw niet tot in de negentiende eeuw kunnen worden vervolgd. Voor de gebieden die in de negentiende eeuw eigendom bleven van het domeingezag kan het gebruik echter wel worden gevolgd in de eigendomsregisters (leggers), maar deze geven minder inzicht in de details van kosten en opbrengsten. Het lot van de verkochte

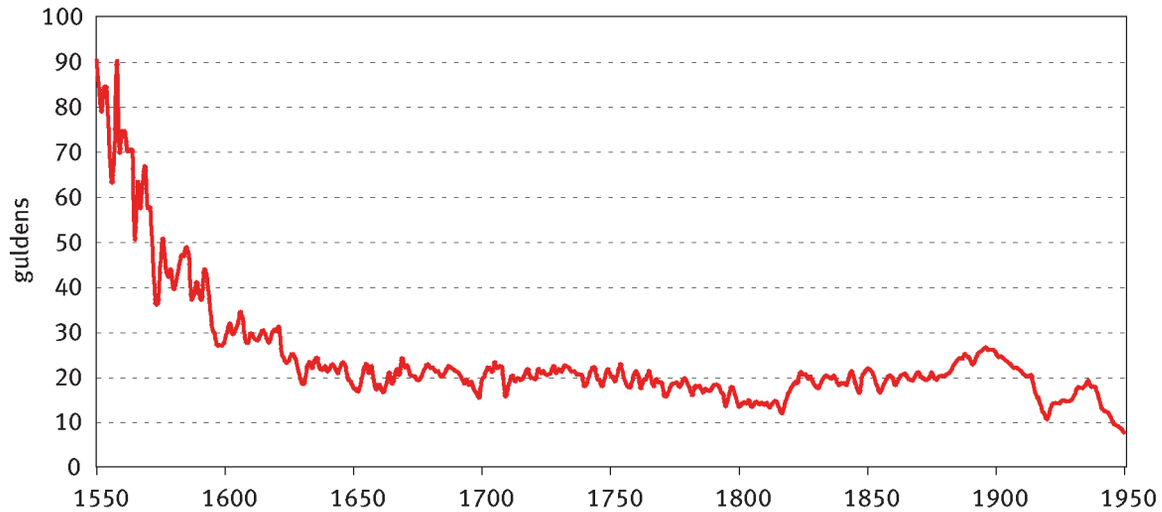
348 Dekker (1971, 1995); Henderikx (1987, 1993, 1995, 1996); Palmboom (1995, 1996).

349 Rentenaar (1977).

350 Voor de ontwikkeling van het domeingezag in de negentiende eeuw en het Amortisatiesyndicaat in het bijzonder zie Riemens (1935) en Van Zanden & Van Riel (2000): 109-148.

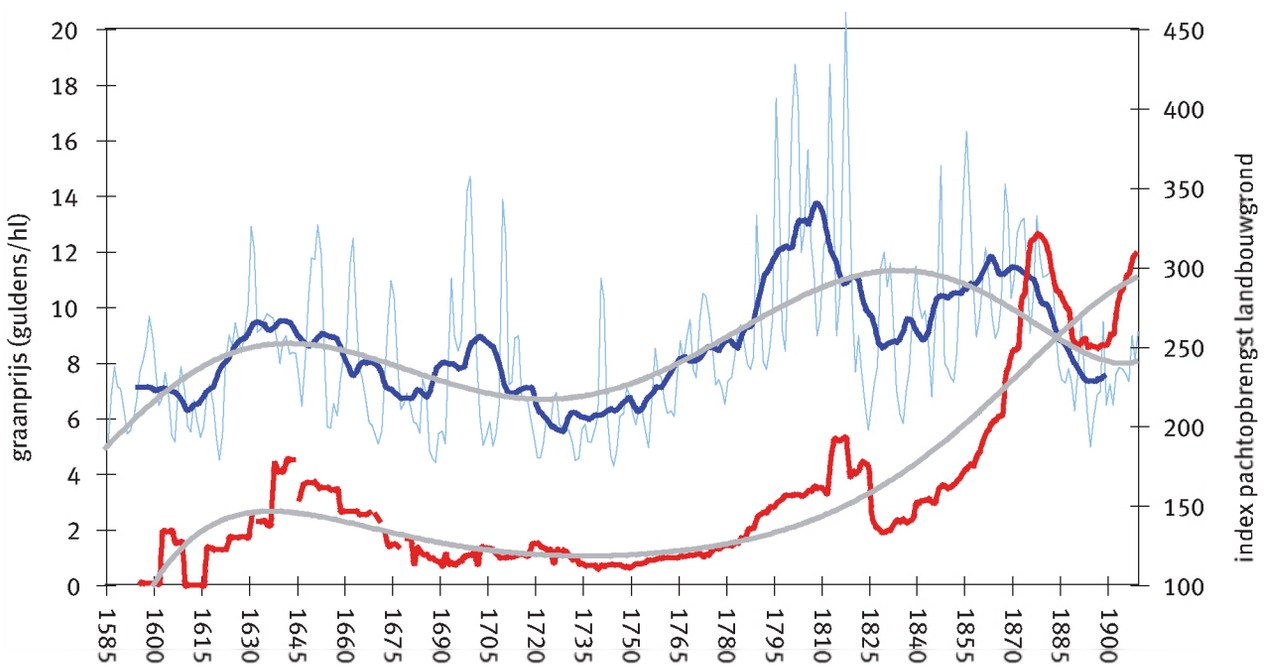
Figuur 46a. Relatieve waarde van de gulden van 1550 tot 1950, uitgedrukt in fictieve guldens anno 2006.

(bron: Database International Institute Social History, Amsterdam; http:/www.iisg.nl/hpw/)



Figuur 46b. Ontwikkeling van de graanprijs te Dordrecht (blauw) en de pachtopbrengsten van landbouwgrond in Zeeland (rood) in de periode 1600-1900.

Bij de graanprijs geeft de lichtblauwe lijn de gemiddelde prijs per jaar weer. De donkerblauwe lijn is het jaarlijks voortschrijdend 21-jarengemiddelde. De grijzen lijnen geven de zesdegraads polynomen weer, die door deze tijdreeksen kunnen worden getrokken. (bron: Priester (1998), bijlagen H1 en H8)



domeinobjecten moet meestal uit andere bronnen worden gereconstrueerd dan rekeningen, bijvoorbeeld uit historische kaarten of streekbeschrijvingen. De Westduinen op Goeree zijn in dit opzicht een uitzondering; zij werden in 1842 op een publieke veiling gekocht door de polder Het West Nieuwland, die vervolgens gedurende meer dan 120 jaar nauwkeurig vastlegde hoeveel en welke graasdieren er werden ingeschaard. Dit maakt het mogelijk voor dit gebied enkele tijdreeksen te reconstrueren, die tezamen meer dan 3,5 eeuw beslaan!

12.4 Economische context

In de volgende historische hoofdstukken spelen economische ontwikkelingen een belangrijke rol. Om de lokale en regionale gebeurtenissen in een breder kader te kunnen plaatsen, wordt hier kort ingegaan op de economische ontwikkelingen in een ruimer verband. Ook wordt stilgestaan bij de positie van de duinen in de relatie stad-platteland. Omdat de graanprijs een goede indicator is voor langjarige golfbewegingen in de West-Europese economie krijgt de ontwikkeling hiervan speciale aandacht. De pachtprijs

voor landbouwgrond blijkt zich vanaf het begin van de zeventiende eeuw tot het midden van de negentiende eeuw in hoge mate parallel te ontwikkelen aan de graanprijs (figuur 46b). Zij is daarmee een interessante referentie bij het interpreteren van de ontwikkeling van de pachtopbrengsten van verschillende duinterreinen. Daarnaast zal ook de gemiddelde vleesprijs in Nederland als referentie worden gebruikt.

Langjarige economische golfbeweging

De Hollandse steden waren vanaf de veertiende eeuw voor hun graanvoorziening afhankelijk van import. Aanvankelijk waren er meerdere importcentra en was het graan uit verschillende nabij of verder weg gelegen landbouwgebieden afkomstig. In de eerste helft van de zestiende eeuw ontwikkelde Amsterdam zich echter steeds meer tot het centrum van de Hollandse graanhandel en werd het Oostzeegebied een steeds belangrijker productiegebied. Vanaf het midden van de zestiende eeuw ging Amsterdam ook graan uitvoeren naar landen als Spanje, Portugal, Frankrijk en Engeland. Rond 1600 had de stad zich zo ontwikkeld tot het centrum van de Europese graanhandel, waarmee een belangrijke basis werd gelegd voor de grote welvaart van Holland in de Gouden Eeuw.[351]

In het zuidwestelijk zeekleigebied was tarwe het belangrijkste landbouwproduct. Dit graangewas leverde een belangrijke bijdrage aan de regionale voedselvoorziening en werd verhandeld op de graanmarkten van Middelburg, Goes, Dordrecht en Delft. De hier gevormde prijs was direct afhankelijk van de prijsontwikkeling op de internationale markt. De regionale Zeeuwse economie was zo vanaf de Late Middeleeuwen rechtstreeks verbonden met economische ontwikkelingen op Europese schaal.[352] Deze laatste werd gekenmerkt door een langjarige golfbeweging - de zogenaamde 'seculaire trend' - die tot het einde van de achttiende eeuw een duidelijke samenhang vertoonde met de bevolkingsontwikkeling in West-Europa.[353] Voor de zestiende tot de achttiende eeuw komt zij overeen met de polynoom in figuur 46b.

De seculaire trend begon in de Middeleeuwen met een periode van expansie vanaf 1100 tot circa 1350. De bevolking van West-Europa nam snel toe, er was sprake van grootschalige ontginningen en de interregionale handel kwam op gang (Hanzesteden). Vanaf 1350 tot circa 1500 ging vrijwel heel Europa gebukt onder een economische en demografische terugval. Er kwamen grote epidemieën voor ('Zwarte Dood') en op veel plaatsen werden nederzettingen verlaten (*'lost villages'*, *'Wüstungen')*. In Holland nam de bevolking echter alleen in de tweede helft van de veertiende eeuw af. In de vijftiende eeuw deed zich juist een sterke bevolkingsgroei voor. De stedelijke en rurale nijverheid kregen daardoor een impuls en zorgden voor economische ontwikkeling. Holland behoorde in het begin van de zestiende eeuw dan ook tot de meest geürbaniseerde regio's van Europa; circa 45% van de bevolking woonde hier toen in de steden.[354] Vanaf circa 1500 kwam ook elders in Europa de bevolkingsgroei weer op gang. Dit leidde tot een expansie in de seculaire trend, die voortduurde tot het midden van de zeventiende eeuw. In de literatuur wordt deze periode ook wel aangeduid als 'de lange zestiende eeuw'. Vooral tussen 1580 en 1650 vond in het kustgebied van Holland en Zeeland een uitzonderlijke groei plaats (Gouden Eeuw). In de seculaire trend brak omstreeks 1650 een periode van neergang aan, die voortduurde tot 1750 (figuur 46b). In deze periode daalden de graanprijzen voortdurend. Alleen rond 1700 werd deze daling tweemaal kort onderbroken als gevolg van schaarsten, die samenhingen met de Negenjarige Oorlog (1688-1697) en een misoogst (1709).[355]

Omstreeks 1750 deed zich een belangrijke omslag voor, die een nieuwe periode in de economische geschiedenis inluidde. Er zette een tijdperk in met een onafgebroken bevolkingsgroei die tot in onze tijd voortduurt. Tegelijkertijd begon de graanprijs een golfbeweging te vertonen met kortere conjunctuurperioden. Deze scheiding in de ontwikkeling van de graanprijs en de bevolkingsontwikkeling had te maken met veranderingen in de landbouw. Vernieuwingen werden ingevoerd en tegelijkertijd trad er een verruiming op van de graanmarkt.[356] In de graanprijsontwikkeling is dit terug te zien als dalingen die samenhingen met aanvoer van graan uit het gebied rond de Zwarte Zee (jaren twintig negentiende eeuw) en uit Noord-Amerika (laatste decennia negentiende eeuw). Door deze veranderingen ontstond er ruimte voor nieuwe initiatieven in de landbouw, die aansloten bij behoeften in de zich ontwikkelende stedelijke samenlevingen. De vraag naar en het aanbod van meer luxe landbouwproducten zoals vlees, zuivel, fruit en groente nam toe. Hierdoor ontwikkelden zich nieuwe takken van agrarische productie, die aanleiding gaven tot een verdere specialisatie, zoals fruitteelt en in de eerste decennia van de twintigste eeuw bijvoorbeeld ook pluimveehouderij.

De veranderende omstandigheden in de landbouw hadden belangrijke gevolgen voor de pachtprijs van landbouwgrond. Eeuwenlang liep deze in Zeeland min of meer parallel met de graanprijs. Daarbij ontwikkelde de pachtprijs zich natuurlijk gelijkmatiger omdat deze tot stand kwam over een meerjarige periode, terwijl de graanprijs van jaar tot jaar varieerde, afhankelijk van weersomstandigheden en politieke rampspoed. Vanaf circa 1860 vertoonden de prijzen van verpachte landbouwgrond en graan een schaarbeweging; de graanprijs daalde maar de pachtprijs voor landbouwgrond nam verder toe (figuur 46b). Behalve door demografische ontwikkelingen werd deze vooral ook bepaald door de modernisering van de landbouw. De schaarbeweging markeert het ontstaan van een nieuw landbouwbedrijf in het zeekleigebied van Zuidwest-Nederland.[357]

Duinen in de periferie van stad en platteland

In de inleiding van zijn onlangs herziene boek over de geschiedenis van de Nederlandse landbouw[358] plaatst historicus Jan Bieleman geologische en bodemkundige landschapskenmerken als verklarende factoren tegenover het ruimtelijk-economische model dat is ontwikkeld door de negentiende-eeuwse Duitse landbouweconoom Johann Heinrich von Thünen (1783-1850). Dit model gaat er van uit dat de klassieke landbouwkundige productie op een bepaalde plaats sterk wordt bepaald door de ligging ten opzichte van de afzetmarkt en de daarmee samenhangende transportkosten.

351 Van Tielhof (1995).

352 Priester (1998): 68-89. Zie Van Tielhof (1995): 60-63 voor de positie van tarwe uit het zuidwestelijk zeekleigebied op de zestiende-eeuwse Hollandse graanmarkt, met name in Delft.

353 Bieleman (2008): 25-32; tenzij anders vermeld zijn de volgende alinea's op deze publicatie gebaseerd.

354 Van Bavel & Van Zanden (2004).

355 Priester (1998): 79-85.

356 Bieleman (2008): 30. Er doen zich verschillende nieuwe ontwikkelingen voor, onder andere betrekking hebbend op de voedselmarkt (introductie aardappel), de teelttechnieken (introductie van klaver en knollen als voedergewas en groenbemester, rijenteelt) en ook op de technologie (efficiëntere ploegtypen en later ook het gebruik van kunstmest).

357 Priester (1998): 85-89 en 633-639.

358 Bieleman (2008): 33-41.

Volgens het model zullen zich in een fysisch-geografisch homogeen gebied dicht bij de stad vooral zuivelproductie en fruitteelt ontwikkelen. Op grotere afstand van de stedelijke omgeving differentieert de landbouw zich in een aantal concentrisch gelegen gebieden, waarin achtereenvolgens houtteelt (brandstof met hoge transportkosten!), akkerbouw en ten slotte extensieve veehouderij overheersen. Dit model is natuurlijk sterk gedateerd, omdat het nog geen rekening hield met de grote technologische veranderingen die in de tweede helft van de negentiende eeuw in de landbouw zouden plaatshebben (zie vorige paragraaf). Voor ecologische geschiedschrijving biedt het echter een aantal interessante aanknopingspunten, onder andere omdat het een ruimtelijke beïnvloedingsgradiënt als uitgangspunt heeft. Een dergelijke gradiënt staat ook centraal in veel landschapsecologische studies. Het model van Von Thünen kan helpen bij het verduidelijken van de positie van de duinen in de relatie stad - platteland. Duinen bevinden zich in de buitenste beïnvloedingscirkel. Vanuit de stad bezien liggen zij in de periferie en zij zijn ook voor de landbouw weinig interessant. Dat heeft overigens meer te maken met abiotische productieomstandigheden dan met de geografische afstand tot de stad, die soms dichtbij kan liggen. Deze letterlijk en figuurlijk perifere ligging van de duinen maakt ze tot een soort niemandsland, waar ruimte is voor initiatieven en voor activiteiten die elders minder snel van de grond komen. In de Middeleeuwen maken de graven van Holland en Zeeland en invloedrijke lokale heersers hiervan gebruik door grote delen van de duinen onder hun invloedsfeer te brengen. Vanaf de zeventiende eeuw zien we dat de stedelijke invloedsfeer zich tot in de duinen gaat uitstrekken. Petra van Dam heeft laten zien hoe stedelijke ondernemers in de Hollandse duinen al in de zeventiende eeuw actief zijn met nieuwe initiatieven zoals zandwinning, het bleken van linnen en intensieve tuinbouw.[359] De aanleg van buitenplaatsen, badplaatsontwikkeling en waterwinning zijn vergelijkbare voorbeelden uit later tijd. Het model van Von Thünen heeft in deze context dus nog een andere dimensie. Niet alleen kunnen we de ontwikkeling van agrarische activiteiten interpreteren in relatie tot de afstand tot de stad als afzetgebied en de daarmee samenhangende transportkosten. De stedelijke omgeving kan ook een broedplaats zijn voor nieuwe ideeën en een impuls geven aan nieuwe initiatieven of ontwikkelingen. De aanwezigheid van een stedelijke invloedsfeer kan zo dus ook een differentiërende factor zijn in de ontwikkeling van perifeer gelegen gebieden als de duinen.

Bezien vanuit een bredere Europese samenhang lag het zeekleigebied van Zuidwest-Nederland vanaf de Late Middeleeuwen altijd in een stedelijke invloed. In de dertiende en veertiende eeuw deden vooral de Vlaamse steden hier hun invloed gelden. Vanaf de vijftiende eeuw ontwikkelden ook de Hollandse en Zeeuwse steden zich tot belangrijke stedelijke centra.[360] In de zestiende, zeventiende en het begin van de achttiende eeuw ontwikkelden de laatste zich tot een economisch brandpunt dat zijn invloed deed gelden in grote delen van Noordwest-Europa (zie vorige paragraaf). Voor deze studie is van belang dat zich in Zuidwest-Nederland tussen de afzonderlijke kust- en duingebieden een duidelijke differentiatie voordoet in de intensiteit van de stedelijke invloed. Op Walcheren lagen de duinen in de zeventiende en achttiende eeuw in de directe invloedssfeer van het Middelburgse koopmansmilieu, dat toen op wereldschaal acteerde. De keten van buitenplaatsen, die in de achttiende eeuw ontstond rond Domburg en Oostkapelle, heeft hier direct mee te maken (figuur 50). De duinen van Schouwen waren direct of via de stad Zierikzee nog wel met dit milieu verbonden, maar deze binding was zowel in geografische afstand als in economische intensiteit veel zwakker. De duinen van Goeree en Voorne waren nog meer geïsoleerd. Zij lagen in de zeventiende en achttiende eeuw in de invloedsfeer van de steden Brielle en Goedereede, centra die vooral een rol speelden in de lokale handel en bij de doorvoer van producten van landbouw en de visserij. In de Franse tijd en in de negentiende eeuw wijzigden zich de stedelijke invloedssferen. De overzeese handel stortte in en dit degradeerde Middelburg tot een kleine provinciehoofdstad. Tegelijkertijd begon Rotterdam zich te ontwikkelen tot de belangrijkste haven van Nederland. Vanaf ongeveer 1900 deed deze stedelijke invloed zich nadrukkelijk gelden in het duingebied van Voorne.

12.5 Standaardisatie van de historische financiële gegevens

De waarde van veel duinproducten en -diensten is in de loop der tijden uitgedrukt in geld en dit is een belangrijke basis voor vergelijkingen. Daarbij doet zich het probleem voor dat in het verleden - veel meer dan tegenwoordig - verschillende munteenheden werden gebruikt en dat de waarde van deze eenheden in de tijd veranderde. Een standaardisatie is dan ook nodig. Daarbij moet onderscheid worden gemaakt worden tussen drie standaardisaties, die hieronder nader worden toegelicht.

- *Omrekening naar één munteenheid:* Dit is vooral een probleem bij de bestudering van de zeventiende- en achttiende-eeuwse rentmeesterrekeningen. Uitzonderingen daargelaten zijn de rekeningen van Schouwen en Walcheren uitgedrukt in 'ponden Vlaams' (1 £ Vlaams = 120 stuivers of 6 gulden) en de 'Hollandse' rekeningen van Goeree en Voorne in 'ponden Hollands' (1 £ Hollands = 20 stuivers of 1 gulden). Al deze bedragen zijn omgerekend naar guldens van 20 stuivers.
- *Waardeverandering van het geld door de tijd:* De waarde van geld verandert door de tijd. Dit kan worden gecorrigeerd door geldbedragen uit te drukken in meer absolute eenheden, bijvoorbeeld grammen zilver. Ook kan gebruik gemaakt worden van omrekenprogramma's, zoals ontwikkeld door het *International Institute for Social History* (Amsterdam), die het mogelijk maken historische geldbedragen met elkaar te vergelijken. Figuur 46a laat zien hoe de waarde van de gulden tussen 1550 en 1950 veranderde. Daaruit blijkt dat deze waarde in de zeventiende, achttiende en negentiende eeuw relatief stabiel was en zich vrijwel steeds rond de 20 (fictieve) guldens anno 2006 heeft bewogen. Daarbij doen zich uitschieters voor van maximaal ca. 25-50% (begin zeventiende eeuw, begin en einde negentiende eeuw). De historische geldbedragen in guldens zijn niet voor deze verschillen gecorrigeerd en dus niet omgerekend naar bijvoorbeeld grammen zilver. De belangrijkste overweging daarbij was dat het in deze studie vooral gaat om een onderlinge vergelijking van tijdreeksen, waarbij de hierboven bedoelde variatie op eenzelfde manier doorwerkt.[361] Daarnaast speelt een rol dat de tijdreeksen van deze studie vooral betrekking hebben op een periode waarin de geldwaarde weinig veranderde en zich ook weinig of geen uitschieters in de geldwaarde voordeden (1620-1800).

359 Van Dam (2010a).

360 Bieleman (2008): 66-75; van Bavel & Van Zanden (2004).

361 Zie ook Priester (1998): bijlage I.

- *Verandering van de relatieve economische waarde:* Onder invloed van het economische getij, technische ontwikkelingen en mode veranderde het belang dat aan bepaalde producten of diensten werd toegekend. Op de markt van vraag en aanbod veranderde daardoor ook de financiële waarde van deze producten. Vooral deze veranderingen zijn interessant, omdat zij kunnen verklaren waarom gezagsdragers, duineigenaren of duingebruikers anders gaan handelen. In de volgende hoofdstukken wordt de relatieve waardeverandering in beeld gebracht door langjarige tijdreeksen met opbrengsten van duinverpachtigen te vergelijken met een referentielijn. Als referentie is daarbij gekozen voor de pachtprijs van landbouwgrond in Zeeland, die nauw gecorreleerd blijkt met de ontwikkeling van de graanprijs (zie boven en figuur 46). Daarnaast wordt ook de gemiddelde vleesprijs in Nederland als referentie gebruikt.

13 Ontwikkeling van de middeleeuwse binnenduinlandschappen

13.1 Algemeen

De duinen van Zuidwest-Nederland worden gekenmerkt door uitgestrekte, relatief vlakke binnenduingebieden die door landschapsecologen en botanici vaak worden aangeduid als vroongronden.[362] Het gaat hier om gebieden met een hoge ouderdom, die gedeeltelijk al in de Vroege Middeleeuwen zijn ontstaan en bewoond geraakt. Tot in de negende eeuw was de bewoning van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden vrijwel volledig geconcentreerd in de kustzone. Op de relatief hoog gelegen strandwallen en strandvlakten bevonden zich hier belangrijke nederzettingen en koninklijke domeinen.[363] In de tweede helft van de negende eeuw raakte ook het meer landinwaarts gelegen schorrenlandschap bewoond. Hier ontwikkelden zich in de loop van de tiende en elfde eeuw nieuwe centra van bewoning en bestuur. Waarschijnlijk bleef het oude cultuurland in de kustzone wel in gebruik. De mediëvist Peter Henderikx heeft in ieder geval voor de duinen bij Domburg aannemelijk gemaakt dat er sprake is van historische continuïteit tussen de Frankische nederzettingen en het daar toen aanwezige koningsdomein en gedeelten van het huidige binnenduinlandschap.[364] De Middeleeuwen waren voor de duinen echter ook een zeer dynamische periode. In de elfde, twaalfde en dertiende eeuw vonden op Schouwen en Walcheren grote verstuivingen plaats, waarbij grote oppervlakten cultuurland zijn veranderd in reliëfrijk duin. Maar niet alle cultuurland is met duinzand overstoven; over aanzienlijke oppervlakten bleef het ook in stand. Dit vroegmiddeleeuwse cultuurland kende tot in de twintigste eeuw zijn eigen ontwikkelingsgang. Ook zijn er gedeelten waar zich in de Middeleeuwen of daarna een duinlandschap ontwikkelde in een omgeving die nooit tot het middeleeuwse cultuurland heeft behoord. Het vroege duinlandschap van Zuidwest-Nederland kent dus twee verschillende landschapstypen:

- Geperceleerd vroegmiddeleeuws cultuurland. In de literatuur wordt hiervoor, vooral op Schouwen en Goeree, de naam haaiman- of haaimetenlandschap gebruikt. In de afgelopen decennia is over deze naam veel gediscussieerd. Wat deze precies betekent is nog steeds niet duidelijk. Deskundigen zijn het er echter wel over eens dat deze naam, voor zover het om het duingebied gaat, betrekking heeft op het middeleeuwse cultuurlandschap van de binnenduinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden.[365]
- Ongeperceleerd duin dat in de Middeleeuwen rechtstreeks onder het grafelijke gezag viel en soms aan lagere heren in leen werd gegeven. Gedeelten hiervan werden door het grafelijke gezag of door zijn leenheren wel verpacht. Deze gebieden werden vaak aangeduid als (grafelijke) wildernissen. Deze aanduiding zegt dus weinig over de terreingesteldheid, maar veel meer over de eigendomssituatie.

Deze twee verschillende typen duingebied maakten vanaf de Middeleeuwen ieder hun eigen ontwikkeling door en kenden hun eigen gebruik. In dit hoofdstuk wordt de ontwikkeling van het middeleeuwse cultuurland besproken. Als eerste wordt daarbij een paleoecologische reconstructie gepresenteerd van het binnenduinlandschap van Walcheren op de overgang van de Middeleeuwen naar de Vroegmoderne Tijd. Aan de hand van literatuurgegevens en historische bronnen worden vervolgens de overeenkomsten en verschillen besproken in de ontwikkeling van het middeleeuwse cultuurland in de binnenduinen van de verschillende eilanden.

13.2 Paleo-ecologische reconstructie van het binnenduinlandschap van de Manteling van Walcheren van 1350 tot 1650 na Chr.

Anton M.M. van Haperen, Mascha Dedert & Bas van Geel [366]

Inleiding

In de ondergrond van de achttiende-eeuwse buitenplaats Berkenbosch bij Oostkapelle bevindt zich een smal langgerekt veenpakket van 1-3 meter breed en enkele tientallen centimeters dik. Het is waarschijnlijk de organische opvulling van een laatmiddeleeuwse waterloop, die in de zeventiende eeuw met 0,5-1 meter duinzand werd bedekt. Het veenpakket bevindt zich in de uiterste noordwesthoek van de buitenplaats (figuur 47). In westelijke richting loopt het pakket over een afstand van enkele tientallen meters min of meer evenwijdig aan een laan die onderdeel is van de barokke aanleg van Berkenbosch (de zogenaamde Beukenlaan), waarna het lijkt op te houden. In de andere richting maakt het een haakse hoek en loopt hier over een afstand van circa 150 meter evenwijdig met de Duinbeekseweg, om deze vervolgens schuin te kruisen. Of en hoe het pakket zich verder voortzet is onbekend.[367]

Het veenpakket is nauwkeurig onderzocht op zowel microfossielen als op macroresten.[368] De studie van macroresten in veenpakketten (zaden en vegetatieve plantenresten) kunnen een goed beeld geven van de vegetatie die ter plekke groeide, terwijl aan de hand van microfossielen (stuifmeel, schimmelsporen) de vegeta-

362 Zoals Beekman (2007): 241-243 laat zien is deze naamgeving ten dele historisch onjuist en grotendeels pas na de tweede wereldoorlog in zwang gekomen. Zie ook noot 109.

363 Henderikx (1993, 1995).

364 Henderikx (1993).

365 Beekman (2007): 76-82; Klepper (1979): 93-115.

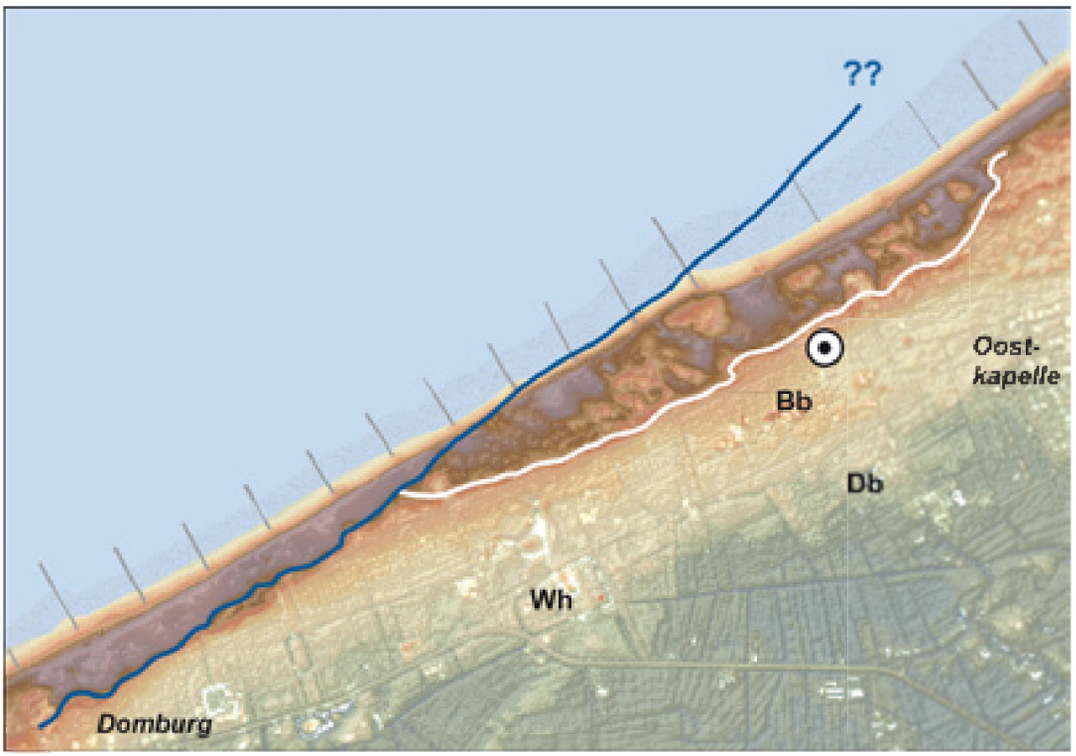
366 De paleobotanische analyses zijn uitgevoerd door M. Dedert onder leiding van Dr. B. van Geel (IBED, Universiteit van Amsterdam). Voor een uitgebreider verslag zie Dedert (2005).

367 Van der Kooy en Van Westreenen (1975) hebben dit veenpakket ontdekt en voor het eerst beschreven. De GPS-coördinaten van de monsterlocatie zijn: 26.55/400.25.

368 Dedert (2005).

Figuur 47. Duinontwikkeling in het gebied tussen Domburg en Oostkapelle.

De blauwe lijn geeft de veronderstelde binnenzijde van het middeleeuwse loopduin weer. De witte lijn duidt het verwaaide gedeelte met fossiele paraboolduinen aan, die waarschijnlijk in de zeventiende eeuw zijn ontstaan.
De locatie van het onderzochte veenpakket is met een zwart-witte cirkel aangegeven
Ligging van de kastelen en buitenplaatsen: Wh = Westhove, Db = Duinbeek, Bb = Berkenbosch.



tiegeschiedenis van de wijdere omgeving kan worden gereconstrueerd. De combinatie van beide onderzoeksmethoden maakt het mogelijk om de vegetatieontwikkeling van de binnenduinrand van de Manteling van Walcheren tijdens de opvulling van de waterloop vrij nauwkeurig te reconstrueren.

Materiaal en methoden

Het veenpakket wordt op de bemonsterde locatie afgedekt door een zandpakket en een bosbodem van in totaal 55-65 centimeter dik. Na het graven van een kuil werd het pakket bemonsterd door een stalen bak van 50 x 15 x 10 cm in de wand van de kuil te slaan en deze vervolgens los te snijden en te verpakken. Uit de bak zijn op regelmatige afstand in totaal 19 monsters genomen, die zowel op micro- als macrofossielen zijn geanalyseerd. Op zeven verschillende niveaus in het veenpakket zijn zaden van terrestrische planten verzameld voor een zo nauwkeurig mogelijke ^{14}C-datering door het Centrum voor Isotopenonderzoek (Rijksuniversiteit Groningen). De bodemopbouw en de positie van het geanalyseerde veenpakket is onderzocht met behulp van een serie boringen tot op een diepte van ruim 3 meter.

Geschiedenis en landschappelijke ligging

Landschappelijke ligging

Uit geologisch onderzoek en archeologische vondsten blijkt dat het duingebied tussen Domburg en Oostkapelle zich in de Vroege Middeleeuwen heeft ontwikkeld achter een strandwal. Dit gebied had aanvankelijk waarschijnlijk het karakter van een schorrenlandschap met een kleibodem. In de loop van de Middeleeuwen werd het schorrenlandschap bedekt met zand en zo ontstond een strandvlakte, waarop wellicht ook lage duintjes aanwezig waren. Deze strandvlakte was geruime tijd bewoond en werd waarschijnlijk in de twaalfde of dertiende eeuw gedeeltelijk bedekt door een stelsel van loop- en paraboolduinen dat zich van west naar oost heeft verplaatst. Landinwaarts van dit hoge duin is een gedeelte van de strandvlakte niet of veel minder overstoven. Het landschap is hier nog steeds relatief vlak. De huidige buitenplaatsen en ook de monsterlocatie liggen in deze zone.

Aan de landzijde van de huidige reliëfrijke duinen tussen Domburg en Oostkapelle zijn, geomorfologisch gezien, twee opvallend verschillende duinvormen aanwezig (figuur 47). Ten noordoosten van Domburg komt aan de zuidoostzijde een hoge steile helling voor. Meer oostelijk, ter hoogte van kasteel Westhove en de buitenplaats Berkenbosch, zijn de duinen minder hoog en zijn diverse resten van fossiele windkuilen en paraboolduinen te onderkennen. Zij moeten geïnterpreteerd worden als verwaaiingen van duinen die eerder meer zeewaarts hebben gelegen. Het middeleeuwse loopduin heeft zich hier oorspronkelijk waarschijnlijk aan de zeezijde van het huidige duin uitgestrekt. Het verloop was daarbij mogelijk enigszins boogvormig. Dit oostelijke gedeelte is op enig moment verwaaid en landinwaarts gestoven. Daarbij bedekte het alsnog een tot dan toe niet overstoven gedeelte van de oude strandvlakte. Over de aard van de kromming van het oorspronkelijke loopduin en tot waar het zich heeft uitgestrekt kan geen uitspraak worden gedaan. Waarschijnlijk hield het ter hoogte

van Oostkapelle op of kromde het hier sterk zeewaarts.[369] Dat het verwaaide duin iets ten oosten van Berkenbosch zijn oostelijke begrenzing bereikt wijst hierop. Op grond van de hierna te bespreken ^{14}C-dateringen en van historische bronnen kan worden aangenomen dat de verwaaiing in de zeventiende eeuw heeft plaatsgevonden en dat daarbij ook het geanalyseerde veenpakket werd bedekt. Het is niet uitgesloten dat het verwaaide duin zich oorspronkelijk verder landinwaarts heeft uitgestrekt en dat dit reliëf later is geëgaliseerd. Dit zou bijvoorbeeld kunnen zijn gebeurd toen de huidige lanenstructuur van de buitenplaats werd aangelegd, waarschijnlijk omstreeks 1700.[370]

Historische bronnen

Het gebied van het huidige Domburg en Oostkapelle werd in de Vroege Middeleeuwen vrij intensief bewoond en gebruikt. Het had een centrumfunctie voor een groot deel van het kustgebied van Zeeland. Weliswaar ging deze centrumfunctie na de negende eeuw verloren, maar waarschijnlijk bleef het gebied bewoond tot het in de loop van de twaalfde en dertiende eeuw door het hierboven genoemde duincomplex werden overstoven. Gedeelten die niet met duinzand werden bedekt, bleven waarschijnlijk in gebruik. Juist voor het gebied rondom Oostkapelle en Westhove is dit aannemelijk gemaakt.[371] Over de aard en de schaal van dit gebruik is echter weinig bekend. In 1294 verleende graaf Floris V kwijtschelding aan de stad en het ambacht van Domburg voor het '*geschot over de haaimannen*' in dit gebied, dat men tot dan toe placht te betalen.[372] Het betreft hier een van de weinige vermeldingen van het begrip haaiman voor de Walcherse binnenduinen. Kennelijk was dit aan het einde van de dertiende eeuw nog van toepassing. Er was hier toen waarschijnlijk nog sprake van een grondgebruik dat in middeleeuwse en latere bronnen vooral werd gemeld van Goeree en Schouwen en dat verbonden is met de teelt van graan - vooral rogge - afgewisseld met beweiding.[373]

Diverse bronnen wijzen op de aanplant en de aanwezigheid van bos in de binnenduinrand van Domburg en Oostkapelle in de vijftiende en zestiende eeuw. De eerste aanwijzingen hiervoor dateren uit 1459/1460. Dan geeft de heer van Veere opdracht tot het planten van 3 of 3,5 gemet (circa 1-1,5 hectare) bos in het gebied van de heerlijkheid Duinbeek.[374] In 1466/67 wordt er geld uitgegeven voor het kappen van bos bij Domburg en Duinbeek.[375] Een andere bron dateert van een eeuw later. De abt van Middelburg, eigenaar van kasteel Westhove en ambachtsheer van Oostkapelle, is dan doende in deze omgeving bos te verwerven.[376] Uit weer een andere bron weten we dat in de eerste decennia van de zeventiende eeuw percelen elzenhakhout worden overstoven met duinzand. Als in 1625 de verpachting van de duinen vóór kasteel Westhove, het zogenaamde Prelaatduin, voor een periode van 14 jaar worden verlengd, wordt pachter mr. Jacob Boreel verplicht om helm te planten. Daarbij wordt expliciet verwezen naar het overstuiven van gedeelten bos en het verloren gaan van een *'rijweg en bane'*.[377] Ook in het oud-archief van het Waterschap Walcheren bevinden zich aanwijzingen voor forse verstuivingen in de duinen van Oostkapelle in de tweede helft van de zeventiende eeuw.[378]

Het hier besproken binnenduingebied maakte in de periode rond 1600 een dynamische tijd door. Tijdens het beleg van Middelburg (1572-1574) werd kasteel Westhove bezet door de geuzen en daarbij grotendeels verwoest. Na de val van Middelburg en het vertrek van de monniken van de Middelburgse abdij werd het kasteel door de Staten van Zeeland verkocht, waarna het enkele malen van eigenaar wisselde. In 1610 kwam het kasteel in handen van de hiervoor genoemde mr. Jacob Boreel (1552-1636). Boreel was omstreeks 1600 een vooraanstaand persoon in Zeeland. Behalve burgemeester van Middelburg was hij onder andere rekenmeester van de Rekenkamer van Zeeland en medeoprichter van de Zeeuwse kamer van de Verenigde Oost-Indische Compagnie.[379] Hij en zijn familie waren ook belangrijke spelers in het gebied tussen Domburg en Oostkapelle. Zij waren niet alleen eigenaar van Westhove, maar hadden in de periode 1612-1640 ook het voorliggende duin in pacht en waren ambachtsheer van de heerlijkheid Duinbeek en in 1644 eigenaar van een voorloper van het huidige Berkenbosch. Dit werd toen omschreven als '*eene hofstede met 17 gemeten bosch, land en plantage*'.[380] Sindsdien is de buitenplaats nog aanmerkelijk uitgebreid. De huidige barokke aanleg, met zijn symmetrische lanenstructuur, is waarschijnlijk rond 1700 ontstaan.

Bodemopbouw ter plekke van de monsterlocatie

Op de monsterlocatie heeft het maaiveld over korte afstand hoogteverschillen van 30-40 centimeter. Deze zijn waarschijnlijk het gevolg van gedifferentieerde klink en van lokale ophoging met materiaal uit de greppels. De gemiddelde hoogteligging van de locatie is circa 2-3 meter +NAP. Op een diepte van 235-285 centimeter -mv bevindt zich een dikke, licht kalkhoudende kleilaag, die vanaf 285 centimeter -mv overgaat in klei met laagjes kleiig zand. Vanaf een diepte van circa 350 centimeter -mv is kalkhoudend wadzand met schelpresten aanwezig. De kleilaag wordt aan de bovenzijde begrensd door een circa 10 centimeter dikke laag van iets kleihoudend, blauwgrijs zand van een stevige pakking. Kleur en textuur van het gehele pakket duiden op een mariene afzetting. De ontstaansgeschiedenis van deze kleilaag (totale dikte circa 115

369 Een vergelijking dringt zich hier op met binnenste duinrug van het Zeepe op Schouwen, die in dezelfde tijd is ontstaan en ook een sterke kromming vertoont. Zie ook Beekman (2007): 45-65.

370 In het begin van de achttiende eeuw had de buitenplaats waarschijnlijk haar huidige vorm. Zie hiervoor Kesteloo (1909). Deze auteur maakt melding van een verkoop in 1717 van '*twee huizen, schuren, bosschen, dreven, hoven en vijvers*'.

371 Henderikx (1993, 1995).

372 Dijkhof (2005): nr. 2888.

373 Beekman (2007): 76-82 en de daar aangehaalde literatuur. Voor een uitvoeriger bespreking van de diverse bronnen en de vergelijking met de andere duingebieden in Zuidwest-Nederland zie paragraaf 13.3.

374 De heerlijkheid Duinbeek bevond zich rondom het huidige kasteel Duinbeek en was slechts 3-4 gemeten groot (Kesteloo, 1909). Het gaat hier dus om een beplanting die waarschijnlijk de gehele heerlijkheid omvatte en die gelegen was in de nabijheid van het huidige kasteel.

375 ZA-HV: inv. nrs. 150, f. 6 en 154, f. 10v. Met dank aan Prof. Dr. P. Henderikx voor de attendering op deze posten.

376 Van Visvliet (1878) vermeldt voor de periode 1558-1565 verschillende eigendomsoverdrachten, waarbij de abt van Middelburg uiteindelijk eigenaar wordt van ten minste twee partijen bosland onder resp. Oostkapelle en Domburg (regest nrs. 3009, 3044, 3158, 3164).

377 ZA-CWh: inv. nr. 104.

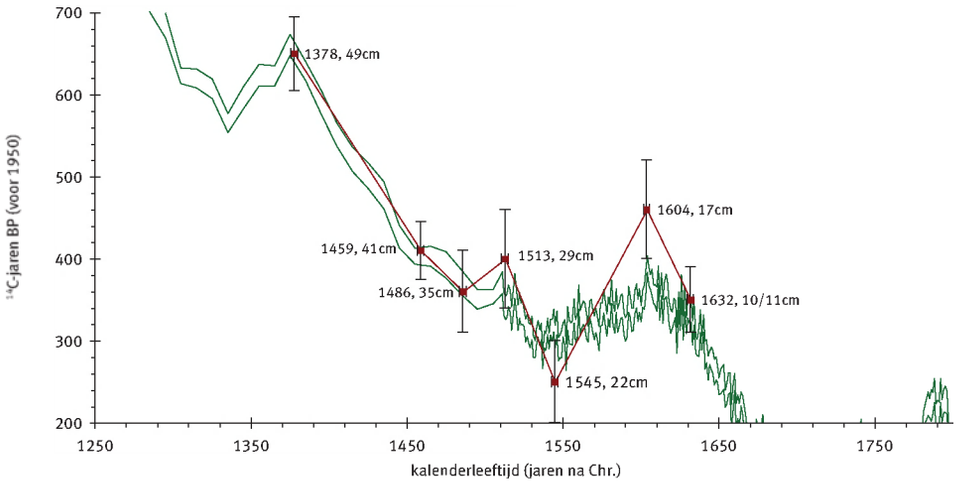
378 ZA-OAW: inv. nr 7, dd. 19-10-1656. Er wordt gemeld, dat het Oostkappelse wachthuis *'seer onderwaijt van het sant van de duijne'*. Er moet wat gebeuren, want anders gaat het gans teniet. Zie ook ZA-OAW, inv. nr. 11, dd. 18-3-1683: De duinen bij Oostkapelle vervliegen zodanig dat *'te duchten stont veel schotbaer lant onder de selfde stont te geraeke'*.

379 Voor de ingewikkelde genealogie van de familie Boreel zie o.a.: Van der Aa (1852), Elias (1903/1905) en Nagtglas (1890). Jacob Pieterse Boreel (1552-1636) was van Vlaamse origine, is twee maal gehuwd geweest en had in totaal 17 kinderen. Zijn zoon Willem Jczn (1591-1668) en kleinzoons Johan Jhzn (1621-1673), Johan Wzn (1627-1691) en Jacob Wzn (1630-1697) voerden ook de titel heer van Westhove en heer van Duinbeek. De Jacob Boreel, die door Kesteloo (1909) wordt genoemd als eigenaar van Berkenbosch in 1644, is waarschijnlijk een jongere zoon van Jacob Pieterse Boreel en dus een broer van Johan Jczn (1577-1629) en Willem Jczn. Deze laatste is dan heer van Duinbeek en Westhove. Het is waarschijnlijk ook deze Jacob Boreel Jczn (1593-1644; o.a. raad, schepen en later burgemeester van Middelburg) die in de jaren 1632-1640 in het markizaat van Veere onder de naam 'Jacob Boreel de jonge' optreedt als pachter van het hakhout van de Prinsenbossen (zie paragraaf 15.3 en noot 578).

380 Kesteloo (1909).

Figuur 48. ^{14}C-dateringen met calibratiecurve van het veenpakket uit Berkenbosch.

De getrokken groene lijnen geven de spreiding van het ^{14}C-gehalte in de atmosfeer weer. De punten laten de gemeten gehalten in de bemonsterde plantenresten zien met hun standaarddeviatie. Bij ieder monster is een benadering van de ouderdom in kalenderjaren weergegeven, alsmede de monsterdiepte in het veenpakket. Met dank aan Marjolein van der Linden (IBED-UvA) voor het vervaardigen van deze *'wiggle match'*- calibratiefiguur.



centimeter) is waarschijnlijk hetzelfde als van de klei in het achterliggende polderland en van de klei die tot voor kort dagelijks op het strand droogviel.[381] Vanaf een diepte van circa 225 -mv. en hoger heeft het profiel een andere kleur en textuur. De bodem bestaat hier uit bruingrijs kalkarm zand, waarin geen klei- of sliblaagjes aanwezig zijn. Dit wijst op verstoven duinzand. In het zandpakket is een duidelijke gelaagdheid aanwezig. Homogene lagen van los gepakt zand, soms met een geïsoleerd humuslaagje van 1-2 mm dik, wisselen af met meer gelaagde pakketten. Hierin wisselen meerdere humus- en zandlagen elkaar op korte afstand af. Een dergelijk pakket bevindt zich onder andere op ca. 160-175 centimeter -mv en ook op 50-120 centimeter -mv. In dit laatste pakket is de bemonsterde veenlaag ingesloten. Dit veen- en humushoudende pakket wordt aan de bovenzijde begrensd door een zandig-humeuze laag met verkitte ijzerverbindingen. Hierboven bevindt zich een dunne laag mineraal zand die overgaat in humeus zand en de sterk organische bovengrond. De beide laatste lagen vormen de huidige bosbodem van de buitenplaats Berkenbosch.

De boven- en onderzijde van het humeuze zandpakket, waarin de bemonsterde veenlaag is ingesloten, zetten zich in de omgeving voort, ook op plaatsen waar de veenlaag zelf ontbreekt. Het duidelijkst is dit te zien aan de verkitte sterk ijzerhoudende laag en het los gepakte zandpakket op een diepte vanaf ca. 120 -mv. Op locaties met een hogere maaiveldligging, waar het veen ontbreekt, maakt de profielopbouw van het humeuze pakket (55-120 centimeter -mv) een meer homogene indruk. Onderin is nog gelaagdheid, maar deze wordt naar boven toe minder. De bruingrijze kleur, vooral in het hogere gedeelte van het pakket, suggereert de aanwezigheid van een of meer overstoven bouwvoren.

Resultaten

^{14}C Datering

In figuur 48 zijn de uitgevoerde ^{14}C-bepalingen weergegeven samen met een calibratiecurve.[382] Die curve geeft de fluctuaties weer die samenhangen met de veranderende ^{14}C-gehalten in de atmosfeer gedurende de periode 1250 tot 1670 na Chr.[383] De dateringen van het veen van Berkenbosch passen niet exact op de calibratiecurve, maar de overeenkomst is voldoende om aannemelijk te maken dat de basis van het geanalyseerde veenpakket is ontstaan in de tweede helft van de veertiende eeuw en dat de veenontwikkeling in het midden van de zeventiende eeuw is geëindigd. Bij de interpretatie van de in de figuur vermelde dateringen moet rekening worden gehouden met een onzekerheidsmarge van minstens enkele tientallen jaren.

Resultaten van de paleo-ecologische analyse

De resultaten van de analyses van de microfossielen en macroresten zijn weergegeven in de figuur 49a en b. Op grond van de fluctuaties van de verschillende taxa kunnen in de diagrammen vier zones worden onderscheiden.

Zone I (49-40 cm; tweede helft veertiende tot midden vijftiende eeuw)

Deze zone heeft een zandig karakter. Het materiaal bevindt zich in de overgangszone tussen de gelaagde zandig-humeuze basis en het hoger gelegen echte veenpakket. Karakteristiek voor deze zone is het hoge percentage graanpollen, vooral van *Secale cereale* (rogge). Ook werd pollen gevonden van *Centaurea cyanus*, *Plantago major/media*, *Polygonum aviculare*-type en *Rhinanthus*. Bij de macroresten vallen vooral de grote aantallen oösporen op van *Characeae* (Kranswieren). Verder worden in deze zone zaden aangetroffen van pionierplanten, zowel van vochtige bodem *(Sagina* cf. *nodosa*, *Stellaria aquatica* en *Epilobium palustre)* als van drogere omstandigheden *(Polygonum aviculare, Papaver dubium)*. De vondst van macroresten van *Ceratophyllum* en het grote aandeel van *Alisma plantago-aquatica* bij het pollen wijzen op een aqua-

381 Sinds enkele jaren wordt het strand regelmatig met zand gesuppleerd, waardoor de bewuste kleilaag thans nog maar op enkele plaatsen bij laag water zichtbaar is. Voor een foto zie bijvoorbeeld van Rummelen (1972): 46.

382 Uit het veenpakket zijn op verschillende diepten zeven zaden geselecteerd die zijn gedateerd met een AMS-^{14}C-bepaling. Het gaat om de volgende bepalingen: GrA-25825: 350 ± 40 BP (10/11 cm diep); GrA-27677: 460 ± 60 BP (17 cm); GrA-27678: 250 ± 50 BP (22 cm); GrA-27681: 400 ± 60 BP (29 cm); GrA-27682: 360 ± 50 BP (35 cm); GrA-27751: 410 ± 35 BP (41 cm); GrA-25826; 650 ± 45 BP (49 cm).

383 Met dank aan Marjolein van der Linden (IBED-UvA) voor het vervaardigen van deze figuur en het vinden van de meest waarschijnlijke *wiggle match* voor de dateringen. Voor een nadere uitleg over de toepassing van ^{14}C-*wiggle match*-dateringen zie Blaauw *et al.* (2004).

tisch milieu. Bij de non-pollen palynomorfen valt de aanwezigheid op van het levermos *Anthoceros* (een indicator voor vochtige akkers), van diverse mestminnende schimmels, van *Glomus* en van *Cenococcum geophilum*. Beide laatste taxa zijn bodemschimmels. Opvallend is de geringe presentie van boomsoorten. *Salix* komt het meest voor. *Alnus*-pollen komt ongeveer evenveel voor als het pollen van *Betula* en *Quercus*.

Zone II (39-30 cm; tweede helft vijftiende eeuw)

Deze zone wordt gekenmerkt door een sterke toename van het gehalte aan organische stof.Ten opzichte van zone I vertoont zij enerzijds een sterke afname van graanpollen en (bij de macroresten) de oösporen van de *Characeae*. De laatste blijven echter nog steeds aanwezig. Opvallend is de toename van de grassen, grasachtigen en graslandkruiden: *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Asteraceae tubuliflorae* en *Lotus* bij het pollen en *Achillea millefolium* bij de macroresten. Ook verschijnen diverse water- en moerasplanten van min of meer eutroof milieu: *Schoenoplectus tabernaemontani*, *Eleocharis palustris*, *Lemna*, *Berula erecta* en *Mentha aquatica*. Op de overgang van zone I naar zone II bereiken *Juncus*-zaden hun optimum. Ook in deze zone komt *Anthoceros* voor en voorts ook *Glomus* en verschillende typen ascosporen van mestminnende schimmels. In het hoogste deel van deze zone wordt pollen gevonden van *Humulus lupulus* en *Solanum dulcamara*. Bij de macrofossielen komen hier ook houtresten voor. Het percentage stuifmeel van bomen is nog laag.

Zone III (27-9 cm; zestiende en begin zeventiende eeuw)

Ook in deze zone is het veenpakket sterk organisch. Graanpollen is nog wel aanwezig, maar met een aanzienlijk lager aantal dan in zone I. Ook *Centaurea cyanus* is nog enkele malen aangetroffen. Het meest kenmerkend voor deze zone is de sterke toename van stuifmeelkorrels van *Alnus*, *Rumex acetosella*-type en *Sparganium*. Het grote aandeel van hout- en bladresten bij de macroresten sluit hierbij aan. *Solanum dulcamara* en de sporangia van varens bereiken in deze zone hun optimum. Dat geldt ook voor de moerasplanten *Eleocharis palustris* en *Berula erecta*. Opvallend is verder de aanwezigheid van resten van *Ranunculus flammula*, *Urtica dioica*, *Puccinellia distans*, *Rubus species* en *Myrica gale*. In deze zone zijn veel sporen van *Sporormiella* en andere mestschimmels gevonden, samen met de sporen van *Anthoceros* en *Spirogyra*. Moerasplanten, zoals *Juncus*-soorten en *Eleocharis palustris,* nemen boven in deze zone duidelijk af. Waterplanten als *Lemna*, *Ceratophyllum*, *Nymphaea alba* en *Nuphar lutea* komen in het hoogste deel van de zone zelfs niet meer voor.

Zone IV (9-1 cm; midden zeventiende eeuw)

Deze laag wordt gekenmerkt door de aanwezigheid van veel zand en het onderzochte pakket is hier dus niet uitgesproken venig meer. In deze zone komt ook de verkitte ijzerhoudende laag voor. Macroresten zijn nauwelijks aangetroffen. Zeer veel soorten nemen in deze zone sterk af, zoals *Alnus*, *Rumex acetosella* en *Plantago lanceolata*. Ook het graanpollen neemt duidelijk af en sporen van mestschimmels komen nauwelijks meer voor. Opvallend in het bovenste deel van deze zone is de toename van pollen van *Pinus*, de aanwezigheid van *Juniperus communis* en vooral ook de sterke toename van pollen van *Asteraceae liguliflorae*.

Ligging en positie van het geanalyseerde veenpakket

De vorm, de ligging en vooral ook de geringe breedte van het geanalyseerde veenpakket maken aannemelijk dat het gaat om de opvulling van een waterloop, waarschijnlijk een gegraven sloot of greppel. Ook elders uit het kustgebied van noordelijk Walcheren zijn vergelijkbare structuren bekend. Pieter de Bruijne heeft in 1912 van het strand voor Berkenbosch sloten van circa 1,5 meter breed en enkele tientallen meters lang beschreven. Deze greppels bevonden zich op enkele honderden meters afstand van de hier onderzochte plaats.[384] Zij bevonden zich echter op het grensvlak van de klei en het duinzand en lagen dus duidelijk lager en zijn daarom waarschijnlijk ouder dan de hier besproken waterloop. De door De Bruijne beschreven greppels vertoonden duidelijk sporen van spaden. Een vergelijkbare slootstructuur is ook weergegeven op een kaart uit 1612 van L.P. Wadde, die voorstellen bevat voor aanpassingen van een afwateringsstructuur van het huidige Slikkenbosch bij Oostkapelle, ruim 1000 meter van de onderzoekslocatie in Berkenbosch.[385] Ook in dit geval gaat het om 1-1,5 meter brede waterloopjes met een rechthoekig verloop en plaatselijk korte doodlopende einden. De ouderdom van deze slootstructuur is onbekend. Zij was in 1612 aan reconstructie toe en is mogelijk dus van een vergelijkbare ouderdom als de hier besproken waterloop. In al deze gevallen gaat het om afwateringsstructuren in een relatief vlak kustlandschap waar een ondiep zandpakket van maximaal enkele meters dik rust op een kleidek, dat langs de hele noordwestkust van Walcheren vanuit het huidige polderland doorloopt tot op het strand. Oorspronkelijk heeft dit kustlandschap zich waarschijnlijk ook verder zeewaarts uitgestrekt. Het is in de Vroege Middeleeuwen ontstaan en daarna geleidelijk opgehoogd. Ter hoogte van Domburg was deze ontwikkeling in de tweede helft van de negende eeuw volop aan de gang.[386] Elders langs de noordwestkust van Walcheren kan dit eerder of later geweest zijn. Gegevens hierover ontbreken. Uit de aanwezigheid van vegetatie-, cultuur- en bewoningslagen blijkt dat het vlakke kustlandschap van de Vroege Middeleeuwen gescheiden moet worden van de latere overstuivingsfase uit de twaalfde en dertiende eeuw.[387]
Op een afstand van ruim 1 kilometer van de monsterlocatie vond Trimpe Burger in de jaren vijftig van de vorige eeuw een serie bewoningslagen. De jongste hiervan werd, op basis van aardewerk, gedateerd op 1100-1200 na Chr. Deze laag bevond zich op een hoogte van circa 2,40 meter +NAP. In het kader van deze studie zijn geen hoogtemetingen gedaan en daarom is een nauwkeurige vergelijking van de hoogteligging van de onderzochte waterloop met de in de vorige eeuw op het strand gevonden woonlagen niet goed mogelijk. Globaal bezien gaat het hier echter om een vergelijkbare hoogteligging: enkele meters boven NAP. De woonlaag op het strand is een duidelijk oudere locatie, die zonder twijfel dateert van voor de grote duinverstuivingen.[388] Een en ander is een sterke aanwijzing dat ook de monsterlocatie deel uitmaakt van een landschap dat al voor de grote duinverstuivingen in cultuur is genomen en mogelijk zelfs het eindstadium vormt van grondgebruik dat al in de Vroege Middeleeuwen is begonnen. Daarmee wordt niet gezegd dat de onderzochte sloot en de aangrenzende percelen cultuurland

384 ZA-CdB: inv. nr. 149, foto's 361, 495 en 496.

385 NA-CH: inv. nr. 2864.

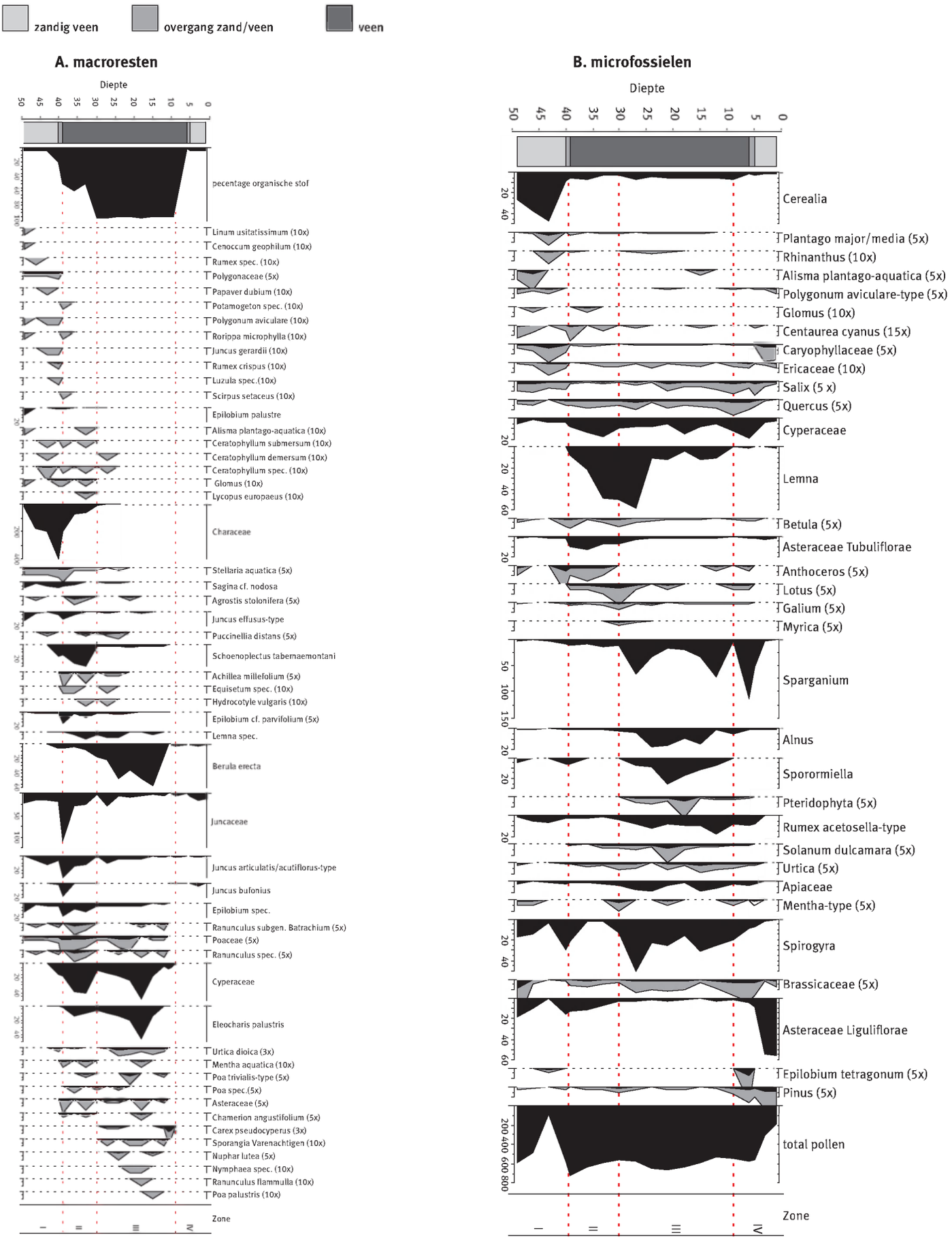
386 Van Heeringen (1995b). De burg Domburg, waarvan de oudste aanleg is gedateerd op 881-887 na Chr., is aangelegd op een duinzandpakket van 40-115 centimeter dik. Tijdens de aanleg van de burg stoof nog regelmatig zand aan. Nadien zijn burg en bewoningslagen nog met een zandpakket van 2,5-3,5 meter bedekt. De grote twaalfde- en dertiende-eeuwse loop- en paraboolduinen hebben de locatie van de burg echter nooit bereikt.

387 Trimpe Burger (1955); Dumon Tak (1977); Van Heeringen (1995c).

388 Trimpe Burger (1955): Boven de middeleeuwse bewoningslagen bevond zich een dik zandpakket (> 10 meter), waarin geen archeologische resten aanwezig waren.

Figuur 49. Resultaten van de paleobotanische analyse.

De soorten met een lage presentie zijn in beide diagrammen vergroot weergegeven (grijs gekleurd). De vergrotingsfactor is tussen haakjes bij de soortnaam vermeld. De bovenste balkjes geven de zand/veenverhouding in het geanalyseerde pakket weer. (Analyse M. Dedert)



zelf een dergelijke ouderdom hebben, maar wel dat zij onderdeel uitgemaakt hebben van een landschap met die ouderdom.

Een tweede vraag is of zich ter hoogte van de onderzoekslocatie in Berkenbosch een continue duinverstuiving heeft voorgedaan of dat er sprake is twee overstuivingsfasen: één in de elfde, twaalfde en dertiende eeuw, waarbij het loopduin is ontstaan, en één in de zeventiende eeuw, waarbij het middeleeuwse loopduin is verwaaid en een gedeelte van het hakhout met duinzand is bedekt. Een continue ontwikkeling is om twee redenen niet aannemelijk. Allereerst omdat deze geen goede verklaring biedt voor het opvallende verschil in morfologie van de binnenzijde van de duinen tussen Domburg en Oostkapelle (figuur 47). Waarom zou - bij een continue ontwikkeling - het ene deel van een loopduinsysteem wel verwaaien en het andere niet? Een dergelijk verschil is veel waarschijnlijker als we uitgaan van een nieuwe ontwikkeling na een periode van relatieve stilstand. Een tweede argument is, dat zich in het geanalyseerde veenpakket een plotselinge overgang voordoet van een overwegend organische naar een minerale samenstelling. Deze overgang ontstond volgens de ^{14}C-dateringen in het tweede kwart van de zeventiende eeuw (figuur 48). Als het hier zou gaan om een stuifzandcomplex dat zich vanaf de Middeleeuwen geleidelijk landinwaarts verplaatste, dan zouden aanwijzingen voor dit naderende massief zich al eerder en vooral meer geleidelijk in het veenpakket hebben aangediend.

Vegetatieontwikkeling ter plekke van de bemonsterde waterloop

In de onderste zone van het geanalyseerde veenpakket zijn oösporen van *Characeae* en resten van waterplanten als *Ceratophyllum* prominent aanwezig. Dit wijst erop dat de waterloop in deze fase van zijn ontwikkeling een belangrijke deel van het jaar water bevatte. De watervegetatie had duidelijk een pionierkarakter. Het is mogelijk dat gedeelten van de sloot in het zomerhalfjaar enige tijd droogvielen. Niet alleen de *Characeae* maar ook *Sagina* cf. *nodosa*, *Epilobium palustre* en diverse andere pioniers wijzen in deze richting. Genoemde soorten zijn kenmerkend voor vegetaties van een relatief voedselarm milieu, waarin toestromend gebufferd grondwater een belangrijke rol speelt. Het milieu van de sloot vertoont overeenkomst met omstandigheden, zoals die in hoofdstuk 6 zijn beschreven voor vochtige duinvalleien.

De onderste zone van het onderzochte veenpakket heeft een gelaagde humeus-minerale opbouw. In deze fase van de vegetatieontwikkeling waaide waarschijnlijk regelmatig een geringe hoeveelheid zand in de sloot die de daar aanwezige organische stof dan bedekte. Dit zand was waarschijnlijk afkomstig van akkers in de omgeving die mogelijk van tijd tot tijd werden bewerkt. Het is niet aannemelijk dat het zand afkomstig was van stuivende duinen, omdat dan dikkere en meer onregelmatige zandafzettingen in het profiel verwacht mogen worden. De aangetroffen zandig humeuze lagen hoeven niet het resultaat te zijn van één aaneengesloten ontwikkeling. De sloot werd in deze fase mogelijk een of meerdere malen uitgebaggerd, waarna de vegetatiesuccessie opnieuw kan zijn begonnen.

Op de overgang van de eerste naar de tweede zone neemt het gehalte aan organische stof sterk toe. Onder de waterplanten maken *Characeae* plaats voor soorten van voedselrijker milieu, waarbij vooral *Lemna* opvalt. Bij de soorten van moerassen en natte bodems worden eenjarige pioniersoorten vervangen door meerjarige planten, zoals *Eleocharis palustris*, *Schoenoplectus tabernaemontani* en *Berula erecta*. Ook hier is sprake van een parallel met de hedendaagse successie in duinvalleien.[389] Ophoping van organische stof gaat ook daar gepaard met een overgang van pioniergemeenschappen naar gemeenschappen waarin *Eleocharis palustris* een belangrijke rol speelt. De toename van organische stof en een meer weelderige begroeiing van meerjarige planten leidden waarschijnlijk tot een vermindering van de afvoercapaciteit van de sloot. Hogere waterstanden en vernatting van de omgeving waren daarvan dan het gevolg.

Dat de veengroei doorging blijkt uit de verdere toename van de dikte en het organische stofgehalte van het veenpakket. In de derde zone van het onderzochte profiel komt nauwelijks nog zand voor. Aanvankelijk zijn echte waterplanten (*Lemna*, *Nymphaea*, *Nuphar*, *Ceratophyllum*) nog prominent aanwezig, maar in het bovenste deel van de slootvulling verdwijnen zij grotendeels. Kennelijk was de sloot toen helemaal verland. Moerasplanten van sterk organische bodems zoals *Sparganium* en *Carex pseudocyperus* bereiken in deze fase hun hoogtepunt. Omdat er geen aanwijzingen zijn voor verdere vernatting van het gebied en soorten als *Urtica dioica* verschijnen, moet worden aangenomen dat de hydrologie veranderde. De slootomgeving werd waarschijnlijk droger.

De bovenste zone van het geanalyseerde profiel vertegenwoordigt een fase waarin er weer sprake was van een sterke toevoer van zand. Dit leidde tot een verhoging van het maaiveld. Tegelijkertijd vond mogelijk een verdere verdroging plaats als gevolg van veranderingen in de waterhuishouding. Water- en moerasplanten verdwijnen in ieder geval helemaal uit het profiel. Alleen *Juncus*-soorten konden zich nog handhaven.

Landschapsontwikkeling van de binnenduinrand

De grote hoeveelheid graanpollen en de akkeronkruiden in de onderste zone wijzen erop dat de gegraven sloot in zijn eerste periode van functioneren werd omgeven door akkerland. Ook het voorkomen van het levermos *Anthoceros* wijst in deze richting. Sporen van mestminnende schimmels geven aan dat er ook sprake was van beweiding, of op zijn minst de aanwezigheid van vee.[390] Mogelijk waren er permanent beweide percelen, maar waarschijnlijker is dat akkers na de oogst of in jaren van braaklegging met vee beweid werden. Het ontbreken van echte graslandplanten wijst in die richting. Deze verschenen pas in een volgende fase, toen het aandeel graanpollen sterk was teruggelopen (bijvoorbeeld *Achillea millefolium*). De geringe aanwezigheid van boompollen duidt op de afwezigheid van bos.

De overgang naar de tweede zone wordt gemarkeerd door een verschuiving in de verhouding tussen de minerale en organische componenten in het onderzochte profiel en een afnemende afvoercapaciteit van de sloot (zie boven). De paleobotanische gegevens wijzen erop dat dit samenhangt met een verandering in het grondgebruik. Graanpollen en akkeronkruiden nemen duidelijk af, zonder overigens te verdwijnen, en graslandplanten (*Asteraceae tubuliflorae, Poaceae, Achillea millefolium*) nemen toe. Kennelijk nam het gebruik als akkerland af. Uit de gegevens wordt niet direct duidelijk waardoor de sloot verlandde en - in samenhang daarmee - de omgeving vernatte. Datzelfde geldt ook voor de toename van de graslandsoorten. Een belangrijke conclusie is dat de beëindiging of afname van graanteelt en akkerbouw in de binnenduinrand

389 Zie ook hoofdstuk 6, en bijlagen 1 en 2a. Met name de gelijkenis met de moerasgemeenschappen RGEp en RGJs is opvallend. Ook hierin spelen *Eleocharis palustris* en andere *Cyperaceae* een belangrijke rol. De prominente aanwezigheid van *Berula erecta* is een opmerkelijke parallel met de moerasvegetaties zoals die thans bijvoorbeeld voorkomen in de Vliegveldvallei op Voorne.

390 Van Geel & Aptroot (2006).

niet een gevolg was van overstuiving of bosaanleg. Deze volgden pas later. De extensivering en de overgang naar een grazige fase moet een andere oorzaak gehad hebben. Dat kan een stijgende waterstand in de binnenduinrand geweest zijn, maar ook hier is de vraag of dit een oorzaak is of een gevolg. De extensivering deed zich voor in een periode van lage graanprijzen (paragraaf 12.4). Bovendien kwamen door bedijking in de voorafgaande eeuwen in het noorden van Walcheren nieuwe (klei)gronden beschikbaar.[391] In dit perspectief is het niet verbazingwekkend dat de graanteelt op de kalkarme, schrale binnenduinrandakkers van Oostkapelle in het midden van de vijftiende eeuw werd beëindigd.[392] Het is dan ook waarschijnlijk dat de extensivering primair samenhangt met sociaal-economische factoren. Verminderd onderhoud van de afwatering leidde vervolgens waarschijnlijk tot vernatting.

Een volgende fase in de landschapsontwikkeling van de binnenduinrand van Berkenbosch wordt gekenmerkt door een sterke toename van *Alnus*-pollen. Dit wijst op een uitbreiding van bos of houtwallen in de zestiende eeuw, hetgeen overeen stemt met de gegevens in historische bronnen. Deze vermelden voor de tweede helft van de vijftiende en zestiende eeuw aanplanting en verwerving van bos door de heer van Veere en de Middelburgse abt. De sterke toename van de mestschimmel *Sporormiella* wijst er op dat niet alleen bos werd aangeplant, maar dat ook het vee intensiever gebruik ging maken van de binnenduinrand. Het ontbreken van *Phragmites australis* in het veenprofiel duidt erop dat de directe omgeving van de onderzochte waterloop regelmatig werd begraasd. Uit het natuurbeheer is bekend dat riet in natte omstandigheden sterk terugtreedt bij regelmatige begrazing. Vooral in de eutrofe zone II is de afwezigheid van riet opvallend. Intensieve begrazing is hiervan de meest aannemelijke oorzaak. Waarschijnlijk werd het elzenhakhout periodiek begraasd.[393] De lage presentie van graanpollen laat zien dat de omgeving van de monsterlocatie waarschijnlijk niet of nauwelijks meer voor graanteelt werd gebruikt.

De sterke afname van indicatoren voor zowel akkers, grasland, als bos in de bovenste zone en de weer verschuivende verhouding tussen zand en veen in het profiel ten gunste van de minerale component, wijst op sterk veranderende omstandigheden. Nu is er waarschijnlijk wél sprake van grootschalige zandverplaatsingen. Behalve uit de teruglopende pollenconcentratie en het afnemen van akker-, grasland- en bossoorten, kan dit ook worden afgeleid uit de aanwezigheid van het 0,5-1 meter dikke zandpakket dat het geanalyseerde profiel afdekt. Deze ontwikkeling doet zich voor in het begin van de zeventiende eeuw. We zitten dan in het begin van de Gouden Eeuw en de familie Boreel is in dit gebied actief als eigenaar en pachter. Het toenemen van *Pinus*-pollen doet vermoeden dat men *Pinus sylvestris* gebruikte bij pogingen om het stuivende duin vast te leggen of om het land tegen stuivend zand te beschermen. *Pinus* was in het begin van de vijftiende eeuw vanuit Duitsland geïntroduceerd in de omgeving van Breda en van daaruit werd zaad naar vele plaatsen elders in Nederland gezonden, vooral naar bezittingen van de Nassaus.[394] Het is goed mogelijk dat *Pinus*-zaad zo ook op Walcheren terecht kwam. Daarbij is een directe relatie met een Nassau-domein mogelijk, omdat het stuivende duincomplex aan de oostzijde grensde aan de duinen van het Markizaat van Veere. Het is echter ook denkbaar dat zaad werd geschonken aan vooraanstaande prinsgetrouwen, zoals de familie Boreel, die het vervolgens kunnen hebben toegepast op hun eigendommen. Het gaat hier wel om een relatief vroeg gebruik van de grove den. Pas in de tweede helft van de achttiende eeuw krijgt *Pinus sylvestris* een brede toepassing in de duinbebossing.[395]

391 Henderikx (1996); Vlam (1942).

392 Ontkalking en verzuring van het duinzand heeft hier (anders dan in delen van het binnenduingebied van Schouwen, zie paragraaf 13.3) waarschijnlijk geen rol gespeeld. Uit boringen blijkt dat het gehele duinzandpakket, tot op de onderliggende kleilaag, kalkarm is afgezet. Waarschijnlijk heeft dit te maken met de herkomst van dit zand uit de grotendeels ontkalkte strandwallen voor de kust van Domburg en Oostkapelle (hoofdstuk 11).

393 Zie ook Beekman (2007): 239-248. In de negentiende eeuw maakte op Schouwen beweiding met rundvee deel uit van de zevenjarige cyclus van het elzenhakhout.

394 Buis (1985): 782-785.

13.3 Middeleeuws cultuurland in de duinlandschappen van de verschillende eilanden

In de volgende paragrafen wordt de aanwezigheid en de ontwikkeling van middeleeuws cultuurland in de binnenduinrand van de verschillende Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden besproken. Voor Walcheren wordt daarbij - naast historische bronnen - uitgegaan van de hiervoor gepresenteerde paleo-ecologische reconstructie. Voor de andere eilanden wordt vooral gebruik gemaakt van literatuur.

Noordwestelijk Walcheren

Middeleeuwse geschiedenis

Aan de noordwestkust van Walcheren bevonden zich in de Vroege Middeleeuwen een koningsgoed en een handelsnederzetting die een centrumfunctie hadden voor een groot deel van Zeeland. Deze nederzetting droeg de naam Walacria of Walichrum, een naam die later is overgegaan op het eiland Walcheren. Zij lag waarschijnlijk zeewaarts van de huidige duinen. De reliëfrijke duinen waren er toen nog niet en het kustlandschap bestond uit een strandwal met daarachter een strandvlakte, waarvan ook de huidige binnenduinrand deel uitmaakte. Analyse van vroegmiddeleeuwse munten, die zijn gevonden op het strand, heeft aannemelijk gemaakt dat de nederzetting Walacria na het midden van de negende eeuw over zijn hoogtepunt heen was. In de tiende eeuw nam Middelburg haar rol van handels- en havenplaats over en in de tweede helft van die eeuw werd deze plaats ook het centrum van het Walchers koningsgoed. Dat betekent echter niet dat het kustgebied ontvolkte. Henderikx heeft aangetoond dat belangrijke delen van het koningsgoed overgingen naar het grafelijke gezag, dat deze vervolgens weer doorgaf aan de abdij van Middelburg. Een van de kernen van dit koningsgoed lag in het gebied van Oostkapelle en Westhove. De graaf van Vlaanderen ontving hier omstreeks 1012 een leen van de koning en in de twaalfde eeuw werden in deze omgeving door het grafelijke gezag weer aanzienlijke oppervlakten grond aan de abdij geschonken. Dit wijst op continue menselijke bewoning en gebruik vanaf de Merovingische-Karolingische tijd tot in de periode dat de Middelburgse abdij in dit gebied actief werd.[396] De vondst van cultuurlagen uit de twaalfde eeuw in de afkalvende duinen langs het strand en het voorkomen van het begrip haaiman in 1294 in de schriftelijke bronnen van Domburg (paragraaf 13.2) maken daarbij aannemelijk dat grote gedeelten van het zandige binnenduingebied in de twaalfde en dertiende eeuw in cultuur waren.

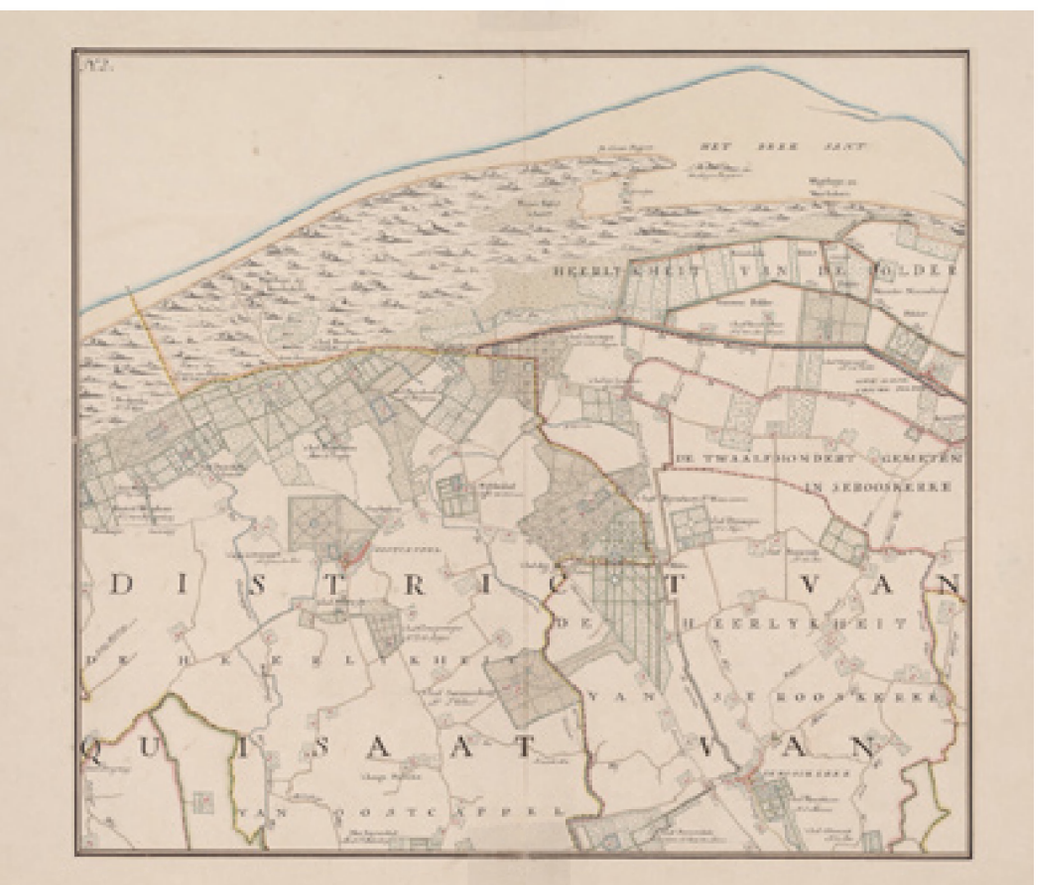
Cultuurgrond in de Late Middeleeuwen

Uit de paleo-ecologische reconstructie van paragraaf 13.2 blijkt dat

395 Van Steijn (1933): 1-13.

396 Henderikx (1993 en 1995).

Figuur 50. De kaarten van de gebroeders Hattinga, uitgegeven in 1750, geven de keten van buitenplaatsen in de binnenduinrand aan de noordzijde van Walcheren goed weer. (Zeeuws Archief, Atlas Hattinga deel I: inv. nrs. 16 en 17).



graanteelt vanaf de tweede helft van de veertiende eeuw tot het midden van de vijftiende eeuw een belangrijke rol speelde in het grondgebruik van de huidige binnenduinrand tussen Domburg en Oostkapelle. Waarschijnlijk was er sprake van periodieke braaklegging, waarbij het land begraasd werd. Opvallend is dat boompollen in deze fase weinig aanwezig is. Waarschijnlijk was het landschap aanvankelijk dus relatief boomarm. Ook het verwaaien van zand van de bewerkte akkers en het vermengd raken daarvan met de organische stof in de onderste lagen van het daar onderzochte veenpakket wijst op een open landschap. Over de ligging en de omvang van dit middeleeuwse cultuurlandschap zijn we niet goed geïnformeerd. Waarschijnlijk strekte het zich ook westelijk van Domburg en oostelijk van Oostkapelle uit. Wat het laatste betreft moeten we vooral denken aan de omgeving van het huidige Slikkenbosch en de vronen ten noorden en noordoosten van Oostkapelle. Dit cultuurland is dan gedurende de veertiende, vijftiende en zestiende eeuw bedekt geraakt door de zich oostwaarts uitbreidende duinen. Een aanwijzing hiervoor is het voorkomen in de middeleeuwse bronnen van een nederzetting Rijkendamme of Rijkendale in het gebied noordoostelijk van Oostkapelle. Deze nederzetting, waarvan de exacte locatie nooit is vastgesteld, wordt nog genoemd in een document uit 1526.[397]

De paleobotanische gegevens wijzen op een extensivering van het grondgebruik in de binnenduinrand in het midden van de vijftiende eeuw, waarbij de graanteelt verminderde en het binnenduinlandschap natter werd. Waarschijnlijk hing deze verandering in het grondgebruik samen met de heersende sociaal-economische omstandigheden, waardoor graanteelt op de kalkarme en zandige binnenduinakkers niet aantrekkelijk meer was. De akkers werden verder als grasland gebruikt. In de loop van de vijftiende en zestiende eeuw wordt bos aangeplant.

Ontwikkelingen vanaf de Vroegmoderne Tijd

In de zeventiende en achttiende eeuw raakte het binnenduinlandschap van noordwestelijk Walcheren bebost doordat een reeks van buitenplaatsen werd aangelegd (zie figuur 50). Voor het gebied van Westhove en Berkenbosch is een continuïteit aannemelijk tussen het laatmiddeleeuwse hakhout van de vijftiende en zestiende eeuw en het ontstaan van deze buitenplaatsen. De troebelen van de opstand tegen de Spanjaarden, de verwoesting van kasteel Westhove en het vertrek van de monniken uit de Middelburgse abdij (1572-1574) sluiten in de tijd vrij goed aan bij de omvangrijke verstuivingen in het voorliggende duin (1625, zie 13.2). Een oorzakelijk verband tussen een en ander is niet uitgesloten, maar dit is te speculatief om van uit te gaan. Het vertrek van de monniken uit de binnenduinrand schiep wel ruimte voor nieuwe spelers en nieuwe ontwikkelingen. Op Westhove, Berkenbosch en Duinbeek dienden Jacob Boreel en zijn familie zich in het eerste decennium van de zeventiende eeuw hiervoor aan. Het is geen toeval dat de familie Boreel op dat moment en op die plaats haar activiteiten ontplooide. De stedelijke economie van Middelburg was toen op haar hoogtepunt, de VOC werd opgericht en het ging de familie Boreel voor de wind. De historische context van kasteel Westhove en de heerlijkheid Duinbeek, de konijnenwaranden van het Prelaatduin en het hakhout in de binnenduinrand waren toen voor deze kapitaalkrachtige familie interessant om hun status en aanzien extra allure te geven. Dat een gedeelte van het hakhout was overstoven met duinzand was voor hen mogelijk ook meer een uitdaging dan een probleem. Vergelijkbare ontwikkelingen kunnen zich ook elders in de binnenduinrand hebben voorgedaan.

Schouwen

Middeleeuwse geschiedenis

Op Schouwen wijzen archeologische vondsten en geschreven historische bronnen ook op de aanwezigheid van een vroegmiddeleeuwse nederzetting en een Frankisch koningsgoed in het duingebied. Er is sprake van een Villa Scaltheim en een Villa Sunnimeri. In het duingebied bevond zich ook de moederkerk van alle later gestichte parochies op Schouwen. Deze gaat waarschijnlijk terug tot de achtste eeuw. De exacte locatie van de nederzetting(en) en het koningsgoed is echter onzeker. Resten van de oudste nederzetting zijn gevonden op het strand. Henderikx en Palmboom veronderstellen dat hier ook de kern lag van het koningsgoed en de oude moederkerk. Zij nemen aan dat de bewoning in de negende eeuw naar Haamstede is verplaatst. Beekman gaat er echter van uit dat de kern van het koningsgoed en de oudste kerk in de omgeving van het huidige Haamstede lagen. Wel is er consensus over de centrumfunctie van het duingebied in de vroegmiddeleeuwse ontwikkelingsgeschiedenis van Schouwen.[398] In 1229 ruilt graaf Floris IV een deel van zijn bezittingen in en achter de duinen van Schouwen met de goederen van heer Costijn in Zierikzee, een plaats die enkele jaren daarvoor (waarschijnlijk 1220) stadsrechten kreeg.[399] Daarbij behield de graaf overigens de zeggenschap over de reliëfrijke, stuivende buitenduinen. Deze ruiling markeert een omslag in de ontwikkeling van Schouwen, waarbij de duinen hun centrumfunctie verloren. Beekman gaat ervan uit dat de binnenduinen op Schouwen in de elfde eeuw al grotendeels in cultuur zijn genomen. De bewoning van het achterliggende schorrenlandschap komt pas aan het einde van de negende en het begin van de tiende eeuw op gang. Daar loopt de ontwikkeling dus duidelijk een fase achter op die in het duingebied.

Cultuurgrond in de Late Middeleeuwen

De oorkonde die de ruiling van graaf Floris in 1229 vastlegt, spreekt over *'minen haijmannen ende dunen vanden westendeel van Scouden…'*. Het is een van de oudste vermeldingen van het begrip 'haaiman' in de historische bronnen.[400] Al sinds het einde van de achttiende eeuw is er bij verschillende gelegenheden gediscussieerd - en vooral ook gefantaseerd - over de betekenis van het woord haaiman, dat ook gebruikt werd in het binnenduingebied van Goeree en Walcheren. Voor een samenvatting van deze discussie verwijzen we hier naar de studie van Frans Beekman. Op grond van geschreven bronnen uit de zestiende, zeventiende en achttiende eeuw komt hij tot de volgende definitie: *'een stuk in cultuur gebracht binnenduin, dat afwisselend als wei- en akkerland wordt gebruikt'*. In aanvullende passages voegt hij de elementen van begreppeling en ruimtelijke afbakening met een houtwal aan zijn definitie toe.[401] We moeten ons realiseren dat deze definities terug-

397 De eerste vermelding '*voer Rikendale*' dateert uit 1291 (Kruisheer, 1997: dl. IV, nr. 2564). In de veertiende en vijftiende eeuw wordt de nederzetting in verschillende bronnen vermeld. De laatste vermelding (1526) betreft een serie getuigenissen over de bewoning, het aantal huizen en het grondgebruik in en nabij Rijkendamme. Eén persoon van 90 jaar oud verklaart dan dat er op Rijkendamme wel 9 of 10 huizen meer gestaan hebben dan thans. Een getuige van 76 jaar oud verklaart dat er voorheen wel drie, vier of vijf huizen meer gestaan hebben. (Fruin, 1901: reg. 1294; het originele stuk is verloren gegaan; een afschrift bevindt zich in ZA-Collectie Verheye van Citters: inv. nrs. 55-57).

398 Beekman (2007): 36-41; Palmboom (1996); Henderikx (1993, 1995).

399 Kruisheer (1986): nr. 485; voor de stadsrechten van Zierikzee zie Uil (1998).

400 De oudst bekende vermelding dateert van 1220; zie Koch (1970): nr. 405.

401 Beekman (2007): 76-82. Hoewel Beekman hier niet op in gaat, beperkt het toponiem haaiman zich niet tot de binnenduinrand. Het komt ook hier en daar voor in het pol-

gaan op beschrijvingen uit de Vroegmoderne Tijd, waarvan het niet zeker is of zij ook gelden voor de Middeleeuwen. De belangrijkste onderdelen van deze omschrijving (graanteelt, periodieke beweiding, begreppeling) sporen goed met de paleobotanische analyses van het cultuurland in de binnenduinrand van Walcheren. Daar leek rond 1400 echter nog geen sprake te zijn van veel houtgewas. Voorzichtigheid is dus op zijn plaats met betrekking tot het aandeel hakhout in het middeleeuwse haaimanlandschap van Schouwen.[402]

Net als op Walcheren hadden de duinen van Schouwen in de Middeleeuwen een dynamisch karakter. Aan de zuid-, west- en noordzijde werd het cultuurland omgeven door reliëfrijke, deels stuivende duinen, die in deze periode delen van het cultuurland bedekten. Zo ontstond in de dertiende eeuw het huidige Zeepe, toen het zich oostwaarts verplaatsende duinzand een deel van het hier aanwezige cultuurland bedekte. In de loop van deze eeuw kwamen de zandgolven ter hoogte van het huidige Slot Haamstede tot stilstand. Waarschijnlijk werd het zand hier vastgelegd, om het slot en zijn omgeving te beschermen.[403] Bij de ruiling met Costijn van Zierikzee hield de graaf de al dan niet stuivende reliëfrijke duinen (Zuidduinen, Westduinen en Noordduinen) aan zich. In de volgende hoofdstukken komen ze terug als de grafelijke wildernissen.

Ontwikkelingen vanaf de Vroegmoderne Tijd

Het middeleeuwse cultuurlandschap van de binnenduinen bleef op Schouwen ook in de zestiende, zeventiende en achttiende eeuw gehandhaafd. Wel deden zich een aantal veranderingen voor in de terreingesteldheid en het grondgebruik. Deze hadden allereerst betrekking op overstuiving van een deel van de binnenduinen met zand vanuit het reliëfrijke buitenduin. Daarnaast extensiveerde het grondgebruik in het niet overstoven gebied. Vooral in het westelijk deel van de binnenduinen (Westeren Ban) raakten belangrijke gedeelten van het cultuurland overstoven vanuit de reliëfrijke duinen. In de periode tussen 1465 en 1550 ging hier vanuit de Westduinen circa 85 hectare verloren. Dit gebied werd daarna weer onder het directe gezag van de graaf gebracht. Langs de Noordduinen vond nog veel meer overstuiving plaats. Hier werd in de periode 1667-1856 ruim 170 hectare met duinzand bedekt en moesten in totaal zeven hoeven worden opgegeven. Dit betekent dat een groot deel van de huidige reliëfrijke Verklikkerduinen op voormalig cultuurland ligt.[404]

In de niet overstoven gedeelten van de binnenduinen veranderende het grondgebruik, waarbij naast de oude haaimannen (d.w.z. graanakkers) ook andere typen grondgebruik opkwamen. Zo kwamen ook lage natte graslanden en droge duingraslanden voor. Uit de gegevens over belastingheffing blijkt dat de graslanden een duidelijk lagere landbouwkundige waarde hadden dan de haaimannen. Ook andere bronnen maken melding van een verschraling van het binnenduinlandschap. Het resultaat was een extensiverend grondgebruik, met een geringer aandeel graanteelt en meer grasland. De percelering bleef echter wel gehandhaafd. Beekman zoekt de oorzaak van deze ontwikkeling in *'lokale verstuivingen'*.[405] Waarschijnlijk hebben - op zijn minst plaatselijk - ook veranderende bodemomstandigheden een rol gespeeld. In het gebied tussen Haamstede en Renesse, ter weerszijde van de voormalige Vroonweg, is in de ondergrond ter hoogte van de laagste grondwaterstand op vrij grote schaal kalkrijk materiaal aanwezig. Mogelijk doet deze situatie zich ook elders nog voor.[406] Het is aannemelijk dat deze gebieden oorspronkelijk een kalkhoudende bovengrond hebben gehad. De aanwezigheid van kalk in combinatie met braaklegging en beweiding gedurende enkele opeenvolgende jaren leidt tot een relatief goede mineralenvoorziening van de bodem. Uitgaande van kalkgehalten van 2-3% $CaCO_3$ valt echter na enkele eeuwen een ontkalking en een daling van de zuurgraad in de bovenste bodemlagen te verwachten.[407] Dit kan de bodemvruchtbaarheid beïnvloeden en heeft daarmee ook consequenties voor het grondgebruik. Bodemverzuring leidt tot een andere humusopbouw en een andere biologische activiteit in de bodem. Mogelijk neemt hierdoor ook de verstuivingsgevoeligheid toe. In combinatie met periodieke grondbewerking zou dit de lokale verstuivingen in het middeleeuwse haaimanlandschap kunnen verklaren. De restanten van deze verstuivingen, waarvan niet helemaal duidelijk is uit welke tijd zij dateren, zijn ook nu nog waarneembaar, bijvoorbeeld in het gebied tussen Renesse en Haamstede. Het gaat hier om een gebied dat nooit vanuit de buitenduinen is beïnvloed. De lagere gedeelten van dit cultuurlandschap stonden onder invloed van het calciumhoudende grondwater en hier trad geen of minder verzuring op. Ontkalking en de hydrologie kunnen dus mede verklaren waarom in de zeventiende en achttiende eeuw in het binnenduinlandschap van Schouwen lokaal gronden met betere landbouwkundige kwaliteit aanwezig bleven naast gronden van mindere kwaliteit (zie ook hoofdstuk 7 voor de hydrologie van het binnenduinlandschap).

Onderdeel van de extensivering is ook dat lage gedeelten steeds meer voor hakhout gebruikt werden. Deze ontwikkeling hing aanvankelijk samen met de behoefte aan rijshout voor de instandhouding van de zeewering. Al in de zeventiende eeuw werd bij het dijkonderhoud op Schouwen veel 'inlands rijs' gebruikt. Daarnaast voorzag het elzenhakhout natuurlijk ook in een brandstofbehoefte. Het is niet helemaal duidelijk wanneer de ontwikkeling van elzenhakhout op gang kwam. In het begin van de achttiende eeuw was het hakhout in de binnenduinen al een aantrekkelijke inkomstenbron voor grondeigenaren.[408] Vooral in de negentiende eeuw breidde de hakhoutcultuur zich sterk uit.

Goeree

Middeleeuwse geschiedenis

De binnenduinen van Goeree zijn ruimtelijk gescheiden van de kustduinen door drie polders, waarvan de oudste in 1357 is bedijkt. De ouderdom van deze polders wijst op een middeleeuws ont-

402 Zie ook Spek (2007): 699 e.v. Omheiningen van vlechtwerk waren een belangrijk element in de middeleeuwse cultuurlandschappen van Noordwest-Europa en hadden een belangrijke functie bij de afbakening van have en goed. Zij komen op een groot aantal oude afbeeldingen voor. De aanwezigheid van beplante houtwallen op de perceelsgrenzen van het middeleeuwse haaimanlandschap is dus niet vanzelfsprekend. Het is mogelijk dat deze pas in een latere fase zijn aangeplant.

403 Beekman (2007): 53-64.

404 Beekman (2007): 173-189.

405 Beekman (2007): 81-82 en 175.

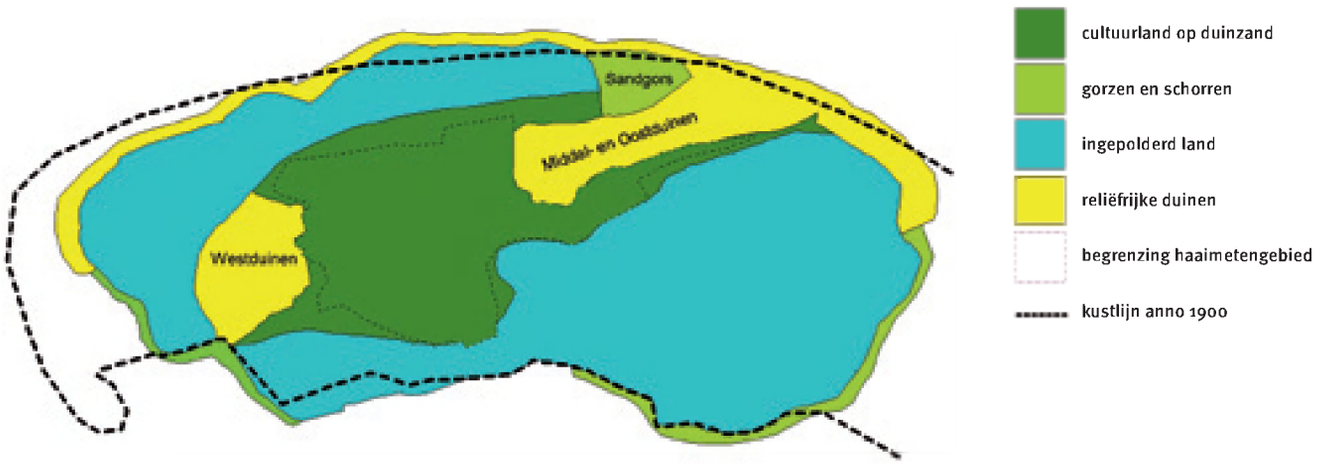
406 Zie hoofdstuk 7; Kuipers (1960): 99-101; Everts *et al.* (1999).

407 Stuyfzand (1993) berekent bij een initieel kalkgehalte van 2% voor duinzandbodems een ontkalkingsnelheid van ruim 20 centimeter per eeuw. De porositeit van de bodems in de Schouwse binnenduinrand ligt mogelijk iets lager dan door Stuyfzand aangenomen. Uitgaande van een initieel kalkgehalte van 2-3% (zie hoofdstuk 11) en het afwezig zijn van frequente overstromingen na de bedijking van het polderland in de elfde of twaalfde eeuw (Kuipers, 1981), is ontkalking van de bovenste 60-70 centimeter van het binnenduingebied in de zestiende eeuw aannemelijk.

408 Kool-Blokland (2003): 75-76. In 1718 leverden een vijftal welgestelde Schouwse grondeigenaren in totaal 35.000 bossen hakhout aan het Waterschap Schouwen. Waarschijnlijk was dit hakhout allemaal uit de binnenduinrand afkomstig.

Figuur 51. Landschappelijke opbouw van Goeree omstreeks 1700.

Deze figuur is gebaseerd op de geologische kaart (Hageman, 1964) en de historische kaarten van Heyman van Dyck uit 1698 (NA-CH, Kaartboek E). De begrenzing van de duinzandafzettingen is ontleend aan de geologische kaart. De historische begrenzing van het haaimetengebied komt hiermee opmerkelijk overeen.



staan van het binnenduingebied. Ook de hoge ouderdom van de kern van Ouddorp, die in het binnenduingebied ligt, wijst in deze richting. De huidige kerk en toren zijn gebouwd in 1348, maar deze werd voorafgegaan door een tufstenen kerk die mogelijk teruggaat tot de twaalfde eeuw.[409] De kern van Goeree, het zogenaamde Oudeland van Diepenhorst (= polder Het Oude Land), wordt in 1165 in oorkonden genoemd als *'terram in Westforn'* dat toebehoort aan de abdij van Ter Duinen in Vlaanderen.[410] Bij het uitmijnen en omzetten van zandbodems in het binnenduingebied (zie hierna) zijn in de negentiende eeuw en de eerste helft twintigste eeuw op diverse plaatsen vroegmiddeleeuwse en zelfs Romeinse archeologische resten gevonden. Deze zijn helaas niet nauwkeurig opgegraven en gedocumenteerd, maar zij bevestigen wel de grote ouderdom van dit gebied.[411] Een deel van deze vondsten betreft Romeinse resten uit de tweede en derde eeuw. De ontwikkeling van de huidige binnenduinen is daarom mogelijk al ruim voor 600 na Chr. begonnen.

Kenmerkend voor het binnenduinenlandschap van Goeree is verder dat het uiteen valt in twee duidelijk verschillende landschapstypen: de ongeperceleerde binnenduinen van de West-, Middel- en Oostduinen en het cultuurland van het zandwallengebied, dat door sommigen ook wel schurvelingenlandschap wordt genoemd.[412] De Oost- en Middelduinen enerzijds en de Westduinen anderzijds zijn ruimtelijk van elkaar gescheiden door dit zandwallengebied. Deze scheiding gaat terug tot de Middeleeuwen. De polder Het Oude Nieuwland is bedijkt in 1357 en omvat behalve laatmiddeleeuwse zeekleiafzettingen ook de buitenste rand van het zandwallengebied, dat geologisch tot de binnenduinen moet worden gerekend. Dit 'bedijkte' deel van het binnenduinlandschap werd rond 1700 aangeduid als '*Den Uijtter Haaijgemeten-blok*'.[413] Omdat het in de bedijking is betrokken had het in 1357 waarschijnlijk al het karakter van cultuurland. Voor zover bekend zijn in de ondergrond van de West-, Middel- en Oostduinen geen oude cultuurlagen aanwezig. Ook zijn uit deze duinen geen archeologische vondsten uit de Vroege Middeleeuwen bekend; dit in tegenstelling tot het zandwallengebied. Dit maakt aannemelijk dat de ongeperceleerde binnenduinen nooit in cultuur zijn geweest en zich vanaf hun ontstaan als duinen hebben ontwikkeld. Deze landschapsdifferentiatie is waarschijnlijk al vrij vroeg in de Middeleeuwen ontstaan, waarbij een gedeelte van de gronden wel in cultuur is gebracht (haaimeten) en een ander gedeelte niet (West-, Middel-, en Oostduinen). De laatste kwamen in de Middeleeuwen als zogenaamde wildernissen onder direct gezag van de graven van Holland, respectievelijk de heren van Voorne, en kregen zo de status van grafelijk domein.[414] Het gaat hier dus om een duidelijk andere ontwikkeling dan op Schouwen, waar een duingebied als het Zeepe is ontstaan door overstuiving van vroegmiddeleeuws cultuurland. Er is gesuggereerd dat de ruimtelijke scheiding van de Westduinen en de Middel- en Oostduinen zou samenhangen met een ontstaan als twee afzonderlijke zogenaamde kringduinen of oogduinen in een open getijdenlandschap.[415] Deze gedachte is echter zeer speculatief en houdt weinig rekening met de positie van de Kop van Goeree in het mondingsgebied van twee estuaria, het Haringvliet en het Brouwershavense Gat.

Cultuurgrond in de Late Middeleeuwen

De haaimeten van Goeree komen wat ontstaan en structuur betreft sterk overeen met het cultuurland in de binnenduinen van Schouwen. In de historische bronnen van Goeree komen ze voor het eerst voor in een oorkonde uit 1316.[416] Op dat moment worden haaiman en haaimeet, soms zelfs in hetzelfde document, afwis-

409 Klepper (1979).

410 Koch (1970): nr. 155.

411 Olivier (2004); Peddemors (1979).

412 Zie bijvoorbeeld Bakker *et al.* (1979c). Schurvelingen zijn de lage wallen die oorspronkelijk de oude cultuurlandpercelen (haaimeten) hebben omgeven. Deze schurvelingen zijn op Goeree bij de 'omzetting' van het cultuurland in de negentiende en twintigste eeuw vrijwel allemaal opgehoogd en verbreed en worden in het Goerese dialect nu 'hoagten' genoemd. De naam schurvelingenlandschap is daarom niet meer op zijn plaats. Voor het hedendaagse landschap moet daarom de voorkeur worden gegeven aan de naam 'zandwallenlandschap' (mededeling Krijn Tanis). Voor het oorspronkelijke cultuurlandschap wordt de naam 'haaimetenlandschap' gebruikt.

413 NA-CH: inv. nr. 2217, Caarte van het Oude Nieuwe Landt in West Voorn.

414 In 1384 worden blijkens de grafelijke rentmeesterrekening konijnen van Goeree naar Voorne gebracht. (Rentenaar, 1978). De aanwezigheid van konijnen maakt aannemelijk dat de duingebieden toen al de status van grafelijke wildernis hadden. De West- en Oostduinen waren toen de enige duingebieden op Goeree.

415 Doing (1984); Laumans (1979).

416 Kort (1972): nr. 171.

selend gebruikt. Het grondgebruik van dit cultuurland wordt in een zeventiende-eeuwse beschrijving als volgt weergegeven:[417]

> *'...dit komt daar van daen, dat de huijsluiden veel Haeijmeten bezitten daerse Weije van maken, ende altemets eens met Boekweijt of Rogge besaeijen. Dese Haeijmeten hebben zij goetkoop in pacht, daer van oock weijnigh ofte geen onkosten, als alleen het Watergeldt, dat niet te beduijden heeft.'*

Deze beschrijving komt in hoge mate overeen met die welke door Beekman voor Schouwen zijn gevonden. Graan- en boekweitteelt en de afwisseling van akker- en weidebouw zijn daarbij de centrale elementen. Hoewel het ook hier gaat om een zeventiende-eeuwse beschrijving is de parallel met de beschrijvingen van Schouwen en de resultaten van de paleo-ecologische reconstructie van het middeleeuwse binnenduinlandschap van Berkenbosch op Walcheren opvallend. Het middeleeuwse grondgebruik in de binnenduinrand van deze eilanden vertoonde in aanleg waarschijnlijk veel overeenkomsten.

Ontwikkelingen vanaf de Vroegmoderne Tijd

Over de ontwikkeling van het haaimetenlandschap op Goeree in de zeventiende en achttiende eeuw is betrekkelijk weinig bekend uit schriftelijke bronnen. Dit in tegenstelling tot de negentiende en twintigste eeuw, toen het grondgebruik hier sterk is geïntensiveerd (zie hieronder). Uit 1698 is wel een serie kaarten overgeleverd die een nauwkeurig beeld opleveren van de begrenzing van de grafelijke wildernissen en van het haaimetenlandschap op dat moment.[418] Deze begrenzing blijkt opmerkelijk goed overeen te komen met de geologische en bodemkundige begrenzing van het binnenduingebied (figuur 51). Dit maakt aannemelijk dat deze begrenzing teruggaat op een middeleeuwse oorsprong en dat het haaimetenlandschap steeds als een onderdeel van het duinlandschap moet worden gezien.

Anders dan op Schouwen is op Goeree het grondgebruik van het binnenduinlandschap in de loop van de negentiende en twintigste eeuw sterk geïntensiveerd. Vrijwel het gehele oude haaimetenlandschap is in deze periode omgezet en vergraven. Op plaatsen waar ondiep een kleilaag aanwezig was, werd deze naar boven gehaald ('omzetten'). Bodems met een dikker zandpakket werden 'uitgemijnd'. Een deel van het onderliggende zand werd daarbij weggehaald, waardoor de humeuze bouwvoor dichter bij het grondwater kwam te liggen. Het vrijkomende zand werd in of langs de lage walletjes (schurvelingen) verwerkt die de percelen scheidden. Deze werden daardoor hoger en breder. Zij worden in het Goerese dialect nu '*hoagten*' genoemd. Er werden ook boerderijtjes en huisjes gebouwd op voorheen onbewoonde percelen. Het binnenduinlandschap raakte daardoor veel dichter bevolkt. Deze ontwikkeling begon in het midden van de negentiende eeuw, nam vanaf 1890 een grote vlucht en bereikte zijn hoogtepunt in de eerste decennia van de twintigste eeuw. Na de Tweede Wereldoorlog werd het uitmijnen op kleine schaal hervat en kregen sommige percelen een tweede beurt.[419] Vrijwel het hele cultuurlandschap van de binnenduinen van Goeree is zo sinds het midden van de negentiende eeuw vergraven, waardoor er van de middeleeuwse haaimeten weinig is overgebleven.

417 Van Dam (1680).

418 NA-CH: inv. nrs. 2217-2221, kaartboek E.

419 Klepper (1979); Kastelein (1979).

Voorne

Middeleeuwse geschiedenis

Ook Voorne heeft een geschiedenis die teruggaat tot de Vroege Middeleeuwen. Het verschil met de andere eilanden in Zuidwest-Nederland is echter dat de vroegmiddeleeuwse geschiedenis zich hier in eerste instantie vooral afspeelt in het achterliggende rivieren- en veenlandschap. Langs de benedenloop van de rivieren wordt voor het einde van de zevende eeuw en uit 836 de nederzetting Witla vermeld. Waar deze precies gelegen heeft is onduidelijk, maar de meest waarschijnlijk plek is de monding van de Bernisse aan de zuidelijke Maasoever. Deze lokalisering sluit aan bij archeologische vondsten in deze omgeving. Voor het huidige binnenduingebied ontbreken archeologische vondsten uit de Vroege Middeleeuwen. Dit is een verdere aanwijzing dat de vroegmiddeleeuwse geschiedenis van Voorne zich langs de oevers van de benedenrivieren afspeelde en niet langs de huidige binnenduinrand.[420]

Voor zover bekend begon de ontwikkeling van het duingebied rondom het huidige Oostvoorne aan het einde van de elfde eeuw. De eerste bedijkingen vonden plaats in de twaalfde en dertiende eeuw.[421] Hooggelegen zandplaten met lage duintjes vormden daarbij het aangrijpingspunt. Deze duinen of duintjes hadden waarschijnlijk nog een natuurlijk karakter en waren niet langdurig in gebruik als cultuurland. Het tegenwoordige binnenduingebied van de Heveringen is waarschijnlijk als een dergelijke zandplaat ontstaan, waartegen de polder Gouthoek is bedijkt. Deze polder, waarin het dorp Oostvoorne ligt, is de oudste bedijking van Voorne en is in de twaalfde eeuw ontstaan.[422] Het huidige binnenduinlandschap en het bedijkte polderland hebben zich op Voorne, in tegenstelling tot Walcheren, Schouwen en Goeree, min of meer tegelijkertijd ontwikkeld. Kenmerkend is daarbij dat verschillende polders langs de binnenduinrand onafhankelijk van elkaar zijn ontstaan en ook langdurig door open kreken en zeegaten van elkaar zijn gescheiden. Een voorbeeld hiervan is de polder Oud-Rockanje, die in 1220 voor het eerst wordt vermeld. Deze polder is rondom bedijkt en heeft in aanleg een zware kleibodem. Het voorliggende duin is grotendeels in een latere fase ontstaan en heeft daarna het westelijk deel van de polder met duinzand bedekt. De polder was echter gescheiden van het land van Oostvoorne door een brede kreek, de Strype genaamd, die het zeewater tot ver in het achterland bracht. De Strype is omstreeks 1350 afgedamd. De strandvlakten ter hoogte van de kust bleven echter tot ver in de vijftiende eeuw vrij toegankelijk voor de zee.[423] Een vergelijkbare situatie bestond ten zuiden van Rockanje. Hier mondde een andere kreek, de Goote, in zee uit. In 1415 gaf graaf Jan van Beieren toestemming om deze kreek af te sluiten, maar ook hier had de zee nog lang toegang in het mondingsgebied. In 1565 wordt de dijk van de St. Annapolder ten zuiden van Rockanje nog als zeedijk onderhouden en het duurde tot het begin van de zeventiende eeuw voor het hier gelegen mondingsgebied geheel dichtstoof en er een aaneengesloten duinenrij ontstond.[424]

420 Henderikx (1987); Hoek (1979); Klok (1939): 42-48. Henderikx (1987) laat op zijn kaarten enkele archeologische vondsten zien uit de post-Romeinse en vroegmiddeleeuwse periode ter hoogte van de duinstrook. Het gaat hier in alle gevallen om baggervondsten uit het Europoortgebied en het Oostvoornse Meer, die verspoeld en door stromingen verplaatst kunnen zijn.

421 Klok (1939). De oudst bekende vermelding van de naam Voorne dateert van 1105 (Van den Bergh, 1866: nr 95).

422 Klok (1939): 73-81.

423 Klok (1939): 79 en 87-88.

424 Klok (1939): 91-93 en 163.

Cultuurgrond in de Late Middeleeuwen

In de literatuur wordt op enkele plaatsen melding gemaakt van het voorkomen van het begrip haaiman of haaimeet in de binnenduinrand van Voorne. Deze vermelding voert terug op de studie van P.H. Gallé, die op zijn beurt verwijst naar een octrooi met het instellingsbesluit van de Generale Dijkagie van Voorne uit 1630. In de gedrukte versie van dit octrooi, waarnaar Gallé verwijst, komt het woord haaiman of haaimeet echter niet voor. Wel wordt gesproken van geest- en vroonlanden.[425] Ook zijn geen middeleeuwse schriftelijke bronnen bekend waarin over haaimeten of haaimannen op Voorne wordt gesproken. Dit betekent dat het begrip haaiman in het middeleeuwse grondgebruik van de binnenduinen van Voorne waarschijnlijk nooit een rol heeft gespeeld.[426] Het is zelfs zeer de vraag of er in dit gebied in de Middeleeuwen überhaupt geperceleerd grondgebruik voorkwam. Het duingebied, dat toen veel kleiner was dan nu, viel waarschijnlijk geheel of grotendeels als wildernis onder het grafelijke gezag. Dat is in ieder geval aannemelijk voor een van de oudste delen van het binnenduingebied, de Heveringen ten zuiden van Oostvoorne. Deze waren in de zeventiende eeuw nog grotendeels ongeperceleerd en werden toen als konijnenwaranden verpacht. Dit geldt ook voor de duinen en de gorzen in de monding van de Goote en de Strype. De eerste worden eveneens tot in de achttiende eeuw verpacht als konijnenwaranden. In het mondingsgebied van de Strype, het zogenaamde Windgat, worden in 1479 drie gorzen en strandvlakten door het grafelijke gezag in eeuwigdurende erfpacht gegeven.[427] Het gaat hier om voorland van de polder Stuifakker, dat duidelijk onder invloed van de zee staat *'vermits die duinen aldaer tot veel plaetsen vergaen ende deurgatet zijn … in zulke schyne, dat daer geen wilt van conijnen mag voeden, nog ook geene beesten mogen weiden, dan in 't schoonste van den zomer, alsdaer geen hooge vloeden en gaen'*. In de binnenduinen van Voorne was cultuurland tijdens de Late Middeleeuwen dus waarschijnlijk afwezig of speelde een ondergeschikte rol.

Ontwikkelingen vanaf de Vroegmoderne Tijd

De ontwikkeling van het cultuurland in de binnenduinen van Voorne in de Vroegmoderne Tijd werd gekenmerkt door twee elementen. Allereerst de ingebruikname van gedeelten van de grafelijke domeinen door particulieren, in feite een voortzetting van een ontwikkeling die in het gebied van het Windgat al aan het einde van de vijftiende eeuw aan de orde was. Een tweede ontwikkeling was de steeds weer optredende overstuiving van polderland met duinzand, waardoor de binnenduinen zich landinwaarts uitbreidden. Een belangrijke stap in de ontwikkeling van het binnenduingebied was de verkoop van de Heveringen in 1725 aan Gerard Bikker van Swieten. Weliswaar continueerde de nieuwe eigenaar aanvankelijk het gebruik van dit gebied als konijnenwarande, maar vanaf het begin van de achttiende eeuw werden in dit tot dan toe aaneengesloten binnenduingebied echter greppels en zandwallen aangelegd en werden gedeelten ook bebost met hakhout. Verder ontstonden er diverse landbouwbedrijfjes, een ontwikkeling die doorzette in de negentiende en twintigste eeuw (zie verder paragraaf 15.5).

425 Gallé (1963); Cau *et al.* (1658-1797): deel II; zie ook Klok (1939): 62-63.

426 Zie ook Beekman (1905): 746-748 en Hordijk (1982). De laatste auteur vermeldt het voorkomen van de aanduiding '*haaij*' uit het polderland in de omgeving van Heenvliet en Abbenbroek, bijvoorbeeld in de vorm van *'de oude haije'* en *'de haije buijtendijckx'*. Of en hoe een dergelijke aanduiding verwantschap heeft met het begrip haaiman of haaimeten is onduidelijk. Als dit al zo is, dan onderstreept het de hier verdedigde stelling dat de vroegmiddeleeuwse geschiedenis van de binnenduinrand van Schouwen en Goeree eerder verwantschap heeft met het polderland dan met de binnenduinrand van Voorne-Putten.

427 Van Alkemade & Van der Schelling (1729): dl II, 254 e.v.

14 Konijnenwaranden en konijnenvangst[428]

14.1 Konijnenwaranden in de Late Middeleeuwen en de Vroegmoderne Tijd

Konijnenvangst als economische activiteit

In de Middeleeuwen en de Vroegmoderne Tijd was konijnenvangst een belangrijke vorm van grondgebruik in de duinen. Het konijn was oorspronkelijk niet inheems in Noordwest-Europa, maar werd hier in de loop van de dertiende eeuw vanuit Zuid-Europa ingevoerd. De konijnen werden gehouden in zogenaamde waranden. In de oorspronkelijke betekenis werden hiermee gebieden bedoeld die voor de jacht waren gereserveerd; niet alleen de jacht op konijnen, maar ook op herten, wilde zwijnen en andere dieren. In de Nederlandse context wordt het begrip waranden echter vrijwel steeds gebruikt voor leefgebieden van konijnen, met min of meer vrij levende populaties die actief in stand worden gehouden. De oudste vermeldingen van konijnen in West-Europa dateren uit het midden van de twaalfde eeuw en betreffen tamme dieren die gehouden werden bij kloosters.[429] In het begin van de dertiende eeuw werden van verschillende plaatsen zogenoemde konijnbergen en gesloten waranden gemeld. Dat waren kleine leefgebieden met een omvang van enkele duizenden vierkante meters die van hun omgeving waren afgegrensd door een waterpartij of een omheining. Zij waren vaak voorzien van een lage opgeworpen heuvel waarin kunstmatig holen en broedkamers waren gemaakt. In de loop van de dertiende eeuw ontstonden er ook zogenaamde open waranden, met een meer uitgestrekt en niet of nauwelijks afgebakend leefgebied. De duinwaranden behoorden allemaal tot deze categorie. Zij kwamen vanaf het midden van de veertiende eeuw langs de Nederlandse en Vlaamse kust voor. Aanvankelijk werden zij door of in opdracht van de eigenaar (graven van Holland en Zeeland, graaf van Vlaanderen en mogelijk ook abdijen of leden van de lokale ridderschap) geëxploiteerd. Aan het einde van de vijftiende en in de zestiende eeuw werden grote aaneengesloten duinen in partijen verdeeld, die afzonderlijk werden verpacht. De pachters werden duinmeiers genoemd. Zij hadden niet alleen het recht om konijnen in de door hen gepachte gebieden te vangen, maar waren ook belast met toezicht op de wildregelgeving. De leefomstandigheden voor de konijnen werden in de duinwaranden op verschillende manieren verbeterd. Er werd voor gezorgd dat er voldoende schuil- en voortplantingsmogelijkheden waren. In niet of dun bevolkte gedeelten van de waranden werden met een speciale boor kunstmatige holen gemaakt. Predatoren werden bestreden en in perioden met streng winterweer werden de konijnen bijgevoerd. Ook werden bij het vangen en oogsten vitale vrouwtjeskonijnen ontzien, om zo voldoende aanwas in de populatie te garanderen.[430]

Konijnen werden niet alleen gehouden voor het vlees, maar ook voor het bont. Deze betekenis nam in de loop van de veertiende en vijftiende eeuw toe. Dit had te maken met de sterke stijging van het bontgebruik in West-Europa vanaf de dertiende eeuw. Dat

428 In dit en de volgende hoofdstukken wordt steeds gesproken over konijnen*vangst*. Deze economische activiteit wordt daarmee duidelijk onderscheiden van de *jacht* op konijnen (en andere dieren) die tegenwoordig vooral te maken heeft met vrijetijdsbesteding en schadebestrijding.

429 Delort (1984). In 1149 verzoekt de abt van de Benedictijner abdij van Corvey (Duitsland) aan de abdij van St. Solignac (Berry) om hem twee koppels konijnen te zenden.

430 Voor een zeventiende-eeuwse beschrijving van de konijnenwaranden zie Swaen (1948). Van Dam (diverse publicaties) geeft een overzicht van de konijnenvangst in West-Europa in het algemeen en de duinen van Nederland in het bijzonder. Voor de specifieke gegevens over Vlaanderen zie Van Damme & Ervinck (1993) en Tack *et al.* (1993).

bereikte zijn hoogtepunt aan het einde van de veertiende en het begin van de vijftiende eeuw.[431] In die periode werden miljoenen huiden van wilde dieren uit Noord- en Oost-Europa verbruikt. Konijnenbont werd aanvankelijk inferieur gevonden aan het bont uit Oost-Europa, maar toen dit laatste schaarser werd vormden konijnenvachten een aantrekkelijk alternatief. Tegelijkertijd breidde het gebruik van bont ook uit naar de sociale middenklasse. De betekenis van konijnenbont op de West-Europese markt werd zo steeds groter. Volgens een boedelinventaris had een Amsterdamse bontwerker in 1647 ruim 2400 bewerkte en onbewerkte konijnenvellen in voorraad, naast een beperkt aantal 'luxe' huiden van genetkat, vos, bever en luipaard.[432] In de loop van de zestiende en zeventiende eeuw lieten welgestelden hun rijkdom veel meer tot uiting komen in brokaat en gouddamast dan in bont en de vraag nam in die kringen daardoor af. Voor konijnenvellen bleef echter afzet bestaan, omdat hoedenmakers tot in de achttiende eeuw konijnenhaar verwerkten in vilt voor hoeden.[433]

In de Middeleeuwen was Engeland een belangrijk aanvoergebied van konijnenbont, waarbij vooral Bergen op Zoom een doorvoerfunctie had. Maar ook de Nederlandse duingebieden leverden een grote productie. Zo brachten waranden op Texel en Vlieland in de jaren 1350-1360 jaarlijks al circa 5000 konijnenvellen op. De opbrengst van de grafelijke domeinen in de duinen van Zuid- en Noord-Holland rond 1600 kan voorzichtig geschat worden op 40.000 konijnenvellen per jaar. De totale jaarlijkse konijnenoogst in de Nederlandse duinen was in die periode mogelijk twee tot drie keer hoger.[434]

Het konijn als 'heerlijk dier'

In de duinen zijn de konijnenwaranden direct verbonden met het recht op de houtvesterij en het recht op de wildernis. Dit zijn landsheerlijke rechten op het gebruik van niet in cultuur gebrachte gronden, die vooral betrekking hebben op de jacht en op de oogst van hout en andere bosproducten. Deze rechten konden door de landsheer in leen worden gegeven aan een van zijn leenmannen, die ze op zijn beurt kon overdragen aan lokale machthebbers. Zo waren de graven van Holland eigenaren van het recht op de wildernis in hun gebied, dat zij juridisch en administratief hadden ondergebracht in de Houtvesterij Holland. Grote delen van de duinen waren hier onderdeel van. Waarschijnlijk is dit recht op de duinen nooit aan de graven geschonken, maar eigenden zij zich dit in de loop van de Middeleeuwen toe.[435] In de veertiende eeuw gingen zij de konijnenvangst beoefenen in de niet in cultuur gebrachte duinen en maakten deze zo onderdeel van dit recht. Oorspronkelijk waren alle konijnen eigendom van de houder van het recht op de wildernis, ook dieren die zich buiten de duinen begaven en bijvoorbeeld gingen grazen op de akkers van aanpalende boeren. In de loop van de vijftiende, zestiende en zeventiende eeuw ontstond steeds meer weerstand tegen dit recht. Grondgebruikers werd dan soms toegestaan konijnen op hun grond te bestrijden. Het zogenaamde '*recht van afweiding*' bleef op veel plaatsen echter tot het einde van achttiende eeuw een strijdpunt tussen de landsheer en grondgebruikers.[436]

431 Delort (1986).

432 Van Dam (2001b).

433 Delort (1986), Van Dam (2001a; 2002c).

434 Van Dam (2001b).

435 Buis (1985): 234-245 en 293-302.

436 Voor een meer uitgebreide uiteenzetting over het begrip 'wildernis', het 'recht van afweiding' en hun historische en juridische achtergronden zie: Van Dam (2010a) en de daar aangehaalde literatuur, met name in de voetnoten 16-24.

De toenemende economische betekenis van het konijn aan het einde van de Middeleeuwen loopt parallel met een strengere regelgeving rondom de vangst en de verkoop van de dieren. In de eerste helft van de veertiende eeuw werd het illegaal vangen van konijnen nog bestraft met een relatief bescheiden boete van enkele tientallen schellingen. Later werden de boetes strenger en werden lijfstraffen of gijzeling in het vooruitzicht gesteld. Ook was het verkopen van konijnen voorbehouden aan bepaalde personen.[437] Bij de ontwikkeling van de konijnenvangst als economische factor speelde waarschijnlijk een rol dat het konijn niet echt aantrekkelijk was als adellijk jachtdier. De leden van het grafelijk hof hadden een voorkeur voor de jacht op groter wild, zoals herten en zwijnen en de spectaculaire valkjacht op bijvoorbeeld reigers. Dit was niet alleen een tijdverdrijf, maar had ook een representatieve en diplomatieke betekenis. Konijnen waren wel een belangrijk onderdeel van de grafelijke dis, maar werden vooral gevangen door speciaal daarvoor aangestelde *'conijnjagers'* of *'furetteurs'* en mogelijk ook op de markt gekocht.[438] In de zeventiende en achttiende eeuw behielden lokale landsheren en leden van het stedelijk of gewestbestuur - die toen in de plaats waren gekomen van het grafelijke gezag - zich soms wel het recht voor om in konijnenwaranden te gaan jagen.

14.2 Konijnenwaranden in de duinen van Zuidwest-Nederland

De eerste vermeldingen van konijnen en waranden

Een van de oudste vermeldingen van het konijn in Nederlandse schriftelijke bronnen is afkomstig uit Zeeland. Het betreft een tweetal Schouwse keuren uit 1300 en 1307, waarin het konijn als een te beschermen wildsoort wordt genoemd (zie tabel 24). We kunnen daaruit afleiden dat het konijn op zijn minst lokaal al in het begin van de veertiende eeuw in de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden aanwezig was. De eerste aanwijzingen voor het bestaan van waranden en het meer systematisch vangen en het reguleren van de populatie zijn er pas in de tweede helft van de veertiende eeuw. In de grafelijke rekeningen van Holland zijn er voor Voorne uit 1378 en 1384 posten gevonden voor een *'conijn jagher'*, voor de aanschaf van nieuwe konijnennetten door de rentmeester van Voorne en voor het transport van konijnen van Goeree naar Voorne.[439] Deze posten zijn om meerdere redenen interessant. De aanschaf van de nieuwe netten en het feit dat de rentmeester een *'conijn jagher'* in dienst heeft, wijzen erop dat de konijnenvangst nog voor rekening van de graaf gedaan werd en dat deze niet verpacht was. Het transport van konijnen van Goeree naar Voorne vond plaats omdat er in het laatste gebied *'gheen en waren of luttel'*.[440] Kennelijk was er toen al sprake van populatiebeheer. Enkele decennia later (1401) gaf Graaf Albrecht opdracht om *'de wildernissen van Oost- en Westvoorne te bedrijven en te bewaren of te doen bedrijven en te doen bewaren'*. Samen met de feiten uit 1378 en 1384 moet deze formulering worden geïnterpreteerd als een sterke aanwijzing voor het bestaan van konijnenwaranden op

437 Rentenaar (1978): 9-10.

438 Voor betekenis van de jacht aan het grafelijk hof: Delen (2001) en Kerkhoff (2008); voor conijnjagers ende betekenis van konijnen en ander kleinwild voor de grafelijke keuken: Niedermann (1995); voor de betrokkenheid van het geslacht van Oranje bij de jacht in de zeventiende en achttiende eeuw: van Everdingen (1984).

439 Rentenaar (1978).

440 Rentenaar (1978): 6.

Goeree en Voorne in de laatste decennia van de veertiende eeuw.

Op Schouwen dateren de eerste concrete aanwijzingen voor het bestaan van konijnenwaranden uit het midden van de vijftiende eeuw. Graaf Philips de Goede van Bourgondië was in die tijd in een machtstrijd gewikkeld met lokale ambachtsheren, waarbij zijdelings ook konijnen een rol speelden. In een in het Frans gesteld vonnis van 1464 is zijn uitspraak terug te vinden. De duinen van Schouwen bleken toen als konijnenwarande te zijn verhuurd aan de rentmeester, die deze weer doorverhuurde aan Adriaan van Borssele van Brigdamme.[441] Bij deze verhuur werden behalve over een som geld ook afspraken gemaakt over de levering van konijnen aan de graaf als betaling in natura. De lokale heer en dijkgraaf Johan van Hodenpijl had echter naar het oordeel van de graaf geruime tijd ten onrechte konijnen gevangen in de duinen. Het ging om een *'grandt nombre de conings et sauvaigines, dont il fournissait sa cuisine et que pis estoit les avoit venduz et vendoit journellement á son prouffict et en sij grandt abondance que en icelles dunes nij avoit plus comme nulz conings et sauvaigines'*.[442] Hieruit blijkt dat in het midden van de vijftiende eeuw op Schouwen dus al sprake was van verpachting van de konijnenvangst met betaling in geld en natura. Het duingebied was toen nog niet opgedeeld in publiek te verpachten partijen en de pachters waren hoge ambtenaren of verwanten en vrienden van de graaf. De omvang en de tekst van het vonnis geven echter wel aan dat het om een belangrijke overtreding ging, waarbij het grote aantallen konijnen betrof.

Op Walcheren stond dezelfde Philips van Bourgondië in 1431 de abt van Middelburg toe om de *'duinen en wildernissen ... te bewaren en te bedriven'*. Hij gebruikte hiervoor bijna dezelfde formulering als graaf Albrecht enkele decennia eerder voor West- en Oostvoorne. Op het moment dat de abt van Middelburg deze toestemming kreeg komen in de rekeningen van een andere belangrijke speler in de Walcherse duinen, de heer van Veere, nog geen opbrengsten van konijnenwaranden voor.[443] Toch hadden de heren van Veere in het midden van de vijftiende eeuw wel belangstelling voor de konijnenvangst. Dit blijkt uit een vonnis van Karel de Stoute uit 1469. Hij doet hierin uitspraak in een geschil tussen Hendrik Borssele, heer van Veere, en Anna van Bourgondië, de weduwe van Adriaan van Borssele van Brigdamme, die we in de vorige alinea al tegenkwamen als pachter van de waranden op Schouwen. Hendrik van Borssele was van mening dat Adriaan de duinen tussen Westkapelle en Dishoek van hem in pacht had en dat deze, na het kinderloos overlijden van deze Adriaan, aan hem toekwamen. Anna van Bourgondië stond op het standpunt dat de rechten van haar overleden echtgenoot op de betreffende duinen teruggingen op rechten die haar schoonvader reeds bezat. In dit, eveneens in het Frans gestelde, vonnis wordt Hendrik in het gelijk gesteld.[444] Hoewel in het vonnis niet expliciet over konijnen wordt gesproken, is er wel sprake van fretteren en van een warandehouder.[445] Hieruit is af te leiden dat in de bewuste duinen toen konijnen gevangen werden.

Status van de konijnenwaranden in de zeventiende en achttiende eeuw

Een duidelijke indicatie van de status van de konijnenwaranden op de Zeeuwse Eilanden in de zeventiende en achttiende eeuw krijgen we aan de hand van een vonnis van het Hof van Holland in 1759. In 1754 werd door de markies van Veere een ordonnantie bevestigd uit 1684, die het vangen en schieten van konijnen verbood.[446] Voor de erfgenamen van Hendrik van Serooskerke, eigenaren van een klein schorretje ten westen van Vrouwenpolder, was dit aanleiding om de heerlijke rechten van de Prins van Oranje te betwisten.[447] Voor het hof voerden zij aan dat in Zeeland konijnen nooit onderwerp zijn geweest van het heerlijk jachtrecht, maar altijd eigendom van de eigenaar *'der grond waarin zij wonen'*. Zij vroegen dan ook de rechten van de prins te beperken tot zijn eigen eigendommen. Bovendien zou hij hen moeten vrijwaren van schade en toestaan dat zij de konijnen op hun grond doden of weren. De prins voerde aan dat de Oost- en Westduinen beschouwd konden worden als *'de wildernisse ofte de waranden van den Marquis'*. Hij verwees daarbij naar plakkaten van de Staten van Zeeland. In de bewijsvoering werd gesteld dat *'zijn Majesteit altijt aldaar (heeft) gehad zijn duinmeijers, die dan ook altoos aldaar onverhinderlijk en gerustelijk het conijn hadden gevangen, zelfs ook uit de wildernisse afwijdende ofte aflopende op gronden van andere particulieren hadden vervolgd ende gevangen'*. De duinmeiers hadden in het verleden zelfs op het schor van de eisers de gestopte konijnengaten weer geopend en de daders overgedragen aan de baljuw van Veere. Deze werden vervolgens veroordeeld en hadden een boete moeten betalen. Het feit dat de toenmalige eigenaars de konijnen wilden schieten en vangen was dan ook een *'loutere nieuwigheid'*. In zijn vonnis van 28 september 1759 bevestigde het hof de Prins van Oranje in zijn recht tot *'het hebben en houden van wildernissen en waranden in het markiezaat van Veere en daarop houtvesterij ofte houtvestersjurisdictie te exerceeren'*.

Deze geschiedenis bewijst dat de middeleeuwse regelgeving met betrekking tot konijnenvangst niet alleen op Voorne en Goeree, maar ook op de Zeeuwse Eilanden in het midden van de achttiende eeuw nog actueel was. Dit komt ook tot uiting in verschillende ordonnanties en plakkaten die in de loop van de zeventiende en achttiende eeuw zijn uitgevaardigd. De hoofdlijnen van deze regelgeving kan als volgt worden samengevat.

- De konijnenvangst was gebaseerd op een heerlijk recht, dat zich uitstrekte tot buiten de strikte eigendommen van de heer. Ook konijnen die vanuit de waranden naar de bouwlanden of de aangrenzende buitenplaatsen gingen om daar voedsel te zoeken, waren eigendom van de eigenaar of pachter van de warande. Vangen van deze konijnen werd beschouwd als stroperij.

441 Adriaan van Borssele, heer van Brigdamme (ca. 1425-1468) was kamerheer van Philips de Goede en gehuwd met diens natuurlijke dochter Anna van Bourgondië (ca. 1435-1508). Hij wordt in het vonnis aangeduid als *'nostre tres cher ami Messire Adrian'*.

442 ZA-Hschr: inv. nr. 1102. Het woord *sauvaigines* moet hier waarschijnlijk worden opgevat als een synoniem voor *conings* (=konijnen), op dezelfde manier als *'duinen en waranden'* (*'dunes et garennes'*) ook vaak in één adem worden genoemd. Oorspronkelijk was het een Franse verzamelnaam voor wild, maar in de latere Middeleeuwen wordt het vooral gebruikt voor wilde dieren waarvan de huid op de bontmarkt worden verkocht (Rey *et al.*, 1992). Het gebruik van dit woord wijst erop dat rond 1460 bonthandel bij de exploitatie van de konijnwaranden op Schouwen een rol speelde.

443 ZA-HV: inv. nr 146, fol. 4v. Deze rekening over het jaar 1433 bevat een uitgebreide lijst met pachters en het aantal stuks rundvee dat wordt ingeschaard, maar over konijnen wordt niet gesproken.

444 Back *et al.* (2007): nr. 67.

445 De repliek van Anna van Bourgondië op de eis van de heer van Veere sluit af met de volgende passage: *'...et qu'il soit interdit et deffendu au dit seigneur de la Vere sur certaines et grosses paines a nous a applicquer de plus faire fureter en icelles dunes et afin de despens'*. In het eindoordeel van de graaf komt de volgende passage voor: *'Et deffendons a la dicte dame de Bourgdam que par elle ne par autre ne face doresenavant au dit seigneur de la Vere, nostre cousin, ou a son dit garennier aucun distourbir ou empeschement en la possession et joyssance des dictes dunes...'*.

446 *'Ordonnantie ende placaat jegens het schieten, uytgraven ende onbehoorlijkc vangen ende dooden der conijnen in syne hoogheydts duynen ende waranden in het Marquisaet van Ter Vere'*, dd. 22 december 1684, Provinciale Bibliotheek Middelburg, Collectie Ordonnanties. Voor de vernieuwing van deze ordonnantie dd. 6 november 1754 zie NA-NDR: inv. nr. 112.

447 Het betreft een klein gebiedje tussen de Gerstepolder en het duingebied Oranjezon, dat ook thans nog het toponiem 'het Schorretje' draagt.

Tabel 24. Aanwijzingen in middeleeuwse bronnen voor de aan- of afwezigheid van konijnen en konijnenwaranden in de duinen van Zuid-west-Nederland.

Met symbolen is voor iedere referentie aangegeven of er aanwijzingen zijn voor de aanwezigheid van konijnen (○) en konijnenwaranden (●) of dat deze juist ontbreken (–)

	Walcheren en Schouwen	Voorne en Goeree
13e eeuw	– 1252: Graaf Willem II vergunt de abt van Middelburg het recht vee te weiden in de duinen van Walcheren (Van Visvliet, 1878: nr. 57). – 1256-58/1290: Zeeuwse landkeuren van Floris de Voogd en Floris V bevatten regels over beweiden der duinen en over jacht op hazen, patrijzen en dergelijke, maar niet over konijnen (Fruin, 1920).	
eerste helft 14e eeuw	○ 1300/1306: Schouwse keuren verbieden vangst van hazen, patrijzen en konijnen (Wiersum & De Jonge van Ellemeet 1909: 481-493).	○ 1326: Heer van Voorne vereert Gravin van Holland met enkele konijnen (Smit, 1924: 320; aangehaald in Rentenaar, 1978).
tweede helft 14e eeuw	– 1350: Gravin Margaretha bevestigt het recht van de abt van Middelburg om zijn vee te weiden in duinen van Walcheren (Van Visvliet, 1878: nr. 530). ○ 1351: "*Hasen, coninen ende alrehande wilt*" maken deel uit van leen van Veere, dat Wolfert III van Borsele ontvangt van Graaf Willem V (Back *et al.* 2007: nr. 6). ○ 1353: Graaf Willem V vaardigt regelgeving uit over stroperij en het houden van honden en fretten langs de duinen van Walcheren (Visvliet, 1898: nr. 1353).	● 1378: Rentmeester van Voorne schaft nieuwe konijnennetten aan (NA, Graf. Rek. nr: 2038, aangehaald in Rentenaar (1978). ● 1377/1378: voor rentmeester van Voorne is een speciale "*conijn jagher*" werkzaam (NA, graf. Rekening: inv. nr. 1360; aangehaald in Rentenaar, 1978). ● 1384: Er worden konijnen van Westvoorne (Goeree) naar Oostvoorne gebracht (NA Graf. Rekening: inv. nr. 1362; aangehaald in Rentenaar, 1978).
eerste kwart 15e eeuw	○ 1406: graaf Willem VI bevestigt Wolfert V van Borsele in diens erfleen: "*hazen, coninen ende alrehande wilt*" maken hiervan deel uit (Back *et al.* 2007: nr. 17).	● 1401: Graaf Albrecht geeft opdracht om wildernissen van Oost- en Westvoorne te bedrijven en te bewaren of te doen bedrijven en te bewaren (NA, Leenkamer nr. 32, Register Liber y, fol 439; aangehaald in Teixeira de Mattos, 1941).
tweede kwart 15e eeuw	● 1431: Philips van Bourgondie vergunt de abt van Middelburg het recht om de duinen en wildernissen in Walcheren te bewaren en te bedriven (Van Visvliet: 1878, nr. 1223). ○ 1435/1436: Philips van Bourgondie verbiedt jacht op konijnen in de duinen van Westkapelle-Domburg en Domburg-Rijkendael (Van Visvliet, 1878: nr. 1256 en 1258).	
derde kwart 15e eeuw	● 1464: Duinen en waranden van Schouwen zijn verpacht aan Adriaan van Borssele. Johan van Hodenpijl wordt veroordeeld voor het vangen van een "*grondt nombre de conings et sauvaigines*" (ZA-Hschr: inv. nr. 1102). ● 1469: Conflict tussen Anna van Bourgondië en Hendrik van Borsele over gebruiksrechten en konijnenvangst in de duinen tussen Westkapelle en Dishoek (Back *et al.* 2007: nr. 67).	● 1460: Frank van Borssele stelt in Westvoorne een aparte duinmeijer aan (NA Leenkamer: inv. nr. 71. Register van alderhande vonnissen fol. 130 vs., aangehaald in Teixeira de Mattos, 1941).
vierde kwart 15e eeuw	● 1484: Keur Philips de Schone bevat regelgeving over het vangen van konijnen in de duinen en de daar gelegen waranden (Fruin, 1920).	● 1477: Maria van Bourgondie bevestigt wildernissen van Westvoorne (Goeree) als de enige plek waar nog konijnen "*gevoed en gestelt worden*" (Van Alkemade & Van der Schelling, 1729: dl. II, 87-88).

Aangelanden moesten toestaan dat konijnen uit de waranden op hún grond holen maakten en daarin gingen leven.

- De waranden werden meestal voor een aantal jaren verpacht. Dat gebeurde doorgaans op een publieke veiling, maar soms ook ondershands. De contractduur was meestal 7 jaar of een veelvoud hiervan. Soms kwamen ook contracten van 3 of 4 jaar voor of kon de pachtprijs voor 7 jaar tussentijds eenmaal worden bijgesteld. Op Voorne en Goeree kwamen ook 10-jarige pachtcontracten voor. De pachters werden duinmeiers genoemd. Het ambacht van duinmeier ging vaak over van vader op zoon. Duinmeiers gingen soms ook van de ene warande naar de andere.
- Duinmeiers moesten, naast het betalen van hun pachtsom, meestal een prestatie in natura leveren. Deze bestond uit de wekelijkse levering - in de periode van oktober tot februari - van een aantal koppels konijnen aan notabelen en regenten in naburige steden (Veere, Middelburg, Vlissingen, Zierikzee, Brielle). Het ging daarbij om zeer aanzienlijke aantallen, die konden oplopen tot vele honderden konijnen per warande per jaar. Deze aantallen maakten waarschijnlijk een substantieel deel uit van de totale jaarvangst in de verschillende waranden.
- De konijnenwaranden vertegenwoordigden, zeker in de zeventiende eeuw, een grote economische waarde. Er was daarom sprake van een strikte regelgeving, die de waranden en de daaraan verbonden belangen moest beschermen:

- De konijnenvangst was voorbehouden aan de duinmeiers en hun knechten. Wel hebben lokale ambachtsheren of leden van het stads- en gewestbestuur soms het recht om in de verpachte waranden te jagen. Aan het illegaal vangen van konijnen zijn hoge boetes verbonden.[448] Duinmeiers houden ook toezicht en zijn zelfs bevoegd tot het in gijzeling nemen van overtreders. Diverse plakkaten bevatten regels, die de persoonlijke veiligheid van duinmeiers moesten waarborgen. In de ordonnanties van Veere uit 1684 en 1754 wordt bedreiging van duinmeiers bestaande uit *'eenige feytelijckheden van slaen, stoten, ofte de selve andersints qualijck te handelen ofte beledigen'* strafbaar gesteld met een boete van 50 ponden Vlaams. Een zeer hoog bedrag als men nagaat dat dit ongeveer overeenkomt met het jaarloon van een ongeschoold arbeider.[449]
- De verkoop van gevangen of gedode konijnen was in de tijd gelimiteerd. Alleen duinmeiers mochten konijnen verkopen en vervoeren. Een uitzondering werd gemaakt voor diegenen die konden aantonen dat zij de konijnen van duinmeiers hadden gekocht. Op Voorne gold in het begin van de achttiende eeuw deze regelgeving niet alleen voor de pachters van de grafelijke duinen, maar ook voor de *'duijnmeijers van particuliere heeren ofte personen, 't regt van de wildernisse hebbende'*.[450]
- Honden langs de duinen moest een poot worden afgehakt of ze moesten van een blok hout worden voorzien, zodat zij niet gebruikt konden worden bij stroperij of op eigen houtje konijnen konden gaan vangen. Van katten moesten oren worden afgesneden, zodat zij niet in konijnenholen zouden kruipen.
- Voor zover de duinen begraasd werden met vee, moest het worden begeleid door *'eenen bequame wachter'*. Ouders en werkgevers waren aansprakelijk voor schade die de vaak jonge wachters aanrichtten. Vaak waren er voorschriften dat het vee alleen in de vochtige valleien mocht grazen en moest erop worden toegezien dat het vee geen konijnenholen vertrapte. De Zeeuwse plakkaten op de jacht uit zeventiende en achttiende eeuw staan alleen duinmeiers toe om hun vee in de duinen te laten grazen en dan nog alleen in de valleien.[451]

- De duinmeiers moesten ook zorgen voor de instandhouding van de konijnenpopulatie in hun waranden. Dit betekende bijvoorbeeld dat roofdieren werden bestreden en dat in strenge winters de konijnen werden bijgevoerd. De duinmeiers werden ook geacht de gepachte waranden aan het eind van de pachtperiode op te leveren: *'wel gepeupleerd van voesters ende rammelaers naer de groote ende gelegenheijt vandien'*.[452] Een duinmeier mocht zijn warande dus niet helemaal leegvangen, maar moest zorgen dat er een vitale populatie overbleef. Op Walcheren werd soms de hulp ingeroepen van duinmeiers uit Schouwen om de stand van de konijnen te beoordelen en de waarde van de te verpachten warande te bepalen. Dit leidde in 1749 tot het vertrek van twee zittende pachters in de Oostduinen. De rentmeester van het markizaat van Veere was *'genoodzaakt geworden de twee oude pachters door hun quaad conportement te moeten wegjaagen'*. Hij verpachtte de Eerste en Tweede Partij Oostduinen vervolgens ondershands voor drie jaren aan nieuwe pachters, met een optie voor vier jaar verlenging.[453] Soms, bijvoorbeeld na een strenge winter, werd afgesproken gedurende enkele jaren niet te vangen, zodat de konijnenstand zich weer kon herstellen. In dergelijke gevallen was er sprake van een forse tijdelijke reductie op de pachtprijs.

14.3 Konijnenwaranden in de verschillende duingebieden

Walcheren

Aanwezigheid van waranden

In de duinen van Walcheren waren konijnenvangst en konijnenwaranden in de zestiende en zeventiende eeuw een algemeen verschijnsel. De duinen van de verschillende heerlijkheden langs de noordelijke kust werden alle als konijnenwaranden verpacht (zie figuur 52). De duinen van het Markizaat van Veere werden verpacht in twee gedeelten, *'de eerste en tweede partij Oostduijnen, scheidende aan de vijverdam.'* Met deze laatste aanduiding werd de langgerekte vijver in het huidige Oranjebos bedoeld, die waarschijnlijk teruggaat op een middeleeuws kreekrestant.[454] De Oostduinen grensden aan de westzijde aan de duinen van de heerlijkheid Oostkapelle. Deze werden ook wel aangeduid met de naam Abts- of Prelaatsduinen, naar de abt van de Middelburgse abdij. Verder westelijk bevonden zich de duinen van de heerlijkheid Domburg, ook wel aangeduid met de naam Westduinen.[455] Van Westkapelle zijn geen konijnenwaranden bekend. De rentmeesterrekeningen uit de eerste helft van de zeventiende eeuw, toen deze stad in handen was van de Oranjes, spreken over verpachting van de vronen voor beweiding met vee, maar over konijnenvangst wordt niet gerept. Langs de zuidwestkust werden tussen Westkapelle en Dishoek in de vijftiende eeuw konijnen gevangen door de heer van Veere.[456] Waarschijnlijk hebben zich hieruit verpachte waranden ontwikkeld. Dit blijkt in april 1584 uit klachten van de ambachtsheer van Biggekerke en diverse pachters en ingelanden over schade aan de bezaaide landen door konijnen *'die onlangs in de duinen zijn gesteld'*.[457] Zij verzochten de Staten van Walcheren toen om de huurders van de duinen te verplichten deze binnen veertien dagen weg te vangen. Dit was in september van dat jaar aanleiding

448 In de ordonnanties van het markizaat van Veere (1684, 1754) is er op het ongeoorloofd vangen van konijnen een boete gesteld van 4 ponden Vlaams (36 gulden). Het jaarloon van een ongeschoold arbeider in Amsterdam bedraagt in de eerste helft van de achttiende eeuw circa 300 gulden (De Vries & Van der Woude, 2005: tabel 12.3). Op het vangen van een konijn stond dus een boete van bijna 1/8 jaarloon.

449 zie vorige noot.

450 Van Alkemade & Van der Schelling (1729): 225-231. Ordonnantie aangaande de wildernisse etc. van den lande van Voorn, juni 1716.

451 Cau *et al.* (1658-1797): deel I, pagina 1356 e.v. Het *'Placcaet ende Ordonnnantie ... op de Jacht etc.'* (vastgesteld in onder andere 1583, 1594, 1609, 1623, 1661 en 1694) vermeldt: *'Op dat die helm-plantinghe al-omme worden gepreserveerd ende de conijnenberghen of aerden, niet en worden verstopt of vertreden, verbieden ende indiceren wij dat niemand eenige paarden, horen-beesten, oud noch jonck ofte ook enige verckens, schapen oft lammeren in ofte op de duijnen sal mogen laten weijden, behalve de duijnmeijers in de valleyen, die verpacht zijn tot ettinge'*.

452 ZA-OAW: inv. nr. 212. Pachtcondities Westduinen Walcheren 1608-1615 en Oostduinen Walcheren 1608-1615. Vergelijkbare formuleringen komen op de andere eilanden voor.

453 NA-NDR: inv. nr. 14849, fol. 291 en inv. nr. 14851.

454 Deze vijver wordt in de achttiende eeuw enkele keren aangeduid als *'de oude kreek'* (bijvoorbeeld NA-NDR: inv. nr. 14849, fol. 219 en 262-263). Zie in dit verband ook Bennema & Van der Meer (1952). De vijver sluit aan op kreekpatronen in de bodem van het polderland.

455 Zie bijvoorbeeld ZA-OAW: inv. nr. 212. In de pachtcondities voor het contract 1608-1615 worden de Westduinen als volgt omschreven: *'Westduijnen ende waranden vande conijnen gelegen bij Domburgh, streckende ende paelende aant oisteijnde vanden duijne eertijts aengecomen hebben den prelaet van Middelburg ende thans aencomende deze stadt vander Vere, totten Vrijdomme van Westcapple thoe'*.

456 Zie voetnoten 444 en 445.

457 Waarschijnlijk kwamen al langer konijnen in dit gebied voor, maar moet deze formulering zo worden geïnterpreteerd dat er een aanvulling van de populatie plaatsvond. Dergelijke introducties om de konijnenstand in de waranden te verbeteren waren niet ongebruikelijk.

voor een inspectie door de Staten. In november werd vervolgens de huurders van de duinen gelast om op treden. Als dat niet gebeurde zou een ieder het recht krijgen om de konijnen te vangen. Kennelijk leverde deze lastgeving weinig resultaat op, want op 2 december 1584 werd een publicatie vastgesteld betreffende de vrije jacht op de konijnen in de Westduinen tussen Westkapelle en Dishoek.[458] Waarschijnlijk was dit het einde van de verhuurde konijnenvangst langs de zuidwestkust. In ieder geval zijn in de historische bronnen geen aanwijzingen gevonden voor het bestaan van waranden in deze duinen in de zeventiende of achttiende eeuw.

Gebruik van de waranden

Op Walcheren was het gebruikelijk de konijnenvangst aan duinmeiers te verpachten samen met het recht op de beweiding van de duinvalleien met rundvee. Dit heeft te maken met de regelgeving van de Staten van Zeeland, waarin de beweiding van de duinen alleen was toegestaan in de valleien en voorbehouden aan de duinmeiers. Het beschermen van de konijnenwaranden was een expliciet onderdeel van deze regelgeving.[459] Uit verschillende bronnen kan worden afgeleid dat de runderbeweiding ondergeschikt was aan de konijnenvangst. Zo staat bijvoorbeeld in een pachtcontract voor de Westduinen van Domburg voor de periode 1716-1724[460]:

> *'De pagter zal hebben de vangst van de conijne van den duijne..., alsmede de ettinge van dezelve duijnen en leegten om daarin koeijen ofte calvers te houden..., noftans niet hinderlijck de weying van de conijnen ten aanzien en aanschouwing van den heer verpagter ofte dengene die daartoe specialyck van sijn ed. sal worden gecommitteerd'.*

Het aantal stuks vee is vervolgens gelimiteerd tot 10-12 *'of ... soveel als de gemelde duijnen bequamelijck zouden kunnen voeden'*. In het begin van de achttiende eeuw was op Walcheren in de Westduinen het belang van de konijnen randvoorwaardelijk voor de beweiding met runderen. Deze regel werd zo belangrijk gevonden dat de verpachter toezicht op de uitvoering daarvan wilde blijven houden. De pachter had echter weinig reden om de beweidingsregels te overtreden. Daarvoor waren zijn eigen economische belangen te groot. Dit blijkt uit een ander pachtcontract, ook van de Westduinen bij Domburg (1726-1740).[461] Het betreft een contract van 14 jaar. Wanneer het ingaat, is de konijnenstand lager dan gewenst. Pachter en verpachter komen daarom overeen de vangst pas in het vierde pachtjaar te laten beginnen. De pachter mag in die eerste jaren de duinen wel met 10-12 beesten beweiden. Voor die jaren moet hij een pachtsom van 8 schellingen per jaar (f 2,40) betalen. Voor de latere jaren is hij een som van 15 ponden Vlaams verschuldigd (f 90). De konijnenvangst is in de eerste helft van de achttiende eeuw in de Westduinen dus goed voor circa 97% van de pachtsom.

De beëindiging van de waranden

In de tweede helft van de achttiende eeuw vindt er met betrekking tot de konijnenwaranden een belangrijke verandering plaats in de duinen van het Markizaat van Veere. Tijdens de inhuldiging in 1766 van de kort daarvoor meerderjarig geworden prins Willem V in Vlissingen, verzoeken *'enige voorname regenten van Middelburg'* de prins *'om het conijn in de duijnen alle te dooden en uijt te roeijen, weegens de schade die dezelve aan het houtgewas van de lustplaetsen en plantasien tegens de duijnen aengrenzende, quamen te veroorsaken'*.[462] Dit pleidooi is voor de Nassause Domeinraad aanleiding om bij de nieuwe verpachting in 1768 *'uijt kragte van de speciale last en authorisatie van zijn Doorlugtigste Hoogheit'* een andere weg in te slaan.[463] Gedurende enkele decennia begint vervolgens het hoofdstuk over de duinverpachtingen in de rentmeesterrekeningen met de zinsnede: *'De conijnen in de duijnen van de Heerlijkheid van den Vrouwen Polder met den jare 1768 zijnde uijtgeroeijt, soo zijn de duijnen en vroonen ter gorsinge voor beesten ... verpagt'*.[464] De konijnenwaranden in de Oostduinen worden dus onder druk van de aanpalende buitenplaatsbezitters beëindigd en de duinen worden vervolgens uitsluitend voor de begrazing met rundvee verpacht. Dit betekent overigens niet dat er geen konijnen meer in de duinen voorkwamen. Pachtcondities en pachtcontracten uit 1768, 1796 en 1798 bevatten steeds een passage waarin wordt aangegeven dat konijnen gedurende de pachtperiode niet mogen worden aangekweekt of toegelaten.[465] De pachter was wel verplicht deze zoveel mogelijk te vangen en hij mocht ze vervolgens verkopen. De levering van konijnen aan regenten in de steden van Walcheren hield op.[466] In de jaren negentig van de achttiende eeuw werd ook voorgeschreven dat de pachter niet aan anderen verlof mocht geven om te jagen, *'opdat geen nadeel aan sijne Hoogheits recht tot het houden van ene gereserveerde warande ... werde toegebracht'*.[467] De houding ten opzichte van de konijnen veranderde duidelijk. Waar voorheen sprake was van actief beheer en stimulering van de stand ten behoeve van een oogstbaar product, werd het konijn vervolgens als een probleem gezien dat bestreden moest worden.

Dat de beëindiging van de waranden in de Oostduinen geen geïsoleerd verschijnsel was, wordt geïllustreerd door de gang van zaken in de duinen voor de buitenplaatsen tussen Oostkapelle en Domburg. Deze *'duinen en conijnwaranden'* werden in 1778 door de toenmalige eigenaar, de heer van Oostkapelle, in eeuwigdurende erfpacht gegeven aan de gezamenlijke bezitters van de buitenplaatsen tussen Domburg en Oostkapelle om de duinen *'van conijnen te laten zuiveren en dezelve geheel uit te roeien zo veel mogelijk is, om de Heeren ... te bevrijden van de schade welke aan de plantagien of landerijen van hunne voorschreven buitenplaatsen door de conijnen word veroorzaakt'*.[468] Behalve over een erfpachtcanon werden afspraken gemaakt over de tewerkstelling van de duinmeier en zijn zoon, die een rol gingen spelen bij het uitroeien van de konijnen. De heer van Oostkapelle behield het jachtrecht geheel aan zich. Tussen de erfpachters werden afspraken gemaakt over de verdeling van inkomsten uit beweiding, die kennelijk gecontinueerd werd. Ook hier werden in de tweede helft van de achttiende eeuw de dan bestaande konijnenwaranden

458 De Waard (1914): Regestenlijst nr. 316 en 330 en Bijlage I Regesten van akten en resolutiën, nr. 648, 656 en 657. De originele stukken zijn verloren gegaan.

459 Zie voetnoot 451.

460 ZA-SD: inv. nr. 52.

461 ZA-OAW: inv. nr. 213.

462 NA-NDR: inv. nr. 14870.

463 NA-NDR: inv. nr. 14871; ZA-RPO: inv. nr. 106. In 1768 liep een contract af, dat voor de beide partijen Oostduinen 14 jaar daarvoor was afgesloten met Jhr. Jan van Borssele van der Hooge (1707-1764). Het verzoek tot beëindiging van de konijnenwaranden valt dus min of meer samen met het overlijden van deze pachter. Van Borssele nam een vooraanstaande positie in de Walcherse samenleving in. Zo was hij van 1743 tot 1764 bewindhebber van de Zeeuwse Kamer van de VOC en nam hij de positie van Eerste Edele waar in de Staten van Zeeland. Hij maakte gebruik van onderpacht om de duinen te exploiteren. Dit komt in de zeventiende en eerste helft achttiende eeuw op Walcheren verder niet of nauwelijks voor. Jan van Borssele is waarschijnlijk begonnen met het inscharen van vee van derden in de door hem gepachte duinen. Zie ook paragraaf 15.3.

464 bijv. NA-NDR: inv. nr. 14875, fol 9.

465 ZA-RPO: inv. nrs. 106, 108 en 190.

466 NA-NDR: inv. nrs 14871, fol. 97 en 14875, fol. 12.

467 ZA-RPO: inv. Nr. 108, pachtcontract 1796-1798

468 ZA-AD: inv. nr. 70B.

Figuur 52. Kaart met de verpachte waranden aan de noordzijde van Walcheren.

De ondergrond is een kaart van de gebroeders Hattinga, gepubliceerd in 1753 (Zeeuws Archief, Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen, Zelandia Illustrata dl I, inv. nr. 246).

1 Eerste Partij Oostduinen
2 Tweede Partij Oostduinen
3 Prelaatduinen
4 Westduinen

bewust beëindigd, terwijl met duinbegrazing kon worden voortgegaan. Net als bij de Oostduinen speelden buitenplaatsbezitters een cruciale rol.[469]

Herstel van de waranden na de Franse tijd

Na het vertrek van de Fransen werd in 1817 geprobeerd de konijnenvangst weer nieuw leven in te blazen. Tot twee maal toe (1817-1824 en 1824-1830) werden de duinen en konijnenwaranden van de Eerste en Tweede Partij Oostduinen publiek verpacht. De wijze waarop de verpachting werd vormgegeven lijkt sterk op die van vóór 1768. Het vangen en schieten van konijnen was nadrukkelijk aan de pachters voorbehouden, die in de periode van 1 maart tot eind juni niet mochten vangen. In winterperioden met een sneeuwdek moesten pachters de konijnen bijvoeren met wilgensnoeihout en zij dienden aan het eind van de pachtperiode *'dezelve warande in goeden staat en van gelijke waarde over te laten.'* Ook waren zij verplicht tot het doden van bunzingen en katten die zij in het duin aantroffen. Jaarlijks moesten zij minstens 25 bunzingen bij de rentmeester aanbrengen. Zij mochten het vee dat in hun waranden geweid werd niet molesteren. Als er per ongeluk een dier werd gedood of gekwetst moest dit worden vergoed aan de pachters van de begrazing.[470]

Het lijkt erop dat de waranden uit de zeventiende en achttiende eeuw voor het domeinbeheer als voorbeeld hebben gediend bij de pogingen om de konijnenvangst weer nieuw leven in te blazen. Een belangrijk verschil is echter dat er nu sprake is van een gescheiden verpachting van begrazing en konijnenvangst. Uit de voorwaarden waaronder de waranden werden verpacht, blijkt duidelijk dat het niet alleen gaat om de vangst van konijnen die schade of overlast veroorzaken. Er was nadrukkelijk ook sprake van maatregelen gericht op het behoud van een goede konijnenstand, zoals een jachtvrije voortplantingsperiode, het vangen van predatoren en het bijvoeren bij extreme weersomstandigheden. Overigens zijn de negentiende-eeuwse konijnenwaranden waarschijnlijk een stille dood gestorven. Voor de jaren na 1830 zijn geen aanwijzingen voor de verpachting van waranden meer gevonden. Wel werden tot het einde van de negentiende eeuw de jacht en de vangst van konijnen in de buitenduinen apart verpacht van de overige jacht. Tot omstreeks 1860 werd de konijnenjacht steeds gepacht door de pachters van de aanpalende duinhoeves (zie 15.3). Of en hoe de overige jachtrechten in het begin van de negentiende eeuw werden verpacht is onduidelijk. Vanaf circa 1860 waren leden van de familie De Jonge van Ellemeet, eigenaren van de aangrenzende buitenplaats Overduin, de belangrijkste pachters van jacht, inclusief de jacht op konijnen.

Pachtopbrengsten van de waranden

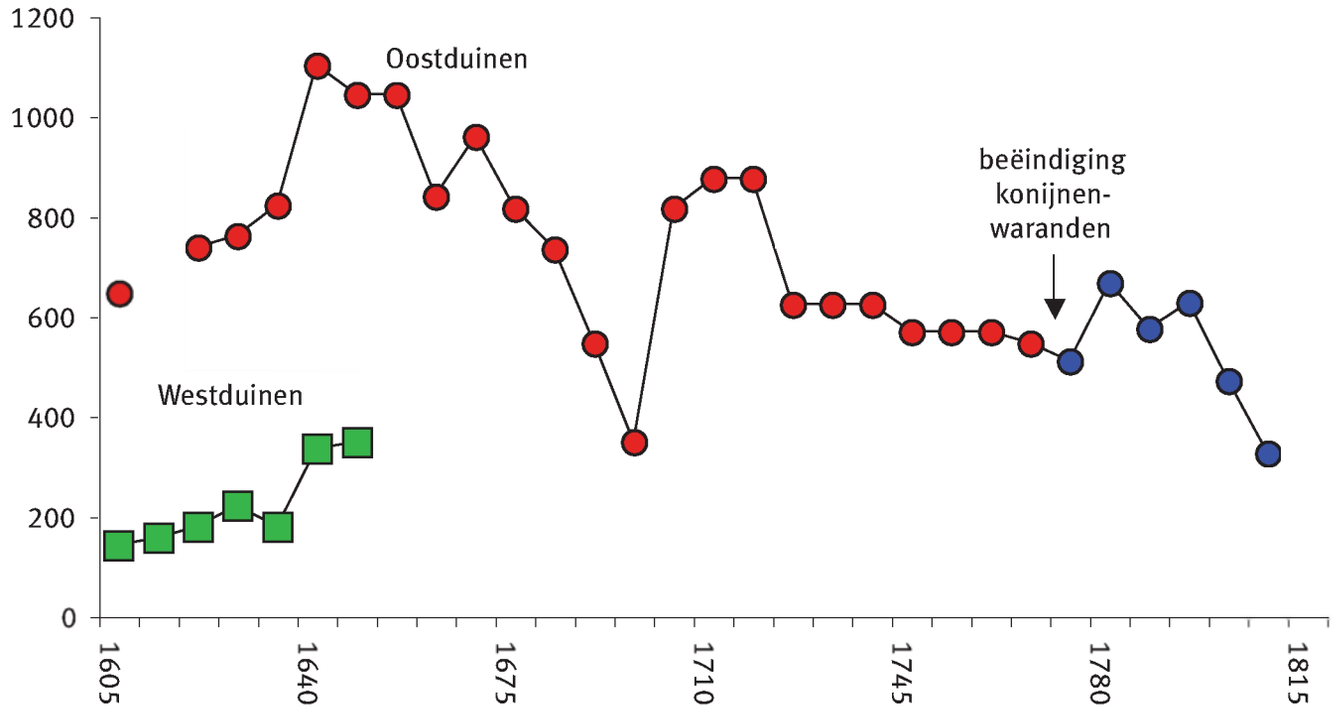
Figuur 53 geeft een overzicht van de opbrengsten van de duinverpachtingen aan de noordzijde van Walcheren (markizaat van Veere). Van de Westduinen, gelegen in de heerlijkheid Domburg, zijn alleen gegevens beschikbaar uit de eerste helft van de zeventiende eeuw. Voor de twee partijen Oostduinen bleek het echter mogelijk een reeks te construeren van 1605 tot 1810. De pachtopbrengsten

469 Deze erfpacht is waarschijnlijk ook het begin van de aanplanting van een eikenmanteling langs de buitenplaatsen tussen Domburg en Oostkapelle, die waarschijnlijk niet uitvoerbaar was bij handhaving van de konijnenwaranden.

470 ZA-AD: inv. nr. 70B, pachtcondities Oostduinen 1817-1825; ZA-RPO: inv. nr. 100, Pachtcondities van de duinen en waranden van konijnen 1825-1830.

Figuur 53. Pachtopbrengsten van de Oostduinen en Westduinen op Walcheren in de zeventiende en achttiende eeuw.

Weergegeven is de gemiddelde jaarlijkse opbrengst per periode van zeven jaar. De Eerste en Tweede Partij Oostduinen zijn hierbij tezamen genomen. Nadat in de Oostduinen de konijnenwaranden werden beëindigd (1768), werd dit gebied alleen nog maar voor de begrazing met rundvee verpacht. De opbrengsten hiervan zijn met blauwe bolletjes weergegeven. De opbrengsten van het bouwland op de Eerste Partij Oostduinen zijn niet in deze grafiek betrokken.



van de duinen blijken in de beschouwde periode een golfbeweging door te maken. In de eerste helft van de zeventiende eeuw nemen zij duidelijk toe, om vervolgens in de tweede helft van die eeuw sterk te dalen. In het laatste kwart van de zeventiende eeuw bereiken zij een absoluut dieptepunt. In de eerste twee decennia van de achttiende eeuw doet zich een duidelijk herstel voor. Vanaf 1721 zet zich dan weer een daling in, die voortduurt tot dat in 1768 de konijnenwaranden worden beëindigd. Vervolgens worden de duinen alleen voor de begrazing met runderen verpacht. Dit levert aanvankelijk een gering herstel op. Vanaf 1797 is er echter opnieuw sprake van een daling van de pachtopbrengst. In de twee hier beschouwde eeuwen brachten de Oostduinen van Walcheren het meest op in de jaren 1637-1643 (1102 gulden per jaar). Op het moment dat de konijnenwaranden werden beëindigd was de jaarlijkse opbrengst met bijna 50% gedaald naar 570 gulden. In de jaren 1806-1809 bedroeg de opbrengst minder dan een derde van die in de jaren veertig van de zeventiende eeuw (320 gulden per jaar).

Naast de teruglopende trend over de langere termijn is vooral de sterke daling en het daarop volgende herstel in de decennia rond 1700 opvallend. De lage opbrengsten zijn in deze tijd allereerst het resultaat van lage biedingen bij de openbare verpachtingen. Deze hangen waarschijnlijk samen met de toen heersende economische en klimatologische omstandigheden. In 1672 ('het Rampjaar') beleeft de beurs van Amsterdam de grootste krach in de Vroegmoderne Tijd en is de Republiek tegelijk met Frankrijk, Engeland, Münster en Keulen in oorlog.[471] Op Walcheren leidde de noodsituatie in 1672 tot de ineenstorting van de Wisselbank en de Leenbank. Bovendien dreigde een invasie vanuit zee en kwamen de boeren in dat jaar in opstand tegen het stadbestuur van Middelburg.[472] Pachters van konijnenwaranden hebben in deze periode ook nog een ander probleem. Het laatste kwart van de zeventiende eeuw is de koudste periode van de afgelopen 1000 jaar. In de jaren 1670-1700 doen zich tien strenge of zeer strenge winters voor en in 20 winters was er sprake van veelvuldige of abnormale sneeuwval.[473] Konijnen zijn zeer gevoelig voor ijzel en een sneeuwdek en het extreme winterweer zal dus in deze periode van invloed zijn geweest op de overlevingskansen van de konijnen en de productie van de waranden.[474] Onder druk van de omstandigheden moest de rentmeester in de laatste decennia van de zeventiende eeuw dan ook meerdere malen reducties toestaan op de afgesproken pachtprijs. In enkele gevallen werden ook achterstallige betalingen kwijtgescholden. Op de Eerste Partij Oostduinen was in 1673/74 voor het eerst sprake van achterstallige pacht. Afgesproken werd dat deze schuld zou worden verrekend door middel van een jaarlijks aanvullende betaling van 100 gulden per jaar. In 1685 moest echter een achterstallige schuld van 630 gulden worden afgeboekt. De rentmeester overwoog gerechtelijke executie van de pachter, maar gaf uiteindelijk de voorkeur aan het treffen van een regeling.[475] Daarnaast werd in de jaren 1679-1685 zowel voor de Eerste als voor de Tweede Partij Oostduinen een deel van de pachtsom kwijtgescholden.[476] Veelzeggend is ook dat in 1685, toen de pacht publiek werd geveild, hier door niemand op werd geboden. Nadat de rentmeester

471 Israel (1996): 905-980.

472 Zwemer (1996).

473 Buisman & Van Engelen (2006a en b).

474 Swaen (1948): 20.

475 NA-NDR: inv. nr. 14796, fol. 221: in de jaren 1673/1674 bedroeg de pachtsom voor de Eerste Partij 408 gulden per jaar. Het afgeboekte bedrag omvatte dus ongeveer de pachtsom voor anderhalf jaar.

476 Voor de Tweede Partij Oostduinen gaat het om de jaren 1679-1685 (138 gulden per jaar op een afgesproken pachtsom van 438 gulden); voor de Eerste Partij betreft het de jaren 1682-1685 (100 gulden per jaar op een pachtsom van 492 gulden).

'alle mogelijke vlijt (had) aangewend om desselve uit de hand te verpachten', lukte het uiteindelijk om de twee partijen weer voor zeven jaar te verpachten.[477] In 1692 werden de duinen opnieuw publiek geveild, waarbij de verpachting aanvankelijk niet werd gegund, maar later voor een hoger bedrag ondershands aan een van de zittende pachters werd gegeven.[478] Kennelijk is er toen verder onderhandeld, waarbij het aannemelijk is dat de rentmeester de kandidaat-pachter de helpende hand heeft toegestoken, bijvoorbeeld door hem pachtreductie bij tegenvallende resultaten toe te zeggen. Ook kunnen er afspraken zijn gemaakt over het gunnen van uit te voeren werkzaamheden. We weten in ieder geval dat pachter Jan Stoffelsen, aan wie beide partijen Oostduinen in 1692 werden toegewezen, in de periode van zijn pacht ook betaalde werkzaamheden uitvoerde bij het bosonderhoud en de aanleg van nieuw hakhout. Toen rond 1700 de omstandigheden weer gunstiger werden, probeerde men de inkomsten weer op te vijzelen. Onderdeel hiervan was dat duinmeiers van Schouwen werd gevraagd om een taxatie van de konijnenwaranden uit te voeren. Deze pakte kennelijk goed uit, want de Oostduinen werden weer aan twee verschillende duinmeiers verpacht, waarvan oudgediende Jan Stoffelsen er één was. Hij moest voor de Eerste Partij Oostduinen echter wel twee keer zoveel gaan betalen, terwijl de Tweede Partij bijna een drie maal zoveel opbracht. Uit het voorgaande kan de conclusie worden getrokken, dat de positie van duinverpachtingen en konijnenwaranden aan het einde van de zeventiende sterk onder druk stond. Daarbij speelden waarschijnlijk zowel sociaal-economische omstandigheden als extreem winterweer een rol (zie ook paragraaf 14.4). De Nassause Domeinraad werd in deze periode geconfronteerd met teruglopende opbrengsten en had moeite om de konijnenwaranden verpacht te krijgen. De rentmeester probeerde op verschillende manieren zijn pachters te helpen, om zo de konijnenwaranden te doen overleven.

Schouwen

Aanwezigheid van waranden

Ook op Schouwen speelden konijnenwaranden een belangrijke rol in het duingebruik in de zeventiende en achttiende eeuw. Helaas is de ontwikkeling van deze waranden in de archieven minder goed gedocumenteerd dan van de andere Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden. Dit heeft te maken met het feit dat de rekeningen van de Schouwse grafelijke domeinen verloren zijn gegaan bij het bombardement en de daarop volgende brand van Middelburg in 1940. Gelukkig zijn wel de bijlagen van een aantal rekeningen bewaard gebleven en hierin bevinden zich ook documenten over veel duinverpachtingen.[479] Daarnaast biedt de recent verschenen studie van Beekman veel informatie over de historisch-geografische ontwikkeling van het Schouwse duingebied.[480]

Allereerst valt het op dat er - anders dan bijvoorbeeld op Goeree - in het vlakke binnenduingebied tot het midden van de achttiende eeuw nooit konijnenwaranden geweest zijn. Dit gebied, de zogenaamde Oosteren en Westeren Ban van Schouwen, heeft zich vanaf de vroege Middeleeuwen als cultuurland ontwikkeld en was nooit als zogenaamde wildernis onder invloed van het grafelijke gezag (hoofdstuk 13). Wel is op een aantal plaatsen cultuurland vanuit het duingebied overstoven geraakt en aan de grafelijke bezittingen toegevoegd (paragraaf 13.3). Ook was aan het einde van de achttiende eeuw schade in het haaimanlandschap voor de heer van Haamstede aanleiding om gedeelten ervan in gebruik te geven op een manier zoals dat eerder voor de wildernissen gebruikelijk was (zie hierna).

Een tweede kenmerk voor de duinwaranden op Schouwen is dat deze in de loop van de zeventiende en achttiende eeuw sterk onderhevig waren aan kusterosie (met name de Zuidduinen) en aan overstuiving met duinzand (met name de Westduinen en Noordduinen). Het gevolg hiervan was dat - anders dan op Walcheren, Goeree en Voorne - de begrenzing van de diverse waranden in de loop van de beschouwde periode veranderde. Het is de verdienste van Frans Beekman dat hij de begrenzing van de verschillende duinpartijen heeft weten te reconstrueren.[481]

De duinverpachtingen op Schouwen omvatten allereerst het gebied van de Zuidduinen. Dit duingedeelte is in de zeventiende en achttiende eeuw door kustafslag sterk in oppervlakte achteruitgegaan en uiteindelijk zelfs helemaal verdwenen. In dit gebied was slechts één warande aanwezig. Misschien werd het afnemen van dit duin gecompenseerd door een al dan niet overstoven gedeelte van het aangrenzende cultuurland bij de te verpachten warande te betrekken. In ieder geval omvatte het verpachte gebied van het Zuidduin steeds ook 11,5 gemet haaiman. De gebruikte formuleringen suggereren, dat deze haaiman in de zeventiende eeuw al onderdeel was van het duin.[482]

Ook de Groote Duinen of Westduinen waren in de loop van de zeventiende en achttiende eeuw sterk aan veranderingen onderhevig, waardoor het lastig is om het areaal verpacht gebied en de opbrengst daarvan door de tijd te volgen. Allereerst hadden de duinen hier een zeer dynamisch karakter, waarbij grote hoeveelheden zand van west naar oost stoven. Daarnaast waren ook de eigendomsverhoudingen aan discussie onderhevig. Na een jarenlange juridische strijd tussen de Staten van Zeeland en de heren van Haamstede werden de Westduinen in 1728 opnieuw verdeeld en afgebakend, waarna de heer van Haamstede voortaan het oostelijke gedeelte van deze duinen (het huidige Zeepe) verpachtte.[483] Kenmerkend voor Schouwen is dat het aantal en de begrenzing van de verpachte duinpartijen in de zeventiende en achttiende eeuw enkele keren veranderde (zie tabel 25). In het begin van de zeventiende eeuw werd het aantal duinpartijen in de Westduinen teruggebracht van zes naar vier en vervolgens in 1735 van vier naar drie.[484] Beekman brengt het tot twee keer toe samenvoegen van

477 NA-NDR: inv. nr. 14802.

478 Voor de Eerste en Tweede Partij Oostduinen werd in 1691 resp. 26 ponden en 13 ponden Vlaams geboden. Beide partijen werden uiteindelijk samen verpacht aan Jan Stoffelsen, zittende pachter op de Eerste Partij, voor resp. £ 36 en £ 21 (NA-NDR: inv. nr. 14806, fol. 87 ev.). Na taxatie in 1699 door duinmeiers van Schouwen, werden de twee duinpartijen met ingang van 1700 verpacht voor resp. £ 75 (aan Jan Stoffelsen) en £ 61 (aan Abraham de Bruine) (NA-NDR: inv. nr. 14811).

479 ZA-RkB: De volgende inventarisnummers bevatten verpachtingsordonnanties (tussen haakjes de pachtperiode): 16211 (1602-1608), 16281 (1609-1615), 16471 (1616-1622), 16541 (1623-1629), 16951A (1644-1651), 17361 (1665-1671), 17431 (1672-1678), 17821 (1686-1692), 17891 (1693-1699), 118091 (1700-1706), 18161 (1707-1713), 18671 (1735-1741), 18901 (1742-1748), 19011C (1756-1762), 19311 (1770-1776), 19331 (1777-1783), 19341 (1784-1790), 19351 (1791-1797). In GSD-FaLdC: inv. nr. 206/39 bevinden zich documenten over de verpachtingen 1749-1755 en 1756-1762. In ZA-RkII: inv. nr. 1059 bevindt zich een Cohier van Verpachtinge 1763-1769. Een kopie van de verpachting over de jaren 1602-1608 bevindt zich in ZA, RkII: inv. nr. 1082, Copulaatboek IV f. 233-235.

480 Beekman (2007).

481 Beekman (2007): 143-150 en 173 en de figuur op pagina 161.

482 ZA-RkB: inv. nr. 17341, Verpachtingsordonnantie (1672-1678). De partij in de Zuidduinen werd toen als volgt omschreven: '*t'zuijt duijncken met elf en een half gemet haaijmans int selve duijnken*'.

483 Beekman (2007): 157 ev. Het is niet helemaal duidelijk of hierbij een feitelijke verschuiving van eigendomsgrenzen optrad. In ieder geval verpachtte de rentmeester vanaf 1728 geen waranden meer die lagen in het gebied dat aan de heer van Haamstede werd toegewezen.

484 Beekman (2007): 145-148. Voor de achttiende-eeuwse verandering verwijst Beekman (pagina 147) naar een document uit 1733, waarbij de partijen in de grafelijke duinen zouden worden teruggebracht van vier naar twee. Het betreft hier een verpachting, die ingaat in februari 1735 (ZA-RkB: inv. nr. 18671). In deze verpachting en die van latere

duinpartijen vooral in verband met het geleidelijk overstuiven van het westelijk deel van dit gebied in de zeventiende en het begin van de achttiende eeuw. Het is duidelijk dat deze invloed gehad moeten hebben op de leefomstandigheden van het konijn in de Schouwse duinen en daarmee ook op de mogelijkheid om deze duinen te verpachten. Bij het samenvoegen van de duinpartijen gaf waarschijnlijk de nieuwe grensafbakening met de heer van Haamstede de doorslag. Deze liep namelijk dwars door de tot dan toe gebruikelijke partijen. Het terugbrengen van het aantal duinpartijen in het begin van zeventiende eeuw van zes naar vier had een heel andere aanleiding, die samenhing met de exploitatie van het duingebied zelf en de behoefte om konijnenvangst en begrazing met rundvee te combineren (zie volgende paragraaf). In de motivering van deze herindeling werd zelfs helemaal niet naar verstuivingen verwezen.[485]

Ook in het gebied van de Noordduinen veranderde het aantal en de begrenzing van de verpachte duinpartijen. Naast het Vrouwenduintje, dat lag op de overgang van de Westduinen naar de Noordduinen, werden de laatste in de zestiende eeuw in één of twee partijen verpacht. In 1735 was hier voor het eerst sprake van drie partijen. Het verpachte areaal van de Noordduinen was uitgebreid met een oostelijke partij die zich ten noorden van Renesse uitstrekte tot *'den Haard toe'*. Waarschijnlijk moest de uitbreiding van het verpachte areaal in de Noordduinen het verlies aan waranden in het gebied van heer van Haamstede compenseren. Een aanwijzing hiervoor is dat bij alle veranderingen, die zich in de achttiende eeuw voordeden in de hoedanigheid en de eigendomsituatie van het duin, de aantallen konijnen die in natura moesten worden geleverd aan de autoriteiten in Zierikzee en Middelburg stabiel bleven (tabel 25).

Gebruik van de waranden

In overeenstemming met de plakkaten van de Staten van Zeeland werden ook op Schouwen gedurende een groot deel van de zeventiende en achttiende eeuw de duinen aan de duinmeiers verpacht voor de konijnenvangst én de beweiding. Het was de pachters toegestaan de duinen *'in de valleijen te etten... met beesten'*, mits voorzien van *'seer goede toesicht van wagters'*. Schapen werden expliciet van begrazing uitgesloten. Uit de pachtvoorwaarden kunnen we afleiden dat ook op Schouwen de duinbegrazing met rundvee toen ondergeschikt was aan de konijnenvangst. De beweiding was alleen toegestaan in de valleien in de periode van half mei tot eind september, waarbij de leefomstandigheden voor de konijnen nadrukkelijk op de eerste plaats werden gesteld.[486] Ook de opmaak van de pachtcontracten is in dit verband veelzeggend. Van de 26 artikelen in de pachtcontracten van 1700-1713 hadden er 11 betrekking op konijnen en konijnenvangst en slechts drie op begrazing met runderen. Deze speciale verhouding blijkt ook uit de brief die rentmeester Lieven Werckendet op 28 october 1615 verstuurde aan de Gecommitteerde Raden van Zeeland.[487] Hij had opdracht om de Gecommitteerde Raden te informeren over mogelijkheden om de waranden van Schouwen meer te laten opbrengen, waarbij ook de vraag aan de orde was of deze met enkele runderen begraasd konden worden. Dat dit rond 1600 niet gebruikelijk was weten we uit een verpachtingsordonnantie over de periode 1595-1600.[488] Ook rentmeester Werckendet noemt dit, maar hij denkt dit probleem te kunnen oplossen door de beweiding te beperken tot de periode mei-september en door koeienwachters in te schakelen. Begrazing met runderen kan volgens de rentmeester juist de kwaliteit van de warande als leefgebied voor konijnen bevorderen. De valleien in de warande zijn namelijk met veel lang gras begroeid en dat is niet goed voor de konijnen, die juist van kort gras afhankelijk zijn.[489] De konijnenwaranden werden rond 1600 op Schouwen dus al geruime tijd niet of nauwelijks met rundvee begraasd, maar uitsluitend voor de konijnenvangst verpacht. De gewastoename in de valleien leidde er vervolgens toe dat met ingang van de pachtperiode 1616-1623 op bescheiden schaal runderen werden toegelaten. Onderdeel van deze verandering was ook dat het aantal te verpachten partijen wordt teruggebracht van tien naar zeven (zie boven).

Twee gebeurtenissen geven nog een verdere inkleuring aan de positie van de konijnenwaranden op Schouwen en hun relatie tot het regionale en lokale gezag. De eerste had betrekking op een pachtvermindering voor de pachter van de Zuidduinen in 1712.[490] Die had toen te maken met stroperij. Deze speelde zich niet af in het duin, maar op het aangrenzende cultuurland, *'tegens de wallen van de graeffelijkheits dune'*, waar de daar levende konijnen volgens de plakkaten van de Staten van Zeeland eigendom van de pachter van het duin waren. In het duin zelf waren de omstandigheden niet ideaal voor een konijn, *'vermits hetzelve des zomers bij de drooghte en des winters bij de sneeuw meest buijten den dune coompt af te weijden'*. De pachter van de warande moest herhaaldelijk constateren dat *'het conin met stricken, honden en zelfs met scoppen en spaden'* werd gevangen. Hij maakte hiervan melding bij de rentmeester die *'tot de executie toe tegens dezelve heeft geprocedeerd, dogh (heeft) ondervonden, dat de respective heeren van den Ooster en Westeren Ban van den Dune voor de selve pretendeerden in oppositie te komen en te interveniëren'*. Omdat ook de rentmeester het recht op afweiding voor de konijnen niet kon waarmaken, kreeg de pachter een reductie op zijn pachtprijs, die van £ 17 naar £ 7 werd teruggebracht. Deze gebeurtenis leert ons dat het recht van afweiding ook op Schouwen in het begin van de achttiende eeuw nog actueel was en een wezenlijk onderdeel van de verpachting van een konijnwarande kon uitmaken. De rentmeester zag echter geen kans dit recht waar te maken tegenover de lokale ambachtsheren. De omvang van de pachtprijsreductie (bijna 60%) laat zien dat het recht van afweiding financieel-economisch voor pachter en verpachter iets te betekenen had. Het illustreert

jaren tot 1791-1797 is steeds sprake van drie partijen in de Westduinen. Waarschijnlijk is de wijziging van vier naar drie partijen zeven jaar eerder geïntroduceerd (1728), toen de grensafbakening met de heer van Haamstede zijn beslag kreeg. De documenten over de verpachting 1728-1734 konden echter niet worden teruggevonden. Dat geldt ook voor de twee pachtperioden daarvoor. In de verpachtingen voor 1700-1706 en 1707-1713 werden voor de Westduinen echter steeds nog vier partijen gehanteerd (ZA-RkB: inv. nrs. 18091 en 18161).

485 De verandering in de indeling van het duingebied wordt uitgebreid gemotiveerd in een brief van de rentmeester aan de Gecommitteerde Raden van de Staten van Zeeland (ZA-SvZ/GR: inv. nr. 1230, brief van 28 oktober 1615).

486 Zowel de contracten uit het begin als het midden van de achttiende eeuw bevatten de passage: *'opdat het wilt bij te veel, te vroeg of te later etten, niet en werde gediscommodeerd van weye, alles met zeer goede toezigt van wagten'*. Zie bijvoorbeeld ZA-RkB: inv nr. 18161 en GSD-Fa LdC, inv. nr. 206 (nr. 39).

487 ZA-SvZ/GR: inv. nr. 1230, brief van 28 oktober 1615.

488 ZA, SvZ/GR: inv. nr. 1209.2. Het weiden van runderen wordt verboden, omdat *'de duijnen met de weijdinge van beesten hier voortijts gedaen seer vergaen ende verstoven zijn'*.

489 ZA-SvZ/GR: inv. nr. 1230 (brief dd 28-10-1615). Als voorbereiding op dit advies bezoekt de rentmeester de duinen en spreekt daar met de pachters. Hij vat de conclusie van zijn veldbezoek als volgt samen (regel 22-28): *'Ende bevonden dat t'meestedeel der selver bequaemelyck soude connen met beesten beweydet worden(,) gemerckt datter veele schoone valeyen inne syn die vol lanck gors syn wassende, den warande gants ondienstelyck, die met de ettinge verbetert ende bequaemer gemaeckt sullen worden voor t'wilt(,) die niet dan cort gors syn souckende over sulcks die volheyn sullen crijghen van tgene nu voor t'wilt meest vaga leght. Doch dat het niet sonder cost en soude geschieden, overmits de pachters de beesten met een wachter soude moeten doen leyden, omme in den helm egeen schaede te doene'*.

490 De Zuidduinen zijn dan sterk aan kusterosie onderhevig en in de verpachting is ook 11,5 gemet (overstoven?) cultuurland begrepen (zie boven).

Tabel 25. Overzicht van de verpachte partijen in de grafelijke duinen van Schouwen.

Tussen haakjes is steeds de betaling in natura weergegeven (in koppels konijnen).

	Zuidduinen	Westduinen	Noordduinen	totale leverantie in natura
1602-1615	1 partij, (leverantie onbekend)	6 partijen, (leverantie onbekend)	2 partijen + Vrouwenduintje (leverantie onbekend)	leverantie onbekend
1616-1629	1 partij, (4,5 koppels te Zierikzee)	4 partijen, (36-39 koppels te M'burg, 1 koppel te Zierikzee)	1 partij + Vrouwenduintje (14,5 koppels te Zierikzee)	56-59 koppels per week
1630-1713	1 partij, (4 koppels te Zierikzee)	4 partijen, (36-37 koppels te M'burg)	2 partijen + Vrouwenduintje (12-13 koppels te Zierikzee)	52-55 koppels per week
1735-'69	1 partij, (11 koppels te Zierikzee)	3 partijen, (24 koppels te Middelburg)	3 partijen + Vrouwenduintje (18-19 koppels te Zierikzee, 2-3 koppels te Middelburg)	53-55 koppels per week
1770-1797	1 partij, (geen leverantie)	3 partijen, (geen leverantie)	3 partijen + Vrouwenduintje (geen leverantie)	afgeschaft m.i.v. 1770
1822-1829		11 partijen		afgeschaft

ook dat de Zuidduinen zelf in het begin van de achttiende eeuw als konijnenhabitat verre van optimaal waren. Ruim 60 jaar later was iets vergelijkbaars aan de orde, maar nu met de heer van Haamstede als verpachter. Deze pakte het echter anders aan. Klachten over schade op de aangrenzende haaimannen waren voor hem aanleiding de konijnenvangst op dit cultuurland te verpachten aan grondgebruikers en duinmeiers op dezelfde manier als voor de duinwaranden gebruikelijk was.[491] Een belangrijke les bij deze gebeurtenissen is dat we voorzichtig moeten zijn met berichten over schade door konijnen. Konijnen zijn in de zeventiende en achttiende eeuw op Schouwen geen probleem, zolang zij in het duin blijven. Zij worden pas controversieel als zij gaan 'afweiden' op het cultuurland in de omgeving.

Beëindiging van de waranden en ontwikkeling in het begin van de negentiende eeuw

Anders dan van Walcheren, Goeree en Voorne is van Schouwen niet bekend dat de verpachting van de konijnenwaranden in het midden van de achttiende eeuw werd beëindigd. Wel werd in 1769 een einde gemaakt aan de verplichte levering van konijnen door de duinmeiers aan notabelen in Zierikzee en Middelburg. Deze levering werd toen vervangen door een vacatiegeld. Tevens werd het recht van gewestbestuurders om in de waranden te jagen beëindigd.[492] In de tijd viel dit samen met de beëindiging van de konijnenwaranden in de Oostduinen van Walcheren (1768, zie hierboven). Toch stonden deze gebeurtenissen waarschijnlijk niet met elkaar in verband. Waar op Walcheren de beëindiging van de waranden samenhing met een interventie van buitenplaatsbezitters, had de beëindiging van de leverantie in natura op Schouwen waarschijnlijk vooral te maken met de gesteldheid van het duin en de aantallen daar aanwezige konijnen. In de achttiende-eeuwse contracten op Schouwen was opgenomen dat met de gevangen konijnen eerst de verplichte leveranties aan de rentmeester, de opperdijkgraaf en de baljuw van Zierikzee voldaan moesten worden; de rest mocht worden verkocht. Voor de verplichte leveringen in Middelburg konden de ontvangende regenten ook konijnen betrekken van handelaren aldaar, die hun leveranties weer met de Schouwse duinmeiers zouden verrekenen.[493] Deze regeling bracht de pachters echter in de problemen, getuige de volgende passage in een rapport over de verpachtingen: *'door de continuele overstuijving der voorn. duynen als wel voortnamelijk door de ontheffinge van de leverancien en rantzoenen gestaan hebbende op de duijnen en waranden ... te kort is gekomen eene somma van £ 86:18:6'*.[494] Het gaat hier om een zeer aanzienlijke som (ca. f 520), die ruim zes tot zeven keer groter was dan de totale jaarlijkse opbrengst in geld van grafelijke duinverpachtingen. Kennelijk was de konijnenstand in de grafelijke duinen zo laag dat de duinmeiers hun verplichtingen om konijnen te leveren niet konden nakomen. Ook de lage pachtopbrengst wijst in deze richting. De lage konijnenstand in de grafelijke duinen van Schouwen is dus de meest aannemelijke verklaring voor het besluit van de Staten van Zeeland in 1769 om de betaling in natura te beëindigen en de jachtrechten te beperken. Ook uit de gedrukte notulen van de vergadering zelf blijkt duidelijk dat men hoopte op deze manier meer inkomsten met de verpachtingen te genereren. De maatregel was effectief: nadat de verplichte leveranties waren opgeheven steeg de pachtopbrengst tot circa 600 gulden (figuur 54).

Of de konijnwaranden ook in de Franse tijd werden verpacht is onduidelijk. Bewijzen hiervoor ontbreken. Wel is zeker dat de duinen ná de Franse tijd, in het tweede decennium van de negentiende eeuw, weer of nog steeds werden verpacht. De Inspecteur der Domeinen gaf toen de konijnenvangst in de Schouwse duinen, voor zover die staatseigendom waren, in elf partijen in pacht uit. De pachters genoten behalve de konijnenvangst ook *'de vrije ettinge van hun vee'*. De wijze waarop afbakening tussen konijnenvangst en beweiding van vee plaatsvond, leek qua formulering sterk op die uit de achttiende eeuw. De konijnen mochten niet worden verontrust door het weidend vee en er waren voorschriften over het goed '*gepeupleerd*' achterlaten van de duinen aan het einde van de pachtperiode. Voor het geval over dit laatste onenigheid ontstond, waren er afspraken over arbitrage door onafhankelijke deskundigen, te benoemen door de domeinontvanger en de oude pachter.[495]

491 GSD-FaLdC: inv. nrs. 41, 75, 206 (nr. 39); zie in dit verband ook Beekman (2007): 149-150.

492 ZA-SvZ/Res: 25 en 28 september 1769.

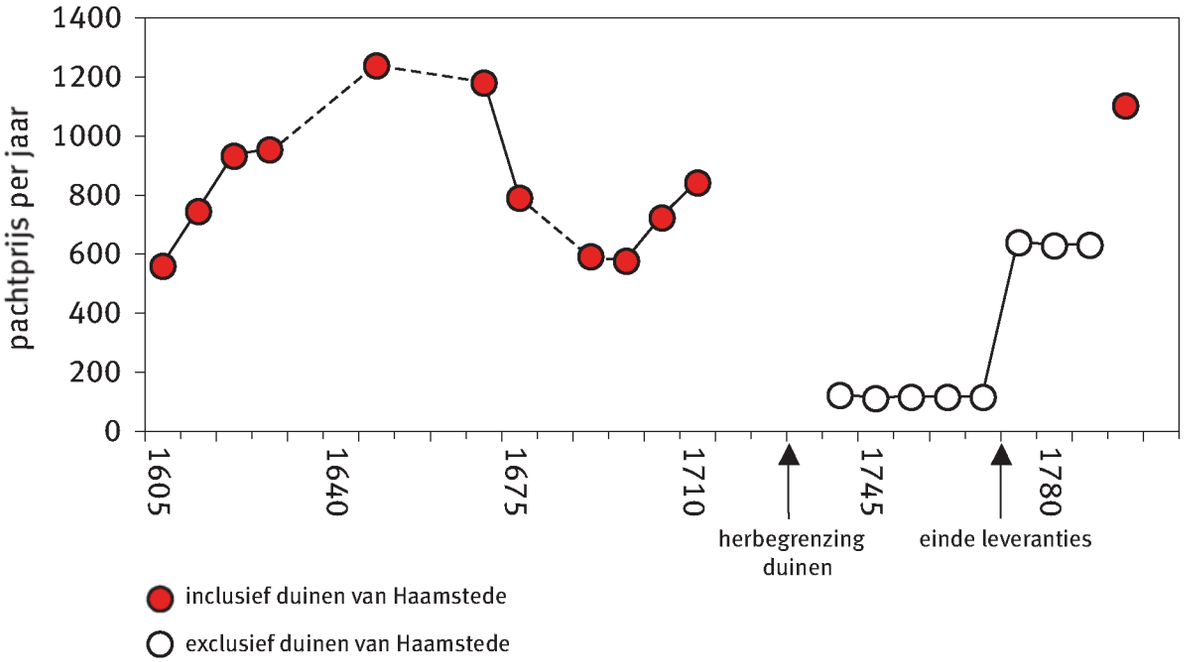
493 GSD-FaLdC: inv. nr. 206 (nr. 39), Ordonnantie van de verpagtinge van 's Gravenduynen en waranden leggende annex den Lande van Schouwen (1763), artikel 6. en ZA-RkB: inv. nr. 18161, Ordonnantie van Verpachtinge (1707), artikel 6.

494 GSD-FaLdC, inv. nr. 71. Rapport van de gecommitteerde tot verpachting der graaffelijke duijnen en waranden.

495 GSD-GaH: inv. nr. 573: Conditiën en voorwaarden voor verhuren van de duinen en waranden van konijnen in den eilande van Schouwen liggend (1822).

Figuur 54. Pachtprijsontwikkeling van de konijnwaranden in de duinen van Schouwen (uitgedrukt in guldens).

Weergegeven is de totale pachtsom, zoals die steeds voor zeven jaar op openbare veilingen tot stand kwam. Tussen de punten die met stippellijnen zijn verbonden ontbreken de gegevens van een of enkele pachtperiode(n). Vanaf 1735 tot 1791 ontbreken de gegevens van de duinen van Haamstede. De gegevens over deze jaren zijn dus onvolledig.



Het bovenstaande maakt aannemelijk dat op Schouwen in de grafelijke c.q. domaniale duinen de konijnenwaranden aan het einde van de achttiende eeuw nooit formeel zijn opgeheven en dat de konijnenvangst hier tot in het begin van de negentiende eeuw is gecontinueerd. In de jaren dertig van de negentiende eeuw was de konijnenvangst waarschijnlijk opgegeven. Het domeinarchief bevat documenten uit die tijd, waarin sprake is van de verpachting van elf partijen grasgewas in de duinen en waranden.[496]

Pachtopbrengsten van de waranden

Figuur 54 geeft de prijsontwikkeling weer van de duinverpachtingen op Schouwen, zoals die blijkt uit de verpachtingsordonnanties in de bijlagen bij de rekeningen van de grafelijke rekenkamer van Zeeland.[497] Omdat de rentmeesterrekeningen voor Schouwen verloren zijn gegaan, is het niet mogelijk een reeks te construeren op basis van gerealiseerde inkomsten. Dit is een verschil met de reeksen van Walcheren, Goeree en Voorne. Bovendien moeten we bij de duinverpachtingen van Schouwen rekening houden met de hierboven beschreven veranderingen in de fysieke gesteldheid van het duin en de zich wijzigende eigendomsverhoudingen. Dit maakt dat de gegevens door de tijd heen niet zonder meer vergelijkbaar zijn. In deze figuur moet onderscheid worden gemaakt tussen drie deelreeksen die hieronder apart worden besproken:

- De duinverpachtingen in de zeventiende eeuw en in de eerste twee decennia van de achttiende eeuw, toen het gehele duingebied verpacht werd door het grafelijke gezag.
- De gegevens over de perioden 1735-1791, die alleen betrekking hebben op het resterende gedeelten van de grafelijke duinen, nadat vanaf 1728 een deel van de duinen werd verpacht door de heer van Haamstede. Over deze laatste verpachtingen (Zeepeduinen) ontbreken de gegevens tot 1791.
- Over de pachtperiode 1791-1797 zijn er voor één zevenjarige periode gegevens beschikbaar over de pachtprijzen van zowel de grafelijke duinen als de duinen van de heer van Haamstede. Dit maakt het daarom mogelijk de totale pachtopbrengst van het gehele duingebied voor het einde van de achttiende eeuw te reconstrueren en te vergelijken met de gegevens over de zeventiende eeuw en de eerste decennia van de achttiende eeuw.

In het begin van de zeventiende eeuw nam ook op Schouwen de pachtopbrengst van de konijnenwaranden sterk toe, om een piek te bereiken rond het midden van deze eeuw (1643-1650: 1237 gulden per jaar). Daarna deed zich een sterke daling voor van de opbrengst (1686-1699: 590-576 gulden per jaar), om vanaf 1700 gedurende twee pachtperioden weer duidelijk toe te nemen. De toename van de opbrengsten in de eerste twee decennia van de achttiende eeuw is een duidelijke parallel met de ontwikkeling op Walcheren en een verschil met Voorne en Goeree. Helaas is er een belangrijk hiaat in de gegevens van Schouwen, zodat we niet weten hoe de pachtprijs zich ontwikkelde in de periode 1714-1735, toen zich in de duinen van Walcheren weer een daling inzette.

Nadat in 1728 een belangrijk deel van de meest landinwaarts gelegen duinen aan de heer van Haamstede waren toegewezen, liepen de pachtopbrengsten voor het grafelijke gezag sterk terug. Zoals hierboven beschreven speelden de gewijzigde verhoudingen en het dynamische karakter van het westelijk deel van het duingebied hierbij een belangrijke rol. Waarschijnlijk hadden de resterende gedeelten van het grafelijke duingebied een lage konijnenstand en drukten de *'ordinaire leveranties'* van in totaal circa 1000 koppels konijnen per jaar zodanig zwaar op deze duinpartijen, dat de belangstelling om deze te pachten zeer gering was. Nadat

496 ZA-DRD: 153 fol. 71-76. Het betreft hier de jaren omstreeks 1835-1840. De woorden waranden en duinen worden dan min of meer als synoniem gebruikt, zoals dat in voorgaande eeuwen ook wel gebruikelijk was. Er is echter nadrukkelijk sprake van *voormalige* konijnenjacht. Overigens worden in de jaren 1851-1871 jaarlijks nog vele duizenden konijnen gevangen in de duinen van Schouwen (Beekman, 2007: 211; Landman, 1993). Het gaat hier echter vooral om konijnen die worden gevangen in het binnenduingebied. Konijnenwaranden, zoals we die kennen uit de zeventiende en achttiende eeuw, bestaan dan niet meer.

497 Zie noot 479 voor de afzonderlijke inventarisnummers.

in 1769 een einde was gemaakt aan deze verplichting, nam de opbrengst van de grafelijke partijen met een factor zes toe. In de daarop volgende decennia bleef de pachtopbrengst steeds min of meer gelijk, om in het laatste decennium van de achttiende eeuw licht te stijgen van circa f 630 tot f 753 (niet zichtbaar in figuur 54). De duinen van de heer van Haamstede werden toen (1791-1797) in twee partijen verpacht en brachten samen £ 58 (= f 348) op. De totale opbrengst van de konijnenverpachtingen in de Schouwse duinen lag daarmee in die periode op f 1101. In vergelijking met andere opbrengsten mag dit zeer aanzienlijk genoemd worden. Voor een vergelijking met de opbrengsten uit de zeventiende eeuw en de eerste decennia van de achttiende eeuw moeten we deze cijfers echter corrigeren voor het achterwege blijven van de betaling in natura vanaf 1770. Uitgaande van een leverantie van 990 koppels konijnen per jaar en een gemiddelde prijs van f 0,50 per koppel, kan de geldwaarde van deze leverantie voor het einde van de achttiende eeuw geschat worden op f 495.[498] Met deze correctie kan de opbrengst voor het laatste van de achttiende eeuw worden gesteld op circa f 600. Dit is circa 50% van de maximumopbrengst in de eerste helft van de zeventiende eeuw.

Goeree

Aanwezigheid van waranden

In de zeventiende en achttiende eeuw werden door de Staten van Holland de binnenduinen op Goeree (Westduinen en Oost- en Middelduinen, zie figuur 51) als konijnenwaranden verpacht. Het bestaan van wildernissen op Goeree werd al in 1477 door Maria van Bourgondië bevestigd.[499] Waarschijnlijk bestonden de waranden toen al een eeuw, want in 1384 werden er konijnen van Westvoorne (Goeree) naar Oostvoorne gebracht (tabel 24). In de buitenduinen waren nooit konijnenwaranden. Dit blijkt uit het hieronder ter sprake komende rekest dat de pachters van de konijnenwaranden omstreeks 1730 richtten aan de Staten van Holland, waarin melding werd gemaakt van de aanwezigheid van grote aantallen konijnen in de buitenduinen, *'...de welcke noeijt verpagt en sijn geweest...'*.[500] De duinstrook voor de polder Het West Nieuwland (de zogenaamde 'Omloop') werden enige jaren na de indijking van deze polder (1492) in erfpacht gegeven aan de ingelanden, waarbij deze het recht kregen de konijnen te bestrijden.[501]

De verpachting van de konijnwaranden in de West- en de Oostduinen op Goeree vond in de zeventiende en begin achttiende eeuw steeds gescheiden plaats. In de zeventiende eeuw werden deze gebieden ieder soms door twee duinmeiers gepacht. Daarbij is niet duidelijk of beide pachters samen één gebied exploiteerden of dat beide duingebieden waren opgesplitst in twee afgebakende gedeelten. Vanaf 1718 was dit in de Oostduinen duidelijk wel het geval. Het gebied verkeerde toen in een deplorabele toestand vanwege de inundatie van het zogenaamde Sandgors (zie hierna). Daarom werd de ene helft verpacht voor niet meer dan het betalen van de grondbelasting *'onder de conditie soo, wanneer de polder weder mogt worden bedijckt, dat als dan een nieuwe conditie ... zal worden aangegaen'*.[502] De andere helft werd verpacht voor het uitzonderlijk lage bedrag van 25 gulden. Over de grens tussen beide gebieden wordt in de bronnen geen expliciete uitspraak gedaan. Waarschijnlijk gaat het om dezelfde grens die later bij de begrazing met runderen wordt gehanteerd en die loopt van de boerderij de Silveren Boom naar Meinderswaal, op de plaats waar nu nog de begrenzing tussen de Oost- en Middelduinen ligt.

Gebruik van de waranden

Karakteristiek voor de konijnwaranden op Goeree en Voorne is, dat deze vorm van duingebruik niet of nauwelijks werd gecombineerd met het weiden van vee. In de periode van 1615 tot 1743 werden de Oostduinen alleen in de periode 1624-1643 met runderen begraasd en de Westduinen alleen in de jaren 1653-1689. Bovendien ging het steeds om een gering aantal jonge dieren. In de overige jaren bleef deze begrazing onverpacht. Dat weten we, omdat het soms expliciet in de rentmeesterrekeningen wordt vermeld en omdat er geen inkomsten over worden geboekt.[503] In de oorspronkelijke opzet had de begrazing met runderen een aanvullend karakter op de verpachting voor de konijnenvangst en was vooral bedoeld om de duinen meer geschikt te maken als leefgebied voor konijnen. De begrazing van de Oostduinen *'met eenige jonghe beesten'* begint in 1624 op nadrukkelijk verzoek van de pachter van de warande. In een verzoek aan de grafelijke rekenkamer zegt hij, dat *'de conijnen door de ettinghe van het langhe gras ongans bevonden worden en veel sterven'*. Hij verzoekt daarom *'hem toe te staen dat hij beesten int' voors. duijn zoude moghen jaghen ende d'arme huijsluijden met de weijdinghe van dien (te) gerieven'*.[504] De heren van de rekenkamer laten vervolgens een van hen, in overleg met de rentmeester, rapport opmaken van de voors en tegens en besluiten uiteindelijk met het verzoek in te stemmen. Wel moet voor de beweiding jaarlijks 6 gulden worden betaald. Deze geschiedenis onderstreept de betekenis van de konijnenwarande in relatie tot de runderbegrazing in het duingebied van de Oostduinen. Kennelijk was ook hier - net als op Schouwen in 1615 - sprake van sterke gewasgroei die het gebied minder geschikt maakte voor een hoge konijnenstand en de pachter had dus belang bij aanvullende begrazing door rundvee. Hij was echter niet in staat of bereid om deze zelf te realiseren. Hij gunde daarom de arme boeren uit de omgeving een voordeeltje, waarvoor hij wellicht zelfs bereid was te betalen. Het is echter ook niet uitgesloten dat hij de lokale boeren een paar stuivers liet betalen voor het inscharen van hun beesten. Duidelijk is wel dat de pacht voor de begrazing met rundvee veel lager was dan de pachtopbrengst voor de konijnenwarande. In 1624 bedroeg deze laatste f 190. De opbrengst van de begrazing was dus slechts enkele procenten van die van de warande. In het perspectief van de heren van de grafelijke rekenkamer was er wel

498 In 1770 ontvingen de regenten, die gedurende 18 weken (1 oktober-1 februari) 1 koppel per week geleverd kregen, een vervangend vacatiegeld van £ 1:10 Vlaams (f 9). Voor 18 koppel per jaar is dat f 0,50 per koppel. Voor de totaalsom gaan we uit van een levering van 55 koppels per week gedurende 18 weken (zie tabel 25). Het aldus berekende correctiebedrag (495 gulden) ligt in dezelfde orde van grootte als het verschil in pachtopbrengst vóór en na het afschaffen van de leveranties in natura omstreeks 1770 (ca. 630-115 = 515 gulden). Gezien de stabiele prijsontwikkeling in die periode gaat het waarschijnlijk om een reële benadering.

499 Van Alkemade & Van der Schelling (1729): deel 2, 87-88. Maria van Bourgondië gaf op 18 augustus 1477 een aantal voorrechten aan Brielle en Goedereede. Een daarvan zei, dat *'voirtaen geen konijnen gevoedt, nog gestelt en worden, dan in die regte wildernissen van den duijnen binnen den land van Westvoirne'*. Wanneer de konijnen buiten deze gebieden schade deden aan de dijken of landerijen konden de duinmeiers door de lokale schepenbanken worden verplicht hiertegen op te treden. Als dit niet gebeurde, waren de schepenen en *'oic een yegelic op sijn eygen ende gepacht goet'* gerechtigd de konijnen te *'stoppen ende verdriven'*. Het gaat hier om een vroege inperking van het 'recht op afweiding'. Dit hangt waarschijnlijk samen met de politieke positie van de jonge gravin, die in 1477 op negentienjarige leeftijd onvoorbereid haar overleden vader Karel de Stoute moest opvolgen. Zij kon zich alleen handhaven door het centralistische beleid van haar vader in belangrijke mate terug te draaien. (Sicking, 2002: 268).

500 NA-GrkDH: inv. nr. 1609.

501 Teixeira de Mattos (1941a): 182. Dit recht gaat terug op de voorrechten, die Maria van Bourgondië in 1477 aan de steden Brielle en Goedereede schonk.

502 NA-GrkDH: inv. nr. 1604.

503 Zie bijvoorbeeld NA-GrkDH: inv. nr. 1542 (Oostduinen in het jaar 1644) en inv. nrs. 1576, 1587 en 1595 (Westduinen in de jaren 1683, 1697 en 1708).

504 NA-GrkDH: inv. nr. 1523.

iets bijzonders aan de hand. Er moest immers een rapport worden opgemaakt en contact opgenomen met de rentmeester alvorens er op het ogenschijnlijk simpel verzoek kon worden beslist: het begrazen met rundvee van konijnenwaranden in de grafelijke duinen was in 1624 op Goeree dus geen vanzelfsprekendheid.

Beëindiging van de waranden

In 1743 werd besloten om de konijnenwaranden in de West- en Oostduinen van Goeree te beëindigen en deze duingebieden voortaan te verpachten voor de begrazing met rundvee.[505] De directe aanleiding voor deze verandering is niet helemaal duidelijk. Waarschijnlijk speelden de grote problemen met de kustverdediging een belangrijke rol. In het begin van de achttiende eeuw nam de duinenrij voor de polder Het Oude Nieuwland sterk af. De zee brak herhaaldelijk door. De overstroming van 3 maart 1715 was de zwaarste. Zij leidde ertoe dat uiteindelijk ruim 381 gemet land (ruim 150 hectare) moest worden opgegeven. Daarbij ging ook een gedeelte van de Oostduinen verloren. De inundatie en het landverlies waren aanleiding voor een directe bemoeienis van de Staten van Holland met het bestuur en de kustverdediging van Goeree.[506] Daarbij kwam waarschijnlijk ook de mogelijke schade van de konijnen aan de zeewering ter sprake. In ieder geval schreven in de periode rond 1725-1730 de duinmeiers, die toen de West- en Oostduinen in pacht hadden, een rekest aan de gecommitteerden van de Staten van Holland.[507] Hierin werd nadrukkelijk verwezen naar de problematiek van de instandhouding van de zeewering. Er lag kennelijk een inspectierapport over de zeedijken, waarin naar de mening van de duinmeiers *'abusivelijck (werd) gerappoorteert ...,dat de conijnen, op verscheijdene plaetsen uijt onse duijnen comende, inde voorn. zeedijken schade comen te doen'*. Zij verzetten zich tegen de conclusie dat de konijnen moesten worden uitgeroeid. Zij wezen erop dat uit de polders rondom hun duinen geen klachten over schade kwam en zij verklaarden zich bereid een certificaat te laten opmaken, waarin de ingelanden en gerechten van deze polders zich hierover ook schriftelijk zouden uitspreken. Zij erkenden dat er op enige afstand van hun duinen, bijvoorbeeld in de buitenduinen, al gedurende langere tijd grote aantallen konijnen voorkwamen. Zij wezen er op dat deze gebieden nooit verpacht waren en boden aan om de konijnen daar weg te vangen. Zij verzochten af te zien van maatregelen die het mogelijk zouden maken dat iemand *'tot de jacht niet sijnde gequalificeert de vrijheid wierde gegeven met een snaphaan off honden door het velt in off omtrent de duijnen te comen'*. Zij sloten af met het verzoek om hun waranden in de duinen te laten voortbestaan, omdat *'geen de minste intrest, maar ten contrarij schade voor het gemeene landt in het roeijeren van de gemelde duijnen gevonden kan werden'*.[508] Het is niet helemaal duidelijk wat er met het rekest is gebeurd, maar zeker is wel dat het voor de pachters weinig opleverde. Immers, 10 tot 15 jaar later werd besloten om de konijnenwaranden te beëindigen en de Oost- en Westduinen voortaan met rundvee te begrazen.

Anders dan op Walcheren, Schouwen en Voorne zijn op Goeree nooit pogingen ondernomen om aan het einde van de achttiende of in het begin van de negentiende eeuw de konijnwaranden en de konijnenvangst opnieuw leven in te blazen. Dit heeft waarschijnlijk te maken met het succes van de begrazing met rundvee in dit gebied (figuur 55, paragraaf 15.4). Bovendien was het Hollandse domeingezag in de achttiende eeuw ook beducht voor schadeclaims vanuit de landbouw. Dat blijkt uit een verklaring die de huurders - waarschijnlijk op verzoek van het domeingezag - in 1776 aflegden.[509] Er hielden zich toen nog *'hier en daer, doch zeer weinig'* konijnen op in de verpachte binnenduinen. De pachters, die deels ook met hun landerijen tegen de duinen aanliggen, verklaarden: *'dat door ons geene reedenen van klagten daer omtrent kunnen voortgebragt worden, als ook ... onse landen ... bij off annex de duijnen daerdoor ook geene schade en lijden'*. De verklaring was waarschijnlijk juridisch sluitend voor het domeingezag. Of er inderdaad weinig konijnen zaten blijft de vraag. Wellicht verkozen de pachters een leugentje om bestwil en hielden ze zo de mogelijkheid om af en toe een konijn te vangen.

Pachtopbrengsten van de waranden

Figuur 55 geeft een beeld van de opbrengsten van de verpachte konijnenwaranden op Goeree van het eerste kwart van de zeventiende eeuw tot aan de beëindiging van de commerciële konijnenvangst omstreeks 1740. Omdat de opbrengstontwikkeling in de Oostduinen parallel loopt met die in de Westduinen zijn beide gebieden samen genomen. De opbrengsten op Goeree hebben in grote lijnen eenzelfde verloop als op de andere eilanden, maar zijn in vergelijking daarmee wel aan de lage kant. In de jaren 1644-1648 bereikten zij een maximum van 380 gulden. In de tweede helft van de zeventiende eeuw zette een sterke daling in, die een dieptepunt bereikte in de eerste drie decennia van de achttiende eeuw. In de jaren 1703-1722 varieerde de opbrengst tussen circa 60 en 100 gulden. Vanaf 1723 namen de pachtopbrengsten weer licht toe tot circa 180 gulden in de jaren 1734-1742. Of dit herstel van lange duur zou zijn geweest zullen we nooit weten, omdat in 1743 werd besloten het verpachten van konijnenwaranden te beëindigen. In vergelijking met de andere eilanden zet de scherpe daling in de tweede helft van de zeventiende eeuw zich relatief laat in (ná 1680). Opvallend is ook dat er - in tegenstelling tot Walcheren en Schouwen - geen prijsherstel optrad in de eerste decennia van de achttiende eeuw. De duingebieden van Goeree werden toen getroffen door een aantal inundaties. In het hierboven aangehaalde rekest van de duinmeiers uit de periode 1725-1730[510] wordt melding gemaakt van het feit dat in *'de Westduijnen ende het westelijk gedeelte van de Oostduijnen door het inunderen ende overstroomen van het zeewater bijna alle conijnen ... waren verdronken'*. Het oostelijke gedeelte van de Oostduinen was *'door de voorgaande duijnmeijers in hare laeste pachtjaren soodanig ... ledig gevangd, dat in de selve weijnig conijnen waren overgebleven.'* De overstromingen in de eerste decennia van de achttiende eeuw brachten het hele eiland Goeree in gevaar en leidden tot de instelling van een speciale commissie door de Staten van Holland en herstel van de schade van landswege. Daarbij werd een nieuwe dijk aangelegd, waarbij land werd prijsgegeven aan de zee (zie boven). Het zogenaamde Sandgors, gelegen aan de zeezijde van de huidige Middelduinen, was hiervan een onderdeel.[511] De sterke prijsdalingen dateren echter al van het einde van de zeventiende eeuw en doen zich ook op de andere eilanden voor. Waarschijnlijk waren de overstromingen en de onzekere kustverdediging

505 SVP-CK: inv. nr. 20, transcriptie door A. L. Jonker (2004): 218; Broers (1843); Teixeira de Mattos (1941a): 35.

506 Teixeira de Mattos (1941a): 179-182 en 427-436.

507 SGO-OaG: inv. nr. 490. Het stuk is niet gedateerd, maar uit de combinatie van pachters, namens wie het wordt ingediend, kan worden afgeleid dat het is geschreven ná 1723 en vóór 1732.

508 *'roeijeren'* moet hier waarschijnlijk gelezen worden als *'uitroeien'* (van konijnen).

509 NA-RGVB: inv. nr. 145.

510 Zie noot 507.

511 Hoving (1992b); Voor een afbeelding van de situatie rond 1700 zie NA-CH:Kaartboek E, Generale Caarte ende Afbeeldinge vanden Eylande van West Voorn. Zie ook figuur 51.

hiervoor dus niet de directe aanleiding. Deze factoren kunnen wel een rol gespeeld hebben bij het uitblijven van een tijdelijk herstel van de pachtopbrengsten, zoals zich dat op Walcheren en Schouwen in de eerste decennia van de achttiende eeuw voordeed. Een dergelijk herstel ontbreekt echter ook in de duinen van Voorne. Er moet daarom ook een meer algemene oorzaak zijn voor het achterwege blijven van het prijsherstel op de Zuid-Hollandse Eilanden in de eerste decennia van de achttiende eeuw (zie paragraaf 14.4 voor een meer uitgebreide discussie).

Voorne

Aanwezigheid van waranden

Ook op Voorne waren diverse konijnenwaranden aanwezig. Dit blijkt duidelijk uit een reeks van plakkaten en ordonnanties.[512] In de zeventiende eeuw en de eerste decennia van de achttiende eeuw komen in de grafelijke rekeningen van Holland steeds twee duingebieden voor die als konijnwarande worden verpacht.

Dat zijn allereerst de *'duijnen van de St. Annapolder en het Schapengors'*. Het ging hier om de duinen zuidelijk van de grens met Rockanje (zie figuur 56). Dit gebied had in de tweede helft van de zeventiende eeuw nog een dynamisch karakter, omdat het zich bevond in het mondingsgebied van de oude kreek van de Goote. De betekenis als konijnenwarande was dan ook gering. Na het aflopen van de pacht in 1665 vond er formeel pas in 1687 een nieuwe verpachting plaats, waarbij de pachtsom werd gehalveerd van 20 naar 10 gulden De pachters bleven in de tussenliggende jaren wel jaarlijks betalen, maar in de rekening van 1680 wordt geconstateerd *'datter heel weijnig conijnen in 't voors. duijn, dat geheel verstoven is, te vangen sijn'*.[513] In de achttiende eeuw bleef de verpachting doorgaan, maar de lage pachtopbrengst laat zien dat de economische betekenis ook in deze periode gering was.[514]

De belangrijkste grafelijke konijnenwaranden van Voorne bevonden zich aan de noordwestzijde van het eiland op en rondom het binnenduingebied van de Heveringen. De Staten van Holland verpachtten hier de *'duinen en waranden tot Oostvoorne, streckende van het korte weegje van den heer van Cruijnighens duinen tot de Kijfduinen toe en het Berckenrijs met de kleijngen en de heveringe daaromtrent.'* Het ging hier om het gebied van de (binnen) duinen van Oostvoorne vanaf het Kruiningergors aan de noordoostzijde tot aan de grens met de heerlijkheid Rockanje (zie figuur 56). De zuidwestelijk van hiervan gelegen duinen, met de Rockanjese Hevering, het gebied van 't Windgat, Olaartsduin en de Heindijk waren in de zeventiende en achttiende eeuw geen eigendom meer van de grafelijkheid. Zij waren in 1479 door Maximiliaan en Maria van Bourgondië in erfpacht uitgegeven, *'vermits dat die duinen aldaer tot veel plaatsen vergaen ende deurgatet zijn'*.[515] De mogelijkheid van het gebruik als konijnenwaranden werd daarbij expliciet genoemd. In de zeventiende en achttiende eeuw waren grote delen van deze duinen langdurig eigendom van familie Van Wassenaar van Obdam.[516] Waarschijnlijk werden ook deze particuliere duinen als konijnenwarande verpacht. Een aanwijzing hiervoor is dat in een ordonnantie op de wildernis uit 1716, behalve over konijnenwaranden in de grafelijke duinen, expliciet gesproken wordt over *'duijnmeijers van particuliere heeren ofte personen, 't regt van de wildernisse hebbende'*. [517]

Gebruik van de waranden

De duinen van Oostvoorne werden in de zeventiende eeuw en de eerste decennia van de achttiende eeuw door de Staten van Holland verpacht voor de konijnenvangst. In de St. Annapolder was daarbij ook het recht tot het schutten van vee inbegrepen.[518] Dat betekent dat de pachters loslopend vee mochten vasthouden totdat de eigenaar een daarvoor vastgestelde vergoeding had betaald. Zoals hierboven aangegeven, waren de duinen voor het Schapengors en de St. Annapolder in de zeventiende en achttiende eeuw sterk aan het verstuiven en hadden zij een lage konijnenstand. Er zijn geen aanwijzingen dat de pachters zelf hier ook vee lieten grazen. In de duinen bij Oostvoorne werd de begrazing van de Noordduinen met rundvee tot 1625 apart verpacht. Vanaf dat jaar werden deze samen met de Heveringen van Oostvoorne voor de konijnenvangst gereserveerd en werd de begrazing met rundvee alleen pro memorie vermeld.[519] De opbrengst van deze verpachting van de Noordduinen vóór 1625 bedroeg circa 10% van de opbrengst van konijnenwaranden.[520] Er zijn geen aanwijzingen dat in de zeventiende eeuw op of in de duinen rond Oostvoorne op grote schaal met runderen of andere grote grazers werd begraasd. Wel heinde in het eerste decennium van de achttiende eeuw duinmeier Jacob Komen een deel van de Heveringen van Rockanje af om daar paarden te laten grazen en er ook vee van anderen in te scharen.[521] Dit was toen echter een voorbode van veranderingen die in de loop van de achttiende eeuw optraden in het grondgebruik van de binnenduinen op Voorne (zie hierna).

De duinen en waranden rondom Oostvoorne werden in de zeventiende eeuw gedurende meer dan 30 jaar (1626-1659) gepacht door mr. Bernardijn Ormea, lid van de vroedschap en schepen van Brielle. Deze verpachtte het gebied vervolgens weer door, waarbij een hogere prijs werd berekend. Hij behield echter de jacht voor zichzelf en zijn broers.[522] Eind zeventiende eeuw waren de heer van Kruiningen, de baljuw en de rentmeester van Voorne en de commandeur van het garnizoen van Brielle tot de jacht gerechtigd in de verpachte duinen. Daarnaast was er ook nog sprake van illegale jacht. In de jaren 1683-1687 klaagden de duinmeiers herhaaldelijk over stroperij en te intensieve jacht. Zij verzochten tevergeefs om stopzetting of vermindering van de jacht bij het domeingezag. Het vele jagen zou leiden tot een sterk verminderde vangst. In 1684 vroegen zij om die reden een reductie van hun pachtprijs van 320

512 Voor een overzicht tot het begin van de achttiende eeuw zie Van Alkemade & Van der Schelling (1729).

513 NA-GrkDH: inv. nr. 1573.

514 In de periode 1614-1649 varieerde de pachtopbrengst van dit duingedeelte tussen f 8 en f 10. Van 1641-1687 bedroeg de prijs f 20 en vanaf 1688-1743 bracht het steeds weer niet meer dan f 10 op. In de gehele bestudeerde periode bedroeg de opbrengst van dit duingebied steeds ten hoogste 5-10% van die van het duingebied rond Oostvoorne.

515 Van Alkemade & Van der Schelling (1729): dl. II, 254-255. Zie voor dit gebied ook paragraaf 13.3.

516 Van der Graaf (1990): 12-13; zie ook NA-CH: Kaartboek E en inv. nrs. 2033 en 2027.

517 Van Alkemade & Van der Schelling (1729): dl. II, 225-231. Zie ook Van der Graaf (1990): 13. Hij verwijst naar een veldboek uit circa 1650, waarin voor de Heveringen van Rockanje als eigenaar Juffr. Van Verschuer wordt opgegeven en als gebruiker Aren Arense Arkenbout. De familie Arkenbout vormde in de tweede helft van de zeventiende eeuw een geslacht van duinmeiers op Voorne. In SVP-NaV: inv. nr. 1013 komt in 1643 Aren Arens Arkenbout voor, met als beroep duinmeier te Rockanje.

518 Een overzicht van de domeinrechten en -eigendommen uit de laatste decade van de achttiende eeuw formuleert het aldus: *'pacht der konijnen, die zich binnen de duinen van de St. Annapolder en het Schapengors ophouden en het recht van schutten van beesten in de voors. duinen'*. NA-Grk/Reg: inv. nr. 788 i2.

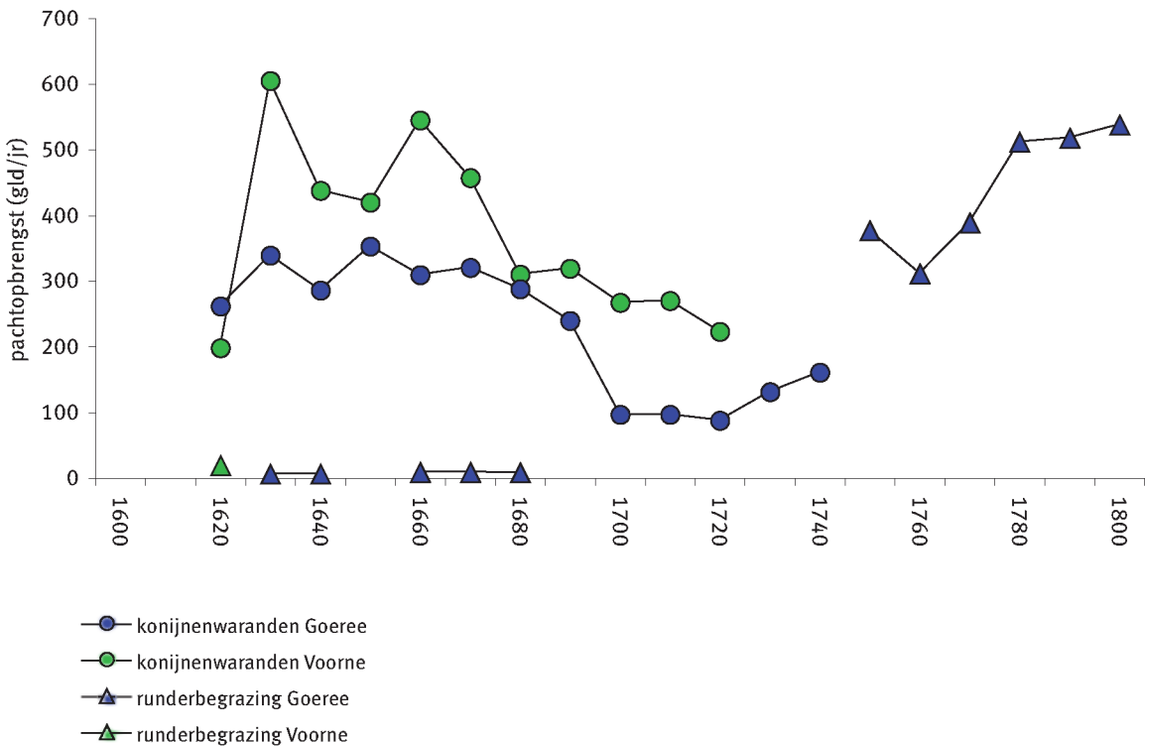
519 De formulering die steeds in de rekening voorkomt luidt: *'Ettinge van de Noordduijnen tot Oostvoorne die met de voorschreve duijnen gemeen verpacht is en gelaten tot weijdinge van de konijnen ... memorie'*.

520 Omstreeks 1615 bracht de verpachting van de etting van de Noortduijnen 17 gulden op. In de pachtperiode 1619-1625 bedroeg deze opbrengst 21 gulden. In dezelfde perioden was de pachtopbrengst van de konijnenwaranden van Oostvoorne steeds 190 gulden.

521 SVP-NaV: inv. nr. 1050 (dd. 10/01/1742).

522 SVP-NaV inv. nr. 1013 (dd 19/05/1643).

Figuur 55. Opbrengsten van de duinverpachtingen in de zeventiende en achttiende eeuw op Voorne en Goeree.



gulden met 150 gulden. Toen in 1687 een nieuw contract moest worden afgesloten, pleitten zij vanwege de hoge jachtdruk opnieuw voor een lagere prijs. Dit pleidooi had een bescheiden resultaat: de prijs werd vastgesteld op 300 gulden.[523]

Ontwikkeling van de waranden in het midden van de achttiende eeuw

'Dese duijnen zijn op den 16e april 1725 ... publique geveild en op den 18e dito wederom afgeslagen en daarvan is cooper geworden den heer Gerard Bicker van Swieten om en voor de somma van twee duijsent een hondert gulden'. Met deze korte zinsnede wordt in de rentmeesterrekening over 1724 verslag gedaan van de verkoop van de grafelijke duinen van Oostvoorne. Deze verkoop was onderdeel van een serie domeinverkopingen van de Staten van Holland in de jaren twintig van de achttiende eeuw.[524] Deze verkoop had grote invloed op de ontwikkeling van het binnenduingebied van Oostvoorne. Het was nu niet meer het centrale gezag van de Staten van Holland dat het hier voor het zeggen had, maar een particulier uit Amsterdam.[525] Door de nieuwe eigendomssituatie houdt ook de informatie in de grafelijke rekeningen op, waardoor we minder goed geïnformeerd zijn over de verdere ontwikkeling van de konijnenwaranden op Voorne in het midden van de achttiende eeuw. Uit de notarisarchieven van Voorne kan worden afgeleid dat de duinverpachtingen gedurende enige tijd werden gecontinueerd. De personen met wie vóór 1725 door de Hollandse domeinen een contract was gesloten, werden in 1728 nog genoemd als zittende pachters. En ook in de jaren 1734-1742 waren de duinen waarschijnlijk verpacht, maar de belangstelling hiervoor nam duidelijk af.[526]

Tegelijkertijd ontstonden er nieuwe gebruiksvormen, er werden sloten en greppels aangelegd en het binnenduin raakte geperceleerd. Duinmeier Jacob Komen begon hier even na 1700 al mee, toen hij gedeelten van de Heveringen afheinde om er paarden en ander vee te laten grazen. In 1742 waren er 70 gemeten uitgerasterd. Er was ook een sloot van 6 voet breed gegraven en elders in het gebied waren sloten en grippen gegraven. Nieuwe wegen hadden diverse konijnengangen onderbroken. Verder verpachtten schout en schepenen de beweiding van de Heveringen. Diverse personen verklaarden zich niet te kunnen herinneren dat iets dergelijks eerder plaats vond.[527] Het gebruik van de binnenduinen van Oostvoorne als konijnenwaranden stond in het midden van de achttiende eeuw dus onder druk en nieuwe gebruiksvormen dienden zich aan (zie verder paragraaf 15.5).[528]

Konijnenvangst in de negentiende eeuw

Hoewel de betekenis van de konijnenwaranden in de tweede helft van de achttiende eeuw op Voorne afnam, verdween de

523 SVP-NaV: inv. nr. 1017 (dd 09/06/1687, 30/06/1683, 24/07/1685, 11/09/1684)

524 Van Damme (1904): De verkopingen betroffen vooral tiendrechten en ambachtsheerlijkheden. In een aantal gevallen werden ook huizen en landerijen verkocht. Het doel van de verkoping was tweeledig: enerzijds leverde het inkomsten op, anderzijds verloste het de Staten van de administratieve last, die verbonden was aan het beheer van ver uiteen liggende en weinig renderende goederen. Het Hollandse gewest verkeerde in het begin van de achttiende eeuw in zorgelijke financiële omstandigheden die een hervorming nodig maakte. (Kooijmans & Misset, 2002: 60-63).

525 Gerard Bicker van Swieten (1687-1753) was woonachtig in Amsterdam en regent en lid van de vroedschap aldaar. Zie Elias (1903/1905): 705-706.

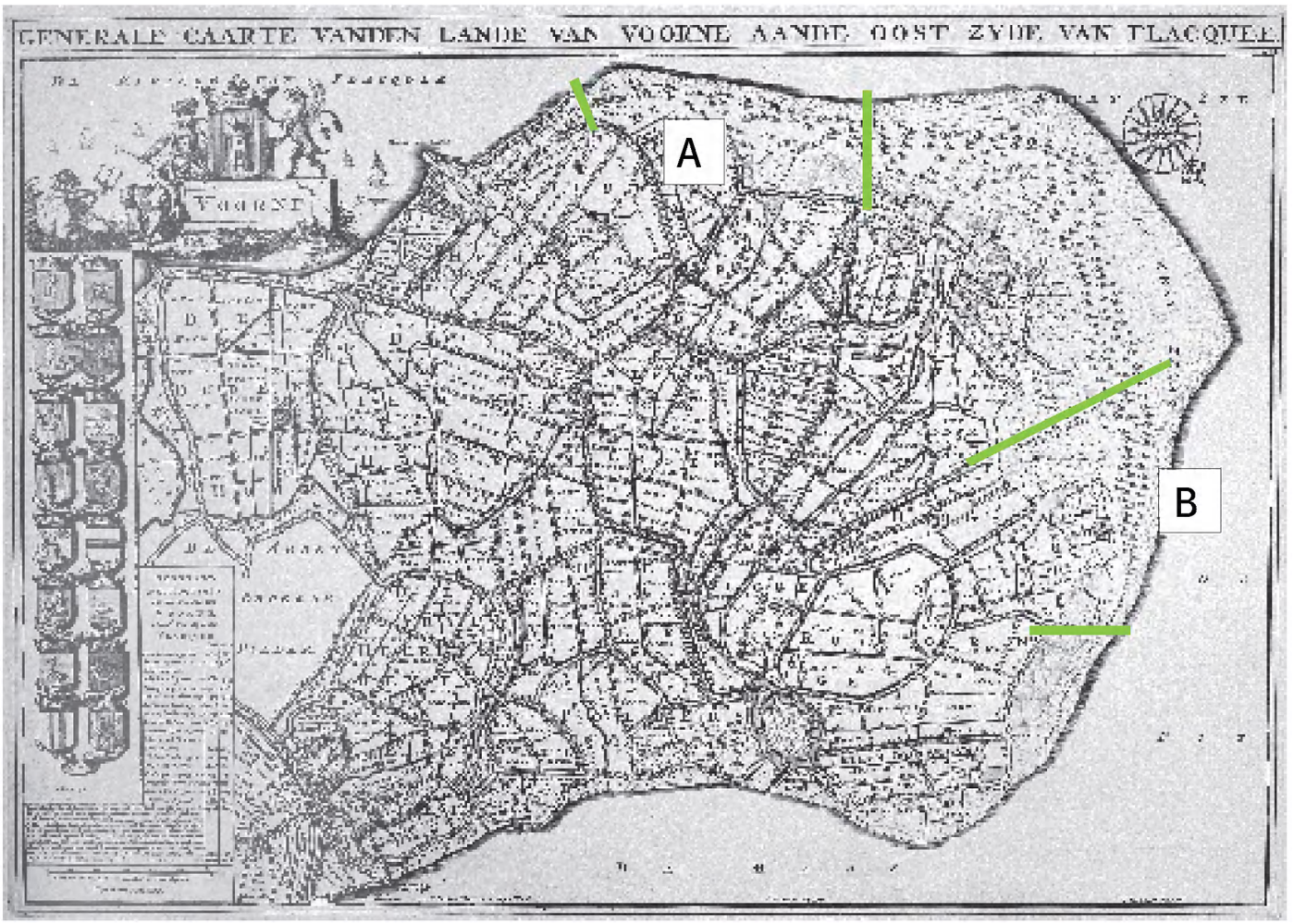
526 SVP-NaV: diverse akten in inv. nrs. 1039 (dd. 25/10/1728), 1045 (dd. 1/12/1734) en 1050 (dd. 28/05/1742, 29/07/1742). De nieuwe eigenaar probeert in 1728 zijn eigendom te verpachten voor een hogere prijs dan die welke in periode 1722-1728 werd betaald (240 gulden). De verpachting wordt daarom aangehouden voor 350 gulden. Waarschijnlijk verpacht hij de duinen uiteindelijk wel, want in het najaar van 1734 verhuurt een pachter het Oostvoornse deel van de duinen door voor 199 gulden. Diezelfde pachter wordt ook genoemd als zittende pachter, als de eigenaar in 1742 opnieuw probeert de voormalige grafelijke duinen te verhuren. Ook nadat de omroeper '*lange en menigmaal hadde geroepen*' is er geen belangstelling van pachters. Maar uiteindelijk lukt het ook nu weer om de duinen opnieuw te verpachten.

527 SVP-NaV: inv. nr. 1050; akten dd. 2/9/1741, 10/1/1742 en 5/2/1742.

528 Zie ook SVP-NaV: inv. nr. 1112, akte dd. 8/11/1756. In 1756 werd publiek verpacht: het vangen en doden van konijnen en het stoppen van konijnenholen, waarna het werk door vertegenwoordigers van schout en schepenen wordt geïnspecteerd. Konijnen waren toen kennelijk geen te exploiteren economisch goed meer, maar een last die bestreden moet worden.

Figuur 56. Kaart uit 1701 met daarop aangegeven de begrenzing van de konijnenwaranden zoals die in de zeventiende en achttiende eeuw op Voorne werden verpacht door de rekenkamer van de Staten van Holland. (kaartbron: Streekarchief Voorne-Putten).

A. Duinen voor de St. Annapolder en het Schapengors
B. Duinen van Oostvoorne



konijnenvangst hier toch niet helemaal. In 1820 verpachtten de burgemeester en een raadslid van Brielle de konijnenvangst in een groot duingedeelte, dat zich uitstrekte van de scheiding met de Schapengorse duinen aan de zuidwestzijde tot in de Oostvoornse duinen, voor een bedrag van 425 gulden aan twee arbeiders uit Oostvoorne.[529] Deze verpachting omvatte toen dus zowel gedeelten van de duinen van Oostvoorne en Rockanje als de zuidelijk hiervan gelegen particuliere duinen.

Ontwikkeling van de pachtopbrengst

De pachtopbrengsten van de konijnenwaranden op Voorne ontwikkelden zich in de zeventiende en het begin van de achttiende eeuw parallel aan die op Goeree (figuur 55). Zij bereikten een duidelijke piek in de jaren 1625-1665, om in de tweede helft van de zeventiende eeuw sterk te dalen en een minimum te bereiken rond 1720. Dit minimum bedroeg circa 30% van het maximum in de eeuw daarvoor. Net als op Goeree vertoonden de pachtopbrengsten op Voorne geen opleving rond 1700. Dit is een belangrijk verschil met Walcheren en Schouwen.

529 SVP-NaV: inv. nr. 1220, akte dd 10/06/1820.

Bij een vergelijking van de pachtopbrengsten van Goeree en Voorne valt de relatief snelle stijging van de opbrengsten na 1625 op. In de jaren 1614-1625 brachten de waranden in de duinen van Oostvoorne in totaal 190 gulden op. Tegelijkertijd werden de aanpalende Noordduinen, waarvan de exacte begrenzing onbekend is, nog voor de begrazing met rundvee verpacht voor 17 tot 21 gulden. In 1626 werd voor een periode van tien jaar een nieuw contract gesloten met mr. Bernardijn Ormea, lid van de vroedschap van Brielle, voor f 640. Verpachting van de Noordduinen voor begrazing met rundvee bleef daarbij achterwege. Deze werd vervolgens tot 1724 ook nooit meer door het domeingezag hersteld. Ormea verpachtte de konijnenwarande(n) door aan onderhuurders. Kennelijk waren de konijnenvangst en de hierover gemaakte afspraken rond 1625 zo aantrekkelijk, dat het voor Ormea loonde om hiervoor een meer dan drie keer zo hoge prijs te betalen. Voor het domeingezag was dit voldoende om de begrazing met rundvee in de Noordduinen te beëindigen. De constructie waarbij Ormea als tussenhuurder van de duinen optrad, bleef intact van 1626 tot 1659. Anders dan op Goeree deed zich tussen 1636 en 1659 op Voorne een terugval voor in de pachtopbrengsten tot circa 400 gulden. Waarschijnlijk speelde hierbij ook het optreden van Ormea een rol. Uit een akte in de no-

tarisarchieven van Voorne blijkt, dat Ormea de door hem gepachte duinen in ten minste één, maar mogelijk meer gedeelten doorverpachtte. Daarbij vroeg hij een hogere pachtsom dan hij zelf met het domeingezag was overeengekomen.[530] De hier aangehaalde gegevens maken aannemelijk dat de feitelijk door de duinmeiers betaalde pachtsommen in de periode 1625-1659 hoger waren dan die welke voorkomen in de domeinrekeningen. Als Ormea zijn pachtgebied in meerdere deelwaranden doorverhuurde - wat goed mogelijk is - dan waren de feitelijk door de duinmeiers betaalde pachtprijzen in die jaren dus enkele malen hoger dan figuur 55 aangeeft.

14.4 De konijnenwaranden onderling vergeleken

Konijnenwaranden als vorm van duingebruik

Konijnenvangst was in alle grote duingebieden van Zuidwest-Nederland in de Late Middeleeuwen en de Vroegmoderne Tijd de belangrijkste vorm van duingebruik. Begrazing met rundvee kwam wel voor, maar was duidelijk ondergeschikt aan de konijnenvangst. Dit komt tot uiting in zowel de pachtvoorwaarden als de prijs. Begrazing met rundvee was in de zeventiende en eerste decennia van de achttiende eeuw alleen toegestaan als dit geen schade opleverde aan de waranden. In de pachtopbrengsten was haar aandeel maximaal slechts 5-10% van dat van de konijnenvangst. In de eerste decennia van de zeventiende eeuw was in diverse duingebieden begrazing met rundvee zelfs niet toegestaan (Schouwen, Goeree) of werd toen juist beëindigd (Voorne). De zeventiende-eeuwse duinverpachters en -gebruikers bleken zich zeer goed bewust van de ecologische relaties tussen runderen en konijnen. In de jaren 1615-1620 werden zowel op Schouwen als op Goeree voorstellen gedaan om een te weelderige grasmat te begrazen met runderen om zo de voedselsituatie voor de konijnen te verbeteren. Petra van Dam meldt iets dergelijks ook voor duinen in Kennemerland.[531] Kennelijk werd dit inzicht in zeventiende eeuw breed gedeeld.

Veranderende economische positie van de konijnenwaranden

In figuur 57 zijn de pachtopbrengsten van de verschillende duingebieden op basis van indexcijfers in een grafiek weergegeven. Als referenties zijn daarbij indexen opgenomen van de pachtprijs van landbouwgrond in Zeeland en de gemiddelde vleesprijs in Nederland.[532] Het duingebied van Voorne is in deze grafiek buiten beschouwing gelaten. Dit omdat de opbrengsten die voor dit gebied in de rentmeesterrekeningen worden vermeld, in de periode van de hoogste opbrengst, waarschijnlijk niet representatief zijn voor de feitelijk betaalde pachtsommen. Het verloop van de prijzen op Voorne komt voor het overige echter grotendeels overeen met dat van Goeree.

In alle onderzochte duingebieden waren de opbrengsten van de konijnenwaranden in het midden van de achttiende eeuw duidelijk lager dan die in het midden van de zeventiende eeuw. Daarbij deed zich - vooral in de periode van 1680 tot 1700 en na 1720 - een duidelijke verschuiving voor ten opzichte van de pachtprijs van landbouwgrond en de gemiddelde vleesprijs. Kennelijk veranderde toen de economische positie van de waranden. De belangrijkste producten van duinwaranden in de zeventiende en achttiende eeuw zijn konijnenvlees en konijnenbont. Het ligt voor de hand om de veranderende economische positie van de waranden te verklaren vanuit de marktprijs voor het konijn en de daarmee verbonden producten. In de Middeleeuwen en de Vroegmoderne Tijd was de markt voor bont aan veranderingen onderhevig (paragraaf 14.1). De vraag nam in de loop van de zestiende eeuw af. Voor konijnenvellen bleef deze echter tot in de achttiende eeuw bestaan, onder andere omdat deze een grondstof vormden voor hoedenvilt.[533] Deze veranderende marktpositie was waarschijnlijk van invloed op de prijs van het konijn en daarmee ook op de exploitatie van konijnenwaranden. Daarnaast kunnen ook andere factoren, zoals konijnenteelt in hokken of het beschikbaar komen van alternatieve grondstoffen voor hoeden, de marktpositie van wilde konijnen hebben beïnvloed. Helaas ontbreken gegevens over afzet en prijsontwikkeling van wilde konijnen in de zeventiende en achttiende eeuw. Dit is nog een belangrijke lacune in de kennis van het duingebruik in de Vroegmoderne Tijd. Nader onderzoek zal moeten uitwijzen of de veranderde vraag naar konijnen de zwakkere economische positie van de konijnenwaranden in de achttiende eeuw kan verklaren.

In de zeventiende en achttiende eeuw is er sprake van een duidelijk verschil in de prijsontwikkeling van granen en landbouwpacht enerzijds en van vlees anderzijds.[534] Dit heeft te maken met verschillende mechanismen die aan deze prijsvorming ten grondslag lagen. Bij het tot stand komen van de graanprijs werden vraag en aanbod weinig beïnvloedt door de hoogte van de prijs (inelastische prijsvorming). Zo zal de vraag naar broodgraan niet afnemen bij een hogere prijs en zal een hoge prijs, bijvoorbeeld na een misoogst, ook niet tot meer aanbod leiden. Prijzen wisselen hierdoor sterk. Luxe goederen, zoals vlees en bont, kennen een elastische prijsvorming, waarbij vraag en aanbod direct beïnvloed worden door de marktprijs en omgekeerd. De prijzen van deze producten ontwikkelen zich daardoor gelijkmatiger. In de tweede helft van de zeventiende eeuw schiep een lage graanprijs bij loontrekkenden ruimte voor de aankoop van luxe goederen. Dit mechanisme verklaart waarom de vleesprijzen in de tweede helft van de zeventiende eeuw aanvankelijk minder daalden dan de graanprijs en de pachtprijs voor landbouwgrond. In figuur 57 valt op dat de pachtopbrengsten van de konijnenwaranden in het midden van de zeventiende eeuw de dalende tendens van de pachtprijs van landbouwgrond volgden. Er is geen samenhang met de vleesprijs, die aanvankelijk min of meer gelijk blijft. Pas in de jaren 1680-1690 vertoonde ook de vleesprijs een tijdelijk neergaande beweging, om vervolgens weer aan te trekken tot een maximum in de jaren 1711-1724. De prijsontwikkeling van de konijnenwaranden in de tweede helft van de zeventiende eeuw lijkt daarmee het resultaat van een sommatie van de neergaande trends in de pachtprijs voor landbouwgrond en de vleesprijs. Vanaf circa 1650 volgden de konijnenwaranden de neergaande prijs van landbouwgrond. Wanneer dan omstreeks 1680 ook de vleesprijs daalt, zien we een verdere achteruitgang van de opbrengsten van de konijnenwaranden. Toen de vleesprijs zich in de eerste decennia van de achttiende eeuw

530 SVP-NaV: inv. nr. 1050. Volgens een akte dd. 19/5/1643 verpachtte Ormea een deel van de duinen van Voorne voor 7 jaar voor f 427 en twee koppels konijnen per week (wsch. circa 40 koppels per seizoen). Ormea had zelf voor de periode 1643-1649 een pachtcontract afgesloten voor f 400. De onderpachter moest ook de levering van 1 koppel konijnen per week aan de baljuw verzorgen. Op dezelfde dag sloot de onderpachter een contract over de levering van konijnen. Hij ontving hiervoor f 52 (in de zomer) tot f 75 (in de winter) per 100 koppel. Het is waarschijnlijk, dat Ormea andere delen van de duinen op een vergelijkbare manier doorverhuurde, want er moesten afspraken worden gemaakt over de begrenzing van het verpachte met andere duinmeiers.

531 Van Dam (2010a): voetnoot nr. 3. Voor de ecologische interacties tussen runderen en konijnen zie Bakker (2003).

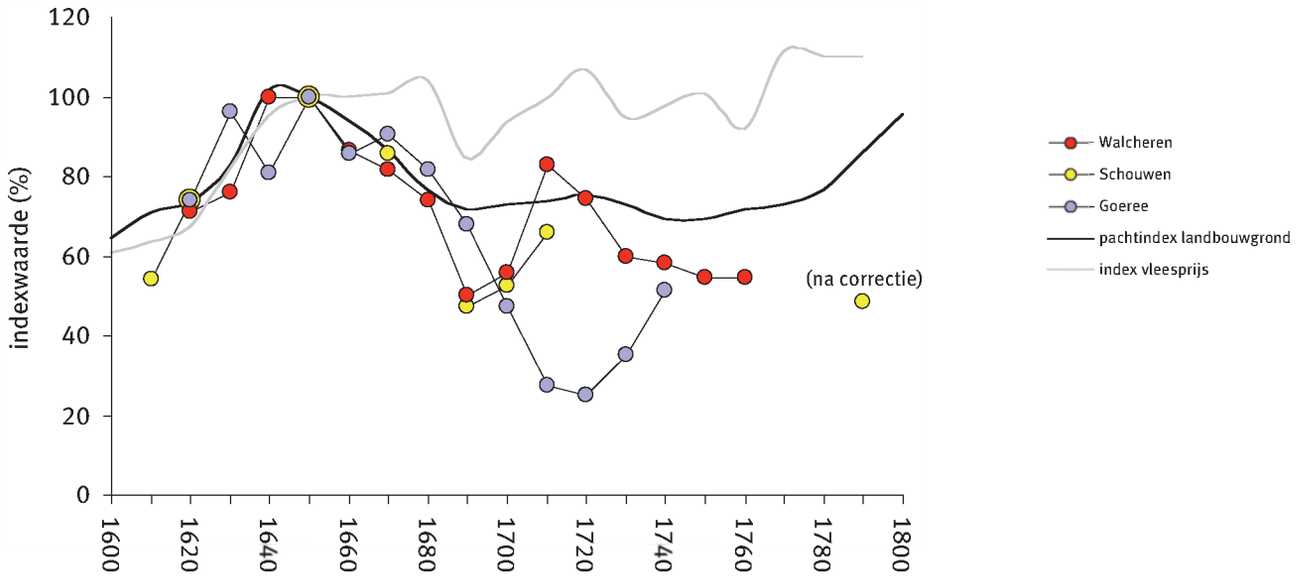
532 Gegevens over de pachtprijs van landbouwgrond naar Priester (1998). De gemiddelde vleesprijs is ontleend aan de database van het International Institute for Social History, Amsterdam (http:/www.iisg.nl/hpw/).

533 Delort (1986); Van Dam (2001a).

534 Priester (1998). Zie ook verschillende verloop van beide referentielijnen in figuur 57.

Figuur 57. Pachtopbrengsten van konijnenwaranden in vergelijking met de pachtprijs voor landbouwgrond (Zeeland) en de gemiddelde vleesprijs (Nederland).

De opbrengsten zijn uitgedrukt in gemiddelde indexcijfers per 10 jaar. Alleen decaden waarvoor minimaal 6 waarden beschikbaar waren zijn weergegeven. De waarden van de jaren 1645-1655 zijn op 100 gesteld. De opbrengst van de duinen van Schouwen in de laatste decade van de achttiende eeuw is gecorrigeerd voor het afschaffen van de leverantie van konijnen in natura (zie tekst paragraaf 14.3)



Tabel 26. Moment van en aanleiding voor het beëindigen van konijnwaranden in de verschillende duingebieden van Zuidwest-Nederland.

Eiland	Duingebied	Tijdstip beëindiging	Aanleiding beëindiging
Walcheren	Oostduinen (Veere)	1766-68	Klachten over schade van aanpalende buitenplaatsbezitters.
Walcheren	Domburg/Oostkapelle (Prelaatduinen)	1778	Aanpalende buitenplaatsbezitters nemen duinen in erfpacht.
Schouwen	West- en Noordduinen	waarschijnlijk geen beëindiging.	
Goeree	West, Middel- en Oostduinen	1743	Veronderstelde schade aan zeewering; duinen worden voor begrazing met rundvee verpacht.
Voorne	Duinen Oostvoorne	1725	Verkoop van duinen om financiële redenen door Staten van Holland.

herstelde, volgde er - althans op Walcheren en Schouwen - ook een tijdelijk herstel van opbrengsten van de waranden. Kennelijk was de prijsvorming voor de konijnenwaranden verbonden met zowel de ontwikkelingen in de landbouweconomie als met de prijsontwikkeling van luxe goederen zoals vlees. Deze samenhang kan worden verklaard vanuit een hybride karakter van het bedrijf van de konijnenwaranden. Enerzijds leverden de waranden een product dat werd afgezet op de markt voor luxe stedelijke producten. Anderzijds waren zij op verschillende manieren verweven met de plattelandseconomie, waar de inelastische graanprijs domineerde. De activiteiten verbonden aan het onderhoud van de waranden en het vangen van konijnen waren waarschijnlijk niet gelijkmatig over het jaar gespreid.[535] De duinmeiers hadden daardoor in bepaalde perioden waarschijnlijk ruimte voor andere werkzaamheden.[536] De vraag naar arbeidskracht in de directe omgeving van de duinen was echter afhankelijk van het landbouweconomisch getij.[537] Ook is het denkbaar dat de duinpachters voor de voorfinanciering van hun aanzienlijke pachtsommen afhankelijk waren van kapitaalkrachtige boeren. Deze tweezijdige afhankelijkheid van de duinpachters van zowel de plattelandseconomie als de stedelijke markt verklaart het prijsverloop zoals dat in figuur 57 tot uiting komt.

Bij de sterke daling van de pachtopbrengsten in de laatste decennia van de zeventiende eeuw is waarschijnlijk nog een factor van belang. Het laatste kwart van deze eeuw is de koudste periode van de afgelopen 1000 jaar. In de jaren 1670-1700 deden zich in totaal tien winters voor met het predikaat 'streng', 'zeer streng' of 'extreem streng' en in 20 winters was sprake van veelvuldige of

535 Swaen (1948): 16-24. Uit het zeventiende-eeuwse handschrift *'Jacht Bedryff'* valt af te leiden dat de duinmeiers twee belangrijke vangstperioden kenden: (1) van 12 juni tot 27 juli en (2) de periode van de leveranties in natura (1 oktober tot half februari). Vóór 12 juni mocht er niet gevangen worden. De duinmeiers waren dan misschien wel bezig met het boren van nieuwe leefgaten voor de konijnen. Volgens het handschrift zorgde een goed duinmeier er voor dat hij het geld voor de pacht verdiende in de zes weken tussen 12 juni en 27 juli. Na eind juli mochten ook de leden van de ridderschap en andere gekwalificeerden in de duinen jagen. Dat gaf natuurlijk onrust waardoor de vangst wellicht afnam. In strenge winterperioden waren de duinmeiers druk met het bijvoeren van de konijnen.

536 In de rentmeesterrekeningen van de Nassause Domeinraad blijkt dit onder ander uit het feit dat pachters van de Eerste Partij Oostduinen regelmatig werden ingezet bij werkzaamheden in het hakhout van het markizaat van Veere.

537 Priester (1998): 81-82. Boeren waren in jaren van hoogconjunctuur geneigd om meer te laten wieden, schoffelen en delven dan in jaren van tegenspoed. Ook werd er meer werk aan ambachtslieden uitbesteed.

abnormale sneeuwval.[538] Deze extreme omstandigheden zullen de overlevingskansen van konijnen beïnvloed hebben en waarschijnlijk ook de aantallen gevangen dieren.

Na het dieptepunt van de jaren 1686-1699 vertoonden de pachtopbrengsten van de konijnenwaranden op Walcheren en Schouwen een duidelijk herstel. Op Goeree en Voorne deed dit herstel zich echter niet voor (voor Voorne zie figuur 55). Hier was sprake van lichte (Voorne) of zelfs sterke achteruitgang (Goeree). In dit laatste gebied kunnen daarbij lokale omstandigheden een rol gespeeld. Goeree maakte in de eerste decennia van de achttiende eeuw een zeer onzekere periode door, met diverse inundaties, die in 1715-1720 zelfs leidden tot landverlies. Dit had mogelijk invloed op de prijsvorming van de konijnenwaranden, omdat deze in de inundatiegevoelige zone lagen. Deze omstandigheden golden niet voor Voorne en er moet dus ook een andere verklaring zijn voor het verschil met de Zeeuwse duinwaranden. Mogelijk speelde daarbij een verschil in positie ten opzichte van de onderscheiden stedelijke markten een rol. De konijnen van Schouwen en Walcheren ondervonden in de Zeeuwse steden weinig concurrentie. De aantrekkende markt voor luxe goederen zal hier dus al snel effect gehad hebben op de prijsvorming van konijnen. Voor de konijnen van Goeree en Voorne was een dergelijk effect minder vanzelfsprekend. Zij hadden te maken met een relatief lange transportroute naar de Hollandse steden en moesten daar waarschijnlijk concurreren met konijnen uit de dichterbij gelegen vastelandsduinen. Het ruimtelijk-economisch model van Von Thünen (paragraaf 12.4) biedt hier dus mogelijk een verklaring voor de verschillen in opbrengstontwikkeling tussen de konijnenwaranden van de Zeeuwse en de Zuid-Hollandse Eilanden in de achttiende eeuw. Uiteraard heeft deze verklaring het karakter van een hypothese en is zij met onzekerheden omgeven. Gegevens over de prijzen van konijnen op verschillende stedelijke markten en onderzoek naar de prijsontwikkeling van de waranden in de Hollandse vastelandsduinen zijn nodig om haar toetsen.

Beëindiging van de konijnenwaranden in de achttiende eeuw

In de loop van de achttiende eeuw werden op Walcheren, Goeree en Voorne de konijnenwaranden in hun oorspronkelijk opzet beëindigd. Alleen van Schouwen is dit onzeker en waarschijnlijk zijn zij hier tot in het begin van de negentiende eeuw verpacht gebleven. Tabel 26 laat zien dat de tijdstippen van beëindiging over een periode van meer dan 50 jaar gespreid zijn en dat de aanleidingen voor beëindiging zeer verschilden. Op Walcheren speelden de belangen en ideeën van de aanpalende buitenplaatsbezitters een beslissende rol. Op Voorne en Goeree gaven waarschijnlijk financieel-economische overwegingen van het Hollandse domeingezag de doorslag. Voor Voorne is dat evident, omdat de beëindiging hier plaatsvond als onderdeel van een grotere domeinverkoop, waaraan financiële motieven ten grondslag lagen.[539] Op Goeree speelde mogelijk ook de vrees een rol dat konijnen een bedreiging vormden voor de zeewering. Daarnaast kunnen ook hier economische motieven een rol gespeeld hebben. Nadat de waranden op Goeree werden beëindigd, ging men over tot verpachting voor begrazing met rundvee. Dat bleek economisch gezien een succes (paragraaf 15.4 en figuur 55).

538 Buisman & Van Engelen (2006a en b).

539 Van Damme (1904); Voor de zorgelijke staat van de financiën in het Hollandse gewest in de eerste decennia van de achttiende eeuw zie Kooijmans & Misset (2002): 60-63.

15 Nieuwe vormen van duingebruik vanaf het midden van de achttiende eeuw

In de loop van de achttiende eeuw deden zich grote veranderingen voor in het duingebruik. Dat had niet alleen te maken met de economische ontwikkelingen. Ook het maatschappelijk denken veranderde en vooral ook de manier waarop mensen aankeken tegen natuur, bos en landbouw. Dit had consequenties voor het duingebruik. De veranderingen die vanaf het midden van de achttiende eeuw optraden zorgden er voor dat duingebieden, die voordien allemaal als konijnenwaranden werden gebruikt, zich verschillend gingen ontwikkelen. Dit legde de basis voor verschillen die nog steeds in het duinlandschap zichtbaar zijn. Deze divergerende ontwikkeling wordt in dit hoofdstuk behandeld. Voor drie duingebieden op Walcheren, Goeree en Voorne worden de ontwikkelingen in de achttiende, negentiende en eerste helft van de twintigste eeuw beschreven. In het slot van dit hoofdstuk komen ook de duinen van Schouwen ter sprake, waarbij de recent verschenen studie van Frans Beekman als basis wordt gebruikt.[540]

15.1 Veranderingen in het denken

In de loop van de achttiende eeuw veranderden veel maatschappelijke opvattingen, vooral in welgestelde en meer ontwikkelde kringen. Het was de periode van de Verlichting, waarin rationaliteit en geloof in de vooruitgang centraal stonden. Men was ervan overtuigd dat mens en maatschappij met behulp van de rede en de wetenschap tot volmaaktheid gebracht konden worden. Belangstelling voor de natuur nam in deze periode sterk toe. Juist dit laatste kenmerkt de Verlichting in Nederland. Wetenschappers als Herman Boerhaave (1668-1738) behoorden in deze periode tot de top van West-Europa. Hij stelde een beroemde catalogus op van de planten die in de Leidse Hortus Botanicus aanwezig waren. De in Nederland aanwezige kennis en collecties brachten Carl Linnaeus ertoe om verscheidene jaren in ons land door te brengen en hier zijn *Systema Naturae* te laten verschijnen.[541]

Belangrijk voor het duingebruik was ook de ontwikkeling in het economisch denken. In de achttiende eeuw speelden vooral in Frankrijk de fysiocraten een belangrijke rol. Zij vertegenwoordigden de eerste zelfstandige economische school en kunnen beschouwd worden als de voorlopers van het economisch liberalisme. De fysiocraten plaatsten de landbouw in het centrum van hun denken. In hun visie was de bodem - en daarmee de landbouw - de enige productieve factor in de economie. Nijverheid en handel droegen niet zelfstandig bij aan de welvaart. Zij gaven slechts een andere vorm aan de productie die de landbouw leverde en lieten deze circuleren. Woeste gronden waren in de visie van de fysiocraten een uitwas van conservatisme, die ongedaan moest worden gemaakt. Ten opzichte van bos hadden zij een ambivalente houding. Op plaatsen met een goed ontwikkelde bodem was bos een inefficiënte vorm van grondgebruik; het moest worden gekapt en omgevormd naar landbouwgrond. Op woeste gronden, de zogenoemde *'terres incultes'*, kon bos echter een gebruiksvorm zijn die deze gronden nog exploitabel maakte. Het was dan een mogelijke voorloper naar landbouw. In Nederland hadden de fysiocraten in directe zin wei-

540 Beekman (2007): 202-255.

541 Israel (1996): 1175-1181.

nig invloed. Hun denken over bos en bosbouw als voorloper voor andere vormen van grondgebruik speelde echter nog tot ver in de negentiende eeuw een rol, vooral ook in de bosbouw.[542] Mensen als Jan Kops (1765-1849) en Daniel Theodore Gevers van Endegeest (1793-1877), die veel over duingebruik en duinontginning hebben geschreven, zijn onmiskenbaar door de fysiocraten beïnvloed.

De belangstelling voor natuur, wetenschap en filosofie raakte ook verweven met het sociale leven van de elite. Er ontstonden genootschappen die bijeenkomsten organiseerden over de nieuwe ideeën en waar experimenten gedaan werden om pas ontdekte fysische wetmatigheden te illustreren. Zo werd in de tweede helft van de achttiende eeuw in Zeeland het Zeeuwsch Genootschap der Wetenschappen opgericht. Daarnaast bestonden er in Middelburg twee natuurkundige gezelschappen, één voor heren en een apart gezelschap voor dames.[543] Leendert Bomme (1728-1780), koopman in Middelburg, maar ook natuuronderzoeker, was in deze kringen een geziene gast. Hij was eigenaar van de buitenplaats Burgvliet en pachter van de Tweede Partij Oostduinen bij Oostkapelle (1777-1783). Hij ontdekte in het door hem gepachte duingebied de wollig behaarde plant Reurkruid[544] en vroeg zich af of de beharing van deze plant niet gebruikt kon worden om wol te spinnen of als vulling. Hij correspondeerde hierover met de secretaris van het Zeeuwsch Genootschap en informeerde in Middelburg of men mogelijkheden zag deze plant nuttig te gebruiken. Toen hij daar nul op het rekest kreeg, nam hij zich voor nog eens te informeren *'in eene plaats van fabriquen als Haarlem, Leijden of Amsterdam'*. Dit voorbeeld is tekenend voor de tweede helft van de achttiende eeuw. Natuur en landbouw waren gespreksthema's geworden voor de sociale bovenlaag en er werd met vuur over deze onderwerpen gedebatteerd. Maar het voorbeeld van Reurkruid laat ook zien dat het idealisme daarbij vaak groter was dan het realiteitsbesef. Het gaat hier om een plant die inderdaad onmiskenbaar wollig behaard is, maar, zoals praktisch ingestelde lieden in Middelburg terecht constateerden, de beharing is met enkele millimeters wel wat '*kort van draad*'.

15.2 Belangrijke economische veranderingen

In dit hoofdstuk komen een aantal verschillende vormen van duingebruik aan de orde. Sommige waren al in de zeventiende en achttiende eeuw aanwezig, andere ontwikkelden zich pas in de loop van de negentiende eeuw. Om deze oude en nieuwe vormen van duingebruik beter te kunnen plaatsen worden in de volgende paragrafen eerst enkele economische ontwikkelingen besproken.

Verhouding stad-platteland

Het stedelijk milieu van Holland en Zeeland werd in de zeventiende en achttiende eeuw sterk bepaald door de overzeese handel, en door de Verenigde Oost-Indische Compagnie in het bijzonder. De VOC werd opgericht in 1602. Zij omvatte zes verschillende kamers ('werkmaatschappijen'), waarvan de Zeeuwse er een was. Deze laatste was een Walcherse en vooral Middelburgse aangelegenheid.[545] De overzeese handel had grote betekenis voor de regionale Zeeuwse economie. De VOC was in haar tijd de grootste werkgever in Zeeland, met in de hoogtijdagen 3000 werknemers. Hiervan bevonden zich er 1000 in Middelburg. Daarnaast genereerde zij natuurlijk nog veel indirecte werkgelegenheid.[546] Toch moet de economische betekenis van de internationale handel voor de Zeeuwse samenleving niet worden overschat. Middelburg maakte zijn grootste economische groei door vóór 1600. In de zeventiende en achttiende eeuw bleef het inwonertal van de stad min of meer gelijk. De urbanisatiegraad van de Zeeuwse samenleving nam tegelijkertijd duidelijk af. In het begin van de zeventiende eeuw woonde circa 45-50% van de Zeeuwen in de steden, in 1795 was dit afgenomen tot 33%. De economie werd in deze periode meer en meer afhankelijk van de landbouw.[547] Dit had te maken met een steeds zwakker wordende economische positie van de VOC en met de afnemende betekenis van de handelseconomie in de Republiek. Na 1670 vertoonde de handelseconomie feitelijk geen groei meer en vanaf 1730 werden de dividenden van de VOC kunstmatig op een hoog niveau gehouden, waardoor de schuldenlast steeg.[548] Vanaf het midden van de achttiende eeuw kreeg de landbouw een impuls door de stijgende graanprijzen. In de laatste decennia van die eeuw stortte de handelspolitiek van de Republiek der Verenigde Provincies in. Als gevolg van de Vierde Engelse Oorlog (1780-1784) en de inval van de Fransen (1794-1795) viel de overzeese handel stil en kreeg de stedelijke economie van Walcheren een enorme terugslag. Veel mensen trokken weg uit Middelburg en Vlissingen. Tussen 1795 en 1807 nam de bevolking van de Zeeuwse hoofdstad met 35% af. In Vlissingen bedroeg de terugloop tussen 1795 en 1815 ruim 20%.[549] Pas in de tweede helft van de negentiende eeuw kreeg het stedelijk milieu van Walcheren weer een impuls, onder andere door de aanleg van de spoorlijn naar Vlissingen (1873) en de zich daar ontwikkelende havenactiviteiten.

Aan de noordzijde van het studiegebied werd in de jaren 1827-1830 het Kanaal door Voorne gegraven. Als gevolg hiervan verdubbelde het inwonertal van Hellevoetsluis in enkele decennia. Voor tuinders in de binnenduinrand vormde deze plaats een belangrijk afzetgebied, vooral ook omdat het garnizoen, de marinehaven en het loodswezen voor nieuwe koopkracht zorgden. Dit zette Brielle in de eerste helft van de negentiende eeuw in de schaduw.[550] Na het gereedkomen van de Nieuwe Waterweg (1864-1876) keerde het tij. Toen kwam Hellevoetsluis in een dode hoek te liggen. In het eerste decennium van de twintigste eeuw werden Oostvoorne en Rotterdam met een veer- en tramverbinding rechtstreeks verbonden. De duinen van Voorne lagen vanaf dat moment in de directe invloedsfeer van deze havenstad.

De duingebieden van Schouwen en Goeree bleven tot in de jaren zestig van de vorige eeuw geïsoleerde gebieden, waar de invloed van het platteland sterk domineerde. Zij waren vanuit de stedelijke centra alleen bereikbaar na een ommelandse reis,

542 Buis (1985): 589-606; Baert (1943).

543 Israel (1996): 1199; Sturkenboom (2004); Buis (1985): 593-606.

544 Van Benthem Jutting (1969) en ZA-KZGW: inv. nr. 62, brief van 30/6/1777. Met dank aan Dr. A.P. de Klerk voor zijn hulp bij het traceren van de brief. In zijn beschrijving verwijst Bomme naar een niet nader gespecificeerde werk van Dodonaeus, waar het Reurkruid onder de naam Filago onmiddellijk volgt op de Indische Cattoenboom. Het betreft hier het Cruijdtboeck (1644), waar drie *Filago*-soorten worden behandeld (deel 1, boek 3, capittel 14: 88-89). Daarbij wordt overigens ook *Gnaphalium* genoemd. Het is niet helemaal duidelijk welke soort Bomme bedoeld. Waarschijnlijk betreft het *Filago minima* of *Gnaphalium luteo-album*. Beide soorten komen ook nu nog in het gebied van de vronen van Oostkapelle voor.

545 Van Enthoven (1989). De Amsterdamse Kamer was de grootste en nam 50% van de activiteiten voor haar rekening. De Zeeuwse kamer 1/4 en de kamers van Rotterdam, Delft, Hoorn en Enkhuizen ieder 1/16. Middelburg benoemde 9 van de 12 bewindhebbers in de Zeeuwse kamer. Vlissingen en Veere de drie overige.

546 Van Enthoven (1989).

547 Priester (1998): 68-79.

548 Van Zanden & Van Riel (2000): 17-27 en 96-108.

549 Brusse & Van den Broeke (2005): 19-28.

550 Klok (1939): 220.

waarvan de lengte eerder in dagdelen dan in uren uitgedrukt moest worden.[551]

Veehouderij en veeteelt

Het zeekleigebied van Zuidwest-Nederland is en was een akkerbouwgebied bij uitstek. In de zeventiende en achttiende eeuw werd rundvee hier door veel boeren beschouwd als een noodzakelijk kwaad, dat vooral nodig was om het bouwland van mest te voorzien. Grasland domineerde alleen op plaatsen waar akkerbouw niet mogelijk was, zoals in de lage poelgebieden van Walcheren en Schouwen. In de akkerbouwgebieden was het vee voor zijn voedselvoorziening mede afhankelijk van schorren en dijken. Gras afkomstig van weg- en slootbermen was een belangrijk product en er bestond hiervoor zelfs een aparte benaming: 'kanthooi'. Veelzeggend is ook dat steden als Middelburg, Goes en Zierikzee voor hun zuivelvoorziening in de zeventiende en begin achttiende eeuw afhankelijk waren van import uit Friesland of zelfs Engeland.[552] Van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden heeft eigenlijk alleen Voorne een duidelijke traditie op het gebied van de melkveehouderij.[553] Vooral op Schouwen werd in de eerste helft van de zeventiende eeuw wel zuivel bereid, maar onder invloed van de grote conjunctuuromslag in de tweede helft van die eeuw verdween de zuivelbereiding daar.[554] Rond 1700 bleven op diverse plaatsen in Zeeland weilanden onbenut en de Staten van Zeeland vaardigden verschillende malen plakkaten uit die de uitvoer van vee en het slachten van kalveren verboden. Voor veehouders in de lage delen van Zeeland was de economische teruggang aanleiding om over te schakelen op extensievere vormen van veehouderij, zoals vetweiderij. In de poelgebieden van Walcheren en Schouwen graasden zo in het begin van de eeuw honderden ossen die, na te zijn vet geweid, in Middelburg werden verkocht en geslacht. Daarbij waren de Zeeuwse Admiraliteit en de grote handelsondernemingen (de VOC en de WIC) waarschijnlijk de belangrijkste afnemers. Vanaf 1735 liep ook deze vorm van veeteelt terug, om na het wegvallen van de overzeese handel in 1795 op te houden. In het westen en noorden van Walcheren werd de vetweiderij op bescheiden schaal gecontinueerd tot in de eerste decennia van de negentiende eeuw.[555]

De achttiende-eeuwse geschiedenis van de veehouderij in Nederland wordt getekend door het optreden van runderpest. Deze besmettelijke ziekte deed zich in drie golven voor, waarbij steeds een groot deel van de rundveestapel stierf. In Zeeland waren er sterftepieken in de perioden 1713-1720, 1745-1749 en 1769-1771. Voor de twee laatste epidemieën is aannemelijk dat zij leidden tot sterfte van een groot deel van de toenmalige veestapel, mogelijk zelfs tweederde. Op bedrijfsniveau was dat vaak nog meer. Door het aankopen van runderen en het opfokken van jonge dieren kon de veestapel meestal overigens weer snel worden hersteld. Elders in Nederland kwamen in de loop van de negentiende eeuw opnieuw runderpestepidemieën voor, maar deze gingen aan de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden grotendeels voorbij.[556]

551 Na voltooiing van de Zandkreekdam (1960), werd Schouwen-Duiveland in 1965 door de Oosterscheldebrug verbonden met Noord-Beveland. Goeree-Overflakkee werd in 1964 door de Haringvlietbrug verbonden met de Hoekse Waard.

552 Priester (1998): 245-266.

553 Zie bijvoorbeeld Bieleman (2008): kaart 2.6. In 1811 had Voorne een veedichtheid van 50-70 stuks runderen per 100 hectare. Op de andere eilanden was deze, althans in het gebied grenzend aan de duinen, 30-50 (Walcheren, Goeree-Overflakkee) of zelfs minder dan 30 stuks per 100 hectare (Schouwen).

554 Priester (1998); Bieleman (2008): 210-234.

555 Priester (1998): 245-266.

556 Priester (1998): 245-266; Bieleman (2008): 212-218.

Kort na 1800 was op de meeste Zeeuwse Eilanden de economische betekenis van de rundveehouderij nog betrekkelijk klein. Kalveren die niet nodig waren voor het op peil houden van de melkveestapel werden vaak onmiddellijk geslacht.[557] Vanaf het midden van de negentiende eeuw nam het aantal runderen duidelijk toe. Omstreeks 1850 werden in de provincie Zeeland iets meer dan 40.000 runderen geteld. Vijftig jaar later was dit aantal verdubbeld. Daarbij speelden twee factoren een rol: de toegenomen behoefte aan mest en de veranderende economische omstandigheden, waardoor de teelt van vleesvee voor boeren een interessante neventak werd. De grotere behoefte aan mest was een gevolg van de intensivering van het landbouwbedrijf. De gunstige omstandigheden voor de vleesveeteelt hadden te maken met de liberalisering van de internationale handel, waardoor veel meer runderen konden worden geëxporteerd. Van 1845 tot 1864 nam bijvoorbeeld de export naar Engeland met een factor 13 toe. Boeren hielden meer eigen kalveren aan en er werden ook kalveren van een aantal maanden oud op de veemarkt gekocht om te worden vetgemest. Rotterdam was, als tussenhaven naar Engeland, een belangrijke bestemming voor het vetgemeste vee. Volgens Peter Priester was deze tak van veehouderij op de Zeeuwse Eilanden vooral op Schouwen sterk ontwikkeld. Ook op Walcheren kwam vetweiderij voor, maar bleef hier toch ver achter bij de ontwikkeling in achttiende eeuw, tijdens de hoogtijdagen van koopvaardij. Omstreeks 1880 verslechterde de markt voor de vleesveeteelt. Dit had te maken met het beschikbaar komen van koeltechnieken, waardoor de aanvoer van bevroren vlees vanuit de Verenigde Staten, Canada en later ook Zuid-Amerika mogelijk werd. De prijzen van vlees daalden daardoor in de laatste decennia van de negentiende eeuw.[558]

Houtmarkt en houtprijzen

Vanaf circa 1600 deed zich in de Nederlanden een geleidelijke segmentatie van de houtmarkt voor. Er ontwikkelden zich drie min of meer onafhankelijke deelmarkten: de 'grote' houthandel in voornamelijk (scheeps)bouwhout uit Noorwegen, het Oostzeegebied en de bovenloop van de Rijn (1), een meer regionale markt van bouw- en timmerhout (2) en een markt voor brand- en takhout (3). In het kader van deze studie zijn vooral de laatste twee van belang. In de periode 1600-1750 ontstond geleidelijk een koppeling tussen de prijs van turf en van brandhout. Brandhout was in de zeventiende- en achttiende-eeuwse steden een luxe grondstof, van een meer gewaardeerde kwaliteit, en duurder dan turf. Bij de prijsvorming speelde een rol dat turf relatief eenvoudig was aan te voeren en op redelijke afstand voldoende beschikbaar was. Hout had een ongunstige volume/massa-verhouding en was mede daardoor moeilijk over grote afstanden te transporteren. Toen in de loop van de achttiende eeuw turf van verder moest worden aangevoerd en het winnen meer arbeid kostte, steeg ook de houtprijs. Steenkool was op dat moment al wel beschikbaar, maar werd als brandstof weinig gewaardeerd. Steenkool had echter wel een hoog energetisch rendement en was gemakkelijk te transporteren en kreeg daardoor als brandstof uiteindelijk een voorkeurspositie.[559]

De prijsontwikkeling van zowel brandhout als timmerhout week in de zeventiende en achttiende eeuw af van de grote economische golfbeweging ('seculaire trend'). Dit kwam allereerst doordat de vraag naar brandhout maar weinig werd beïnvloed

557 Priester (1998): 255 en voetnoot 257.

558 Priester (1998): 245-266.

559 Buijs (1985): 487-505.

door demografische en economische ontwikkelingen (inelastische prijsvorming). Daarnaast speelden ook de transportkosten een rol. Prijsverschillen tussen regio's werden minder snel teniet gedaan door houttransport van het ene gebied naar het andere. In feite bestond er niet één markt voor brandhout, maar was deze opgebouwd uit een groot aantal min of meer onafhankelijke deelmarktjes.[560] In Zeeland werd de lokale en regionale brandhoutmarkt beïnvloed door de vraag naar rijshout voor de kustverdediging. Er werd veel rijshout ingevoerd, maar vooral op Schouwen en van tijd tot tijd ook op Walcheren werd gebruik gemaakt van lokaal hakhout.[561] In de tweede helft van de achttiende eeuw ontwikkelden de prijzen voor brand- en bouwhout op de Amsterdamse houtmarkt zich duidelijk verschillend. Van beide stegen de prijzen, maar de prijs van brandhout steeg sterker dan de seculaire trend zou doen van verwachten. De prijs van bouwhout bleef hier juist bij achter. In zijn proefschrift leidt Buijs hieruit af dat er in deze periode dus goede economische motieven waren om over te gaan tot de teelt van brandhout, maar niet voor bouwhout. Dit sluit aan bij de mening van auteurs uit die tijd. In de eerste helft van de negentiende eeuw heerste in de bosbouwkundige literatuur een sterke afkeer tegen opgaand bos en houtteelt met omlopen langer dan circa 60 jaar.[562]

Vooral in de tweede helft van de negentiende eeuw werd in Nederland begonnen met de ontginning van woeste grond.[563] Conform het gedachtegoed van de fysiocraten was bosaanleg hierbij een belangrijk instrument. In de duinen speelde W.C.H. Staring hierbij een belangrijke rol. In de jaren 1855-1872 pleitte hij op velerlei wijzen voor bebossing van de duinen, waarbij de aanleg van opgaand naaldbos in zijn denken centraal stond. Zijn pleidooien vonden aanvankelijk weinig gehoor, maar na 1890 kwam het op diverse plaatsen in Nederland tot duinbebossingen met naaldhout. Duidelijke voorbeelden hiervan in Zuidwest-Nederland zijn de boswachterij Westerschouwen en het bos in het duingebied Oranjezon (Walcheren).[564]

15.3 Duinen van Oranjezon (Walcheren) 1760-1960

Het duingebied tussen Oostkapelle en Vrouwenpolder (figuur 58) werd in achttiende-eeuwse bronnen vaak omschreven als *'de duijnen en vronen van de heerlijkheit van de Vrouwen Polder*". Het is een van de weinige duingebieden op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden, die in oudere geschriften regelmatig met de naam 'vroon' werd aangeduid. Ook de naam Oostduinen werd gebruikt, dit ter onderscheiding van de Westduinen, westelijk van Domburg. Het gebied is in zijn huidige vorm pas in de Late Middeleeuwen ontstaan. Het meest landinwaartse deel bij Oostkapelle maakte in de dertiende en veertiende eeuw wellicht deel uit van het cultuurlandschap van de binnenduinen en is nadien overstoven (hoofdstuk 13). Meer oostwaarts had het gebied toen nog het karakter van een groen strand.[565] In de loop van de vijftiende, zestiende en zeventiende eeuw breidden de duinen op deze strandvlakte zich oostwaarts en zeewaarts uit. Aan de landzijde behielden zij echter een vlak karakter; de achttiende-eeuwse bronnen spreken daarom ook wel over *'de platte duijnen'*. In de zeventiende en achttiende eeuw werden de duinen en vronen van Vrouwenpolder steeds in twee gedeelten verpacht (figuur 52). Beide duinpartijen waren voorzien van een duinhoeve. De hoeve van de Eerste Partij Oostduinen werd in de achttiende eeuw aangeduid als d'Orange Zon. De hoeve van de Tweede Partij Oostduinen heette in de negentiende eeuw 'Oostduin' en werd later ook wel 'Konijnenburg' genoemd. Dit hoofdstuk gaat in op de ontwikkelingen van dit duingebied en de geleidelijke differentiatie van de beide duinhoeves nadat de konijnenwaranden in 1766-'68 werden opgeheven.

Bestuurlijke organisatie en eigendom

De duinen van Oranjezon behoorden vanaf de Middeleeuwen tot de heerlijkheid Vrouwenpolder binnen het markizaat van Veere en werden aan de zuidzijde begrensd door de heerlijkheden van Oostkapelle en Serooskerke. De Oranjes en de Nassause Domeinraad waren tot aan de Franse tijd eigenaar respectievelijk beheerder van dit duingebied.[566] Na de inval van de Fransen in 1795 en de confiscatie van de Nassause domeinen bleef de administratie aanvankelijk grotendeels op de oude leest geschoeid en werd voor een deel zelfs nog door de dezelfde ambtenaren verzorgd. Vanaf 1810 werden de duinen achtereenvolgens beheerd door verschillende nationale domeindiensten met een onduidelijke structuur. In 1822 werd het Amortisatiesyndicaat opgericht met de opdracht om de staatsschuld af te lossen en de geldhervorming te financieren. De financiering van activiteiten waarvoor koning Willem I elders geen geld kon vinden, werd echter al snel een belangrijk nevendoel.[567] Verkoop van domeingoederen was een belangrijk middel om dit fonds te voeden. Het Amortisatiesyndicaat werd in 1822 ook de beheerder van de duinen van het markizaat van Veere, aanvankelijk binnen het Vierde Ressort (Gent) en later in het Ressort Zeeland. Nadat het Amortisatiesyndicaat in 1840 werd opgeheven brak opnieuw een onduidelijke periode aan. De publieke veilingen van domeingoederen ging echter door, evenals de zoektocht naar een bestemming voor niet renderende objecten. In 1848 begon een periode van stabiliteit in de eigendomsverhoudingen. De duinen van het oude heerlijkheid Vrouwenpolder waren toen in handen van drie partijen:

- Het Oranjebos, dat in 1828 op een publieke veiling te Middelburg was gekocht door aannemer Dirk Dronkers, die dit waarschijnlijk vóór 1837 weer had doorverkocht aan Jhr. W.C.M. de Jonge van Ellemeet, eigenaar van de aangrenzende buitenplaats Overduin.[568]
- De Kroondomeinen, die de zogenaamde vronen en de duinhoeves van de oude Eerste en Tweede Partij Oostduinen (Oranjezon respectievelijk Oostduin) in eigendom hadden. Vanaf 1941 kreeg de gemeente Middelburg de landinwaarts gelegen duingedeelten in erfpacht, om er - in samenhang met het gebied van de Staatsdomeinen - een waterwinning te exploiteren.
- De Staatsdomeinen, die eigenaar waren van de buitenduinen. Het grootste deel van dit gebied werd rond 1890 verkocht aan

560 Buijs (1985).

561 Hollestelle (1996): 107-109; Kool-Blokland (2003): 75-76.

562 Buijs (1985): 495-505 en 625-627.

563 Van der Woud (2005): 213-242; Van Zanden & Van Riel (2000): 158-162.

564 Van Steijn (1933); Veldink (1970): 117-125.

565 De Waard (1912). Dijkgraaf Arent Janszoon Boom omschrijft het in 1546 als *'dat groete scoor ofte scaperie, die tiegensover tlandt van Schouwen leyt'*.

566 In de periode 1732-1747 is er enige tijd onduidelijkheid over de positie van de Oranjes als markies van Veere. De Staten van Zeeland en de stad Veere proberen dan het markizaat op te heffen ('devassalage', zie Van Hoof *et al.*, 1997: 513 e.v.). Hoewel deze onduidelijkheid onmiskenbaar van invloed is op de slagvaardigheid van de rentmeester en op de wijze waarop uitgaven en inkomsten verantwoord worden, gaat het beheer in deze periode toch min of meer op de oude voet door.

567 Van Zanden & Van Riel (2000): 126-131.

568 NA-AS: inv. nrs. 1626 (cat. nr. 25) en 2058 (cat. nr. 47). De bossen zijn twee maal ter veiling gebracht. De eerste maal op 28 augustus 1826, toen ze niet zijn verkocht, en vervolgens op 17 september 1828. Voor de persoon van Dirk Dronkers zie De Bruin (1960).

Figuur 58. Kaart en beschrijving van het westelijk deel van de duinen van het markizaat van Veere uit 1612, getekend door Wadde.

De rechthoek links laat de omgeving van het Slijck of Click (huidige Slikkenbosch) zien. Uiterst rechts is het Oostbosch weergegeven (hakhout in de Beekshoekpolder). Links daarvan bevinden zich de meer westelijke Markiesbossen (huidige Oranjebos) met daarin rechtsonder de hofstede van de Eerste Partij Oostduinen (thans hoeve Oranjezon) en de langgerekte Prinsenvijver. In de Markiesbossen bevinden zich enkele anders gekleurde perceeltjes. Deze werden in 1612 deels als zaailand gebruikt, maar zouden worden beplant met els. De tekst uiterst rechts geeft een beschrijving van de opmeting en de oppervlakte. (NA-CH: inv. nr. 2862).

de gemeente Middelburg, die hier toen een waterwinning ging exploiteren.

Het hakhout van de Markies- of Prinsenbossen

Het Oranjebos ten noordoosten van Oostkapelle maakt nu deel uit van de buitenplaats Overduin. Het is in oorsprong een hakhoutbos dat behoorde tot het duingebied van het markizaat van Veere. In de zeventiende en achttiende eeuw werd het daarom meestal aangeduid als de Markies- of Prinsenbossen. Dit hakhout vormde toen een belangrijk onderdeel van de duinexploitatie. Jaarlijks vond tussen Kerstmis en Nieuwjaar op de hoeve van de Eerste Partij Oostduinen een publieke veiling plaats, die ieder jaar gemiddeld 400 tot 800 gulden opbracht en daarmee, naast de duinverpachtingen, een belangrijke inkomstenbron was voor de Nassause Domeinraad.

Oorsprong en areaal

Het hakhoutbos rondom de huidige hoeve Oranjezon gaat in ieder geval terug tot het midden van de zestiende eeuw. Het is niet uitgesloten dat de aanplanting zelf uit de vijftiende eeuw dateert, toen ook tussen Domburg en Oostkapelle op diverse plaatsen hakhout werd aangeplant.[569] In de archieven zijn drie nauwkeurige opmetingen van de Prinsenbossen bewaard gebleven uit respectievelijk 1612, 1772 en 1792.[570] Daarnaast is er nog de eerste kadastrale opmeting uit het begin van de negentiende eeuw.[571] Hieruit blijkt dat de oppervlakte van het bos in de zeventiende en achttiende eeuw nauwelijks is gewijzigd en waarschijnlijk steeds ruim 25 hectare heeft bedragen. Wel is de locatie van het bos veranderd, omdat van tijd tot tijd oude bospercelen werden opgeruimd en - al dan niet elders - nieuwe werden geplant. Zo lag in het begin van de zeventiende eeuw het zwaartepunt van de Prinsenbossen duidelijk ten oosten van de latere hoeve Oranjezon. Dit zogenaamde Oostbosch lag in de Beekshoekpolder. In de achttiende eeuw en vooral na 1772 bevond het zwaartepunt zich veel meer in het westelijke gebied. Hier was toen een forse oppervlakte vroonland omgevormd naar bos. Het bos in de Beekshoekpolder was toen omgezet in bouwland. Rond 1800 vond een forse bosuitbreiding plaats. Hierdoor was bij de eerste kadastrale opmetingen 45,6 ha. bos aanwezig.[572]

Bossamenstelling

De Prinsenbossen bestonden in de zeventiende en achttiende eeuw uit hakhout van elzen en wilgen. Vanaf de eerste helft van de achttiende eeuw werd het langs de randen omgeven door een manteling van meer opgaand loofhout. Aanvankelijk waren populier en iep de belangrijkste opgaande bomen. In het midden van de achttiende eeuw verschenen eik en linde en in de laatste decennia van deze eeuw ook es, abeel en esdoorn. Hakhout met overstaanders lijkt ook pas in deze laatste periode te verschijnen. [573] Of ook in de zeventiende eeuw de hakhoutpercelen al rondom een opgaande manteling hadden is onduidelijk. Het feit dat tot het midden van de achttiende eeuw geen opgaand geboomte werd verkocht is een aanwijzing dat dit niet het geval was.

Waarschijnlijk had het hakhout in de zeventiende eeuw een andere structuur en samenstelling dan in de achttiende eeuw. Tot circa 1700 werd bij de houtverkoop onderscheid gemaakt tussen elzen- en wilgenhout. Beide houtsoorten werden apart geveild en geboekt. Omdat het hout op stam geveild werd, waren beide houtsoorten waarschijnlijk ook ruimtelijk gescheiden. In de vroege rentmeesterrekeningen werden ze vaak in één adem genoemd, maar wel duidelijk onderscheiden: de elzen*bossen* en wilgen*bomen*.[574] Het wilgenhout had in de Prinsenbossen waarschijnlijk niet het karakter van laag griendhout, maar kwam daar voor in de vorm

569 Zie hoofdstuk 13.2. Op de *Zelandiae Descriptio*, het panorama van Walcheren uit 1550 (gepubliceerd als bijlage bij Duursma *et al.*, 1982), is op de plaats van de Prinsenbossen al een bosschage getekend. Er was daar toen dus al enig bos of hakhout aanwezig.

570 NA-CH: inv. nrs. 2862, 2879 en 2886. Bij dit laatste nummer hoort ook een tabellarisch overzicht, dat aanwezig is in NA-NDR: inv. nr. 14720.

571 Hoogerhuis *et al.* (1993).

572 Bij het vergelijken van de negentiende-eeuwse kadastrale gegevens met de oudere opmetingen moet er rekening mee worden gehouden, dat er sprake is van een bruto/nettoverschil. De zeventiende- en achttiende-eeuwse opgaven betreffen netto oppervlakten van bospercelen, terwijl bij de kadastrale opmetingen bospercelen, waterlopen en paden in kadastrale percelen bijeen werden genomen.

573 Hakhout met overstaanders: combinatie van hakhout en opgaande bomen in een ruim plantverband. Het hakhout wordt met een regelmatige cyclus gehakt. De opgaande overstaanders hebben een lange omloop en leveren zaaghout. Aanwijzingen voor dit type bos verschijnen pas omstreeks 1790 in de rekeningen. In 1789 worden bijvoorbeeld in de nieuwe aanplant essen tussen de elzen geplant, *'om van dezelve bomen te kweken'* (NA-NDR: inv. nr. 14570, fol. 9). In 1790 worden de bomen achter de hoeve Oranjezon verkocht. Het betreffende perceel wordt half met es en half met els beplant met daartussen linden en iepenbomen (NA-NDR: inv. nr. 14570).

574 bijv. NA-NDR: inv. nr. 14750, capittel 15.

van knotwilgen. Of deze knotbomen perceelsgewijs gerangschikt waren of vooral in rijen is onduidelijk. Mogelijk hadden rijen knotbomen in de zeventiende eeuw ook de functie van een manteling rondom de meer zeewindgevoelige elzenpercelen. Het aandeel wilgenhout in het totaal van de opbrengst van de Prinsenbossen was in de zeventiende eeuw aanzienlijk. Vóór 1650 bestond bijna 40% van de verkochte partijen uit wilgenhout. In de loop van de zeventiende eeuw nam dit aandeel af, om vanaf circa 1700 uit de boeken te verdwijnen.

Enkele bosuitbreidingen nader bekeken

Tabel 27 geeft een overzicht van de belangrijkste bosuitbreidingen en bosverjongingen, zoals die blijken uit de rentmeesterrekeningen over de periode 1620-1810. Vóór 1760 was er sprake van drie grote aanplantingen in respectievelijk 1696-1700, in 1726-1729 en in 1749. In 1726-1729 ging het vooral om de aanleg van een nieuwe manteling rondom het Noordbos en de vernieuwde duinhoeve Oranjezon. In de beide andere jaren werd het areaal hakhout uitgebreid, met in totaal bijna 15 gemet. Uit het feit dat deze uitbreidingen in de opmetingen van 1772 niet tot areaalgroei leidden, moet worden afgeleid dat in de loop van de zeventiende en eerste helft achttiende eeuw sluipenderwijs hakhout verdween en waarschijnlijk weer open vroon werd.

In de jaren 1768-1777 traden weer veel wijzigingen op in het bosareaal (tabel 27, nrs. 4, 9, 13 en 14). Niet alleen werd het hakhout fors uitgebreid, maar ook werd het initiatief genomen tot het omvormen van bos naar bouwland. Deze gebeurtenissen vielen samen met het besluit om de konijnenwaranden te beëindigen. De manier waarop de bosuitbreiding werd aangepakt maakt een planmatige indruk en waarschijnlijk had het een met het ander maken (zie figuur 59). De eerste aanzet voor de uitbreiding van het bos was er al in 1765. In dat jaar werd opdracht gegeven tot het opmeten van de hele duinvlakte van de Eerste Partij Oostduinen. In 1767 werden 15 voeren mest gekocht, waarna in 1767 en 1768 percelen werden gemaaid en geploegd. In 1769 werd het eerste plantmateriaal aangeschaft. In de jaren 1769-1772 werd in totaal ruim 10 hectare nieuw bos geplant. Ook werden afrasteringen, scheisloten en nieuwe wegen aangelegd. Voor de afrasteringen werden nieuwe houten schaaldelen en gesmede ijzeren nagels aangeschaft. Opvallend is ook de aanvoer van grote hoeveelheden plantmateriaal uit Holland en Brabant. Een verschijnsel dat zich overigens ook eerder en later voordeed (tabel 27). Er was ook ruimte voor experimenten. Zo werden enkele honderden *'spar of mastboomties'* uit Bergen op Zoom aangevoerd. De duidelijke wil van de Domeinraad om te investeren in bosuitbreiding blijkt uit vermelding in de jaarrekening van 1792, waarin de rentmeester *'is geautoriseerd om tot nadere ordre jaerlyx te continueren met het aanleggen van elsenkapbossen op de vroonen der Oostduijnen en om daartoe te mogen employeren jaerlijx eene somma van £ 100'*.[575] Van deze autorisatie werd op dat moment overigens weinig gebruik gemaakt. De in 1767 begonnen plantactie hield in 1773 voorlopig op. De aanplant van 1774 en volgende jaren had vooral betrekking op de omvorming van bestaand bos. Dat men wel rekening hield met het verder bebossen van vroonland blijkt uit de afspraak met de pachter dat hij voor ieder bebost gemet vroonland een reductie op zijn pachtsom krijgt van 4 gulden.

Ten slotte was er nog een forse uitbreiding van het bos in de periode 1799-1803. Uit de rekening van 1804 weten we dat er toen nog steeds hoofdzakelijk els geplant werd.[576] In totaal werd er in de jaren 1800-1809 voor 4442 gulden aan plantmateriaal gekocht. Uitgaande van een prijs van 5 tot 9 gulden per duizend[577], mag worden aangenomen dat er ten minst 500.000 stuks els moeten zijn aangevoerd en geplant.

Kosten en opbrengsten van het bos- en hakhoutbeheer

Het hakhout van de Prinsenbossen werd jaarlijks tussen Kerstmis en Nieuwjaar op de hoeve Oranjezon publiek geveild. De kopers moesten het hout voor 1 maart daaropvolgend gehakt en uit het bos gedragen hebben. Al het hout werd gehakt in een vijfjarige cyclus.[578] In de laatste decennia van de achttiende eeuw kwam het ook voor dat losse bomen of stronken apart verkocht werden. Figuur 60 geeft een overzicht van de opbrengsten en de kosten van het hakhout. Het valt op dat de opbrengsten in de zeventiende en achttiende eeuw over langere tijd bezien relatief stabiel waren. Een groot deel van die tijd bevonden deze zich tussen 2000 en 4000 gulden per vijf jaar. Opvallend is de sterke stijging van de opbrengsten in de periode 1790-1810. Omdat de netto uitbreiding van het bos pas na 1800 plaatsvond, moet deze vooral worden toegeschreven aan een stijging van de houtprijzen.

Bij de kosten is een onderscheid gemaakt tussen vaste lasten (belasting e.d.), kosten verbonden aan houtverkoop (verteer tijdens de veiling, markeren van de percelen e.d.) en kosten verbonden aan inrichting en onderhoud van het bos. Vooral de laatste nemen in de loop van de achttiende eeuw opvallend toe. Dat komt deels doordat oud bos werd omgevormd en nieuw bos werd aangelegd (zie ook tabel 27). Daarnaast veranderde in de loop van de achttiende eeuw ook de aard van het bosonderhoud. In de eerste helft van de zeventiende eeuw hadden de onderhoudskosten vooral betrekking op het jaarlijks planten van nieuwe wilgen en het omwinden hiervan met stro en bramen tegen konijnenvraat. In de tweede helft van de zeventiende eeuw kwamen daar kosten voor de afwatering bij. Nadat tussen 1696 en 1700 8 gemet vroon was beplant met nieuw hakhout, namen de kosten voor onderhoud voor het eerst duidelijk toe. Greppels moesten worden onderhouden, er was het onderhoud aan afrasteringen om de inloop van vee in de aanplant tegen te gaan en onkruid moest worden verwijderd. Vooral de kosten van de bosaanleg en de onkruidbestrijding zijn verantwoordelijk voor de sterke stijging van de kosten in de tweede helft van de achttiende eeuw. Aanvankelijk had de onkruidbestrijding vooral betrekking op de nieuwe aanplant, maar geleidelijk aan werd het *'zuiveren van hoppe, braam en wilde wingerd'* ook een maatregel die in oudere bospercelen werd toegepast. Het ging daarbij niet alleen om het wieden van het bos. Vanaf het laatste kwart van achttiende

575 NA-NDR: inv. nr. 14874, fol. 49.

576 NA-NDR: inv. nr. 14905, fol. 63-64. In 1804 was de rentmeester geautoriseerd voor de aanschaf in totaal ca. 20.000 stuks els, 20 iepenbomen en 5 kersenbomen. Er worden echter 55.000 stuks els gekocht. In totaal wordt er 497 gulden voor plantmateriaal uitgegeven. Ervan uitgaande, dat dit allemaal voor rekening komt van de gekochte els, wordt er dan circa 9 gulden per duizend betaald. Waarschijnlijk kosten de elzen echter minder.

577 In 1782-1784 variëerden de prijzen tussen 5 en 9 gulden per 1000 stuks en in 1804 werd er maximaal 9 gulden per 1000 betaald (zie vorige noot).

578 Een afwijkende vorm van houtoogst en -verkoop deed zich voor in de periode 1632-1640. In deze periode werd het hakhout gepacht door Jacob Boreel de Jonge. Waarschijnlijk gaat het hier om een zoon van Jacob Pieterse Boreel (1552-1636), heer van Westhove en Duinbeek (zie noot 379 en paragraaf 13.2). Boreel pachtte het bos in 1632 voor 14 jaar. Al vrij snel lijkt hij de pacht te willen ontbinden. Hij blijft de pacht echter wel doorbetalen. Op een gegeven moment wil de rentmeester het hout bij arrest doen verkopen. Boreel verzet zich hiertegen. Het resultaat is dat het hout enkele jaren ongehakt blijft staan. In 1640 wordt een oplossing gevonden. Het (deels oudere) hout wordt gehakt en verkocht aan de Staten van Walcheren, waarmee Boreel al afspraken had. Boreel en de rentmeester verdelen kosten en opbrengsten, die bijvoorbeeld ook het transport van het hout naar de Westkappelse zeedijk omvatten. Vanaf 1641 wordt het hout weer op de gebruikelijke manier geveild. (NA-NDR: inv. nr. 14572, folio 81-83 en 175-178).

Tabel 27. Overzicht van belangrijke wijzigingen in het bosareaal van de Prinsenbossen in het markizaat van Veere 1620-1810.

nr	Periode	Aard van de aktiviteit	Oppervlakte (ha)	Hoeveelheid plantsoen	Herkomst plantmateriaal
Bosuitbreiding					
1	1696-1700	Omvorming van 8 gemet vroon tot elzenhakhout in het Noordbos.	3,1	122.000 els	?
2	1726-1729	Aanleg van een manteling '*tegen de barre noordenwinden*' rondom het Noordbos en het duinhuis van de Eerste Partij (Oranjezon).	?	onbekend aantal els › 338 iepen onbekend aantal populier	?
3	1749	Aanplant van 6 gemet en 295 roe bos.	2,7	33.000 stuks els, 437 iepen en een onbekend aantal linden	?
4	1768-1773	Omvorming van ten minste 26 gemet en 207 roe vroon tot bos (de opgaven voor het gebruikte plantsoen is gecombineerd met de nr 9.).	10,9	144.000 els 900 stuks iepen 15.750 populierenstek 6000 berk en 200 '*spar of mastboomties*'	Gouda (els) B. o. Zoom (berk, naaldhout)
5	1784-1785	Omvorming van zaailand naar bos in het Oostbosch (Beekshoekpolder) van in totaal 7 gemet 280,5 roe.	3,1	94.000 stuks els	Gouda (els)
6	1793-1794	Omvorming van 3 gemet en 104 roe vroon westelijk van de Prinsenvijver tot bos.	1,3	16.000 stuks els 3.000 stuks eik 6.000 stuks es 600 stuks esdoorn	Breda (els, es en eik) Boskoop (esdoorn)
7	1779-1803	Omvorming van minimaal 36 gemet en 180 roe vroon naar bos.	14,5	geschat op 500.000 tot 900.000 stuks els	?
Bosverjonging					
8	1742-1743	Verjonging van twee verstorvene vlakten in het Noordbos.	?	5000 els, 420 eik en 100 iepen	Hulst (els en eik)
9	1774-1775	Beplanting van 8 gemet 148 roe voormalig bos, dat tijdelijk als zaailand is gebruikt en nu weer bos wordt.	3,3	zie nr. 4	Zie nr. 4
10	1777-1780	Verjonging van circa 7 gemet '*oud en vervuild bos*'.	2,7	18.000 els, onbekend aantal iepen en 1000 stekken '*waterwilg*'	Gouda (els)
11	1781 en volgende	Regelmatige verjonging van een onbekende oppervlakte bos.	?	ca. 80.000 stuks els	Gouda (els) B. o. Zoom (els)
Omvorming van bos naar zaailand					
13	1772-1773	Omvorming van ruim 8 gemet bos tot zaailand. Dit wordt reeds in 1774-1775 weer tot bos omgevormd (zie nr. 9).	3,3	n.v.t.	n.v.t.
14	1773-1777	Omvorming van 24 gemet 263 roe bos naar zaailand in het Oostbosch (Beekshoekpolder). Een gedeelte hiervan wordt in de jaren 1784-'85 weer in bos gelegd (zie nr. 5).	9,8	n.v.t.	n.v.t.

eeuw werden jaarlijks grote delen van het bos 'gekapt'. Met deze maatregel wordt niet het hakken van het hout bedoeld, maar het omkappen van de bodem met een hak. In de jaren 1801-1805 werd jaarlijks een forse oppervlakte 'gekapt'. Een deel van deze oppervlakten heeft betrekking op jonge aanplant. De oppervlakten zijn echter zo groot, dat aan het einde van de achttiende en in de eerste decennium van de negentiende eeuw ook ouder bos regelmatig - bijvoorbeeld na de vijfjarige hakbeurt - moet zijn gekapt.[579]

Het hakhoutbos in de negentiende en twintigste eeuw.

Het is niet helemaal duidelijk of en hoe het hakhoutbeheer in de Prinsenbossen na 1810 is voortgezet. Naspeuringen in gerechtelijke en notariële archieven leverden geen bewijzen op van publieke veilingen.[580] De *'Staat van in het openbaar te veilen Plantaadjen'* van het Amortisatiesyndicaat vermeldt echter een gemiddelde

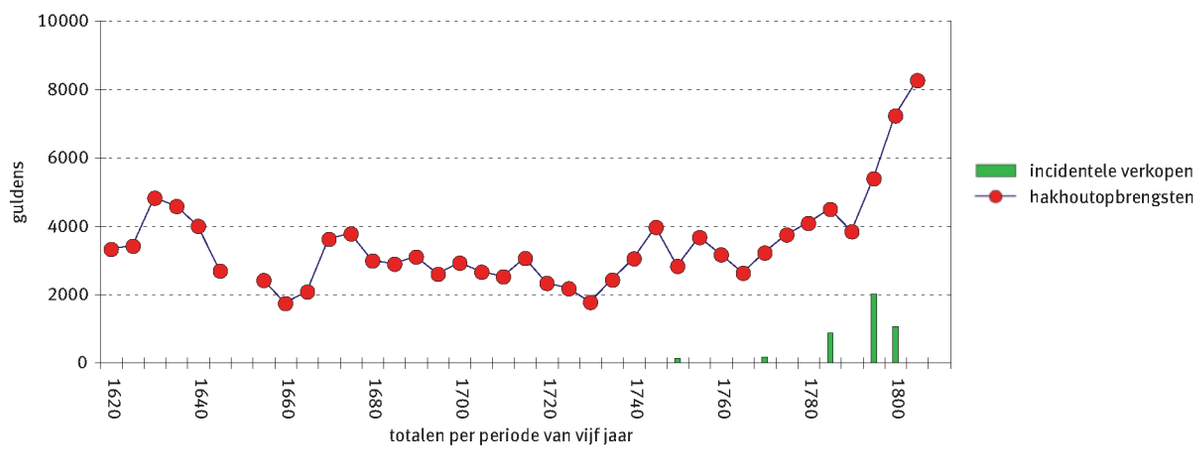
579 In de 1801 en 1802 werden circa 30 gemet 'gekapt'. In de jaren daarna liepen deze oppervlakten op tot circa 58 gemet in 1805. Uitgaande van 66 gemet oud bos en 36 gemet nieuwe aanplant in 1799-1805 (tabel 27), betekent dit dat waarschijnlijk het hele bos in deze jaren is blank gekapt. Ook in de decennia daarvoor werden grote oppervlakten gekapt: bijvoorbeeld in 1792 ruim 32 gemet, in 1781 en 1784 ruim 14 en ruim 19 gemet en in 1773 en 1774 jaarlijks 42,5-43 gemet. Voor deze laatste jaren vermelden de rekeningen geen oppervlakte. Er wordt echter f 239 en f 237 geboekt voor aanbesteed kapwerk. De gemiddelde aanbestedingsprijs voor kapwerk over de jaren 1771-1805 is f 5,57 per gemet (uitersten: f 4,69-f 6,17).

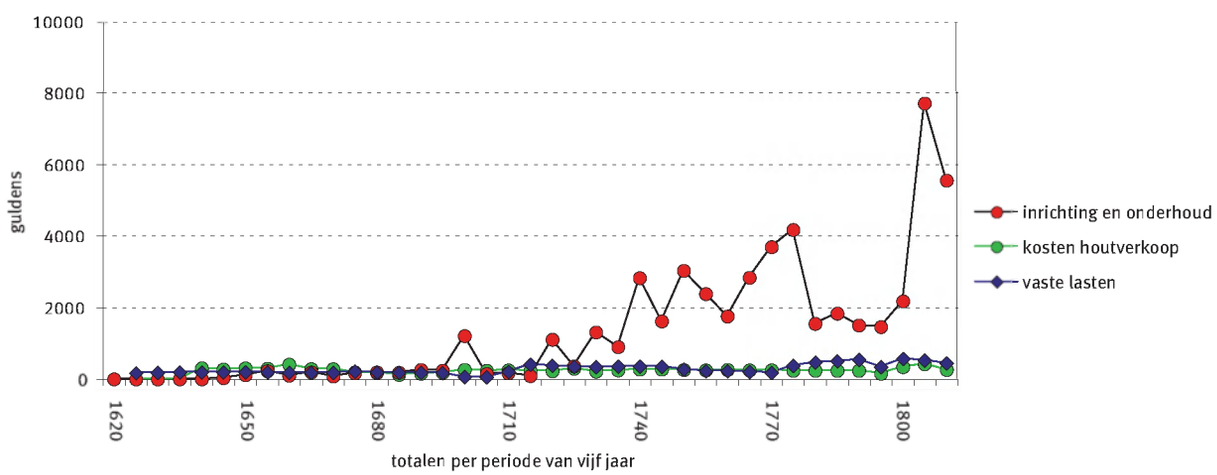
580 ZA-Na: inv. nr. 629 bevat wel verslagen van publieke houtverkopingen elders in de binnenduinrand van Walcheren, maar niet van het Oranjebos.

Figuur 59. Kaart en opmeting van het westelijk deel van de duinen van het Markizaat van Veere uit 1772, getekend door Adr. Blaaukamer.

Waarschijnlijk is deze kaart het resultaat van een opdracht die al in 1765 is gegeven en die direct samenhangt met het besluit om de konijnenwaranden te beëindigen. De kaart geeft een nauwkeurig beschrijving van de oppervlakte en het gebruik van vooral het hakhout. Tevens bevat de kaart een ontwerp voor uitbreiding van dit hakhout. Deze is voor een deel pas in de jaren 1779-1803 gerealiseerd. De begrenzing van de valleien is nauwkeurig weergegeven, maar zij zijn niet opgemeten. Deze werden in deze periode gebruikt voor begrazing met rundvee. Zie ook figuur 58 voor de situatie ruim 150 jaar eerder. (NA-CH: inv.nr. 2879).

Figuur 60. Opbrengsten (boven) en kosten (onder) van het hakhout in de Oostduinen van het markizaat van Veere.





opbrengst van f 1180 van jaarlijks te kappen vijfjarig hout.[581] Hieruit mag worden afgeleid dat tot in de jaren twintig van de negentiende eeuw regelmatig hout werd verkocht. De opgegeven gemiddelde opbrengst lag op het niveau van 1795-1800 en was dus aanzienlijk lager dan in de jaren 1800-1810. Anderzijds waren vaste lasten en personeelskosten veel hoger dan in de periode voor 1800. In de toelichting bij deze inventarisatie wordt vermeld: *'Daar de som van f 1180,- tot het verkrijgen van het zuiver revenu moet verminderd worden met de lasten, onderhoud en boswachters tractement en daardoor aanzienlijk vermindert, komt het mij voor dat dit perceel ten meeste voordeel diende te worden geveild*'. Vooral de sterk toegenomen vaste lasten en de loonkosten voor de na 1809 aangestelde boswachter maken het hakhoutbos minder rendabel en geven de doorslag bij het besluit om het bos te verkopen (tabel 28).

Tabel 28. Getaxeerde waarde en kosten en opbrengsten van de Prinsenbossen omstreeks 1825. [582]

	Waarde (guldens)	Jaarlijkse opbrengsten (guldens)	Jaarlijkse lasten (guldens)
Grond	3218		497
Hakhout	4249	1180	
Opgaand hout	1916		
Personeelslasten			250
Onderhoudskosten			pm
Totaal	9383	1180	747 + pm

Overigens hadden kopers maar beperkte belangstelling voor het bos. Er waren twee veilingen en een forse reductie van de bodemprijs nodig, voordat het voor *'aannemer van publieke werken'* Dirk Dronkers in 1828 interessant was om als enige op een publieke veiling op het bos te bieden. Dronkers verkocht het bos daarna aan jonkheer W.C.M. de Jonge van Ellemeet, die het toevoegde aan zijn in ere herstelde buitenplaats Overduin.[583] Over de bosgeschiedenis van het Oranjebos in de tweede helft van de negentiende en eerste helft van de twintigste eeuw is weinig bekend. Of in deze periode ook de hakhoutcultuur is voortgezet is onduidelijk, maar wel waarschijnlijk.

Begrazing door rundvee

Hoewel directe bewijzen hiervoor ontbreken, is het waarschijnlijk dat in de zeventiende en de eerste helft van de achttiende eeuw de duinpachters op Walcheren alleen eigen vee in de duinen lieten grazen. In ieder geval wordt de mogelijkheid van inscharing van vee van derden in deze periode nooit in de pachtvoorwaarden of andere schriftelijke bronnen genoemd. Deze optie wordt voor het eerst vermeld in 1748, maar er was toen nadrukkelijk nog toestemming van de rentmeester voor nodig.[584] Vijfentwintig jaar later, in de jaren zeventig van de achttiende eeuw, waren de inkomsten uit inscharing een belangrijk onderdeel van het inkomen van een van de pachters geworden. Er werd toen vee van elders in de duinen gebracht. Dit kan worden afgeleid uit de gang van zaken tijdens de runderpestepidemie, die omstreeks 1770 in Zeeland woedde (paragraaf 15.2). Pachter Jan den Hollander van de Tweede Partij Oostduinen ontving in 1772-1775 een reductie van 40-75% op zijn eerder afgesproken pachtsom, omdat *'door de algemeene sterfte onder het rundvee, die ten jaare 1771 en 1772 in de eyland van Walcheren regeerde, hij weinig of geen beesten, behalve zijn eige, ter gorsinge op de vronen had konnen bekomen.'* Overigens gingen in 1772 en 1773 *'bijna alle deszelfs bestialen door de besmettelijke ziekte verloren'*, waardoor met hem een betalingsregeling moest worden getroffen en nieuwe pachtafspraken gemaakt.[585]

Het gebruik om vee van derden in te scharen ontstond in de tweede helft van de achttiende eeuw, waarbij het beëindigen van de konijnenwaranden in 1766/68 het formele omslagpunt was. Er deed zich echter een meer geleidelijke ontwikkeling voor. De aanwezigheid van de optie van inscharing van vee van derden in de pachtvoorwaarden van 1748 is hiervoor de eerste aanwijzing. In de pachtperiode 1755-1768, dus direct voorafgaande aan de beëindiging van de konijnenwaranden, werden de beide duinpartijen gepacht door Jhr. Jan van Borssele van der Hooge, vooraanstaand lid van de Zeeuwse ridderschap en bewindhebber van de VOC.[586] De invloedrijke en kapitaalkrachtige Van Borssele nam waarschijnlijk het initiatief om één of beide duinpartijen, die tot dan voor de konijnenvangst werden gebruikt, voor een relatief gering bedrag te pachten. Naast de konijnenvangst liet hij daar ook vetweiderij uitoefenen. Daartoe verpachtte hij in ieder geval de Tweede Partij Oostduinen door aan Jan den Hollander, degene die in 1772-1775 in de problemen kwam als gevolg van excessieve veesterfte door runderpest.[587] Overigens leidde deze nieuwe gebruiksvorm niet tot een gunstige wending in de pachtopbrengsten. Zoals figuur 53 laat zien stegen de pachtopbrengsten na beëindiging van de konijnenwaranden enigszins, maar uiteindelijk zette de dalende trend zich voort tot in laatste decennia van de achttiende eeuw. Dit is een duidelijk verschil met de binnenduinen van Goeree (figuur 55), waar na de omschakeling van konijnenwaranden naar beweiding met runderen wel een stijging van de pachtopbrengsten werd gerealiseerd.

Differentiatie van de duinhoeves

Vóór 1768, toen de konijnenwaranden nog in bedrijf waren, was er weinig verschil tussen de duinbedrijven van de Eerste en Tweede Partij Oostduinen (Oranjezon respectievelijk Oostduin). Wel werd de pachter van de Eerste Partij vaker ingeschakeld bij het onderhoud van het hakhout en vonden ook de jaarlijkse houtverkopingen op de hoeve Oranjezon plaats. Niets wijst echter op een bedrijfsmatige specialisatie van beide duinbedrijven. Dit

581 ZA-DRD:, ongeordend/nog te plaatsen, Staat van Plantaadjen, in het openbaar te veilen ingevolge de wet van 1822 en 's Konings besluit van 16 october 1824, no 90.

582 NA-As: inv. nr. 2058.

583 Wanneer deze overdracht precies plaatsvond is niet bekend. Jonkheer Willem Cornelis Mary de Jonge van Ellemeet (1811-1888) werd in 1841 benoemd tot burgemeester van Oostkapelle. Nadat in de Franse tijd het oude huis van de buitenplaats Overduin was gesloopt, vernieuwde hij rond 1840 de aanleg van de buitenplaats en bouwde hier een nieuw huis (Van den Broeke, 2001).

584 ZA-OAW: inv. nr. 212, pachtcondities Oost- en Westduinen 1748-1755: *'voors. pagters sullen geener hande beesten mogen laten weijen als voor sijn eijgen huijshouden en behoef buijten consent van de rendant en sulkx alleen tusschen meij en bamisse mits stellende eenen wagter...'*.

585 NA-NDR nr. 14774, fol. 11; De pacht van de Tweede Partij Oostduinen was met Den Hollander in 1770 aangegaan voor 65 ponden Vlaams. Hiervan werd in 1772 25 pond afgetrokken. In 1773 is de oude pacht beëindigd en wordt dit duingedeelte voor één jaar aan Den Hollander verpacht voor 16 ponden Vlaams. Vervolgens pacht hij het gebied nog een keer gedurende 3 jaar (1774-1776) voor 30 ponden Vlaams.

586 Zie noot 463 en paragraaf 14.3.

587 ZA-HGO: inv. nr. 155. Van Borssele betaalde voor de Tweede Partij 37 ponden Vlaams en ontving voor de doorverpachting 40 pond. Den Hollander moest ook zorgen voor de leverantie van konijnen in natura. Van Borssele liet in 1755 22 runderen van derden in de duinen grazen. Den Hollander hield hierop toezicht en mocht de duinen ook met eigen beesten beweiden. Het contract werd afgesloten in oktober 1755, maar de onderpacht ging met terugwerkende kracht al in het voorjaar van dat jaar in. Den Hollander nam het incasso van de betalingsverplichtingen van de vee-eigenaren aan de verpachter over, waarvoor een financiële regeling werd getroffen. Overigens had Den Hollander voor het begrazen met vee van derden de toestemming van Van Borssele nodig, net zoals die afhankelijk was van toestemming van de rentmeester van de Domeinraad.

veranderde tegelijk met de beëindiging van de konijnenwaranden. De hoeve Oranjezon ontwikkelde zich gedurende de laatste decennia van de achttiende en in de negentiende eeuw steeds meer tot een akkerbouwbedrijf, terwijl de hoeve Oostduin zich meer richtte op veehouderij in het duingebied. Het buitenduingebied, waarvan de valleien in de achttiende eeuw altijd over de twee duinpartijen werden verdeeld, werd in de loop van de negentiende eeuw apart verpacht.

Hoeve Oranjezon

In 1772/1773, enkele jaren na de beëindiging van de konijnwaranden, werd het toen drie jaar lopende pachtcontract voor de Eerste Partij Oostduinen onderbroken en werd met de pachter voor een periode van 21 jaar een *'nader accoord'* gesloten. Behalve de duinen kreeg hij in pacht, *'om tot zaailand te gebruijken, de grond der bossen die wegens ouderdom moesten worden geveld'*. In de laatste decennia van de achttiende eeuw kwamen vervolgens de zaailanden en de Eerste Partij Oostduinen steeds als aparte posten in de rentmeesterrekeningen voor. Toch was er een koppeling waaraan ook de rentmeester regelmatig refereerde. De zaailanden konden alleen worden bebouwd als er voldoende mest aanwezig was en hiervoor was de pachter afhankelijk van vee dat in de duinen en op de vronen graasde. De zaailandplannen bleken overigens al snel te ambitieus. Op een gedeelte van 8 gemet moest men al na een jaar constateren dat *'men geene graenvruchten daer op konden winnen'*. Dit werd dan ook uit de pacht gehaald en weer met bos beplant. Ook de resterende 24 gemet zaailand bleken te veel voor de hoeve Oranjezon. In 1783 werd dus nogmaals 7 gemet aan de pacht onttrokken en weer bebost. Deze beslissing werd nadrukkelijk gemotiveerd vanuit de mestvoorziening die voor de landbouwgrond nodig is.[588] Dat de opbrengst van het nieuwe zaailand tegenviel, blijkt ook uit het feit dat reeds na het groeiseizoen 1775 de pachtprijs wordt teruggebracht van 13 naar 11 gulden per gemet.[589]

Ondanks deze tegenslagen ontwikkelde de hoeve Oranjezon zich in de negentiende eeuw verder in de richting van een akkerbouwbedrijf. Bij de verpachting van 1817 omvatte het bedrijf behalve een woning en schuren 50 gemet dijken en vronen en ruim 17 gemet zaailand. Bijna een derde van de gronden van het bedrijf bestond toen dus uit bouwland. In 1846 werd er in de domeinlegger ruim 17 hectare duingrond van het bedrijf afgeboekt, waarna nog een verpachte oppervlakte van ruim 14 hectare resteerde.[590] Deze oppervlakte, die grotendeels uit bouwland bestond, bleef de kern van de hoeve. De hoeve Oranjezon had in deze periode mogelijk nog een kleine oppervlakte vroon in gebruik. Niets wijst er echter op dat de pachters van de hoeve Oranjezon in de negentiende eeuw een belangrijke rol speelden bij de begrazing van grote duingedeelten.

Hoeve Oostduin

Het is geen toeval dat juist het duinbedrijf van de Tweede Partij Oostduinen rond 1770, tijdens de periode van de runderpest, in de problemen kwam. Voor zover bekend beschikte dit bedrijf nooit over grote oppervlakten zaailand en was de pachter van deze duinpartij ook veel minder betrokken bij de hakhoutexploitatie van het markizaat van Veere. Een en ander blijkt ook uit de administratieve gegevens van de verpachtingen. Bij een publieke verpachting in 1816 omvatte deze hoeve: *'een boerenwoning, schuur en moestuin van 264 roe en naar schatting 170 gemet gorzen en vronen.'*[591] Grote oppervlakte zaailand ontbreken in deze opgave en in het pachtcontract wordt de mogelijkheid van inscharing expliciet vermeldt.[592] In 1836 werd de oppervlakte gepacht vroonland opnieuw gemeten. Het ging toen om ruim 120 hectare vroon. De oppervlakte pachtgrond van deze hoeve was dus vier tot acht keer zo groot als die van de hoeve Oranjezon. De hoeve Oostduin lijkt dan ook helemaal gericht op veehouderij.[593]

Het aantal pachters op de Tweede Partij Oostduinen wisselde in de laatste decennia van de achttiende eeuw veel sterker dan op de Eerste Partij. De eigenaren van de aanpalende buitenplaats Burgvliet traden regelmatig op als pachter. Zij waren afkomstig uit het Middelburgse koopmansmilieu en mogelijk commercieel geïnteresseerd in de vleesveeteelt in de duinen. Waarschijnlijk hadden zij vooral belangstelling omdat het duingebied hun buitenplaats meer aanzien en status gaf. Voor Leendert Bomme (pachter van 1776-1783) gold ook dat hij aantoonbaar belang stelde in de natuurwetenschappelijke aspecten van het vroon- en duingebied (paragraaf 15.1).[594] De teelt van vleesvee op de Tweede Partij Oostduinen sluit aan bij het beeld dat is geschetst door Priester. Deze bereikte op noordelijk Walcheren zijn hoogtepunt in de eerste helft van de achttiende eeuw, maar ging door tot in de negentiende eeuw. In de laatste decennia van de achttiende eeuw was deze vleesveehouderij echter al op zijn retour en kreeg de doodsteek door het instorten van de koloniale handel en de ontbinding van handelscompagnieën (paragraaf 15.2).

In de negentiende eeuw werd de verpachting van de Tweede Partij Oostduinen en de daarbij behorende hoeve gecontinueerd. Over de aard van het duingebruik zijn we slechts spaarzaam geïnformeerd. Waarschijnlijk bleef begrazing een rol spelen, maar deze was nooit intensief. Een belangrijke verandering trad op in 1889. Toen werden de duinhoeve en het vroon voor 14 jaar verpacht aan Kornelis Smit, industrieel te Krimpen aan de Lek, om in het duin een eendenkooi aan te leggen (Slikkenbosch). Hiermee begon een nieuwe periode in de geschiedenis van het vroon bij Oostkapelle; andere nieuwe gebruiksvormen, zoals bollenteelt en kippenhouderij, deden hun intrede. Smit en zijn nazaten speelden daarbij een belangrijke rol. Gedeelten van het vroon werden door Smit ook weer dóórverpacht. Vanaf 1902 werden gedeelten van het vroon ontgonnen en in cultuur genomen. Het initiatief ging daarbij uit van het Kroondomein. Er werd bijvoorbeeld geïnvesteerd in de bouw van een bollenschuur en een mestvaalt voor hyacintbemesting en ook werden er door het Kroondomein zelf bollen gekocht.[595] Over de periode 1902-1913 werd in totaal 89.787 gulden aan kosten gemaakt voor de ontginning van het vroon, terwijl er 53.963 gul-

588 NA-NDR: inv. nr. 14569, fol. 9: *'om deselve beter van mist te voorzien zullen enige gemeten ... worden beplant.'* Door een deel van het akkerland te bebossen kon de mestvoorziening van het resterende zaailand worden verbeterd.

589 NA-NDR: inv. nr. 14878, fol. 12.

590 ZA-RKD: nr. 88, fol. 2.

591 ZA-Na: inv. nr. 617 (nr. 814); ZA-DRD: inv. nr. 641.

592 ZA-Na: inv. nr. 617 (nr. 814, art. 2): *'De pachter zal (er op)....moeten letten dat zijne beesten ofte die van andere, dewelke bij hem op de voorz. gorssing of de vronen ter grasinge worden aangenomen, geen schade doen aan de bosschen en plantagien...'*.

593 ZA-RKD: inv. nr 6, fol. 601.

594 De Eerste Partij is van 1770 tot 1798 steeds gepacht geweest door P.W. Back en zijn weduwe (1792-1798). De Tweede Partij werd achtereenvolgens gepacht door J.A. den Hollander (1768-1775), L. Bomme (1776-1783), L.P. Phlipse (1784-1789) en J. Pozoly (1790-1798). Hiervan waren in ieder geval Bomme en Pozoly afkomstig uit het Middelburgse koopmansmilieu. Zij waren tijdens hun pacht eigenaar van de nabijgelegen buitenplaats Burgvliet (Kesteloo, 1909). Bomme verpachtte het gebied door en betaalde (omgerekend) 408 gulden. Hij ontving voor de doorverpachting 196 gulden (ZA-HGO: inv. nrs. 157 en 159a). Hij legde dus aanzienlijk op de doorverpachting toe en had waarschijnlijk nog andere dan commerciële interesses bij de pacht van het duin.

595 ZA-RKD: inv. nr. 102, brieven dd. 24/7/1909 en 22/9/1909.

den aan inkomsten kond worden geboekt.[596] Vanaf 1912 is in de archieven sprake van een pachter Boyenk, bollenteler afkomstig uit Noordwijk. Mogelijk was hij al eerder actief. De bollenteelt op het vroon was echter geen succes en in 1918 werd er gesproken over een mogelijk faillissement van de pachter. In dezelfde periode vestigde zich ook een kippenhouderij in het vroongebied. De vooroorlogse topografische kaarten geven de geleidelijke ontginning van gedeelten van het vroongebied van Oostkapelle goed weer (figuur 61). De resterende gedeelten bleven waarschijnlijk begraasd, zij het zeer extensief. Omstreeks 1940 was het hoofdbestaan van de onderpachter van de hoeve Oostduin kippenhouderij; hij liet het vroon begrazen met 5-10 runderen.[597] In 1941 werd het vroon door het Kroondomein voor onbepaalde tijd in erfpacht overgedragen aan de gemeente Middelburg, die het aangrenzende duin toen al enkele decennia gebruikte voor de waterwinning. Waarschijnlijk betekende dat het voorlopig einde van de begrazing op het vroon.

Zoektocht naar een gebruiker voor de buitenduinen

In de negentiende eeuw kwamen de buitenduinen ten noordoosten van Oostkapelle sterk in beweging. De oorzaak hiervan was waarschijnlijk de kustafslag aan de westzijde, die zich in de loop van de achttiende eeuw vanaf Domburg geleidelijk in noordoostelijke richting uitbreidde (paragraaf 3.3 en figuur 3). Dit leidde tot een klifkust, waarin windgaten konden ontstaan. Deze vormden vermoedelijk het begin van de grootschalige verstuiving die de hele negentiende eeuw de duinen en het duingebruik van noordwestelijk Walcheren heeft gedomineerd.[598] De Staatsdomeinen en ook de polder Walcheren lieten dit proces ongestoord verlopen. Wel probeerden de Domeinen een gebruiker voor de buitenduinen te vinden en liefst een die ook bereid was de stuivende duinen vast te leggen.

Na de Franse tijd bleven de buitenduinen waarschijnlijk enige decennia ongebruikt. In 1835 deed het Amortisatiesyndicaat aan de vertegenwoordiger van de Domeinen in Middelburg het voorstel, om van een partij duinen van ruim 384 bunder in de Gemeente Vrouwenpolder *'eene openbare verpachting van het weinige daarop aanwezige grasgewas te beproeven'*.[599] De animo voor de duinen was echter niet groot. Bij een openbare verpachting in 1838 werd er niet meer dan f 25 voor geboden en bleven ze onverpacht. Pas in 1840 lukte het om de duinen voor zes jaar tegen een pachtsom van 55 gulden per jaar te verpachten. De verpachting werd vervolgens tot 1866 regelmatig voortgezet. In de tussentijd waren de Staatsdomeinen voortdurend op zoek naar mogelijkheden om het duin meer geld te laten opbrengen of om het over te doen aan een andere partij. Zo werd er in 1839-1840 gesproken met de Centrale Directie van de polder Walcheren over overdracht. Deze gesprekken liepen op niets uit.[600] In de jaren 1865-1867 werd gesproken met Jhr. W.C.M. de Jonge van Ellemeet, eigenaar van de aanpalende buitenplaats Overduin. Hij had belangstelling om het duin te bebossen. Dit verzoek was aanleiding voor de instelling van een commissie, waarin uitvoerig werd gediscussieerd over mogelijkheden voor bebossing en het in cultuur brengen van de duinen. Er werd zelfs advies gevraagd aan W.C.A. Staring. Al deze discussies leidden echter tot niets en De Jonge van Ellemeet haakte dan ook af.[601] Omstreeks 1868 wilde de Middelburgse ondernemer Dirk Dronkers in de duinen drinkwater gaan winnen, maar ook dat werd geen succes (zie volgende paragraaf). Vervolgens werden in 1876 de verpachtingen voor de begrazing hervat. Het duin werd in drieën gedeeld en in de jaren 1877-1879 aan drie verschillende boeren verpacht.[602] Enkele jaren later was de Dienst der Domeinen in gesprek met een andere boer en probeerde hem over te halen gedeelten van het duin te bebossen of in bouwland te leggen.[603] Ook dat liep op niets uit. Uiteindelijk bood de gemeente Middelburg uitkomst. Zij nam rond 1890 de buitenduinen van de Dienst der Domeinen in eigendom over om er water te gaan winnen.

Waterwinning en duinbebossing

De eerste initiatieven voor waterwinning in de duinen van Walcheren dateren uit de jaren 1869-1871. De Middelburgse ondernemer Dirk Dronkers vatte toen het plan op om de steden Middelburg en Vlissingen vanuit de duinen van noordelijk Walcheren van water te voorzien.[604] Hij kreeg hiervoor de duinen en vronen en de hoeve Oostduin voor 99 jaar in erfpacht, een transactie die in de vorm van een wet zelfs door de Tweede Kamer werd vastgesteld.[605] Voorwaarde daarbij was wel dat hij de konijnen uitroeide en binnen twaalf jaar de stuivende duinen buiten de zeereep vastlegde. Toen aan deze voorwaarden niet werd voldaan, werd de erfpacht ontbonden.

In oktober 1889 besloot de gemeenteraad van Middelburg tot de aanleg van een waterwinning en waterleiding. Zij kocht vervolgens een groot deel van de duinen van noordelijk Walcheren van de Dienst der Domeinen. In 1892 werd de waterleiding in exploitatie genomen. Aanvankelijk ging het om een twintigtal putten ter hoogte van het huidige pompstation. In 1903 en 1904 werd de winning uitgebreid met circa 20 nieuwe putten in het vroongebied. In 1914 werden nog weer tien putten in bedrijf genomen. Vanaf 1920 kwamen ook open draineerkanalen in gebruik (700 meter). In 1922 kwam er 2200 meter kanaal bij. Tenslotte kreeg in 1928 de waterwinning zijn definitieve omvang. Een waterwinkanaal van circa 3750 meter doorsneed - min of meer evenwijdig met de kust - het duingebied van Oranjezon. De oorspronkelijk putten werden toen buiten gebruik gesteld, maar bleven als reservewinning in tact.[606]

De waterwinning was in de duinen van Oranjezon ook de aanleiding voor het vastleggen van de stuivende duinen. In 1892,

596 Za-RKD: nr. 88, fol. 41.

597 Mededeling H. Remijn, kleinzoon van de pachter.

598 Voor een goede beschrijving en ook foto's van dit grootschalige fenomeen, zie ZA-CdB: inv. nrs. 147-152.

599 ZA-DRD: inv. nrs. A.AM1 en 153, legger der corporele goederen, fol. 21. Het ging om de kadastrale percelen VRP A137, A140 en B128 met een oppervlakte van respectievelijk 172.68.60, 207.64.10 en 4.24.59 bunder. Deze omvatten alle buitenduinen van het huidige duingebied Oranjezon.

600 ZA-OAW: inv. nr. 1606: Blijkens documenten werd er gesproken over koop of huur door de polder Walcheren. Het duin lag woest en ledig en leverde niets op. Er bevonden zich *'hier en daar ... perken kreupelhout'*. Deze besloegen circa 60 bunder van de in totaal 370 bunder waarover gesproken werd. De polder Walcheren vroeg zich af of deze wellicht wat konden opbrengen, bijvoorbeeld als rijshout voor de kustverdediging. Een proef in die richting werd overwogen, maar men realiseerde zich ook dat er veel moest veranderen. Over een mogelijk belang voor de polder om het duin vast te leggen werd niet gesproken.

601 ZA-CdB: inv. nr. 148. P. de Bruijne citeert in zijn manuscript letterlijk uit documenten, waarin hij kennelijk inzage heeft gehad. Deze documenten konden niet worden teruggevonden in de domeinarchieven.

602 ZA-DRD: inv. nr. 564. De drie gedeelten zijn: 1. het gebied vanaf de gemeentegrens Oostkapelle tot aan de lijn zichtas Zeeduin-kustlicht; 2. het gebied oostelijk van 1 tot aan de omgeving van het huidige pompstation Oranjezon; de Oude Princenpolder behoort geheel en het zogenaamde Tweede Kreekgat gedeeltelijk tot dit gebied; 3. Oostelijk van 2 tot aan de duinen voor het Fort den Haak; het oostelijk deel van het Tweede Kreekgat behoort tot deze partij.

603 ZA-CdB: inv. nr 148, pagina 17-19.

604 Dronkers (1868 & 1869). Dronkers was een initiatiefrijk persoon die onder andere betrokken was bij plannen voor de aanleg van een spoorlijn van Vlissingen naar Limburg (de Bruin, 1960). Dronkers kocht in 1828 ook het Oranjebos om dit vervolgens weer door te verkopen aan Jhr. De Jonge van Ellemeet.

605 Staatsblad Koninkrijk der Nederlanden (1870), nr. 126; ZA-RKD: inv. nrs. 15, 25 en 88.

606 Antonisse & Jansen (1991): 23-27.

Figuur 61. Het duingebied ten noorden van Oostkapelle (Walcheren).

A. Situatie in de eerste helft van de negentiende eeuw (veldminuut van de Topografische Militaire Kaart).

B. Situatie omstreeks 1900 (Topografische Kaart verkend in 1909-1911).

bij het begin van de waterwinning, nam de gemeente Middelburg de eerste initiatieven in deze richting.[607] Ook in de jaren 1919-1924 was het gemeentebedrijf van Middelburg actief met het vastleggen van duinen. In 1924 verklaarde het zich ook bereid stuifgaten in het gebied van het Kroondomein vast te leggen, zonder de hieraan verbonden kosten door te berekenen.[608] De plannen voor het graven van het grote waterleidingkanaal waren aanleiding om delen van het duin met bos te beplanten. De hoofddirecteur van Gemeentebedrijven in Middelburg bezocht in 1923 de duinbebossing bij Noordwijk. Dit leidde tot intensieve contacten met J.A van Steijn, houtvester bij Staatsbosbeheer in Haarlem en bij uitstek deskundig op het gebied van duinbebossing.[609] Al in datzelfde jaar werden plannen gemaakt voor bosaanleg op Walcheren. Tot 1940 werd een aanzienlijke oppervlakte bos geplant, waarbij Van Steijn de gemeente met raad en daad bijstond. Daarbij ging het niet alleen om de planvorming, maar ook om aanschaf van plantmateriaal[610], bosonderhoud en vooral ook de bestrijding van konijnen. Voor dit laatste werd contact gelegd met het Kroondomein en er werden gezamenlijke afspraken gemaakt. Op een bepaald moment waren bij de konijnenbestrijding niet minder dan twintig personen betrokken; er werden klemmen en kunstlicht gebruikt en zelfs de inzet van gif werd overwogen.[611] Uiteindelijk leidden deze contacten

607 ZA-GBM: inv. nr. 979, voorstel dd. 6 december 1892 tot aanleg van nieuw prise d'eau en tot vastleggen van duin. In de jaarverslagen van 1898, 1899 en 1901 wordt gerapporteerd over de goede groei van de helmbeplanting op de 'Blankert' achter de Prinsenpolder (ZA-GBM: inv. nr. 7).

608 ZA-GBM: inv. nrs. 427, 437, 438.

609 ZA-GBM: inv. nr. 432; Van Steijn (1933).

610 ZA-GBM: inv. nr. 432: Uit de bestellijsten, die in dit archief aanwezig zijn, kan worden afgeleid dat in de vooroorlogse periode in het duingebied van Oranjezon niet alleen naaldhout is aangeplant. Er zijn ook aanzienlijke hoeveelheden loofhout besteld en geplant. Hiervan maakt ook *Prunus serotina* (Amerikaanse vogelkers) deel uit. Zo worden op 23 november 1925 1200 stuks Amerikaanse vogelkers besteld bij boomkweker Lombarts te Zundert.

611 ZA-GBM: inv. nr. 432. Zie ook Van Steijn (1933), 280-283. Van Steijn had zeer uitgesproken ideeën over konijnen en beschouwde ze als de *'grootste vijand van het duinbos'*. Voor de bestrijding schuwde hij rigoureuze middelen niet. Niet alleen klemmen en lichtbakken, maar ook vergiftiging waren voor hem toelaatbaar. Dat van dit laatste in Oranjezon waarschijnlijk geen gebruik is gemaakt, had uitsluitend te maken met de kosten.

ertoe dat het grootste deel van de eigendommen van het Kroondomein in 1941 in erfpacht werden overgedragen aan de gemeente Middelburg.

15.4 Ruimtegebruik van de binnenduinen op Goeree

De Oost- en Westduinen op Goeree werden tot het begin van de achttiende eeuw vooral gebruikt als konijnenwaranden. Vanaf 1743 werd begrazing met runderen echter de belangrijkste gebruiksvorm. Dit hoofdstuk gaat in op de vraag hoe deze begrazing zich heeft ontwikkeld en wat daarbij de sturende factoren zijn geweest.

Begrazing in de tweede helft van de achttiende eeuw

Met ingang van 1743 werden de West- en Oostduinen niet meer verpacht als konijnenwaranden, maar was er voortaan sprake van *'verpachtige van de beëttinge des gemeene lands Oost- en Westduynen in Westvoorne'* [612]. De pachters mochten de duinen *'beëtten met hoornvee of zoodanig ander vee als 't haar goet dunkt ... den ganschen zomertijd tot het opstallen van de beesten'*. Zij waren wel verplicht bij het weidende vee *'een wagter te stellen, de welke den geheelen zomertijd het oog daarop hebben zal'*. Loslopend vee dat uit de omgeving in de duinen komt, mocht door de pachters worden geschut: zij mochten het vasthouden tot dat de eigenaar een daarvoor vastgestelde vergoeding betaalde. Verder was het de pachters toegestaan om *'de doorens, in de duijnen wassende'* te hakken, tenzij deze nodig waren voor het vastleggen van het duin. Over konijnen wordt in de pachtvoorwaarden met geen woord gerept. Hun positie was in de tweede helft van de achttiende eeuw nog omstreden, want in 1776 werd het nodig gevonden dat de pachters van de Oost- en Westduinen, die volgens de omschrijving ook aanliggende landeigenaren waren, schriftelijk verklaarden dat zij geen schade van deze dieren ondervonden.[613] Er bleken *'zig hier en daer'* nog wel konijnen in de duinen op te houden, maar het ging om *'seer weinig'* dieren.

Over de aantallen stuks vee die in deze periode in de West- en Oostduinen graasden is geen informatie beschikbaar. De pachtopbrengsten van de runderbegrazing namen in de tweede helft van de achttiende eeuw duidelijk toe (figuur 55). Dit is een verschil met de ontwikkeling van de pachtopbrengst op Walcheren (figuur 53). Een tweede verschil met dat duingebied is dat de runderbegrazing op Goeree zich in de negentiende eeuw handhaafde en zelfs sterk uitbreidde. Dankzij informatie, aanwezig in het archief van de polder Het West Nieuwland, kunnen we vrij nauwkeurig reconstrueren hoe dit verliep.

Begrazing met rundvee in de duinen rondom de polder Het West Nieuwland

Vanaf de Franse tijd tot 1842

De polder Het West Nieuwland was in de eerste helft van de negentiende eeuw aan verschillende zijden omgeven door duinen en duinvalleien die met runderen werden begraasd. Alles wijst erop dat deze begrazing toen - in tegenstelling tot later - nog niet centraal georganiseerd was. De verschillende begrazingsgebieden worden hieronder kort apart besproken (zie figuur 62).

612 NA-RGVB: inv. nr. 71; NA-Grk/Reg: inv. nr. 787.

613 NA-RGVB: inv. nr. 145. *Attestatie van eenige pagters der duinen in Goedereede rakende de conijnen.*

Het belangrijkste begrazingsgebied werd gevormd door de Westduinen. Deze waren eigendom van de Staatsdomeinen, tot 1840 vertegenwoordigd door het Amortisatiesyndicaat. Waarschijnlijk werden deze duinen tot 1842 begraasd op de manier zoals dat ook in de tweede helft van de achttiende eeuw gebeurde. De pacht bleef daarbij langdurig binnen één familie.[614] Over de manier waarop de pachters vanaf het einde van de achttiende eeuw deze begrazing uitvoerden is niets bekend.

Een tweede begrazingsgebied lag in de buitenduinen aan de westzijde van de polder. Het was eigendom van de Staatsdomeinen en omvatte behalve droge duinen ook twee lage valleien. Deze moeten waarschijnlijk worden opgevat als restanten van de strandvlakte waaruit ook Het West Nieuwland is ontstaan. De valleien worden in de archieven aangeduid als de Noorder- en Zuidergorzen of -gorzingen. De polder Het West Nieuwland kreeg al in 1506 de binnenste rand van deze duinen en de Noorder- en Zuidergorzen in eeuwigdurende erfpacht voor een bedrag van 12 gulden per jaar. Deze strook wordt in de archieven aangeduid met de naam 'de Omloop'. De kadastrale begrenzing van de Omloop loopt in de lengterichting door de valleien en het is onduidelijk of het gebruik zich beperkte tot de kadastrale begrenzing van de Omloop, of dat ook de zeewaarts gelegen valleidelen en duinen in de begrazing werden betrokken. De begrazing van de Zuider- en Noordergorzen en de duinen daaromheen vond plaats onder regie van het polderbestuur van Het West Nieuwland. Daarbij speelde de familie Mastenbroek een belangrijke rol. Jacob Czn en Cornelis Jzn Mastenbroek traden vanaf 1812 tot 1849 op als *'Penningmeester van den Omloop of Gorzingen van de polder van West Nieuwland in den Lande van Westvoorne'*.[615] Binnen de administratie van de polder hadden de Omloop en de gorzen in de eerste helft van de negentiende eeuw dus een eigen status en een eigen rekening. Behalve de inkomsten en uitgaven verbonden aan de begrazing, werden ook onderhoudsmaatregelen aan de duinen (bijvoorbeeld het planten van helm) en de kosten verbonden aan het beheer van de Omloop (bijvoorbeeld verteer door en vergoedingen aan de bestuurders) op deze rekening geboekt. Over de wijze waarop de begrazing van dit gebied gestalte kreeg is geen informatie beschikbaar. De inkomsten uit begrazing voor de Noorder- en Zuidergorzen bleven door de jaren heen constant. Hieruit kan worden afgeleid dat er waarschijnlijk sprake is van doorverpachting en niet van inscharing van jaarlijks wisselende hoeveelheden vee. Het saldo van de opbrengsten en kosten (erfpacht, onderhoud, administratieve kosten) is vrijwel steeds positief en vooral in de periode 1826-1842 duidelijk hoger dan in de periode daarvoor.[616]

Ten slotte werd nog een derde gebied vanuit Het West Nieuwland begraasd. In de periode van 1812-1835 betaalde de polder jaarlijks 6 gulden aan de penningmeester van de polder Het Oude Nieuwland *'wegens de beëttinge van de Inlage'*. Voor dit gebied werd in diezelfde periode steeds 10 gulden aan inkomsten geboekt. Waarschijnlijk gaat het hier om de inlaag die polders

614 NA-RGVB: inv. nr. 72. Tussen 1757 en 1790 zijn de Westduinen steeds gepacht door een lid van de familie Tanis. Vanaf 1796 tot 1808 treedt Cornelis Mastenbroek op als pachter. In 1842 werd het gebied gepacht door Jacob Comeliszoon Mastenbroek. De familie Mastenbroek is waarschijnlijk permanent pachter geweest tussen 1796 en 1842. Mogelijk is er een familiebetrekking of een andere relatie tussen beide families. Bij de eerste verpachting voor 14 jaar aan Commer Willemse Tanis in 1757 staat Cornelis Mastenbroek in ieder geval mede borg voor de jaarlijkse betaling van de pachtsom. (NA-Grk/Reg: inv. nr. 787 fol 5r).

615 SGO-WN: inv. nr. 340. De geciteerde aanduiding is afkomstig uit de aanhef van de rekening over 1815-1818.

616 SGO-WN: inv. nr 340: In de periode 1812-1824 varieerde het positief saldo per administratieperiode van 3 of 4 jaar van 0 tot 5% van de omzet. Over de jaren 1826-1828 en 1833-1842 was dit 8 tot 16%. De gegevens over de jaren 1829-1832 ontbreken.

Nieuwenoord en Het Oude Nieuwland aan de noordzijde respectievelijk noordwestzijde delen en waarvan de begrazing in de eerste decennia van de negentiende eeuw kennelijk vanuit Het West Nieuwland werd georganiseerd. Vanaf 1835 komen deze posten niet meer voor. Het is onduidelijk of de begrazing van dit gebied toen stopte of dat deze op een andere manier werd georganiseerd.

Eigendomsverwerving van de Westduinen door de polder Het West Nieuwland

Op 2 mei 1842 vond in de Nieuwe Doelen te Den Haag de Vijfde Domeinveiling plaats. Er werden 194 kavels domeingoederen publiek geveild. De zesendertigste kavel werd gevormd door het bijna 166 bunder grote gebied van de Westduinen. Dit werd gekocht door de gezamenlijke ingelanden van Het West Nieuwland. Op de veiling traden drie personen op als vertegenwoordigers van de ingelanden van de polder. Daarnaast stonden twee personen mede garant voor de aankoop, voor het geval de vergadering van ingelanden hiermee niet akkoord zou gaan.[617] Deze vijf personen waren de dijkgraaf en de heemraden van de polder, die zich dus ook persoonlijk garant stelden voor de aankoop. Zij bezaten in 1842 samen ruim 28% van het schotbaar land in de polder en behoorden daarmee tot de grootste boeren. Vier van de vijf bezaten meer dan 10 hectare land.[618] In 1842 waren er slechts twee andere boeren in de polder met een vergelijkbaar eigendom. Behalve de aankoop van de Westduinen vonden nog twee belangrijke transacties plaats. Allereerst werd de eeuwigdurende erfpacht van de Omloop en de daarin gelegen Noorder- en Zuidergorzen afgekocht. Daarnaast werd er een *'duunsteetje'* verworven. Dit werd vanaf 1842 in huur gegeven aan de hoofdwachter die in het zomerhalfjaar toezicht zou gaan houden op het vee in de duinen.[619] Al deze transacties hadden direct of indirect te maken met de opzet van de begrazing van de duinen rondom de polder.

Organisatie en administratie van de begrazing in de Westduinen vanaf 1842

Het West Nieuwland had een beweidingsreglement en een reglement op de administratie van de Westduinen en er was sprake van een apart college, dat toezicht hield op de duinen en de beweiding.[620] Dit college bestond uit vijf leden: naast de dijkgraaf en nog een lid van het polderbestuur waren drie ingelanden lid, die geen bestuurslid van de polder waren. Aan het college was een secretaris toegevoegd, die voor drie jaar werd benoemd. De stemmingen binnen het college vonden plaats naar rato van de oppervlakte land waarvoor polderlasten werden betaald: grotere boeren hadden dus een zwaardere stem dan kleinere.

De regeling en de administratie van de beweiding van de Westduinen begon in 1842 en bestond enige tijd naast die van de Noorder- en Zuidergorzen en de Omloop. Beide systemen functioneerden dus enige tijd naast elkaar. In 1843 werd voor het laatst erfpacht voor de Omloop betaald. Dit stemt overeen met het feit dat in dat jaar de erfpacht van de Domeinen werd afgekocht.[621] De rekening van de Omloop werd echter gecontinueerd tot 1849.[622] Over de jaren 1843-1846 werden hierin nog de gebruikelijk opbrengsten voor de Noorder- en Zuidergorzen geboekt. In de jaren 1847-1849 werden alleen inkomsten uit beweiding voor de Zuidergorzen in deze administratie opgenomen. Vanaf 1849 werd geen aparte administratie voor de gorzen in de buitenduinen meer bijgehouden. Waarschijnlijk werden de hier grazende dieren nu opgenomen in de administratie voor de Westduinen. De aantallen stuks vee die op de beweidingslijsten worden vermeld hebben vanaf dat jaar dus waarschijnlijk betrekking op het totale aantal dieren dat graast op de Westduinen en de Noorder- en Zuidergorzen samen.[623]

Uitvoering van de begrazing vanaf 1842

Beweiding van de Westduinen vond plaats op basis van inscharing. Het vee moest voor het begin van het beweidingseizoen - dat liep van 1 mei tot 11 november - worden aangemeld. Het werd voorzien van een duinmerk en de naam van de eigenaar. Ook waren er regels voor het dekken van tochtige koeien, die voorzien waren van een '*stiermerk*' en waarvoor '*stierloon*' moest worden betaald. De polder kocht en verkocht een aantal malen een stier en betaalde een vergoeding voor de stalling van het dier. Het vee stond voortdurend onder toezicht van een koeienwachter. In de jaren veertig van de negentiende eeuw werden gedurende enkele jaren zelfs aparte '*nachtwachters*' aangesteld. Vanaf 1847 waren er steeds vier koeienwachters, in drie salarisklassen. De hoofdwachter was tevens pachter van het '*duunsteetje*'. De loonbedragen voor koeienwachters van de Westduinen zijn in de rekeningen te vervolgen tot 1906.[624] Uit het feit dat deze vaak jaren achtereen gelijk bleven en soms stapsgewijs iets omhoog gingen, mag worden afgeleid dat tot in het begin van de twintigste eeuw met vier koeienwachters werd gewerkt. Tot 1896 werd er apart geld uitgegeven voor het toezicht op het vee in de buitenduinen. Het ging hier steeds om een relatief laag bedrag.[625] Het feit dat er in de buitenduinen sprake was van apart toezicht, maakt aannemelijk dat in de negentiende eeuw de gorzen in de buitenduinen apart van de Westduinen werden begraasd. Waarschijnlijk waren er in deze periode nog geen rondtrekkende kudden, zoals die gerapporteerd worden uit de eerste helft van de twintigste eeuw (zie hierna). Met ingang van 1918 was er een apart tarief voor dagkoeien. Waarschijnlijk maakte men in dat jaar een begin met het 's nachts op stal zetten van een deel van de runderen (zie hierna).

Het toezicht op het vee was niet de enige taak voor de koeienwachters. In de jaren 1875-1885 werden zij ook betaald om de mest te verzamelen die de koeien in het duin achterlieten. In 1876 werd dit bedrag apart geboekt. Het maakte toen circa 10% uit van de totale kosten van het veetoezicht. Hieruit kunnen we afleiden dat in het beweidingseizoen gemiddeld iedere dag iemand een dagdeel bezig was met het verzamelen van mest.

617 SGO-WN: inv. nr. 89.

618 SGO-WN: inv. nr. 336: Geschot- en omslaglijsten van de polder Het West-Nieuwland. De polder omvatte op 25 januari 1842 318,8 hectare schotbaar land. De vijf initiatiefnemers hadden hiervan 89,5 hectare in eigendom. De verdeling was als volgt Krijn Lodder 20,8 ha, Teunis Lodder 13,2 ha, Teunis Hameeteman 5,0 ha. Jacob Breen 30,2 ha en Jacob Mastenbroek 20,3 ha. Alle oppervlakten zijn afgerond.

619 Hoving (1992a): 5; SGO-WN: inv. nr. 90.

620 SGO-WN: inv. nrs. 25 en 27. In later jaren zijn deze reglementen opgenomen in de polderkeur.

621 Hoving (1992a): zie met name noot 21 aldaar.

622 SGO-WN: inv. nr. 340.

623 Een en ander spoort niet helemaal met de titel van de beweidingslijsten (SGO-WN: inv. nr. 105). Over de jaren 1842-1860 luidt deze: 'Lijst van beweiders van de Westduinen'. Vanaf 1861 worden ook de buitenduinen genoemd. Vanaf 1871 is weer uitsluitend van de Westduinen sprake. Waarschijnlijk moet aan deze verschillen weinig betekenis worden gehecht. Alles wijst erop dat vanaf 1849 de begrazing in de Westduinen en de (gorzen in) de buitenduinen administratief deel uitmaakten van één systeem.

624 SGO-WN: inv. nrs 342, 345 en 346.

625 De gemiddelde loonsom voor 1 wachter in de Westduinen liep van 1851 tot 1896 op van ca 62 naar 84 gulden voor 29 weken toezicht. In diezelfde periode bleef de vergoeding voor het toezicht op het vee in de buitenduinen stabiel op 30 gulden.

Figuur 62. De polder Het West Nieuwland (Goeree) en zijn omgeving in het midden van de negentiende eeuw (naar de veldminuut van de Topografische Militaire Kaart 1835).

Waarschijnlijk gebeurde dat eerder ook al, maar werden toen de wachters hiervoor niet apart betaald of werd dit niet in de rekeningen vermeld.[626]

Aantallen grazers

De administratie van de beweiding van de duinen rondom de polder Het West Nieuwland bleef grotendeels bewaard, zodat de aantallen ingeschaarde dieren voor vrijwel de hele periode tussen 1842 en 1966 gereconstrueerd kunnen worden.[627] De overzichten hanteren een categorisering en een tariefstelling per kop, die door de jaren heen niet steeds dezelfde is. Om omrekening naar vergelijkbare categorieën en naar hedendaagse runderen mogelijk te maken zijn omrekenfactoren ontleend aan het Handboek Melkveehouderij (tabel 29).

626 SGO-WN: inv. nr. 344. In 1876 wordt voor het wachten van vee in totaal f 264,50 uitbetaald en f 26,25 voor het verzamelen van koemest. Uitgaande van 4 wachters gedurende 28 weken bedraagt het gemiddelde arbeidsloon per dag dan f 0,37. Er zouden dan circa 71 werkdagen besteed zijn aan mest verzamelen (2,5 volle werkdag per week). In de eerste helft van de negentiende eeuw was mest op Goeree-Overflakkee een schaarse grondstof (Van der Waal & Vervoorn, 1895: 13-14 en 17). Deze auteurs citeren een streekbeschrijving uit 1833, waarin melding wordt gemaakt van een tekort aan mest en de aanvoer van mest van elders.

627 SGO-WN: inv. nrs. 105 en 106. Het gaat hier om lijsten met inschaarders en hoeveelheden ingeschaard vee. De inventarisnummers 341, 342, 345 en 346 betreffen de rekeningen, waarin de totalen voor een aantal jaren zijn weergegeven, die in de nrs. 105 en 106 ontbreken.

Tabel 29. Omrekenfactoren van verschillende typen vee naar graasdiereenheden.

De referenties zijn ontleend aan Handboek Melkveehouderij (Vink & Wolbers, 1997)

Runderen		Paarden	
Categorie	**Omrekenfactor**	**Categorie**	**Omrekenfactor**
1842-1854			
Rund < 3 jaar	0,5	Paard < 3 jaar	0,4
Rund > 3 jaar	0,7	Paard > 3 jaar	0,5
1872-1966			
1-jarig rund	0,35-0,5	Paard < 1 jaar	0,3
Vol rund (2-jarige vaars en ouder)	0,6-0,7	Paard > 1 jaar	0,5
Dagkoe *(vanaf 1918)*	0,35-0,4		
Kalf *(vanaf 1911)*	0,2		
Referentie			
Melkkoe 6000 kg/jr	1	Paard	0,46
Melkkoe 7000 kg/jr	1,09		
Melkkoe 7000 kg/jr	1,19		
Zoogkoe	0,7		
Jongvee (♀) < 1 jaar	0,28		
Jongvee (♀) 1-2 jaar	0,51		
Jongvee (♀) > 2 jaar	0,55		
Vleesvee (♂) < 16 mnd	0,39		

Daarbij is er van uitgegaan dat de graasintensiteit van een negentiende-eeuwse melkkoe kan worden vergeleken met een hedendaagse zoogkoe (0,7 gde). Aan de andere categorieën zijn gde-waarden toegewezen volgens de in de tabel vermelde referenties. In de periode 1842-1854 werd zowel voor runderen en als voor paarden onderscheid gemaakt tussen dieren ouder respectievelijk jonger dan drie jaar. In de periode 1856-1871 worden bij de tariefstelling alle dieren gelijk gesteld. Vanaf 1872 is er een onderscheid tussen dieren van één jaar oud en oudere dieren. Bij koeien wordt soms ook over '*volle koeien*' gesproken. Uit de tariefstelling en andere archiefstukken kan worden afgeleid dat met deze laatste aanduiding melkkoeien en tweejarige vaarzen worden bedoeld.

De aantallen grazers in de duinen rondom Het West Nieuwland vertoonden in de periode 1840-1965 duidelijk variatie (figuur 63). Globaal bezien kunnen daarbij de volgende vier perioden worden onderscheiden:

- In de periode van 1842 tot circa 1880 was de veedichtheid relatief hoog. De duinen werden jaarlijks begraasd door 250-300 runderen en paarden; deze aantallen kwamen - zeer globaal gesproken - overeen met 150 graasdiereenheden. In de tweede helft van deze periode deed zich een geleidelijke afname van het aantal grazers voor. Ook het aantal boeren dat vee in de duinen liet grazen liep in de tweede helft van deze periode duidelijk terug.
- In de jaren 1885-1905 was er sprake van een relatief lage veebezetting. Toen graasden er gemiddeld niet meer dan circa 200-215 stuks runderen en paarden in het duin, overeenkomend met maximaal 140 graasdiereenheden. De kudde bestond toen waarschijnlijk vooral uit oudere melkkoeien; eenjarige runderen maakten niet meer dan 20-30% van de kudde uit.
- In de periode 1905-1925 namen de aantallen graasdieren weer duidelijk toe, met een hoogtepunt in 1926, toen er ruim 400 runderen en meer dan 50 paarden in de duinen graasden. De aantallen liepen in deze periode geleidelijk op tot een niveau tussen de 150 en 200 graasdiereenheden. Jonge runderen gingen een steeds groter aandeel van de kudde uitmaken (tot ruim 50% in de jaren twintig van de twintigste eeuw). Ook het aantal boeren dat vee inschaarde nam sterk toe. In 1926 bereikte het een maximum van 156 inscharende boeren. Vanaf 1922 liet men ook grote aantallen kippen in het duin lopen. In de jaren 1923-1929 ging het jaarlijks om 1450-1575 kippen. In de jaren 1930-1932 was dit teruggelopen tot 1125-1325 kippen. In de jaren 1933-1934 ging het nog maar ruim 100 stuks. Vanaf 1935 nam het aantal weer iets toe (ca. 200-300 stuks). Aan deze gebruiksvorm kwam in 1941 een einde, omdat de duinbegrazing op last van de Duitse bezetter werd beëindigd.
- Na de tweede wereldoorlog liepen zowel de aantallen graasdieren als het aandeel jonge runderen weer sterk terug.

Zoals figuur 63 laat zien vertoont het verloop van de aantallen grazers in de duinen rond Het West Nieuwland een sterke samenhang met de ontwikkeling van de landbouweconomie (paragraaf 15.2). De periode met hoge aantallen grazers in het midden van de negentiende eeuw komt overeen met de periode waarin veel vlees naar Engeland werd geëxporteerd en er ook in het binnenland hoge veeprijzen waren. In 1885-1905 was er sprake van een agrarische crisis met lage graan- en vleesprijzen. De kleine hoeveelheid jonge dieren betekent waarschijnlijk dat er weinig kalveren voor de vleesveeteelt werden aangehouden. Vanaf 1910 werden de landbouwomstandigheden weer gunstiger en stegen de graan- en vleesprijzen en de aantallen grazers bereiken een hoogtepunt. Veel boeren lieten vee in de duinen grazen en een groot deel daarvan bestond uit jonge dieren. Vleesveeteelt was kennelijk weer aantrekkelijk. Het gunstige economische getij en de ondernemingszin van de boeren rondom de Westduinen komen ook tot uiting in het feit dat men het duin zelfs ging gebruiken voor de kippenhouderij. Tijdens het instorten van de wereldeconomie in de jaren dertig van de vorige eeuw daalden de aantallen grazers tot een dieptepunt. Tijdens de Tweede Wereldoorlog werd er tijdelijk niet begraasd. Bij de hervatting van de begrazing na de oorlog is er aanvankelijk nog sprake van een dichtheid, vergelijkbaar met die uit de jaren negentig van de negentiende eeuw. Vanaf het begin van de jaren vijftig valt de belangstelling voor de duinbegrazing grotendeels weg.

Rondtrekkende kudden en uitwisseling van vee tussen verschillende deelgebieden

De begrazing van de duinen van Goeree wordt vaak geassocieerd met rondtrekkende kuddes runderen. Ooggetuigenverslagen van oudere streekbewoners en diverse foto's uit de eerste helft van de twintigste eeuw getuigen hier ook van. Het is echter de vraag of rondtrekkend vee ook in de negentiende eeuw gebruikelijk was. Hierbij gelden de volgende overwegingen:

- In de eerste helft van de negentiende eeuw was de begrazing van de Westduinen en de gorzen in de buitenduinen organisatorisch en administratief op verschillende manieren geregeld. Weliswaar was de uitvoering in één hand en werd deze gestuurd door leden van de familie Mastenbroek, maar vooral de gedeeltelijke overlap van de administratie van beide systemen in de periode 1842-1849 maakt aannemelijk dat het hier toen om twee nog gescheiden begrazingssystemen ging.
- Het toezicht op het vee in de Westduinen en in de Zuider- en Noordergorzen was tot 1895/1896 gescheiden. Vanaf 1847 werden er steeds vier koeienwachters aangesteld voor de Westduinen. Tot 1896 werd daarnaast apart geld uitgegeven voor het toezicht op het vee in de buitenduinen. Het ging hier wel steeds om een relatief laag bedrag. Dat in de buitenduinen apart toezicht was, maakt aannemelijk dat in de negentiende eeuw de Westduinen en de gorzen in de buitenduinen apart werden begraasd.
- In negentiende-eeuwse streekbeschrijvingen wordt begrazing van de Westduinen verschillende malen gemeld, maar wordt nooit gesproken over kuddes, die van de Westduinen naar de buitenduinen trekken. Dit in tegenstelling tot beschrijvingen uit de eerste helft van de twintigste eeuw toen dergelijke rondgaande kuddes wel werden genoemd.[628]

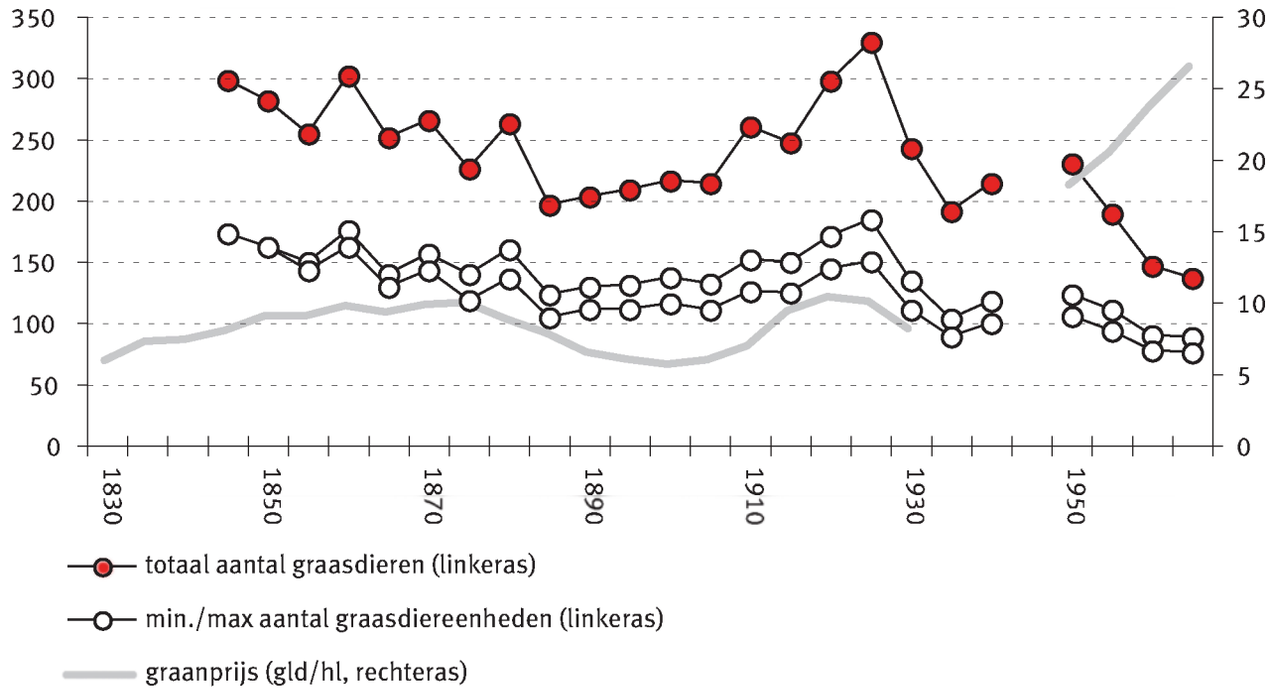
Waarschijnlijk ontstond het gebruik om met koeien rond te trekken pas aan het einde van de negentiende of in het begin van de twintigste eeuw. Daarbij is van belang dat in 1918 een nieuwe categorie vee werd geïntroduceerd: de dagkoeien. Het betrof dieren ouder dan twee jaar, die alleen overdag in het duin verbleven en 's nachts op stal werden gezet. Vanaf 1918 tot aan de tweede wereldoorlog ging het in de meeste jaren om 20 tot 40 koeien die, al dan niet onder leiding van een koeienwachter, een dagelijkse gang maakten van de stal naar de duinen en omgekeerd. De oorzaak hiervan moet gezocht worden in de tariefstelling voor de inscharing. In 1912 moest voor een '*volle koe*' (een dier van twee jaar of ouder), die permanent in de duinen verbleef, f 7,50 worden betaald. In 1916 was dit bedrag opgetrokken naar f 9, in 1917 naar f 12 en in

628 Voor negentiende-eeuwse beschrijvingen zie bijv. Boers (1843) en Craandijk (1878). Voor beschrijvingen uit de twintigste eeuw zie Den Eerzamen & Klepper (1984).

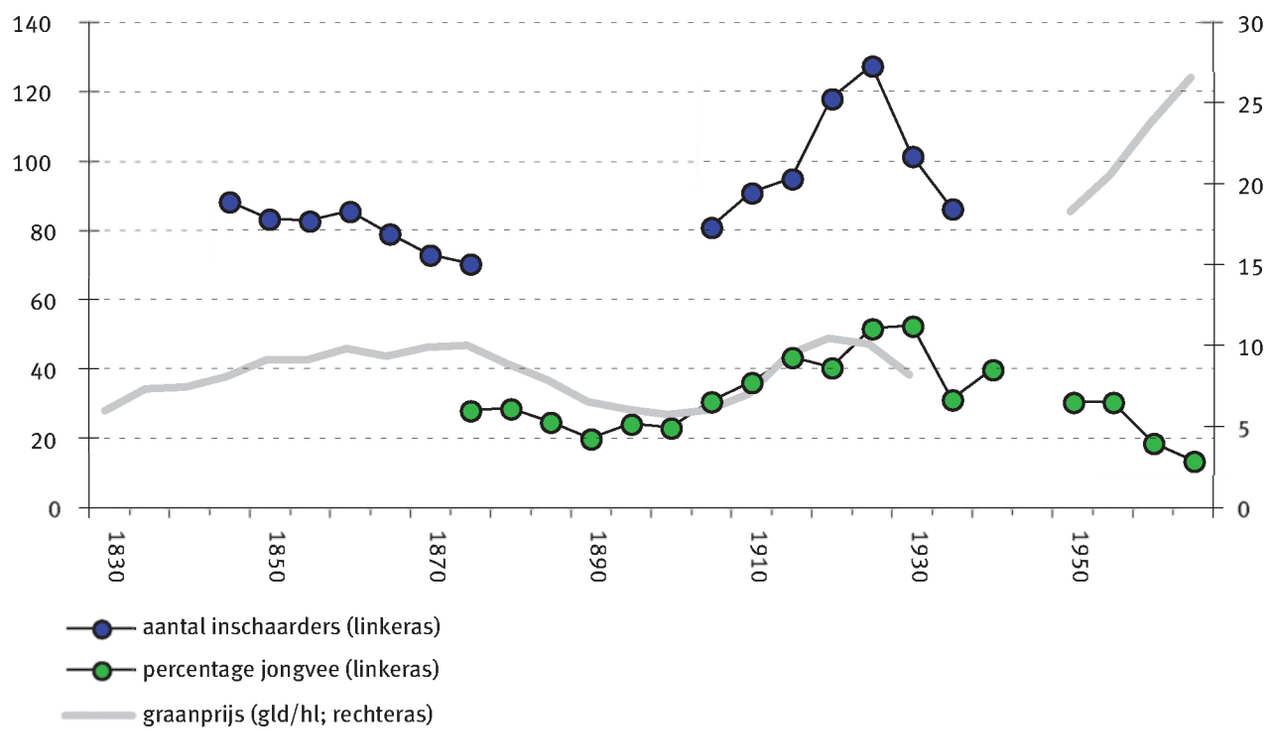
Figuur 63. Begrazing van de duinen rondom de polder Het West Nieuwland.

De getrokken grijze lijnen corresponderen met de rechteras en geven de ontwikkeling van de graanprijs weer (rode tarwe in Groningen; voortschrijdend vijftienjarig gemiddelde uitgedrukt in guldens per hectoliter). Over de periode 1931-1945 ontbreken gegevens.

A. Het gemiddeld aantal ingeschaarde graasdieren per periode van vijf jaar.



B. Het aantal boeren dat vee heeft ingeschaard en het percentage jongvee (gemiddelde per periode van vijf jaar).



1918 naar f 15.[629] Deze sterke prijsstijging was een gevolg van de hoogconjunctuur van de landbouweconomie in de eerste decennia van de twintigste eeuw en de oorlogsomstandigheden van de Eerste Wereldoorlog. De sterk opgelopen inscharingsbedragen waren waarschijnlijk aanleiding voor het instellen van een tussencategorie, waarbij koeien tegen een lagere vergoeding (f 11 per koe in de jaren 1918-1924) alleen overdag in het duin verbleven.[630] Dat toen al ervaring was opgedaan met het trekken van kuddes koeien onder leiding van een koeienwachter van de binnenduinen naar de binnenduinen zal deze ontwikkeling vergemakkelijkt hebben. Vanaf 1896 bevatten de rekeningen geen vergoedingen meer voor apart veetoezicht op de gorzen in de buitenduinen. Dit suggereert dat de begrazing van de binnenduinen en de buitenduinen kort voor 1900 werd samengevoegd. Bij die gelegenheid zou ook het gebruik kunnen zijn ontstaan om met het vee rond te trekken. Dit gebruik is dan vervolgens aan het einde van de eerste wereldoorlog uitgebreid met de gewoonte om een deel van de koeien alleen overdag in de duinen te laten grazen.

Waterwinning en duinbebossing

De eerste initiatieven voor drinkwaterwinning in de duinen van Goeree dateren van 1907-1912. In die jaren werden proefboringen en een geohydrologisch onderzoek gedaan naar de mogelijkheden van waterwinning in de Oost- en Middelduinen bij Ouddorp. Zij leidden tot een plan voor een waterleiding op heel Goeree-Overflakkee. Het duurde echter tot 1926 voor dat de eerste gemeenteraden positief besloten over een drinkwaterleiding op het eiland. In 1929 werd overgegaan tot de oprichting van de 'Stichting De Drinkwaterleiding Goeree-Overflakkee'. In 1932 werden de Oostduinen door de Stichting aangekocht en begon de bouw van een pompstation en het graven van een aanvoerkanaal. In 1934 werd het eerste water geleverd.[631] Overigens werd de gemeente Ouddorp, waar de winning was gelokaliseerd, pas in 1955-1956 op de drinkwaterleiding aangesloten. In 1936 al werd het waterwingebied uitgebreid met de Middelduinen. Deze waren toen eigendom van 64 inwoners van Ouddorp. Zij verklaarden deze duinen, die voor het weiden van vee werden gebruikt, als gemeenschappelijk bezit te beschouwen. Dit was volgens hen van de allergrootste betekenis voor de bevolking van het dorp. Een onteigeningsprocedure was dan ook nodig om de uitbreiding door te zetten.[632]

Ook op Goeree waren er bescheiden initiatieven voor duinbebossing. Deze kwamen pas na de Tweede Wereldoorlog tot stand. De houtvester van Staatsbosbeheer nam in 1952 contact op met de provincie Zuid-Holland, de gemeenten Ouddorp en Goedereede en het bestuur van de polder Het West Nieuwland over de mogelijkheden om een gedeelte van het duingebied te bebossen. Daarbij werd gedacht aan de gronden van Het West Nieuwland in de buitenduinen. Er was veel werkeloosheid op Goeree en bosaanleg zou werkgelegenheid kunnen scheppen en bijdragen aan het ontwikkelen van de recreatie. De vertegenwoordigers van de polder wezen erop dat de te bebossen gronden voor beweiding gebruikt werden en verwachtten dat de ingelanden een voorstel zouden afstemmen.[633] Uiteindelijk kwam men overeen om een gebied van circa 10 hectare ten zuiden van de Vuurtoren, die Het West Nieuwland toen al verhuurde voor zomerhuisjes, te bebossen. De gemeente Ouddorp wilde echter meer bos aanplanten en daarbij ook de duinen van drinkwaterleiding (Middel- en Oostduinen) betrekken.[634] Deze plannen waren omstreeks 1960 nog steeds actueel. De Stichting Waterleiding Goeree en Overflakkee had toen het voornemen een groot deel van de Oostduinen (men sprak over circa 100 hectare) te bebossen. Het Ministerie van Volkshuisvesting en de Rijksdienst voor het Nationale Plan gingen daarmee akkoord.[635] Hoe het vervolgens met deze plannen is gegaan, is onduidelijk. Waarschijnlijk zijn toen enkele tientallen hectaren bos aangelegd in het gebied aan de noordwestzijde van het huidige pompstation. Tot bebossing van een grotere oppervlakte is het nooit gekomen.

15.5 Ontwikkeling van de Heveringen bij Oostvoorne vanaf de achttiende eeuw

In hun ontwikkelingsgeschiedenis raakten de duinen van Voorne al vroeg verdeeld over verschillende eigenaren. Dat begon al in 1479, toen de gorzen en strandvlakten vóór de polder Stuifakker in erfpacht worden uitgegeven (paragraaf 13.3). Het resterende gedeelte van de grafelijke duinen ging grotendeels over in particuliere handen toen de duinen van Oostvoorne in 1725 door de Staten van Holland werden verkocht aan Gerard Bicker van Swieten (paragraaf 14.3). Particulier initiatief kenmerkte dan ook de ontwikkeling van de duinen van Voorne in de Moderne Tijd. Dit hoofdstuk bespreekt hoe het binnenduingebied van de Heveringen nabij Oostvoorne sinds de achttiende eeuw versnipperd raakte en zich in ruim twee eeuwen ontwikkelde van een open landschap - waarin duingrasland overheerste - naar een bebost en bebouwd gebied.

Ontginning van de Heveringen van Oostvoorne en Rockanje

Waarschijnlijk zijn er al in de eerste decennia van de achttiende eeuw aanzetten gedaan tot de ontginning van het voorheen ongeperceleerde binnenduingebied van de Heveringen. In ieder geval werden rond 1740 wegen en sloten aangelegd en werd ook land afgebakend met greppels. Dit proces was toen al enkele decennia aan de gang. Even na 1700 heinde duinmeier Jacob Koomen al een deel van de Heveringen af voor de paarden van de rentmeester en

629 SGO-WN: inv. nr. 107. Over de jaren 1913, 1914 en 1915 ontbreken de beweiderslijsten en zijn we niet geïnformeerd over de tarieven. Mogelijk vond de tariefsverhoging van 7,50 naar 9 gulden dus al in een van deze jaren plaats.

630 In de laatste jaren van de Eerste Wereldoorlog was er in Nederland een ernstig graan- en veevoedertekort (Bieleman, 2008). Boeren werden toen gedwongen grasland te scheuren, waardoor het graslandareaal afnam. Dit speelde waarschijnlijk geen rol bij de introductie van de nieuwe categorie van de dagkoeien, omdat het aantal ingeschaarde dieren in 1917-1918 maar weinig steeg ten opzichte van de jaren daarvoor. De sterkste stijging deed zich pas voor in de jaren 1925-1926.

631 Antonisse & Jansen (1991): 37-39.

632 SGO-OaG: inv. nr. 1210. De onteigening werd bevestigd bij KB van 13 maart 1936. Waarschijnlijk hadden een aantal boeren uit Ouddorp reeds in de Franse tijd de Middelduinen gekocht van het toenmalige domeingezag en deze vervolgens gebruikt op de manier, zoals dat hierboven voor de Westduinen is beschreven. Dit wordt aannemelijk uit een toelichting op een ongedateerde kaart van de duinen van Goeree uit de Franse Tijd (NA-CH: inv. nr. 4593, Plan des Dunes dans l'Arrondissement de la Brielle, Departement des Bouches de la Mase). Deze kaart vermeldt voor de Middelduinen een twintigtal personen uit Ouddorp en omgeving als eigenaren. Ook enkele boeren uit de polder Het West Nieuwland, die later betrokken waren bij de verwerving van de Westduinen, waren mede-eigenaar. De eigendomsoverdracht moet na 1804 hebben plaatsgehad, want in dat jaar werden de Middelduinen nog verpacht door het domeingezag (NA-RGVB, inv. nr. 72.) In de eerste decennia van de twintigste eeuw zouden de in de Oost- en Middelduinen grazende koeien ook op de Kwade Hoek gegraasd hebben (M. Annema, mondelinge mededeling).

633 SGO-WN: inv. nr. 85, Notulen van de vergadering van de beplantingscommissie Ouddorp dd. 12/11/1952.

634 SGO-OaO: inv. nr. 1462. Gedeputeerde Staten van Zuid-Holland stellen Provinciale Staten voor om 45 hectare te bebossen. Deze oppervlakte werd teruggebracht naar 10 ha rondom de zomerhuisjes (SGO, West-Nieuwland, inv. nr. 85). Het merendeel van de zomerhuisjes aan de binnenzijde van de duinen in de polder Het West Nieuwland zijn na 1945 gebouwd. In het archief van de polder bevindt zich een groot aantal huurcontracten van kleine perceeltjes duin, waarop huisjes zijn gebouwd. De eerste dateren uit 1918, maar er zijn slechts een beperkt aantal contracten afgesloten vóór 1945. Hun aantal bereikt echter een hoogtepunt in de jaren 1952-1966. (SGO-WN: inv. nrs. 110-264).

635 SGO-OaO: inv. nr. 1462, brieven dd. 22 februari 1960 en 31 januari 1957.

liet hij er ook vee van derden grazen.[636] Uit diezelfde periode levert ook een andere bron vergelijkbare informatie. Van der Graaf citeert uit een veldboek hoe langs de Heindijk, ter hoogte van het huidige Waterbos, in 1723 twee percelen van in totaal 35 gemet in eeuwigdurende erfpacht werden gegeven.[637] De percelen waren tot dan *'driest en gemeen gelegen met den duijn tot desen jaar 1723 toe, soo als 't selven tegenwoordig is afgedolven en beschelveringt'*. Volgens een eerder veldboek was dit gedeelte omstreeks 1650 in gebruik bij Aren Arens Arkenbout, die we dan kennen als een duinmeier.[638] Ook hier gaat het dus om een gebied, dat in de zeventiende eeuw als (particuliere) konijnenwarande is geëxploiteerd, maar waarvan in 1723 gedeelten in cultuur werden genomen. Als onderdeel van deze ontwikkeling kwamen in de achttiende eeuw langs de binnenduinrand ook een aantal buitenplaatsen tot stand.[639] De grootste hiervan was de buitenplaats Mildenburg bij Oostvoorne. Zij komt al voor op een kaart uit 1697, maar beslaat dan nog een beperkte oppervlakte. Ze kreeg waarschijnlijk pas in het midden van de achttiende eeuw haar huidige omvang.[640]

Hoe het proces van de ontginning van de voormalige waranden in zijn werk ging lezen we in een beschrijving uit het laatste kwart van de achttiende eeuw van de Briellenaar Jan Kluit.[641] Een groot deel van de Heveringen was toen in eigendom van H.W. van Leijden, ambachtsheer van Oostvoorne. Kluit schrijft over hem: *'De bovengenoemde heer ... geeft van tijd tot tijd als grondeigenaar van de Hevening stucken land van deeze weleer woeste wildernis in erfpagt uit om er huijzen op te bouwen en tuinen of bosschen aan te leggen. Zulks dat, die over vijfentwintig jaaren deeze woestenie beschouwt had en ze tans zag, dezelve niet meer zoude onderkennen, zijnde deze streek tot aan de grenzen van Rockanje als in eene gemene buurt van huijzen en tuinen verandert.'* Een tweede beschrijving is van Jan Kops die de duinen van Voorne in 1802 bezocht en beschreef in aanvulling op het enkele jaren daarvoor verschenen rapport over de Hollandse duinen.[642] Met de utilitaire bril die hem eigen is, beschrijft Kops de duinen tussen Rockanje en Oostvoorne als een van de weinige op Voorne *'waarvan enig vruchtgebruik zou kunnen getrokken worden'*. In 1802 waren ongeveer 100 morgen (circa 85 hectare) in kleine partijen uitgegeven. *'De percelen worden bebouwd in kleine akkers, genoegzaam afgescheiden en door plantsoen beschut tegen de winden.'* Het nog niet in cultuur gebrachte gedeelte dat er ook nog is *'wordt met enig vee beweid'*. In de loop van de negentiende eeuw zette de ontginning van dit duingebied zich voort. Klok citeert uit 'Verslagen van de Landbouw' (1827): *'op de Hevering is alle bruikbare grond tuin, boomgaard, wei- en houtland geworden''*. In de jaren daarna nam het areaal 'woeste grond' in de gemeenten Oostvoorne en Rockanje verder af. In 1833 wordt nog respectievelijk 999 en 422 hectare opgegeven. In 1907 is dit teruggelopen naar 589 en 248 hectare, een afname van meer dan 40% in 75 jaar.[643] De veranderingen in het binnenduingebied blijken ook duidelijk bij een vergelijking van de topografische kaarten van 1835 en 1900 met de kaart van 1700. Op beide jongere kaarten zijn in het gebied van de Heveringen vele aaneengesloten of verspreid liggende percelen te zien, die op de kaart van 1700 ontbreken. Bij vergelijking van de twee topografische kaarten onderling blijkt ook dat het gebied in 1900 veel verder is ontgonnen dan in 1835. Na 1900 speelde de exploitatiemaatschappij Voorne's Duin (zie volgende paragraaf) een belangrijke rol bij de verdere ontginning van de Heveringen. Alleen al in de jaren 1903-1914 werd circa 50 hectare duingrond in cultuur gebracht en er bevonden zich omstreeks 1919 circa 175 woningen die in het bezit waren van de exploitatiemaatschappij. In 1914 is het totale areaal cultuurgrond in de duinen 268 hectare.[644]

Eigendomsgeschiedenis van de duinen van Voorne in de twintigste eeuw

Op 2 december 1903 werd de N.V. Maatschappij tot Exploitatie van Onroerende Goederen Voorne's Duin opgericht. Financiers van de naamloze vennootschap waren: N.J.C.S.H. Lette (burgemeester van Oostvoorne en Brielle en eigenaar van de buitenplaats Mildenburg te Oostvoorne), William Smith (cargadoor te Rotterdam) en het Rooms-katholiek Armbestuur van Rotterdam. Directeur van de naamloze vennootschap was W. D. van Dijk. Stuwende kracht op de achtergrond was Smith, verwant aan de familie Twiss, die rond 1900 vrijwel het gehele duingebied van Voorne in haar bezit had. Waarschijnlijk in opdracht van en daartoe financieel in staat gesteld door William Smith kocht van Dijk op 27 februari 1903 het duinbezit van de familie Twiss in Oostvoorne, Rockanje en Nieuw-Helvoet, dat in totaal bijna 1440 hectare omvatte. Het nieuwe bezit werd vervolgens ondergebracht in de pas opgerichte exploitatiemaatschappij.[645]

In de jaren 1900-1938 werden door de exploitatiemaatschappij verschillende initiatieven ontwikkeld om de duinen te exploiteren, waarbij zowel zakelijke als ideële motieven een rol speelden. Belangrijk in dit verband was de realisatie van een landbouwbedrijf, de zogenaamde Schaapskooi, in de periode 1903-1919 in de omgeving van het huidige Windgat. Deze onderneming bleek uiteindelijk geen succes en de exploitatie werd dan ook in 1915 beëindigd.[646] Een tweede belangrijk initiatief had betrekking op pogingen om gedeelten van het duingebied te bebouwen. In 1927 werd een gedeelte van het bezit overgedragen aan de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland. Het ging om twee grote duingedeelten rondom het Quackjeswater en het Breede Water, die ook nu nog de kern uitmaken van het bezit van de Vereniging Natuurmonumenten op Voorne. Twee zogenaamde exploitatiegebieden hield de maatschappij echter aan zich: één ten westen van Rockanje en één ten zuidwesten van Oostvoorne. Dit laatste gebied omvatte ook het gebied van de Heveringen. Feitelijke bebouwing van dit gebied heeft voor de Tweede Wereldoorlog nooit plaatsgehad, vooral vanwege het verzet van het Hoogheemraadschap van Voorne.

636 SVP-Na: inv. nr. 1050, akten dd. 02/09/ 1741 en 10/01/1742; zie ook paragraaf 14.3.

637 Van der Graaf (1990): 13.

638 Voor de rol van A.A. Arkenbout als duinmeier zie SVP-Na: inv. nr. 13, akte dd 19/05/1643 (zie ook paragraaf 14.3 en voetnoot 517). Uit de formulering *'afgedolven en beschelveringt'* kan worden afgeleid dat er niet alleen sprake is van een percelering, maar dat ook de toplaag van de nieuwe percelen is verwijderd en tot (beplante ?) wallen langs de randen van de percelen is gezet. De naam schelvering (Voorne) of schurveling (Goeree) duidt op een lage met struiken begroeide wal in het binnenduingebied (zie ook: Ghijssen, 1974). Dat er in de tweede helft van de achttiende eeuw binnenduin werd afgegraven blijkt ook uit SVP-CK: nr. 19 (transcriptie in Jonker, 2004: 82). Sprekend over de binnenduinen bij Oostvoorne zegt deze beschrijving uit de tweede helft van de achttiende eeuw: *'Hier is zeer veel houtgewas, dat er ongemeen welig groeid op landen, die van de Heveringen zijn afgegraven en schier geen lasten betalen'*.

639 Klok (2001).

640 Van der Laan (1966). Volgens een beschrijving horend bij de kaart van 1697 omvat de buitenplaats in 1697 circa 8,6 hectare, waarvan 5,8 hectare bos.

641 SVP-CK: inv. nr. 19 (transcriptie door Jonker,2004: 85). Voor de persoon van Jan Kluit zie Van der Houwen (1997).

642 Kops (1805, 1807a, 1818).

643 Klok (1939): 223-225.

644 Van der Graaf (1990): 42-45 en 73-77. Deze cijfers hebben niet alleen betrekking op de Heveringen, maar ook op het duingebied onder Rockanje. Zij onderstrepen echter wel de onmiskenbare tendens van ontginning, die in beide gebieden overheerste.

645 Van der Graaf (1990): 11-34.

646 Van der Graaf (1990): 35-72.

Figuur 64. Ruimtelijke ontwikkeling van de duinen en binnenduinen van noordwestelijk Voorne in de achttiende en negentiende eeuw. Onderstaande kaarten geven drie stadia weer:

A. Situatie rond 1700. Rondom het dorp Oostvoorne was al wel infrastructuur aanwezig, maar de Heveringen waren nog niet of nauwelijks in cultuur gebracht. (Geroteerde uitsnede uit de *Generale Caarte vanden lande van Voorne aande oostzijde van Flacquee*. Getekend door Heyman van Dijck, 1702, aanwezig in Streekarchief Voorne-Putten).

B. Situatie in het begin van de negentiende eeuw. In de binnenduinrand is veel hakhout aangelegd (grijs ingekleurd op deze kaart). Ontsluiting en percelering van de Heveringen is duidelijk op gang gekomen (veldminuut van de Topografische Militaire Kaart uit 1835).

C. Situatie in het begin van de twintigste eeuw. Op de Heveringen is dan een groot aantal percelen bouwland en grasland aanwezig. Ook zijn er veel huizen gebouwd. (Topografische Kaart 1:25.000; verkend in 1875, herzien in 1889 en gedeeltelijk herzien in 1907).

In 1938 droeg de Exploitatiemaatschappij Voorne's Duin het noordelijk duincomplex en het exploitatiegebied bij Rockanje over aan de Stichting Administratiefonds Rotterdam. Het omvatte toen circa 400 hectare. Dit fonds was in 1927 opgericht en had tot doel de administratie en geldbelegging ten gunste van de Stichting Bevordering Volkskracht. Deze stichting was opgericht in 1923 en stelde zich de *'bevordering van den geestelijken en lichamelijken welstand der mingegoede bevolking van Rotterdam'* ten doel. Het duingebied van Oostvoorne was dus vanaf het einde van de jaren dertig direct verbonden met sociale doelen in het stedelijk gebied van Rotterdam. Het Administratiefonds beheerde het duingebied van 1938 tot 1957.[647] In 1957 ten slotte wordt het noordelijk duingebied, met een omvang van 315 hectare, door het Administratiefonds Rotterdam overgedragen aan de Stichting Het Zuid-Hollands Landschap.[648]

Begrazing van de duinen

Waarschijnlijk werden ook op Voorne in de negentiende eeuw grote delen van de duinen begraasd door rundvee. Dat valt af te leiden uit advertenties die in de laatste decennia van die eeuw in de Brielse Courant verschenen. Daarin worden belangstellenden opgeroepen vee aan te melden voor duinbeweiding. In de advertenties was sprake van een opzichter en een rentmeester en ze kondigden aan dat de weideperiode begon op 1 mei.[649] Helaas zijn verder geen gegevens bekend over de manier waarop en de intensiteit waarmee deze begrazing plaatsvond. De manier waarop de advertenties zijn opgezet doet sterk echter denken aan het beweidingsysteem zoals dat in deze periode op Goeree functioneerde. In de tweede helft van de negentiende eeuw was een groot deel van de duinen van Voorne eigendom van Willem Twiss en zijn nazaten. Waarschijnlijk lieten zij vee inscharen in delen van het duingebied. Nadat de duinen in 1903 in eigendom waren overgaan naar de NV Voorne's Duin, zette deze de inscharing van vee in de duinen voort.[650]

In 1909 komt waarschijnlijk een eind aan de duinbegrazing. Het jaar daarvoor heeft het Hoogheemraadschap van Voorne een keur vastgesteld die de beweiding van de duinen aan een vergunning bindt.[651] In de ecologische geschiedschrijving van de duinen van Voorne wordt dit moment vaak aangehaald als een omslagpunt in de ecologische ontwikkeling van de duinen. Voordien zou sprake zijn van overbeweiding, die tot een einde komt door *'krachtige maatregelen'* van het hoogheemraadschap.[652] De schaarse gegevens in de historische bronnen leveren hiervoor geen bevestiging. Allereerst maakt de beweiding in de laatste decennia van de negentiende eeuw een gereguleerde indruk. Verder is het verbod van beweiding in de keur niet absoluut, maar afhankelijk van een vergunning van het hoogheemraadschap. De regelgeving in de keur moet daarom waarschijnlijk vooral worden opgevat als een poging van het hoogheemraadschap om de eigen bevoegdheden en verantwoordelijkheden af te bakenen. Waarschijnlijk was de econo-

647 GRd-ZHL: inv. nr. 240.

648 GRd-ZHL: inv. nr. 247.

649 Van der Graaf (1990): 35-36.

650 Idem.

651 SVP-HhV, inv. nr. 380: In artikel 11 van de keur worden een aantal activiteiten aan een schriftelijke vergunning van het Hoogheemraadschap verbonden. Lid 2 vermeldt: *'de duinen te beweiden of te doen beweiden met eenig vee van welken aard dan ook, of daarin kippen te laten rondlopen'*. Activiteiten die in hetzelfde artikel aan een vergunning worden gebonden zijn: afzanden en vergraven, vernielen van de begroeide korst der duinen, oprichten of afbreken van gebouwen, aanleggen van tuinen en het rooien van bossen.

652 Adriani & Van der Maarel (1968): 22-30.

mische betekenis van de duinbeweiding op Voorne ook niet groot. Dit kan worden afgeleid uit het gegeven dat de nieuwe eigenaar NV Voorne's Duin, die op dat moment volop investeerde in een nieuw landbouwbedrijf, de inperking van zijn exploitatiemogelijkheden leek te accepteren. Enkele decennia later zou een nieuwe bepaling in de keur, die het bouwen in de binnenduinen verbod, leiden tot uitvoerige briefwisselingen en beroepsprocedures.[653]

Bebouwing en recreatieve ontwikkeling

Eeuwenlang was het duingebied van Voorne een relatief geïsoleerd gebied, dat werd bestuurd en gebruikt vanuit de havenstad Brielle. Dat veranderde toen in de eerste jaren van de twintigste eeuw een directe veerverbinding van Oostvoorne met Rotterdam tot stand kwam (1902) en een tramlijn Oostvoorne met Rotterdam verbond (1906). Dit was het begin van de ontwikkeling van Oostvoorne als badplaats. Direct noordwestelijk van het dorp werd een boulevard aangelegd, waar de veerboot aanlandde en de tramlijn zijn eindpunt had. Achteraf bezien was de locatiekeuze van deze boulevard niet gelukkig, want nadat de geulen in de Maasmonding zich verlegden, erodeerde juist dit kustgedeelte sterk. In 1921 lagen de tramrails op het strand en dreigde een niet zolang daarvoor gebouwde villa in zee te storten. Uiteindelijk bleef de boulevard van Voorne slechts kort bestaan, omdat de Duitse bezetter in 1943 besloot om alles te slopen.[654] Deze geschiedenis laat echter zien dat in de eerste decennia van de twintigste eeuw op Voorne nieuwe ontwikkelingen aan de orde waren. Deze waren ook van invloed op het binnenduingebied van de Heveringen aan de zuidwestzijde van het dorp Oostvoorne.

In de jaren 1900-1940 werden voor dit gebied diverse ontwikkelingsplannen bedacht en gedeeltelijk ook uitgevoerd.[655] Daarin speelde de exploitatiemaatschappij Voorne's Duin een belangrijke rol. Bebouwing van het buiten- en binnenduin werd tot het einde van de jaren dertig tegengehouden door het Hoogheemraadschap van Voorne. Uit topografische kaarten blijkt echter, dat de voorgestelde infrastructuur grotendeels werd aangelegd en dat op diverse plaatsen in de binnenduinrand woonbebouwing ontstond. Na de oorlog kregen de recreatieve en natuureducatieve ontwikkeling een eerste invulling door de aanleg van de Tenellaplas. Deze gaat terug op een ontzanding door de Duitse bezetter in 1943. In 1949-1950 werd het ontzande gebied opnieuw ingericht door het Administratiefonds. Met behulp van een zandzuiger werd zand gewonnen en ontstond de huidige plas. Daarna werd het gebied en zijn omgeving ingericht als heempark en werden er diverse planten aangeplant.[656]

Eind jaren vijftig werd het resterende nog niet in cultuur gebrachte gedeelte van het noordelijke duincomplex overgedragen aan de Stichting Het Zuid-Hollands Landschap. Onderdeel van de subsidievoorwaarden van de provincie Zuid-Holland was, dat bij de ontwikkeling van het gebied ook aan de recreatieve functie aandacht moest worden geschonken. Ook het gemeentebestuur van Rotterdam leverde een bijdrage aan het recreatiebeheer op Voorne. Er werd gesproken over een beheerscommissie met daarin vertegenwoordigers van de gemeente Rotterdam, de gemeente Oostvoorne en Het Zuid-Hollands Landschap. Deze commissie moest het beheer voeren over de eigendommen van de verschillende partijen die in de commissie deelnamen. In 1957 besloten Provinciale Staten van Zuid-Holland en de minister van Onderwijs, Kunsten en Wetenschappen tot *'het uitvoeren van werken ter bevordering van recreatie en natuurbescherming in het natuurgebied duinen van Oostvoorne'*.[657] Grondslag voor deze werken was een *'Ontwikkelingsplan voor het Natuurgebied Duinen van Oostvoorne'*. Op hoofdlijnen onderscheidde het plan drie zones:

- Een vrij toegankelijke recreatiezone in het gebied van de Heveringen, waar een spartelvijver, parkeerplaatsen en bermtoerisme waren gedacht.
- Een gebied dat toegankelijk zou zijn op jaarkaarten voor *'comfortabel wandelen en verpozen'*. Hierin zouden wandelpaden worden aangelegd in combinatie met een beperkt aantal sluippaden en kleine duinweitjes voor verpozing.
- Een terreingedeelte met grote betekenis voor natuurstudie, waar het padenstelsel geëxtensiveerd zou worden.

Het plan deed in natuurkringen nogal wat stof opwaaien. De Natuurwetenschappelijke Commissie van de Voorlopige Natuurbeschermingsraad uitte zich kritisch en dit was voor de Staatssecretaris van OK&W aanleiding om zijn eerder toegezegde bijdrage aan een aantal voorwaarden te verbinden. Deze leidden weer tot beschouwingen in de Natuurwetenschappelijke Commissie van Het Zuid-Hollands Landschap.[658] In deze context is vooral van belang dat de aandacht van de natuurbeschermers helemaal was gericht op het behoud van natuurwaarden in het jonge buitenduingebied. De betekenis van de Heveringen als restant van het oude binnenduinlandschap werd door de natuurbeschermers op dat moment niet gezien. Zij gingen hier akkoord met 'massatoerisme' en reservering voor relatief intensieve recreatiefuncties, parkeren en sport en spel. De primaire interesse van ecologen en natuurbeschermers kwam ook tot uiting in de vegetatiekartering, die in deze jaren werd gemaakt en die bedoeld was als ecologische basis voor het ontwikkelingsplan. In deze kartering ontbrak het grootste deel van het binnenduingebied, waarschijnlijk omdat het toen al weinig interessant meer was als gevolg van ontsluiting en ontginning. Alleen tussen de Tenellaplas en het Biologisch Station Weevers' Duin waren toen nog een paar restanten van de oude duingraslanden bewaard gebleven en die waren uiteraard in de vegetatiekartering opgenomen. Enkele jaren later stonden zij centraal in het klassiek geworden proefschrift van Eddy van der Maarel.[659] Het ging hier om het laatste restant van een duingraslandareaal dat in de Late Middeleeuwen en de Vroegmoderne Tijd de kern uitmaakte van het duingebied van Voorne, met toen een aaneengesloten oppervlakte van meerdere honderden hectaren.

Waterwinning en duinbebossing

Ook op Voorne speelde waterwinning een bescheiden rol in het gebruik van de duinen in de eerste helft van de twintigste eeuw. De eerste waterwinning vond daar plaats rond het Quackjeswater ten zuiden van Rockanje. De exploitatie was in handen van het gemeentelijk waterleidingbedrijf van Hellevoetsluis. Dit was in 1896 opgericht, waarbij de behoefte aan een goede watervoorziening voor de marine in deze garnizoensplaats een belangrijke rol speelde.[660] In 1914 werd de exploitatiemaatschappij Voorne's Duin gevraagd om mee te werken aan een waterwinning in de duinen

653 Van der Graaf (1990): 121-123.

654 Van der Graaf (1990): 111-114.

655 Van der Graaf (1990): 107-123.

656 GRd-ZHL: inv. nrs. 244 en 245; verslag Heempark Tenellaplas 1978-1982.

657 GRd-ZHL: inv. nr. 260.

658 GRd-ZHL: inv. nr. 260, brief Staatssecretaris OK&W dd. 27/10/1960 en memorandum Natuurwetenschappelijke Commissie van het Zuid-Hollands Landschap dd. 9/12/1960.

659 Van der Maarel (1960, 1966b); van der Maarel & Westhoff (1964).

660 Van den Noort & Blauw (2000): 69-81.

ten behoeve van het gehele eiland Voorne-Putten. Dit verzoek werd afgewezen. In de jaren daarop kwamen ook andere opties voor drinkwatervoorziening van het eiland op tafel, waaronder de mogelijkheid van winning van rivierwater. Mede dankzij transacties in onroerend goed waarbij de toenmalige directeur van Voorne's Duin een rol speelde, kwam in 1924 voor Brielle een kleine gemeentelijke waterwinning tot stand in de duinen ten noordwesten van het dorp Oostvoorne.[661] Grote delen van Voorne-Putten bleven echter nog lang verstoken van een centrale drinkwatervoorziening. In de jaren twintig en dertig van de vorige eeuw werden verschillende studies verricht naar mogelijkheden om Voorne-Putten van goed drinkwater te voorzien. Globaal gesproken waren er daarbij twee opties: drinkwaterwinning in de duinen of winning van rivierwater. In de jaren dertig werd door het Rijksbureau voor de Drinkwatervoorziening onderzoek verricht naar de mogelijkheden om in de duinen water te winnen. Daarbij kwamen onder andere een open winkanaal en een gesloten draineerleiding aan de orde. Waterwinning in de duinen voor alle gemeenten op Voorne-Putten zou leiden tot het vrijwel droogtrekken van het Breede Water. Ook waterwinning voor alleen Rockanje en Oostvoorne zou belangrijke consequenties hebben voor het Breede Water.[662] Het waren in deze fase vooral Natuurmonumenten en de exploitatiemaatschappij Voorne's Duin die zich tegen drinkwaterwinning verzetten. Een belangrijke rol speelde ook Dr. J. Hofker, die toen botanisch en hydrologisch onderzoek deed in de duinen van Voorne en daarover publiceerde.[663] Waarschijnlijk mede op verzoek van James van Hoey Smith, commissaris van Voorne's Duin en zoon van oprichter William Smith, schreef Hofker verschillende rapporten en brieven met pleidooien voor het behoud van ongeschonden duinen.[664] Deze weerstand en later de oorlogsomstandigheden leidden tot uitstel van besluitvorming over de waterwinning. Na de oorlog drongen de gemeentebesturen aan op een oplossing, waarbij ook het belang van de recreërende stadsbewoners werd aangevoerd. Het duurde echter tot 1955 voor een waterleiding op heel Voorne-Putten gereed kwam. Het eiland werd toen via de Rotterdamse waterleiding voorzien van rivierwater. De stad Brielle bleef echter tot 1968 zijn water betrekken uit de duinen van Oostvoorne.[665]

Grootschalige duinbebossing, zoals op Schouwen en Walcheren, heeft op Voorne niet plaatsgehad. Wel werden op Voorne in de loop van de twintigste eeuw op een aantal plaatsen in de duinen en binnenduinen grotere en kleinere bossen aangeplant. Deze sloten voor een deel aan op de bossen, vooral hakhout, die vanaf de achttiende eeuw zijn aangeplant als onderdeel van de ontginning van de oude konijnenwarande. Er waren echter ook nieuwe initiatieven. Duidelijke voorbeelden hiervan zijn de aanleg van het nieuwe landgoed Strypemonde, waar in 1937/38 een monumentaal huis werd gebouwd, het 'Van Iterson-bos' (aangelegd eind jaren dertig) en de beplanting in het kader van het ontwikkelingsplan uit 1957 (zie boven). Het binnenduingebied van Voorne, waar in de zeventiende en achttiende eeuw open duingrasland nog overheerste, ontwikkelde zich zo in ruim twee eeuwen tot een sterk bebost gebied, waarin alleen pleksgewijs nog open ruimten voorkomen.

661 Van der Graaf (1990): 93-98; Van den Noort & Blauw (2000).

662 Van den Noort & Blauw (2000); GRd-ZHL: inv. nr. 242.

663 Dr. Jan Hofker (1898-1991), bioloog en leraar in Den Haag. Hofker heeft alleen en samen met anderen in de jaren twintig en dertig van de vorige eeuw een groot aantal artikelen geschreven over de duinen van Voorne. Hij was afkomstig uit een kustzinnig milieu. Zijn vader Gerrit-Jan Hofker (1864-1945) was een literator verwant met de Tachtigers. Zijn broer Willem-Gerard Hofker (1902-1981) was een vooraanstaand beeldend kunstenaar. Zie ook Leloux (2002).

664 Zie o.a. Hofker (1941 & 1942), aanwezig in de bibliotheek van het Streekarchief Voorne-Putten; GRd-ZHL: inv. nr. 242.

665 Van den Noort & Blauw (2000); GRd-ZHL: inv. nr. 242.

15.6 Duingebieden onderling vergeleken

De drie hiervoor besproken duingebieden waren vanaf de Middeleeuwen tot in de achttiende eeuw als 'wildernis' in bezit van het heerlijk gezag. Al die tijd werden zij als konijnenwarande verpacht en hadden zo sterk vergelijkbaar grondgebruik. Tussen 1720 en 1770 werden in de meeste gebieden de konijnenwaranden beëindigd en gingen het gebruik en de ruimtelijke ontwikkeling van deze duingebieden zich differentiëren. Daarbij speelden verschillen in geografische positie en lokale sociaaleconomische verhoudingen een belangrijke rol.

Omslagpunten in het duingebruik in de Moderne Tijd

Het gebruik en de ruimtelijke ontwikkeling van de *duinen van Oranjezon* (Walcheren) kennen sinds het midden van de achttiende eeuw twee belangrijke omslagpunten. Het eerste omslagpunt is de Franse tijd. Toen hield allereerst de beheerstructuur van het markizaat van Veere op te bestaan. Dat leidde in de loop van de negentiende eeuw tot een versnippering van het duinbezit (verkoop Oranjebossen, ontstaan van twee verschillende domeindiensten). De Franse tijd betekende ook het instorten van de stedelijke economie van Middelburg en Vlissingen. Het wegvallen van de overzeese handel maakte een einde aan de achttiende-eeuwse vleesveeteelt op Walcheren. Dat verklaart waarom de runderbegrazing in de duinen van Walcheren, na een aarzelend begin omstreeks 1770, geen succes werd. Een tweede belangrijk omslagpunt in het duingebruik van Walcheren was het jaar 1890, toen de gemeenteraad van Middelburg besloot tot het aanleggen van een waterwinning in de duinen van Oranjezon. Het markeert het einde van een zoektocht van vooral de Staatdomeinen naar een kosteneffectieve gebruiksvorm die de gehele negentiende eeuw duurde. De gemeente Middelburg nam vervolgens de leiding bij het vormgeven van het duingebruik in dit gebied: zij introduceerde waterwinning, beëindigde de begrazing en liet de duinen vastleggen en bebossen. Aanvankelijk zetten de Kroondomeinen op de vronen in de binnenduinen nog het oude agrarisch georiënteerde beheer uit de achttiende eeuw voort. De belangen van waterwinning, bebossing en de aan bebossing verbonden konijnenbestrijding zorgden er echter voor dat ook dit gebied in 1941 aan de gemeente Middelburg in erfpacht werd overgedragen.

Het gebruik van de binnenduinen van *de Heveringen* ten zuidwesten van Oostvoorne laat een andere ontwikkeling zien. Hier deed zich al in de eerste helft van de achttiende eeuw een privatisering van het duingebruik voor. Dit leidde tot een geleidelijke ontginning van de oude binnenduinen, waarbij hakhoutteelt, de aanleg van buitenplaatsen en kleinschalige akker- en tuinbouw een belangrijke rol speelden. De overgang van de achttiende naar de negentiende eeuw voltrok zich hier veel geleidelijker. In de duinen van Oostvoorne deed zich rond 1900 een duidelijk keerpunt voor in het gebruik. Twee gebeurtenissen speelden hierin een cruciale rol: het gereedkomen van een tram- en veerverbinding met Rotterdam (1902/1906) en de oprichting van de exploitatiemaatschappij Voorne's Duin (1903), waarin Rotterdamse spelers de eerste viool speelden. In de daaropvolgende decennia hadden zij een grote invloed, enerzijds door het op gang brengen van nieuwe ontwikkelingen (landbouwbedrijf, bebouwingsplannen, eigendomsoverdracht aan

Natuurmonumenten), anderzijds door zich op belangrijke momenten juist tegen bepaalde plannen te verzetten (waterwinning).

Het gebruik van de *West- en Oostduinen* op Goeree vertoonde vanaf de achttiende eeuw tot circa 1930 een grote mate van continuïteit. Na beëindiging van de konijnenwaranden in 1743 verpachtten de Staten van Holland deze duinen voortaan voor runderbegrazing. Het eigendom van zowel de Oost- en Middelduinen als van de Westduinen ging in de eerste decennia van de negentiende eeuw over naar lokale boeren, respectievelijk een waterschap. Dit had consequenties voor de manier waarop de begrazing werd georganiseerd, maar het gebruik bleef in essentie hetzelfde. Veranderingen in de economie en in de productiewijze van de landbouw hadden gevolgen voor het duingebruik, maar deze wijzigingen voltrokken zich geleidelijk. Afwezigheid van een stedelijke invloed en de dominante machtspositie van lokale boeren waren daarbij belangrijke kenmerken. In de jaren dertig van de vorige eeuw deed de waterwinning ook in de binnenduinen van Goeree zijn intrede. Anders dan op Walcheren veertig jaar eerder, bleef de positie van de duinbegrazing echter onaangetast. De hiermee verbonden agrarische belangen hielden ook de bebossing van grote delen van de binnenduinen tegen. Zowel op de Oost- en Middelduinen als op de Westduinen bleef de duinbegrazing daarom gecontinueerd tot omstreeks 1970, toen het waterleidingbedrijf opging in een groter geheel en de Westduinen werden overgedragen aan de Stichting het Zuid-Hollands Landschap.

De studie van Beekman maakt het mogelijk de ontwikkeling van de *Westduinen* op Schouwen (thans Zeepe, Meeuwenduinen en Boswachterij Westerschouwen) in eenzelfde tijdsperspectief te plaatsen als de voorgaande gebieden.[666] Frans Beekman noemt de jaren 1872 en 1918 als belangrijke keerpunten in de recente geschiedenis van de duinen van Schouwen. Net als op Goeree en Voorne was er op Schouwen van de achttiende naar de negentiende eeuw sprake van een continuïteit in het duingebruik. Het traditionele beheer werd voortgezet, en dat leidde ertoe dat de stuivende duinen in het midden van de negentiende eeuw min of meer onder controle waren. In 1872 was de status van *'calamiteuze polder'* voor de polder Schouwen aanleiding om de discussie over het onderhoud van de duinen op scherp te zetten. Zowel de polder Schouwen als de Dienst der Domeinen trokken de handen af van het duinonderhoud, met als gevolg dat in de jaren 1872-1918 bijna geen duinbeheer plaatsvond. Dit leidde opnieuw tot grootschalige verstuivingen, waarbij het duinzand als een '*machtige golf oostwaarts (trok)'*.[667] De vele klachten, vooral van aanwonende boeren, deden de Minister van Financiën in 1918 besluiten tot het vastleggen van de domaniale duinen. In 1928 was 270 hectare met helm beplant en tussen 1923 en 1942 werd in totaal 274 hectare bebost. Vanuit het aldus vastgelegde duin werd vanaf 1930 Schouwen-Duiveland van drinkwater voorzien. Anders dan op Walcheren vormde drinkwaterwinning hier niet de primaire aanleiding voor het vastleggen van het duin, maar was zij juist meer volgend.[668]

Aard van het domeinbeheer als differentiërende factor

Het besluit om het eigendom van een duingebied af te stoten schiep ruimte voor nieuwe initiatieven. Of die er kwamen hing sterk af van lokale omstandigheden en geografische posities. Ook de timing was daarbij van groot belang. Zo besloten de Staten van Holland al in 1724 tot de verkoop van de waranden bij Oostvoorne. Dit betekende dat op Voorne in de tweede helft van de achttiende eeuw verschillende lokale spelers kans kregen in het binnenduingebied te profiteren van de aantrekkende landbouweconomie en de stijgende graan- en houtprijzen. Op Walcheren was de Nassause Domeinraad toen nog heer en meester in de duinen tussen Oostkapelle en Vrouwenpolder. Rond 1770 investeerde het domeingezag hier nog volop in de uitbreiding van hakhout en de specialisatie van de beide duinhoeves. Deze gestuurde ontwikkeling liet minder ruimte voor lokale initiatieven en bepaalde daarmee ook de ontwikkelingsgang in de negentiende en twintigste eeuw. Dit verschil in domeinbeheer is van wezenlijke invloed op de differentiatie van beide gebieden.

Natuurlijke gesteldheid

De verschillen in geochemische samenstelling en korrelgroottevertdeling tussen de duingebieden van Zuidwest-Nederland (hoofdstuk 11) hadden waarschijnlijk slechts een beperkte invloed op de differentiatie die in de loop van de negentiende en twintigste eeuw ging optreden in het duingebruik. Verschillen in natuurlijke gesteldheid - en vooral de aanwezigheid van grootschalige verstuivingen - speelden wel een rol. Dergelijke verstuivingen deden zich voor op Walcheren en op Schouwen, maar ontbraken op Goeree en Voorne of waren hier meer beperkt van omvang. Vooral op Voorne kwamen in de achttiende en negentiende eeuw op verschillende plaatsen verstuivingen voor, maar deze hadden nergens het karakter van grootschalige loop- of paraboolduincomplexen.

De grote negentiende-eeuwse verstuivingen van zowel Schouwen als Walcheren zijn oorspronkelijk waarschijnlijk ontstaan in de zeereep, onder invloed van kusterosie. Het is niet aannemelijk dat menselijk handelen daarbij een belangrijke rol speelden. Als gevolg van het staken van het duinbeheer konden deze verstuivingen zich in de negentiende eeuw echter wel uitbreiden. Beekman heeft dit voor de periode 1872-1912 aangetoond voor Schouwen. En ook voor Walcheren is dit aannemelijk. Rond 1840 waren de Dienst der Domeinen en de Centrale Directie van Walcheren met elkaar in gesprek over koop of huur van de stuivende duinen, maar geen van beide maakte melding van de intentie deze zelf te willen vastleggen. Men was vooral op zoek naar ánderen die dit zouden kunnen doen. Het wilde en woeste karakter van de duinen zorgde er voor dat het aantal kandidaten om deze over te nemen beperkt was. Op Walcheren dienden zich enkele kandidaten aan, zoals buitenplaatseigenaar De Jonge van Ellemeet en aannemer Dirk Dronkers, maar beiden haakten af toen het domeingezag hen ook wilde belasten met het vastleggen van de duinen en het bestrijden van de konijnen. De natuurlijke gesteldheid van deze duinen was er dus mede de oorzaak van dat de domeingronden moeilijk aan anderen konden worden overgedragen. Zij bleven in de negentiende eeuw daardoor in handen van de nationale overheid en maakten een centraal gestuurde ontwikkeling door.

Verschillen in de lokale landschapsstructuur

Niet alleen de natuurlijke gesteldheid van de duingebieden zelf was van belang; ook verschillen in de lokale en regionale landschapstructuur konden een rol spelen. De verschillende ontwikkelingen van de duinbegrazing met runderen op Walcheren en op

666 Beekman (2007): 203-255.

667 Citaat uit inspectierapport (1915) van houtvester J.H. Jager Gerlings, aangehaald in Beekman (2007): 221.

668 Van Sloten (1980); Antonisse & Jansen (1991): 33-37. In de jaren 1913-1917 werden plannen gemaakt voor de winning van water in de duinen van Haamstede. Het duurde tot 1920-1921 voor dat de NV Waterleidingmaatschappij Schouwen-Duiveland werd opgericht. Pas in 1926 stond vast welke gemeenten wilden meedoen. De besluitvorming over de drinkwatervoorziening op Schouwen loopt dus minstens 8 jaar achter op die over de duinbebossing.

Goeree illustreren dit. Op Walcheren namen de opbrengsten van de duinverpachtingen in de laatste decennia van de achttiende eeuw sterk af, terwijl deze op Goeree juist toenamen. Deze tegengestelde ontwikkeling zette zich in de negentiende eeuw voort. Op Goeree werd de begrazing met rundvee een groot succes en ontwikkelde zich tot een geïnstitutionaliseerde gebruiksvorm, waarbij jaarlijks meerdere honderden runderen betrokken waren. Hoewel de begrazing met runderen ook in de duinen van Walcheren werd voortgezet, nam deze daar nooit die vlucht die zij op Goeree kreeg. De vraag is wat de oorzaak was van deze verschillende ontwikkeling.

In de eerste plaats was er tussen beide gebieden een belangrijk verschil in afzetgebied. De runderbegrazing in de duinen van Walcheren maakte in de tweede helft van de achttiende eeuw onderdeel uit van de vleesveeteelt die zich ook in het aangrenzende polderland voordeed en die sterk afhankelijk was van overzeese handel vanuit de Walcherse steden. Toen deze rond 1800 instortte, was er een ernstige terugslag. Op Goeree was deze afhankelijkheid minder aanwezig en deed de terugslag zich niet of minder voor. Omgekeerd kan de liberalisering van de internationale handel in het midden van de negentiende eeuw hier juist een impuls gegeven hebben aan de runderbegrazing. De nabijheid van de zich ontwikkelende havenplaats Rotterdam speelde daarbij mogelijk een rol.

Het verschil in ontwikkeling van de runderbegrazing in de duinen van Walcheren en die op Goeree moet echter vooral worden verklaard vanuit de lokale geografische positie van deze duingebieden en de verschillen in landschapsstructuur van het aangrenzende polderland. De duinen van Oranjezon liggen aan de noordzijde van het voormalige eiland Walcheren. Ten zuiden hiervan bevinden zich op korte afstand uitgestrekte poelgebieden, met aanzienlijke oppervlakten grasland die ongeschikt zijn voor akkerbouw. Dat betekent dat de te begrazen duinen vanuit landbouwkundig perspectief altijd een aanvullend karakter zullen hebben gehad. In slechte tijden voor de veeteelt zal er bij boeren weinig interesse zijn geweest om de duinen te begrazen. De vleesveeteelt trok zich dan terug op de lage gronden in de aangrenzende poelgebieden en zelfs daar konden dan graslandpercelen ongebruikt blijven (paragraaf 15.2). Rondom de binnenduinen van Goeree was de situatie echter anders. Hier grensden de Westduinen direct aan het akkerland van de polder Het West Nieuwland. Daar hadden de boeren in de achttiende en negentiende eeuw sterk behoefte aan mest. Het beschikbaar komen van duinen als potentieel graasgebied betekende dat er meer mest kon worden geproduceerd, zonder de hoeveelheid bouwland belangrijk te verminderen. Daarbij is van belang dat in de Kop van Goeree de teelt van meekrap zich in de negentiende eeuw sterk uitbreidde. Deze teelt was voor boeren aantrekkelijk, omdat zij het mogelijk maakte de grond intensiever te gebruiken. De beschikbaarheid van meer mest was daarbij wel een voorwaarde. Hoe belangrijk mest voor de Goereese boeren was, blijkt ook uit het feit dat koeienwachters in de negentiende eeuw opdracht kregen om de mest te verzamelen, die door de grazende koeien in het duin werd achtergelaten.[669]

Waarschijnlijk werden in de negentiende eeuw ook delen van de duinen van Voorne begraasd door rundvee. Helaas ontbreken kwantitatieve gegevens die meer inzicht geven in de intensiteit van deze begrazing en de mogelijke veranderingen daarvan in de tijd. Wat betreft geografische positie en regionale landschapstructuur nemen de duinen van Voorne een positie in tussen die van Walcheren en die van Goeree. Voorne ligt, net als Goeree, in een gunstige positie ten opzichte van de havenstad Rotterdam; men mag dus verwachten dat de liberalisering van de wereldhandel in het midden van de negentiende eeuw ook hier een impuls gaf aan de vleesveeteelt. Anderzijds werd Voorne, meer nog dan Walcheren, gekenmerkt door de aanwezigheid van een groot graslandareaal in het poldergebied. Veehouderij zou zich dus primair daar concentreren. Maar het is goed mogelijk dat van hieruit in perioden met hoge vleesprijzen, zoals in het midden van de negentiende eeuw, initiatieven zijn ontwikkeld voor begrazing met rundvee in de duinen.

Aanwezigheid van een stedelijke invloedsfeer

De aanwezigheid van stedelijke invloeden was duidelijk van invloed op de differentiatie van het ruimtegebruik in de duingebieden van Zuidwest-Nederland. De buitenplaatsen die vooral in de achttiende eeuw in de binnenduinen ontstonden zijn hiervan een goed voorbeeld. Op Walcheren ontwikkelde zich toen een keten van buitenplaatsen tussen Domburg en Oostkapelle. Drijvende krachten hierachter waren de regenten en kooplieden in de steden Middelburg en Vlissingen. Op de andere eilanden ontbrak een dergelijke impuls en bleef de ontwikkeling van buitenplaatsen dan ook achterwege (Goeree) of was veel beperkter van omvang (Schouwen en Voorne). Op Schouwen richtten alleen de heren van Haamstede in de achttiende eeuw de omgeving van slot Haamstede in als buitenplaats. Op Voorne ontwikkelden zich alleen rondom Oostvoorne enkele buitenplaatsen, waarvan Mildenburg de grootste was. Overigens bereikte de buitenplaatsontwikkeling op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden zijn hoogtepunt in de achttiende eeuw en kwam daarmee, óók op Walcheren, duidelijk later op gang dan langs de Hollandse binnenduinrand.[670]

In de eerste helft van de negentiende eeuw was een stedelijke invloed in de duingebieden van Zuidwest-Nederland niet of nauwelijks aanwezig. Op Walcheren was de stedelijke economie toen sterk verzwakt en op Voorne deed de invloed van Rotterdam zich nog niet gelden. Dat veranderde rond 1900 op zowel Walcheren als Voorne. Daarbij deden zich verschillen voor in zowel de nieuwe functies als de aard van de spelers. Deze zijn grotendeels te herleiden tot verschillen in de eigendomssituatie. Op Walcheren lag het initiatief voor de waterwinning en de daarmee samenhangende veranderingen in de duinen van Oranjezon bij de gemeente Middelburg. Zij zorgde ervoor dat verdeeld eigendom (Kroondomeinen en Staatsdomeinen) uiteindelijk weer in één hand kwam. Op Voorne speelden particuliere initiatieven een belangrijkere rol. Deze leidden tot ontginning en bebouwing van een deel van het duingebied en juist tot een versnippering van de beheersituatie. De huidige bezittingen van de Vereniging Natuurmonumenten, Het Zuid-Hollands Landschap en het particuliere landgoed Strypemonde waren rond 1900 nog in één hand.

Het is opmerkelijk dat zowel op Voorne als op Walcheren

669 Priester (1998): 323-374; Bieleman (2008): kaart 2.1. De meekrapteelt nam in achttiende en negentiende eeuw vooral op Schouwen en Goeree-Overflakkee sterk toe. Zie hiervoor ook Boers (1843): 121. Sprekend over het grondgebruik op Goeree: *'Het voornaamste middel van bestaan is tegenwoordig de landbouw, inzonderheid de meekrapteelt, tot welke bereiding thans vijf meestoven bestaan'*. Op pagina 113 vermeldt hij voor Ouddorp: in 1774 2 meestoven, in 1830: 4, in 1840: 5; Craandijk (1878) noemt voor 1870 de aanwezigheid van 6 meestoven. In negentiende eeuw verdrievoudigde de verwerkingscapaciteit dus in een periode van vijftig jaar. Mest was in deze tijd een schaarse grondstof (zie voetnoot 626).

670 Van Dam (20010a): In de Hollandse binnenduinrand ontwikkelen buitenplaatsen zich al in de zeventiende eeuw in hun volle glorie. Deze gaan dan vaak terug op boerderijen die uit de zestiende eeuw dateren. Op Walcheren speelt deze ontwikkeling zich globaal een eeuw later af. Zo wordt een van de oudste Walcherse buitenplaatsen (buitenplaats Berkenbosch) in 1644 nog aangeduid als 'ene hofstede ... met 17 gemeten bosch, land en plantage'. De buitenplaats krijgt waarschijnlijk pas rond 1700 zijn grootste omvang.

persoonlijke betrokkenheid van stedelijke spelers de nieuwe ontwikkelingen kleur geven en soms ook een eigen wending. Op Voorne zijn dat bioloog J. Hofker en J. van Hoey Smith, commissaris en zoon van een van de oprichters van de NV Voorne's Duin. Zij zorgden ervoor dat al voor de Tweede Wereldoorlog de belangen van natuurschoon en natuurbescherming een rol speelden in de discussie over de mogelijkheden voor waterwinning. Zij droegen er aan bij dat de duinen van Voorne gevrijwaard bleven van grootschalige waterwinning, een factor van groot belang voor het behoud van de bijzondere grondwaterafhankelijke plantengroei in de duinen van Voorne. Een ander voorbeeld van de persoonlijke dimensie in de stedelijke invloed is aanwezig bij de duinbebossing van Walcheren. De directeur van de Gemeentebedrijven Middelburg, J. Boelen, was daar bij de voorbereiding en de uitvoering van het bebossingsprogramma betrokken en werkte intensief samen met J.A. van Steijn, houtvester van Staatsbosbeheer in Haarlem. De laatste voorzag Boelen voortdurend van adviezen over plant- en zaaitechnieken, over plantsoenleveranciers en vooral ook over de bestrijding van konijnen. Beiden waren als het ware 'door een heilig vuur bezeten'; eenzelfde geest die men ook ontwaart in de geschriften van W.C.A. Staring en Jan Kops en waarin het gedachtegoed van de fysiocraten kan worden herkend. Deze voorbeelden illustreren hoe persoonlijke gedrevenheid van 'stadsmensen' in de eerste helft van de twintigste eeuw heeft bijgedragen aan de vormgeving van het hedendaagse duinlandschap.

Op Goeree ontbrak de stedelijke invloed in de negentiende en twintigste eeuw het meest nadrukkelijk. De begrazing met rundvee kon zich daardoor volop ontwikkelen en zich tot de tweede helft van de twintigste eeuw handhaven. Ook op Goeree en Schouwen deed de waterwinning zijn intrede. Dit gebeurde echter relatief laat en ontmoette hier - net als op Voorne - verzet. Dit verzet was hier echter niet afkomstig van stedelingen, maar kwam uit traditioneel-religieuze hoek. Daar was geen behoefte aan moderne voorzieningen als een waterleiding, zeker niet wanneer aansluiting verplicht werd opgelegd.[671] In dit perspectief kan de bebossing van de duinen van Schouwen gezien worden als een van ver komende 'stedelijke' impuls in dit geïsoleerd gelegen gebied. De bosaanleg was een gevolg van een besluit van de Minister van Financiën en werd gerealiseerd door de Dienst der Domeinen. Zonder de financiën en de daadkracht van die kant zou het bos er waarschijnlijk nooit gekomen zijn. In de persoonlijke sfeer gaf de figuur van domeinopzichter Nico Lysen het bos en het bebossingswerk veel kleur.[672] Kort na de Tweede Wereldoorlog had hij bij de inrichting en het beheer van het nieuwe bos al aandacht voor natuurbeleving en recreatie. Hij had ook een belangrijk aandeel in de oprichting van de Natuur- en Vogelwacht op Schouwen-Duiveland.

671 Antonisse & Jansen (1991): 33-37. Verplichte aansluiting op de waterleiding en het bij vooruitbetaling voldoen van het abonnement op Schouwen leidden in de jaren '20 van de vorige eeuw tot vragen in de Tweede Kamer door Ds. Kersten, kamerlid van de Staatkundig Gereformeerde Partij. De gemeente Ouddorp werd pas ruim 20 jaar na de realisatie van de waterwinning op het leidingnet aangesloten, terwijl de winning zich op het grondgebied van deze gemeente bevond.

672 N.H. Lysen (1911-1978) was opzichter van de domaniale duinen van 1935 tot 1976. Voor een impressie van zijn werkzaamheden op Schouwen zie Lysen (1976).

E Duinen in samenhang

16 Duinen van Zuidwest-Nederland als schakel in een keten

De West-Europese kust bestaat uit een groot aantal door rotskusten, riviermondingen en zeegaten van elkaar gescheiden duingebieden. Het stelsel van duinen langs de oostkust van het Kanaal en de zuidelijke Noordzee is relatief aaneengesloten. Alleen ter hoogte van Zuidwest-Nederland en de Waddeneilanden zijn er onderbrekingen als gevolg van de aanwezigheid van zeegaten.[673] Van een min of meer continue reeks vergelijkbare duingebieden, die slechts door een klimatologische gradiënt geleidelijk veranderen, is echter geen sprake. Bekend is de plotselinge verandering in het kalk- en ijzergehalte van het duinzand, en dus ook in de plantengroei, ter hoogte van Bergen (NH).[674] De in hoofdstuk 11 gepresenteerde duinzandanalyses laten zien dat er ook in de 'kalkrijke' duinen ten zuiden van Bergen nog belangrijke discontinuïteiten voorkomen. Hieronder bespreken we enkele factoren die op bovenregionaal niveau bijdragen aan deze differentiatie van de kalkrijke duingebieden langs de zuidoostelijke Noordzeekust.

16.1 Geologische gradiënt langs de zuidoostelijke Noordzeekust

De 'kalkrijke' duinen van Holland en Zeeland worden in de Nederlandse plantengeografische literatuur doorgaans tot het Renodunale floradistrict gerekend. In deze naam ligt de veronderstelling besloten dat de flora van deze duinen zich heeft ontwikkeld in samenhang met die van het achterliggende rivierengebied. Deze gedachte vindt zijn oorsprong in het feit dat de Rijn in de recente geologische geschiedenis een aantal verschillende uitmondingen langs de Hollandse kust heeft gekend. Aangenomen wordt dat de rivier daarbij relatief kalkrijk sediment naar de kust heeft aangevoerd en dat ook veel planten via deze weg de duinen hebben bereikt, of dat het Rijndal op zijn minst een refugium is geweest voor veel planten van de kalkrijke duinen.[675] Deze studie laat zien dat er in dit opzicht een duidelijk onderscheid moet worden gemaakt tussen de Zeeuwse en de Zuid-Hollandse Eilanden. De duinen van Voorne en delen van de duinen van Goeree zijn relatief kalkrijk en vertonen geochemisch verwantschap met de fluviatiele afzettingen van de Formatie van Kreftenheye (hoofdstuk 11). Dit type duinzand bereikt echter op Goeree zijn zuidgrens en komt ook daar niet overal voor. Elders op Goeree en op Schouwen en Walcheren heeft het duinzand een andere chemische samenstelling, is minder kalkrijk en vertoont meer verwantschap met de Eem Formatie, die een mariene of estuariene oorsprong heeft. De beperkte hoeveelheid meetgegevens die in de literatuur beschikbaar is, wijzen erop dat de kalkgehalten en waarschijnlijk dus ook de geochemische identiteit langs de Zeeuws-Vlaamse kust en het meest oostelijke deel van de Vlaamse kust vergelijkbaar zijn met die van de Zeeuwse Eilanden.[676] Meer westelijk langs de Vlaamse kust en langs de Franse kanaalkust wordt het duinzand weer kalkrijker.[677] Dit patroon hangt samen met een geologische gradiënt die vanaf het Kanaal tot aan de Hollandse kust aanwezig is (paragraaf 3.1). Ter hoogte van het Kanaal dagzomen afzettingen uit het Krijt. Voor de Vlaamse kust zijn op geringe diepte Tertiaire afzettingen aanwezig, die onder de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden wegduiken en daar bedekt worden met een naar het noorden dikker wordend Pleistoceen en Holoceen pakket. Deze geologische gradiënt is een gevolg van de aanwezigheid van een aantal oude geologische massieven aan de zuidzijde, waarvan het London-Brabant Massief het belangrijkste is, en een zone van geologische breuken die zich vanuit het Rijndal en zuidoostelijk Nederland uitstrekt tot in het centrale deel van de Noordzee.[678] Deze geologische opbouw vormt ook de basis van de trechtervormige morfologie van de zuidelijke Noordzee. Deze morfologie op zijn beurt is weer sturend voor de rondgaande getijbeweging en het overheersend noordwaarts gerichte stromingspatroon langs de Vlaamse en Nederlandse kust.[679] Tektonische bewegingen hebben in de geologische geschiedenis de loop van de Rijn in belangrijke mate beïnvloed en daarmee dus ook de ligging van de Rijn/Maasmonding.[680] Daarnaast heeft het overheersend noordwaarts gerichte stromingspatroon langs de Nederlandse kust een belangrijke rol gespeeld bij de verdeling van het Rijn/Maassediment. De strandwallen en duinkust van de Zeeuwse Eilanden werden in het Holoceen veel meer gevoed vanuit de Zeeuws-Vlaamse zandkop dan vanuit de Rijn/Maasmonding. De verschillen in duinzand tussen Voorne en delen van Goeree enerzijds en Schouwen en Walcheren anderzijds hangen dus samen met de geologie en de morfologie van het Noordzeebekken. Op grond van verschillen in geologische identiteit kunnen in de kalkrijke duinen van de zuidoostelijke Noordzeekust dan ook de volgende drie deelgebieden worden onderscheiden:

- de duinen van de Noord-Franse kust en de Vlaamse westkust met hoge kalkgehalten (5-10%), die geochemisch waarschijnlijk zijn beïnvloed door de nabijgelegen kalkrijke Noord-Franse klifkust;
- de duinen van de Oost-Vlaamse kust, de Zeeuwse Eilanden en delen van Goeree, met lagere kalkgehalten (maximaal 2-3,5%), waarvan het zand geologisch en geochemisch gerelateerd lijkt aan de afzettingen van de (mariene) Eem Formatie;
- de Hollandse duinen vanaf Goeree tot aan Bergen met weer relatief hoge kalkgehalten (> 5%), waarvan de geologische en geochemische identiteit verbonden lijkt met de fluviatiele afzettingen van de Formatie van Kreftenheye.

16.2 Zeegaten als sturende factor in de duinontwikkeling

In de gangbare visies op de duinontwikkeling langs de Nederlandse kust speelt het onderscheid tussen de Oude en de Jonge Duinen

673 Hewett (1989); Doody (1991).

674 Eisma (1968); Weeda (1990).

675 Schendelaar (1984); Weeda (1989). In het laatste artikel werd reeds gewezen op de afwijkende positie van de Zeeuwse eilanden. Voor de refugiumfunctie zie Weeda (1992).

676 Depuijdt (1972): 166-172. Deze auteur vermeldt voor de duinen van Walcheren opvallend hoge kalkgehalten; ze liggen in dezelfde orde van grootte als op Goeree en Schouwen (2-4% $CaCO_3$). Het aantal en de herkomst van de monsters waarop deze vermelding is gebaseerd, is niet bekend. De relatief hoge waarden voor Walcheren vinden waarschijnlijk hun oorzaak in een beperkt aantal minder representatieve monsters. Mogelijk spelen ook verschillen in analysemethoden een rol.

677 Depuijdt (1972): 166-172. Volgens deze auteur is nergens langs de zuidoostelijke Noordzeekust het strandzand kalkrijker dan langs het Frans-Belgische strand tussen Oostende en Cap Blanc-Nez (circa 6% $CaCO_3$). Géhu & Géhu-Franck (1993) geven voor de duinen langs de Picardische Kanaalkust kalkgehalten van 5-10% $CaCO_3$.

678 Westerhoff *et al.* (2003a): 135-167.

679 Duursma et al. (1982): 177-179; Beeftink (1989).

680 Berendsen & Stouthamer (2001).

een belangrijke rol.[681] Deze duinsystemen verschillen van elkaar in leeftijd, morfologie en ontstaanswijze. Hoewel hun ontwikkeling tot in de Vroege Middeleeuwen kan zijn doorgegaan, dateren de Oude Duinen op de meeste plaatsen uit de pre-Romeinse periode. Zij zijn relatief laag en ontstaan op en uit de oude strandwallen. Op een aantal plaatsen langs de Nederlandse kust komen rond het jaar 1000 na Chr. grootschalige verstuivingen op gang, waaruit de zogenaamde Jonge Duinen zijn ontstaan. Deze Jonge Duinen hebben een hoogte van meerdere tientallen meters en een grootschaliger en anders georiënteerd reliëfpatroon, waarbij complexen van meerdere loop- en paraboolduinsystemen aan elkaar geschakeld kunnen zijn. Aanvankelijk werd aangenomen dat de vorming van de Jonge Duinen begon in de elfde en twaalfde eeuw. Later is aannemelijk gemaakt dat deze ontwikkeling al in de negende en tiende eeuw is ingezet.[682] Bij deze datering speelt een rol dat de grootschalige verstuivingsprocessen waarschijnlijk op het strand of in de zeereep zijn begonnen en zich van hier landinwaarts hebben verplaatst. Patronen in de huidige binnenduinrand, waarvan het ontstaan op omstreeks 1100 na Chr. gedateerd wordt, kunnen dus het resultaat zijn van processen die al enkele eeuwen daarvoor in de zeereep zijn begonnen.

Het concept van de Oude en Jonge Duinvorming is ontwikkeld in studies van de Hollandse vastelandkust. Dit concept is echter slechts ten dele toepasbaar op de duinkust van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden. Daarbij zijn de volgende drie aspecten van belang:

- Anders dan langs de Hollandse vastelandkust zijn de strandwallen langs de kust van Zuidwest-Nederland al in de post-Romeinse periode gefragmenteerd en lokaal geërodeerd. Dit heeft in de Vroege Middeleeuwen geleid tot een ander type kustontwikkeling, waarbij erosie en sedimentatie door de zee een dominante rol hebben gespeeld.
- Grootschalige verstuivingen, leidend tot loopduinen of geschakelde paraboolduinsystemen, zijn in de tweede helft van de Middeleeuwen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden veel minder algemeen dan langs de Hollandse vastelandkust.
- Als gevolg van de beide vorige factoren is er in Zuidwest-Nederland sprake van een minder duidelijke cesuur in de kustontwikkeling rond het jaar 1000.

Deze hoofdlijnen worden hieronder nader toegelicht aan de hand van de ontwikkeling van drie landschapstypen die de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden bij uitstek kenmerken: de vlakke binnenduinlandschappen, de hoge reliëfrijke duinen en de strand- en sluftergebieden in de monding van de zeegaten.

Het ontstaan van de vlakke binnenduingebieden

Eén van de meest opvallende elementen in de duinen van Zuidwest-Nederland is de aanwezigheid van uitgestrekte, relatief vlakke binnenduinlandschappen met een grote ouderdom. Hun ontstaan houdt onderzoekers al lang bezig. Daarbij wordt vaak gerefereerd aan de Oude Duinen van de Hollandse kust, waarbij het binnenduinlandschap van Zuidwest-Nederland door sommige onderzoekers tot de Oude Duinen worden gerekend en door andere tot de Jonge Duinen.[683] Een dergelijke benadering doet echter geen recht aan het specifiek eigen karakter van de duinkust van Zuidwest-Nederland. De gesloten strandwallen erodeerden en braken al door in de Romeinse tijd en vanaf 300 na Chr. begonnen zich hier de grote zeegaten te ontwikkelen. De Hollandse vastelandkust werd in de post-Romeinse periode en de Vroege Middeleeuwen juist gekenmerkt door stabiliteit en een sterke struweel- en bosontwikkeling.[684] In het eerste millennium van onze jaartelling domineerden langs beide kustgedeelten dus geheel verschillende landschapsvormende processen. Langs de kust van Zuidwest-Nederland speelden strandvlakten en zandige schorren een veel grotere rol dan langs de Hollandse kust. Daarom moet voor het kustgebied van Zuidwest-Nederland naast de fase van de gesloten strandwallen (Oude Duinen) en de grote middeleeuwse overstuivingen (Jonge Duinen) een aparte fase worden onderscheiden, namelijk die van de post-Romeinse en middeleeuwse strandvlakten. Deze fase begon ver vóór het ontstaan van het huidige polderland, maar liep in sommige gebieden door tot na het begin van de bedijkingen in de elfde eeuw. Dit laatste deed zich bijvoorbeeld voor in de omgeving van Oostkapelle (Walcheren). Een deel van het vlakke binnenduingebied ontstond hier in de Vroege Middeleeuwen, maar het meest noordoostelijke gedeelte ontwikkelde zich in zijn huidige vorm waarschijnlijk pas in de tweede helft van de Middeleeuwen. Ook grote delen van de huidige binnenduinen van Voorne hadden tot in de Late Middeleeuwen het karakter van strandvlakten met pionierduinen, die van tijd tot tijd nog door de zee werden overspoeld.

Het kustgebied van Zuidwest-Nederland was in de Vroege Middeleeuwen veel meer versnipperd dan tegenwoordig.[685] In de overgangsfase van de oude strandwallen naar de latere middeleeuwse duingebieden kwamen hier een aantal grotere of kleinere eilanden voor, met strandwallen en lage duinen aan de zeezijde en daarachter opslibbende kleiige of zandige schorren. Vooral de koppen en de staarten van deze eilanden bestonden waarschijnlijk uit strandvlakten en slufters, zoals we die nu nog kennen van de Waddeneilanden en in Zuidwest-Nederland van de Kwade Hoek. Vos en Van Heeringen veronderstellen dat dergelijke afzettingen kort voor en na de Romeinse tijd al voorkwamen aan de noordwestzijde van Walcheren.[686] Grote delen van de huidige vlakke binnenduinlandschappen van noordelijk Walcheren, Schouwen, Goeree en Voorne zijn waarschijnlijk restanten van zulke strandvlakten. Getijstromingen waren in deze kustgebieden een belangrijke factor. Zij speelden een rol bij de aanzanding en ophoging van de strandvlakten. Daarnaast hebben ook stormvloeden mogelijk een rol hebben gespeeld bij herverdeling van sediment. Hoge vloedgolven kunnen over lage duincomplexen en strandwallen zijn heengeslagen en daarbij zand naar de achterliggende vlakten hebben getransporteerd *('washovers')*.[687] Het aldus door getijdenstromingen en stormvloeden aangevoerde zand kan vervolgens door de wind weer zijn verstoven. Een combinatie van getijstromingen, stormvloeden en wind hebben in deze visie de basis gelegd voor de hedendaagse vlakke binnenduinlandschappen.

Jonge secundaire duinvorming door grootschalige verstuiving

Tijdens en na de Middeleeuwen zorgden grootschalige verstuivingen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden slechts in enkele gebieden voor (secundaire) duinvorming. Op veel plaatsen (Voorne, Goeree, noordkust van Walcheren) ontstonden de duinen door

681 Jelgersma *et al.* (1970); Klijn (1981); Zagwijn (1984, 1997).

682 Jelgersma *et al.* (1970); Klijn (1981); Zagwijn (1984, 1997).

683 Voor een overzicht van de verschillende opvattingen zie Beekman (2007): 26-28.

684 Vos & Van Heeringen (1997); Vos *et al.* (2002); Vos & Zeiler (2008); Jelgersma *et al.* (1970); Zagwijn (1997).

685 Vos & Van Heeringen (1997); Vos *et al.* (2002); Vos & Zeiler (2008).

686 Vos & Van Heeringen (1997): 61-68.

687 Löffler *et al.* (2008): 34; Ten Haaf & Buijs (2008); Donnelly *et al.* (2006).

primaire duinvorming op aangroeiende stranden. Een deel van deze duinen verstoof later wel, maar dit bleef toch altijd een min of meer lokaal verschijnsel. Grootschalige verstuivingen, zoals die de Jonge Duinvorming langs de Hollandse kust kenmerkten, kwamen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden in de Middeleeuwen alleen voor langs de noordwestkust van Walcheren in de omgeving van Domburg en Oostkapelle en op Schouwen in het gebied ten westen van Haamstede. Voor Schouwen heeft Beekman laten zien dat deze middeleeuwse verstuivingen waarschijnlijk in de zeereep begonnen zijn.[688] Historische gegevens en de huidige duinmorfologie maken dit ook voor Walcheren aannemelijk (zie paragraaf 13.2). Op beide plaatsen waren in de Middeleeuwen strandwallen aanwezig die werden aangesneden door grote geulen van de zich ontwikkelende zeegaten (Schouwen), of die sterk geëxponeerd waren op de overheersende (zuid)westelijke wind (Noordwestkust Walcheren). Waar in de Middeleeuwen sprake was van primaire duinvorming gebeurde dit niet en zijn ook geen strandwallen aanwezig. Dit geldt bijvoorbeeld voor de noordkust van Walcheren oostelijk van Oostkapelle en voor de kust van Voorne. Hier werd door zeestromingen zand getransporteerd, waarbij geërodeerd zand van strandwallen en duinen werd verplaatst om elders als zandplaten en zandstranden te sedimenteren en zo de basis te leggen voor primaire duinvorming.

Strandvlakten in de monding van de zeegaten

Kenmerkend voor de duinkust van Zuidwest-Nederland zijn ook de grote strand- en sluftervlakten in de monding van de zeegaten en de grote rivieren. Vóór de realisatie van de Deltawerken vormden zij daar de overgang van de duinkust naar het achterliggende zeekleilandschap met schorren, slikken en polders. Afhankelijk van de eb- en vloedstromen ontstonden hier brede stranden, waarop zich primaire duinen ontwikkelden. Vooral in de riviermondingen (Haringvliet, Oude Maas, Westerschelde) kwamen daarbij soms op vrij korte afstand overgangen voor van zandstranden en duinen naar uitgesproken kleiige schorren en riet- en biezengorzen.

De strandvlakten in de mondingsgebieden van de zeegaten hebben grote betekenis voor de geobotanie van het kustgebied van Zuidwest-Nederland. Door de eeuwen heen boden zij steeds een standplaats aan een breed spectrum van strand- en duinvegetaties en waren ze altijd een *'hot spot'* voor populaties van kustplanten. Deze strandvlakten hadden een zeer dynamisch karakter en veranderden ook voortdurend van vorm. Meestal verdwenen zij na verloop van tijd door landschapsontwikkeling of erosie, om elders weer opnieuw te ontstaan. Vooral langs de noordkust van Walcheren en op Voorne was daarbij sprake van een continuïteit over een zeer lange periode in een betrekkelijk klein gebied. Aan de noordzijde van Walcheren bestonden in de vroege Middeleeuwen ter hoogte van Domburg en Oostkapelle al uitgestrekte strandvlakten.[689] In de loop van de geschiedenis bouwden de duinen zich hier geleidelijk oostwaarts uit. In een periode van circa 10 eeuwen ontstonden daarbij steeds nieuwe strandvlakten en deze pionierfase schoof hierdoor circa 5 tot 7 kilometer in oostelijke richting op. Op Voorne deed zich iets dergelijks voor. De twintigste-eeuwse strandvlakten van de Schapenwei, het Vogelvlak en het Vliegveld zijn hier in ruimte en tijd verbonden met de gorzen die Maximiliaan van Bourgondië in 1479 in erfpacht uitgaf ter hoogte van Stuifakker. Ook op Schouwen en Goeree ontwikkelden zich in de loop der eeuwen op verschillende momenten en op verschillende plaatsen strandvlakten met pioniervegetaties. De continuïteit in ruimte en tijd is hier echter minder duidelijk aanwezig dan op Walcheren en Voorne.

In kustmodellen die voor de Zeeuwse estuariumkust zijn gepubliceerd, worden de strandvlakten vaak aan de noordoostzijde van de koppen van de eilanden geplaatst. Sedimentatie op die plek wordt daarbij vaak gekoppeld aan afslag aan de zuidwestzijde.[690] Het ruimtelijk patroon, zoals zich dat bijvoorbeeld op Walcheren vanaf de Middeleeuwen voordeed, leidt inderdaad gemakkelijk tot de gedachte dat afslag aan de zuidwestzijde samenhangt met aangroei aan de noordoostzijde. Dit is echter teveel vanuit de duinkust gedacht, terwijl de motor voor afslag en aangroei van de kust zich bevindt in het stelsel van eb- en vloedgeulen voor de kust. De erosie van de zuidwestkust van Walcheren moet daarom vanuit de ontwikkeling van de Westerscheldemonding worden verklaard, terwijl de aangroei van de noordkust vooral te maken heeft met gebeurtenissen in de monding van de Oosterschelde. Hoewel er mogelijk wel enig sediment vanuit de ene buitendelta naar de andere mogelijk werd getransporteerd, is dit van ondergeschikt belang in relatie tot het zandtransport vanuit de buitendelta en langs de noordkust zelf.[691] Bovendien ontwikkelden zich vóór 1970 in Zuidwest-Nederland niet alleen strand- en sluftervlakten aan de noordzijde van de eilanden, maar ook aan de zuidzijde of soms zelfs aan de zeezijde. Zij ontstonden meestal op luwe plaatsen, waar zich eb- of vloedhaken konden ontwikkelen. Soms was er ook een andere oorzaak voor het ontstaan. Zo ontwikkelden de duinen van de Kaloot zich op de noordoever van de Westerschelde, aan de monding van het Sloe, door primaire duinvorming op een schorklif.[692] Andere voorbeelden zijn het groene strand en de schorren van de Punt van Goeree. Zij vonden hun oorsprong op de zandplaat, die zich langdurig handhaafde tussen de geulen van de Haringvlietmonding en het Brouwershavense Gat. De sterk gebogen vorm van de voorliggende duinen moet hier waarschijnlijk veel meer worden toegeschreven aan een windeffect dan aan de eb- en vloedstromingen in deze mondingsgebieden (paragrafen 3.3 en 11.4).

16.3 Plantengeografisch hiaat langs de Vlaams-Nederlandse duinkust

Door het vrijwel ontbreken van integrale duinstudies langs de gehele Vlaams-Nederlandse kust bleef een opvallende discontinuïteit in de verspreiding van duinplanten, ter hoogte van de Zeeuwse Eilanden en de Vlaamse oostkust, tot nu toe onderbelicht. Vooral droogte- en kalkminnende duinvegetaties bereiken hun grootste soortenrijkdom langs de Vlaamse westkust en in de Noord-Franse duingebieden (vanaf de IJzermonding westwaarts tot voorbij de klifkusten nabij Calais) en langs de Hollandse kust tussen Wassenaar en Bergen. Ter hoogte van de Zeeuwse Eilanden en de Vlaamse oostkust ontbreken diverse soorten of komen er veel minder voor (tabel 30). In deze paragraaf wordt dit plantengeografisch hiaat in verband gebracht met de ontwikkeling van de West-Europese droogte- en kalkminnende duinflora tijdens het Holoceen.

Postglaciale verspreiding van droogte- en kalkminnende planten

Toen aan het einde van de laatste ijstijd (Weichselien Laat-Glaciaal, 12700-9700 jaar voor Chr.) de permafrost uit de Nederlandse

688 Beekman (2007): 45-65.

689 Vos & Van Heeringen (1997) nemen aan dat in de post-Romeinse periode al sluftervlakten in dit gebied bestonden.

690 Klijn (1981); Doing (1988).

691 Wilderom *et al.* (1984); Van den Berg (1984).

692 Beeftink (1951); Van Haperen (1997).

bodem was verdwenen, kregen veel plantensoorten, die nu als kalkminnende duinplanten bekend staan, een brede verspreiding. *Hippophae rhamnoides, Helianthemum nummularium, Sanguisorba minor, Artemisia campestris* en *Thalictrum minus* kwamen toen in het landinwaartse deel van Nederland op een groot aantal plaatsen voor.[693] Waarschijnlijk gold dit ook voor andere soorten, zoals *Viola rupestris*, *Polygonatum odoratum* en diverse *Silene*-soorten.[694] Dit had te maken met de toen heersende omstandigheden. Kruidachtige vegetaties domineerden het landschap, waardoor voor lichtminnende soorten een groot areaal beschikbaar was en zij zich ook gemakkelijk konden verspreiden. Bovendien hadden veel streken die wij nu kennen als zure zandgronden nog een gebufferde, minerale bodem met een relatief hoge pH. De omstandigheden voor zuurmijdende plantensoorten waren daardoor veel gunstiger dan tegenwoordig. Gedurende het Holoceen zijn grote delen van Nederland bebost geraakt en ontwikkelden zich daar ontkalkte en oppervlakkig verzuurde bodems. Zuurmijdende soorten konden zich daardoor alleen handhaven in landschappen waar permanent standplaatsen aanwezig waren met een goed gebufferde neutrale tot zwakbasische bodem. Dat zijn natuurlijk allereerst de leem- en kalkgebieden, zoals die langs de bovenloop van de Maas en zijn zijrivieren en in Noord-Frankrijk voorkomen. In Nederland waren in het Vroeg-Holoceen de dalen van de grote rivieren waarschijnlijk belangrijke refugia.[695] In het laatste millennium van het Weichselien (zogenaamde Late Dryastijd, 10900-9700 voor Chr.) ontwikkelden zich hier uitgestrekte rivierduincomplexen.[696] In de benedenloop van de rivieren strekten deze zich uit tot aan het tegenwoordige Rotterdam. De grootschalige ontwikkeling van rivierduinen stopte al in het Vroeg-Holoceen, maar waarschijnlijk bleef lokaal wel sprake van eolische activiteit.[697] Bovendien bleven in het rivierengebied standplaatsen aanwezig met zandige zwakzure of neutrale bodems (bijvoorbeeld zandige oeverwallen). Aangenomen wordt dat de droogteminnende basofiele soorten zich in de eerste helft van het Holoceen vooral in de rivierdalen hebben gehandhaafd.[698] Vanaf circa 4500 jaar voor Chr. ontstonden in het kustgebied de strandwallen. Vooral de Hollandse strandwallen waren direct verbonden met de rivierdalen van Rijn en Maas en diverse soorten hebben deze strandwallen waarschijnlijk vanuit de rivierdalen gekoloniseerd. De strandwallen en Oude Duinen waren vervolgens weer de brongebieden voor de kolonisatie van de Jonge Duinen, die zich vanaf Vroege Middeleeuwen ontwikkelden. Voor de Zuid-Hollandse eilanden Goeree en Voorne wordt in dit scenario de mogelijkheid open gelaten dat sommige soorten zich rechtstreeks vanuit standplaatsen in het rivierengebied in deze jonge duingebieden hebben gevestigd.[699]

693 Hoek (1997a en b).

694 Weeda (1992).

695 In de klassieke floristische literatuur worden de soorten waar het hier om gaat vaak aangeduid als 'stroomdalplanten' (Sloff & Van Soest, 1938/1939). Meer recent is gewezen op de samenhang in floristische ontwikkeling van het rivierengebied en de (binnen) duinen (Weeda, 1992).

696 Het gaat hier om zandig materiaal dat behoort tot de bovenste lagen van de Formatie van Kreftenheye. (Berendsen & Stouthamer, 2001: 66 en figuur 7.2). Het duinzand van Voorne en delen van Goeree is ook met deze formatie verwant (hoofdstuk 11). Er is hier dus niet alleen sprake van een botanische, maar ook van een geologische verwantschap tussen de standplaatsen in het rivierengebied en de duinen.

697 Berendsen & Stouthamer (2001): 63-70 en bijlage 2.

698 Weeda (1992).

699 Weeda (1992). Anno 2008 bereiken diverse kritische soorten van de 'stroomdalflora' (*Arabis hirsuta, Koeleria macrantha, Viola hirta, Orobanche lutea, Thymus pulegioides, Knautia arvensis*) in het rivierengebied hun westgrens ter hoogte van de Biesbosch (Weeda *et al.*, 2003). Het is mogelijk dat in de Middeleeuwen en daarna ook meer westelijk in het benedenrivierengebied nog groeiplaatsen van deze soorten aanwezig waren.

Kerngebieden van kalkminnende duinflora

In de loop van het Holoceen ontwikkelden zich langs de zuidoostelijke Noordzeekust twee duidelijke kerngebieden van kalk- en droogteminnende flora. Deze bevonden enerzijds zich langs de Noord-Franse kust en de Vlaamse Westkust en anderzijds langs de Hollandse vastelandkust. Ter hoogte van het kustgebied van de Zeeuwse Eilanden en de Vlaamse oostkust ontstond een plantengeografisch hiaat, waarin diverse soorten ontbreken of minder voorkomen (tabel 30). Hierbij spelen meerdere factoren een rol die elkaar kunnen hebben versterkt.

Allereerst hebben de duinen ter hoogte van de Zeeuwse Eilanden en de Vlaamse Oostkust lagere kalkgehalten dan die ter hoogte van de Frans-Belgische grens en de Hollandse Rijnmondingen (paragraaf 16.1). Op zich kunnen kalkgehalten in de orde van 2-3% $CaCO_3$ een kalkbuffer in stand houden; duinzand met dergelijke kalkgehalten is daarom zeer geschikt als standplaats voor kalkminnende planten. In deze situaties ontkalken de bovenste bodemlagen echter wel sneller dan in meer kalkrijke omstandigheden. Het is daarom te verwachten dat in landschappen met initieel lagere kalkgehalten de bodemomstandigheden eerder ongunstig worden voor basofiele soorten van latere successiestadia (graslandplanten van humeuze bodems, struwelen). De verspreidingspatronen van bijvoorbeeld *Rhamnus cathartica* en *Polygonatum odoratum* op Goeree en Schouwen wijzen ook in deze richting (paragraaf 10.3). Vanuit het kerngebied van Voorne hebben beide soorten kans gezien het gebied van de Springertduinen op Goeree (kalkgehalten 2,1-3,5% $CaCO_3$) in het midden van de twintigste eeuw met grote populaties te bevolken. In de op grotere afstand van Voorne gelegen Meeuwen- en Verklikkerduinen op Schouwen (kalkgehalten 1,7-3,7% $CaCO_3$) heeft ook vestiging plaatsgehad, maar deze is trager verlopen en betreft een geringer aantal individuen. Hierbij lijkt vooral de secundaire verspreiding na de eerste kolonisaties een kritische factor. Oppervlakkige ontkalking en de aanwezigheid van minder voldoende kalkrijke standplaatsen spelen hierbij waarschijnlijk een rol.

Een tweede belangrijke factor is de geografische isolatie en de aanwezigheid van fysieke barrières. In het Holoceen ontwikkelden zich ter hoogte van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden een aantal zeegaten en geulsystemen.[700] Pas vanaf circa 3000 voor Chr. ontstond een min of meer gesloten stelsel van strandwallen. Ter hoogte van de Zeeuwse kust was dit stelsel in vergelijking met de Hollandse strandwallen waarschijnlijk echter relatief smal (paragraaf 3.1) en het zuidelijk gebied ter hoogte van Walcheren en Schouwen was niet of nauwelijks verbonden met het Rijn/Maasdal. Bovendien raakten de strandwallen ter hoogte van de Scheldemonding en het Brouwershavense Gat in en na de Romeinse Tijd al weer versnipperd onder invloed van de eroderende kracht van de zee. Voor zover er dus refugia aanwezig waren, ging een belangrijk deel hiervan al voor of in de Vroege Middeleeuwen verloren. Een refugiumfunctie van de strandwallen voor de Zeeuwse kust voor basofiele planten kent dus ten minste drie beperkingen: (1) lagere initiële kalkgehalten, (2) een geïsoleerde ligging ten opzichte van bronpopulaties in het rivierengebied en (3) een grote mate van erosie en versnippering vanaf de Romeinse tijd.

Waarschijnlijk hebben de twee kalkrijke kustgebieden van de Hollandse kust en de Vlaamse westkust zich na de ijstijden min of meer onafhankelijk ontwikkeld tot voorposten van de Zuid- en Midden-Europese kalk- en droogteminnende flora. In het geval

700 Vos & Van Heeringen (1997); Vos *et al.* (2002); Vos & Zeiler (2008).

Tabel 30. Voorkomen van een aantal duingraslandplanten langs de Vlaamse en Nederlandse kust.

Verspreidingsgegevens naar Mennema *et al.* (1982 & 1985), van der Meijden *et al.* (1989); Van Landuyt *et al.* (2006) en van Rompaey & Delvosalle (1979).

soort	Vlaamse westkust	Vlaamse oostkust	Walch. / Schouwen	Goeree / Voorne	Vasteland Holland
Soorten die vrijwel uitsluitend langs de Vlaamse westkust voorkomen					
Asperula cynachica	**zeldzaam, sterk afgenomen**	vrijwel uitgestorven	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend
Helianthemum nummularium	**niet zeldzaam**	verdwenen	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend
Cirsium acaule	**zeer zeldzaam**	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend
Brachypodium pinnatum	**enkele kleine populaties**	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend
Soorten, die vrijwel uitsluitend langs de Hollandse kust voorkomen					
Orobanche picridis	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend	**lokaal niet zeldzaam**
Silene otites	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend	**lokaal niet zeldzaam**
Viola rupestris	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend	**zeldzaam**	**lokaal niet zeldzaam**
Gentiana cruciata	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend	gevestigd eerste helft 20e eeuw	**zeldzaam**
Satureja acinos	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend	**lokaal op Voorne**	**vrij algemeen**
Carex caryophyllea	ontbrekend	zeer zeldzaam	ontbrekend	**lokaal vrij algemeen**	**lokaal niet zeldzaam**
Polygonatum odoratum	recent gevonden, voordien onbekend	ontbrekend	enkele geïsoleerde vindplaatsen	**algemeen op Voorne, lokaal op Goeree**	**algemeen**
Rhamnus cathartica	sinds 1970 gevestigd en toegenomen	sinds 1970 gevestigd en toegenomen	sinds 1960-1970 gevestigd en toegenomen	**algemeen aanwezig sinds midden 20e eeuw**	**algemeen aanwezig sinds midden 20e eeuw**
Soorten van de Hollandse én Vlaamse kust, met een opvallend hiaat ter hoogte van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden					
Thesium humifusum	**lokaal aanwezig, wel afgenomen**	verdwenen	ontbrekend	ontbrekend	**zeer zeldzaam**
Clinopodium vulgare	**zeldzaam**	ontbrekend	ontbrekend	ontbrekend	**lokaal niet zeldzaam**
Sanguisorba minor	**zeldzaam**	**zeldzaam**	ontbrekend	ontbrekend	**lokaal vrij algemeen**
Arabis hirsuta	**niet zeldzaam**	verdwenen	ontbrekend	ontbrekend	**lokaal vrij algemeen**
Picris hieracioides	**vrij algemeen**	**vrij algemeen**	ontbrekend	zeer lokaal en tijdelijk	**vrij algemeen**
Potentilla verna	**lokaal niet zeldzaam**	uitgestorven	ontbrekend	**lokaal voorkomend**	**lokaal voorkomend**
Silene nutans	**niet zeldzaam**	zeldzaam, sterk afgenomen	ontbrekend; alleen op Schouwen enkele kleine populaties	**lokaal vrij algemeen**	**lokaal niet zeldzaam, afnemend**
Rosa pimpinellifolia	**algemeen**	alleen recente vondsten	vrijwel ontbrekend	**lokaal algemeen op Voorne**	**algemeen**
Viola hirta	**lokaal vrij algemeen**	**zeer lokaal**	ontbrekend	**Voorne: vrij algem. Goeree: zeldzaam**	**vrij algemeen**
Thymus pulegioides	**vrij algemeen**	**vrij algemeen**	ontbrekend	**vrij algemeen**	**vrij algemeen**
Koeleria macrantha / Koeleria albescens	**algemeen**	**algemeen**	zeer lokaal enkele kleine populaties	**vrij algemeen; op Voorne weinig**	**algemeen**
Avenula pubescens	**algemeen**	**algemeen**	zeer lokaal enkele kleine populaties	**vrij algemeen**	**vrij algemeen**
Inula conyzae	**algemeen**	vrijwel ontbrekend	kleine populatie op Schouwen	**vrij algemeen**	**vrij algemeen**
Lithospermum officinale	**vrij algemeen**	**lokaal algemeen**	lokaal voorkomend, kleine populaties	**vrij algemeen**	**lokaal vrij algemeen**
Soorten met een min of meer continue verspreiding langs de zuidoostelijke Noordzeekust					
Trifolium scabrum	**lokaal vrij algemeen**	**lokaal vrij algemeen**	**lokaal vrij algemeen**	**lokaal vrij algemeen**	ontbrekend
Orobanche caryophyllacea	**niet zeldzaam**	**lokaal, wel afgenomen**	**Walch.: vrij algemeen Schouwen: zeldzaam**	**zeldzaam**	**vrij algemeen**
Carlina vulgaris	**vrij algemeen**	**lokaal, wel afgenomen**	**lokaal vrij algemeen**	**vrij algemeen**	**vrij algemeen**

van de Vlaamse westkust was Noord- en Midden-Frankrijk daarbij waarschijnlijk het belangrijkste brongebied. De Hollandse kust was meer verbonden met Midden-Europa. Dit verschil verklaart het ontbreken van diverse soorten met een Midden-Europees c.q. continentaal verspreidingspatroon in de Vlaamse duinen die wel in de Hollandse duinen voorkomen (bijvoorbeeld *Polygonatum odoratum*, *Viola rupestris*, *Satureja acinos*, zie tabel 30). Het is in dit verband opvallend dat een soort met een duidelijk mediterraan-atlantische verspreiding als *Thesium humifusum* [701] niet alleen voorkomt in de West-Vlaamse duinen, maar - zij het zeer zeldzaam - ook in de Hollandse duinen.

Positie van de Zuid-Hollandse Eilanden

De Zeeuwse eilanden Walcheren en Schouwen liggen geïsoleerd ten opzichte van het Rijn/Maasdal als brongebied voor basofiele plantensoorten. Dit geldt echter niet of veel minder voor de duinen van Voorne en Goeree. Het kustgebied van Voorne maakte in de Romeinse tijd deel uit van de monding van het Helinium en was dus, net als de Hollandse vastelandkust, rechtstreeks met het Rijndal verbonden. Voor de kust van Goeree is dit iets minder duidelijk. Aan de noordzijde van het eiland braken de hier aanwezige strandwallen al in de Romeinse tijd door, waarna de zee zich ter hoogte van de huidige Haringvlietmonding in het achterliggende veenlandschap ging invreten.[702] Het duurde echter tot de tweede en derde St. Elizabethsvloed (1421-1424) voor dit zeegat zich met de hoofdstroom van de Rijn verbond en het Haringvliet zich kon ontwikkelen tot de belangrijkste riviermonding. Voordien was het zeegat tussen Voorne en Goeree echter al wel met het Maasdal verbonden door de grote kreken die in de Middeleeuwen het huidige Voorne doorsneden. Ook voor de duinen langs de noordkust van Goeree is een rechtstreekse verbinding met het Rijn/Maasdal vanaf de Middeleeuwen dus aannemelijk.

De directe verbinding van het kustgebied van Voorne en delen van Goeree met de monding van Rijn en Maas zorgde niet alleen voor afzetting van duinzand verwant aan de Formatie van Kreftenheye. Zij kan er ook toe hebben bijgedragen dat 'stroomdalplanten', die op rivierduinen en zandige oeverwallen hun refugia hadden, de kalkrijke delen van deze kustduinen konden koloniseren. De erosie van de strandwallen ter hoogte van Voorne en Goeree begon al voor de Romeinse tijd, terwijl de duinvorming met kalkrijk zand verwant aan de Formatie van Kreftenheye pas in de tweede helft van de Middeleeuwen begon (zie hoofdstuk 11). Het is daarom aannemelijk dat een aantal duin- en stroomdalplanten de duinen van de Zuid-Hollandse Eilanden vanaf de Middeleeuwen (opnieuw) heeft moeten koloniseren. Of deze kolonisatie plaats vond vanuit het westelijke rivierengebied of ook vanuit de strandwallen en jonge duinen van de Hollandse vastelandkust, valt achteraf niet meer na te gaan. Een dergelijke relatief recente secundaire kolonisatie verklaart echter wel het ontbreken van diverse soorten die langs de Hollandse vastelandkust wel voorkomen (zie tabel 30).

701 Walter & Straka (1969) groeperen deze soort bij de subatlantisch-mediterrane elementen.

702 Hageman (1964).

17 Duinen als dynamisch landschap

17.1 Klassieke visies op dynamiek in de duinen

In de jaren zestig en zeventig van de vorige eeuw hebben de meeste ecologen een vrij statische visie op de duinen. Men gaat dan uit van een zonering van de duinen evenwijdig aan de kust, waarbij de milieuveranderlijkheid landinwaarts afneemt. In deze visie is de vegetatie aan de landzijde meer gestructureerd, zijn de milieuomstandigheden daar minder veranderlijk en de bodems ouder, humusrijker en sterker ontkalkt. Van zee landinwaarts gaand, verandert de vegetatie van een vrij eenvormige pioniervegetatie naar een soortenrijk mozaïek, waarin graslanden en struwelen elkaar fijnschalig afwisselen. In grote delen van het duinlandschap wordt een relatief stabiele situatie aangenomen, waarbij graslanden en pioniersituaties voorkomen op standplaatsen met een extremer milieu. Temperatuurwisselingen, wind en konijnen zorgen er in deze visie voor dat veroudering van de open duinmilieus en gradiëntzones wordt tegengegaan. Op plaatsen waar de wind vat kan krijgen op het duinzand ontstaan windkuilen en zandverstuivingen. Zodra de vegetatie weer grip krijgt op het stuivende duinzand kan de duinsuccessie hier opnieuw beginnen.[703]

Frank De Raeve, daartoe geïnspireerd door zijn waarnemingen in de Vlaamse duinen, heeft als eerste dit beeld van de duinsuccessie bekritiseerd.[704] Hij noemt het een cyclisch successieconcept en stelt als alternatief een tweedimensionaal ontwikkelingsmodel voor. Daarbij maakt hij nadrukkelijk een onderscheid tussen twee assen die hij min of meer loodrecht op elkaar plaatst. Enerzijds onderscheidt hij de geleidelijke verandering van het jonge dynamische duinlandschap naar een oud gestabiliseerd landschap, waarvan processen als humusontwikkeling en ontkalking deel uitmaken. Anderzijds onderkent hij de successie van lage open vegetaties naar hoog gestructureerde begroeiingstypen als struweel en bos. Deze kunnen zich, uiteraard in verschillende vormen, in vrijwel alle leeftijdsfasen voordoen. Op beide assen kan ook sprake zijn van een beweging terug of van tijdelijke fixatie. Op de leeftijdas bijvoorbeeld doordat zand verstuift en er weer nieuwe jonge duinmilieus ontstaan. Op de successie-as kunnen jonge stadia in stand worden gehouden of worden hersteld door begrazing of door ingrijpen van de mens.

De Raeve wees er ook op dat het duinlandschap, zoals onderzoekers en natuurbeschermers dat in het midden van de twintigste eeuw kenden, sterk afweek van dat in de eeuwen daarvoor. Hij greep daarvoor terug op de landschapsfoto's die Jean Massart maakte in het begin van de twintigste eeuw in Vlaanderen: *'de droge duinen waren uiterst schaars begroeid met wat ijle helm, maar overigens vrijwel kaal en overal aan verstuiving onderhevig'*. Over de duinvalleien zegt hij: *'maar zelfs in de oudste delen kwam de begroeiing niet verder dan dwergstruweel van Kruipwilg, gemengd met wisselende hoeveelheden, evenzeer lage, Duindoorn'*. Het soortenrijke en sterk gedifferentieerde duinlandschap, zoals

703 Westhoff et al. (1970): 191-272; Adriani & Van der Maarel (1968): 30-42. Op pagina 228-232 van Wilde Planten deel 1 omschrijft Westhoff het als volgt: *'In onze duinen vormen graslanden de voornaamste tegenhanger van de struweelbegroeiingen en een der allergrootste oecologische kwaliteiten van dit gebied is nu dat deze twee formaties hier, op spontane wijze tot stand gekomen, in een bonte mengeling naast en met elkaar leven. De gezamenlijke werking van alle factoren en alle processen die zich hier voordoen en de hoge graad van ruimtelijke afwisseling die de mate van milieuveranderlijkheid krijgt, ligt aan deze bijzondere wereld ten grondslag'*

704 De Raeve (1989a en 1989b).

Victor Westhoff dat zo lyrisch omschrijft in het eerste deel van 'Wilde Planten' is in zijn visie dan ook *'een efemere instabiele fase: niets meer dan een kortstondig tussenstadium op de weg van compleet leeggehaalde woeste grond, naar een landschap, geheel vol gegroeid met bos'*. Overigens wist ook Westhoff zeer goed dat het duinlandschap in vroeger eeuwen anders en veel boomlozer was. Ook hij schreef dit vooral toe aan een sterk overheersende menselijke invloed. In zijn visie was het de taak van het natuurbeheer om de milieudynamiek zodanig te reguleren, dat zowel pionierstadia als duinbossen en struwelen naast elkaar tot hun recht konden komen. Hij noemde Voorne's Duin, Meyendel, het Noord-Hollands Duinreservaat, het Zwanenwater en duingebieden op Texel en Schiermonnikoog als goede voorbeelden van een dergelijk beheer.[705]

17.2 Indeling van duinlandschappen op basis van dynamiek

De aard van het duinlandschap wordt in hoge mate bepaald door enkele groepen van processen, die in figuur 65 schematisch zijn weergegeven.[706] Enerzijds zijn er de geomorfologische processen die samenhangen met de inwerking van wind en water op het aardoppervlak en die daarbij aanleiding geven tot verandering en instabiliteit. Aan de andere kant zijn er de processen die samenhangen met de ontwikkeling van een vegetatiedek. Deze leiden tot een stabilisatie van de ondergrond en een differentiatie van de vegetatiestructuur. In principe hebben deze stelsels een tegengesteld verloop. Waar geomorfologische processen hun maximale ontwikkeling hebben, speelt vegetatieontwikkeling nauwelijks of geen rol en omgekeerd. Met het toenemen van de omvang en de structuur van het vegetatiedek wordt de bodem dikker en meer gedifferentieerd. Waar de dynamiek van wind en water overheerst vindt nauwelijks bodemontwikkeling plaats. Het moedermateriaal (C) ligt hier vrijwel onbeïnvloed aan de oppervlakte. Waar geomorfologische processen en vegetatieontwikkeling elkaar in evenwicht houden ontwikkelt zich een bodemprofiel met een meer of minder dikke humuslaag direct op het moedermateriaal (A-C-profiel). In stabiele landschappen met een sterk ontwikkeld vegetatiedek kan onder invloed van een differentiatie in de humuslaag, ontkalking en (micro)podzolisatie een gelaagdheid in de bodem gaan optreden (A-B-C-profiel). Met behulp van dit model kan het duinlandschap worden opgedeeld in drie typen systemen, ieder met een eigen balans tussen geomorfologische processen enerzijds en vegetatie- en bodemontwikkeling anderzijds:

- Duinlandschappen die primair door de geomorfologische processen worden gestuurd en waar vegetatieontwikkeling alleen plaatsvindt op plekken waar verstuiving en wind- en watererosie dit toestaan. In grote delen van deze landschappen ontbreekt een vegetatiedek en ontbreekt ook iedere vorm van bodemontwikkeling. Het kale minerale zand ligt hier onbedekt aan de oppervlakte. De meeste planten kunnen hier niet jaarrond overleven. Voor zover er planten aanwezig zijn gaat het om specifieke soorten met een aangepaste levenswijze (bijvoorbeeld helm), eenjarigen die ongunstige jaargetijden als zaad overbruggen of om mossen en korstmossen die in droge perioden in elkaar schrompelen. Loopduinen en grootschalige geschakelde paraboolduinsystemen zijn goede voorbeelden van dit type duinlandschap.
- Duinlandschappen waar geomorfologische processen en vegetatieontwikkeling min of meer met elkaar in evenwicht zijn. Essentieel voor deze systemen is, dat de vegetatie het verstuiven en instuiven van zand kan bijhouden door de vorming van nieuwe uitlopers en de voortdurende kolonisatie van kale plekken. Het steeds weer licht overstuiven van de begroeiing draagt sterk bij aan de ontwikkeling van een minerale humuslaag. In het bovenste deel van het profiel wisselen lagen met weinig en lagen met meer organische stof elkaar vaak af. Tegelijkertijd zijn organische materiaal en mineraal zand goed gemengd (zie figuur 21a). Dergelijke bodems hebben een relatief gunstige vocht- en nutriëntenvoorziening, waardoor de overlevingskansen voor overjarige planten in dit systeem veel groter zijn dan in het grootschalig stuivende duinlandschap. Duingraslanden komen hier daarom veel voor. Zij hebben vaak wel een open zode met veel ruimte voor de vestiging van eenjarige soorten, maar er is toch altijd een permanent vegetatiedek aanwezig. Daarnaast zijn er ook actieve windkuilen, die zorgen voor een voortdurende mobiliteit van zand.
- Duinlandschappen, met een grotendeels gefixeerde zandige ondergrond, waar verstuivingsprocessen niet of nauwelijks nog een rol spelen. De vegetatie heeft de bodem helemaal bedekt en kan bestaan uit een dicht mos- of grasdek, een struweel of een (beginnende) bosvegetatie. Dode plantenresten vormen in de bodemtoplaag een laag organische stof die zich niet of weinig mengt met het onderliggende minerale zand. Vooral bij lagere kalkgehalten kan al snel oppervlakkige ontkalking en verzuring van de toplaag plaatsvinden. Door ophoping van organische stof en oppervlakkige ontkalking ontstaat een gelaagdheid, waarbij de bovenste humuslagen relatief zuur zijn. Vooral deze gelaagdheid en oppervlakkige verzuring onderscheiden dit duinlandschap in de vroege fasen van het vorige. In de fase van het gesloten en gefixeerde vegetatiedek ontbreekt de voortdurende aanvoer van nieuw, vaak min of meer basenhoudend, mineraal zand, waardoor de vegetaties in dit duinlandschap een fundamenteel andere bodemopbouw hebben (hoofdstuk 8).

17.3 *'Alternative stable states'*

Tot nu toe worden geomorfologische processen en de ontwikkeling van vegetatie en bodem meestal gepresenteerd als een continuüm van geleidelijke overgangen in ruimte en tijd (figuur 65a). Een dergelijke visie sluit aan bij de klassieke kijk op het duinlandschap als een mozaïek van open en gesloten landschappen. De hierboven beschreven duinsystemen hebben zich in de loop van de geschiedenis op landschapsschaal echter meestal voorgedaan als duidelijk gescheiden systemen met een relatief grote inwendige stabiliteit. Zo is het huidige gefixeerde en struweelrijke duinlandschap pas in de loop van de twintigste eeuw ontstaan en overheersten in de eeuwen daarvoor de beide andere landschapstypen, die toen ieder voor zich ook langdurig in eenzelfde toestand verkeerden. Zij kunnen daarom beter geïnterpreteerd worden als zogenaamde '*alternative stable states*'.[707] Hiermee wordt bedoeld dat ecosystemen zich bij min of meer identieke

705 Westhoff (1985, 1989); voor de opgave van het moderne natuurbeheer zie Westhoff (1993): 174.

706 Zie ook Jungerius & Van der Meulen (1988).

707 Peterson (2002).

milieuomstandigheden in duidelijk verschillende hoedanigheden kunnen ontwikkelen. Zij kunnen zich langdurig in één toestand handhaven, om onder invloed van een krachtige impuls vrij plotseling in een andere toestand over te gaan. Eenmaal in deze nieuwe toestand verkerend, keert het systeem niet naar zijn oorspronkelijke toestand terug en is het ook met beheersmaatregelen niet eenvoudig de oude toestand te herstellen. *Alternative stable states* zijn beschreven van een groot aantal verschillende ecosystemen (meren en grote wateren, koraalriffen, rotskusten, bossen, savannelandschappen, duinvalleien).[708] Dit model kan ook worden gebruikt voor het begrijpen van veranderingen in de dynamiek van het duinlandschap (figuren 65b en 66).

Waar het gaat om het dynamische duin moet een scherp onderscheid worden gemaakt tussen het duinlandschap waarin zich grootschalige verstuivingen voordoen, met loop- en paraboolduinen, en het meer kleinschalig verstuivende duinlandschap, waar plekken van verstuiving en erosie op kortere afstand afwisselen met accumulatie van zand. In het concept van de '*alternative stable states*' komen beide systemen op een grote tijd- en ruimteschaal voor. Ten minste vele decennia - maar vaak eeuwen - verkeren uitgestrekte complexen in een bepaald stadium en door hun inwendige dynamiek blijven zij binnen zekere grenzen in hun kenmerkende toestand.

17.4 Het effect van terugkoppelingsmechanismen

Recent onderzoek heeft laten zien dat in natte duinvalleien pionierplanten als *Littorella uniflora* en *Schoenus nigricans* in staat zijn de milieuomstandigheden van hun standplaats zodanig te beïnvloeden dat pioniersoorten een gunstige concurrentiepositie behouden ten opzichte van soorten van latere successiestadia.[709] Het is een voorbeeld van terugkoppelingsmechanismen die bijdragen aan het vertragen van de successie. Vergelijkbare voorbeelden zijn ook bekend van kwelders, waar plantensoorten van jonge kwelders herbivoren aantrekken waardoor de vegetatiesuccessie minder snel verloopt.[710] In de theorie van de '*alternative stable states*' spelen dergelijke terugkoppelingsmechanismen een belangrijke rol. Zij zorgen ervoor dat op de grens van twee alternatieve toestanden een systeem niet verandert, maar zich handhaaft of terugkeert naar zijn oorspronkelijke situatie. In de aangehaalde voorbeelden van natte duinvalleien en kwelders spelen de beschikbaarheid van nutriënten, de accumulatie van organische stof en de aanwezigheid van herbivoren een belangrijke rol. In de plantengemeenschappen van de dynamische en meer gefixeerde duinlandschappen zijn juist deze processen ook in hoge mate sturend (zie hoofdstuk 6 tot en met 9). Herbivorie en bioturbatie door konijnen en daarmee samenhangende terugkoppelingsmechanismen dragen ook in de duinen belangrijk bij aan de handhaving van een open dynamische landschap. Daarbij speelt ook de facilitatie tussen runderen en konijnen en de wijze waarop de mens hiervan gebruik gemaakt heeft een rol. Konijnen, runderen en mensen hebben er samen voor gezorgd dat grote delen van de duinen eeuwenlang een dynamisch karakter behielden. Tegelijkertijd zorgden terugkoppelingsmechanismen in de vegetatie voor de stabilisatie van het verstuivende duinlandschap. Veel duinplanten zijn niet alleen in staat om overstuiving met duinzand te overleven, maar reageren hier juist op door extra te groeien. Zij maken uitlopers naar het (nieuwe) zandoppervlak, om daar vervolgens weer nieuwe planten met nieuwe wortels te ontwikkelen.[711] Overstuiving met zand leidt hier - binnen zekere grenzen - tot een terugkoppeling, waarbij verstuivingresistente soorten bevoordeeld worden en zo een rol kunnen spelen bij het fixeren van verstuivend zand. Dit schept gunstige vestigingsomstandigheden voor eenjarige vaatplanten, mossen en korstmossen, waardoor het vegetatiedek als geheel in stand blijft. De interactie tussen de fauna en de vegetatie en de daarbij behorende terugkoppelingsmechanismen hebben er waarschijnlijk toe geleid dat het kleinschalig verstuivende duinlandschap zich eeuwenlang heeft kunnen handhaven zonder om te slaan in grootschalige verstuivingen of een geheel gefixeerd duinlandschap.

Waar het kleinschalig verstuivende duinlandschap wordt gekenmerkt door een balans tussen dynamiserende en stabiliserende terugkoppelingsmechanismen, domineert in de beide andere typen duinlandschap een van beiden. Grootschalige verstuivingen ontstaan vaak in duinkliffen langs de zeereep. Hier ontstaan kleine windkuilen die zich ontwikkelen tot grotere trekgaten en die weer kunnen uitgroeien tot paraboolduinen en uiteindelijk zelfs loopduinen. Dit is een zichzelf versterkend proces; verstuivend duinzand bedekt een oude vegetatielaag, die - als zij niet door de bedekking heen kan groeien - afsterft. Daardoor komen er voor de wind grotere hoeveelheden zand beschikbaar. In de loop van het ontwikkelingsproces van dit duinsysteem neemt niet alleen de hoeveelheid voor het verstuivingsproces beschikbaar zand toe, maar ook de snelheid waarmee het zich landinwaarts over het duinlandschap verplaatst. Beekman heeft aannemelijk gemaakt dat de middeleeuwse verstuivingen van de Westduinen op Schouwen zich aanvankelijk in de tiende en elfde eeuw landinwaarts verplaatsten met een snelheid van 3 meter per jaar en dat deze verplaatsing in de twaalfde eeuw in de orde lag van 25 meter per jaar. Vooral in de tweede helft van de twaalfde en het begin van dertiende eeuw verliep de duinverplaatsing steeds sneller. Dit is een duidelijke aanwijzing voor een positieve terugkoppeling.[712] Iets dergelijks gebeurt ook in het gefixeerde duinlandschap, maar dan in omgekeerde richting. Struiken en bomen hebben een sterk remmend effect op de wind en dus op de kracht waarmee zand in beweging kan worden gebracht. Vestiging van bomen en struiken heeft daarmee dus een stabiliserende invloed op het dynamische duinlandschap en kan in belangrijke mate bijdragen aan de omslag van een dynamisch duinlandschap naar een gefixeerde toestand. De vestiging van de eerste exemplaren van de houtige gewassen is daarbij een kritisch moment. Als de zaailingen niet aanslaan, bijvoorbeeld omdat zij verdrogen of afgevreten worden, blijft alles bij het oude. Maar als zij eenmaal zijn gekiemd en uitgegroeid, creëren zij luwte. Die maakt het voor andere bomen en struiken gemakkelijker om zich te vestigen. Hierdoor ontstaat een groter struweel, dat meer luwte en beschutting geeft. De windkracht neemt daardoor verder af, waardoor rondom het bosje betere kiemingsomstandigheden ontstaan. Behalve door beïnvloeding

708 Peterson (2002).

709 Adema *et al.* (2002, 2005) en daar aangehaalde literatuur.

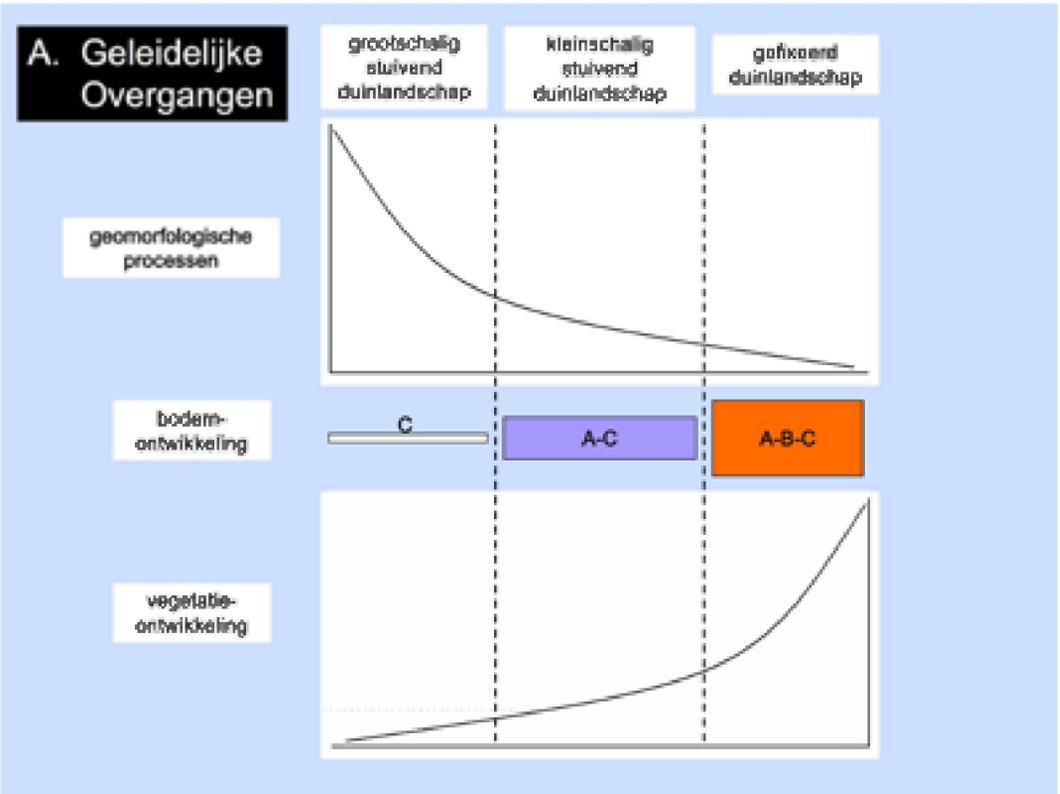
710 Adema *et al.* (2005).

711 Farrow (1919); Maun (1998, 2004); Kent *et al.* (2001). Behalve voor bekende verstuivingsresistente soorten als *Ammophila arenaria, Carex arenaria, Salix repens* en *Festuca arenaria* is dit gedrag ook beschreven van bijvoorbeeld *Agrostis capillaris, Festuca ovina, Galium verum, Rumex acetosella, Thymus serpyllum* en *Lotus corniculatus*. Voor deze laatste soorten geldt wel, dat de overstuiving beperkt moet blijven tot een bedekking met 3-5 centimeter zand. Ook kan herhaalde overstuiving hun overlevingskansen reduceren.

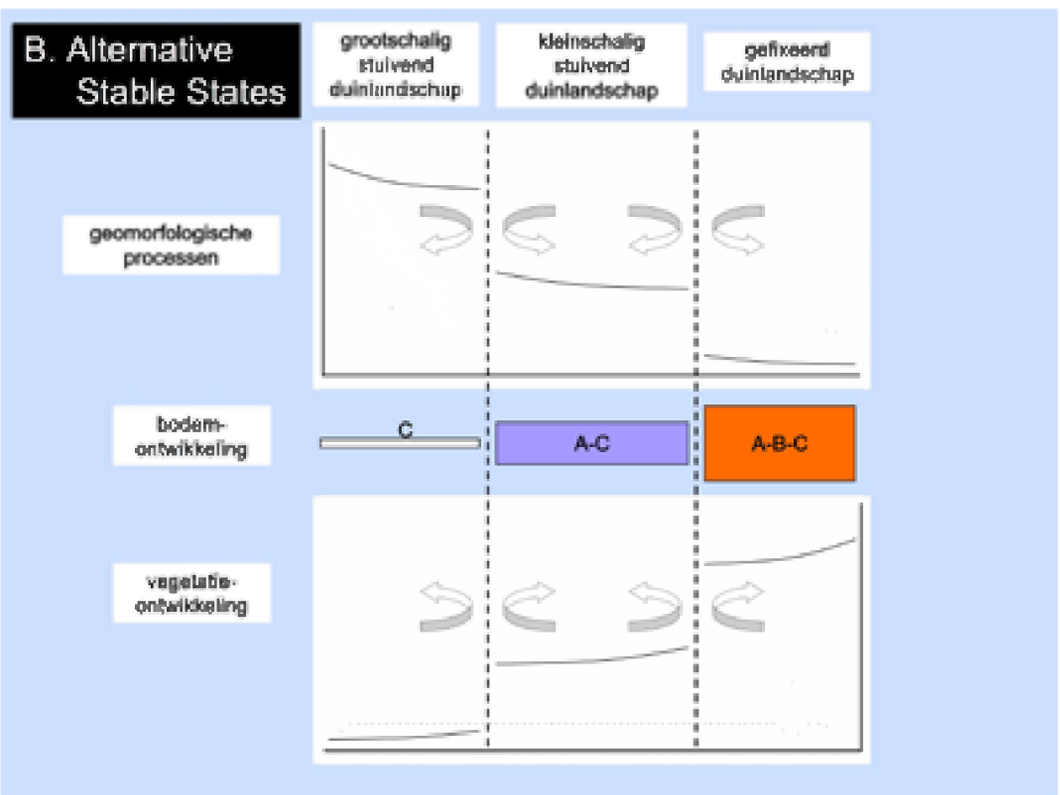
712 Beekman (2007): 53-65.

Figuur 65. Modellen voor de relatie tussen geomorfologische processen en bodem- en vegetatieontwikkeling in verschillende duinlandschappen.

a: Traditioneel model, waarbij wordt uitgegaan van mozaïeken en geleidelijke overgangen tussen dynamische en gefixeerde duinlandschappen (naar Jungerius & Van der Meulen, 1988).



b: Alternative stable states: terugkoppelingsmechanismen in de verschillende processen zorgen er voor dat duinlandschappen langdurig en op grotere schaal in een zelfde toestand blijven. Veranderingen van het ene duinlandschap naar het andere doen zich sprongsgewijs en in relatief korte tijd voor en komen alleen tot stand onder invloed van krachtige impulsen.



van het wind- en microklimaat, kan een eenmaal gevestigd bosje of struweel ook door de productie van zaden of andere diasporen het aantal kiemplanten sterk doen toenemen.

17.5 Het schaarse voorkomen van grootschalige verstuivingen

Grootschalige verstuivingen ontstaan op plaatsen waar grote hoeveelheden zand zijn blootgesteld aan krachtige westenwinden. Dat dit langs de zuidwestkust van Schouwen en de noordwestkust van Walcheren in de afgelopen 1000 jaar tot twee keer toe gebeurde is geen toeval. Golfwerking en eroderende geulen deden hier duinkliffen ontstaan, waarop de wind vat kon krijgen. Hierdoor ontstonden grootschalige verstuivingen die zich in (noord) oostelijke richting konden uitbreiden en versnellen. Elders in de duingebieden van Walcheren, Schouwen, Goeree en Voorne hadden de duinen vaak een andere oriëntatie op de wind en een andere ligging ten opzichte van potentieel eroderende geulen. Vaak waren zelfs brede aangroeiende stranden aanwezig (noordzijde Walcheren, Voorne, Zuidwestzijde Goeree). Hierdoor waren de uitgangssituaties voor het ontstaan van grootschalige verstuivingen waarschijnlijk veel minder gunstig.

Een tweede factor die een rol speelt bij de relatieve zeldzaamheid van grootschalige verstuivingen is de lage vlakke ligging van grote delen van de duingebieden van Zuidwest-Nederland. Dit geldt vooral voor de oude binnenduingebieden en de duinen, die op voormalige strandvlakten zijn ontstaan. Relatief lage duinen van 5-10 meter hoogte wisselen hier af met kleinere of grotere valleicomplexen met hoge grondwaterstanden of zelfs duinplassen. Dit beperkt in hoge mate de mobiliteit van het verstuivende duinzand en vooral ook de mogelijkheden voor een verstuivingsproces dat zichzelf versterkt. Het meest duidelijk is dit in de binnenduingebieden van Schouwen en Goeree. Lokaal ontstonden hier wel verstuivingen, maar een grootschalige ontwikkeling was niet mogelijk, omdat er weinig zand beschikbaar was en beginnende windkuilen snel vastliepen in een natte ondergrond. Iets dergelijks kan echter ook in de duinen van Voorne een rol gespeeld hebben. De duinen zijn hier op de meeste plaatsen niet hoger dan 10-15 meter en worden omgeven door relatief veel en uitgestrekte lage, nattere gedeelten.

Een derde factor die het geringe voorkomen van grootschalige verstuivingen verklaart is de invloed van de mens. De hiervoor gepresenteerde resultaten van het historisch onderzoek maken aannemelijk dat het beeld moet worden bijgesteld dat de mens het duinlandschap in het verleden heeft geplunderd en leeggeroofd (zie volgende hoofdstuk voor een meer uitgebreide discussie). Het gebruik van de duinen was weliswaar intensief, maar werd sterk gereglementeerd en gereguleerd. In veel duingebieden bleef het gebruik dan ook meerdere eeuwen achtereen min of meer hetzelfde. Maatregelen zoals het planten van helm waren onderdeel van deze regulatie.[713] Dit heeft waarschijnlijk in belangrijke mate bijgedragen aan beteugelen en sturen van de verstuivingsprocessen. Het is veelzeggend dat de grootschalige verstuivingen op Walcheren en Schouwen zich, behalve in de Middeleeuwen, juist ook in de negentiende eeuw sterk ontwikkelden. In deze periode waren de beheerders veel minder betrokken bij de duinen.

713 Beekman (2007): 150-157 en de figuur op pagina 165: Op Schouwen werd in de jaren 1648-1802 door het grafelijk gezag steeds geld uitgegeven aan het poten van helm en het zetten van schuttingen.

Zo heeft Beekman voor Schouwen laten zien dat de uitbreiding van de grootschalige verstuivingen in de laatste decennia van de negentiende eeuw hier direct samenhangt met het stopzetten van het duinbeheer in 1872.[714] Ook op Walcheren laten de polder Walcheren en het domeingezag de grootschalige verstuivingen in de negentiende eeuw ongemoeid (paragraaf 15.3). Dit in tegenstelling tot de achttiende eeuw, toen nog regelmatig geld werd uitgegeven aan het vastleggen van de duinen.[715]

18 De rol van de mens als duingebruiker

18.1 Hoofdlijnen van het duingebruik

In het historisch onderzoek (deel D) kwamen voor de duingebieden van Zuidwest-Nederland vijf belangrijke vormen van duingebruik naar voren: begrazing met rundvee, konijnenvangst, bosaanleg en houtoogst, gebruik van duinen voor akker- en tuinbouw en ten slotte waterwinning. In de ecologische literatuur worden ook nog andere vormen van duingebruik genoemd, zoals het steken van turf en de winning van strooisel voor dakbedekking of mestbereiding.[716] Het is niet uitgesloten dat zij lokaal ook in de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse een rol hebben gespeeld, vooral in de Middeleeuwen. In de perioden die in het kader van deze studie het meest diepgaand zijn onderzocht (zeventiende-twintigste eeuw), komen dergelijke gebruiksvormen echter niet of nauwelijks in de historische bronnen voor. Zij zijn waarschijnlijk dan ook van ondergeschikt belang. Dit geldt ook voor de winning van zand en het gebruik van de duinen voor het bleken van linnen. In de Hollandse vastelandsduinen waren dit in de zestiende en zeventiende eeuw belangrijke economische activiteiten.[717] Hoewel op Schouwen en Walcheren in de achttiende en negentiende eeuw plaatselijk in de binnenduinrand zand werd gewonnen en ook bleekvelden voorkwamen, hadden deze activiteiten altijd een lokaal karakter.[718] Zij hebben zich nooit ontwikkeld op een schaal zoals die beschreven is voor de Hollandse binnenduinrand. Dit heeft te maken met de geringere en bovendien afnemende urbanisatiegraad van vooral Walcheren in de zeventiende en achttiende eeuw (zie paragraaf 15.2). Bij de zandwinning speelt ook de andere bodemgesteldheid van het zuidwestelijk zeekleigebied een rol, waardoor er minder behoefte was aan ophoogzand. Bovendien kon in de zuidwestelijke (haven)steden, op het strand of op zandplaten gewonnen zand gemakkelijk per schip worden aangevoerd. In de jaren twintig van de vorige eeuw was in Middelburg een zandschipper actief, die strandzand won door dit over een loopplank zijn schip in te kruien om het vervolgens naar de

714 Beekman (2007): 208-222.

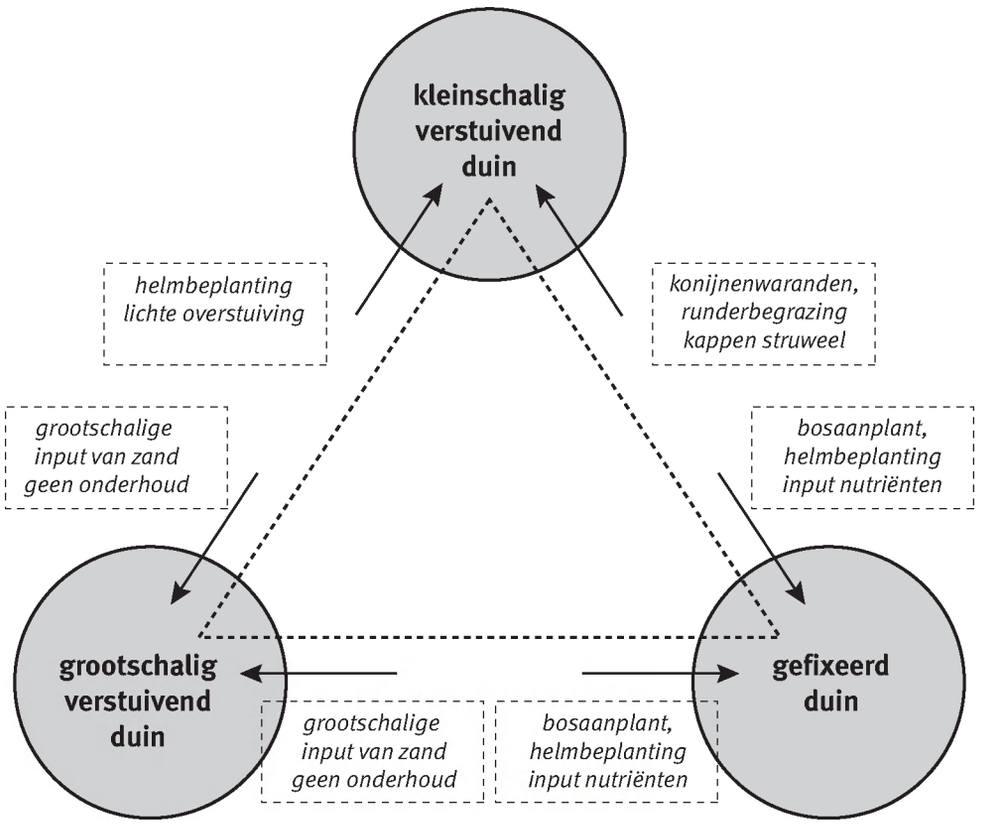
715 Voor het markizaat van Veere kunnen uit de rentmeesterrekeningen de volgende (gesommeerde) uitgaven voor duinbeheer worden berekend: 1720-1740: fl 1017; 1740-1760: fl 789 en 1760-1780: fl 557. In 1779 besloot de nieuwe rentmeester het vastleggen van stuivende duinen over te laten aan de polder Walcheren. Die *'draagt ... goede zorg om jaarlyx door het planten van helm en pooten van stroo en rijs het verstuijven van zand te beletten en zelfs aan te winnen.'* (NA-NDR: inv. nr. 14569, fol. 5-6).

716 Westhoff (1985, 1989).

717 Van Dam (2010a).

718 Zie bijvoorbeeld ZA-SD: inv. nr. 50. In Domburg is rond 1730 sprake van een stadsbleek. Op Walcheren bevinden zich in de binnenduinrand verschillende oude zandputten: Klein-Valkenisse (zuidwestkust), Berkenbosch (Oostkapelle) en nabij Vrouwenpolder (thans camping 'De Zandput'!). Op Schouwen werd zand gewonnen in het hoge duin achter Slot Haamstede (Beekman, 2007: 63). De omvang van de restanten van deze zandputten laat zien dat het hier om strikt lokale winningen ging. Opbrengsten van zandwinning komen dan ook niet in de rentmeesterrekeningen voor.

Figuur 66. Alternatieve toestanden waarin duinlandschappen kunnen verkeren en de manier waarop deze beïnvloed kunnen worden.



stad te vervoeren.[719] Een dergelijke wijze van zandwinning heeft waarschijnlijk ook al eerder in de Vroegmoderne Tijd plaatsgehad.[720]

In de loop van de eeuwen deden zich in de vijf hierboven genoemde gebruiksfuncties duidelijke ontwikkelingen voor en veranderde ook hun onderlinge interactie. Op basis daarvan kan het duingebruik in de volgende perioden worden onderverdeeld;

- *Middeleeuws duingebruik* (tot de veertiende eeuw). In deze periode worden de buitenduinen gebruikt voor begrazing met rundvee. Konijnenwaranden komen nog niet of nauwelijks voor. Op Walcheren wordt het gebruik van de binnenduinrand in deze fase gekenmerkt door akkerbouw met veel graanteelt. Houtproductie en hakhout ontbreken waarschijnlijk. In hoeverre dit ook voor de andere eilanden in de binnenduinrand geldt, is onzeker.
- *Periode van de konijnenwaranden* (veertiende eeuw- midden achttiende eeuw). In grote delen van de duinen zijn konijnenwaranden in deze periode de dominante gebruiksvorm. In verschillende duingebieden en op verschillende eilanden vertoont het gebruik veel overeenkomsten. Dat heeft ook te maken met het feit dat het grootste deel van duinen in handen is van slechts enkele partijen, die in nauwe verbinding staan met elkaar (Staten van Holland, Staten van Zeeland, Nassause Domeinraad, soms ook lokale ambachtsheren). Begrazing met rundvee komt wel voor, maar is qua regelgeving en economische betekenis ondergeschikt aan de konijnenvangst. In de binnenduinrand gaat de teelt van hakhout (vooral els en wilg) vanaf de vijftiende eeuw een belangrijke rol spelen. Opgaande bomen en struiken komen in het duingebied waarschijnlijk zeer weinig voor.
- *Periode van het gedifferentieerd duingebruik* (midden achttiende eeuw - begin twintigste eeuw). Konijnenwaranden worden in deze periode op de meeste plaatsen beëindigd of nemen sterk in betekenis af. Andere vormen van duingebruik treden meer op de voorgrond, zoals begrazing met rundvee, teelt van hakhout en akker- en tuinbouw. Deze ontwikkeling wordt in de onderscheiden duingebieden op een verschillende manier ingevuld, met een differentiatie in gebruik en ruimtelijke ontwikkeling als resultaat. Het besluit van verschillende overheidspartijen om duingebieden of gedeelten daarvan af te stoten en aan particulieren te verkopen versterkt deze ontwikkeling. Lokale sociaaleconomische factoren hebben daardoor een grotere invloed op de manier waarop het duingebruik zich in een bepaald gebied ontwikkelt.
- *Periode met nieuwe vormen van duingebruik en duinfixatie en -bebossing* (vanaf circa 1900). In de twintigste eeuw dienen nieuwe vormen van duingebruik zich aan, waarvan waterwinning de belangrijkste is. Vastlegging van het duin en duinbebossing met naaldhout gaan hiermee hand in hand. Soms is waterwinning de functie die de nieuwe ontwikkeling op gang brengt (Walcheren). Op andere plaatsen vormt juist de overlast van stuivende duinen de aanleiding en volgt de winning van water op de vastlegging en de bebossing van de duinen (Schouwen). Ook verschilt de omvang van de ingrepen. In duingebieden met een grote stedelijke invloed (Walcheren, Voorne) of veel overlast van verstuiving (Schouwen) zijn de ingrepen omvangrijk. In perifeer gelegen gebieden (Goeree) verandert er weinig en treden de veranderingen ook pas laat op (paragraaf 15.6).

719 ZA-CdB: inv. nrs. 49 (pagina 111 en foto's 1091 en 1093) en 163 (foto 1093).

720 Zie ook ZA-SD: inv. nr. 49. In 1713 was er in Domburg sprake van regelgeving die schuitvaarders verbood zand uit de duinen te halen. Zij deden dit op plaatsen waar de duinen afnamen en niet op de plaatsen die daarvoor waren aangewezen. Burgers verklaarden toen dat er vanouds zand werd gewonnen. Waarschijnlijk was hier sprake van zandwinning aan de zeezijde van de duinen. Het is niet waarschijnlijk dat het zand aan de landzijde van de duinen werd gewonnen om vervolgens per schuit over de watergangen in de polder te worden afgevoerd. De aanlandingsplaatsen voor de binnendijkse verbindingen over water bevonden zich namelijk in de stad. Dit valt moeilijk te rijmen met de heimelijke zandwinning, waarvan blijkens het bewuste archiefstuk sprake was.

18.2 De mens als regulator van herbivorie

Duinmilieus worden gekenmerkt door veel ecologische stress die samenhangt met het vaak extreme microklimaat (grote schommelingen in temperatuur en vochthuishouding) en de aanwezigheid van wind en *saltspray*. Het duinlandschap is open, met een groot aandeel aan pioniervegetaties, open graslanden en dwergstruwelen. Het wordt ook gekenmerkt door de aanwezigheid van veel xero- en thermofiele organismen. Voorbeelden hiervan zijn niet alleen een groot aantal duinpionier- en graslandplanten, maar ook diverse insectensoorten (bijvoorbeeld Veldparelmoervlinder en Wrattenbijter), reptielen (Levendbarende hagedis, Zandhagedis) en karakteristieke duinvogels (Griel, Tapuit, Duinpieper). Het xerotherme karakter van de West-Europese kustduinen wordt behalve door de specifieke abiotiek van het duinmilieu ook sterk bevorderd door de aanwezigheid van herbivoren. Naast reliëf, wind, droogte en zout hebben zij in de afgelopen eeuwen in belangrijk mate bijgedragen aan het open karakter van het duinlandschap. Zij zijn er mede verantwoordelijk voor dat de plantengroei zich op de meeste plaatsen niet kon ontwikkelen tot opgaande bossen en struwelen met een meer beschut microklimaat. De mens speelde sinds de Middeleeuwen een cruciale rol als initiator en regulator van deze herbivorie. Hij is daardoor mede verantwoordelijk voor de realisatie en de instandhouding van de xerotherme milieuomstandigheden in de Nederlandse kustduinen.

Vóór de Romeinse Tijd leefden op de strandwallen voor de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden mogelijk grote herbivoren, maar het is niet waarschijnlijk dat grote kudden van deze dieren de post-Romeinse erosie- en overstromingsfase hebben overleefd. Waarschijnlijk vond wel begrazing plaats door wilde ganzen, hazen en mogelijk ook reeën. Vanaf de Vroege Middeleeuwen is waarschijnlijk vooral de mens verantwoordelijk voor de regulatie van de grootschalige herbivorie in de zandige, meest zeewaarts gelegen delen van het kustgebied van Zuidwest-Nederland.[721] Aanvankelijk ging het daarbij vooral om het grazen met vee, maar vanaf de veertiende eeuw spelen ook konijnen een grote rol. De invloed van deze door mensen geïntroduceerde herbivoren op het duinecosysteem kan moeilijk worden overschat. Het vee en de konijnen hebben eeuwenlang een groot deel van de geproduceerde biomassa weggevreten en er ook voor gezorgd dat gekiemde bomen en struiken niet of moeilijk tot wasdom konden komen. Bovendien zijn konijnen met hun graverij verantwoordelijk voor bioturbatie, waarbij voortdurend aanzienlijke hoeveelheden zand van een diepte van enkele tientallen centimeters naar het maaiveld werden gebracht. Dit verse duinzand en de daarbij behorende bodemverwonding waren vervolgens een aangrijpingspunt voor verstuivingsprocessen, waardoor voortdurend vers zand vermengd raakte met de door planten geproduceerde organische stof. Ecologisch is daarbij van groot belang dat in dit minerale zand grotere of kleinere hoeveelheden kalk en Ca^{++}-ionen aanwezig waren, die in belangrijk mate hebben bijgedragen aan de chemische buffering van de (minerale) humus in de bovenste bodemlagen. Door de combinatie van een relatief intensieve begrazing en deze bioturbatie bleef het begraasde duinlandschap eeuwenlang in de fase van het kleinschalig verstuivend duinlandschap (figuur 66). Zonder deze antropogene invloed zou het duinlandschap zich vanaf de Middeleeuwen anders hebben ontwikkeld. Bossen, struwelen en ruigten zouden dan al eerder een groot aandeel hebben gehad in de begroeiing van de duinen. Ook is het de vraag of zonder deze invloed duingraslanden zich zo soortenrijk in het duinlandschap zouden kunnen hebben ontwikkelen. Begrazing beïnvloedt in de eerste plaats de onderlinge concurrentieverhoudingen van planten door de consumptie van het bovengrondse gewas. Veel kritische soorten hebben immers een geringe concurrentiekracht en profiteren van een open vegetatiestructuur. Daarnaast hebben betreding en graverij een belangrijke invloed op de bodemomstandigheden en vooral op de humusvorming.

Deze menselijke invloed, en de daarbij behorende pionierstadia, worden in de ecologische literatuur vaak aangeduid als 'overexploitatie en verwaarlozing', die de oorzaak zou zijn van 'talloze verstuivingen'.[722] Dit beeld vraagt om bijstelling. Het duinlandschap werd in de periode van de konijnenwaranden en op een aantal plaatsen ook tijdens de negentiende-eeuwse runderbegrazing intensief door de mens gebruikt, maar er is geen enkele aanwijzing dat dit leidde tot een degradatie van het duinlandschap. Konijnenwaranden en duinbegrazing bleven immers eeuwenlang in stand en veranderden als gebruiksvorm nauwelijks. Toen er in de achttiende eeuw (konijnenwaranden) of in de twintigste eeuw (duinbegrazing Goeree) aan dit gebruik een einde kwam, lagen aan deze beëindiging steeds sociaal-economische of sociaalculturele motieven ten grondslag. Er was geen sprake van gewijzigde ecologische omstandigheden die voortzetting van het gebruik onmogelijk maakten. Historische bronnen laten zien hoe rentmeesters en andere gezagsdragers in de zeventiende en achttiende eeuw intensief betrokken waren bij de instandhouding van het duin en de daar aanwezige economische belangen. Deze waren van een dusdanige omvang dat er voor hen alle reden was om de teugels strak te houden. Zo bemoeiden zij zich direct met beslissingen over het wel of niet inzetten van rundvee bij de duinbegrazing. Op Schouwen kwam in het begin van de zeventiende eeuw een dergelijke beslissing pas tot stand nadat de rentmeester persoonlijk het duingebied had geïnspecteerd en met de pachters had gesproken. Iets vergelijkbaars gebeurde in diezelfde tijd op Goeree, toen zich daar de vraag voordeed of jongvee in de duinen kon worden ingeschaard. Hier werd pas een besluit over genomen nadat er een advies was uitgebracht, waar een lid van de grafelijke rekenkamer direct bij was betrokken. Het duinlandschap van de zeventiende en achttiende eeuw had een totaal ander karakter dan tegenwoordig, met een veel groter aandeel van jonge dynamische ecosystemen. Dat wil echter niet zeggen dat het daarmee ook vanzelfsprekend gedegradeerd was. Het verkeerde in een andere ecologische staat, die echter niet minder stabiel was dan het hedendaagse duinlandschap en die daar in termen van ecologische waarden en biodiversiteit zeker niet voor onder deed.

Toen in de tweede helft van de achttiende eeuw de duingebieden van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse eilanden zich ruimtelijk gingen differentiëren, droegen verschillen in de ontwikkeling van de duinbegrazing hieraan in belangrijke mate bij. Dit is het duidelijkst in de binnenduinen van Goeree, waar de duinbegrazing onder invloed van de locale landschapsstructuur en sociaal-economische verhoudingen sterk toenam (paragraaf 15.4). Mede dankzij deze begrazing ontwikkelde zich hier een uitgestrekt areaal soortenrijke duingraslandhabitats. Daarbij speelden drie elementen een rol, die elkaar versterkten:

721 In de duinen van Schouwen (Meeuwenduinen) zijn temidden van andere archeologische vondsten botresten gevonden van edelherten daterend uit de IJzertijd (L. van der Valk & F. Beekman, mond. med.). Deze vondsten dateren echter uit de strandwalfase vóór de post-Romeinse overstromingen. Bovendien is het zeer wel mogelijk dat het hier gaat om materiaal dat van elders is aangevoerd, bijvoorbeeld omdat het een gebruiksfunctie had.

722 Bakker *et al.* (1979f): 49-50; Klijn (1981): 59-60; Westhoff (1989): 48-49.

- De ligging van de binnenduinen van Goeree aan de monding van Rijn en Maas, waardoor deze gebieden relatief gemakkelijk gekoloniseerd konden worden door plantensoorten van zwakzure en neutrale zandige standplaatsen, die na de ijstijden in de rivierdalen refugia hadden gevonden (paragraaf 16.3).
- De bodemgesteldheid van gedeelten van dit binnenduingebied, die gekenmerkt worden door kalk- en nutriëntrijk duinzand met een fijne samenstelling. De aanwezigheid van dit sediment en het geringe reliëf leidden tot een relatief voedselrijke zandbodem, met een grote variatie in vochtgehalte, waardoor zeer geschikte standplaatscondities ontstonden voor plantensoorten met affiniteit tot het *Medicagini-Avenetum pubescentis* (hoofdstuk 8).
- De intensieve begrazing gedurende ten minste vijf eeuwen door konijnen en runderen, waardoor langdurig een grasmat met een zeer open vegetatiestructuur bestond. Deze open grasmat bood gunstige standplaatscondities voor weinig concurrentiekrachtige plantensoorten. Daarbij speelt ook een rol dat zowel in de fase van de konijnenwaranden als in de fase van de runderbegrazing regelmatig dieren tussen verschillende gebieden werden uitgewisseld. Dit leidde tot een zoöchoor transport van diasporen van het ene gebied naar het andere en daarmee aan de uitwisseling van genen tussen verschillende populaties.

Waarschijnlijk was de positie van de duinen van Voorne oorspronkelijk sterk vergelijkbaar met die van Goeree. Mogelijk was deze zelfs nog gunstiger, omdat het areaal van duinen met kalkrijk zand verwant aan de fluviatiele afzetting van de Formatie van Kreftenheye hier nog groter is dan op Goeree (hoofdstuk 11). Dit verklaart het grote aandeel aan kritische duingraslandplanten dat oorspronkelijk op Voorne voorkwam (hoofdstuk 4). In de laatste twee eeuwen maakten beide gebieden echter een geheel verschillende ontwikkeling door; waar op Goeree duinbegrazing door konijnen en runderen vijf eeuwen heeft gedomineerd, zijn de binnenduinen van Voorne vanaf de achttiende eeuw grotendeels bebost, bebouwd of in cultuur gebracht (hoofdstuk 15). Hierdoor bleven hier uiteindelijk slechts een beperkt aantal kleinere min of meer geïsoleerd liggende duingraslandcomplexen over. Deze afname van het duingraslandareaal en de sterkere versnippering verklaren dan ook waarom op Voorne duingraslandplanten veel meer zijn achteruitgegaan dan op Goeree (hoofdstuk 4). Een aantal duingraslandplanten die zich op Voorne lokaal wel hebben kunnen handhaven, zijn daar ondervertegenwoordigd of hebben in de buitenduinen een minder goed ontwikkeld populatienetwerk (hoofdstuk 10 en met name tabel 13: bijvoorbeeld *Koeleria macrantha, Silene nutans, Briza media*). Dit hangt waarschijnlijk samen met het feit dat op Voorne de duinbegrazing rond 1900 is opgehouden, terwijl grote delen van de huidige buitenduinen pas vanaf het einde van de negentiende eeuw zijn ontstaan. Een aantal van deze soorten wordt daardoor waarschijnlijk geconfronteerd met beperkingen in hun dispersie in dit duingebied. Het is de uitdaging voor hedendaagse natuurbeheerders om deze beperking op te heffen (paragraaf 19.2)

18.3 De mens als drijvende kracht achter duinbebossing en duinfixatie

De Hollandse vastelandsduinen en de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden hebben een zeer verschillende bosgeschiedenis. Grote delen van de Hollandse strandwallen waren tot in de Vroege Middeleeuwen begroeid met bos en opgaand struikgewas. Juist in de post-Romeinse periode, toen de kust van Zuidwest-Nederland sterk erodeerde, kon zich hier opgaand bos en struweel ontwikkelen. In de Hollandse vastelandsduinen was er daardoor een continue bosgeschiedenis van de Romeinse tijd tot in de Vroege Middeleeuwen. Deze bossen en struwelen dienden waarschijnlijk als een refugium, van waaruit de zich ontwikkelende Jonge Duinen door struweelplanten werden gekoloniseerd. Weliswaar werden grote delen van deze bossen vanaf de negende tot de twaalfde eeuw gekapt,[723] maar veel kenmerkende bos- en struweelorganismen konden zich lokaal waarschijnlijk wel handhaven. De paleobotanische aanwijzingen voor het voorkomen van struiksoorten als *Euonymus europaeus* en *Berberis vulgaris* in de Romeinse tijd en eerder in juist díe gebieden langs de Hollandse duinkust waar deze soorten ook nu nog hun grootste verspreiding hebben, sluiten bij deze veronderstelling aan.[724] Een dergelijke continue bosgeschiedenis ontbreekt in het kustgebied van Zuidwest-Nederland. Mogelijk kwamen in de Romeinse tijd op de strandwallen voor de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden bossen en opgaande struwelen voor.[725] Voor zover hier bossen aanwezig waren, hebben zij de post-Romeinse erosiefase en de latere verstuivingen waarschijnlijk niet overleefd. Op veel plaatsen zijn de strandwallen immers geheel opgeruimd door zeestromingen. Op plaatsen waar zij zijn blijven liggen (noordwestelijk Walcheren, westelijk Schouwen) kwamen in de Middeleeuwen grootschalige verstuivingen van loop- en paraboolduincomplexen voor, waardoor de oude strandwalbodems helemaal zijn overstoven of verdwenen.[726] Niets wijst erop dat zich op deze plaatsen bossen of opgaande struwelen konden handhaven.

Het reliëfrijke deel van de duinen van Zuidwest-Nederland was waarschijnlijk tot in het begin van de twintigste eeuw grotendeels boomloos. De belangrijkste aanwijzingen daarvoor vormen oude beschrijvingen, tekeningen en foto's, die geen van allen aanwijzingen bevatten voor uitgestrekte bossen of struikgewas anders dan struwelen van Duindoorn of Kruipwilg. Jan Kops beschrijft rond 1800 de Heveringen van Oostvoorne bijvoorbeeld als grotendeels *'bewassen met Duinrijs, Duindoorn, Liguster en ander laag struikgewas'*.[727] En op Schouwen wordt in de zeventiende en achttiende eeuw bij de afbakening van de te verpachten duinpartijen gebruik gemaakt van duinvalleien, duintoppen, grenspalen, ligusterbossen en een enkele maal een *'doorneboompje'* (meidoorn). Nergens wordt gesproken over de aanwezigheid van bomen of bosjes. Als deze aanwezig waren geweest, zouden zij ongetwijfeld ook in de afbakening genoemd zijn.

Na de post-Romeinse overstromingsfase ontbraken opgaande bossen en struwelen dan ook eeuwenlang in grote delen van het kustgebied van Zuidwest-Nederland. Veel bosplanten en -dieren hebben zich daarna opnieuw in dit gebied moeten ves-

723 Zagwijn (1971, 1997); Rentenaar (1977).

724 Zagwijn (1971, 1997).

725 Zie bijvoorbeeld Hondius-Crone (1955). In de omgeving van de Romeinse Nehalenniatempel, die in 1647 te voorschijn kwam op het eroderende strand van Domburg, bevonden zich restanten van oude eikenbomen. Ook op Schouwen zijn in de ondergrond van het huidige duinlandschap (Meeuwenduinen) de restanten gevonden van een eik die op de oude strandwallen heeft gegroeid. Deze is dendrochronologisch gedateerd op 399 na Chr. (Van der Valk *et al.*, 1997).

726 Zie ook Smeerdijk (2006). Bij een paleobotanisch onderzoek van de negende-eeuwse plaggen, waaruit de burg van Domburg was opgebouwd, hadden alle monsters een zeer laag gehalte aan boompollen. Dit wijst op zeer open landschap, met bos op ruime afstand van de monsterplaats ter plekke van het huidige duingebied. Aanwezigheid van gemengd loofbos op de strandwallen voor de kust met onder andere eiken, berken en beuken wordt mogelijk geacht. Als dit al aanwezig was is het in later eeuwen echter verloren gegaan omdat deze strandwallen nadien zijn verstoven en door de zee opgeruimd.

727 Kops (1805).

tigen. Dit geldt in het bijzonder voor de buitenduinen, waarvan grote delen tot in het begin van de twintigste eeuw waarschijnlijk boomloos waren. De mens heeft vanaf de Middeleeuwen een belangrijke rol gespeeld bij de (her)introductie van bos en struweel in dit kustgebied. Niet alleen door bos en struikgewas aan te planten, maar ook door de aanvoer van plantmateriaal van elders. Zonder deze menselijke bebossingsactiviteiten zou het duinlandschap er nu heel anders uitzien. Daarbij kunnen vier verschillende fasen van bebossing worden onderscheiden:

- aanplant van hakhout vanaf de vijftiende eeuw tot het midden van de achttiende eeuw;
- uitbreiding en gedeeltelijke omvorming van het hakhout in de tweede helft van de achttiende en begin negentiende eeuw;
- grootschalige bebossing van delen van de buitenduinen met naaldhout (jaren twintig en dertig vorige eeuw);
- landschappelijke beplanting na de Tweede Wereldoorlog.

Aanplant van hakhout vanaf de Late Middeleeuwen

Paragraaf 13.2 beschrijft hoe in het midden van de vijftiende eeuw langs de noordwestkust van Walcheren, in het tot dan waarschijnlijk vrij boomloze cultuurlandschap van de huidige binnenduinrand, elzenbos wordt aangeplant. Ook op Schouwen en Goeree zijn in het middeleeuwse cultuurlandschap van de binnenduinen bos en houtwallen aangeplant. Of dat in dezelfde periode plaatsvond weten we echter niet. Op Walcheren werden gedeelten van dit middeleeuwse hakhout in de loop van de zeventiende en achttiende eeuw opgenomen in de buitenplaatsen die toen werden aangelegd. De aanleg van buitenplaatsen bereikte zijn hoogtepunt in de achttiende eeuw. Op een meer bescheiden schaal kwamen dergelijke ontwikkelingen ook op Schouwen en Voorne op gang. In al deze gevallen gaat het om aanleg van hakhout en buitenplaatsen in de binnenduinrand. Tot het midden van de achttiende eeuw zijn er op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden geen initiatieven om aanzienlijke oppervlakten duin om te vormen naar bos of buitenplaatsen. Dit is een belangrijk verschil met de ontwikkeling in de Hollandse duinen, waar al in de zestiende en zeventiende eeuw delen van de duinen werden ontgonnen en buitenplaatsen werden aangelegd.[728]

Ten behoeve van het aanplanten van hakhout en later de aanleg van buitenplaatsen worden er vanaf de Late Middeleeuwen grote hoeveelheden plantsoen uit verschillende delen van Nederland en Vlaanderen naar het kustgebied van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden gebracht. Hierdoor ontstonden zaadbronnen voor soorten, die zonder dit transport de duinen niet of veel moeilijker zouden hebben bereikt. Voor een deel gaat het daarbij om de beoogde houtsoorten zelf (bijv. *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior* en *Quercus robur*). Daarnaast werden met het plantmateriaal ook andere planten (en dieren) bewust of onbewust naar deze kustgebieden aangevoerd. Het voorkomen van diverse typische bos- en struweelplanten gaat waarschijnlijk op dergelijke introducties terug (bijvoorbeeld *Primula vulgaris, Corydalis solida, Rubus elegantispinosus, Rubus splendidus)*. Het voorkomen van een aantal van deze soorten vertoont opmerkelijke verschillen tussen de diverse deelgebieden. Zo is *Primula vulgaris* op Walcheren veel algemener dan op de andere eilanden. Voor *Corydalis solida* is dit het geval op Schouwen en Goeree. Veel van dergelijke patronen vinden waarschijnlijk hun oorsprong in de hier besproken verschillen in bosaanplant en bosbeheer in de Late Middeleeuwen en de Vroegmoderne Tijd.

728 Van Dam (20010a).

Uitbreiding van bos en hakhout vanaf circa 1750 tot het einde van de negentiende eeuw.

Toen in het midden van de achttiende eeuw de opvattingen over het gebruik van duinen veranderden, kreeg het aanplanten van bos en hakhout een belangrijke impuls. In het studiegebied is dat het duidelijkst waarneembaar op Walcheren (paragraaf 15.3) en in het binnenduingebied tussen Oostvoorne en Rockanje (paragraaf 15.5). Duinbebossing en ontginning voor de landbouw gingen hand in hand. Het verschil met de vorige periode was dat de uitbreiding van het bos nu niet plaatsvond op cultuurland in de binnenduinrand. Nu was er sprake van ontginning van duinen, die eerder als konijnenwaranden werden gebruikt. Dit hing samen met de veranderde economische positie van de konijnenwarande en de gedevalueerde status van het konijn. Het gelijktijdig optreden van hakhoutuitbreiding en de ontginning ten behoeve van land- en tuinbouw laat zien dat het gedachtegoed van de fysiocraten hier van invloed was. De landbouw nam in het denken van de fysiocraten een centrale plaats in en het aanplanten van bos kon op *'terres incultes"* een eerste stap zijn om die tot ontwikkeling te brengen. Tegelijkertijd was er ook een duidelijke samenhang met de lokale en regionale economische omstandigheden. Door de veranderingen en de economische terugslag in de Franse Tijd kwam op Walcheren de bosuitbreiding op de vronen van Oostkapelle tot een einde. Op Voorne gaf de ontwikkeling van Hellevoetsluis na het graven van het Kanaal door Voorne juist een impuls aan een verdere ontginning van de binnenduinen (paragraaf 15.6). Deze voortgaande ontginning van de binnenduinen in de negentiende eeuw is van groot belang voor de ontwikkeling van het duinlandschap op Voorne, waarbij steeds meer duingraslanden worden ontgonnen en vervangen door hakhout en bos. Daarbij werden in de loop van de negentiende en twintigste eeuw door mensen bewust of onbewust ook diverse soorten geïntroduceerd. Het voorkomen in de binnenduinen van Voorne van veel Rode Lijstsoorten uit de groep van de bosplanten moet waarschijnlijk aan zulke betrekkelijk recente introducties worden toegeschreven (*Anemone ranunculoides, Helleborus viridis, Scrophularia vernalis, Primula vulgaris*).

Grootschalige bebossing met naaldhout

Grootschalig stuivende duinen komen in de negentiende eeuw in Zuidwest-Nederland vooral voor in de duinen van Schouwen en van Walcheren. De vastlegging van deze complexen, waarmee in de jaren 1890-1920 wordt begonnen, is in meerdere opzichten een belangrijk omslagpunt in de recente geschiedenis van deze duinen. Het gaat hier om een weloverwogen beslissingen waarin overheidspartijen een belangrijke rol spelen en waarmee aanzienlijke investeringen gemoeid zijn. Daarbij is er nadrukkelijk een samenhang met de sterk stuivende toestand van deze duinen en met de eigendomsituatie (paragraaf 15.6).

De fixatie van de duinen heeft geleid tot een aanzienlijke hoeveelheid naaldbos, dat weinig toegevoegde aan de botanisch diversiteit van deze gebieden. De niet beboste gefixeerde duinen ontwikkelden zich in de afgelopen decennia tot grote meer of minder aaneengesloten duindoornstruwelen. Een interessante vraag hierbij is of de schaal van deze struweelontwikkeling samenhangt met het feit dat deze duinen in korte tijd (10-20 jaar) door grootschalige helmbeplanting zijn vastgelegd. De gedachte ligt voor de hand dat bij een meer natuurlijke ontwikkeling, pioniervegetaties en stuivende duinen een groter aandeel in het vegetatiemozaïek zouden hebben behouden en dat de struwelen ook minder aaneengesloten zouden zijn geweest. Dit patroon komt bijvoorbeeld

voor in het deel van de Meeuwenduinen op Schouwen, waar al in 1938 is besloten tot de instandhouding van een Stuifduinenreservaat.[729]

Landschappelijke beplanting

In de laatste jaren vóór en vooral ook ná de Tweede Wereldoorlog werden in verschillende duingebieden van Zuidwest-Nederland beplantingen aangelegd, die bedoeld waren om het landschap en de recreatieve structuur te versterken en gevarieerder te maken. Anders dan bij de grootschalige bebossing met naaldhout, zoals die in de jaren twintig en dertig plaatsvond, ging het hier om loofhout dat vooral in de binnenduinrand werd aangeplant. Daarbij werd een belangrijk areaal binnenduingrasland omgezet in bos- en struweelbeplanting. Het duidelijkst gebeurde dit op Voorne en Goeree. Maar ook op Schouwen en Walcheren werden delen van het binnenduinlandschap bebost. Deze ontwikkeling was onderdeel van de opkomst van de landschapsbouw in Nederland. In de jaren dertig van de vorige eeuw kreeg het denken over landschappelijke inrichting van het Nederlandse cultuurlandschap een belangrijke impuls door de inrichting van de drooggevallen Wieringermeer- en Noordoostpolders en het op gang komen van de eerste ruilverkavelingen. Dit leidde ertoe dat onmiddellijk na de Tweede Wereldoorlog binnen Staatsbosbeheer een aparte afdeling Landschapsverzorging werd opgericht. Deze afdeling speelde een belangrijke rol bij het landschapsherstel van de gebieden die tijdens de oorlog en de februariramp van 1953 in Zuidwest-Nederland waren overstroomd. Hoewel er geen directe relatie bestaat tussen het landschapsherstel in het polderland en het aanbrengen van de landschappelijke beplanting in de binnenduinrand kan het één toch niet los gezien worden van het ander. De argumentatie voor de beplanting ging in alle gevallen terug op landschappelijke overwegingen en de betekenis van het landschap voor de recreatie. Het initiatief ging meestal uit van Staatsbosbeheer (Goeree, Schouwen, Walcheren) en de financiering vond plaats door de rijksoverheid. Het is opvallend dat de mogelijke betekenis van de te beplanten duingraslanden voor de natuurbescherming geen enkele rol lijkt te spelen in de afwegingen. Voor zover natuurbeschermers direct bij de afweging betrokken waren (Voorne), waren zij vooral gericht op de bijzondere natuurwaarden in de reliëfrijke buitenduinen.

18.4 De invloed van de mens op de hydrologie

Al in de Middeleeuwen en de Vroegmoderne Tijd beïnvloedden mensen de hydrologie van de duinen. Deze invloed beperkte zich tot oppervlakkige ontwatering van laag gelegen delen. Waarschijnlijk werd dit water nog lang rechtstreeks vanuit de duinen via waterlopen en kunstmatige voorzieningen naar het strand en de zee afgevoerd. Op Walcheren en Schouwen vonden in de achttiende eeuw belangrijke veranderingen plaats in de afwatering van de binnenduinen, waarbij duinwater meer via de polder afgevoerd werd. De grote beïnvloeding van de duinhydrologie zette echter pas in toen eind negentiende en begin twintigste eeuw begonnen werd met de winning van drinkwater in de duinen. Deze studie laat zien dat er op dit punt belangrijke verschillen zijn tussen de duingebieden van Zuidwest-Nederland. Deze verschillen hebben te maken met de initiatieffase, de timing en ook met de aard en het hydrologische effect van deze gebruiksvorm. In duingebieden die duidelijk buiten een stedelijke invloedsfeer lagen, zoals Schouwen en Goeree, kwam de waterwinning relatief laat tot stand en had een beperkte omvang en effect. In duingebieden die dichter bij de stad lagen was het effect verschillend. Op Walcheren begon de drinkwaterwinning vroeg en deze had een groot hydrologisch effect. Het drinkwaterbedrijf nam daar ook het initiatief om de sterk stuivende duinen vast te leggen en te bebossen. Op Voorne trapten stedelijke spelers juist op de rem en droegen ertoe bij dat de besluitvorming over de drinkwaterwinning in de duinen voortdurend werd uitgesteld. Dit leidde er toe dat hier uiteindelijk gekozen werd voor rivierwater als bron voor de centrale drinkwatervoorziening. De ecologische consequenties van een en ander zijn aanzienlijk. Er zijn grote verschillen in de mate waarin (grond)waterafhankelijke Rode Lijstsoorten zich sinds het midden van de negentiende eeuw in de verschillende duingebieden hebben kunnen handhaven (hoofdstuk 4). In de duinen van Walcheren is meer dan 50% van de (grond)waterafhankelijke Rode Lijstsoorten die hier ooit zijn gevonden, nu verdwenen. Op Schouwen, Goeree en Voorne varieert dit percentage van iets minder dan 18 tot circa 26%. Deze verschillen kunnen grotendeels verklaard worden door de manier waarop de drinkwaterwinning in de verschillende duingebieden heeft vorm gekregen.

19 Uitdagingen voor duinbeheerders

In het vorige hoofdstuk is beargumenteerd dat mensen de ontwikkeling van de duinen sinds de Middeleeuwen sterk hebben beïnvloed. Duinbeheerders speelden daarbij altijd een belangrijke rol als regulator van deze invloed. Reeds in de zestiende en zeventiende eeuw waren er rentmeesters die duinen verpachten en opdracht gaven tot het planten van helm. Anders dan vaak wordt aangenomen waren deze beheerders zeer betrokken bij hun duingebied en er is geen enkele reden om aan te nemen dat zij deze aan hun lot overlieten. Op zich is duinbeheer dus niets nieuws en handelen hedendaagse beheerders in een eeuwenoude traditie. Nieuw is echter wel dat, sinds het tweede kwart van de twintigste eeuw, de instandhouding van natuurwaarden als zelfstandige functie een belangrijke plaats inneemt bij het duinbeheer. Tegelijk met het aantreden van deze nieuwe functie heeft het duinlandschap ook grote veranderingen doorgemaakt. De duindynamiek is sterk verminderd, waardoor de abiotische omstandigheden ingrijpend zijn veranderd. Deze veranderingen hebben grote gevolgen voor het planten- en dierenleven van de duinen en leiden onder andere tot een sterke afname en in een aantal gevallen zelfs het verdwijnen van karakteristieke soorten. Deze veranderingen stellen de natuurbeheerder in de duinen voor een aantal dilemma's en roepen de volgende vragen op:

- *Wat is het streefbeeld?*
  In de klassieke visie op het duinlandschap staat een mozaïek centraal, waarin pioniervegetaties, meer gesloten duingraslanden, zoomvegetaties en duinstruwelen en -bossen elkaar fijnschalig afwisselen. Een dergelijk mozaïek bestaat echter vooral als een tijdelijke overgang tussen meer stabiele duinlandschappen die ófwel een dynamisch open pionierkarakter hebben ófwel grotendeels gestabiliseerd en gefixeerd zijn met een groot aandeel aan gesloten graslanden en ruigte-, struweel- en bosve-

729 ZA-IDG: inv. nr. 201. Op 31 november 1938 verklaarde de Minister van Financiën zich tegenover de Commissie van Advies inzake Natuurmonumenten van Staatsbosbeheer bereid '*ongeveer 50 (desnoods 60 ha)*' niet te bebossen en verder met rust te laten. Een voorwaarde was dat er geen ernstige verstuivingen zouden optreden en de eigendommen van derden niet werden bedreigd. Dit natuurreservaat werd in 1946 met 20 hectare uitgebreid.

getaties (hoofdstuk 17). De beheerder moet hier dus een keuze maken voor de het type duinlandschap dat hij wil realiseren. Als hij dat niet doet en kiest voor een weinig actieve *'laissez-faire'*-benadering zullen onder de huidige klimatologische en atmosferische omstandigheden ruigte- en struweelvegetaties de overhand krijgen en zullen veel soorten die afhankelijk zijn van pionierstadia op de langere termijn verdwijnen. Dit gebeurt waarschijnlijk ook waar, bij afwezigheid van konijnen, gekozen wordt voor een extensieve begrazing met grote herbivoren. Dit is waarschijnlijk onvoldoende om een overgang van het gefixeerde duinlandschap naar een van de beide meer dynamische stadia te bewerkstelligen.

- *Wordt voldaan aan de abiotische condities van de beoogde habitattypen?*
  Door de verschillen in abiotische uitgangsituatie, zoals die in de duinen van het studiegebied bestaan, is de kansrijkdom voor de ontwikkeling van kwetsbare habitattypen als vochtige duinvalleien, vochtige schraallanden en droge duingraslanden niet overal gelijk. Beheerders moeten zich daarom bewust zijn van lokale beperkingen, met name in de minder kalk- en ijzerrijke duingebieden van Walcheren, Schouwen en delen van Goeree. In gefixeerde duinlandschappen kan een relatief snelle oppervlakkige ontkalking en verzuring plaatsvinden die de standplaatscondities van verzuringgevoelige vegetatietypen beïnvloeden.
- *Doen zich bottlenecks voor in de afzonderlijke populatienetwerken, die herstel van de beoogde gemeenschappen belemmeren?*
  Ook als aan abiotische habitatvereisten is voldaan kunnen *bottlenecks* in de populatienetwerken de vestigingsmogelijkheden van afzonderlijke soorten beperken. Vanwege de eilandsituatie moet hier juist in het kustgebied van Zuidwest-Nederland rekening mee worden gehouden. Dit punt verdient extra aandacht, omdat het areaal goed gebufferde standplaatsen in de afgelopen eeuw, als gevolg van kwaliteitsverlies (verdroging, verzuring, vermesting) en ruimtelijke fragmentatie, belangrijk in oppervlakte is achteruitgegaan en versnipperd.

19.1 Habitatbeheer

De duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden worden in de Nederlandse botanische en landschapsecologische literatuur tot het Renodunaal floradistrict gerekend. Dit onderzoek laat zien dat dit beeld moet worden bijgesteld. Het Renodunaal district bereikt, zowel in floristisch als geochemisch opzicht, op Voorne de zuidgrens van zijn hoofdareaal. Alleen de meest westelijke gedeelten van de binnenduinen van Goeree (Westduinen, Middel- en Oostduinen) kunnen ook tot dit district worden gerekend. De duinen van Walcheren, Schouwen, het grootste deel van Goeree en waarschijnlijk ook die van Zeeuws-Vlaanderen wijken floristisch sterk af en nemen in geochemisch opzicht een tussenpositie in tussen de duinen van het Waddendistrict en die van het Renodunaal district. Dit heeft belangrijke consequenties voor de ecologische referentiebeelden en de toekomstperspectieven van deze duinen. Per groep van vegetatietypen wordt dit hieronder verder uitgewerkt.

Vochtige duinvalleien

Het kustgebied van Zuidwest-Nederland wordt onder andere gekenmerkt door de aanwezigheid van soortenrijke duinvalleimilieus. Dat heeft te maken met de specifieke ligging en de aanwezigheid van de zeegaten, waardoor hier in de loop van de geschiedenis steeds weer nieuwe strandvlakten konden ontstaan. Deze gaven op hun beurt weer aanleiding tot de ontwikkeling van al dan niet afgesnoerde strandvlakten, slufters en primaire duinvalleien (hoofdstuk 16). In de literatuur wordt secundaire valleivorming vaak genoemd als mogelijke ontstaanswijze voor soortenrijke valleien. Hoewel secundaire duindynamiek ongetwijfeld een rol kan spelen bij het ontstaan van duinvalleien, ontstonden in Zuidwest-Nederland in de afgelopen eeuw de meest soortenrijke valleien echter vrijwel steeds door primaire ontwikkeling op strandvlakten. De geringere soortenrijkdom en de kortere levensduur van secundaire valleien komt door de volgende factoren:

- Secundaire valleien ontstaan door grootschalige verstuivingen, die vaak resulteren in paraboolduinen met grote reliëfverschillen en relatief kleine valleien. Een dergelijke morfologie kan sterke waterstandschommelingen veroorzaken, met ongunstige standplaatscondities voor overstromingsgevoelige soorten. Afgesnoerde strandvlakten hebben vaak een grotere oppervlakte met een meer glooiend reliëf en een minder dynamische waterhuishouding. Daardoor kan hier een meer gedifferentieerde gradiënt van nat naar droog tot ontwikkeling kan komen. Een voorbeeld van de hier besproken situaties wordt aangetroffen in de Verklikkerduinen op Schouwen, waar de zogenaamde Buitenverklikker is ontstaan vanuit een primaire strandvlakte en de Binnenverklikker door secundaire verstuiving.
- Secundaire duin- en valleivorming komen vaak op gang in de zeereep van eroderende kustgedeelten. Dit in tegenstelling tot primaire duinvorming, die altijd plaatsvindt op aangroeiende stranden. Aangroeiende stranden kunnen in de loop van de tijd tot hoger wordende grondwaterstanden leiden. Bij eroderende kusten kan de grondwaterstand juist lager worden, met het risico van verdroging voor nabij gelegen duinvalleien. Een dergelijke verdrogende invloed door een eroderend kustprofiel speelt mogelijk een rol bij de secundaire valleien langs de noordwestzijde van Walcheren (Doorndal) en aan de buitenzijde van de Meeuwenduinen op Schouwen.
- In secundaire valleien kunnen oude bodemprofielen aanwezig zijn met verhoogde gehalten aan organische stof, nutriënten en ook plantenzaden. Iets dergelijks komt in Zuidwest-Nederland voor in de Meeuwenduinen (Schouwen), waar enkele decimeters boven het grondwaterniveau oude bodemresten aanwezig zijn. Enkele valleien die hier in de afgelopen decennia ontstonden, waren binnen 10 jaar na hun ontstaan weer begroeid met een gesloten ruigtevegetatie. Doorgaans strekt de vegetatiesuccessie in duinvalleien zich uit over een periode van tenminste meerdere decennia.

In Zuidwest-Nederland kunnen standplaatsen van duinvalleivegetaties bij secundaire ontwikkeling vanuit bestaande duinen dus onderhevig zijn aan meer beperkingen dan bij primaire ontwikkeling op strandvlakten. Daarom is op langere termijn voor het behoud van soortenrijke duinvalleivegaties het ontstaan van nieuwe strandvlakten met primaire duinvorming van groot belang. Omdat op deze strandvlakten steeds weer vegetatiesuccessie plaatsvindt, moeten regelmatig nieuwe strandvlakten ontstaan. Het gaat hierbij om een frequentie in de orde van decennia tot maximaal een eeuw. Het is van groot belang dat voor de eenentwintigste eeuw een kustbeleid wordt ontwikkeld dat een dergelijke cyclische successie in stand houdt (zie ook paragraaf 19.3).

Bij herstelmaatregelen in geheel of grotendeels verruigde en dichtgegroeide valleien moet rekening gehouden worden met

abiotische verschillen tussen de duingebieden van de verschillende eilanden. Vooral de duinen van Voorne hebben een gunstige uitgangssituatie door de hoge kalkgehalten en de relatief ongestoorde hydrologische situatie. Lage vochtige delen kunnen zich hier al snel ontwikkelen tot standplaatsen van soortenrijke pioniervegetaties van gebufferde bodem. In de duinen van Walcheren is deze situatie anders. In de afgelopen vijftien jaar zijn hier over een aanzienlijke oppervlakte maatregelen uitgevoerd die gericht zijn op het herstel van duinvalleien. Zij hebben ertoe geleid dat op diverse plaatsen pioniervegetaties behorend tot het *Centaurio-Saginetum* zijn ontstaan. Lokaal is ook het *Junco-Schoenetum* tot ontwikkeling gekomen, waardoor zich voor het eerst in decennia weer zeldzame en bedreigde soorten als *Parnassia palustris*, *Epipactis palustris* en *Pyrola rotundifolia* in dit gebied hebben gevestigd. Maar vooral in het westelijke duingedeelte (Doorndal) raakte een aanzienlijk deel van de geplagde valleien begroeid met plantengemeenschappen van relatief zure bodem (gemeenschap met *Salix repens* en *Calamagrostis epigejos*; gemeenschap met *Salix repens* en *Polytrichum species*). Dit wijst op een beperkte buffercapaciteit. Waarschijnlijk is dit een gevolg van de lage kalkgehalten van het duinzand, in combinatie met minder gunstige hydrologische condities door kustafslag (zie boven). Mogelijkheden voor duinvalleiherstel zijn het gunstigst op Voorne, aan de noordzijde van Goeree (Kwade Hoek, Meinderswaalvallei) en aan de buitenzijde van het duingebied van Schouwen (Verklikkerstrand). De drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren (Grevelingen, Veerse Meer, Volkerak-Zoommeer) nemen in dit opzicht een eigen positie in. Hier groeit nu verreweg het grootste areaal aan basofiele duinvalleivegetaties van Zuidwest-Nederland. Zoals hoofdstuk 6 laat zien zijn deze gebieden minder geschikt voor soorten van relatief vochtige standplaatsen met een dikkere gebufferde humuslaag *('oud-Schoenetum')*. Uit oogpunt van natuurbehoud hebben zij desondanks grote betekenis. Voor veel bijzondere soorten planten en dieren vormen zij in de komende decennia de belangrijkste groeiplaatsen in Zuidwest-Nederland. Dat schept bijzondere inspanningsverplichtingen voor de beheerders van deze gronden. Deze moeten volgens twee lijnen verlopen. De eerste is dat specifieke standplaatscondities (lage open vegetatiestructuur, gebufferde bodemomstandigheden, lage nutriëntengehalten) zo veel en zo lang als mogelijk is met gericht beheer (maaien, begrazen en op middellange termijn misschien ook af en toe plaggen) in stand moeten worden gehouden. Daarnaast moet worden geprobeerd natuurlijke processen in de afgesloten deltawateren zo te herstellen dat de cyclische successie opnieuw op gang kan komen. Daarbij moet worden gedacht aan herintroductie van getij en dynamiek. Het is niet uitgesloten dat dit op korte termijn en lokaal zal leiden tot een areaalverlies voor waardevolle soortenrijke vegetaties. Dat hoeft op zich geen probleem te zijn, als op langere termijn maar over een voldoende grote oppervlakte wordt voorzien in de realisatie van goede standplaatscondities voor duinvalleivegetaties.

Bijzondere aandacht moet ook worden gegeven aan de ontwikkeling van de valleien in de noordwestelijke duinen van Voorne. Gedurende afgelopen driekwart eeuw zijn de hier aanwezige valleien (Schapenwei, Vogelvlak, Vliegveldvallei) van de zee afgesloten en geleidelijk steeds meer begroeid geraakt. Dit ging gepaard met een verlies aan soorten, waar door de beheerder op is gereageerd met het maaien van de vegetaties. Mede dankzij dit maaibeheer bleek het mogelijk de standplaatsen van veel bijzondere soorten te behouden. Min of meer parallel aan dit maaibeheer vonden ook hydrologische ingrepen plaats. Hierdoor worden nu in het winterhalfjaar belangrijke hoeveelheden grond- en oppervlaktewater afgevoerd. Zonder deze voorzieningen zouden grote delen van de valleien nu waarschijnlijk uit moeras bestaan. Hoewel deze historische ontwikkeling goed kan worden begrepen, is het anno 2009 de vraag of hier op landschapsschaal niet de voorkeur moet worden gegeven aan moerasontwikkeling. De toestroom van grote hoeveelheden basenhoudend grondwater kan hier condities doen ontstaan, die langs de West-Europese kust vrijwel nergens meer aanwezig zijn en die wellicht het best vergeleken kunnen worden met de moerassen zoals die eind negentiende eeuw voorkwamen aan de zuidwestzijde van Texel.[730] Het is gewenst om op Voorne, over de eigendoms- en beheersgrenzen van de Vereniging Natuurmonumenten en Het Zuid-Hollands Landschap heen, een hydrologische modelstudie te verrichten naar de ecologische perspectieven voor moerasontwikkeling.

Vochtige schraallanden

De vochtige schraallanden vormen in het kustgebied van Zuidwest-Nederland een kerngebied van biodiversiteit. Voor veel zeldzame en bedreigde plantensoorten herbergen zij belangrijke en in enkele gevallen zelfs de laatste vitale populatienetwerken (bijvoorbeeld: *Briza media, Viola canina, Polygala vulgaris, Spiranthes spiralis, Orchis morio, Gentianella amarella* en *G. campestris)*. De natuurbehoudperspectieven voor deze graslanden in onze tijd zijn deels zorgelijk, maar deels ook hoopgevend. Op Voorne zijn de vochtige schraallanden door ontginning en bebossing van de binnenduinen vrijwel verdwenen. Dit in tegenstelling tot de situatie op Schouwen en Goeree, waar nog aanzienlijke oppervlakten voorkomen. Maar ook in de beide laatste duingebieden heeft sinds de eerste helft van de vorige eeuw een belangrijke kwantitatieve en kwalitatieve achteruitgang plaatsgevonden (paragraaf 7.5). Tegelijkertijd konden zich op de drooggevallen gronden in de Grevelingen en het Veerse Meer aanzienlijke oppervlakten nieuwe schraallanden ontwikkelen. Ook in het polderland van Zuidwest-Nederland zijn op zandige kalkhoudende mariene bodems soortenrijke schraallanden ontstaan. In syntaxonomisch opzicht gaat het hier weliswaar om andere vegetatietypen dan in het binnenduinlandschap, maar veel zeldzame en bedreigde soorten blijken in beide te kunnen voorkomen (*Botrychio-Polygaletum* respectievelijk *Ononido-Caricetum distantis*, zie paragraaf 7.3). Een geringe beschikbaarheid van nutriënten, een neutrale tot zwakzure pH en een open vegetatiestructuur blijken daarbij de belangrijkste sturende milieuvariabelen. Bij de ontwikkeling van deze graslanden moet de beheerder wel rekening houden met knelpunten in de dispersie (hoofdstuk 10). Deze uitgangssituatie biedt interessante aanknopingspunten voor het natuurbeheer en leidt tot de volgende drie aanbevelingen:

- De nog aanwezige soortdiversiteit in de binnenduinlandschappen maakt het gewenst dat het beheer zich maximaal richt op een behoud van de hier aanwezige schraallanden en de daarvoor vereiste milieucondities. Daarbij zijn allereerst de gebufferde bodems en het grondwaterregime van groot belang. Daarnaast moet het vegetatiebeheer zorgen voor een korte, open grasmat. Dit schept de beste voortplantingscondities voor veel schraallandplanten. Het tegengaan van verruiging helpt bovendien bij het voorkomen van oppervlakkige verzuring. Maatwerk met begrazingsbeheer en desgewenst aanvullend maaien is op de zwak gebufferde standplaatsen dan ook noodzakelijk.
- In diverse afgesloten deltawateren (Grevelingen, Volkerak-

730 Westhoff & Van Oosten (1991): 218-225; Holkema (1870).

Zoommeer) wordt nu onderzoek gedaan naar mogelijkheden om getij en dynamiek te herstellen. Dergelijke maatregelen zijn van grote invloed op de milieucondities van de ter plekke voorkomende schraallanden. Een meer dynamische kustwaterhuishouding hoeft het voorkomen van soortenrijke schraallanden echter niet uit te sluiten. Het duidelijkste bewijs hiervoor is het feit dat vegetaties behorend tot het *Ononido-Caricetum distantis* ook voorkomen c.q. voorkwamen op de natuurlijke strandvlakten van De Beer en de Kwade Hoek en in het Waddengebied, bijvoorbeeld op de Bosplaat. In het geval van de Grevelingen worden op dit moment peilschommelingen in de orde van 0,3 tot maximaal 1,0 meter rondom NAP overwogen. Dit betekent dat aanzienlijke delen van de drooggevallen gronden niet of weinig door zeewater zullen worden overspoeld, waardoor op deze standplaatsen behoud en verdere ontwikkeling van soortenrijke graslanden van het *Ononido-Caricetum distantis* zeer goed mogelijk is. Het is wel gewenst dat de standplaatsvereisten van deze vegetaties in de meer dynamische omstandigheden nader worden onderzocht, waarbij zowel aandacht moet worden gegeven aan de bodemkundige en hydrologische condities als aan het beheer (noodzaak van begrazing). Verkenning van deze aspecten moet dan ook een onderdeel zijn van de milieustudies voor, en habitattoetsen van de beoogde maatregelen.

- Ook zandige kalkrijke bodems in het bedijkte polderland van Zuidwest-Nederland blijken een zeer geschikt substraat voor soortenrijke schrale graslanden met verwantschap aan het *Ononido-Caricetum distantis*. Dit biedt interessante aanknopingspunten om de behoudstatus van deze graslanden en de daarin voorkomende soorten planten en dieren te versterken. In de provincie Zeeland is in het binnendijkse polderland een aanzienlijke oppervlakte cultuurland met een meer of minder zandige, kalkrijke bodem van mariene oorsprong als natuurontwikkelingsgebied aangewezen. Herstel van 'bloemrijke graslanden' is hier vaak een belangrijk doel van inrichtings- en beheerplannen. Optimalisatie van de milieucondities van het *Ononido-Caricetum* (laag nutriëntenniveau, open vegetatiestructuur) zou op kansrijke locaties (zandige bodems) nog meer centraal kunnen worden gesteld. Vooral de intensiteit van het graasbeheer (voorkomen van verruiging) is daarbij een belangrijk aandachtspunt. Tot op heden wordt in de praktijk vaak gekozen voor een lage veebezetting, waardoor zich al in de eerste jaren na de inrichting een relatief ruige begroeiing ontwikkelt. Vestiging van zeldzame soorten van een open grasmat vindt dan niet of moeilijk plaats. Daarbij speelt ook een rol dat deze vestiging in het binnendijkse cultuurland door dispersieproblemen beperkt kan zijn.

Droge duingraslanden

De grote bodemchemische verschillen tussen de duinen van het kalkrijke Renodunaal district en die van het kalkarme Waddendistrict hebben belangrijke consequenties voor de nutriëntenhuishouding van de duingraslanden. In de kalk-, ijzer- en aluminiumrijke duingraslandbodems van het Renodunaal District wordt het fosfaat vastgelegd als calcium-, ijzer- en aluminiumfosfaat. Fosfaat is hier daarom vaak beperkend voor de plantengroei in duingraslanden. Alleen in dieper ontkalkte bodems, met een hoog gehalte aan organische stof, wordt fosfaat minder gebonden en is het in grotere hoeveelheden beschikbaar. Vooral deze bodems zijn in het Renodunaal district daarom gevoelig voor atmosferische N-depositie en vergrassing. In het kalk- en ijzerarme Waddendistrict is relatief veel meer fosfaat beschikbaar door het grotendeels ontbreken van P-fixatie. De plantengroei van de kalkarme duingraslanden wordt hier daarom meer door stikstof gelimiteerd. De atmosferische depositie van stikstof heeft daardoor op de duingraslanden van het Waddendistrict een veel groter effect dan op die van het Renodunaal district.[731]

De in deze studie gepresenteerde gegevens over de ijzer- en aluminiumgehalten van het duinzand hebben betrekking op bepalingen met röntgenfluorescentietechniek (XRF, zie hoofdstuk 11). Zij zijn daarom niet rechtstreeks vergelijkbaar met de gehalten uit het hierboven aangehaalde onderzoek, die meestal bepaald zijn met behulp van chemische extractie. De verschillen in grootte-orde kunnen echter wel worden vergeleken. De XRF-analyses geven voor het duinzand van Schouwen en Walcheren (hoofdgroep 1) ijzergehalten, die gemiddeld een factor 2-3 lager zijn dan de gehalten in het kalkrijkere duinzand op Voorne en Goeree (hoofdgroep 3). De Fe-gehalten van de duingraslandbodems van het Renodunaal district en het Waddendistrict verschillen echter aanzienlijk meer (10 maal of meer).[732] Het is onduidelijk of, en in welke mate, de (kleinere) bodemchemische verschillen tussen de kalkrijke duingebieden van de Zuid-Hollandse Eilanden en die van de minder kalk- en ijzerrijke Zeeuwse Eilanden leiden tot verschillen in nutriëntenhuishouding (P-fixatie en hogere beschikbaarheid van fosfaat) en daarmee ook in gevoeligheid voor atmosferische N-depositie. Nader onderzoek hiernaar is gewenst.

Afgezien van deze mogelijke verschillen in nutriëntenhuishouding is in ieder geval de vegetatie verschillend. In de kalkrijke duinen van Voorne is het *Taraxaco-Galietum* het meest voorkomende duingraslandtype. Op de gebufferde standplaatsen van Goeree, Schouwen en Walcheren vinden we het *Festuco-Galietum trifolietosum*. In de dieper ontkalkte delen van de duinen van Walcheren en Schouwen zijn soortenrijkere duingraslanden opvallend zeldzaam. Het landschap wordt er gedomineerd door een mozaïek van struweelvegetaties en de mosrijke rompgemeenschap van *Dicranum scoparium [Koelerio-Corynephoretea]*. Alleen op plaatsen waar lokale verstuivingen aanwezig zijn komt over kleine oppervlakten het *Festuco-Galietum typicum* voor. Ook hier is nader onderzoek nodig naar de mogelijkheid om in deze verschillende uitgangssituaties soortenrijke duingraslanden in stand te houden en te herstellen. Op dit moment kunnen al wel enige adviezen op hoofdlijnen worden gegeven.

De instandhouding van soortenrijke duingraslanden lijkt het meest kansrijk op plaatsen waar (1) op dit moment de soorten van deze graslanden in de directe omgeving aanwezig zijn en (2) het behoud van gebufferde bodemcondities voorlopig verzekerd is. Dit laatste is met name het geval op locaties met kalkrijk of kalkhoudend zand ondiep onder het maaiveld (Voorne, lokaal op Goeree) en op locaties waar bufferend materiaal instuift (zeereep Domburg-Oostkapelle, Walcheren; Meeuwenduinen/Zeepe, Schouwen). Optimalisatie van deze duingraslandhabitats is voor het natuurbeheer een prioriteit van de eerste orde.

Op de oppervlakkig ontkalkte duinzandbodems, zoals die in grote delen van de duinen van Walcheren, Schouwen en lokaal ook op Goeree voorkomen, kan duingraslandherstel eigenlijk alleen succesvol zijn in combinatie met lokaal herstel van duindynamiek. Daarbij kan een combinatie gezocht worden met een herstel van pioniervegetaties van kalkarme bodem (*Violo-Corynephoretum*). Zonder een herstel van kleinschalige verstuivingen zal zich in deze duinbodems oppervlakkig steeds meer organische stof ophopen,

731 Kooiman *et al.* (1998, 2005); Kooijman (2004); Kooijman & Besse (2002).

732 Kooijman *et al.* (1998) geven voor het Renodunaal District een Fe-gehalte op van 6 mmol en voor het Waddendistrict van 0,4 mmol kg^{-1} bodemmateriaal.

waardoor zij sterk zullen verzuren. In deze situaties moet de beheerder een keuze maken. Hij kan kiezen voor een open duinlandschap, met duingraslanden en pioniervegetaties. Een dergelijke keuze vraagt om meer dan maaien en begrazen van het duingebied. Het vraagt ook om maatregelen gericht op herstel van kleinschalige dynamiek en landschappelijke openheid, zoals bijvoorbeeld het verwijderen van opgaande struiken. Het alternatief is een mozaïeklandschap met een groter aandeel bos en struweel. In dit landschap zullen echter geen of weinig soorten van soortenrijke duingraslanden en/of pioniervegetaties aanwezig zijn. Dit als gevolg van het steeds meer ontbreken van goed gebufferde standplaatsen. Maaien en kappen van struweel zijn in dit landschap maatregelen die weinig bijdragen aan de realisatie van soortenrijke duingraslanden. Begrazing kan wel zinvol zijn om de struweelontwikkeling te sturen.

Struwelen en struweelontwikkeling

Met betrekking tot duinstruwelen moet een duidelijk onderscheid worden gemaakt tussen de kruipwilg- en duindoornstruwelen enerzijds en de meer opgaande struwelen en bossen, zoals meidoornstruwelen en meidoorn-berkenbos, anderzijds. De eerste vertegenwoordigen de pionierstadia van de struweelontwikkeling en bereiken hun optimum in de grootschalig of kleinschalig verstuivende duinlandschappen. Voor zover zij in het grotendeels gefixeerde duinlandschap voorkomen zijn het relicten uit andere duinstadia. Omgekeerd komen meidoornstruwelen en meidoornberkenbossen in de dynamische duinlandschappen vooral fragmentarisch ontwikkeld voor. Zij bereiken hun optimum naar alle waarschijnlijkheid vooral in het gefixeerde duinlandschap. Dit inzicht is van groot belang bij het uitstippelen van een koers voor de toekomst van duinlandschappen. Men kan niet kiezen voor herstel van dynamiek, en tegelijkertijd opgaande struwelen intact laten. Opgaande struiken en bomen beperken in hoge mate de mogelijkheden om dynamiek in de duinen te herstellen. Beheerders kunnen er dus niet omheen deze op grote schaal te verwijderen als zij ernst willen maken met het herstel van dynamiek in hun duingebied. In een in stand te houden soortenrijk duingraslandgebied moet ook ernstig worden overwogen om verspreid voorkomende jonge struiken en bomen (meidoorn, lijsterbes, berk) te verwijderen. De vestiging van struiken verloopt in open duingraslandgebieden niet lineair. De eerste struiken vestigen zich langzaam en in de latere fasen gaat de struweelontwikkeling snel. Bij een keuze voor een open landschap, verdient het uit een oogpunt van efficiëntie en zekerheid de voorkeur opgaande struiken in een vroegtijdig stadium te verwijderen.

Het voorgaande betekent niet dat een bestrijding van alle struwelen en struikgewas in de duinen wordt bepleit. Wel wordt beheerders gevraagd om duidelijke keuzes te maken welk type landschap zij in de duinen willen realiseren. Op veel plaatsen is een keuze voor een halfopen mozaïeklandschap met een groter aandeel opgaand struweel een prima keuze. Dergelijke situaties kunnen een grote diversiteit aan plant- en diersoorten herbergen. Veel soorten van het open duinlandschap zullen zich hier op langere termijn echter niet of nauwelijks kunnen handhaven.

19.2 Bottlenecks in populatienetwerken

In het hedendaagse natuurbeheer doet zich een opvallende paradox voor waar het gaat om de ecologische verbindingen tussen gebieden en regio's. Op internationale en mondiale schaal is de connectiviteit sterk toegenomen, waardoor plant- en diersoorten afstanden en barrières kunnen overbruggen die vroeger onneembaar waren.[733] Dit blijkt bijvoorbeeld uit het relatief grote aantal oorspronkelijk niet-inheemse plantensoorten dat in de afgelopen twee eeuwen in de Nederlandse flora is ingeburgerd.[734] Tegelijkertijd is op lokale en regionale schaal de connectiviteit tussen gebieden met een hoge biodiversiteit juist dramatisch afgenomen, waardoor veel zeldzame en bedreigde soorten met uitsterven bedreigd worden.[735]

Ruimtelijke isolatie en knelpunten in reproductie en dispersie zijn waarschijnlijk veel belangrijker bij het functioneren van populaties en ecosystemen dan tot voor kort werd gedacht. Een recent Duits onderzoek laat zien dat zelfs in soortenrijke halfnatuurlijke graslanden in Midden-Europese gebergten de beschikbaarheid en dispersie van zaden beperkende factoren kunnen zijn. Niet alleen voor de lokale soortdiversiteit, maar ook voor belangrijke ecologische processen zoals de primaire productie.[736] De in hoofdstuk 10 gepresenteerde resultaten sluiten hierbij aan. In het kustgebied van Zuidwest-Nederland moet niet alleen bij zeldzame soorten met een smalle ecologische amplitude rekening worden gehouden met beperkingen in de dispersie. Ook het ontbreken van relatief algemene graslandplanten als *Molinia caerulea, Silene flos-cuculi* en *Lythrum salicaria* in grote delen van de binnenduinen van Goeree moet waarschijnlijk aan dergelijke oorzaken worden toegeschreven. Overigens hoeft ruimtelijke isolatie in ecologisch opzicht niet altijd en op voorhand een probleem te zijn. Zij kan ook onderdeel zijn van de natuurlijke processen die genetische en landschapsecologische differentiatie versterken (hoofdstuk 10). Ruimtelijk isolatie en daarmee samenhangende knelpunten worden vooral een probleem als zij zich secundair voordoen in gefragmenteerde netwerken, die vroeger meer samenhang vertoonden. Zij kunnen dan genetische isolatie veroorzaken, wat uiteindelijk kan leiden tot het uitsterven van geïsoleerde populaties. Dergelijke problemen zijn juist in de versnipperde West-Europese cultuurlandschappen te verwachten. Bij de inrichting en het beheer van natuurgebieden moet hiermee dan ook terdege rekening worden gehouden.

Als reactie op het bovenstaande heeft het natuurbeleid de netwerkgedachte ontwikkeld.[737] De ecologische hoofdstructuur (EHS) en de robuuste ecologische verbindingzones zijn bedoeld om verbindingen tussen gebieden met een hoge biodiversiteit te herstellen. Bij de invulling en uitwerking van deze concepten wordt echter vooral een ruimtelijke invalshoek gekozen, waarbij het denken in termen van habitatkwaliteit meestal centraal staat.[738] De vraag of de ontworpen netwerken ook werkelijk zullen gaan functioneren voor de soorten waar het om gaat, wordt nauwelijks gesteld, laat staan geëvalueerd. Maatregelen gericht op het optimaliseren van de connectiviteit en het bevorderen van dispersie worden in de praktijk van de inrichting en het beheer van natuurgebieden nog

733 Van der Weijden *et al.* (2007).

734 Tamis (2005) en Tamis & Van der Meijden (2005). De Nederlandse flora omvat thans 1448 soorten wilde planten, waarvan 358 oorspronkelijk niet-inheems (bijna 25%). Hiervan zijn er 131 ingeburgerd geraakt vóór het jaar 1500 ('archeofyten'). Na 1500 zijn in totaal 227 soorten ingeburgerd ('neofyten'). Tussen 1500 en 1800 gaat het om 28 soorten (1,8%). Voor de 19e en 20e eeuw bedraagt het aantal inburgeraars respectievelijk 85 en 114 soorten (5,7 en 7,7%).

735 Ozinga (2008); Oostermeijer *et al.* (1998); Hendriks *et al.* (1998).

736 Stein *et al.* (2008).

737 Barendregt & Dekker (2007).

738 De Jong *et al.* (2007). Dit werk is het resultaat van drie landschapsecologische symposia tussen 2005 en 2007 en gaat uitgebreid in op de vragen rondom landschapsecologische netwerken en verbindingen. Daarbij ligt de nadruk sterk op de ruimtelijke invalshoek en op habitatkwaliteit. Bijdragen vanuit de populatiegenetische invalshoek ontbreken. In de meer dan 70 pagina's tellende index en literatuurlijst komen begrippen uit en referenties aan deze invalshoek nauwelijks voor.

niet of nauwelijks toegepast. Dit is opmerkelijk gezien de overeenstemming die er lijkt te bestaan over het belang van deze factor. Het ontwikkelen en verwezenlijken van een volwaardig en effectief uitvoeringspakket dat hiermee rekening houdt, is misschien wel de grootste uitdaging voor het hedendaagse natuurbeheer.[739]

Het achterblijven van aandacht voor een effectieve connectiviteit op populatieniveau is geen toeval. Het heeft te maken met de kennis, de houding en het gedrag van de tegenwoordige natuurbeheerders. De meeste ecologen die werken bij natuurbeheerorganisaties, zijn opgeleid in de traditie van het habitatparadigma (hoofdstuk 2). In vergelijking daarmee is het aantal deskundigen op het gebied van de populatiegenetica ver in de minderheid. Hierdoor is het begrijpelijk dat bij de voorbereiding van inrichting- en beheerplannen wel hydrologisch en bodemkundig vooronderzoek wordt verricht en dat vegetatiekarteringen en vogelinventarisaties plaatsvinden, maar dat geen onderzoek wordt gedaan naar kritische populatiegenetische factoren. Als deze basiskennis ontbreekt, kan niet verwacht worden dat zinvolle en effectieve inrichting- en beheersmaatregelen worden voorgesteld.[740] Er is echter nog een dieper liggend probleem. Het Nederlandse natuurbeheer richt zich meer op de instandhouding van leefgemeenschappen, dan op de bescherming en het behoud van soorten. Deze invalshoek is onderdeel van het fundament van het natuurbeheer zoals dat in de jaren 1945-1949 voor het eerst is geformuleerd door Victor Westhoff.[741] Hij wist daarmee toen een ernstig verschil van mening te overbruggen in de wereld van de Nederlandse natuurbescherming over de rol van mens in het natuurbeheer.[742] In het hedendaagse natuurbeheer vindt men deze invalshoek terug in de uitspraak: 'wij beheren systemen en geen soorten'. Soortgerichte maatregelen worden gemakkelijk inferieur gevonden en afgedaan als 'tuinieren'. Zij zouden, meer dan systeemgerichte maatregelen, blootstaan aan subjectiviteit en willekeur. Maatregelen gericht op het optimaliseren van populatienetwerken stuiten in de praktijk van het natuurbeheer dus niet alleen op een gebrekkige kennis, maar ook op een afwijzende houding bij bestuur en management, deskundigen en voor de uitvoering verantwoordelijken.[743]

Een voorkeur voor een systeemgerichte benadering wordt ook hier onderschreven. Maar dat hoeft geen beletsel te vormen voor onderzoek naar de mogelijke aanwezigheid van *bottlenecks* in dispersie op het niveau dat daarvoor het meest geschikt is, namelijk het soortniveau. Vanuit dit soortgerichte onderzoek kunnen vervolgens maatregelen worden gegenereerd, die voor één of meer soorten kunnen werken en die kunnen worden uitgevoerd op systeemniveau. Als voorbeeld wordt hier de situatie op de droogvallen eilanden in de Grevelingen aangehaald. Het ontbreken van *Briza media* op deze eilanden heeft waarschijnlijk te maken met het ontbreken van zoöchore dispersiemechanismen, die nodig zijn om deze eilanden te verbinden met bestaande populaties van deze soort op Schouwen en Goeree. Voor diverse andere soorten (*Viola canina, Thymus pulegioides, Koeleria macrantha*, mogelijk ook *Carex caryophyllea*) gelden waarschijnlijk vergelijkbare knelpunten. Deze hiaten kunnen, op zijn minst gedeeltelijk, worden overbrugd door meer uitwisseling van graasdieren tussen natuurgebieden. Een andere optie is om graasdieren bij te voeren met hooi dat afkomstig is uit andere natuurgebieden, in plaats van met hooi dat op de agrarische markt is gekocht. Zulke maatregelen, die begeleid dienen te worden met goed vooronderzoek en monitoring, vormen de populatiegenetische pendant van beheer- en inrichtingsmaatregelen, die knelpunten in de hydrologie (peilvoorzieningen) of bodem (plaggen) opheffen of mitigeren. Zij doen niet anders dan het imiteren van processen die eeuwenlang bijgedragen hebben aan het ontstaan en de instandhouding van de biodiversiteit van ons landschap. Het is dan ook aan het natuurbeleid en de natuurbeheerders om deze maatregelen voor te bereiden en uit te voeren. Het Nederlandse natuurbeheer heeft in de afgelopen decennia verschillende innovatieslagen doorgemaakt, bijvoorbeeld met betrekking tot de ecohydrologie, de effectgerichte maatregelen tegen verdroging en verzuring en het denken over beheerdoelen, en terreincondities. De problematiek van het populatiegenetisch beheer van de biodiversiteit en daaraan gerelateerde thema's als connectiviteit en dispersie verdienen een vergelijkbare innovatieslag.[744]

19.3 Herstel van dynamiek en natuurlijke processen

Tot het begin van de twintigste eeuw werden de Nederlandse duinlandschappen gekenmerkt door een groot aandeel aan jonge successiestadia. Voor zover er oudere successiestadia voorkwamen (humeuze duingraslanden, duinstruwelen) hadden deze vaak een lage, open vegetatiestructuur. Ook deze oudere stadia boden dus veel ruimte aan soorten met een grote lichtbehoefte en een geringe concurrentiekracht. De overheersende open vegetatiestructuur hing samen met de dynamiek zoals die zich toen voordeed en waarbij zowel natuurlijke processen als een sterke menselijke beïnvloeding een rol spelen (hoofdstuk 17 en 18). In de loop van de twintigste eeuw vond een omslag in het duinlandschap plaats, waarbij open pionierstadia op de meeste plaatsen vrijwel uit het duin verdwenen en begroeid raakten met ruigte en struweel. Op hoofdlijnen spelen daarbij drie factoren een rol:

- groot- en kleinschalige natuurlijke dynamische processen in de duinen zijn aan banden gelegd;
- menselijke beïnvloeding van het duinecosysteem is sterk veranderd;
- een aantal klimatologische en (a)biotische omstandigheden zijn zodanig veranderd dat er een versnelde vegetatiesuccessie kon optreden.

Een belangrijk deel van de meest kenmerkende, zeldzame en bedreigde plantensoorten in het duinlandschap is voor zijn voortbestaan afhankelijk van jonge successiestadia met een open vegetatiestructuur en een zwakzure tot neutrale bodem.[745] Beheerders

739 Hendriks *et al.* (1998). Blijkens interviews en een enquête zijn eind jaren negentig van de vorige eeuw vooral onderzoekers en natuurbeheerders zich bewust van de problemen rondom 'genetische erosie'. Beleidsmakers vinden deze minder belangrijk. Ook relevante onderzoeksresultaten zijn bij beheerders beter bekend dan bij beleidsmakers. Omgekeerd hebben onderzoekers geen duidelijk beeld van de kennisbehoefte in de praktijk. Bij de praktijk van beleid en beheer spelen populatiegenetische overwegingen eind jaren negentig echter geen rol.

740 Zie ook Hendriks *et al.* (1998). Op uitvoeringsniveau (boswachters, opzichters, terreinbeheerders) bestaat er veel onduidelijkheid over populatiegenetische aspecten: enquêtevragen worden meerdere malen niet begrepen en niet of verkeerd ingevuld en verschillende typen maatregelen worden door elkaar gehaald. Toch heeft de helft van de terreinbeheerders geen behoefte aan extern advies. Een grote meerderheid van de geënquêteerden is van mening dat er binnen de eigen organisatie voldoende expertise over deze problematiek beschikbaar is.

741 Westhoff (1993, 1949).

742 Van der Windt (1995): 65-93.

743 Hendriks *et al.* (1998): 66-67. Op algemene vragen naar de redenen waarom biodiversiteitsmaatregelen niet werden uitgevoerd, gaven terreinbeheerders het ontbreken van financiën als belangrijkste overweging. Bij meer specifieke populatiegenetische maatregelen (populatieversterking, herintroductie en introductie) gaf het beleid van de beheerorganisatie de doorslag. Financiën speelden hier een ondergeschikte rol.

744 Hendriks *et al.* (1998) komen al in 1998 tot een vergelijkbare aanbeveling. Belangrijke initiatieven zijn tot op heden echter niet genomen.

745 Janssen & Schaminée (2003) vermelden voor het duinlandschap negen Europees belangrijke habitattypen. De habitattypen 2110, 2120 en 2190 bestaan nagenoeg geheel

reageren op het verdwijnen van de jonge successiestadia met een breed pakket aan maatregelen, zoals plaggen van valleien, rooien van struweel en herstel van duinbegrazing. Deze maatregelen hebben echter veelal een lokaal karakter en een tijdelijk effect. Voor een duurzaam behoud van soorten van jongere successiestadia is vooral een herstel van landschapsvormende processen op verschillende schaalniveaus nodig. In onderstaande paragrafen gaan we, voor de verschillende onderdelen van het duinsysteem, nader in op een aantal aspecten hiervan.

Herstel van sedimentatie strandvlakten en primaire duinvorming

Eeuwenlang werd het kustlandschap van Zuidwest-Nederland gekenmerkt door voortdurende opbouw en afbraak van zandplaten, stranden en duinen. Dit cyclisch proces is nu grotendeels onderbroken, waardoor in dit kustgebied nog slechts op een beperkt aantal plaatsen strandontwikkeling en primaire duinvorming plaatsvindt. Dit heeft de volgende oorzaken:

- Fixatie van de duinen, waardoor eenmaal vastgelegd sediment niet meer de kans krijgt te eroderen en elders opnieuw te sedimenteren.
- Als gevolg van de Deltawerken is de waterhuishouding van het kustgebied van Zuidwest-Nederland ingrijpend gewijzigd. Eb- en vloedstromingen en de daarbij behorende sedimentatie en erosie zijn op veel plaatsen onderbroken. Geulen zijn geheel afgesloten of te ruim gedimensioneerd in relatie tot de stromingen en sedimenttransporten die daar plaatsvinden. Het gevolg is dat oevers van slikken en platen eroderen en dat het vrijkomend sediment wordt afgezet in de geulen. Deze oevererosie vindt niet alleen plaats in afgesloten deltawateren, maar ook in de Oosterschelde en het aansluitende deel van de Voordelta en wordt daar 'zandhonger' genoemd.[746] Ter hoogte van de afgesloten zeegaten (Veerse Gat, Brouwershavense Gat) krijgt de kust aan de zeezijde een andere, meer gestrekte richting, waarbij grote hoeveelheden sediment worden afgezet in de voormalige getijdengeulen en in het ondiepe kustgebied aan de buitenzijde van de dammen. Ook hier gaat het vooral om sedimentatie onder water en vindt nauwelijks nog strand- of duinontwikkeling plaats.

Als gevolg van de te verwachten zeespiegelrijzing zal in de komende decennia en eeuwen langs de hele Nederlandse kust een sedimenttekort ontstaan. Ook vanuit deze optiek valt dus een afname van strandontwikkeling en primaire duinvorming te voorzien. Het te verwachten sedimenttekort was onlangs voor de Commissie Veerman aanleiding te adviseren tot uitbreiding van de strand- en kustsuppleties zoals die de laatste 10-15 jaar zijn uitgevoerd.[747] Een dergelijke aanpak biedt interessante mogelijkheden om op meer plaatsen en op grotere schaal dan nu stranden en primaire duinen te laten ontstaan. Essentieel daarbij is dat grote hoeveelheden sediment zich vrij in het kustgebied kunnen bewegen. De aanleg van gefixeerde eilanden, met harde oeververdedigingen, is voor het behoud van kenmerkende biodiversiteit weinig aantrekkelijk. Ook de herkomst van het sediment is van belang. De in hoofdstuk 11 gepresenteerde analyses laten zien dat de geologische en geochemische identiteit van het duinzand langs de kust kan verschillen. Kust- en strandsuppleties moeten deze differentiatie als uitgangspunt nemen en zoveel mogelijk versterken. Nader onderzoek naar de geochemische variatie van het duin- en suppletiezand langs de gehele Vlaams-Nederlandse kust is gewenst.

Herstel van grootschalige verstuivingen

Voor zover bekend kwamen grootschalige verstuivingen van loopduinen of geschakelde paraboolduinen tot nu toe in Zuidwest-Nederland alleen voor in de duinen van noordwestelijk Walcheren en Schouwen. Op Walcheren zijn de duinen nu zover vastgelegd en deels ook weer door kusterosie verdwenen dat herstel van deze grootschalige dynamiek hier niet mogelijk lijkt. Op Schouwen is dit anders. De ruimtelijk opbouw van het duingebied westelijk van Haamstede (Meeuwenduinen en het Zeepe) maakt een (gedeeltelijk) herstel van deze grootschalige processen mogelijk. Dit is kansrijk, omdat grootschalige verstuivingen zich juist hier sinds de eerste helft van de vorige eeuw hebben kunnen handhaven. De volgende adviezen beogen bij te dragen aan een (verder) herstel van deze processen op landschapsschaal:

- Centraal in de Meeuwenduinen ligt een groot duinmassief dat zich goed leent voor het op gang brengen en versterken van grootschalige duinverstuiving. Zonder grote bezwaren voor andere maatschappelijke belangen kunnen deze massieven zich circa 2 kilometer landinwaarts verplaatsen tot in het natuurgebied van Het Zeepe. Uitgaande van een zandverplaatsing van ongeveer 5-10 meter per jaar lijken hier reële mogelijkheden voor een periode van enkele eeuwen een grootschalig stuivend duinlandschap te realiseren. Deze mogelijkheden verdienen nader onderzoek. Daarbij zou allereerst moeten worden nagegaan of het mogelijk is de bestaande verstuivingen zodanig te optimaliseren en te versterken dat zij zichzelf beter in stand houden. Grootschalige verstuivingen komen op dit moment in het gebied van de Meeuwenduinen op diverse plaatsen voor. Zij zijn in de afgelopen decennia op meerdere plaatsen vastgelopen onder invloed van spontane vegetatieontwikkeling (helmgroei en ruigteontwikkeling). Nader onderzoek naar de oorzaken hiervan is nodig. Daarnaast moet onderzocht worden of en hoe volledig gefixeerde duingedeelten in verstuiving gebracht kunnen worden.
- Een tweede aandachtsgebied is de zeereep aan de zuidwestzijde van de Meeuwenduinen. Tijdens dit onderzoek is zowel op Walcheren als op Schouwen waargenomen hoe in de zeereep windgaten ontstonden, die bij voortgaande ontwikkeling kunnen leiden tot grootschalige verstuivingen. Tot nu toe worden deze windgaten door de zeeweringbeheerder meestal binnen één of twee jaar vastgelegd met helmbeplanting. Soms krijgen zij ook de kans om zich gedurende een aantal jaren verder te ontwikkelen. Langs de zuidwestkust van Schouwen zijn hiervan anno 2009 enkele voorbeelden te zien. Als gevolg van een suppletiebeheer is op dit kustgedeelte geen sprake van terugwijking van de kust of van kusterosie. In tegendeel: als gevolg van de verstuivingen komt juist een landinwaarts gericht transport tot stand van zand dat op het strand is opgespoten. Gesuppleerd zand wordt hier dus toegevoegd aan het duinmassief en blijft zo ook op langere termijn behouden voor de zeewering. Duinverstuiving draagt hier dus bij aan een groter zandvolume in het duin. Het is van groot belang dat nader wordt verkend hoe in deze en vergelijkbare situaties kustverdediging en natuurbehoud elkaar kunnen versterken. Er moeten ontwikkelingsscenario's worden ontworpen waarbij klimaatverandering, zee-

uit jonge successiestadia. In de habitattypen 2130 ('open duingraslanden') spelen deze een belangrijke rol. De habitattypen 2160 en 2170 (Duindoorn- en Kruipwilgstruwelen) zijn het resultaat van gevorderde (duin)successie, maar mogen in een breder perspectief ook tot de pionierstadia worden gerekend, die afhankelijk zijn van regelmatige verjonging van (delen van) het duinlandschap.

746 Van Zanten & Adriaanse (2008).

747 Deltacommissie (2008): aanbevelingen nr. 4, 5 en 6.

spiegelstijging, kustveiligheid én herstel van jonge, dynamische kustlandschappen met elkaar worden verbonden.

Herstel van kleinschalige verstuivingen

In grote delen van het dynamische duinlandschap van Zuidwest-Nederland overheersten eeuwenlang kleinschalig verstuivende duinen. Zij werden gekenmerkt door een mozaïek van pioniervegetaties, open duingraslanden, dwergstruwelen en een enkele opgaande struik of boom. Deze verstuivingsdynamiek vond zijn oorsprong in verspreid aanwezige windkuilen en open zandige plekken, van waaruit de wind voortdurend zand in beweging bracht en in dunne laagjes in de omgeving afzette. Konijnen leverden een belangrijke bijdrage aan de instandhouding van dit landschap. Enerzijds door hun graasactiviteiten, waardoor het vegetatiedek een korte open structuur behield. Anderzijds door hun graverij, waardoor voortdurend kale open plekken bleven bestaan en de wind aangrijpingspunten op duinzand bleef behouden. Dit kleinschalig dynamische duinlandschap komt nu nog maar op enkele plaatsen in de duinen van Zuidwest-Nederland voor en heeft daar dan - in tegenstelling tot vroeger - vaak weinig kenmerkende soorten. Herstel van dit landschapstype is dan ook een belangrijke opgave voor de duinbeheerder. Dat geldt juist ook voor de minder kalkrijke duingedeelten, zoals op Schouwen en Walcheren. De bodems van gefixeerde duinen verzuren snel en kleinschalige verstuiving kan hier bijdragen aan het behoud van vegetaties en soorten die afhankelijk zijn van gebufferde terreincondities (hoofdstuk 8). Voor dit herstel zijn - naast de voor de hand liggende voortzetting van duinbegrazing met rundvee of paarden - twee typen maatregelen nodig: herstel van actieve windkuilen en zo mogelijk ook herstel van de konijnenstand.

Over het ontstaan van wind- of stuifkuilen verschenen in de afgelopen decennia diverse wetenschappelijke publicaties.[748] Daarbij bleek onder andere dat niet alleen wind maar ook erosie door afspoelend regenwater een belangrijke rol speelt bij de instandhouding van stuifkuilen. Deze kennis is echter nog weinig toepasbaar gemaakt voor herstelmaatregelen van stuifkuilen en kleinschalig stuivende duinen. Hierin ligt een belangrijke uitdaging voor beheerders én onderzoekers.

Waar het gaat om de konijnenstand doen zich in Nederland opmerkelijke verschillen voor in het populatieherstel na de sterke teruggang omstreeks 1990 door de ziekte VHS. Het is waarschijnlijk dat konijnenpopulaties hiertegen immuniteit kunnen ontwikkelen.[749] Het konijn lijkt echter lang niet altijd in staat gebieden te herkoloniseren waar het vroeger algemeen was. Veelzeggend zijn in dit verband de ontwikkelingen in het gebied de Vierhoogte op het voormalige vroon nabij Oostkapelle. Tot het begin van de jaren negentig van de vorige eeuw was dit gebied begroeid met een gedurende tientallen jaren onbegraasde, dichte ruigte van *Calamagrostis epigejos*. Konijnen kwamen hier toen slechts weinig voor. In het begin van de jaren negentig is dit gebied gemaaid en vervolgens intensief begraasd met paarden. Konijnen ontwikkelden hier toen spontaan een hoge populatiedichtheid. Na enkele jaren liep deze populatie, waarschijnlijk door VHS, sterk terug. Ondanks de verdere uitbreiding van de begrazing in dit gebied gedurende de afgelopen 10 jaar herstelt de konijnenstand zich hier niet. Iets dergelijks geldt ook voor de meeste andere duingebieden in Zuidwest-Nederland. Met betrekking tot het herstel van de konijnenstand zijn er twee problemen:

- Konijnen zijn zeer goed in staat om gras kort te houden, maar kunnen lang gras niet zelfstandig omvormen naar kort gras. Zij zijn hiervoor afhankelijk van facilitatie door grote grazers zoals koeien of paarden. Deze kennis was al in de zeventiende eeuw bij duinbeheerders aanwezig (hoofdstuk 14)
- Zelfs als aanzienlijke oppervlakten korte grazige vegetaties aanwezig zijn, vindt vaak geen spontane herbevolking plaats van gebieden waar voorheen grote populaties konijnen aanwezig waren. De oorzaak hiervan is onduidelijk. Mogelijke factoren die hierbij een rol spelen zijn: predatiedruk, beschikbaarheid van holen en schuilgelegenheid, voedselkwaliteit, kritisch niveau van de beginpopulatie.

Het konijn speelde een belangrijke rol als aanjager van de dynamiek in het kleinschalig verstuivend duinlandschap. Nader onderzoek naar de wijze waarop de konijnenstand kan worden hersteld is dan ook zeer gewenst. Ook hier is samenwerking tussen onderzoekers en beheerders nodig. Zij kunnen daarbij een voorbeeld nemen aan de beheerders in de Late Middeleeuwen en de Vroegmoderne Tijd, die met tal van maatregelen zorgden voor een hoge konijnenstand in de duinen.

19.4 Toekomst van de duinen als levend landschap.

De hoofdconclusie van deze studie luidt dat natuurlijke processen en menselijk handelen samen de variatie in het landschap en de plantengroei van de duinen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden bepalen. Een geologische gradiënt en grootschalige natuurlijke processen zijn primair verantwoordelijk voor het ontstaan van de duinen en voor hun differentiatie. De mens heeft deze duinen in de loop van de tijd echter op verschillende manier gebruikt en daarbij voor een verdere differentiatie gezorgd. Tijdens hun ontwikkelingsgeschiedenis werden de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden opgedeeld in verschillende eigendommen, die uiteindelijk zijn vastgelegd in kadastrale percelen. Deze percelen hebben een vrij willekeurige begrenzing en vallen meestal niet samen met de patronen volgens welke de natuurlijke processen verlopen. Dat geldt ook voor de eigendommen van natuurbeheerders. Omdat deze eigendommen niet overeenkomen met natuurlijke eenheden is het ook niet vanzelfsprekend dat bij het beheer van natuurgebieden het functioneren van de grote natuurlijke processen centraal staat. Beheersanalyses worden gemakkelijk gemaakt en doelstellingen snel geformuleerd vanuit de waarden en de betekenis van het eigen gebied, zonder deze te plaatsen in een bredere ruimtelijke context en een groter tijdsperspectief. Aan het slot van deze studie past daarom een pleidooi voor een opschaling in het denken van de beheerders van de afzonderlijke duingebieden. Zij zouden meer over hun beheers- en eigendomsgrenzen heen moeten kijken en de grote landschapsvormende processen in hun denken en handelen centraal moeten stellen. Daarbij past ook een samenwerking met andere maatschappelijke belangen, waarbij breder gekeken wordt dan alleen naar de mogelijkheden voor behoud en herstel van natuurwaarden. De duinen hebben ook een functie voor de zeewering, voor de recreatie en voor de winning van drinkwater. Deze belangen moeten worden meegenomen bij het zoeken naar mogelijkheden tot herstel van de grote landschapsvormende processen. Een dergelijke verbreding zal de discussie en belangenafweging niet altijd gemakkelijker maken. Zij schept echter wel kansen die het schaalniveau van de afzonderlijke na-

748 Jungerius (1984); Jungerius & Van der Meulen (1989); Jungerius *et al.* (1991); Van Boxel *et al.* 1997; Hesp (2002).

749 Drees (2007).

tuurgebieden overstijgen. De versnipperde eigendomssituatie is een van de oorzaken van de fixatie van onze duingebieden. Herstel van dynamiek maakt denken en handelen op een hoger schaalniveau noodzakelijk. Alleen in een eendrachtige samenwerking van meerdere beheerders en van meerdere maatschappelijke belangen is het mogelijk de kustduinen van Zuidwest-Nederland als levend landschap te behouden en verder te ontwikkelen.

Samenvatting

Het landschap en de plantengroei van de duinen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden zijn niet alleen onderling duidelijk verschillend; vergeleken met de Hollandse en Vlaamse vastelandskust hebben zij ook een heel eigen karakter. Hoewel dit al lang bekend is, zijn deze verschijnselen tot nu toe nooit goed beschreven en verklaard. Dit boek behandelt daarom de plantengroei van de duinen van Voorne, Goeree, Schouwen en Walcheren, de abiotische verschillen tussen deze duingebieden en de rol van de mens.

Geobotanische verkenning

Floristische overeenkomsten en verschillen op eilandniveau (hoofdstuk 4)

Het aantal Rode Lijstsoorten dat sinds het midden van de negentiende eeuw in de duinen van de verschillende eilanden werd gevonden, is het grootst op Voorne (130). Op Walcheren, Schouwen en Goeree varieert dit aantal van 87 tot 95. In duingebieden met een vergelijkbare soortenrijkdom gaat het niet steeds om dezelfde soorten. Wel bestaat in alle duingebieden ongeveer de helft van de daar gevonden Rode Lijstsoorten uit soorten van droge duingraslanden, natte schraallanden en pioniermilieus. De eilanden verschillen opvallend in het aantal Rode Lijstsoorten dat in de loop der jaren verdwenen is. Uit de duinen van Walcheren zijn meer soorten verdwenen dan op de andere eilanden (43% respectievelijk 28-30%). Ook zijn er duidelijke verschillen in het verdwijnen van de afzonderlijke soortengroepen. Vochtminnende soorten zijn het meest verdwenen op Walcheren. Soorten van droge en voedselrijke graslanden zijn vooral verdwenen op Voorne, Walcheren en Schouwen. Duingraslandplanten hebben zich op Goeree opvallend goed kunnen handhaven. Voor struweel- en bosplanten is dit het geval op Voorne.

Vegetaties van vochtige duinvalleien (hoofdstuk 6)

Natte en vochtige duinvalleien dragen in belangrijke mate bij aan de botanische diversiteit van de duinen van Zuidwest-Nederland. Vooral de pionierstadia zijn rijk aan zeldzame en bedreigde soorten. Binnen de plantengemeenschappen van de natte en vochtige duinvalleien kunnen drie groepen worden onderscheiden, waarbij de (grond)waterhuishouding en de chemische buffering van de bovenste bodemlagen de belangrijkste verklarende factoren zijn. De gemeenschappen van kalkrijke bodem die onder invloed staan van grondwater (basofiele mesoserie: *Centaurio-Saginetum* en *Junco baltici-Schoenetum nigricantis*) zijn het meest soortenrijk en herbergen ook het grootste aantal Rode Lijstsoorten.

Binnen het *Junco-Schoenetum* doet zich in Zuidwest-Nederland een duidelijke differentiatie voor tussen de gemeenschappen van de kalkrijke buitenduinen enerzijds en de drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren anderzijds. Het *Junco-Schoenetum* van de valleien in de kalkrijke buitenduinen is het meest soortenrijk. De verschillen in soortenrijkdom en soortensamenstelling hangen samen met verschillen in milieuomstandigheden. In de buitenduinen speelt toestromend basenhoudend grondwater een grotere rol. Dit leidt hier tot vochtigere omstandigheden en het calcium- en bicarbonaathoudende grondwater schept ook betere condities voor buffering in de zich ontwikkelende humuslaag. Vocht- en humusminnende soorten van gebufferde bodem vinden hier daardoor betere milieucondities.

Ook de duingebieden zelf verschillen duidelijk van elkaar in het voorkomen van de plantengemeenschappen. Op Voorne zijn de plantengemeenschappen van duinvalleien het meest soortenrijk. Dit geldt zowel voor de valleien die in de zomermaanden slechts kort droogvallen (hygroserie) als voor de primair door toestromend grondwater beïnvloede kalkrijke valleien (basofiele mesoserie). Beide valleitypen zijn thans op Walcheren niet of weinig ontwikkeld, maar kwamen hier vroeger waarschijnlijk meer voor. De kalkarmere door grondwater beïnvloede valleien (acidofiele mesoserie) ontbreken op Voorne. Zij komen vooral voor op Goeree (alleen binnenduinen), Schouwen (binnen- en buitenduinen) en Walcheren (binnen- en buitenduinen).

Vochtige schraallanden (hoofdstuk 7)

In en langs de duinkust van Zuidwest-Nederland komen verschillende typen vochtig schraalland voor, met een groot aantal bijzondere soorten. Deze schraallanden bezetten verschillende landschapsecologische posities en verschillen van elkaar in de wijze waarop de zuurgraad van de bovenste bodemlagen wordt gebufferd.

- Op kalkrijke zandige bodems met een mariene ontstaansgeschiedenis komt het *Ononido-Caricetum distantis* voor. De bodem van deze gemeenschap heeft een neutrale of zwakbasische pH, die wordt gebufferd door in de bodem aanwezige kalk. Zij komt lokaal voor in de duinen van Voorne en Goeree (Kwade Hoek). Zij is echter het meest algemeen op de drooggevallen gronden in de afgesloten zeearmen en lokaal ook op zandige plaatsen in het polderland.
- Op laaggelegen graslandpercelen in de binnenduinrand komt lokaal een hooilandgemeenschap voor die behoort tot het *Rhinantho-Orchietum morionis*. De bodem van deze gemeenschap wordt gekenmerkt door een dikke organische toplaag met zwakzure pH, die wordt gebufferd door een grondwaterafhankelijke calcium-buffer. Goed ontwikkeld is deze gemeenschap alleen aanwezig in de binnenduinrand van Schouwen.
- Op de valleihellingen van ondiep ontkalkte binnenduingebieden komt op de overgang van nat naar droog een smalle zone voor met twee tot drie verschillende schraallandgemeenschappen. Aan de lage zijde bevindt zich de RG *Salix repens* en *Succisa pratensis [Junco-Molinion]*. Hoger in de gradiënt behoort de vegetatie tot het *Botrychio-Polygaletum*. De bodem van deze gemeenschap is zwakzuur en wordt gebufferd door een grondwaterafhankelijke calciumbuffer. Deze gradiënt komt goed ontwikkeld alleen voor in de binnenduinrand van Schouwen en Goeree. Het *Botrychio-Polygaletum* is lokaal aanwezig langs de drinkwaterkanalen in de duinen van Oranjezon op Walcheren. Onder invloed van verdroging en verzuring zijn de gemeenschappen van deze gradiënt op Goeree en Schouwen sinds de eerste helft van de vorige eeuw sterk in kwaliteit en kwantiteit achteruitgegaan.
- In dieper ontkalkte binnenduingebieden en in gebieden met een sterk infiltrerende grondwaterbeweging komen zure schraallandgemeenschappen voor *(RG Danthonia decumbens [Nardetea])*. De bodem van deze gemeenschap heeft in de toplaag een lage pH en een lage calciumbezetting, waardoor hier geen buffering plaatsvindt in het zwakzure traject. Deze gemeenschappen komen voor in de binnenduinen van Walcheren, Schouwen en Goeree.

Droge duingraslanden en pioniervegetaties (hoofdstuk 8)

In de droge pioniervegetaties en duingraslanden kunnen in de duingebieden van Zuidwest-Nederland drie hoofdgroepen worden onderscheiden: (1) pioniervegetaties van kalkarme bodem, (2) pioniervegetaties van kalkhoudende bodem en (3) duingraslanden met een goed ontwikkelde humeuze toplaag.

Het merendeel van de pioniervegetaties van kalkarme bodem behoort tot de soortenarme, mosrijke RG *Dicranum scoparium [Koelerio-Corynephoretea]*. Op Walcheren en Schouwen bedekt zij grote delen van het oppervlakkig ontkalkte duinlandschap met een gesloten, soortenarm vegetatiedek. Op Goeree komt zij voor in de binnenduinen. Echte pioniervegetaties van kalkarme bodem (*Violo-Corynephoretum*) worden steeds zeldzamer en beslaan nog maar kleine oppervlakten. Zij komen vooral voor op Walcheren en Schouwen (binnen- en buitenduinen) en op Goeree (alleen binnenduinen). Op Voorne ontbreken de beide pioniergemeenschappen van kalkarme bodem vrijwel helemaal.

Binnen de pionierbegroeiingen van kalkrijke bodem kunnen drie plantengemeenschappen worden onderscheiden. Het verschil in soortensamenstelling en structuur hangt sterk samen met de mate van zanddynamiek. Op licht dynamische kalkrijke zandbodems komt het *Phleo-Tortuletum* voor. Zij is echter nergens algemeen. Het meest algemeen is zij in de duinen van Voorne, het minst in de duinen van Walcheren. Tot het midden van de vorige eeuw werd op diverse plaatsen in de duinen van Zuidwest-Nederland

ook het *Sileno-Tortuletum* aangetroffen. Zij nam een overgangspositie in tussen de pioniervegetaties en de soortenrijkere humeuze duingraslanden, maar is nu vrijwel geheel verdwenen. De meest algemene pioniergemeenschap van kalkrijke bodem is een gemeenschap die behoort tot de *RG Hypnum cupressiforme [Koelerio-Corynephoretea]*. De moslaag in deze gemeenschap is min of meer gesloten en bedekt het duinlandschap met een dunne deken en belemmert de verstuiving van zand. Deze gemeenschap is algemeen in alle kalkrijke en kalkhoudende duingedeelten.

De humushoudende duingraslanden vallen uiteen in een gemeenschap van kalkhoudende bodems (*Taraxaco-Galietum*) en een van oppervlakkig of dieper ontkalkte bodems (*Festuco-Galietum*). Het *Taraxaco-Galietum* is op Voorne het best ontwikkeld. Het is ook aangetroffen in de Springertduinen (Goeree), maar ontbreekt vrijwel geheel op Walcheren en Schouwen. Binnen de oppervlakkig ontkalkte duingraslanden kunnen twee groepen worden onderscheiden; één op bodems met een gebufferde toplaag (*Festuco-Galietum trifolietosum*) en één met een relatief zure toplaag (*Festuco-Galietum typicum*). De graslanden van het *Festuco-Galietum trifolietosum* komen vooral voor in de binnenduinen van Goeree en lokaal ook op Voorne. Zij zijn ook aanwezig in de duinen van Schouwen (westzijde Zeepe) en Walcheren (omgeving Domburg) waar, door het inwaaien van zwak kalkhoudend zand, buffering van de bovenste bodemlaag plaatsvindt. De graslanden van het *Festuco-Galietum typicum* komen verspreid in de ontkalkte duingebieden voor op plaatsen waar lokaal zand verstuift en zich een humuspakket kan opbouwen waarin organische stof en mineraal zand goed gemengd zijn.

Kalkrijkdom, pH-buffering en humusontwikkeling verklaren in belangrijke mate de variatie tussen en binnen de verschillende duingraslandgemeenschappen. Daarbij speelt de dynamiek van duinzand een essentiële rol. Tegenwoordig is er zowel in kalkarme als in kalkrijkere duinen nog maar weinig dynamiek. Relatief soortenarme, door mossen gedomineerde plantengemeenschappen leggen het duinlandschap vast en zorgen voor een gelaagd, zogenaamd ectorganisch humusprofiel. Het minerale zand mengt zich daarbij niet of nauwelijks met de organische stof, waardoor het bovenste deel van de humuslaag een relatief zuur karakter krijgt. Zowel op kalkrijke als op kalkarme bodem ontwikkelen deze mosrijke gemeenschappen zich niet of nauwelijks tot soortenrijke duingraslanden. Deze ontstaan wel op plaatsen waar de organische stof goed gemengd wordt met mineraal zand. Deze menging kan het resultaat zijn van verstuiving van zand of van de activiteit van dieren (konijnen, mollen, kleinere bodemdieren).

Struwelen (hoofdstuk 9)

Binnen de duinstruwelen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden kunnen een aantal duidelijk verschillende groepen van gemeenschappen worden onderscheiden. Het kalkgehalte en de water- en vochthuishouding van de bodem zijn daarbij de belangrijkste verklarende factoren. Binnen ieder cluster van gemeenschappen zijn ook duidelijke ontwikkelingsreeksen te onderkennen van pioniervegetaties naar oudere gemeenschappen. De struweelgemeenschappen van natte en vochtige, kalkrijke bodem komen het best ontwikkeld voor in de duinen van Voorne. Vergelijkbare gemeenschappen komen ook voor op de drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren. Deze behoren echter tot een ander type en zijn minder soortenrijk. De struwelen van droge kalkrijke bodems zijn het best ontwikkeld in de duinen van Voorne en lokaal op Goeree (Springertduinen). Pionierstadia van dit type struwelen komen ook voor op Schouwen en Walcheren. In de oudere fasen zijn de duinstruwelen hier anders ontwikkeld en minder soortenrijk. Deze oudere duinstruwelen zijn rijk aan bramen en kalkminnende soorten ontbreken.

Bij het op gang komen van de struweelontwikkeling in de duinen spelen *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* een essentiële rol. Zij beschikken over eigenschappen (vermogen tot N-fixatie, mycorrhizavorming) waardoor zij zich kunnen vestigen in situaties die voor andere houtige gewassen ongeschikt zijn. Dankzij hun vermogen tot vegetatieve vermeerdering kunnen beide soorten zich vervolgens in korte tijd over een groot gebied uitbreiden en dit zo een andere vegetatiestructuur geven. Daarbij verandert ook de bodem en ontstaan geschikte vestigingscondities voor andere struweelsoorten. Binnen enkele decennia kunnen duinvalleien zo veranderen in wilgenbroekbossen en droge pioniervegetaties of duingraslanden in duindoorn-ligusterstruwelen of meidoornstruwelen. Zowel *Hippophae rhamnoides* als *Salix repens* zijn gevoelig voor lichtconcurrentie. Zodra zij worden overschaduwd neemt hun vitaliteit sterk af. Zij bereiken hun optimale ontwikkeling daarom in pioniervegetaties en vestigen zich niet of nauwelijks in bestaande struwelen. Als zij daar aanwezig zijn is dat meestal als relict van vroegere successiestadia. Voor *Hippophae rhamnoides* speelt daarbij een rol dat deze soort zeer gevoelig is voor wortelherbivorie door nematoden, waardoor zij in oudere bodems problemen krijgt met de nutriëntenvoorziening.

Hippophae rhamnoides en *Salix repens* spelen eenzelfde rol in de omslag van open pioniervegetaties naar struweelgemeenschappen. Zij hebben echter wel een verschillende ecologische amplitude. *Hippophae* kan zich beter dan *Salix repens* vestigen en handhaven in relatief extreme habitats. Dit geldt zowel voor droge als voor natte, brakke omstandigheden. *Salix repens* is vanwege een geringere gevoeligheid voor wortelherbivorie beter in staat zich te vestigen en te handhaven op relatief humusrijke standplaatsen. Ook tegen bovengrondse herbivorie en maaien is *Salix repens* beter bestand. Dit verklaart het ontbreken van *Hippophae rhamnoides* in gemaaide vochtige duinvalleien.

De gangbare Nederlandse typologie van duinstruwelen houdt te weinig rekening met het dynamische karakter en de eigen positie van de duindoorn- en kruipwilgstruwelen. Daarom wordt voorgesteld ook in Nederland uit te gaan van een struweelindeling zoals die door de Duitse onderzoekers H.E. Weber en E. Preising is geïntroduceerd (klasse *Salicetea arenaria*, orde *Salicetalia arenariae*). Voor een verdere onderverdeling van deze klasse en orde in verschillende verbonden voor het kalkarme Waddendistrict en het kalkrijke Duindistrict is vooralsnog geen aanleiding. Wel is belangrijk om naast de droge duindoornstruwelen een aparte plaats in te ruimen voor de natte duindoorn-wilgstruwelen. Een syntaxonomische revisie van alle West-Europese duindoorn- en kruipwilgstruwelen op grond van een grote hoeveelheid opnamen - afkomstig uit verschillende duin- en kustgebieden - is gewenst.

Verspreidingspatronen van afzonderlijke soorten (hoofdstuk 10)

Niet alle variatie in de plantengroei van de duinen in Zuidwest-Nederland wordt door verschillen in milieuomstandigheden verklaard. In verschillende duingebieden ontbreken soorten op plaatsen waar wel voldaan wordt aan hun standplaatsvereisten. De volgende factoren spelen daarbij een rol:

- Gebrekkige dispersie, waardoor sommige soorten geïsoleerd gelegen standplaatsen niet of moeilijk kunnen bereiken. Het ontbreken van diverse duingraslandenplanten op Walcheren en Schouwen en het ontbreken van *Schoenus nigricans* op diverse eilanden in de Grevelingen moet waarschijnlijk zo worden verklaard.
- De populatie- en bloembiologie. Bij soorten die afhankelijk zijn van kruisbestuiving is voor de ontwikkeling van grote levensvatbare populaties de vestiging nodig van meerdere individuen in elkaars nabijheid. Voorbeelden zijn *Teucrium scorodonia* en *Polygonatum odoratum*. Beide soorten komen op Schouwen voor, maar worden waarschijnlijk door deze factoren beperkt in hun verspreiding.
- De mens speelt, bewust of onbewust, een rol bij de introductie van soorten. Dit geldt vooral voor een aantal bos- en struweelplanten, die in de afgelopen eeuwen waarschijnlijk door de mens in het kustgebied van Zuidwest-Nederland zijn geïntroduceerd (bijvoorbeeld *Rubus elegantispinosus* op Walcheren, *Teucrium scorodonia* op Schouwen en Voorne en mogelijk ook op Walcheren). Daarnaast is ook het grondgebruik door de mens van belang. Dit kan de vegetatiestructuur beïnvloeden, waardoor soorten zijn verdwenen of beperkt worden in het voltooien van hun levenscyclus (diverse hooilandplanten in de binnenduinen van Goeree).

Populatiestructuur van Briza media en Anacamptis morio (hoofdstuk 10)

Briza media en *Anacamptis morio* zijn twee schraallandplanten die voorkomen bij vergelijkbare milieucondities, maar sterk verschillen in hun voortplantingssysteem en dispersiestrategie. Dit komt ook tot uiting in de

ruimtelijke structuur van de populatienetwerken van beide soorten.

Briza media is een kruisbestuiver, vormt grote populaties en kan, mede door zijn vermogen tot vegetatieve voortplanting, langdurig zijn genetische variabiliteit op populatieniveau handhaven. De *Briza media*-populaties van de binnenduinen van Zuidwest-Nederland maakten vroeger waarschijnlijk deel uit van een groter samenhangend netwerk. Voor dispersie over grotere afstand (> 0,5 kilometer) is de soort afhankelijk van zoöchoor transport en menselijk handelen. Als gevolg van veranderd grondgebruik in de tweede helft van de twintigste eeuw zijn deze dispersiemechanismen nauwelijks meer werkzaam. *Briza media* ziet daarom geen kans meer om nieuwe geschikte plekken te koloniseren. In geïsoleerde populaties vindt, dankzij de grote populatieomvang en het vermogen van de soort tot vegetatieve voortplanting, nu waarschijnlijk (nog) geen inteelt of genetische erosie plaats. In de toekomst kan dit echter wel veranderen.

Anacamptis morio heeft een voortplantings- en dispersiestrategie die is aangepast aan het overbruggen van grote afstanden en het koloniseren van nieuwe geschikte standplaatsen. Met haar op windverspreiding afgestemde fijne zaden kan de soort afstanden van meerdere kilometers overbruggen. Op pas gekoloniseerde plaatsen is zij voor haar voortplanting dan aangewezen op zelfbestuiving. Mogelijk kunnen niet alle exemplaren zich in gelijke mate door zelfbestuiving voortplanten. Dit verklaart het voorkomen van solitaire *A. morio*-planten waaruit zich geen grotere populaties ontwikkelen. Wellicht is er op dit punt sprake van variabiliteit binnen en tussen populaties. In jonge populaties komt zelfbestuiving waarschijnlijk frequent voor. Zij hebben relatief weinig heterozygoten en kunnen op korte afstand genetisch sterk van elkaar verschillen. Naarmate populaties ouder en groter worden, kan vermenging optreden van deelpopulaties die uit meerdere onafhankelijke kolonisaties zijn ontstaan. Heterozygotie en de genetische variabiliteit nemen dan toe. In dergelijke meer gevarieerde populaties is mogelijk sprake van een selectie ten gunste van kruisbestuiving. Ook in het geval van *Anacamptis morio* zijn er in Zuidwest-Nederland geen aanwijzingen voor afnemende genetische variabiliteit en genetische erosie als gevolg van versnippering van het areaal. Weinig variabele en sterk gedifferentieerde deelpopulaties zijn hier geen gevolg van fragmentatie van populatienetwerken, maar juist onderdeel van de dispersie- en kolonisatiestrategie van de soort.

In het populatienetwerk van beide graslandsoorten doen zich kritische factoren voor, die te maken hebben met de aanwezigheid van grazers in het ecosysteem. De groeiwijze van *Briza media* is goed aangepast aan intensieve begrazing. De meest kritische factor in de populatieontwikkeling is dispersie over grotere afstand. Voor het overbruggen hiervan is deze soort in natuurlijke omstandigheden afhankelijk van zoöchoor transport. De groeiwijze van *Anacamptis morio* maakt haar juist gevoelig voor herbivorie. Vraat beperkt haar vermogen tot reproduceren en daarmee ook haar kansen om op abiotisch geschikte plaatsen nieuwe populaties te ontwikkelen. Deze soort is goed in staat tot het overbruggen van grotere afstanden. De ontwikkeling van nieuwe populaties is bij haar dus niet zo zeer afhankelijk van het dispersievermogen op zich, maar meer van het vermogen om zich na een eerste solitaire vestiging in de omgeving uit te breiden. Daarbij spelen verschillende factoren een rol. De voortplantingsbiologie is er een van. De beschikbaarheid van geschikte mycorrhizaschimmels en de afwezigheid van een hoge graasdruk zijn andere factoren.

Geologie

Fysisch-chemische verschillen in het duinzand (hoofdstuk 11)

De duinzanden van Zuidwest-Nederland vertonen duidelijke verschillen in korrelgrootteverdeling, geochemische samenstelling en kalkgehalte. Zij vormen een ruimtelijke gradiënt. Walcheren wordt gekenmerkt door relatief grof en kalkarm duinzand. De duinen van Voorne hebben juist relatief fijn en kalkrijk zand, met een meer gevarieerde chemische samenstelling. Het duinzand van Schouwen lijkt geochemisch het meest op dat van Walcheren, maar is iets fijner. Het duinzand van Goeree komt voor een deel overeen met dat van Schouwen. Een ander deel sluit meer aan bij het fijnere en meer kalkrijke duinzand van Voorne. Voor deze verschillen zijn drie oorzaken aan te wijzen.

Allereerst doet zich langs de kust van Zuidwest-Nederland in het sediment van de ondiepe kustzone een gradiënt voor, waarbij de bodemdeeltjes van zuid naar noord fijner worden. Dit wordt primair veroorzaakt door een nettotransport van fijnere deeltjes in noordelijke richting. Daarnaast speelt mogelijk ook het estuariene sedimentatiemilieu in de Haringvlietmonding een rol, waardoor hier meer fijn sediment wordt afgezet. Omdat alle duinzand oorspronkelijk uit de ondiepe kustzone afkomstig is, leiden deze verschillen in de sedimentsamenstelling tot verschillen in korrelgrootte van het duinzand. Omdat fijnere sedimenten een hoger gehalte kunnen hebben aan sporenelementen en andere mineralen dan SiO_2 kunnen verschillen in korrelgrootte aanleiding geven tot verschillen de chemische samenstelling van het duinzand.

Daarnaast spelen ook verschillen in de geologische ondergrond van het kustgebied een rol. In het zuidelijke deel van het studiegebied (Walcheren, Schouwen) zijn in het Laat-Pleistoceen de Eem Formatie en de Formatie van Boxtel afgezet. Dit zijn formaties van mariene of estuariene oorsprong of formaties die daaruit zijn ontstaan. Ter hoogte van de Haringvlietmonding is in het Laat-Pleistoceen de Formatie van Kreftenheye afgezet. Deze is van fluviatiele oorsprong en is gevormd uit materiaal met een Midden-Europese herkomst. Daarin zijn kalksteenkorrels en materiaal met een vulkanische oorsprong aanwezig. Ook deze geologische verschillen dragen bij aan de variatie in geochemische samenstelling en in primair kalkgehalte van het duinzand.

Ten slotte hebben de verschillende duingebieden ieder hun eigen ontwikkelingsgeschiedenis, die sterk wordt beïnvloed door de ligging in het lokale kustsysteem. Daarbij is vooral de positie ten opzichte van de getijstromingen in de afzonderlijke zeegaten van belang. Zo worden de duinen van noordelijk Walcheren al eeuwenlang gedomineerd door de inkomende vloedstroom naar de Oosterschelde, terwijl voor de duinen van Schouwen de ebstroom uit dezelfde zeearm een belangrijke factor is. De duinen van noordelijk Walcheren zijn daardoor sterk gevoed met (grotendeels ontkalkt) sediment van de pre-Romeinse strandwallen, terwijl op Schouwen zand uit de Oosterschelde een belangrijke rol speelde. Deze verschillende posities in het regionale watersysteem verklaren de verschillen in duinzandsamenstelling van de twee gebieden die geologisch nauw verwant zijn. Zo kan ook de relatieve heterogeniteit van het duinzand van Goeree worden verklaard. In de loop van de ontwikkelingsgeschiedenis van deze duinen wisselden de getijstromen uit het Brouwershavense Gat en de zich ontwikkelende Haringvlietmonding enkele malen in dominantie. Kustsedimenten met een geologisch verschillende herkomst konden zo bijdragen aan de duinvorming in dit gebied.

Historische ontwikkeling en gebruik door de mens

Paleo-ecologische reconstructie van het binnenduinlandschap van Walcheren 1350-1650 (hoofdstuk 13)

Aan de hand van een in een sloot gevormd veenprofiel uit de ondergrond van de buitenplaats Berkenbosch (Oostkapelle) bleek een reconstructie mogelijk van de ontwikkeling van het binnenduinlandschap van noordwestelijk Walcheren vanaf het einde van de veertiende eeuw tot het midden van de zeventiende eeuw. Deze ontwikkeling kan worden opgedeeld in vier fasen: (1) Eind veertiende - begin vijftiende eeuw bestond dit binnenduingebied uit een akkerlandschap. Er zijn ook sporen van beweiding, maar duidelijke aanwijzingen voor de aanwezigheid van permanente graslanden ontbreken. Waarschijnlijk werden de braakliggende akkers periodiek begraasd. Bos- en hakhoutcomplexen kwamen in deze fase niet of nauwelijks voor. (2) Halverwege de vijftiende eeuw werd het grondgebruik extensiever. De graanteelt nam af en een deel van de akkers werd waarschijnlijk omgevormd naar grasland. Tegelijkertijd werd het gebied natter. Uit historische bronnen is bekend dat er in deze periode bos geplant werd. (3) In de

zestiende eeuw groeide het veenpakket verder aan. Tegelijkertijd nam ook de hoeveelheid elzenbos sterk toe. Waarschijnlijk ging het om hakhout, dat periodiek werd beweid. Er zijn aanwijzingen dat in de tweede helft van deze periode de grondwaterstand daalde. Waarschijnlijk veranderde dus de waterhuishouding. (4) In de zeventiende eeuw raakte het hakhout overstoven met duinzand, dat afkomstig was uit het aangrenzende reliëfrijke duin. Deze periode valt samen met het ontstaan van de voorlopers van de achttiende-eeuwse buitenplaatsen. Mogelijk was het overstuiven van een deel van het middeleeuwse hakhout een van de aanleidingen om de beplanting te vernieuwen en nieuwe lanen en nieuwe percelen hakhout aan te leggen.

Middeleeuws cultuurland in de binnenduinen van de verschillende eilanden (hoofdstuk 13)

De binnenduinlandschappen van Walcheren, Schouwen, Goeree en Voorne maakten sinds de Middeleeuwen duidelijk verschillende ontwikkelingen door. Daarbij zijn er drie lijnen te onderscheiden:

- De binnenduinen van Walcheren hebben zich in de Vroege Middeleeuwen als cultuurlandschap ontwikkeld en zijn vervolgens in de elfde, twaalfde of dertiende eeuw gedeeltelijk overstoven. Zij vertonen in aanleg veel overeenkomst met de binnenduinen van Schouwen en Goeree, wat tot uiting komt in het gebruik van het toponiem 'haaiman' in de dertiende eeuw. Grote delen zijn vanaf de Late Middeleeuwen echter met bos en hakhout beplant. In de zeventiende en achttiende eeuw zijn hier buitenplaatsen aangelegd. Oorspronkelijk strekte het vroegmiddeleeuwse cultuurlandschap zich in de omgeving van Oostkapelle waarschijnlijk verder noord- en oostwaarts uit. Deze gedeelten raakten in de Late Middeleeuwen overstoven door de zich ontwikkelende jonge duinen en strandvlakten en werden opgenomen in de wildernissen van de heren van Veere ('vronen van Oostkapelle', thans deels onderdeel van het duingebied Oranjezon). Van het oorspronkelijke middeleeuwse cultuurland op Walcheren zijn daarom weinig resten overgebleven. Het verdwijnen van het toponiem 'haaiman' illustreert dit.
- Ook de binnenduinen van Schouwen en Goeree hebben zich vanuit een vroegmiddeleeuws cultuurlandschap ontwikkeld. Hiervan zijn nu nog elementen herkenbaar. De overleving van de middeleeuwse toponiemen 'haaiman' en 'haaimeet' in hedendaagse beschrijvingen en aanduidingen sluit hierbij aan. Net als op Walcheren zijn ook op Schouwen gedeelten van het cultuurland overstoven met duinzand. Hier zijn deze overstoven gronden deel gaan uitmaken van (grafelijke) wildernissen. Dit is een belangrijk verschil met Goeree. Hoewel ook daar grafelijke wildernissen bestonden (West-, Oost- en Middelduinen), vormden deze nooit een wezenlijke bedreiging voor het omringende cultuurland. Een belangrijk verschil tussen de cultuurlandschappen van de binnenduinen van Schouwen en Goeree is ook de intensiteit van het grondgebruik in de Moderne Tijd. Op Schouwen hebben zich vooral extensivering en bebossing voorgedaan. In de twintigste eeuw kregen belangrijke delen van het voormalige cultuurland zelfs de status van natuurgebied ('Vroongronden'). Op Goeree intensiveerde het agrarische grondgebruik juist vanaf het midden van de negentiende eeuw.
- De binnenduinen van Voorne maakten een geheel eigen ontwikkeling door. Zij zijn waarschijnlijk pas na het jaar 1000 ontstaan en hebben zich min of meer tegelijk ontwikkeld met het achterliggende polderland. Zij vielen aanvankelijk als wildernis onder het grafelijke gezag. Voor zover er sprake is van cultuurland in de binnenduinrand is dit vooral ontstaan door ontginning van grafelijke domeinen vanaf de Late Middeleeuwen. Bovendien had op Voorne de zee tot na de Middeleeuwen toegang tot ver landinwaarts gelegen gebieden. Dit leidde tot overstromingen en overstuivingen, waarbij zand werd afgezet op cultuurland met een kleibodem. De binnenduinrand is hier vanaf de Middeleeuwen lokaal dus landinwaarts opgeschoven.

Konijnenwaranden en konijnenvangst (hoofdstuk 14)

Konijnenwaranden waren vanaf de Late Middeleeuwen tot in de achttiende eeuw de belangrijkste vorm van duingebruik. Er was grote vraag naar konijnenvlees en konijnenbont en gebieden waar konijnen konden leven waren daarom interessante economische objecten. In de zeventiende en achttiende eeuw werden de meeste grotere duingebieden verpacht voor de konijnenvangst. Deze dieren werden hier gekoesterd en er was sprake van een intensief populatiebeheer. Ieder jaar werden er grote aantallen gevangen, maar de verpachter zag erop toe dat over de pachtperioden heen de stand op een hoog niveau bleef. Ook de pachters deden hun best om de stand zo hoog mogelijk te houden. De duinen, en dan vooral de daarin gelegen duinvalleien, werden soms ook begraasd met rundvee. Tot in de achttiende eeuw had deze runderbegrazing financieel echter weinig te betekenen was steeds ondergeschikt aan het belang van de konijnenwaranden. Pachters en verpachters waren zich in de Vroegmoderne Tijd wel bewust van de ecologische interacties tussen konijnen en andere grazers. Runderbegrazing werd daarom ingezet om de voedselcondities voor de konijnen te verbeteren. Pachters konden daar niet zelfstandig toe besluiten. Zij overlegden daarover met de rentmeesters, die op hun beurt weer toestemming vroegen aan hun superieuren. De duinwaranden van de Vroegmoderne Tijd vormden streng gereglementeerde en gestructureerde bedrijven, met grote continuïteit. Op de meeste Zeeuwse en Zuid-Hollandse eilanden veranderde er in circa anderhalve eeuw nauwelijks iets in de manier waarop de duinen steeds in perioden van zeven of tien jaar werden verpacht. Op Schouwen deden zich wel enkele veranderingen voor, maar deze hadden vooral te maken met veranderingen in de fysieke gesteldheid van het duin (verstuiving) en met veranderingen in de eigendomsituatie. De exploitatie van de waranden veranderde ook hier niet.

Wel veranderde de economische waarde van de konijnenwaranden in de loop van de zeventiende en achttiende eeuw. Vanaf 1640 tot het midden van de achttiende eeuw liepen de pachtopbrengsten met ongeveer 40% terug en vertoonden een duidelijke daling ten opzichte van de pachtprijzen voor landbouwgrond en de gemiddelde vleesprijs in Nederland. Pachtopbrengsten vertoonden ook over kortere tijd duidelijke schommelingen, die samenhingen met zowel de ontwikkelingen in de landbouweconomie (graanprijs, pachtprijs landbouwgrond) als met de prijsontwikkeling voor luxe stedelijke goederen (gemiddelde vleesprijs). In de loop van de achttiende eeuw werden de meeste konijnenwaranden beëindigd. Alleen op Schouwen bleven de duinen tot in de eerste decennia van de negentiende eeuw verpacht voor de konijnenvangst. Het tijdstip van en de directe aanleiding voor het beëindigen van de konijnenwaranden verschilde van warande tot warande. Op Voorne en Goeree speelden financiële en administratieve overwegingen van het Hollandse domeingezag een belangrijke rol. Op Walcheren gaven klachten van lokale buitenplaatsbezitters over konijnenschade de doorslag. Opmerkelijk is dat in géén van de onderzochte duinterreinen verstuivingen een reden waren om de waranden te beëindigen. Grootschalige verstuivingen kwamen in de achttiende eeuw eigenlijk alleen op Schouwen voor en juist hier zijn de waranden het langst in stand gebleven.

Nieuwe vormen van duingebruik vanaf het midden van de achttiende eeuw (hoofdstuk 15)

In de jaren 1720-1770 werden de meeste konijnenwaranden in de duinen van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse eilanden beëindigd. Andere gebruiksvormen, zoals beweiding met rundvee, teelt van hakhout en gebruik van de duinen voor akker- en tuinbouw werden toen belangrijker. Deze ontwikkeling verliep niet in alle duingebieden hetzelfde en het duingebruik ging zich daardoor differentiëren. Daarbij speelden de volgende factoren een rol:

- In de achttiende en negentiende eeuw besloten verschillende domeinbesturen om (delen van) duingebieden af te stoten. Het moment waarop dit besluit werd genomen is bepalend voor de verdere ontwikkeling. In gebieden waar delen van de duinen al in de achttiende eeuw werden afgestoten, konden particulieren eerder en langer nieuwe initiatieven ontwikkelen. Deze gebieden raakten versnipperd en kregen daardoor meer verschillende gebruiksfuncties (Voorne). In duingebieden die niet of pas laat werden afgestoten, werd lang een strakke regie gevoerd en bleef het duingebied meer één eenheid (Walcheren, Schouwen).
- Natuurlijk gesteldheid: vooral op Walcheren en Schouwen waren de duinen in de negentiende eeuw sterk in beweging. De belangstelling om

deze duinen over te nemen was daarom gering, zeker wanneer dit de verplichting inhield om ze vast te leggen. Deze duinen bleven daarom lang één eenheid en in handen van het centrale gezag.
- Landschapsstructuur in de omgeving: in gebieden met veel grasland in de omgeving was de behoefte aan aanvullend beweidingsareaal kleiner dan in gebieden die overwegend voor akkerbouw werden gebruikt. Dit verklaart waarom duinbegrazing op de ene plek (Goeree) een grote vlucht nam en op een andere plek (Walcheren) niet.
- Stedelijke invloed: Eind negentiende en begin twintigste eeuw ontstonden in de steden (Rotterdam, Middelburg, Vlissingen) nieuwe gebruiksfuncties voor het duin (waterwinning, behoefte aan recreatieruimte, wens tot behoud van natuurschoon). Duingebieden die dicht bij de stad lagen ondervonden hiervan meer en eerder invloed dan duingebieden verder weg (Voorne en Walcheren versus Goeree en Schouwen).

Conclusies

De duinen van Zuidwest-Nederland als schakel in een keten (hoofdstuk 16)

De verschillen in landschap en plantengroei van de duinen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse eilanden hangen duidelijk samen met verschillen in geologie en de geochemie van het duinzand. In het gebied van de 'kalkrijke' duinen langs de Zuidoostelijke Noordzeekust kunnen drie verschillende deelgebieden worden onderscheiden die van elkaar verschillen in kalkgehalten en waarschijnlijk ook in geochemische identiteit:
- De Hollandse duinen vanaf Bergen tot aan Goeree met hoge kalkgehalten (3,5 - > 5%), waarvan de geologische en geochemische identiteit verbonden lijkt met de fluviatiele afzettingen van de Formatie van Kreftenheye.
- De duinen van delen van Goeree, de Zeeuwse eilanden en het meest oostelijke deel van de Vlaamse kust, met lagere kalkgehalten (maximaal 2-3,5%), waarvan het zand geologisch en geochemisch gerelateerd lijkt aan de afzettingen van de mariene Eem Formatie.
- De duinen van de Noord-Franse kust en de Vlaamse westkust met hoge kalkgehalten (5-10%), die geochemisch waarschijnlijk zijn beïnvloed door de nabijgelegen kalkrijke Noord-Franse klifkust.

De beide meest kalkrijke deelgebieden (Hollandse vastelandskust en het Noord-Franse en West-Vlaamse kustgebied) hebben zich na de laatste ijstijd waarschijnlijk ontwikkeld tot kerngebieden van droogte- en kalkminnende flora. Het tussenliggende gebied van de Zeeuwse eilanden en het meest oostelijke gedeelten van de Vlaamse kust is minder rijk aan kalkminnende soorten en vormt een 'plantengeografisch hiaat'. Bij het ontstaan van dit hiaat spelen de volgende factoren een rol: (1) De duinen van de Zeeuwse eilanden en de Vlaamse oostkust hebben lagere initiële kalkgehalten, waardoor soorten van latere successiestadia hier eerder geconfronteerd werden met ontkalking van de bovenste bodemlagen. (2) Deze kustgedeelten liggen relatief geïsoleerd ten opzichte van de beide kerngebieden. Daarbij spelen ook de noordwaarts gerichte zeestromingen en de aanwezigheid van zeegaten een rol. Gedurende het Holoceen was het voor veel plantensoorten dus moeilijker dit kustgebied te koloniseren. (3) Vanaf de Romeinse tijd stonden de strandwallen in dit kustgebied bloot aan grootschalige erosie, waardoor de hier aanwezige plantenpopulaties een grotere kans hadden om uit te sterven dan bijvoorbeeld langs de Hollandse kust.

Duinen als dynamisch landschap (hoofdstuk 17)

Op basis van de balans tussen geomorfologische processen enerzijds en de ontwikkeling van de vegetatie anderzijds, kunnen drie typen duinlandschap worden onderscheiden:
- grootschalig stuivende duinen, waar geomorfologische dynamiek met loop- en paraboolduinen sterk overheerst en een plantendek grotendeels afwezig is;
- kleinschalig stuivende duinen, waar geomorfologische dynamiek en vegetatieontwikkeling min of meer met elkaar in evenwicht zijn;
- gefixeerde duinen, waarin de vegetatie zich zodanig ontwikkelt dat geomorfologische dynamiek vrijwel afwezig is.

Tot voor kort overheerste bij ecologen en natuurbeheerders een streefbeeld voor de duinen, waarin een mozaïeklandschap met een grote diversiteit en een kleinschalige afwisseling van pionierstadia, graslanden en struwelen centraal stond. Dit streefbeeld was gebaseerd op de situatie zoals die in het midden van de vorige eeuw in grote delen van de duinen bestond. Op een ruimere tijdschaal bezien moet dit mozaïeklandschap echter worden beschouwd als een tijdelijk overgangsstadium tussen de open pionierlandschappen, waaruit de duinen eeuwenlang bestaan hebben, en het hedendaagse gefixeerde duinlandschap met veel ruigte, struweel en bos. In grote delen van het kustgebied van Zuidwest-Nederland domineerde vanaf de Middeleeuwen tot in de twintigste eeuw het kleinschalig stuivende duinlandschap, waarin opgaande bomen en struiken vrijwel afwezig waren. Grootschalige verstuivingen kwamen alleen voor op Walcheren en Schouwen en dan nog alleen in de Middeleeuwen (elfde, twaalfde en dertiende eeuw) en in de achttiende en vooral de negentiende en begin twintigste eeuw. Het gefixeerde duinlandschap ontwikkelde zich pas vanaf het begin van de twintigste eeuw. Deze drie typen duinlandschappen hebben waarschijnlijk een relatief grote inwendige stabiliteit. Zij kunnen zich langdurig handhaven en gaan alleen onder invloed van krachtige impulsen in een ander toestand over *('alternative stable states')*. Zij komen daarbij alleen in grotere landschappelijke eenheden tot ontwikkeling. De historische ontwikkeling en het schaalaspect maken aannemelijk dat het mozaïeklandschap, waarin dynamische pionierstadia, graslanden en struwelen elkaar kleinschalig afwisselen, niet het uitgangspunt kan zijn voor het denken over duinontwikkeling. Per duingebied moet een keuze gemaakt worden voor een van de drie hierboven genoemde duinlandschappen.

De rol van de mens als duingebruiker (hoofdstuk 18)

De mens speelde in de afgelopen 1000 jaar een belangrijke rol als gebruiker van het duinlandschap. Globaal bezien kunnen daarbij vier fasen worden onderscheiden:
- het middeleeuwse duingebruik, met vooral begrazing door rundvee;
- het gebruik van de duinen als konijnenwarande (veertiende tot de achttiende eeuw);
- periode van het differentiërend duingebruik (achttiende, negentiende en begin twintigste eeuw);
- de fase van de duinfixatie en -bebossing (twintigste eeuw).

Door de begrazing (konijnenwaranden, rundvee) te reguleren en struiken en bomen te kappen heeft de mens er in belangrijke mate aan bijgedragen dat de duinvegetatie eeuwenlang een pionierkarakter behield. Het is echter onjuist deze invloed te typeren als overexploitatie of roofbouw. Het duingebruik was in de Late Middeleeuwen en Vroegmoderne Tijd sterk gereguleerd en de veronderstelling dat de duinen 'een wildernis' vormden, waar een ieder zijn gang kon gaan, is onjuist. Het duingebruik bleef enkele eeuwen achtereen op min of meer dezelfde wijze georganiseerd. Vanaf het midden van de achttiende eeuw deden zich belangrijke veranderingen voor. Deze werden echter vooral ingegeven door economische en sociaal-culturele motieven en niet door ecologische teloorgang of afnemende exploitatiemogelijkheden.

De achttiende en negentiende-eeuwse veranderingen leidden ook tot een gedeeltelijke privatisering van het duinbezit. Hierdoor differentieerde het gebruik en de ruimtelijke ontwikkeling van de verschillende duingebieden. In de loop van twee eeuwen zijn belangrijke delen van de duinen ontgonnen, vastgelegd en bebost en later ook voor waterwinning gebruikt. De manier waarop dat gebeurde verschilt echter van eiland tot eiland en dit was sterk afhankelijk van de lokale fysisch-geografische en sociaal-culturele omstandigheden. Naast de verschillen in geochemische identiteit van het duinzand verklaart vooral deze differentiatie in de Moderne Tijd een belangrijk deel van de verschillen in landschap en plantengroei, zoals die op dit moment in de onderzochte duinen voorkomen.

Uitdagingen voor de duinbeheerders (hoofdstuk 19)

Het duinbeheer kent een lange traditie, die teruggaat tot de Late Middeleeuwen. Kenmerkend voor de huidige tijd is dat het behoud van natuur-

waarden en biodiversiteit een zelfstandige functie van het duinlandschap is geworden. Tegelijkertijd is het duinlandschap in de laatste eeuw sterk veranderd. Dat plaatst de hedendaagse beheerder voor een aantal dilemma's, die vooral betrekking hebben op de volgende vragen:

- Wat is het streefbeeld voor het duinbeheer?
- Wordt voldaan aan de vereiste milieucondities van de beoogde levensgemeenschappen?
- Doen zich knelpunten voor in de populatienetwerken van de kwetsbare soorten?

In de praktijk van het hedendaagse natuurbeheer is weinig aandacht voor het functioneren van populatienetwerken en de daarin optredende knelpunten, terwijl deze belangrijke beperkingen kunnen inhouden voor de behoud- en herstelmogelijkheden van levensgemeenschappen in de duinen. Deze beperkte aandacht heeft te maken met de kennis en de houding van duinbeheerders. Een gericht opleidings- en operationaliseringsprogramma is dan ook gewenst.

De meest kenmerkende en meest bedreigde plantensoorten van het duinlandschap zijn voor hun voortbestaan afhankelijk van jonge successiestadia met een lage, open vegetatiestructuur en zwakzure tot neutrale bodem. Het zijn juist deze successiestadia die sterk in de verdrukking zijn geraakt door de fixatie van het duinlandschap in de twintigste eeuw. Beheerders reageren hierop met maatregelen, zoals het plaggen van valleien, rooien van struweel en herstel van duinbegrazing. Op langere termijn is voor het behoud van soorten van jongere successiestadia echter ook een herstel van de grote landschapsvormende processen nodig. Daarbij moet vooral gedacht worden aan:

- ontwikkeling van nieuwe strandvlakten, waarop primaire duinvorming kan plaatsvinden. Hiervoor kan goed worden aangesloten bij recente ontwikkelingen in het beleid voor de kustveiligheid, bijvoorbeeld een uitbreiding van strand- en kustsuppleties.
- herstel van grootschalige verstuivingen. Kansen hiervoor liggen met name in het westelijk duingebied van Schouwen (Meeuwenduinen en Zeepeduinen).
- herstel van kleinschalige verstuivingen. Dit is vooral van belang voor de instandhouding en ontwikkeling van soortenrijke duingraslanden. Zonder herstel van de kleinschalige verstuivingen is in grote delen van de oppervlakkig ontkalkte duingebieden (Walcheren, Schouwen, delen van Goeree) ontwikkeling van meer soortenrijke duingraslanden waarschijnlijk niet mogelijk.

Het duinlandschap is niet alleen gefixeerd, het is ook verdeeld over een groot aantal eigenaren en kadastrale percelen. Dit maakt het lastiger de grote landschapsvormende processen in de duinen te herstellen. Beheerders moeten daarom over hun eigendomsgrenzen heen kijken en samen met anderen werken aan het herstel van de duinen als levend landschap. Deze uitdaging heeft de meeste kans van slagen als daarbij een plaats wordt ingeruimd voor andere maatschappelijke belangen, zoals zeewering, recreatie en waterwinning.

Summary

Worlds of difference, landscape and vegetation of the dunes in the South-West Netherlands

Landscape and vegetation of the dunes on the islands of the South-West Netherlands not only differ from each other; compared with the Holland and Flemish mainland coast they have a peculiar character as well. Although established long ago, these features have never been properly described and explained. Therefore this book covers the vegetation of the dunes on Voorne, Goeree, Schouwen and Walcheren, the abiotic differences among these dune areas and the role of man in it.

Geobotanical exploration

Floristic similarities and differences at the island level (chapter 4)

The number of Red List species found in the dunes of the different islands since the mid-19th century is largest in Voorne (130). On Walcheren, Schouwen and Goeree this number ranges from 87 to 95. Dune areas with comparable species diversity do not always include the same species. In all dune areas half of the Red List species found there are pioneer and grassland species. The islands differ distinctly in the number of Red List species that has disappeared over the years. More species have disappeared from the Walcheren dunes than from the other islands (43% and 28-30% respectively). Also, clear differences can be seen in particular species groups. Hygrophytic species declined most strongly on Walcheren. Species of dry and eutrophic grasslands declined especially on Voorne, Walcheren and Schouwen. Dune grassland plants maintained themselves remarkably well on Goeree. The same holds for thicket and forest plants on Voorne.

Dune slack vegetation (chapter 6)

Wet and humid dune slacks contribute significantly to the botanical diversity of dunes in the South-West Netherlands. Especially the pioneer stages are rich in rare and endangered species. Within the plant communities of the wet and humid dune slacks three groups can be distinguished, whereby hydrological regime and chemical buffering are the main determining factors. The communities of calcareous soils that are under the influence of groundwater (basophilic mesoseries: *Centaurio-Saginetum* and *Junco baltici-Schoenetum nigricantis*) have the largest species diversity and accommodate the largest number of Red List species.

Within the *Junco-Schoenetum* a clear differentiation between communities of the calcareous coastal dunes and those of the exposed soils of the former tidal flats in the enclosed estuaries is manifest in the South-West Netherlands. The *Junco-Schoenetum* of the slacks in the calcareous coastal dunes has the highest species diversity. Differences in species diversity and species composition are connected with differences in environmental conditions. In the coastal dunes inflowing basic groundwater plays a larger role. Here, it leads to more humid conditions and the calcium-rich and bicarbonic groundwater creates better conditions for buffering in the developing humus layer as well. Hence, species preferring moist and neutral humus find better environmental conditions here.

The dune areas themselves also differ markedly from each other with respect to plant community occurrence. On Voorne, plant communities of dune slacks are most rich in species. This goes for both the slacks that inundate for a longer period in the wet season (hygroseries) as well as calcium-rich slacks primarily influenced by inflowing groundwater (basophilic mesoseries). Both slack types are presently hardly developed on Walcheren, but likely were more common here in previous years. Calcium-poor slacks influenced by groundwater (acidophylic series) do not occur on Voorne. Those mainly occur on Goeree (inland dunes only), Schouwen (inland and coastal dunes) and Walcheren (inland and coastal dunes).

Humid mesotrophic grassland (chapter 7)

Various types of humid mesotrophic grassland can be found in and along the dune coast of the South-West Netherlands, with a large number of remarkable species. These mesotrophic grasslands occupy different landscape ecological positions and differ from each other depending on the way in which the acidity in the top soil layers is buffered.

- On calcareous sandy soils with a marine origin the *Ononido-Caricetum distantis* occurs. The soil of this community has a neutral or slightly basic pH that is buffered by the carbonate present in the soil. Locally it is present in the Voorne and Goeree (Kwade Hoek) dunes. The community is however most common on the exposed soils in the enclosed estuaries and locally on sandy locations in the endiked 'polder lands'.
- On specific places in enclosed pastures in the inland dune zone a meadow community occurs that belongs to the *Rhinantho-Orchietum morionis*. The soil of this community is characterised by a thick organic top soil with a slightly acidic pH that is buffered by groundwater dependent calcium buffer. This community is well developed in the inland dune zone of Schouwen only.
- On the slopes of superficially decalcified inland dune areas a narrow zone with two to three different mesotrophic grassland communities occurs on the junction of wet to dry zones. To the low side the frame community of *Salix repens* and *Succisa pratensis [Junco-Molinion]* can be found. Higher up the gradient the vegetation belongs to the *Botrychio-Polygaletum*. The soil of this community is slightly acidic and is buffered by a groundwater dependant calcium buffer. This gradient is only well developed in the inland dune zone of Schouwen and Goeree. The *Botrychio-Polygaletum* is also locally present along the drinking water channels in the Oranjezon dunes on Walcheren. The communities of this gradient have declined strongly under water depletion and acidification on Goeree and Schouwen since the first half of the previous century.
- Acidic mesotrophic grasslands (frame community of *Danthonia decumbens [Nardetea])* occur in inland dune areas with deeper decalcification and in areas with strong infiltrating groundwater flow. De soils of these communities have top layers with low pH and low calcium load, preventing buffering in the mildly acidic trajectory. These communities occur in the Walcheren, Schouwen and Goeree inland dunes.

Dry dune grassland and pioneer vegetation (chapter 8)

Three main groups can be distinguished with respect to dry pioneer vegetation and dune grassland in the South-West Netherlands: (1) pioneer vegetation of carbonate-poor soils, (2) pioneer vegetation of carbonate-rich soils and (3) dune grassland with well developed humous topsoils.

The pioneer vegetation of carbonate-poor soils mostly belongs to the species-poor, moss-rich frame community of *Dicranum scoparium [Koelerio-Corynephoretea]*. On Walcheren and Schouwen it covers large parts of the superficially decalcified dune landscape with a closed species-poor vegetation cover. On Goeree it occurs in the inland dunes. Real pioneer vegetations of carbonate-poor soils *(Violo-Corynephoretum)* are getting increasingly rare and amount to small patches only. These mainly occur on Walcheren and Schouwen (inland and coastal dunes) and on Goeree (inland dunes only). On Voorne both pioneer communities of carbonate-poor soils are virtually absent.

Three plant communities can be distinguished within the pioneer plant cover of carbonate-rich soils. The difference in species composition and structure is strongly correlated with the intensity of sand dynamics. The *Phleo-Tortuletum* occurs on somewhat dynamic carbonate-rich sandy soils. However, it does not commonly occur anywhere. It is most common in the Voorne dunes and least common in those of Walcheren. Until the mid-20th century, the *Sileno-Tortuletum* was found in several sites of the South-West Netherlands dunes as well. It had a transitional position

between the pioneer vegetations and the more species-rich humous dune grasslands. Today, it almost completely disappeared. The most common pioneer community of calcium-rich soils is a community that belongs to the frame community of *Hypnum cupressiforme [Koelerio-Corynephoretea]*. The moss layer in this community more or less fully covers the dune landscape, restricting sand drift. This community is common in all calcareous dune areas.

Humus-containing dune grasslands are divided into a community of calcareous soils *(Taraxaco-Galietum*) and soils that are superficially or deeper decalcified (*Festuco-Galietum*). The *Taraxaco-Galietum* is best developed on Voorne. It was also found in the Springert dunes (Goeree), but is almost fully absent from Walcheren and Schouwen. Within the superficially decalcified dune grasslands, two groups can be distinguished: one on soils with buffered topsoil (*Festuco-Galietum trifolietosum*) and one with relatively acidic topsoil (*Festuco-Galietum typicum*). The *Festuco-Galietum trifolietosum* grassland especially occurs in the Goeree inland dunes and locally on Voorne as well. It is also present in the Schouwen dunes (west side of Zeepe) and Walcheren (surroundings of Domburg) where buffering of the top soil layer occurs due to weakly calcareous sand being blown in. The *Festuco-Galietum typicum* grassland occurs locally in the decalcified dune areas where sand is drifting and a layer of humus can build in which organic material and mineral sand are well mixed.

Carbonate content, pH buffering and humus development to a large extent determine the variation within and among the various dune grassland communities. Moreover, dune sand dynamics play an essential role. Nowadays both carbonate-poor and carbonate-rich dunes show only limited dynamics. Relatively species-poor communities dominated by mosses fixate the dune landscape and provide a layered, so-called ectorganic humus profile. Here the mineral sand hardly mixes with organic material, giving the top part of the humus layer a relatively acidic character. Both on carbonate-rich as on carbonate-poor soils these moss-rich communities hardly develop into species-rich dune grasslands. These do occur in places where the organic material is well mixed with mineral sand. This mixture may be the result of sand drift or animal activity (rabbits, moles, small subterranean animals).

Thickets (chapter 9)

A number of clearly different groups of communities can be distinguished within the dune thickets of the Zeeland and South Holland islands. The carbonate content and the water and humidity regulation of the soil are dominant determining factors. Clear development series from pioneer vegetations to older communities can be appreciated within each cluster of communities as well. The thicket communities of wet and humid, carbonate-rich soils are best developed in the Voorne dunes. Comparable communities occur on the former tidal flats in the enclosed estuaries of the delta waters. These belong however to a different type and are less species-rich. The thickets of dry carbonate-rich soils are best developed in the Voorne dunes and locally on Goeree (Springert dunes). Pioneer stages of this type of thicket occur on Schouwen and Walcheren as well. In the older phases, the dune thickets here are differently developed and less rich in species. These older dune thickets are rich in brambles and lack calcicole species.

Hippophae rhamnoides and *Salix repens* play an essential role in the early development of dune thickets. They have properties (N-fixation ability, mycorrhiza formation) that allow them to establish in conditions unsuitable for other woody vegetation. Both species can subsequently quickly spread over a large area, thanks to their capacity to vegetative reproduction, and change its vegetation structure. This involves changes in the soil, creating favourable conditions for other thicket species to get established. Thus, dune slacks can turn into wet willow shrubland and dry pioneer vegetation or dune grassland into sea buckthorn-privet thicket or hawthorn thicket within few decades. Both *Hippophae rhamnoides* and *Salix repens* are sensitive to light competition. Their vitality strongly diminishes as soon as they are overshadowed. That is why they reach their optimal development in pioneer vegetations and hardly get established in existing thickets. When present, this is usually a relict of earlier succession stages. As the roots of *Hippophae rhamnoides* are very susceptible for phytophagous nematodes, problems with nutrient supply emerge in older soils.
Hippophae rhamnoides and *Salix repens* play a similar role in the transition of open pioneer vegetations to thicket communities. They do have dissimilar ecological amplitudes. *Hippophae* is better able than *Salix repens* to settle and maintain itself in relatively extreme habitats. This holds true both for dry as for wet, brackish circumstances. Due to a lesser susceptibility for *Salix repens'* roots to phytophagous nematodes, it is better able to settle and maintain itself in habitats that are relatively rich in humus. *Salix repens* also has a stronger resistance against surface herbivory and mowing. This explains the absence of *Hippophae rhamnoides* in mown humid dune slacks.

The conventional Dutch typology of dune thickets insufficiently takes the dynamic character and the position of sea buckthorn and creeping willow thickets into account. That is why it has been suggested to follow the classification of thickets as introduced by German researchers H.E. Weber and E. Preising (class *Salicetea arenaria*, order *Salicetalia arenariae*) in The Netherlands as well. For now, a further subdivision of this class and order in two alliances for the carbonate-poor Wadden district and the carbonate-rich Dune district seems unnecessary. It is important though to reserve a separate position for wet sea buckthorn thickets besides that of dry sea buckthorn thickets. A syntaxonomical revision of all West European sea buckthorn and creeping willow thickets is desirable.

Distribution patterns of separate species (chapter 10)

Not all vegetation variation in the dunes of the South-West Netherlands is explained by differences in environmental conditions. In several dune areas species are absent, although habitat requirements are met. The following factors play a role in this:

- Limited dispersal, restricting some species from reaching isolated habitats. The absence of various dune grassland plants on Walcheren and Schouwen and the absence of *Schoenus nigricans* from various Grevelingen islands can most likely thus be explained.
- Population and flower ecology: Species that depend on cross fertilization require settlement of several individuals in close proximity of each other in order to develop viable populations. Examples are *Teucrium scorodonia* and *Polygonatum odoratum*. Both species occur on Schouwen, but are probably limited in dispersal due to these factors.
- Man, intentionally or unintentionally, plays a role in the introduction of species. This is especially valid for a number of forest and thicket plants that have most likely been introduced by man in the coastal area of the South-West Netherlands (for example *Rubus elegantispinosus* to Walcheren, *Teucrium scorodonia* to Schouwen and Voorne and possibly to Walcheren as well) in past centuries. Also, land use is of importance. This may affect vegetation structure, causing disappearance of species or limitations in completing their life cycle (various meadow plants in the Goeree inland dunes).

Population genetic structure of Briza media and Anacamptis morio (chapter 10)

Briza media and *Anacamptis morio* are two meadow plants that occur under similar environmental conditions, but strongly differ in reproductive system. This is manifest in the spatial structure of the population networks of both species as well.

Briza media is a cross fertilizer, forms large populations and is, partially due to its ability to reproduce vegetatively, able to sustain its genetic variability at the population level. The *Briza media* populations of the South-West Netherlands inner dunes most likely used to be part of a larger coherent network. For dispersal the species depends on animal transport and human activities. As a result of changing land use in the second half of the 20th century, these dispersal mechanisms hardly operate. That is why *Briza media* is unable to colonise new suitable spots. Thanks to the large size of its local populations and the ability of vegetative reproduction, probably no inbreeding or genetic erosion takes place within

the species (for now). This may however change in the future. *Anacamptis morio* has a reproductive and dispersal strategy that is adapted to covering large distances and colonising new suitable habitats. The species is able to bridge distances of several kilometres with its fine seeds, tuned to wind dispersal. On recently colonised sites, it then further depends on self-pollination. Possibly, not all individuals are equally able to reproduce by self-pollination. This explains the occurrence of single *A. morio* plants from which no larger populations develop. Perhaps variability within and among population is the case with respect to this issue. Self-pollination probably occurs frequently in young populations. Among them are relatively few heterozygote individuals and genetic differences between plants at small distances can be large. As populations get older and larger, mixing of subpopulations that consist of several independent colonisations can take place. Heterozygosity and genetic variability will then increase. In such populations of stronger variety, possibly selection in favour of cross pollination occurs. Neither in the case of *Anacamptis morio* in South-West Netherlands are there indications for declining genetic variability and genetic erosion of the area of distribution. Here, the low variability and strong differentiation of subpopulations are not caused by fragmentation of population networks, but part of the species' dispersal and colonisation strategy.

In the population network of both grassland species critical factors play a role that involve the presence of grazers in the ecosystem. The growth habit of *Briza media* is well adapted to intensive grazing. The most critical factor of population development is large distance dispersal. In natural circumstances this species depends on animal or human transport for covering those distances. The growth habit of *Anacamptis morio* makes it susceptible to herbivory. Grazing limits its capacity to reproduce, and with that its chances of developing new populations on abiotically suitable sites. This species is well able to bridge larger distances. Therefore, the development of new populations does not so much depend on the dispersal ability as such, but on the ability to spread after an initial single settlement. Various factors play a role here. Reproductive biology is one of them. Others are the availability of suitable mycorrhiza fungi and the absence of high grazing pressure.

Geology

Physico-chemical difference in the dune sand (chapter 11)

The South-West Netherlands dune sand shows clear differences in granulometric distribution, geochemical composition and carbonate content. They form a spatial gradient. Walcheren is characterised by relatively coarse dune sand that is poor in carbonate. On the contrary, the Voorne dunes consist of relatively fine and carbonate-rich sand with a more varied chemical composition. The Schouwen dune sand is geochemically most similar to that of Walcheren, though slightly finer. The Goeree dune sand is partly the same as that of Schouwen. Another part is closer to the finer and more carbonate-rich Voorne dune sand. These differences can be explained by three causes.

Firstly, a gradient occurs in the sediment of the shallow zone along the South-West Netherlands coast, where sand particles get increasingly smaller as one travels from south to north. This is primarily caused by a net transport of finer particles northward. Also, the estuarine sedimentation environment in the Haringvliet mouth possibly plays a role, trapping more fine sediment here. As all dune sand originates from the shallow coastal zone, these differences in sediment composition lead to differences in dune sand grain size. Since finer sediments can have a higher content of trace elements and other minerals besides SiO_2, these sediment composition differences can give rise to dune sand chemical composition differences.

Secondly, differences in geological subsoil of the coastal area play a role as well. In the southern part of the area under investigation (Walcheren, Schouwen) the Eem and Boxtel Formations have been deposited in the Late Pleistocene. These are formations of marine or estuarine origin or developed from them. The Formation of Kreftenheye is deposited in the surroundings of the Haringvliet mouth in the Late Pleistocene. It has a fluvial origin and consists of material from a Central European source. In it, lime stone rains and materials from a volcanic source are present. These geological differences contribute to the differences in geochemical composition and primary carbonate content of the dune sand as well.

Finally, the various dune areas each have their own developmental history that is strongly affected by their position in the local coastal system. Especially the position with regard to the tidal currents in the separate inlets is of importance. The northern Walcheren dunes have been dominated for centuries by the incoming tidal flood current to the Oosterschelde, while for the Schouwen dunes the ebb current from the same estuary is an important factor. This explains why the dunes of northern Walcheren are strongly enriched by (largely decalcified) sediment from the pre-Roman barrier beaches, while sand from the Oosterschelde played an important role on Schouwen. These different positions in the regional water system explain the differences in dune sand composition of the two areas that are geologically closely related. The relatively heterogeneous Goeree dune sand can be explained in a similar way. During the developmental history of these dunes, the tidal currents from the Brouwershaven inlet were sometimes dominant over that of the developing Haringvliet mouth, and sometimes vice versa. Thus, coastal sediments with geologically various origins could contribute to dune formation in this area.

Historic development and use by man

Paleo-ecological reconstruction of the Walcheren inland dune landscape 1350-1650 (chapter 13)

A reconstruction of the inner dune landscape of north-western Walcheren from the late 14th till the mid 17th century was possible, based on a peat profile formed in a ditch from the subsoil of the Berkenbosch (Oostkapelle) estate. This development can be divided into four phases: (1) Late 14th - early 15th century this inner dune area consisted of a crop field landscape. Signs of livestock grazing are present, but clear evidence of permanent pasturing is absent. Most likely fallow crop fields were periodically grazed. Forest and coppice complexes hardly existed in this phase. (2) Mid 15th century land use became more extensive. Grain cultivation declined and part of the crop fields was probably turned into grassland. At the same time, the area became wetter. It is clear from historical sources that forest was planted in this period. (3) In the 16th century further peat growth occurred. At the same time, the amount of alder forest increased strongly. Most likely it involved coppice that was pastured periodically. There are indications for decreasing groundwater levels in the second half of this period. So probably the hydrological regime changed. (4) In the 17th century sand from the bordering dune area drifted over the coppice. This period coincides with the establishment of precursors of the 18th century estates. Possibly, part of the medieval coppice being covered with drifted sand prompted the owners to rejuvenate the plantation and create new lanes and new coppice plots.

Medieval cultivated land in the inner dunes of the various islands (chapter 13)

The inland dune landscapes of Walcheren, Schouwen, Goeree and Voorne went through clearly diverse developments. Three lines of development can be discerned.

- The Walcheren inner dunes developed as agricultural landscape in the early Middle Ages. Then, they were partly covered by drifting sand in the 11th, 12th or 13th century. In shape they are similar to the inner dunes of Schouwen and Goeree, which is expressed by the use of the toponym 'haaiman' in the late 13th century. Starting from the late Middle Ages, large parts were planted with forest and coppice. In the 17th and 18th centuries estates were built here. Originally the early medieval cultural landscape in the Oostkapelle surroundings most likely stretched further

north- and eastwards. These parts were covered with drifted sand by developing young dunes and beach plains in the late Middle Ages and were added to the wildernesses of the Veere lords ('Vronen van Oostkapelle', now part of Oranjezon dune area). For this reason, little remains of the original medieval cultivated land on Walcheren. This is illustrated by the disappearance of the toponym 'haaiman'.

- The inner dunes of Schouwen and Goeree have developed from an early Medieval culture landscape as well. Elements of this are still recognisable. This is confirmed by the use of the Medieval toponyms 'haaiman' and 'haaimeet' in descriptions and indications. Just as on Walcheren, parts of the culture landscape are covered with drifted dune sand. The covered grounds became part of wildernesses (owned by a count or a local lord). This is an important difference with Goeree. Although wildernesses existed there as well ('West-, Oost- and Middelduinen'), they never formed a significant threat against the surrounding cultivated land. An important differentiation between the culture landscapes of the Schouwen and Goeree inner dunes also lies in the land use intensity in modern times. On Schouwen mainly extensification and forestation occurred. In the 20th century, important parts of the previous cultivated land even received the status of nature reserves ('Vroongronden'). However, the agricultural land use on Goeree only intensified starting from the mid-19th century.
- The Voorne inner dunes fully developed in their own particular way. They probably only formed after the year 1000 and developed more or less at the same time as the polder lands farther inland. Initially, they were subjected to seignorial rule, being wilderness. To the extent that any cultivated land is present in the inner dune zone, this is due to cultivation of wildernesses of the count of Holland starting from the late Middle Ages. Also, up to the early Modern Age the sea could reach areas located far inland. This led to floods and sand drifts, depositing sand on cultivated land with clay soils. Hence, the inner dune zone locally shifted inland from the Middle Ages on.

Rabbit warrens (chapter 14)

From the late Middle Ages until well into the 18th century the most important use of dunes was that of rabbit warrens, where rabbits were protected and culled. Rabbit meat and fur were in great demand and that is why areas where rabbits could live were interesting as economic objects. Most large dune areas were leased for rabbit trapping in the 17th and 18th centuries. Here, these animals were highly appreciated and intensive population management was in place. Large numbers were culled each year, but the landlord ensured that the population numbers stayed high throughout the lease periods. The tenants tried hard to keep the population numbers as high as possible. The dunes, especially the dune slacks they contained, were sometimes grazed by cattle as well. Still, until into the 18th century this cattle pasturing was always subordinated to the goal of rabbit warrens and was of little financial importance. Landlords and tenants in the early Modern period were quite aware of the ecological interactions between rabbits and other grazers. That is why cattle grazing was applied in order to improve the rabbits' feeding conditions. Tenants were not in a position to make independent decisions on such matters. They consulted the estate managers, who in their turn asked their superiors for permission. The early Modern period dune warrens were strictly regulated and rigidly structured enterprises with a large degree of continuity. On most Zeeland and South Holland islands little changed in the way in which the dunes were leased for seven or ten years in approximately 150 years. On Schouwen a few changes did occur, but these mainly involved changes in the physical conditions of the dune (sand drift) and with changes in ownership. Here as well, the warren exploitation went unchanged.

What did change in the course of the 17th and 18th centuries was the economic value of the rabbit warren. The lease revenues decreased by 40% from 1640 until the mid-18th century and showed a clear decline compared with the lease prices for agricultural ground and the average price of meat in The Netherlands. Over shorter periods of time lease revenues showed clear fluctuations as well, which were related with developments in both the agricultural economy (grain price, lease price agricultural ground) as well as in the price development of luxury urban goods (average price of meat). In the course of the 18th century most rabbit warrens were terminated. On Schouwen alone the dunes kept being leased until the first decades of the 19th century. The exact time of and direct reason for closing down rabbit warrens was different from case to case. Financial and administrative considerations by the Holland domain authorities played an important role on Voorne and Goeree. Complaints of local estate owners about damage caused by rabbits settled the matter on Walcheren. Remarkably, in none of the dune areas in focus sand drift was a reason to close down the warrens. Large-scale sand drifts in the 18th century really only occurred on Schouwen, where warrens lasted longest.

New forms of dune use from the mid-18th century (chapter 15)

During the years 1720-1770 most rabbit warrens had closed down in the Zeeland and South Holland island dunes. Other uses, such as cattle pasturing, coppice growing and dune use for field cropping and horticulture then became more important. This development did not occur similarly in all dune areas and dune use started to differentiate. The following factors played a role in this process:

- In the 18th and 19th centuries, several domain councils decided to shed (parts of) the dune areas. The moment at which such decisions were taken determines further development. In areas where parts of the dunes were already shed in the 18th century, private individuals could develop initiatives sooner and longer. These areas became fragmented and received more separate functional uses (Voorne). In dune areas that were not shed or shed late, a strict management regime was maintained for a long time, keeping the dune area as a single unit (Walcheren, Schouwen).
- Natural condition: In the 19th century, especially on Walcheren and Schouwen, dune dynamics were strong. This explains why interest in taking on these dunes was low. Therefore, the dunes long remained a unity and under central authority control.
- Landscape structure in the surroundings: In areas with many surrounding grasslands the need for additional pasture area was smaller than in areas that were predominantly used for field crop purposes. This explains why dune grazing proved to be more successful in some places (Goeree) than in others (Walcheren).
- Urban effects: In the late 19th and early 20th centuries, new functional uses for the dune (groundwater extraction, recreational use, conservation of natural beauty) emerged from urban areas. Dune areas close to cities underwent these effects sooner and more so than more remote dune areas (Voorne and Walcheren versus Goeree and Schouwen).

Conclusions

Dunes of South-West Netherlands as links in a chain (chapter 16)

The differences in landscape and vegetation of the dunes of the Zeeland and South Holland islands clearly correspond with differences in geology and geochemistry of the dune sand. Three separate sub-areas that differ in carbonate content and probably in geochemical identity as well can be identified in the area of the 'calcareous' dunes along the south-eastern North Sea coast:

- The Holland dunes starting from Bergen till Goeree with high carbonate contents (3.5% - 5%) of which the geological and geochemical identity seems to be connected with fluvial depositions of the Kreftenheye Formation.
- The dunes of Goeree, the Zeeland islands and the most eastern part of the Flemish coast, with lower carbonate contents (maximum 2% - 3.5%), of which the sand seems to be related to the depositions of the marine Eem Formation.
- The dunes of the North French coast and the Flemish west coast with high carbonate contents (5% - 10%), that most likely are geochemically affected by the nearby carbonate-rich North French cliff coast.

The two sub-areas that are most rich in carbonate (Holland mainland coast and the North French and West Flemish coastal area) have most likely developed into core areas of flora that dwell in calcareous and dry environments. The Zeeland island area and the utterly eastern parts of the Flemish coast are less rich in calcicole species and form a 'phytogeographic hiatus'. The existence of this hiatus or gap is explained by the following factors: (1) the dunes of the Zeeland islands and the Flemish east coast have lower initial carbonate contents, confronting species of later successive stages earlier with decalcification of the top soil layers. (2) These coastal parts have a relatively isolated position with regard to both the core areas. The northward directed sea currents and the presence of inlets play a role here as well. During the Holocene, this made it difficult for plant species to colonise this coastal area. (3) From Roman times on, the barrier beaches were exposed to large-scale erosion, giving the present plant populations here a larger chance to go extinct than along the Holland coast for example.

Dunes as dynamic landscape (chapter 17)

Three types of dune landscape can be distinguished, based on the balance between geomorphologic processes on the one hand and vegetation development on the other:

- Large-scale drifting dunes with strongly dominant geomorphologic dynamics of shifting dunes and absent plant cover.
- Small-scale drifting dunes with more or less balanced geomorphologic dynamics and vegetation development.
- Fixed dunes in which the vegetation develops to an extent that geomorphologic dynamics become close to impossible.

Until recently, a vision was dominant among ecologists and nature conservation managers aimed at a mosaic landscape with large diversity and small-scale alternation of pioneer stages, grasslands and thickets. This vision was based on the situation that occurred in large dune areas in the mid-20th century. Viewed on a broader time scale, however, this mosaic landscape should be seen as a temporary transitional stage between the open pioneer landscapes of which the dunes consisted over many centuries, and the present fixed dune landscape with lots of brushwood, thickets and forest. Starting from the Middle Ages until into the 20th century the small-scale drifting dune landscape was dominant, with tall trees and brushes almost completely absent. Large-scale sand drifts then only occurred on Walcheren and Schouwen in the Middle Ages (11th, 12th and 13th centuries) and in the 18th and especially the 19th and early 20th centuries. The fixed dune landscape only developed in the early 20th century. These three types of dune landscapes most likely have a relatively large internal stability. They can maintain themselves for long periods of time and only shift to alternative stable states under strong impulses. Also, they only develop in larger landscape units only. The historical development and the scale issue support the case that the mosaic landscape with its small-scale alternation of dynamic pioneer stages, grasslands and thickets can not be the starting point in dune development thinking. With respect to every dune area one of the three listed dune landscapes should be decided for.

The role of man in dune use (chapter 18)

In the past 1000 years, man has played an important role by using the dune landscape. Generally, four phases can be distinguished:

- Medieval dune use, especially cattle pasturing.
- Use of dunes as rabbit warrens (14th until the 18th century).
- Period of differentiating dune use (18th, 19th and early 20th centuries).
- Phase of dune fixation and forestation (20th century)

By regulating herbivory (rabbit warrens, cattle) and cutting brushes and trees, man contributed in preserving a pioneer character of the dune vegetation. However, it is wrong to characterise these effects as overexploitation. Dune use in the late Middle Ages and Early Modern Time was heavily regulated and the suggestion that dunes were a 'wilderness' where anyone could do as he pleased is false. Dune use was largely organised in the same way during a number of centuries. From the mid-18th century important changes occurred. Still, these were mainly invoked by socio-cultural grounds and not by ecological decline or less possibilities for exploitation.

The 18th and 19th centuries' changes led to a partial privatisation of dune property. This meant a differentiation of the use and spatial development of the various dune areas. In the course of two centuries, important parts of the dunes have been reclaimed, fixed and afforested and later used for water extraction as well. The way in which that happened was different on each island, strongly depending on the local physico-geographical and socio-cultural circumstances. Besides the differences in geochemical identity of the dune sand, especially this differentiation largely explains differences in landscape and vegetation that are present today in the studied dunes.

Challenges for dune managers (chapter 19)

Dune management is part of a long tradition that goes back to the late Middle Ages. An important feature of the present era is that conserving ecological features and biodiversity became an independent function of the dune landscape. At the same time, the dune landscape underwent strong changes in the past century. This demands answers from contemporary managers on a number of issues and dilemmas, mainly with respect to the following questions:

- What vision for dune management is leading?
- Are the required environmental conditions of the envisioned communities met?
- Do bottlenecks occur in the population networks of vulnerable species?

In the daily practice of contemporary nature management little attention is devoted to functioning of population networks and the bottlenecks that occur in them, although these may involve important limitations for conserving and restoring dune communities. This limited attention has to do with the level of knowledge and attitude of dune managers. Therefore, a focussed program of education and application is desirable.

The most characteristic and endangered dune species depend for their survival on young succession stages with a low, open vegetation structure and a mildly acidic or neutral soil. These especially involve those succession stages that became increasingly marginalised by the fixation of the dune landscape in the 20th century. Managers responded with measures such as turfing slacks, clearing thickets and restoring dune pasturing. On a longer term, however, reinstating large scale processes that shape the landscape are needed to conserve species of younger stages of succession. This particularly involves:

- Development of new beach plains on which primary dune formation can take place. This should be fine-tuned with recent developments in coastal safety policies, which involve a possible extension of beach and coastal sand supplements.
- Restoring large-scale sand drifts. Especially the western Schouwen dune area ('Meeuwenduinen' and 'Zeepe') offers opportunities.
- Restoring small-scale sand drifts. This is especially relevant for maintaining and development of species-rich dune grasslands.
- Without restoring small-scale sand drifts, development of more species-rich dune grasslands is probably impossible in large parts of superficially decalcified dune areas (Walcheren, Schouwen, parts of Goeree).

The dune landscape is not only fixed; it is divided over a large number of owners and cadastral plots as well. This makes it harder to restore large landscape-forming processes in the dunes. Managers should therefore look beyond the borders of their properties and cooperate in restoring the dunes as a dynamic landscape. This challenge is most likely to succeed when other public interests are involved as well, such as coast line protection, recreation and water extraction.

Literatuur

Aa, A.J. van der, 1852. *Biographisch Woordenboek der Nederlanden, bevattende levensbeschrijvingen van zoodanige personen, die zich op eenigerlei wijze in ons vaderland hebben vermaard gemaakt.* Haarlem, J.J. van Brederode. 7 delen.

Adema, E.B., A.P. Grootjans, J. Petersen *et al.* 2002. Alternative stable states in a wet calcareous dune slack. *Journal of Vegetation Science* 13, 107-114.

Adema, E.B., J. v.d. Koppel, H.A.J. Meijer *et al.* 2005. Enhanced nitrogen loss may explain alternative stable states in dune slack succession. *Oikos* 109, 374-386.

Adriani, M.J. & E. van der Maarel, 1968. *Voorne in de branding*. Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek, Oostvoorne.

Aggenbach, C.J.S. & M. Annema. 2005. *Einddoelen voor natuur in de Oost- en Middelduinen*. Rapport KWR 04.082, KIWA Water Research, Nieuwegein.

Alkemade, K. van & P. van der Schelling, 1729. *Beschrijvinge van de Stad Brielle en den Lande van Voorn*. Ph. Losel, Rotterdam. 2 delen.

Annema, M. 1994. *Oppervlakkige en freatische grondwaterstroming in de Middelduinen*. Intern Rapport Delta Nutsbedrijven, Goedereede.

Annema, M. & A.J.M. Jansen, 1998. Het herstel van het vroongrondengebied Midden- en Oostduinen op Goeree. *Stratiotes* 17, 20-60.

Anonymus, 1992. *Grote Historische Provincieatlas 1:25.000. Zeeland 1856-1858*. Wolters-Noordhoff Atlasproducties, Groningen.

Antonisse, R. & B. Jansen, 1991. *Worsteling om water. De openbare watervoorziening in Zuidwest-Nederland*. Delta Nutsbedrijven, Middelburg.

Aptroot, A., C.M. van Herk, L.B. Sparrius *et al.* 2004. Checklist van de Nederlandse korstmossen en korstmosparasieten. *Buxboumiella* 69, 17-55.

Arentsen, J.G.M. & J. de Kuiper, 1992. *Inventaris van de Collecties De Bruijne (1738) 1810-1981*. Rijksarchief in Zeeland, Middelburg.

Arnolds, E.J.M. & E. van der Maarel, 1979. De ecologische groepen in de standaardlijst van de Nederlandse flora 1975. *Gorteria* 9, 303-312.

Assendorp, D. & H.J. Mücher, 1990. Dynamiek van de duinen weerspiegeld in een bodemprofiel met begraven bodems in het duingebied Meijendel, Den Haag. *De Levende Natuur* 91, 40-45.

Augustyn, B. 1992. *Zeespiegelrijzing, transgressiefasen en stormvloeden in maritiem Vlaanderen tot het einde van de XVIde eeuw. Een landschappelijke, ecologische en klimatologische studie in historische perspectief.* Studia 3738, Algemeen Rijksarchief, Brussel. 2 delen.

Augustyn, B. 1995. De evolutie van het duinecosysteem in Vlaanderen in de Middeleeuwen: anthropogene factoren versus zeespiegelrijzigingstheorie. *Historisch Geografisch Tijdschrift* 13, 9-19.

Back, I.P., P. Blom, P.A. Henderikx *et al.* 2007. *Cartularium van de heren van Veere uit het geslacht van Borsele 1282-1481, 1555*. Uitgeverij Verloren, Hilversum.

Baert, J. 1943. *Jan Kops, pionier van Hollands landbouw*. Nijhoff, 's Gravenhage.

Bakker, M. & L. Groot, 1996. Typologie van de droge duingraslanden op Voorne. *Stratiotes* 13, 57-77.

Bakker, T.W.M., J.A. Klijn & F.J. van Zadelhoff, 1979a. *Basisrapport T.N.O. Duinvalleien*. Rapport Studie- en Informatiecentrum TNO voor Milieu-onderzoek, Delft.

Bakker, T.W.M., J.A. Klijn & F.J. van Zadelhoff, 1979b, c, d & e. *Deelrapport* betreffende (b) *Voorne*, (c) *Goeree*, (d) *Schouwen* en (e) *Walcheren*, behorend bij Bakker *et al.* (1979a), Basisrapport TNO Duinvalleien, Studie- en Informatiecentrum TNO voor Milieu-onderzoek, Delft.

Bakker, T.W.M., J.A. Klijn & F.J. van Zadelhoff, 1979f. *Duinen en duinvalleien. Een landschapsecologische studie van het Nederlandse duingebied*. PUDOC, Wageningen.

Bakker, T.W.M. 1981. *Nederlandse kustduinen, geohydrologie*. Dissertatie LH Wageningen. PUDOC, Wageningen.

Bakker, H. de, 1976. Fysische eigenschappen van de grond. In: *Cursus Bodemkunde (3e druk), deel 1 Algemene Bodemkunde*. Ministerie van Landbouw/Consulentschap bodemaangelegenheden in de Landbouw, Wageningen, 9-37.

Bangma, A.H. & E. Bink, 1981. *Een vegetatieonderzoek van de vochtige valleien in een transect in de Meeuwen- en Zeepeduinen op Schouwen*. Studentenverslag Vakgroep Landschapsecologie, R.U. Utrecht.

Barendregt, A. 1982. The coastal heathland vegetation of the Netherlands and notes on inland *Empetrum* heathlands. *Phytocoenologia* 10, 425-462.

Barendregt, A. & J. Dekker, 2007. Landscape ecology and the National Ecological Network in the Netherlands. In: T.M. de Jong *et al.* (eds.), *Landscape ecology in the Dutch context: nature, town and infrastructure*, 35-73. KNNV Publishing, Zeist.

Barkman, J.J. 1963. *Carex trinervis* Degl. in Drente. *Gorteria* 1, 149-152.

Bartish, I.V., J.W.Kadereit & H.P. Comes, 2006. Late Quaternary history of *Hippophae rhamnoides* L. (*Eleagnaceae*) inferred from chalcone synthase intron (CHSI) sequences and chloroplast DNA variation. *Molecular Ecology* 15, 4065-4083.

Bavel, B.J.P. van & J.L. van Zanden, 2004. The jump-start of the Holland economy during the late-medieval crisis c. 1350-c. 1500. *Economic History Review* 57, 503-532.

Beeftink, W.G. 1951. *De vegetatie van de duinen en schorren van de Kaloot*. Studentenverslag Laboratorium Plantensystematiek en -Geografie, Wageningen.

Beeftink, W.G. 1965. *De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband*. Dissertatie LH Wageningen, tevens verschenen als Mededelingen LH Wageningen, 65-1.

Beeftink, W.G. 1989. Dit land ontstaan uit zilte invloeden. Kosmische en klimatologische effecten op het zeeniveau en hun relatie tot het ontstaan en voortbestaan van Walcheren. *Walacria, een kroniek van Walcheren* 2, 21-43.

Beek, A. van de, 1979. Taxonomie en nomenclatuur van de koebraam. *Gorteria* 9, 204-208.

Beekman, A.A. 1905 Het dijk- en waterschapsrecht in Nederland vóór 1795. Twee delen. Martinus Nijhof, 's Gravenhage.

Beekman, F. 1991. Elzenmeten. *Sterna* 36, 38-41.

Beekman, F. 1992. Slufters in de Oosterscheldemonding. *Sterna* 37, 73-75.

Beekman, F. 2007. *De Kop van Schouwen onder het zand. Duizend jaar duinvorming en duingebruik op een Zeeuws eiland*. Uitgeverij Matrijs, Utrecht.

Beets, D.J. & A.J.F. van der Spek, 2000. The Holocene evolution of the barrier and the back-barrier basins of Belgium and the Netherlands as a function of late Weichselian morphology, relative sea-level rise and sediment supply. *Geologie en Mijnbouw/ Netherlands Journal of Geosciences* 79, 3-16.

Bekkers, F.M. 2001. *Vegetatiestructuur Bosreservaat Slikken van Flakkee: ruimtelijke en temporele relaties*. Studentenrapport IAHL, Velp.

Benthem Jutting, W.S.S. van, 1969. Leendert Bomme, 1727-1788; een 18e-eeuwse bioloog te Middelburg. *Archief Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen* 1969, 21-35.

Bennema, J. 1949. De Schouwse duinen. *Natura* 46, 80-82.

Bennema, J. & K. van der Meer, 1952. *De bodemkartering van Walcheren*. Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen 58.4, Wageningen.

Beijersbergen, J., & W. van Wijngaarden, 1982. De verarming van de plantengroei in de duinen van Goeree. *Duin* 1982 (1), 3-10.

Beijersbergen, J., J. Vermue & G. Slob, 1983. De verarming van de plantengroei in de duinen van Schouwen. *Sterna* 27, 8-21.

Beijersbergen, J. 1990. Grondwaterbeheer en regeneratie van duinvalleivegetaties in de duinen van Schouwen. In: Koerselman, W., M.A. den Hoed, A.J.M. Jansen *et al.* (eds.) *Natuurwaarden en waterwinning in de duinen; mogelijkheden voor*

behoud, herstel en ontwikkeling van natuurwaarden. Mededeling 114, KIWA, Rijswijk.
Beijersbergen, J. 2002. Natuurherstel op de Vroongronden. *Sterna* 47, 56-58.
Berendsen, H.J.A. & E. Stouthamer, 2001. *Palaeographic development of the Rhine-Meuse delta, The Netherlands*. Koninklijke Van Gorcum, Assen.
Berg, J.H. van den. 1984. Morphological changes of the ebb-tidal delta of the Eastern Scheldt during recent decades. *Geologie en Mijnbouw* 63, 363-375.
Bergh, L.Ph.C. van den (ed.), 1866. *Oorkondenboek van Holland en Zeeland. Eerste afdeling tot het einde van het Hollandse huis.* Deel I: 715-186. Nijhof/Mulder, 's Gravenhage/Amsterdam.
Bieleman, J. 2008. *Boeren in Nederland. Geschiedenis van de landbouw 1500-2000.* Boom, Amsterdam.
Binggeli, P., M. Eakin, A.Macfayden *et al.* 1992. Impact of the alien sea buckthorn (*Hippophae rahmnoides* L.) on sand dune ecosystems in Ireland. In: Carter *et al.* (eds.), *Coastal dunes, geomorphology, ecology and management*, 325-337. Balkema, Rotterdam.
Blaauw, M., B. van Geel, D. Mauquoy *et al.* 2004. Carbon-14 wiggle-match dating of peat deposits: advantages and limitations. *Journal of Quaternary Science* 19: 177-181.
Bloemendaal. F.H.J.L., J.G.M. Roelofs & M.J.H. de Lyon, 1988a. Saliniteit en chemische typologie. In: F.H.G.L. Bloemendaal & J.G.M. Roelofs (eds.), *Waterplanten en waterkwaliteit*, Natuurhistorische Bibliotheek nr. 45. KNNV, Utrecht, 79-96.
Blom, C.W.P.M., L.M.F. Husson & V. Westhoff, 1979. The vegetation of two dune grasslands in relation to physical soil factors. In: C.W.P.M. Blom, *Effects of trampling and soil compaction on the occurence of some Plantago species in coastal sand dunes*, Dissertatie KU Nijmegen, 93-121.
Boeken, M., D. van der Laan & P.A.I. Oremus, 1980. Changes in the flora of the Voorne coastal area. *Verhandelingen Koninklijke Academie der Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde 2e reeks* 75, 28-32.
Boeken, M., 1983. *Veranderingen in de flora van het kustgebied van Oostvoorne*. Studentenverslag Instituut voor Oecologisch Onderzoek nr. 37-1983, Oostvoorne.
Boer, R. J. de, 1981. *Floristische waarnemingen in het duingebied van Schouwen. Een voorlopig overzicht van de flora van de reliëfrijke duinen en de half-natuurlijke landschapelementen in de binnenduinvlakte*. Rapport R.U. Utrecht, Vakgroep Fysische Geografie, Geografisch Instituut. Utrecht.
Boerboom, J.H.A. 1957. Les pelouses sèches des dunes de la côte néerlandaise. *Acta Botanica Neerlandica* 6, 642-680.
Boerboom, J.H.A. 1958. Begroeiing en landschap van de duinen onder Scheveningen en Wassenaar van omstreeks 1300 tot heden; een historisch-vegetatiekundige studie. In: Adviescommissie Duinbeplanting, *Beplanting en recreatie in de Haagse Duinen*. Mededeling ITBON nr. 39, Bijlage 2.
Boerboom, J.H.A. 1960. *De plantengemeenschappen van de Wassenaarse duinen*. Dissertatie Landbouwhogeschool Wageningen; tevens verschenen als Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 60 (10).
Boers, B. 1843. *Beschrijving van het eiland Goeree en Overflakkee*. Jongejan, Sommelsdijk.
Boom, B. van den, J. Holtland & E.J. Lammerts, 2004. *De duinen van Staatsbosbeheer. Evaluatie van herstelbeheer in de kuststrook.* Staatsbosbeheer, Driebergen.
Boorman, L.A. & E. van der Maarel, 1997. Dune grassland. In: van der Maarel (ed.), *Dry coastal ecosystems. General aspects.* Ecosystems of the World 2c, Elsevier, Amsterdam etc., 323-359.
Boot, R.G.A. & D. van Dorp, 1986. *De plantengroei van de duinen van Oostvoorne in 1980 en veranderingen sinds 1934*. Stichting Zuidhollands Landschap, Rotterdam.
Booy, G., R.J.J. Hendriks, M.J.M. Smulders *et al.* 2000. Genetic diversity and the survival op populations. *Plant Biology* 2, 379-395.
Borger, G.J. 1988. De bedreiger bedreigd. De wisselwerking tussen menselijk invloed en natuurlijke processen in de bewoningsgeschiedenis van een waterrijk gebied. *Bijdragen en mededelingen betreffende de geschiedenis der Nederlanden* 103, 522-533.
Boxel, J.H. van, P.D. Jungerius, N. Kieffer *et al.* 1997. Ecological effect of reactivation of artificially stabilised blowouts in coastal dunes. *Journal of Coastal Conservation* 3, 57-62.
Bouman, F., D. Boesewinkel, R. Bregman *et al.* 2000. *Verspreiding van zaden*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
Brakke, L.E. de, 1930. Inleiding tot eene beschrijving der rechten van de heer van Vere. *Archief Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen* 1930, 141-195.
Broeke, M. van den. 2001. *Jan Arends, Buitenplaatsen op Walcheren.* Stichting NBHL/Canaletto/Repro-Holland, Alphen aan den Rijn.
Bruin, C., 1991. Het *Junco baltici-Schoenetum nigricantis* en enkele nauw verwante vegetatietypen. *Stratiotes* 3, 40-60.
Bruin, M.P. de, 1956. *De kust van Walcheren*. Altorffer, Middelburg.
Bruin, M.P. de, 1960. De aannemer Dirk Dronkers en het drama van de Zeeuws-Limburgs spoorweg. *Zeeuws Tijdschrift* 10, 85-99.
Brussaard, L. & W.J. van der Weijden, 1980. Biogeografie van eilanden. I. Op weg naar een voorspellende theorie in de ecologie en II. De consequenties voor het natuurbeheer. *Intermediair* 1980, 18 (2 mei 1980) en 19 (9 mei 1980).
Brussaard, L. 1984. Recente ontwikkelingen in de eilandbiogeografie. *Vakblad voor Biologen* 64, 121-125.
Brusse, P. & W. van den Broeke, 2005. *Provincie in de periferie; De economische geschiedenis van Zeeland 1800-2000*. Matrijs, Utrecht.
Buis, Jaap, 1985. *Historia forestis*. 2 delen, Dissertatie Landbouwhogeschool Wageningen; ook verschenen in de reeks HES Studia Historica nr. 14, Utrecht en als A.A.G. Bijdragen nrs. 26 en 27, Wageningen.
Buise, M.A. 1977. *Het Groot Eiland centraal.* Vogelwacht Oost Zeeuws-Vlaanderen 'De Steltkluut', Hulst.
Buisman, J. & A.F.V. van Engelen, 2006a en b. *Duizend jaar weer, wind en water in de lage landen*. Deel 4 (1575-1675) en deel 5 (1675-1750). Van Wijnen, Franeker.
Buysrogge, R.A., J.J. Siereveld & J. Visser, 1981. *Geomorfologische kartering van de drooggevallen gebieden in de Grevelingen*. Rijkswaterstaat Deltadienst nota DDMI 79-09, Middelburg.
Cau, C., S. van Leeuwen, J. Scheltus *et al.*, 1658-1797. *Groot placaet-boeck, vervattende de placaten, ordonnantiën ende edicten van de . . .Staten Generael der Vereenighde Nederlanden, ende van de . . .Staten van Hollandt en West-Vrieslandt, mitsgaders vande . . . Staten van Zeelandt*. 9 delen, 's Gravenhage.
Cals, M.J.R. & J.G.M. Roelofs, 1990. *Prae-advies effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiering in matig mineraalrijke heide- en schraallanden.* Rapport Vakgroep Aquatische Oecologie en Biogeologie, K.U. Nijmegen.
Carter R.W.G., T.G.F. Curtis & M.J. Sheehy-Skeffington (eds.), 1992. *Coastal dunes: geomorphology, ecology and management*. Proceedings of the third European dune congress, Galway (Ireland), 17-21 June 1991, Balkema, Rotterdam.
Craandijk, J. 1878. *Wandelingen over Goeree en Overflakkee*. Tjeenk Willink, Den Haag.
Dam, H. van, 1680. *Korte beschrijving van het eylandt Westvoorn ende de geschiedenissen van de stadt Goedereede*. Rotterdam. Heruitgave 1993, Van Koppen, Ouddorp.
Dam, P.J.E.M. van, 2001a. Status loss due to ecological success. Landscape change and spread of the rabbit. Innovation; *The European Journal of Social Science Research* 14, 157-170.
Dam, P.J.E.M. van, 2001b. De Hollandse konijnentuin; de vorming van een kunstmatig ecosysteem in de duinen 1300-1600. *Tijdschrift voor Sociale Geschiedenis* 27, 322-335.

Dam, P.J.E.M. van, 2002a. De rol van de warande; geschiedenis van de inburgering van het konijn. *Jaarboek voor Ecologische Geschiedenis* 5, 59-84

Dam, P.J.E.M. van, 2002b. Het Hollandse duinkonijn in kaart. *Historische Geografisch Tijdschrift* 20, 48-52

Dam, P.J.E.M. van, 2002c. New habitats for the rabbit in Northern Europe 1300-1600. in: J. Howe & M. Wolfe (eds.), *Inventing medieval landscapes: senses of place in Western Europe*, 57-69. University Press, Gainesville

Dam, P.J.E.M. van, 2010a. Rabbits swimming across borders. Micro-environmental infrastructures and macroenvironmental change in Early Modern Holland. In: B. Scott (ed.), Liber Amicorum Richard Hoffman (werktitel), Leiden (in voorbereiding).

Dam, P.J.E.M. van 2010b. Het hofkonijn. Een nieuwe betekenis voor een oud emolument in vroegmodern Holland. In: L. Sicking & M. Damen (eds.) Liber Amicorum (werktitel), Leiden (in voorbereiding).

Damme, A. van, 1904. *Verkochte domeinen en ambachtsheerlijkheden in Holland en West Friesland 1580-1807*. Van Brederode, Haarlem.

De Candolle, A.P. 1803. Mémoire sur la fertilisation des dunes. *Annales de l'Agriculture Française* 7, 372-396.

Dedert, M. 2005. *Een palaeo-ecologisch onderzoek van een laat-holocene afzetting op Walcheren*. Studentenrapport Universiteit van Amsterdam, Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteemdynamica. Amsterdam.

Deelman, C. & K.S. Feitsma, 1973. Het optreden van verstuivingen op de drooggevallen zandgronden in het Grevelingenbekken. *Cultuurtechnisch Tijdschrift* 13, 16-27.

Dekker, C. 1971. *Zuid-Beveland; de historische geografie en de instellingen van een Zeeuws eiland in de middeleeuwen*. Dissertatie UvA; tevens verschenen bij Van Gorcum, Assen.

Dekker, C. 1995 Sint-Baaf in Zeeland. *Archief Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen* 1995, 59-76.

Dekker, C. 1998. De Zeeuwse vronen. In: D.P. Blok *et al.* (ed.) *Datum et actum; opstellen aangeboden aan JaapKruisheer ter gelegenheid van zijn vijfenzestigste verjaardag.* Publicatie 29 van het P.J. Meertensinstituut voor Dialectologie, Volkskunde en Naamkunde van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, 119-137.

Delen, M.-A. D., 2001. *Hof en hofcultuur rondom Willem van Oranje (1533-1584)*. Wereldbibliotheek, Amsterdam.

Delelis-Dusollier, A. & J.-M. Géhu, 1974. Apport à la connaissance phytosociologique des fourrés d'Argousiers du littoral francais de la Mer du Nord et de la Manche. *Documents phytosociologiques*. 6, 27-42. Lille.

Delort, R. 1984. *Les animaux ont une histoire*. Seuil, Paris.

Delort, R. 1986. *L'histoire de la fourrure de l'antiquité à nos jours*, Edita, Lausanne

Deltacommissie, 2008. *Samen werken met water. Een land dat leeft, bouwt aan zijn toekomst*. Rapport Deltacommissie, Den Haag.

De Moor, M., L. Shaw-Taylor & P. Warde, 2002. *The management of common land in North West Europe, c. 1500-1850*. Turnhout, Brepols.

De Moor, M. 2004. *The historical evolution of commons in Flanders. Results from an microstudy (18th-19th century)*. Paper voor de 10th Biennial Conference of the International Association for the Study of Common Property (IASCP). (zie: http://dlc/dlib.indiana.edu/archive/0001372/00/Demoor_Historical_040730_Paper246c.pdf)

Depuydt, F. 1972. *De Belgische strand- en duinzandformaties in het kader van de geomorfologie der zuidoostelijke Noordzee*. Verhandelingen Koninklijke Academie voor Wetenschappen, Letteren en Schone Kunsten van België, Klasse der Wetenschappen, 34 (122). Brussel.

De Raeve, F. 1979. Sur les pelouses à thérophytes de dunes de la côte ouest de la Belgique, en particulier le *Tortulo-Phleetum arenarii*. *Botanisch Jaarboek Dodonaea* 47, 74-86.

De Raeve, F., 1989a. Sand dune vegetation and management dynamics. In: F. van der Meulen *et al.* (eds.), *Perspectives in coastal management*. SPB Academic Publishing, Den Haag, 99-109.

De Raeve, F., 1989b. Landschap en beheer van de kustduinen: mag 'natuur' ooit weer eens natuur worden. In. M. Hermy (ed.), *Natuurbeheer*, 125-143. Van de Wiele, Brugge.

Delft, van S.P.J. 2003. *Verslag veldbezoek Schotsman en Vroongronden op 29 april 2003*. Ongepubliceerd excursierapport, Wageningen.

Dijkhof, E.C. 2005. *Oorkondenboek van Holland en Zeeland tot 1299.* Deel V, 1291-1299. Van Gorcum, Assen

Dixon, J.M. 2000. Biological flora of the British Isles no. 212: *Koeleria macrantha* [Ledeb] Schultes [*K. alpigena* Domin, *K. cristata* [L.] Pers. pro parte, *K. gracilis* Pers., *K. albescens* auct. non DC]. *Journal of Ecology* 88, 709-726.

Dixon, J.M. 2002. Biological flora of the Britisch Isles no 224: *Briza media* L. *Journal of Ecology* 90, 737-752.

Doing, H. 1962. *Systematische Ordnung und floristische Zusammensetzung Niederländischer Wald- un Gebüschgesellschaften*. Dissertatie Landbouwhogeschool Wageningen, tevens verschenen in: *Wentia* 8, 1-85.

Doing, H. 1963. *Übersicht der floristischen Zusammensetzung, der Struktur und der dynamischen Beziehungen Niederländischer Wald- und Gebüschgesellschaften*. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 63 (2).

Doing, H. 1974. *Landschapsecologie van de duinstreek tussen Wassenaar en IJmuiden*. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 74 (12).

Doing, H. 1988. *Landschapsecologie van de Nederlandse kust. Een landschapskartering op vegetatiekundige grondslag.* Stichting Duinbehoud/Stichting Publicatiefonds Duinen, Leiden.

Doing, H. 1993, Het *Sileno-Tortuletum* (ass. nov.), een karakteristieke associatie van het zeedorpenlandschap. *Stratiotes* 6, 40-52.

Donker, M. & P. Smit, 1958. Voorne door Sjocgroepogen. *Kruipnieuws* 20, 33-45.

Donnelly,C., N.C. Kraus & M. Larson, 2006. State of knowledge on measurement and modelling of coastal overwash. *Journal of Coastal Research* 22, 965-991.

Doody, J.P. 1991. *Sand dune inventory of Europe*. Joint Nature Conservation Committee/EUCC, Peterborough.

Dorp, D. van, R. Boot & E. van der Maarel, 1985. Vegetation succession on the dunes near Oostvoorne, the Netherlands, since 1934, interpreted from air photographs and vegetation maps. *Vegetatio* 58, 123-136.

Drees, M. 2007. Komt het nog goed met het konijn. *Vakblad Natuur Bos Landschap* 4 (4), 7-10.

Driel, H. van. 1959. *Bodemveranderingen in de mond van het Haringvliet en het aangrenzende zeegebied in de periode 1821-1957*. Nota K-149. Waterloopkundige afdeling, Deltadienst, Rijkswaterstaat. Den Haag.

Dronkers, D. 1868. *Beschouwingen over ons drinkwater, benevens mededelingen wat tot verbetering daartoe is voorgesteld*. Roest, Middelburg.

Dronkers, D. 1869. *De duinen van Walcheren, eene goudmijn voor de inwoners van Middelburg, Vlissingen enz*. Roest, Middelburg,

Drost, H.J. & J. Visser, 1981. Het grondwaterregime als structurerende factor voor de begroeiing in afgesloten estuaria met een toepassing in het Grevelingenbekken. *Vijftig jaar onderzoek door de Rijksdienst IJsselmeerpolders. Flevobericht* 163, 201-216. Rijksdienst IJsselmeerpolders, Lelystad.

Dumon Tak, A.M. 1977. Waren de vroeg-middeleeuwse begraafplaatsen van het strand van Westhove bij Domburg en de daarbij gelegen bewoningssporen uit dezelfde tijd? *Westerheem* 26,36-40.

Dupont, P. 1962. *La flore atlantique européenne: introduction a l'étude du secteur ibéro-atlantique*. Documents pour les cartes des productions vegetales. Série Europe Atlantique: Generalités. Faculté des Sciences,Toulouse.

Duursma, E.K., H. Engel & Th.J.M. Martens, 1982. *De Nederlandse Delta. Een compromis tussen milieu en techniek in de strijd tegen het water*. Natuur en Techniek, Maastricht.

Duvigneaud, P. 1947. Remarques sur la végétation des pannes littorales

entre La Panne et Dunkerque. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 79, 123-140.
Eerzamen, F. den & J. Klepper, 1984. Het eiland Goeree-Overflakkee; geschiedenis, volksleven en taal. Tweede uitgebreide editie. Boekhuis Ariese, Middelharnis.
Ebbing, J.H.J. & C. Laban, 1996. Geological history of the area off Walcheren and Zeeuwsch-Vlaanderen (southwestern Netherlands), since the start of the Eemian. In: Beets, D.J. *et al.* (eds.), *Coastal Studies on the Holocene of the Netherlands*. Mededelingen Rijks Geologische Dienst 57, 251-268. Haarlem.
Edees, E.S. & E. Newton, 1988. *Brambles of the British Isles*. Ray Society, London.
Eisma, D. 1968. *Composition, origin and distribution of Dutch coastal sands between Hoek van Holland and the island of Vlieland*. Dissertatie RU Groningen, tevens verschenen in: *Netherlands Journal of Sea Research* 4, 123-267.
Elias, J.E., 1903/1905. *De vroedschap van Amsterdam 1578-1795*. 2 delen. Loosjes, Haarlem,
Ellenberg, H. 1979. *Zeigerwerte der Gefäszpflanzen Mitteleuropas*. Scripta Geobotanica 9.
Ellenberg, H., H.E. Weber, R. Düll *et al.* 1991. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Scripta Geobotanica 18.
Enthoven, V.,1989. 'Veel Vertier'; de Verenigde Oostindische Compagnie in Zeeland, een economische reus op Walcheren. *Archief Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen* 1989, 49-127.
Ernst, W.H.O. & N.F. van der Ham, 1988. Population structure and rejuvenation potential of *Schoenus nigricans* in coastal wet dune slacks. *Acta Botanica Neerlandica* 37, 451-465.
Ernst, W.H.O. 1995. Knopbies (*Schoenus nigricans*). In: Grootjans *et al.* (eds.), *Kalkrijke duinvalleien op de Waddeneilanden*. KNNV Uitgeverij, Utrecht, 25-26.
Everdingen, van L. 1984. *Het Loo, de Oranjes en de jacht*. Joh. Enschede & zn., Haarlem.
Everts, F.H. & N.P.J. de Vries, 1991. *De vegetatieontwikkeling van beekdalsystemen. Een landschapsecologische studie van enkele Drentse beekdalen*. Dissertatie Rijksuniversiteit Groningen.
Everts, F.H. , D.P. Pranger & A.P. Grootjans, 1999. *Monitoring effectgerichte maatregelen Vroongronden op Schouwen*. Rapport nr. EV 99/7. Advies- en onderzoeksbureau Everts & De Vries/Laboratorium Plantenoecologie, Groningen.
Everts, F.H., P.R. Nienhuis, D.P. Pranger *et al.* 2001. *Effectvoorspelling peilverandering Veerse Meer op vegetatie Schotsman*. Advies- en onderzoeksbureau Everts & De Vries, Groningen.
Farrow, E.P. 1919. On the ecology of the vegetation of Breckland. VII. General effects of blowing sand upon the vegetation. *Journal of Ecology* 7, 55-64.
Fischer, S.F., P. Poschlod & B. Beinlich, 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33, 1206-1222.
Feen, van der P.J. & M.P. de Bruijn, 1967. Plantagies in Zeeland. *Zeeuws Tijdschrift* 17, 85-95.
Foley, M.J.Y., 2005. *Carex trinervis* Degl. (*Cyperaceae*), a Western European coastal endemic. *Candollea* 60, 87-95.
Foucault, B. de, J.-M. Géhu & J.R. Wattez, 1978. La vegetation relictuelle des pelouses rases acidoclines du *Nardo-Galion* dans le Nord de la France. *Documents Phytosociologiques N.S.* 8, 280-284.
Freijsen, A.H.J., W. Smant & D. van der Laan, 1985. Wel en wee van pionierplanten in Voornse duinen. *Gorteria* 12, 281-286.
Fruin, R. (ed.) 1876. Informacie opten staet ende gesteltenisse der stede van den Brielle ende Lande van Voorne, by commissarissen van 'sKonincs wegen genomen in augusto 1565. In: R. Fruin (ed.), *Enqueste ende informatie upt stuck van der reductie ende reformatie van den schiltaelen, voertijts getaxeert ende gestelt geweest over de landen van Holland en Vrieslant. Gedaen in den jaere 1514*. Brill. Leiden, 276-317.
Fruin, R. 1901. *Het archief der O.L.V. abdij te Middelburg*. Martinus Nijhoff, 's Gravenhage.
Fruin, R. 1920. *De keuren van Zeeland*. Werken der Vereniging tot Uitgaaf der Bronnen van het Oud-Vaderlandsche Recht 2e reeks, nr. 20. Nijhoff, Den Haag.
Gallé, P.H. 1963. *Beveiligd bestaan. Grondtrekken van het middeleeuwse waterstaatsrecht in Z.W. Nederland en hoofdlijnen van de geschiedenis van het dijkbeheer in dit gebied (1200-1963)*. Dissertatie R.U. Leiden, Meinema.
Gans, W. de, 1998. *De geologie van Zuid-Holland*. CD-ROM. Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO, Delft.
Geel, B. van & A. Aptroot, 2006. Fossil ascomycetes in Quaternary deposits. *Nova Hedwigia* 82: 313-329.
Géhu, J.-M. & J.R. Wattez, 1971. La forêt littorale des dunes de Merlimont (62 France). *Documents phytosociologiques* N.S. 2, 195-203.
Géhu, J.-M. & B. de Foucault, 1978. Les pelouses à *Tortula ruraliformis* des dunes du Nord-Ouest de la France. *Colloques Phytosociologiques* 6, 269-273.
Géhu, J.-M. & B. de Foucault, 1978. Les pelouses silicieuses à thérophytes de la zone littorale du Nord de la France. *Colloques Phytosociologiques* 6, 319-327.
Géhu, J.-M. & J. Géhu-Franck, 1983. Presentation synthetique des fourrés littoraux atlantiques. *Colloques phytosociologiques* 8, 347-354.
Géhu, J.-M. & J. Géhu-Franck, 1993. Dry coastal ecosystems of Belgium and the Atlantic coasts of France. In: van der Maarel (ed.), *Dry coastal ecosystems: Polar regions and Europe*. Ecosystems of the World 2a, Elsevier, Amsterdam etc., 307-327.
Geuze, M.A. 1979. *Mesu, het leven van een pionier*. Uitgeverij Merlijn, Middelburg.
Ghijssen, H.C.M. 1974. *Woordenboek der Zeeuwse dialecten*. Van Goor, Den Haag. 5e druk.
Graaf, H. van der, 1990. *De exploitatie van de duinen van Voorne tussen 1903 en 1940*. Ongepubliceerd rapport, Oostvoorne.
Groenendijk, I.M. & J. Leloux, 2002. Hoe oud is oud? *Grondboor en Hamer* 56, 50.
Groenendael, J.M. van, N.J. Ouborg & R.J.J. Hendriks, 1998. Criteria for the introduction of plant species. *Acta Botanica Neerlandica* 47, 3-13.
Groot, Th.A.M., de & W. de Gans, 1996. Facies variations and sea-level-rise response in the lower Rhine/Meuse area during the last 15.000 years (the Netherlands). In: Beets, D.J. *et al.* (eds.), *Coastal Studies on the Holocene of the Netherlands*. Mededelingen Rijks Geologische Dienst 57, 229-250. Haarlem.
Grootjans, A.P., E.J. Lammerts & F. van Beusekom, 1995. *Kalkrijke duinvalleien op de Waddeneilanden. Ecologie en regeneratiemogelijkheden*. Natuurhistorische Bibliotheek 62, KNNV, Utrecht.
Grootjans, A.P., F.P. Sival & P.J.Stuyfzand, 1996. Hydrochemical analysis of a degraded dune slack. *Vegetatio* 126, 27-38.
Grootjans, A.P., W.H.O. Ernst & P.J. Stuyfzand, 1998. European dune slacks: strong interactions of biology, pedogenesis and hydrology. *Trends in Ecology & Evolution* 13, 96-100
Grootjans, A.P., E.B. Adema, R.M. Bekker *et al.* 2004. Why coastal dune slacks sustain a high biodiversity. In: Martínez & Psuty (eds.), *Coastal dunes, Ecology and Conservation*, 85-101. Ecological Studies 171, Springer, Berlin/Heidelberg/New York.
Guitián, J., P. Guitián & M. Medrano. 2001. Causes of fruit set variation in *Polygonatum odoratum (Liliaceae). Plant Biology* 3, 637-641.
Guitián, J., M. Medrano & J.E. Oti, 2004. Variation in floral sex allocation in *Polygonatum odoratum (Liliaceae). Annals of Botany* 94, 433-440.
Haaf, M. ten & P.H. Buijs, 2008. *Morfologie en dynamiek van washoversystemen. Verkennende studie voor de Nederlandse Waddeneilanden.* Rapport Universiteit Utrecht.
Haan, M.W.A. de, A.J.M, Jansen, W.J. Molenaar, 1997. *Monitoring Overlevingsplan Bos en Natuur; Eindrapport fase 2: Lemselermaten, Stroothuizen, Punthuizen, Middelduinen, Kil en Reggers-Sandersvlak*. Rapport nr. KOA 97.233 KIWA, Nieuwegein.

Haeck, J. 1957. *De duinstruwelen van De Beer en Voorne's Duin; een vergelijkend vegetatiekundig onderzoek.* Studentenverslag R.U. Utrecht.

Hageman, B.P. 1964. *Toelichting bij de geologische kaart van Nederland 1:50.000: Goeree-Overflakkee.* Geologische Dienst, Haarlem.

Hagen, H.G.J.M. van der, 2002. Terugdringen van duindoornstruweel: maar hoe? *De Levende Natuur* 103, 106-109.

Hallewas, D.P., G.H. Scheepstra & P.J. Woltering, 1997. *Dynamisch landschap. Archeologie en geologie van het Nederlandse kustgebied.* Van Gorcum/Rijksdienst Oudheidkundig Bodemonderzoek, Assen/Amersfoort.

Hanski, I.A. & M.E. Gilpin (eds.). 1997. *Metapopulation biology; ecology, genetics, and evolution.* Academic Press, San Diego.

Hanski, I.A. 1999. *Metapopulation Ecology.* Oxford University Press, Oxford etc.

Haperen, A.M.M. van, 1992. Tien jaar begrazing met Heckrunderen op de Slikken van Flakkee. *Huid en Haar* 11, 96-103.

Haperen, A.M.M. van & J. Visser, 1992. Brandganzen of natuurbos op de Slikken van Flakkee? *De Levende Natuur* 93, 118-124.

Haperen, A.M.M. van & E.J. Weeda. 1996. De Zoute Haard en het Dijkwater. Plantensociologische Kring Nederland: *Excursieverslagen 1994*, 17-21.

Haperen, A.M.M. van, 1997. De Kaloot, het Zeeuwse zusje van De Beer. *De Levende Natuur* 98, 104-107.

Haperen, A.M.M. van, 2002 Duinstruwelen in de Manteling van Walcheren, een recent fenomeen? *De Levende Natuur* 103, 82-86.

Haperen, A.M.M. van & E.J. Weeda, 2004. De Westgeul in de Braakman. Plantensociologische Kring Nederland: *Excursieverslagen 2000*, 55-59.

Hardin, G. 1968. The tragedy of the commons. *Science* 162, 1243-1248

Haring, J. 1963. *Een onderzoek naar de bodemveranderingen in de mond van het Brouwershavens Gat over de periode 1860-1961.* Rapport K-147, Waterloopkundige Afdeling, Deltadienst, Rijkswaterstaat. Middelburg.

Hartl, D.L. & A.G. Clark, 2007. *Principles of population genetics*, fourth edition, Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts.

Hartog, C. den. 1952. Plantensociologische waarnemingen op Schiermonnikoog. *Kruipnieuws* 14 (2), 2-24; herdrukt in Smittenberg, J.C. (ed), *Plantengroei in enkele Nederlandse landschappen. Twintig jaar veldonderzoek door leden van de Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie*: bloemlezing uit Kruipnieuws 1937-1958. Jeugdbonden voor Natuurstudie/Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten, Amsterdam, 286-313.

Haveman, R., 1997. Het *Rubetum grati* (*Lonicero-Rubetea plicati classis nova*). *Stratiotes* 14, 41-51.

Haveman, R. & J.H.J. Schaminée & A.H.F. Stortelder, 1999a. *Lonicero-Rubetea plicati* (Brummelklasse). In: Stortelder *et al.* (eds.), *De Vegetatie van Nederland deel 5.* Opulus Press, Uppsala/Leiden, 89-105.

Haveman, R.J.H.J. Schaminée & A.H.F. Stortelder, 1999b. *Rhamno-Prunetea* (Klasse der Doornstruwelen). In: Stortelder *et al.* (eds.), *De Vegetatie van Nederland deel 5.* Opulus Press, Uppsala/Leiden, 121-164.

Haveman, R. & J.H.J. Schaminée. 2002. Struwelen in de Nederlandse kustlandschappen, typologie en successie. *De Levende Natuur* 103, 70-73.

Haveman, R. & A.M.M. van Haperen, 2008. Braamrijke duinstruwelen in Nederland. *Stratiotes* 36/37, 63-86.

Heijden, E.W. & M. Vosatka, 1999. Mycorrhizal associations of *Salix repens* L. communities in succession of dune ecosystems. II Mycorrhizal dynamics and interactions of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany* 77, 1833-1841.

Heijden, E.W. van der, 2000. *Mycorrhizal symbioses of Salix repens: diversity and functional significance.* Dissertatie, Wageningen Universiteit.

Heeringen R. M. van, P.A. Henderikx & A. Mars (eds.), 1995a. *Vroeg-Middeleeuwse ringwalburgen in Zeeland.* Koperen Tuin/ROB, Goes/Amersfoort.

Heeringen, R. M. van 1995b. De resultaten van het archeologisch onderzoek van de Zeeuwse ringwalburgen. In: Van Heeringen *et al.* (eds.), *Vroeg-Middeleeuwse ringwalburgen in Zeeland.* Koperen Tuin/ROB, Goes/Amersfoort, 13-36.

Heeringen, R.M. van, 1995c. Kolonisatie en bewoning in het mondingsgebied van de Schelde in de vroege Middeleeuwen vanuit archeologisch perspectief. In: Van Heeringen *et al.* (eds.), *Vroeg-Middeleeuwse ringwalburgen in Zeeland.* Koperen Tuin/ROB, Goes/Amersfoort, 41-69.

Henderikx, P.A. 1987. *De beneden-delta van Rijn en Maas; landschap en bewoning van de Romeinse tijd tot ca. 1000.* Hollandse Studiën nr. 19, Verloren, Hilversum.

Henderikx, P.A. 1993. Walcheren van de 6e tot de 12e eeuw. Nederzettingsgeschiedenis in fragmenten. *Archief Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen* 1993, 113-156.

Henderikx, P.A. 1995. De ringwalburgen in het mondingsgebied van de Schelde in historisch perspectief. In: van Heeringen *et al.* (eds.), *Vroeg-Middeleeuwse ringwalburgen in Zeeland.* Koperen Tuin/ROB, Goes/Amersfoort, 71-110.

Henderikx, P.A., J.A. Lantsheer, A.C. Meijer *et al.* (eds.), 1996a. *Duizend jaar Walcheren. Over gelanden, heren en geschot, over binnen- en buitenbeheer.* Werken uitgegeven door het Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen deel 8, Middelburg.

Henderikx, P.A. 1996b. De zorg voor afwatering en dijken op Walcheren voor circa 1400. In: Henderikx *et al.* (eds.), *Duizend jaar Walcheren*, Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen, Middelburg, 23-40.

Hendriks, R.J.J., N.J. Ouborg & J.M. van Groenendael. 1998. *Is natuurbeheer ook beheer van genen? Het thema genetische erosie in onderzoek, beleid en beheer.* Rapport Afdeling Aquatische Biologie en Milieubiologie, Katholieke Universiteit Nijmegen.

Hennekens, S.M. 1995. *TURBOVEG, programmatuur voor invoer, verwerking en presentatie van vegetatiekundige gegevens. Gebruikershandleiding.* Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.

Hennekens, S.M., E. van der Maarel & A.H.F. Stortelder, 1995. Numerieke methoden. In: Schaminée *et al.* (1995a), *De Vegetatie van Nederland deel 1.* Opulus Press, Uppsala/Leiden, 151-162.

Hennekens, S.M. 1997. *Handleiding MEGATAB, versie 2.0.* Rapport Giessen & Geurts, Ulft.

Hensen, I. & C. Müller, 1997. Experimental and structural investigations of anemochorous dispersal. *Plant Ecology* 133, 169-180.

Herbauts, J. 1971. *Flore et végétation des dunes de la réserve naturelle domaniale du Westhoek.* Ministère des Eaux et Forets, Bruxelles.

Hermy, M. (ed.). 1989. *Natuurbeheer.* Van de Wiele, Brugge.

Hesp, P., 2002. Foredunes and blowouts: initiation, geomorphology and dynamics. *Geomorphology* 48, 245-268.

Hewett, D.G. 1989. Dunes and dune management on the Atlantic coast of Europe. In: van der Meulen *et al.* (eds.), *Perspectives in coastal dune management,* 69-81. SPB Academic publishing, The Hague.

Hill, M.O. 1973. Reciprocal averaging, an eigenvector method for ordination. *Journal of Ecology* 61, 237-249.

Hill, M.O., Bunce, R.G.H., & Shaw, M.W. 1975. Indicator species analysis, a divisive polythetic method of classification, and its application to a survey of native pinewoods in Scotland. *Journal of Ecology* 63, 597-613.

Hill, M.O. 1979. *TWINSPAN - a FORTRAN program for arranging multivariate data in and ordered two-way table by classification of the individuals and attributes.* Cornell University, Ithaca, New York.

Hoek, C. 1979. De heren van Voorne en hun heerlijkheid. In: *Van Westvoorne tot Adofsland, historische verkenningen op Goeree-Overflakkee*, 115-145. De Motte, Ouddorp.

Hoek, W.Z. 1997a. *Palaeogeography of Lateglacial vegetations; Aspects of*

Lateglacial and Early Holocene vegetation, abiotic landscape and climate in the Netherlands. Dissertatie UvA, Amsterdam; tevens verschenen als Nederlands Geographische Studies nr. 230. KNAG, Utrecht

Hoek, W.Z. 1997b. *Atlas to palaeogeography of Lateglacial vegetations; maps of Lateglacial and Early Holocene landscape and vegetations in the Netherlands, with an extensive review of available palynological data.* Dissertatie UvA, Amsterdam; tevens verschenen als Nederlands Geographische Studies nr. 231. KNAG, Utrecht.

Hofker, J. & C. van Rijsinge, 1935. Plantengroei en waterstand in het gebied van het 'Breede Water'. *De Levende Natuur* 39, 176-183, 208-214, 244-248 en 273-281.

Hofker, J. 1941. *Rapport uitgebracht door Dr. J. Hofker aan het Administratiefonds Rotterdam, betreffende een geohydrologisch onderzoek met botanische gegevens, van de duinen onder Oostvoorne en Rockanje. Hun bestemming als waterwinplaats, als natuurmonument en als recreatie-oord.* Rijksinstituut voor de Drinkwatervoorziening, Rotterdam.

Hofker, J. 1942. *Rapport uitgebracht door Dr. J.Hofker aan het Administratiefonds Rotterdam, betreffende een nadere beschouwing van het Rapport inzake een nader onderzoek naar den te verwachten invloed van een watervang in de duinen van Oostvoorne, uitgebracht door het Rijksinstituut voor Drinkwatervoorziening*. Rijksinstituut voor de Drinkwatervoorziening, Rotterdam.

Holkema, F. 1870. *De plantengroei der Nederlandsche Noordzee-eilanden.* Dissertatie Groningen, Holkema, Amsterdam.

Hollestelle, L. 1996. Het eiland met de gouden rand; de zorg voor de zeewering van Walcheren ten tijde van de republiek 1574-1795. In: Henderikx *et al.* (eds.), *Duizend jaar Walcheren*. Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen, Middelburg, 103-128.

Hommel, P.W.F.M., A.H.F. Stortelder & I.S. Zonneveld, 1999. *Salicetea purpurea* (Klasse der wilgenvloedbossen en -struwelen). In: Stortelder *et al.* (eds.), *De Vegetatie van Nederland deel 5*. Opulus Press, Uppsala/ Leiden, 165-210.

Hommel, P.W.F.M., T. Spek & R.W. de Waal *et al.* 2001. Terug naar het lindenwoud? Alternatieve boomsoortkeuze verhoogt ecologische en recreatieve waarde van bossen op verzuringsgevoelige gronden. *Nederlands Bosbouwkundig Tijdschrift* 73, 12-23.

Hommel, P.W.F.M., T. Spek & R.W. de Waal. 2002. *Boomsoort, strooiselkwaliteit en ondergroei op verzuringsgevoelige bodem; een verkennend literatuur- en veldonderzoek.* Rapport nr. 509, Alterra, Wageningen.

Hommel, P.W.F.M. & R.W. de Waal. 2003. Boomsoort bepaalt bostype op verzuringsgevoelige bodem. *Stratiotes* 26, 3-19.

Hondius-Crone, A. 1955. *The temple of Nehalennia at Domburg*. Meulenhoff, Amsterdam.

Hoppenbrouwers, P. 2002. The use and management of commons in the Netherland. An overview. In: De Moor *et al.* (eds.), *The management of common land in North West Europe, c. 1500-1800*. Turnhout, Brepols, 87-113.

Hoof, M.C.J.C. van, E.A.T.M. Schreuder & B.J. Slot, 1997. *De archieven van de Nassause Domeinraad 1581-1811, met retroacta vanaf de dertiende eeuw*. Algemeen Rijksarchief, Den Haag.

Hoogerhuis, O.W., R.L. Koops, A.F. Faas *et al.*, 1993. *Kadastrale atlas van Zeeland 1832; Serie Walcheren, Deel 1, Veere/Vrouwenpolder/ Serooskerke/Gapinge*. Stichting Kadastrale Atlas Zeeland, Middelburg.

Hordijk, L.W. 1982. *Het drinkboek van het Dijkscollege van de Landen van Voorne*. Waterschap Brielse Dijkring, Brielle

Houba, V.J.G., J.J. van der Lee & I. Novozamsky, 1995. *Soil analysis procedures. Part 5B Other Procedures (Soil and Plant Analysis).* Wageningen Universiteit, Department of Soil Science and Plant Nutrition.

Houwen, A.A. van der. 1997. *Inventaris van de collectie Kluit, ca. 1747-1851.* Streekarchief Voorne-Putten, Brielle.

Hoving, J. 1992a. *Inventaris van het archief van de polder Het West Nieuwland 1797-1967*. Waterschap Goeree-Overflakkee, Middelharnis.

Hoving, J. 1992b. *Inventaris van het archief van de polder Het Oude Nieuwland 1799-1967*. Waterschap Goeree-Overflakkee, Middelharnis.

Hutchinson, T.C. 1968. Biological Flora of the British Isles: *Teucrium scorodonia* L. *Journal of Ecology* 56, 901-911.

Israel, J.I., 1995/1996. *De Republiek 1477-1806*. 2 delen. Van Wijnen, Franeker.

Jacquemyn, H., R. Brys & M. Hermy, 2003. Bestuiving bij orchideeën. Over bloemen en bijen, verleiding en bedrog. *Natuur.Focus* 2, 109-114.

Jacquemyn, H., K. Vandepitte, R. Brys *et al.* 2007. Fitness variation and genetic diversity in small, remnant populations of the food deceptive orchid *Orchis purpurea. Biological Conservation* 139, 203-210.

Jansen, A.J.M. 2000 Hydrology and restoration of wet heathland and fen meadows communities. Dissertatie RU Groningen.

Janssen, J.A.M. & J.H.J. Schaminée, 2003. *Europese Natuur in Nederland: Habitattypen*. Uitgeverij KNNV, Utrecht.

Jeckel, G. 1984. Syntaxonomische Gliederung, Verbreitung und Lebensbedingungen nordwestdeutscher Sandtrockenrasen (*Sedo-Sclerantethea*). *Phytocoenologia* 12, 9-153.

Jelgersma, S., J. de Jong, W.H. Zagwijn *et al.* 1970. The coastal dunes of the Western Netherlands; geology, vegetational history and archeology. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* NS. 21, 93-167.

Jelles, J.G.G. 1968. *Geschiedenis van beheer en gebruik van het Noordhollands Duinreservaat.* Mededeling 87, Instituut voor toegepast Biologisch Onderzoek in de Natuur, Arnhem.

Johnson, S.D. & L.A. Nilsson, 1999. Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination systems in orchids. *Ecology* 80, 2607-2619.

Johnson, S.D., C.I. Peter & J. Ågren, 2004. The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the non-rewarding orchid *Anacamptis morio*. *Proceedings Royal Society London. B Biological Sciences* 271, 803-809.

Jong, D.J. & T.J. de Kogel, *Vegetatieontwikkeling op de Slikken van Flakkee van 1972 tot en met 1978*. Rapport nr. 79-11 Rijkswaterstaat Deltadienst, Hoofdafd. Milieu & Inrichting, Middelburg.

Jong, M.D.T.M. 2002. *Scheidslijnen in het denken over natuurbeheer in Nederland. Een genealogie van vier ecologische theorieën*. Dissertatie TU Delft, DUP Science, Delft.

Jong, T.M., J.N.M. Dekker & R. Posthoorn, 2007. *Landscape ecology in the Dutch context; nature, town and infrastructure.* KNNV Publishing, Zeist.

Jongman, R.H.G., C.J.F. ter Braak & O.F.R. van Tongeren, 1987. *Data analysis in community and landscap ecology*. Pudoc, Wageningen.

Jonker, A.L. (ed.), 2004. *De landen van Oost- West- en Zuidvoorn met den lande van Putten beschouwt in haar opkomst, aanwas, tegenwoordige staat en regeering*. Transcriptie van een handschrift van Jan Kluit (1722-1811). Streekarchief Voorne-Putten, Brielle.

Jungerius, P.D. 1984. A simulation model of blowout development. *Earth Surface Processes and Landforms* 9, 509-512.

Jungerius, P.D. & F. van der Meulen, 1988. Erosion processes in a dune landscape along the Dutch coast. *Catena* 15, 217-288.

Jungerius, P.D. & F. van der Meulen, 1989. The development of dune blowouts, as measured with erosion pins and sequential air photos. *Catena* 16, 369-376.

Jungerius, P.D., J.V. Witter & J.H. van Boxel. 1991. The effect of changing wind regimes on the development of blowouts in the coastal dunes of the Netherlands. *Landscape Ecology* 6, 41-48.

Kastelein, K., 1979. Van zand naar klei. In: *Van Westvoorne tot Adofsland, historische verkenningen op Goeree-Overflakkee*. De Motte, Ouddorp, 51-61.

Keijzer, P. 1989. *Vegetatiekaart Grevelingen op basis van luchtfoto's 1986 en 1987*. Rapport 89-16, Rijkswaterstaat Meetkundige Dienst, Delft.

Kent, M., N.W. Owen & M.P. Dale *et al.* 2001. *Studies of vegetation burial: a focus for biogeography and biogeomorphology?* Progress in Physical Geography 25, 455-482.

Kerkhoff, J. 2008. *Maria van Hongarije en haar hof (1505-1558). Tot plichtsbetrachting uitverkoren*. Verloren, Hilversum.

Kesteloo, H.M., 1909. *Oostkapelle in woord en beeld*. J.C. & W. Altorffer, Middelburg.

Ketner-Oostra, R. & K.V. Sýkora, 2000. Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments. *Journal of Coastal Conservation* 6, 191-206.

Ketner-Oostra, R. & K.V. Sýkora, 2004. Decline of lichen-diversity in calcium-poor coastal dune vegetation since the 1970s, related to grass and moss encroachment. *Phytocoenologia* 34, 521-549.

Ketner-Oostra, R. 2006. *Lichen-rich coastal and inlands and dunes (Corynephorion) in the Netherlands: vegetation dynamics and nature management*. Dissertatie WUR, Wageningen.

Klepper, J. 1979. De haaygemeten op Goeree en het uitmijnen daarvan. In: *Van Westvoorne tot St. Adofsland, historische verkenningen op Goeree-Overflakkee*. De Motte, Ouddorp, 93-113.

Klerk, A.P. de, 1996. Een gevecht op twee fronten; afwateringszorg en dijkzorg in de periode 1396-1574. In: Henderikx, *et al.* (eds.), *Duizend jaar Walcheren*. Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen, Middelburg, 37-40.

Klerk, A.P. de, 2003. *Het Nederlandse Landschap, de dorpen in Zeeland en het water op Walcheren*. Dissertatie UvA, Amsterdam, tevens uitgegeven door Stichting Matrijs, Utrecht.

Klijn, J.A. 1981. *Nederlandse kustduinen, geomorfologie en bodems*. Dissertatie LH Wageningen. PUDOC, Wageningen.

Klok, J. 1939. *Voorne en Putten*. Kemink & Zn, Utrecht.

Klok Jzn., J. 2001. *De vroegere buitenplaatsen op Westelijk Voorne*. De Klokkestoel, Oostvoorne.

Klooster, W. Ph. ten, 1972. Over het voorkomen en de verspreiding van *Carex trinervis* Degl. op het voormalig landgoed 'Berkenheuvel' c.a. bij Diever in Drente. *Gorteria* 6, 14-17.

Kloot, W.G. van der, 1937a. De wordingsgeschiedenis van het duinlandschap van Schouwen. *Natura* 36, 287-294.

Kloot, W.G. van der, 1937b. De invloed van konijnen in het natuurmonument de Beer. *De Levende Natuur* 41, 33-41.

Koch, A.C.F. 1970. *Oorkondenboek van Holland en Zeeland tot 1299*. Deel I (eind van de 7e eeuw tot 1222). Martinus Nijhoff, 's Gravenhage.

Kool-Blokland, J.L., 2003. *De Rand van 't Land; waterschapsgeschiedenis van Schouwen en Duiveland*. Werken uitgegeven door het Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen deel 13, Middelburg.

Kooijman, A.M., J.C.R. Dopheide, J. Sevink *et al.* 1998. Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in the coastal dunes; lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands. *Journal of Ecology* 86, 511-526.

Kooijman, A.M. & M. Besse, 2002. The higher availability of N and P in lime-poor than in lime-rich coastal dunes in the Netherlands. *Journal of Ecology* 90, 394-403.

Kooijman, A.M. 2004. Environmental problems and restoration measures in coastal dunes in the Netherlands. In: Martinez & Psuty (eds.), *Coastal Dunes, Ecology and Conservation*. Ecological Studies 171, Springer, Berlin etc., 243-258.

Kooijman, A.M., M. Besse, R. Haak. 2005. *Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring in open droge duinen*. Eindrapport fase 2, Rapportnr. 2005/DK008-O. Directie Kennis, Ministerie Landbouw, Natuurbeheer en Voedselkwaliteit, Ede.

Kooijmans, L. & C.J Misset. 2002, Van rebellen tot 'koningen in eigen huis'; opstand, regentenbewind en politieke cultuur. In: De Nijs & Beukers (eds.) *Geschiedenis van Holland deel II, 1572 tot 1795*, 9-78. Verloren, Hilversum.

Kooy, F. van der & F.S. van Westreenen. 1975 *Beheersrichtlijnen voor de landgoederen Westhove, Berkenbosch, Duinbeek en Iepenoord*. Stageverslag Staatsbosbeheer, Goes.

Kops, J. 1805. Tegenwoordige staat der duinen in den landen van Voorne. *Magazijn van Vaderlandschen Landbouw* 2, 188-192.

Kops, J. 1807a. Bijzonderheden wegens het cultiveren van duingronden nabij het dorp Oostvoorn, bij Den Briel, medegedeeld door een landbouwer in deze streken. *Magazijn van Vaderlandschen Landbouw* 3, 323-333

Kops, J. 1807b, *Flora Batava deel II*. Sepp, Amsterdam.

Kops, J. 1818. *Staat van Holland's duinen en ontwerp tot vrugtbaarmaking van dezelve*. Rapport der commissie over het onderzoek der duinen van Holland. 2 delen. Paddenburg, Utrecht. 2e druk.

Kops, J. & F.W. van Eeden, 1872. *Flora Batava deel XIV.* De Breuk & Smits, Leiden.

Kort, J.C. 1972. *Het archief van de heren van Voorne, burggraven van Zeeland, 1271-1371*. Algemeen Rijksarchief, 's- Gravenhage.

Kraker, A.M.J. de, 2002. Duizend jaar Honte of Westerschelde. Een poging tot reconstructie van de Westerschelde in grote lijnen, 1000 tot 2000. In: A.M.J. de Kraker (ed.). *De Westerschelde, een water zonder weerga*. Duerinck, Kloosterzande. 37-49.

Kraker, C. de, 1982-2008. *Verslag Hompelvoet(-Markenje).* Jaarlijks verslag van de vogelwachters op de Hompelvoet. Staatsbosbeheer, Goes/ Middelburg/Tilburg.

Kruisheer, J.G. 1986-1997. *Oorkondenboek van Holland en Zeeland tot 1299*. Deel. II t/m IV (1222-1290). Van Gorcum, Assen/Maastricht.

Kruyk, H. de, 2008. Zware mineralen in zand. *Grondboor en Hamer* 62, 34-38.

Kuipers, S.F. 1960. *Een bijdrage tot de kennis van de bodem van Schouwen-Duiveland en Tholen naar de toestand vóór 1953*. Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen 65.7/De Bodemkartering van Nederland deel XIX. Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie, Wageningen.

Kuipers, S.F. 1981. Dammen en dijken uit de 11e en 12e eeuw in de polder Schouwen. *Kroniek van het land van de zeemeermin* 1981, 5-31.

Kuijpers, J.W.M., O. Hamerlynck, J.A. Craeymeersch *et al.*, 1990. *De veranderende Delta*. Wetenschappelijke Medededelingen nr. 198, KNNV, Utrecht.

Laan, D. van der. 1966. *Vegetatiekartering landgoed Mildenburg*. Rapport Stichting Zuidhollandsch Landschap, s.l.

Laan, D. van der, 1977. Fluctuations and successional changes in the vegetation of wet duneslacks of Voorne. *Phytocoenosis* 7, 105-117.

Laan, D. van der, 1985. Changes in the flora and vegetation of te coastal dunes of Voorne (The Netherlands) in relation to environmental changes. *Vegetatio* 61, 87-95.

Laan, D & W. Smant, 1985. Waarnemingen aan *Teucrium scordium* L. in het duingebied van Voorne. *Gorteria* 12, 255-267.

Laan, D. van der, 1990. Veranderingen in flora en vegetatie van de duinen van Voorne. In. Kuijpers *et al.* (1990), *De veranderende Delta*. Wetenschapppelijke Mededelingen nr. 198, KNNV, 55-87.

Laban, C. & K.F. Rijsdijk, 2002. De Rijn-Maasdelta's in de Noordzee. *Grondboor en Hamer* 56, 60-65.

Lambinon, J., J.-E. De Langhe, L. Delvosalle *et al.* 1998. *Flora van België, het Groothertogdom Luxemburg, Noord-Frankrijk en aangrenzende gebieden (Pteridofyten en Spermatofyten)*. Nationale Plantentuin van België, Meise.

Landman, E.M 1993. *Van stuivende duinen tot dennenbos; een boshistorisch onderzoek naar de boswachterij 'Westerschouwen', provincie Zeeland*. Studentenrapport Vakgroep Bosbouw, Landbouwuniversiteit Wageningen.

Landuyt, W. van, I. Hoste, L. Vanhecke *et al.* 2006. *Atlas van de flora van Vlaanderen en het Brussels Gewest*. Inst. Bos- en Natuuronderzoek/ Nationale Plantentuin België/Flo.Wer, Brussel/Meise

Laumans, P. 1980. *De Springertduinen en de Westduinen op Goeree. Ontstaansgeschiedenis en vegetatie*. Studentenrapport, LH Wageningen.

Laumans, P. 1981. *De Springertduinen en de Westduinen op Goeree;*

bodemvorming in relatie tot plantegroei. Studentenrapport, LH Wageningen.
Leenders, K.A.H.W. 1989. *Verdwenen venen. Een onderzoek naar de ligging en exploitatie van thans verdwenen venen in het gebied tussen Antwerpen, Turnhout, Geertruidenberg en Willemstad (1250-1750)*. Pudoc, Wageningen.
Leenders, K.A.H.W. 2004. De interactie tussen mens en natuur in de strijd om land en water in het zuiden van Holland, 1200-1650. *Holland* 36, 142-161.
Leeuw, de W.C. 1934. De duinvegetatie van Voorne. *Natura* 33, 147-152.
Leloux, J. 2002. Type specimens of Maastrichtian fossils in the National Museum of Natural History, Leiden. *NNM Technical Bulletin* 4, 1-40.
Lemaire, A.J.J., J.H.J. Schaminée & E.J. Weeda, 1998. *Isoeto-Nanojuncetea* (Dwergbiezen-klasse). In: Schaminée *et al.* (eds.), 1998a. *De Vegetatie van Nederland deel 4*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 147-173.
Leven, J.A. van 't & J.J. Lindenbergh, 1956. *Agrohydrologisch Onderzoek Duinzandgebied Schouwen*. Rapport Commissie Waterbeheersing en Ontzilting, Goes.
Linden, J. van der & E. van Oosterhoud, 1983. *Veranderingen in de flora van het duingebied van Voorne*. Studentenverslag nr. 37-1983. Instituut voor Oecologisch Onderzoek, Oostvoorne.
Löffler, M.A.M., C.C. de Leeuw, M.E. ten Haaf *et al.* 2008. *Eilanden natuurlijk. Natuurlijke dynamiek en veerkracht op de Waddeneilanden*. Het Tij Geleerd/Waddenvereniging, Harlingen.
Lynch, M. & B.G. Milligan, 1994. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Molecular Ecology* 3, 91-99.
Lysen, N.H. 1976. 40 + één jaar Westhoekwerk. particuliere uitgave, Zierikzee.
Maarel, E. van der, 1960. *Vegetatiekundige kartering van het duingebied op Voorne, eigendom van de Stichting 'Het Zuid-Hollands Landschap'*. Stichting Het Zuid-Hollands Landschap, Rotterdam.
Maarel, E. van der & V. Westhoff, 1964. The vegetation of the dunes near Oostvoorne (The Netherlands) with a vegetation map. *Wentia* 12, 1-61.
Maarel, E. van der, 1966a. Dutch studies on coastal sand dune vegetation, especially in the Delta Region. *Wentia* 15, 47-82.
Maarel, E. van der, 1966b. *Over vegetatiestructuren, -relaties en -systemen, in het bijzonder in de duingraslanden van Voorne*. Dissertatie RU. Utrecht.
Maarel, E. van der, 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39, 97-114.
Maarel, E. van der, R. Boot, D. van Dorp *et al.* 1985a. Vegetation succession in the dunes near Oostvoorne, the Netherlands; a comparison of the vegetation in 1959 and 1980. *Vegetatio* 58, 137-187.
Maarel, E. van der, N. de Cock & E. de Wildt, 1985b. Population dynamics of some major woody species in relation to long-term succession of the dunes of Voorne. *Vegetatio* 61, 209-219.
Maarel, E. van der (ed.), 1993. *Dry coastal ecosystems. Polar regions and Europe*. Ecosystems of the World 2a. Elsevier, Amsterdam/London/New York/Tokio.
Maarel, E. van der (ed.), 1997. *Dry coastal ecosystems. General aspects*. Ecosystems of the World 2c. Elsevier, Amsterdam/Lausanne/New York/Oxford/Shannon/Tokio.
MacArthur, R. H. & E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
Martínez, M.L. & N.P. Psuty (eds.), 2004. *Coastal dunes, ecology and conservation*. Ecological Studies Vol. 171., Springer, Berlin/Heidelberg/New York.
Martinez-Sanchez, J.J., E. Coneza, M.J. Vicente *et al.* 2006. Germination responses of *Juncus acutus* (*Juncaceae*) and *Schoenus nigricans* (*Cyperaceae*) to light and temperature. *Journal of Arid Environments* 66, 187-191.
Maun, M.A. 1998. Adaptations of plants to burial in coastal sand dune systems. *Canadian Journal of Botany* 76, 713-738.
Maun, M.A. 2004. Burial of plants as a selective force in sand dunes. In: Martínez & Psuty (eds.), *Coastal dunes, ecology and conservation*. Springer, Berlin/Heidelberg/New York, 119-135.
McConnaughy, T.A., J.W. Labaugh, D.O.Rosenberry *et al.* 1994. Carbon budget for groundwater-fed lake: calcification supports summer photosynthesis. *Limnology Oceanography* 39, 1319-1332.
Meertens, H., R. van 't Veer, S. Hennekens *et al.* 2000. Archieven. In: Schaminée & Van 't Veer (eds.), *Honderd jaar op de knieën. De geschiedenis van de plantensociologie in Nederland*. Opulus Press Nederland, Noordwolde, 18-35.
Meijden, R. van der, C.L. Plate & E.J. Weeda, 1989. *Atlas van de Nederlandse Flora. Deel 3. Minder zeldzame en algemene soorten*. Rijksherbarium/Centraal Bureau Statistiek, Leiden/Voorburg/Heerlen.
Meijden, R. van der, 1990 en 2005. *Heukels' Flora van Nederland*, 21e resp. 23e druk. Wolters-Noordhoff, Groningen.
Meijden, R. van der, 1990. Over ecologische groepen. In: R. van der Meijden, *Heukels' Flora van Nederland, 21 e druk*, 25-28.
Meijden, R. van der, B. Odé, C.L.G. Groen *et al.* 2000. Bedreigde en kwetsbare vaatplanten in Nederland; basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. *Gorteria* 26, 85-208.
Meijden, R. van der, 2003. Stop de veeteelt in natuurgebieden. *Bionieuws* 13 (21), 13.
Meulen, F. van der & E. van der Maarel, 1993. Dry coastal ecosystems of the Central and South-Western Netherlands. In: Van der Maarel (ed.) *Dry coastal ecosystems. Polar regions and Europe*. Ecosystems of the World 2a, Elsevier, Amsterdam etc., 271-306.
Meltzer, J., 1941. Die Sanddorn-Liguster-Assoziation *(Hippophaeto-Ligustretum). Nederlandsch Kruidkundig Archief* 51, 385-395.
Meltzer, J. & V. Westhoff, 1942. *Inleiding tot de plantensociologie*. Bibliotheek van de Nederlandse Natuurhistorische Vereniging nr. 6. Breughel, 's Graveland.
Mennema, J., A.J. Quené-Boterenbrood & C.L. Plate, 1980. *Atlas van de Nederlandse Flora. Deel 1. Uitgestorven en zeer zeldzame planten*. Kosmos, Amsterdam.
Mennema, J. 1982. Het Zeeuws herbarium, aan het Rijksherbarium (Leiden) geschonken. *Archief Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen* 1982, 1-52.
Mennema, J., A.J. Quené-Boterenbrood & C.L. Plate. 1985. *Atlas van de Nederlandse Flora. Deel 2. Zeldzame en vrij zeldzame planten*. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.
Meulen, F. van der, P.D. Jungerius & J.H. Visser, 1989. *Perspectives in coastal dune management*. SPB Academic Publishing, Den Haag.
Meulen, F. van der, A.M. Kooijman, M.A.C. Veer *et al.* 1996. *Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiering in open duinen*. Eindrapport fase 1, 1991-1995. Universiteit van Amsterdam, Fysisch Geografisch en Bodemkundig Laboratorium, Amsterdam.
Moor, M. de, L. Shaw-Tailor & P. Warde (eds.), 2002. *The management of common land in Northwest Europe, c. 1500-1800*. Brepols, Turnhout.
Moor, M. de, 2004. *The historical evolution of commons in Flanders: results from a microstudy*. Paper gepresenteerd op the 10th Biennial Conference of the IASCP: The Commons in an Age of Global Transition: Challenges, Risks and Opportunities. Oaxaca, Mexico. (http://dlc.dlib.indiana.edu/archive/0001372/).
Mulder, J.P.M., 1989. The changing tidal landscape in the delta area of the South-West Netherlands. In: J.C. Hooghart & C.W.S. Posthumus (eds.), *Hydro-ecological relations in the Delta Waters of the South-West Netherlands*. Proceedings en Information TNO Comittee on Hydrological Research, nr. 41, 71-87. Den Haag.
Mulder, F.J. de, M.C. Geluk, I.L. Ritsema *et al.* (eds.), 2003. *De ondergrond van Nederland*. Wolters-Noordhoff, Groningen/Houten.
Nagtglas, F., 1888-1893. *Levensberichten van Zeeuwen; zijnde een vervolg op P. de la Rue, Geletterd, staatkundig en heldhaftig Zeeland*. Verschenen in vier afleveringen, Altorffer, Middelburg.

Niedermann, C. 1995. *Das Jagdwesen am Hofe Herzog Philipps des Guten von Burgund*. Archief- en Bibliotheekwezen in Belgie, nr. 48. Algemeen Rijksarchief, Brussel.

Nienhuis, C.M. 1996. *Het Brabants vulkanisme*. Staringia 8, Nederlandse Geologische Vereniging, Winterswijk.

Nijs, T. de & E. Beukers (eds.), 2002a en b. *Geschiedenis van Holland*. Deel I (tot 1572) en Deel II (1572 tot 1795). Verloren, Hilversum.

Nilsson, L.A. 1984. Anthecology of *Orchis morio* (*Orchidaceae*) at its outpost in the north. *Nova Acta Regiae Societatis Scientarum Upsaliensis* Ser. V vol. C3, 166-179.

Noort, J. van den & M. Blauw, 2000. *Water naar de zee. Geschiedenis van het Waterbedrijf Europoort 1874-1999*. Waterbedrijf Europoort, Rotterdam.

Nybom, H. 2004. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology* 13, 1143-1155.

Olivier, S. 2004. Nieuw leven voor vondsten 'De Oude Stee'; Romeinse vondsten na 100 jaar terug op Goeree. *De Ouwe Waerelt, historisch tijdschrift voor Goeree-Overflakkee* 4 (10), 4-8.

Oost, H.G. 1982. *Het archief van de rentmeester-generaal der domeinen van de Staten van Holland in Voorne, (1662) 1704-1728 en in Voorne en de Beijerlanden, 1729-1810*. Rijksarchief Zuid-Holland, Den Haag.

Oostermeijer, J.G.B., S.H. Luijten, M.M. Kwak *et al.* 1998. Zeldzame planten in het nauw: problemen van kleine populaties. *De Levende Natuur* 99, 134-141.

Oremus, P.A.I., 1982. *Growth and nodulation of Hippophae rhamnoides L. in the coastal sand dunes of The Netherlands*. Dissertatie RU, Utrecht.

Opdam, P.F.M. 1987. De metapopulatie, model van een populatie in een versnipperd landschap. *Landschap* 4, 289-306.

Opdam, P.F.M. 2000. *Over leven in netwerken*. Inaugurele rede, Wageningen Universiteit, Wageningen.

Ouborg, N. J., P. Vergeer & C. Mix, 2006. The rough edges of the conservation genetics paradigm. *Journal of Ecology* 94, 1233-1248.

Ozinga, W.A., J.H.J. Schaminée, R.M. Bekker *et al.* 2005. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos* 108, 555-561.

Ozinga, W.A., S.M. Hennekens, J.H.J. Schaminée *et al.* 2007. Local aboveground persistence of vascular plants: Life-history trade-offs and environmental constraints. *Journal of Vegetation Science* 18, 489-497.

Ozinga, W.A. 2008. *Assembly of plant communities in fragmented landscapes: the role of dispersal*. Dissertatie Radboud Universiteit, Nijmegen.

Palmboom, E.N. 1995. *Het kapittel van Sint Jan te Utrecht. Een onderzoek naar verwerving, beheer en administratie van het oudste goederenbezit (elfde - veertiende eeuw)*. Amsterdamse Historische Reeks, Grote Serie 20, Verloren, Hilversum.

Palmboom, E.N. 1996. Parochiestichting op Schouwen (achtste - twaalfde eeuw). *Kroniek van het land van de zeemeermin* 1996, 5-19.

Parlevliet, D. 2004. Holland - in het veen, of langs de kust? *Holland* 36, 2-11.

Peakall, R. & P.E. Smouse, 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6, 288-295. (http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx/)

Pearson, M.C. & J.A. Rogers, 1962. Hippophae rhamnoides. *Journal of Ecology* 50, 501-513.

Peddemors, A. 1979. Goeree-Overflakkee in pre- en protohistorie. In: *Van Westvoorne tot Adolfsland, historische verkenningen op Goeree-Overflakkee*. De Motte, Ouddorp, 63-77.

Pegtel, D.M. 1983. Ecological aspects of a nutrient-deficient wet grassland (Cirsio-Molinietum). *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 5, 217-218.

Petersen, J., 2000. *Die Dünentalvegetation der Wattenmeer-Inseln in der südlichen Nordsee*. Husum Druck- und Verlaggesellschaft mbHu. Co. Kg, Husum.

Peterson, G. 2002. Alternative stable states. In: L.H. Gunderson & C.S. Holling (eds.), *Panarchy: Understanding transformations in human and natural systems*. Island Press. Washington/Covelo/London, 36-38.

Pfeiffer, J.G. 1998. *Zaden en Vruchten*. Wetenschappelijke Mededeling nr. 211, KNNV, Utrecht.

Pluijm, A. van der & D.J. de Jong, 2003. *Oerbos en savanne in de Grevelingen, twee gezichten van de Slikken van Flakkee. Dertig jaar vegetatieontwikkeling*. Rapport RIKZ, Rijkswaterstaat, Middelburg.

Pluis, J.L.A. & J.H. van Boxel, 1993. Wind velocity and algal crusts in dune blow outs. *Catena* 20, 581-594.

Poschlod, P. & M.F. Wallis de Vries, 2002. The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands, lessons from the distant and recent past. *Biological Conservation* 104, 361-376.

Pranger, D.P. 1997. *Vegetatiekartering Vroongronden 1996*. Rapport Bureau Everts & De Vries 97/2, Groningen.

Preising, E., 1950. Nordwestdeutsche Borstgras-Gesellschaften. *Mitteilungen Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft N.F.* 2, 33-42

Preising, E. & H.E. Weber, 2003. *Salicetea arenariae* Weber 1999, Dünenweidegebüsche. In: Preising *et al.* (eds.), *Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens Teil 2*. Naturschutz und Landschaftspflege Niedersachsen Heft 20/2, 115-119.

Preising, E., H.E. Weber & H.-C Vahle (eds.), 2003. *Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens; Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme. Teil 2. Wälder und Gebüsche*. Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen Heft 20/2.

Prentice, H.C., M. Lönn, G. Rosquist *et al.* 2006. Gene diversity in a fragmented population of *Briza media:* grassland continuity in a landscape context. *Journal of Ecology* 94, 87-97.

Priester, P. 1998. *Geschiedenis van de Zeeuwse landbouw circa 1600-1910*. A.A.G. Bijdragen 37/HES Studia Historica 20. Wageningen/Houten/Middelburg.

Rammeloo, J. 1971. De Bakkersdam: beschadiging van vegetaties met Vleeskleurige orchis en Rietorchis. *De Levende Natuur* 74, 87-59

Rentenaar, R. 1977. De Nederlandse duinen in de middeleeuwse bronnen tot omstreeks 1300. *Geografisch Tijdschrift* 11, 361-376.

Rentenaar, R. 1978. De vroegste geschiedenis van het konijn in Holland en Zeeland. *Holland* 10, 2-16.

Rey, A., M. Tomi, T. Hordé *et al.* 1992. *Dictionnaire historique de la langue francaise*. Dictionaires Le Robert, Parijs.

Reynaud, C. 1975. Paleoecological significance of *Hippophae rhamnoides*, with an example of the protocratic vegetational stage in NE Fennoscandia. *Boreas* 5, 9-24.

Riemens, H. 1935. *Het Amortisatiesyndicaat, een studie over de staatsfinanciën onder Willem I*. Dissertatie Gemeente Universiteit Amsterdam.

Roelofs, M. & J. van Tol, 1975. *Landschapskartering op vegetatiekundige grondslag van de duinen van Walcheren*. Studentenrapport Rijkswaterstaat, afd. Milieuonderzoek Deltadienst, Middelburg.

Roelofs, J.G.M. 1993. De fragiele balans tussen verzuring en verbasing in blauwgraslanden. In: E.J. Weeda (ed.), *Blauwgraslanden in Twente*. Wetenschappelijke Mededeling nr. 209, KNNV, Utrecht, 32-38.

Rompaey, E. van & L. Delvosalle, 1979. *Atlas van de Belgische en Luxemburgse Flora. Pteridofyten en spermatofyten*. Nationale Plantentuin van België, Meise, 2e uitgave.

Rossum, F. van, X. Vekemans, E. Gratia *et al.* 2003. A comparative study of allozymevariation of peripheral and central populations of *Silene nutans* L. (Caryophyllaceae) from Western Europe: implications for conservation. *Plant Systematics and Evolution* 242, 49-61.

Rummelen, F.F.F.E. van, 1970. *Toelichtingen bij de geologische kaart van Nederland 1:50.000; Schouwen-Duiveland*. Rijks Geologische Dienst, Haarlem.

Rummelen, F.F.F.E. van, 1972. *Toelichtingen bij de geologische kaart van Nederland 1:50.000; Walcheren*. Rijks Geologische Dienst, Haarlem.

Runge, F. 1980. *Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas*. Aschendorf,

Münster.
Runhaar, J., C.L.C. Groen, R. van der Meijden *et al.* 1987. Een nieuwe indeling in ecologische groepen binnen de Nederlandse flora. *Gorteria* 13, 277-359.
Schaffers, A. 1991. DENDRO; programma voor het maken van dendrogrammen. In: Anonymus, *Handleiding multivariate analyses*, Sectie Natuurbeheer, Departement Omgevingswetenschappen, LU. Wageningen, Wageningen. 38-58.
Schaffers, A.P. & Sýkora, K.V. 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science* 11, 225-244.
Schaik, A.W.J. van, D.J. de Jong & A.M. van der Pluijm, 1989. *Vegetatieontwikkeling op de Slikken van Flakkee 1972-1987*. Rapport nr. GWAO 89.1008, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Middelburg.
Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & V. Westhoff (eds.), 1995a. *De Vegetatie van Nederland. Deel 1. Inleiding tot de plantensociologie - grondslagen, methoden en toepassingen*. Opulus Press, Uppsala/ Leiden.
Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & V. Westhoff, 1995b. De synthetische fase van het vegetatieonderzoek. In: Schaminée *et al.* (1995a), *De Vegetatie van Nederland deel 1*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 81-110.
Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & P.C. Schipper, 1995c. Toepassingen van de plantensociologie. In: Schaminée *et al.* (1995): *De Vegetatie van Nederland deel 1*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 225-251 .
Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff (eds.), 1995d. *De Vegetatie van Nederland deel 2. Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden*. Opulus Press, Uppsala/Leiden.
Schaminée, J.H.J., G.H.P. Arts & V. Westhoff, 1995e. *Littorelletea* (Oeverkruid-klasse). In: Schaminée *et al.* (eds.), (1995d). *De Vegetatie van Nederland deel 2*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 109-139.
Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & E.J.Weeda (eds.), 1996. *De Vegetatie van Nederland deel 3. Plantengemeenschappen van graslanden, zomen en droge heiden.* Opulus Press, Uppsala/Leiden.
Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda, V. Westhoff (eds.), 1998a. *De Vegetatie van Nederland deel 4. Plantengemeenschappen van de kust en van binnenlandse pioniermilieus.* Opulus Press, Uppsala/Leiden.
Schaminée, J.H.J., C.J.W. Bruin, E.J. Weeda, 1998b. *Ammophiletea* (Helm-klasse). In: Schaminée *et al.* (eds.), *De Vegetatie van Nederland deel 4*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 55-71.
Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff, 1998c. *Saginetea maritimae* (Zeevetmuur-klasse). In: Schaminée *et al.* (1998a): *De Vegetatie van Nederland deel 4*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 131-146.
Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & R. van 't Veer, 1999. *Franguletea* (Klasse der Wilgenbroekstruwelen). In: Stortelder *et al.* (1999), *De Vegetatie van Nederland deel 5*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 105-120.
Schaminée, J.H.J. & R. van 't Veer (eds.), 2000. *Honderd jaar op de knieën. De geschiedenis van de plantensociologie in Nederland*. Opulus Press Nederland, Noordwolde.
Schaminée, J.H.J., J.A.M. Jansen, R. Haveman *et al.* 2006. *Schatten voor de natuur. Achtergronden, inventaris en toepassingen van de Landelijke Vegetatie Databank*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
Schat, H., 1982. *On the ecology of some Dutch dune slack plants*. Dissertatie VU, Amsterdam.
Schendelaar, J.K. 1984. Enkele opmerkingen over het verband tussen het Rijngedeelte van het Fluviatiele district en het Duindistrict. *Gorteria* 12, 43-50.
Schiffe, K. 1997. Zum Vorkommen von *Carex nigra* (L.) Reichard x *Carex trinervis* Degland (= *Carex x timmiana* P. Junge) in Deutschland. *Drosera* 1997, 65-70.
Schuppen, S. van, 2007. *Onland en geestgrond. Het mentale landschap in de ruimtelijke orde van de Lage Landen*. SUN, Amsterdam.
Sheail, J. 1971. *Rabbits and their history*. David & Charles, Newton Abbot.
Sicking, L. 2002. De integratie van Holland; politiek en bestuur in de Bourgondisch-Habsburgse tijd. In: T. de Nijs & E. Beukers (eds.), *Geschiedenis van Holland deel I*, 259-291. Verloren, Hilversum.
Sipkes, C. 1941. De invloed van konijnen en wateronttrekking op de duinflora. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 51, 385-395.
Sipkes, C. 1964. De Watergamander *(Teucrium scordium)* op Voorne. *De Levende Natuur* 67, 266-271.
Sival, F.P., H.J. Mücher & S.P.J. van Delft, 1998. Management of basiphilous dune slack communities in relation to carbonate accumulation and hydrological conditions. *Journal of Coastal Conservation* 4, 91-100.
Slager, H., D.J. Fluijt & G.J. Rook, 1986. *Waterhuishouding en zouthuishouding van de Slikken van Flakkee*. Rapport nr. 1986-24abw, Rijksdienst IJsselmeerpolders, Afdeling Delta, Lelystad.
Slager, H. & J. Visser, 1990. *Abiotische kenmerken van de drooggevallen gebieden in de Grevelingen*. Flevobericht 312, Rijkswaterstaat Directie Flevoland, Lelystad.
Slim P.A. & P. Oosterveld, 1985. Vegetation development on newly embanked sandflats in the Grevelingen (The Netherlands) under different management practices. *Vegetatio* 62, 407-414.
Slings, Q.L. 1994. De kalkgraslanden van de duinen. *De Levende Natuur* 95, 120-130.
Sloet van Oldruitenborgh, C.J.M. 1976. *Duinstruwelen in het Deltagebied*. Dissertatie Landbouwhogeschool, Wageningen.
Sloff, J.G. & J.L. van Soest, 1938/1939. Het fluviatiele district in Nederland en zijn flora. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 48, 199-249 en 49, 268-306.
Sloten, J.L. van, 1980. Vijftig jaar waterleiding op Schouwen-Duiveland. *Kroniek van het Land van de Zeemeermin* 5, 91-110.
Smeerdijk, D.G. 2006. Paleo-ecologisch onderzoek aan plaggen uit de wal van de Karolingische ringwalburg van Domburg. In: Rooijen, C.A.M. van *et al.* (eds), *Archeologisch onderzoek naar de resten van de vroeg-middeleeuwse ringwalburg te Domburg (gem. Veere)*. Rijksdienst Oudheidkundig Bodemonderzoek, Amersfoort, 35-48.
Smithson, A. 2002. The consequences of rewardlessness in orchids: reward-supplementation experiments with *Anacamptis morio* (*Orchidaceae*). *American Journal of Botany* 89, 1579-1587.
Smithson, A. 2006. Pollinator limitation and inbreeding depression in orchid species with and without nectar rewards. *New Phytologist* 169, 419-430.
Smittenberg, J.C. 1973. *Plantengroei in enkele Nederlandse landschappen. Twintig jaar vegetatiekundig veldonderzoek door leden van de Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie, bloemlezing uit Kruipnieuws 1937-1958.* Bondsuitgeverij Jeugdbonden voor Natuurstudie, Amsterdam.
Soest, J.L. van, 1934. Plantengeografie van Voorne. *Natura* 33, 129-131.
Soons, M.B. 2003. *Habitat fragmentation and connectivity; spatial and temporal characteristics of the colonization process in plants*. Dissertatie Universiteit Utrecht, Utrecht.
Sparling, J.H. 1968. Biological Flora of the British Isles: *Schoenus nigricans* L. *Journal of Ecology* 56, 883-899.
Spek, A. van der, M. Stive & T. Zitman (eds.), 2002. *Ebb and flood channel systems in the Netherlands tidal waters*. Geannoteerde Engelse vertaling van van Veen (1950), Eb- en vloedschaarsystemen in Nederlandse getijdewateren. Vereniging voor Studie- en Studentenbelangen, Delft.
Spek, Th. 2004. *Het Drentse esdorpenlandschap; een historisch-geografische studie*. 2 banden. Stichting Uitgeverij Matrijs, Utrecht.
Spelbos, J.M. & J. van Wijngaarden, 1979. *Een vegetatieonderzoek van de vochtige duinvalleien in een transekt in het noordwesten van Schouwen*. Studentenverslag Vakgroep Vegetatiekunde en Botanische Ecologie R.U. Utrecht.
Spoormakers, L.D.H. 1987. *Flora-inventarisatie van het noordelijk gedeelte van het kustgebied van Voorne*. Intern Rapport Instituut Oecologisch Onderzoek, Oostvoorne.
Staalduinen, C.J. van, 1979. *Toelichtingen bij de geologische kaart van*

Nederland 1:50.000; Blad Rotterdam West (37 W). Rijks Geologische Dienst, Haarlem.
Steeg, H. v.d. 1965. *De vegetatie van het 'groene strand' op Schouwen*. Scharrelaer 5, 5-8.
Steijn, J.A. van, 1933. *Duinbebossching*. Dissertatie Landbouwhogeschool, Veenman & zonen, Wageningen.
Stein, C., H. Auge, M. Fischer *et al*. 2008. Dispersal and seed limitation affect diversity and productivity of montane grasslands. *Oikos* 117, 1469-1478.
Stieperaere, H. 1970. Het voorkomen van *Botrychium lunaria* op de Plaat bij Bakkersdam te Oostburg. *Gorteria* 5, 41-44.
Stieperaere, H. 1990. *De heischrale graslanden (Nardetea) van Atlantisch Europa*. Dissertatie, Rijksuniversiteit Gent.
Stortelder, A.H.F., J.T. de Smidt & C.A. Swertz, 1996. *Calluno-Ulicetea* (klasse der droge heiden). In: Schaminée *et al*. (1996). *De Vegetatie van Nederland deel 3*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 287-317.
Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel (eds.), 1999a. *De Vegetatie van Nederland deel 5. Plantengemeenschappen van ruigten, struwelen en bossen*. Opulus Press, Uppsala/Leiden.
Stortelder, A.H.F., P.W.F.M. Hommel & J.H.J. Schaminée, 1999b. *Vaccinio-Betuletea pubescentis* (Klasse der berkenbroekbossen). In: Stortelder *et al*. (eds.), *De Vegetatie van Nederland deel 5*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 211-228.
Sturkenboom, D. 2004. *De elektrieke kus. Over vrouwen, fysica en vriendschap in de 18de en 19de eeuw*. Augustus, Amsterdam/Antwerpen.
Stuyfzand, P.J. 1993. *Hydrochemistry and hydrology of the coastal area of the western Netherlands*. Dissertatie, VU Amsterdam.
Stuyfzand, P.J. 1998. Decalcification and acidification of coastal dune sands in the Netherlands. In: G.B. Arehart & J.R. Hulston (eds.), *Water-Rock Interaction*, 79-82. Proceedings 9th International Symposium on Water-Rock Interaction. Balkema, Rotterdam/Brookfield.
Swaen, A.E.H. (ed.), 1948. *Jacht-Bedryff*. Transcriptie van een zeventiende eeuws handschrift in de Koninklijke Bibliotheek te 's Gravenhage. Brill, Leiden,
Swertz, C.A., J.H.J. Schaminée & E. Dijk, 1996. *Nardetea* (Klasse der heischrale graslanden). In: Schaminée *et al*., 1996. *De Vegetatie van Nederland deel 3*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 263-286.
Sýkora, K.V. 1982. Syntaxonomy and synecology of the *Lolio-Potentillion* Tüxen 1947 in The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 31, 65-95.
Sýkora, K.V., J.H.J. Schaminée & E.J. Weeda. 1996. *Plantaginetea majoris*. In Schaminée *et al*., (1996). *De Vegetatie van Nederland deel 3*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 13-46.
Sýkora, K.V. 2000. *Multivariate technieken in de vegetatiekunde*. Sectie Natuurbeheer/departement Omgevingswetenschappen, Wageningen Universiteit, Wageningen.
Sýkora, K. V., van den Bogert, J. C. J. M. & Berendse, F. 2004. Changes in soil and vegetation during dune slack succession. *Journal of Vegetation Science* 15, 209-218.
Tack, P.L. 1936. Walcherse Plaatsnamen. Hayman en haemete. *Nomina Geographica Neerlandica* 10, 57-93.
Tack, G., P. van den Bremt & M. Hermy. 1993. *Bossen van Vlaanderen, een historische ecologie*. Davidsfonds, Leuven.
Tackenberg, O. 2001. *Methoden zur Bewertung gradueller Unterschiede des Ausbreitungspotentials von Pflanzenarten; Modellierung des Windausbreitungspotentials und regelbasierte Ableitung des Fernausbreitungspotentials*. PhD-thesis Philipps-Universität Marburg, Marburg/Lahn.
Tamis, W. 2005. *Changes in the flora of the Netherlands in the 20th century*. Dissertatie Universiteit Leiden; ook gepubliceerd als Gorteria, Supplement 6. Nationaal Herbarium Leiden.
Tamis, W. & R. van der Meijden, 2005. Niet-inheemse vaatplanten in Nederland. Presentatie voor de Studiekring van de Koninklijke Nederlandse Bosbouwvereniging op 23 september 2005. *Opdringerige Natuur; over ziekten en plagen in bos, natuur en landschap*. (http://knbv.nl/files/studiekring/studiekringdag2005/nietinheems.pdf)
Terwindt, J.H.J. 1964. De veranderingen in de mond van het Brielse Gat als gevolg van de afdamming. *Tijdschrift Koninklijk Nederlands Aardrijkskundig Genootschap* Tweede Reeks 81, 329-330.
Terwindt, J.H.J. 1973. Sand movement in the in- and offshore tidal area of the SW part of the Netherlands. *Geologie en Mijnbouw* 52, 69-77.
Teixeira de Mattos, L.F., 1941a & b. *De waterschappen, waterkeringen en polders van Zuid-Holland*. Deel 10.1 De Eilanden (vervolg) en deel 10.2 De Eilanden (vervolg). Nijhof, Den Haag.
Thompson, K. & J.P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67, 893-921.
Thurkow, A.J. 1986. Het agrarisch landgebruik in de Hollandse duinen in historisch perspectief. *Duin* 1986 (3), 75-78.
Tielhof, M. van. 1995. *De Hollandse graanhandel, 1470-1570. Koren op de Amsterdamse molen*. Dissertatie Rijksuniversiteit Leiden; Hollandse Historische Reeks 23, Den Haag.
Til, M. van & J. Mourik, 1999. *Hieroglyfen van het zand. Vegetatie en landschap van de Amsterdamse Waterleidingduinen*. Gemeentewaterleidingen Amsterdam, Amsterdam.
Til, M. van, P. Ketner, S.F. Boersma *et al*. 1999. De duinen in dynamisch perspectief. *Landschap* 16, 237-249.
Til, M. van, P. Ketner & S. Provoost, 2002a. Duinstruwelen in opmars. *De Levende Natuur* 103, 74-78.
Til, M. van, F.F. van der Zee, J. L. Herrier *et al*. 2002b. Duinstruwelen, gedoogd of gewenst?. *De Levende Natuur* 103, 110-113.
Trimpe Burger, J.A. 1955. Archaeologische vondsten, in het bijzonder vroeginheems aardewerk, op het strand van Oostkapelle (Walcheren). *Westerheem* 4, 31-36.
Turnhout, C. van, J. Aben, P. Beusink *et al*. 2007. Broedsucces en voedseloecologie van Nederland's kwijnende populatie Tapuiten. *Limosa* 80, 117-122.
Tüxen, R. 1952. Hecken und Gebüsche. *Mitteilungen der geographischen Gesellschaft Hamburg* 50, 85-117.
Tüxen, R. 1955. Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. *Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft* N.F. 5, 155-176
Uil, H. 1998. Stadsrechten van Zierikzee. *Kroniek van het land van de zeemeermin* 1998, 21-48.
Valk, L. van der, F. Beekman & R.M. van Heeringen, 1997. Stuivend zand over boerenland; geologie, archeologie en historische geografie van het duingebied op Schouwen in de provincie Zeeland. In: D.P. Hallewas *et al*. (eds.), *Dynamisch landschap. Archeologie en geologie van het Nederlandse kustgebied*, 131-152. Van Gorcum/Rijksdienst Oudheidkundig Bodemonderzoek, Assen/Amersfoort.
Van Damme, L. & A. Ervinck, 1993. Het konijn, een verhaal van vergane glorie. *Zoogdier* 4, 20-27.
Veen, J. van, 1950. Eb- en vloedschaarsystemen in Nederlandse getijdewateren. *Tijdschrift Koninklijk Nederlandsch Aardrijkskundig Genootschap* Tweede Reeks 67, 303-350.
Veenbaas, G., D. van der Laan & W.H. van Putten, 1989. Duinverzwaring Voorne. *De Levende Natuur* 90, 124-127.
Veldink, J.G. 1970. *W.C.H. Staring, 1808-1877, geoloog en landbouwkundige*. Centrum van Landbouwpublicaties en Landbouwdocumentatie, Wageningen.
Ven, G.P. van de, 1990. *Bostypen aan de kust van Walcheren*. Studentenverslag Vakgroep Botanische Oecologie, Rijksuniversiteit Utrecht.
Ven, G.P. van de, 1993. *Leefbaar laagland. Geschiedenis van de waterbeheersing en landaanwinning in Nederland*. Matrijs, Utrecht.
Verbraeck, A. 1990. De Rijn aan het einde van de laatste ijstijd, de vorming van de jongste afzettingen van de formatie van Kreftenheye. *Geografisch Tijdschrift* 24, 328-340.
Vergeer, Ph., R. Rengelink, A. Copal *et al*. 2003. The interacting effects

of genetic variation, habitat quality and population size on performance of *Succisa pratensis*. *Journal of Ecology* 91, 18-26.
Verstraten, J.M., A. Tietema & J.C.R. Dopheide, 1989. Bodemverzuring: principes en voorbeelden. *Geografisch Tijdschrift* 23, 251-261.
Vink, I. & H. Wolbers, 1997. *Handboek Melkveehouderij.* Praktijkonderzoek rundvee, schapen en paarden, Lelystad.
Visser, J. 1973. *De geomorfologie van de Slikken van Flakkee in 1972*. Deelrapport Geomorfologie Landschapsecologisch Onderzoek Slikken van Flakkee. Nota 73-13, Rijkswaterstaat Deltadienst, Afd. Milieuonderzoek, 's Heer Arendskerke.
Visser, J., G.J. Rook & D.J. Fluijt, 1985. Ontziltings- en verziltingsprocessen op de oevers van het Grevelingenmeer. *Landschap* 2, 226-235.
Visser, A. de, 1966. Ophioglossum vulgatum in westelijk Zeeuws-Vlaanderen. *Gorteria* 3, 75.
Visser, J. 1995. *Het Grevelingenmeer, natuurlijk ingericht. Achtergronden van 25 jaar inrichting en beheer*. Flevobericht 378, Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied, Lelystad.
Visvliet, J.P. van, 1878. *Inventaris van het Oud Archief der Provincie Zeeland. Deel II. Chronologische tafel van de charters en oorkonden der graaflijke regering 1119-1574*. Van Benthem Jutting, Middelburg.
Visvliet, J.P. van, 1898. *Inventaris van het Oud Archief der Provincie Zeeland. Deel III. Beredeneerde inventaris van de charters en oorkonden der graaflijke regering 1119-1450*. Van Benthem Jutting, Middelburg.
Vlam, A.W. 1942. *Historisch-morfologisch onderzoek van eenige Zeeuwse eilanden*. Dissertatie RU Utrecht. Brill, Leiden.
Vos, P., R. Hogers, M.Bleeker *et al.* 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* 23, 4407-4414.
Vos, P.C. & R.M. van Heeringen, 1997. Holocene geology and occupation history of the Province of Zeeland. In: M.M. Fischer (ed.), *Holocene evolution of Zeeland (SW Netherlands),* Mededededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO nr. 59, 5-109.
Vos, P.C., F.D. Zeiler & J.M. Moree, 2002. *Delta-2003, 5000 jaar terugblik, kaartatlas met toelichting. Landschapsreconstructie van de kustdelta van Zuidwest-Nederland in opdracht van het project GEOMOD van het Rijksinstituut voor Kust en Zee (RIKZ) van het Ministerie van Verkeer en Waterstaat*. Rapport TNO-NITG nr. 02-096-B, Utrecht.
Vos, P. & F.D. Zeiler, 2008. Overstromingsgeschiedenis van Zuidwest-Nederland, interactie tussen natuurlijke en antropogene processen. *Grondboor & Hamer* 62, 86-95.
Vreeken, B.J. 2007. *Flora-inventarisatie Voorne's Duin 2004-2006*. Rapport 44 Stichting Floron, Leiden.
Vreeken, B.J. & S.H. Luijten, 2007. *Flora-inventarisatie van Goeree 2006*. Rapport 45 Stichting Floron, Leiden.
Vries, de J. & A. van der Woude, 2005. *Nederland 1500-1815; De eerste ronde van moderne economische groei*. Derde druk. Uitgeverij Balans, Amsterdam.
Vuijck, L. 1902. *Prodromus Florae Batavae,* 2e editie, vol I, pars II. Mac Donald, Nijmegen.
Waal, J. van der, & F.O. Vervoorn, 1895. *Beschrijving van Goedereede en Overflakkee, zijn wording en zijn voortbestaan tot op heden*. Boekhoven, Sommelsdijk.
Waard, C. de, 1912. De rand van het eiland Walcheren in 1546. *Archief Zeeuws Genootschap der Wetenschappen* 1912, 129-158.
Waard, C. de, 1914. De *archieven berustende onder het polderbestuur in Middelburg. Inventaris van de archieven der besturen van het eiland Walcheren 1511-1870*. Kröber, Middelburg.
Wal, R. van der, M. Egas, A. van der Veen *et al.* 2000. Effects of resource competition and herbivory on plant performance along a productivity gradient. *Journal of Ecology* 88, 317-330.
Walter, H. & H. Straka 1970. *Arealkunde, floristisch-historische Geobotanik*. Einführung in de Phytologie Bd. III, deel 2. tweede opnieuw bewerkte druk. Eugen Ulmer, Stuttgart.
Weber, H.E. 1985. *Rubi Westfalici; Die Brombeeren Westfalens und des Raumes Osnabrück (Rubus L., Subgenus Rubus)*. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde, 47 (3), Münster.
Weber, H.E. 1995. *Rubus*. In: H.J. Conert *et al.* (eds.), *Gustav Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Band IV, Teil 2A, Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones 2 (2)*, derde druk. Blackwell, Berlin., 284-595.
Weber, H.E. 1998. *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands. Heft 4 Franguletea (H1)/Faulbaum-Gebüsche*. Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft/Reinhold-Tüxengesellschaft, Göttingen.
Weber, H.E. 1999a. *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands. Heft 5. Rhamno-Prunetea (H2A)/Schlehen- und Traubenholder-Gebüsche*. Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft/Reinhold-Tüxengesellschaft, Göttingen.
Weber, H.E. 1999b. *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands. Heft 6. Salicetea arenariae (H2B)/Dünenweide-Gebüsche.* Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft/Reinhold-Tüxengesellschaft, Göttingen.
Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra *et al.* 1987. *Nederlandse oecologische flora; wilde planten en hun relaties.* Deel 2. IVN, Amsterdam.
Weeda, E.J. 1989a. Een gewijzigde indeling van Nederland in floradistricten. *Gorteria* 15, 119-126.
Weeda, E.J. 1989b. Vlozegge (*Carex pulicaris* L.) in Nederlandse duingebieden. *Gorteria* 15, 159-177.
Weeda, E.J. 1990. Over de plantengeografie van Nederland. In: R. van der Meijden, (1990). *Heukels' flora van Nederland, 21 e druk*. 16-24.
Weeda, E.J., R. van der Meijden & P.A. Bakker, 1990. Rode Lijst van de in Nederland verdwenen en bedreigde planten (Pteridophyta en Spermatophyta) over de periode 1.I.1980-1.I.1990. *Gorteria* 16, 2-26.
Weeda, E.J. 1992. *Zandviooltje (Viola rupestris) in de duinen van Noord-Kennemerland. Hoe een dwerg uit de steppetoendra stand houdt temidden van zand, zeewind en konijnen*. Wetenschappelijke Mededededeling 206, KNNV, Utrecht.
Weeda, E.J. (ed.), 1993. *Blauwgraslanden in Twente. Schatkamers van het Natuurbehoud*. Wetenschappelijke Mededeling 209, KNNV, Utrecht.
Weeda, E.J., J.H.J. Schaminée & R. van 't Veer, 1995. *Phragmitetea* (Rietklasse). In: Schaminée *et al.* (1995d). *De Vegetatie van Nederland deel 2.* Opulus Press, Uppsala/Leiden, 161-221.
Weeda, E.J., H. Doing & J.H.J. Schaminée, 1996. *Koelerio-Corynephoretea* (Klasse der droge graslanden op zandgrond). In: Schaminée *et al.* (1996). *De Vegetatie van Nederland deel 3*. Opulus Press. Uppsala, Leiden, 61-144.
Weeda, E.J. & J.H.J. Schaminée, 1996. Nomenclatorische en systematische notities met betrekking tot de *Koelerio-Corynephoretea. Stratiotes* 13, 77-97.
Weeda, E.J. 1999. Oost- en Middelduinen op Goeree. *Excursieverslagen 1996,* 20-24. Plantensociologische Kring Nederland.
Weeda, E.J. 2000. Zeventig jaar plantensociologische beschrijving van droge duingraslanden. *Holland's Duinen* 36, 45-65.
Weeda, E.J. 2001. Zoomplanten en zoomgemeenschappen in de duinen; 1. De associatie van Parelzaad en Salomonszegel *(Polygonato-Lithospermetum). Holland's Duinen* 38, 67-105.
Weeda, E.J., J.H.J. Schaminée & L. van Duuren, 2002. *Atlas van plantengemeenschappen in Nederland. Deel 2. Graslanden, zomen en droge heiden*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
Weeda, E.J., J.J.M. van der Neut, A.A.M. Boesveld *et al.* 2003. *Nationaal Park De Biesbosch, schatkamer van de wilde flora. Een overzicht van zeldzame en bedreigde vaatplanten*. Staatsbosbeheer/Alterra, Drimmelen.
Weeda, E.J. 2004, De duinvegetatie, een grandioze herschikking van plantensoorten. *Stratiotes* 28/29, 45-52.
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.
Weevers, Th. 1921. De plantengroei van Goeree in verband met zijn bodem en geschiedenis. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 1921, 80-139.
Weevers, Th. 1940. De flora van Goeree en Overflakkee dynamisch beschouwd. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 50, 285-354.

Weijden, W.J., R. Leewis & P. Bol, 2007. *Biological globalisation; bio-invasions and their impacts on nature, the economy and public health*. KNNV Publishing, Utrecht.

Wesemael, J. C. van, 1955. De bepaling van het calciumcarbonaatgehalte van gronden. *Chemisch Weekblad* 51, 35-36.

Westerhoff, W.E., M.C. Geluk & F. J. de Mulder, 2003a. Geschiedenis van de ondergrond. In: de Mulder, Geluk & Ritsema *et al*. (2003), *De ondergrond van Nederland*, 119-247. Wolters-Noordhoff, Groningen/Houten.

Westerhoff, W.E., Wong, T.E. & F.J. de Mulder, 2003b. Opbouw van de ondergrond. In: de Mulder, Geluk & Ritsema *et al*. (2003), *De ondergrond van Nederland*, 249-352. Wolters-Noordhoff, Groningen/Houten.

Westhoff, V. 1935. Schouwen. *Amoeba* 14, (3) 45-48 en (4) 59-62.

Westhoff, V. 1947. *The vegetation of dunes and saltmarshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel*. Dissertatie Rijksuniversiteit Utrecht.

Westhoff, V. 1949. Schaakspel met de natuur. *Natuur en Landschap* 3, 54-62.

Westhoff, V. & W.G. Beeftink, 1950. De vegetatie van duinen, slikken en schorren op de Kaloot en in het Noord-Sloe. *De Levende Natuur* 53, 124-133 en 225-233.

Westhoff, V. 1958. *De plantengroei van het Nationale Park Veluwezoom*. Wetenschappelijke Mededelingen nr. 26. KNNV, Hoogwoud.

Westhoff, V., E.E. van der Voo & C. G. van Leeuwen, 1960. De flora en vegetatie van de "Kop van Schouwen". In: *Verslag van het biologen-werkkamp op Schouwen 18-25 juli 1960*, hoofdstuk 2. Ongepubliceerd Rapport van het Rijksinstituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud, Zeist.

Westhoff, V., C.G. van Leeuwen & M.J. Adriani *et al*., 1962. Enkele aspecten van vegetatie en bodem der duinen van Goeree, in het bijzonder de contactgordels tussen zout en zoet milieu. In: *Vegetatie en fauna van Goeree*,, Stichting Natuurmonument De Beer, 's-Gravenhage, 3-47.

Westhoff, V. 1967. De invloed van het wild op de vegetatie. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 39, 218-232.

Westhoff, V. & A.J. den Held, 1969. *Plantengemeenschappen in Nederland*, Thieme, Zutphen.

Westhoff, V., P.A. Bakker, C.G. van Leeuwen *et al*. 1970. *Wilde planten. Flora en vegetatie in onze natuurgebieden. Deel 1. Algemene inleiding, duinen, zilte gronden*. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland, Amsterdam.

Westhoff, V. & E. van der Maarel, 1978. The Braun-Blanquet approach, 2nd edition. In: R.H. Whittaker (ed.) *Classification and ordination of communities*, 287-399. Junk, Den Haag.

Westhoff, V. 1985. Nature management in coastal areas of Western Europe. *Vegetatio* 62, 523-532.

Westhoff, V. 1989. Dunes and dune management along the North Sea coasts. In: van der Meulen *et al*. (eds.), *Perspectives in coastal dune management*, 41-51. SPB Academic Publishing, 's-Gravenhage.

Westhoff, V. & M.F. van Oosten, 1991. *De plantengroei van de Waddeneilanden*. Natuurhistorische Bibliotheek nr. 53, KNNV, Utrecht.

Westhoff, V. 1993. Oecologische grondslagen van natuurbehoud en natuurbeheer. In: Cals, M. *et al*. (eds.), *Effectgerichte maatregelen tegen verzuring en eutrofiëring in natuurterreinen*. Proceedings van een symposium georganiseerd door de vakgroep Oecologie van de Katholieke Universiteit Nijmegen en de directie NBLF van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij op 30 oktober 1992. K.U. Nijmegen.

Westhoff, V. 1995. Vroongronden en duinen van Schouwen. *Excursieverslagen 1992*, Plantensociologische Kring Nederland 55-58.

Westhoff, V. & J.T. de Smidt, 1995. De Frans-Zwitserse School en andere scholen:. In: Schaminée *et al*. (eds.): *De Vegetatie van Nederland deel 1*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 53-63.

Westhoff, V., J.H.J. Schaminée & A.H.F. Stortelder, 1995a. De analytische fase van het vegetatieonderzoek. In: Schaminée *et al*. (eds.), *De Vegetatie van Nederland deel 1*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 63-80.

Westhoff, V., J.H.J. Schaminée & A.P. Grootjans, 1995b. Parvocaricetea (klasse der kleine zeggen). In: Schaminée *et al*. (eds.). *De Vegetatie van Nederland deel 2*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 221-263.

Wilderom, M.H., J. van Malde & P. Roelse, 1984. *De ontwikkeling van de Noordzeekust van Walcheren tussen 1882 en 1968*. Nota nr. 68.3. Rijkswaterstaat, directie Waterhuishouding en Waterbeweging, Studiedienst Vlissingen.

Windt, H.J van der, 1995. *En dan, wat is natuur nog in dit land? Natuurbescherming in Nederland 1880-1990*. Dissertatie RU Groningen; tevens verschenen bij Boom, Amsterdam.

Wiersum, E. & B.M. de Jonge van Ellemeet, 1909. Rechten van Schouwen en Duiveland. *Verslagen en mededeelingen van de Vereeniging tot uitgave der bronnen van het oude vaderlandse recht,* deel V, nr. VI, 443-661.

Woerdeman, T. & W. Overmars, 1984. Parkbossen in de achttiende eeuw. Het herkennen en beheren van enkele belangrijke typen parkbos. Deel I. Hakhoutbossen vroeger. *Groen* 40, 19-27.

Woud, A. van der, 2005. *Het lege land. De ruimtelijke orde van Nederland 1798-1848*. Olympus, Amsterdam, zesde druk.

Zadelhoff, F.J. van, 1974. *Vegetatiekartering van de duinen bij Haamstede in 1973*. Studentenrapport 2-74, LH Wageningen.

Zadelhoff, F.J. van, 1981. *Nederlandse kustduinen, geobotanie*. Dissertatie LH Wageningen. PUDOC, Wageningen.

Zagwijn, W.H. 1971. Vegetational history of the coastal dunes in de western Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 20, 174-182.

Zagwijn, W.H. 1974. The palaeogeographic evolution of The Netherlands during the Quatarnary. *Geologie en Mijnbouw* 53, 369-385.

Zagwijn, W.H. 1984. The formation of the younger dunes on the west coast of the Netherlands (AD 1000-1600). *Geologie en Mijnbouw* 63, 259-268.

Zagwijn, W.H. 1986. *Nederland in het Holoceen*. Geologie van Nederland deel I, Rijks Geologische Dienst/Staatsuitgeverij, Haarlem/'s-Gravenhage.

Zagwijn, W.H., 1997, Een landschap in beweging. De duinen van Holland sinds het Neolithicum. In: Hallewas *et al*. (eds.), *Dynamisch landschap. Archeologie en geologie van het Nederlandse kustgebied*. Van Gorcum/Rijksdienst Oudheidkundig Bodemonderzoek, Assen/Amersfoort, 93-129.

Zanden, J.L. van, 1999. The paradox of the Marks; the exploitation of commons in the eastern Netherlands 1250-1850. *The Agricultural History Review* 47, 125-144.

Zanden, J.L. van & A. van Riel, 2000. *Nederland 1780-1914. Staat, instituties en economische ontwikkeling*. Uitgeverij Balans, Amsterdam.

Zanten, E. van & L.A. Adriaanse, 2008. *Verminderd getij. Verkenning naar mogelijke maatregelen om het verlies van platen, slikken en schorren in de Oosterschelde te beperken*. Rapport Rijkswaterstaat Zeeland, Middelburg.

Zonneveld, J.I.S. 1977. *Tussen de bergen en de zee; de wordingsgeschiedenis der Lage Landen*. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.

Zoon, F.C. 1995. *Biotic and abiotic soil factors in the succession of sea buckthorn, Hippophae rhamnoides L., in coastal dunes*. Dissertatie Landbouwuniversiteit Wageningen.

Zuidhoff, A.C., J.H.J. Schaminée & R. van 't Veer, 1996. Molinio-Arrhenatheretea. In: Schaminée *et al*. (eds), *De Vegetatie van Nederland deel 3*. Opulus Press, Uppsala/Leiden, 163-226.

Zwemer, J. 1996. Het rampjaar 1672. In: Henderikx *et al*. (eds.), *Duizend jaar Walcheren*. Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen, Middelburg, 71-73.

Bijlage 1. Beschrijving van de onderscheiden plantengemeenschappen

1. Materiaal en methoden

1.1 Aard, omvang en herkomst van het opnamemateriaal

Voor de plantensociologische verkenning (hoofdstuk 5 tot en met 9) is een classificatie uitgevoerd van de plantengemeenschappen in het studiegebied. Hoewel met deze classificatie meer plantengemeenschappen zijn onderscheiden, wordt de presentatie hier beperkt tot vier groepen van kenmerkende duinvegetaties: vochtige duinvalleien, vochtige schraallanden, droge duingraslanden en duinstruwelen. De oorspronkelijke classificatie is gebaseerd op circa 5000 vegetatieopnamen, die tussen 1930 en 2005 verspreid over Zuidwest-Nederland zijn gemaakt. Voor de gemeenschappen die in dit boek worden besproken zijn ruim 3000 opnamen gebruikt (tabel 31). Bij het selecteren van de opnamen is gelet op hun representativiteit en op een goede spreiding in ruimte en tijd. Ook is gelet op de omvang. Grote opnamen met het risico van een grote heterogeniteit en kleine opnamen die mogelijk niet voldoen aan het vereiste van een minimumareaal, zijn niet gebruikt.

Een deel van de gebruikte opnamen is afkomstig uit de landelijke vegetatiedatabank.[750] Dit geldt vooral voor de historische opnamen, waarvan de oudste teruggaan tot de jaren dertig van de vorige eeuw. Uit meer recente jaren zijn een groot aantal opnamen afkomstig uit het monitoringsysteem van de Provincie Zuid-Holland en uit vegetatiekarteringen die gemaakt zijn door of in opdracht van Rijkswaterstaat en Staatsbosbeheer. Daarnaast zijn een aantal opnamen toegevoegd uit regionale studies die (nog) niet in landelijke databank zijn opgenomen.[751] Aanvullend zijn in het kader van deze studie in de periode 1990-2005 nog bijna 1000 nieuwe opnamen gemaakt van vegetaties en/of locaties waarvan geen of weinig opnamen beschikbaar waren. Bij deze laatste opnamen zijn ook gegevens verzameld over de landschapsecologische positie en bodemopbouw.

1.2 Bewerking van het opnamemateriaal

De gebruikte vegetatieopnamen zijn in een periode van meer dan zeventig jaar gemaakt door een groot aantal verschillende personen. Daarom was het nodig om de naamgeving van de soorten en de abundantiescores met elkaar in overeenstemming te brengen.[752] Voor de hogere planten is de drieëntwintigste druk van Heukels' Flora van Nederland gebruikt; voor de bramen is de flora van Weber aangehouden.[753] Voor mossen en korstmossen is uitgegaan van de meest recente versie van de voor deze groepen bestaande standaardlijsten.[754] Soorten en ondersoorten, waarvan mag worden aangenomen dat er in de afgelopen decennia onduidelijkheden waren over determinatie of taxonomische status zijn samengevoegd tot een meer eenduidige taxonomische status. Zo zijn onduidelijke ondersoorten samengenomen tot één soort of zijn soorten soms samengevoegd onder de genusnaam. In een aantal gevallen zijn in de uiteindelijke synoptische tabellen afzonderlijke taxa wel apart vermeld. In de numerieke bewerkingen zijn bijvoorbeeld de verschillende microsoorten van het geslacht *Rubus* samengenomen onder de naam *Rubus fruticosus*, maar in de synoptische tabellen zijn de microsoorten wel apart vermeld als zij een voldoende hoge presentie (≥ 10%) hadden. Op een vergelijkbare manier is ook omgegaan met de mossen en korstmossen. Van veel opnamen is niet duidelijk óf en met welke nauwkeurigheid de cryptogamen zijn opgenomen. Daarom zijn de eerste numerieke bewerkingen meestal alleen met de hogere planten gedaan. In sommige gevallen zijn daarna de bewerkingen nog een keer herhaald, waarbij ook de cryptogamen zijn meegenomen. Dit is bijvoorbeeld gebeurd bij gemeenschappen met een groot aandeel mossen en korstmossen, zoals de plantengemeenschappen behorend tot het *Corynephorion* en het *Tortulo-Koelerion*. Daarbij zijn de opnamen, waarin de cryptogamen niet zijn genoteerd in eerste instantie buiten de bewerking gelaten. De opnamen mét en zónder cryptogamen zijn vervolgens in een latere fase samengevoegd tot groepen van verwante opnamen.

In de loop der jaren zijn door de verschillende onderzoekers ook verschillende scores voor abundantie en bedekking gebruikt. Met behulp van de daarvoor aanwezige module in het programma TURBOVEG zijn al deze scores getransformeerd naar een ordinale schaal (1-9), die vervolgens in alle numerieke analyses is gebruikt.[755]

1.3 Afbakenen van regionale plantengemeenschappen

Voor de classificatie is gebruik gemaakt van TWINSPAN-module binnen het computerprogramma MEGATAB.[756] Met TWINSPAN kunnen door *'ordination space partitioning'* langs de eerste as van een *Reciprocal Averaging* telkens groepen van nauw verwante vegetatieopnamen worden onderscheiden.[757] Om het aantal clusters beperkt te houden en er tegelijkertijd voor te zorgen dat de clusters voldoende homotoon zijn, is de analyse stapsgewijs uitgevoerd. Begonnen is met een onderverdeling van alle opnamen in 10 clusters. Deze clusters zijn vervolgens verder onderverdeeld. Hierbij is na een initiële clustering steeds nagegaan of nauw verwante clusters konden worden samengevoegd of dat clusters juist nog moesten worden opgedeeld. Bij het berekenen van de sociologische verwantschap tussen (clusters van) opnamen is gebruik gemaakt van de kwantitatieve similariteitsmaat van Sörensen.[758] Wanneer bij het opdelen van een cluster de similariteitsgrens tussen de twee nieuw ontstane groepen 0,70 of groter was werd het oorspronkelijke cluster niet verder opgedeeld. Daarnaast is per

750 Schaminée & van 't Veer (2000); Schaminée, Jansen *et al.* (2006). Voor de databank zelf zie www.synbiosys.alterra.nl.

751 Bangma & Bink (1981); Spelbos & van Wijngaarden (1979); van de Ven (1990). Ook zijn ongepubliceerde opnamen gebruikt van Marten Annema (Evides/Natuurmonumenten, 48 opn.) en John Beijersbergen (Provincie Zeeland, 70 opn.).

752 In grote lijnen zijn de procedures aangehouden zoals omschreven in deel 1 van 'De Vegetatie van Nederland' (Westhoff *et al.*, 1995a; Schaminée *et al.*, 1995b).

753 Van der Meijden (2005); Weber *et al.* (1995)

754 Standaardlijst van de Nederlandse mossen (http://www.blwg.nl/mossen/standaardlijst); voor korstmossen: Aptroot *et al.* (2004).

755 Van der Maarel (1979); Westhoff *et al.* (1995a).

756 Voor het programma MEGATAB zie Hennekens (1997).

757 Hill (1973, 1979); Hill *et al.* (1975); Jongman *et al.* (1987); Sýkora (2000).

758 Jongman *et al.* (1987); Hennekens *et al.* (1995); Sýkora (2000).

Tabel 31. Aantal en herkomst van de gebruikte vegetatieopnamen.

	Duinvalleivegetaties			Vochtige schraallanden			Droge duingraslanden			Duinstruwelen			Totaal
	‹ 1970	› 1970	totaal	‹ 1970	› 1970	totaal	‹ 1970	› 1970	totaal	‹ 1970	› 1970	totaal	
Voorne	86	174	260	10	16	26	66	283	349	169	105	274	**893**
Goeree	27	59	86	27	144	171	115	198	313	27	55	82	**649**
Schouwen	1	208	209	9	151	160	13	135	148	8	155	163	**687**
Walcheren		25	25		28	28	42	92	134	18	82	100	**287**
Grevelingen		131	131		56	56		12	12		114	114	**309**
Veerse Meer		21	21		38	38		16	16		40	40	**113**
Overig	9	28	37	4	32	36	6	6	12	6	2	8	**135**
Totaal	**123**	**646**	**769**	**50**	**465**	**515**	**242**	**742**	**984**	**228**	**553**	**781**	**3073**

cluster steeds de inwendige homotoniteit nagegaan. MEGATAB geeft daarbij de meest afwijkende opname aan en welke verhoging van de homotoniteit verwijdering van deze opname oplevert. Van deze opname is vervolgens nagegaan met welke andere opname de verwantschap het grootst was. Zat deze opname in hetzelfde cluster dan werd de eerste opname hier niet uit verwijderd. Bevond de meest verwante opname zich in een ander cluster dan werd de positie van de eerste opname opnieuw bezien. Daarbij is allereerst gekeken naar de floristisch-sociologische verwantschap van de ter discussie staande opname met de andere clusters. Bij onvoldoende duidelijkheid gaf meestal de similariteitsratio van Sörensen de doorslag bij de (her)plaatsing van de opname.

1.4 Presentatie en beschrijving van de plantengemeenschappen

Voor het overzicht van de plantengemeenschappen zijn de vegetatietabellen samengevat in synoptische tabellen (bijlagen 2a tot en met 2d). Daarin zijn alle soorten vermeld die in ten minste één van de onderscheiden gemeenschappen in een synoptische tabel (duinvalleien, vochtige schraallanden etc.) voorkwamen met een presentie van 10% of hoger. Voor iedere soort is ook de zogenaamde karakteristieke bedekking vermeld. Het gaat hier om de gemiddelde ordinale abundantiescore van die soort in een gemeenschap, berekend over de opnamen waarin deze soort aanwezig is.[759] In de synoptische tabellen zijn de soorten geordend naar hun syntaxonomische positie. Hiervoor zijn in de meeste gevallen de recent verschenen overzichten van de 'De Vegetatie van Nederland' aangehouden. In enkele gevallen is hiervan afgeweken. Om de overzichtelijkheid te vergroten zijn in de synoptische tabellen de twee hoogste presentieklassen (aanwezig in 60-100% van de opnamen van een gemeenschap) met een kleur gemarkeerd. Ook voor de naamgeving van de syntaxonomische eenheden is zoveel mogelijk de 'De Vegetatie van Nederland' aangehouden. In een aantal gevallen zijn nieuwe rompgemeenschappen onderscheiden, die niet in dit overzicht kunnen worden teruggevonden. Dit is duidelijk gemaakt door toevoeging '*nom. nov.*' aan de naam in onderstaande beschrijving.

Bij de bespreking van de onderscheiden gemeenschappen wordt het begrip 'diagnostische soorten' gebruikt. Hiermee worden de kentaxa, differentiërende taxa en constante taxa bedoeld, die samen een plantengemeenschap kenmerken. Samen vormen zij de 'karakteristieke soortencombinatie', een begrip dat ook in de plantensociologische literatuur gebruikt wordt.[760] De diagnostische waarde van plantensoorten is dan ook niet absoluut, maar moet in het licht van de totale soortensamenstelling worden beoordeeld.

1.5 Gegevens met betrekking tot de abiotisch milieuomstandigheden

Bij de meeste vegetatieopnamen die ten behoeve van deze studie tussen 1990 en 2005 werden gemaakt, zijn ook gegevens genoteerd over de landschapsecologische positie en de opbouw van het bodemprofiel. Voor de beschrijving van het bodemprofiel is met een guts geboord tot circa één meter diep, waarna humusopbouw, textuur en grondwaterkenmerken, zoals gley-verschijnselen en diepte van de permanent gereduceerde zone zijn beschreven. Daarbij is er van uit gegaan dat de begrenzing van roestverschijnselen en de permanent gereduceerde zone indicatief is voor de hoogste respectievelijk de laagste grondwaterstand in het profiel. Met behulp van zoutzuur is de ontkalkingsdiepte nagegaan en met behulp van pH-indicatorpapier is het verloop van het pH-traject in het bodemprofiel en vooral in de humuslaag bepaald.

Om een nog beter inzicht te krijgen in de heersende abiotische milieucondities van de verschillende plantengemeenschappen is in ruim 200 vegetatieopnamen bodemmateriaal verzameld, dat vervolgens in het laboratorium van de vakgroep Natuurbeheer en Vegetatiekunde van Wageningen Universiteit chemisch is geanalyseerd. In of direct rondom deze opnamen zijn met behulp van een guts (doorsnede 3 cm) uit de toplaag en op 30-40 centimeter diepte 4-5 monsters gestoken, die vervolgens als mengmonsters zijn behandeld. Alle monsters zijn in duplo verzameld en geanalyseerd. Van de toplaag is in principe steeds de bovenste 10 centimeter verzameld. Wanneer de toplaag dunner was, is alleen deze dunnere toplaag in de analyse betrokken. Bij het verzamelen zijn levende en dode plantenresten, die de bodem oppervlakkig bedekten, verwijderd. De monsters zijn in het veld gekoeld met ijs en vervolgens diepgevroren en later in het laboratorium volgens de hieronder gegeven omschrijvingen geanalyseerd. Na de analyse zijn de duplomonsters gescreend op afwijkingen en indien de analyseresultaten geen aanwijzingen in deze richting gaven, zijn de waarden gemiddeld.

759 Schaminée *et al.* (1995b).

760 Schaminée *et al.* (1995b): 86-87.

In de verzamelde bodemmonsters zijn de volgende analyses gedaan:[761]

- pH-KCl en pH-H_2O: Eén deel bodem is gemengd met vijf volumedelen 1 M KCl-oplossing respectievelijk water. Bepaling van de pH vond vervolgens plaats met een glaselectrode.
- $CaCO_3$: bepaling met de methode 'Van Wesemael'.[762]
- Organische stof: bepaling op basis van gloeiverlies bij 550 °C, waarbij de gewichtsafname een maat geeft voor de hoeveelheid organische stof in het monster.
- Elementair C en N-totaal: bepaling met behulp van een elementenanalyser (Fisons Instruments EA 1108 CHN-O).
- Uitwisselbaar K^+ en Na^+: De uitwisselbare gehalten van deze basenionen zijn met behulp van vlamspectrometrie bepaald in een aangezuurd 0,1 M $BaCl_2$-extract van de bodem. Een Ce-oplossing is aan het mengsel toegevoegd om ionisatie-interferentie te voorkomen.
- Uitwisselbaar Ca^{++} en Mg^{++}: Deze gehalten zijn bepaald in een aangezuurd $BaCl_2$-extract met behulp van FAAS. Een overmaat Lanthanum (La) is toegevoegd om reactie van Ca en Mg met P, Al en andere elementen te voorkomen. Uitwisselbaar Ca^{++} is bepaald in alle monsters. De uitwisselbare hoeveelheid Mg^{++}, K^+ en Na^+ is alleen bepaald in de monsters van plantengemeenschappen op vochtige bodems (duinvalleien, vochtige pioniermilieus en vochtige schraallanden).
- Uitwisselbaar H^+: In de monsters van de vochtige serie (duinvalleien, vochtige pioniermilieus en vochtige schraallanden) is de H^+-bezetting aan het adsorptiecomplex gemeten door titratie met 0,1 M NaOH in een KCl-extract van de bodem.
- De basenbezetting van de vochtige plantengemeenschappen kan worden berekend uit de som van de uitwisselbare basen en de uitwisselbare H^+. De bezetting van de afzonderlijke ionen is dan gelijk aan het quotiënt van de uitwisselbare hoeveelheid van het betreffende ion en de som van de uitwisselbare kationen uitgedrukt in procenten. Bijvoorbeeld: Ca^{++}-bezetting (%) = [Ca^{++}-uitw. (cmol$^+$/kg) x 100]/[Ca^{++}+Mg^{++}+K^++Na^++H^+] (cmol$^+$/kg).
- Zoutgehalte van de bodem: in een beperkt aantal monsters is indirect het zoutgehalte van de bodem bepaald. In een mengsel van 10 gram droge grond en 25 ml gedemineraliseerd water is het elektrisch geleidingsvermogen bepaald. Hieruit is het zoutgehalte afgeleid volgens: NaCl (mg/100 gram) = 0,1 x 0,025 x (EGV/200) x 94,8.

2. Natte en vochtige duinvalleien

SL Gemeenschap met *Littorella uniflora* en *Samolus valerandi*
(*Samolo-Littorelletum* Westhoff 1943)

Karakteristiek: Pioniergemeenschap van natte minerale grond, die in het winterhalfjaar geïnundeerd is en in de zomermaanden gedurende enkele maanden droogvalt.
Diagnostische soorten: *Littorella uniflora* en *Samolus valerandi*. Met een lagere presentie is ook *Baldellia ranunculoides ranunculoides* kenmerkend. In het winterhalfjaar komen vaak verschillende soorten *Characeae* voor. Deze sterven af als de waterbodem in het groeiseizoen droogvalt. De kranswieren ontbreken dan ook in veel opnamen en zijn daarom in de synoptische tabel ondervertegenwoordigd.
Onderverdeling: In natte kalkrijke valleien van de buitenduinen is deze gemeenschap rijk aan kranswieren en is *Potamogeton gramineus* relatief vaak aanwezig. In de oppervlakkig ontkalkte binnenduinen van Goeree en Schouwen treden *Juncus bulbosus* en *Apium inundatum* frequenter op. Deze verschillen bleken in de numerieke analyse echter van onvoldoende gewicht om deze gemeenschap verder onder te verdelen.
Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap komt voor op voedselarme plaatsen in de laagste delen (hygroserie) van natte duinvalleien in de kalkrijke buitenduinen en het kalkarme binnenduinlandschap. In beide gevallen gaat het om uitgesproken voedselarme milieus, waar een organische toplaag geheel of grotendeels ontbreekt. In de successie gaat deze gemeenschap over in de gemeenschap met *Eleocharis palustris* en *Mentha aquatica* (RGEp). *Littorella uniflora* verdwijnt dan als eerste, terwijl *Baldellia ranunculoides ranunculoides* zich langer kan handhaven. In voormalige strandvlakten verschijnt deze gemeenschap pas als de zee definitief is buitengesloten en zich zoetwaterplassen vormen. Deze plassen vallen 's zomers altijd droog.
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt voor op diverse plaatsen in de duingebieden van Voorne, Goeree en Schouwen, maar beslaat nergens grote oppervlakten. Zij is waarschijnlijk ook vroeger nooit algemeen geweest. Zo ontbreken deze gemeenschap en haar soorten opvallend in de beschrijvingen van de flora en de vegetatie van Goeree van Weevers uit de jaren twintig en dertig van de vorige eeuw.[763] In de jaren vijftig is zij van Voorne bekend uit de omgeving van het Quackjeswater en uit de Schapenwei. Op de laatste locatie groeide zij nog tot in de jaren negentig, maar is zij nu waarschijnlijk verdwenen. Wel is zij op Voorne op enkele andere plaatsen verschenen waar laagten en plassen zijn gegraven of valleien zijn geplagd. Ook op Goeree en Schouwen heeft zij zich recent na plaggen gevestigd of uitgebreid. Op Goeree is dit het geval in de Meinderswaalvallei en op de IJsbaan in de Middelduinen. Op Schouwen komt de gemeenschap voor in de duinvallei van de Buitenverklikker en in het binnenduingebied van de Vroongronden. Op de laatste locatie kwam *Littorella uniflora* in de jaren zeventig en tachtig van de vorige eeuw over een kleine oppervlakte voor in een grazig valleitje. Na het uitvoeren van een plagproject in de eerste helft van de jaren negentig, hebben deze soort en deze gemeenschap zich hier sterk uitgebreid. Op Walcheren komt deze gemeenschap niet (meer) voor. Vondsten van *Baldellia ranunculoides ranunculoides* in het gebied ten noorden van Oostkapelle in de periode voor 1950 wijst erop dat zij hier vroeger wel aanwezig was.[764]
Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap behoort tot het *Samolo-Littorelletum* Westhoff 1943.

Cf Gemeenschap met *Centunculus minimus* en *Carex oederi*
(*Cicendietum filiformis* Allorge 1922)

Karakteristiek: Open pioniergemeenschap van vochtige minerale grond.
Diagnostische soorten: *Carex oederi*, *Centunculus minimus* en *Radiola linoides*. Met een lagere presentie zijn ook *Sagina procumbens, Juncus bufonius, Gnaphalium uliginosum, Veronica scutellata* en *Carex trinervis* kenmerkend.

761 Voor details over de gebruikte analysetechnieken zie Houba *et al.* (1995).
762 Van Wesemael (1955).
763 Weevers (1921, 1940).
764 Mennema *et al.* (1985).

Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap kunnen twee varianten worden onderscheiden:

- variant met *Calamagrostis epigejos* (Cf-Ce; *Cicendietum filiformis juncetosum*), met als diagnostische soorten: *Calamagrostis epigejos, Salix repens, Salix cinerea en Betula pubescens*.
- variant met *Potentilla anserina* (Cf-Pa; *Cicendietum filiformis centunculetosum*), met als diagnostische soorten: *Potentilla anserina, Ranunculus repens, Mentha aquatica en Isolepis setacea*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze pioniergemeenschap komt voor op lage vochtige standplaatsen in het binnenduinlandschap. De bodem heeft - ook aan de oppervlakte - een laag gehalte aan nutriënten en organische stof; zij is oppervlakkig ontkalkt en zwak gebufferd (tabel 4). Deze buffering vindt plaats door toestromend grondwater dat op enkele meters diepte in contact staat met basenhoudend materiaal. Op bodems waar infiltratie sterk overheerst en in gebieden die diep zijn ontkalkt, ontbreekt deze gemeenschap. Van oorspong komt zij vooral voor op intensief betreden plaatsen bij drinkputten en op looppaden van het vee. Plagmaatregelen hebben de laatste vijftien jaar geleid tot een sterke uitbreiding. Daarbij is niet alleen het areaal toegenomen; er hebben zich ook soorten opnieuw gevestigd die al geruime tijd uit het binnenduinlandschap verdwenen waren. Op Schouwen geldt dit bijvoorbeeld voor *Parnassia palustris, Epipactis palustris, Blackstonia perfoliata, Centaurium littorale* en *Pyrola rotundifolia*. Daarbij doen zich ook overgangen voor naar gemeenschap met *Salix repens* en *Calamagrostis epigejos* (RGSr). Het onderscheid tussen de beide varianten van deze gemeenschap heeft hiermee te maken. De variant met *Calamagrostis epigejos* omvat de recent ontstane pionierstadia. De aanwezigheid van de ruigteplant *Calamagrostis epigejos* en van *Salix*- en *Betula*-soorten moet hier niet worden opgevat als een teken van degradatie. Hun aanwezigheid hangt samen met de gunstige kiemingsomstandigheden voor deze soorten in deze pioniergemeenschap. De variant met *Potentilla anserina* representeert de oudere vormen van deze gemeenschap, die al geruime tijd intensief begraasd en betreden worden. Ruigtesoorten en houtachtigen zijn hier minder aanwezig.

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt in de kalkarme binnenduinen van Goeree en Schouwen vrij algemeen voor. In de binnenduinen van Walcheren en Voorne is zij veel zeldzamer. Op Walcheren komt zij fragmentair voor in het gebied ten noorden van Oostkapelle. Zij was hier tot in de tweede helft van de twintigste eeuw soortenrijker ontwikkeld, getuige de vondst van *Cicendia filiformis* in deze omgeving na 1950.[765] In de buitenduinen en op de drooggevallen gronden in de Grevelingen en het Veerse Meer, die beide een kalkrijke bodem hebben, ontbreekt deze gemeenschap.

Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap behoort tot het *Cicendietum filiformis* Allorge 1922. In Nederland worden twee subassociaties onderscheiden.[766] De variant met *Calamagrostis epigejos* komt het meest overeen met het *Cicendietum filiformis juncetosum*. Argumenten hiervoor zijn de hogere presentie van *Juncus bulbosus* en *Molinia caerulea* en het grotendeels ontbreken van de differentiërende soorten van de andere subassociatie. De variant met *Potentilla anserina* vertoont meer affiniteit met de subassociatie *Cicendietum filiformis centunculetosum*. Dit blijkt uit de hogere presentie van *Sagina procumbens, Potentilla anserina, Ranunculus repens, Trifolium repens* en diverse andere graslandplanten.

765 Mennema *et al.* (1985).

766 Lemaire *et al.* (1998).

RGEp Gemeenschap met *Eleocharis palustris* en *Mentha aquatica*

(RG Eleocharis palustris [Phragmitetea/Parvocaricetea] nom. nov.)

Karakteristiek: Min of meer gesloten pioniergemeenschap in laaggelegen gedeelten van duinvalleien die in het winterhalfjaar minstens enkele maanden onder water staan.

Diagnostische soorten: *Eleocharis palustris* en *Mentha aquatica* zijn (co)dominant. Verder: *Agrostis stolonifera, Juncus articulatus, Hydrocotyle vulgaris, Ranunculus flammula en Calliergonella cuspidata*. De mossen zijn niet altijd genoteerd en daarom ondervertegenwoordigd in de synoptische tabel. Met een lagere presentie is ook *Samolus valerandi* kenmerkend.

Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap kunnen drie varianten worden onderscheiden:

- variant met *Apium inundatum* (RGEp-Ai), met als diagnostische soorten: *Apium inundatum, Glyceria fluitans* en *Callitriche species*.
- variant met *Potentilla anserina* (RGEp-Pa), met als diagnostische soorten: *Potentilla anserina, Galium palustre, Carex x timmiana* en *Veronica scutellata*.
- variant met *Veronica catenata* (RGEp-Vc), met als diagnostische soorten: *Phragmites australis, Schoenoplectus tabernaemontani, Bolboschoenus maritimus* en *Veronica catenata*. *Samolus valerandi en Baldellia ranunculoides ranunculoides* hebben in deze variant een hoge presentie.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap komt voor in vergelijkbare landschapsecologische posities als de gemeenschap met *Littorella uniflora* en *Samolus valerandi* (SL), maar dan in nutriëntrijkere omstandigheden. Deze verwantschap uit zich ook in de aanwezigheid van diverse soorten uit die gemeenschap. De hogere nutriëntvoorziening is een gevolg van de sterker ontwikkelde organische toplaag. Deze gemeenschap komt zowel voor in het kalkrijke buitenduin- als in het oppervlakkig ontkalkte binnenduingebied en bestrijkt dus een breed landschapsecologisch spectrum (zie ook figuur 9 en daarbij horende toelichting in paragraaf 6.2). In de binnenduinen gaat het meestal om de varianten met *Apium inundatum* (RGEp-Ai) en met *Potentilla anserina* (RGEp-Pa). De eerste komt vooral voor in en langs drinkputten, wat de aanwezigheid verklaart van waterplanten als *Lemna minor* en *Callitriche*-soorten. Variant RGEp-Pa wordt hier vooral aangetroffen in lage depressies, die 's winters langdurig onder water staan. In de buitenduinen vinden we behalve variant RGEp-Pa ook de variant met *Veronica catenata* (RGEp-Vc). Deze komt daar voor in lage gedeelten van vlakke primaire en secundaire valleien, vaak in een mozaïek met de gemeenschap met *Littorella uniflora* en *Samolus valerandi* (SL). Een dergelijk mozaïek kan zich langdurig min of meer stabiel handhaven.[767] Op langere termijn vindt echter wel successie plaats. Diverse soorten kunnen zich daarbij vegetatief uitbreiden met behulp van lateraal uitgroeiende wortels. Dit geldt onder andere voor *Phragmites australis, Bolboschoenus maritimus, Juncus subnodulosus* en *Carex disticha* (zie ook hierna onder de gemeenschap van *Carex disticha* en *Phragmites australis*, RGJs).

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt vooral goed ontwikkeld voor in de valleien en afgesnoerde strandvlakten van de buitenduinen van Voorne en in het binnenduingebied van Schouwen en Goeree. In de buitenduinen van Schouwen en Goeree vinden we haar onder andere op de Kwade Hoek en in de Verklikkervallei (variant met *Veronica catenata*). Op Walcheren komt zij

767 Zie ook Adema *et al.* (2002, 2005).

alleen fragmentair voor in enkele recent herstelde duinvalleien (variant met *Potentilla anserina*).

Syntaxonomische positie: Van der Maarel & Westhoff (1964) beschrijven een vergelijkbare gemeenschap als *'community of Samolus valerandi and Eleocharis palustris'*, waarbij zij wijzen op verwantschap met het *Samolo-Littorelletum*. *Littorella uniflora* is echter grotendeels afwezig en soorten van de *Phragmitetea, Parvocaricetea* en het *Lolio-Potentillion* treden sterk op de voorgrond, zodat deze gemeenschap niet tot deze associatie of een andere gemeenschap van het *Littorellion* kan worden gerekend. Deze gemeenschap heeft een overgangskarakter. Zij kan het best worden opgevat als een tot nu toe niet beschreven rompgemeenschap, die de *Phragmitetea* en de *Parvocaricetea* verbindt (*RG Eleocharis palustris [Phragmitetea/Parvocaricetea] nom. nov.*)

RGJs Gemeenschap met *Carex disticha* en *Phragmites australis*

(RG Juncus subnodulosus [Phragmitetalia])

Karakteristiek: Grazige moerasgemeenschap, waarin schijngrassen (*Cyperaceae, Juncaceae*) een belangrijke rol spelen.

Diagnostische soorten: *Carex disticha*, *Phragmites australis, Eleocharis palustris, Mentha aquatica en Lysimachia vulgaris*. Lokaal komt ook *Caltha palustris* voor. Moerasplanten van de gemeenschap met *Eleocharis palustris* en *Mentha aquatica* (RGEp) komen met hoge presentie voor (*Ranunculus flammula, Hydrocotyle vulgaris, Juncus articulatus, Galium palustre*). Ook soorten van natte ruigten en graslanden bereiken een hogere presentie (*Lysimachia vulgaris, Lycopus europaeus, Ranunculus repens*).

Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap kunnen drie varianten worden onderscheiden:

- variant met *Iris pseudacorus* (RGJs-Ip), met als diagnostische soorten: *Iris pseudacorus*; en met lagere presentie, *Ranunculus lingua, Alisma plantago-aquatica, Equisetum fluviatile, Rumex hydrolapathum, Potamogeton gramineus en Menyanthes trifoliata*. *Lysimachia vulgaris* en *Juncus subnodulosus* bereiken in deze variant de hoogste presentie.
- variant met *Salix repens* (RGJs-Sr), met als diagnostische soorten: *Salix repens, Carex nigra/C.* x *timmiana, Salix cinerea*.
- variant met *Ranunculus repens* (RGJs-Rr), met als diagnostische soorten: *Ranunculus repens, Carex otrubae, Trifolium repens*. Met een lagere presentie zijn ook *Pulicaria dysenterica, Ranunculus acris* en diverse andere graslandplanten kenmerkend.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap komt voor in de laagste delen van vochtige en natte duinvalleien. De bodem heeft een organische toplaag van minstens 5-10 centimeter dik en staat in het winterhalfjaar langdurig onder water. Het grondwater zakt niet dieper weg dan maximaal 15-25 centimeter. De variant met *Iris pseudacorus* heeft het meest het karakter van een moerasgemeenschap en is in het voorjaar het langst geïnundeerd. De variant met *Ranunculus repens* vertegenwoordigt een drogere vorm, met een hoger aandeel graslandplanten en soorten van wisselende waterstanden en overstromingsgraslanden. Deze vorm ontstaat waarschijnlijk door verdroging uit een van de beide vorige. De ondergrond van de varianten met *Iris pseudacorus* en met *Salix repens* bestaat steeds uit kalkrijk zand. Ook de organische toplaag heeft meestal een neutrale of zwak basische pH. Op diverse plaatsen in deze gemeenschap neemt de pH in de toplaag van beneden naar boven toe, wat wijst op secundaire afzetting van kalk in deze moerassen (zie paragraaf 6.7 en kader 1). Dit werd bijvoorbeeld waargenomen in de Vliegveldvallei op Voorne waar in deze gemeenschap in de toplaag 15,5% $CaCO_3$ werd gemeten terwijl het kalkgehalte op 30-40 centimeter diepte 5,7% bedroeg. Dergelijke opwaarts oplopende pH's en aanwijzingen voor kalkafzetting zijn uitsluitend gevonden in de varianten met *Iris pseudacorus* en met *Salix repens*. In moerasgemeenschappen van dit type kunnen verschillende soorten domineren (*Juncus subnodulosus, Phragmites australis, Carex disticha, Carex x timmiana, Carex riparia*), waardoor heel verschillende vegetatiebeelden ontstaan. Welke van deze soorten uiteindelijk gaan domineren wordt waarschijnlijk in belangrijke mate bepaald door het toeval en de concurrentieverhoudingen in de vestigingsfase. Deze kunnen sterk worden beïnvloed door beheersmaatregelen.

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt vooral voor op Voorne (o.a. Vliegveldvallei, Schapenwei) en Goeree (Meinderswaalvallei). Het betreft dan vooral de varianten met *Iris pseudacorus* en met *Salix repens*. De variant met *Ranunculus repens* komt lokaal voor op Schouwen (Zoeten en Zouten Haard).

Syntaxonomische positie: Verwante gemeenschappen zijn eerder beschreven van de duinen langs de Vlaamse westkust en van Voorne.[768] Hoewel in deze gemeenschappen deels andere soorten domineren (bijvoorbeeld *Juncus subnodulosus* en *Carex riparia*), is de aanwezigheid van *Phragmitetalia*-soorten een verbindend element. Verder valt de aanwezigheid op van *Carex disticha* en -met een lagere presentie- van andere soorten van basen- en voedselrijke moerassen (*Lysimachia vulgaris, Lythrum salicaria, Caltha palustris*). Er is sprake van verwantschap met de gemeenschappen van grote zeggen en vooral met het *Caricetum gracilis comaretosum*. Echte kensoorten van *Caricion gracilis* en zijn associaties ontbreken, maar de hierboven genoemde soorten hebben binnen de moerasgemeenschappen nadrukkelijk affiniteit met juist deze subassociatie.[769] In de Duitse literatuur wordt ook *Carex disticha* als een kensoort voor het *Caricion gracile* genoemd, maar in Nederland bereikt zij haar optimum doorgaans in iets drogere omgeving.[770] Vanwege het ontbreken van kensoorten kan deze gemeenschap niet op associatieniveau worden ingedeeld. Zij vertoont de meeste verwantschap met de duinvorm van de *RG Juncus subnodulosus [Phragmitetalia]*.[771] Een belangrijk verschil is wel dat de auteurs van 'De Vegetatie van Nederland' uitgaan van een langdurige dominantie van uitsluitend *Juncus subnodulosus*. Onder invloed van toevalsfactoren in de vestigingsfase en beheersmaatregelen, kunnen echter ook andere soorten in deze gemeenschap domineren (zie boven). Nader onderzoek moet uitwijzen of het gewenst is dergelijke vegetaties als aparte rompgemeenschappen te beschouwen of dat zij onder één noemer moeten worden gebracht. Hoewel *Juncus subnodulosus* in de synoptische tabel een lage presentie heeft, wordt deze gemeenschap vooralsnog in de hierboven genoemde rompgemeenschap geplaatst. Qua landschapsecologische positie kan zij worden beschouwd als de kalkrijke tegenhanger van het *Caricetum trinervae-nigrae* uit de ontkalkte binnenduinen. Zij bezetten beide de laagste posities in de natte duinvalleien, die 's zomers nog geruime tijd droogvallen (hygroserie) en vormen daar het voorlopige eindstadium van de vegetatiesuccessie in de kruidenfase.

768 Van der Maarel & Westhoff (1964), Herbauts (1971), Duvigneaud (1947); Herbauts (1971): pagina 60 noemt daarbij voor een vergelijkbare gemeenschap ook de aanwezigheid van een sterk ontwikkelde, gebufferde humuslaag.

769 Weeda *et al.* (1995): tabel 8.6 en pagina 202 en 207.

770 Weeda *et al.* (1995): 202.

771 Weeda *et al.* (1995).

CS Gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Centaurium littorale*
(Centaurio-Saginetum Diemont, Sissingh & Westhoff 1940*)*

Karakteristiek: Grazige open pioniergemeenschap op zandige, voormalig mariene bodems en gedeelten van strandvlakten die niet of nauwelijks meer overspoeld worden met zeewater.
Diagnostische soorten: *Centaurium littorale, Sagina nodosa, Plantago coronopus, Centaurium pulchellum* en *Blackstonia perfoliata*. Met een lage abundantie komt *Agrostis stolonifera* constant voor. Kenmerkend zijn ook diverse acrocarpe mossen en levermossen. Deze zijn echter niet altijd in de opnamen genoteerd en zijn daardoor ondervertegenwoordigd in de synoptische tabel (*Bryum bicolor, Bryum algovicum, Didymodon tophaceus, Pellia endivifolia, Aneura pinguis*).
Onderverdeling: In deze gemeenschap worden twee varianten onderscheiden:
- variant met *Samolus valerandi* (CS-Sv, *Centaurio-Saginetum samoletosum*), met als diagnostische soorten: *Samolus valerandi, Mentha aquatica, Hydrocotyle vulgaris, Carex oederi, Glaux maritima* en *Juncus gerardii*.
- variant met *Poa pratensis* (CS-Pp, *Centaurio-Saginetum epilobietosum*), met als diagnostische soorten: *Poa pratensis, Festuca rubra, Leontodon saxatilis* en *Cerastium fontanum*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze pioniergemeenschap ontstaat vrij snel na de eerste ontziltingsfase op zandige, voormalig mariene bodems. Door *salt spray* of kortdurende overstroming met zeewater kan er nog een zekere zoutinvloed zijn, maar deze is voor de vegetatie van beperkte betekenis. Dit blijkt onder andere uit het ontbreken van obligate halofyten. De vegetatie heeft zich echter nog niet gesloten en daardoor hebben een- en tweejarige planten volop kansen zich te vestigen en tot bloei en vruchtzetting te komen. Deze soorten bepalen dan ook het aspect van de vegetatie. De bodems van deze gemeenschap zijn kalkhoudend en hebben ook oppervlakkig een neutrale of zwak basische pH. Het verschil tussen beide varianten heeft vooral te maken met de hoogteligging ten opzichte van het grondwater. De variant met *Samolus valerandi* heeft een grondwaterstand, die 's zomers maximaal enkele tientallen centimeters onder het maaiveld wegzakt. De variant met *Poa pratensis* ligt duidelijk hoger, met een laagste grondwaterstand die meer dan een meter beneden maaiveld kan liggen. Deze variant is minder soortenrijk dan de eerste. Beide varianten worden in de winter slechts kort geïnundeerd.
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap is in het kustgebied van Zuidwest-Nederland niet zeldzaam en is in de afgelopen decennia in alle duingebieden waargenomen. Vóór 1970 kwam zij vooral op de strandvlakten van de Kwade Hoek, Voorne en De Beer optimaal voor. Hier is zij sindsdien verdwenen (Voorne, De Beer) of sterk achteruit gegaan. Vanaf 1961 heeft zij zich sterk ontwikkeld op de drooggevallen gronden in het Veerse Meer en vanaf 1971 ook in de Grevelingen. Nadat vanaf 1994 in de duinen van noordelijk Walcheren verschillende herstelprojecten voor duinvalleivegetaties zijn uitgevoerd, heeft deze gemeenschap zich ook hier gevestigd.
Syntaxonomische positie: Verwante gemeenschappen zijn in de afgelopen decennia van diverse locaties beschreven. De variant met *Samolus valerandi* komt bijvoorbeeld overeen met de *'Community of Glaux maritima and Samolus valerandi'* en *'le groupement pionnier à Agrostis stolonifera et Juncus articulatus'*, uit vegetatiebeschrijvingen van de duinen van Voorne en van De Panne.[772] In de systematiek van 'De Vegetatie van Nederland' moet deze gemeenschap worden gerekend tot het *Centaurio-Saginetum* Diemont, Sissingh & Westhoff 1940. De variant met *Samolus valerandi* behoort tot de subassociatie *C.-S. samoletosum*. De variant met *Poa pratensis* heeft verwantschap met de subassociatie *C.-S. epilobietosum*.[773]

JS1 Gemeenschap van *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica*
(Junco-Schoenetum nigricantis Westhoff ex Westhoff et Van Oosten 1991)

Karakteristiek: Soortenrijke, min of meer open gemeenschap van vochtige valleibodems in reliëfrijke duingedeelten.
Diagnostische soorten: *Salix repens, Parnassia palustris, Epipactis palustris, Linum catharticum, Euphrasia stricta, Carex flacca, Lotus glaber, Hydrocotyle vulgaris, Mentha aquatica, Galium uliginosum, Carex trinervis* en met een lagere presentie ook: *Carex disticha, Carex panicea, Gentianella amarella, Anagallis tenella* en *Eleocharis quinqueflora*.
Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap worden de volgende vier varianten onderscheiden:
- variant met *Glaux maritima* (JS1-Gm), met als diagnostische soorten: *Glaux maritima, Juncus gerardii en Oenanthe lachenalii*.
- typische variant (JS1-tp). Deze variant heeft geen eigen diagnostische soorten. De diagnostische soorten van de gemeenschap bereiken hier de hoogste presentie.
- variant met Potentilla erecta (JS1-Pe), met als diagnostische soorten: *Potentilla erecta, Potentilla anserina, Carex panicea* en met een lage presentie ook *Valeriana dioica* en *Blysmus compressus*.
- variant met *Lysimachia vulgaris* (JS1-Lv), met als diagnostische soorten: *Lysimachia vulgaris, Lythrum salicaria, Galium palustre, Phragmites australis en Rubus caesius*. Diagnostische soorten van de gemeenschap als geheel hebben in deze variant een lage presentie.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap komt voor in kalkrijke vochtige valleien in de reliëfrijke duinen van Zuidwest-Nederland. In de meeste gevallen gaat het daarbij om afgesnoerde strandvlakten. De bodem heeft een neutrale tot zwak basische organische toplaag, die voor vegetaties van kalkrijke duinvalleien vaak relatief dik is (tot 15 centimeter, zie tabel 4). De bodem is nat, maar in bepaalde vormen kan het water 's zomers toch nog vrij ver wegzakken. De vier varianten representeren deels verschillende successiestadia. De variant met *Glaux maritima* omvat de relatief jong stadia, met de minst dikke humuslaag en relatief hoge, weinig wisselende grondwaterstanden. De typische variant heeft een relatief dikke humuslaag. De grondwaterstand kan hier meerdere decimeters wegzakken. Pleurocarpe mossen (vooral *Calliergonella cuspidata*) zijn in beide vormen aanwezig, maar toch komen levermossen en eenjarige soorten hier nog relatief frequent voor. De varianten met *Potentilla erecta* en met *Lysimachia vulgaris* vertegenwoordigen latere successiefasen. De organische toplaag heeft een vergelijkbare dikte als in de typische variant, maar is oppervlakkig vaak iets minder basisch. De pH van de toplaag bevindt zich echter wel in het neutrale traject.
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt in Zuidwest-Nederland vooral voor in de buitenduinen en ontbreekt in de afgesloten deltawateren. De mate van ontwikkeling in de verschillende duingebieden verschilt echter wel. Deze gemeenschap is het meest

772 Van der Maarel & Westhoff (1964); Herbauts (1971).

773 Schaminée *et al.* (1998c).

soortenrijk ontwikkeld op Voorne en komt daar ook het meest voor. De soortenrijkdom op Goeree is vergelijkbaar, maar de ruimtelijke verspreiding is hier beperkt tot de noordzijde van het duingebied (Meinderswaalvallei, voorheen ook Kwade Hoek). Op Walcheren kwam de gemeenschap in het begin van de 20e eeuw nog voor, maar heeft nadien lange tijd ontbroken. Nadat vanaf 1994 in het duingebied Oranjezon in enkele duinvalleien herstelprojecten zijn uitgevoerd heeft deze gemeenschap zich hier weer gevestigd. Diverse zeldzamere soorten ontbreken hier echter nog. Op Schouwen komt deze gemeenschap voor in de Verklikkervallei. Ook hier ontbreken soorten als Anagallis tenella en Gentianella amarella, die op Voorne in deze gemeenschap hun optimum bereiken. Het ontbreken van deze soorten moet waarschijnlijk worden toegeschreven aan de beperkte oppervlakte en de geïsoleerde ligging van deze gemeenschap op Walcheren en Schouwen.

Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap behoort tot het *Junco baltici-Schoenetum nigricantis* Westhoff ex Westhoff et Van Oosten 1991. Zij is bekend van een groot aantal locaties langs de West-Europese kust.[774] In 'De Vegetatie van Nederland' worden twee subassociaties onderscheiden, die van elkaar verschillen in de mate van voorkomen van *Schoenus nigricans*.[775] Andere publicaties laten echter zien dat aan het voorkomen dan wel ontbreken van *Schoenus* weinig syntaxonomische betekenis hoeft te worden gehecht. Zij leggen meer de nadruk op een indeling naar successiestadium en onderscheiden een *'jong Schoenetum'* en een *'oud Schoenetum'*, zonder deze overigens van een formele naam te voorzien.[776] Deze gemeenschap heeft veel kenmerken van een *'oud Schoenetum'*. Plantensociologisch komt dit tot uiting in de ruime aanwezigheid van *Molinietalia*-soorten. De variant met *Glaux maritima* heeft nog duidelijk verwantschap met een *'jong Schoenetum'*. De typische variant neemt een tussenpositie in tussen beide vormen en de variant met *Potentilla erecta* kan beschouwd worden als een echt *'oud Schoenetum'*. De synoptische tabel (Bijlage 2a) laat zien dat het *Caricion davallianae*-element in deze laatste vorm afneemt. In de variant *Lysimachia vulgaris* is dit nog sterker. Deze variant moet beschouwd worden als een overgang van de oude fase van het *Junco-Schoenetum* naar een natte ruigte of nat grasland behorend tot de *Molinietalia*.

JS2 Gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Carex distans*

(Junco-Schoenetum nigricantis Westhoff ex Westhoff et Van Oosten 1991)

Karakteristiek: Soortenrijke, min of meer open gemeenschap van vochtige bodems op de drooggevallen gronden in de afgesloten deltawateren.

Diagnostische soorten: *Epipactis palustris, Parnassia palustris, Carex distans, Carex oederi, Juncus articulatus, Salix repens, Blackstonia perfoliata, Linum catharticum, Euphrasia stricta* en *Carex flacca*.

Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap worden vier varianten onderscheiden:

- variant met *Glaux maritima* (JS2-Gm), met als diagnostische soorten: *Glaux maritima, Juncus gerardii, Trifolium fragiferum, Trifolium repens, Plantago coronopus, Sagina nodosa* en *Centaurium pulchellum*.
- typische variant (JS2-tp). Deze variant heeft geen eigen differentiërende soorten; soorten van de gemeenschap als geheel bereiken hier de hoogste presentie: *Epipactis palustris, Parnassia palustris, Carex flacca, Euphrasia stricta* en *Lotus glaber*.
- inopsvariant (JS2-in). Geen eigen differentiërende soorten; soorten van de gemeenschap als geheel hebben hier een lage presentie.
- variant met *Sphagnum species* (JS2-Sp), met als diagnostische soorten: *Sphagnum fimbriatum, Sphagnum fallax en Sphagnum subnitens;* voorts een hoge presentie van: *Hydrocotyle vulgaris, Holcus lanatus, Cerastium fontanum, Prunella vulgaris* en *Pseudoscleropodium purum*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap omvat de vochtige duinvalleivegetaties op de drooggevallen gronden in de recent afgesloten deltawateren. Net als de vorige gemeenschap heeft zij een kalkrijke bodem en een neutrale tot zwak basische toplaag (tabel 4). De organische toplaag van deze gemeenschap is gemiddeld dunner dan van de vorige. Alleen de variant met *Sphagnum* is in dit opzicht een uitzondering. Zij heeft een relatief dikke en zwakzure toplaag. In de eerste decennia na de afsluiting van de deltawateren kwam deze gemeenschap tot ontwikkeling over een groot deel van de voormalige zand- en slikplaten. In de afgelopen decennia is er een differentiatie opgetreden. De variant met *Glaux maritima* komt voor op de laagste gedeelten met een relatief hoge grondwaterstand in de zomer. De typische variant wordt ook op iets hogere locaties gevonden. De inopsvariant ontwikkelt zich vooral op hogere gedeelten en in depressies met sterker wisselende waterstanden. In natte wintermaanden kan deze variant vaak gedurende meerdere weken achtereen bedekt zijn met een laag stagnerend (regen)water van 5-15 centimeter, terwijl 's zomers het grondwater tot 60 centimeter beneden maaiveld kan wegzakken. De variant met *Sphagnum*-soorten wordt gekenmerkt door een relatief hoge grondwaterstand in de zomer en een dik humuspakket. In de winter is op de standplaatsen van deze variant vaak sprake van grondwaterstandverlaging als gevolg van een kunstmatig peilbeheer in aangrenzende wateren.[777]

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt vrijwel uitsluitend voor op de reliëfarme drooggevallen platen in de afgesloten deltawateren (Grevelingen, Veerse Meer, Volkerak-Zoommeer en Braakman). De vegetaties op de drooggevallen gronden aan de westzijde van Oostvoornse Meer behoren grotendeels tot de gemeenschap van *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1). Waarschijnlijk hangt dit samen met een afwijkende hydrologische situatie, namelijk toestroming van grondwater vanuit het duingebied van Voorne respectievelijk de Maasvlakte. De variant met *Sphagnum*-soorten komt vooral voor in twee gebieden met een door kunstmatig peilbeheer verlaagde wintergrondwaterstand (Veerse Meer en de Westgeul, Braakman).

Syntaxonomische positie: Vegetaties als deze zijn tot nu toe alleen bekend van de drooggevallen gronden in de deltawateren en het Lauwersmeer. De variant met *Glaux maritima* moet beschouwd wordt als een jonge fase van het *Junco-Schoenetum nigricantis* Westhoff ex Westhoff et Van Oosten 1991. De typische variant neemt een tussenpositie in tussen de oude en de jonge fase van deze associatie. Hoge presenties van *Centaurium littorale*, *Blackstonia perfoliata* en *Carex distans* wijzen verwantschap met een *'jong Schoenetum'*. De hoge bedekkingen van *Salix repens* en de hoge presentie van *Pyrola rotundifolia* (> 20%) refereren

774 voor een overzicht zie Bruin (1991) en Petersen (2000).

775 Westhoff *et al.* (1995b).

776 Bruin (1991); Petersen (2000).

777 Everts *et al.* (2001); Van Haperen & Weeda (2004).

aan oudere successiestadia. De inopsvariant en de variant met *Sphagnum*-soorten kunnen niet (meer) beschouwd worden als een goed ontwikkeld *Junco-Schoenetum*. Omdat associatiekensoorten ontbreken, moet de inopsvariant beschouwd worden als een tot nu toe onbeschreven rompgemeenschap van het *Caricion davallianae (RG Salix repens [Caricion davallianae] nom. nov.)*. De variant met *Sphagnum*-soorten heeft het karakter van een tot nu toe formeel niet beschreven plantengemeenschap op het grensvlak van het *Caricion davallianae* en het *Caricion nigrae*. Qua milieuomstandigheden is zij verwant met het *Caricetum trinervae-nigrae*, maar heeft een duidelijk afwijkende soortensamenstelling. Omdat deze gemeenschap slechts op een beperkt aantal plaatsen voorkomt, waar steeds sprake is van een sterke beïnvloeding van de waterhuishouding door de mens, is het niet zinvol deze op dit moment als een aparte (sub)associatie te beschrijven.

RGSr Gemeenschap met *Salix repens* en *Calamagrostis epigejos*
(RG Salix repens [Caricion davallianae] nom. nov.)

Karakteristiek: Vrij soortenarme, min of meer open begroeiing met hoog aandeel van Kruipwilg.
Diagnostische soorten: *Salix repens, Calamagrostis epigejos, Mentha aquatica, Hydrocotyle vulgaris, Galium palustre, Carex trinervis en Jacobaea vulgaris*. Deze gemeenschap heeft een aantal soorten gemeen met de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1). Zij onderscheidt zich van deze gemeenschap door het ontbreken dan wel een lage presentie van diverse vocht- en basenminnende soorten (*Parnassia palustris, Epipactis palustris, Carex flacca, Anagallis tenella. Carex disticha, Eleocharis quinqueflora, Carex panicea, Potentilla erecta*).
Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap worden twee varianten onderscheiden.

- variant met *Sagina procumbens* (RGSr-Sp), met als diagnostische soorten: *Sagina procumbens, Agrostis stolonifera, Plantago major, Galium uliginosum, Carex oederi oederi, Lycopus europaeus, Eleocharis palustris*.
- variant met *Pyrola rotundifolia* (RGSr-Pr), met als diagnostische soort: *Pyrola rotundifolia* en met lage presentie ook *Monotropa hypopitys*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap komt vooral voor in relatief droge valleien in zwak gebufferde duinlandschappen. De valleibodem heeft een zwakzure toplaag. In een aantal gevallen is er sprake van het inwaaien van kalkhoudend zand, wat mogelijk een bijdrage levert aan de buffering van de toplaag. Ook toestromende grondwater kan zorgen voor de nodige buffering. De variant met *Sagina procumbens* komt voor op relatief open en vochtige standplaatsen. De variant met *Pyrola rotundifolia* komt voor op meer gesloten, oudere standplaatsen.
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt het best ontwikkeld voor in het duingebied van het Zeepe (Schouwen). De variant met *Sagina procumbens* komt lokaal ook voor langs de hoge randen van pas geplagde valleien in oppervlakkig ontkalkte duinlandschappen (Vroongronden, Schouwen; Oranjezon, Walcheren). In de negentiende en de eerste helft van de twintigste eeuw kwam deze gemeenschap mogelijk ook voor in het toen nog stuivende duinlandschap van Walcheren.
Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap heeft affiniteit met de *Parvocaricetea* en het *Caricion davallianae*. Er zijn echter weinig verbondskensoorten aanwezig en associatiekensoorten ontbreken. Deze gemeenschap moet daarom beschouwd worden als een tot nu toe onbeschreven rompgemeenschap van het *Caricion davallianae (RG Salix repens [Caricion davallianae] nom. nov.)*.

Ctn Gemeenschap met *Salix repens* en *Polytrichum species*
(Caricetum trinervae-nigrae Westhoff ex De Foucault 1984)

Karakteristiek: Pioniergemeenschap van zwakzure vochtige valleien.
Diagnostische soorten: *Salix repens, Carex trinervis, Carex nigra, Carex x timmiana*, *Osmunda regalis*, *Polytrichum species* (vooral *P. formosum*, maar ook *P. longisetum* komt voor) en *Sphagnum fimbriatum, Sphagnum fallax, Carex ovalis* en *Juncus effusus*.
Onderverdeling: Er is geen aanleiding deze gemeenschap verder onder te verdelen.
Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap komt voor in duinvalleien van ontkalkte duinlandschappen, waar sprake is van een zwakke buffering door grondwater (pH-KCl 6-6,5). Zonder beheer of bij extensieve begrazing ontwikkelt deze gemeenschap zich snel in de richting van een wilgenbroekbos. In de moslaag kunnen veenmossen sterk gaan domineren en moskussens vormen van tientallen centimeters dik.
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt het best ontwikkeld voor in de duinen van Walcheren in de omgeving van het Slikkenbosch (Oostkapelle). Er kunnen daar verschillende ontwikkelingsstadia worden onderscheiden. In enkele omstreeks 1990 geplagde valleien is de pionierfase aanwezig (zie synoptische tabel). Daarnaast bevinden zich hier ook oudere stadia. Het gaat om open vegetaties gedomineerd door veenmossen en *Osmunda regalis* in een in de jaren vijftig van de twintigste eeuw gegraven zandkuil en om *Sphagnum*-vegetaties in een voormalig hakhout, dat teruggaat tot zeventiende eeuw en waarin omstreeks 1890 een eendenkooi is aangelegd (Eendenkooi Slikkenbosch). Ook in het binnenduingebied van Schouwen komen jonge stadia van deze gemeenschap voor, maar hierin ontbreken *Osmunda regalis* en de *Sphagnum*-soorten.
Syntaxonomische positie: Een verwante gemeenschap is beschreven van natte valleien in de Amsterdamse Waterleidingduinen.[778] Op grond van de hoge presentie van *Carex trinervis*, *Carex nigra* en hun bastaard *Carex x timmiana*, moet deze gemeenschap gerekend worden tot het *Caricetum trinervae-nigrae Westhoff ex De Foucault 1984*. Wel is deze gemeenschap duidelijk minder gevarieerd dan in het Waddengebied, waar de associatie haar hoofdverspreiding heeft. Waarschijnlijk moet deze relatieve soortenarmoede worden toegeschreven aan de beperkte oppervlakte en de geïsoleerde ligging van deze gemeenschap op Walcheren.

3. Vochtige schraallanden

OC Gemeenschap met *Agrostis stolonifera* en *Carex distans*
(Ononido-Caricetum distantis Runge 1966*)*

Karakteristiek: Soortenrijk open grasland op ontzilte, zandige en kalkrijke bodems die in een mariene of estuariene omgeving zijn gesedimenteerd.
Diagnostische soorten: *Carex distans, Agrostis stolonifera, Festuca rubra, Holcus lanatus, Trifolium pratense, Lotus corniculatus*, *Trifolium repens, Carex flacca, Linum catharticum* en *Leontodon saxatilis*.
Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap worden de volgende

778 Van Til & Van Mourik (1999): vegetatietype M7, Veenmosvegetatie met Gewoon Haarmos.

drie varianten onderscheiden:

- variant met *Juncus gerardii* (OC-Jg), met als diagnostische soorten: *Juncus gerardii, Phragmites australis* en *Potentilla anserina*. Met een lagere presentie ook *Glaux maritima, Oenanthe lachenalii* en *Mentha aquatica*.
- typische variant (OC-tp, *Ononido-Caricetum distantis armerietosum*). Deze variant heeft geen eigen differentiërende soorten. *Linum catharticum, Leontodon saxatilis* en *Lotus corniculatus* bereiken in deze en de volgende variant de hoogste presentie.
- variant met *Sagina nodosa* (OC-Sn, *Ononido-Caricetum distantis armerietosum*), met als diagnostische soorten: *Sagina nodosa, Blackstonia perfoliata, Centaurium littorale, Euphrasia stricta* en *Carex oederi oederi*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap komt voor op de hogere delen van voormalige strandvlakten en op ontzilte, zandige, voormalig mariene bodems, die niet of nauwelijks meer door de zee worden beïnvloed (bijvoorbeeld drooggevallen platen in de afgesloten deltawateren, hoogste delen van strandvlakten). De bodems hebben een kalkrijke, goed gebufferde organische toplaag. Zij zijn vaak iets leemhoudend, maar relatief nutriëntenarm. In het winterhalfjaar kan regenwater oppervlakkig stagneren; 's zomers zakt het grondwater relatief diep weg (gemiddeld laagste grondwaterstand 65-100 cm -mv in OC-tp en OC-Sn).

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt algemeen voor op de drooggevallen gronden in het Veerse en Oostvoornse Meer en in de Grevelingen. Zij groeit ook op vochtige, zandige standplaatsen in het kalkrijke binnendijkse polderland. Verder is zij aanwezig op de hoogste delen van buitendijkse strandvlakten van de Kwade Hoek op Goeree. Vóór 1960 kwamen de verschillende varianten van deze gemeenschap ook voor op de hogere delen van De Beer en de strandvlakten van noordwestelijk Voorne, die toen bij hoge stormvloeden mogelijk nog overspoeld werden met zeewater. Verspreid in het noordwestelijk duingebied van Voorne vinden we thans nog fragmenten van deze vegetaties.

Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap neemt een relatief geïsoleerde positie in ten opzichte van de overige schraallanden. Dit uit zich in de nadrukkelijke aanwezigheid van *Lolio-Potentillion*-soorten (bijvoorbeeld *Agrostis stolonifera* en *Carex distans*). In vergelijking met de andere hierna te bespreken schraallandgemeenschappen zijn soorten van voedselrijke graslanden (*Molinio-Arrhenatheretea*) in deze gemeenschap niet sterk vertegenwoordigd. Kensoorten van de *Nardetea* en de *Molinietalia* ontbreken geheel. Hooilandvormen van deze gemeenschap werden wel tot het *Rhinantho-Orchietum morionis (Calthion)* gerekend.[779] Bij de beoordeling van de soortensamenstelling in een groter opnamebestand, blijken goede kensoorten van het *Calthion* en de *Molinietalia* echter te ontbreken. Daarom moet de voorkeur gegeven worden aan plaatsing in het *Lolio-Potentillion*. Binnen dit verbond heeft deze gemeenschap de meeste verwantschap met het *Ononido-Caricetum distantis Runge 1966*. Dit komt het duidelijkst tot uiting in de hoge presentie van *Carex distans* en *Lotus corniculatus*, die deze associatie differentiëren ten opzichte van andere associaties van het *Lolio-Potentillion*. In het overzicht van 'De Vegetatie van Nederland' worden twee subassociaties onderscheiden.[780] De typische variant en de variant met *Sagina nodosa* moeten op grond van de prominente aanwezigheid van diverse graslandplanten (*Trifolium pratense, Holcus lanatus, Cerastium fontanum, Poa pratensis*) tot de subassociatie *Ononido-Caricetum distantis armerietosum* gerekend worden. De variant met *Juncus gerardii* moet beschouwd worden als een overgang van het *Ononido-Caricetum distantis typicum* naar het *Trifolio fragiferi-Agrostietum stoloniferae*.

779 Dit geldt bijvoorbeeld voor de hooilanden met *Anacamptis morio* in Dijkwater (van Haperen & Weeda, 1996, met name tabel 2; zie ook Zuidhoff *et al.*, 1996: 188).

780 Sýkora *et al.* (1996).

RO Gemeenschap met *Rhinanthus angustifolius* en *Anacamptis morio*

(Rhinantho-Orchietum morionis Bruin & Weeda 1996)

Karakteristiek: Soortenrijke hooilandgemeenschap op zwakzure bodem.

Diagnostische soorten: *Rhinanthus angustifolius, Anacamptis morio* en *Phragmites australis*. Daarnaast komen een groot aantal hooi- en graslandplanten voor: *Rumex acetosa, Ranunculus acris, Centaurea jacea, Trifolium pratense, Cerastium fontanum, Anthoxanthum odoratum, Holcus lanatus, Rhytidiadelphus squarrosus, Plantago lanceolata, Carex nigra en Carex x timmiana*.

Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap worden twee varianten onderscheiden:

- variant met *Hydrocotyle vulgaris* (RO-Hv), met als diagnostische soorten: *Hydrocotyle vulgaris, Carex panicea, Galium uliginosum, Cirsium palustre, Potentilla anserina, Mentha aquatica* en *Ranunculus flammula*.
- variant met *Luzula campestris* (RO-Lc), met als diagnostische soorten: *Luzula campestris, Jacobaea vulgaris, Agrostis capillaris en Hypochaeris radicata*

Landschapsecologische positie en milieu: Van alle schraallandgemeenschappen in het duingebied van Zuidwest-Nederland lijkt deze gemeenschap het meest op een (matig) voedselrijk grasland. Zij ontwikkelt zich perceelsgewijs in laaggelegen natte gebieden met een sterk humeuze bodem en een hooilandbeheer. Zij komt alleen voor op de overgang van de binnenduinen naar de polder en ontbreekt in de meer reliëfrijke begraasde binnenduinen. De bodem heeft een organische toplaag van 20-30 centimeter dik, met een zwak zuur karakter (pH-KCl = circa 5,0). Het moedermateriaal is oppervlakkig helemaal ontkalkt, maar op een diepte van 0,5-1 meter is meestal kalkhoudend materiaal aanwezig, vaak in de vorm van een kleilaag. Qua abiotisch milieu is deze gemeenschap nauw verwant met *Trifolium fragiferum*-variant van de gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Prunella vulgaris* (BP1-Tf). Het verschil tussen beide heeft waarschijnlijk vooral te maken met een verschillend beheer (maaien versus beweiden). Door het maaien van de schraallanden nemen bepaalde soorten toe (*Rhinanthus angustifolius, Anacamptis morio, Phragmites australis, Rumex acetosa*). Omgekeerd verdwijnen Riet en opgaande hooilandkruiden bij begrazing. Hun plaats wordt ingenomen door laagblijvende soorten met wortelstokken of uitlopers (*Agrostis stolonifera, Trifolium fragiferum*). Deze verschillen kunnen verder worden versterkt door bodemverdichting als gevolg van betreding. Daardoor treedt gemakkelijker plasvorming en oppervlakkige stagnatie van regenwater op.

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt in de Zuidwest-Nederland het best ontwikkeld voor in de binnenduinrand van Schouwen (Zouten Haard). Meer fragmentarisch wordt zij ook gevonden op Goeree (Vuurtorenvallei, Preekhilpolder) en op Walcheren (Fort den Haak). Natte hooilanden met *Rhinanthus angustifolius* en *Anacamptis morio* waren vroeger ook in het polderland van Zuidwest-Nederland niet zeldzaam.[781] In de duinen kwamen zij

781 Weeda *et al.* (2002), 132-133. Zie ook Geuze (1979), 39. Van het polderland tussen Middelburg en Nieuwland beschrijft hij uit het eerste decennium van de twintigste eeuw '*hooilanden paars van de orchideeën en geel van ratelaar*'.

echter niet of nauwelijks voor. Door de intensivering van het grondgebruik zijn deze graslanden in het polderland geheel verdwenen en hebben zij zich alleen op enkele plaatsen in de binnenduinrand kunnen handhaven.
Syntaxonomische positie: In deze gemeenschap treden soorten van vochtige voedselrijke graslanden (*Molinio-Arrhenatheretea, Molinietalia* en *Calthion*) sterk op de voorgrond. Van de *Nardetea* komt alleen *Danthonia decumbens voor*. Opvallend is de aanwezigheid van een aantal *Calthion*-soorten, en vooral van *Rhinanthus angustifolius*. Deze gemeenschap moet dan ook tot het *Calthion* worden gerekend en wel tot de associatie *Rhinantho-Orchietum morionis* Bruin & Weeda, 1996.

RGCp Gemeenschap met *Juncus conglomeratus* en *Carex panicea*
(RG Carex panicea en Succisa pratensis [Junco-Molinion])

Karakteristiek: Vochtige, ruige grasland- en dwergstruikgemeenschap in de lagere delen van het golvende binnenduinlandschap.
Diagnostische soorten: *Juncus conglomeratus, Carex panicea, Potentilla erecta* en *Salix repens*.
Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap worden twee varianten onderscheiden:
- variant met *Carex nigra* (RGCp-Cn), met als diagnostische soorten: *Carex nigra, Carex* x *timmiana* en *Agrostis capillaris*.
- variant met *Molinia caerulea* (RGCp-Mc), met als diagnostische soorten: *Molinia caerulea, Agrostis canina, Galium uliginosum, Carex trinervis* en *Vicia cracca*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap komt voor in het golvende binnenduinlandschap. Zij bezet daar de lagere zones in de gradiënt van natte valleien naar droog binnenduingrasland. Aan de benedenzijde wordt zij daarbij begrensd door vegetaties van het *Caricetum trinervae-nigrae* (gemeenschap Ctn) of door de gemeenschap met *Eleocharis palustris* en *Mentha aquatica* (RGEp). Aan de bovenzijde wordt deze gemeenschap begrensd door de hierna te beschrijven schraallandgemeenschappen BP1 en BP2. De bodem van deze gemeenschap heeft een zwakzure organische toplaag van 10-15 centimeter dikte (pH-KCl = 4-5,5, zie tabel 7) op ontkalkt zand. Het moedermateriaal is (vrijwel) kalkloos tot op een diepte van minstens 80 cm -maaiveld. Het grondwater staat in de winter dicht onder of iets boven het maaiveld, maar kan in de zomer vrij diep wegzakken (GLG 65-95 cm -mv).
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt alleen voor in de binnenduingebieden van Schouwen en Goeree. Er zijn geen aanwijzingen dat zij vroeger op Walcheren en Voorne voorkwam. De ruimtelijke verspreiding van deze gemeenschap vertoont duidelijke afwijkingen ten opzichte van het voorkomen van twee belangrijke diagnostische soorten, *Molinia caerulea* en *Succisa pratensis*. In het binnenduingebied van Schouwen komen beide soorten voor, net als de twee varianten van deze gemeenschap. Op Goeree ontbreken *Molinia caerulea* en *Succisa pratensis* en komt alleen variant RGCp-Cn voor (paragraaf 7.5).
Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap heeft net als een aantal andere schraallandgemeenschappen affiniteit met zowel het *Nardo-Galion* en het *Junco-Molinion* (zie paragraaf 7.7 en 7.8). Op grond van de totale soortensamenstelling en vanwege de prominente aanwezigheid van *Carex panicea, Juncus conglomeratus, Molinia caerulea* en *Succisa pratensis* moet deze gemeenschap geplaatst worden in het *Junco-Molinion*. Beide laatste soorten ontbreken op Goeree en zij kunnen in variant RGCp-Cn ondervertegenwoordigd zijn. Goede associatiekensoorten van het *Junco-Molinion* (*Cirsium dissectum, Carex hostiana, Carex pulicaris*) ontbreken in het binnenduingebied van Zuidwest-Nederland in deze gemeenschap, zodat een indeling op associatieniveau achterwege moet blijven. *Carex pulicaris* komt weliswaar plaatselijk voor, maar ontbreekt in deze gemeenschap. Deze soort heeft haar optimum hoger in de gradiëntzonering, waar de vegetatie nadrukkelijk niet tot het *Junco-Molinion* kan worden gerekend (zie volgende gemeenschappen).[782] Deze gemeenschap moet daarom gerekend worden tot de *RG Carex panicea en Succisa pratensis [Junco-Molinion]*.[783] Het *Junco-Molinion* van het binnenduingebied van Zuidwest-Nederland is in vergelijking met de blauwgraslanden van de beekdalen en het veenweidegebied in andere delen van Nederland altijd relatief soortenarm geweest. Dit komt waarschijnlijk door de dynamische waterhuishouding van de binnenduinvalleien, die wordt gekenmerkt door sterk wisselende waterstanden en relatief lange en diepe inundaties van de lagere valleigedeelten. Sinds de eerste helft van de vorige eeuw is de ontwatering van de binnenduinlandschappen van zowel Goeree als Schouwen sterk toegenomen. Daarbij zijn niet alleen de gemiddelde grondwaterstanden gedaald, maar vooral ook de hoogste waterstanden. De waterstandschommelingen waren vroeger dus waarschijnlijk nog groter dan tegenwoordig (zie paragraaf 7.5 en 7.8).

BP1 Gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Prunella vulgaris*
(*Botrychio-Polygaletum parnassietosum* Preising 1950)

Karakteristiek: Smalle zones van soortenrijke, lage open graslanden in het golvende binnenduinlandschap. In de hoogtezonering iets lager gelegen dan de volgende gemeenschap.
Diagnostische soorten: *Danthonia decumbens, Prunella vulgaris, Lotus corniculatus, Leontodon saxatilis, Trifolium repens*, *Carex flacca, Linum catharticum* en *Briza media* samen met vochtminnende soorten als *Hydrocotyle vulgaris, Carex panicea, Carex nigra, Carex* x *timmiana* en *Juncus articulatus*.
Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap worden twee varianten onderscheiden:
- variant met *Trifolium fragiferum* (BP1-Tf), met als diagnostische soorten:*Trifolium fragiferum, Agrostis stolonifera, Festuca arundinacea, Juncus gerardii, Pulicaria dysenterica, Carex hirta, Persicaria amphibia*, *Blysmus compressus* en met een lage presentie ook *Oenanthe lachenalii*.
- typische variant (BP1-tp), met als diagnostische soorten: *Potentilla erecta, Agrostis capillaris, Succisa pratensis, Rhytidiadelphus squarrosus, Salix repens* en met een lage presentie ook *Carex oederi oederi*, *Sagina procumbens, Radiola linoides* en *Centunculus minimus*.

Landschapsecologische positie en milieu: Ook deze gemeenschap komt uitsluitend voor langs de randen van binnenduinvalleien. In de gradiënt van nat naar droog wordt zij aan de natte zijde begrensd door de gemeenschap met *Juncus conglomeratus* en *Carex panicea* (RGCp) of de gemeenschap met *Eleocharis palustris* en *Mentha aquatica* (RGEp). Aan de droge zijde gaat zij over in de gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Luzula campestris* (BP2) of de gemeenschap met *Carex arenaria* en *Dicranum scoparium* (RGDs). De bodem van deze gemeenschap heeft een organische

782 *Cirsium dissectum* is enkele malen gevonden in de duingebieden van Schouwen, Goeree en Voorne (Mennema *et al.*, 1985; Vreeken & Luijten, 2006). Voor zover bekend is er echter nooit sprake geweest van stabiele populaties van deze soort in de binnenduinschraallanden.

783 Zuidhoff *et al.* (1996).

toplaag van 10-20 cm dik en een relatief hoog gehalte aan organische stof (tabel 7). Het zand is oppervlakkig kalkarm, maar op een diepte van enkele tientallen centimeters is vaak kalkhoudend materiaal aanwezig. De pH van de toplaag is neutraal tot zwak zuur. De buffering is het sterkst in variant BP1-Tf, waar kalkhoudend materiaal ook het dichtst aan de oppervlakte komt. In variant BP1-tp bevindt het kalkhoudende materiaal zich vaak op iets grotere diepte (30-100 cm -mv). Het grondwater bereikt in dit type een laagste stand van circa 40-95 cm beneden maaiveld.
Ruimtelijk verspreiding: Ook deze gemeenschap beperkt zich tot de binnenduingebieden van Goeree en Schouwen. Zij is daar echter duidelijk algemener dan de vorige. Zij ontbreekt op Walcheren en Voorne.
Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap moet worden gerekend tot het *Botrychio-Polygaletum parnassietosum* Preising 1950. In de oorspronkelijke beschrijving van deze associatie en in de oudere Nederlandse overzichten wordt onderscheid gemaakt tussen een droge en een vochtige subassociatie. Dit onderscheid is in het overzicht van 'De Vegetatie van Nederland' niet overgenomen. Deze gemeenschap sluit echter goed aan bij de vochtige subassociatie (*B-P parnassietosum*).[784]

BP2 Gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Luzula campestris*
(*Botrychio-Polygaletum hypnetosum* Preising 1950)

Karakteristiek: Smalle zones van soortenrijke, lage open graslanden in reliëfrijke binnenduinlandschappen. Ligt iets hoger dan vorige gemeenschap.
Diagnostische soorten: *Danthonia decumbens, Potentilla erecta* en *Carex trinervis,* in combinatie met *Luzula campestris, Hieracium pilosella, Galium verum* en *Carex arenaria*. De vochtminnende soorten, die de vorige gemeenschap kenmerken, ontbreken in deze gemeenschap.
Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap worden drie varianten onderscheiden.

- variant met *Hydrocotyle vulgaris* (BP2-Hv), met als diagnostische soorten *Hydrocotyle vulgaris, Ranunculus repens* en *Trifolium dubium* en met lagere presentie ook *Cirsium palustre, Ophioglossum vulgare* en *Dactylorhiza majalis*. Soorten van droge graslanden zijn weinig aanwezig.
- variant met *Plantago lanceolata* (BP2-Pl), met als diagnostische soorten *Plantago lanceolata, Briza media, Hieracium pilosella, Hypochaeris radicata, Leontodon saxatilis* en *Rhytidiadelphus squarrosus*.
- variant met *Festuca filiformis* (BP2-Ff), met als diagnostische soorten *Festuca filiformis, Viola canina, Linum catharticum* en *Carex caryophyllea.* Soorten van mesofiele graslanden hebben hier een lage presentie.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap bevindt zich in het binnenduinlandschap op de overgang van nat naar droog aan de droge zijde van de schraallandgradiënt. Als de omstandigheden nog droger worden, gaat zij over in de (zuurdere) gemeenschap van *Danthonia decumbens* en *Carex trinervis* (RGDd) of in droge duingraslanden. Net als in de vorige, wordt ook de bodem van deze gemeenschap gekenmerkt door een zwakzure organische toplaag van 10-20 centimeter dik. Gemiddeld genomen is de bodem hier niet alleen droger, maar ook iets minder gebufferd dan in de vorige gemeenschap (tabel 7).
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt in het binnenduingebied van Schouwen en Goeree op diverse plaatsen voor, meestal in samenhang met de vorige gemeenschap. Daarnaast is zij ook bekend van het binnenduingebied van Voorne. Zij komt hier nu fragmentarisch voor in overgangen van duinvalleigemeenschappen naar kalkrijke droge duingraslanden. Op Walcheren vinden we deze gemeenschap plaatselijk langs de in de twintigste eeuw gegraven waterleidingkanalen in het duingebied van Oranjezon. Goed ontwikkelde schraallandgradiënten, zoals die in het binnenduingebied van Schouwen en Goeree voorkomen, ontbreken tegenwoordig zowel op Voorne als op Walcheren. Misschien was dit vroeger anders.
Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap moet worden gerekend tot het *Botrychio-Polygaletum hypnetosum* Preising 1950. In de oorspronkelijke beschrijving van deze associatie en in de oudere Nederlandse overzichten werd onderscheid gemaakt tussen een droge en een vochtige subassociatie. Deze onderverdeling is in het recente overzicht van 'De Vegetatie van Nederland' niet overgenomen. Het onderscheid tussen deze gemeenschap en de vorige sluit echter goed aan bij de indeling in twee subassociaties in de oorspronkelijke beschrijving.[785]

RGDd Gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Hypnum jutlandicum*
(RG Danthonia decumbens en Carex trinervis [Nardetea] nom. nov.)
Karakteristiek: Vrij soortenarm, al dan niet ruig, grasland met een uitgesproken zure toplaag.
Diagnostische soorten: *Danthonia decumbens, Rumex acetosella, Dicranum scoparium, Carex trinervis* en *Hypnum jutlandicum*. Omdat *Hypnum jutlandicum* en andere mossen niet altijd zijn genoteerd zijn zij waarschijnlijk ondervertegenwoordigd in de synoptische tabel.
Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap worden twee varianten onderscheiden:

- variant met *Carex pilulifera* (RGDd-Cp), met als diagnostische soorten *Carex pilulifera, Veronica officinalis, Rubus vigorosus, Carex nigra/Carex x timmiana, Juncus conglomeratus, Juncus effusus, Calamagrostis epigejos* en *Betula pubescens*. Al deze soorten hebben een lage presentie.
- variant met *Festuca filiformis* (RGDd-Ff), met als diagnostische soort *Festuca filiformis*.

Landschapsecologische positie en milieu: De bodem van deze gemeenschap heeft een zure toplaag (pH-KCl < 4) met een ruwe organische humus. Het adsorptiecomplex van deze toplaag heeft een lage Ca^{++}-bezetting en een relatief hoge H^{+}-bezetting. Het onderliggende duinzand is diep ontkalkt. Deze gemeenschap is in zure, weinig gebufferde omstandigheden de enig voorkomende schraallandgemeenschap. De variant met *Carex pilulifera* neemt dan een vergelijkbare landschapsecologische positie in als de gemeenschappen met *Juncus conglomeratus* en *Carex panicea* (RGCp) en met *Danthonia decumbens* en *Prunella vulgaris* (BP1) in meer gebufferde omstandigheden. Zij komt in de gradiënt van nat naar droog op de hellingen van de zure binnenduinvalleien voor aan de vochtige kant. De variant met *Festuca filiformis* bereikt zijn optimum aan de droge zijde en vormt de overgang naar het droge duingrasland of naar kalkarme pioniervegetaties.
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap is algemeen op Walcheren (Vierhoogte, omgeving Slikkenbosch), Schouwen (Zeepe,

784 Preising (1950); Westhoff & den Held (1969); Swertz *et al.* (1966).

785 Preising (1950), Westhoff & den Held (1969), Swertz *et al.* (1966).

Groene Duin) en Goeree (oostzijde West- en Middelduinen). Zij ontbreekt op Voorne.
Syntaxonomische positie: In deze gemeenschap zijn vertegenwoordigers van de matig voedselrijke graslanden weinig aanwezig. Ook de meeste schraallandsoorten en de associatiekensoorten van het *Botrychio-Polygaletum* komen in deze gemeenschap niet meer voor. Het *Nardetea*-element is echter wel vertegenwoordigd (*Danthonia decumbens, Potentilla erecta, Hypnum jutlandicum, Carex pilulifera*). Ook *Carex trinervis* is opvallend aanwezig. Een verwante associatie is beschreven van ontkalkte binnenduingraslanden in Noord-Frankrijk: het *Carici trinervis-Nardetum* Foucault. 1978.[786] Net als in de onderhavige gemeenschap, komt *Carex trinervis* hier voor samen met een groot aantal soorten van de *Nardetea*. Beide gemeenschappen hebben ook de aanwezigheid gemeen van elementen van de *Molinio-Arrhenatheretea* (bijv. *Holcus lanatus, Pseudoscleropodium purum*) en de *Koelerio-Corynephoretea* (*Agrostis capillaris, Anthoxanthum odoratum, Veronica officinalis*). Het *Carici-Nardetum* van Noord-Frankrijk is echter soortenrijker. In deze associatie komen ook diverse soorten voor die in Zuidwest-Nederland ontbreken (*Nardus stricta, Genista anglica, Pedicularis sylvatica* en *Dactylorhiza elodes*). Verwijzingen naar deze associatie ontbreken in de overzichten van 'De Vegetatie van Nederland'.[787] Het is overigens de vraag of het *Carici-Nardetum* de status van een zelfstandige associatie verdient. Stieperaere beschouwt haar als een *Carex trinervis*-rijke rompgemeenschap van de *Nardetea*.[788] In de Nederlandse context vertoont de gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Carex trinervis* verwantschap met het *Galio hercynici-Festucetum ovinae* Rasch ex Stieperaere 1969. Deze gemeenschap is ook in vergelijking met déze associatie soortenarm. Opvallend is wel, dat op Schouwen en Walcheren kensoorten van het *Galio-Festucetum* juist in deze gemeenschap voorkomen *(Carex pilulifera, Galium saxatile)*. Deze gemeenschap moet vooralsnog beschouwd worden als een tot nu toe niet beschreven rompgemeenschap van de *Nardetea (RG Danthonia decumbens en Carex trinervis [Nardetea] nom. nov.)*.

4. Droge duingraslanden

VC Gemeenschap met *Corynephorus canescens* en *Polytrichum piliferum*

(Violo-Corynephoretum Westhoff ex Boerboom 1960)

Karakteristiek: Open pioniergemeenschap op kalkarme zandgrond met een weinig bedekkende kruidlaag en een hoog aandeel van mossen en korstmossen.
Diagnostische soorten: *Corynephorus canescens*, *Polytrichum piliferum* en *Cetraria aculeata*.
Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap kunnen drie varianten worden onderscheiden:

- Inopsvariant (VC-in). Deze variant heeft geen eigen differentiërende soorten en wordt gekenmerkt door een grote zandmobiliteit.
- variant met *Cladonia ramulosa* (VC-Cr; *Violo-Corynephoretum typicum*), met als diagnostische soorten: *Cladonia ramulosa, Polytrichum juniperinum, Campylopus introflexus* en met een lagere presentie ook *Cladonia floerkeana*. Deze variant heeft een aantal korstmossen gemeen met de volgende variant, zoals *Cladonia foliacea, Cladonia furcata, Cladonia portentosa* en *Cladonia arbuscula*.
- variant met *Phleum arenarium* (VC-Pa; *Violo-Corynephoretum koelerietosum*), met als diagnostische soorten *Phleum arenarium, Hypnum cupressiforme, Galium verum, Veronica arvensis* en *Cerastium semidecandrum*.

Landschapsecologische positie en milieu: Het betreft hier een pioniergemeenschap op geheel of grotendeels ontkalkte zandgrond. Deze gemeenschap beslaat nergens grote aaneengesloten oppervlakten, maar komt verspreid voor op steile zuidhellingen en rondom stuifkuilen. Een humuslaag ontbreekt vrijwel steeds. De bodem-pH is laag (pH-KCl toplaag < 4,8). De bodems van de variant met *Phleum arenarium* hebben doorgaans moedermateriaal met een iets hogere pH. In deze variant is op een diepte van een tot enkele meters vaak sprake van een iets hoger kalkgehalte (0,5-1% $CaCO_3$), wat samenhangt met de meestal geringere ouderdom van de duingedeelten waarin zij voorkomt.
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt vooral voor in de binnenduinen van Goeree en Schouwen (VC-in en VC-Cr) en op enkele plekken op Voorne. Daarnaast vinden we haar lokaal in kalkarme gedeelten van de reliëfrijke buitenduinen van Walcheren en Schouwen (varianten met *Cladonia ramulosa* en met *Phleum arenarium*).
Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap behoort tot het *Violo-Corynephoretum* Westhoff ex Boerboom 1960, dat beschreven wordt in een groot aantal studies van vooral de kalkarme duinen.[789] In duinstudies van Zuidwest-Nederland wordt deze associatie tot nu toe weinig vermeld. De variant met *Phleum arenarium* komt overeen met de '*Corynephorus canescens*-variant' van de '*community of Tortula ruralis and Phleum arenarium*', die Westhoff en Van der Maarel van Voorne beschrijven.[790] Westhoff beschrijft samen met anderen deze gemeenschap in het begin van de jaren zestig van de vorige eeuw ook als onderdeel van een vegetatiemozaïek in de Westduinen op Goeree. Zij gebruikten hiervoor toen echter niet de gebruikelijke officiële naam.[791] De variant met *Cladonia ramulosa* heeft de meeste verwantschap met de subassociatie *Violo-Corynephoretum typicum* en de variant met *Phleum arenarium* behoort tot het *Violo-Corynephoretum koelerietosum*.

RGDs Gemeenschap met *Carex arenaria* en *Dicranum scoparium*

(RG Dicranum scoparium [Koelerio-Corynephoretea])

Karakteristiek: Soortenarme, gesloten pioniergemeenschap met een sterk ontwikkelde laag van mossen en korstmossen.
Diagnostische soorten: *Carex arenaria, Aira praecox, Dicranum scoparium* en *Polytrichum juniperinum*. *Agrostis capillaris* en *Anthoxanthum odoratum* komen verspreid voor, maar met een lage abundantie. Andere duingraslandplanten ontbreken meestal.
Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap kunnen in Zuidwest-Nederland vijf varianten worden onderscheiden:

786 Foucault *et al.* (1978).

787 Swertz *et al.* (1996).

788 Stieperaere (1990): 270.

789 Zie onder andere Westhoff (1947), Boerboom (1960), Westhoff & van Oosten (1991). Recent is door Rita Ketner veel onderzoek gedaan aan de vegetatiepatronen en -successie en met name ook aan de licheendiversiteit van de pioniervegetaties van kalkarme bodem (Ketner-Oostra *et al.* 2000, 2004 en Ketner-Oostra, 2006).

790 Westhoff & van der Maarel (1964); zie ook van der Maarel (1960), die een 'gezelschap van *Corynephorus canescens*' beschrijft, dat een zeer onvolledig ontwikkeld *Violo-Corynephoretum* betreft en dat in de duinen van Oostvoorne op slechts enkele plaatsen voorkomt.

791 Westhoff *et al.* (1962); zie ook gemeenschap RGDs.

- variant met *Polytrichum juniperinum* (RGDs-Pj). *Polytrichum juniperinum* is dominant in de moslaag.
- variant met *Campylopus introflexus* (RGDs-Ci). *Campylopus introflexus* is dominant in de moslaag.
- variant met *Ammophila arenaria* (RGDs-Aa), met als diagnostische soorten: *Ammophila arenaria* en *Calamagrostis epigejos*. Met een lage presentie komen ook *Polytrichum formosum* en *Hypnum jutlandicum* voor. *Agrostis capillaris* en *Anthoxanthum odoratum* hebben in deze variant een relatief hoge abundantie en presentie.
- variant met *Cladonia portentosa* (RGDs-Cp), met als diagnostische soorten: *Cladonia portentosa* en *Cladonia arbuscula*. Met een lage presentie komen ook een aantal andere licheensoorten voor: *Cladonia furcata, Cladonia glauca, Cladonia foliacea* en *Cladonia ramulosa*.
- variant met *Jasione montana* (RGDs-Jm), met als diagnostische soorten: *Jasione montana* en *Teesdalia nudicaulis*. Duingraslandplanten als *Galium verum*, *Hieracium pilosella, Koeleria macrantha, Cerastium semidecandrum en Leontodon saxatilis* bereiken in deze variant de hoogste presentie.

Landschapsecologische positie en milieu: De soortensamenstelling van deze gemeenschap vertoont overeenkomsten met die van de gemeenschap met *Corynephorus canescens* en *Polytrichum piliferum* (VC). Net als die gemeenschap heeft zij ook het karakter van een pioniergemeenschap van droge, zure, voedsel- en kalkarme zandgrond. De toplaag van de bodem is echter duidelijk verschillend. Door sterke ophoping van organische stof is de organische toplaag vijf tot meer dan vijftien centimeter dik. Het gehalte aan organische stof in de toplaag behoort tot de hoogste van alle duingraslanden. Deze toplaag is uitgesproken zuur (pH-KCl ‹ 4; zie tabel 9). Deze gemeenschap volgt in de successie de gemeenschap van *Corynephorus canescens* en *Polytrichum piliferum* op. Het vegetatiedek is hier volledig gesloten, waardoor het zand niet langer kan stuiven. Mossen en korstmossen spelen daarbij een belangrijke rol. Daarvan is *Dicranum scoparium* de belangrijkste. De varianten met *Cladonia portentosa* en met *Jasione montana* zijn het meest soortenrijk en hebben een relatief open vegetatiestructuur. De variant met *Polytrichum juniperinum* komt vooral tot ontwikkeling op sterk betreden plaatsen. De variant met *Campylopus introflexus* komt voor op open plaatsen, waar de organische toplaag licht verstoord is. De variant met *Ammophila arenaria* ontwikkelt zich vooral op bodems met relatief gunstige groeiomstandigheden, bijvoorbeeld beschutte standplaatsen of op plekken met een dikkere humushorizont.

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap heeft haar hoofdverspreiding in de oppervlakkig ontkalkte duingebieden. Zij komt daar voor op zowel de hogere delen van het binnenduinlandschap (Walcheren, Schouwen, Goeree en lokaal op Voorne) als in de kalkarme gedeelten van de reliëfrijke buitenduinen (Walcheren, Schouwen). Vooral op Walcheren, Schouwen en Goeree beslaat deze gemeenschap een groot deel van het duinlandschap. Op Voorne komt deze gemeenschap alleen fragmentarisch ontwikkeld voor.

Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap komt in belangrijke mate overeen met het *Aireto-Caricetum arenariae (Thero-Airion)* zoals Westhoff en anderen dat van de Westduinen op Goeree beschreven hebben.[792] Doing plaatste vergelijkbare vegetaties met *Dicranum scoparium* en *Cladonia*-soorten in een nieuw verbond, het *Dicrano-Cladinion*.[793] Deze gemeenschappen worden in het overzicht van 'De Vegetatie van Nederland' echter niet als zelfstandige eenheden erkend. Zij worden geacht te behoren tot het *Ornithopodo-Corynephoretum* (*Thero-Airion*) en het *Festuco-Galietum typicum*.[794] Kensoorten van de laatste associatie en van hogere syntaxonomische eenheden (*Festuco-Plantaginion*, *Trifolio-Festucetalia ovinae*) zijn echter alleen in de variant met *Jasione montana* in geringe mate aanwezig. Van de kensoorten van het *Thero-Airion* en het *Ornithopodo-Corynephoretum* komt in deze gemeenschap alleen *Teesdalia nudicaulis* met een hogere presentie voor. Deze soort heeft in Zuidwest-Nederland echter een bredere amplitude en moet hier beschouwd worden als een regionale kensoort voor de *Trifolio-Festucetalia* en de *Corynephoretalia* gezamenlijk.[795] Op grond van het ontbreken van voldoende kensoorten op verbonds- en associatieniveau moet deze gemeenschap gerekend worden tot de *RG Dicranum scoparium [Koelerio-Corynephoretea]*.[796]

FeG Gemeenschap met *Cerastium arvense* en *Hypochaeris radicata*
(Festuco-Galietum veri Braun Blanquet et De Leeuw 1934)

Karakteristiek: Soortenrijk, min of meer gesloten duingrasland op oppervlakkig ontkalkte bodem.

Diagnostische soorten: *Rumex acetosella, Hypochaeris radicata, Agrostis capillaris, Anthoxanthum odoratum, Achillea millefolium* en *Cerastium arvense*. *Helictotrichon pubescens* en *Koeleria macrantha* hebben in deze gemeenschap een relatief hoge presentie. Deze soorten zijn op Schouwen en Walcheren echter vrijwel afwezig

Onderverdeling: Deze gemeenschap kan in Zuidwest-Nederland worden onderverdeeld in vier varianten, die twee aan twee verwantschap vertonen.

- variant met Polytrichum juniperinum (FeG-Pj; *Festuco-Galietum typicum*), met als diagnostische soorten *Aira praecox, Polytrichum juniperinum* en *Dicranum scoparium*.
- variant met Rhytidiadelphus squarrosus (FeG-Rs; *Festuco-Galietum typicum*), met als diagnostische soorten *Rhytidiadelphus squarrosus, Plantago lanceolata, Achillea millefolium* en *Calamagrostis epigejos*. Gemeenschappelijke soorten van deze en de vorige variant zijn: *Festuca filiformis, Cladonia furcata, Rumex acetosella, Agrostis capillaris* en *Anthoxanthum odoratum*.
- typische variant (FeG-tp; *Festuco-Galietum trifolietosum*). Deze variant heeft een hoge presentie van *Brachythecium albicans, Geranium molle, Eryngium campestre* en *Elymus species*.
- variant met Polygala vulgaris (FeG-Pv; *Festuco-Galietum trifolietosum*), met als diagnostische soorten: *Polygala vulgaris, Bellis perennis, Trifolium scabrum* en *Viola canina*. Gemeenschappelijke soorten van deze en de vorige variant zijn: *Bromus hordeaceus, Ranunculus bulbosus* en *Geranium molle*.

Landschapsecologische positie en milieu: Van alle duingraslandgemeenschappen met een humeuze toplaag komt deze in de duinen van Zuidwest-Nederland het meest voor. Zij wordt gekenmerkt door een weinig gelaagde toplaag, waarin mineraal zand en organi-

792 Westhoff *et al.* (1962). Overigens bevat de opnamentabel van de Westduinen in deze publicatie (tabel 12) diverse opnamen met basofiele elementen, die nu in andere gemeenschappen worden geplaatst (onder andere gemeenschap VC-Pa, *Violo-Corynephoretum koelerietosum* en gemeenschap ST, *Sileno-Tortuletum*). Dit is enerzijds een aanwijzing voor het dynamische karakter van het duinlandschap van de Westduinen omstreeks 1960. Anderzijds doet het vermoeden dat de relatief kleine tabel (18 opnamen) niet homogeen was.

793 Doing (1963, 1974).

794 Weeda *et al.* (1996): 87.

795 Weeda *et al.* (1996): 136-137 passen een dergelijke redenering toe voor *Aira praecox*. Zij geldt ook voor *Teesdalia nudicaulis*.

796 Weeda *et al.* (1996).

sche stof zijn gemengd. De bodem van deze gemeenschap is in de bovenste decimeters geheel ontkalkt. Dit is een belangrijk verschil met de gemeenschap met *Taraxacum laevigatum* en *Galium verum* (TaG). Afhankelijk van de landschapsecologische positie en de ter plekke heersende bodemomstandigheden kan er in deze gemeenschap echter wel sprake zijn van een buffering van de humuslaag in het zwakzure tot neutrale traject. De typische variant en de variant met Polygala vulgaris komen voor op relatief gebufferde standplaatsen. De varianten met *Polytrichum juniperinum* en met *Rhytidiadelphus squarrosus* worden aangetroffen op zuurdere bodems (zie tabel 9). Deze gemeenschap komt op zeer verschillende plaatsen en landschapsecologische posities voor, in de reliëfrijke buitenduinen zowel als in de binnenduinen. De menging van organische stof en mineraal zand in de toplaag is het resultaat van verstuiving, betreding of van de activiteiten van bodemdieren. Dit kan belangrijk bijdragen aan de buffering van de toplaag. Vooral in de kalkarme of ontkalkte duingedeelten komt deze gemeenschap voor op locaties waar geringe hoeveelheden zand instuiven in vegetaties met grasachtigen (bijv. gemeenschap met *Carex arenaria* en *Dicranum scoparium*; figuur 21). In de binnenduinen van Goeree speelt ook de bodemfauna (mieren) een belangrijke rol bij het 'naar boven werken' van gebufferd zand in de oppervlakkig verzurende graslanden.[797]

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt verspreid door het gehele duingebied van Zuidwest-Nederland voor. De gebufferde varianten zijn echter minder algemeen dan de zuurdere vormen. De eerste komen vooral voor op plaatsen waar kalkrijk materiaal hoog in het profiel zit en naar boven wordt gewerkt door bodemdieren (binnenduinen Goeree) of waar sprake is van actieve verstuiving (Schouwen, noordwestkust Walcheren). De zuurdere varianten komen verspreid in alle duingebieden voor in de geheel of grotendeels ontkalkte delen. Zij zijn daar vaak wel gebonden aan lokale verstuivingen en bereiken nergens grote aaneengesloten oppervlakten.

Syntaxonomische positie: Hoewel sommige varianten van deze gemeenschap een overgangspositie innemen, moet zij als geheel toch tot de kalkarme duingraslanden worden gerekend. De nadrukkelijke aanwezigheid van kensoorten van de *Trifolio-Festucetalia,* zoals *Rumex acetosella, Hypochaeris radicata, Agrostis capillaris, Anthoxanthum odoratum* en *Achillea millefolium* in combinatie met een lage presentie van soorten van de *Cladonio-Koelerietalia* zijn daarbij doorslaggevend. Deze gemeenschap komt het meest overeen met het *Festuco-Galietum veri* Braun-Blanquet et De Leeuw 1936. De varianten met *Polytrichum juniperinum* en met *Rhytidiadelphus squarrosus* behoren tot het *F-G typicum* (doorslaggevende diagnostische soorten*: Festuca filiformis, Dicranum scoparium, Cladonia furcata* en *Calamagrostis epigejos*). Op grond van de aanwezigheid van *Bromus hordeaceus hordeaceus, Ranunculus bulbosus, Eryngium campestre* en diverse *Trifolium*-soorten moeten de typische variant en de variant met *Polygala vulgaris* gerekend worden tot de subassociatie *F-G trifolietosum*.[798] Deze varianten nemen enigszins een tussenpositie in tussen de *Trifolio-Festucetalia* en de *Cladonio-Koelerietalia*. De aanwezigheid van gemeenschappelijke kensoorten van beide orden en van soorten met affiniteit tot het *Sedo-Cerastion* wijzen ook in deze richting. Deze gemeenschap komt overeen met gedeelten van het *Airo-Caricetum arenariae* en met de *'community of Festuca tenuifolia and Galium verum'*, zoals die in de jaren zestig van de vorige eeuw van respectievelijk Goeree en Voorne zijn beschreven.[799] In hun artikel over de Middel- en Oostduinen van Goeree rekenen Annema en Jansen gedeelten van deze gemeenschap tot het *Taraxaco-Galietum*.[800]

797 Annema & Jansen (1998).

798 Weeda *et al.* (1996): 99.

PhT Gemeenschap met *Phleum arenarium* en *Syntrichia ruralis*

(Phleo-Tortuletum ruraliformis Braun-Blanquet et De Leeuw 1936 *nom. inv.* Géhu & De Foucault 1978)

Karakteristiek: Open pioniergemeenschap van kalkrijke zandbodems met een lichte zanddynamiek.

Diagnostische soorten: *Syntrichia ruralis ruralis* is meestal dominant aanwezig. Daarnaast zijn *Phleum arenarium, Erodium cicutarium dunense, Erodium lebelii* en *Sedum acre* kenmerkend.

Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap kunnen drie varianten worden onderscheiden:

- inopsvariant (PhT-in). Deze variant heeft geen eigen diagnostische soorten.
- variant met *Festuca arenaria* (PhT-Fa), met als diagnostische soorten: *Festuca arenaria, Ammophila arenaria* en met lage presentie ook *Euphorbia paralias*.[801]
- typische variant (PhT-tp), met als diagnostische soorten: *Cerastium semidecandrum, Veronica arvensis, Myosotis ramosissima, Hypnum cupressiforme, Galium verum, Cladonia furcata en Cladonia foliacea*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze pioniergemeenschap komt voor op open, enigszins dynamische, kalkhoudende zandbodems. Zij wordt gekenmerkt door een neutrale of zwak basische toplaag. In de meeste gevallen gaat het daarbij om kalkrijk of kalkhoudend zand. Het gehalte aan organische stof van de toplaag is laag. De inopsvariant is het meest dynamisch en mede daarom ook soortenarm. Eenjarige planten die slechts een geringe overstuiving met zand verdragen, hebben in deze vorm een lage presentie (bijv. *Phleum arenarium, Myosotis ramosissima* en *Veronica arvensis*). De variant met *Festuca arenaria* komt vooral voor in vegetaties die ontstaan zijn uit voormalige helmduinen, bijvoorbeeld achter de zeereep en op strandvlakten met primaire duinvorming. De typische variant (PhT-tp) is meer gestabiliseerd en komt op zeer verschillende plaatsen in het kalkrijke duinlandschap voor.

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt in het gehele duingebied van Zuidwest-Nederland voor. Op Voorne is het de belangrijkste pioniergemeenschap. Dit geldt ook voor de reliëfrijke buitenduinen van Schouwen en Goeree, waar zij in het binnenduinlandschap ontbreekt. Op Walcheren komt deze gemeenschap alleen voor aan de buitenzijde van het reliëfrijke duin.

Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap behoort tot het *Phleo-Tortuletum ruraliformis* Braun-Blanquet et De Leeuw 1936 *nom. inv.* Géhu & De Foucault 1978. In 'De Vegetatie van Nederland' worden binnen deze associatie drie subassociaties onderscheiden.[802] De inopsvariant sluit het best aan bij de subassociatie *Phl.-T. typicum* en de typische variant heeft verwantschap met zowel de subassociatie *Phl.-T. cladonietosum* als met de subassociatie *Phl.-T. brachythecietosum*. De variant met *Festuca arenaria* sluit het best aan bij de subassociatie *Phl.-T. brachythecietosum*. Deze gemeenschap correspondeert met de *'community of Tortula ruralis*

799 Westhoff *et al.* (1962); van der Maarel & Westhoff (1964).

800 Annema & Jansen (1998).

801 In de synoptische tabel van bijlage 2c zijn de verschillende vormen van *Festuca rubra s.l.* samengenomen. *Festuca arenaria* is hier niet apart weergegeven.

802 Weeda *et al.* (1996).

and Phleum arenarium, variant with Erodium glutinosum', zoals die is beschreven van Voorne.[803]

ST Gemeenschap met *Syntrichia ruralis* en *Hypochaeris radicata*

(Sileno-Tortuletum ruraliformis corynephoretosum Doing 1993*)*

Karakteristiek: Open graslandgemeenschap, met een stabiele of weinig dynamische zandbodem.
Diagnostische soorten: Deze gemeenschap wordt gekenmerkt door soorten van de vorige gemeenschap (*Phleum arenarium, Syntrichia ruralis ruralis, Sedum acre, Cerastium semidecandrum, Saxifraga tridactylites, Arenaria serpyllifolia*) en soorten van andere duingraslandgemeenschappen (*Hypochaeris radicata, Trifolium campestre, Trifolium scabrum, Trifolium arvense, Eryngium campestre, Bromus hordeaceus*). Hoewel zij weinig voorkomt, is ook *Silene conica* kenmerkend voor deze gemeenschap. Diverse meerjarige grassen (*Anthoxanthum odoratum, Agrostis capillaris* en *Holcus lanatus*) ontbreken of hebben een lage presentie.
Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap kunnen drie varianten worden onderscheiden:

- typische variant (ST-tp). Deze variant heeft geen eigen diagnostische soorten. *Syntrichia ruralis ruralis* heeft hier de hoogste presentie en abundantie.
- variant met *Cladonia rangiformis* (ST-Cr). Diagnostische soorten zijn *Cladonia rangiformis, Veronica arvensis* en met lagere presentie *Vicia lathyroides*.
- variant met *Leontodon autumnalis* (ST-La), met als diagnostische soorten *Cladonia foliacea, Cladonia furcata, Leontodon autumnalis, Geranium molle, Lotus corniculatus, Hypochaeris radicata. Hypochaeris radicata, Trifolium arvense, Trifolium scabrum* en *Trifolium campestre*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap neemt een tussenpositie in tussen de pioniervegetaties van kalkrijke bodem (gemeenschap met *Phleum arenarium* en *Tortula ruralis*; *Phleo-Tortuletum*) en de meer gesloten duingraslanden, waarvan de bodem oppervlakkig ontkalkt is (gemeenschap met *Cerastium arvense* en *Hypochaeris radicata*; *Festuco-Galietum*). De bovenste bodemlagen reageren neutraal of basisch. Er is een relatief dunne humuslaag aanwezig met een aanzienlijke minerale fractie. Dit laatste is een gevolg van het regelmatig inwaaien van een geringe hoeveelheid zand. De vegetatie wordt echter nooit helemaal door instuivend zand bedekt. Dit dynamische karakter is in de typische variant (ST-tp) het sterkst ontwikkeld. In de variant met *Cladonia rangiformis* (ST-Cr) is sprake van een meer gestabiliseerde bodem, waardoor pleurocarpe mossen en korstmossen meer op de voorgrond treden. Het karakter van een gesloten vegetatie is in de variant met *Leontodon autumnalis* (ST-La) nog sterker ontwikkeld. Deze variant komt voor op drooggevallen, voormalige schelpenbanken in de Grevelingen, waar zich een dunne zandige bodem heeft ontwikkeld op pakketten schelpen van tientallen centimeters tot meer dan een meter dik. Zandverstuivingen doen zich hier niet voor, maar de dikke schelpenlaag zorgt in zomermaanden voor bijzonder droge omstandigheden, waardoor het pionierkarakter van deze gemeenschap langdurig in stand wordt gehouden. In de winter kunnen zich hier relatief vochtige condities voordoen. Deze afwijkende ligging verklaart het voorkomen van een aantal vochtminnende soorten en het ontbreken van diverse karakteristieke duinplanten.

803 van der Maarel & Westhoff (1964).

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap is sinds de eerste helft van de vorige eeuw in Zuidwest-Nederland sterk achteruit gegaan. Circa 66% van de beschikbare vegetatieopnamen van deze gemeenschap dateert van vóór 1970. Zij is nu grotendeels beperkt tot enkele locaties op Goeree, Walcheren en Schouwen waar nog sprake is van pioniermilieus in een mozaïek met meer gesloten duingraslanden. Vóór 1970 kwam deze gemeenschap ook op Voorne veel voor. In de jaren dertig en veertig van de vorige eeuw was ook het areaal op Walcheren aanzienlijk groter. Het voorkomen van deze gemeenschap was daar beperkt tot het gebied rondom Domburg, waar de duingraslanden direct grenzen aan de zeereep en instuivend strandzand zorgt voor een voortdurende aanvoer van kalk in dit overigens grotendeels ontkalkte duinlandschap.
Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap moet op grond van de hoge presentie van *Phleum arenarium, Syntrichia ruralis ruralis, Saxifraga tridactylites, Sedum acre* en *Cerastium semidecandrum* tot het *Tortulo-Koelerion* worden gerekend. Zij verschilt echter duidelijk van de meest algemene associatie van dit verbond, het *Phleo-Tortuletum*, door het frequent voorkomen van diverse graslandplanten. Zo zijn soorten met affiniteit tot kalkarme duingraslanden relatief sterk vertegenwoordigd (*Bromus hordeaceus, Hypochaeris radicata, Trifolium arvense, Trifolium scabrum, Trifolium campestre, Elymus species*). Dit wijst op verwantschap van deze gemeenschap met het *Sileno-Tortuletum ruraliformis Doing 1993*. Juist deze graslandplanten differentiëren deze associatie binnen het *Tortulo-Koelerion* ten opzichte van het *Phleo-Tortuletum*.[804] Echte kensoorten van het *Silene-Tortuletum* zijn in deze gemeenschap echter schaars. Alleen *Silene conica* is aanwezig, zij het met een lage presentie. De aanwezigheid van de hierboven genoemde differentiërende soorten is doorslaggevend om deze gemeenschap tot het *Sileno-Tortuletum* te rekenen. De drie vormen van deze gemeenschap sluiten het best aan bij de subassociatie *Sileno-Tortuletum ruraliformis corynephoretosum* Doing 1993 (doorslaggevende diagnostische soorten: *Leontodon saxatilis, Corynephorus canescens, Viola curtisii en Cladonia foliacea*). Het *Sileno-Tortuletum* werd tot nu toe beschouwd als een kenmerkende pioniergemeenschap van het zeedorpenlandschap van de Hollandse vastelandsduinen. Zij is pas onlangs als zelfstandige gemeenschap onderkend en beschreven.[805] Daaraan verwante vegetaties worden in de publicaties over de duinen van Zuidwest-Nederland weinig genoemd en in ieder geval niet apart beschreven. Zij werden vroeger waarschijnlijk steeds tot het *Phleo-Tortuletum* gerekend.[806]

RGHc Gemeenschap met *Hypnum cupressiforme* en *Myosotis ramosissima*

(RG Hypnum cupressiforme [Koelerio-Corynephoretea] nom. nov.)

Karakteristiek: Pioniergemeenschap met een gesloten laag van pleurocarpe bladmossen op een kalkhoudende ondergrond.
Diagnostische soorten: *Hypnum cupressiforme* is constant met een hoge presentie en abundantie aanwezig in de moslaag. *Myosotis ramosissima, Sedum acre, Cerastium semidecandrum, Veronica arvensis, Erodium cicutarium dunense* en *Syntrichia ruralis ruralis* zijn constante begeleiders.
Onderverdeling: Deze gemeenschap kan niet verder worden onderverdeeld

804 zie Weeda *et al.* (1996), tabel 14.5.

805 Doing (1993); Weeda *et al.* (1996).

806 Zie bijvoorbeeld Weevers (1940): 314-315; van der Maarel (1960), 12 en Donker & Smit (1958), tabel II.

Landschapsecologische positie en milieu: Op de kalkrijke droge duinzandgronden neemt deze gemeenschap een overgangspositie in tussen de echte pioniergemeenschappen (gemeenschap met *Phleum arenarium* en *Syntrichia ruralis*, *Phleo-Tortuletum*) en de meer gesloten duingraslanden op kalkrijke bodem (gemeenschap met *Taraxacum laevigatum* en *Galium verum*, *Taraxaco-Galietum*). De bodem is kalkhoudend en oppervlakkig neutraal of zwak basisch. Vaak zijn in de bovenste bodemlagen de eerste ontkalkings- en verzuringsverschijnselen waarneembaar. De humuslaag van deze gemeenschap is dikker en het organische stofgehalte hoger dan in de pioniersituatie.

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt algemeen voor in duingedeelten waar de invloed van het kalkhoudende moedermateriaal tot in het maaiveld komt. Het meest algemeen is zij in de duinen van Voorne. Daarnaast komt zij ook voor in de reliëfrijke buitenduinen van Goeree en plaatselijk ook op Schouwen en Walcheren.

Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap neemt binnen de *Cladonio-Koelerietalia* een intermediaire positie in tussen de pioniergemeenschappen (*Tortulo-Koelerion*) en de gesloten kalkrijke duingraslanden (*Polygalo-Koelerion*, met name *Taraxaco-Galietum*). Zij kan in dat opzicht beschouwd worden als de gebufferde tegenhanger van de gemeenschap met *Carex arenaria* en *Dicranum scoparium* (RGDs), die een vergelijkbare positie inneemt in kalkarmere situaties. Verbonds- en associatiekensoorten van de kalkrijke duingraslanden treden in deze gemeenschap weinig op de voorgrond. Zij kan dan ook het best beschouwd worden als een tot nu toe onbeschreven rompgemeenschap van *Koelerio-Corynephoretea (RG Hypnum cupressiforme [Koelerio-Corynephoretea] nom. nov.).* Deze gemeenschap komt overeen met de '*community of Hypnum cupressiforme and Erodium glutinosum et cicutarium*', die door Van der Maarel en Westhoff in de jaren zestig van de vorige eeuw is beschreven van Voorne.[807]

TaG Gemeenschap met *Taraxacum laevigatum* en *Galium verum*

(Taraxaco-Galietum veri Boerboom 1957 em. Weeda, Doing et Schaminée 1996)

Karakteristiek: Soortenrijke, vaak enigszins ruige duingraslandgemeenschap op kalkrijke bodem.

Diagnostische soorten: *Viola hirta, Polygonatum odoratum, Polygala vulgaris, Cynoglossum officinale* en *Veronica officinalis*. Ook *Plagiomnium affine* heeft in deze gemeenschap een hoge presentie. Deze soort is, net als andere mossen, door onderzoekers niet altijd in opnamen genoteerd. Zij zijn daarom in de synoptische tabel waarschijnlijk ondervertegenwoordigd. Ruigtesoorten (*Calamagrostis epigejos, Rubus caesius, Holcus lanatus*) zijn met een lage abundantie constant aanwezig. In iets mindere mate geldt dit ook voor jonge planten van houtachtigen (*Crataegus monogyna, Rhamnus cathartica, Ligustrum vulgare, Rosa canina*).

Onderverdeling: Deze gemeenschap kan worden onderverdeeld in twee varianten:

- variant met *Aira praecox* (TaG-Ap; *Taraxaco-Galietum cladonietosum*), wordt gekenmerkt door een hoge presentie van therofyten: *Aira praecox, Arenaria serpyllifolia, Veronica arvensis* en *Myosotis ramosissima*. *Viola hirta* en *Polygonatum odoratum* bereiken in deze vorm de hoogste presentie.
- variant met *Plantago lanceolata* (TaG-Pl; *Taraxaco-Galietum plantaginetosum*), wordt gekenmerkt door overblijvende graslandplanten, zoals *Plantago lanceolata, Thymus pulegioides, Hieracium pilosella* en *Cerastium arvense*. Mossen met een voorkeur voor een vochtig microklimaat (*Pseudoscleropodium purum, Plagiomnium affine*) komen in deze variant meer voor.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap is kenmerkend voor - ook oppervlakkig - goed gebufferde duinzandbodems. De bodem-pH van de organische toplaag ligt vrijwel steeds in het neutrale of basische traject (pH-KCl > 6,5, zie tabel 9). Het gebufferde karakter van de bodem heeft meestal te maken met een hoog kalkgehalte tot in of direct onder de toplaag. Lokaal en fragmentarisch ontwikkeld, komt deze gemeenschap ook voor op een ontkalkte ondergrond waar kalkhoudend zand instuift. De variant met *Aira praecox* vertegenwoordigd de pionierstadia van deze gemeenschap. De variant met *Plantago lanceolata* omvat de oudere stadia met een meer gesloten grasmat. De nadrukkelijke aanwezigheid van ruigtesoorten en jonge houtige struweelplanten illustreert de positie van deze gemeenschap in de duinsuccessie. Zij komt in Zuidwest-Nederland vooral voor in duinlandschappen met sterke struweelontwikkeling. Na de terugval van de konijnenstand in de duinen wordt zij op de meeste plaatsen niet of nauwelijks meer begraasd. Verwacht moet worden dat deze gemeenschap zich in enkele decennia op grote schaal zal ontwikkelen tot een duinstruweel. Opvallend is daarbij de geringe aanwezigheid van *Hippophae rhamnoides* in vergelijking met bijvoorbeeld *Crataegus monogyna* en *Rhamnus cathartica*. Een ontwikkeling in de richting van een *Rhamno-Crataegetum* ligt dus veel meer voor de hand dan een ontwikkeling naar een duindoornstruweel.

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt vooral voor in de reliëfrijke buitenduinen van Voorne en in de Springertduinen op Goeree. Daarnaast komt de gemeenschap geïsoleerd en fragmentarisch ontwikkeld voor in het dynamisch duingedeelte van Schouwen (Zeepe) en in buitenste kustzone aan de noordwestzijde van Walcheren. Op deze beide laatste locaties ontbreken echter diverse kenmerkende soorten (*Viola hirta, Polygonatum odoratum, Thymus pulegioides)*.

Syntaxonomische positie: In deze gemeenschap zijn de kensoorten van de kalkrijke duingraslanden *(Cladonio-Koelerietalia)* prominent aanwezig. Opvallend is ook de aanwezigheid van *Calamagrostis epigejos* en *Rubus caesius*. Samen met *Polygala vulgaris* differentieren zij het *Polygalo-Koelerion* ten opzichte van de overige verbonden van de klasse der droge duingraslanden. Binnen dit verbond heeft deze gemeenschap de grootste verwantschap met het *Taraxaco-Galietum veri* Boerboom 1957 em. Weeda, Doing et Schaminée 1996. Doorslaggevend daarbij is de aanwezigheid van *Viola hirta* en *Veronica officinalis*. Op subassociatieniveau vertoont de variant met *Aira praecox* overeenkomst met het *T.-G. cladonietosum*. De variant met *Plantago lanceolata* behoort tot het *T-G plantaginetosum*. Diverse soorten van de kalkrijke duingraslanden komen in deze gemeenschap opvallend weinig voor. Zo zijn bijvoorbeeld *Ononis repens repens, Koeleria macrantha, Silene nutans, Viola rupestris,* en *Gentiana cruciata* ondervertegenwoordigd ten opzichte van de referentietabellen, zoals die zijn gepubliceerd in het overzicht van 'De Vegetatie van Nederland' (zie ook paragraaf 10.3).[808]

807 Van der Maarel & Westhoff (1964).

808 Weeda *et al.* (1996).

5. Struwelen en zoomgemeenschappen

SaH1 Gemeenschap met *Hippophae rhamnoides*

(*Sambuco-Hippophaetum rhamnoides* Boerboom 1960 ex Delelis-Dusollier & Géhu 1974)

Karakteristiek: Soortenarm pionierstruweel van maximaal enkele meters hoog met duindoorn als enige struik.
Diagnostische soorten: *Hippophae rhamnoides, Calamagrostis epigejos*. Met een lagere presentie zijn ook aanwezig: *Solanum dulcamara*, *Sonchus arvensis* en *Cirsium arvense*.
Onderverdeling: Deze pioniergemeenschap kan worden onderverdeeld in twee varianten:

- variant met *Jacobaea vulgaris* (SaH1-Jv; *Sambuco-Hippophaetum typicum*), met als diagnostische soorten: *Jacobaea vulgaris, Carex arenaria, Ammophila arenaria, Cynoglossum officinale, Galium verum, Hypnum cupressiforme, Syntrichia ruralis ruralis* en *Senecio sylvaticus*.
- variant met *Agrostis stolonifera* (SaH1-As; *Sambuco-Hippophaetum calamagrostidetosum*), met als diagnostische soorten: *Agrostis stolonifera, Phragmites australis, Epilobium hirsutum* en *Juncus gerardii*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap omvat de pionierstruwelen op kalkrijke, minerale zandbodems in de duinen en op voormalige strandvlakten. De variant met *Jacobaea vulgaris* komt voor op droge duinhellingen en hoger gelegen plaatsen. De variant met *Agrostis stolonifera* wordt vooral gevonden op voormalige strandvlakten. In het winterhalfjaar hebben deze een natte bodem, maar in de zomermaanden kan het grondwater hier meer dan een meter wegzakken. Deze variant komt ook voor op laag gelegen plaatsen, waar een zilte invloed de vestiging van wilgen belemmert en de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* (PH) zich daardoor niet kan ontwikkelen. Kenmerkend is het ontbreken van een goed ontwikkelde humuslaag. Deze gemeenschap volgt in de successie op pioniergemeenschappen van grassen en kruiden en ontwikkelt zich niet of nauwelijks uit gesloten duingraslanden. Dit uit zich in de variant met *Jacobaea vulgaris* door de relatief hoge presentie van soorten van het *Tortulo-Koelerion* en *Elymo-Ammophiletum* en het grotendeels ontbreken van soorten uit het *Festuco-Plantaginion* en het *Polygalo-Koelerion*. Dit is een belangrijk verschil met gemeenschap met *Salix repens* (PS). Ook in de variant met *Agrostis stolonifera* komen weinig graslandsoorten voor.
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt in het gehele duin- en kustgebied van Zuidwest-Nederland algemeen voor. Op plaatsen waar grotere hoeveelheden humusarm kalkrijk duinzand aan hun lot worden overgelaten, kan deze gemeenschap zich binnen 5-10 jaar ontwikkelen. Afhankelijk van de ter plekke heersende milieuomstandigheden gaat deze gemeenschap daarna meestal binnen enkele decennia over in een van de hierna te bespreken gemeenschappen. In vastgelegde en weinig dynamische duingebieden kan deze gemeenschap daarom over aanzienlijke oppervlakten ontbreken.
Syntaxonomische positie: De variant met *Jacobaea vulgaris* is oorspronkelijk beschreven als de *Hippophae*-variant van het *Hippophao-Ligustretum asparagetosum*.[809] Boerboom beschreef haar als eerste als een zelfstandige gemeenschap: de *Hippophae rhamnoides*-consociatie.[810] Doing bracht de (droge) pionierstruwelen onder in het door hem beschreven *Oenothero-Hippophaetum*, dat echter ook gedeelten van het duindoorn-ligusterstruweel (*Hippophao-Ligustretum*) omvatte.[811] In hun overzicht van de plantengemeenschappen van Nederland rekenen Westhoff en Den Held de pionierstruwelen tot het *Hippophao-Ligustretum asparagetosum*.[812] Het recent verschenen overzicht van 'De Vegetatie van Nederland' onderscheidt de pionierstruwelen nadrukkelijk van de duindoorn-vlierstruwelen en de duindoorn-ligusterstruwelen en beschouwd ze als rompgemeenschappen van het *Berberidion*.[813] Waar het gaat om de syntaxonomie van het duindoorn-vlierstruweel moet de voorkeur worden gegeven aan de opvattingen van de Franse onderzoekers, die de pionierstadia en de oudere struwelen in één associatie verenigen.[814] Omdat de door Doing gebruikte namen nooit geldig zijn gepubliceerd, heeft de nomenclatuur van de Franse onderzoekers prioriteit. Deze gemeenschap moet daarom gerekend worden tot het *Sambuco-Hippophaetum rhamnoides* Boerboom 1960 ex Delelis-Dusollier & Géhu 1974.
Waar het gaat om de onderverdeling heeft Doing als eerste een onderscheid gemaakt tussen droge en vochtige vormen van het duindoorn-vlierstruweel. Dit is vervolgens door verschillende onderzoekers overgenomen.[815] In het recente overzicht van 'De Vegetatie van Nederland' wordt dit onderscheid echter niet meer gemaakt.[816] Als de pionierstruwelen samen met het oudere duindoorn-vlierstruweel (gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Sambucus nigra*, zie hierna) tot één associatie worden gerekend, is een dergelijke onderverdeling echter wel relevant. De vochtige variant van deze gemeenschap met *Agrostis stolonifera* komt dan het best overeen met het *Sambuco-Hippophaetum calamagrostidetosum epigejos* Delelis-Dusollier et Géhu 1974. De droge variant met *Jacobaea vulgaris* behoort tot het *Sambuco-Hippophaetum typicum* Delelis-Dusollier et Géhu 1974.

SaH2 Gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Sambucus nigra*

(*Sambuco-Hippophaetum* Boerboom 1960 ex Delelis-Dusollier & Géhu 1974)

Karakteristiek: Ouder duindoorn-vlierstruweel: homogeen struweel van twee tot vier meter hoog
Diagnostische soorten: *Hippophae rhamnoides, Sambucus nigra* en *Urtica dioica*. *Rubus ulmifolius* heeft in deze gemeenschap soms een hoge presentie (Walcheren, Goeree, Grevelingen) maar ontbreekt ook op veel plaatsen (Schouwen, Voorne). Afgezien van de lokaal verwilderde *Rubus armeniacus* komen geen andere bramen in deze gemeenschap voor. Waarschijnlijk hebben de meeste noteringen van *Rubus fruticosus s.l.* dus op *Rubus ulmifolius* betrekking.
Onderverdeling: Net als in de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* (SaH1) komt deze gemeenschap zowel onder droge als onder vochtige of zelfs natte omstandigheden voor. Deze verschillen uiten zich echter onvoldoende in de soortensamenstelling om deze gemeenschap verder op te delen. Dit heeft te maken met de sterke dominantie van de *Hippophae rhamnoides*, *Sambucus nigra*, *Rubus ulmifolius* en nitrofiele planten als *Urtica dioica* en *Rubus caesius*.

809 Meltzer (1941).
810 Boerboom (1960).
811 Doing (1962).
812 Westhoff & den Held (1969).
813 Haveman *et al.* (1999b)
814 Delelis-Dusollier & Géhu (1974); Géhu & Géhu-Franck (1983).
815 Doing (1962); van der Maarel & Westhoff (1964); Westhoff & den Held (1969).
816 Haveman (1999b).

Landschapsecologische positie en milieu: Stikstofminnende planten hebben een groot aandeel in deze gemeenschap. Dit weerspiegelt de relatief voedselrijke omstandigheden in de bodem. Dit hangt samen met het vermogen van *Hippophae rhamnoides* om atmosferische stikstof te binden. Deze gemeenschap volgt in de successie de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* op, waardoor de N-fixatie in deze gemeenschap dus meestal al langer gaande is. Op de Hompelvoet in de Grevelingen vond de omslag van gemeenschap SaH1 naar deze gemeenschap plaats in het midden van de jaren negentig, circa 10-15 jaar nadat de ontwikkeling van duindoornstruweel op gang was gekomen en circa 25 jaar na het definitief droogvallen van de voormalige zandplaten (zie paragraaf 9.4).
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt in het kustgebied van Zuidwest-Nederland vrij algemeen voor en dan vooral aan de zeezijde van de reliëfrijke duinen, op hogere gelegen gedeelten van voormalige strandvlakten (bijv. Kwade Hoek, Goeree) en op zandige platen in de afgesloten deltawateren. In deze laatste gebieden vinden we haar vooral op de hogere delen. Lokaal komt zij echter ook voor op lage gedeelten waar zich een zekere zilte invloed voordoet. Deze belemmert de vestiging van wilgen, waardoor de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens* (PH) zich niet kan ontwikkelen (voor details zie paragraaf 9.4).
Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap is door Boerboom voor het eerst beschreven als *Hippophae rhamnoides-Sambucus nigra-associatie Boerboom 1960*. De meeste duinonderzoekers hebben deze associatie overgenomen. Franse onderzoekers hanteren echter een ruimere associatieopvatting en rekenen ook de pionierstruwelen van *Hippophae rhamnoides* tot deze associatie (gemeenschap SaH1). Deze opvatting wordt hier overgenomen. Deze gemeenschap moet dan worden gerekend tot het *Sambuco-Hippophaetum* Boerboom 1960 ex Delelis-Dusollier & Géhu (1974).

RGRu Gemeenschap met *Rubus ulmifolius*
(RG Rubus ulmifolius [Rhamno-Prunetea] nom. nov.)

Karakteristiek: Koebraamstruweel; soortenarm struweel dat sterk wordt gedomineerd door een sluierlaag van *Rubus ulmifolius*.
Diagnostische soorten: *Rubus ulmifolius*. De lange uitlopers van deze planten worden gedragen door (vaak kwijnende of dode) struiken van *Sambucus nigra* en *Hippophae rhamnoides*. *Urtica dioica, Galium aparine, Calamagrostis epigejos, Rubus caesius* en *Poa trivialis* zijn veel voorkomende begeleiders. In de synoptische tabel is *Rubus ulmifolius* ondervertegenwoordigd, omdat in een deel van de opnamen deze soort is genoteerd als *Rubus fruticosus s.l.* Het merendeel van de vermeldingen van deze verzamelsoort heeft waarschijnlijk betrekking op *Rubus ulmifolius*.
Onderverdeling: deze gemeenschap kan niet verder worden onderverdeeld.
Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap volgt de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Sambucus nigra* (SaH2) in de successie op. De naamgevende soorten van deze gemeenschap hebben een korte levensduur. *Hippophae rhamnoides* is daarbij zeer gevoelig voor lichtconcurrentie. Vooral op relatief voedselrijke plaatsen kan *Rubus ulmifolius* zich sterk ontwikkelen en met zijn meterslange uitlopers sluierachtig over de beide eerste struiksoorten uitgroeien. Hierdoor ontstaat een ondoordringbaar struweel dat sterk door *Rubus ulmifolius* wordt gedomineerd. Dit struweeltype ontwikkelt zich optimaal op vochtige, niet langdurig geïnundeerde standplaatsen. Het komt echter ook in drogere omstandigheden voor. Op uitgesproken kalkrijke droge duinbodems (> 3% $CaCO_3$), zoals in de duinen van Voorne, ontbreekt deze gemeenschap.
Ruimtelijke verspreiding: Dit struweeltype komt vooral voor op Walcheren, Goeree en op de drooggevallen gronden in de Grevelingen en het Veerse Meer. Het ontbreekt op Voorne en komt ook op Schouwen opvallend weinig voor.
Syntaxonomische positie: Door *Rubus ulmifolius* gedomineerde duinstruwelen zijn in de literatuur voor zover bekend niet beschreven.[817] De syntaxonomische positie van deze soort is ook nog met veel onduidelijkheden omgeven. In Zuidwest-Nederland komt zij vaak voor in gemeenschappen die gerekend moeten worden tot de *Rhamno-Prunetea*.[818] De soort lijkt daarbij een voorkeur te hebben voor relatief voedselrijke standplaatsen. In de duinen komt zij vooral voor op oppervlakkig ontkalkte en verzuurde bodems. In *Berberidion*-gemeenschappen op kalkrijke bodems (bijvoorbeeld de *Rhamnus cathartica*-variant van de gemeenschap met *Crataegus monogyna*, *Rhamno-Crataegetum*) ontbreekt deze soort juist. Opvallend is ook het ontbreken in deze gemeenschap van enkele min of meer basofiele braamsoorten, zoals *Rubus elegantispinosus, Rubus geniculatus*. Deze soorten komen dan vaak wel in de omgeving voor. Deze gemeenschap moet vooralsnog beschouwd worden als een tot nu toe onbeschreven rompgemeenschap van de *Rhamno-Prunetea (RG Rubus ulmifolius [Rhamno-Prunetea] nom. nov.)*.

PH Gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Salix repens*
(Pyrolo-Hippophaetum Géhu & Géhu-Franck 1983*)*

Karakteristiek: Duindoorn-wilgstruweel: gesloten struweel van 1-3 meter hoogte.
Diagnostische soorten: *Hippophae rhamnoides, Salix repens, Salix cinerea, Calamagrostis epigejos* en *Rubus caesius*. *Urtica dioica, Galium aparine* en *Poa trivialis* hebben een lage presentie. Soorten van droge duinstruwelen ontbreken grotendeels.
Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap kunnen twee varianten worden onderscheiden:
- variant met *Agrostis stolonifera* (PH-As), met als diagnostische soorten: *Phragmites australis, Agrostis stolonifera, Carex otrubae* en *Carex distans*.
- variant met *Eupatorium cannabinum* (PH-Ec), met als diagnostische soorten: *Eupatorium cannabinum, Pyrola rotundifolia* en *Betula pendula*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap omvat de pionierstruwelen op de lagere en middelhoge delen van (voormalige) strandvlakten en drooggevallen platen in de afgesloten deltawateren. In de vegetatiesuccessie volgt zij daar op gemeenschappen van het *Junco-Schoenetum* en het *Lolio-Potentillion*. In de Grevelingen vestigden *Salix repens, Hippophae rhamnoides, Salix cinerea* en *Salix caprea* zich min of meer tegelijkertijd in een vroeg stadium van de vegetatieontwikkeling (hoofdstuk 9.4). De dominantieverhoudingen van deze vier houtige soorten verschoven daarna vrij snel, waarbij tegelijkertijd ook de soortensamenstelling van de kruidlaag en de bodemchemie veranderden. In de pionierfase waren *Salix repens* en *Hippophae rhamnoides* aspectbepalend. In een volgende fase (gemeenschap met *Salix cinerea*) domineerde *Salix cinerea* en speelden *Salix arenaria* en *Hippophae rhamnoides* een ondergeschikte rol of waren zelfs afwezig. In duinvalleien met een maaibeheer ontwikkelt deze gemeenschap

817 Voor een recent overzicht van de braamrijke duinstruwelen in Nederland zie Haveman & van Haperen (2008). Deze gemeenschap wordt in hun artikel niet besproken.

818 Onder andere Pruno-Crataegetum Hueck 1931; zie Haveman *et al.* 1999: 137-142.

zich in een vorm, waarin *Salix repens* domineert en *Hippophae rhamnoides* vrijwel afwezig is. De successie naar opgaand struweel of bos wordt hier tegengehouden. Het ontbreken van *Hippophae* in deze vorm heeft te maken met de gevoeligheid van deze soort voor maaien en beweiding in het groeiseizoen. In de (licht)concurrentie tussen *Salix repens* en *Hippophae rhamnoides* wordt de eerste soort door een maaibeheer bevoordeeld, omdat zij een meer liggende groeiwijze heeft en kan regenereren vanuit horizontaal tegen de grond liggende takken en twijgen.

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt in Zuidwest-Nederland vrij algemeen voor in vochtige valleien, op voormalige strandvlakten en op de lagere vochtige gedeelten van de drooggevallen platen in Grevelingen en Veerse Meer. Zij vormt een relatief kortdurend stadium in de struweelsuccessie van open grazige vegetaties via duindoornstruwelen naar het meer gesloten struweel van *Salix cinerea* (gemeenschap Sci). In weinig dynamische duingebieden, zonder jonge strandvlakten, kan deze gemeenschap dus ontbreken. Dit is thans in grote delen van onderzoeksgebied het geval met variant met *Eupatorium cannabinum* (PH-Ec). Deze kwam in de jaren zestig en zeventig van de vorige eeuw over grote oppervlakten voor op de strandvlakten van noordwestelijk Voorne. De variant met *Agrostis stolonifera* (PH-As) komt voor op standplaatsen waar in de zomermaanden het grondwater dieper wegzakt (tot ca. 100 cm -mv). Deze variant kwam in de jaren tachtig en negentig van de vorige eeuw over grote oppervlakten voor op de drooggevallen gronden in de Grevelingen (Slikken van Flakkee Noord, Stampersplaat, Veermansplaat). Zij is hier nu nog steeds aanwezig, maar op veel plaatsen ook al vervangen door wilgenbroekstruweel.

Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap is al in de beginfase van het duinstruweelonderzoek onderkend als afwijkend van het duindoorn-ligusterstruweel.[819] Zij werd toen gerekend tot het wilgenbroekstruweel (*Frangulo-Salicetum auritae*). In latere Nederlandse en Vlaamse struweelstudies hebben de duindoorn-wilgstruwelen nooit echt een eigen positie verworven naast het duindoorn-ligusterstruweel.[820] In hun beschrijvingen van de duinvegetatie van Voorne onderkennen ook van der Maarel en Westhoff het bestaan van de vochtige duindoorn-wilgstruwelen, maar zij geven deze geen eigen syntaxonomische status.[821] Doing beschreef de duindoorn-wilgstruwelen als zelfstandige associatie[822], onder de naam *Salicetum arenario-purpureae*. Hij greep daarvoor terug op een studentenrapport over de duinvegetatie van Voorne en De Beer, waarin echter een andere naam werd gebruikt.[823] In hun overzicht van de plantengemeenschappen van Nederland hebben Westhoff en Den Held het *Salicetum arenario-purpureae* overgenomen, maar ondergebracht in de klasse van de (voedselrijke) wilgenvloedbossen (*Salicion albae*, kl. *Salicetalia purpureae*).[824] Daarbij speelde de prominente aanwezigheid van *Salix purpurea* in het opnamemateriaal van Haeck een rol. *Salix purpurea* blijkt in Zuidwest-Nederland van tijd tot tijd inderdaad in deze gemeenschap voor te komen. De hoge presentie in de jaren vijftig en zestig van de vorige eeuw op Voorne en De Beer moet echter als een lokaal verschijnsel worden beschouwd, waarbij aanplant van deze soort waarschijnlijk een rol speelde.[825] In het recente overzicht van 'De Vegetatie van Nederland' worden de vochtige duindoorn-wilgstruwelen niet meer als een zelfstandige gemeenschap onderkend, maar beschouwd als *'incidenteel optredende ontwikkelingsstadia in de overgang van het Caricion davallianae naar het Salicion cinereae'*.[826] Franse en Duitse auteurs geven de vochtige duindoorn-wilgstruwelen echter een duidelijk eigen plaats.[827] Zij gebruiken daarvoor onafhankelijk van elkaar dezelfde naam: *Pyrolo-Hippophaetum*, welke niet verward moet worden met het *Pyrolo-Salicetum*, zoals dat van de kalkarme duinen in het Waddendistrict is beschreven en dat tot de heidegemeenschappen *(Empetrion nigri)* moet worden gerekend.[828] De inhoud van de gemeenschappen van de Franse en Duitse auteurs is nagenoeg identiek, maar zij plaatsen deze in twee verschillende verbonden die H. Weber als vicariërend beschouwt: het *Ligustro-Hippophaion* en het *Salicion arenariae*.[829] Zoals in paragraaf 9.5 wordt onderbouwd is er onvoldoende reden deze verbonden te onderscheiden. Beide associaties moeten op grond van de door de auteurs gepubliceerde tabellen als identiek worden beschouwd, waarbij de naam van de Franse auteurs prioriteit geniet *(Pyrolo-Hippophaetum* Géhu & Géhu-Franck 1983).

PS Gemeenschap met *Salix repens*

(Polypodio-Salicetum arenariae Boerboom 1960)

Karakteristiek: Laag dwergstruweel met een relatief groot aandeel van duingraslandplanten.

Diagnostische soorten: *Salix repens, Calamagrostis epigejos, Rubus caesius, Ligustrum vulgare*. Met een lagere presentie zijn ook *Polypodium vulgare, Pyrola rotundifolia* en *Epipactis helleborine* kenmerkend. *Ligustrum vulgare* en *Crataegus monogyna* zijn vaak aanwezig, maar hebben een lage bedekking. Dit én de aanwezigheid van *Carex arenaria, Festuca rubra* en *Holcus lanatus* zijn ondersteunend bij de afbakening ten opzichte van gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Ligustrum vulgare* (HL).

Onderverdeling: Deze gemeenschap kan niet verder worden onverdeeld.

Landschapecologische positie en milieu: Deze gemeenschap ver-

819 Meltzer (1941); Meltzer & Westhoff (1942): 59-60; van der Maarel, 1960: 48-50). In het klassieke boek van Meltzer en Westhoff wordt het onderscheid zelfs onderbouwd met een schematische tabel.

820 Zie bijvoorbeeld Duvigneaud (1947). Hij laat zien hoe in de duinen op de Frans-Belgische grens verschillende duindoorngemeenschappen het eindstadium zijn van de successie in de xero- en hygroserie. Hij beschouwt deze als vochtige en droge subassociaties van het *Hippophao-Ligustretum*. De (vochtige) subassociatie van *Hydrocotyle vulgaris* komt overeen met de hier besproken gemeenschap, terwijl de droge subassociatie overeenkomt met de gemeenschap van *Hippophae rhamnoides* en *Ligustrum vulgare*.

821 Van der Maarel (1960), Van der Maarel & Westhoff (1964).

822 Doing (1962).

823 Haeck (1957). Voor zover kan worden nagegaan is dit tot op heden de eerste en enige publicatie, die spreekt over *'duindoorn-wilgstruweel'*. In deze studie wordt daarvoor ook de naam *'Salicetum purpureae hippophaetosum'* gebruikt. Beide namen komen in de latere literatuur echter niet meer voor.

824 Westhoff & den Held (1969).

825 De takken van *Salix purpurea* werden vroeger veel gebruikt voor rijshoutschermen om duinzand vast te leggen (Kops & van Eeden, 1872). Hieruit kunnen gemakkelijk zaadverspreidende bomen of struiken ontstaan. Diverse auteurs melden het feit dat deze soort op Voorne is aangeplant en zich van daaruit heeft verspreid (zie bijvoorbeeld Sloet van Oldruitenborgh, 1976: 55). Op de drooggevallen gronden in de Grevelingen vestigde deze soort zich ook spontaan in deze gemeenschap. Zij kwam in de jaren negentig van de vorige eeuw op de Veermansplaat en de Stampersplaat bijvoorbeeld voor in een dichtheid van enkele exemplaren per 5-10 hectare. Deze abundantie is echter veel lager dan die welke gerapporteerd is van Voorne en De Beer in de jaren zestig en zeventig van de vorige eeuw.

826 Hommel *et al.* (1999): 176.

827 Géhu & Géhu-Franck (1983); Weber (1999b).

828 Stortelder *et al.* (1996); Barendregt (1982). De in Zuidwest-Nederland voorkomende kruipwilgvegetaties met *Pyrola rotundifolia* behoren deels wel tot het *Pyrolo-Hippophaetum*. De zuurminnende kensoorten van het *Empetrion nigri* ontbreken hierin immers. *Hippophae rhamnoides* is in deze vegetaties ondervertegenwoordigd of ontbreekt soms zelfs (zie boven). Dit is een gevolg van het gevoerde maai- of begrazingsbeheer dat door Hippophae minder goed wordt verdragen dan door *Salix repens*. Zie echter ook de gemeenschap met *Salix repens* (PS) en de gemeenschap met *Salix repens* en *Calamagrostis epigejos* (RGSr). Ook hierin komt *Pyrola rotundifolia* voor, maar zij behoren niet tot het *Pyrolo-Hippophaetum*.

829 Weber (1999b)

tegenwoordigt de pionierfase van de struweelontwikkeling in de basische en zwakzure duingraslanden. Deze zwakzure tot basische omstandigheden hangen samen met het feit dat deze gemeenschap vooral tot ontwikkeling komt in enigszins dynamische duinlandschappen, waar regelmatig een dunne laag duinzand in het zich ontwikkelende struweel inwaait. Het zand mengt zich met het oppervlakkig aanwezig humeuze materiaal, waardoor een humuslaag ontstaat met een duidelijk minerale component. De bodem heeft een humeuze toplaag van meestal vijf tot tien centimeter dik. Afhankelijk van het kalkgehalte van het verwaaide duinzand heeft deze een neutraal karakter (Voorne) of reageert zwakzuur (Schouwen). Deze gemeenschap ontwikkelt zich meestal rechtstreeks uit duingrasland en niet uit duindoornstruweel. Vooral *Ligustrum vulgare* kan zich al in een vroege fase van de struweelontwikkeling vestigen. Zodra deze soort gaat domineren en ook *Crataegus monogyna, Rosa rubiginosa* of andere soorten van de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Ligustrum vulgare* (HL) sterker op de voorgrond treden, gaat deze gemeenschap in laatstgenoemde over.

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap is op Voorne en in de buitenduinen van Goeree vrij algemeen. Op Schouwen komt zij vooral in het dynamische gedeelte van het Zeepe vrij veel voor. Zij ontbreekt op dit moment in de duinen van Walcheren. In de negentiende eeuw en de eerste helft van de twintigste eeuw kwam deze gemeenschap hier waarschijnlijk wel voor. Aanwijzingen hiervoor zijn vermeldingen van kruipwilgstruwelen op noordhellingen en vondsten van *Epipactis helleborine* en *Pyrola rotundifolia*.[830]

Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap is voor het eerst beschreven door Boerboom (1960) als *Polypodium-Salix repens*-associatie. Door latere auteurs is zij overgenomen onder de naam *Polypodio-Salicetum* Boerboom 1960. In het recent verschenen overzicht van 'De Vegetatie van Nederland' wordt deze gemeenschap niet erkend. Zij wordt gerekend tot de duingraslanden en verdeeld over het *Taraxaco-Galietum fragarietosum* en de rompgemeenschap van *Salix repens [Koelerio-Corynephoretea]*.[831] Een dergelijke indeling is echter niet in overeenstemming met het karakter van deze gemeenschap als dwergstruweel. De synoptische tabel van bijlage 2d laat zien dat kensoorten van de *Koelerio-Corynephoretea* en tot deze klasse behorende syntaxa in deze gemeenschap een lage presentie hebben. De dwergstruwelen van *Salix repens* nemen een eigen positie in tussen de duingraslanden enerzijds en de opgaande duinstruwelen anderzijds. Dit rechtvaardigt een zelfstandige positie van deze gemeenschap (zie ook paragraaf 9.5). Tot slot moet nog een opmerking worden gemaakt over het onderscheid van deze gemeenschap met twee nauw verwante gemeenschappen, het *Pyrolo-Salicetum* en het *Pyrolo-Hippophaetum*. Het *Pyrolo-Salicetum* is een dwergstruweel van kalkarme duinzandgronden in het Waddengebied, dat behoort tot de heidevegetaties. Het verschilt van deze gemeenschap door het voorkomen van een groot aantal acidofiele elementen.[832] Het *Pyrolo-Hippophaetum* (zie boven) is een struweelgemeenschap van de basofiele mesoserie en komt voor in vochtiger omstandigheden dan de onderhavige gemeenschap. In situaties, waar deze gemeenschap niet gemaaid of begraasd wordt heeft *Hippophae rhamnoides* meestal een hoger aandeel in de vegetatie.

830 Mennema (1982); Vuyck (1902); ZA-CdB: inv. nr. 153, nr. 51.

831 Weeda *et al.* (1996): 142.

832 Stortelder *et al.* (1996); Barendregt (1982).

HL Gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Ligustrum vulgare*

(Hippophao-Ligustretum Meltzer 1941 em. Haveman, Schaminée et Weeda 1999)

Karakteristiek: Duindoorn-ligusterstruweel: soortenrijk, relatief open struweel van een tot drie meter hoogte.

Diagnostische soorten: *Hippophae rhamnoides, Ligustrum vulgare, Rosa rubiginosa, Bryonia dioica, Moehringia trinervis, Urtica dioica, Rubus caesius, Galium aparine* en *Poa trivialis. Onderverdeling:* Deze gemeenschap kan worden onderverdeeld in drie varianten:

- variant met van *Asparagus officinalis* (HL-Ao; *Hippophao-Ligustretum asparagetosum*); diagnostische soorten: *Asparagus officinalis, Polygonatum officinale, Cynoglossum officinale*. Nitrofiele soorten, zoals *Sambucus nigra, Urtica dioica* en *Moehringia trinervis*, komen in deze variant minder voor.
- variant met *Mentha aquatica* (HL-Ma; *Hippophao-Ligustretum eupatorietosum*); deze variant wordt gekenmerkt door diverse vochtminnende soorten, die vaak een lage presentie hebben: *Mentha aquatica, Phragmites australis, Cirsium palustre, Galium uliginosum, Ranunculus repens* en *Agrostis stolonifera*. De in de literatuur vaak voor de vochtige duindoorn-ligusterstruwelen genoemde *Eupatorium cannabinum* komt in deze variant niet opvallend meer voor dan in de vorige.[833]
- variant met *Rubus vigorosus* (HL-Rv; *Hippophao-Ligustretum rubetosum vigorosi*); diagnostische soorten: *Rubus vigorosus, Rubus gratus, Prunus serotina* en *Dryopteris dilatata*. Ook *Rubus ulmifolius* differentieert deze variant ten opzichte van de beide vorige. Deze laatste soort komt echter ook voor in de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Sambucus nigra*.

Landschapecologische positie en milieu: Deze gemeenschap vormt het laatste successiestadium van de duindoornstruwelen. *Hippophae rhamnoides* is hier duidelijk over zijn optimum heen en de afnemende vitaliteit is vaak duidelijk zichtbaar aan de meer of minder kwijnende struiken, die uiteen beginnen te vallen en waarvan vaak takken zijn afgebroken. De vitaliteit van andere houtachtigen *(Ligustrum vulgare, Rosa-* en *Rubus*-soorten*, Lonicera periclymenum, Rhamnus cathartica, Prunus serotina)* is vaak juist groter. Op de meest kalkrijke bodems kan vooral *Ligustrum vulgare* een dichte struiklaag vormen. Deze gemeenschap ontstaat niet alleen uit duindoornstruweel (gemeenschappen met *Hippophae rhamnoides*, SaH1, en met *Hippophae rhamnoides* en *Sambucus nigra*, SaH2), maar ook uit de gemeenschap met *Salix repens* (gemeenschap PS). De verschillende vormen hangen primair samen met de kalkrijkdom van de ondergrond. De variant met *Asparagus officinale* komt optimaal tot ontwikkeling in duingebieden met uitgesproken kalkrijk moedermateriaal ($CaCO_3$-gehalte > 3%). De variant met *Rubus vigorosus* wordt juist aangetroffen in gebieden met een lager initieel kalkgehalte (maximaal 2-3%). De toplaag van deze variant is oppervlakkig vaak geheel ontkalkt en reageert dan duidelijk zuur. Dit hangt samen met de ophoping van organische stof. Het humusprofiel is vaak vrij dun, maar wel sterk gelaagd, waardoor de oppervlakkige verzuring wordt versterkt. De variant met *Mentha aquatica* tenslotte komt voor langs vochtige valleiranden.

Ruimtelijk verspreiding: Deze gemeenschap komt in alle onderzochte duingebieden frequent voor. De variant met *Asparagus officinalis* komt vooral voor in de duinen van Voorne. De duindoorn-

833 Zie bijvoorbeeld Haverman *et al.* (1999).

ligusterstruwelen van Schouwen en Walcheren behoren in meerderheid tot de variant met *Rubus vigorosus*. Op Goeree komen in de Springertduinen, beide varianten van deze gemeenschap naast elkaar voor. HL-Rv op het hoge landinwaartse gedeelte en HL-Ao op het lagere meer zeewaartse gedeelte. De vochtige variant met Mentha aquatica (HL-Mt) komt met name op Schouwen in het Zeepe en de Meeuwenduinen goed ontwikkeld voor. Deze gemeenschap is in het midden van de twintigste eeuw ook waargenomen op Voorne. Zij is daar thans grotendeels overgegaan in andere struweelgemeenschappen.

Syntaxonomische positie: De duindoorn-ligusterstruwelen zijn door Meltzer (1941) voor het eerst als een aparte associatie beschreven onder de naam *Hippophaeto-Ligustretum*. Hij rekende echter ook de meidoornstruwelen en het meidoorn-berkenbos tot deze associatie. Deze zijn door latere auteurs afgesplitst als het *Rhamno-Crataegetum* en het *Crataego-Betuletum*.[834] De aldus afgeslankte associatie heeft nog steeds een belangrijke plaats in de West-Europese overzichten van de duinstruwelen.[835] Gemeenschap HL-Ao komt overeen met het *Hippophao-Ligustretum* Meltzer 1941 em. Haveman, Schaminée et Weeda (1999) *subass. typicum*. Gemeenschap HL-Mt behoort tot het *Hippophao-Ligustretum eupatorietosum*. De Rubusrijke variant is onlangs als een nieuwe subassociatie beschreven (*Hippophao-Ligustretum rubetosum vigorosi* Haveman & Van Haperen 2008). De naamgeving van de vochtige subassociatie *H-L eupatorietosum* is niet gelukkig gekozen. *Eupatorium cannabinum* komt in het opnamemateriaal van Zuidwest-Nederland in deze gemeenschap weinig voor en differentieert de vochtige variant niet (zie bijlage 2d). Dit is eerder ook al geconstateerd door Boerboom voor de Wassenaarse duinen en ook in het Franse duindoorn-ligusterstruwelen komt *Eupatorium cannabinum* weinig voor.[836] Een en ander hangt waarschijnlijk samen met de oorspronkelijk brede afbakening van het *Hippophao-Ligustretum* (zie boven). De opnamen met *Eupatorium cannabinum* in tabel van Meltzer (1941) moeten nu deels tot het *Pyrolo-Hippophaetum* en het *Rhamno-Crataegetum* worden gerekend. Van een dergelijke heterogeniteit is waarschijnlijk ook sprake in de tabel van 'De Vegetatie van Nederland'. Van het *Hippophao-Ligustretum eupatorietosum* wordt daar een tabel gepubliceerd, die gebaseerd is op 15 opnamen. *Eupatorium cannabinum* heeft hierin een presentie van 70%. Soorten met een duidelijke affiniteit tot het *Pyrolo-Hippophaetum,* zoals *Pyrola rotundifolia* en *Salix cinerea* (incl. *S. x multinervis*) zijn hierin met resp. 27% en 33% aanwezig.[837]

Sci Gemeenschap met *Salix cinerea*

(Salicetum cinereae Zólyomi 1931)

Karakteristiek: Vochtig of nat wilgenbroekstruweel van 5-10 meter hoogte.

Diagnostische soorten: *Salix cinerea* (incl. *Salix x multinervis*) is dominant in de struiklaag. De kruidlaag wordt gekenmerkt door *Calamagrostis epigejos, Solanum dulcamara, Urtica dioica, Rubus caesius, Eupatorium cannabinum, Phragmites australis* en *Lycopus europaeus*.

Onderverdeling: Binnen deze gemeenschap worden drie varianten onderscheiden:

- Variant met *Iris pseudacoris* (Sci-Ip; *Salicetum cinereae typicum*); *Iris pseudacorus, Alnus glutinosa, Betula pubescens, Lysimachia vulgaris* en *Mentha aquatica* zijn diagnostische soorten.
- Variant met *Moehringia trinervis* (Sci-Mt; *Salicetum cinereae salicetosum repentis*); diagnostische soorten: *Moehringia trinervis, Urtica dioica* en *Rubus fruticosus s.l.* (met name *Rubus vigorosus*). *Cirsium palustre, Scutellaria galericulata, Lythrum salicaria, Galium palustre* en *Hydrocotyle vulgaris* onderscheiden Sci-Ip en Sci-Mt van de volgende variant.
- Variant met *Hippophae rhamnoides* (Sci-Hr; *Salicetum cinereae salicetosum repentis*); diagnostische soorten: *Eupatorium cannabinum, Salix repens, Hippophae rhamnoides*. Van de beide laatste soorten hebben levende planten een lage abundantie. Er zijn vaak wel veel dode resten van deze soorten aanwezig uit vorige successiestadia. Een groot aantal vochtminnende soorten uit de beide vorige varianten ontbreekt hier.

Landschapecologische positie en milieu: Het wilgenbroekstruweel komt voor in de laagste delen van duinvalleien en voormalige strandvlakten. In het winterhalfjaar kunnen zij geruime tijd enkele tientallen centimeters onder water staan. In de zomermaanden zakt het grondwater enkele tientallen centimeters of meer weg. Hoewel wilgenbroekstruwelen in de literatuur vaak beschouwd worden als gemeenschappen van zure bodem, heeft de bodem van deze gemeenschap in Zuidwest-Nederland meestal een gebufferd en soms zelfs een basisch karakter. De variant met *Iris pseudacorus* is het natst. Deze variant komt tot ontwikkeling in reliëfrijke duingebieden, waar ook later in het voorjaar nog sprake is van toestroming van basisch grondwater. Mede onder invloed van de natte omstandigheden is er sprake van ophoping van organische stof met meestal een neutrale pH. Deze gemeenschap komt vaak voor als een successiestadium volgend op de gemeenschap met *Epipactis palustris* en *Mentha aquatica* (JS1) of de gemeenschap met *Carex disticha* en *Phragmites australis* (RGJs). Ook de variant met *Moehringia trinervis* komt voor in reliëfrijke duingebieden, maar dan in situaties waar sprake is van verdroging. Dit verklaart de prominente aanwezigheid van eutrofiërings- en verzuringsindicatoren (*Urtica dioica, Moehringia trinervis, Rubus vigorosus* en *Juncus effusus*). De variant met *Hippophae rhamnoides* is kenmerkend voor kalkrijke bodems met een dynamische waterhuishouding, zoals die vooral op de drooggevallen gronden in de Grevelingen en het Veerse Meer voorkomen. De grondwaterstand kan hier aanzienlijke schommelingen vertonen. De bodem van deze vorm bestaat vaak uit relatief fijn wadzand en bevat soms ook een geringe hoeveelheid leem. Als gevolg hiervan is de drainage gering. In de winter treedt in depressies vaak langdurige stagnatie van regenwater op, terwijl 's zomers het grondwater tot bijna een meter diep kan wegzakken.

Ruimtelijk verspreiding: De variant met *Iris pseudacorus* komt vooral voor op Voorne. Zij beslaat daar grote oppervlakten in het noordwestelijke duingebied en rondom het Quackjeswater. Verder komt deze variant lokaal voor in het Verklikkergebied op Schouwen. In negentiende eeuw was zij waarschijnlijk ook aanwezig op Walcheren, maar zij is hier nu verdwenen.[838] De variant met *Mentha aquatica* komt op Schouwen en Walcheren verspreid voor in de

834 Boerboom (1960); Sloet van Oldruitenborgh (1976).

835 Géhu & Géhu-Franck (1983); Weber (1999); Haveman *et al.* (1999).

836 Boerboom (1960), 70; Delelis-Dusollier & Géhu (1974).

837 Haveman *et al.* (1999): tabel 37.3.

838 CdB inv. nr. 148, handschriftgedeelte, 20: P. de Bruine beschrijft uit 1893 een duinvallei aan de zeezijde van het huidige pompstation Oranjezon, waarin gele lissen voorkwamen. Deze vallei werd het Berken- en Doomdal genoemd. Zij is vrij kort daarna overstoven geraakt. Het betreft het restant van een strandvlakte van de Nieuwe Princenpolder, die circa 100 jaar eerder van de zee werd afgesnoerd. Volgens rentmeesterverslagen was hier eind achttiende eeuw sprake van beginnende struweel- en bosontwikkeling en stond deze vallei tot in april onder water. Deze omstandigheden doen sterk denken aan de huidige situatie aan de noordwestzijde van Voorne.

meer of minder verdroogde duinvalleien van Oranjezon, de Meeuwenduinen, het Zeepe en de oostelijke gedeelten van de Verklikkerduinen. De variant met *Hippophae rhamnoides* komt algemeen voor op de drooggevallen platen in de Grevelingen en het Veerse Meer.

Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap moet worden gerekend tot het *Salicetum cinereae* Zólyomi 1931. Verschillende auteurs beschrijven de wilgenbroekstruwelen van de lage natte duingedeelten als een zelfstandige associatie, onder de naam *Salicetum cinereo-argenteae*.[839] In 'De Vegetatie van Nederland' wordt echter het standpunt Géhuldigd dat deze associatie onvoldoende eigen kensoorten heeft ten opzichte van de binnenlandse wilgenbroekstruwelen om deze zelfstandigheid te rechtvaardigen.[840] De door Weber als zodanig genoemde soorten hebben onvoldoende diagnostische waarde en moeten in een aantal gevallen beschouwd worden als vertegenwoordigers van het *Pyrolo-Hippophaetum*. In Zuidwest-Nederland gaat deze laatste associatie in de successie vaak aan de wilgenbroekstruwelen vooraf en er hoeft dus geen sprake te zijn van een verschillende positie in hoogtezonering, zoals Weber veronderstelt.[841] Wel kan er in het geval van de variant met *Iris pseudacorus* sprake zijn van vernatting van de standplaats door duinaangroei, waardoor de soorten van het *Pyrolo-Hippophaetum* gedeeltelijk verdwijnen en zich secundair een zonering gaat voordoen. Ook in deze natte situaties is er waarschijnlijk steeds sprake van een successie, waarbij het wilgenbroekstruweel zich ontwikkelt uit een pioniersituatie van een *Centaurio-Saginetum* en een *Junco-Schoenetum* via een *Pyrolo-Hippophaetum* naar een *Salicetum cinereae*. De variant met *Iris pseudacorus* moet op subassociatieniveau worden gerekend tot het *Salicetum cinereae typicum*. De varianten beide andere varianten behoren tot het *Salicetum cinereae salicetosum repentis*.

Sca Gemeenschap met *Salix caprea*

(Salicetum capreae Schreier 1955)

Karakteristiek: Opgaand loofbos van 10-15 meter hoog.

Diagnostische soorten: *Salix caprea, Tussilago farfara* en met een lagere presentie *Pteridium aquilinum*. Soorten als *Rhamnus cathartica, Crataegus monogyna, Ligustrum vulgare, Rosa canina* en *Quercus robur* komen frequent voor, maar zijn vooral in de kruidlaag aanwezig.

Onderverdeling: Deze gemeenschap kan niet verder worden onderverdeeld.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap komt vooral voor op de hoogste delen van de drooggevallen slikken in de afgesloten deltawateren. Op de Slikken van Flakkee groeit deze gemeenschap op de overgang van het voormalige schor naar de lagere slikken. De bodem is hier kalkrijk en zandig, maar bevat vaak een gering percentage leem en soms ook een weinig lutum.[842] In de winter staat het grondwater hier tot enkele decimeters onder het maaiveld, terwijl het 's zomers meer dan een meter wegzakt.

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt nu alleen voor op hooggelegen zandige gedeelten van de drooggevallen gronden in de Grevelingen, Veerse Meer en het Volkerak-Zoommeer. In het meer lutumrijke benedenrivierengebied (Biesbosch, Hollandse Diep, Haringvliet) ontbreekt deze gemeenschap. Uit de duinen is deze gemeenschap recent niet bekend. Mogelijk kwam deze gemeenschap daar vroeger echter wel lokaal voor. Zo wordt *Salix caprea* in 1840 gemeld van de duinen van Oranjezon op Walcheren, waar toen sprake was van struweel- en bosontwikkeling op de afgesnoerde strandvlakte in de zogenaamde Nieuwe Prinsenpolder.[843]

Verwante gemeenschappen in de literatuur: Deze gemeenschap vertoont opvallende overeenkomst met het *Salicetum capreae* Schreier 1955, een associatie die voor het eerst is beschreven van de puinvlakten in gebombardeerde Duitse steden na de Tweede Wereldoorlog.[844] Deze wordt gekenmerkt door relatief humus- en stikstofarme, maar kalkrijke minerale omstandigheden. Vergelijkbare bodemeigenschappen zijn ook aanwezig op de hogere zandige delen van slikken en platen die na de Deltawerken in enkele zeearmen van Zuidwest-Nederland zijn drooggevallen. Belangrijke verbindende soorten zijn: *Salix caprea*,*Tussilago farfara* en *Calamagrostis epigejos*. In de Duitse literatuur wordt het *Salicetum capreae* geplaatst in de orde van de *Sambucetalia racemosae* (Trosvlier-orde).[845] Over de syntaxonomische positie van deze orde is nog discussie.[846] De *Sambucetalia racemosae* hebben hun hoofdverspreiding in de montane zone van Midden-Europa en komen in Nederland weinig voor. De floristische gelijkenis is echter zo groot dat deze gemeenschap gerekend moet worden tot het *Salicetum capreae*. Zij kan beschouwd worden als een uitloper van deze Midden-Europese associatie in laagland langs de Noordzee.

PL Gemeenschap met *Polygonatum odoratum* en *Lithospermum officinale*

(Polygonato-Lithospermetum Weeda 1996)

Karakteristiek: Kruidenrijke zoom of ruigte in mozaïek met struweel.

Diagnostische soorten: *Polygonatum odoratum, Lithospermum officinale, Inula conyzae* en met een lagere presentie ook *Viola hirta, Asparagus officinalis, Cynoglossum officinale* en *Fragaria vesca*. Kenmerkend is ook de hoge presentie en abundantie van *Rubus caesius*. Houtige struweelsoorten als *Ligustrum vulgare, Crataegus monogyna* en *Rhamnus cathartica* komen vaak voor, maar zij hebben een lage abundantie omdat het steeds jonge exemplaren betreft. Duingraslandplanten en *Hippophae rhamnoides* komen opvallend weinig voor.

Onderverdeling: Deze gemeenschap kan niet verder worden onderverdeeld.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap is een ruigte- of zoomgemeenschap die op kalkrijke bodems met een goed ontwikkelde humuslaag optreedt in mozaïek met de gemeenschap met *Rhamnus cathartica* en *Crataegus monogyna*. Zij heeft daarbij vaak het karakter van een zoomvegetatie. Zij kan echter ook in grotere meer aaneengesloten vegetaties optreden, bijvoorbeeld nadat struweel of bos in kalkrijke duinen is geveld. Op dergelijke kapvlakten vindt dan een vegetatieontwikkeling plaats, waarbij *Rubus caesius* geleidelijk steeds meer gaat domineren en houtige gewassen zich (opnieuw) gaan vestigen. Vooral in de jongere fasen

839 Westhoff & Van Oosten (1991); Weber (1998).

840 Schaminée *et al.* 1999.

841 Weber (1998)

842 Visser (1995)

843 Mennema (1982).

844 Weber (1998).

845 Weber (1998).

846 Haveman *et al.* (1999b).

van deze successie spelen de soorten van deze gemeenschap een belangrijke rol. Op langere termijn ontwikkelt zich een struweel dat wordt gedomineerd door *Crataegus monogyna* en *Rhamnus cathartica*, waarbij *Rubus caesius* weer terugtreedt (gemeenschap Be-Rc). In dergelijke situaties kunnen *Polygonatum odoratum, Lithospermum officinale, Inula conyzae* en *Cynoglossum officinale* zich vaak nog langdurig handhaven. Deze gemeenschap komt weinig voor in mozaïek met duindoornstruwelen, wat wordt geïllustreerd door de lage presentie van *Hippophae rhamnoides* in deze gemeenschap.
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt alleen goed ontwikkeld voor op Voorne en Goeree. Op Voorne is zij vrij algemeen in het hele duingebied. Op Goeree is zij beperkt tot het gebied van de Springertduinen. Deze gemeenschap heeft zich hier waarschijnlijk pas vanaf het midden van de twintigste eeuw ontwikkeld. Op Schouwen en Walcheren ontbreekt deze gemeenschap. De afzonderlijke soorten komen hier lokaal wel voor, maar hun plantensociologisch gedrag divergeert, waardoor de gemeenschap als zodanig niet tot ontwikkeling komt.
Syntaxonomische positie: Westhoff en Den Held hebben als eerste een zoomgemeenschap van de droge kalkrijke duinen beschreven.[847] De door hen gebruikte naam is echter nooit geldig gepubliceerd. Bovendien hield de inhoud en de afbakening van deze associatie geen stand bij het samenstellen van 'De Vegetatie van Nederland'. Dat heeft geleid tot het beschrijven van een nieuwe associatie, waartoe ook deze gemeenschap moet worden gerekend: het *Polygonato-Lithospermetum* Weeda 1996.[848]

Be Gemeenschap met *Crataegus monogyna*

(Rhamno-Crataegetum Sloet van Oldruitenborgh ex Haveman, Schaminée et Weeda 1999 respectievelijk *RG Crataegus monogyna [Rhamno-Prunetea] nom. nov.)*

Karakteristiek: Opgaand meidoornstruweel van drie tot vijf meter hoogte.
Diagnostische soorten: *Crataegus monogyna, Ligustrum vulgare, Rosa canina s.l., Lonicera periclymenum, Bryonia dioica, Solanum dulcamara* en met een lage presentie ook *Humulus lupulus*. De kruidlaag wordt gekenmerkt door *Glechoma hederacea, Urtica dioica, Moehringia trinervis, Geranium robertianum* en *Geum urbanum*.
Onderverdeling: Deze gemeenschap kan worden onderverdeeld in twee varianten:

- variant met *Rhamnus cathartica* (Be-Rc; *Rhamno-Crataegetum*): *Rhamnus cathartica, Rubus caesius, Cynoglossum officinale, Polygonatum officinale*. Met lagere presentie zijn ook *Lithospermum officinale, Inula conyzae* en *Eupatorium cannabinum* kenmerkend. *Bryonia dioica, Geranium robertianum* en *Geum urbanum* bereiken in deze variant hun hoogste presentie.
- Inopsvariant (Be-in; *RG Crataegus monogyna [Rhamno-Prunetea] nom. nov.*): *Dryopteris dilatata, Prunus serotina en Rubus fruticosus s.l.* (vooral *Rubus vigorosus* en *Rubus ulmifolius*, lokaal ook *Rubus geniculatus*). Op Walcheren komt ook *Teucrium scorodonia* veel in deze variant voor.

Landschapsecologische positie en milieu: De soortenrijke variant met *Rhamnus cathartica* is het kenmerkende oudere duinstruweel van de meest kalkrijke duinen (>3%$CaCO_3$). Zij kan ontstaan uit de gemeenschap van *Hippophae rhamnoides* en *Ligustrum vulgare* (HL-Ao), maar ook door verruiging vanuit duingrasland (gemeenschap met *Taraxacum laevigatum* en *Galium verum*, TaG). In beide gevallen is de bodem kalkrijk en is vrij $CaCO_3$ tot in de bovenste bodemlagen aanwezig. In de kalkrijke duingebieden komt deze gemeenschap in verschillende hoogtezones en exposities voor.
De inopsvariant (Be-in) komt voor in gebieden met een lager kalkgehalte (max. 2-3% $CaCO_3$), die oppervlakkig vaak ontkalkt zijn. Op een diepte van 0,5-1,0 meter is meestal nog wel enige kalk aanwezig. Deze variant is ruimtelijk meer beperkt dan de variant met *Rhamnus cathartica* in de meer kalkrijke duinen. Zij groeit lokaal op steile (noord)hellingen, waar als gevolg van erosie het onderliggende, nog enigszins gebufferde moedermateriaal aan de oppervlakte komt. Zij ontwikkelt zich echter het meest in de randzones en hoger gelegen gedeelten van ondiepe valleien, waar toestromend grondwater de bovenste bodemlagen buffert. Aan de droge zijde gaat deze gemeenschap dan over in struwelen en bosjes met een veel zuurdere toplaag, die worden gedomineerd door *Betula pendula, Prunus serotina* en *Quercus robur*.[849] In de lagere natte gedeelten wordt deze gemeenschap begrensd door de gemeenschap met *Betula pubescens* en *Sorbus aucuparia* (CB2). Kenmerkend voor beide varianten is de rulle, sterk minerale humuslaag met een gebufferde pH, ook op oppervlakkig ontkalkte bodems. Een sterke accumulatie van organische stof doet zich in deze gemeenschap niet voor. Mogelijk heeft dit te maken met een bufferende bijdrage van de *Crataegus*-bladeren aan het strooisel, die vergelijkbaar is met die van de bladeren van *Fraxinus, Acer, Ulmus* en *Tilia* in bosbodems op verzuringgevoelige grond.[850] Een en ander verdient nader onderzoek.
Ruimtelijke verspreiding: De twee varianten van deze gemeenschap sluiten elkaar geografisch uit. De soortenrijke variant met *Rhamnus cathartica* komt algemeen voor op Voorne en daarnaast ook in het gebied van de Springertduinen op Goeree. De meidoornstruwelen van Walcheren en Schouwen behoren tot de inopsvariant. Het is waarschijnlijk, dat de meidoornstruwelen op Voorne en Goeree zich pas in de tweede helft van de 20e eeuw hebben ontwikkeld. Bij een analyse van de leeftijdsopbouw van houtige gewassen in het noordwestelijke duingebied van Voorne werden in 1981 in twee onderzochte transecten slechts 7 exemplaren van *Crataegus monogyna* gevonden met een leeftijd ouder dan 60 jaar. Deze kwamen hoofdzakelijk in het binnenduingebied van de Heveringen voor. De meidoornstruiken in het reliëfrijke buitenduin, hadden een leeftijdsopbouw met een optimum tussen de 20 en 30 jaar. De struiken van deze categorie waren dus gekiemd na 1950. De oudste *Rhamnus*-struiken hadden zich in de jaren 1930-40 in de duinen gevestigd. Het merendeel dateerde echter van na 1950.[851] Iets dergelijks geldt waarschijnlijk ook voor het tweede hoofdverspreidingsgebied in Zuidwest-Nederland: de Springertduinen op Goeree. Weevers, die dit duingebied in de jaren 1920-1940 intensief heeft onderzocht, spreekt voor die periode uitvoerig over verschillende typen *Hippophae*-struwelen, maar geeft geen enkele aanwijzing over het voorkomen van de gemeenschap met *Crataegus monogyna*.[852] Kennelijk is de hier besproken gemeenschap ook aan de zuidwestzijde van Goeree pas na die tijd tot ontwikkeling gekomen.

847 Westhoff & den Held (1969): *Inulo-Polygonatetum odorati*.

848 Weeda *et al.* (1996); Weeda (2001).

849 Vooral in de duinen van Walcheren en Schouwen komen in de oppervlakkig ontkalkte duinen op droge bodems bosgemeenschappen van zure bodems voor die gerekend moeten worden tot het *Betulo-Quercetum roboris* (berken-eikenbos). Deze bosgemeenschappen worden in deze studie niet verder beschreven.

850 Hommel *et al.* (2001, 2002); Hommel & De Waal (2003).

851 Van der Maarel *et al.* (1985b).

852 Weevers (1940); Weevers (1920) noemt *Rhamnus catharticus* zelfs niet als soort voor de duinen van Goeree.

Syntaxonomische positie: De struwelen van *Crataegus monogyna* en *Rhamnus cathartica* (variant Be-Rc) zijn door Sloet van Oldruitenborgh voor het eerst als een aparte associatie beschreven. Deze associatie is in 'De Vegetatie van Nederland' gehandhaafd en geformaliseerd. De naam voor deze variant luidt dan ook *Rhamno-Crataegetum* Sloet van Oldruitenborgh ex Haveman, Schaminée et Weeda 1999.[853] Sloet van Oldruitenborgh rekende ook de meidoornstruwelen van Walcheren en Schouwen tot deze associatie. Deze struwelen zijn echter veel soortenarmer en de kenmerkende soorten van het *Rhamno-Crataegetum* ontbreken hier. De inopsvariant moet daarom als een tot nu toe onbeschreven rompgemeenschap worden beschouwd (*RG Crataegus monogyna [Rhamno-Prunetea] nom. nov.)*

CB1 Gemeenschap met *Crataegus monogyna* en *Betula pubescens*

(Crataego-Betuletum pubescentis menthetosum Boerboom 1960)

Karakteristiek: Opgaand vochtig loofbos ('meidoorn-berkenbos')
Diagnostische soorten: *Betula pubescens* en *Alnus glutinosa*. In de kruidlaag: *Eupatorium cannabinum, Mentha aquatica, Cirsium palustre, Lysimachia vulgaris* en *Valeriana officinalis*.
Onderverdeling: Deze gemeenschap kan worden onderverdeeld in twee varianten:

- variant met *Betula pubescens* (CB1-Be): *Betula pubescens* (boomlaag)[854] en *Cynoglossum officinale, Polygonatum odoratum, Viola riviniana, Fragaria vesca, Prunella vulgaris* en *Potentilla reptans* in de kruidlaag.
- variant met *Alnus glutinosa* (CB1-Ag): *Alnus glutinosa* (boomlaag), *Humulus lupulus, Lysimachia vulgaris, Iris pseudacorus, Galium aparine, Poa trivialis en Glechoma hederacea*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap vormt het voorlopige eindstadium van de successie op de strandvlakten en in de duinvalleien van het kalkrijke duinlandschap. Zij staat duidelijk onder invloed van grondwater, maar langdurige inundaties treden niet of weinig op. Zij is nauw verwant met *Rhamnus cathartica*-variant van de gemeenschap met *Crataegus monogyna* (Be-Rc), die deze gemeenschap aan de hoge, droge zijde vaak begrenst. Op plaatsen met langdurige inundaties wordt zij aan de lage zijde begrensd door de gemeenschap met *Salix cinerea* (variant met *Iris pseudacorus,* Sci-Ip). De bodem van deze gemeenschap is ook op geringe diepte kalkhoudend en het toestromende grondwater is basenrijk. Dit is een belangrijk verschil met de volgende gemeenschap. De variant met *Betula pubescens* omvat de relatief droge mineraalrijke vormen van deze gemeenschap. Dit uit zich in een hoge presentie van bos- en struweelplanten van relatief droge bodem. De variant met *Alnus glutinosa* komt voor op nattere plaatsen, waar in de bovenste bodemlaag meestal sprake is van ophoping van organische stof.
Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt in Zuidwest-Nederland uitsluitend voor op Voorne. Zij is daar vrij algemeen en komt zowel in de noordelijke als zuidwestelijke duinen over grote oppervlakten voor.
Syntaxonomische positie: Meltzer publiceerde al in 1941 opnamen van deze gemeenschap van Voorne, maar rekende deze toen nog tot een aparte subassociatie van het duindoorn-ligusterstruweel.[855] Boerboom (1960) beschreef dit struweelbos voor het eerst als een aparte associatie. De twee varianten behoren beide tot de (vochtige) subassociatie *Crataego-Betuletum menthetosum* Boerboom 1960.

CB2 Gemeenschap met *Betula pubescens* en *Sorbus aucuparia*

(RG Rubus fruticosus [Betulion pubescentis])

Karakteristiek: Vochtig berkenbos in oppervlakkig ontkalkte duinvalleien met een neerwaarts gerichte grondwaterstroom.
Diagnostische soorten: *Betula pubescens, Lonicera periclymenum, Crataegus monogyna, Sorbus aucuparia, Prunus serotina, Rubus vigorosus, Dryopteris dilatata, Dryopteris carthusiana* en *Juncus effusus*.
Onderverdeling: Deze gemeenschap kan niet verder worden onderverdeeld
Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap neemt in de minder kalkrijke duinen van Walcheren en Schouwen dezelfde plaats in als de vorige gemeenschap in de kalkrijkere duinen van Voorne. Behalve verschillen in het initiële kalkgehalte van de bodem speelt hierbij ook de hydrologische situatie een rol. Deze gemeenschap komt voor in valleien waar infiltratie overheerst. Bij de vorige gemeenschap is meestal sprake van toestromend grondwater.
Ruimtelijke verspreiding: Dit type berkenbos komt vrijwel uitsluitend voor op Walcheren (Oranjezon) en Schouwen (Zeepe) en is daar vrij algemeen.
Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap is voor zover bekend tot nu toe niet beschreven. Hoewel de structuur en deels ook de soortensamenstelling van de boom- en struiklaag overeenkomsten vertoont met het *Crataego-Betuletum,* kan zij niet tot deze associatie worden gerekend omdat de kensoorten van *Rhamno-Prunetea* en *Querco-Fagetea* grotendeels ontbreken. Hun rol wordt overgenomen door soorten van de *Lonicero-Rubetea* en de *Quercetea*, wat erop wijst dat dit duinberkenbos veel meer verwantschap vertoont met de bossen van zure bodem. De gemeenschap neemt een tussenpositie in tussen de (droge) eiken-berkenbossen (*Quercion robori-petraeae*) en het (natte) berkenbroekbos (*Betulion pubescentis*), maar associatiekensoorten van beide verbonden ontbreken. Zij kan het best gerekend worden tot de *RG Rubus fruticosus [Betulion pubescentis]*.[856]

RGLR Gemeenschap met *Lonicera periclymenum* en *Rubus vigorosus*

(RG Rubus vigorosus [Lonicero-Rubion] nom. nov.)

Karakteristiek: Laag tot middelhoog braamstruweel, waarin ook andere houtige gewassen kunnen voorkomen.
Diagnostische soorten: *Rubus vigorosus, Lonicera periclymenum, Dryopteris dilatata* en *Calamagrostis epigejos*. Ook *Rubus gratus* en *Rubus sprengelii* komen voor.
Onderverdeling: Deze gemeenschap kan worden onderverdeeld in twee varianten:

- variant met *Polypodium vulgare* (RGLR-Pv): *Polypodium vulgare, Dryopteris carthusiana, Prunus serotina, Sorbus aucuparia, Polytrichum formosum, Dicranum scoparium, Prunus serotina,*

853 Sloet van Oldruitenborgh (1976); Haveman *et al.* (1999b).

854 In de synoptische tabel worden *Betula pubescens* en *Betula pendula* in deze gemeenschap beide vermeld met presentieklasse III. Dit hangt samen met onduidelijkheden rondom de systematiek van *Betula*-soorten in duinstruwelen. In het verleden zijn berken in de duinen van Voorne vaak genoteerd als Betula (cf) pendula (zie onder andere Sloet van Oldruitenborgh, 1976). Het merendeel van de *Betula*-individuen in deze gemeenschap moet echter tot *Betula pubescens* worden gerekend.

855 Meltzer (1941).

856 Stortelder *et al.* (1999b).

Sorbus aucuparia, Hypnum jutlandicum. Op Walcheren komen ook *Rubus elegantispinosus* en *Teucrium scorodonia* veel in deze variant voor.
- inopsvariant (RGLR-in): soortenarme variant, gedomineerd door *Juncus effusus*.

Landschapsecologische positie en milieu: Deze gemeenschap is kenmerkend voor de beginnende struweelontwikkeling in kalkarme en oppervlakkig ontkalkte duinlandschappen. Zij wordt vooral aangetroffen op noordhellingen (variant met *Polypodium vulgare*) en in randzones en hogere gedeelten van verzuurde binnenduinvalleien (inopsvariant). In de successie volgt de variant met *Polypodium vulgare* vaak op verruigde vormen van de gemeenschap met *Carex arenaria* en *Dicranum scoparium* (RGDs) of op verouderde duindoornstruwelen (*Rubus*-variant van de gemeenschap met *Hippophae rhamnoides* en *Ligustrum vulgare,* HL-Rv). De inopsvariant ontwikkelt zich meestal vanuit of nabij verruigde en verzuurde vochtige schraallandzones (gemeenschap met *Danthonia decumbens* en *Carex trinervis,* RGDd). De bodem is bij deze gemeenschap oppervlakkig sterk verzuurd (pH-KCL < 4). Dit hangt samen met de ophoping van organisch stof die niet of nauwelijks wordt gemengd met onderliggend mineraal zand. In de variant met *Polypodium vulgare* is op een diepte van 70-100 cm -mv. soms nog licht kalkhoudend zand aanwezig (0,5-1% $CaCO_3$). De invloed van de hierin aanwezige buffercapaciteit reikt echter niet tot in de toplaag. Dit is een belangrijk verschil met gemeenschap van *Salix repens* (PS), die in meer dynamische omstandigheden een vergelijkbare standplaats kan bezetten. De inopsvariant komt voor in vochtiger omstandigheden en een andere landschapsecologische positie. Zij heeft haar hoofdverspreiding in de ontkalkte delen van het vlakke binnenduingebied, waar als gevolg van infiltrerend grondwater de buffering van de bovenste bodemlagen ontbreekt.

Ruimtelijke verspreiding: Deze gemeenschap komt vooral op Walcheren algemeen voor. Op Schouwen is zij vrij algemeen in het oostelijk deel van Zeepe en plaatselijk ook elders in het binnenduingebied. Op Goeree komt zij vooral voor in de oostelijke helft van de West- en Middelduinen. In de binnenduingebieden komen beide varianten vaak naast elkaar voor en karakteriseren dan de noordhellingen en de randen van vochtige valleien.

Syntaxonomische positie: Deze gemeenschap behoort tot de recent nieuw onderscheiden Braam-klasse (*Lonicero-Rubetea plicati*).[857] Wellicht verdient deze gemeenschap de status van nieuwe associatie binnen het enige verbond dat van deze klasse in Nederland aanwezig is (*Lonicero-Rubion sylvatici).* Of dit zo is valt vanuit het regionale perspectief van deze studie niet te overzien. Daarom wordt deze gemeenschap hier vooralsnog beschouwd als een tot nu toe onbeschreven rompgemeenschap (*RG Rubus vigorosus [Lonicero-Rubion sylvatici] nom. nov.*).[858]

857 Haveman (1997); Haveman *et al.* (1999a).

858 Zie ook Haveman & van Haperen (2008). Zij beschrijven binnen de variant met *Polypodium vulgare* twee verschillende vormen van deze gemeenschap (respectievelijk *Polypodium vulgare-Rubus vigorosus*-struweel en *Teucrium scorodonia-Rubus elegantispinosus*-struweel).

Bijlage 2. Synoptische tabellen van de onderscheiden plantengemeenschappen.

2a. Gemeenschappen van natte en vochtige duinvalleien.
2b. Vochtige schraallanden.
2c. Droge pioniervegetaties en duingraslanden.
2d. Duinstruwelen en zoomgemeenschappen.

Per gemeenschap is de presentie (linker kolom) en karakteristieke bedekking (rechterkolom) weergeven. De presentie is ingedeeld in de volgende klassen. De twee hoogste klassen zijn in de tabellen grijs gemarkeerd.

+ = < 10%
I = 10-20%
II = 20-40%
III = 40-60%
IV = 60-80%
V = 80-100%

De karakteristieke bedekking is weergegeven in een ordinale schaal, waarbij de waarden zijn gemiddeld over de opnamen waarin een soort aanwezig was.

Bijlage 2a: Synoptische tabel van de gemeenschappen van natte en vochtige duinvalleien

Gemeenschap	SL	Cf		RGEp			RGJs			CS		JS1				JS2				RGSr		Ctn
Variant		Ce	Pa	Ai	Pa	Vc	Ip	Sr	Rr	Sv	Pp	Gm	typ	Pe	Lv	Gm	typ	inops	Sp	Sp	Pr	
Aantal opnamen	34	29	35	15	38	23	28	53	28	66	50	50	41	23	61	27	43	49	10	45	13	8
waterplanten																						
Callitriche hamulata	.	.	$+^{2}$	II^{6}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Callitriche species	.	.	$+^{2}$	II^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lemna minor	.	.	.	II^{3}	.	$+^{4}$	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ranunculus aquatilis	I^{3}	.	I^{3}	I^{2}	$+^{4}$	II^{4}	$+^{4}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ranunculus baudotii	$+^{2}$	.	.	I^{4}	.	II^{5}	.	$+^{3}$	$+^{2}$	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
soorten van het *Hydrocotylo-Baldellion* (incl. *Samolo-Littorelletum*)																						
Baldellia ran. ranunculoides	II^{4}	.	$+^{3}$	.	I^{5}	II^{4}	$+^{3}$	I^{3}	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.
Potamogeton gramineus	I^{5}	.	$+^{2}$	$+^{4}$	$+^{4}$	$+^{5}$	II^{5}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Juncus bulbosus	II^{5}	III^{4}	II^{3}	I^{5}	I^{3}	.	.	.	.	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	.
Littorella uniflora	V^{6}	II^{4}	II^{3}	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	$+^{5}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Samolus valerandi	V^{4}	I^{3}	II^{3}	I^{3}	III^{4}	IV^{5}	$+^{3}$	$+^{4}$	I^{3}	IV^{4}	$+^{6}$	II^{4}	I^{3}	.	I^{3}	I^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	.	II^{4}	.	.
gemeenschappelijke soorten van het *Hydrocotylo-Baldellion* en het *Nancocyperion flavescentis*																						
Apium inundatum	II^{4}	.	I^{3}	IV^{5}	I^{4}	$+^{3}$	.	.	.	$+^{5}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Veronica scutellata	I^{3}	I^{3}	II^{3}	I^{3}	III^{3}	$+^{5}$	I^{3}	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.
soorten van het *Nanocyperion flavescentis*																						
Isolepis setacea	.	$+^{3}$	III^{3}	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	I^{3}	$+^{3}$	$+^{5}$	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.
Juncus bufonius/ambiguus	$+^{4}$	II^{3}	IV^{4}	II^{4}	$+^{4}$	I^{3}	.	.	II^{4}	II^{3}	II^{3}	$+^{3}$	II^{4}	.	$+^{3}$	I^{4}	$+^{3}$	.	$+^{2}$	I^{3}	.	I^{3}
Sagina procumbens	.	II^{3}	IV^{3}	$+^{2}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{3}$	$+^{2}$	II^{4}	II^{3}	$+^{4}$	$+^{4}$	$+^{3}$	$+^{2}$	$+^{3}$	$+^{4}$	$+^{2}$	I^{3}	IV^{4}	$+^{5}$	.
Centunculus minimus	$+^{4}$	V^{4}	IV^{3}	$+^{4}$	$+^{3}$	.	.	.	.	I^{4}	.	$+^{4}$	II^{4}	.	$+^{2}$	II^{4}	I^{4}	$+^{4}$	.	$+^{4}$	.	.
Radiola linoides	$+^{3}$	IV^{4}	IV^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{5}
Gnaphalium uliginosum	$+^{4}$	I^{4}	II^{4}	I^{3}	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}
soorten van het *Saginion maritimae* (met name *Centaurio-Saginetum*)																						
Sagina maritima	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	.	.	$+^{4}$	II^{4}	.	.	.	.	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.
Plantago coronopus	.	$+^{2}$	$+^{2}$	$+^{2}$	.	.	.	.	.	II^{4}	III^{5}	$+^{3}$	.	.	.	III^{3}	I^{2}	I^{3}	.	$+^{3}$	.	.
Sagina nodosa	.	.	$+^{4}$	.	.	.	.	$+^{3}$	.	IV^{4}	III^{3}	I^{3}	II^{3}	.	$+^{2}$	III^{4}	I^{3}	$+^{4}$	.	II^{4}	I^{4}	.
Centaurium littoralis	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.	.	IV^{4}	III^{3}	I^{3}	I^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	III^{3}	IV^{3}	I^{3}	III^{3}	II^{3}	.	.
Centaurium pulchellum	I^{3}	.	$+^{2}$	.	.	.	.	$+^{2}$	$+^{4}$	IV^{4}	III^{4}	$+^{3}$	I^{3}	.	$+^{3}$	IV^{4}	I^{3}	$+^{4}$	.	$+^{2}$	.	.
Blackstonia perfol. serotina	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	III^{4}	II^{3}	I^{3}	II^{3}	.	$+^{2}$	IV^{4}	V^{3}	I^{3}	.	.	.	.
Parentucellia viscosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	I^{3}	$+^{3}$	$+^{5}$	.	.	III^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	$+^{2}$	$+^{3}$	.	.
Gnaphalium luteo-album	$+^{2}$	.	I^{3}	.	.	.	.	.	.	II^{4}	I^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Vervolg bijlage 2a

Gemeenschap	SL	Cf		RGEp			RGJs			CS		JS1				JS2				RGSr		Ctn
Variant		Ce	Pa	Ai	Pa	Vc	Ip	Sr	Rr	Sv	Pp	Gm	typ	Pe	Lv	Gm	typ	inops	Sp	Sp	Pr	
Aantal opnamen	34	29	35	15	38	23	28	53	28	66	50	50	41	23	61	27	43	49	10	45	13	8
soorten van het *Armerion maritimae*																						
Glaux maritima	$+^{3}$	.	.	.	$+^{6}$	$+^{4}$	.	$+^{3}$	$+^{4}$	IV^{4}	I^{4}	IV^{4}	I^{3}	.	$+^{3}$	IV^{4}	I^{4}	I^{4}	.	$+^{3}$	.	.
Juncus gerardii	$+^{3}$	.	.	.	$+^{3}$	$+^{4}$	.	II^{4}	III^{4}	III^{4}	II^{4}	III^{4}	II^{3}	.	I^{3}	III^{5}	II^{4}	II^{4}	I^{2}	.	.	.
Oenanthe lachenalii	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}	II^{3}	$+^{3}$	.	II^{4}	I^{3}	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.
soorten van de *Phragmitetea*																						
Eleocharis palustris	V^{5}	II^{4}	III^{3}	IV^{5}	V^{5}	V^{6}	IV^{4}	V^{5}	III^{4}	III^{4}	$+^{3}$	II^{4}	III^{4}	$+^{3}$	III^{4}	.	.	$+^{4}$	.	III^{4}	I^{5}	.
Phragmites australis	I^{3}	.	.	.	I^{3}	III^{4}	III^{5}	IV^{4}	IV^{5}	III^{4}	I^{4}	II^{4}	II^{3}	I^{4}	III^{4}	III^{4}	IV^{4}	II^{4}	II^{4}	I^{3}	.	.
Bolboschoenus maritimus	I^{4}	.	.	.	$+^{5}$	III^{3}	$+^{4}$	$+^{3}$	.	$+^{4}$	$+^{4}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{5}$	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.
Schoenopl. tabernaemontani	$+^{4}$	.	.	.	$+^{3}$	II^{4}	$+^{4}$	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Juncus subnodulosus	$+^{3}$	.	.	.	$+^{4}$	.	II^{6}	$+^{5}$	$+^{8}$	.	.	.	.	$+^{3}$	II^{5}	.	.	.	.	$+^{2}$	I^{3}	.
Iris pseudacorus	.	.	.	.	$+^{3}$	.	III^{4}	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.
Alisma plantago-aquatica	$+^{4}$	.	.	I^{5}	.	$+^{5}$	II^{4}	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ranunculus lingua	.	.	.	.	.	.	II^{4}	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	.	.	.	.	.
soorten van de *Nasturtio-Glycerietalia*																						
Glyceria fluitans	.	.	I^{3}	III^{4}	$+^{4}$	$+^{3}$	.	$+^{7}$	$+^{5}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Veronica catenata	$+^{3}$	.	.	.	$+^{3}$	III^{4}	.	.	$+^{3}$	$+^{4}$	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.
gemeenschappelijke soorten van de *Phragmitetea* en de *Parvocaricetea*																						
Mentha aquatica	V^{4}	II^{4}	IV^{3}	II^{3}	IV^{5}	IV^{4}	IV^{4}	V^{5}	V^{5}	IV^{4}	$+^{3}$	V^{5}	V^{4}	V^{4}	V^{5}	I^{3}	$+^{2}$	$+^{2}$	$+^{3}$	V^{5}	III^{3}	.
Galum palustre	II^{3}	II^{4}	III^{3}	$+^{3}$	IV^{3}	II^{4}	IV^{4}	IV^{4}	III^{4}	$+^{4}$	.	II^{4}	II^{3}	I^{4}	IV^{4}	.	.	.	.	III^{4}	III^{3}	II^{3}
Lycopus europaeus	$+^{4}$	$+^{3}$	$+^{4}$	.	$+^{4}$	.	II^{3}	II^{3}	$+^{3}$	II^{3}	$+^{2}$	II^{3}	II^{3}	I^{3}	II^{3}	$+^{4}$	$+^{2}$	$+^{3}$	.	IV^{3}	II^{3}	.
soorten van de *Parvocaricetea*																						
Calliergonella cuspidata	II^{4}	II^{4}	II^{4}	$+^{3}$	II^{5}	.	II^{4}	III^{7}	III^{6}	II^{4}	$+^{4}$	V^{7}	V^{6}	IV^{6}	V^{7}	$+^{8}$	II^{7}	II^{8}	III^{5}	II^{5}	I^{7}	I^{3}
Juncus articulatus	III^{3}	V^{4}	IV^{4}	II^{3}	IV^{4}	IV^{4}	I^{3}	IV^{4}	III^{4}	V^{4}	III^{3}	IV^{4}	V^{4}	II^{3}	IV^{4}	V^{4}	V^{4}	IV^{4}	IV^{3}	III^{4}	.	V^{4}
Hydrocotyle vulgaris	V^{4}	V^{4}	V^{4}	V^{4}	V^{5}	II^{4}	IV^{5}	IV^{5}	IV^{5}	III^{4}	.	V^{5}	V^{5}	V^{5}	V^{5}	I^{4}	$+^{4}$	II^{5}	IV^{4}	V^{5}	III^{4}	V^{6}
Ranunculus flammula	IV^{3}	IV^{4}	IV^{3}	III^{3}	IV^{4}	I^{4}	II^{4}	IV^{4}	II^{3}	$+^{3}$	.	II^{3}	II^{4}	I^{3}	IV^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	II^{3}	I^{2}	.
soorten van het *Caricion davalianae* (incl. *Junco-Schoenetum nigricantis*)																						
Anagallis tenella	$+^{8}$	.	.	.	$+^{4}$	.	.	I^{4}	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{5}$	III^{5}	I^{4}	II^{5}	.	.	.	.	.	.	.
Carex oederi oederi	IV^{4}	V^{4}	IV^{4}	.	II^{3}	I^{4}	.	$+^{4}$	I^{3}	IV^{4}	$+^{3}$	IV^{4}	IV^{4}	I^{3}	II^{3}	V^{5}	V^{5}	III^{4}	II^{4}	III^{4}	.	I^{3}
Parnassia palustris	$+^{3}$	I^{3}	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}	II^{5}	IV^{4}	IV^{4}	III^{4}	$+^{3}$	III^{4}	V^{4}	II^{3}	III^{3}	I^{4}	.	.
Epipactis palustris	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	I^{2}	I^{3}	$+^{3}$	III^{3}	IV^{3}	III^{4}	I^{3}	II^{3}	V^{4}	III^{4}	IV^{5}	I^{3}	.	.
Dactylorhiza incarnata	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{2}	$+^{3}$	.	III^{3}	II^{3}	II^{3}	I^{3}	$+^{3}$	I^{3}	$+^{2}$	$+^{4}$	II^{3}	.	.
Liparis loeselii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	II^{3}	I^{3}	.	$+^{3}$	$+^{2}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	.
Equisetum variegatum	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{7}$	$+^{5}$	II^{5}	$+^{5}$	$+^{4}$	.	$+^{4}$	$+^{5}$	.	.	.	.
Gentianella amarella	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{3}	II^{4}	I^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	$+^{3}$	.	.	.	.	.
Schoenus nigricans	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{6}$	$+^{5}$	II^{6}	$+^{5}$	.	$+^{6}$	.	.	.	.	.
Campylium stellatum	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	$+^{4}$	.	$+^{5}$	.	$+^{5}$	II^{6}	$+^{3}$	I^{5}	.	I^{4}	$+^{5}$	.	.	.	.
Aneura pinguis	.	$+^{5}$	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}	I^{2}	I^{4}	I^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	.	II^{4}	$+^{2}$	.	.	.	I^{5}
Pellia endivifolia	$+^{3}$	$+^{4}$	.	.	.	.	.	.	.	I^{5}	$+^{4}$	II^{4}	II^{3}	.	$+^{4}$	.	I^{4}	.	.	.	.	.
soorten van het *Caricion nigrae* (incl. *Caricetum trinervae-nigrae*)																						
Agrostis canina	$+^{3}$	III^{3}	III^{5}	I^{3}	I^{5}	.	.	$+^{7}$	.	.	.	$+^{5}$	$+^{4}$	.	$+^{5}$	.	$+^{2}$	.	.	.	.	II^{4}
Carex nigra	I^{3}	I^{3}	$+^{4}$	.	I^{5}	.	I^{4}	III^{5}	$+^{4}$	.	.	II^{4}	$+^{4}$	$+^{4}$	II^{5}	$+^{4}$	.	$+^{3}$	$+^{2}$	$+^{2}$	.	IV^{4}
Carex trinervis	II^{4}	III^{4}	II^{3}	.	I^{3}	.	$+^{3}$	I^{4}	I^{5}	$+^{3}$	$+^{4}$	I^{4}	III^{4}	IV^{4}	III^{4}	.	.	.	.	III^{4}	IV^{4}	IV^{5}
Carex x timmiana	I^{4}	II^{4}	$+^{5}$	.	II^{5}	.	I^{5}	II^{5}	.	$+^{6}$	.	$+^{6}$	$+^{4}$	I^{4}	$+^{5}$	.	.	$+^{7}$	.	$+^{4}$	.	III^{4}
Polytrichum species	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV^{5}
Sphagnum species	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V^{8}	.	.	I^{3}
Drosera rotundifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{5}	.	.	.
Aulacomnium palustre	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III^{5}	.	.	.
Osmunda regalis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV^{4}
Carex ovalis	.	I^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV^{4}
soorten van het *Pyrolo-Salicetum*																						
Pyrola rotundifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	II^{5}	$+^{2}$	$+^{4}$	I^{3}	III^{4}	.
Monotropa hypopithys	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	II^{4}	.
soorten van vochtige schraallanden																						
Leontodon saxatilis	$+^{2}$	I^{4}	I^{4}	.	.	.	.	$+^{2}$	$+^{4}$	II^{4}	IV^{4}	II^{3}	II^{3}	I^{4}	$+^{3}$	V^{4}	V^{4}	III^{4}	III^{3}	.	.	.
Linum catharticum	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{4}$	II^{4}	III^{5}	III^{4}	V^{4}	II^{4}	I^{3}	V^{4}	V^{5}	II^{4}	II^{4}	I^{3}	.	.
Euphrasia stricta	.	$+^{3}$	$+^{4}$	.	.	.	.	.	.	II^{4}	II^{3}	III^{4}	IV^{3}	III^{4}	$+^{3}$	III^{4}	IV^{4}	II^{3}	III^{3}	II^{3}	.	.
Carex flacca	.	I^{2}	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{4}$	I^{3}	II^{3}	$+^{4}$	II^{4}	IV^{4}	III^{4}	II^{4}	III^{4}	V^{5}	II^{4}	III^{3}	.	.	.

Vervolg bijlage 2a

Gemeenschap	SL	Cf		RGEp			RGJs			CS		JS1				JS2				RGSr		Ctn
Variant		Ce	Pa	Ai	Pa	Vc	Ip	Sr	Rr	Sv	Pp	Gm	typ	Pe	Lv	Gm	typ	inops	Sp	Sp	Pr	
Aantal opnamen	34	29	35	15	38	23	28	53	28	66	50	50	41	23	61	27	43	49	10	45	13	8
soorten van de *Plantaginetalia* en het *Lolio-Potentillion*																						
Agrostis stolonifera	III^{3}	III^{3}	IV^{4}	III^{3}	IV^{5}	V^{4}	III^{4}	V^{6}	IV^{6}	V^{5}	V^{5}	V^{5}	V^{5}	III^{4}	V^{6}	V^{5}	V^{4}	IV^{4}	III^{3}	V^{5}	I^{3}	.
Potentilla anserina	II^{3}	+^{3}	IV^{3}	I^{2}	III^{4}	+^{4}	I^{4}	III^{4}	III^{4}	II^{4}	+^{3}	III^{3}	III^{4}	IV^{4}	III^{5}	II^{3}	+^{3}	+^{4}	+^{4}	II^{3}	+^{2}	.
Plantago major s.l.	I^{4}	II^{3}	III^{3}	+^{4}	I^{3}	+^{2}	.	+^{3}	II^{3}	IV^{3}	II^{3}	II^{3}	I^{3}	+^{4}	+^{3}	III^{3}	I^{3}	I^{2}	.	III^{4}	.	.
Carex distans	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	II^{4}	I^{3}	II^{4}	+^{3}	I^{4}	+^{6}	V^{5}	IV^{5}	IV^{4}	III^{3}	.	.	.
Lotus glaber	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	I^{3}	+^{4}	+^{7}	I^{4}	IV^{4}	+^{3}	I^{3}	II^{4}	IV^{4}	I^{3}	I^{4}	.	.	.
Trifolium fragiferum	.	.	+^{2}	.	.	.	.	II^{4}	II^{4}	II^{3}	I^{5}	II^{4}	II^{4}	+^{4}	I^{4}	V^{5}	III^{3}	I^{3}	.	.	.	.
Festuca arundinacea	.	.	.	.	.	.	I^{4}	+^{3}	II^{5}	+^{3}	+^{2}	+^{4}	+^{3}	II^{3}	+^{3}	+^{4}	+^{3}	I^{3}	I^{4}	.	.	.
Carex otrubae	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	III^{4}	+^{3}	.	.	.	.	.	+^{3}	+^{3}	I^{4}	.	.	.	.
Odontites verna	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	+^{3}	I^{3}	II^{3}	.	+^{3}	II^{3}	+^{4}	.	+^{2}	.	.	.
Eleocharis quinqueflora	+^{3}	+^{4}	+^{2}	.	.	.	.	+^{4}	.	I^{5}	+^{3}	II^{5}	III^{4}	.	II^{4}	+^{6}	+^{3}	.	.	.	.	.
Blysmus compressus	.	.	.	.	+^{3}	.	+^{3}	+^{4}	+^{5}	.	.	+^{5}	+^{6}	II^{4}	I^{4}	.	.	.	.	.	.	.
Carex hirta	.	.	.	I^{2}	+^{3}	+^{8}	+^{5}	+^{4}	II^{5}	+^{3}	.	.	+^{3}	.	I^{3}	.	.	.	.	II^{3}	.	.
Alopecurus geniculatus	.	+^{2}	+^{2}	.	.	.	.	+^{4}	II^{5}	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	+^{2}	.	.	.	.
soorten van de *Molinietalia*																						
Caltha palustris	.	.	.	.	.	.	I^{3}	II^{4}	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.
Lotus uliginosus	.	I^{3}	.	.	+^{4}	.	+^{5}	+^{2}	I^{5}	.	.	.	+^{5}	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	II^{4}
Scuttellaria galericulata	+^{3}	.	.	.	+^{3}	.	I^{3}	.	.	.	.	.	I^{3}	+^{4}	II^{3}	.	.	.	+^{3}	I^{3}	.	.
Lychnis flos-cuculi	.	.	+^{3}	.	.	.	.	+^{3}	I^{4}	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	+^{4}	II^{3}	+^{4}	.	.
Dactylorhiza majalis s.l.	.	.	.	.	.	.	.	+^{2}	II^{4}	.	.	+^{3}	I^{3}	+^{3}	+^{3}	+^{2}	+^{3}	I^{3}	II^{2}	.	.	.
Rhinanthus angustifolius	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	I^{2}	.	.	+^{3}	II^{3}	.	+^{3}	+^{4}	II^{3}	+^{3}	.	.	.	.
Hypericum tetrapterum	.	.	.	.	.	.	+^{2}	.	+^{3}	+^{3}	.	.	II^{3}	II^{3}	I^{3}	.	+^{3}	+^{3}	I^{3}	+^{2}	.	.
Cirsium palustre	.	I^{2}	+^{3}	.	.	+^{2}	.	+^{3}	I^{3}	I^{3}	.	I^{3}	II^{3}	II^{3}	II^{3}	.	.	+^{2}	II^{6}	III^{3}	II^{3}	.
Equisetum palustre	+^{4}	.	.	.	+^{3}	+^{3}	I^{3}	+^{4}	II^{4}	+^{4}	+^{2}	+^{3}	I^{3}	II^{3}	III^{4}	.	+^{5}	+^{3}	+^{4}	.	.	.
Lythrum salicaria	I^{3}	I^{2}	II^{3}	.	II^{3}	+^{3}	II^{4}	II^{3}	+^{3}	+^{3}	.	+^{3}	+^{3}	+^{3}	III^{4}	.	+^{3}	+^{2}	.	I^{3}	+^{3}	.
Carex disticha	+^{4}	.	.	.	+^{3}	.	IV^{5}	III^{6}	II^{6}	.	.	+^{4}	III^{4}	I^{4}	III^{5}	.	.	.	+^{3}	.	.	.
Lysimachia vulgaris	I^{3}	+^{3}	I^{4}	+^{3}	+^{3}	.	IV^{4}	II^{4}	.	.	.	+^{3}	+^{4}	II^{4}	III^{5}	.	.	.	.	I^{3}	.	I^{3}
Myosotis laxa cespitosa	I^{3}	+^{4}	I^{3}	+^{4}	I^{4}	II^{4}	.	II^{3}	II^{3}	+^{3}	.	I^{4}	II^{3}	.	I^{3}	.	.	+^{2}	.	II^{3}	.	.
Molinia caerulea	+^{3}	IV^{4}	II^{3}	.	I^{3}	.	.	.	.	.	.	+^{2}	.	.	+^{3}	.	+^{3}	.	.	+^{4}	+^{3}	.
Carex panicea	+^{3}	I^{3}	I^{3}	+^{5}	+^{4}	.	+^{3}	I^{4}	II^{4}	+^{3}	.	+^{3}	I^{3}	III^{5}	III^{4}	+^{4}	.	.	.	+^{4}	.	.
Potentilla erecta	+^{3}	II^{3}	II^{3}	.	I^{4}	.	.	.	.	.	.	.	I^{5}	V^{5}	III^{4}	.	.	.	.	I^{3}	.	I^{3}
Galium uliginosum	.	.	I^{3}	.	.	.	.	+^{3}	I^{3}	+^{5}	.	III^{4}	IV^{4}	IV^{4}	II^{4}	.	+^{3}	.	.	IV^{4}	II^{4}	.
Valeriana dioica	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{5}	+^{4}	.	.	.	.	.	.	.
Valeriana officinalis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	+^{3}	+^{3}	.	.	.	II^{3}	.	.	.
Ophioglossum vulgatum	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}	.	+^{2}	.	.	I^{3}	+^{3}	.	.	.	.	+^{2}	.	.
klassekensoorten van de *Molinio-Arrhenatheretea*																						
Ranunculus repens	+^{2}	.	III^{3}	+^{2}	I^{3}	I^{2}	II^{3}	I^{3}	IV^{5}	+^{3}	.	I^{3}	II^{4}	III^{4}	III^{4}	+^{4}	.	+^{2}	+^{3}	III^{4}	II^{3}	.
Holcus lanatus	.	+^{3}	+^{3}	+^{2}	+^{2}	+^{3}	I^{3}	+^{2}	II^{4}	II^{4}	III^{4}	III^{4}	IV^{4}	II^{4}	I^{4}	II^{4}	II^{4}	II^{3}	V^{3}	III^{5}	II^{3}	.
Festuca rubra	.	.	+^{3}	.	.	.	.	+^{3}	II^{4}	I^{4}	V^{6}	III^{5}	II^{4}	II^{4}	+^{3}	III^{5}	V^{5}	IV^{4}	III^{3}	I^{4}	I^{3}	.
Trifolium repens	.	+^{4}	II^{3}	.	.	.	.	+^{4}	II^{3}	II^{4}	III^{4}	II^{4}	III^{4}	III^{5}	III^{3}	V^{4}	III^{4}	I^{3}	III^{4}	I^{3}	.	.
Trifolium pratense	.	.	.	.	.	.	.	+^{2}	I^{3}	+^{2}	+^{4}	.	III^{4}	I^{4}	+^{4}	II^{4}	II^{4}	I^{4}	I^{3}	.	.	.
Trifolium dubium	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.	+^{2}	I^{3}	II^{4}	+^{3}	+^{4}	+^{3}	+^{2}	III^{3}	II^{3}	I^{2}	III^{3}	+^{3}	.	.
Poa pratensis	.	.	+^{2}	.	.	.	.	.	II^{3}	I^{3}	IV^{4}	I^{4}	II^{3}	.	+^{4}	II^{4}	II^{3}	II^{3}	+^{2}	I^{3}	.	.
Cerastium fontanum	.	.	+^{2}	.	.	.	.	.	I^{3}	I^{3}	III^{3}	+^{3}	I^{3}	+^{3}	.	II^{3}	I^{3}	I^{2}	IV^{3}	II^{3}	.	.
Taraxacum species	.	+^{2}	+^{2}	.	.	.	.	+^{2}	+^{3}	I^{3}	II^{3}	+^{2}	I^{2}	+^{3}	+^{3}	I^{2}	I^{3}	I^{3}	+^{3}	+^{3}	+^{3}	.
Prunella vulgaris	+^{3}	.	I^{3}	.	.	.	.	+^{3}	I^{3}	II^{3}	.	III^{4}	V^{4}	III^{4}	III^{3}	+^{4}	I^{4}	I^{3}	IV^{3}	II^{3}	.	.
Vicia cracca	.	.	.	.	.	.	.	+^{4}	II^{4}	.	.	.	+^{3}	I^{3}	III^{4}	.	.	+^{2}	.	+^{2}	.	.
Cardamine pratensis	+^{3}	.	I^{3}	+^{3}	II^{3}	+^{4}	II^{3}	II^{3}	II^{4}	+^{3}	+^{2}	+^{3}	III^{3}	I^{3}	II^{3}	.	+^{3}	.	.	II^{3}	.	.
Ranunculus acris	.	.	.	.	+^{2}	.	+^{2}	+^{3}	II^{3}	+^{2}	.	.	II^{3}	I^{3}	+^{3}	.	.	+^{2}	I^{3}	.	.	.
Poa trivialis	+^{2}	.	+^{4}	.	.	.	+^{3}	.	III^{4}	+^{2}	+^{5}	+^{4}	.	.	+^{4}	+^{5}	+^{5}	.	+^{2}	+^{3}	I^{4}	.
Potentilla reptans	.	.	+^{2}	.	+^{2}	.	+^{3}	I^{3}	I^{3}	I^{4}	.	+^{5}	+^{3}	III^{3}	III^{4}	.	.	.	.	II^{3}	I^{4}	I^{3}
Pseudoscleropodium purum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{4}	.	.	I^{4}	+^{4}	+^{4}	.	+^{3}	+^{5}	III^{4}	.	+^{6}	II^{3}
Plantago lanceolata	.	.	+^{3}	.	.	.	.	+^{2}	II^{3}	+^{3}	.	.	I^{3}	+^{5}	+^{3}	+^{2}	+^{3}	+^{2}	.	.	.	.
soorten van de *Koelerio-Corynephoretea*																						
Jacobaea vulgaris	.	+^{2}	.	.	.	+^{3}	+^{2}	+^{2}	+^{3}	II^{3}	+^{3}	+^{3}	I^{3}	+^{3}	+^{3}	+^{3}	+^{2}	+^{3}	.	IV^{3}	III^{4}	.
Carex arerenaria	+^{4}	II^{3}	II^{3}	.	.	.	.	.	.	II^{4}	+^{4}	I^{3}	+^{4}	I^{3}	.	.	+^{5}	I^{4}	I^{3}	II^{3}	II^{3}	II^{3}
Festuca ovina s.l.	.	II^{3}	+^{2}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	+^{4}	.	+^{5}	.	+^{3}	I^{3}	+^{5}	II^{3}	.
Veronica officinalis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	III^{3}	.

Vervolg bijlage 2a

Gemeenschap	SL	Cf		RGEp			RGJs			CS		JS1				JS2				RGSr		Ctn
Variant		Ce	Pa	Ai	Pa	Vc	Ip	Sr	Rr	Sv	Pp	Gm	typ	Pe	Lv	Gm	typ	inops	Sp	Sp	Pr	
Aantal opnamen	34	29	35	15	38	23	28	53	28	66	50	50	41	23	61	27	43	49	10	45	13	8
	ruigte- en struweelplanten																					
Rubus caesius	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	I^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	I^{3}	I^{3}	II^{4}	III^{4}	$+^{2}$	.	.	.	I^{3}	$+^{4}$	.
Sonchus arvensis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{3}	III^{3}	II^{3}	$+^{4}$	$+^{2}$	$+^{3}$	$+^{4}$	II^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	$+^{3}$	II^{4}	.
Cirsium arvense	$+^{2}$	.	.	$+^{3}$	.	$+^{2}$	$+^{2}$	$+^{2}$	$+^{2}$	II^{3}	II^{2}	I^{3}	$+^{3}$	II^{3}	$+^{3}$	I^{3}	$+^{3}$	I^{3}	.	III^{3}	II^{3}	.
Eupatorium cannabinum	$+^{5}$	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{4}$	I^{3}	$+^{6}$	II^{3}	II^{3}	IV^{3}	III^{3}	I^{3}	III^{3}	$+^{4}$	II^{3}	I^{3}	III^{3}	II^{3}	II^{4}	.
Salix repens	II^{3}	V^{5}	III^{3}	$+^{2}$	II^{3}	$+^{3}$	I^{3}	IV^{4}	I^{3}	IV^{4}	I^{3}	V^{5}	V^{5}	V^{5}	V^{5}	IV^{5}	V^{6}	V^{7}	V^{6}	V^{6}	V^{8}	V^{3}
Calamagrostis epigejos	$+^{3}$	III^{3}	$+^{3}$	.	.	.	$+^{3}$	$+^{4}$	I^{3}	III^{4}	II^{3}	IV^{5}	II^{4}	III^{4}	II^{4}	$+^{4}$	II^{4}	III^{4}	III^{3}	IV^{4}	V^{5}	V^{4}
Salix cinerea/x multinervis	$+^{2}$	III^{3}	$+^{4}$	.	I^{3}	.	$+^{3}$	III^{3}	.	II^{3}	.	II^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	I^{3}	$+^{3}$	II^{3}	III^{3}	IV^{3}	$+^{3}$	$+^{5}$	IV^{4}
Hippophae rhamnoides	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	$+^{4}$	.	II^{3}	I^{2}	II^{3}	I^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	II^{3}	II^{3}	II^{3}	I^{3}	I^{3}	II^{4}	.
Betula species	.	II^{3}	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	.	.	I^{3}	$+^{2}$	$+^{2}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	III^{4}	.	II^{3}	III^{6}
Crataegus monogyna	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	.	I^{2}	II^{3}	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.
Rhamnus cathartica	$+^{3}$									$+^{3}$			II^{3}	II^{2}	I^{3}							
	overige soorten																					
Persicaria amphibia	I^{3}	.	II^{3}	II^{4}	I^{4}	$+^{4}$	II^{4}	$+^{3}$	II^{4}	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.	.
Bryum species	.	II^{4}	$+^{3}$	.	.	$+^{3}$	.	.	$+^{4}$	II^{5}	II^{5}	$+^{3}$	$+^{5}$	.	.	.	I^{4}	$+^{7}$	.	$+^{4}$	.	.
Bryum algovicum	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	I^{4}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Bryum pseudotriquetrum	$+^{4}$	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{2}$	$+^{4}$	II^{4}	.	$+^{3}$	.	$+^{5}$	.	.	.	.	.
Campylium species	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	$+^{6}$	$+^{4}$	$+^{5}$	II^{4}	$+^{3}$	$+^{6}$	.	$+^{3}$	$+^{5}$	.	.	.	.
Drepanocladus polygamus	$+^{4}$	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	I^{4}	.	I^{5}	.	$+^{3}$	I^{5}	.	.	.	.	.	.	I^{3}
Drepanocladus species	$+^{3}$	$+^{5}$	.	$+^{5}$	II^{4}	.	I^{6}	I^{4}	I^{7}	$+^{3}$	.	I^{5}	I^{4}	$+^{3}$	I^{5}	.	I^{3}	.	.	$+^{5}$	.	I^{3}
Drepanocludus aduncus	II^{5}	$+^{3}$	$+^{3}$	I^{4}	I^{4}	I^{6}	$+^{7}$	II^{5}	$+^{4}$	I^{4}	.	II^{5}	II^{4}	.	$+^{3}$	$+^{4}$	$+^{3}$	.	.	$+^{6}$	.	.
Warnstorfia fluitans	.	.	.	$+^{4}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}
Epilobium parviflorum	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	.	$+^{3}$	.	II^{3}	II^{3}	II^{3}	II^{4}	I^{3}	II^{3}	.	I^{3}	$+^{2}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	II^{3}	.	.
Equisetum arvense	$+^{3}$	I^{2}	.	.	$+^{4}$	.	.	$+^{4}$	$+^{3}$	I^{3}	$+^{5}$	II^{3}	II^{4}	$+^{3}$	I^{3}	.	II^{3}	III^{4}	III^{2}	$+^{3}$	.	.
Juncus effusus	.	III^{3}	II^{3}	I^{3}	$+^{4}$	.	$+^{2}$	.	.	$+^{2}$	.	.	$+^{3}$	.	$+^{4}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{4}$	.	IV^{5}
Leontodon autumnalis	.	I^{3}	I^{3}	.	.	.	.	$+^{3}$	I^{3}	$+^{3}$	I^{2}	.	II^{4}	.	.	III^{4}	III^{4}	II^{3}	.	.	.	.
Lotus corniculatus	.	I^{3}	II^{4}	.	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	.	$+^{3}$	$+^{4}$	I^{4}	I^{4}	II^{3}	$+^{3}$	II^{3}	II^{4}	I^{3}	$+^{2}$	II^{4}	$+^{3}$	I^{4}
Myosotis palustris	.	.	$+^{2}$	$+^{4}$	II^{4}	.	I^{3}	.	$+^{2}$	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	.
Poa annua	.	$+^{3}$	II^{3}	$+^{4}$	.	.	.	.	$+^{3}$	I^{3}	I^{4}	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	$+^{4}$	$+^{3}$	.	.	I^{3}	.	.
Pulicaria dysenterica	$+^{3}$	.	.	.	$+^{2}$	I^{3}	.	I^{3}	III^{4}	II^{4}	$+^{3}$	III^{4}	III^{4}	II^{3}	II^{3}	I^{3}	I^{3}	II^{3}	II^{5}	.	.	.

Bijlage 2b: Synoptische tabel van de vochtige schraallanden

Gemeenschap	OC			RO		RGCp		BP1		BP2			RGDd	
Variant	Jg	tp	Sn	Hv	Lc	Cn	Mc	Tf	typ	Hv	Pl	Ff	Pe	Ff
Aantal opnamen	71	74	38	9	21	30	33	17	55	9	31	28	41	58
kensoorten van de *Nardetea*, inclusief *Nardo-Galion* en *Botrychio-Polygaletum*														
Danthonia decumbens	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{2}$	IV^{3}	III^{4}	III^{4}	III^{4}	V^{4}	V^{5}	II^{2}	V^{5}	IV^{4}	IV^{5}	IV^{4}
Potentilla erecta	.	.	.	II^{3}	I^{3}	V^{5}	V^{4}	I^{3}	V^{4}	I^{5}	III^{4}	IV^{4}	III^{4}	II^{3}
Viola canina	.	.	.	.	.	$+^{3}$	I^{2}	.	III^{3}	I^{2}	III^{3}	IV^{3}	.	I^{2}
Polygala vulgaris	.	$+^{3}$	I^{4}	.	.	.	$+^{2}$	.	II^{3}	.	III^{3}	II^{3}	.	$+^{3}$
Euphrasia stricta	$+^{4}$	II^{3}	V^{4}	.	.	$+^{2}$	$+^{3}$	$+^{3}$	II^{3}	.	III^{3}	I^{3}	.	$+^{3}$
Carex pulicaris	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	II^{4}	.	$+^{4}$	.	.	.
Spiranthes spiralis	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	.	.
Gentianella campestris	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{4}$	II^{4}	.	.
Hypnum jutlandicum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{6}	$+^{5}$	III^{6}	II^{6}
Veronica officinalis	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	II^{3}	$+^{3}$
Carex pilulifera	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	.	.	.	II^{3}	$+^{3}$
basofiele schraallandsoorten met een brede amplitude														
Carex flacca	II^{4}	IV^{4}	III^{4}	II^{3}	$+^{3}$	I^{4}	$+^{4}$	V^{5}	IV^{4}	.	III^{4}	III^{3}	.	.
Linum catharticum	I^{3}	III^{3}	V^{5}	I^{2}	.	.	$+^{3}$	II^{3}	IV^{3}	I^{2}	.	II^{3}	.	.
Briza media	.	$+^{4}$	.	III^{4}	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{4}$	V^{4}	III^{4}	I^{2}	IV^{4}	III^{4}	.	.
Carex trinervis	$+^{5}$	$+^{4}$	.	I^{5}	$+^{4}$	II^{3}	V^{3}	II^{4}	III^{4}	III^{3}	II^{4}	II^{4}	III^{5}	III^{5}
soorten van de *Melampyro-Holcetea* en de *Lonicero-Rubetea*														
Holcus mollis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	I^{3}
Rubus vigorosus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}	$+^{2}$
Teucrium scorodonia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	$+^{4}$
Rubus sprengelii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	.
gemeenschappelijke kensoorten van de *Nardetea* en de *Koelerio-Corynephoretea*														
Hieracium pilosella	.	$+^{3}$	II^{6}	.	$+^{4}$	.	.	$+^{3}$	II^{2}	.	IV^{4}	II^{4}	I^{4}	II^{5}
Hypochaeris radicata	$+^{3}$	II^{3}	II^{4}	.	III^{3}	$+^{3}$	.	.	II^{2}	I^{2}	IV^{3}	I^{3}	$+^{2}$	II^{4}
Anthoxanthum odoratum	$+^{3}$	I^{4}	$+^{3}$	V^{4}	V^{5}	III^{4}	III^{3}	V^{5}	V^{4}	IV^{5}	V^{5}	V^{4}	IV^{5}	IV^{4}
Agrostis capillaris	.	I^{3}	.	III^{4}	V^{5}	IV^{5}	II^{3}	II^{4}	IV^{4}	IV^{5}	IV^{5}	III^{5}	V^{6}	IV^{5}
Luzula campestris	.	I^{3}	I^{3}	II^{3}	V^{4}	II^{3}	I^{2}	II^{4}	II^{3}	V^{3}	V^{4}	V^{3}	IV^{4}	IV^{4}
Festuca filiformis	$+^{4}$	$+^{5}$	$+^{7}$	.	.	$+^{4}$	II^{5}	.	II^{4}	II^{3}	II^{4}	V^{6}	II^{5}	IV^{6}
Rumex acetosella	.	.	.	.	I^{3}	I^{3}	$+^{3}$	.	I^{3}	.	I^{2}	II^{2}	IV^{3}	V^{3}
kensoorten van de *Koelerio-Corynephoretea*														
Dicranum scoparium	.	$+^{5}$	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	II^{5}	I^{3}	III^{5}	IV^{5}
Carex arenaria	$+^{3}$	I^{3}	$+^{3}$	.	I^{2}	I^{4}	I^{3}	.	II^{3}	IV^{3}	III^{4}	III^{3}	IV^{4}	V^{4}
Galium verum	.	$+^{3}$	.	.	.	$+^{2}$	$+^{6}$	I^{3}	I^{3}	I^{2}	III^{3}	IV^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$
Leontodon saxatilis	I^{4}	III^{3}	V^{4}	II^{2}	III^{3}	.	.	IV^{3}	IV^{4}	I^{3}	IV^{4}	III^{4}	$+^{2}$	$+^{3}$
Jacobaea vulgaris	$+^{3}$	I^{3}	II^{3}	.	IV^{3}	$+^{3}$	I^{3}	III^{2}	I^{3}	V^{4}	II^{3}	II^{3}	I^{3}	I^{3}
Achillea millefolium	.	$+^{3}$	I^{4}	.	I^{3}	.	.	I^{4}	.	I^{3}	II^{3}	$+^{5}$	$+^{5}$	$+^{4}$
Carex caryophyllea	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	$+^{4}$	II^{4}	$+^{5}$	II^{4}	$+^{3}$	$+^{3}$
Hypnum cupressiforme	.	$+^{9}$	II^{4}	.	.	.	$+^{5}$	.	I^{3}	.	I^{4}	I^{4}	II^{5}	II^{5}
Aira praecox	.	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	$+^{3}$	.	I^{3}	I^{3}	I^{3}	II^{4}
Polytrichum juniperinum	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	.	I^{4}	$+^{3}$	II^{4}	II^{4}
Cerastium arvense	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	$+^{2}$	.	II^{3}	$+^{2}$	.	I^{2}
Agrostis vineale	.	.	$+^{3}$	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	.	.	I^{4}	$+^{5}$	II^{3}
Helictotrichon pubescens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}	$+^{4}$	.	.
Ononis repens repens	$+^{3}$	.	II^{4}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium arvense	.	.	II^{4}	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	.	.
kensoorten van het *Centaurio-Saginetum*														
Sagina nodosa	$+^{4}$	$+^{3}$	IV^{4}	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	$+^{4}$	.	$+^{2}$	.
Blackstonia perfoliata serotina	$+^{3}$	$+^{4}$	IV^{4}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Centaurium littorale	$+^{2}$	$+^{2}$	IV^{4}	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	.	.	$+^{3}$	.
Centaurium pulchellum	I^{3}	$+^{3}$	II^{3}	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	.	.	.	.
Parentucellia viscosa	$+^{3}$	I^{3}	II^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	.
Plantago coronopus	$+^{3}$	$+^{3}$	II^{4}	.	.	$+^{3}$	.	.	I^{3}	.	.	$+^{2}$	$+^{4}$	$+^{3}$
Centaurium erythraea	.	I^{2}	I^{3}	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	II^{3}	$+^{4}$	$+^{2}$	$+^{3}$	$+^{3}$
kensoorten van het *Nanocyperion flavescentis*														
Sagina procumbens	$+^{4}$	$+^{2}$	$+^{3}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{2}$	I^{3}	III^{3}	IV^{3}	I^{3}	II^{3}	I^{3}	I^{3}
Centunculus minimus	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	II^{3}	.	.	II^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$
Radiola linoides	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	II^{3}	.	.	I^{3}	$+^{3}$	$+^{5}$

Vervolg bijlage 2b

Gemeenschap	OC			RO		RGCp		BP1		BP2			RGDd	
Variant	Jg	tp	Sn	Hv	Lc	Cn	Mc	Tf	typ	Hv	Pl	Ff	Pe	Ff
Aantal opnamen	71	74	38	9	21	30	33	17	55	9	31	28	41	58
diagnostische soorten van het *Lolio-Potentillion* (incl. klassekensooorten)														
Agrostis stolonifera	V^{5}	IV^{4}	IV^{5}	II^{2}	I^{3}	I^{5}	II^{3}	V^{5}	II^{4}	.	+^{5}	+^{5}	+^{4}	.
Trifolium fragiferum	III^{4}	I^{3}	III^{4}	.	.	.	.	IV^{5}	I^{4}	.	.	.	.	.
Potentilla anserina	III^{4}	I^{4}	+^{4}	III^{5}	+^{3}	+^{3}	I^{3}	IV^{4}	III^{4}	II^{3}	+^{4}	I^{2}	.	.
Potentilla reptans	+^{3}	+^{4}	.	II^{3}	.	+^{4}	.	V^{4}	II^{3}	II^{4}	II^{3}	I^{4}	+^{4}	.
Carex otrubae	II^{3}	I^{3}	+^{3}	I^{3}	.	.	.	.	.	I^{3}	.	.	.	.
Carex hirta	+^{4}	+^{4}	.	II^{3}	II^{2}	.	+^{2}	III^{4}	+^{4}	I^{4}	II^{4}	.	+^{4}	.
Persicaria amphibia	.	+^{2}	.	II^{2}	I^{4}	.	.	III^{3}	.	.	.	.	.	.
Blysmus compressus	I^{4}	.	+^{3}	.	.	.	.	III^{4}	.	.	.	.	.	.
Triglochin palustris	I^{3}	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Eleocharis palustris / El. uniglumis	II^{4}	+^{2}	.	.	.	+^{2}	I^{2}	I^{4}	II^{4}	II^{4}	.	.	+^{2}	.
Odontites verna	I^{3}	+^{5}	+^{5}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
diagnostische soorten van het *Ononido-Caricetum distantis*														
Carex distans	V^{5}	IV^{4}	IV^{4}	.	.	.	.	.	.	I^{3}	.	.	.	.
Lotus glaber	II^{4}	I^{3}	II^{4}	.	.	.	.	.	+^{4}	.	.	.	.	.
Ononis repens spinosa	+^{4}	II^{5}	II^{5}	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.
kensoorten van het *Juncetum gerardii* en het *Oenantho-Juncetum maritimi*														
Juncus gerardii	IV^{5}	I^{5}	+^{4}	I^{5}	.	.	.	III^{4}	+^{3}	.	.	.	.	.
Glaux maritima	II^{4}	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Oenanthe lachenalii	II^{4}	+^{3}	.	.	.	.	.	II^{3}	.	.	.	.	.	.
Juncus maritima	I^{5}	.	+^{3}	II^{5}	.	.	.	+^{4}	+^{4}	.	.	.	.	.
kensoorten van de *Parvocaricetea* (incl. verbonden en associaties)														
Hydrocotyle vulgaris	I^{4}	+^{4}	.	V^{6}	II^{4}	IV^{4}	III^{3}	V^{5}	V^{4}	IV^{3}	II^{3}	I^{3}	+^{5}	+^{3}
Carex nigra (incl. C. x timmiana)	I^{4}	+^{4}	.	V^{5}	IV^{6}	IV^{5}	I^{3}	V^{5}	III^{4}	II^{4}	I^{4}	I^{3}	II^{5}	+^{3}
Juncus articulatus	III^{3}	II^{3}	III^{4}	II^{3}	+^{3}	+^{3}	+^{2}	IV^{4}	IV^{3}	.	I^{3}	.	.	.
Calliergonella cuspidata	I^{5}	III^{7}	I^{4}	III^{6}	II^{4}	+^{7}	I^{5}	V^{5}	IV^{5}	.	I^{3}	+^{5}	+^{3}	.
Mentha aquatica	II^{4}	+^{3}	+^{3}	III^{4}	.	.	II^{3}	V^{4}	III^{3}	II^{3}	+^{2}	.	.	.
Agrostis canina	.	+^{3}	.	II^{4}	.	II^{5}	IV^{5}	+^{6}	II^{4}	.	+^{3}	+^{4}	+^{6}	+^{4}
Eleocharis quinqueflora	+^{6}	.	.	.	.	.	.	I^{5}	I^{4}	.	.	.	.	.
Galium palustre	+^{2}	+^{2}	.	I^{3}	+^{3}	I^{4}	II^{2}	.	I^{4}	I^{2}	+^{3}	+^{2}	.	.
Ranunculus flammula	+^{3}	+^{4}	.	III^{2}	.	I^{3}	II^{2}	II^{3}	III^{3}	.	+^{2}	.	.	.
Epipactis palustris	+^{3}	II^{4}	II^{3}	.	.	.	+^{3}	+^{3}	+^{3}	II^{3}	+^{3}	+^{4}	.	.
Parnassia palustris	+^{3}	I^{3}	II^{5}	.	.	.	.	+^{4}	+^{4}	.	.	+^{2}	.	.
Carex oederi oederi	.	+^{2}	III^{4}	.	.	+^{3}	II^{2}	.	II^{3}	.	+^{5}	.	.	.
Gentianella amarella	.	+^{3}	I^{5}	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.
kensoorten van het *Calthion*														
Rhinanthus angustifoolius	+^{3}	II^{4}	II^{4}	IV^{3}	IV^{4}	.	.	.	+^{3}	.	+^{2}	.	+^{2}	.
Dactylorhiza majalis	I^{3}	II^{3}	+^{3}	V^{3}	II^{3}	.	.	II^{3}	+^{4}	II^{2}	+^{2}	+^{2}	.	.
Anacamptis morio	.	I^{3}	I^{3}	II^{2}	IV^{4}	+^{2}	+^{2}	I^{3}	+^{3}	I^{2}	II^{3}	II^{3}	.	.
Lotus pedunculatus	.	+^{3}	.	IV^{3}	III^{3}	I^{5}	II^{3}	.	I^{4}	I^{2}	.	.	+^{3}	+^{3}
Silene flos-cuculi	+^{3}	+^{3}	.	III^{2}	II^{3}	II^{4}	I^{3}	.	+^{2}	.	+^{3}	.	+^{3}	.
Ophioglossum vulgatum	.	+^{2}	.	III^{4}	II^{4}	.	.	+^{6}	+^{5}	III^{3}	+^{5}	.	.	.
Carex disticha	.	.	.	II^{3}	II^{4}	.	.	I^{3}	+^{2}	.	.	+^{3}	.	.
Juncus subnodulosus	.	.	.	II^{4}	+^{6}	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.
kensoorten van het *Junco-Molinion*														
Carex panicea	.	.	.	V^{5}	I^{4}	III^{4}	III^{3}	III^{5}	IV^{5}	.	I^{4}	II^{4}	+^{4}	.
Juncus conglomeratus	.	.	.	I^{4}	+^{3}	III^{4}	IV^{3}	I^{3}	II^{3}	I^{3}	+^{3}	I^{2}	II^{5}	+^{3}
Molinia caerulea	.	.	.	.	.	I^{4}	V^{6}	.	I^{3}	.	+^{4}	+^{6}	.	I^{4}
Succisa pratensis	.	.	.	.	.	+^{4}	III^{4}	.	I^{5}	.	+^{7}	+^{2}	+^{7}	+^{5}
kensoorten van *Molinietalia* (incl. differentierende soorten tov *Arrhenatheretalia*)														
Galium uliginosum	+^{3}	I^{4}	.	IV^{3}	II^{3}	II^{4}	IV^{3}	IV^{4}	II^{3}	.	+^{3}	+^{4}	+^{5}	+^{2}
Cirsium palustre	+^{2}	+^{4}	.	IV^{3}	II^{3}	II^{3}	II^{3}	III^{3}	I^{2}	III^{3}	+^{3}	+^{2}	.	.
Equisetum palustre	I^{3}	+^{3}	.	.	+^{2}	+^{3}	+^{2}	III^{4}	+^{3}	I^{2}	+^{3}	+^{2}	+^{3}	.
Climacium dendroides	.	+^{5}	.	.	+^{4}	.	.	.	II^{4}	.	II^{4}	+^{2}	.	.
Lysimachia vulgaris	.	+^{5}	.	I^{2}	.	+^{5}	I^{2}	.	.	.	.	.	+^{4}	.
Lythrum salicaria	+^{3}	+^{3}	.	.	.	+^{5}	II^{3}	.	+^{3}	.	.	.	+^{2}	.

Vervolg bijlage 2b

Gemeenschap	OC			RO		RGCp		BP1		BP2			RGDd	
Variant	Jg	tp	Sn	Hv	Lc	Cn	Mc	Tf	typ	Hv	Pl	Ff	Pe	Ff
Aantal opnamen	71	74	38	9	21	30	33	17	55	9	31	28	41	58
kensoorten van de *Arrhenatheretalia* (incl. differentierende soorten tov *Molinietalia*)														
Cynosurus cristatus	I^{3}	III^{4}	+^{3}	IV^{3}	III^{4}	+^{3}	.	IV^{5}	II^{3}	.	II^{4}	I^{2}	.	.
Trifolium dubium	I^{4}	III^{3}	II^{3}	I^{2}	II^{3}	+^{3}	.	I^{3}	I^{3}	IV^{4}	II^{3}	I^{2}	.	+^{3}
Bellis perennis	I^{3}	II^{3}	I^{3}	.	+^{4}	.	.	III^{3}	II^{3}	I^{2}	II^{3}	.	.	.
Lolium perenne	I^{3}	+^{3}	.	.	I^{4}	+^{2}	.	II^{4}	I^{3}	I^{3}	.	.	+^{2}	+^{2}
Ranunculus bulbosus	.	+^{4}	.	.	I^{3}	.	.	.	I^{3}	I^{2}	IV^{3}	+^{3}	+^{3}	.
Taraxacum officinale	I^{3}	III^{2}	III^{3}	III^{3}	I^{3}	+^{2}	.	III^{3}	I^{3}	II^{3}	II^{3}	+^{2}	.	+^{3}
Leontodon autumnalis	I^{4}	I^{3}	IV^{4}	I^{2}	II^{3}	.	.	III^{3}	II^{3}	.	III^{3}	+^{2}	+^{2}	.
Dactylus glomerata	+^{3}	II^{3}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.
klassekensoorten van de *Molinio-Arrhenatheretea*														
Pseudoscleropodium purum	.	II^{6}	+^{6}	II^{4}	III^{4}	I^{4}	I^{4}	+^{3}	III^{4}	III^{4}	IV^{5}	IV^{5}	III^{5}	II^{4}
Holcus lanatus	III^{4}	V^{4}	IV^{4}	IV^{3}	V^{5}	III^{5}	IV^{4}	V^{5}	III^{4}	V^{4}	IV^{4}	IV^{4}	IV^{4}	III^{3}
Trifolium pratense	II^{4}	IV^{4}	IV^{4}	IV^{3}	III^{4}	.	.	V^{4}	I^{3}	I^{5}	II^{5}	+^{4}	.	.
Cerastium fontanum	II^{3}	IV^{3}	III^{3}	III^{2}	V^{3}	II^{2}	+^{3}	III^{3}	III^{3}	IV^{3}	III^{3}	IV^{3}	II^{3}	II^{3}
Prunella vulgaris	I^{4}	III^{4}	+^{3}	II^{2}	III^{3}	II^{3}	II^{3}	V^{4}	V^{4}	I^{2}	IV^{4}	IV^{4}	.	+^{4}
Cardamine pratensis	+^{2}	+^{3}	.	III^{3}	I^{3}	I^{3}	II^{2}	+^{3}	II^{3}	I^{3}	+^{2}	.	.	+^{2}
Centaurea jacea	+^{3}	+^{4}	.	V^{4}	IV^{4}	+^{2}	.	IV^{4}	II^{4}	.	III^{3}	I^{3}	+^{3}	+^{2}
Ranunculus acris	I^{3}	I^{3}	.	V^{3}	V^{4}	+^{3}	+^{2}	V^{4}	II^{3}	.	II^{3}	+^{3}	.	.
Rhytidiadelphus squarrosus	.	+^{4}	+^{3}	III^{5}	V^{5}	I^{5}	+^{3}	I^{4}	III^{4}	II^{4}	IV^{6}	II^{4}	II^{5}	I^{5}
Rumex acetosa	.	+^{2}	+^{4}	IV^{3}	V^{3}	I^{3}	+^{2}	+^{4}	+^{3}	.	II^{3}	+^{3}	I^{4}	+^{3}
Vicia cracca	+^{3}	I^{3}	.	III^{3}	I^{3}	+^{3}	III^{2}	II^{3}	I^{3}	.	II^{3}	I^{3}	.	.
Festuca pratensis	+^{3}	II^{3}	.	II^{2}	.	.	.	.	+^{5}	.	.	.	.	.
gemeenschappelijke soorten van de *Molinio-Arrhenatheretea* en de *Koelerio-Corynephoretea*														
Festuca rubra	IV^{5}	V^{5}	V^{5}	IV^{4}	III^{4}	II^{4}	I^{2}	V^{5}	III^{3}	V^{4}	V^{5}	III^{4}	II^{4}	II^{3}
Lotus corniculatus	II^{4}	IV^{4}	IV^{5}	I^{3}	II^{4}	II^{3}	I^{3}	IV^{3}	IV^{3}	III^{5}	V^{4}	V^{4}	+^{2}	I^{3}
Plantago lanceolata	+^{3}	III^{4}	III^{4}	IV^{4}	V^{5}	+^{3}	+^{3}	III^{3}	II^{3}	.	V^{4}	II^{3}	+^{3}	+^{3}
Poa pratensis	III^{3}	III^{3}	IV^{4}	II^{3}	II^{3}	II^{3}	+^{2}	III^{4}	III^{3}	IV^{4}	IV^{4}	III^{3}	I^{2}	I^{2}
gemeenschappelijke soorten van de *Plantaginetea* en de *Molinio-Arrhenatheretea*														
Trifolium repens	IV^{4}	III^{3}	III^{3}	III^{2}	IV^{3}	I^{3}	I^{3}	IV^{4}	IV^{4}	IV^{4}	IV^{4}	II^{3}	+^{3}	I^{3}
Festuca arundinacea	III^{4}	II^{4}	.	II^{4}	.	.	+^{3}	IV^{4}	+^{5}	.	+^{3}	+^{3}	.	.
Ranunculus repens	I^{3}	II^{3}	.	II^{2}	I^{3}	I^{3}	II^{2}	III^{3}	III^{3}	III^{5}	+^{3}	I^{2}	+^{2}	.
Poa trivialis	II^{4}	+^{3}	.	II^{2}	II^{3}	.	.	I^{5}	+^{3}	.	+^{4}	+^{3}	+^{2}	+^{4}
soorten van ruigten en struwelen														
Phragmites australis	IV^{4}	II^{3}	+^{4}	IV^{2}	III^{4}	+^{2}	.	+^{4}	.	I^{2}	.	.	+^{3}	.
Hippophae rhamnoides	I^{3}	I^{2}	III^{3}	.	+^{2}	.	.	II^{3}	.	.	.	+^{3}	.	.
Salix repens	I^{4}	II^{4}	II^{3}	I^{3}	+^{5}	V^{7}	V^{5}	+^{8}	IV^{5}	II^{4}	II^{5}	II^{7}	+^{5}	+^{4}
Betula pubescens	.	+^{3}	.	.	.	+^{2}	II^{2}	.	+^{2}	.	.	.	II^{3}	.
Calamagrostis epigejos	I^{5}	II^{3}	+^{3}	.	.	I^{5}	II^{4}	.	+^{4}	I^{3}	+^{4}	+^{3}	II^{3}	+^{3}
Cirsium arvense	I^{3}	II^{2}	I^{3}	.	+^{3}	+^{2}	.	III^{3}	+^{3}	III^{3}	I^{3}	+^{2}	.	.
Salix cinerea	+^{3}	+^{2}	+^{3}	.	.	+^{2}	+^{3}	.	+^{3}	II^{2}	.	.	I^{3}	+^{3}
overige soorten														
Brachythecium species	+^{5}	+^{5}	+^{5}	.	+^{4}	.	.	II^{3}	+^{5}	II^{5}	.	+^{3}	.	.
Brachythecium rutabulum	+^{6}	I^{4}	+^{3}	I^{7}	II^{4}	+^{3}	.	III^{4}	II^{4}	IV^{6}	I^{3}	I^{5}	.	.
Cirium vulgare	+^{3}	I^{2}	+^{3}	.	.	II^{3}	.	I^{3}	+^{2}	I^{3}	+^{3}	.	.	.
Equisetum arvense	+^{4}	I^{4}	+^{4}	II^{3}	.	+^{3}	+^{2}	I^{3}	I^{3}	I^{3}	I^{3}	I^{3}	+^{3}	+^{3}
Kindbergia praelonga	+^{2}	+^{4}	+^{5}	I^{3}	II^{4}	.	.	.	I^{2}	III^{4}	I^{3}	+^{4}	.	+^{5}
Juncus effusus	.	+^{2}	.	III^{3}	I^{3}	II^{3}	I^{2}	.	I^{3}	II^{3}	+^{3}	+^{3}	II^{3}	+^{4}
Pulicaria dysenterica	II^{5}	I^{4}	+^{3}	III^{4}	.	.	.	III^{3}	+^{2}	.	.	.	.	.
Plantago major s.l.	II^{3}	+^{2}	+^{3}	.	.	+^{2}	.	I^{3}	I^{3}	.	.	.	+^{2}	.
Plagiomnium affine	.	+^{3}	.	.	.	.	.	+^{3}	+^{2}	II^{4}	+^{3}	+^{4}	.	+^{2}
Taraxacum species	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{3}	.	I^{3}	.	.

Bijlage 2c: Synoptische tabel van de droge pioniervegetaties en duingraslanden

Plantengemeenschap	VC			RGDs					FeG				ST			PhT			RGHc	TaG	
Variant	in	Cr	Pa	Pj	Ci	Aa	Cp	Jm	Pj	Rs	tp	Pv	tp	Cr	La	in	Fa	tp		Ap	Pl
Aantal opnamen	17	29	18	10	16	37	47	17	166	93	35	62	67	35	11	14	8	98	77	71	56
diagnostische soorten van de *Koelerio-Corynephoretea*																					
Carex arenaria	V^{4}	V^{4}	V^{5}	V^{4}	V^{4}	V^{6}	V^{5}	V^{5}	V^{5}	V^{4}	III^{4}	III^{3}	IV^{4}	V^{4}	.	IV^{2}	IV^{5}	V^{5}	V^{5}	V^{5}	V^{4}
Hypnum cupressiforme	I^{4}	II^{4}	IV^{6}	.	I^{2}	III^{5}	III^{4}	II^{5}	V^{6}	IV^{6}	IV^{4}	IV^{7}	II^{6}	V^{8}	V^{5}	II^{3}	I^{4}	IV^{6}	V^{8}	V^{7}	V^{6}
Galium verum	I^{3}	I^{4}	III^{4}	.	.	+^{2}	I^{3}	III^{4}	V^{5}	V^{5}	IV^{5}	V^{5}	IV^{5}	V^{5}	.	II^{2}	I^{3}	III^{4}	IV^{5}	V^{5}	V^{5}
Thymus pulegioides	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	I^{4}	II^{4}	+^{3}	II^{5}	+^{5}	II^{5}	.	.	.	+^{4}	+^{4}	I^{5}	IV^{5}
Dicranum scoparium	I^{4}	III^{4}	III^{4}	I^{4}	II^{4}	IV^{5}	V^{6}	IV^{7}	IV^{6}	II^{5}	+^{4}	+^{5}	.	.	+^{3}	.	.	+^{2}	I^{5}	IV^{5}	III^{6}
Festuca filiformis	I^{3}	III^{5}	.	IV^{4}	V^{4}	I^{3}	II^{6}	I^{6}	III^{6}	IV^{5}	.	I^{4}	+^{3}	+^{3}	I^{3}	II^{3}	.	+^{2}	+^{5}	+^{3}	+^{5}
Arenaria serpyllifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	II^{3}	III^{3}	III^{4}	IV^{4}	V^{4}	II^{2}	II^{5}	II^{4}	III^{4}	III^{3}	I^{3}
Sedum acre	.	.	I^{4}	.	.	.	.	I^{3}	II^{3}	+^{3}	III^{3}	II^{4}	IV^{5}	V^{5}	V^{5}	V^{4}	IV^{4}	IV^{5}	V^{5}	III^{4}	II^{4}
Cerastium semidecandrum	+^{3}	.	II^{3}	.	.	.	.	II^{4}	II^{3}	+^{3}	III^{3}	III^{3}	IV^{4}	IV^{4}	III^{3}	I^{2}	II^{5}	V^{4}	V^{4}	III^{4}	II^{3}
Leontodon saxatilis	+^{3}	.	.	.	.	.	.	II^{4}	II^{3}	I^{4}	III^{3}	III^{4}	III^{3}	III^{3}	III^{3}	.	II^{3}	II^{3}	I^{3}	I^{3}	II^{3}
Ceratodon purpureus	.	I^{4}	II^{4}	.	.	.	+^{3}	I^{6}	II^{4}	+^{4}	I^{3}	.	+^{5}	II^{4}	II^{4}	.	III^{5}	III^{5}	II^{4}	I^{5}	+^{4}
Erophila verna	.	.	I^{3}	.	.	.	+^{5}	+^{3}	+^{3}	.	I^{3}	II^{3}	II^{3}	II^{3}	III^{3}	.	.	II^{3}	II^{3}	I^{3}	I^{2}
Peltigera rufescens	.	.	+^{3}	.	.	.	.	I^{5}	+^{4}	+^{5}	I^{3}	I^{3}	+^{3}	+^{3}	I^{3}	.	.	I^{4}	II^{4}	II^{4}	I^{4}
gemeenschappelijke soorten van de *Koelerio-Corynephoretea* en de *Nardeta*																					
Luzula campestris	+^{3}	II^{3}	II^{2}	.	.	I^{3}	IV^{4}	III^{4}	V^{4}	V^{5}	III^{3}	IV^{4}	+^{4}	II^{3}	+^{3}	.	.	I^{4}	II^{4}	V^{4}	V^{5}
Hieracium pilosella	.	+^{2}	+^{3}	.	.	.	.	III^{4}	III^{4}	IV^{5}	II^{3}	IV^{5}	+^{3}	II^{3}	II^{5}	+^{2}	.	+^{3}	+^{5}	+^{4}	IV^{4}
gemeenschappelijke soorten van de *Koelerio-Corynephoretea* en de *Molinio-Arrhenatheretea*																					
Festuca rubra s.l.	.	+^{3}	II^{4}	.	.	II^{3}	+^{2}	I^{3}	IV^{4}	IV^{5}	V^{5}	IV^{5}	IV^{4}	V^{5}	V^{5}	III^{2}	V^{6}	IV^{4}	V^{5}	V^{5}	V^{5}
Poa pratensis s.l.	.	.	.	.	+^{2}	.	.	+^{3}	III^{3}	III^{4}	V^{4}	IV^{4}	II^{4}	III^{4}	IV^{4}	II^{2}	I^{3}	II^{4}	V^{5}	V^{5}	V^{5}
Plantago lanceolata	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{3}	V^{4}	IV^{4}	V^{5}	III^{4}	IV^{4}	IV^{4}	.	.	+^{3}	I^{3}	I^{3}	IV^{5}
Jacobaea vulgaris	.	+^{2}	I^{3}	.	.	+^{2}	.	.	III^{3}	II^{3}	III^{3}	III^{3}	i^{3}	i^{3}	II^{3}	III^{2}	I^{3}	III^{3}	IV^{3}	V^{4}	IV^{3}
Lotus corniculatus	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	III^{4}	III^{4}	I^{3}	V^{5}	II^{3}	II^{5}	IV^{3}	.	.	I^{3}	+^{4}	I^{4}	III^{4}
gemeenschappelijke soorten van de *Corynephoretalia* en de *Trifolio-Festucetalia*																					
Campylopus introflexus	+^{2}	IV^{6}	I^{4}	II^{3}	V^{7}	IV^{5}	II^{5}	+^{5}	+^{4}	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{5}	+^{4}	+^{4}	+^{5}
Polytrichum juniperinum	I^{6}	IV^{4}	II^{4}	V^{7}	IV^{4}	+^{6}	IV^{5}	IV^{6}	III^{4}	II^{5}	.	+^{5}	+^{4}	+^{5}	+^{3}	.	.	+^{5}	+^{5}	+^{5}	+^{4}
Aira praecox	IV^{4}	IV^{4}	IV^{3}	II^{2}	V^{2}	IV^{4}	IV^{3}	V^{5}	IV^{4}	I^{4}	II^{3}	+^{4}	I^{3}	I^{4}	II^{4}	II^{2}	I^{5}	II^{4}	III^{4}	IV^{4}	II^{4}
Rumex acetosella	II^{3}	III^{3}	I^{4}	I^{2}	III^{2}	III^{3}	V^{4}	IV^{4}	IV^{4}	IV^{4}	III^{3}	III^{3}	II^{3}	II^{3}	I^{4}	I^{2}	.	I^{3}	III^{4}	II^{4}	I^{3}
Jasione montana	II^{4}	II^{3}	I^{4}	.	.	.	I^{2}	V^{4}	I^{3}	.	.	+^{3}	+^{4}	+^{3}	.	.	.	+^{2}	.	.	.
Teesdalia nudicaulis	I^{5}	II^{3}	III^{3}	.	.	+^{3}	+^{3}	IV^{5}	+^{4}	+^{4}	+^{2}	+^{3}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.
gezamelijke soorten van de *Corynephoretalia* en de *Cladonio-Koelerietalia*																					
Cladonia foliacea	+^{3}	IV^{4}	IV^{5}	.	.	+^{3}	I^{3}	I^{4}	I^{3}	+^{5}	+^{2}	+^{3}	+^{3}	+^{3}	IV^{5}	.	.	II^{5}	+^{3}	.	+^{3}
Cladonia furcata	.	III^{4}	III^{5}	.	.	+^{3}	II^{4}	I^{5}	III^{4}	II^{4}	I^{3}	+^{6}	+^{4}	II^{4}	IV^{5}	.	.	III^{4}	III^{5}	III^{5}	II^{4}
soorten van de *Corynephoretalia*, *Corynephorion* en *Violo-Corynephoretum*																					
Corenephorus canescens	V^{6}	V^{5}	V^{4}	II^{4}	II^{5}	+^{3}	I^{3}	III^{4}	+^{3}	+^{4}	.	.	I^{4}	II^{5}	.	I^{4}	.	II^{5}	I^{5}	+^{4}	+^{5}
Polytrichum piliferum	III^{6}	III^{5}	II^{4}	.	.	I^{4}	.	+^{4}	+^{5}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	+^{4}	.	.	.
Cetraria aculeata	+^{6}	III^{3}	III^{5}	.	.	.	I^{3}	II^{3}	I^{3}	+^{3}	.	.	+^{3}	II^{5}	.	.	.	+^{3}	+^{4}	.	.
Cladonia portentosa	.	III^{5}	II^{3}	.	.	.	III^{6}	III^{5}	I^{4}	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{4}	+^{4}	.	+^{5}
Cladonia arbuscula	.	III^{4}	II^{3}	.	.	+^{3}	III^{5}	.	II^{3}	.	+^{2}	.	+^{7}	.	.	.	.	+^{3}	.	+^{5}	+^{4}
Cladonia ramulosa	.	III^{3}	.	.	.	.	I^{3}	+^{4}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	+^{2}	+^{3}	+^{3}
Cladonia glauca	.	II^{3}	I^{3}	.	.	.	II^{3}	.	.	+^{2}	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.
Cladonia floerkeana	.	II^{3}	.	.	.	.	+^{2}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cladonia portentosa/arbuscula	+^{2}	.	.	III^{5}	+^{2}	.	+^{2}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
soorten van de *Trifolio-Festucetalia ovinae*, *Festuco-Plantaginion* en *Festuco-Galietum*																					
Hypochaeris radicata	II^{3}	II^{3}	II^{3}	.	.	.	II^{3}	V^{3}	IV^{4}	IV^{4}	IV^{3}	IV^{4}	III^{3}	III^{3}	V^{4}	.	.	I^{3}	I^{3}	II^{3}	III^{3}
Agrostis capillaris	III^{3}	II^{3}	.	IV^{2}	IV^{2}	V^{4}	III^{3}	III^{5}	IV^{4}	V^{5}	III^{4}	III^{5}	+^{4}	+^{5}	.	+^{2}	.	+^{3}	III^{4}	II^{5}	III^{5}
Anthoxanthum odoratum	.	I^{2}	I^{2}	.	.	IV^{4}	III^{4}	IV^{4}	IV^{4}	IV^{5}	I^{4}	III^{5}	+^{4}	+^{3}	.	.	.	.	+^{4}	I^{4}	III^{5}
Achillea millefolium	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	IV^{4}	III^{4}	III^{4}	I^{4}	I^{3}	I^{5}	.	.	.	+^{3}	+^{3}	III^{4}
Trifolium arvense	.	.	I^{2}	.	.	.	.	I^{3}	II^{3}	+^{4}	+^{2}	II^{3}	II^{4}	+^{3}	V^{5}	.	.	+^{3}	+^{4}	.	.
Trifolium scabrum	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	I^{5}	III^{4}	II^{4}	+^{3}	IV^{4}	.	.	.	+^{2}	.	.
Trifolium campestre	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	+^{4}	II^{3}	III^{4}	I^{4}	I^{4}	III^{3}	.	.	+^{3}	.	+^{3}	.
Trifolium dubium	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	I^{3}	II^{4}	III^{4}	+^{4}	+^{3}	I^{4}	.	.	+^{2}	+^{3}	.	+^{3}
Trifolium striatum	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{4}	+^{4}	I^{4}	II^{4}	+^{5}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.
Rhytidiadelphus squarrosus	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}	IV^{6}	I^{3}	II^{5}	+^{4}	+^{4}	.	.	.	.	+^{6}	+^{5}	.
differentierende soorten van het *Festuco-Galietum trifolietosum*																					
Bromus hord. hordeaceus	.	.	I^{2}	.	.	.	.	I^{3}	I^{4}	+^{4}	IV^{4}	III^{4}	III^{4}	III^{4}	+^{3}	.	.	+^{3}	I^{4}	+^{5}	I^{4}
Trifolium repens	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	II^{3}	II^{3}	IV^{4}	+^{4}	.	I^{3}	.	.	.	+^{2}	+^{4}	+^{3}
Bellis perennis	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{2}	+^{2}	I^{3}	III^{4}	+^{3}	.	.	.	.	+^{2}	.	.	.

Vervolg bijlage 2c

Plantengemeenschap	VC			RGDs					FeG				ST			PhT			RGHc	TaG	
Variant	in	Cr	Pa	Pj	Ci	Aa	Cp	Jm	Pj	Rs	tp	Pv	tp	Cr	La	in	Fa	tp		Ap	Pl
Aantal opnamen	17	29	18	10	16	37	47	17	166	93	35	62	67	35	11	14	8	98	77	71	56
soorten met affiniteit tot het *Sedo-Cerastion* en het *Medicagini-Avenetum pubescentis*																					
Koeleria macrantha	.	$+^{2}$	I^{3}	.	.	.	$+^{2}$	III^{4}	III^{4}	$+^{3}$	II^{4}	II^{4}	II^{4}	II^{5}	.	.	.	II^{4}	$+^{4}$	$+^{4}$	$+^{3}$
Helictotrichon pubescens	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{4}	III^{5}	II^{4}	II^{5}	$+^{3}$	I^{4}	.	.	.	$+^{3}$	I^{4}	$+^{4}$	I^{4}
Ranunculus bulbosus	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	I^{3}	III^{3}	IV^{4}	I^{3}	I^{3}	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.
Eryngium campestre	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	I^{4}	$+^{3}$	III^{4}	II^{3}	II^{3}	III^{4}	.	.	.	I^{3}	$+^{2}$	.	II^{4}
Convolvulus arvensis	.	.	$+^{3}$	.	.	$+^{3}$	.	I^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	I^{2}	II^{3}	$+^{4}$	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{2}$	.	.
Thalictrum minus	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	I^{3}	II^{4}	I^{4}	$+^{4}$	.	.	I^{3}	.	.	$+^{4}$	.
Allium vineale	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	II^{3}	$+^{3}$	I^{3}	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{4}$	.	$+^{4}$
gezamelijke soorten van de *Cladonio-Koelerietalia* en de *Trifolio-Festucetalia*																					
Veronica arvenis	.	.	II^{3}	.	.	.	.	.	II^{3}	I^{3}	III^{3}	II^{3}	II^{3}	IV^{4}	I^{2}	.	.	III^{3}	V^{4}	IV^{4}	II^{3}
Vicia lathyroides	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{2}$	II^{3}	I^{3}	III^{3}	II^{3}	I^{3}	III^{3}	II^{3}	.	.	I^{3}	I^{4}	II^{3}	II^{3}
Taraxacum laevigatum	.	.	I^{3}	.	.	.	.	.	II^{3}	I^{3}	II^{3}	$+^{3}$	I^{3}	I^{3}	II^{3}	.	.	I^{3}	III^{3}	III^{3}	III^{3}
Cerastium arvense	.	.	I^{4}	.	.	.	.	I^{3}	III^{4}	IV^{4}	IV^{4}	IV^{4}	II^{3}	III^{4}	.	.	.	I^{3}	II^{4}	I^{5}	IV^{4}
Brachythecium albicans	.	.	II^{3}	.	.	$+^{4}$	$+^{3}$	I^{3}	II^{4}	$+^{4}$	III^{4}	$+^{4}$	II^{5}	II^{4}	II^{4}	$+^{2}$	II^{5}	III^{4}	I^{5}	I^{4}	$+^{5}$
soorten van de *Cladonio-Koelerietalia*																					
Viola curtisii	.	.	II^{3}	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	I^{3}	I^{4}	.	$+^{3}$	I^{3}	I^{3}	I^{4}	II^{3}	$+^{2}$
Cladonia rangiformis	.	.	.	.	.	.	.	I^{5}	II^{4}	$+^{4}$	I^{3}	$+^{5}$	$+^{4}$	IV^{5}	III^{7}	.	.	II^{5}	II^{5}	II^{5}	III^{5}
Myosotis ramosissima	.	.	$+^{4}$	.	.	.	.	.	I^{3}	$+^{3}$	II^{2}	II^{3}	I^{3}	II^{3}	.	$+^{2}$	.	III^{3}	V^{3}	III^{3}	I^{3}
Ononis repens repens	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	I^{4}	$+^{5}$	II^{6}	II^{5}	II^{4}	II^{6}	.	.	.	$+^{4}$	$+^{6}$	.	$+^{5}$
Cladonia pocillum	.	I^{2}	I^{4}	.	.	$+^{2}$	$+^{2}$	I^{4}	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	.	I^{3}	.	.	.	I^{3}	$+^{4}$	$+^{3}$	$+^{4}$
Homalothecium lutescens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{5}	$+^{7}$		II^{4}	.	.	I^{3}	$+^{3}$	$+^{4}$	I^{5}	I^{5}
Rosa pimpinellifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	I^{4}	$+^{2}$	$+^{5}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	$+^{3}$	I^{3}
soorten van het *Tortulo-Koelerion* (incl. *Phleo-Tortuletum* en *Sileno-Tortuletum*)																					
Phleum arenarium	I^{4}	.	IV^{3}	.	.	.	.	$+^{3}$	I^{3}	.	I^{2}	$+^{3}$	IV^{4}	V^{5}	II^{3}	II^{2}	III^{4}	V^{4}	II^{3}	I^{3}	$+^{3}$
Syntrichia ruralis ruralis	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	I^{3}	$+^{4}$	IV^{7}	II^{5}	III^{4}	V^{7}	V^{6}	V^{6}	III^{5}	II^{4}	I^{4}
Erodium cicutarium dunense	$+^{3}$	.	II^{3}	.	.	.	.	$+^{3}$	II^{3}	.	II^{4}	I^{3}	III^{3}	II^{3}	.	II^{3}	II^{3}	IV^{4}	IV^{3}	II^{4}	$+^{2}$
Erodium glutinosum	.	.	II^{4}	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	II^{3}	.	II^{3}	IV^{4}	II^{3}	.	.	.
Saxifraga tridactylitis	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	I^{2}	$+^{4}$	II^{3}	III^{4}	III^{5}	.	.	II^{4}	II^{4}	$+^{2}$	$+^{3}$
Silene conica	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{3}$	.	.	$+^{4}$	II^{4}	I^{5}	.	.	I^{3}	$+^{2}$	.	.	.
Syntrichia ruralis calcicola	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{4}$	II^{3}	.	.	I^{4}	I^{4}	.	.
soorten van het *Polygalo-Koelerion* en *Taraxaco-Galietum*																					
Calamagrostis epigejos	.	$+^{3}$	.	.	.	III^{4}	$+^{3}$	.	I^{3}	III^{4}	.	$+^{6}$		I^{3}	I^{4}	.	I^{4}	II^{4}	III^{4}	V^{4}	V^{5}
Rubus caesius	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	II^{4}	$+^{4}$		$+^{3}$	.	.	.	$+^{3}$	II^{3}	IV^{4}	V^{5}
Veronica officinalis	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	I^{4}	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	.	$+^{2}$	.	.	$+^{3}$	III^{4}	II^{4}
Viola hirta	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{2}$	III^{3}	II^{3}
Polygonatum odoratum	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	III^{4}	I^{4}
Polygala vulgaris	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	$+^{3}$	I^{3}	III^{3}	$+^{5}$	I^{4}	.	.	.	.	$+^{3}$	III^{4}	III^{4}
Erigeron acer	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{2}$	$+^{2}$	$+^{3}$	.	$+^{3}$	II^{3}	.	.	$+^{4}$	$+^{4}$	$+^{3}$	$+^{2}$
Silene nutans	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{2}$	I^{4}	I^{4}	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	I^{4}
Anthyllis vulneraria	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	I^{4}	I^{4}	.	I^{4}	.	.	$+^{4}$	$+^{5}$	.	$+^{2}$
soorten van de *Nardetea*																					
Euphrasia stricta s.l.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	I^{4}	$+^{2}$	I^{4}	$+^{3}$	$+^{4}$	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{4}$	II^{4}
Viola canina	.	$+^{2}$	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	II^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	.	$+^{3}$	.	I^{3}	$+^{2}$
Danthonia decumbens	.	.	.	.	.	$+^{3}$	II^{4}	II^{4}	I^{3}	II^{4}	.	I^{4}	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{5}
Hypnum jutlandicum	.	.	.	.	.	II^{5}	$+^{5}$	.	$+^{4}$	$+^{4}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{5}$
Polytrichum cf formosum	$+^{5}$	.	.	.	.	II^{4}	$+^{6}$	.	$+^{4}$	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	$+^{4}$	.
soorten van de *Ammophiletea* en de *Asteretea tripolli*																					
Euphorbia paralias	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{3}	.	.	.	.
Ammophila arenaria	.	.	$+^{3}$	.	.	V^{4}	I^{3}	.	$+^{3}$	$+^{4}$	II^{3}	$+^{3}$	II^{4}	I^{3}	.	I^{3}	IV^{5}	I^{3}	$+^{4}$	$+^{4}$	$+^{4}$
Plantago coronopus	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	I^{3}	II^{4}	II^{4}	$+^{3}$	II^{3}	.	I^{3}	$+^{2}$	.	.	.
Cochlearia danica	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{4}$	II^{3}	I^{3}	$+^{3}$	.	.	I^{4}	$+^{4}$	$+^{4}$	$+^{5}$	$+^{3}$

Vervolg bijlage 2c

Plantengemeenschap	VC			RGDs					FeG				ST			PhT			RGHc	TaG	
Variant	in	Cr	Pa	Pj	Ci	Aa	Cp	Jm	Pj	Rs	tp	Pv	tp	Cr	La	in	Fa	tp		Ap	Pl
Aantal opnamen	17	29	18	10	16	37	47	17	166	93	35	62	67	35	11	14	8	98	77	71	56
soorten van de *Molinio-Arrhenatheretea*																					
Leontodon autumnalis	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	$+^{2}$	I^{3}	I^{2}	II^{4}	$+^{3}$	$+^{3}$	V^{4}	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{2}$
Geranium molle	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	I^{3}	$+^{3}$	IV^{3}	III^{3}	II^{3}	I^{3}	IV^{3}	.	.	$+^{3}$	III^{3}	I^{3}	I^{3}
Holcus lanatus	.	$+^{3}$	.	.	.	I^{2}	I^{3}	.	II^{4}	II^{4}	I^{3}	II^{4}	$+^{4}$	.	.	.	.	I^{3}	II^{4}	IV^{4}	V^{4}
Crepis capillaris	.	$+^{3}$	I^{3}	.	.	.	$+^{5}$	$+^{3}$	II^{3}	II^{4}	II^{3}	I^{3}	$+^{3}$	1^{3}	I^{3}	.	II^{3}	II^{4}	III^{3}	III^{3}	IV^{3}
Pseudoscleropodium purum	.	.	.	.	.	.	$+^{6}$	.	II^{5}	II^{6}	II^{5}	I^{4}	$+^{4}$	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{5}$	II^{5}	IV^{6}
Elymus species	.	.	I^{2}	.	.	.	.	I^{3}	II^{4}	$+^{3}$	III^{4}	II^{3}	III^{4}	II^{4}	.	.	.	$+^{4}$	II^{4}	$+^{3}$	I^{4}
Cerastium fontanum vulgare	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	II^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	II^{3}	.	.	$+^{5}$	I^{2}	III^{3}	I^{3}
Lolium perenne	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	II^{4}	I^{3}	I^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.
Taraxacum species	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	I^{3}	I^{3}	III^{3}	I^{3}	$+^{3}$	.	.	.	$+^{2}$	$+^{3}$	I^{2}	$+^{3}$
Taraxacum officinale	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	I^{3}	I^{3}	$+^{3}$	I^{3}	III^{3}	.	.	$+^{3}$	.	$+^{2}$	$+^{2}$
Vicia sativa	.	.	I^{2}	.	.	.	.	.	I^{3}	I^{3}	II^{3}	II^{3}	I^{3}	$+^{3}$	.	.	.	$+^{2}$	I^{3}	II^{3}	II^{3}
Medicago lupulina	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}	$+^{5}$	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.
Rumex acetosa	.	.	I^{4}	$+^{2}$	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	II^{3}	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{2}$
Dactylus glomerata	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{2}$	II^{3}	$+^{3}$	$+^{4}$	.	.	.	.	$+^{2}$	$+^{3}$	.	.
ruigte- en struweelsoorten																					
Cynoglossum officinale	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	.	$+^{3}$	I^{2}	.	.	II^{3}	I^{3}	II^{3}	III^{3}	$+^{3}$
Crataegus monogyna	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{2}$	II^{2}	I^{2}	II^{3}	.	$+^{3}$	.	.	.	$+^{2}$	$+^{2}$	II^{3}	IV^{3}
Hippophae rhamnoides	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{2}$	II^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	I^{3}	$+^{2}$	$+^{2}$	II^{3}	I^{3}	I^{3}	$+^{2}$	$+^{3}$
Ligustrum vulgare	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	I^{3}	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	.	$+^{3}$	$+^{4}$	II^{3}	II^{3}
Quercus robur	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{2}$	II^{2}	$+^{2}$	$+^{2}$	.	$+^{2}$	.	.	.	$+^{2}$	I^{2}	II^{2}	II^{2}
Rhamnus cathartica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	$+^{4}$	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.	I^{2}	II^{3}	III^{3}
Glechoma hederacea	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	II^{4}	II^{3}
Rosa canina	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	$+^{2}$	.	.	.	.	.	$+^{2}$	II^{3}	II^{2}
Rosa rubiginosa	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{2}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{2}$	$+^{2}$	$+^{3}$	II^{2}
Brachythecium rutabulum	.	.	.	.	.	I^{4}	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	II^{3}	$+^{4}$	.	$+^{3}$	.	.	.	$+^{6}$	$+^{4}$	I^{5}	I^{4}
overige soorten																					
Plagiomnium affine	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{3}	I^{4}	I^{3}	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{4}$	II^{5}	IV^{5}
Cladonia species	II^{4}	$+^{3}$	II^{4}	$+^{2}$	IV^{5}	$+^{3}$	II^{3}	II^{5}	$+^{4}$	.	.	$+^{3}$	$+^{6}$	$+^{3}$	.	III^{2}	II^{6}	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$
Senecio sylvaticus	.	$+^{3}$	II^{3}	.	.	$+^{4}$	$+^{2}$	$+^{2}$	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.	I^{2}	$+^{2}$	$+^{2}$	$+^{2}$
Cladonia chlorophea	.	I^{2}	.	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	II^{4}	.	.	.	$+^{7}$	.	$+^{4}$	.
Cladonia humilis	.	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{4}$	.	.	.	.	.	III^{3}	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$
Bryum species	.	.	.	.	.	.	.	$+^{5}$	$+^{5}$	$+^{4}$	$+^{4}$	.	$+^{4}$	I^{4}	II^{4}	.	.	I^{4}	I^{4}	$+^{3}$	$+^{3}$
Bryum capillare	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	I^{3}	.	$+^{3}$	$+^{4}$	.	.	I^{6}	$+^{4}$	I^{4}	II^{5}	I^{4}
Cardamine hirsuta	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{4}$	$+^{2}$	I^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	.	.	.	II^{3}	I^{3}	I^{3}	.
Crepis tectorum	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	II^{3}	.	.	.	.	.	.	.
Bromus hordeaceus thominii	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{4}$	I^{5}	$+^{3}$	I^{3}	II^{4}	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	I^{4}
Hieracium umbellatum	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	I^{3}	I^{3}	II^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	$+^{2}$	$+^{3}$	$+^{3}$	I^{3}
Erigeron canadensis	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{2}$	.	.	$+^{3}$	.	.	II^{3}	I^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	.
Peltigera neckeri	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	.	$+^{3}$	I^{4}	.	.	.	$+^{4}$	$+^{3}$	.	$+^{3}$
Poa annua	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{4}$	II^{3}	$+^{5}$	$+^{3}$	$+^{3}$	I^{5}	.	.	$+^{2}$	$+^{4}$	$+^{4}$	.
Sonchus arvensis	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	$+^{3}$	.	.	.	II^{3}	$+^{2}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.

Bijlage 2d: Synoptische tabel van de duinstruwelen en zoomgemeenschappen

Plantengemeenschap	SaH1		SaH2	RGRu	PH		PS	HL			Sci			Sca	PL	Be		CB1		CB2	LR	
Variant	Jv	As			As	Ec		Ao	Mt	Rv	Ip	Mt	Hr			Rc	in	Be	Al		Pv	in
Aantal opnamen	67	45	48	11	29	21	26	96	34	36	29	23	46	19	18	38	33	38	13	23	22	16
soorten van het *Elymo-Ammophiletum*																						
Ammophila arenaria	III^{4}	+^{4}	I^{3}	.	.	+^{5}	II^{3}	+^{4}	+^{5}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{3}	.
Sonchus arvensis	II^{4}	III^{3}	+^{5}	.	II^{3}	I^{4}	II^{3}	+^{3}	+^{2}	+^{3}	.	.	+^{2}	I^{4}	I^{3}	.	.	.	+^{2}	.	.	.
Atriplex prostrata	+^{3}	II^{4}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{2}	.	.	.	.	.	.	.	.	.
soorten van de *Salicetalia arenariae*																						
Salix repens	+^{3}	+^{2}	+^{5}	.	V^{6}	V^{7}	V^{7}	II^{5}	III^{5}	+^{4}	+^{4}	I^{5}	III^{4}	I^{4}	I^{3}	+^{3}	.	II^{5}	.	.	+^{5}	I^{4}
Hippophae rhamnoides	V^{8}	V^{8}	V^{7}	II^{5}	V^{7}	V^{7}	I^{4}	V^{6}	V^{7}	V^{6}	.	II^{4}	IV^{5}	I^{3}	+^{3}	I^{3}	I^{4}	II^{4}	.	+^{2}	.	+^{4}
Calamagrostis epigejos	II^{4}	IV^{6}	II^{3}	IV^{3}	V^{6}	IV^{6}	IV^{5}	III^{5}	IV^{4}	V^{4}	II^{5}	V^{5}	IV^{4}	III^{5}	V^{5}	III^{4}	III^{4}	IV^{5}	IV^{5}	IV^{5}	IV^{4}	III^{5}
nitrofiele houtachtigen met een brede amplitude																						
Solanum dulcamara	III^{5}	I^{3}	II^{4}	.	II^{4}	II^{3}	+^{3}	II^{3}	III^{3}	II^{4}	IV^{4}	III^{3}	III^{4}	III^{4}	I^{3}	III^{3}	II^{3}	II^{4}	II^{3}	I^{3}	.	I^{3}
Sambucus nigra	II^{4}	+^{3}	V^{6}	IV^{4}	.	I^{4}	.	III^{4}	IV^{5}	IV^{4}	+^{3}	II^{2}	I^{3}	II^{4}	I^{3}	III^{4}	III^{4}	II^{3}	II^{6}	I^{3}	.	I^{4}
soorten van het *Rhamno-Prunetea*																						
Rubus ulmifolius	+^{4}	+^{6}	I^{5}	III^{9}	+^{3}	.	.	+^{5}	+^{3}	II^{6}	.	.	I^{4}	II^{6}	.	.	I^{5}	.	.	+^{5}	+^{4}	+^{5}
Ligustrum vulgare	+^{2}	+^{4}	II^{3}	I^{4}	+^{3}	II^{4}	III^{4}	V^{6}	IV^{6}	V^{6}	II^{3}	I^{4}	I^{3}	II^{3}	V^{4}	IV^{4}	III^{5}	V^{6}	III^{4}	+^{3}	.	.
Rosa rubiginosa	+^{3}	.	+^{3}	I^{4}	.	+^{4}	+^{2}	IV^{4}	I^{3}	IV^{4}	+^{3}	.	.	.	II^{3}	III^{4}	I^{3}	IV^{3}	I^{2}	.	+^{4}	+^{4}
Crataegus monogyna	+^{3}	.	+^{3}	.	.	II^{4}	II^{3}	IV^{4}	II^{4}	III^{4}	III^{3}	II^{3}	II^{3}	III^{3}	IV^{3}	V^{7}	V^{8}	V^{5}	IV^{4}	III^{4}	III^{3}	II^{4}
Rosa canina	+^{2}	+^{5}	II^{3}	I^{4}	+^{3}	+^{4}	I^{3}	II^{4}	II^{3}	III^{4}	I^{2}	II^{2}	II^{3}	II^{3}	III^{3}	IV^{3}	IV^{5}	IV^{3}	II^{3}	III^{4}	II^{3}	I^{4}
Rhamnus cathartica	.	.	+^{3}	.	I^{3}	I^{3}	+^{3}	III^{4}	.	II^{4}	III^{4}	.	I^{3}	III^{4}	IV^{3}	V^{5}	.	IV^{4}	IV^{4}	.	.	.
Bryonia dioica	II^{3}	+^{3}	II^{3}	+^{3}	.	.	.	III^{3}	IV^{4}	III^{3}	+^{3}	II^{3}	+^{3}	I^{4}	I^{3}	IV^{3}	II^{3}	III^{3}	II^{3}	.	.	.
Humulus lupulus	.	+^{3}	+^{4}	+^{3}	.	+^{3}	+^{3}	+^{5}	+^{3}	II^{4}	II^{4}	+^{3}	+^{6}	.	I^{3}	II^{3}	II^{5}	+^{5}	IV^{4}	I^{4}	.	+^{5}
Ribes uva-crispi	+^{4}	.	.	.	.	.	.	I^{3}	+^{3}	I^{4}	.	.	.	.	.	II^{3}	+^{3}	II^{3}	I^{3}	.	.	.
Berberis vulgaris	.	.	.	.	.	+^{5}	+^{3}	+^{6}	.	.	.	.	.	.	II^{3}	II^{4}	.	+^{3}	.	.	.	.
Evonymus europaeus	+^{5}	.	.	.	.	.	+^{3}	+^{4}	.	+^{3}	.	.	.	.	I^{4}	II^{3}	.	+^{3}	II^{3}	+^{2}	.	.
soorten van de *Galio-Urticetea*																						
Urtica dioica	II^{3}	I^{4}	V^{5}	V^{5}	I^{3}	I^{3}	II^{3}	III^{3}	V^{5}	IV^{5}	II^{3}	V^{5}	II^{3}	IV^{5}	III^{4}	V^{4}	IV^{4}	IV^{4}	V^{5}	II^{4}	.	I^{3}
Rubus caesius	II^{4}	II^{5}	III^{5}	III^{4}	III^{3}	V^{5}	III^{5}	V^{5}	II^{3}	III^{5}	III^{4}	II^{3}	IV^{4}	V^{5}	V^{6}	IV^{4}	+^{4}	V^{5}	V^{6}	+^{2}	II^{4}	.
Galium aparine	I^{4}	I^{3}	II^{3}	IV^{3}	I^{3}	.	II^{3}	II^{3}	II^{3}	III^{4}	+^{3}	III^{3}	+^{3}	III^{4}	I^{3}	II^{3}	II^{3}	II^{3}	IV^{4}	.	.	+^{2}
Glechoma hederacea	.	.	+^{4}	+^{3}	.	+^{3}	II^{4}	I^{4}	III^{5}	II^{4}	II^{3}	I^{5}	.	.	II^{5}	III^{5}	IV^{5}	II^{4}	IV^{5}	II^{5}	.	+^{2}
Cirsium arvense	II^{3}	III^{4}	III^{3}	.	III^{3}	III^{3}	+^{3}	I^{3}	II^{4}	I^{3}	.	II^{4}	II^{3}	II^{3}	II^{3}	+^{3}	I^{3}	I^{3}	II^{2}	+^{2}	.	.
Poa trivialis	+^{3}	II^{4}	II^{4}	III^{3}	I^{4}	+^{5}	+^{3}	I^{3}	III^{4}	III^{4}	I^{4}	II^{3}	II^{3}	II^{3}	+^{5}	II^{3}	II^{4}	I^{4}	IV^{5}	II^{4}	.	+^{2}
Cardamine hirsuta	II^{3}	+^{2}	.	.	+^{3}	.	+^{3}	II^{3}	+^{3}	I^{3}	+^{3}	.	.	.	.	I^{3}	+^{3}	I^{3}	+^{2}	.	.	.
gemeenschappelijke soorten van de *Galio-Urticetea* en de *Rhamno-Prunetea*																						
Moehringia trinervis	+^{3}	.	+^{5}	+^{3}	+^{3}	.	I^{4}	II^{4}	V^{6}	IV^{4}	+^{4}	IV^{5}	+^{3}	.	II^{3}	III^{4}	IV^{5}	IV^{5}	II^{4}	II^{6}	I^{3}	+^{2}
Geranium robertianum	+^{4}	.	+^{2}	.	.	+^{7}	+^{2}	II^{4}	.	II^{4}	I^{3}	.	.	+^{2}	III^{3}	IV^{4}	II^{4}	III^{4}	IV^{4}	+^{4}	.	.
Geum urbanum	.	.	.	.	.	.	.	+^{5}	.	+^{2}	+^{3}	.	.	.	II^{4}	IV^{3}	II^{3}	II^{3}	III^{4}	.	.	.
Silene dioica	.	.	+^{2}	.	.	.	.	+^{3}	+^{3}	+^{4}	+^{3}	+^{3}	.	.	+^{3}	II^{4}	II^{3}	I^{3}	II^{4}	+^{4}	.	+^{3}
Alliaria petiolata	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	+^{5}	II^{3}	+^{2}	.	+^{3}	.	.	.
soorten van de *Querco-Fagetea*																						
Ribes rubrum	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	+^{3}	.	.	.	.	I^{3}	II^{3}	.	I^{3}	I^{3}	.	.	.
Viola riviniana	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	+^{3}	I^{5}	+^{4}	III^{3}	+^{3}	.	.	.
Viola odorata	.	.	.	.	.	.	.	+^{2}	.	.	.	.	.	.	.	+^{4}	.	II^{4}	+^{2}	.	.	.
Neottia ovata	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{3}	+^{3}	.	.	.
Ajuga reptans	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	I^{4}	II^{3}	.	.	.
Fraxinus excelsior	.	.	.	.	.	.	.	+^{2}	.	+^{2}	II^{5}	.	+^{4}	.	.	+^{3}	.	+^{6}	.	.	.	+^{5}
soorten van het *Polyggonato-Lithospermetum* (incl verbond, orde en klasse)																						
Asparagus officinalis	I^{3}	+^{3}	+^{3}	.	+^{3}	I^{3}	+^{3}	III^{3}	+^{2}	+^{3}	.	+^{2}	.	.	II^{3}	I^{2}	.	I^{3}	.	.	.	.
Cynoglossum officinale	II^{4}	.	I^{3}	.	.	I^{3}	II^{3}	II^{3}	+^{4}	I^{3}	.	.	.	.	II^{3}	III^{3}	+^{2}	III^{3}	I^{3}	.	.	.
Lithospermum officinale	+^{4}	.	+^{3}	.	.	.	+^{3}	I^{4}	.	.	.	.	.	.	V^{5}	II^{3}	.	II^{3}	.	.	.	.
Polygonatum odoratum	.	.	.	.	.	.	I^{3}	II^{4}	.	.	.	.	.	.	V^{5}	III^{4}	.	II^{3}	+^{2}	.	.	.
Inula conyzae	.	.	.	.	.	.	+^{3}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	IV^{3}	II^{3}	.	I^{3}	.	.	.	.
Viola hirta	.	.	.	.	.	+^{4}	I^{3}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	III^{3}	II^{3}	.	II^{4}	.	.	.	.
Fragaria vesca	.	.	.	.	.	+^{3}	.	I^{4}	.	.	.	.	.	.	I^{5}	I^{3}	.	III^{5}	+^{4}	.	.	.

Vervolg bijlage 2d

Plantengemeenschap	SaH1		SaH2	RGRu	PH		PS	HL			Sci			Sca	PL	Be		CB1		CB2	LR	
Variant	Jv	As			As	Ec		Ao	Mt	Rv	Ip	Mt	Hr			Rc	in	Be	Al		Pv	in
Aantal opnamen	67	45	48	11	29	21	26	96	34	36	29	23	46	19	18	38	33	38	13	23	22	16
soorten van de *Convolvulo-Filipenduletea*																						
Eupatorium cannabinum	$+^{3}$	I^{5}	$+^{5}$	II^{3}	II^{3}	IV^{4}	.	I^{4}	I^{3}	.	II^{4}	II^{5}	IV^{4}	II^{4}	III^{6}	II^{3}	.	IV^{4}	V^{5}	$+^{3}$	.	.
Epilobium hirsutum	.	II^{4}	II^{4}	II^{5}	I^{3}	$+^{4}$	.	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	I^{3}	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	.
Calystegia sepium	$+^{3}$	I^{4}	$+^{4}$	I^{4}	.	$+^{6}$	.	.	.	$+^{5}$	II^{4}	.	$+^{5}$	$+^{3}$	.	.	.	$+^{3}$	II^{4}	.	.	.
Symphytum officinale	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	$+^{2}$	$+^{4}$	.	II^{3}	.	.	.	.	.	.	II^{3}	.	.	.	.
Valeriana officinalis	.	.	$+^{3}$	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	$+^{4}$	.	.	$+^{2}$	$+^{3}$	II^{3}	II^{4}	.	.	.
Sonchus palustris	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	II^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.
soorten van het *Pyrolo-Hippophaetum* en *Polypodio-Salicetum*																						
Pyrola rotundifolia	.	.	.	.	.	III^{5}	I^{4}	$+^{3}$	.	.	.	.	I^{4}	.	.	.	.	II^{4}	.	.	.	.
Epipactis helleborine	.	.	.	.	.	$+^{5}$	II^{3}	.	I^{3}	.	.	II^{2}	.	.	.	$+^{2}$	.	$+^{4}$	.	$+^{2}$	.	.
soorten van de *Franguletea* en *Vaccinio-Betuletea*																						
Salix cinerea/ S. x multinervis	.	$+^{2}$	$+^{5}$	.	IV^{5}	II^{3}	.	$+^{6}$	I^{5}	.	IV^{6}	V^{7}	V^{7}	II^{5}	.	.	.	II^{5}	I^{3}	.	$+^{3}$	$+^{5}$
Alnus glutinosa	.	$+^{2}$	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	IV^{6}	$+^{2}$	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{6}$	IV^{6}	$+^{7}$	.	$+^{5}$
Betula pubescens	.	$+^{3}$	.	.	$+^{5}$	$+^{4}$	$+^{3}$	.	$+^{5}$	.	III^{5}	I^{5}	$+^{3}$	.	.	.	$+^{4}$	III^{6}	II^{8}	V^{7}	II^{5}	II^{4}
Viburnum opulus	.	.	.	.	.	.	.	$+^{5}$	$+^{3}$	.	II^{3}	.	I^{3}	$+^{2}$	.	I^{3}	.	III^{3}	I^{2}	.	.	.
Calamagrostis canescens	$+^{2}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	II^{6}	.	.	.	.	I^{4}	.	.	.	.	$+^{2}$
Rhamnus frangula	.	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{5}$	$+^{4}$	$+^{2}$	I^{4}	.	II^{3}
soorten van het *Salicetum capreae*																						
Salix caprea	$+^{3}$	$+^{2}$	.	.	II^{4}	$+^{4}$	.	.	.	.	.	$+^{4}$	III^{5}	V^{7}	.	.	.	.	.	.	.	.
Tussilago farfara	.	$+^{2}$	$+^{3}$	.	$+^{5}$	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	I^{4}	IV^{5}	.	.	.	.	.	.	.	.
Pteridium aquilinum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{6}	.	.	.	.	.	.	.	.
Populus tremula	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{5}$	I^{6}	.	I^{4}	$+^{7}$	I^{5}	$+^{2}$	.	.	.
Salix alba	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	$+^{5}$	I^{4}	.	.	$+^{6}$	.	.	$+^{7}$	.	.	$+^{5}$
soorten van de *Lonicero-Rubetea*																						
Polypodium vulgare	$+^{2}$	.	$+^{2}$	.	.	.	II^{5}	II^{4}	.	II^{3}	.	.	.	.	I^{5}	II^{2}	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	IV^{5}	.
Dryopteris filix-mas	.	.	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	I^{4}	I^{3}	.	III^{3}	.	.	I^{3}	II^{3}	II^{4}	II^{4}	$+^{4}$	II^{4}	$+^{2}$	$+^{3}$	.	.
Dryopteris dilatata	$+^{2}$	.	I^{3}	.	.	$+^{3}$	.	.	I^{2}	III^{4}	I^{2}	$+^{2}$	I^{3}	$+^{3}$	.	$+^{2}$	III^{3}	I^{4}	.	III^{4}	IV^{5}	II^{4}
Dryopteris carthusiana	.	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$	I^{3}	$+^{3}$	.	I^{3}	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	III^{3}	II^{3}	II^{4}
Lonicera periclymenum	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	.	$+^{4}$	II^{5}	II^{4}	II^{4}	III^{4}	I^{3}	II^{3}	.	.	II^{3}	III^{3}	IV^{4}	IV^{4}	III^{4}	IV^{4}	V^{5}	III^{4}
Rubus fruticosus s.l.	I^{5}	$+^{4}$	III^{6}	III^{9}	$+^{3}$	I^{4}	.	$+^{3}$	II^{4}	I^{6}	$+^{3}$	III^{3}	I^{4}	I^{4}	.	$+^{4}$	III^{4}	$+^{5}$	I^{6}	III^{3}	I^{4}	V^{7}
Rubus vigorosus	$+^{6}$	.	$+^{4}$	.	.	.	$+^{2}$	$+^{4}$	.	III^{5}	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	.	.	I^{4}	.	.	III^{5}	IV^{6}	II^{7}
Rubus elegantispinosus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{7}$	.	.	.	.	.	.	$+^{5}$	.	.	I^{4}	II^{5}	.
Polytrichum cf. formosum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{5}$	II^{5}	.
Rubus geniculatus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{5}$	.	.	.	.
Rubus gratus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	$+^{3}$	$+^{5}$	.
Rubus plicatus	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rubus sprengelii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{4}	II^{4}	.
soorten van de *Quercetea robori-petraeae*																						
Sorbus aucuparia	$+^{2}$	.	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{2}$	$+^{4}$	.	I^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	I^{3}	I^{3}	II^{3}	I^{3}	I^{4}	IV^{3}	III^{4}	$+^{3}$
Betula pendula	$+^{3}$	.	.	.	.	II^{6}	I^{3}	$+^{4}$	$+^{6}$	$+^{7}$	$+^{4}$	II^{6}	II^{6}	.	$+^{5}$	$+^{5}$	I^{4}	III^{6}	I^{4}	III^{6}	III^{4}	$+^{3}$
Quercus robur	.	.	.	$+^{2}$	$+^{2}$	$+^{3}$	I^{4}	$+^{2}$	.	$+^{3}$	I^{2}	$+^{2}$	I^{3}	II^{2}	I^{2}	III^{4}	II^{4}	II^{4}	II^{2}	III^{3}	III^{4}	II^{4}
Prunus serotina	$+^{5}$	.	.	.	.	.	I^{2}	$+^{3}$	.	II^{3}	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	II^{5}	.	.	III^{6}	IV^{4}	.
soorten van de *Nardetea en Melampyro-Holcetea*																						
Hypnum jutlandicum	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	$+^{4}$	.	.	.	I^{5}	III^{6}	.
Teucrium scorodonia	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{5}$	.	$+^{4}$	.	.	.	.	$+^{3}$	.	II^{4}	.	.	II^{5}	III^{5}	I^{3}
Deschampsia flexuosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I^{4}	II^{5}	.
Holcus mollis	.	.	$+^{5}$	.	.	.	$+^{4}$	.	.	.	.	$+^{7}$	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	I^{4}
Potentilla erecta	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	II^{3}	.	.	$+^{5}$	$+^{4}$
***Koelerio-Corynephoretea*: pioniersoorten**																						
Syntrichia ruralis ruralis	II^{5}	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{2}$	.	.	.	.	.	.
Myosotis ramosissima	II^{3}	$+^{3}$	$+^{4}$	$+^{2}$	.	.	.	I^{3}	$+^{3}$	.	.	.	.	.	I^{3}	$+^{2}$	.	.	$+^{3}$	.	.	.
Veronica arvensis	II^{3}	.	.	.	.	.	I^{4}	I^{3}	.	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{2}$	$+^{2}$	$+^{4}$	$+^{3}$	.	.	.	.
***Koelerio-Corynephoretea*: soorten met een brede amplitude**																						
Carex arenaria	III^{5}	.	I^{4}	I^{4}	$+^{3}$	I^{4}	IV^{4}	III^{4}	I^{3}	IV^{5}	.	I^{3}	$+^{2}$	.	II^{4}	II^{3}	II^{4}	II^{3}	.	IV^{5}	V^{5}	II^{2}
Dicranum scoparium	$+^{3}$	.	.	.	.	.	II^{4}	$+^{3}$	.	$+^{5}$	.	.	$+^{3}$	.	.	$+^{4}$	.	$+^{5}$	.	I^{5}	IV^{5}	.
Jacobaea vulgaris	III^{4}	$+^{3}$	$+^{3}$	.	II^{3}	.	III^{3}	III^{3}	IV^{4}	$+^{2}$	I^{2}	III^{3}	$+^{2}$	$+^{2}$	III^{3}	II^{3}	I^{3}	I^{4}	.	$+^{2}$	$+^{3}$	.
Hypnum cupressiforme	II^{5}	.	$+^{3}$	.	.	.	II^{5}	II^{5}	$+^{6}$	I^{4}	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	II^{4}	II^{3}	$+^{4}$	I^{3}	$+^{2}$	.	I^{5}	.

Vervolg bijlage 2d

Plantengemeenschap	SaH1		SaH2	RGRu	PH		PS	HL			Sci			Sca	PL	Be		CB1		CB2	LR	
Variant	Jv	As			As	Ec		Ao	Mt	Rv	Ip	Mt	Hr			Rc	in	Be	Al		Pv	in
Aantal opnamen	67	45	48	11	29	21	26	96	34	36	29	23	46	19	18	38	33	38	13	23	22	16
***Koelerio-Corynephoretea*: soorten van min of meer gesloten duingraslanden (*Festuco-Plantaginion* en *Polygalo-Koelerion*)**																						
Galium verum	II^{3}	.	+^{3}	+^{4}	.	I^{4}	III^{4}	III^{3}	+^{3}	+^{3}	.	.	.	.	III^{4}	I^{3}	+^{2}	II^{3}	+^{3}	.	I^{2}	.
Luzula campestris	+^{3}	.	.	.	.	+^{3}	II^{3}	+^{3}	.	.	.	+^{3}	.	.	+^{3}	+^{2}	+^{3}	I^{3}	.	+^{2}	III^{3}	I^{2}
Viola canina	+^{4}	.	.	.	.	+^{4}	II^{3}	+^{3}	+^{3}	.	.	+^{2}	.	.	.	+^{3}	I^{3}	+^{3}	+^{3}	.	.	.
Leontodon saxatilis	I^{4}	I^{3}	.	.	I^{3}	.	II^{3}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hieracium umbellatum	I^{3}	.	+^{3}	.	.	.	II^{4}	+^{3}	.	+^{3}	.	.	.	.	I^{3}	I^{3}	.	.	.	.	+^{3}	.
Anthoxanthum odoratum	+^{3}	.	.	.	.	I^{4}	I^{3}	I^{4}	+^{4}	.	.	+^{4}	+^{2}	.	I^{4}	+^{3}	I^{3}	I^{3}	.	I^{3}	IV^{4}	I^{3}
Agrostis capillaris	+^{5}	.	.	.	.	+^{3}	I^{4}	I^{3}	+^{4}	I^{3}	+^{5}	+^{5}	+^{4}	.	I^{3}	I^{5}	II^{4}	+^{4}	.	II^{4}	III^{4}	I^{3}
Hypochaeris radicata	+^{3}	.	+^{3}	.	+^{2}	.	I^{3}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	+^{3}	+^{3}	+^{3}	.	.	.	+^{4}	.
Lotus corniculatus	.	+^{4}	.	.	+^{3}	+^{3}	I^{4}	+^{4}	+^{3}	.	.	.	+^{2}	.	II^{4}	.	.	+^{3}	.	.	.	.
soorten van de voedselrijke graslanden																						
Holcus lanatus	+^{4}	I^{4}	I^{2}	II^{3}	II^{3}	II^{4}	IV^{5}	II^{3}	III^{4}	II^{3}	I^{4}	II^{3}	III^{3}	II^{3}	IV^{4}	III^{4}	II^{3}	II^{4}	III^{4}	III^{3}	III^{4}	II^{4}
Festuca rubra s.l.	III^{5}	III^{5}	+^{3}	+^{2}	II^{4}	II^{4}	IV^{5}	III^{4}	+^{3}	+^{5}	.	.	II^{3}	+^{5}	III^{5}	II^{4}	+^{4}	I^{3}	+^{5}	.	II^{4}	.
Poa pratensis	II^{4}	+^{4}	.	.	II^{3}	+^{4}	II^{4}	III^{4}	I^{5}	+^{3}	.	I^{4}	+^{3}	I^{3}	IV^{4}	II^{3}	+^{3}	I^{4}	.	.	+^{3}	+^{3}
Pseudoscleropodium purum	+^{5}	.	.	.	.	.	II^{6}	I^{3}	.	+^{3}	.	.	+^{4}	.	+^{3}	II^{4}	+^{4}	II^{4}	.	I^{4}	I^{6}	.
Prunella vulgaris	.	.	.	.	I^{3}	+^{4}	+^{5}	+^{3}	.	.	.	+^{4}	+^{3}	.	I^{4}	I^{3}	.	IV^{3}	.	.	.	.
soorten van het *Lolio-Potentillion* en *Juncetum gerardii*																						
Ranunculus repens	.	+^{3}	.	.	+^{3}	.	.	+^{3}	II^{3}	.	III^{3}	II^{2}	.	II^{5}	I^{3}	I^{3}	+^{3}	II^{4}	II^{3}	+^{4}	.	.
Agrostis stolonifera	+^{4}	IV^{6}	.	.	IV^{4}	+^{5}	+^{5}	+^{3}	II^{4}	+^{3}	III^{5}	II^{5}	II^{4}	II^{4}	I^{4}	+^{3}	+^{4}	I^{4}	II^{6}	I^{3}	.	+^{5}
Elytrigia athericus	II^{5}	II^{5}	+^{2}	III^{3}	I^{5}	+^{3}	I^{4}	I^{3}	.	+^{7}	.	.	+^{4}	+^{3}	.	+^{5}	.	.	.	.	.	.
Carex otrubae	.	I^{4}	.	.	II^{3}	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex distans	.	I^{3}	.	.	II^{4}	.	.	.	.	.	.	.	I^{4}	I^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.
Juncus gerardii	.	II^{4}	.	.	I^{5}	.	.	.	.	.	+^{2}	.	+^{3}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.
soorten van de *Phragmitetea*																						
Phragmites australis	+^{3}	III^{5}	II^{3}	II^{3}	IV^{4}	II^{3}	.	+^{3}	II^{3}	+^{4}	II^{4}	II^{3}	IV^{4}	III^{3}	+^{5}	.	+^{3}	+^{6}	I^{3}	I^{3}	+^{3}	I^{2}
Lycopus europaeus	.	+^{4}	+^{2}	.	I^{4}	I^{3}	.	+^{4}	I^{3}	.	IV^{4}	IV^{4}	+^{3}	.	.	.	+^{3}	II^{4}	+^{2}	+^{4}	.	.
Mentha aquatica	.	+^{4}	+^{2}	.	I^{4}	II^{4}	.	+^{4}	III^{3}	.	V^{5}	II^{4}	+^{4}	.	I^{5}	+^{4}	.	IV^{4}	II^{3}	.	.	.
Iris pseudacorus	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	+^{2}	.	IV^{4}	.	.	.	.	.	.	.	II^{3}	.	.	.
Lysimachia vulgaris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	IV^{5}	+^{4}	.	.	.	+^{3}	.	I^{4}	III^{3}	II^{3}	.	.
Carex pseudocyperus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{3}	I^{4}	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.
soorten van de *Molinietalia* en *Parvocaricetea*																						
Cirsium palustre	.	+^{3}	.	.	.	II^{3}	.	+^{3}	II^{3}	+^{3}	II^{3}	III^{4}	I^{3}	.	I^{3}	+^{3}	+^{3}	IV^{3}	II^{4}	I^{3}	.	.
Scutellaria galericulata	.	+^{5}	.	.	.	+^{5}	.	+^{4}	I^{4}	+^{3}	III^{3}	IV^{6}	.	.	.	+^{4}	+^{4}	II^{4}	II^{3}	II^{3}	.	.
Lythrum salicaria	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	+^{4}	.	III^{3}	II^{5}	.	.	.	.	+^{5}	.	+^{2}	II^{3}	.	+^{3}
Galium palustre	.	.	.	.	+^{4}	+^{4}	.	.	I^{3}	.	III^{4}	II^{4}	.	.	.	.	+^{5}	II^{3}	.	+^{4}	.	.
Cardamine pratenis	+^{2}	.	+^{3}	.	.	.	.	+^{4}	+^{5}	.	II^{3}	+^{3}	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.
Juncus effusus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{5}	II^{4}	.	.	.	.	.	.	+^{2}	II^{4}	+^{5}	III^{5}
Galium uliginosum	.	+^{4}	.	.	+^{3}	I^{4}	+^{3}	+^{4}	II^{4}	+^{4}	.	II^{4}	.	.	.	.	+^{2}	+^{3}	.	+^{2}	.	.
Lysimachia nummularia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}	.	.	.	.	+^{6}	.	+^{6}	I^{3}	.	.	.
Pulicaria dysenterica	.	+^{5}	+^{3}	.	I^{3}	II^{4}	.	+^{6}	+^{3}	.	.	.	+^{3}	I^{6}	+^{3}	.	.	I^{3}	+^{3}	.	.	.
Valeriana dioica	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{4}	.	.	.	.
Hydrocotyle vulgaris	.	.	.	.	I^{5}	I^{4}	.	.	+^{4}	.	III^{4}	III^{4}	I^{5}	.	.	.	.	II^{5}	.	.	.	.
Epipactis palustris	.	+^{3}	.	.	II^{3}	I^{3}	.	.	.	.	.	+^{3}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Juncus subnodulosus	.	.	.	.	.	.	.	.	+^{4}	.	+^{4}	II^{5}	.	.	.	.	+^{4}	.	.	.	.	.
Carex flacca	.	.	.	.	+^{3}	+^{5}	+^{3}	.	.	.	.	.	.	.	+^{3}	.	.	II^{3}	.	.	.	.

Vervolg bijlage 2d																						
Plantengemeenschap	SaH1		SaH2	RGRu	PH		PS	HL			Sci			Sca	PL	Be		CB1		CB2	LR	
Variant	Jv	As			As	Ec		Ao	Mt	Rv	Ip	Mt	Hr			Rc	in	Be	Al		Pv	in
Aantal opnamen	67	45	48	11	29	21	26	96	34	36	29	23	46	19	18	38	33	38	13	23	22	16
	overige soorten																					
Brachythecium rutabulum	$+^{5}$	$+^{5}$	$+^{4}$	.	.	$+^{4}$	I^{5}	III^{4}	$+^{3}$	II^{5}	II^{4}	$+^{3}$	$+^{5}$	$+^{5}$	III^{5}	III^{4}	$+^{3}$	III^{4}	IV^{4}	.	$+^{3}$	.
Cirsium vulgare	I^{3}	I^{3}	I^{3}	$+^{2}$	I^{2}	$+^{3}$	I^{3}	II^{3}	I^{3}	I^{3}	$+^{3}$	II^{3}	$+^{3}$	II^{2}	$+^{3}$	I^{3}	.	I^{3}	.	.	$+^{2}$	.
Potentilla reptans	.	.	$+^{3}$	.	$+^{5}$	.	I^{2}	I^{3}	II^{3}	$+^{3}$	II^{3}	$+^{3}$	.	.	I^{3}	$+^{3}$	.	IV^{4}	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.
Vicia cracca	.	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{3}$	I^{3}	$+^{2}$	$+^{4}$	$+^{4}$	$+^{3}$	.	II^{3}	.	$+^{3}$	II^{3}	$+^{2}$	$+^{2}$	.	.
Veronica officinalis	.	.	$+^{3}$	.	.	.	II^{3}	$+^{4}$	I^{3}	.	.	$+^{5}$	.	.	II^{4}	I^{3}	$+^{3}$	II^{3}	.	.	I^{4}	.
Veronica chamaedrys	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{3}$	.	.	.	.	.	.	$+^{4}$	II^{4}	$+^{3}$	II^{3}	I^{7}	.	.	.
Taraxacum sectie vulgaris	II^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	.	I^{2}	$+^{3}$	I^{3}	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	II^{3}	II^{3}	$+^{3}$	II^{3}	II^{3}	.	.	.
Stellaria media s.l.	II^{3}	$+^{4}$	$+^{3}$	.	.	.	$+^{3}$	II^{3}	$+^{3}$	I^{3}	.	$+^{2}$	$+^{2}$	.	I^{4}	II^{4}	II^{3}	$+^{4}$	I^{3}	.	.	.
Senecio sylvaticus	II^{3}	.	I^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	.	$+^{3}$	I^{3}	$+^{4}$	II^{4}	.	$+^{2}$	.	.	.	I^{3}	I^{3}	$+^{3}$	.	$+^{3}$	II^{3}	.
Rumex acetosella	I^{3}	.	$+^{3}$	.	.	$+^{4}$	I^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{2}$	.	.	I^{2}	II^{3}	$+^{2}$
Ranunculus acris	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{2}$	.	$+^{2}$	.	.	.	.	$+^{2}$	.	II^{3}	$+^{3}$	.	.	.
Plagiothecium undulatum	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{8}$	$+^{3}$	I^{4}	.	$+^{2}$	.	I^{4}	II^{4}	$+^{3}$	III^{4}	II^{4}	.	.	.
Plagiomnium affine	$+^{4}$	.	.	.	.	.	I^{4}	I^{3}	.	I^{4}	.	.	.	.	III^{5}	II^{4}	$+^{3}$	$+^{5}$	$+^{3}$	.	.	.
Myosotis arvensis	$+^{2}$	.	$+^{2}$	.	.	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	II^{3}	$+^{4}$	.	$+^{3}$	II^{2}	.	.	.
Hypericum perforatum	$+^{2}$	.	.	.	.	.	I^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	$+^{3}$	.	.	.	.	II^{3}	$+^{3}$	$+^{2}$	.	.	.	.	.
Kindbergia praelonga	$+^{7}$	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{3}$	I^{3}	$+^{4}$	I^{6}	II^{4}	$+^{6}$	$+^{6}$	$+^{5}$	I^{6}	II^{3}	II^{5}	II^{4}	III^{4}	$+^{4}$	$+^{3}$	.
Equisetum arvense	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	II^{3}	.	.	.	.	.	$+^{2}$	$+^{2}$	II^{3}	II^{4}	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	.
Epilobium parviflorum	.	$+^{2}$	.	.	I^{3}	I^{3}	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	II^{3}	$+^{4}$	$+^{3}$	I^{3}	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.
Cerastium fontanum	I^{3}	I^{3}	$+^{2}$	.	I^{2}	.	I^{3}	$+^{3}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{3}$	$+^{2}$	.	II^{3}	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	.
Cardamine flexuosa	.	.	.	.	.	.	.	.	$+^{3}$	.	I^{3}	II^{4}	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	$+^{2}$	.	.
Calliergonella cuspidata	.	.	.	.	$+^{9}$	$+^{7}$	.	$+^{2}$	.	.	II^{5}	.	$+^{4}$	.	.	$+^{3}$	.	I^{5}	.	.	.	.
Anisantha sterilis	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	I^{3}	.	$+^{3}$	.	.	.	.	II^{5}	I^{3}	$+^{7}$	.	.	.	.	.
Angelica sylvestris	.	$+^{3}$	$+^{3}$	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{3}$	II^{5}	.	.	.
Acer pseudoplatanus	.	.	.	.	.	.	.	$+^{2}$	$+^{5}$	$+^{4}$	$+^{3}$	.	$+^{2}$	$+^{2}$	.	II^{3}	I^{3}	$+^{5}$	.	$+^{3}$	$+^{3}$	I^{4}
Lophocolea bidentata	$+^{3}$	.	.	.	.	.	$+^{4}$	$+^{4}$	$+^{6}$	$+^{3}$	$+^{3}$	.	$+^{2}$	.	I^{4}	I^{3}	.	I^{3}	.	.	II^{4}	.
Crepis capillaris	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	$+^{3}$	.	II^{3}	$+^{3}$	.	.	.	.	$+^{2}$	.	I^{3}	$+^{2}$	$+^{3}$	.	.	.	.	.
Equisetum palustre	.	.	.	.	$+^{3}$	.	.	.	.	.	II^{4}	.	.	.	.	.	.	I^{3}	$+^{3}$	.	.	.
Oenanthe crocata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II^{6}	.	.	.

Bijlage 3A. Analyseresultaten duinzandmonsters: x/y-coördinaten, kalkgehalten (TGA) en hoofdelementen (XRF).

	x-coord	y-coord	$CaCO_3$	SiO_2	Al_2O_3	TiO_2	Fe_2O_3	MnO	CaO	MgO	Na_2O	K_2O	P_2O_5	S	Sum	As
			%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
Form. Kreftenheye				92,00	3,69	0,10	0,42	0,01	2,15	0,06	1,11	1,47	0,03	0,01	101,04	1,58
Eem Formatie				91,03	1,36	0,04	0,09	0,00	3,97	0,01	0,72	0,67	0,04	0,02	97,94	1,88
Banjaard Formatie				94,98	1,81	0,06	0,18	0,00	1,13	0,03	0,66	0,81	0,01	0,03	99,68	2,72
1a	24,64	389,94	0,70	98,42	1,46	0,05	0,13	0,00	0,46	0,01	0,37	0,62	0,02	B.D.	101,54	1,48
2a	23,35	398,82	1,84	97,27	0,74	0,05	0,20	0,00	1,12	0,01	0,15	0,33	0,05	B.D.	99,91	2,65
2b	26,04	400,11	0,18	96,10	1,35	0,06	0,11	0,00	0,11	0,00	0,34	0,59	0,02	B.D.	98,68	1,29
2c	26,04	399,89	0,07	99,96	1,38	0,07	0,10	0,00	0,09	0,00	0,34	0,56	0,01	B.D.	102,53	1,64
3a	29,12	401,87	0,27	99,88	1,01	0,08	0,16	0,01	0,20	0,00	0,24	0,41	0,02	B.D.	102,01	1,29
3b	28,94	401,14	0,49	98,65	1,29	0,08	0,16	0,01	0,26	0,00	0,33	0,53	0,02	B.D.	101,33	1,38
3c	29,06	400,95	0,07	98,52	1,32	0,05	0,09	0,00	0,07	B.D.	0,34	0,56	0,02	B.D.	100,98	1,76
4a	31,13	401,63	0,25	97,32	0,92	0,07	0,19	0,01	0,20	B.D.	0,22	0,35	0,02	B.D.	99,30	2,09
4b	31,59	401,77	0,68	95,65	1,05	0,07	0,17	0,01	0,38	0,00	0,26	0,43	0,03	B.D.	98,04	1,57
4c	31,49	401,50	0,39	100,36	1,04	0,04	0,05	0,00	0,19	B.D.	0,26	0,45	0,02	B.D.	102,43	1,22
5a	35,06	401,80	2,02	98,22	0,87	0,04	0,11	0,00	0,98	B.D.	0,20	0,45	0,02	B.D.	100,90	2,17
6a	37,55	411,79	3,67	94,91	2,16	0,05	0,12	0,00	1,66	0,01	0,56	0,96	0,02	B.D.	100,47	1,41
6b	38,77	413,36	1,78	96,79	1,80	0,07	0,12	0,00	1,04	0,00	0,49	0,79	0,02	B.D.	101,14	1,72
6c	40,56	413,67	1,06	96,98	1,91	0,09	0,15	0,01	0,56	0,00	0,53	0,80	0,02	B.D.	101,04	2,28
6d	39,60	412,01	0,11	98,54	1,82	0,07	0,07	0,00	0,09	0,00	0,47	0,81	0,02	B.D.	101,89	0,41
7a	39,81	417,18	2,41	96,26	1,62	0,05	0,12	0,00	1,27	0,01	0,44	0,74	0,02	B.D.	100,54	2,32
7b	37,57	415,06	2,45	96,80	1,62	0,07	0,12	0,00	0,84	0,00	0,44	0,71	0,02	B.D.	100,62	2,18
7c	39,98	416,71	1,66	95,11	1,85	0,14	0,27	0,01	1,40	0,01	0,50	0,76	0,02	B.D.	100,07	1,64
7d	40,14	416,06	2,32	97,71	1,88	0,08	0,12	0,00	0,10	0,00	0,50	0,77	0,02	B.D.	101,19	2,00
7e	41,96	415,95	0,11	98,25	2,02	0,06	0,10	0,00	0,07	0,00	0,53	0,87	0,02	B.D.	101,92	1,66
8a	42,87	418,08	1,23	96,37	1,37	0,08	0,15	0,01	0,66	0,00	0,36	0,58	0,02	B.D.	99,60	2,30
9a	44,43	418,30	1,57	96,15	1,42	0,15	0,33	0,01	0,92	0,01	0,38	0,54	0,03	B.D.	99,93	3,25
10a	49,56	424,74	2,10	96,32	1,62	0,04	0,12	0,00	0,96	0,00	0,42	0,74	0,02	B.D.	100,25	2,07
10b	49,85	424,11	2,89	94,87	1,86	0,09	0,22	0,01	1,54	0,01	0,49	0,78	0,03	B.D.	99,90	2,23
10c	50,00	424,24	3,45	94,26	1,86	0,06	0,18	0,01	1,71	0,01	0,50	0,81	0,03	B.D.	99,43	1,90
10d	50,54	423,57	2,09	95,92	1,72	0,05	0,12	0,00	1,07	0,01	0,45	0,78	0,02	B.D.	100,14	2,60
10 e1	51,59	425,32	5,25	90,95	2,70	0,11	0,38	0,01	2,65	0,04	0,72	1,06	0,03	B.D.	98,63	2,99
10 e2	52,00	425,81	5,32	90,47	2,69	0,12	0,39	0,01	2,87	0,04	0,72	1,06	0,03	B.D.	98,40	3,55
10f	52,27	424,41	0,11	96,35	2,12	0,16	0,33	0,01	0,25	0,01	0,56	0,81	0,02	B.D.	100,62	2,28
11a	57,64	428,41	1,73	96,55	2,20	0,07	0,20	0,00	0,75	0,01	0,59	0,93	0,02	B.D.	101,33	2,37
11b1	55,53	427,75	1,57	93,81	3,06	0,14	0,48	0,01	0,91	0,03	0,76	1,18	0,04	B.D.	100,42	2,62
11b2	56,41	427,74	2,38	93,90	2,67	0,09	0,30	0,01	1,18	0,04	0,73	1,07	0,02	B.D.	100,00	2,31
11b3	54,95	427,61	2,03	93,76	2,98	0,16	0,47	0,01	1,00	0,06	0,78	1,14	0,02	B.D.	100,38	1,69
11b4	55,67	427,77	2,29	93,57	2,78	0,14	0,36	0,01	1,07	0,04	0,78	1,08	0,02	B.D.	99,85	2,13
11c	55,58	426,91	0,16	97,40	2,41	0,09	0,23	0,01	0,14	0,01	0,65	0,95	0,03	B.D.	101,92	2,58
12a	58,78	429,22	3,52	94,26	2,07	0,07	0,28	0,01	1,71	0,02	0,56	0,86	0,03	B.D.	99,87	3,22
12b	50,64	426,47	3,45	93,49	2,10	0,17	0,38	0,01	1,90	0,02	0,57	0,81	0,03	B.D.	99,47	2,36
13a	63,83	430,87	3,70	92,99	2,28	0,08	0,34	0,01	1,97	0,02	0,63	0,92	0,03	B.D.	99,27	2,90
13b	64,19	431,20	4,78	91,92	2,51	0,08	0,30	0,01	2,51	0,03	0,72	0,99	0,03	B.D.	99,08	3,47
14a	62,06	434,47	5,89	89,62	2,73	0,09	0,46	0,01	3,11	0,05	0,76	1,10	0,03	B.D.	97,94	4,32
14b	62,49	434,07	5,94	90,95	2,56	0,10	0,40	0,01	3,08	0,04	0,72	0,99	0,03	B.D.	98,89	2,43
14c	63,08	433,23	4,55	92,26	2,37	0,08	0,32	0,01	2,25	0,03	0,68	0,90	0,03	B.D.	98,93	3,24
15a	63,00	436,47	4,01	94,18	2,21	0,05	0,19	0,01	1,96	0,02	0,54	0,98	0,02	B.D.	100,17	2,26
15b	63,27	436,43	5,15	91,12	2,53	0,08	0,36	0,01	2,61	0,04	0,71	1,01	0,03	B.D.	98,49	3,35
15c	63,79	436,11	5,56	91,01	2,62	0,14	0,45	0,02	2,79	0,04	0,73	1,01	0,03	B.D.	98,84	3,11
15d	64,85	436,06	3,00	93,58	2,51	0,11	0,29	0,01	1,44	0,02	0,71	0,95	0,03	B.D.	99,64	2,76

B.D: waarde beneden de detectielimiet

Bijlage 3B. Analyseresultaten duinzandmonsters: sporenelementen (XRF).

	Pb	Zn	Ni	Cr	V	Sn	Sr	Ba	Rb	Ga	Zr	Nb	Y	Sc	La	Nd	Th	U
	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm	ppm
Form. Kreftenheye	9,29	6,66	5,97	17,50	11,70	2,07	91,96	268,90	48,51	4,50	54,03	2,48	6,98	3,30	8,19	6,30	3,09	0,52
Eem Formatie	6,08	1,66	1,41	8,90	6,40	0,41	175,57	146,90	22,25	2,22	33,36	1,66	5,23	2,20	4,86	3,50	1,92	0,61
Banjaard Formatie	4,83	8,63	2,24	14,70	1,60	1,30	62,78	174,50	26,42	2,98	59,64	1,87	5,99	2,40	6,28	5,10	2,65	1,40
1a	4,26	1,32	0,42	9,70	7,90	B.D.	32,04	142,00	20,07	2,41	53,70	1,77	5,38	1,70	6,17	5,10	3,51	0,99
2a	5,68	4,23	B.D.	10,00	8,30	B.D.	49,71	82,70	11,64	2,11	34,38	2,03	5,71	1,60	5,34	6,10	1,60	B.D.
2b	3,92	B.D.	B.D.	9,50	6,10	B.D.	26,66	140,50	19,30	2,50	74,50	2,41	5,15	1,20	5,44	7,50	0,07	0,31
2c	4,06	0,91	B.D.	11,90	7,20	0,29	24,70	128,40	18,42	2,25	98,80	1,92	5,02	1,20	7,39	10,00	1,66	0,21
3a	4,71	2,12	B.D.	12,70	5,90	0,85	24,18	100,10	13,81	1,90	89,47	2,70	6,29	1,10	9,41	5,70	1,30	1,07
3b	4,89	0,79	B.D.	12,60	8,60	B.D.	29,27	118,60	17,59	2,54	99,83	2,44	5,92	1,80	6,14	6,20	1,62	0,12
3c	4,26	1,42	B.D.	10,40	8,00	1,50	24,03	134,60	18,62	2,32	45,24	2,09	5,27	1,60	6,33	3,90	B.D.	1,22
4a	3,23	2,29	B.D.	22,60	5,70	B.D.	22,46	93,20	11,41	2,31	156,06	2,87	6,90	1,30	6,11	9,50	B.D.	B.D.
4b	4,30	0,59	B.D.	15,70	7,30	B.D.	30,97	107,20	14,72	2,07	73,64	2,61	5,69	1,70	6,76	6,10	B.D.	0,38
4c	4,79	0,69	B.D.	11,10	6,00	4,00	23,23	113,60	15,16	2,27	40,22	2,01	4,75	1,30	5,34	7,20	0,88	0,53
5a	4,36	1,44	B.D.	7,90	8,10	1,81	50,44	105,30	14,67	1,76	35,91	1,89	4,43	1,10	4,81	4,50	0,72	1,03
6a	5,81	2,02	0,49	10,20	5,20	3,35	68,74	193,90	30,10	2,88	38,62	2,17	5,61	1,60	7,06	3,90	3,81	1,12
6b	5,86	0,73	B.D.	13,80	7,30	B.D.	53,85	166,10	25,19	2,60	92,61	2,41	6,37	1,50	8,01	7,20	2,26	B.D.
6c	4,01	1,66	B.D.	14,00	7,70	0,99	43,96	169,60	25,95	2,82	93,36	2,87	5,71	2,10	7,50	5,80	B.D.	1,31
6d	6,35	B.D.	B.D.	11,90	6,20	0,68	32,54	174,20	25,94	2,93	70,08	2,71	5,02	1,60	6,81	5,90	1,20	1,54
7a	5,83	2,26	B.D.	6,90	8,40	B.D.	59,40	151,90	23,17	2,61	41,83	2,42	4,40	1,30	6,63	5,40	1,21	0,29
7b	4,42	0,74	B.D.	11,50	6,50	0,45	46,16	156,90	22,95	2,59	104,66	2,10	5,38	1,40	7,03	6,30	2,06	0,15
7c	7,15	2,82	0,32	23,40	12,90	2,86	62,81	157,90	24,38	2,75	277,68	3,76	7,55	3,60	9,63	15,10	2,95	0,35
7d	5,37	0,01	B.D.	10,50	6,20	B.D.	31,56	164,20	24,75	2,65	112,13	2,12	4,93	0,50	4,14	8,20	1,42	0,76
7e	4,85	1,17	B.D.	10,20	6,60	B.D.	33,17	187,90	27,53	2,72	56,04	2,21	5,76	1,70	5,86	7,80	0,46	0,61
8a	2,92	0,50	B.D.	14,40	8,60	B.D.	38,59	126,10	19,08	2,53	80,05	3,02	5,57	2,50	7,84	6,60	3,30	0,16
9a	3,50	3,26	B.D.	32,00	10,10	6,08	45,98	116,30	17,91	2,09	246,64	4,62	8,87	1,50	10,08	12,60	1,71	1,26
10a	5,50	0,83	B.D.	7,30	7,40	B.D.	49,14	158,40	23,30	2,33	30,12	2,46	5,15	3,10	3,35	3,80	B.D.	0,61
10b	6,07	3,70	B.D.	14,40	9,90	B.D.	64,57	165,80	25,43	2,52	99,40	2,90	6,60	1,00	9,17	8,10	1,41	1,27
10c	6,24	0,99	B.D.	10,20	8,20	B.D.	67,87	170,10	25,60	2,58	49,70	2,19	5,57	1,40	6,51	5,20	0,31	0,73
10d	5,06	0,97	B.D.	7,20	7,50	3,05	52,62	166,30	24,98	3,14	30,39	1,29	5,14	1,10	6,36	4,40	0,06	1,36
10 e1	7,78	3,19	1,51	18,10	11,60	B.D.	91,08	200,20	34,00	3,70	72,20	2,74	7,01	2,90	7,05	6,70	3,54	0,71
10 e2	5,13	4,17	1,16	14,80	11,60	B.D.	98,62	194,30	32,81	3,27	93,65	2,94	7,93	2,00	7,53	5,90	B.D.	1,16
10f	5,72	4,90	B.D.	27,30	10,80	B.D.	40,00	170,90	26,41	3,02	248,53	4,10	8,43	2,20	7,67	12,40	4,76	1,78
11a	5,91	2,50	0,38	11,00	8,60	B.D.	51,36	186,20	29,63	2,85	43,26	2,13	5,05	1,70	6,85	2,30	0,17	1,46
11b1	7,92	7,26	1,08	20,10	13,10	1,01	62,29	219,30	37,24	3,67	120,38	3,64	7,97	1,00	9,96	7,20	B.D.	1,71
11b2	7,66	3,17	3,03	16,60	2,60	2,12	69,65	220,00	33,90	3,74	81,12	2,66	7,30	2,50	7,26	7,80	3,76	1,26
11b3	10,23	10,80	3,01	26,00	7,30	B.D.	69,70	217,50	36,95	3,51	181,34	4,54	8,74	2,00	11,25	10,60	3,90	1,72
11b4	8,47	12,94	2,18	24,20	4,00	B.D.	70,66	213,10	34,66	3,76	148,42	3,29	7,62	1,60	8,48	10,80	1,96	1,10
11c	5,37	2,42	0,27	13,70	9,60	0,08	39,88	186,80	30,00	3,42	72,71	2,53	6,13	2,50	5,22	6,10	1,23	1,54
12a	8,59	10,90	0,54	12,40	9,80	B.D.	69,73	172,40	27,75	3,31	41,82	2,15	5,81	2,50	6,29	2,90	1,25	0,28
12b	6,71	4,39	0,94	28,50	11,60	1,05	74,32	162,70	25,91	2,81	285,05	4,69	8,92	1,10	10,84	14,20	1,49	1,97
13a	8,69	5,75	0,91	12,10	8,30	B.D.	74,61	183,50	29,00	3,33	56,06	2,37	6,60	1,90	5,68	4,00	3,46	1,55
13b	5,77	3,23	0,47	11,40	9,20	B.D.	86,78	186,10	31,75	3,27	50,76	2,59	5,63	2,70	7,55	1,90	0,02	0,48
14a	10,68	11,80	1,92	13,90	9,90	B.D.	100,70	200,50	34,93	3,39	63,51	2,56	6,89	2,30	4,36	5,70	3,84	0,83
14b	7,97	4,80	0,93	14,40	11,30	1,16	100,87	182,10	31,71	3,04	86,26	2,81	7,38	2,60	10,09	9,00	5,12	1,47
14c	6,73	3,50	0,86	13,80	7,90	2,04	80,69	178,50	29,55	3,19	45,22	2,63	6,33	3,50	8,25	2,20	3,46	0,29
15a	18,72	6,83	0,93	10,60	6,80	3,17	86,06	203,70	32,27	2,71	38,21	2,11	5,43	2,90	6,73	4,10	0,33	1,62
15b	10,36	20,29	1,75	12,40	10,90	1,10	90,34	196,90	32,01	3,31	53,79	2,99	5,94	2,50	8,88	4,60	2,88	1,46
15c	6,73	4,59	1,73	20,00	10,90	B.D.	97,59	184,40	31,53	3,66	148,49	3,84	8,47	3,20	9,76	7,40	3,53	1,76
15d	4,95	3,23	0,20	17,40	11,10	0,37	68,86	181,30	30,91	3,26	107,67	3,06	7,28	1,40	8,10	6,60	0,76	1,29

B.D: waarden beneden de detectielimiet

Bijlage 3C. Analyseresultaten duinzandmonsters: verdeling van de korrelgrootte (µm).

	< 63	< 150	d (0.1)	d (0.5)	d (0.6)	d (0.9)	d(0.6)/d(0.1)	> 354	0.01-0.10	0.10-0.20	0.20-0.50	0.50-1.0	1.0-2.0	2.0-4.0	4.0-8.0	8.0-16.0	16-25	25-35
1a	0,0	0,0	223,8	307,3	328,0	421,9	1,5	29,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2a	0,0	0,0	299,1	411,7	440,3	576,8	1,5	71,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2b	0,0	0,9	222,3	323,2	348,4	472,2	1,6	37,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2c	0,0	0,0	215,0	301,5	323,6	430,2	1,5	28,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3a	0,0	0,0	240,1	328,4	350,2	448,4	1,5	38,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3b	0,0	0,0	216,4	297,4	317,1	404,7	1,5	24,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
3c	0,0	0,8	217,8	303,6	324,6	417,0	1,5	27,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4a	0,0	0,0	230,2	307,0	325,7	407,4	1,4	26,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4b	0,0	0,0	235,0	317,8	338,1	427,8	1,4	32,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4c	0,0	0,0	235,5	320,0	340,7	432,3	1,4	34,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
5a	0,0	0,7	259,6	368,4	395,5	526,9	1,5	55,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6a	0,4	4,3	172,8	257,1	277,5	372,6	1,6	13,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2
6b	0,0	2,1	189,8	282,2	304,7	409,1	1,6	22,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6c	0,0	2,7	182,7	267,9	288,5	379,8	1,6	15,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
6d	0,0	1,8	199,9	303,0	327,7	441,1	1,6	30,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7a	0,0	2,3	185,0	269,6	290,9	392,4	1,6	17,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7b	0,0	2,4	180,8	258,9	278,7	374,4	1,5	13,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7c	0,0	3,3	175,5	253,2	272,0	355,8	1,5	10,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7d	0,1	4,4	169,8	254,9	276,1	380,1	1,6	14,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
7e	0,1	4,3	169,1	254,0	275,9	383,9	1,6	15,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
8a	0,0	0,9	203,7	284,7	304,2	390,7	1,5	19,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
9a	0,0	1,0	202,4	277,3	295,2	371,0	1,5	14,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10a	0,0	1,2	203,9	288,1	308,0	394,6	1,5	21,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10b	0,0	1,9	195,8	283,0	303,9	401,8	1,6	21,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10c	0,0	2,0	195,7	284,1	305,3	404,9	1,6	21,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10d	0,0	1,2	200,8	287,2	308,1	406,5	1,5	22,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10 e1	0,9	13,9	141,5	205,0	220,8	295,5	1,6	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2
10 e2	0,7	18,3	135,3	195,9	211,6	289,3	1,6	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
10f	0,0	3,2	177,5	253,5	271,5	348,9	1,5	8,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
11a	0,3	7,2	159,8	245,1	264,7	347,1	1,7	8,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
11b1	1,1	18,4	135,3	194,8	210,1	283,8	1,6	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2
11b2	0,7	15,5	139,6	203,5	220,9	313,8	1,6	5,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
11b3	0,9	19,6	134,1	191,0	205,7	279,9	1,5	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
11b4	0,7	16,3	138,5	198,6	214,1	289,5	1,5	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
11c	0,3	9,8	150,6	227,5	246,3	329,9	1,6	5,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
12a	0,1	3,4	175,7	255,1	274,2	357,9	1,6	10,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
12b	0,1	5,1	164,8	238,0	255,6	334,5	1,6	6,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
13a	0,0	2,6	180,0	253,0	270,3	344,7	1,5	7,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
13b	0,1	5,5	162,1	229,3	245,6	315,3	1,5	3,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
14a	0,5	15,1	140,0	202,5	218,2	291,3	1,6	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
14b	0,4	10,6	148,6	214,1	230,2	302,0	1,5	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
14c	0,0	3,7	170,6	241,4	258,0	330,6	1,5	5,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
15a	0,1	2,6	192,4	347,6	409,4	781,2	2,1	48,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
15b	0,4	12,7	143,9	208,0	223,9	296,3	1,6	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
15c	0,6	16,8	138,1	197,2	212,6	286,2	1,5	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
15d	0,3	8,0	156,6	234,1	253,7	347,0	1,6	8,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

35-50	50-63	63-75	75-88	88-105	105-125	125-150	150-177	177-210	210-250	250-300	300-354	354-420	420-500	500-600	600-707	707-850	850-1000	1000-1190	1190-1410
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	5,3	15,0	25,5	24,7	18,7	8,6	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,7	8,5	18,0	24,8	23,8	15,3	5,4	1,4	0,8	0,2	0,0
0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	0,3	0,3	1,2	4,9	12,3	20,8	22,0	19,1	11,7	4,4	0,9	0,7	1,0	0,2	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,5	7,0	16,3	24,5	22,4	16,8	7,6	2,2	0,4	0,6	0,7	0,1	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,7	10,8	22,6	25,6	22,4	12,5	3,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	6,8	16,8	26,6	24,4	17,1	6,7	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,1	0,4	0,2	0,0	1,0	6,0	15,5	24,9	23,9	18,5	8,0	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,8	14,7	27,5	27,1	19,4	7,3	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,2	12,6	24,8	26,4	21,2	10,1	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,2	12,2	24,2	26,2	21,5	10,7	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,4	0,3	0,1	1,3	5,7	15,3	21,3	23,8	18,7	9,1	2,2	0,8	0,9	0,3	0,0
0,0	0,1	0,3	0,3	0,3	0,5	2,5	6,9	14,2	20,9	23,4	16,8	9,0	3,1	0,1	0,2	0,9	0,3	0,0	0,0
0,0	0,0	0,1	0,2	0,2	0,2	1,3	4,3	10,3	18,0	23,3	19,6	14,0	5,7	1,1	0,0	0,8	0,7	0,1	0,0
0,0	0,0	0,2	0,2	0,2	0,3	1,8	5,6	12,5	20,0	24,4	18,9	11,8	4,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,3	1,1	3,2	7,8	14,5	21,4	20,7	17,3	9,0	2,9	0,3	0,6	0,4	0,1	0,0
0,0	0,0	0,2	0,3	0,2	0,1	1,4	5,4	12,5	19,9	23,9	18,1	11,6	4,1	0,9	0,5	0,7	0,3	0,0	0,0
0,0	0,0	0,2	0,4	0,2	0,1	1,6	6,4	14,4	21,9	24,2	16,9	8,5	2,8	0,4	0,7	1,0	0,3	0,0	0,0
0,0	0,0	0,2	0,3	0,2	0,3	2,2	7,2	15,2	22,5	24,6	16,9	8,1	2,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,1	0,3	0,3	0,1	0,5	3,1	7,9	14,8	20,5	22,1	15,9	8,7	3,3	0,6	0,7	0,9	0,3	0,0	0,0
0,0	0,1	0,3	0,2	0,0	0,4	3,3	8,4	15,2	20,2	21,4	15,5	9,1	3,8	0,4	0,2	1,0	0,5	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,2	0,4	0,1	0,1	2,4	9,0	18,9	26,8	23,0	13,9	5,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,3	0,5	0,1	0,0	2,0	9,6	21,2	28,7	23,0	11,7	2,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,2	0,4	0,2	0,3	2,3	8,3	18,1	26,1	22,7	15,7	5,3	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,2	0,4	0,4	0,9	3,5	9,6	18,2	25,0	20,7	13,6	4,4	0,7	0,7	1,2	0,4	0,0	0,0
0,0	0,0	0,0	0,2	0,4	0,4	1,0	3,5	9,5	17,9	24,8	20,7	13,8	4,7	0,9	0,6	1,0	0,6	0,1	0,0
0,0	0,0	0,0	0,2	0,4	0,2	0,4	2,7	8,9	18,2	25,3	21,4	14,3	5,0	1,1	0,7	0,9	0,3	0,0	0,0
0,1	0,5	0,5	0,1	0,1	2,4	9,8	16,7	22,7	22,2	15,5	7,3	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,1	0,6	0,4	0,1	0,5	4,6	12,0	18,6	22,2	19,6	13,4	6,0	1,9	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,2	0,4	0,3	0,4	1,9	6,7	15,0	23,1	25,7	17,5	7,6	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,1	0,2	0,2	0,2	0,4	1,5	4,7	8,9	15,3	21,1	22,9	16,0	7,3	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,1	0,6	0,4	0,0	0,3	4,5	12,1	18,9	22,7	19,9	13,3	5,5	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,1	0,6	0,4	0,0	0,2	3,7	10,5	17,1	21,3	19,7	13,9	7,2	2,6	0,2	0,0	0,3	1,3	0,8	0,1	0,0
0,1	0,7	0,4	0,0	0,3	4,9	13,1	20,0	23,0	19,1	11,8	4,8	1,6	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,1	0,6	0,4	0,0	0,2	3,4	11,5	18,4	22,8	20,6	14,0	6,1	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,1	0,3	0,3	0,1	0,3	2,0	6,7	12,0	18,3	21,7	20,3	12,1	5,4	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,1	0,2	0,2	0,1	0,3	2,4	7,0	14,7	22,0	24,6	17,4	8,5	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,1	0,3	0,3	0,1	0,6	3,6	9,8	18,2	23,9	23,6	13,1	6,1	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,2	0,3	0,3	0,2	1,6	6,5	15,3	23,9	26,4	17,5	7,2	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,1	0,4	0,3	0,1	0,4	4,1	11,3	20,4	25,4	23,0	10,9	3,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,1	0,5	0,4	0,1	0,3	3,2	10,6	17,3	22,5	21,5	15,5	6,7	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,3	0,4	0,1	0,1	1,6	7,9	14,8	22,0	23,4	18,7	8,1	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,0	0,3	0,4	0,1	0,2	2,6	8,7	17,9	25,1	25,0	14,7	4,7	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,4	1,7	4,1	7,8	11,5	13,6	11,6	10,2	8,8	8,6	7,3	6,8	4,3	2,5	0,3
0,1	0,4	0,4	0,1	0,1	2,2	9,3	16,1	22,5	22,7	16,9	7,5	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,1	0,5	0,3	0,0	0,2	4,1	11,6	18,7	22,9	20,5	13,9	5,8	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,0	0,2	0,3	0,2	0,2	1,3	5,7	11,0	17,8	21,5	20,3	12,6	5,4	1,2	0,0	0,9	1,1	0,2	0,0	0,0

Bijlage 4. Overzicht van de belangrijkste bestudeerde archieven.

Gebruikte archiefafkortingen:
GRd: Gemeentearchief Rotterdam, Rotterdam.
GSD: Gemeentearchief Schouwen-Duiveland, Zierikzee.
NA: Nationaal Archief, Den Haag.
SGO: Streekarchief Goeree-Overflakkee, Middelharnis.
SVP: Streekarchief Voorne-Putten, Brielle.
ZA: Zeeuws Archief, Middelburg.

Gebied	Archief	Type bron	Afkorting
Algemeen	NA, Verzameling Binnenlandse Kaarten Hingman	kaarten 1600-1900	NA-CH
	ZA, Archief Koninklijk Zeeuws Genootschap der Wetenschappen	Losse documenten	NA-KZGW
	ZA, Handschriftenverzameling	Losse documenten	ZA-Hschr
	ZA, Staten van Zeeland; ingekomen stukken Gecommitteerde Raden	Losse documenten	ZA-SvZ/GR
	ZA, Staten van Zeeland; gedrukte resoluties		ZA-SvZ/Res
Walcheren	ZA, Heren van Veere	Losse rekeningen vijftiende eeuw	ZA-HV
	NA, Nassause Domeinraad	Rekeningen Veere 1620-1810 Rentmeesterrapporten 1779-1797	NA-NDR
	ZA, Rentmeesters Rentambten Prinsen van Oranje in Zeeland	Verpachtingen Veere 1768-1804	ZA-RPO
	ZA, Oud-archief Waterschap Walcheren	Diverse verpachtingsvoorwaarden en rapporten toestand duinen 1600-1800	ZA-OAW
	NA, Amortisatiesyndicaat	Diverse bronnen 1820-1840	NA-As
	ZA, Directie der Registratie en Domeinen in Zeeland	Leggers 1815-1945	ZA-DRD
	ZA, Archief Kroondomein	Leggers, 1822-1941	ZA-RKD
	ZA, Notariële Archieven 1796-1842	Losse akten uit achttiende en negentiende eeuw	ZA-Na
	ZA, Collecties De Bruijne	Ongepubliceerd manuscript, kaarten en foto's van het duingebied uit de eerste decennia van de 20e eeuw	ZA-CdB
	ZA, Charters Westhove	Losse documenten	ZA-CWh
	ZA, Archief Duinbeek	Losse documenten	ZA-AD
	ZA, Archief Stad Domburg	Losse documenten	ZA-SD
	ZA, Archief Hervormde Gemeente Oostkapelle	Losse documenten	ZA-HGO
	ZA, Gemeente Middelburg, Dienst Gemeentebedrijven 1881-1942	Diverse documenten met betrekking tot inrichting en beheer	ZA-GBM
Schouwen	ZA, Rekenkamer B	Acquitten 1600-1800	ZA-RkB
	ZA, Rekenkamer II	Losse archiefstukken	ZA-RkII
	ZA, Inspectie der Domeinen te Goes (1843-)1940-1969 (1970)	Diverse losse documenten	ZA-IDG
	GSD, Familiearchief Van der Lek de Clerq	Losse duinverpachtingen achttiende eeuw	GSD-FaLdC
	GSD, Gemeentearchief Haamstede	Losse duinverpachtingen negentiende eeuw	GSD-GaH
Goeree	NA, Grafelijkheidsrekenkamer Rekeningen, (1305) 1446-1728	Rekeningen 1616-1728	NA-GrkDH
	NA, Grafelijheidsrekenkamer, Registers, (1305) 1446-1812	Diverse losse documenten Verpachtingscondities 1771-1796	NA-Grk/Reg
	NA, Archief Rentmeester-Generaal Voorne & de Beijerlanden	Verpachtingscondities 1743-1804	NA-RGVB
	SGO, Archief polder Het West Nieuwland	Rekeningen en beweidingslijsten 1842-1966	SGO-WN
	SGO, Oud-archief Goedereede	Diverse losse documenten	SGO-OaG
	SGO, Oud-archief Ouddorp	Diverse losse documenten	SGO-OaO
	GRd, Archief Stichting Zuid-Hollands Landschap	Ontwikkelingen Westduinen na 1970	GRd-ZHL
Voorne	NA, Grafelijkheidsrekenkamer Rekeningen (1305) 1446-1728	Rekeningen 1616-1725	NA-GrkDH
	SVP, Archieven Notarissen	Losse akten uit de achttiende en negentiende eeuw	SVP-NaV
	SVP, Collectie Kluit	Streekbeschrijvingen achttiende eeuw	SVP-CK
	SVP, Archief Hoogheemraadschap Voorne	Losse documenten	SVP-HhV
	GRd, Archief Stichting Zuid-Hollands Landschap	Diverse losse documenten over eigendom en gebruik twintigste eeuw	GRd-ZHL

Curriculum vitae

Anton van Haperen werd geboren te Princenhage (Breda) op 24 mei 1949. Hij doorliep de middelbare school op het Onze Lieve Vrouwelyceum te Breda (1961-1967) en studeerde vervolgens biologie aan de Rijksuniversiteit Utrecht (doctoraal examen 1975). In deze periode was hij ook actief in de jeugdbonden voor natuurstudie. De Biesbosch en de andere deltawateren waren een vaak terugkerend doel voor kampjes en excursies. Hier maakte hij voor het eerst kennis met de grote natuurlijke processen van de rivieren en de zee en de invloed van de mens daarop. De afsluiting van het Haringvliet en de Grevelingen vonden juist in deze periode plaats en hij heeft deze zeer bewust ervaren.

Na zijn studie verrichtte hij zijn vervangende dienstplicht bij de Provinciale Planologische Dienst voor Zeeland (1975-1977), waar hij vervolgens een vaste aanstelling kreeg (1977-1985). Tot 1981 was hij hier belast met de coördinatie van het vegetatieonderzoek in het kader van de provinciale milieukartering. Later was hij vooral verantwoordelijk voor de ecologische beleidsadvisering. Vanaf 1985-1989 was hij als natuurwetenschappelijk medewerker werkzaam bij het consulentschap Zeeland van de directie Natuur, Milieu en Faunabeheer van het ministerie van LNV. Vanaf 1989 tot heden werkt hij bij Staatsbosbeheer in Zuidwest-Nederland. Aanvankelijk vooral in intern gerichte functies (onder andere als stafmedewerker beheer en waarnemend regiohoofd). Vanaf 2000 spelen externe contacten en groene gebiedsontwikkeling een belangrijke rol. In deze periode was hij onder andere actief in de groene gebiedsontwikkeling rondom Breda (reconstructiecommissie de Baronie) en in de Biesbosch (Ruimte voor de Rivieren). Sinds 2005 is hij accountmanager voor Staatsbosbeheer in Zeeland en vanuit Staatsbosbeheer verantwoordelijk voor de groene gebiedsontwikkeling op Schouwen en in de Grevelingen. Het zoeken van samenwerking vanuit het natuurbehoud met andere maatschappelijke belangen, zoals recreatie, landbouw en kustveiligheid, staat in al deze projecten centraal.

Naast zijn reguliere werkzaamheden is hij ook bestuurlijk en anderszins actief geweest. Zo was hij geruime tijd lid van de verenigingsraad en het bestuur van de Vereniging Natuurmonumenten, bestuurslid van de Zeeuwse Milieufederatie en was hij hoofdingeland van de waterschappen Walcheren en Zeeuwse Eilanden. Ook maakte hij deel uit van de redactie van de tijdschriften Watervogels en De Levende Natuur. Sinds 2006 is hij co-voorzitter van het deskundigenteam Duin- en Kustlandschap en lid van de adviescommissie van het kennisnetwerk OBN. Vanaf 2002 heeft hij gewerkt aan dit proefschrift.

Het onderzoek in dit proefschrift werd financieel en anderszins mogelijk gemaakt door Staatsbosbeheer.

Voor de financiële ondersteuning van de vermenigvuldiging van dit proefschrift gaat erkentelijkheid uit naar Staatsbosbeheer, de Provincie Zeeland en Wageningen Universiteit.