

## NATUURONTWIKKELINGSPLAN VOOR DE BELGISCHE KUST

Eindverslag eerste fase, partim vegetatiekunde

Probleemstelling, theoretische basis, en overzicht van de ecologische processen in het duinlandschap, op grond van de inventarisatie van enkele sleutelgebieden

Onderzoeksproject van het Instituut voor Natuurbehoud, in opdracht van de Vlaamse Gemeenschapsminister van Volksgezondheid en Leefmilieu

Uitgevoerd door Frank De Raeve, Leerstoel voor Morfologie, Systematiek en Ecologie van de Planten, Rijksuniversiteit Gent

00000

**VLIZ (vzw)**  
VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE  
FLANDERS MARINE INSTITUTE  
Oostende - Belgium

**NATUURONTWIKKELINGSPLAN VOOR DE BELGISCHE KUST**

Eindverslag eerste fase, partim vegetatiekunde

Probleemstelling, theoretische basis, en overzicht van de ecologische processen in het duinlandschap, op grond van de inventarisatie van enkele sleutelgebieden

Onderzoeksproject van het Instituut voor Natuurbehoud, in opdracht van de Vlaamse Gemeenschapsminister van Volksgezondheid en Leefmilieu

Uitgevoerd door Frank De Raeve, Leerstoel voor Morfologie, Systematiek en Ecologie van de Planten, Rijksuniversiteit Gent



## INHOUD

1. Probleemstelling
2. Het klassieke ecosysteemconcept van de kustduinen.
3. De recentere ontwikkelingen in het duingebied, en hun onverenigbaarheid met het klassieke ecosysteemconcept.
4. De evolutie in het denken rond veranderingen in ecosystemen.
5. Samenvattend overzicht van de procesgebonden fenomenen in het kustgebied, op basis van de waarnemingen in enkele sleutelgebieden.
6. Het ontoereikend natuurbeheer als product van de wetenschappelijke en breed-maatschappelijke context.
  - 6.1. De beperktheid van het natuurconcept.
  - 6.2. De beperktheid van het beeld ten aanzien van de relatie mens-natuur.
  - 6.3. Het optimisme ten aanzien van wetenschappelijke vooruitgang.
  - 6.4. Het maatschappelijk en historisch kader van het complex wetenschappelijk denken/natuurbeheer.
7. De (on-)mogelijkheden om het modelgebonden natuurbeheer te corrigeren.
8. Besluit : naar alternatieve ontwikkelingen voor natuur en natuurbeheer.
  - 8.1. De los-koppeling van natuurbeheer en structuurmodel.
  - 8.2. Van zelfoverschatting naar ruimte voor onzekerheid.



## 1. Probleemstelling.

---

Bijna 20 jaar na het natuurbeschermingsjaar blijkt de gestage achteruitgang van de natuurwaarden langsheen de Belgische kust - toen al over grote oppervlakten zwaar aangetast - sindsdien in onverminderd tempo te zijn doorgedaan. Integendeel : nu de verstedelijking van de duinen zelf zo ongeveer een feit geworden is, gaat men "rustig" verder met de duin-polder-overgangslandschappen, en met de polder zelf. Toch blijkt een voldoende grote maatschappelijke basis te bestaan om natuur aan de kust alsnog een kans te geven, vanwaar onderhavige opdracht.

Enerzijds zijn de resterende vlekjes open ruimte echter intussen zo klein geworden, dat ze, elk op zich beschouwd, bezwaarlijk nog aanspraak kunnen maken op het predikaat "natuur". Anderzijds hebben zich ook binnen de overgebleven groene open ruimte zeer ingrijpende veranderingen voorgedaan, en ook de effecten dáárvan werden op grote schaal als verarming gekenschetst. Dit fenomeen deed zich overigens niet alleen in de duinen voor, maar was algemeen in de meest uiteenlopende landschappen, zodat steeds meer vragen begonnen te rijzen over de klassieke aanpak van natuurbehoud en natuurbeheer zelf.

Op grond van dit alles was het duidelijk dat de loutere toepassing van het gangbare conserveringsbeleid in het kustlandschap ten aanzien van natuur geen afdoende oplossing meer kan bieden. Behoud, herstel en ontwikkeling van natuur hier zal op een nieuwe leest moeten gechoeid worden, wil het enig duurzaam effect hebben. Welke leest dat kan zijn, is als probleem dan ook tot een belangrijk deelfacet van dit onderzoeksproject geworden.

Aangezien het aspect "verandering" centraal staat in deze discussie, werd in een eerste fase van dit onderzoek een overzicht gemaakt van de natuurlijke processen in een aantal sleutelgebieden. Daarnaast werd een overzicht gemaakt van de veranderingen in het wetenschappelijk denken van ná de theorieën van waaruit het klassieke natuurbeheer was ontwikkeld. Beide werden geïntegreerd tot een proces-inventaris. Deze fungeerde als toetssteen voor het gangbare ecosystem- en natuurbeheersconcept. Vanuit de historisch-maatschappelijke duiding van de onvolkomenheden van dit concept werd tenslotte een nieuw denkraam voor de toekomstige ontwikkelingen van natuur en natuurbeheer geformuleerd.

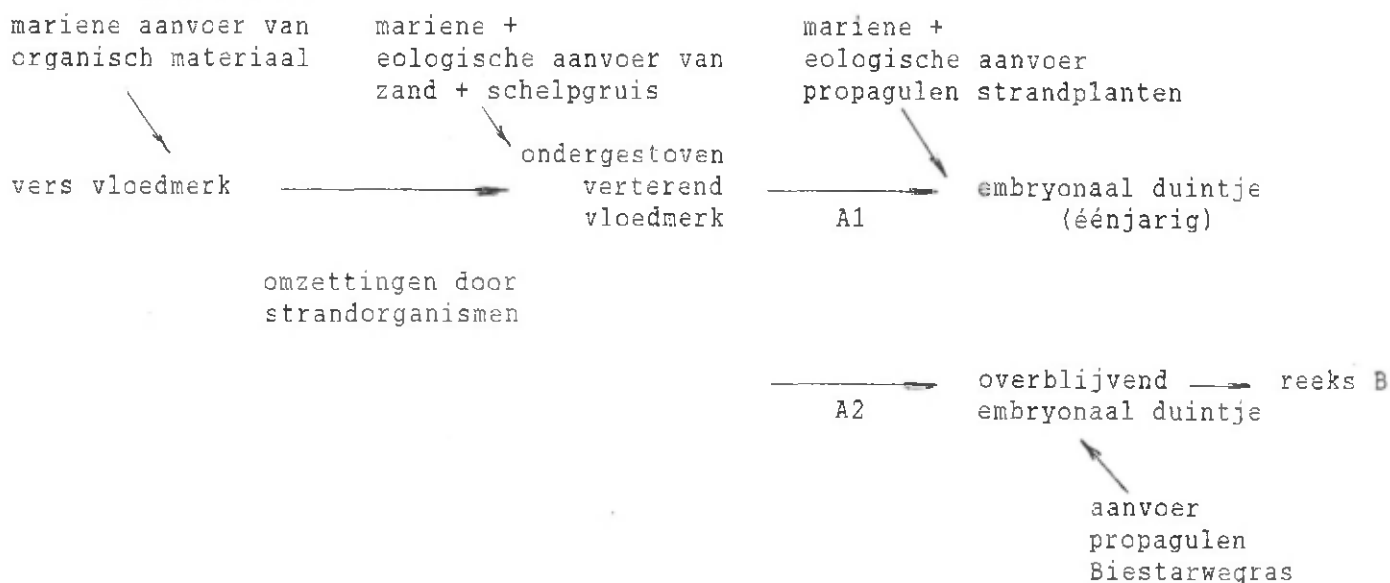




## 2. Het klassieke ecosysteemconcept van de kustduinen.

Vanuit vegetatiekundige hoek (de vegetatiekunde als ecologische deelwetenschap die het meest invloed heeft gehad op de theorievorming rond natuurbehoud), werd de ingewikkelde structurele en biotische diversiteit van het duinlandschap klassiek beschreven via een aantal successiereeksen : reeksen van welomschreven vegetatietypes (cq. levensgemeenschappen) die, in samenhang met de veranderingen in de milieuomstandigheden in de loop van de tijd, in elkaar overgaan. De belangrijkste zijn de volgende :

### A. Reeks van het hoogstrand.



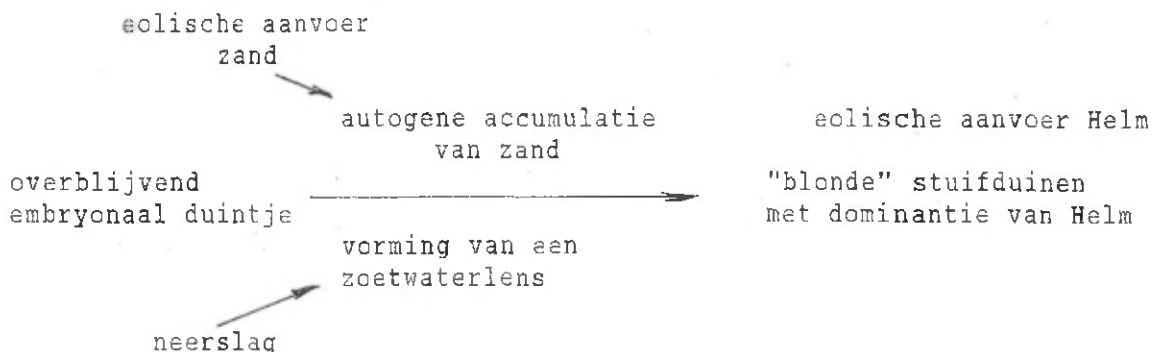
Dominante milieuparameters : de zeer grote geo(morfo)logische en klimatologische verschijnselen : kustevolutie, getijdenwerking, stormenpatroon.

#### Parallele ontwikkelingen :

- Geomorfologie : - geringe tot matige reliëfontwikkeling.
- geringe tot matige fixatie van het substraat.
- Bodem : - snelle mineralisatie, geen profielontwikkeling.
- zowel aanvoer als beginnende uitloging van voedingszouten.
- Hydrologie : nog nauwelijks stabilisatie in een extreem wisselvallig milieu.
- Vegetatieprocessen : uitgesproken dominantie van de r-strategie; zomertherofytisme.

Retrogressie : zeer algemeen optredend, in veel gevallen met jaarlijkse complete afbraak.

B. Reeks van de zeereepduinen.



Dominante milieuparameters : zout-zoet balans; verstuiving; stormwerking.

Parallele ontwikkelingen :

Geomorfologie : - uitgesproken, zeer sterke reliëfontwikkeling.  
- matige tot sterke fixatie van het substraat.

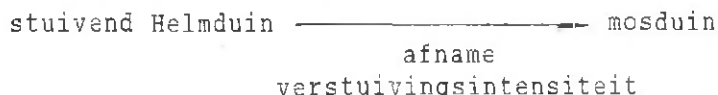
Bodem : - eerste sporen van humusontwikkeling, anderzijds blijvend beïnvloed door aanvoer van nutriënten van buitenaf (salt-spray).  
- begin van differentiatie van een bodem- (en vegetatie-) klimaat.  
- beginnende vorming, lokaal, van slecht-doorgroeibare lagen.

Hydrologie : - accumulatie van zoetwater.

Vegetatieprocessen : extreem op intensieve overstuiving gespecialiseerd; intrede van paddestoelen.

Retrogressie : De reeks is niet reversibel. Via erosie of te sterke accumulatie van zand is echter wel retrogressie naar geheel onbegroeide zandplekken mogelijk, en binnen de zeereepduinen lijkt de cyclus Helmduin-vegetatieloos stuifduin voortdurend hervat te worden.

C. Reeks van de droge voorduinen,



Dominante milieuparameters : afname van de verstuiving; zomerdroogte.

Parallele ontwikkelingen :

Geomorfologie : - afronding en stabilisering van de reliëfvormen.  
- (nagenoeg) complete fixatie van het substraat.

Bodem : - accumulatie van humus via al dan niet tijdelijk weer overstoven rhizoom- en mosmatten.

- begunstiging van het bodemklimaat voor kieming (moslaag); anderzijds, door plaatselijk slecht-doorgroeibare laagjes, die niet meer door overstuiving gecompenseerd worden, extremer worden van de zomerdroogte binnen het wortelbereik.

Vegetatie : - gevoelige toename in soortenrijkdom en in differentiatie levensvormen en -strategieën : toenemend belang van middelgrote tot kleine zomerhemicryptofyten, kleine wintertherofyten en acrocarpe mossen.

- beginnende ruimtelijke differentiatie via invloed van konijnen (begrazing + vergraving + latrinevorming).

Retrogressie : Deze successie lijkt vrijwel perfect reversibel (althans uiterlijk), maar steeds allogeen, via kleine of grotere catastrofes binnen het Helmduin-mosduin-complex zelf, die leiden tot tijdelijk terug toenemende overstuiving. Daarnaast leidt (eveneens allogeen maar systeeminherente) erosie tot retrogressie naar vegetatieloos stuifduin.

#### D. Regeneratiereeksen in droge stuifduinen.

vegetatieloos stuifduin —————> blond duin met —————> mosduin  
diverse grasachtigen

Deze reeks (of reeksen, naar gelang van de dominante soort) vormt de pendant van de reeksen B + C, na secundaire verstuiwingen her en der in het duingebied, en die zich dus in hoofdzaak van B + C onderscheiden door een minder extreem dynamische uitgangssituatie en een lager nutriëntengehalte van de bodem, waardoor Helm geheel of grotendeels vervangen wordt door kleinere grasachtigen (*Festuca rubra*, *Carex arenaria*, *Corynephorus canescens*).

#### E. Degeneratieve reeks in droge duinen met extreem microklimaat.

extreem microklimaat  
mosduin —————> korstmossteppe  
toenemende verschraling  
door uitloging

Dominante milieuparameters : toenemende voedselarmoede; extreem microklimaat.

Parallele ontwikkelingen :

Geomorfologie : - stilvallen van de verstuiwing.

Bodem : - toenemende uitloging van nutriënten.

- afname humusproductie.

- steeds geringere buffering microklimaat.

Vegetatie : - afname productie.  
- kruiden en mossen geleidelijk vervangen door korstmossen.

Retrogressie :

De reeks wordt op zichzelf als retrogressief beschouwd, uitmondend in een zo kwetsbare vegetatie, dat deze quasi uit zichzelf (mits zeer geringe verstoringen) weer overgaat in vegetatieloos stuifduin.

F. Vorming van mesofiel grasland bij relatief gunstig microklimaat in de xeroserie.

-----  
getemperd microklimaat

mosduin -----> droog-mesofiel grasland

Dominante milieuparameters : tijd (lang genoeg voor bodemontwikkeling en aanvoer van diasporen graslandsoorten); begrazing.

Parallele ontwikkelingen :

Bodem : sterke oppervlakkige humusontwikkeling (eventueel zelfs met begin van oppervlakkige verzuring), maar met anderzijds een intensivering van de stofwisselingskringloop.  
Verdere tempering van het bodemklimaat, en van de bodemvochthuishouding.

Vegetatie : uitgesproken toename van de soortenrijkdom, het levensvormenspectrum, en sterke differentiatie in de levensstrategieën (waarbij de K-strategie aan belang wint); biotische beïnvloeding (tussen de zeer diverse vormen van planten onderling, tussen planten, bodemorganismen en parasieten, en vooral tussen planten en herbivoren) gaan steeds meer als intern én extern regulerende factor optreden.

Retrogressie : De reeks wordt doorgaans als omkeerbaar beschouwd.

G. Kolonisatie van vers-uitgestoven duinpannen.

-----  
Vers blootgestoven vochtig duinzand -----> pioniervegetaties van vochtige pannen

Dominante milieuparameters : grondwaterregime; op grond van de gemiddelde overstromingsduur van het maaiveld worden verschillende onderreeksen onderscheiden.

Parallele ontwikkelingen :

Geomorfologie : zeer snelle vastlegging van de grondvormen van de panne.

Bodem : vastkitten van de bovenste laag zandkorrels (waardoor vernieuwd uitstuiven vrijwel steeds onmiddellijk onmogelijk gemaakt wordt).

Vegetatie : analoge ontwikkelingen als in de reeksen B + C; door de veel gunstiger milieuomstandigheden (beschikbaarheid grondwater) verlopen die echter veel sneller, vaak zelfs nagenoeg simultaan : vestiging overblijvende grasachtigen, wierden en acrocarpe mossen, en kleine kortlevende scorten.

Parallel daarenboven vestiging van Kruipwilg, inclusief hoge mycorrhiza-activiteit.

Retrogressie : De reeks is irreversibel, en gaat vrijwel onmiddellijk over in de volgende progressieve reeks H.

Wel kan ze overgaan in de xeroserie (B + C), door acute secundaire overstuiving.

#### H. Reeks van het kalkmoeras.

-----  
pioniervegetaties

van vochtige pannen ————— kalkmoerasvegetaties

Dominante milieuparameter : grondwaterregime; parallel met G kunnen onderreeksen onderscheiden worden.

Parallele ontwikkelingen :

Bodem : snelle ontwikkeling van een venig-humeuze laag.

Vegetatie : sluiting van het vegetatiedek

vervanging van acrocarpe door pleurocarpe mossen

eliminatie van éénjarigen, en aanrijking met overblijvende hogere planten

Retrogressie : de reeks is irreversibel.

#### I. Verruigingsreeksen.

-----  
laag mesofiel duingrasland

lage kalkmoerasvegetaties

→ ruigten van Duinriet en andere  
→ hoge grassen en kruiden

Dominante milieuparameters : bodem, begrazing (konijnen).

Parallele ontwikkelingen :

Bodem : ophoging, toenemende organische stof + mineralisatie, eventueel vergezeld van lichte overstuiving of vergraving (konijnen).

Vegetatie : verhoging biomassa

afname soortenrijkdom

Fauna : al dan niet, afname van konijnevrant.

Retrogressie : de reeks lijkt reversibel, onder invloed van begrazing.

## J. Verstruweling.

-----  
Diverse kruidenvegetaties

—————> struweel

(laag of ruig)

Dominante milieuparameter : de tijd (natuurlijke, progressieve successie).

Op basis van de uitgangsvvegetatie (nat of droog) kunnen onderreeksen onderscheiden worden, die uiteindelijk sterk convergeren.

Parallele ontwikkelingen :

Bodem : toenemend gehalte organische stof + nutriënten  
toenemende stabiliteit bodemklimaat

Vegetatie : verhoging biomassa  
eliminatie van de meeste oorspronkelijk aanwezige kruiden  
toename nitrofyten  
tempering microklimaat

Retrogressie : konijnvraat leidt tot inversie bij lage struwelen; de evolutie naar hoog struweel is irreversibel, maar overstuiving kan leiden tot meer open vormen, of de xeroserie terug op gang zetten. Bij afwezigheid daarvan wordt een struweeltype als paraclimax beschouwd.

Deze *successiereeksen* (reeksen in de tijd, of tenminste als dusdanig voorgesteld) worden afgeleid uit de in het veld zichtbare *zonatiepatronen*. Inderdaad worden in het duinlandschap (zowel op grote schaal, van strand naar polder, als meer lokaal, binnen een duinenrij, binnen een vallei, enz...) vaak zeer opvallende reeksen vegetatietypes aangetroffen, die wat hun stapsgewijze veranderingen qua structuur, soorten-samenstelling, enz. betreft, ook *ruimtelijk* zeer ordelijk op één rij gerangschikt liggen. Deze zonering verloopt dan vaak parallel met de verminderende cq. toenemende invloed van een dominant geachte milieuparameter (bijv. de zee; een voortschrijdend paraboolduin, enz.).

Onderlinge vergelijking van deze reeksen levert op zich weer een aantal opvallende parallellismen op, zowel wat betreft de attributen van de levensgemeenschappen zelf (soortenrijkdom, structurele complexiteit, ...), als qua mee-evoluerende milieuparameters (bodemontwikkeling, microklimaat, ...). Samen met de omstandigheid dat de reeksen hier in een zeer hoge graad van volledigheid binnen een ruimtelijk goed afgebakend gebied voorkwamen, maakte dit de duinen tot een buitengewoon aantrekkelijk werkterrein voor de snelle ontwikkeling van een allesomvattend ecosysteemconcept.

Dit concept werd geglobaliseerd in een 2-polig schema, met als uitersten "jong" en "oud". Deze in essentie tijdsgebonden as werd gesuperponeerd met een ruimtelijke : de as zee/strand - polder/land. Parallel aan deze assen werden gesitueerd geomorfologische veranderingen (toenemende fixatie van het zand, aan belang winnende complexiteit en verfijnende diversificatie in de reliëfvormen, gerelateerd aan afnemende

intensiteit van de wind), bodemevolutie (toenemende humusvorming, toenemend nutriëntengehalte, maar afnemende mineralisatie, toenemende diversiteit in bodemtypes, in samenhang met het reliëf), klimaat (toenemende invloed van een steeds fijner gedifferentieerd geheel van microklimatologische omstandigheden), hydrologie (toenemende stabilisering van het bodem- en luchtvochtregime), vegetatie (toenemende diversiteit aan structuren, groei- en levensvormen en -strategieën, toenemende stabiliteit, door toenemende interne reguleringsmechanismen van levende organismen onderling (parasitisme, symbiose, ...) toenemende soortenrijkdom) en een parallel verrijkend en diversifiërend dierenleven.

Deze "prograssieve" reeks werd gecompenseerd door de voortdurende, sterke, afbrekende en verjongende werking van de wind, en van natuurlijke grazers, waarbij het konijn een overheersende rol speelde. Hoewel grote delen van het landschap voortdurend in beweging bleven (steeds minder naarmate men zich van zee verwijderde) bleef het systeem als geheel stabiel, omdat degradatie en regeneratie er elkaar voortdurend compenseerden, via een stelsel van interne cyclische successiemechanismen.

3. De recentere ontwikkelingen in het duingebied, en hun onverenigbaarheid met het klassieke ecosysteemconcept.
- 

De laatste 10 à 15 jaar deden zich ingrijpende veranderingen in het duinlandschap voor. In grote lijnen kwamen ze hier op neer :

1. In de oudere landschappen, en met name op de Groenendijk, vielen de opeenvolgende droge jaren rond 1976 samen met een compleet uit zijn voegen barstende konijnenstand : dit leidde tot zware overbegrazing en ondermijning van de oude graslanden. Gevolgd door een periode van juist steeds vochtige en koele zomers, en het sterk teruglopen van de konijnenstand zien we nu :
  - waar de oude bodem intact bleven overleefde het mesofiel grasland, maar de soortenrijkdom ervan nam sterk af : vooral de groep van de kalkgraslandsoorten werd over grote oppervlakten door de extreme vraat vrijwel gedecimeerd, en deze soorten kwamen in de daaropvolgende vochtige jaren, met een veel langere begrazingsdruk, ook niet terug.
  - waar de humuslaag verbrokkelde was, rechtstreeks door graafactiviteiten, of indirect door te sterke en te langdurige uitdroging, regenereerde het grasland niet meer, maar werd het vervangen door arm, sterk ruderaal getinte mosduinen en/of Duinroosheide.
  - anderzijds leidde de hoge begrazingsdruk ook niet tot een duurzame omzetting van struweel naar kort grasland. Evenmin bleken elders, zoals men uit hun respectieve soortensamenstelling toch leek te mogen verwachten, mosduinen te evolueren naar de meer gesloten, en soortenrijkere mesofiele graslanden. Vestiging van graslandsoorten bleek uitsluitend plaats te vinden in de smalle zone van het Wintergroen-Kruipwilgstruweel, aan de bovengrens van de vochtige panne; maar dit proces verloopt zeer traag, en uiterst lokaal, en het is zeer de vraag of er ooit een echte graslandstructuur uit zal ontstaan.
2. Precies in deze jonge pannen begon de Duindoorn zich namelijk massaal uit te breiden, terwijl er anderzijds jarenlang geen nieuwe pannenvloeren meer blootgestoven werden. Het beheer in deze milieus, aanvankelijk overwegend van cosmetische aard, kreeg een steeds meer dwingend karakter : als men in de Westhoek geen programma van jaarlijks Duindoorn kappen, maaien en uittrekken gestart was, dan waren Parnassiavegetaties er vandaag wellicht geheel onbestaande. Het Duindoornvraagstuk bleek daarenboven aanzienlijk complexer dan verwacht, want van plaats tot plaats wisselen vestiging en invasieve kracht sterk, zonder duidelijk aanwijsbare ecologische verklaring. Aanvankelijk leek het vooral samen te gaan met lokale verstoring (konijnenactiviteiten, grondwaterstandsdeling, ...), toen werd het een algemeen probleem in het grensgebied van hygro- en xeroserie, uiteindelijk drong de soort ook de natste pannen, de oude graslanden en de mosduinen binnen. De tapijten met Duinsterretjesmos behoorden altijd al tot de allergewoonste duinvegetaties, ja, breidden zich in het begin van de jaren zeventig nog volop uit : ze leken volkomen probleemloos wat het beheer betrof; nu zijn goed ontwikkelde vormen van enige omvang ervan zeldzaamheden geworden.



3. Al even onregelmatig was de evolutie van het struweel. De successie blijkt heel anders te verlopen op voorheen bewaide plaatsen dan in de recentere pannen, die nooit bewaid geweest zijn. Op veel plaatsen vestigen zich nieuwe houtige soorten vanuit de binnenduinrand, een proces dat grotendeels van het toeval afhankelijk is; even onvoorspelbaar is hun gedrag zodra ze eenmaal vaste voet aan wal gekregen hebben in deze voor hen nieuwe wereld: Bosrank wordt nog steeds begroet als een fraaie aanwinst; binnen 10 jaar is een Ligusterstruweel dat er niet door overwoekerd werd misschien een zeldzaamheid. En wat tegen die tijd te verwachten van Esdoorn, Es, en Eik?
4. En tenslotte: Het Westhoekreservaat staat terecht bekend als een uiterst dynamisch systeem, met in 1980 meer dan een derde (zo'n 140 ha) van de oppervlakte ingenomen door onbegroeid stuifzand, en daarboven onderhevig aan een behoorlijk hoge recreatiedruk. Welnu, ondanks dit alles is dit stuifzandareaal in vlot tempo aan het slinken, en met name de kleinere vlekken erin, waaronder de actieve paraboolduinen, zijn louter spontaan aan het uitdoven.

Het moge duidelijk zijn, dat al deze gebeurtenissen wel erg moeilijk te verzoenen zijn met het beeld van de ingenieuze machinerie vol tegenkoppelende regulatiemechanismen en cyclische successies, met de algemene stabiliteit van het systeem als resultaat.

Verandering, ook éézijdige en irreversibele ontwikkeling, blijkt dus als wezenlijk kenmerk van levende natuur, zwaar te zijn onderschat. In de volgende hoofdtukken wordt een inventariserend overzicht gemaakt van veranderingsverschijnselen in (duin- en andere) ecosystemen, en van de veranderingen in het wetenschappelijk denken rond verandering.

#### 4. De evolutie in het denken rond verandering in ecosystemen.

---

Uit wat voorafgaat blijkt, dat de laatste 15 jaar gekenmerkt zijn door zeer ingrijpende veranderingen in de natuurlijke constellatie van zeer veel duingebieden. En dat deze veranderingen slecht verzoenbaar zijn met het ecosysteemconcept waarop het natuurbeheer gebaseerd is.

Anderzijds hebben zich in deze 15-jarige periode ook ingrijpende veranderingen voorgedaan in het wetenschappelijk denken rond verandering in ecosystemen; het thema is zelfs zeer recent sterk in belangstelling gestegen (cfr. Miles, Schmidt & Van der Maarel, 1988).

Denken rond verandering in ecosystemen vindt dan vrijwel steeds zijn neerslag in het centraal thema "successie" (cfr. hoofdstuk 2). In wat hierna volgt worden dan ook een aantal deelaspecten van deze successie besproken, zoals ze gaandeweg in de wetenschappelijke literatuur aan de orde gekomen zijn. Parallel hiermee wordt, aan de hand van voorbeelden uit een aantal sleutelgebieden langs de Belgische kust, de relevantie van deze aspecten voor een beter begrip van de veranderingen in onze duinsystemen nagegaan en/of gewezen op de implicaties van dit wijzigend denkend voor het natuurbeheer.

##### 4.1. Drie mechanismen van successie.

---

Het klassieke successiemodel, dat teruggaat tot het werk van Clements (1916) voorziet in het volgende scenario: open milieus zijn slechts toegankelijk voor een aantal "pioniersoorten"; deze veranderen het milieu dusdanig, dat het minder geschikt wordt voor henzelf (of andere "vroeg" soorten, daarentegen geschikter voor soorten, kenmerkend voor late successiestadia: deze laatste gaan daardoor de eerste geleidelijk vervangen.

Connell & Slatyer (1977) formuleerden, naast dit klassieke "facilitatie"model, twee mogelijke andere mechanismen:

1. soorten van vroeg of late successiestadia koloniseren het milieu na elkaar of min of meer gelijktijdig; de eerste maken de omstandigheden noch geschikter, noch ongeschikter voor de tweede; alleen hebben de tweede een hoger tolerantieniveau voor schaarste en winnen het dus op de eerste ("tolerantie"model);
2. de vroeg soorten verhinderen de invasie van de late (door ruimte of voedingsstoffen onbeschikbaar te houden); pas als ze sterven komen die vrij voor vroeg of late soorten; in het eerste geval blijft successie uit, in het tweede worden de late geleidelijk toch overheersend omdat ze langer leven ("inhibitie"model).

De successie in de duinen wordt van oudsher (en ook nog door Connell & Slatyer zelf) tot het facilitatiemodel gerekend; het model is trouwens in hoge mate via waarnemingen aan duinen tot stand gekomen. Toch herinneren een aantal aspecten ervan sterk aan het tweede (tolerantie-) model: met name de vroeg ontwikkeling in de vochtige pannen, waar kruipwiel samen met de prille pioniers kiemt, schijnbaar onafhankelijk van de soortsverschuivingen in de jongere stadia van pannevegetaties

gestaag doorgroeit (en via een uitgebreide reeks mycorrhiza-symbionten zijn tolerantiegrenzen allicht sterk verhoogt), en tenslotte zeer lang (lokaal misschien zelfs voorgoed?) de dominant wordt. Anderzijds lijkt diezelfde Kruipwilg, op het zijspoor (of parallel-spoor) van de meso-serie (na secundaire overstuiving of waterstandsval) in hoge mate inhiberend op te treden ten opzichte van Duindoorn. In hoeverre Duindoorn en andere relatief vroege struiksoorten struweel- en bosontwikkeling bevoordelen, vertragen of ombuigen blijft voorlopig evenwel een open vraag (zie verder). Sterk inhiberend voor verdere successie (maar voor hoelang?) werken duidelijk ook stadia, waarin grote grasachtigen gaan domineren, bijv. Duinriet. Slecht bekend wat de controlerende mechanismen betreft, blijft intussen ook het - zeer beheersrelevante! - fenomeen van het inhiberend effect van oud duingrasland op invasie van Duindoorn.

#### 4.2. Drie oorzaken van, en voorwaarden voor successie.

---

Het in het natuurbehoud gehanteerde ecosysteemconcept was steeds sterk doordrongen van het principe van Beyerinck: "alles is in principe overal, maar het milieu selecteert". Intussen is steeds duidelijker geworden, dat deze regel met grote voorzichtigheid moet geïnterpreteerd worden. Vooreerst mag dat "in principe" niet letterlijk, maar slechts in overdrachtelijke zin genomen worden: soorten zijn niet "*in beginsel*", van in den beginne, overal aanwezig, maar "in principe" houdt niets tegen, dat ze er *ooit* wel eens *kunnen komen*, als het milieu maar geschikt is. Ten tweede blijkt dat "milieu", in zijn algemeenheid gesteld, weinig informatie te bieden over of een "in principe wel mogelijke" successie ook werkelijk zal gaan optreden, en zo ja, wanneer, hoe snel, hoe uitgebreid, enz.; successie treedt integendeel juist op, wanneer in die "algemene milieu-toestand" een *verstoring* optreedt - verstoring die inherent, maar ook niet-inherent aan dit milieu-in-zijn-algemeenheid kan zijn.

Pickett e.a. (1987), in een poging tot hierarchisering van de oorzaken van successie, stellen dan ook drie basisvoorwaarden voorop:

1. er moet een open plek beschikbaar komen;
2. de soorten, die door kolonisatie van deze plek de successie een andere richting kunnen uitsturen, moeten ook ter beschikking zijn;
3. er is een verschil in gedrag ten opzichte van verstoring, tussen de aanwezige soorten onderling.

Het onverwacht ingrijpend karakter van recentere evoluties in het duingebied doet inderdaad de vraag rijzen of de eerste twee basisoorzaken (in het klassieke model vrij stiefmoederlijk behandeld) uiteindelijk geen belangrijker rol spelen dan de derde.

Wat 2. betreft moet er inderdaad op gewezen worden, dat zeer veel soorten in de duinen er een zeer "onvolledig" verspreidingspatroon vertonen: op veel plaatsen niet voorkomen, waar men ze op grond van de standplaats zou kunnen verwachten. Dit geldt zelfs in spectaculaire mate voor de soorten van oude duingraslanden (men vergelijk de Westhoek met het Costduinkerkse, Bredene-De Haan, en Knokke), terwijl de voorgeschiedenis van kappen, branden en beweiden deze milieus toch juist zeer lang in die plagioclimax-toestand "bevroren" heeft: zelfs

hier was deze relatief lange beschikbare tijd te kort om de soorten toe te laten, hun migratie naar alle beschikbare milieus te voleindigen. *A fortiori* geldt dit voor de soorten van struwelen en bossen, vegetatietypes die hier hoogstens enkele decennia oud zijn. De vraag naar de explosieve uitbreiding van Duindoorn, en naar de zeer ongelijke mate waarin dit in de diverse terreinen blijkt te gebeuren, hangt dus niet noodzakelijk (alleen) samen met lokaal eventueel gewijzigde milieustandigheden : ze kan gewoon toe te schrijven zijn aan een "inhaalbeweging" in de verbreidingsdynamiek van de soort. Indien dergelijke mechanismen (mee-)spelen - en het lijkt evident dat ze dit inderdaad doen - dan zijn de implicaties hiervan voor de verdere evolutie van duinsystemen, en dus ook voor het beheer, enorm. Zeer veel eveneens potentieel dominante andere struik- en boomsoorten bezetten in de meeste duingebieden immers nog zeer marginale posities, of ontbreken er nog geheel, en kunnen dus vroeg of laat sterk invasief gaan optreden (dat ze dit inderdaad, tenminste lokaal, nu reeds doen, is o.m. duidelijk voor Bosrank, Esdoorn, Eik, en in mindere mate voor Berk en Es). M.a.w. op het niveau van de vegetatie heeft men eigenlijk nog helemaal geen weet van de interne krachtsverhoudingen die er in de toekomst zullen heersen, en dus is de evolutie ervan ook ten enen male onvoorspelbaar. Onvoorspelbaar, maar daarenboven mogelijks extreem ingrijpend, waar het soorten betreft die thans nog niet in de duinen voorkomen (getuige de gevolgen van de introductie van Duindoorn langs de westkust van Groot-Brittannië, (Ranwell, 1972b) en die van de myxomatose, en van het konijn zelf, in onze duinen (litt. in Wallage, 1988).

Bijzonder relevant voor het herdenken van het natuurbeheer is ook de eerste genoemde basisvoorwaarde, en het denken rond successie in termen van "verstoring" (disturbance) in het algemeen. Verstoring, dat wat binnen het klassieke beheersconcept herleid was tot "datgene wat bestreden diende te worden" (cfr. hoofdstuk 6), blijkt een wezenskenmerk te zijn van ecosystemen, en zelfs noodzakelijk voor hun voortbestaan, als remedie voor overigens onafwendbare veroudering (cfr. GRUBB, 1988). Van belang blijkt te zijn, niet of er een bepaalde verstoring optreedt, maar een aantal kenmerken van die verstoring, nl. 1) de intensiteit ervan; 2) de omvang en de vorm; 3) het moment ervan, in relatie tot de plaats in de successie, en van vroegere verstoringen; en 4) de ruimtelijke configuratie van meerdere verstoorte plekken. Met andere woorden : of een verandering aanleiding geeft tot een andere verandering, en zo ja, tot welke, hangt sterk af van de kenmerken van deze verandering in ruimte en tijd; daarenboven hangt deze relatie af van de interferentie van de verandering met andere veranderingen. Op beide facetten (die bepalend zijn voor het verdere verloop van deze discussie) wordt hierna uitgebreider teruggekomen.

#### 4.3. Primaire versus secundaire successie.

---

De bedenkingen rond de fragmentaire bos- en struweelflora in de meeste duingebieden enerzijds, en rond het impact van de factor verstoring anderzijds, sluiten aan bij een onderscheid, dat sinds lang binnen de theorievorming rond successie gehanteerd wordt : primaire versus secundaire successie. *Primair* heet dan de "ongestoorde, natuurlijke" successie vanaf de prillste pioniersstadia op maagdelijk substraat, een

proces verbonden met daaruitvoortvloeiende bodemontwikkeling. *Secundair* heet de terug op gang gekomen successie na gehele of gedeeltelijke verstoring vernietiging van "natuurlijke" vegetatie door kaalslag, brand, beweiding, beakkering ... (zie o.m. Ellenberg, 1979); hieraan is dus al bodemontwikkeling vooraf gegaan.

In weerwil van de lange bekendheid met het fenomeen op theoretisch niveau, blijkt de draagwijdte van secundaire successie en van gesecondariseerd landschap toch nooit ten volle onderkend, met name niet voor (als geheel) relatief stabiel ogende, en niet of weinig intensief menselijk gebruikte landschappen, zoals bossen, hoogvenen en kusten. Deze landschappen bleven integendeel als schoolvoorbeelden gelden van "de climax" of de "natuurlijke paraclimax". Zelfs de door Doing (1975) (in wat overigens toch als één van de meest doordachte successie-syntheses voor duinen kan genoemd worden) gegeven voorbeelden van "disturbed" series blijken beperkt te zijn tot ruimtelijk en/of tijdelijk marginale situaties. Steeds meer komt men echter tot de slotsom dat allicht de volle totaliteit van landschappen ten minste ooit wel eens min of meer intense menselijke beïnvloeding gekend heeft, direkt, of indirekt via beweiding. Het gevolg hiervan is, dat men over het eventueel verschillend verloop van primaire en secundaire successie nog zeer weinig afweet (studies op Voorne gaven geen verschillen te zien (Van Dorp e.a., 1975); waarnemingen in de Westhoek, Houtsaeghersduinen en het Oostduinkerke, wijzen daarentegen wel op divergentie tussen primaire en secundaire successiereksen).

Deze kwestie is uiteraard van belang met betrekking tot de vraag naar de voorwaarde voor maximale diversiteit : in hoeverre is hiervoor het behoud van gesecondariseerde landschappen cq. de ongestoorde nieuwvorming van primaire duinen en valleien vereist ?; en in hoeverre moet men in beide typen ongestoorde ontwikkeling laten doorgaan, dan wel overgaan tot een (min of meer gemodificeerd) oud-cultuurlijk beheer ? Waarbij dan uiteraard weer de vragen naar intensiteit, aanvangsmoment, duur en concentratiegraad moeten gesteld worden.

Het probleem is evenwel nog aanzienlijk complexer. Wanneer men naast behoud of herstel van diversiteit ook natuurlijkheid vooropstelt moet men er immers van uitgaan, dat een zekere vorm/graad van "verstoring" (die ook deel uitmaakt van het complex menselijke ingrepen, zoals brand, windval door storm, herbivorie (door grote grazers of insektenplagen) ook een *inherent* wezenskenmerk is van ieder natuurlijk ecosysteem; terwijl anderzijds het duinlandschap, gewoon door zijn aberrant-lage geologische ouderdom, eigenlijk nooit echt natuurlijk geweest is. Wat moet men zich bij *natuur*-ontwikkeling in duinen dan eigenlijk voorstellen ?

#### 4.4. Autogene via allogene successie, en een hiërarchisch model voor de veranderingsinvloed van de verschillende milieuparameters.

---

De complicaties, verbonden aan het onderscheid primaire/secundaire successie, kunnen in het specifieke landschap van de duinen doorgetrokken worden naar nog veel grotere complicaties, namelijk die, verbonden aan het onderscheid autogene/allogene successie.

Autogeen noemt men successie "uit zichzelf", zonder dat de standplaats van buitenaf beïnvloed wordt; *allogeen* noemt men successie door verandering van de standplaats van buitenaf.

De successie in duinen geldt (zoals ook die in slikken en schorren) als een schoolvoorbeeld van allogene successie; hierbij denkt men dan traditioneel aan de reeks van vloedmerk over embryonaalduintje naar blond voorduin, waarbij de verandering in soortensamenstelling zich (mede) voltrekt door accumulatie van zand, en vorming van een zoetwaterlens hierin. De zaak zit echter veel ingewikkelder in elkaar, doordat niet alleen accumulatie optreedt, maar ook erosie en secundaire verstuiving, eventueel met paraboolduinvorming. Hierbij moet dan niet alleen aan de welbekende pannevorming gedacht worden, waarbij de primaire allogene successie van de xeroserie omklapt in de autogene successie van de hygroserie. Vooral ook kunnen via dit proces de meest diverse successiestadia van zowel xero- als hygroserie op een gegeven ogenblik met secundaire overstuiving te maken krijgen : het aantal mogelijke successielijnen wordt daarna en daardoor oneindig groot, al naargelang van de intensiteit van de overstuiving, het moment en de duur ervan, en de toestand waarin de overstoven levensgemeenschap zich bevindt bij het begin van de overstuiving. De invloed die dit fenomeen op vegetatie heeft, maar vooral ook in het vroegere (veel intenser stuivende) landschap gehad heeft, is nauwelijks onderkend, en wordt vermoedelijk schromelijk onderschat. Men dient zich daarenboven te realiseren, dat deze verstuivingsfenomenen interfereren met de oud-culturelijke invloeden (en met de daaraan verbonden min of meer uitgesproken afwezigheid van zandfixerende soorten (zoals Duindoorn)).

Uit één en ander volgt, dat een algemene reconstructie van "de successie" (die dan in essentie autogeen gedacht wordt en geïnspireerd op grove zonaties) totaal inadequaat is voor de beschrijving van, en het inzicht in, het web van veranderingen, dat in het reële duinlandschap werkzaam is. Dit web zit vol autogene, maar vooral ook vol allogene elementen. Deze allogene elementen hebben daarenboven (1) een verschillend, vaak zelfs wisselend extern of intern karakter : levensgemeenschappen in een duinsysteem worden allogeen beïnvloed door ruimtelijk aanpalende gemeenschappen (eveneens binnen dit systeem dus), of door invloeden van buiten dit systeem (strand, polder, ...). Bovendien (2) worden deze invloeden gedetermineerd door zeer verschillende milieuparameters.

Wil men veranderingsfenomenen in duinen begrijpen, en desgewenst ook beheersen en/of beheren, dan zal men dus 1) ze moeten interpreteren als essentieel open systemen, en 2) van meet af aan rekening moeten houden met alle potentieel veranderende en/of veranderingsgevoelige milieuparameters, en hun interactie.

Dit leidde tot hieronder weergegeven hiërarchisch geordend model van landschapscomponenten, en hun onderlinge beïnvloeding (Bakker, 1979). Dit model gaat uit van het dominantieprincipe, d.w.z. de grootte, het belang en de dominerende richting van onderlinge beïnvloeding hangt af van de aard van landschapscomponenten (dikke versus dunne pijlen).

	Natuurlijke veranderingsprocessen in het landschap	Landschapscomponenten incl. dynamische evenwichten	Invloeden van de mens
		⇨	⇦
	Klimaatveranderingen (b.v. neerslag, temperatuur en wind)	<b>KLIMAAT</b>	Vervuiling van de atmosfeer (invloed op temperatuur en neerslagkwaliteit)
	Wijzigingen in aan- en afvoerbalans van moeder materiaal: kustaanwas en -afslag	<b>GESTEENTE</b> (moeder materiaal)	Afvoer en toevoer van materiaal (afgravingen, ophogingen, opspuiten van zand, aanvoer van stenen, klei, asfalt) Kustverdediging
	Erosie- of accumulatie door wind- en waterwerking (b.v. duinafslag, uit- en overstuiving)	<b>RELIËF</b>	Vergravingen Egalisatie Vastlegging
	Grondwaterstandsveranderingen (daling en stijging) Frequentieverandering van zilt invloeden	<b>GRONDWATER</b>	(Grond)waterwinning Kunstmatige infiltratie Oppervlakte-ontwatering Polderpeilverandering Verstoring v.d. natuurlijke fluctuatie Eutrofiëring
	Verschuiving in het evenwicht tussen ophoping van organische stof en mineralisatie. Verwerking Uitspoeling van voedingsstoffen (kalk e.d.)	<b>BODEM</b>	Bodem bewerking Aflaggen Bemesting Betreding
	Successie- en degeneratieprocessen (veranderingen in voedingsstoffenkringloop, waterverbruik etc.)	<b>PLANTEN</b>	Kappen, maaien, branden, befredding. Aanplanten, uitzaaien. Indirekt: beweiding
	Toe- of afname van de omzetting van organische stof Toe- of afname van: begrazings-, bemestings-, en betredingsintensiteit	<b>DIEREN</b>	Jacht Vissertij

#### 4.5. Successie en de factor tijd.

---

Successie is opeenvolging in de tijd. Toch is juist de tijd in het overgrote deel van de - vaak overigens voortreffelijke - successie-studies veruit de zwakst bekende factor gebleven. Niet zelden ontbreekt een absolute tijdschaal (zo goed als) geheel, dan nog is het gewoonlijk nodig om te extrapoleren vanuit verschillende standplaatsen, wat dan meteen stuit op de moeilijkheden verbonden aan eventueel verschillende, intussen opgetreden secundariserende invloeden. Met uitzondering van relatief kortstondige veranderingen, in het begin van successies, zijn goed gekwantificeerde gegevens over de snelheid van veranderingen dan ook zeer schaars. Veeleer zijn de gedane waarnemingen dan ook alleen maar geschikt voor het aangeven van bepaalde sequenties en afgeleide trends. Precies hierin nu ligt het grote gevaar, omdat trends op lange termijn noodzakelijkerwijs overlappen met andere, korterdurende en oorzakelijk onafhankelijke veranderingen, die wat hun effect betreft los of haaks staan op de algemene trend.

De vraag naar de snelheid van een bepaalde verandering kan trouwens ook anders gesteld worden : hoeveel tijd is er nodig opdat een bepaalde verandering zich zou kunnen voltrekken ? Het overigens noodgedwongen relatief vaag gehouden overzicht van Major (1974) geeft voldoende aan hoe wezenlijk die vraag wel is, hoezeer m.a.w. alleen al de beschikbare tijdspanne bepalend is voor het soort verandering dat zich kan voltrekken enerzijds, en hoe wijd anderzijds de gemiddelde tijdsspanne van diverse typen van verandering uit elkaar liggen.

Het belang van het verschijnsel intrinsieke (*absolute*) *snelheid* van processen wordt uiteraard bijzonder manifest wanneer 2 of meer processen, elk met hun snelheidskarakteristieken, interfereren (wat in werkelijke ecosystemen, ook steeds het geval is). Tijd manifesteert zich dan namelijk ook als *relatieve snelheid*, terwijl bovendien het *begin-tijdstip* een wezenlijk facet van elke verandering wordt. Dit beginpunt moet dan gesitueerd worden op een welbepaalde tijdstip in het verloop van een interfererende verandering, maar ook ten opzichte van onafhankelijke veranderende fenomenen, zoals de seizoenaliteit (cfr. Bornkamm, 1986). Dat dergelijke verschijnselen inderdaad tot sterk verschillende "eind"resultaten kunnen leiden, is in de duinen o.m. opvallend bij het ontstaan en de vroege ontwikkeling van vochtige pannen : de maximale diepte ervan wordt in eerste instantie nl. geheel bepaald door de stand van het grondwater, op het moment dat de erosie het gemiddelde grondwaterpeil begint te naderen. Staat dit toevallig abnormaal hoog, dan wordt de panne op dit niveau gefixeerd, op voorwaarde dat of 1) er geen abnormaal droog seizoen op volgt, of 2) er voldoende kieming van o.m. Kruiwilg op plaatsgevonden had, fenomeen dat op z'n beurt sterk seizoensgebonden is; enz.

Het voorgaande voorbeeld wijst bovendien op een vierde tijdsaspect : de *periodiciteit* en/of de *frequentie* van verschijnselen : van de seizoenen; van perioden met overwegend droge of natte zomers, zachte of strenge winters; van uitstuwings- en terugstuwingsprocessen; inherent aan de levenscycli van planten en dieren, enz.

Toch blijft, zelfs met kennis van alle intrinsieke snelheden, beginpunten, frequenties en periodiciteiten van alle samenstellende processen, de voorspelbaarheid van de uiteindelijke gang van zaken zeer



gering, omdat de snelheid zelf geen vast gegeven is, maar, uit zichzelf, én (vocal) via veelvuldige interferenties, *versnellingen* of *vertragingen* kent (zie verder).

#### 4.6. Successie en de factor ruimte.

---

Is men zich van het belang van de factor tijd sinds lang goed bewust, althans principieel, en is de gebrekkige kennis terzake grotendeels toe te schrijven aan de evidente praktische problemen, verbonden aan het onderzoek over langere tijdspannes, dan liggen de zaken anders met betrekking tot de factor ruimte. Dat elke ecologische verandering in de tijd zich nu eenmaal in ruimte afspeelt, is blijkbaar zo vanzelfsprekend, dat weinigen zich het belang van de relatie successie - ruimte ten volle hebben gerealiseerd. Pas zeer recent is, met de belangstelling voor het verschijnsel "verstoring" als beginvoorwaarde voor verandering, ook die voor de ruimtelijke dimensie gegroeid.

Picket e.a. (1987) noemen 1) *grootte*, 2) *vorm* en 3) *onderlinge ruimtelijke configuratie* als wezenskenmerken van ruimte, met betrekking tot het impact van verstoring op aanvang en verloop van de successie, maar het is duidelijk dat deze karakteristieken ook van toepassing zijn op de andere fasen van de successie, en op alle betrokken componenten van het landschap. Direkt beheersrelevante voorbeelden zijn onder meer minimumarealen voor de ontwikkelingsmogelijkheden van de diverse reliëfvormen via verstuiwing, voor het op gang houden van kwelwaterstromingen, voor de inductie van het volledige gamma begrazingsintensiteiten met grote herbivoren, of voor de totstandkoming van een bosmicroklimaat. Neemt men voorts in aanmerking, dat elk van deze factoren, onderling grotendeels onafhankelijk, de potentiële aanwezigheid van bepaalde flora- en faunaelementen determineert, dan wordt al gauw duidelijk dat beschikbare ruimte al snel dé beperkende factor wordt bij het tot ontwikkeling laten komen (via combinaties van al deze factoren) van maximale diversiteit.

Eén facet van ruimte maakt op markante wijze uitzondering op de algemene desinteresse voor deze parameter: *afstand*. Afstand is inderdaad een centraal item in de discussie omtrent de biogeografie van eilanden en aanverwante eilandsituaties, een discussie die sinds het werk van McArthur & Wilson (1967) met niet aflatende hevigheid tot op vandaag is doorgegaan. Ze is met name ook in natuurbehouds- en beheerskringen steeds weer aan de orde gekomen, en ligt bijvoorbeeld ook voor een groot deel aan de basis van het modieuze concept "ecologische infrastructuur". Een recent overzicht van deze eilandsituaties, speciaal in het licht van vegetatiedynamiek, wordt gegeven door Van der Maarel (1988). Het verschijnsel "eiland" blijkt dan te kunnen gedifferentieerd worden in de aspecten "geografische afstand", fragmentatie, ( $\pm$  langdurige) isolatie, en dissimilariteit (tussen eiland en continent/ander eiland); en deze facetten beïnvloeden ieder op zich ook weer kwalitatief sterk verschillende veranderingsverschijnselen in de vegetatie, zoals immigratie, inwendige regulatie tot en met lokaal of totaal uitsterven van soorten.

#### 4.7. Interferenties van diverse veranderingsfactoren.

---

Uit de voorgaande hoofdstukken blijkt, dat het verschijnsel verandering zeer veel, en essentieel verschillende, facetten heeft. Er is hierbij gepoogd, het centraal probleem beter te begrijpen door het telkens zo zuiver mogelijk vanuit elk van deze afzonderlijke invalshoeken te bekijken. Maar tevens is gebleken dat, ondanks dat, het consequent volhouden van deze strikt scheidende benadering niet houdbaar is. Eén van de meest opvallende constanten bij het recent successie-onderzoek lijkt trouwens de (geïrriteerde, verontschuldigde, of berustende) opmerking bij het hoofdstuk "conclusies" te zijn: "welk denkschema men met betrekking tot successie ook hanteert, het zal altijd maar zeer beperkt bruikbaar blijken".

De oorzaak hiervan is, dat in de werkelijke natuur steeds zeer veel factoren en processen op zeer complexe manier interageren. Eén en ander werd reeds kort aangestipt bij de interactie van diverse processen met de factor tijd, en met de factor ruimte. Ruimte- en tijdsschalen interageren echter ook onderling, en Van der Maarel (1988) geeft een overzicht tussen de ruimtelijke niveau's (van plantenindividu over populatie en gemeenschap tot geografische streek) enerzijds, en tijdsgebonden types successie (van fluctuatie over cyclische successie tot evolutie door de eeuwen heen).

Deze interacties spelen echter ook op de meest diverse niveaus tussen de meest diverse causale factoren; Walker en Chapin (1987) en Pickett e.a. (1987) geven hiervan enige voorbeelden. Eén van de ogenschijnlijke eenvoudigste hieruit is de resultaathankelijkheid van een proces, van de loutere *intensiteit* van één der deelprocessen (zoals bijv. de *relatieve dichtheden* van een plantensoort, en een begrazende diersoort: die kunnen zowel tot een complex gezamenlijk evenwicht leiden, als tot het verdwijnen van de één, dan wel van de ander). Zelfs bij de meest zuiver-autogene successie (op zich al een uitzonderlijk simpel, en zo goed als nooit voorkomend fenomeen) treden onvermijdelijk interferenties op tussen biotische parameters als dispersievermogen, facilitatie, competitie, maximale groeisnelheid, levensduur, vraat, parasitisme, symbiose, enz. Dit heeft onder meer voor gevolg dat het relatief belang van elk van deze factoren voor het verdere verloop van de successie, mede afhankelijk is van het stadium zelf waarin de successie zich reeds bevindt.

Het zal duidelijk zijn dat in een bij uitstek allogeen veranderend landschap als de duinen, het afleiden van het uiteindelijk globaal successieverloop op grond van de samenstellende deelprocessen, een volstrekt onmogelijke zaak is.

#### 4.8. Het toeval.

---

Bij het voorgaande is er van uitgegaan dat de werkzame parameters en processen in principe, louter theoretisch, ken- en meetbaar zijn (ook al zullen ze dat, in de concrete werkelijkheid - vanwege de complexiteit van het systeem, voor een groot deel nooit écht zijn); dat, m.a.w. zuiver toeval niet bestaat. Toeval bestaat echter wel, en werkt op ecosystemen zelfs op zeer veelvuldige wijze in, nl. via het klimaat, dat tenminste gedeeltelijk op louter stochastische wijze tot stand komt, en op alle andere milieuparameters een zeer beslissende invloed heeft. Dit geldt voor alle ecosystemen, maar op extra manifeste wijze op duinzand, dat zeer sterk kan opwarmen en afkoelen, zeer weinig water kan ophouden, en waarvan de stabiliteit daarenboven sterk windafhankelijk is. Vanuit die optiek bekeken zijn de veranderingen in een duinsysteem niet alleen in praktijk, maar *fundamenteel* onvoorspelbaar.

#### 4.9. Besluit.

---

Verandering in ecosystemen blijkt een buitengewoon complex en pluriform gegeven te zijn. Het wetenschappelijk denken heeft daarop gereageerd door een heen en weer geslingerd zijn tussen twee tegengestelde neigingen. Enerzijds was er een strikt analyserende houding, waarbij het fenomeen opgesplitst werd in verschillende deelaspecten en navenante invalshoeken, die onvermijdelijk 1) elk op zich slechts een kleine fractie van de verschijnselen kon beschrijven, en 2) op diverse manieren haaks op elkaar staan, en dus zeer moeilijk (of in het geheel niet) onderling integreerbaar. Anderzijds dook, ondanks het besef van deze pluriformiteit, toch steeds weer de behoefte op, "de" successie alomvattend te karakteriseren via een sterk vereenvoudigd stelsel van onderlinge betrekkingen, als "unifying concept".

Deze tegenstelling heeft zich, tot op vandaag, afgespeeld op *louter fundamenteel-wetenschappelijk* niveau. In het licht daarvan is het niet verwonderlijk dat men op het niveau van de *toegepaste wetenschap* (zoals natuurbehoud en -beheer) veranderingen (hoewel theoretisch onderkend als essentieel onvoorspelbaar, en dus onbeheersbaar) toch steeds weer benaderd heeft via een verregaande gesimplificeerd, en dus onvermijdelijk zeer éénzijdig interpreterend denkschema.

5. Samenvattend overzicht van de belangrijkste procesgebonden fenomenen in het duingebied, op basis van de waarnemingen in enkele sleutelgebieden.
- 

Met behulp van de theoretische achtergronden, zoals geschetst in hoofdstuk 4 werden de beschikbare gegevens over de grotere nog resterende duingebieden opnieuw geïnterpreteerd naar het denkraam "verandering" toe. Daarnaast werden ze aangevuld met herhaalde inventarisaties van natuurbehouds-, herstels- en ontwikkelingsrelevante processen en hun effecten (op basis van losse, en gezien het geringe tijdsbestek noodzakelijkerwijs grove waarnemingen). Deze verspreide waarnemingen en indrukken werden samenvattend gegroepeerd in onderstaand overzicht. Dit overzicht volgt de hiervoor weergegeven hiërarchisch model van Bakker (p.16). Dit uit louter praktische overwegingen : uit wat voorafgaat zal gebleken zijn dat met name het principiële hiërarchie in de concrete realiteit niet vol te houden is. Er is gepoogd, op grond van de recentere wetenschappelijke bevindingen hierbij extra aandacht te besteden aan interferentieverschijnselen, en vooral ook aan de implicaties qua ruimte en tijd.

Alleen de natuurlijke processen komen in dit bestek aan de orde.

#### 5.1. Klimaat.

---

Algemeen; tijdsaspecten.

Veranderingen in het klimaat (het geheel van de zeer uiteenlopende factoren temperatuur, neerslag, wind, ...) doen zich zowel voor onder de vorm van regelmatige, voorspelbare fluctuaties (vb. dag-nacht-ritme, seizoenaliteit), en van onregelmatige, slecht of onvoorspelbare fluctuaties (vb. natte en droge, koude en warme periodes ...) van zeer verschillende duur (dagen --> eeuwen), als van algemene trends op zeer lange termijn.

Natuurlijke oorzaken.

Onregelmatige fluctuaties, en trends op lange termijn zijn in het verleden veelvuldig voorgekomen. De oorzaken ervan zijn ten deel louter toevallsbepaald, en trouwens ook voor het overige onbekend.

Menselijke beïnvloeding.

Onder menselijke invloed treedt gedurende de laatste decennia een trend tot verwarming op, en misschien ook een toename van de (onregelmatige) fluctuatiebreedte.

Effecten.

Het klimaat beïnvloedt alle andere basiscomponenten van het ecosysteem, en het overgrote deel van de hieraan ondergeschikte deelprocessen, op zeer diverse, en vaak ook zeer ingrijpende wijze. Alleen met betrekking tot regelmatige fluctuaties heeft zich tussen klimaat en deze componenten een dynamisch evenwicht ingesteld. Door deze universele en uiterst complexe beïnvloeding, en door het intrinsiek toevallsbepaald karakter, kunnen zowel onregelmatige fluctuaties als trends op lange termijn tot zeer ingrijpende en geheel onvoorspelbare veranderingen leiden. Via complexe interferenties kunnen deze veranderingen zowel cyclisch zijn

als unidirectioneel, kort zowel als langdurig, en gestaag, zowel als versnellend of vertragend.

Natuurlijke beïnvloeding; ruimtelijke aspecten.

Via de werking van de overige landschapscomponenten wordt het klimaat op ecosysteemniveau gedifferentieerd in een groot gamma aan microklimaten. De invloeden hiervan op weer andere landschapscomponenten, inz. bodem, vegetatie en fauna, zijn in duinlandschappen opvallend groot; de grootte en richting ervan hangt in hoge mate af van (ruimtelijke) reliëfkenmerken en van de uitgestrektheid en configuratie hiervan.

## 5.2. Kustprocessen.

---

Algemeen.

Langs de oostkust, vooral ten costen van Knokke, treedt gedurende de laatste eeuwen duinaangroei op; de rest van de kust is onderhevig aan zowel aangroei als afslag, fenomenen waarvan men een cyclisch karakter heeft gepostuleerd (met een periode van  $\pm 30$  jaar), en dat tot een dynamisch evenwicht lijkt te leiden. Deze kustprocessen en hun effecten, als natuurlijk verschijnsel, zijn vrijwel nergens meer ongestoord waarneembaar, maar direkt of indirekt sterk gemodificeerd door dijkaanleg, opspuitingen, aanleg van havendammen, helm- en rijshoutaanplantingen.

Effecten.

De fluctuaties in aangroei en afslag determineren in sterke mate de successiereeksen van hoogstrand en voorduinen. Het is niet duidelijk hoever hun invloed meer landinwaarts reikt of heeft gereikt, via een eventueel op gang brengen en/of afzwakken van grootschaliger verstuiwingen, via de eventuele beïnvloeding van de vestigingskansen van Duindoorn, enz.

Aangroei over langere termijn heeft, naast vorming van nieuw duinterrein, verscheidene gevolgen, zoals verandering van het microklimaat in de zone achter de oude zeereep, grondwaterstandsstijging en/of verandering maaiveldhoogte en zout-zoet balans in achterliggende duinen en/of kwelder, en daaruit voortvloeiende vegetatieveranderingen en samenstelling van de fauna. Over het algemeen diversifiërend.

## 5.3. Geomorfologie.

---

Algemeen.

Geomorfologische veranderingen omvatten 2 hoofdaspecten : verandering van de duinbreedte - van de afstand tussen duinvoet en binnenduinrand-, en inwendige secundaire verstuiwingen met veranderingen in reliëf voor gevolg. Het eerste proces heeft zich recentelijk niet meer (op natuurlijke wijze) voltrokken. Het tweede is echter in de meeste van onze duingebieden aan de gang of tot zeer onlangs aan de gang geweest, of was er tenminste gedurende de eerste helft van deze eeuw algemeen.

Verstuiving in ruimte en tijd.

Verstuiving - en meer specifiek de meest grootschalige en opvallende vorm daarvan, met paraboolduin- en panneontwikkeling, is tot voor zeer kort als een essentieel cyclisch proces opgevat, met een intern dynamisch evenwicht voor gevolg. Inmiddels is echter komen vast te staan dat dit geenszins zo is: verstuiving neemt zo goed als overal af, en op veel plaatsen zelfs duidelijk versnellend. Met uitzondering van de zeereep moeten zo goed als alle onbegroeide en actief bewegende duinen als relictten worden opgevat van een negentiende-eeuwse situatie, waarin zo goed als alle duinen (d.i. het areaal van de xeroserie) uitgesproken mobiel waren en bleven, en waarin de jongere pannen (de hygroserie) en de oudere, overstoven pannen/lagere duintjes (de "mesoserie") een min of meer geïsoleerde positie innamen. Hiermee hangt samen, dat verstuivingsprocessen en hun effecten in de toekomst (zo lang die nog aanhouden) eigenlijk niet kunnen afgeleid worden uit de huidig waargenomen processen, of door de landschapsvormen die via vroegere verstuivingen ontstaan zijn. Het uiteindelijk resultaat, onder de vorm van de hoeveelheid zand en de spreiding daarvan, is immers geheel afhankelijk van het volledig gamma ruimtelijke kenmerken van stuivend, én aanpalend niet-stuivend terrein: grootte, vorm, ligging ten opzichte van zee en overheersende windrichting, onderlinge configuratie enz. Daarnaast tevens van de aard van de begroeiing zowel vóór als achter de wind, en van de nabijheid van het grondwater. Een en ander heeft indirect voor gevolg, dat de ruimtelijke kenmerken (grootte, ...) van stuifplekken op zich niets zeggen over die van de eruit resulterende reliëfvormen, en vice versa: veel fijne reliëfverschillen in vochtige valleien zijn afhankelijk van grote aanliggende onbegroeide zandmassa's waaruit overigens, eventueel slechts enkele tientallen meter verder ook effectief via geheel analoge processen, hoge helmduinen kunnen ontstaan. Ook de tijdsfactor hangt hier allesbehalve lineair mee samen: amper waarneembare (maar ecologisch, via bodemontwikkeling, zeer relevante) reliëfvormen kunnen door decennialange "overpoedering" tot stand komen, andere (zoals de pas genoemde) zijn vaak het resultaat van slechts een paar fikse stormdagen, die ook de genoemde hogere duinen kunnen genereren.

Overige interferenties.

Grondwater.

Uitstuiven is van nature uit de factor waardoor grondwater gaat dag-zomen; dit grondwater werkt anderzijds (rechtstreeks of onrechtstreeks via vrijwel onmiddellijke vestiging van planten) verdere uitstuiving tegen. Secundaire overstuiving daarentegen kan wel nog doorgaan, en verstuiving is met betrekking tot het tot stand komen van vochtige duinmilieus dus een voortdurend tweesnijdend zwaard. Al dan niet gefixeerde duinen, palend aan vochtige pannen beïnvloeden anderzijds ook het lokale grondwaterregime, via de vorming van opwaartse kwel door drukverschillen. Maar ook laterale kwel kan ontstaan, zelfs vanuit zeer lage duintjes, via bodemverdichting, die op haar beurt weer gegenereerd lijkt te worden door het samenspel van secundaire overstuiving en grondwaterfluctuatie (cfr. verslag Luik Bodemkunde).

Bodem.

Uitstuiven heeft onthoofding van het bodemprofiel voor gevolg. De invloeden van overstuiving zijn complex en slecht gekend; naast beïnvloeding van de bodemfysische kenmerken (vorming van of ontsnapping aan slecht doorgroeibare en/of waterdoorlaatbare laagjes) lijken zowel

uitgesproken minerotrafente als humusrijke bodems met overstuiving te kunnen samenhangen; waarschijnlijk zijn intensiteit, gekoppeld aan tijd, hierbij belangrijke regulerende parameters.

Vegetatie.

Plantesoorten reageren onderling sterk verschillend op overstuiving : voor de meeste is de invloed negatief, voor andere neutraal of uitgesproken positief; daarnaast reageren planten op overstuiving uiteraard ook via bodemprocessen. Op haar beurt beïnvloedt de vegetatie ook de verstuiving, door tempering van de windkracht : verstuiving en vegetatie werken tot op grote hoogte antagonistisch, waarbij, in ons klimaat, en met onze beschikbare flora, de vegetatie uiteindelijk "wint".

Fauna.

Konijnen kunnen bij hoge dichtheden, en wanneer interferentie optreedt met andere milieufactoren (opeenvolgende droge jaren, ...) uiteindelijk verstuiving op gang brengen, maar binnen het huidige ecosysteem, met de heersende krachtsverhoudingen, moet dit fenomeen als uitzonderlijk bestempeld worden. Grazende runderen en paarden lijken geen verstuiving op gang te brengen of te doen toenemen.

#### 5.4. Grondwater.

---

Het grondwaterregime in de vochtige pannen is veranderlijk wat drie verschillende aspecten betreft : algemeen peil, fluctuatieregime, en nutriëntengehalte. Deze drie factoren, en hun veranderingen, hebben een allesoverheersende invloed op de biotische inhoud van deze valleien; uitgebreide gegevens hierover zijn te vinden in De Raeve e.a. (1983), en de daarin geciteerde literatuur. Samenvattend kan in dit bestek worden gesteld dat daling van het algemeen peil vrijwel altijd verarmend werkt, en steiging in eerste instantie verarmend werkt, maar daarna (soms) verrijkend; stijging van het fluctuatietraject en van het nutriëntengehalte werken verarmend.

Onderschat in deze studies, want pas recent iets diepgaander onderzoek, is de invloed van het peil, en interfererend daarmee, het reliëf, op diverse groot- en fijnschalige kwelverschijnselen. De positieve invloed hiervan op de vegetatie is allicht groter dan verondersteld, wegens de toenemende stabiliserende invloed ervan op het bodemvocht.

In enkele gevallen kan toegenomen veranderlijkheid in het grondwater ressorteren in toenemende diversiteit, zoals tijdelijke sterke daling van het gemiddeld peil, gepaard aan uitstuiving, wat kan leiden tot (semi-)permanente plassen na herstel van het oorspronkelijk regime. Afgezien van dergelijke uitzonderingen is het grondwater echter dé milieufactor waarvoor, ook na het opruimen van alle klassieke beheersdogma's, onverminderd is blijven gelden : stabiliteit leidt tot diversiteit.

#### 5.5. Bodem.

---

Als complex interactieproduct van moedergesteente, reliëf, klimaat, grondwater, vegetatie en fauna is de bodem een van de slechtst bekende milieufactoren in het duinsysteem. Met name de bodemfysische aspecten

zijn vrijwel compleet terra incognita gebleven; hiervoor zij verwezen naar het parallel opgesteld rapport "Bodemonderzoek".

Naast de fysische kenmerken zijn voor planten en dieren vooral van belang organische stof, nutriënten- en kalkgehalte.

Toename van organische stof kan het gevolg zijn van een toename van de aanvoer van dood plantemateriaal via verhoogde productie of versneld afsterven van vegetatie, of door afname van de omzettingssnelheid van organische stof, via grondwaterstijging of afname van het fluctuatietraject in vochtige valleien, of daling van de pH door (oppervlakkige) ontkalking.

Het leidt tot vergroting van poriënvolume en vochthoudend vermogen, en tempering van het microklimaat : verbetering van het milieu voor mesofiele vegetaties.

Toename van nutriënten kan autogeen gebeuren, door toename van de omzettingssnelheid, of allogeen, door bemesting door vogels of (grazende) dieren.

Overigens is de interferentie van beide processen met begrazing en met overstuiving - beide wellicht belangrijk, te oordelen naar de reacties van de vegetatie - zeer slecht begrepen.

Op zeer lange termijn, afhankelijk van de uitgangssituatie, en vertraagd dan wel versneld door verstuiving, begroeiing en begrazing, treedt onafwendbaar uitloging en verzuring op in de niet-grondwaterbeïnvloede duinen, en oppervlakkige verzuring in vochtige milieus, fenomeen dat aanvankelijk verrijkend, uiteindelijk sterk verarmend werkt.

#### 5.6. Vegetatie.

---

Zoals hoger geschatst zijn de veranderingsprocessen op het niveau van de vegetatie, in hun interactie met de overige milieufactoren, uiterst complex en pluriform. Zeer grof samengevat kan men spreken van kwantitatieve veranderingen (globale toename versus afname van de biomassa), en kwalitatieve (veranderingen in de aard en samenstelling van de vegetatie, van het relatief aandeel van de verschillende plantengemeenschappen, enz.).

Zeer veel deelprocessen op het niveau vegetatie betreffen fluctuaties; een aantal ervan kunnen grosso modo gekwalificeerd worden als cyclisch-regeneratief op middellange termijn. In haar globaliteit is de vegetatie echter onderhevig aan unidirektionele verschuivingen, resulterend in de afname van het areaal pionier- en plagioclimaxvegetaties en de toename van struwelen en bosfragmenten, en een daarmee gepaard gaande toename van de biomassa.

Deze processen verlopen hand in hand met de afname van de verstuiving, en zijn, net zoals deze afname, historisch bepaald : het huidige landschap moet beschouwd worden als een efemere fase tussen een zeer zwaar menselijk beïnvloed systeem (kap, brand, beweiding) en een geheel of nagenoeg geheel met bos begroeid landschap. Dit proces houdt al sinds verscheidene decennia aan, maar is thans is een kritieke fase in dié zin, dat het in de komende jaren (hooguit één of twee decennia) zal leiden (samen met moderne menselijke invloeden) tot het geheel verdwijnen uit de duinen (en daarmee niet zelden uit geheel Vlaanderen) van een groot aantal soorten uit voornoemde milieus (voor vochtafhankelijke soorten, zie De Raeve & Lebbe, 1984).



De aanrijking met biota door toename van het areaal struweel en bos lijkt hiermee niet parallel te verlopen, wat goeddeels toe te schrijven is aan de hogere vereisten qua tijd en ruimte van deze levensgemeenschappen.

Verstuiving en begrazing interageren met bovengenoemde processen als antagonismen, maar het is zeer de vraag of zonder actieve interventies van de mens op grote schaal (kappen, branden, doen stuiven), de introductie van grote grazers uitgezonderd, deze twee factoren bij machte zijn, ook op lange termijn de voortschrijdende bosontwikkeling tegen te gaan.

#### 5.7. Fauna.

---

Blijvende én min of meer grootschalige veranderingen in het duinecosysteem, veroorzaakt door dieren, lijken geheel terug te voeren zijn tot vogels en zoogdieren.

Hoewel sommige *insekten* zeer intense en grootschalige vraat van zeer systeemrelevante soorten (Duindoorn, Kardinaalsmuts, ...) kunnen te weegbrengen blijken de effecten hiervan niet verder te gaan dan lichte fluctuaties (maar over de eventuele invloed ervan op de bodem, door plots geïntensifieerde lichtwerking bijv., is niets bekend). Andere soorten zijn belangrijke vectoren bij de verspreiding van zaden, maar deze effecten zijn steeds kleinschalig.

*Vogels*, vooral docttrekkende bessenetende soorten interfereren op zeer selectieve, zowel als grootschalige wijze met besdragende struiken, maar het is niet duidelijk in hoeverre, en hoe, deze interactie bijdraagt tot blijvende veranderingen in het areaal, de spreiding, en de samenstelling van de struwelen, en van de bosopslag. Ook over fazant en konijn is terzake niets met zekerheid bekend.

De invloeden van het *konijn* op vegetatie en bodem zijn divers en complex. Het netto effect hangt in hoge mate van de overige landschappelijke (inz. vegetatie- en beweidings)kenmerken. In grote, gediversifieerde terreinen werkt het konijn doorgaans extra-diversifiërend; in kleine terreinen kan het uitgesproken (en wellicht definitief) verarmend werken, bijvoorbeeld wanneer hoge dichtheden samenvallen met langdurige droge periodes. In geen enkele geval blijkt het konijn in staat, de grote trends in de vegetatieontwikkeling op min of meer lange termijn tegen te gaan.

Begrazing door grote *hoefdieren* is in het verleden meer regel dan uitzondering geweest, waarschijnlijk in al onze duingebieden. Naast het wegvreten van potentieel dominante grote grassen en opslag van bomen en struiken beïnvloedt vee het ecosysteem door betreding, bemesting en herverdeling van nutriënten.

Op welke manier precies bodemontwikkeling onder beweiding afwijkt van niet-beweide omstandigheden is niet begrepen, maar indirect staat nu wel vast dat veel plagioclimaxbegroeiingen op goed ontwikkelde bodems op langere termijn obligaat beweidingsafhankelijk zijn. Nog meer dan voor konijnen het geval is, hangt het uiteindelijk effect van beweiding sterk af van de grootte, de configuratie, en de oorspronkelijke begroeiing van het landschap. Over de mogelijkheden van beweiding in kalkrijke duinen met struweel als dominante vegetatie is zo goed als geen informatie voorhanden.

6. Het ontcoërend natuurbeheer als product van de wetenschappelijke en breed maatschappelijke context.

---

6.1. De beperktheid van het natuurconcept als basis voor het gangbaar natuurbeheer.

---

Het beeld van het duinlandschap (zoals geschetst in hoofdstuk 2) en het concept van de natuur in het algemeen, als wetenschappelijke basis voor het tot hiertoe gangbare natuurbeheer, blijkt bijzonder éénzijdig. Het wordt gekenmerkt door overschatting van een coherente groep deelaspecten enerzijds, onderschatting van een andere groep anderzijds.

1. Als basiseenheid binnen het denkraam nemen een allesoverheersende rol in : 1) de biologische soort; en 2) de levensgemeenschap die vrijwel steeds herleid wordt tot de plantengemeenschap, die op haar beurt weer gekenmerkt wordt door de totale soortensamenstelling, en door ken- en differentiërende soorten.  
Onderschat daarentegen worden fenomenen, verbonden met intermediaire, lagere of hogere integratieniveaus, zoals resp. de populatie, het individu, en het landschap als geheel (die overigens als reactie hierop, juist zeer veel aandacht zullen krijgen in meer recente tijd).
2. De levensgemeenschappen worden *descriptief* behandeld, en geordend in uitgesproken *hierarchisch* gestructureerde schema's.
3. Samenhangend met 1 en 2 is het onderzoek sterk *kwalitatief* ingesteld, en staat veel zwakker voor het kwantificering aangaat.
4. De levensgemeenschap wordt organistisch opgevat, als een welgedefinieerd en -gestructureerd geheel dat geboren wordt, rijpt, degeneert en sterft : de werkelijkheid is een complex van dergelijke essentieel *discontinue* typen.  
Dit concept wordt overzoenbaar geacht met de idee van het geheel als een continuum, als resultante en los van elkaar staande fenomenen.
5. Als dusdanig wordt de levensgemeenschap - en de natuur als geheel - *deterministisch* opgevat. De toevalsfactor wordt onderschat, of men weigert zich met stochastische verschijnselen bezig te houden. (Deze houding is overigens ook coherent met het natuur/cultuur-interactieconcept).
6. Met dit alles (en met het concept van de verhouding natuur-cultuur, zie verder) hangt samen een sterke neiging tot kwalificeren, in de zin van *waarden* van het waargenomene, tot het onderscheid tussen de "optimum"-toestand en "nog onvolkomen ontwikkelde", "gedegeneerde" op anderzins "verarmde" varianten.
7. Deze sterk kwalitatief ingestelde houding, met centrale belangstelling voor "het optimum" enerzijds, en "de soort" anderzijds culmineert in een bijzondere adoratie voor zeldzame soorten (die zich

door die zeldzaamheid immers goed lenen tot de status van "kensoort" van het optimum) en voor het verschijnen zeldzaamheid in het algemeen.

Parallel hiermee manifesteert zich een gebrek aan belangstelling voor algemene soorten, zelfs waar deze kwantitatief en functioneel domineren.

8. Situaties in de "optimum"toestand, met veel zeldzame soorten, worden nu eenmaal gewoonlijk gekenmerkt door langzame, of alleszins weinig opvallende, veranderingen; veranderingen leiden vaak tot afname van één of meer zeldzame, en toename van één of meer algemene soorten, dus tot "degeneratie". Verandering verwordt hierdoor tot "het teken dat er iets fout gaat", echte, "gave" natuur daarentegen wordt geïdentificeerd met onveranderlijkheid, *constantie*: het "*Natuurlijk Evenwicht*" wordt meer dan ooit tot dé centrale waarde in ecologie, ecologisme en natuurbehoud.

De consequenties van deze houding voor de conceptontwikkeling ten aanzien van het functioneren van ecosystemen, zijn enorm. Immers, het belang van één van de meest wezenlijke basisparameters, de tijd, wordt niet alleen schromelijk onderschat; alle tijdsgebonden fenomenen worden al bij voorbaat compleet vertekend geïnterpreteerd. Men blijkt niet in staat het onderscheid te maken tussen cyclische veranderingen en unidirectionele evoluties: de eerste worden sterk overschat, de tweede onderschat; zelfs op abstract-theoretisch vlak is er nauwelijks besef van de andere kwalitatieve eigenschappen van de tijd, zoals de snelheid, de (zelf-)versnelling of vertraging, het ritme van natuurlijke processen en interferentieverschijnselen-tussen deze eigenschappen; en zelfs van kwalitatief vrij goed bekende processen, zoals vroege successies, blijven kwantitatieve gegevens uiterst schaars.

Daarnaast leidde dit tot een complete misvatting van het ecologisch belang van de factor "verstoring" bij regeneratie en successiever-schijnselen.

9. De structuralistische denkbeelden ten aanzien van de levensgemeenschap worden doorgetrokken naar de niet-levende onderdelen van het ecosysteem, en het complex van milieufactoren wordt in hoge mate *holistisch* geïnterpreteerd, als een geheel dat overbrekelijk verbonden is met de biologische inhoud, ermee in evenwicht verkeert, en de inwendige regulering ervan mee in stand houdt.

10. Net als bij de biotische factor gaat dit gepaard met een ontoereikend en misvormd besef van complexe divergerende interferentiepatronen van onderling primair onafhankelijke milieufactoren, en van de toevalsfactor. Daarentegen wordt zeer vaak gedacht in termen van parallellisme en antagonisme, met name waar het gaat om de karakterisering van "de milieufactor" op de vegetatie. Daarenboven worden deze als antagonistisch gedachte invloeden gesuperponeerd op de waarden-gedetermineerde en (waarderende) antithese "optimum"-  
"verarmd".

Deze houding escaleert bij het maken van de verbinding ecologie-natuurbehoud en bij de theorievorming rond het natuurbeheer in een tot in het extreme doorgedreven abstractie in een alles-omvattend *2-polig schema* (de zgn. "open-dicht"-theorie).

11. De kwalitatief-ingestelde, structuralistische visie, de belangstelling voor stabiliteit en inwendige regulering, en voor zeldzame (= ruimtelijk zeer beperkt voorkomende) soorten, is anderzijds gekoppeld aan een zeer *éénzijdig schaalbesef*. Er wordt veel aandacht besteed aan kleinschalige fenomenen (fijnschalige gradiënten, kleine structuurvariaties en -mozaïeken,...); grootschalige verschijnselen, zelfs wanneer ze op abstract niveau erkend worden als hiërarchisch essentieel, worden *in concreto* uiteindelijk meestal gehanteerd als een eerder vrijblijvende bovenbouw, die de kleinschaliger basisverschijnselen op een afrondende manier in een breder kader situeert. Concrete grootschalige verschijnselen worden dan ook vaak 1) of niet onderkend, 2) of foutief (minimaliserend) geïnterpreteerd en 3) toegeschreven aan foutief menselijk handelen en dus eigenlijk niet echt inherent aan "de natuur".
12. Het gebrekkig tijds- en schaalbesef, gekoppeld aan de structuralistische denkbeelden leiden tot een te verregaande *extrapolering* vanuit te lokale en tijdelijke waarnemingen.
13. Met dit alles leidt het statisch, hiërarchiserend denken tot een uitgesproken *conservatisme*, dat de reeds in aanvang conserveringsgerichte impuls nog versterkt, zowel ten aanzien van het uiterlijk van de levensgemeenschappen, van de levensloop van de individuen, en zelfs van de samenstelling van het soortencontingent (de flora) zelf (tot en met de geanimeerde verwerping van de verrijking ervan via actief menselijk ingrijpen).

6.2. De beperktheden van het denken over de interactie natuur-cultuur binnen het gangbare natuurbeheersconcept.

---

Het natuurconcept, zoals hierboven geschetst, is sterk verbonden met een welbepaald beeld van de interactie natuur-mens (of natuur-cultuur). Dit beeld wordt beheerst door de antithese van een *vroeger* (laat 19e eeuw) natuur-cultuur-interactiemodel, en een *hedendaags* (naoorlogs -> recent). In het oude model is de mens de maker, beheerder en behoeuder van het landschap; de natuur wordt impliciet met het oude cultuurlandschap gelijkgesteld, tenminste waar het het concreet handelen betreft. In het nieuwe model staat de mens tegenover de natuur, die hij verwaarloost, uitbuit, verminkt of vernietigt.

Naast de gevolgen ervan voor het natuurconcept op zichzelf (zie 6.1.), gaat dit beeld gepaard met een *overschatting van de heilzaamheid van de oud-culturele ingrepen* en van de noodzaak die te continueren, met een neiging zelfs de manifest-culturele uitingen van de open ruimten als norm te blijven hanteren bij de vormgeving van het als "natuur" verworvene. *Onderschat* worden daarentegen 1) de destructiviteit van deze ingrepen ten aanzien van een hele serie attributen van niet-plagioclimax-levensgemeenschappen; 2) de regeneratieve kracht van "puur"-natuurlijke landschapscomponenten, en de schatplichtigheid hieraan van een groot deel van de structurele rijkdom (onder de vorm van ruigten, struwelen, en spontane bosopslag) van het merendeel van onze landschappen in de overgangsfase (deze onderwaardering gaat tot en met het compleet verdringen van de gedachte aan "puur natuur" als waarachtig mogelijk alternatief voor de conservering van negentiende-

eeuwse relictten); 3) en de reële mogelijkheden die de overgebleven (al dan niet nog open) ruimte inhoudt, deze natuur alsnog ontwikkelingskansen te geven.

### 6.3. De beperktheden, verbonden aan wetenschappelijke kennis als basis voor het natuurbeheer.

---

Het hanteren van het hogergeschetst, structuralistisch natuurconcept hing (en hangt nog steeds, noodzakelijkerwijs, bij de moderne varianten ervan - modellering via computerverwerking) samen met een uitgesproken optimistische overtuiging ten aanzien van de mogelijkheden van wetenschappelijke kennis als basis voor natuurbeheer. Hierbij gaat men er van uit

1. dat deze kennis weliswaar onvermijdelijk onvolledig is, maar dat men de grote lijnen van de te beïnvloeden structuur inmiddels toch wel voorgoed beheerst.
2. dat de wetenschappelijke ontwikkelingen neerkomen op een gestadige accumulatie en verfijning van kennis; en (dus ook) van een gestadige verbetering van het inzicht in de werkelijkheid; (dus ook) van een steeds meer accurate beïnvloeding van deze werkelijkheid (middels het beheer).

Deze twee denkbeelden zijn inmiddels achterhaald :

1. Uit de hiervóór geschetste analyse van het tot voor kort gangbare natuurconcept blijkt duidelijk dat de ontoereikendheid ervan *niet* terug te voeren is tot het voorlopig nog *ontbreken van detailkennis*, maar integendeel tot een uiterst éénzijdige, en daardoor eigenlijk fundamenteel onjuiste inschatting van precies "de grote lijnen" van het systeem.
2. Verscheidene kwalitatief en kwantitatief doorslaggevende onderdelen van het ecosysteem zijn toevallig bepaald, en dus *fundamenteel niet-kenbaar*, zoals klimaat, en grootschalige gebiedsuitbreidingen van flora en fauna. Andere zijn in principe niet onkenbaar, maar zo grootschalig en qua oorsprong zo ver van het systeem afstaand (zoals zure neerslag), dat zij in praktijk aan deze lijst fundamenteel-niet-kenbaarheden mogen toegevoegd worden.
3. Van de massa's beschikbare kennis, die tot dusver op één of andere plaats opgeslagen ligt, is door een bepaald individu, en zelfs door een bepaalde generatie, slechts een zeer kleine fractie verwerkbaar bij de inzichtontwikkeling, en dit in evenzeer in aantal beperkte en relatief zeer sterk gesimplificeerde referentieschema's. Welke kennisinhoud uiteindelijk geassimileerd wordt, en op welke manier in welke schema's verwerkt, is sterk cultureel/historisch en psychologisch bepaald (cfr. 6.4.). Hiermee hangt samen dat concreet hanteerbare kennis zelden of nooit groeit, maar alleen sprongsgewijs van inhoud verandert. De elkaar opvolgende ecosysteem/beheersconcepten vertonen dit paradigmatische karakter in zeer sterke mate.

4. Dit proces van selectie en simplificatie, bij de overgang van extern ooit verworven kennis naar intern en concreet hanteerbare kennis, met alle sociale en psychologische complicaties vandien, doet zich nog één- of meermaals voor bij de omzetting van wetenschappelijke kennis naar beleids- en praktische beheerskennis. Het is dus onvermijdelijk dat dit uiteindelijk kennisresidu een zeer rudimentair karakter krijgt, dat mijlen ver verwijderd is van de complexe natuur waar de beheerder concreet mee te maken heeft.

#### 6.4. Het historisch kader van het complex landschap/maatschappij/wetenschappelijk denken/natuurbeheer.

---

Het wetenschappelijk denken, en het denken in het algemeen rond natuur, rond de relatie mens-natuur en rond wetenschap blijken sterk coherent met de historisch gegroeide landschappelijke en maatschappelijke context van jaren 60-70.

1. Het landschap bevond zich, in onze streken, ten tijde van theorievorming rond het natuurbeheer, volop in een overgangsfase. De invloed van de gemoderniseerde landbouw was nog net niet zo ver gegaan, dat het oude agrarische landschap geheel of grotendeels was uitgewist : integendeel, overblijfselen ervan waren overal nog behoorlijk talrijk aanwezig. Anderzijds was de ermee gepaard gaande verwaarlozing van de oude technieken net lang genoeg doorgegaan, om de ontwikkeling (onder zeer uiteenlopende vormen, en eveneens zeer verspreid), toe te laten van talloze verruigings-, verstuuivings- en verbossingsstadia, die in het oude, rigoureuus "onderhouden" boerenland geen kans hadden gekregen. Het bevond zich dus toen in een verschijningsvorm, die veel gevarieerder was, niet alleen dan het huidige landschap, waarnaar het snel evolueerde, maar ook dan het negentiende-eeuwse, waaruit het (aanvankelijk althans) veel onmerkbaarder, was ontstaan.

Dit gold ook voor de in landbouwkundig marginale gronden, tenminste voor die waar de toeristische industrie nog geen overheersend impact had, zoals de nog resterende duingebieden. Van het oude landschap waren nog volop stuifduinen, pioniers- en plagioclimax-vegetaties over, maar evenzeer was er, in mozaiek hiermee, al overal ruigte en struweel : binnen die overvloed was het voor de hand liggend om de relictten van de landbouwontginningen van 1850 (akkertjes, hooilandjes, houtwallen, bosaanplantingen) als extra landschappelijke diversiteit positief te waarderen.

De proporties van deze oude en nieuwe elementen waren toen zodanig dat ze resulteerden in fysiognomisch zeer aantrekkelijke, structureel boeiende maar tegelijk nog steeds goed toegankelijke, parkachtige landschappen. Dit gold ook voor het proportioneel aandeel van de processen : overal was zowel erosie als accumulatie te zien, nieuwworming van pioniersbegroeiingen zowel als overstuuiving van oude, verstruweling als "zowel" intense begrazing door konijnen. Deze processen verliepen relatief langzaam; die verbonden met de moderne menselijke ingrepen daarentegen uitgesproken snel.

De uiterlijke verschijningsvorm van het landschap, ten tijde van de theorieontwikkeling van het natuurbeheer, kon dus bijzonder gemakkelijk aanleiding geven tot het structuralistische ideeëngoed : de natuur is harmonisch gestructureerde eenheid, die in evenwicht verkeert dankzij een veelheid van elkaar stabiliserende reguleringsmechanismen.

2. De modernisering van de landbouw viel niet alleen op door haar snelheid, maar ook door haar ruimtelijke grootschaligheid én schaalvergroterend effect, met name in vergelijking met het inderdaad tot-en-met in kleine vlekjes en kneuterige attribootjes opgedeelde oude agrarische landschap uit onze contreien. Het was dus niet verwonderlijk dat kleinschaligheid voortaan als een wezenlijke eigenschap van natuur gold. Daarenboven waren de "woeste gronden" nog in redelijke oppervlakte aanwezig, en/of nog redelijk aaneengesloten : in de duingebieden vormde de bebouwing vlekken in de open ruimte, een situatie die pas naderhand omsloeg in de huidige, waar open ruimte vlekken vormt binnen een, als geheel, verstedelijkt gebied. De noodzaak voor natuurgebieden om "groot" te zijn leek dan ook minder evident.
3. Ook buiten het agrarisch bedrijf waren de naoorlogse maatschappelijke veranderingen gekenmerkt door de combinatie snelheid/grootschaligheid. Dit leidde tot een gevoel van onherkenbaarheid en vervreemding bij het individu dat zich in een hele reeks "zachte" waarden bedreigd zag door die ene alles overheersende economische macht, die buiten hem om, alles naar haar hand zette. Een dergelijk klimaat van kulturele polarisatie kon uiteraard gemakkelijk leiden tot het doortrekken van 2-poligheid, waardering en normering naar natuurverschijnselen, en de "slechte" kant ervan (verruiging, ...) geheel en al toe te schrijven aan invloeden van buitenaf.
4. De oppositie tegen de evolutie in de open ruimte werd gedragen door twee kleine sociale groepen, die nauw met elkaar verbonden waren : de amateurs-natuurbeschermers, en de beroeps-veldbiologen. De amateurs zijn vanouds sterk collectioneringsgericht; de veldbotanici waren qua opleiding sterk beïnvloed door de fyto-sociologische traditie van de Frans-Zwitserse school, die toen immers nog in volle bloei verkeerde. Het succes ervan hing op zijn beurt geheel samen met de toenmalige samenstelling van het landschap in onze streken : in het licht de alomtegenwoordigheid van soortenrijke placioclimax-vegetaties was het voor de hand liggend de gehele soortensamenstelling, met ken- en differentiërende soorten, als centraal item te kiezen. Het is dus niet verwonderlijk dat "de soort" centraal kwam te staan in de theorievorming en de praktijk van het natuurbeheer : de soortenkennis was de belangrijkste gemeenschappelijke deler van beide sociale groepen, een deler waardoor ze zich gezamenlijk onderscheiden van de tegenpartij.
5. Binnen het denkbeeld van de historische mens als maker van het landschap, en de algemeen maatschappelijke zucht naar herstel van herkenbaarheid en kleinschaligheid, van participatie en zelfrealisatie van het individu is het niet verbazend dat natuurbeheer gelijk gesteld werd met het actief, kleinschalig en essentieel op zeldzame soorten gericht ingrijpen door vrijwilligers.

6. Gedragen door een marginale tegenbeweging in een snel veranderende context mondde het natuurbeheer uit, via al deze deelaspecten, in een uitgesproken symptoombestrijdend, conservatief gebeuren.
7. Was het verzet tegen een aantal gevolgen van het sociaal-economisch gebeuren scherp, het concentreerde zich geheel op de ethisch-politieke aspecten ervan : economische bloei en de welvaart gaven geen aanleiding de fout bij de eventueel gebrekkige techniek of wetenschap te leggen. Het ging mis omdat de mens niet wilde, niet omdat hij niet kón. Deze zelfoverschatting, dit mateloos optimisme in het eigen kunnen, uitte zich in de illusie, landschap en natuur te kunnen beschermen via een stelsel van wettelijke regelingen, en via het rigoureuus toepassen van de wetmatigheden zoals de toenmalige ecologische wetenschap ze had vastgelegd.

Besluit : Als sociaal verschijnsel dienen natuur- en natuurbeheersconcept zich aan als een typisch product van 1) de uiterlijke verschijningsvorm en 2) de emotieve gedrevenheden, verbonden aan een welbepaald historisch moment, onderhevig aan snelle veranderingen.



7. De (on)-mogelijkheden om het modelgebonden natuurbeheer te corrigeren.

---

Uit wat voorafgaat blijkt, dat het falen van het beheersmodel terug te voeren is tot

1. de ontoereikendheid van de wetenschappelijke basis, en
2. de overschatting van wetenschappelijke kennis als basis voor het natuurbeheer.

Hierbij bleek de gebrekkigheid van de wetenschappelijke basis niet in de eerste plaats te moeten worden gezien als een ontbreken van voldoende kennis om welbepaalde problemen op te lossen. Veeleer bleek ze gelegen in de vervorming van het referentiekader *a priori*, leidend tot een zeer éézijdig natuurconcept, waardoor een belangrijk deel van de problemen zelf foutief werd ingeschat, of zelfs gewoon niet onderkend.

Verder blijkt, dat de éézijdigheid van natuurconcept en afgeleid beheersmodel toe te schrijven is aan

- de overheersende uiterlijke verschijningsvorm van het landschap (in het algemeen, en van de duinen in het bijzonder)
  - de overheersende wetenschappelijke methode, en
  - de heersende maatschappelijke context,
- op het ogenblik van de theorievorming.

Het natuur/ecosysteem/beheersmodel (het ogenblik, en de manier waarop het ontstaat, welke inhoud het krijgt, hoe deze wordt geïnterpreteerd en vervormd, en de mate waarin en manier waarop het toegepast, en dienovereenkomstig gesimplifieerd wordt, tot en met de levensduur die het krijgt toebedeeld, en de manier waarop het door een nieuw alternatief wordt vervangen) is als sociaal fenomeen dus in zeer sterke mate de door *historische* (incl. recent-dynamische) ontwikkelingen van de *culturele* context gedetermineerd.

Hieruit volgt, dat een natuurbehoud en -beheer, gestoeld op "zich op grond van de wetenschappelijke vooruitgang verbeterende" systeemmodellen *de facto* steeds in slechts zeer geringe mate corrigeerbaar zal zijn.

Integendeel, een dergelijke aanpak is strijdig met de primaire opzet van het natuurbehoud: het behoud van datgene, wat er vóór de mens altijd al geweest is, en er ook zonder de mens zou zijn, iets wat dus juist noch cultureel, noch uitgesproken temporeel is. En naarmate de tijd voortschrijdt, en de maatschappelijke veranderingen elkaar in steeds hoger tempo opvolgen, zal het steeds meer met deze natuur in conflict komen.

Het natuurbehoud en -beheer zal dus in verregaande mate van de natuurwetenschappelijke structuurmodellen moeten losgekoppeld worden.

8. Besluit : naar alternatieve ontwikkelingen voor natuur en natuurbeheer.

---

### 8.1. De loskoppeling van natuurbeheer en structuurmodel.

---

Het tot hiertoe gevoerde natuurbehoud was essentieel statisch-conserve-rend ingesteld. Het richtte zich op de bestaande relictlandschappen en stelde zich tot doel deze te perfectioneren tot een ideaallandschap waarbinnen een maximum aan natuurwaarden optimaal geïntegreerd en duurzaam behouden konden worden. Dit strak-structuralistische ideaal is een illusie gebleken. Het dreigt zelfs door een inherent, zeer on-realistisch tijds- en schaalbesef, uiteindelijk meer schade dan goed te doen.

Een duurzaam natuurbeheer zal van meet af aan tot op grote hoogte, afstand moeten nemen van vooraf geconstrueerde ecosysteemmodellen. Er is niet zoiets als "het optimaal landschap", en als het er al was, dan is het zeker niet duurzaam houdbaar. Gebieden met vergelijkbare potenties kunnen zich ontwikkelen tot zeer uiteenlopende landschappen, al naargelang men de dynamiek van de één of meer van daarin aanwezige (of herstelbare) basisprocessen (verstuiwing, grondwaterdynamiek, spontane successie, begrazing) stimuleert, dan wel afremt.

Het natuurbehoud zal zich dus vooral op deze groot-landschappelijk opererende milieuparameters moeten richten, eerder dan op de relictsoorten en -levensgemeenschappen die er slechts resultante van zijn. Het zal dus een centrale plaats moeten toekennen aan *ruimte*, beschikbare en ter beschikking te stellen ruimte.

Daarnaast zal het, veel meer dan voorheen, een centrale plaats moeten inruimen voor de *tijd*. Want een maximum aan natuurwaarden (gedefinieerd als de landschappelijke en biologische resultanten van processen, én als deze processen zelf) zal slechts tot stand kunnen komen als men deze verscheidenheid aan landschappen de kans geeft, zich gedurende lange tijd in deze diverse richtingen te laten ontwikkelen.

### 8.2. Van zelfoverschatting naar ruimte voor onzekerheid.

---

Veel van de mislukkingen van het gangbare natuurbeheer zijn toe te schrijven aan de mateloze zelfoverschatting ten aanzien van het inzicht in het ecosysteem, en daaruit resulterende, veel te krappe berekeningen met betrekking tot beheersmiddelen en -effecten. Een ecosysteem is en blijft niet alleen onzegbaar veel complexer dan een te bouwen brug, het wordt daarenboven gekenmerkt door veel essentieel - niet-kenbare eigenschappen. In veel sterkere mate dus nog dan voor de te bouwen brug, zal ook voor het ecosysteem de academische aanpak moeten vervangen worden door een ingenieursmatige, waarbij een (zeer) brede marge voor fouten en onzekerheden mee ingekalkuleerd wordt. Ook hier zal, in de meeste gevallen, deze marge letterlijk door "ruimte" moeten worden vertaald.

## LITERATUUR.

- Anonymus, 1981. Ontstaansgeschiedenis van de Zwinstreek. Kaartenmap met verklarende teksten. Uitg. Jaycees, Knokke-Heist.
- Adriani, M.J., Gongrijp, G.P., Nijkamp, J.A. & Van Regteren-Altena, J.F., 1980. Ontdek de duinen. I.V.N. & VARA, Amsterdam & Hilversum.
- Bakker, P.A., 1979. Vegetation science and nature conservation.  
In : Werger, M.J.A. (ed.). The study of vegetation. Junk, Den Haag
- Bakker, T.W.M., Klijn, J.A. & Zadelhoff, F.J. van, 1979. Duinen en duinvalleien. 201 pp. + maps. Pudoc, Wageningen.
- Boerboom, J.M.A., 1958. Begroeiing en landschap van de duinen onder Scheveningen en Wassenaar van omstreeks 1300 tot heden.  
In : Adviescommissie Duinbeplanting, Beplanting en Recreatie in de Haagse duinen. Meded. ITBON 39, 108 pp.
- Bornkamm, R., 1988. Mechanisms of succession on fallow lands. Vegetatio 77 : 95-101.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. Am. Nat. 111 : 1119-1144.
- De Moor, 1981. Erosie aan de Belgische Kust. De Aardrijkskunde 1981-1/2 : 279-294.
- De Raeve, F., Leten, M. & Rappé, G., 1983. Flora en vegetatie van de duinen tussen Oostduinkerke en Nieuwpoort. 176 pp. + map Nationale Plantentuin van België, Meise.
- De Raeve, F. & Lebbe, L., 1984. Duinen.  
In : Water voor Groen. Vierde Vlaams wetenschappelijk congres voor groenvoorziening. Vereniging voor Groenvoorziening, Brussel. 22 pp.
- Doing, H., 1974. Landschapsecologie van de duinstreek tussen Wassenaar en Ijmuiden. Mededelingen L.H. Wageningen 74-12.
- Duvigneaud, P., 1947. Remarques sur la végétation des pannes littorales entre La Panne et Dunkerque. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 79 : 123-140.
- Ellenberg, H., 1979. Begriffe der Sukzessionsforschung. In Tüxen, R. & Sommer, W.-H. (ed.) : gesellschaftsentwicklung (Syndynamik) Cramer, Vaduz.
- Gimingham, C.H., 1964. Maritime and sub-maritime communities.  
In : Burnett, J.H., The Vegetation of Scotland. Oliver & Boyd, Edinburgh & London.

- Granados Corona M., Martin Vincente A. & García Novo, F., 1988. Long-term vegetation changes on the stabilized dunes of Doñana National Park (SW Spain). *Vegetatio* 75 : 73-80.
- Grime, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. 222 pp. Wiley, Chichester.
- Grubb, P.J., 1977. The maintainance of species richness in plant communities : the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52 : 107-145.
- Herbauts, J., 1971. *Flore et végétation des dunes de la réserve naturelle domaniale du Westhoek*. Ministère des Eaux et Forêts, Bruxelles. 95 pp.
- Leroy, P., 1985. *Milieubeweging en milieubeleid, sociale en politieke aspecten van de milieukwestie*. Monografieën Leefmilieu Nu. De Nederlandse Boekhandel, Antwerpen/Amsterdam. p. 86.
- Londo, G., 1975. *Nederlandse lijst van hydro-, freato- en afreatofyten*. RIN-rapport.
- Londo, G., 1975. Infiltreren is nivelleren. *De Levende Natuur* 78 : 74-79.
- Major, J., 1974. Kinds and rates of changes in vegetation and chronofunctions. In : Knapp, R. ((ed.) *Vegetation dynamics* pp. 7-18. Junk, Den Haag.
- Massart, J., 1907-1908. *Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique + Annexe*. 584 + 121 pp. Lamertin, Bruxelles.
- Massart, J., 1908. *Les districts littoraux et alluviaux de la Belgique*. In : Bommer, Ch. & Massart, J. *Les aspects de la végétation en Belgique*. Jardin Botanique de l'Etat, Bruxelles.
- Massart, J., 1912. *Pour la protection de la nature en Belgique*. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 51. 308 pp.
- McArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1977. *Island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Miles, J.; Schmidt, W. & Van der Maarel, E; (ed.) 1988. *Temporal and spatial patterns of vegetation dynamics*. *Vegetatio* 77 (1-3).
- Ranwell, D.S., 1960. *Newborough Warren, Anglesey. II. Plant associates and succession cycles of the sand dune and dune slack vegetation*. *J. Ecol.* 48 : 117-141.
- Ranwell, D.S., (ed.), 1972. *The management of sea buckthorn (Hippophae rhamnoides) on selected sites in Great Britain*. (Nature Conservancy Report. London).

- Ranwell, D.S., 1972. Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman & Hall, London.
- Rottier, H. & Arnoldus, H., 1984. De Vlaamse Kustvlakte van Calais tot Saaftinge. Lannoo, Tielt.
- Saey, P. 1988. Ruimtelijke Planning als onderdeel van de Groenstrategie : een sociaal-wetenschappelijke standpuntbepaling. In : Vijfde Vlaams Wetenschappelijk Congres over Groenvoorziening, Gent : 17-54.
- Ten Haaf, C. & Bakker, T.W.M., 1986. De duinzoom, een kansrijke gradiënt. De Levende Natuur 87 : 162-168.
- Van der Maarel, E., 1988. Vegetation dynamics : patterns in time and space. Vegetatio 77 : 7-19.
- Van Dieren, J.W., 1934. Organogene Dünenbildung. Thesis, Amsterdam. 304 pp., M. Nijhoff, Den Haag.
- Van Dorp, D., Boot, R. & Van der Maarel, E., 1985. Vegetation succession on the dunes near Oostvoorne since 1934, interpreted from air photographs and vegetation maps. Vegetatio 58 : 123-136.
- Van Rompaey, E., & Delvosalle, L., 1979. Atlas van de Belgische en Luxemburgse Flora (2e uitgave). Nationale Plantentuin van België. Meise.
- Vermeersch, Ch., 1986. De teloorgang van de Belgische kust. Ruimtelijke planning 15 : 3.3-3.8. Van Loghum Slaterus, Antwerpen.
- Walker, L.R. & Chapin, F.S., 1987. Interaction among processes controlling successional change. Oikos 50 : 131-135.
- Wallage, J.M., 1988. Rabbits in coastal sand dunes; weighed and counted. Diss. Leiden, 153 p.
- Wattez, J.-R., 1971. La végétation pionnière des pannes de dunes situées entre Berck et Merlimont, Pas-de-Calais. Colloques Phytosociologiques I : 117-131, Cramer, Vaduz,
- Westhoff, V., Bakker, P.A., Leeuwen C.G. van & Voo, E.E. van der., 1970. Wilde planten, flora en vegetatie in onze natuurgebieden. I. 320 pp. Ver. Behoud Natuurmonumenten, 's Graveland.
- Willis, A.J., Folkes, B.F., Hope-Simpson, J.F. & Jemm, E.W., 1959. Braunton Burrows : the dune system and its vegetation II. J. Ecol. 47 : 249-288.

