NN 8201 no 377

DE ZOUTVEGETATIE VAN ZW-NEDERLAND BESCHOUWD IN EUROPEES VERBAND

W. G. BEEFTINK

BIBLIOTHEEK
DER
LANDBOUWHOGESCHOOL
WAGENINGEN

NN08200.377

581.526.52(492-14:4)

DE ZOUTVEGETATIE VAN ZW-NEDERLAND BESCHOUWD IN EUROPEES VERBAND

SALT MARSH COMMUNITIES OF THE SW-NETHERLANDS IN RELATION TO THE EUROPEAN HALOPHYTIC VEGETATION

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS IR. W. F. EIJSVOOGEL,
HOOGLERAAR IN DE HYDRAULICA, DE BEVLOEIING,
DE WEG- EN WATERBOUWKUNDE EN DE BOSBOUWARCHITECTUUR
TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAT
VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP VRIJDAG 12 FEBRUARI 1965 TE 16 UUR

DOOR

W. G. BEEFTINK

H. VEENMAN & ZONEN N.V. – WAGENINGEN – 1965

STELLINGEN

I

Bij de voortschrijding van de taxonomische vegetatiekunde zal de differentiërende soort en vooral de combinatie van differentiërende soorten – in dit proefschrift aangeduid met de term differentiërende soortencombinatie – als indelingscriterium een steeds grotere plaats innemen ten koste van de kensoort.

II

De gebruikelijke overschatting van de factor concurrentie in de totstandkoming en structuur van plantengemeenschappen – bijv. bij BRAUN-BLANQUET (1928, 1951) en bij ELLENBERG (1956) – berust op een onvoldoende besef van de omstandigheid, dat concurrentie een storingsverschijnsel is, des te meer optredend naarmate de invloed van de mens groter is.

J. BRAUN-BLANQUET: Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. – 1. Aufl. Berlin, 1928; 2. Aufl. Wien, 1951.
H. ELLENBERG: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. – Stuttgart, 1956.

III

De bezwaren die tegen Pawlow's leer van de voorwaardelijke reflexen moeten worden ingebracht, demonstreren de beperkte betekenis van het gedragsonderzoek van dieren onder kunstmatige condities.

IV

De veronderstelling van JONES en WILKINS dat ‚pest pressure' verantwoordelijk kan zijn voor de taxonomische verscheidenheid in de vegetatie van de tropen, is niet in overeenstemming met de aard van het gastheer-parasietmechanisme.

D. A. JONES en D. A. WILKINS: Biotic selection in natural populations. – Abstracts Tenth Intern. Bot. Congress, Edinburgh, 1964: 144.

V

Het kernmotief van de natuurbescherming is het in stand houden van ruimtelijke differentiatie door middel van isolatie.

V. WESTHOFF: Hedendaagse aspecten der natuurbescherming. – Wetenschap en Samenleving 9, 1955: 25.

Proefschrift van W. G. BEEFTINK
Wageningen, februari 1965

VI

De hantering van het begrip ‚waterplant' bij de bepaling van de oeverlijn overeenkomstig art. 5.3.12* van het ontwerp van wet tot vaststelling van boek 5 van het nieuwe Burgerlijk Wetboek (zitting 1956–1957/4572) leidt met betrekking tot het eigendomsrecht van buitendijkse gronden in het getijdegebied tot niet door de ontwerpers bedoelde gevolgen.

* De oeverlijn in de zin van de drie vorige artikelen wordt bepaald door de normale waterstand of, bij wateren waarvan het peil periodiek wisselt, door de normale hoogwaterstand. Grond, met andere dan waterplanten begroeid, wordt echter gerekend aan de landzijde van de oeverlijn te liggen, ook al wordt die grond bij hoogwater overstroomd.

VII

Het vroeger in Zeeland veel voorkomende heggenlandschap is door natuurlijke opslag van houtgewas ontstaan.

VIII

De veelvuldigheid van lianen in het tropisch regenwoud hangt samen met storingen in het oecosysteem, menselijke beïnvloeding inbegrepen.

IX

De aanduiding Deltagebied voor de streek in Nederland ten zuiden van de Nieuwe Waterweg, Nieuwe Maas, Noord en Merwede en ten westen van de lijn Gorinchem-Geertruidenberg-Bergen op Zoom-Antwerpen is onjuist.

X

Het gebruik van de term bodemrijping dient beperkt te blijven tot pedogenetische processen, die door menselijk ingrijpen zijn bevorderd of aan de gang gezet.

XI

DEN HARTOG heeft niet bewezen dat neerslag geen meetbare invloed heeft op de saliniteit van het water in de Waddenzee.

C. DEN HARTOG: The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. – Wentia 1, 1959.

WOORD VOORAF

Evenals in andere uitingen van de samenleving treedt in het hedendaagse natuurwetenschappelijk onderzoek het ‚teamwork' sterker op de voorgrond dan voorheen. Naarmate in de vegetatiekunde het veld van onderzoek zich meer sluit, is deze vorm van ‚sturen' ook dringender vereist om de voortgang van die tak van wetenschap te verzekeren. Ook bij de onderhavige studie hebben velen, direct of indirect, tot het resultaat bijgedragen. Bij het zich rekenschap geven van de wijze waarop deze publicatie is ontstaan, blijkt het echter soms moeilijk onderscheid te maken tussen degenen die daadwerkelijk hebben meegewerkt en hen die dit op onwillekeurige wijze hebben gedaan. Ook kan van bepaalde, aan anderen ontleende gedachten door hun geleidelijke assimilatie in de gedachtengang van de auteur de oorsprong aan de herinnering ontsnapt zijn, zodat zij te goeder trouw in het eigen werk zijn opgenomen.

Intussen geeft de wetenschap, dat subject en object beide slechts bestaan en werkelijk zijn in hun relatie tot de Logos, de auteur de overtuiging ook met betrekking tot het waarheidsgehalte van deze publicatie een alzijdig gebrekkig beeld te hebben ontwikkeld.

Hooggeleerde Venema, hooggeachte promotor, Uw uitnodiging om mijn ingenieursonderwerp tot een promotiestudie uit te breiden, heeft grote invloed gehad op de richting waarin mijn wetenschappelijke loopbaan zich heeft kunnen ontwikkelen. Bij de keuze en bewerking van het materiaal heeft U mij meer dan de gebruikelijke vrijheid gelaten. Niettemin heeft U aan dit werk steeds weer richting gegeven, in het bijzonder toen deze door de veelheid der gegevens verloren dreigde te raken. Ik ben U zeer dankbaar voor de belangstelling en steun, die ik van U mocht ontvangen.

Zeergeleerde Westhoff, door Uw leerlingen te stimuleren tot een onbevangen werkwijze gaf U hen ten volle gelegenheid zich wetenschappelijk te ontplooien. De waarde daarvan besef ik terdege. Dat U daarbij niet slechts het vak, maar vooral het bedrijven van wetenschap als roeping voor ogen staat, is voor mij steeds een bron van inspiratie geweest.

Een bijzonder woord van erkentelijkheid zou ik willen richten tot Chr. G. van Leeuwen. Uw opvattingen over het verkrijgen van informatie, door nauwkeurig waarnemen te combineren met een verwerking tot op natuurfilosofisch niveau, hebben mij in veel opzichten zowel inzicht als uitzicht gegeven.

De excursies en bijeenkomsten onder leiding van Prof. Dr. R. Tüxen zijn voor mij onvergetelijk geworden. Zij hebben mij aangespoord tot een poging de resultaten van het werkgebied in groter verband te beschouwen.

Onder degenen die bij het tot stand komen van dit proefschrift direct zijn betrokken, gaan mijn gedachten voorts uit naar U, zeergeleerde B. Verhoeven. Zonder Uw voortdurende belangstelling en opbouwende critiek en niet in het minst Uw vergaande medewerking aan het analytisch bodemonderzoek zou ik niet naar het ideaal hebben kunnen streven, om tot een evenwicht in de beschrijving van vegetatie en milieu te komen.

Veel dank ben ik verschuldigd aan Mej. Dr. J. Th. Koster en Dr. C. den Hartog voor het opwekken van mijn belangstelling voor de algen, de eerstgenoemde bovendien voor de vele determinaties van het verzamelde materiaal. Het spijt mij oprecht, dat de vruchten hiervan dit proefschrift te omvangrijk zouden maken.

Van de overigen die ik dank ben verschuldigd, wil ik in het bijzonder noemen Ir. J. van der Kley voor het verstrekken van overstromingsgegevens, de heer J. ter Hoeve voor het verrichten van hoogtemetingen, Mevr. Dr. W. S. S. van der Feen-van Benthem Jutting en Dr. C. O. van Regteren Altena voor hun assistentie bij het molluskenonderzoek, Dr. H. ten Kate voor het beschikbaar stellen van klimatologische gegevens, de sectie Mycologie van de Plantenziektenkundige Dienst voor de determinatie van een aantal Fungi, Dr. Ir. F. F. R. Koenigs voor critische opmerkingen over het bodemkundige gedeelte van dit proefschrift, Dr. D. S. Ranwell en Dr. K. F. Vaas voor de correctie van de engelse tekst en de heer G. Boelema voor zijn onbeperkte hulpvaardigheid, vooral bij de laatste voorbereidingen tot het gereedkomen van dit proefschrift.

Erkentelijk ben ik jegens de voormalige Commissie ‚Plan Tendeloo' voor het toekennen van een toelage gedurende een jaar en jegens de Rijkstuinbouwvoorlichtingsdienst voor zijn medewerking tijdens mijn verbintenis met deze dienst.

Het is onder promovendi een goede traditie hun proefschrift op te dragen aan hen die hem het naast staan. Toch heeft deze gewoonte in dit geval het nadeel, dat het daardoor onvoldoende openbaar wordt hoe groot het aandeel van mijn vrouw bij de totstandkoming van dit proefschrift is geweest. Door haar steun en toewijding was het niet alleen mogelijk de nodige concentratie te vinden, doch werd ik tevens telkens weer buiten eigen gezichtskring geleid.

INHOUD

Hoofdstuk 1. INLEIDING . . . 1

1.1. Eerder onderzoek over de zoutvegetatie in Nederland . . . 1

1.2. Eerder onderzoek over de zoutvegetatie in overig Europa . . . 1

1.2.1. Noord- en West-Europa, inclusief het Baltische gebied . . . 1

1.2.2. Midden- en Oost-Europa . . . 3

1.2.3. Het Mediterrane gebied . . . 3

1.3. Het onderhavige onderzoek . . . 3

1.4. Vegetatie en milieu beschouwd uit het oogpunt van de cybernetica . . . 6

1.4.1. Enige begrippen uit de informatietheorie . . . 6

1.4.2. Wetenschappelijk onderzoek als overdracht van informatie . . . 7

1.4.3. Vegetatie en milieu als realisaties in ruimte en tijd . . . 8

1.4.4. Betekenis van grenssituaties met betrekking tot plantengeografische en oecologische verschijnselen . . . 9

Hoofdstuk 2. HET MILIEU . . . 12

2.1. Analyse van het milieu met behulp van gradiënten (met een verklaring van veel gebruikte afkortingen en begrippen) . . . 12

2.2. Het kustklimaat . . . 15

2.3. Het open water . . . 19

2.3.1. Waterbewegingen . . . 19

2.3.2. Chemische eigenschappen . . . 24

2.4. Genese van slikken en schorren . . . 29

2.5. Physische en chemische eigenschappen van de bodem . . . 33

2.5.1. Inleiding . . . 33

2.5.2. Korrelgrootte en structuur . . . 34

2.5.3. Carbonaten . . . 37

2.5.4. Water en gasvormige bestanddelen . . . 38

2.5.5. Saliniteit van het bodemvocht . . . 43

2.5.6. De voedingstoestand van het milieu . . . 49

2.6. Biotische factoren . . . 53

2.6.1. Phytogene invloeden . . . 53

2.6.2. Zoögene invloeden . . . 56

2.6.3. Anthropogene invloeden . . . 56

Hoofdstuk 3. CLASSIFICATIE VAN ZOUTPLANTENGEMEENSCHAPPEN . . . 62

3.1. Zonatie . . . 62

3.2. Successie . . . 66

3.3. Classificatie op grond van floristische eigenschappen . . . 69

3.3.1. Uitgangspunten . . . 69

3.3.2. Syntaxonomische indeling van de Europese zoutplantengemeenschappen . 71

Hoofdstuk 4. BESCHRIJVING VAN DE WESTEUROPESE ZOUTPLANTENGEMEENSCHAPPEN, IN HET BIJZONDER DIE VAN ZW-NEDERLAND . . . 82

4.1. Klasse: Zosteretea Pignatti 1953 . . . 82

Orde: Zosteretalia Béguinot 1941 em. R.Tx. et Oberdorfer 1958 . . . 82

Verbond: Zosterion Christiansen 1934 . . . 82

Zosteretum marinae Harmsen 1936 . . . 83

Zosteretum marinae stenophyllae Harmsen 1936 . . . 83

Zosteretum nanae Harmsen 1936 . . . 84

4.2. Klasse: Ruppietea J.Tx. 1960 85
Orde: Ruppietalia J.Tx. 1960 85
Verbond: Ruppion maritimae Br.-Bl. 1931 85
Eleocharetum parvulae (Preuss 1911–12) Gillner 1960 86

4.3. Klasse: Thero-Salicornietea R.Tx. 1954 apud R.Tx. et Oberdorfer 1958 87
Orde: Thero-Salicornietalia R.Tx. 1954 apud R.Tx. et Oberdorfer 1958 87
Verbond: Thero-Salicornion Br.-Bl. 1933 em. R.Tx. 1950 87
Salicornietum strictae Christiansen 1955 88

4.4. Klasse: Salicornietea fruticosae Br.-Bl. et R.Tx. 1943 em. R.Tx. et Oberdorfer 1958 89
Orde: Salicornietalia fruticosae Br.-Bl. 1931 em. R.Tx. et Oberdorfer 1958 . . . 89
Verbond: Salicornion fruticosae Br.-Bl. 1931 89
Salicornietum radicantis Br.-Bl. 1931 89

4.5. Klasse: Spartinetea R.Tx. 1961 91
Orde: Spartinetalia Conard 1935 91
Verbond: Spartinion Conard 1952 91
Spartinetum maritimae (Béguinot 1941) Corillion 1953 92
Spartinetum townsendii (auct.) Corillion 1953 93
Spartinetum alterniflorae Corillion 1953 94

4.6. Klasse: Asteretea tripolium Westhoff et Beeftink 1962 95
Orde: Glauceto-Puccinellietalia Beeftink et Westhoff 1962 95
Verbond 1: Puccinellion maritimae (Christiansen 1927 p.p.) R.Tx. 1937 . . . 96
Puccinellietum maritimae (Warming 1906) Christiansen 1927 96
Halimionetum portulacoidis Kuhnholtz-Lordat 1927 102

Verbond 2: Armerion maritimae Br.-Bl. et De Leeuw 1936 103
Artemisietum maritimae Hocquette 1927 104
Juncetum gerardii Warming 1906 107
Junceto-Caricetum extensae Br.-Bl. et De Leeuw 1936 111
Scirpetum rufi (G.E. et G. du Rietz 1925) Gillner 1960 112

Verbond 3: Puccinellio maritimae-Spergularion salinae all. nov. 113
Puccinellietum distantis Feekes (1934) 1943 115
Puccinellietum fasciculatae ass. nov. 118
Puccinellietum retroflexae (Almquist 1929) ass. nov. 119

Sociaties en consociaties van de orde Glauceto-Puccinellietalia 120
Aster tripolium-sociatie soc. nov. 120
Triglochin maritima-sociatie soc. nov. 121
Glaux maritima-sociatie Beeftink 1962 122
Agrostis stolonifera salina-sociatie Beeftink 1962 123
Scirpus maritimus compactus-consociatie (Beeftink 1957) stat. nov. 123
Phragmites communis-consociatie 125

4.7. Klasse: Saginetea maritimae Westhoff, Van Leeuwen et Adriani 1961 126
Orde: Saginetalia maritimae Westhoff, Van Leeuwen et Adriani 1961 126
Verbond: Saginion maritimae Westhoff, Van Leeuwen et Adriani 1961 . . . 126
Sagineto maritimae-Cochlearietum danicae (R.Tx. 1937) R.Tx. et Gillner 1957 . 127
Sagineto maritimae-Catapodietum marinae R.Tx. 1963 128
Sagineto maritimae-Tortelletum flavovirentis Beeftink, R.Tx. et Westhoff 1963 . 129

4.8. Klasse: Cakiletea maritimae R.Tx. et Preising 1950 129
Orde I: Thero-Suaedetalia Br.-Bl. et De Bolós 1957 em. Beeftink 1962 130
Verbond: Thero-Suaedion Br.-Bl. (1931) 1933 em. R.Tx. 1950 130
Suaedetum maritimae (Conard 1935) Pignatti 1953 130
Suaedeto-Kochietum hirsutae Br.-Bl. 1928 131
Salsoletum sodae Slavnić 1939 en Suaedetum splendentis Pignatti 1953 n.n. . . 132

Orde II: Atriplicetalia littoralis Sissingh 1946 132
Verbond 1: Atriplicion littoralis (Nordhagen 1940 p.p.) R.Tx. 1950 133
Atriplicetum littoralis (Warming 1906) Westhoff et Beeftink 1950 133

Verbond 2: Salsolo-Honckenyon peploidis R.Tx. 1950 135
Atriplicetum sabulosae Nordhagen 1940 135
Cakiletum frisicum (Hocquette 1927) R.Tx. 1950 136
Honckenya peploidis-sociatie auct. 136
Beta maritima-sociatie soc. nov. 137
4.9. Klasse: Plantaginetea maioris R.Tx. et Preising 1950 138
Orde: Plantaginetalia maioris R.Tx. 1950 138
Verbond 1: Polygonion avicularis Br.-Bl. 1931 138
Plantagineto-Lolietum (Beger 1930) Sissingh 1950 139
Verbond 2: Agropyro-Rumicion crispi Nordhagen 1940 140
Potentilleto-Festucetum arundinaceae (R.Tx. 1937) Nordhagen 1940 140
4.10. Klasse: Artemisietea vulgaris Lohmeyer, Preising et R.Tx. 1950 141
Orde: Calystegietalia sepii R.Tx. 1950 141
Verbond: Angelicion litoralis R.Tx. (1950) 1962 nom.mut 142
Atripliceto-Elytrigietum pungentis Beeftink et Westhoff 1962 143
Atripliceto-Cirsietum arvensis ass. nov. 144
Althaeeto-Calystegietum sepii ass. nov. 145

VERANTWOORDING 147

SUMMARY 148

LITERATUUR 150

BIJLAGEN: 11; fig. 6 en tabel 5 t/m 14

Deze dissertatie verschijnt tevens als Mededelingen van de Landbouwhogeschool, Wageningen 65-1 (1965), alsmede in Belmontia II. Ecology fasc. 10, 1965, uitgave van het Laboratorium voor Plantensystematiek en -Geografie, Wageningen.

HOOFDSTUK 1

INLEIDING

1.1. Eerder onderzoek over de zoutvegetatie in Nederland

In Nederland werd omstreeks 1930 het phytocoenologisch onderzoek van de zoutvegetatie ter hand genomen. In het Waddengebied leidde dit na een aantal locale studies (bijv. Feekes, 1934, 1941; de Vries, 1935, 1940; Braun-Blanquet en de Leeuw, 1936; Brouwer e.a., 1950) tot het werk van Westhoff (1941, 1943b, 1947a en b, 1951a en b, 1954) en Westhoff en Brouwer (1951), waarin de, wat vegetatie en milieu betreft, zo rijk gedifferentieerde Waddeneilanden uitvoerig worden behandeld.

De afsluiting en gedeeltelijke inpoldering van de Zuiderzee werd aanleiding tot onderzoek naar hetgeen daar verloren zou gaan en gaf gelegenheid tot uitvoerige bestudering van de biologische gevolgen van dit menselijk ingrijpen (Correspondentieblaadje Zuiderzee-onderzoek; verscheidene bijdragen in het Nederlandsch Kruidkundig Archief; Flora en Fauna der Zuiderzee; Feekes, 1936, 1940, 1943; Feekes en Bakker, 1954; Boer, 1955).

Hoewel het estuariumgebied van Rijn, Maas en Schelde ook ruimschoots de gelegenheid bood tot onderzoek van de zoutvegetatie, ontbrak het daar tot op heden aan een adequaat overzicht. Wel is reeds, als tegenhanger, een diepgaand onderzoek van het zoetwatergetijdengebied gereedgekomen (Zonneveld, 1960). Van de voornaamste locale studies over de zoutvegetatie in het estuariumgebied noemen wij die van van Langendonck (1931, 1933a, 1933b), Vlieger (1938), Weevers (1940), Adriani (1945), Bakker (1950), Westhoff en Beeftink (1950), Mörzer Bruijns c.s. (1953), Bakker en Boer (1957) en Roosma (1961). Het is dit gemis aan een overzicht dat in eerste instantie de aanleiding tot de onderhavige studie vormde.

1.2. Eerder onderzoek over de zoutvegetatie in overig Europa

Het aantal verhandelingen over zoutvegetaties heeft in Europa een zodanige omvang aangenomen, dat de auteur zich noodgedwongen moet beperken tot het noemen van die werken die voor de studie van de plaats van de Nederlandse zoutplantengemeenschappen in Europees verband een sleutelpositie innemen. Daarnaast zal worden aangegeven waar zich in Europa leemten in onze kennis omtrent de zoutvegetatie voordoen of althans onvoldoende informatie aanwezig is. De Europese zoutvegetaties worden hier verdeeld in een Noord- en West-Europese (inclusief Baltische), een Midden- en Oost-Europese en een Mediterrane groep.

1.2.1. *Noord- en West-Europa, inclusief het Baltische gebied*

Over de vegetatie langs de Europese noordkust zijn we goed geïnformeerd door het werk van Regel (1923, 1941), Kalela (1939) en Nordhagen (1954).

Vooral NORDHAGEN geeft waardevolle gegevens omdat hij aansluit bij de principes van de Frans-Zwitserse School. Van de atlantische kust van Noorwegen is slechts weinig bekend (NORDHAGEN, 1917, 1923; GILLNER, 1955). Uit het overgangsgebied tussen Noordzee en Oostzee zijn verscheidene studies verschenen, de meeste van locale betekenis doch kortgeleden aangevuld met het waardevolle werk van GILLNER (1960). Ook langs de Zweedse zuid- en oostkust zijn belangrijke onderzoekingen gedaan (bijv. STERNER, 1933; ENGLUND, 1942; ALMQUIST, 1929). Uit Finland moeten de verhandelingen van LEIVISKÄ (1908) en LUTHER (1951) worden genoemd. Over de zuidoever van het Oostzeegebied zijn we — afgezien van het oudere werk van PREUSS (1911–12) — slechts locaal geïnformeerd (bijv. LIBBERT, 1940; VODERBERG, 1955; FRÖDE, 1958; VODERBERG en FRÖDE, 1958, 1963; FUKAREK, 1961), terwijl uit Polen en de Baltische Staten nagenoeg geheel geen gegevens bekend zijn (GRÖNTVED, 1953). Uit het Deense en Duitse Waddengebied is dank zij WARMING (1906), IVERSEN (1936, 1952–53), BEEFTINK (1959), CHRISTIANSEN (1927, 1934, 1938, 1955), R. TÜXEN (1937, 1955, 1956, 1957) en KLEMENT (1953) de samenstelling van de zoutvegetatie redelijk goed bekend.

Groot-Brittannië en Ierland nemen als vooruitgeschoven posten in het atlantische kustgebied geografisch een bijzondere plaats in. Het relatief grote aantal bijdragen over de kustvegetatie geeft echter over het algemeen weinig aansluiting aan de resultaten op het Europese vasteland: de methodiek der Engelse en Ierse onderzoekers is gegrond op een typering volgens dominantie, waarbij de waarde van een volledige codering van de floristische samenstelling op proefplekken en de betekenis van het vraagstuk van de homogeniteit meestal te weinig werd ingezien. Een tot 1957 vrijwel volledig overzicht van de literatuur geeft CHAPMAN (1960) in zijn fraaie boek over de zoutvegetaties van de wereld. Hieraan kunnen worden toegevoegd de bijdragen van BRAUN-BLANQUET en R. TÜXEN (1952), CALDWELL (1957), HESLOP-HARRISON-(1958), CHAPMAN (1959), GOODMAN c.s. (1959), GOODMAN (1960), GOODMAN en WILLIAMS (1961) en RANWELL (1961, 1964a, 1964b), BIRD en RANWELL (1964) en RANWELL et al. (1964).

Over de zoutvegetatie van de kust van België tot Bretagne zijn een aantal belangrijke werken verschenen: die van MASSART (1907, 1910) over de vegetatie van de Belgische kuststrook, van HOCQUETTE (1927) over de vegetatie van de Slack, van LEMÉE (1933, 1952) over de vegetatie van enkele zilte terreinen in Normandië, van CORILLION (1953, 1956) met betrekking tot de noordkust van Bretagne; voorts moeten de excursieverslagen van DARIMONT c.s. (1962) en GÉHU (1963) over de vegetatie van de Bretonse kust worden vermeld. Ten zuiden van Bretagne zijn de phytocoenologische gegevens echter zeer schaars en de bijdragen beperkt tot een klein aantal locale en, wat ons onderwerp betreft, meestal beperkt opgezette studies: KUHNHOLTZ-LORDAT (1927, 1928) en KÖNIG (1959) in ZW-Frankrijk; BUCH (1951), GUINEA (1949, 1953) en BELLOT (1950) in NW-Spanje; FONTES (1945) en ROTHMALER (1943) in Portugal.

1.2.2. *Midden- en Oost-Europa*

In Midden-Europa zijn de zoutplantengemeenschappen schaars en meestal beperkt tot zeer kleine terreinen (ALTEHAGE en ROSZMANN, 1939; PFEIFFER, 1952; BÜCKNER, 1954). In Oostenrijk-Hongarije bevindt zich echter aan de Neusiedler See de westelijke uitloper van de uitgestrekte euraziatische zoutmoerassen en zoutsteppen. Van Hongarije strekt dit gebied zich uit via Roemenië, Turkije en Zuid-Rusland tot in Centraal Azië (CHAPMAN, 1960). Ook in Joegoslavië bevinden zich grote oppervlakten zoute gronden (volgens schriftelijke mededeling van Dr. Ir. B. Verhoeven, Kampen, een kwart miljoen ha). Het was noodzakelijk zich hier bij de literatuurstudie te beperken tot de werken van ŢOPA (1939), WENDELBERGER (1943, 1950), Soó (1947a, 1947b, 1949, 1957), SLAVNIĆ (1948) en VICHEREK (1962) en het overzicht dat CHAPMAN (1960) geeft.

1.2.3. *Het Mediterrane gebied*

In het kustgebied van de Middellandse Zee komen op vele plaatsen zoutplantengemeenschappen voor, soms over uitgestrekte terreinen. Deze gemeenschappen zijn echter nog slechts zeer locaal onderzocht en beschreven in vergelijking tot de uitgestrektheid van het gebied. Het grondigste onderzoek is door Braun-Blanquet uitgevoerd, voornamelijk langs de Franse Mediterrane kust (BRAUN-BLANQUET, 1931, 1933; BRAUN-BLANQUET et al., 1952, 1957). Als grondlegger van de Frans-Zwitserse School was hij tevens de eerste die een classificatiesysteem voor de zoutplantengemeenschappen ontwierp. Naast het werk van Braun-Blanquet en van PIGNATTI (1959) uit Z-Frankrijk zijn geraadpleegd studies uit Z- en O-Spanje (RIVAS GODAY, 1943, 1944, 1955; PIGNATTI, 1953a; BRAUN-BLANQUET en DE BOLÓS, 1957), de Balearen (DE BOLÓS en RENÉ MOLINIER, 1958), Corsica (BLANC, 1954; PICARD, 1954; ROGER MOLINIER, 1959), de Golf van Venetië (BÉGUINOT, 1941; BERTOLANI-MARCHETTI, 1953; PIGNATTI, 1953b; MARCELLO en PIGNATTI, 1963), Sicilië (FREI, 1937), Algerië (KILLIAN en LEMÉE, 1948; DUBUIS en SIMONNEAU, 1957), Tunesië (PIGNATTI, 1952), Griekenland (OBERDORFER, 1952), Egypte (TADROS, 1953; TADROS en ATTA, 1958), Israël (EIG, 1946), alsmede de plantengeografische werken van EIG (1931–32) en WILHELM (1937)

1.3. HET ONDERHAVIGE ONDERZOEK

Zoals in paragraaf 1.1 bleek, was in het Deltagebied[1] — in tegenstelling tot het noorden van Nederland — nog geen systematisch opgezette en het gehele gebied omvattende studie van de zoutplantengemeenschappen en hun milieu verricht. Teneinde in deze leemte te voorzien is in 1950 met dit onderzoek een begin gemaakt (BEEFTINK, 1951) en — afgezien van onderbrekingen in 1951 en in de jaren 1953 t/m 1957 — tot op heden voortgezet.

[1] Hoewel ZW-Nederland ten Z. van de Nieuwe Waterweg en ten W. van de lijn Gorinchem-Geertruidenberg-Bergen op Zoom-Antwerpen een estuariumgebied is, lijkt het beter deze foutieve, doch ingeburgerde aanduiding te handhaven.

Het gestelde doel kan in de volgende vier punten worden omschreven:

1. Een zo nauwkeurig mogelijke beschrijving van de buitendijkse[2] zoutplantengemeenschappen in het Deltagebied.
2. Een zo volledig mogelijke karakterisering van het milieu in het algemeen en van de habitat van de plantengemeenschappen in het bijzonder, alsmede een poging bepaalde verschijnselen in de vegetatie met milieuprocessen in verband te brengen.
3. Vergelijking van de plantengemeenschappen met die welke elders langs de Europese kusten en in het Europese binnenland zijn beschreven.
4. Een poging tot opstelling van een voor Europa universele classificatie van de zoutplantengemeenschappen.

Het eerste jaar beperkte het onderzoek zich tot de Kaloot bij Borssele. In 1952 werd het uitgebreid tot nagenoeg alle buitendijkse terreinen in de provincie Zeeland, in daaropvolgende jaren met de terreinen langs het Belgische gedeelte van het Schelde-estuarium en langs het Rijn-Maas-estuarium. De onderzochte terreinen zijn in fig. 1 nader aangegeven.

Teneinde de zoutvegetatie in het Deltagebied te kunnen vergelijken met zoutvegetaties elders in Europa, zijn excursies gemaakt naar het Deense en NW-Duitse Waddengebied (1956), het Nederlandse Waddengebied (1958), de Franse Middellandse Zeekust en de Camargue (1958) en de Franse NW-Kust tot ten zuiden van Bretagne (1962).

De plannen tot afsluiting van de meeste wateren in het Deltagebied, vastgelegd in de Deltawet, hebben tot gevolg dat ingrijpende veranderingen in de biologische constellatie zullen optreden. Door de afdamming van het Veersche Gat en de Zandkreek heeft dit veranderingsproces zich reeds locaal ingezet. De studie van deze veranderingen, mogelijk gemaakt door de oprichting van het Hydrobiologisch Instituut afd. Delta-onderzoek, gevestigd in Yerseke, in combinatie met de stimulerende gedachtengang van de heer Chr. G. van Leeuwen (R.I.V.O.N., Zeist), hebben geleid tot de overtuiging dat de cybernetica, vooral in de zin van Ross Ashby (1961), ook in de veldbiologie van grote betekenis belooft te worden. Dit is met name het geval bij problemen waar de phytocoenologie op een dood spoor dreigt te raken, zoals de kwestie van de homogeniteit en heterogeniteit van gemeenschappen, de laatste tot uiting komend in patroonvorming. Ook is deze benaderingswijze een belangrijk hulpmiddel bij de interpretatie van oecologische processen, zoals de successie.

Het voordeel van het gebruik van deze methodiek in de phytocoenologie ligt in de eerste plaats in het feit dat een nieuw, universeel begrippenapparaat wordt geïntroduceerd waarmee interne en externe relaties kunnen worden beschreven en gemeten. De universaliteit van het begrippenapparaat — toepassing in de communicatietechniek, de linguistiek, de medische, sociale en economische wetenschappen en in verschillende takken van de biologie — opent het perspectief dat, meer dan vroeger, analogieën tussen de verschillende wetenschappen tot

[2] Aanduiding van alle terreinen die direct door de getijbeweging worden beïnvloed, dus niet alleen via het grondwater of door kwel.

FIG. 1. Kaart van ZW-Nederland met de onderzochte terreinen. De cirkels geven de buitendijkse terreinen aan, de driehoeken de binnendijkse; waar kwantitatief onderzoek is verricht, zijn geheel zwarte tekens geplaatst.

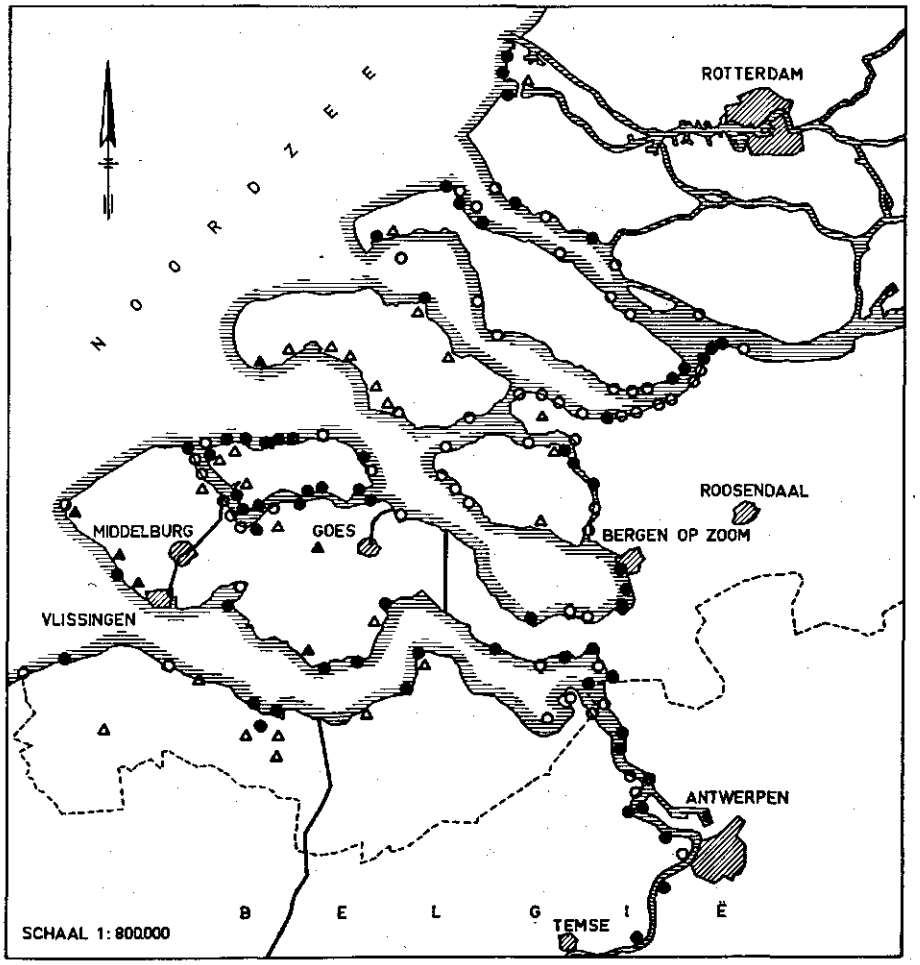

FIG. 1. *Map of the SW-Netherlands indicating the localities investigated. Circles = localitile on the outside of the dikes. Triangles = localities on the landside of the dikes. Fuls black signs indicate that quantitative investigations have been carried out.*

verdieping van kennis en inzicht zullen leiden en, waar vergaande specialisatie tot een wetenschappelijk isolationisme dreigt te voeren, een verbreding van het blikveld zullen opleveren. In de volgende paragraaf gaan we nader op deze methodiek in en op enkele aspecten van haar toepassing in de phytocoenologie.

Voor de nomenclatuur van de taxa is, voorzover mogelijk van de Flora van Nederland van HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962) gebruik gemaakt. Waar auteursnamen of afkortingen van deze ontbreken, zij daarom naar deze flora verwezen.

Tenslotte: deze studie beperkt zich tot de beschrijving van vegetatie en milieu uit de tijd vóór de uitvoering van de werken die uit de Deltawet voortvloeien. Het kan daarom gebeuren dat bepaalde begroeiingen en bepaalde verschijnselen in de vegetatie en het milieu, die thans niet meer bestaan, nog als realiteit zijn beschreven.

1.4. Vegetatie en milieu beschouwd uit het oogpunt van de cybernetica

> Life is the continuous adjustment of internal relations to external relations.
>
> Herbert Spencer

> To live effectively is to live with adequate information
>
> Wiener

1.4.1. *Enige begrippen uit de informatietheorie*

Informeren wil zeggen inlichtingen geven, dus overbrengen van een boodschap die onverwachtheid in zich bergt en bij de ontvanger een zekere onbekendheid wegneemt. In eerste aanleg houdt de informatietheorie zich dus bezig met de overbrenging van boodschappen, ongeacht hun aard en inhoud. Informatie kan daarbij worden gedefinieerd als de naam voor de inhoud of het gehalte van hetgeen wordt overgebracht (Wiener, 1954) of, gebaseerd op statistische beschouwingen, als een functie van de verhouding tussen het aantal mogelijke antwoorden vóór en nadat de boodschap is ontvangen (Margalef, 1958).

Overdracht van boodschappen is alleen mogelijk op basis van ongelijkheid, van differentiatie tussen donator en receptor. Informatie hangt dus samen met een hoeveelheid ordening. Is de boodschap goed overgebracht (adequate informatie), dan is de ongelijkheid op dit punt opgeheven en de wanorde (entropie) toegenomen (Bok, 1958, p. 177–178). Ongelijkheid of orde is dus een toestand die bestaat dank zij isolement. Nu wordt in de definities van Wiener en Margalef eerst van informatie gesproken als het isolement is opgeheven en communicatie intreedt. Alleen het uitgewisselde wordt beschouwd als informatie. Men geeft aan het begrip informatie echter een grotere universaliteit door het niet van communicatie afhankelijk te stellen, dus niet van de zijde van de receptor te beschouwen, doch informatie op te vatten als de hoeveelheid onwaarschijnlijkheid, ordening of structuur die een entiteit of stelsel van entiteiten bezit, ongeacht zijn toestand van isolatie of communicatie. Het feit zelf dat een entiteit een ordening vertegenwoordigt, stempelt hem reeds tot een onwaarschijnlijke toestand (Bok, 1958, l.c.).

De informatietheorie kan dus worden omschreven als de wetenschap die zich bezig houdt met het onderkennen van orde boven de algemene wanorde uit (Bok, 1958, p. 21). Wanorde, ook wel aangeduid met de term ruis (engels: noise), uit zich op twee wijzen: ruimtelijk in egaliteit en in de tijd door instabiliteit (Bok, 1958, p. 166). Evenzo uit orde zich ruimtelijk in differentiatie en in de tijd door een stabiele toestand.

1.4.2. *Wetenschappelijk onderzoek als overdracht van informatie*

Een belangrijk aspect in alle wetenschappen, dus ook in de phytocoenologie, is de vraag welke informatie wij ons voorstellen met ons onderzoek te ontvangen en op welke wijze deze het meest efficiënt kan worden verkregen. Aangezien het bij waarnemen steeds om de perceptie van ‚fixatiepunten' gaat — zowel in de tijd als in de ruimte — is de vraag centraal van welke aard deze ‚fixatiepunten' moeten zijn en hoeveel daarvan nodig zijn om ons een beeld — een denkbeeld — te vormen van hetgeen wij wensen waar te nemen. In concreto, het gaat er om hoe, wanneer en waar wij in de tijd-ruimte onze fixatiepunten in de vegetatie en het milieu kiezen. Deze keuze bepaalt de aard van het beeld dat wij ons van het object van onderzoek gaan vormen.

In de phytocoenologie zoals men die in de Frans-Zwitserse School bedrijft, wordt de keuze van de fixatiepunten (plaats en grootte van de proefvlakten) bepaald door de samenstelling en de structuur van de vegetatie. De ruimtelijke (twee- of driedimensionale) structuur van de natuurlijke vegetatie is niet homogeen; zij is ‚korrelig' (MARGALEF, 1958). Deze ‚korrels' kunnen groot of klein, onregelmatig, rond, bandvormig of lijnvormig zijn (VAN LEEUWEN, 1959) en worden aangeduid met de term patronen (WATT, 1947).

Pioniergemeenschappen hebben een grove korreling. Naarmate de successie voortschrijdt wordt de korreling fijner, neemt de inwendige informatie (orde, differentiatie) van de proefvlakte toe en de uitwendige informatie (de informatie t.o.v. de vegetatie buiten de proefvlakte) af (cf. MARGALEF, 1958, 1961). Tevens worden de grenzen tussen de korrels vager (uitersten: slikvegetaties en een tropisch regenwoud). Nu zijn de grofheid en de waarneembaarheid van de korreling subjectieve maatstaven. Evenals wij lichtgolven slechts tussen ultraviolet en infrarood en radiogolven slechts tussen bepaalde frequenties waarnemen, percipiëren wij onder normale omstandigheden slechts structuren van bepaalde afmetingen. Het probleem is nu welke zichtbare inwendige differentiatie van de proefvlakte nog toelaatbaar is om in de zin van de Frans-Zwitserse School als ‚homogeen' te mogen worden aangeduid. Naast dit probleem, dat thans in de practijk grotendeels door ‚het ervaren oog van de phytocoenoloog' wordt opgelost, bestaat het probleem van de keuze van de fixatiepunten in de tijd-ruimte. Welke garantie kan de onderzoeker geven dat zijn opnamen en milieugegevens hem zowel in het ruimtelijke als in het tijdelijke binnen de vooraf gestelde grenzen optimale informatie verschaffen?

De oplossing voor de aanpak van deze ‚patroon-en-organisatie'verschijnselen, die oecologisch en biocoenologisch meestal zeer complex van aard zijn, moet vooral worden gezocht in een cybernetische benadering, waarbij naast de informatietheorie vooral de algemene systeemtheorie van ROSS ASHBY (1958, 1961) en de ‚open-en-dicht theorie' van VAN LEEUWEN (1963) perspectieven lijken te bieden. Met behulp van deze theoriën is gepoogd een aantal van deze verschijnselen, die zich op macro-schaal aftekenen, te benaderen. Voor de analyse van de zoutvegetatie op micro-schaal moest nog worden volstaan met de klassieke opnametechniek, waarbij evenwel subjectieve elementen zo veel mogelijk zijn opgevangen door (1) hoge eisen aan de homogeniteit in de zin van de Frans-

Zwitserse School te stellen, doch er tevens voor te zorgen dat de oppervlakte van de proefvlakten die van het kwantitatieve minimum-areaal (MEIJER DREES, 1954) overtreft; (2) met transecten te werken waardoor de kans, bepaalde ruimtelijke structuren in vegetatie en milieu over het hoofd te zien, tot een minimum wordt beperkt en (3) vegetatie en milieu op bepaalde terreinen herhaaldelijk waar te nemen, grotendeels met behulp van permanente proefvlakten.

Nadat plaats, tijd en grootte van de waarnemingspunten zijn bepaald, gaat de onderzoeker over tot de fixatie zelf. Deze geschiedt door codering (samenstelling van de vegetatie uitdrukken in abundantie- en dominantiecijfers; milieufactoren uitdrukken in kwantiteiten). Hierbij dienen wij te bedenken dat onze codering slechts een beperkte hoeveelheid informatie vastlegt en dat de mogelijkheid om met andere coderingen meer informatie te verkrijgen niet a priori mag worden uitgesloten. Aanvankelijk is voor de vegetatie de codering van BRAUN-BLANQUET (1928) toegepast (gecombineerde schatting van abundantie en dominantie), doch het statistische bezwaar van de koppeling van twee criteria in één code deed ons in de loop van het onderzoek de voorkeur geven aan de methode, voorgesteld door DOING KRAFT (1954). Het voordeel dat deze laatste codering bovendien vertaald kan worden in die van Braun-Blanquet —overigens met verlies van informatie — betekent dat de eenheid in het onderzoek geen gevaar loopt.

De codelijsten, tenslotte, ondergaan in het brein van de onderzoeker een decoderingsproces, waardoor hij een beeld krijgt van het object van onderzoek. Opnametabellen evenals lijsten van metingen van milieufactoren zijn voor hem een documentatie in code met een eigen inhoud aan informatie.

1.4.3. *Vegetatie en milieu als realisaties in ruimte en tijd*

De cybernetica biedt ook de mogelijkheid de structurele eigenschappen van de interne en externe relaties van organisaties van organismen te benaderen. In verschillende andere takken van de biologie — bijv. in de genetica, embryologie, biochemie en neurophysiologie — heeft men met de toepassing van de informatietheorie reeds veelbelovende resultaten bereikt (bijv. BOK, 1958; QUASTLER, 1959; RAVEN, 1961; CHANTRENNE, 1963). In de biocoenologie en oecologie hebben voorzover bekend tot nu toe alleen MACARTHUR (1955, 1957), MARGALEF (1957, 1958, 1961), PATTEN (1959) en BRAY (1961) de principes van de informatietheorie toegepast. VAN LEEUWEN (1960, 1962, 1963) heeft in zijn eveneens tot de cybernetica te rekenen ‚open-en-dicht theorie', door de in elke relatie aanwezige aspecten van verbinding en scheiding als uitgangspunten te kiezen, de begrippen informatie en ruis voor het eerst duidelijk in hun verband met ruimte en tijd gezet (cf. ook BEEFTINK, 1964a).

Aangezien de processen waarmee de cybernetica zich bezig houdt, zich in de tijd en de ruimte afspelen, is het gewenst deze begrippen eerst aan een beschouwing te onderwerpen. Voor de ontwikkeling van een organisme (plant) of een organisatie van organismen (populatie, plantengemeenschap) is zowel een zekere tijd als een bepaalde ruimte nodig. Deze benodigde tijd-ruimte wordt hun via het milieu verschaft. Het milieu is op zijn beurt echter ook tijd-ruimte-

lijk bepaald: Processen als sedimentatie, humusvorming en bodemontwikkeling vergen naast ruimte vooral tijd en voor de realisatie van het getij, tot uiting komend in horizontale en verticale waterbewegingen, is een zekere ruimtelijke afmeting van het waterbekken vereist. In de relatie vegetatie-milieu is het abiotische milieu echter primair, moet eerst in een bepaalde gedaante zijn gerealiseerd voordat het biotische aspect zich kan openbaren. Dit sluit niet uit dat ook de vegetatie, eenmaal aanwezig, het milieu mede bepaalt; integendeel, de vegetatie is de bewerkster van een belangrijk deel van de verticale differentiatie in het milieu, zowel boven als onder het bodemoppervlak. Daarnaast versterkt zij ook de horizontale differentiatie op grond van haar oecologische beperktheid (selectiemechanisme). Ook via de vegetatie (successie) wordt dus aan het milieu een tijd-ruimtelijk karakter gegeven. Al deze relaties kunnen waarschijnlijk tot uitdrukking worden gebracht in de omschrijving dat de vorm (abiotisch of biotisch) de realisatie is van de tijd in de ruimte. Ruimte en tijd dienen daarom niet als milieufactoren te worden beschouwd, maar als dimensies waarin zich de abiotische materie en de organismen manifesteren (cf. BILLINGS, 1952).

Het milieu is ruimtelijk gekenmerkt door afwisseling van egale (gelijke) en gedifferentiëerde (ongelijke) toestanden. Evenzo is het milieu in de tijd gekenmerkt door afwisseling van stabiele (gelijk blijvende) en instabiele (veranderende) toestanden. VAN LEEUWEN (1962, 1963) brengt het gelijke resp. gelijk blijvende aspect onder in het begrip ‚open' en het ongelijke resp. veranderende aspect onder in het begrip ‚dicht'. Wanneer voor een plantensoort de ‚open' toestand van het milieu in een ‚dichte' toestand overgaat, treedt isolatie in en houdt de mogelijkheid van communicatie van de soort met het milieu op. In de tijd leidt dit tot uitsterving van de soort ter plaatse, geografisch komt het tot uiting in ruimtelijke begrenzingen waardoor patronen zichtbaar worden.

Het spreekt vanzelf dat de ‚openheid' van het milieu voldoende ‚wijd' moet zijn. Gradaties in de ‚wijdheid' openbaren zich bij de soort in de vitaliteit en fertiliteit van het individu en bij de phytocoenose in de mate waarin deze floristisch en structureel afwijkt van een standaardtype (bijv. door fragmentaire ontwikkeling).

1.4.4. *Betekenis van grenssituaties met betrekking tot plantengeografische en oecologische verschijnselen*

Zoals BOK (1958) en vooral VAN LEEUWEN (1963) hebben aangetoond, manifesteert wanorde (ruis) zich op twee onverbrekelijk aan elkaar verbonden wijzen: ruimtelijk in gelijkheid (egaliteit, open sensu Van Leeuwen) en in de tijd door anders worden (wisselvalligheid, dicht sensu Van Leeuwen). Evenzo manifesteert orde (informatie) zich op twee wijzen: ruimtelijk in anders zijn (differentiatie, dicht) en in de tijd door gelijk blijven (constantie, open).

Voorts dient men steeds in het oog te houden, dat er tussen open en dicht ruimtelijk een complementaire betrekking bestaat, die wij bijv. kennen uit de paradoxale situatie van de brug die voor verkeer tegelijkertijd geopend en afgesloten is. Oecologisch moet deze betrekking tot uitdrukking komen in een koppeling van horizontale eentonigheid en verticale differentiatie en omgekeerd

(VAN LEEUWEN, 1962, 1963). Zo brengt periodieke schommeling van het grondwater in het algemeen een verticale homogenisatie met zich mee, maar leidt tegelijk in het horizontale vlak tot meer ruimtelijke variatie.

In verband met het feit dat de zoutplantengemeenschappen zich in West-Europa bevinden in het overgangsgebied tussen de zilte hydrosfeer en de zoete pedosfeer, is het waardevol de eigenschappen van grenssituaties aan een nadere beschouwing te onderwerpen. Een ruimtelijke grenssituatie tussen twee of meer milieutypen is geen overgangsgebied waar alleen maar intermediaire mengtoestanden heersen, die zonder meer kunnen worden afgeleid uit de eigenschappen van de contrasterende milieutypen. Grensmilieu's lijken steeds een geheel eigen karakter te hebben, dat slechts ten dele aan de eigenschappen van de contrasten kan worden ontleend. Bij nader onderzoek vallen twee typen van grenssituaties op (cf. VAN LEEUWEN, 1963; R. TÜXEN en WESTHOFF, 1963):

1. Stabiele grenssituaties, gekenmerkt door (a) een ruimtelijk (in horizontale richting) rijke gedifferentieerdheid (ordening) in milieuconfiguraties met onverbrekelijk daaraan verbonden (b) een grote constantie in de tijd, althans regelmaat in de fluctuaties van de milieuprocessen. Het onder (b) genoemde impliceert een interne koppeling van milieuprocessen (integratie sensu QUASTLER, 1959); dit betekent een beperking van het aantal mogelijke combinaties van processen in de afzonderlijke milieuconfiguraties en daardoor een ordening in ruimtelijke zin. Deze grenssituaties bestaan uit geleidelijke overgangen of gradiënten; zij hebben een overwegend ‚min-en-meer'- of ‚variety-in-space'-karakter en daardoor intern een hoog informatie- en een laag ruisniveau. De gemeenschappen hebben doorgaans fijnkorrelige en vaag begrensde structuren en zijn relatief soortenrijk. Voorbeelden zijn de contactzones tussen de verschillende klimaattypen langs de Westeuropese kust (§ 2.2), de pontisch-pannonische sector als grensgebied tussen het vochtige continentale klimaat van de Europese gematigde gebieden en het steppeklimaat van de zuidrussisch-centraalaziatische gebieden (§ 3.3.2) en, in mindere mate, de contactzone tussen eu-littoraal en supralittoraal (§ 2.5.5).

2. Instabiele grenssituaties, gekenmerkt door (a) een ruimtelijk (in horizontale richting) egale toestand door een grote openheid voor invloeden van buitenaf, gepaard gaande met (b) een grote wisselvalligheid in de tijd, althans onregelmatigheid in de fluctuaties van de milieuprocessen. De onregelmatigheid in de tijd houdt in dat van koppeling van milieuprocessen slechts weinig sprake kan zijn. Het zijn storings- of ruismilieu's, waarvoor door hun ‚af-en-toe'- of ‚variety-in-time'-karakter de termen ecotones, tension belts en stress zones (CLARKE, 1954; ALLEE c.s., 1955; ODUM, 1959) van toepassing zijn (MOZLEY, 1954). Het interne ruisniveau is hoog, het interne informatieniveau laag. De vegetatie is gekenmerkt door een relatieve soortenarmoede en een eentonigheid, samenhangend met grofkorrelige en scherp begrensde structuren (cf. het massaeffect van ZONNEVELD, 1960). Voorbeelden zijn de dagelijks overstroomde, eu-littorale milieu's met hun bodemfauna en hun *Salicornia stricta*-, *Spartina* spp.- en *Scirpus* spp.-begroeiingen (§ 2.4), de contactzones tussen het vochtige

en zilte milieu van de schorren en het vochtige of droge en tevens zoete milieu van de duinen en strandvlakten (§ 4.7, 4.8, 4.9 en 4.10), alsmede de door mens en dier geïnduceerde en door de moderne cultuur sterk bevorderde storingsmilieu's, waarvan de contactzone tussen zee- en rivierwater in de door dijken ingesloten estuaria een voorbeeld is (§ 2.3.2).

Anderzijds is de grenssituatie ruimtelijk en extern gezien in het algemeen een ontmoetingsgebied van horizontaal nivellerende factoren. Met betrekking tot het grensgebied tussen eu-littoraal en supralittoraal bijv. bestaan deze nivellerende factoren in het eu-littoraal uit de ongeveer twee maal per dag weerkerende overstromingen en in het supralittoraal uit de, de gehele zone beslaande invloed van neerslag en verdamping (cf. ook § 2.5.5). Met de egaliserende invloed van het vloedwater in het eu-littoraal hangt de soortenarmoede en de grove ‚korreling' van de slikvegetatie samen. De horizontaal egaliserende invloed van neerslag en verdamping in het supralittoraal wordt echter grotendeels teniet gedaan door de horizontale differentiatie, die door de niveauverschillen van het bodemoppervlak (§ 2.4), door de plaatselijke verschillen in korrelgrootteverdeling, structuur en doorworteling en door de begroeiing (§ 2.5.5) wordt opgeroepen.

Deze concentraties van informatie en ruis in het milieu zijn belangrijke verschijnselen voor de plantengeografie en de oecologie. Zij worden in de biosfeer in de eerste plaats gemarkeerd door concentraties van grenzen: de eerste door een interne concentratie van areaalgrenzen van soorten of patroongrenzen van lagere orde; de tweede door een externe, naar buiten gekeerde concentratie van areaal- of andere patroongrenzen. Concentraties van informatie kenmerken zich bovendien door een relatief grote rijkdom aan endemen of andere soorten met een beperkt areaal. In de tijd kan verrijking van informatie slechts optreden wanneer de verandering geleidelijk en voldoende gericht verloopt; dit is tevens een noodzakelijke voorwaarde voor successie en evolutie (SIMPSON, 1962). Concentraties van ruis vallen behalve door externe concentraties van patroongrenzen ook op door armoede aan soorten, dikwijls samengaand met een uitgesproken dominantie van één of meer van deze soorten, of door concentraties van (weinige) soorten die aangepast zijn aan wisselvallige milieu's (VAN LEEUWEN, 1958; WESTHOFF en VAN LEEUWEN, 1961).

HOOFDSTUK 2

HET MILIEU

2.1. Analyse van het milieu met behulp van gradiënten

Onder het milieu van een plant of groep van planten — hetzij tot één soort, hetzij tot meer soorten behorend — verstaan wij het stelsel van alle processen van physische, chemische en biologische aard die in ruimte en tijd de omgeving van de organismen uitmaken (Lam en Westhoff, 1949). De aard van deze processen, evenals de wijze waarop zij onderling samenhangen, wijzigt zich van plaats tot plaats en van tijd tot tijd. Deze wijzigingen kunnen worden voorgesteld met behulp van gradiënten. In verband met het karakter van deze studie zullen wij het begrip gradiënt voornamelijk gebruiken als de ruimtelijke uitdrukking van de geleidelijke veranderingen in het milieu.

Ruimtelijke gradiënten kunnen in willekeurige richtingen worden gelegd. Voor het verkrijgen van adequate informatie is het echter gewenst die richtingen te kiezen waarbij — naar verwacht mag worden — het ‚verhang' van de gradiënt het grootst resp. het kleinst is. In de praktijk komt dit er op neer dat de meeste gradiënten loodrecht op of samenvallend met de hoogtelijnen in het landschap c.q. de grenzen van de vegetatiepatronen worden gelegd.

Wat de richting betreft worden vier groepen van gradiënten onderscheiden, waarvan drie evenwijdig aan het bodemoppervlak en één loodrecht daarop (cf. fig. 2):

1. Longitudinale macrogradiënten van noord naar zuid langs de Westeuropese kust;
2. Transversale macrogradiënten van de monding der estuaria af in stroomopwaartse richting, dus langs de Westeuropese kust hoofdzakelijk in west-oostrichting;
3. Microgradiënten, evenwijdig aan het bodemoppervlak en loodrecht op de hoogtelijnen in het landschap van de slikken en schorren;
4. Microgradiënten, loodrecht op het bodemoppervlak van de slikken en schorren.

Met uitzondering van de laatste zullen deze groepen in de volgende paragrafen regelmatig ter sprake komen.

Voorts is het van betekenis voor de karakterisering van de gradiënten ‚masterfactors' te kiezen, waarbij bedacht dient te worden dat deze aan andere factoren kunnen zijn gekoppeld. Bij de eerste drie groepen van gradiënten zijn respectievelijk de volgende factoren van bijzondere betekenis:

1. In de eerste plaats klimatologische factoren, in het bijzonder temperatuur en neerslag; voorts bepaalde aspecten van de getijbeweging;
2. De chemische eigenschappen van het overstromingswater, voornamelijk de saliniteit, en de eigenschappen van de door het overstromingswater meegevoerde en gesedimenteerde vaste bestanddelen;

FIG. 2. Indeling van de milieugradiënten naar hun richting.

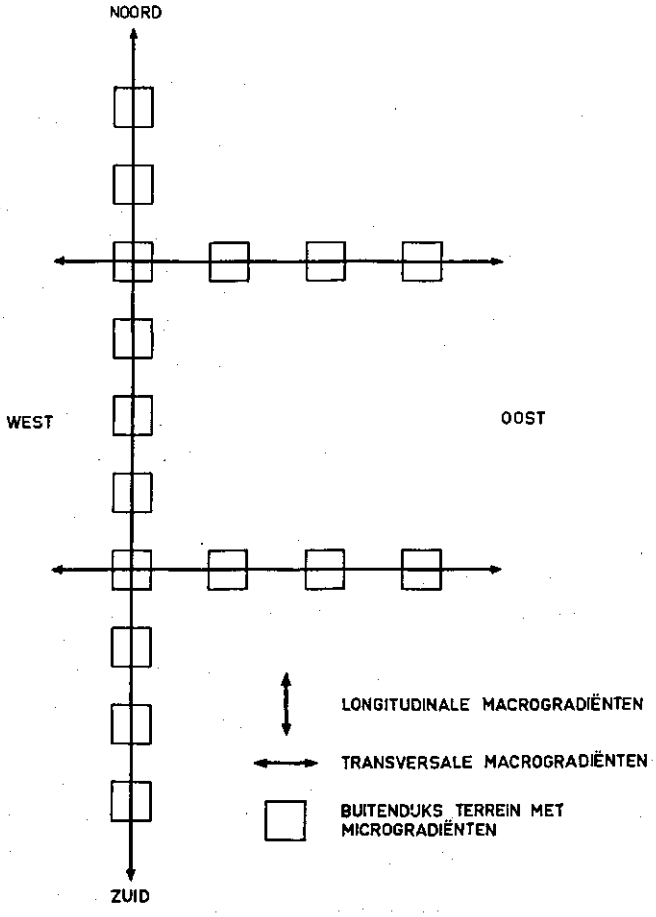

FIG. 2. *Classification of the environmental gradients according to their direction.*

3. De vocht- en luchthuishouding en de saliniteit van de bodem als resultante van getijbeweging, neerslag en verdamping; de korrelgrootteverdeling van de vaste bodembestanddelen en het bodemreliëf als producten van het sedimentatieproces.

Naast het ruimtelijke aspect van het milieu moet ook het tijdelijke onder ogen worden gezien. Aangezien het doorgaans ontbreekt aan voldoende waarnemingen en metingen op lange termijn, moeten wij ons hier voornamelijk beperken tot enkele tijdsaspecten van de microgradiënten, zoals de genese van schorren uit slikken en de fluctuaties in de tijd van het vochtgehalte en de saliniteit van de bodem. Een afzonderlijke plaats nemen tenslotte de biotische factoren in; bij de behandeling van deze factoren wordt onderscheid gemaakt tussen phytogene, zoögene en anthropogene invloeden.

Getij-niveaux:

LW – HW	laag- resp. hoogwater.
MLW – MHW	gemiddelde laag- resp. hoogwaterstand.
MLWS – MHWS	gemiddelde laag- resp. hoogwaterstand bij springtij.
MLWN – MHWN	gemiddelde laag- resp. hoogwaterstand bij doodtij.
ELWS – EHWS	extreme laag- resp. hoogwaterstand bij springtij (de laatste ongeveer overeenkomend met de stormvloedzone).

De littorale kuststrook is verdeeld in drie gordels (cf. ook § 3.1), te weten:

1. De sublittorale zone, gelegen tussen het niveau waar beneden geen plantengroei mogelijk is, en het niveau waar beneden het water in de regel niet zakt; waar getijbeweging is, komt deze laatste grens ongeveer overeen met het MLWS-niveau.
2. De eu-littorale zone, zich bevindend tussen de bovengrens van de sublittorale zone en een niveau dat gewoonlijk enige centimeters beneden MHW ligt.
3. De supralittorale zone, die zich uitstrekt van de bovengrens van de eu-littorale zone tot aan het niveau waarboven vloedwater en stuifwater geen invloed meer op de vegetatie uitoefenen. Deze zone wordt dikwijls nog in twee gordels onderverdeeld: (a) een laaggelegen zone die periodiek onder invloed van springvloed, branding en stuifwater staat en waarvan de bovengrens op de schorren ongeveer samenvalt met de stormvloedzone (EHWS); (b) een daarboven gelegen zone die alleen tijdens stormen aan stuifwater is blootgesteld (aërohaliene zone van de Westeuropese rots- en klifkusten).

Voor de classificatie van het open water naar de saliniteit is het ‚Venice-system' gevolgd (Final Resolution of the Symposium on the Classification of brackish waters, 1959); de in dit systeem onderscheiden zones zijn:

Eu-halinicum	van gem. 22 tot gem. 16,5 ‰ Cl′
Polyhalinicum	van gem. 16,5 tot gem. 10 ‰ Cl′
Mesohalinicum	van gem. 10 tot gem. 3 ‰ Cl′
α-mesohalinicum	van gem. 10 tot gem. 5,5 ‰ Cl′
β-mesohalinicum	van gem. 5,5 tot gem. 3 ‰ Cl′
Oligohalinicum	van gem. 3 tot gem. 0,3 ‰ Cl′
Zoetwaterzone	met maximaal gem. 0,3‰ Cl′.

Het ZW-Nederlandse woord ‚slik' (slikplaat; engels: mud flat) en het, zij het minder bekende woord ‚blik' (zandplaat; engels: sand flat) omvatten de niet of schaars met phanerogamen begroeide terreinen, die beneden MHW en dus in de eu-littorale zone zijn gelegen. De ‚schorren' en ‚gorzen' zijn de terreinen, met een gesloten begroeiing, die tussen het MHW-niveau en de stormvloedzone en dus in het supralittoraal zijn gelegen; strandvlakten (groene stranden) zijn hieronder niet begrepen doch liggen ook in de supralittorale zone.

2.2. Het kustklimaat

Het klimaat van de Westeuropese kustgebieden kenmerkt zich ten opzichte van de meer continentale klimaatstypen door een geringe temperatuuramplitude (verschil tussen de gem. temperatuur in de warmste en de koudste maand 10–15°C; in westelijk Groot-Brittannië, Ierland, W-Bretagne, NW-Spanje en W-Portugal zelfs minder dan 10°C), door behoorlijke neerslagkansen over het gehele jaar en door bijna voortdurend wind. Dank zij de Golfstroom en de van het westen uit binnendringende depressies zijn de winters over het algemeen zacht en vochtig, doch de zomers meestal bewolkt, regenachtig en met weinig zonneschijn. Toch zijn er in de voornaamste klimaatsfactoren regionaal nog allerlei verschillen aanwezig en het zijn juist die plaatsen langs de kust waar de longitudinale macrogradiënt van deze factoren een versnelde verandering ondergaat, die phytocoenologisch en oecologisch het meest van betekenis zijn. De voor de beschrijving van het kustklimaat benodigde gegevens werden welwillend ter beschikking gesteld door Dr. H. ten Kate van het Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut te De Bilt en aangevuld met literatuuropgaven (voornamelijk Gaussen, 1941; Jacquet, 1949; Walter, 1949; Dahl, 1950; Braun-Blanquet, 1951; Pronk, van Randwijk en Willems, 1959; Rey, 1960 en Perring en Walters, 1962).

De differentiatie in het Westeuropese kustklimaat kan, van noord naar zuid, als volgt worden samengevat:

1. De kust van de Varangerfjord tot aan de Lofoten (N-Noorwegen) vormt het overgangsgebied van de arctische klimaatsgordel van N-Europa naar het atlantische klimaat van de Westeuropese kusten. Dit grensgebied is in deze richting in de eerste plaats gekenmerkt door een aanzienlijke toeneming van de luchttemperatuur, vooral die in de wintermaanden (de minimale gem. maandelijkse temperatuur loopt op van –8 tot –2°C). Tevens neemt in deze richting de hoeveelheid neerslag sterk toe (van 400 tot ongeveer 2000 mm per jaar). Dit kustgedeelte vormt dus een grensgebied tussen twee contrasterende klimaten. Deze grenssituatie valt t.a.v. de zoutvegetaties samen met de scheiding tussen de arctische *Cariceto-Puccinellietalia* en de Westeuropese en Westbaltische *Glauceto-Puccinellietalia*. Het grensgebied zelf bevat echter bovendien een verhoogde rijkdom aan interne informatie als gevolg van de van plaats tot plaats veranderende partiële processen van temperatuur en neerslag. Deze verrijking komt tot uiting in de aanwezigheid van een belangrijk aantal endemen en van taxa die ook nog elders, doch in betrekkelijk kleine arealen, in de subarctische gordel voorkomen.

Uit het werk van Hultén (1950, 1958) blijkt dat tot deze soorten onder meer de volgende kunnen worden gerekend: *Puccinellia coarctica* Fern. et Weatherby, *Carex nardina* Fr., *C. arctogena* H.Sm., *C. salina* Wahlenb., *C. holostoma* Drej., *C. bicolor* All., *C. misandra* R. Br., *Luzula wahlenbergii* Rupr., *Sagina intermedia* Fenzl, *Minuartia rubella* Hiern., *Arenaria humifusa* Wahlenb., *Ranunculus nivalis* L., *R. sulphureus* Soland., *Papaver dahlianum* Nordh., *P. laestadianum* Nordh., *P. radicatum* Rottb. ssp. div., *Chrysoplenium tetrandrum* Fr., *Potentilla chamissonis* Hult., *Cassiope tetragona* Don., *Gentiana detonsa* Rottb., *Euphrasia hyperborea* Jørg., *E. lapponica* Th. Fr., *Pedicularis flammea* L., *P. hirsuta* L., *P. lapponica* L., *Erige-*

ron unalaschkense (DC.) Vierh., *Antennaria carpathica* Bl. et Fing., *A. porsildii* E. Ekm., *Taraxacum simulum* Brenn., *T. tornense* Th. Fr. en *Hieracium peleterianum* Mér.

2. De atlantische kust van Noorwegen is zowel klimatologisch als floristisch weinig gedifferentieerd (cf. HULTÉN, 1950). De maximale en minimale gem. maandelijkse temperatuur loopt naar het zuiden zeer geleidelijk op van 12 tot 14°C resp. van -2 tot +2°C. Aan de grote hoeveelheid neerslag (1000 tot meer dan 3000 mm per jaar) moet het belangrijke aandeel worden toegeschreven dat soorten van brakke standplaatsen en van contactmilieu's tussen zilt en zoet daar in de kustvegetatie hebben (NORDHAGEN, 1917, 1923; GILLNER, 1955; FAEGRI, 1960).
3. De zuid- en zuidwestkust van Noorwegen onderscheiden zich van de westkust voornamelijk door hogere temperatuurmaxima in zomer en winter. Het feit dat meer dan 60 soorten aan de atlantische kust van Europa hier hun noordelijkste groeiplaatsen hebben, hangt waarschijnlijk hiermee samen.

Van deze meer dan 60 soorten (cf. HULTÉN, 1950) zijn hier van betekenis: *Festuca arundinacea, Scirpus planifolius, S. maritimus, S. multicaulis, S. parvulus, Carex extensa* (cf. HØEG en LID, 1949), *C. distans, C. punctata, Juncus compressus, Rumex maritimus, Atriplex sabulosa, Salsola kali, Crambe maritima, Cochlearia danica, Ononis spinosa, Trifolium fragiferum, Radiola linoides, Eryngium maritimum, Centaurium pulchellum, C. vulgare* en *Verbena officinalis.*

4. De Deense westkust onderscheidt zich van de Noorse kusten nauwelijks door hogere temperaturen (maximale en minimale gem. maandelijkse temperatuur resp. 16 en 1°C), doch wel door een aanzienlijk lagere hoeveelheid neerslag (ongeveer 670 mm per jaar). Het mogelijk belangwekkende grensgebied valt echter in het Skagerrak. Intussen valt de zuidzijde van dit grensgebied samen met de noordelijke begrenzing van het areaal van ongeveer 60 soorten en enkele belangrijke zoutplantenassociaties.

Aan HULTÉN (1950) ontlenen wij in dit verband wederom de volgende soorten: *Zostera nana, Parapholis strigosa, Elytrigia pungens* (cf. BEEFTINK, 1959), *Hordeum maritimum, H. secalinum, Schoenus nigricans, Juncus anceps, J. inflexus, J. maritimus, Halimione portulacoides, H. pedunculata, Kochia hirsuta, Silene otites, Bupleurum tenuissimum, Apium graveolens, Oenanthe lachenalii, Centaurium minus, Calystegia soldanella, Plantago coronopus, Artemisia maritima, Senecio congestus* en *Leontodon nudicaulis.*

5. De Duitse Bocht heeft van alle Westeuropese kustgedeelten het meest uitgesproken landklimaat (in het bijzonder door lagere temperatuurminima in de winter). Zuidelijk van dit kustgedeelte, van het Nederlandse Waddengebied tot Normandië, is het klimaat zeer gelijkmatig: maximale en minimale gem. maandelijkse temperatuur resp. 17 en 3°C; jaarlijkse neerslag 600–800 mm, behalve Cap Griz Nez en omgeving (1000–1500 mm).
6. Normandië en vooral Bretagne vertonen weer een vermeldingswaardige differentiatie in het klimaat: oplopen van de wintertemperatuur in westelijke richting onder invloed van de Atlantische Oceaan (toeneming van de minimale gem. maandelijkse temperatuur van 4 tot ongeveer 8°C), met als gevolg een afnemend verschil tussen zomer- en wintertemperatuur; voorts neemt de neerslag in westelijke richting toe van 800 tot ongeveer 1500 mm per jaar; West-Bretagne is ook het omslaggebied in de periodiciteit van de windkracht:

naar het noordoosten zijn oktober tot januari de maanden met de krachtigste winden en mei tot augustus de maanden met de zwakste winden; ten zuiden van Bretagne zijn dit resp. maart tot april en september tot november. Langs de Engelse zuidkust bevinden zich, wat temperatuur en neerslag betreft, overeenkomstige gradiënten (cf. PERRING en WALTERS, 1962).

Het grote ‚verhang' van deze klimatologische gradiënten impliceert een belangrijke differentiatie in het klimaatsmilieu van dit kustgedeelte en bijgevolg ook een belangrijke differentiatie in de kustvegetatie, van hetzelfde karakter als in N-Noorwegen. In de eerste plaats brengt de grenssituatie met zich mee dat deze voor een belangrijk aantal soorten de ZW-grens of de NW-grens van hun verspreidingsareaal vormt.

Van de boreaal-atlantische soorten kunnen in dit verband worden genoemd: *Atriplex glabriuscula, A. sabulosa, Salicornia disarticulata* Moss, *Centaurium littoralis* Fr. en *Cochlearia anglica;* voorts bereiken de circumboreale *Elymus arenarius*, de euraziatische *Halimione pedunculata* en de atlantische *Spartina townsendii* hier de ZW-grens van hun verspreidingsgebied. De laatste breidt zich evenwel nog geleidelijk verder in deze richting uit. Tot de ibero-atlantische en mediterraan-atlantische soorten die in Bretagne en Normandië en in zuidelijk Groot-Brittannië (voorzien van*) de noordgrens van hun verspreidingsgebied bereiken, behoren: *Artemisia lloydii* Jord., *Dianthus gallicus* Pers., *Silene thorei* Duf., *Limonium lychnidifolium* Gir., *Althenia filiformis* Petit, *Pancratium maritimum* L., *Galium arenarium* Lois., *Salsola soda* L., *Plantago recurvata* L. var. *littoralis* Ry., *Medicago littoralis* Rhode, *Silene portensis* L., *Salicornia fruticosa* L., *Medicago marina* L., *Triglochin barrelieri* Lois., *Crypsis aculeata* (L.) Ait., *Polypogon maritimus* Willd., *Diotis maritima* (L.) Sm., *Euphorbia peplis* L.*, *Frankenia laevis* L.*, *Matthiola sinuata* (L.) R.Br.*, *Salicornia radicans* Sm.*, en *Inula crithmoides* L.* (cf. CLAPHAM, TUTIN en WARBURG, 1958; CORILLION, 1961; FOURNIER, 1961; PERRING en WALTERS, 1962).

Het grensgebied zelf bevat ook hier een verhoogde rijkdom aan interne informatie, waardoor het gebied relatief rijk is aan endemen en soorten met een disjunct areaal.

Van deze categorie kunnen de volgende taxa worden genoemd: *Astragalus bayonensis* Lois., *Omphalodes littoralis* Mut., *Cochlearia aestuaria* Ll., *Spartina alterniflora* Lois.*, *Cotula coronopifolia* L., *Matthiola sinuata* (L.) R.Br. var. *oyensis* Mén. et V.-G.M., *Daucus gadecaei* Ry. et Fd., *Galium neglectum* Le Gall., *Limonium humile* Mill.*, *Erodium maritimum* L'Hérit., *Linaria arenaria* DC. en *Centaurium capitatum* (Willd.) Borbás* (cf. CORILLION, 1961; FOURNIER, 1961; PERRING en WALTERS, 1962).

7. Van de kust van Aquitanië (Charente Inférieure, Gironde, Landes, Basses-Pyrénées) heeft REY (1960) diepgaande studie gemaakt. Hij herkende in Aquitanië vier klimatologische processen (gradiënten) als gevolg van in tijd en ruimte in elkaar doordringende atlantische, continentale, mediterrane en montane invloeden. De atlantische invloed neemt naar het zuiden regelmatig af, doch van Baskië naar Galicië op het Iberisch Schiereiland weer toe. De gemiddelde temperatuur neemt echter langs de kust van noord naar zuid geleidelijk toe. De neerslag is aan de kust in Baskië het hoogst (ruim 1000 mm) en neemt naar het noorden en westen enigszins af. Voorts is het kustgebied gekenmerkt door hevige winden, vnl. uit het westen (cf. ook GAUSSEN, 1941).

Niettegenstaande Aquitanië dus het contactgebied van vier verschillende klimaattypen herbergt, lijkt het aantal endemen en soorten met een disjunct areaal relatief klein te zijn.

ALLORGE (1941, p. 351) schrijft weliswaar: „... que les plantes, même les mieux connus de l'Europe centrale et occidentale, s'y présentent sous des formes spéciales. A cet égard, le Pays basque, comme le reste du secteur ibéro-atlantique, révèle un microendemisme progressif notable qui mériterait une étude approfondie'. Doch afgezien van deze micro-endemen geeft REY (1960) slechts op: *Limonium dubyi* (G.G.) P.F. subspecies van *L. bellidifolium* (Gouan) Kuntze, *Hieracium eriophorum* St.-Amans, *Alyssum loiseleuri* P.F., *Linaria thymifolia* (Vahl) DC., *Oenanthe foucaudi* Tesseron, *Angelica heterocarpa* Lloyd, *Thorella bulbosa* (Thore) P.F., *Potamogeton variifolius* Thore en *Elatine brochoni* Clavaud, subspecies van *E. hexandra* (Lapierre) DC. Aan deze lijst moet nog worden toegevoegd *Spartina alterniflora* Lois. (cf. JOVET, 1941).

Dit verschijnsel kan worden verklaard door een hoog ruisniveau in de grensgebieden – samenhangend met instabiliteit in de tijd – waardoor de informatie voor het ontstaan of de vestiging van endemen onvoldoende kon worden benut. REY (1960, p. 306) wijst reeds op deze klimatologische instabiliteit. Ook het door ALLORGE (1941) geconstateerde micro-endemisme steunt deze verklaring.

8. Ongeveer tussen Porto en Lissabon langs de Portugese westkust voltrekt zich een laatste belangrijke verandering in klimatologisch opzicht: de temperatuur neemt langs de kust in zuidelijke richting toe, vooral in de wintermaanden (de maximale en minimale maandelijkse temperaturen lopen resp. op van 20 tot 22 en van 8 tot 11 °C). Tegelijk neemt de neerslag af van ongeveer 1200 tot 700 mm per jaar (ten zuiden van Lissabon tot minder dan 600 mm); deze afneming drukt vooral op de neerslag in de zomermaanden, waardoor deze zeer droog worden. Voorts neemt de NO-Passaat naar het zuiden in betekenis toe. Dit kustgedeelte vormt de ontmoetingszone van het Europees-atlantische en het mediterrane klimaat en is als zodanig de pendant van het onder (1) behandelde grensgebied in N-Noorwegen. In overeenstemming hiermee is de indeling in ‚étages de familles de groupements végétaux' die EMBERGER (1930) op grond van klimatologische criteria voor het westmediterrane gebied heeft gemaakt. Zijn ‚étage méditerranéen humide' (cf. l.c. p. 719) komt overeen met het hier beschreven grensgebied tussen de Europees-atlantische en mediterrane klimaten.

Evenals in N-Noorwegen valt het klimatologische grensgebied samen met een concentratie van grenzen en verspreidingsarealen van plantensoorten. Vooral soorten die voor de syntaxonomie van de hogere vegetatie-eenheden van betekenis zijn, hebben hier hun areaalgrens. Voor de *Glauceto-Puccinellietalia* is dit het geval met *Armeria maritima, Plantago maritima, Triglochin maritima, Limonium vulgare* ssp. *pseudolimonium* (Rchb.) Gams en *Puccinellia maritima.*

Van de mediterrane soorten die hier de noordgrens van hun areaal bereiken, kunnen worden genoemd: *Arthrocnemum macrostachyum* Moris, *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl., *Limonium sinuatum* (L.) Miller, *L. ferulaceum* (L.) Kuntze, *L. thouini* (Viv.) Kuntze, *Limoniastrum monopetalum* (L.) Boiss., *Puccinellia convoluta* (Horn.) G.G., *P. tenuifolia* Boiss. et R., *Salsola soda* L., *S. vermiculata* L., *Halopeplis amplexicaule* (Vahl) M.Stbg., *Haloxylon articulatum* (Cav.) Bunge, *Frankenia pulverulenta* L. en *Crucianella maritima* L.

Overigens zijn over de areaalgrenzen weinig nauwkeurige opgaven bekend en moet men zich nog tevreden stellen met de gegevens van WILLKOMM (1852, 1896) en COUTINHO (1939). Een indruk van de verschillen in de zoutvegetatie van NW-Spanje en Midden- en Z-Portugal krijgt men voorts door vergelijking van de verhandelingen van BELLOT (1950), BUCH (1951) en GUINEA (1953a, 1953b, 1954)

enerzijds en die van FONTES (1945) en ROTHMALER (1943) anderzijds. Dat het grensgebied bovendien intern rijk aan informatie is, komt tot uiting in de aanwezigheid van een groot aantal endemen (bijv. van het geslacht *Armeria*).

WILLKOMM (1896, p. 70 en 289–299) komt na een berekening van het aantal endemen onder de Iberische kustplanten (totaal 618 soorten) tot het volgende resultaat:

	N-kust	W-kust	Z-kust	ZO-kust
Aantal soorten	150	236	387	232
Aantal endemen	23	61	103	31
Percentage endemen van totaal aantal soorten	15,3	25,8	26,6	13,4

Het reeds grote percentage endemen van de Iberische westkust vindt nog nadere precisering door de mededeling dat van de 61 endemen 45 tot de Portugese kust beperkt zijn. Het hoge percentage endemen van de zuidkust (cf. ook WILHELM, 1937) zou verklaard kunnen worden door het contact van atlantische, mediterrane en continentale klimaatsinvloeden; dit effect zou wellicht versterkt kunnen zijn door contact met N-Afrika via de Moorse en Arabische invasies.

Uit dit overzicht volgt dat de klimatologische grensgebieden langs de Westeuropese kust niet alleen ook in floristisch opzicht grensgebieden zijn, doch dat zij meestal door het bezit van verhoogde interne informatie bovendien door een grotere rijkdom aan taxa zijn gekenmerkt.

2.3. HET OPEN WATER

2.3.1. *Waterbewegingen*

Bij de waterbeweging onderscheiden wij in de eerste plaats schommelingen die het gevolg van kosmische krachten zijn en als getijbewegingen worden aangeduid. De periodiciteit van deze schommelingen is zeer regelmatig en de ‚golflengte' kort. Daarnaast kennen wij waterbewegingen die worden veroorzaakt door klimatologische omstandigheden (neerslag, wind) en menselijke activiteiten (ontwatering, waterbeheersing). De ‚golflengte' van deze schommelingen is meestal veel groter, zodat de verschillende waterstanden zich daarbij in de tijd als een meer op zichzelf staand, afzonderlijk deel van het geheel voordoen (episodische schommelingen).

De periodieke schommelingen hebben de overhand langs de West- en Noordeuropese kusten, de episodische schommelingen in het Westeuropese polderland en in Midden- en Oost-Europa; bepaalde gedeelten van het Oostzee- en Middellandse Zeegebied zijn gekenmerkt door combinaties van periodieke en episodische schommelingen.

Periodieke en episodische schommelingen in de stand van het open water hebben een verschillende invloed op de processen in de bodem van het oeverland. Als voorbeeld kan het best worden gekozen de combinatie van de vocht- en aëratietoestand met de saliniteit van het bodemvocht. De periodieke schommelingen van de getijbeweging bewerkstelligen, dat een bijna voortdurend relatief lage vochttoestand of hoge aëratietoestand gecombineerd kan voorkomen met een voortdurend relatief hoog saliniteitsniveau van het bodemvocht. Bij episodische schommelingen is deze combinatie – tenminste onder de Westeuro-

pese klimaatsomstandigheden – niet mogelijk. Ten opzichte van het milieu dat onder invloed van de getijbeweging staat, zijn de niveaux verschoven: een relatief lage vochttoestand is dan aan een laag saliniteitsniveau gekoppeld en een relatief hoge vochttoestand aan een hoog saliniteitsniveau. Het feit dat *Limonium vulgare, Halimione portulacoides* en *Artemisia maritima* in het Westeuropese polderland slechts tot kwelstroken beperkt zijn, hangt met dit verschijnsel samen. Het Westbaltische gebied neemt, wat deze schifting in de factorencombinatie betreft, een tussenpositie in.

Voor het onderhavige onderwerp van studie is de getijbeweging van meer betekenis dan de zuiver episodische waterbewegingen. In het effect van de getijbeweging op de zoutvegetatie kunnen drie aspecten worden onderscheiden: (1) het ruimtelijke aspect van de amplitude, (2) het tijdelijke in de vorm van de getijkromme en (3) het dynamische aspect van de getijstromingen en de golfslag.

De amplitude van de getijbeweging heeft een longitudinale en een transversale macrogradiënt. In beide gevallen geldt, dat naarmate de amplitude toeneemt, ook de verticale amplitude van het milieu dat voor de zoutvegetatie openstaat, groter is. Aangezien de meeste soorten en vegetatietypen zich in de hoogwaterzone bevinden, is bovendien het hoogteverschil tussen de vloedstanden tijdens springtij en doodtij een maatstaf voor de ruimtelijke realisatie van de interne differentiatie van het milieu. Langs de Westeuropese kust loopt het getijverschil bij springtij uiteen van enkele decimeters in de omgeving van het Skagerrak tot meer dan 11 m bij St. Malo en in het Kanaal van Bristol. Het hoogteverschil tussen de gem. vloedstanden tijdens springtij en doodtij variëert van 17 à 25 cm (resp. bij Hoek van Holland en in het Graadyb bij Esbjerg) tot ruim 315 cm (bij St. Malo).

De inversie in de zonering van het *Puccinellietum maritimae* en het *Halimionetum portulacoidis* langs de Franse kust hangt waarschijnlijk met de grootte van de getij-amplitude samen. Bij een verschil van minder dan ongeveer 8 m gedurende springtij, zoals langs de Nederlandse kust voorkomt, volgt het *Halimionetum* in de zonering op het *Puccinellietum*. Bij grotere getij-amplitudes dan ongeveer 8 m ontwikkelt het *Halimionetum portulacoidis* zich echter reeds langs randjes en op geaccidenteerd terrein waarvan het niveau lager ligt dan dat van het *Puccinellietum maritimae*. Het is zeer waarschijnlijk dat bij de grote getij-amplitudes de wegzuiging van het grondwater tijdens de laagwaterstanden zo groot is, dat reeds op lagere niveaux dan die waarop het *Puccinellietum maritimae* zich ontwikkelt, op bepaalde plaatsen een voor het *Halimionetum* voldoende geaëreerd milieu kan ontstaan.

De transversale gradiënt in de estuaria bestaat uit een aanvankelijke toeneming van de amplitude door opstuwing van de vloedgolf tot een maximale waarde (in het Schelde-estuarium bij springtij van gem. 4.33 m bij Vlissingen tot gem. 5.25 m bij Hemixem), gevolgd door een afneming. Deze gradiënt variëert van rivier tot rivier naar gelang de breedte en diepte van de riviermond, het getijverschil in de monding en het verhang en de zoetwaterafvoer van de rivier. Plaatselijke verwijdingen in het estuarium kunnen een vloedkuileffect teweegbrengen.

Langs het Schelde-estuarium zijn geen verschuivingen in de differentiatie van

de zoutvegetatie geconstateerd, die zouden kunnen samenhangen met het verloop in de getij-amplitude. Het verloop van de saliniteit is hier waarschijnlijk van veel grotere betekenis voor de vegetatie. Het hoogteverschil tussen de gem. vloedstanden bij springtij en doodtij varieert van Vlissingen tot aan de monding van de Rupel ook zeer weinig (80–87 cm). Het Oosterschelde-bekken loopt in dit opzicht veel meer uiteen: het hoogteverschil bedraagt daar 47–74 cm. Er zijn aanwijzingen dat verschuivingen van de optimale standplaats van bepaalde soorten t.o.v. de zonering in verband staan met de amplitude van dit hoogteverschil. *Spergularia marginata*, bijvoorbeeld, vindt men op de Kaloot, waar het hoogteverschil tussen de gem. vloedstanden bij springtij en doodtij 85 cm bedraagt, optimaal in de kommen *(Puccinellietum maritimae)*; doch op het Spieringschor in het Veersche Gat, met een hoogteverschil van 52 cm, komt zij optimaal op de oeverwallen voor (in het *Artemisietum maritimae*).

Natuurlijke vloedverhogingen door transgressie van de zee – zoals in het Deltagebied plaats vinden – verlopen zo langzaam, dat deze door de opslibbing kunnen worden bijgehouden. Anders is het gesteld met door de mens teweeggebrachte vloedverhogingen. De afsluiting van de Zuiderzee bijv. had in de periode 1930–'32 een vloedverhoging tot gevolg, die plaatselijk opliep tot meer dan 1 m (LORENTZ et al., 1928). De vloedverhoging van ca. 10 cm bij het eilandje Griend bleek reeds zo catastrophaal voor de vegetatie te zijn, dat eerst na 1940 regeneratie optrad (FEEKES in BROUWER c.s., 1950). Deze desastreuze uitwerking is volkomen te begrijpen uit de resultaten van de waterpassingen die in het Deltagebied zijn verricht. De verticale amplitude van de zoutplantengemeenschappen bedraagt daar (3) 5–15 (22) cm, zodat ook daar door een dergelijke plotselinge vloedverhoging voor de meeste gemeenschappen de communicatie met het milieu grotendeels zou zijn verbroken.

Het tweede aspect, de vorm van de getijkromme, kan van betekenis zijn (1) wanneer de curve tweetoppig is, zoals bij het eiland Wight voorkomt; volgens TUTIN (1942) reageren *Zostera*-soorten op dit verschijnsel door zich op hogere niveaux te vestigen. (2) Wanneer de curve voorzien is van een agger[3] of een soortgelijke afwijking bij hogere waterstanden; voorbeelden van beïnvloeding van de vegetatie door dit verschijnsel zijn echter niet bekend.

Het derde aspect, getijstromingen en golfslag, valt onder het begrip expositie. Deze kan, zowel voor stroming als golfslag, van plaats tot plaats sterk uiteenlopen. Er is in dit opzicht een groot verschil in gevoeligheid onder de pioniers van de zoutplanten. *Zostera* spp. en *Salicornia stricta* zijn het meest gevoelig, *Spartina maritima* minder. *Spartina townsendii* verdraagt blootstelling aan het geweld van het open water door zijn dichte groeiwijze en stevige verankering in de bodem verreweg het beste. Zelfs de voor brak milieu openstaande *Scirpus maritimus* var. *compactus* moet op geëxponeerde plaatsen dikwijls plaats maken voor *Spartina townsendii*.

Erosie van de bodem leidt tot een ruimtelijke verscherping van de differentiatie in het milieu, zowel op kleine schaal (microreliëf) als op grote schaal

[3] Een agger is een kleine tussentijdse rijzing van de zeespiegel bij laag water.

(abrasieranden met een niveau-verschil van enkele centimeters tot meer dan 2 m).

Differentiatie van de expositie in de tijd leidt bij aan- en opslibbing van de bodem ook tot een verscherpte differentiatie, doch nu in verticale richting: afwisseling van zand en slibhoudende laagjes. In de omgeving van het wantij[4] is de expositie voor getijstromingen het geringst. De snelheid van de getijstromingen is evenredig aan de getij-amplitude. Het effect van de golfslag is het grootst bij geëxponeerdheid op de overheersende windrichting. De kracht van de eroderende werking van golfslag wordt echter door de getijbeweging gespreid. Dit betekent dat fixatie van de waterbeweging door afdamming (Deltaplan) onherroepelijk concentratie van de erosie tengevolge heeft.

Teneinde de getijbeweging als oecologisch proces nader te onderzoeken, is op zeven terreinen langs het Schelde-estuarium en op twee in het Oosterscheldebekken nagegaan bij welke overstromingsfrequentie, -duur en -hoogte de verschillende syntaxa voorkomen. De Directie Algemene Dienst van de Rijkswaterstaat in Den Haag stelde welwillend gegevens beschikbaar van de overstromingsfrequenties per maand bij Vlissingen en Zierikzee en over de betrekkingen tussen deze frequenties en die van de andere peilstations langs de Wester- en Oosterschelde. Met gebruikmaking van de gemiddelde getijkromme ter plaatse was het mogelijk uit de frequenties de overstromingsduur en -hoogte te berekenen. Door interpolatie tussen de peilstations konden tenslotte deze gegevens voor elk gewenst buitendijks terrein worden ‚vertaald'.

Anderzijds zijn met hulp van de heer J. ter Hoeve van het Staatsbosbeheer op de negen uitgezochte terreinen in totaal ruim 550 hoogtemetingen verricht van beneden- en bovengrenzen van de plantengemeenschappen. De belangrijkste resultaten van deze hoogtemetingen zijn in hoofdstuk 3 beschreven bij de bespreking van de zonatie. Enkele cijfers over de overstromingsfrequentie en -duur zijn vermeld in hoofdstuk 4 bij de beschrijving van de oecologie der syntaxa.

Een vrij groot aantal onderzoekers hebben vroeger reeds hoogtemetingen verricht en deze gecorreleerd met de getijbeweging. De voornaamste onder hen zijn JOHNSON en YORK (1915), YAPP, JOHNS en JONES (1917), NIENBURG (1923–27), CHAPMAN (1934, 1938, 1960), WIEHE (1935), HARMSEN (1936), LINKE (1939), VAN EERDE (1942), GILLNER (1944, 1952, 1960), CARNAHAN (1952), HINDE (1954), O'REILLY en PANTIN (1957) en CHAPMAN en RONALDSON (1958). Het zou de moeite waard zijn, doch een aparte studie vergen, hun resultaten met de hier bereikte te vergelijken.

Op de slikken en schorren zijn de aspecten van de getijbeweging langs de microgradiënt — overstromingsfrequentie, -duur en -hoogte — over het algemeen sterk aan elkaar gekoppeld. Alleen waar water stagneert — in moeilijk afvloeiende kommen — is de overstromingsduur t.o.v. de frequentie meer of

[4] Een wantij is een watergebied, waarvan de getijbeweging gekarakteriseerd is door een hoofdzakelijk verticale waterbeweging tengevolge van het pendelen van twee getijstromen uit tegengestelde richting, terwijl de horizontale waterbeweging steeds zeer gering is.

minder ontkoppeld. Dergelijke instabielere terreinen leiden vaak tot massale ontwikkeling van *Spartina townsendii* en, in brak milieu, van *Triglochin maritima* en *Glaux maritima*. Ook bij een geringere overstromingsfrequentie dan overeenkomt met de hoogteligging als gevolg van een zekere isolatie van de zee — bijv. door een strandwal of duinreep — wint de overstromingsduur dikwijls aan betekenis door stagnatie van de afvoer en gaat dan een meer episodisch karakter dragen. Stagnering van vloedwater betekent echter ook stagnering van neerslag. Bij aanwezigheid van bijv. duintjes (Verdronken Zwarte Polder, Kwade Hoek, Groene Strand bij Oostvoorne, de Beer) kan dit proces nog in betekenis toenemen door druk van drangwater. Dergelijke milieuomstandigheden geven plaatselijk aanleiding tot het optreden van tegenstellingen in de tijd tussen nat en droog, zout en zoet, dikwijls gecombineerd met af en toe verrijking van voedingsstoffen door afzetting van vloedmerk. Kenmerkend voor deze contrastmilieu's zijn gemeenschappen van het *Agropyro-Rumicion crispi (Loto-Trifolion)*.

Wat de aspecten van de getijbeweging langs de micrograduënt betreft zullen wij ons in het vervolg beperken tot de overstromingsfrequentie. Het is een bekend feit dat de frequenties in de verschillende jaargetijden sterk uiteenlopen. In ZW-Nederland komen in de maanden oktober tot maart de hoogste vloeden, doch tegelijk ook de laagste hoogwaterstanden voor. In die periode vormen de overstromingsfrequenties dus een geleidelijk afnemende reeks, die reeds op lage niveaux begint af te nemen en tot hoge niveaux doorloopt. In mei tot juli variëren de hoogwaterstanden het minst in hoogte. De reeks van overstromingsfrequenties begint in die periode eerst op een relatief hoog niveau af te nemen en neemt dan verder snel af. In de voorzomer zijn de hoogwaterstanden dus geconcentreerd tot niveaux die dicht om het MHW-niveau zijn gelegen. Dit betekent dat in deze voor de vegetatie zeer belangrijke periode ten aanzien van de overstromingen de tegenstelling tussen eu-littoraal en supralittoraal groter is dan in de herfst- en wintermaanden. Voorts is ook de invloed van het klimaat (neerslag, verdamping) op het schor in die periode het grootst.

Dit verschijnsel van de concentratie der hoogwaterstanden in de voorzomer moet als de primaire oorzaak worden aangemerkt van de tegenstelling in de soortenrijkdom tussen eu-littoraal en supralittoraal of, m.a.w., van de plotselinge toename van de soortenrijkdom wanneer het slik tot ongeveer MHW-niveau is opgeslibd. Gelet op de fluctuaties van de hoogwaterstanden in de voorzomer moet de zone rondom het MHW-niveau dus als een grensgebied worden beschouwd: Aan de benedenzijde het milieu dat in die periode door nagenoeg elke vloed wordt overstroomd, aan de bovenzijde het milieu dat nauwelijks wordt overstroomd. Nemen wij als willekeurige maatstaf voor de begrenzing van dit grensgebied aan het ontbreken c.q. optreden van gemiddeld vier overstromingen per 14 dagen, dan is de verticale amplitude in het Deltagebied in die periode van de orde van 50 cm. Men moet zich afvragen of dit grensgebied niet over een voldoende interne informatie beschikt om aan enkele soorten standplaats te verschaffen. Het is duidelijk dat het exclusieve van deze interne informatie des te meer tot uiting komt, naarmate de soorten zich wat hun verticale

amplitude betreft meer tot dit grensgebied beperken. Aan deze voorwaarden voldoen *Spartina maritima*, de slikvorm van *Fucus vesiculosus* L. (var. *lutarius* Chauv.) en van *Fucus spiralis* L. en waarschijnlijk ook *Salicornia radicans*. Het zou in dit verband een interessante opgave zijn om na te gaan of en zo ja in hoeverre de disjunctie en noordelijke begrenzing van het verspreidingsareaal van *Spartina maritima* — in Groot-Brittannië en Ierland bijv. is de disjunctie opvallend (cf. PERRING en WALTERS, 1962) — samenhangt met verschillende eigenschappen van het grensgebied, zoals de verticale amplitude, het verloop van de overstromingsfrequenties binnen het grensgebied en t.o.v. het MHW-niveau, de duur van de concentratie der hoogwaterstanden, alsmede de tijd van het jaar waarin deze concentraties vallen.

2.3.2. *Chemische eigenschappen*

Van de chemische eigenschappen van het open water is de saliniteit ongetwijfeld de belangrijkste factor. Uit het complex van zouten worden dikwijls alleen de chloriden bepaald — met de titrimetrische methode — en uitgedrukt in $^0/_{00}$ Cl′ of NaCl. Daarnaast meet men ook door middel van de conductometrische methode het percentage totaal zout (S). Evenals bij de amplitude van de getijkromme kan men bij de saliniteit een longitudinale en een transversale macrogradiënt onderscheiden.

De longitudinale macrogradiënt vertoont een tamelijk onregelmatig verloop: Het normale gehalte langs de kust van 17–18$^0/_{00}$ Cl′ kan locaal belangrijk afwijken door ter plaatse uitstromende rivieren. Verder kan bij zeer grote hoeveelheden neerslag, in korte tijd gevallen, de saliniteit van het kustwater tijdelijk merkbaar dalen. TAMBS-LYCHE (1957) vond langs de Noorse Westkust na een neerslag van ruim 200 mm in 11 dagen over een periode van ongeveer een week een verlaging van 5–6 $^0/_{00}$ S. Dit gegeven transponerend op Nederland, waar per decade hoogstens 120–180 mm valt, heeft tot resultaat dat men daar in het kustwater ten hoogste een tijdelijke verlaging van 3–4,5$^0/_{00}$ S (d.i. ongeveer $1\frac{1}{2}$–$2\frac{1}{2}$ $^0/_{00}$ Cl′) kan verwachten. Het is duidelijk dat een dergelijk gering effect op de saliniteit alleen buiten de invloedssfeer van rivieren en in beschutte kustwateren voldoende lang kan standhouden om meetbaar te zijn.

Van veel grotere betekenis is de transversale macrogradiënt, het verloop van de saliniteit in de estuaria. Dit verloop hangt af van (1) de breedte en diepte van de riviermond, (2) het verhang van het estuarium, (3) de ligging van eb- en vloedscharen, (4) de gecompliceerdheid van het estuarium, (5) de amplitude en phase van de getijbeweging, (6) de rivierwaterafvoer, (7) de wind en (8) de chemische samenstelling van het rivierwater. Brede en vooral diepe riviermondingen geven aan de soortelijk zwaardere zoutwatertong de gelegenheid bij opkomend water verder in het estuarium binnen te dringen dan nauwe en ondiepe mondingen. Ook het verhang van het estuarium bepaalt hoever het grensgebied zich stroomopwaarts uitstrekt. Differentiatie van de eb- en vloedstroom via eb- en vloedscharen (cf. VAN VEEN, 1950) kan in brede estuaria een verschil in de saliniteit aan de linker- en rechteroever tengevolge hebben. Bij een grotere getij-amplitude in de monding strekt het grensgebied tussen zee- en rivierwater

zich verder stroomopwaarts uit. Afwisseling in de rivierwaterafvoer bewerkstelligt een schommeling van het grensgebied, beurtelings in de richting van de zee (bij grote afvoer) en in die van de rivier (bij kleine afvoer). De wind is door zijn opstuwende kracht — hetzij in stroomopwaartse, hetzij in stroomafwaartse richting — eveneens van grote invloed op de ligging van het grensgebied in het estuarium. De mate waarin de chemische samenstelling van de zouten van het rivierwater procentueel afwijkt van die van het zeewater, bepaalt in belangrijk opzicht de mate waarin de chemische samenstelling van het grensgebied afwijkt van de samenstelling verkregen bij een evenredig verdunningsproces van de componenten van het zeewater. Bovendien beïnvloeden haven- en industriecentra, gelegen aan estuaria, de chemische samenstelling van het water in hoge mate door lozing van grote hoeveelheden afvalproducten (Hamburg 500.000 m^3 en Antwerpen 100.000 m^3 rioolwater per dag).

Het is duidelijk dat deze processen in de verschillende estuaria zeer uiteenlopend van aard kunnen zijn en dat verwacht mag worden dat daardoor de differentiatie in de oevervegetatie ook uiteen zal lopen. Vergelijkend onderzoek aan de hand van de literatuur is echter nog nauwelijks uit te voeren. Wij kunnen hier slechts wijzen op het werk van CAZALET (1935) over de vegetatie van het estuarium van de Frémure (N-Bretagne), van CORILLION (1953, p. 613) over de vegetatie van de Ria de l'Arguenon, van DUPONT (1954) over die van de Vilaine Maritime, van GILLHAM (1957) over die van het Exe-estuarium, van KÖNIG (1957) over die van de Eider, van BOULLARD (1958) over die van de Basse-Seulle (Normandië) en van KÖTTER (1961) over de vegetatie van de Beneden-Elbe.

Het Deltagebied vormt met betrekking tot de saliniteit een ingewikkeld systeem. Het noordelijke gedeelte — bestaande uit de Nieuwe Waterweg, het Haringvliet en het Hollandsch Diep met de daartussen gelegen wateren, alsmede uit de Grevelingen, het Volkerak en de Krammer — vormt het gecompliceerde Rijn-Maas-estuarium. In het zuiden wordt het Deltagebied afgesloten door het Schelde-estuarium. Tussen beide systemen in ligt de Oosterschelde met Veersche Gat, Zandkreek, Eendracht, Krabbenkreek en Keeten (samengevat als Oosterschelde-bekken). Was de Oosterschelde vroeger een arm van het Schelde-estuarium via de Kreekrak en het Sloe, thans is zij van deze volledig geïsoleerd. Ook de invloed van het Rijn-Maas-estuarium op het Oosterschelde-bekken is slechts zeer gering, omdat communicatie alleen via de nauwe doorgang van het Zijpe mogelijk is.

In fig. 3 is de gemiddelde saliniteit tijdens HW ingedeeld volgens het systeem, aangenomen tijdens het ‚Symposion on the Classification of Brackish Waters' in 1958 (Final Resolution, 1959). De chloridegegevens zijn voor het grootste gedeelte beschikbaar gesteld door de Rijkswaterstaat (voor het Rijn-Maas-estuarium over 1955–1958, voor het Schelde-estuarium alleen over 1950). Fig. 4 geeft bovendien een beeld van de schommeling van het contactgebied tussen zout en zoet, die in het Schelde-estuarium tijdens HW kan optreden.

De bovengenoemde geïsoleerde positie van het Oosterschelde-bekken brengt

FIG. 3. Classificatie van de wateren in het Deltagebied naar het gemiddelde chloridegehalte bij hoogwater (gewijzigd naar DEN HARTOG, 1961).

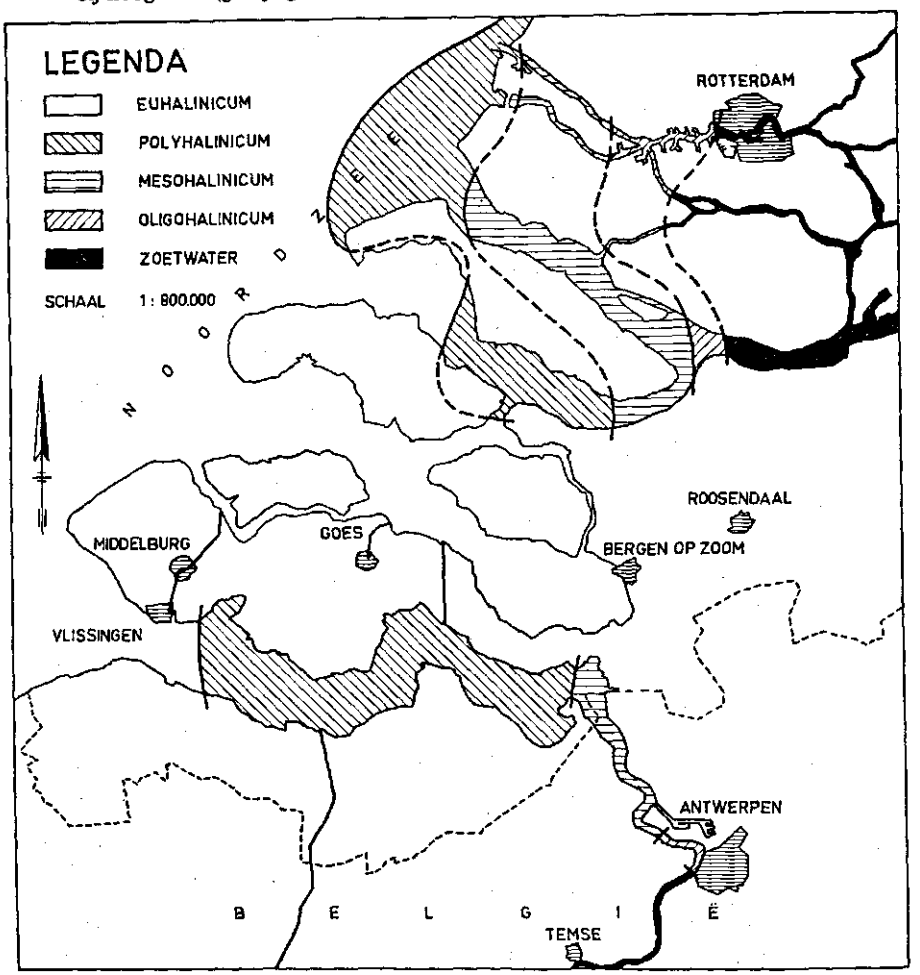

FIG. 3. *Classification of the estuaries and sea-arms in the SW-Netherlands according to their average chlorinity at high-tide (after* DEN HARTOG, *1961, modified).*

met zich mee, dat de saliniteit belangrijk afwijkt van die van de beide andere delen van het Deltagebied. Behoudens in de omgeving van Bergen op Zoom, waar het water door het riviertje de Zoom, het riool en het fabrieksafvalwater meestal een gering zoutgehalte heeft, fluctueert de saliniteit in de kom van de Oosterschelde slechts tussen 24 en 31‰ NaCl; het gemiddelde is 27,75‰ NaCl (KORRINGA, 1941). Slechts bij uitzonderlijk hoge waterafvoeren van Rijn en Maas kan door instroming via het Zijpe de saliniteit in het Westelijk deel van de Oosterschelde tot ongeveer 18 à 20‰ dalen (DRINKWAARD, 1960). Volgens het ‚Venice-system' zou het Oosterschelde-bekken dus in het polyhalinicum ondergebracht moeten worden. Door de geringe fluctuaties in de saliniteit,

FIG. 4. Classificatie van de wateren in het Schelde-estuarium naar de maximale en minimale chloridegehalten tijdens hoogwater in 1950.

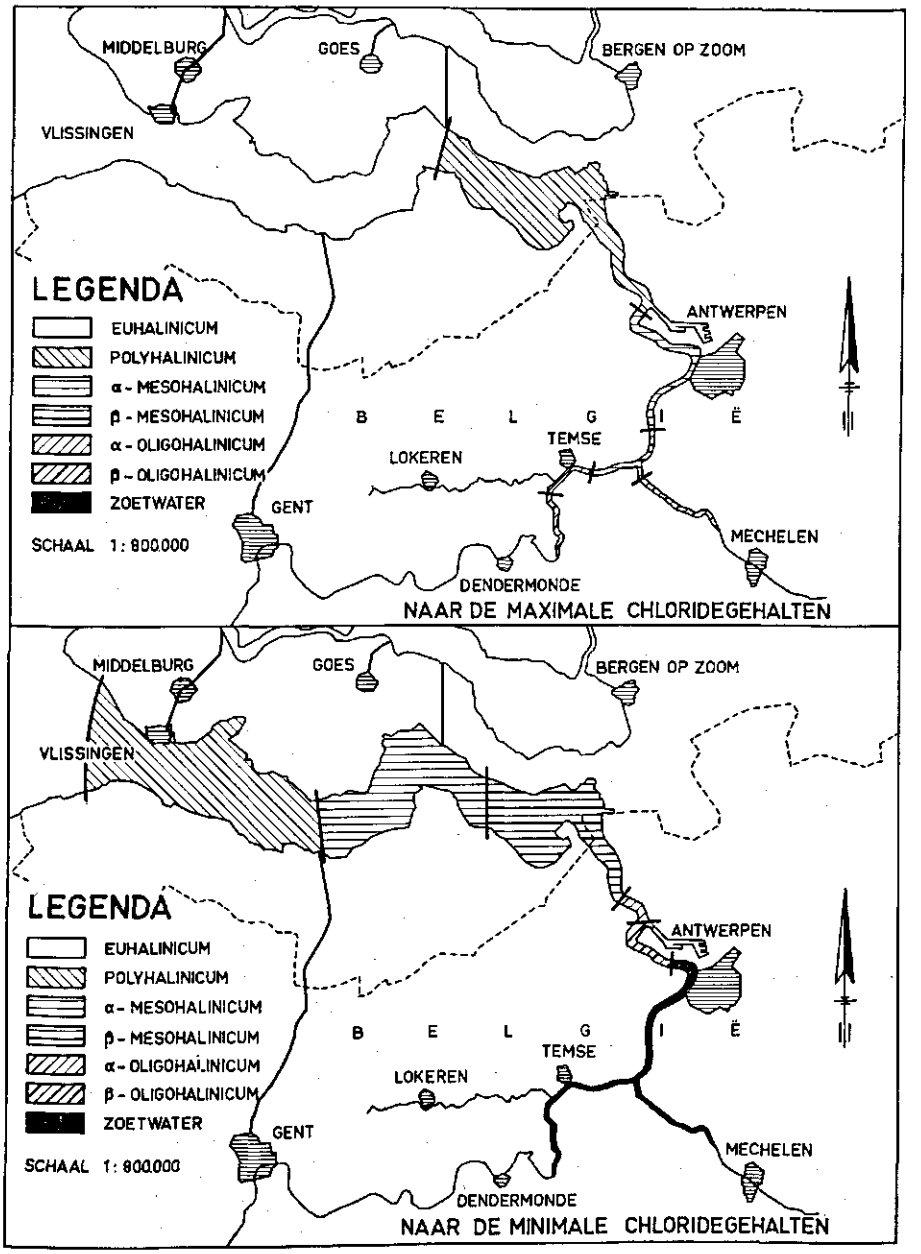

FIG. 4. *Classification of the estuary of the river Scheldt according to maximal and minimal chlorinity at high-tide in 1950.*

de beschutte ligging en de hoge zomertemperatuur van het water is de cryptogamenflora en de fauna van het gebied echter veel rijker dan in het polyhalinicum der estuaria. Deze omstandigheid was voor DEN HARTOG (1959, 1961) aanleiding dit gebied tezamen met het Brouwershavensche Gat en de omgeving van Vlissingen in het (eu-haliene) Scaldiaanse district onder te brengen. Wat de phanerogame zoutvegetatie betreft onderscheidt het Scaldiaanse district zich van het polyhalinicum der estuaria evenwel niet door een grotere soortenrijkdom.

Uit cybernetisch oogpunt en gelet op de fluctuaties in de saliniteit van het overstromingswater moet het grensgebied tussen zee- en rivierwater worden beschouwd als een storingsgebied. De wisselvalligheid in het contact tussen zee- en rivierwater als gevolg van horizontale verschuivingen van het grensgebied geeft aan het milieu ter plaatse een relatief hoog ruisniveau. Naarmate de wisselvalligheid in de saliniteit van het overstromingswater op een bepaalde plaats groter is, is ook het ruisniveau hoger. In 1950 nam de maximale fluctuatie in de saliniteit bij HW toe van ongeveer $9^0/_{00}$ NaCl bij Vlissingen tot $20^0/_{00}$ bij Bath; verder stroomopwaarts zakte deze weer tot ongeveer $14^0/_{00}$ bij de stad Antwerpen en bijna $7^0/_{00}$ NaCl bij Rupelmonde.

Het traject met het hoogste ruisniveau — van Bath tot Ossendrecht — is tevens gekenmerkt door een dieptepunt wat het aantal soorten phanerogamen op de slikken en schorren betreft en een grote soortenarmoede onder de algen. De eu-halobe halophyten *Spergularia marginata, Limonium vulgare, Halimione portulacoides, Artemisia maritima* en *Suaeda maritima* dringen het estuarium niet verder binnen dan tot het schor ten westen van Bath; *Salicornia europaea* gaat slechts iets verder. Eerst stroomopwaarts van het genoemde traject vestigen zich in de aldus verarmde plantengemeenschappen soorten als *Cochlearia officinalis, Sonchus arvensis, Calystegia sepium, Rumex crispus, Althaea officinalis* (langs het Schelde-estuarium zeldzaam, langs het Haringvliet algemeen), *Alopecurus geniculatus, Trifolium fragiferum, Hordeum secalinum, Festuca arundinacea, Plantago major* en *Lolium perenne*. Deze soortenarmoede, die in het meest zilte gedeelte van het α-mesohalinicum optreedt, gaat bovendien gepaard met een sterke dominantie van een aantal van de overgebleven soorten, de meeste over grote oppervlakten. De grove ‚korreling' van de eentonige begroeiing en de scherpe grenzen tussen de ‚korrels' duiden op een geringe interne rijkdom aan informatie of m.a.w. op een intern weinig gedifferentieerde toestand in horizontale richting. In verband met hetgeen in § 1.4.4 is besproken mag men verwachten dat deze horizontale, weinig gedifferentieerde toestand ergens in verticale richting is gekoppeld aan een sterk gedifferentieerde toestand. Het zou van oecologische betekenis zijn te weten waaruit deze gedifferentieerde toestand bestaat. Het zou bijv. een oppervlakkige bodemverdichting kunnen zijn.

Door het hoge ruisniveau in het overgangsgebied van het α-mesohalinicum naar het polyhalinicum is de tegenstelling in soortenrijkdom tussen eu-littoraal en supralittoraal — welke samenhangt met de overstromingsfrequentie (cf.

§ 2.3.1) — ook belangrijk minder groot dan in de eu-haliene en polyhaliene zones.

Men kan zich afvragen of het hier besproken ruisgebied nog voor enkele soorten specifieke informatie biedt, m.a.w. of er soorten zijn die voor hun ontwikkeling afgestemd zijn op een bepaalde beïnvloeding van buitenaf, in dit geval dus op de wisselvallige beïnvloeding door zout resp. zoet water. Voor zover thans kan worden overzien, kunnen tot deze ‚ruis'-soorten in ieder geval *Scirpus maritimus* var. *compactus* en *Atriplex hastata* worden gerekend. De eerste is duidelijk optimaal in het zilte gedeelte van het mesohalinicum en bovendien in zijn verspreiding vrijwel tot deze zone beperkt. *Atriplex hastata* heeft oecologisch een veel grotere verspreiding, doch daalt in het ruisgebied juist af naar lagere niveaux t.o.v. MHW en is dikwijls zeer algemeen in de *Scirpus maritimus compactus*-consociatie. Voorts zijn er aanwijzingen dat *Spergularia salina*, *Puccinellia distans* en *P. fasciculata* zich in het ruisgebied optimaal ontwikkelen. Indien dit laatste bevestigd kan worden is er te meer reden om in het ruisgebied aan oppervlakkige bodemverdichting te denken, omdat het *Puccinellietum distantis* en het *P. fasciculatae*, waarvan deze soorten de respectieve kensoorten zijn, kenmerkend voor vastgetrapte of door andere oorzaken compacte en tevens wisselend zilte bodems zijn.

Aangezien de saliniteit van het open water voornamelijk via regulatie van de saliniteit van het bodemvocht invloed op de vegetatie uitoefent, zij voor een verdere bespreking van de zoutfactor naar paragraaf 2.5.5 verwezen.

2.4. Genese van slikken en schorren

De lage terreinen in de eu-littorale zone bestaan uit slik- en zandplaten, van elkaar gescheiden door geulen. Deze geulen en platen ontstaan volgens van Bendegom (1950) in principe door horizontaal materiaaltransport: Van twee naast elkaar gelegen stroombanen met een verschillende stroomsnelheid (in fig. 5A stroombaan I en II of II en III) en daardoor ook met een — evenredig aan deze snelheden — verschillend gehalte aan zand en slib, geeft de stroombaan met het hoogste gehalte — tengevolge van in horizontale richting optredende turbulente menging — materiaal af aan de stroombaan met het laagste gehalte. Dit geldt zowel voor transport van zand in saltatie als voor zwevend materiaal. Het gevolg is dat in de ontvangende stroombaan sedimentatie en dus bodemophoging optreedt (sedimentatieconcentratie), terwijl in de andere stroombaan afgifte, dikwijls gepaard gaande met erosie plaats heeft (erosieconcentratie). Tenslotte ontstaat bij een bepaalde helling van de bodem een evenwichtstoestand. Deze evenwichtstoestand is afhankelijk van het verschil in materiaaltransport van de stroombanen.

In termen van de cybernetica betekent dit proces dat door contact tussen twee gedifferentieerde stelsels (de stroombanen) via informatie-overdracht (horizontaal materiaaltransport) een tweede gedifferentieerde toestand (niveauverschil van de bodem) ontstaat. Uit de gedifferentieerde toestand van de stroombanen vloeit dus een gedifferentieerde toestand van de bodem voort.

FIG. 5. Genese van schor uit slik. Verklaring in de tekst.

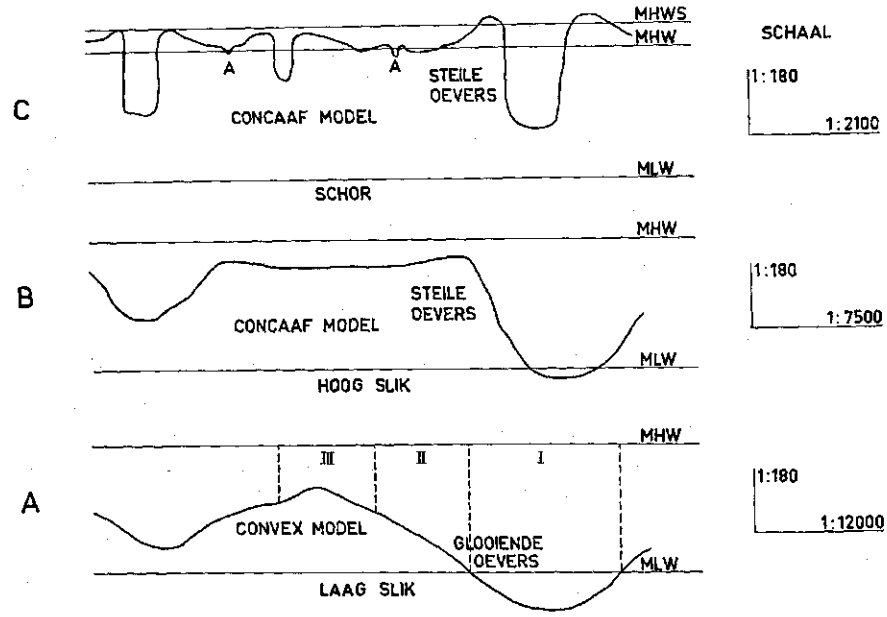

FIG. 5. *Genesis of salt marshes from mud flats. Explanation in the text.*

Aanvankelijk hebben de eenheden (geulen en platen) in het eu-littoraal grove afmetingen. De geomorphologie wordt in dit beginstadium in sterke mate bepaald door het egaliserende effect van de getijstromen (cf. ook VAN STRAATEN, 1955, p. 12–13), die de horizontale component van de getijbeweging vormen. Alleen de grofste differentiaties houden daar min of meer stand. Het systeem is daardoor instabiel, relatief eenvoudig samengesteld en ‚grofkorrelig'. Uit het verloop van het horizontale materiaaltransport volgt, dat de slik- en zandplaten in dit stadium convex van model zijn en de geulen glooiende oevers hebben (fig. 5A).

Bij voortgaande ophoging wordt echter de waterlaag die het terrein bij hoog water bedekt, steeds dunner. Dit betekent dat de stroomsnelheden op de platen geleidelijk afnemen en daarmee dus ook de horizontale component van de getijbeweging in betekenis afneemt. Het horizontale materiaaltransport van de stroombaan in de geul naar de stroombanen op de platen heeft daardoor geleidelijk over een steeds korter traject plaats. Dit proces heeft tot gevolg dat de opslibbingsconcentraties, die de platen aanvankelijk het convexe model gaven, naar de randen van de platen divergeren (vorming van oeverwallen). Het model van de platen wordt daardoor concaaf (fig. 5B). Voor de kreken heeft dit proces tot consequentie dat de aanvankelijk glooiende oevers zich modificeren tot steile oevers.

Parallel aan de divergentie van de opslibbingsconcentraties divergeren de erosieconcentraties: naarmate de opslibbing voortschrijdt, splitsen de kreken

zich steeds verder en dringen zij door terugschrijdende erosie door in de platen, zodat deze laatste steeds meer in partiële eenheden uiteenvallen (fig. 5C).

Deze processen leiden tot een toenemende ruimtelijke differentiatie in de opslibbings- en erosieconcentraties. Uit een ‚grofkorrelig' en instabiel stelsel van platen en geulen in het eu-littoraal, waar de getijstromingen een overheersende rol spelen, ontwikkelt zich een steeds complexer, ‚fijnkorreliger' en stabieler systeem met een toenemende ruimtelijke differentiatie in structuren en patronen. Dit geldt ook en zelfs in de eerste plaats ten aanzien van de stroombanen: De ruimtelijke verscheidenheid in de snelheden waarmee het water zich in de kreken en over de platen c.q. kommen en oeverwallen voortbeweegt, neemt naar verhouding toe naarmate de opslibbing voortschrijdt.

Uitgaande van deze beschouwingen moet men aannemen dat tijdens deze inversie van het bodemreliëf in de opslibbing van het centrum van de platen tijdelijk een vertraging optreedt, terwijl de opslibbing langs de randen een versnelling ondergaat. Deze veronderstelling vindt steun in een vergelijking van de profielopbouw van de kommen en oeverwallen: de klei in de kommen gaat naar beneden als regel vrij abrupt over in lichte zavel tot zand, terwijl de overgang van de slibhoudende oeverwalsedimenten naar het onderliggende zand over het algemeen veel geleidelijker verloopt.

Tegelijk met de toenemende differentiatie in het bodemreliëf tot een initiaal oeverwallen-kommen-systeem begint zich een divergentie van het sedimentatieproces in twee partiële processen af te tekenen. Uit de ruimtelijke afneming van het eerder behandelde horizontale materiaaltransport vanuit de kreek op de plaat vloeit voort, dat zich daartussen voegt een tweede soort materiaaltransport met een eigen sedimentatieproces: De kommen vullen zich omstreeks hoog water via de uiteinden van de kreken (bij a in fig. 5C) met water. In de kom aangekomen verliest het door de grote stroombaanverwijding spoedig zijn toch reeds niet meer grote stroomsnelheid. Door deze toestand van rust krijgen de fijne slibdeeltjes de gelegenheid tot bezinken. Omdat het water een lange weg moet afleggen om de kom te bereiken en de stroombaan zich daarin plotseling sterk verwijdt (vloedkuil-effect), blijft de opvulling van de kom achter bij de snelheid waarmee het water in de belendende kreken stijgt. Ook bij afgaand water treedt een naijling op, doch nu zo dat het water in de kreek sneller zakt dan in de daarnaastgelegen kom. Het gevolg is dat het water, dat bij springvloed buiten de oevers van de kreken treedt, zich aanvankelijk door het verschil in waterstand wel in de kom stort, doch door het aanwezige rustige water sterk wordt afgeremd.

De conclusie is dat het oeverwallen-kommen-systeem van twee richtingen uit opslibt: (1) via transport van voornamelijk slib door de kleinste vertakkingen van de kreken in de kommen en (2) via transport van zandig materiaal door het buiten de oevers treden van de kreken over de oeverwallen. Van het gezichtspunt uit dat de kreek het medium is van waaruit het sedimentatieproces plaats heeft, kan men van resp. apicale en laterale sedimentatie spreken.[5] Slechts bij

[5] Deze onderscheiding is niet identiek aan die van VAN STRAATEN (1955), waar van verticale en laterale sedimentatie wordt gesproken.

stormvloeden vermag het laterale materiaaltransport zich tot in de kommen uit te strekken, hetgeen tot uiting komt in de aanwezigheid van een zeer laag percentage grof zand in de komgrond.

Het is duidelijk dat tussen de invloedssferen der beide sedimentatieprocessen een contactzone moet zijn. Op het Spieringschor is aangetoond dat deze contactzone ongeveer samenvalt met de grens tussen het *Puccinellietum maritimae* en het *Halimionetum portulacoidis*. Het bodemprofiel bevat daar afwisselend kenmerken van de kom en van de oeverwal: de grondwaterbeweging in de maanden na de afsluiting van het Veersche Gat wees duidelijk op een slechtere doorlatendheid van de bodem in deze contactzone dan in de aangrenzende oeverwal en kom, hetgeen juist een algemeen kenmerk van contactzones is (cf. WESTHOFF en VAN LEEUWEN, 1961).

Het bestaan van twee sedimentatieprocessen betekent ook, dat verschuivingen in de intensiteit van beide t.o.v. elkaar tot verschillen in het bodemreliëf leiden. Geconstateerd is dat in gebieden waarin relatief veel zand en weinig slib in het water aanwezig is (de voormalige Braakman en het Veersche Gat), het niveauverschil tussen oeverwal en kom groot is. In inhammen van de kustlijn (bijv. het voormalige Z-Sloe, de schorren bij 's Gravenpolder en Ossendrecht, het Springersgors bij Ouddorp) wordt meestal grotendeels slechts fijn materiaal aangevoerd; het niveauverschil tussen oeverwal en kom is daar allerwege gering.

Overheersende aanvoer van slib werkt dus egaliserend op het bodemreliëf, aanvoer van zand differentiërend. Kreken nemen voor de sedimentatie van zand een sleutelpositie in en hun aanwezigheid is dus voorwaarde voor het optreden van differentiatie in het niveau van het bodemoppervlak. Functieverlies van de kreken door begreppeling werkt dus egaliserend, zowel op het bodemreliëf als op de differentiatie in de korrelgrootteverdeling (bijv. het schor bij Waarde, het Galgeschoor bij Lilloo en de Fries-Groningse landaanwinningen). Begreppeling werkt daardoor dus ook steeds egaliserend op de vegetatie, dus verarmend.

Het op zichzelf merkwaardige feit dat in de eu-littorale en supralittorale zones het grovere zand op hogere niveaux wordt afgezet dan de zoveel kleinere slibdeeltjes, hangt bovendien nog samen met het HJULSTRÖM-effect (cf. VAN STRAATEN, 1955): de minimale stroomsnelheid, die nodig is voor erosie van een sediment, is altijd groter dan de maximale snelheid waarbij zijn sedimentatie nog net kan plaats hebben. Het verschil tussen deze twee critische snelheden neemt toe met de afneming van de korrelgrootte van de afzetting. Grove sedimenten worden dus naar verhouding weer gemakkelijker in beweging gebracht dan fijne.

De invloed die de organismen op de sedimentatieprocessen uitoefenen, is in het algemeen moeilijk vast te stellen. Bekend is dat pennate *Diatomeae* en laag georganiseerde *Cyanophyceae* en *Chlorophyceae* door afscheiding van slijm het slik binden, er soms in korte tijd doorheengroeien of er zich doorheen naar de oppervlakte bewegen en aldus het sediment beschermen tegen erosie (bijv. NIENBURG, 1923–27; DE VRIES, 1940). Ook in het slik levende *Mollusca*, *Crustacea* en wormen verwerken voor hun voedselopname grote hoeveelheden in het

water zwevende vaste bestanddelen welke, gemengd met slijm, als faeces en pseudofaeces weer worden afgescheiden (DAMAS, 1935; FRANCIS-BOEUF, 1947; MASCHHAUPT, 1947; KAMPS, 1950, 1962; ZUUR, 1954).

De slib vastleggende waarde van de hoger op het slik groeiende, ijle *Salicornia stricta*-begroeiingen is gering. De betekenis van de microphyten die in deze zone leven, moet veel hoger worden aangeslagen. Ook de Chlorophyt *Vaucheria* sp. die zich ongeveer op hetzelfde niveau vestigt, speelt door haar enorme groeicapaciteit een belangrijke rol als vastlegger van slib. Het gesloten vegetatiedek op het schor is in dit opzicht als geheel natuurlijk van betekenis, doch vertoont waarschijnlijk intern geen belangrijke differentiatie. Opvallend is dat de dichtste grasmatten (van *Festuca rubra* f. *litoralis* en *Elytrigia pungens*) juist voorkomen waar de stroomsnelheid van het vloedwater het grootst is, nl. op de oeverwallen.

Afzonderlijke vermelding verdient *Spartina townsendii*, die door haar dichte groeiwijze veel slib en zand kan vastleggen. Haar vestiging op grote schaal, geholpen door aanplantingen, heeft over het geheel een egaliserend effect op het bodemreliëf. Daarmee hangt ook de soortenarmoede van het *Spartinetum townsendii* samen. Het intern egaliserende effect heeft echter als keerzijde dat de *Spartina townsendii*-begroeiing t.o.v. haar omgeving door erosie dikwijls sterk differentiërend werkt. Een soortgelijk effect geven ook de pioniers *Scirpus maritimus* var. *compactus*, *Phragmites communis* en, in mindere mate, *Spartina maritima*.

2.5. PHYSISCHE EN CHEMISCHE ASPECTEN VAN DE BODEM

2.5.1. *Inleiding*

In de vorige paragraaf is geconstateerd, dat de opbouw van de slikken en schorren gepaard gaat met een toenemende divergentie in de differentiatie van het milieupatroon. Dit proces is van grote betekenis voor het inzicht in het tijdruimtelijk karakter van de afzonderlijke partiële processen in de bodem.

Tijdens de opslibbing maakt de bovenlaag van de bodem een ontwikkeling door, die enigszins vergeleken kan worden met het proces van veranderingen en omzettingen, dat zich in jonge gronden voltrekt nadat zij door de mens zijn drooggelegd. Deze laatstgenoemde veranderingen en omzettingen, die tezamen als bodemrijping — een landbouwkundige term — worden aangeduid, zijn door ZUUR (1954, 1958, 1961) uitvoerig onderzocht. Tot hen behoren de afneming van het watergehalte gepaard gaande met toetreding van lucht, omzettingen in de organische stof, oxydatie van zwavelverbindingen en uitspoeling van de daarbij ontstane sulfaten, uitspoeling van de reeds primair in de grond aanwezige andere zouten en veranderingen in de uitwisselbare kationenbezetting. Sommige van deze partiële processen geven aanleiding tot visuele veranderingen in de grond: verdwijnen van de gereduceerde toestand en indroging van de grond. Voorts gaan daarmee gepaard veranderingen in vastheid (consistentie), structuur, doorlatendheid en waterberging.

Hoewel deze veranderingen ieder afzonderlijk ook behoren tot het tijds-

aspect van de bodemontwikkeling bij opslibbing van slik tot schor, verschilt dit proces toch op essentiële punten van het proces dat in de landbouw bekend staat als bodemrijping. De bodemrijping heeft betrekking op veranderingen in de grond die samenhangen met plotselinge en tegennatuurlijke veranderingen in het milieu (inpoldering, ontwatering). Opslibbing van buitendijkse terreinen, daarentegen, doet het milieu van de bovengrond geleidelijk veranderen onder toevoeging van nieuwe bodemelementen aan de oude en onder overigens gelijkblijvende milieu-omstandigheden van buitenaf. Het eerste proces impliceert een hoog ruisniveau, het tweede door zijn geleidelijkheid een toeneming van informatie.

Daarnaast is er nog een tweede verschilpunt. Door het verschil in snelheid waarin de beide processen zich in de tijd voltrekken, mag men ook verwachten dat de partiële processen in de beide processen zich met uiteenlopende snelheid voltrekken en t.o.v. elkaar verschillend verlopen. De ‚télescopage' die het landbouwkundige rijpingsproces hierbij vertoont, is het voornaamste kenmerk van zijn ruiskarakter.

In de volgende paragrafen zal nader worden ingegaan op het verloop in ruimte en tijd van de belangrijkste partiële processen, die zich met betrekking tot de vegetatie in de bodem van de slikken en schorren voordoen.

2.5.2. *Korrelgrootteverdeling en structuur*

De korrelgrootteverdeling is de resultante van het sedimentatieproces. Dit proces vertoont behalve autostatische[6] aspecten ook coherentie-verschijnselen. Van de autostatische aspecten kan de reeds behandelde gescheiden sedimentatie op de oeverwal en in de kom worden genoemd (§ 2.4). Daar dwars doorheen loopt het verschijnsel van de coherentie van de fijne fracties. Waarschijnlijk door vlokvorming gedragen de deeltjes $< 16\ \mu$ — wellicht zelfs $< 25\ \mu$ — zich samen in marien milieu als een eenheid (CROMMELIN, 1948; ZUUR, 1954; WIGGERS, 1955). Of de sedimentatie in woelig water dan wel in een rustig milieu heeft plaats gevonden, maakt geen noemenswaardig verschil. Steeds is bij mariene gronden de fractie $< 2\ \mu$ (lutum) ongeveer 2/3 van die $< 16\ \mu$ (slib). In het zoetwatergetijdegebied daalt deze verhouding echter tot 55 à 60% (ZONNEVELD, 1960), onder bijzondere omstandigheden, zoals in de voormalige Zuiderzee, zelfs tot 30 à 35% (ZUUR, 1954).

Daarnaast geeft het sedimentatieproces aan de korrelgrootteverdeling ook een tijd-ruimtelijk karakter. Het tijdsaspect is door MASCHHAUPT (1948) geïllustreerd. Op de regelmatig opgebouwde Groningse buitendijkse terreinen vond hij een relatie tussen het slibgehalte en het niveau t.o.v. MHW: Van laag naar hoog niveau neemt daar het slibgehalte geleidelijk toe tot het MHW-niveau is bereikt; bij verdere opslibbing volgt weer een afname. In het Deltagebied is deze relatie echter versluierd, omdat daar de ruimtelijke horizontale differentiatie veel meer haar stempel op de korrelgrootteverdeling drukt.

Deze horizontale differentiatie komt het sterkst in het oeverwallen-kommen-

[6] Onder autostasie wordt hier verstaan de mate van zelfstandigheid of wel isolatie in de relatie van een entiteit tot andere entiteiten. Deze definitie dank ik aan Dr. V. Westhoff (Zeist).

systeem tot uiting. De grootte van de differentiatie hangt af van de samenstelling van het materiaal dat de kreken tijdens opkomend water transporteren. Zoals reeds is uiteengezet (§ 2.4), gaat een relatief groot aandeel van de grove fracties in de aanvoer gepaard met een geprononceerd bodemreliëf. De grove fracties concentreren zich tot ruggen (oeverwallen, schoorwallen, strandwallen, duintjes), de fijne fracties verzamelen zich voor het merendeel in de lage gedeelten (kommen, dellen, enz.). Doordat de gemakkelijkst uitdrogende en uitspoelende sedimenten zich juist op de hoogste niveaux bevinden, geeft deze differentiatie aan het milieu een extra versterking van de oecologische tegenstellingen.

Van grote betekenis is voorts de bodemstructuur, d.w.z. de wijze waarop de elementaire (vaste) bestanddelen en hun aggregaten, alsmede de bodemholten, binnen een afzetting zijn gerangschikt en gevormd. ZUUR (1954) beschouwt de structuur van onder water afgezette sedimenten op macro-schaal als homogeen. Sedimenten uit de eu-littorale zone vertonen op deze schaal reeds iets meer differentiatie, doch eerst schorgrond is uit min of meer duidelijk te onderscheiden structuureenheden opgebouwd. De bodem bestaat daar meestal uit samengestelde prisma's met de lange as in verticale richting. JONGERIUS (1957, p. 54, foto 13 t/m 17) geeft een beschrijving van dit structuurtype.

Belangwekkend zijn de verschijnselen van bodemverdichting. Het is een proces dat onder verschillende, doch steeds instabiele omstandigheden ontstaat. Bodemverdichting treedt in de eerste plaats op, wanneer water zich over de bodem in horizontale richting heen en weer beweegt, zoals op stranden en bepaalde slikken. Deze waterbeweging bewerkstelligt dat de sedimenterende grondpartikels zich tenslotte zoveel mogelijk aaneensluiten, zodat een dichte pakking ontstaat. Dergelijke omstandigheden komen ook voor waar zich enige tijd een heen-en-weer-gaande grenssituatie tussen open water en land voordoet, zoals aan de oevers van plassen van stagnerend water. Vooral op strandvlakten, waar strandwallen en duinen de oppervlakkige afvoer van het water dikwijls belemmeren, komen dergelijke zones voor. Ook op het grensgebied van kom naar oeverwal bevindt zich een zone met dichte pakking (cf. § 2.4).

Een tweede mogelijkheid tot het ontstaan van een zekere structuurloosheid in horizontale richting, welke na inpoldering kan optreden, ligt in de verslemping van de bovengrond als gevolg van een egale verandering in de bezetting met kationen van het adsorptiecomplex. ZUUR (1954) heeft de processen die bij verslemping zijn betrokken, uitvoerig beschreven. Centraal staat het aandeel, dat natrium heeft in de bezetting van het adsorptiecomplex. De kans tot verslemping is volgens ZUUR aanwezig bij een laag saliniteitsniveau (bijv. $5^0/_{00}$ NaCl in het bodemvocht) en een bezetting van meer dan 5% natrium aan het adsorptiecomplex. Deze kans is des te groter naarmate de biologische activiteit in de bodem en het humusgehalte geringer is.

Een derde mogelijkheid tot het ontstaan van oppervlakkige bodemverdichting moeten we zoeken in de richting van het door ZUUR (1948) eerder beschreven zg. ‚zore korstje', dat zich vooral bij humusarme, mariene zandgronden en dikwijls na de winter voordoet. De korstvorming die men plaatselijk veelvuldig

op of langs de helling van strandwallen en zandbulten of soms ook in de laagten daartussen kan aantreffen, hangt nauw samen met dit verschijnsel. Dat is ook het geval met de harde, gesloten grond die zich bij dunne sedimenten plaatselijk in de aërohaliene zone van de Franse rotskusten vormt (BEEFTINK, 1964b). Deze korstvormingen zijn nauw verbonden met bepaalde sterke wisselingen in de tijd van het vochtgehalte en de saliniteit van de bodem en zijn daardoor ook verschijnselen van instabiele grenssituaties (cf. GERARD, c.s. 1962; R. TÜXEN en WESTHOFF, 1963; ook § 4.7, p. 126). De gemeenschappen van deze standplaatsen zijn steeds zeer karakteristiek en bestaan uit een ijle begroeiing van hoofdzakelijk kleine therophyten en rozetplanten: *Sagina maritima, Parapholis strigosa, Plantago coronopus, Armeria maritima, Cochlearia danica, Catapodium marinum, Bupleurum tenuissimum, Centaurium vulgare, Frankenia laevis* en *Limonium lychnidifolium (Saginion maritimae).*

Sterke betreding en afplaggen zullen tenslotte ook een bepaalde vorm van bodemverdichting teweegbrengen. De effecten die deze verschijnselen oproepen, zijn echter geheel verschillend, ook van die welke korstvorming veroorzaken. Betreding impliceert een verticaal gerichte inwerking op het milieu van buitenaf, afplaggen een horizontale. Zij zijn daarin dus tegengesteld aan elkaar. Dat is ook het geval met betreding en korstvorming, want het ‚zore korstje' wordt door betreding juist vernietigd, hetgeen tot erosie kan leiden. De voor betreding kenmerkende soorten zijn: *Spergularia salina, Puccinellia distans, P. fasciculata* en soorten van het *Polygonion avicularis.*

Behalve in de structuur is de oecologische waarde van de korrelgrootteverdeling gelegen in haar kwaliteit van basis van een aantal andere factoren, zoals de vocht- en aëratietoestand, de saliniteit en de voedingstoestand. De aanwezigheid van structuren op uiteenlopende schaal en het daarmee samenhangende macro- en microreliëf geven in de bodem het aanzijn aan een steeds terugkerende herhaling van bepaalde combinaties van waarden van deze factoren. De patronen in de vegetatie vormen daarvan de reflectie.

Teneinde een indruk te geven van de korrelgrootteverdeling van enkele van de belangrijkste schorren volgen hier tenslotte nog enige cijfers (monsterdiepte 0–4 cm):

Spieringschor in het Veersche Gat: oeverwallen 5 tot 14% lutum; kommen 16 tot 35% lutum.
Kaloot bij Borssele: oeverwallen 5 tot 32% lutum; kommen 20 tot 40% lutum.
Schor bij Ossendrecht: oeverwallen 20 tot 34% lutum; kommen 30 tot 40% lutum.

Deze drie terreinen vertegenwoordigen naar hun korrelgrootteverdeling drie typen: (1) Het zandige type, waarbij sedimentatie van grof materiaal overweegt (Spieringschor); (2) het slibrijke type, waarbij afzetting van fijn materiaal overweegt (Schor bij Ossendrecht) en (3) het gedifferentieerde type, waarbij de overwegende sedimentatie van zand resp. slib ruimtelijk afwisselt (de Kaloot).

2.5.3. *Carbonaten*

Een interessant gedeelte van de vaste bestanddelen van de bodem vormen de carbonaten. B. VERHOEVEN (1962, 1963) onderwerpt op grond van veel gegevens een aantal verschijnselen in de carbonaathuishouding en de daarover ontwikkelde theoriën aan een beschouwing. De carbonaten — hoofdzakelijk $CaCO_3$; ongeveer 5 tot hoogstens 30% is magnesiumcarbonaat — zijn volgens hem grotendeels van organogene herkomst; slechts in de fijne fracties zijn enige kristallen aangetroffen. De fracties 2–8 en 8–16 μ zijn het rijkst aan carbonaten.

Het $CaCO_3$-gehalte, gemeten volgens de methode van Scheibler (voor een gedetailleerde beschrijving cf. HOFSTEE, 1957), vertoont ruimtelijk grote verschillen. In de eerste plaats neemt het langs de kust van het Westeuropese vasteland van zuid naar noord regelmatig af van 35% en hoger in Normandië (JACQUET, 1949) tot 0,5–5% langs de westkust van Jutland (B. VERHOEVEN, 1962, 1963).

Behalve een longitudinale, vertoont het $CaCO_3$-gehalte ook een transversale macrogradiënt: in het Schelde-estuarium neemt het stroomopwaarts geleidelijk af van 14–18% op de Kaloot tot 8–12% bij Rupelmonde (lutumgehalte 24–26%; monsterdiepte 0–4 cm). Waarschijnlijk hangt deze gradiënt samen met de stroomopwaarts afnemende mariene invloed en loopt hij parallel met een in deze richting eveneens geleidelijk afnemend CaO-gehalte van het water (cf. in dit verband KÜHL en MANN, 1953, 1955, 1957).

Tenslotte de microgradiënten, waarin de locale verschillen tot uitdrukking worden gebracht. Het algemene beeld is dat het $CaCO_3$-gehalte in de grovere sedimenten bij toenemend lutumgehalte toeneemt, en na 15–25% lutum een nagenoeg constante waarde houdt (ZUUR, 1954; B. VERHOEVEN, 1962, 1963). In het oeverwallen-kommengebied van de schorren is evenwel geconstateerd dat in de kommen, die steeds uit lutumrijke sedimenten bestaan, het $CaCO_3$-gehalte bij toenemend lutumgehalte weer afneemt, soms in sterke mate. In aansluiting op het gemaakte onderscheid in apicale en laterale sedimentatie (§ 2.4) kunnen in het verband $CaCO_3$-lutum twee reeksen worden onderscheiden: (1) de reeks van de oeverwallen waarbij het $CaCO_3$-gehalte een positieve correlatie met het lutumgehalte vertoont (op de Kaloot van 6% $CaCO_3$ bij 5,5% lutum tot 18% $CaCO_3$ bij 30% lutum) en (2) de reeks van de kommen waarbij de correlatie negatief is (op de Kaloot van 17,5% $CaCO_3$ bij 25% lutum tot 7% $CaCO_3$ bij 39% lutum). Aangenomen wordt dat in de kommen ontkalking plaats vindt, in eerste instantie door overmaat CO_2 — vorming van bicarbonaat — als gevolg van stagnerend water. Het CO_2 wordt geproduceerd door de worteldemhaling en de afbraak van organische stof (BENNEMA, 1953), mogelijk ook bij sulfaatreductie (ZUUR, 1954). Bij de ontkalking worden waarschijnlijk in de eerste plaats de fijne fracties onder de $CaCO_3$-partikels aangetast. Van deze fijne fracties is des te meer aanwezig, naarmate het sediment slibrijker is.

Hoewel er geen tekenen zijn die wijzen op een reactie van de zoutvegetatie in samenstelling of structuur op het $CaCo_3$-gehalte, opent de studie van de carbonaathuishouding en de daarmee samenhangende processen perspectieven voor

het verkrijgen van meer informatie over het edaphische milieu van de verschillende syntaxa.[7]

2.5.4. *Water en gasvormige bestanddelen*

Naast de in de vorige paragrafen besproken vaste bestanddelen behoort het water voluminair tot de belangrijkste componenten van de slik- en schorgrond. De sedimenten die in de sublittorale en eu-littorale zones zijn afgezet, zijn zelfs geheel met water verzadigd. Deze gronden bevatten dus in volumemaat gemeten evenveel water als poriën, m.a.w. hun watergehalte wordt bepaald door het poriënvolume.

ZUUR (1958, 1961) heeft uiteengezet, hoe wij ons de verdeling van water en vaste bestanddelen in dergelijke sedimenten moeten voorstellen. Een gedeelte van het water is door verschillende krachten — voornamelijk adsorptieve — aan de gronddeeltjes gebonden en wordt sorptie-water genoemd. Het overige is het vrije water. Bij kleiarme zandgronden heeft het sorptie-water, vanwege de grote afmetingen der gronddeeltjes, weinig te betekenen. Bij kleigronden zijn de deeltjes veel kleiner en per volume-eenheid talrijker. Elk partikeltje is daar omgeven door een in verhouding tot de grootte van het deeltje dikke mantel van sorptie-water, die met het gronddeeltje min of meer een eenheid vormt. ZUUR (1958, 1961) stelt zich nu voor dat het microbodemskelet van deze slibrijke sedimenten een net- of raatstructuur heeft met dien verstande, dat de kleideeltjes inclusief hun watermantel in een net- of raatvormig model om microcapillairen zijn gerangschikt. Deze omstandigheden maken dat het totale watergehalte bij met water verzadigde kleigronden — en dus ook het poriënvolume — groter is dan bij zandgronden. Dergelijke sedimenten hebben geen visueel waarneembare structuureenheden en zijn dus op het oog homogeen.

In de eu-littorale zone kan in het algemeen van een pedogenetisch proces hoogstens in zoverre sprake zijn, dat waterverlies optreedt tengevolge van een meer compacte rangschikking van de grondpartikels, hetzij door wateronttrekking tijdens de emersieperioden, hetzij onder druk van de voortschrijdende sedimentatie. Voor de vegetatie lijkt de graad van weekheid (consistentie) van een dergelijk sediment een belangrijke oecologische factor te zijn. Opvallend is in dit opzicht het verschil tussen groeiplaatsen van *Zostera marina* var. *stenophylla* en *Zostera nana* (zie ook p. 83 e.v.). Verder vindt men *Salicornia stricta* niet op zeer weke gronden en vestigt *Spartina townsendii* zich moeilijk op compacte sedimenten.

Uit de conclusie van ZUUR (1958) dat de structuur van onder water afgezette gronden macro-homogeen is, mag men niet afleiden dat zich in de sedimenten van de eu-littorale zone op deze schaal geen structuren voordoen. Miniatuurstroompjes die het water tijdens de emersieperioden doen afvloeien, van elkaar gescheiden door miniatuurplaatjes, en de aanwezigheid van kleine niveauverschillen, teweeggebracht door wormen, *Crustacea* en *Mollusca*, geven reden

[7] Onder een syntaxon wordt verstaan elke floristisch gedefinieerde abstracte vegetatieeenheid; de term is voorgesteld door BARKMAN c.s. (1958).

tot de veronderstelling dat de sedimenten in het eu-littoraal in horizontale richting meer structuur vertonen dan de afzettingen in de sublittorale zone.

Is de opslibbing tot dicht bij het MHW-niveau voortgeschreden, dan beginnen zich belangrijke wijzigingen te voltrekken. In de eerste plaats krijgen de laatst afgezette sliblaagjes gedurende de emersieperioden de gelegenheid enigszins in te drogen, het eerst op de zich vormende oeverwallen. Wateronttrekking uit de microcapillairen door evaporatie op zonnige en warme dagen heeft tot gevolg dat het losse bouwsel van het microbodemskelet door de sterk verhoogde drukspanning alzijdig in elkaar wordt gedrukt (ZUUR, 1958, 1961). In verticale richting resulteert deze contractie in inklinking van de betreffende bodemlaag; door de contractie in horizontale richting ontstaan verticale scheurtjes waardoor lucht kan binnentreden. Aëratiediepten van 1–2 cm in het bovenste deel van het eu-littoraal zijn het resultaat van dit proces. De scheurtjes worden bij de volgende overstromingen weer met sediment opgevuld. De opslibbingssnelheid is meestal zodanig, dat deze de bodemverlaging door de inklinking ruimschoots overtreft.

Op de hoogst gelegen onbegroeide kleigronden — in bepaalde kommen en in drooggevallen poelen van het schor — kunnen zich soms intensievere indrogingsverschijnselen voordoen. Wanneer in de zomermaanden door lage HW-standen de overstromingen lange tijd uitblijven, ontstaan contractiespanningen in de grond die resulteren in scheurvorming op macroschaal. Het patroon van deze scheuren is zeer karakteristiek en begint met verticale splijtingen, die nagenoeg steeds met drie tegelijk onder hoeken van 120° van één punt uitgaan. De centra zijn regelmatig over de grond verdeeld. Bij voortgaande indroging verwijden de scheuren zich en zetten zij zich voort tot ze elkaar ontmoeten. Aldus ontstaan vier- tot zevenhoekspatronen, polygonen van ongeveer 60 tot 20 cm diameter. Hoe slibrijker het sediment is, des te kleiner zijn de polygonen en des te wijder de scheuren. Bij nog verder voortschrijdende indroging — zoals na inpoldering van slikken plaats heeft — ontstaan na deze eerste splijting scheurpatronen van 2e, 3e, enz. orde met polygonen van achtereenvolgens steeds kleinere afmetingen. Het is gebleken dat deze scheurvorming bij door inpoldering drooggevallen slikken essentieel is voor de migratie en vestiging van phanerogamen in het gebied.

De omstandigheid dat vooral slibrijke gronden tot MHW-niveau en wellicht tot nog hogere niveaux met water verzadigd kunnen blijven, vindt in de eerste plaats zijn oorzaak in de zuigspanning, die door de menisci aan het bodemoppervlak wordt uitgeoefend (hanghoogte van de capillairen). Deze hanghoogte bedraagt in kleigronden enkele meters, in zandgronden beduidend minder (ZUUR, 1958).

Echter, er is nog een ander proces dat bij voortschrijdende opslibbing een rol gaat spelen. Onder invloed van de getijbeweging plant zich door het zandpakket, waarop de schorafzettingen zijn gelegen, periodiek een drukgolf voort. In het Spieringschor bijv. ligt de bovenzijde van dit zandpakket (3–10% slib) op (0)20–70(110) cm +NAP. Aangezien de doorlatendheid voor water van de ongeaëreerde slibhoudende tot slibrijke sedimenten, die op dit zandpakket zijn

gelegen, uiterst gering is (FOKKENS en DE KONING, 1960), heeft deze ondergrondse drukgolf — althans in de kommen van het schor — op korte termijn slechts een geringe invloed op de waterstand in de daarboven gelegen bodemlagen, doch verhindert zij door haar periodieke terugkeer wel het uitzakken van het daarin voorkomende water.

De fluctuatie in de druk in het zandpakket is echter lang niet overal even groot. In de eerste plaats neemt zij afhankelijk van de weerstand (pakking en dikte van het zandpakket) bij toenemende afstand van het open water regelmatig af (cf. ook STEGGEWENTZ, 1933). Uit onderzoekingen op het Spieringschor in het Veersche Gat met behulp van grondwaterstandsbuizen is gebleken, dat zich bij doodtij in de kommen op een afstand van 240–280 m van het open water in het zandpakket nagenoeg geen fluctuaties in de druk met een periodiciteit gelijk aan die van een getijschommeling meer voordoen. Bij springtij dringt de drukgolf evenwel tot in de ondergrond van de aangrenzende Spieringpolder door. Tegelijk met dit afnemen van de drukfluctuaties verplaatst de aëratiegrens in de kommen zich geleidelijk in de richting van het bodemoppervlak.

Uitgezonderd de Spieringkreek zelf (die veel dieper is) liggen de beddingen van de grote kreken in dit schor juist op of hoogstens ongeveer 50 cm in het genoemde zandpakket. Deze kreken voegen bij hoog water via hun contact met het zandpakket extra druk aan het ondergrondse druksysteem toe. Deze extra druk is onder de oeverwallen dicht bij de kreekwand het grootst en neemt in de richting van de kom regelmatig, doch vrij snel af. Aangezien de kreekwanden met een slibrijk sediment zijn bekleed, moet worden aangenomen dat voortplanting van de druk door deze wanden gering of verwaarloosbaar klein is in vergelijking met de voortplanting via het onderliggende zandpakket.

Er zijn in het schor dus twee ondergrondse druksystemen: (1) het horizontaal verlopende systeem in het zandpakket. Hoewel schorinwaarts zeer geleidelijk afnemend, vertegenwoordigt dit systeem het egaliserende aspect van de invloed van het getijdewater op de lucht- en waterhuishouding in de grond. Door de periodieke terugkeer van deze drukgolf wordt de lucht- en waterhuishouding in het gehele schor op een bepaald peil gehouden. (2) Het wijd vertakte druksysteem van de periodiek met water gevulde kreken die met het zandpakket in contact staan. Dit systeem vertegenwoordigt het differentiërende aspect, omdat het slechts plaatselijk is.

Daarnaast moet het aandeel worden genoemd dat het overstromingswater bovengronds, door overspoeling van het schor, in het totale druksysteem heeft. Ten opzichte van de kreek als aanvoermedium heeft deze overspoeling eerst in apicale richting plaats door inundatie van de kommen, bij hogere waterstanden ook in laterale richting door overstroming van de oeverwallen. Over dit aandeel is nog weinig bekend. Aangenomen moet worden dat in geheel met water verzadigde gronden — zoals die welke in het eu-littoraal liggen — het overstromingswater slechts zeer weinig binnendringt. In de supralittorale zone dringt meer overstromingswater de grond binnen en wel des te meer naarmate het niveau van het bodemoppervlak hoger ligt; een indruk daarvan krijgt men uit het aantal ontsnappende gasbellen per oppervlakte-eenheid.

Het is duidelijk dat deze aspecten van de invloed van het getijdewater op de water- en luchthuishouding in de bodem een belangrijke invloed op de vegetatie moeten hebben. De egaliserende aspecten dragen bij tot de herhaling van steeds dezelfde vegetatietypen over het gehele schorrengebied. Het differentiërende aspect, opgeroepen door de grotere kreken, draagt bij tot de realisatie van de zonering over het transect oeverwal-kom. Voorts is het waarschijnlijk dat de verschillen, die men in de floristische samenstelling van de komvegetatie kan aantreffen, behalve met het niveau van het bodemoppervlak t.o.v. MHW ook samenhangen met de mate waarin het differentiërende aspect zijn invloed nog in de kom doet gelden. Deze invloed hangt af van de intensiteit van de communicatie van het vloedwater in de kreek met het onderliggende zandpakket en van de afmetingen van de kom. Het zou dus mogelijk zijn dat reeds de vorming van een sliblaagje op de bodem van de kreek aanleiding is tot veranderingen in de samenstelling van de vegetatie in de naburige kommen, bijv. door vestiging van *Spartina townsendii*. Ook de relatief grote vormenrijkdom van het *Puccinellietum maritimae* t.o.v. die van de oeverwal-associaties zou voor een belangrijk deel in verband kunnen staan met de invloed van het differentiërende aspect. Het is in dit verband illustratief op te merken, dat in het Spieringschor bij doodtij de variatie in de drukfluctuatie in de kommen kleiner is dan in de oeverwallen (resp. van 0 tot 20 en van 20 tot 50 cm); bij springtij is de variatie in de drukfluctuatie in de kommen echter groter dan in de oeverwallen (resp. van 5 tot 70 en van 50 tot 100 cm). De drukfluctuatie in het onderliggende zandpakket vertoont dus in de tijd van kom tot kom grotere verschillen dan van oeverwal tot oeverwal.

Naast de evaporatie, de overpoeling en de druksystemen in de bodem moet tenslotte de wateronttrekking door de vegetatie worden genoemd als factor die de lucht- en waterhuishouding beïnvloedt. Als uitgangspunt dient dat in het *Salicornietum strictae* van de hoge slikken waar de wateronttrekking door de ijle begroeiing zeer gering is, de aëratiegrens hoogstens ongeveer 1 cm onder het bodemoppervlak ligt. Aangenomen moet worden dat de eerste vestiging op dit niveau van soorten als *Puccinellia maritima, Aster tripolium, Suaeda maritima, Triglochin maritima, Limonium vulgare* en *Spergularia marginata* in de eerste plaats samenhangt met een geringe verdere aëratie van de bodem met enkele centimeters als gevolg van de oppervlakkige indroging tijdens de emersieperioden in het voorjaar. Verdere vestiging van deze soorten en uitstoeling van de overblijvende onder hen gaat gepaard met een voortschrijdende aëratie van de bovengrond, waarbij vooral de ontsluitende en wateronttrekkende werking van de wortels een rol speelt.

In de kommen van het Spieringschor, waarvan het bodemoppervlak op 140–170 cm +NAP ligt (MHW = 155 cm +NAP), bevindt de aëratiegrens zich over het algemeen tussen 120 en 70 cm +NAP, d.i. tussen 35 en 85 cm −MHW. De bovengrens van het *Salicornietum strictae* ligt op ongeveer 10–30 cm −MHW. Ten opzichte van dit milieu ligt de aëratiegrens in de kommen dus minstens 5–55 cm lager. Het mag worden aangenomen dat deze lagere ligging van de aëratiegrens in de kommen grotendeels door de ontsluitende en wateronttrek-

kende werking van de wortels wordt veroorzaakt. In dit verband is het van betekenis op te merken, dat in de kommen meer dan 80% van de wortels zich in de laag 0–30 cm bevinden. In de oeverwallen komt 80% van de wortels in de laag 0–60 of 0–70 cm voor; de aëratiegrens ligt daar meestal ongeveer op hetzelfde niveau t.o.v. NAP als in de kommen, in enkele gevallen 10–15 cm lager, soms ook iets hoger.

Teneinde een indruk te geven van de hoeveelheden water en gasvormige bestanddelen in de schorbodem volgt hieronder tenslotte een samenvatting van de resultaten van een groot aantal metingen.

1. Volumemetingen volgens de methode van SIEGRIST (1931; cf. ook ADRIANI, 1945) leverden op dat in de kommen van de Kaloot het watergehalte 60–70% en het luchtgehalte ongeveer 8% bedraagt; in de oeverwallen zijn deze waarden resp. 50–60% en 12–13%. De monsterdiepte was 1–8 cm.
2. Berekend per 100 g droge grond blijkt het watergehalte van terrein tot terrein en ook in de tijd nog vrij sterk uiteen te lopen. Langs het Scheldeestuarium zijn de hoogste waarden op het schor bij 's Gravenpolder en de laagste op het schor bij Waarde waargenomen. In het *Puccinellietum maritimae* bedraagt het laagste watergehalte tot 4 cm diepte 55 tot hoogstens 140%; van terrein tot terrein dus een variatie van bijna een factor 3. In het *Artemisietum maritimae* kan deze variatie wel een factor 4 bedragen (tabel 1). Deze grote variatie moet behalve aan verschillen in de textuur ook aan verschillen in de beweiding worden toegeschreven; intensieve beweiding heeft tot gevolg dat de bovengrond in sterke mate wordt vastgetrapt en het watergehalte daarvan afneemt. In de tijd is de variatie in het watergehalte veel geringer: de hoogste waarden zijn meestal minder dan het tweevoudige van de laagste waarden.

TABEL 1. Laagste en hoogste vochtgehalten in g/100 g stoofdroge grond in het *Puccinellietum maritimae* en het *Artemisietum maritimae* langs de Westerschelde. Monsternemingen in 1954 en 1955.

	Puccinellietum maritimae	*Artemisietum maritimae*
laag/*layer* 0–4 cm		
minimale waarden/*minimum values*	55–140	45– 90
maximale waarden/*maximum values*	110–230	70–130
laag/*layer* 4–12 cm		
minimale waarden/*minimum values*	50–120	20– 85
maximale waarden/*maximum values*	60–150	40–100
laag/*layer* 12–25 cm		
minimale waarden/*minimum values*	50–105	25– 85
maximale waarden/*maximum values*	55–140	35– 90

TABLE 1. *Lowest and highest soil moisture contents in g/100 g stove-dry soil in the* Puccinellietum maritimae *and the* Artemisietum maritimae *along the Western Scheldt. Samples taken in 1954 and 1955.*

2.5.5. *Saliniteit van het bodemvocht*

Evenals in het zeewater zijn in de bodem van de slikken en schorren de belangrijkste zouten chloriden. Wij zullen ons in het vervolg tot deze component beperken. Voor de bepaling van het chloridegehalte — door de welwillende medewerking van Dr. Ir. B. Verhoeven voornamelijk uitgevoerd bij de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders te Kampen — is gebruik gemaakt van de titrimetrische methode van Mohr; slechts voor het onderzoek naar de jaarcyclus in het chloridegehalte op de Kaloot in 1952–'53 moest de nephelometrische methode van Morgan en Van Gelder worden toegepast. Voor de beschrijving van deze methoden zij verwezen naar BUTIJN en VAN VERRE (1952), B. VERHOEVEN (1953) en HOFSTEE (1957).

Bij de titrimetrische methode valt de bepaling in drie componenten uiteen: A = het aantal g water per 100 g stoofdroge grond; B = het aantal g chloride — uitgedrukt in NaCl[8] — per 100 g stoofdroge grond en C = het aantal g chloride — eveneens uitgedrukt in NaCl — per liter bodemvocht.[9] C wordt uit A en B berekend volgens de formule $C = 1000\ B/A$. Bij de nephelometrische methode berekent men het C-cijfer uit het A-cijfer en het aantal dpm chloride in het monsterextract (B_1) volgens de formule $C = 0{,}48\ B_1/A$.

Het C-cijfer biedt waarschijnlijk over het algemeen meer informatie dan het B-cijfer, omdat aangenomen wordt dat de planten in eerste instantie via het bodemvocht in contact met de bodemzouten staan. Het B-cijfer heeft voorts het nadeel dat het een gewichtspercentage is, betrokken op droge grond. Verschil in pakking en samenstelling van de vaste bestanddelen (korrelgrootteverdeling en humusgehalte) van de monsters schaadt de onderlinge vergelijkbaarheid. Anderzijds kan het C-cijfer bij sterk uitgedroogde gronden in de toplaag een verkeerd beeld van de Cl'-concentratie geven. Onder die omstandigheden kan namelijk een deel van de zouten uitgekristalliseerd en dus niet meer in het bodemvocht aanwezig zijn. De methodisch gevonden waarde is dan dus te hoog. Sterke oppervlakkige uitdroging, zoals die 's zomers in binnendijkse zilte terreinen veel kan voorkomen, treft men op de slikken en schorren evenwel slechts plaatselijk aan.[10] Wij zullen ons hier daarom beperken tot de bespreking van de resultaten, verkregen uit de C-cijfers.

De saliniteit van de bodem hangt nauw samen met de waterhuishouding. Dat blijkt reeds uit de opsomming van de factoren waarvan de saliniteit afhangt: (1) de verdamping (evaporatie en transpiratie), (2) de neerslag, (3) de overstromingen door vloedwater en (4) de ontwikkelingstoestand van de bodem, alsmede de korrelgrootteverdeling.

[8] Deze veel gebruikte, doch methodisch verwerpelijke omrekening is in de historie gegroeid; dat deze hier toch is gehandhaafd, vindt zijn oorzaak in het vele werk dat verbonden is aan de terugberekening van de ongeveer 3000 gehalten.

[9] Ook deze omrekening van het C-cijfer uit de A- en B-cijfers in g NaCl per eenheid van inhoud in plaats van per eenheid van gewicht is methodisch niet aanvaardbaar, doch geheel ingeburgerd.

[10] Oppervlakkig sterk uitdrogende grond vindt men op het schor op schapendreven en andere paden, afgeplagde terreinen, in weinig begroeide zilte dellen en plaatselijk op strandvlakten en in gordels op strandwallen e.d., waar een grenssituatie tussen zilt en zoet optreedt.

Door de evaporatie wordt in eerste instantie water aan de bovenste bodemlaag onttrokken. De daardoor ontstane concentratieverhoging heeft aanvankelijk nog plaats zonder dat de absolute hoeveelheid zouten per volume-eenheid grond merkbaar toeneemt. Eerst bij een voldoende groot spanningsverschil tussen de waterverliezende en waterleverende laag heeft capillaire opstijging van water plaats. Met het water ontvangt de verdampende laag dan ook zouten. Anderzijds daalt echter bij verder afnemend vochtgehalte ook het capillair geleidingsvermogen en in zandige gronden met een zeer droge toplaag heeft zelfs bijna geen evaporatie en geen capillair transport meer plaats. Voorbeelden van sterke oppervlakkige uitdroging leveren gronden waarvan aan de oppervlakte korstvorming heeft plaats gevonden, hetzij door verslemping van de bovengrond, hetzij met als resultaat het zg. ‚zore korstje' (cf. § 2.5.2).

De wateronttrekking door de vegetatie heeft van de aanvang af over een diepere bodemlaag plaats dan bij de evaporatie. Voor de saliniteit heeft dit proces tot effect, dat de concentratieverhoging minder sterk tot de toplaag is beperkt. Bovendien brengt de aanwezigheid van een min of meer gesloten vegetatie met zich mee, dat de evaporatie sterk wordt afgeremd. Voorst is daar het electief vermogen van de plantenwortels, waardoor zij de verschillende ionen niet opnemen in de concentratie waarin deze door de bodemoplossing worden aangeboden. Concentratieverhoging door het samenspel van evaporatie en transpiratie kan plaatselijk, waarschijnlijk zelfs op zeer korte afstand, sterk uiteenlopen (B. VERHOEVEN, 1953), met name door locale verschillen in (1) de afremming van de evaporatie door de vegetatie, (2) het watergehalte en het capillair geleidingsvermogen van de grond en (3) de wateronttrekking door de vegetatie als gevolg van de structurele samenstelling en de daarmee in verband staande verschillen in doorworteling van het bodemprofiel.

Neerslag heeft een tegengestelde invloed op de saliniteit. Haar werking is concentratieverlagend, hetzij alleen door verhoging van het watergehalte, hetzij mede door uitspoeling van de zouten naar dieper gelegen bodemlagen. Ook hier is het effect op de saliniteit niet overal even groot en tot op dezelfde diepte merkbaar, zelfs niet op zeer korte afstand (B. VERHOEVEN, 1953). Dit kan verschillende oorzaken hebben: (1) Als gevolg van niveauverschillen in het bodemoppervlak op micro-schaal verzamelt zich op de ene plaats meer neerslag dan op de andere. (2) De begroeiing werkt ‚geleidend' op de regen, waardoor eveneens zich op de ene plaats meer verzamelt dan op de andere. (3) Tengevolge van scheurvorming en doorworteling is een deel van de neerslag zonder de bovengrond te ontzilten naar diepere lagen weggezakt. (4) Plaatselijke verschillen in pakking en korrelgrootteverdeling hebben tot gevolg dat een ongelijk deel van de regen nodig is om de grond op veldcapiciteit te brengen;[11] uitspoeling van de zouten kan eerst plaats vinden wanneer het vochtgehalte in de betreffende laag de veldcapaciteit heeft overschreden. Ongelijke hoeveelheid neerslag nodig voor de bevochtiging brengt ook ongelijke uitspoeling van de zouten met zich mee en dit houdt in dat de hoeveelheid zouten, die aan de onderliggende

[11] Onder de veldcapaciteit van een bodemlaag wordt verstaan de hoeveelheid water, die deze laag nog juist kan vasthouden nadat overtollig water is uitgezakt.

lagen wordt toegevoegd, ook van plaats tot plaats verschilt. VON MÜLLER (1956) geeft fraaie voorbeelden van deze ongelijke verdeling van het neerslagwater in de bodem.

De overstroming door het vloedwater is het proces dat de saliniteit op peil houdt. Aangezien in het Europees-atlantische kustgebied de jaarlijkse neerslag de jaarlijkse verdamping nagenoeg overal overtreft, komt de regulerende functie van het overstromingsproces over het geheel genomen neer op een inbreng van zouten. Slechts in de zomer kan de chlorideconcentratie in de bodem plaatselijk hogere waarden dan die van het overstromingswater bereiken; in dat geval heeft overstroming een uitspoelend effect. Op hoger gelegen terreinen echter — bij langere emersieperioden en afnemende overstromingsfrequentie — stelt de saliniteit van het bodemvocht zich als gevolg van de geleidelijke verschuiving van de invloed van neerslag en overstroming ten gunste van de eerste op gemiddeld steeds lagere niveaux in.

De pedogenetische toestand van de bodem, tenslotte, speelt bij dit alles een belangrijke rol. Bij de geheel met water verzadigde bodem uit de eu-littorale zone bestaat door de geslotenheid van het bodemoppervlak een scherpe tegenstelling tussen het sediment en de atmosfeer of het overstromende water. Deze afgeslotenheid wordt bewerkstelligd door de intern weinig gedifferentieerde toestand waarin de twee componenten van de bodem, water en vaste bestanddelen, aan het grensvlak verkeren (cf. de uitspraak van ZUUR (1958) dat de structuur van onder water afgezette gronden macro-homogeen is). Het homogene karakter van het bodemoppervlak vormt een belemmering voor de communicatie van de bodem met de atmosferische invloeden en het overstromende water. Deze trage communicatie kan worden geïllustreerd aan chloridebepalingen die in de warme en droge zomer van 1959 in monsters van met *Zostera nana*, *Salicornia stricta* en *Spartina maritima* begroeide slikken in de Zandkreek zijn verricht. Door de voortdurend sterke evaporatie tijdens de emersieperioden waren de Cl'-concentraties hoog opgelopen (maximaal $55^0/_{00}$ NaCl in de laag 0–5 cm bij het *Salicornietum strictae*), niettegenstaande de monsterplaatsen bij nagenoeg iedere vloed enige tijd werden overstroomd.

Anders is het wanneer het ontwikkelingsproces van de bodem inzet: scheurvorming alsmede ontsluiting en wateronttrekking door de wortels hebben tot gevolg dat het grensvlak tussen pedosfeer en atmosfeer c.q. hydrosfeer zich tot een grensgebied ontwikkelt. De scherpte in de tegenstelling tussen de sferen vervaagt door betere onderlinge communicatiemogelijkheden. Het horizontale aspect van dit proces is een toenemende differentiatie (structuurvorming) in de bovenlaag van de bodem, een toenemende ‚korreling' tot partiële eenheden, zowel wat de vaste bestanddelen betreft als ten aanzien van de vocht- en luchthuishouding en de saliniteit. Op deze differentiatie, waarvan hier slechts enkele aspecten kunnen worden belicht, berust de abrupte toeneming van de soortenrijkdom op de overgang van slik naar schor omstreeks het MHW-niveau.

Ook in de ruimtelijke variatie in de saliniteit van het bodemvocht kunnen drie gradiënten herkend worden. Van de longitudinale macrogradiënt is, hoewel deze

ongetwijfeld aanwezig is, nagenoeg niets bekend. Bij gelijk niveau t.o.v. de getijbeweging en overeenkomstige eigenschappen van de bodem mogen wij er van uitgaan, dat de invloed van de saliniteit van het overstromingswater op die van het bodemvocht langs de gehele Westeuropese kust nagenoeg gelijk is. De longitudinale gradiënt van de saliniteit in het bodemvocht is dan voornamelijk een reflectie van de longitudinale gradiënten in de neerslag en de verdamping, waarbij niet alleen de geografische variatie in de jaarlijkse hoeveelheden, doch vooral ook de verschillen in de verdeling van neerslag en verdamping over het jaar van betekenis zijn.

In § 2.2 is uiteengezet hoe de neerslag langs de Westeuropese kust varieert. Ook de verdamping zal variëren, doch deze heeft de tendentie om van noord naar zuid geleidelijk toe te nemen. Het is dus te verwachten dat op t.o.v. MHW vergelijkbare niveaux de saliniteit van het bodemvocht naar het zuiden toe ook de tendentie heeft hogere waarden te bereiken. Dit laatste verschijnsel zal het meest naar voren komen op niveaux die niet te dikwijls door het vloedwater worden overstroomd, omdat — zoals reeds is besproken — de overstroming een nivellerende invloed op de saliniteit van het bodemvocht heeft. In het *Juncetum gerardii*, dat zich boven het MHWS-niveau ontwikkelt, is uit 358 opnamen van 25 plaatsen langs de Westeuropese kust, die in de literatuur zijn gepubliceerd, afgeleid dat van Finmarken tot Bretagne het aandeel van de *Agropyro-Rumicion crispi*-soorten geleidelijk afneemt, terwijl het aandeel van de voor het merendeel eu-halobe halophyten (*Salicornia europaea*, *Suaeda maritima*, *Puccinellia maritima*, *Halimione portulacoides*, *Artemisia maritima*, *Spergularia marginata*, *Limonium vulgare* en *Aster tripolium*) geleidelijk toeneemt. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat deze verschuiving in de floristische samenstelling van het *Juncetum gerardii* samenhangt met het geschetste verloop in de longitudinale gradiënt van de saliniteit van het bodemvocht.

De transversale macrogradiënt vertoont langs het Schelde-estuarium in stroomopwaartse richting een geleidelijke verlaging van het gemiddelde chlorideniveau in de bodem, van dezelfde aard als het verloop van het chlorideniveau in het overstromingswater. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat, evenals bij de saliniteit van het open water, de jaaramplitude van de saliniteit in het bodemvocht ergens in het estuarium een maximale waarde bereikt. Hoewel het aantal analyses te gering is om dit verschijnsel met voldoende betrouwbaarheid te kunnen vaststellen, is er een duidelijke aanwijzing, dat deze maximale amplitude niet op dezelfde plaats ligt als de maximale amplitude van de saliniteit in het open water — die tussen Bath en Ossendrecht voorkomt (cf. § 2.3.2) —, doch meer stroomafwaarts (tabel 2). Voorts vertonen de cijfers de tendentie dat deze maximale amplitude verder stroomafwaarts ligt naarmate het niveau van het bodemoppervlak hoger t.o.v. MHW is gelegen: Van MHW tot MHWS tussen Waarde en Ellewoutsdijk, boven MHWS tussen 's Gravenpolder en Vlissingen. Tevens blijkt de grootte van de maximale amplitude bij hoger niveau t.o.v. MHW geleidelijk af te nemen.

De verklaring voor dit verschijnsel ligt in het feit, dat de jaaramplitude in de saliniteit van het bodemvocht de resultante is van de jaaramplitude in de salini-

TABEL 2. Laagste en hoogste chloridegehalten, alsmede hun verschil, in g NaCl/liter bodemvocht uit vier driemaandelijkse bemonsteringen (april 1954–januari 1955) van enkele vertegenwoordigers van de voornaamste associaties langs de Westerschelde (monsterdiepte 0–4 cm).

Schor/*Salt marsh*	*Puccinellietum maritimae*			*Halimionetum portulacoidis* en/*and Agrostis stolonifera*-sociatie			*Artemisietum maritimae*			*Atripliceto-Elytrigietum pungentis*		
	min.	max.	verschil *difference*	min.	max.	verschil *difference*	min.	max.	verschil *difference*	min.	max.	verschil *difference*
Kaloot	20,2	36,3	16,1	16,2	30,7	14,5	16,9	27,8	10,9	12,8	26,4	13,6
Bij Ellewoutsdijk	15,7	37,1	21,4	16,2	27,6	11,4	8,8	25,8	17,0	8,6	20,1	11,5
Bij 's-Gravenpolder	10,5	36,2	25,7	10,8	32,2	21,4	9,4	25,8	16,4	–	–	–
Bij Waarde	11,2	31,4	20,2	–	–	–	9,6	18,8	9,2	5,7	15,0	9,3
Ten W. van Bath	–	–	–	–	–	–	6,7	17,0	10,3	–	–	–
Bij Ossendrecht	3,9	20,9	17,0	4,1	13,9	9,8	3,4	14,2	10,8	2,6	14,1	11,5

TABLE 2. *Lowest and highest chloride contents, as well as their differences, in g NaCl to a litre soil moisture from four samples at three months (april 1954–january 1955) in some specimens of the principal associations along the Western Scheldt (sampled depth 0–4 cm).*

teit van het overstromingswater plus de aan elkaar tegengestelde invloeden van neerslag en verdamping. De tegengestelde invloeden van neerslag en verdamping hebben een groter effect bij een hoog saliniteitsniveau dan bij een laag niveau. Wat deze invloeden betreft heeft de amplitude in de saliniteit van het bodemvocht dus de neiging in stroomopwaartse richting af te nemen. Tegelijk met de afneming van het gemiddelde saliniteitsniveau neemt echter in de Westerschelde in stroomopwaartse richting de amplitude van de saliniteit van het overstromingswater toe. Wat betreft de fluctuatie in de saliniteit van het overstromingswater heeft de amplitude in de saliniteit van het bodemvocht dus juist de neiging in stroomopwaartse richting toe te nemen. Deze tegengesteld gerichte neigingen tot toeneming van de saliniteitsamplitude in het bodemvocht hebben tot resultaat dat deze amplitude ergens een maximale waarde bereikt. De plaats van dit maximum hangt af van de intensiteit van de afzonderlijke, tegengesteld gerichte invloeden. Het is duidelijk dat de invloed van de saliniteitsamplitude van het overstromingswater afneemt en die van neerslag en verdamping toeneemt, naarmate het niveau van het bodemoppervlak hoger t.o.v. MHW ligt. Dit betekent dat het maximum in de amplitude van de saliniteit van het bodemvocht bij hogere niveaux t.o.v. MHW zich meer in stroomafwaartse richting moet bevinden dan bij lagere niveaux.

Wij constateren hier dus de tendentie dat een bepaalde amplitude in de saliniteit van het bodemvocht in stroomopwaartse richting t.o.v. MHW geleidelijk naar lagere niveaux afzakt. In de vegetatie treden dergelijke verschuivingen ook op: Soorten als *Agrostis stolonifera*, *Juncus gerardii*, *Glaux maritima*, *Atriplex hastata*, *Spergularia salina* en *Puccinellia distans*, die in de monding van de Westerschelde hun optimale ontwikkeling op hoge niveaux hebben, bezetten in stroomopwaartse richting t.o.v. MHW geleidelijk lagere niveaux. Het is aannemelijk tussen beide verschijnselen een directe of indirecte samenhang te veronderstellen.

Een andere vraag is, of de plaats van de maximale amplitude van de saliniteit in het bodemvocht in het Schelde-estuarium samenvalt met bepaalde verschijnselen in de samenstelling van de zoutvegetatie. In de eerste plaats moet worden opgemerkt, dat ook andere factoren, zoals de beweiding en de wordingsgeschiedenis van de verschillende schorren, de samenstelling van de vegetatie bepalen. Wij zullen dus niet meer dan enkele tendenties kunnen aanwijzen. Deze zijn dat in het *Puccinellietum maritimae* en het *Artemisietum maritimae Limonium vulgare* ter hoogte van de maximale amplitude van de saliniteit in het bodemvocht een geringere en *Plantago maritima* een grotere abundantiedominantie heeft dan daarbuiten. *Triglochin maritima* lijkt zich in het *Puccinellietum maritimae* op ongeveer dezelfde wijze als *Plantago maritima* te gedragen.

Tenslotte de microgradiënt, loodrecht op de hoogtelijnen in het landschap. Zoals reeds is uiteengezet neemt de overstromingsfrequentie van laag naar hoog regelmatig af, met als gevolg dat de saliniteit van het bodemvocht zich in die richting gemiddeld op een steeds lager niveau instelt. Met de duur van de emersieperioden neemt echter tevens de invloed van de tegengestelde effecten

van neerslag en verdamping op de saliniteit toe. Evenals bij de transversale gradiënt is de invloed van deze effecten ook hier het grootst wanneer het saliniteitsniveau in de bodem relatief hoog is, d.w.z. er is in de microgradiënt een niveau t.o.v. MHW, waarboven de effecten van de neerslag en verdamping op de amplitude in de saliniteit weer afnemen, omdat het gemiddelde niveau van de saliniteit te laag wordt. De grootste jaaramplitude in de saliniteit van het bodemvocht die daardoor ontstaat, lag in 1952–'53 op de Kaloot op 2.15–2.25 m +NAP of op 25–35 cm +MHW, d.i. in het overgangsgebied tussen het *Puccinellietum maritimae* en het *Halimionetum portulacoidis.*

2.5.6. *De voedingstoestand van het milieu*

Tot de processen die als ‚master-factors' voor de zoutvegetatie moeten worden beschouwd, behoort naast de water- en luchthuishouding en de saliniteit van de bodem, waarschijnlijk ook de stikstofvoorziening van het milieu (FEEKES, 1936, p. 195–196). Aangezien de stikstof gebonden is aan de organische stof, is reeds de voorziening van het milieu met organisch materiaal een belangrijke maat voor de voedselrijkdom.

Het organische materiaal is grotendeels afkomstig van afgestorven dieren en planten of plantendelen uit het kustgebied en kan worden verdeeld in een autochthoon en een allochthoon gedeelte. De autochthone organische stof is op dezelfde plaats geproduceerd als waar zij aan de bodem wordt toegevoegd. Resten van wortels en bodemdieren vormen daarvan wel de meest sprekende voorbeelden; ook de door het slib vastgehouden bovengrondse delen van de ter plaatse aanwezige vegetatie behoren daartoe. De productie van organisch materiaal door de plantengemeenschappen kan sterk uiteenlopen. Zoutplantengemeenschappen bijv. produceren weinig in vergelijking tot de riet- en biezenvegetatie uit het brakwater- en zoetwatergetijdegebied. Binnen de zoutvegetatie is bovendien verschil tussen de productie door het *Spartinetum townsendii* en bijv. die door het *Puccinellietum maritimae.* Afgezien van deze verschillen lijkt de autochthone component echter locaal weinig gedifferentieerd te zijn, temeer daar de meest producerende gemeenschappen juist vooral de leveranciers van het allochthone materiaal zijn.

De allochthone component laat zich naar de grootte en de aard van het materiaal in drie gedeelten onderverdelen. In de eerste plaats wordt tegelijk met de andere vaste bestanddelen in het vloedwater ook het fijne, min of meer gehumificeerde (tot een bepaald stadium afgebroken) organische materiaal gesedimenteerd. Het is te verwachten dat deze humusdeeltjes met de slib- en zanddeeltjes in de differentiatie van het sedimentatieproces delen en aangezien het soortelijk gewicht van de humus lager is dan dat van de andere grondpartikels, zal het meeste zich in de slibrijke sedimenten verzamelen.

De veronderstelde gelijkmatigheid in de locale verdeling van de autochthone en de fijn verdeelde allochthone organische stof over de gronden vindt steun in de waarneming dat de humusgehalten in de laag 0–4 cm, afkomstig uit uiteenlopende schorrengemeenschappen, steeds de normale positief rechtlijnige correlatie met het lutumgehalte vertonen. Alleen waar vloedmerken in het sediment

zijn ingesloten, zijn relatief hogere humusgehalten gevonden, terwijl anderzijds de grond van schapendreven naar verhouding een iets lager gehalte schijnt te hebben (B. VERHOEVEN c.s., 1957). Voorts ligt het humusgehalte in het meso- en oligohalinicum en in het zoetwatergetijdegebied bij gelijk lutumgehalte duidelijk op een iets hoger niveau dan in de eu-haliene en polyhaliene zones.

Belangrijker lijken daarom de beide overgebleven componenten van het allochthone organische materiaal. Deze bestaan resp. uit: (1) Meegevoerde drijvende algengemeenschappen, vnl. bestaande uit *Ulva lactuca* L., *Porphyra umbilicalis* (L.) J. Ag., *Chaetomorpha linum* (Müller) Kütz., en *Enteromorpha* spp. (2) Resten van phanerogamen vnl. van *Spartina townsendii, Elytrigia pungens, Halimione portulacoides, Festuca rubra,* enz. en van grote *Phaeophyceae;* soms ook van *Zostera* spp.; in het brakke gebied vnl. van *Scirpus maritimus, Phragmites communis, Spartina townsendii* en *Elytrigia pungens.* De wijze van vervoer door het vloedwater geeft aanleiding tot een ruimtelijke scheiding van deze twee componenten: De eerstgenoemde algen zweven in het water, de resten van phanerogamen en de losgeraakte grote *Phaeophyceae* drijven bijna uitsluitend aan het wateroppervlak. Dit verschil brengt met zich mee, dat er zich een duidelijke differentiatie in de afzetting van de beide componenten op het schor aftekent: De eerstgenoemde algen blijven meestal reeds op het hoge slik of op het lage schor steken, vooral in het *Spartinetum townsendii* en dan bij voorkeur in brede stroken langs de kreken. Ook bezinken zij vaak in grote hoeveelheden in stroomloze gedeelten van slik en schor, zoals poelen en laagten onder langs de zeedijk, waar zij dikwijls aanleiding geven tot vorming van veel sulfiden. Behalve in de poelen, enz. is de concentratie van de door de vloed achtergelaten algen niet groot: dikke pakketten treft men weinig aan. Daarentegen kan dit vloedmerk zich over grote oppervlakten, bijv. enige hectaren, uitstrekken.

De resten van phanerogamen en de grote *Phaeophyceae* worden steeds langs de hoogwaterlijn gedeponeerd. De spreiding van dit vloedmerk is dan ook veel geringer dan die van het vorige vloedmerk. De totale massa van deze opeengehoopte phanerogamenresten kan echter zeer uiteenlopen en varieert van enkele centimeters brede strookjes van bijv. bladen van voornamelijk *Halimione portulacoides,* zich als guirlandes uitstrekkend over de oeverwallen, tot meters brede en decimeters dikke pakketten aan de dijkvoet, op het strand of tegen de duinen. Een ander verschil met het algenvloedmerk is dat de wind op de phanerogamenresten meer vat heeft, zodat grote verschillen in hoeveelheid materiaal tussen loef- en lijzijde van de kust kunnen optreden.

Behalve het ruimtelijke aspect biedt ook het tijdelijke interessante verschillen. De drijvende algengemeenschappen komen in de nazomer en de herfst op het schor terecht; de phanerogamenresten spoelen later aan, in de late herfst en de wintermaanden, soms ook nog in het vroege voorjaar. De afbraak van het organische materiaal verloopt ook zeer verschillend. De algen zijn in de loop van de winter en zeker in het voorjaar nagenoeg alle verdwenen; alleen in poelen die tijdens de emersieperioden met water gevuld blijven, kan *Ulva lactuca* L. de winter overleven. Het rottingsproces — en daarmee het vrijkomen van stikstof-

verbindingen — van de vloedmerkpakketten die in de stormvloedzone tegen dijk en duin zijn geworpen, verloopt over een veel langere periode. Uit bepalingen van FEEKES (1936, p. 196) is bekend geworden, dat dergelijk vloedmerk zeker veel stikstof kan bevatten, hoewel de aard van het materiaal het gehalte nog kan beïnvloeden. Volgens hem bevatten verse vloedmerken 1–2% N, enige jaren begroeid materiaal nog 0,5% N. Deze stikstof komt voor een belangrijk deel ter beschikking van de op het vloedmerk groeiende planten, gezien hun weelderige groei in de eerste jaren. Eerst na een groter aantal jaren is de voorraad nagenoeg uitgeput en het N-gehalte gedaald tot het niveau van dat van schorgrond. *Fucaceae* en andere grote *Phaeophyceae* kunnen niet tot de genoemde groep van snelverterende algen worden gerekend; de duur van hun verteringsproces benadert waarschijnlijk meer die van de phanerogamenresten. Bovendien komen zij grotendeels eerst in de winter (na vorst) in het vloedmerk terecht.

Nog een ander aspect verdient de aandacht. Vloedmerk dat op het strand is geworpen, wordt nagenoeg steeds min of meer door een laag zand overstoven. Op het schor en aan de binnenzijde van de duinreep gedeponeerd vloedmerk blijft daarentegen onbedekt. Er is dus bovendien een differentiatie in de ‚oppervlakkigheid' van de bodemverrijking.

De conclusie is, dat in de voorziening met organisch materiaal en dus ook met stikstof onderscheid moet worden gemaakt tussen (1) een min of meer gelijkmatige (gespreide) ‚basis'-voorziening met autochthone organische stof en min of meer gehumificeerd materiaal dat in het sedimentatieproces wordt opgenomen en (2) een gedifferentieerde ‚extra'-voorziening, die zowel in ruimte en tijd als in de samenstelling van het materiaal concentraties vertoont. De onder (2) genoemde ‚extra'-voorziening kan worden gesplitst in (a) min of meer gespreide algen-vloedmerken (exclusief grote *Phaeophyceae*) die op MHW- tot MHWS-niveau of lager worden afgezet en (b) meer geconcentreerde phanerogamen-vloedmerken (inclusief grote *Phaeophyceae*) die in de spring- en stormvloedzone worden gedeponeerd. Het phanerogamen-vloedmerk kan bovendien onder bepaalde omstandigheden min of meer onder een aeolische zandafzetting worden bedolven.

Het ligt voor de hand te veronderstellen dat al deze variaties in het proces van de bodemverrijking — met name de onder (2) genoemde — weerspiegeld worden door verschillen in de begroeiing. Dat is ook het geval. Daar is in de eerste plaats het verschil in de samenstelling van het vloedmerk. Er zijn aanwijzingen dat *Suaeda maritima* zich inzonderheid op algenvloedmerk ontwikkelt. In de eerste plaats valt het niveau waarop het algenvloedmerk wordt afgezet, samen met het niveau waarop deze stikstofminnende soort optimaal voorkomt. Voorts is geconstateerd, dat *Suaeda maritima* vooral aanwezig is op schorren waar dit vloedmerk veel wordt gedeponeerd. Verder is het opvallend dat na massale afsterving van *Spartina townsendii* door inpoldering van deze schorren *Suaeda maritima* zich in grote menigte ging ontwikkelen, terwijl op schorren waar aanvoer van dit algenvloedmerk vroeger niet was geconstateerd, juist *Atriplex hastata* van de afsterving van *Spartina townsendii* profiteerde. Voorts blijkt *Suaeda maritima* een uitgesproken lichtkiemer te zijn (KINZEL,

1926), zodat de in het voorjaar nagenoeg geheel verteerde algen in dit opzicht zeker gunstiger omstandigheden scheppen dan de langzaam verterende pakketten van phanerogamenresten. *Suaeda maritima*-begroeiingen komen evenwel ook op phanerogamen-vloedmerken voor, doch alleen dan wanneer deze vrij dun zijn, voortdurend vochtig blijven en daardoor snel verteren (cf. ook DAHLBECK, 1945, p. 47 en 78).

Op de onbedekte phanerogamen-vloedmerken, die op slibrijke sedimenten zijn afgezet, ontwikkelen zich gemeenschappen met dominantie van *Atriplex littoralis* en *A. hastata (Atriplicion littoralis)*. Zelfs kleine stukjes vloedmerk, bijv. die welke dikwijls in het *Atripliceto-Elytrigietum pungentis* achterblijven, zijn in de zomer gemarkeerd door voornamelijk *Atriplex hastata*. Opvallend is dat meestal één van beide *Atriplex*-soorten domineert en dat in betrekkelijk weinig gevallen beide soorten in ongeveer gelijke verhoudingen op het vloedmerk aanwezig zijn. Hoewel de oecologie van dit verschijnsel nog niet geheel duidelijk is, zijn er aanwijzingen dat de dikte en de samenstelling van het pakket dat in de voorafgaande winter is gedeponeerd, van grote betekenis is: Op enige plaatsen is geconstateerd dat, ongeacht het niveau t.o.v. MHW, *Atriplex littoralis* op dunne pakketten en *A. hastata* op dikke pakketten domineert. Voorts lijkt een hoog percentage *Spartina*-stro de dominantie van *Atriplex hastata* te bevorderen.

Tot de begeleidende soorten in de *Atriplex*-begroeiingen behoren naast zoutplantensoorten — voornamelijk *Aster tripolium*, *Halimione portulacoides* en *Artemisia maritima* — de volgende soorten: *Elytrigia pungens*, *Matricaria inodora*, *Sonchus arvensis* en *Beta maritima* (de beide laatste vooral wanneer duinen in de nabijheid zijn), *Cirsium arvense* (gaat in het meso- en oligohalinicum op het vloedmerk domineren als vicariant van de beide *Atriplex*-soorten), *Elytrigia repens*, *Potentilla anserina*, *Polygonum aviculare*, *Cochlearia officinalis*, *Agrostis stolonifera* en *Rumex crispus*. Bij achterwege blijven van toevoer van vers vloedmerk gaan de *Atriplex*-populaties eerst in vitaliteit, daarna ook in dichtheid sterk achteruit, terwijl de meeste van de genoemde *Plantaginetalia*- en *Calystegietalia*-soorten zich massaal ontwikkelen.

Op de op zand afgezette en tevens door zand bedekte (ingesloten) phanerogamenpakketten en vloedmerken van grote Phaeophyten ontwikkelen zich geheel andere soorten: *Honckenya peploides*, *Cakile maritima*, *Salsola kali*, *Atriplex sabulosa* en *A. glabriuscula (Salsolo-Honckenyon peploidis)*. Vermoedelijk zijn deze soorten donkerkiemers. In Nederland zijn, behalve duinplanten als *Elytrigia juncea* en *Elymus arenarius*, meestal alleen de eerste drie soorten aanwezig *(Cakiletum frisicum)*.

Waar de bedekking met zand dun of slechts plaatselijk is, of mogelijk eerst na de kiemingsperiode heeft plaats gevonden, ontwikkelen zich gemeenschappen die door de aanwezigheid van *Atriplex hastata*, *A. littoralis* soms zelfs van *Suaeda maritima*, deels nog tot het *Salsolo-Honckenyon peploidis*, deels echter ook tot het *Atriplicion littoralis* (*Atriplicetum littoralis*, subassociatie van *Salsola kali*, p. 138) moeten worden gerekend (BEEFTINK, 1962, 1964b). Op sommige plaatsen in ZW-Nederland zijn fraaie gradiënten in de dikte van de zandlaag

op het vloedmerkpakket aangetroffen, waarbij de abundantie van de beide *Atriplex*-soorten afnam bij toenemende dikte van de zandlaag.

Behalve aan de stikstofvoorziening is ook aandacht besteed aan het kali- en het fosfaatgehalte van de bodem. De benodigde analyses zijn ook voor dit onderzoek uitgevoerd door de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders te Kampen. Het kaligehalte is bepaald door oplossing in zoutzuur met een eindconcentratie van 0,1 n (K-HCL); van het fosfaat is de hoeveelheid bepaalt die oplost in 1 % citroenzuur, nadat de carbonaten zijn gedestrueerd (P-citroen). Voor een gedetailleerde beschrijving cf. HOFSTEE (1957).

Het kaligehalte neemt in het Schelde-estuarium in stroomopwaartse richting geleidelijk af. Deze transversale macrogradiënt vormt de reflectie van de gradiënt die in het kaligehalte van het estuariumwater bestaat, als gevolg van het feit dat zeewater rijker aan kali is dan rivierwater. Voorts vertoont het kaligehalte van de bodem de normale positieve relatie met de hoeveelheid adsorptieve bestanddelen, hetgeen betekent dat de meest zandige, hoogst gelegen en minst overspoelde gronden het minste kali bevatten (K-HCl $\approx$ 40). Deze hoeveelheid lijkt echter nog ruim voldoende om aan de behoeften van de vegetatie te voldoen. Bovendien zorgen de schaarse, doch regelmatig weerkerende stormvloeden voor het op peil houden van de voorraad.

Het fosfaatgehalte vertoont langs het Schelde-estuarium — in tegenstelling tot het kaligehalte — in stroomopwaartse richting een enorme stijging. Dit verschijnsel hangt samen met (1) de veel hogere fosfaatgehalten van het zoete rivierwater in vergelijking met die van zeewater en (2) de lozing van huishoudelijk en industrieel afvalwater, niet alleen door de stad Antwerpen, maar ook door de stroomopwaarts gelegen industriecentra. De schorren van het Oosterschelde-bekken zijn dan ook armer aan fosfaat dan die van het Schelde-estuarium, zelfs armer dan de Kaloot die het dichtst bij de monding ligt. Evenals ten opzichte van het kaligehalte zijn er geen tekenen die er op wijzen, dat de zoutvegetatie in haar samenstelling op het fosfaatgehalte reageert.

2.6. BIOTISCHE FACTOREN

Onder de biotische factoren verstaat men de invloeden die van de organismen uitgaan. Hoewel deze invloeden vele en van velerlei aard zijn, is in concreto over hen in het algemeen nog maar weinig bekend. Het is daarom hier slechts mogelijk enkele van deze invloeden te bespreken. Daarbij wordt onderscheid gemaakt tussen phytogene, zoögene en anthropogene invloeden.

2.6.1. *Phytogene invloeden*

Tot de meest ingewikkelde en daardoor ook verwarring wekkende problemen behoort het vraagstuk van de onderlinge beïnvloeding der planten. Men kan in de eerste plaats onderscheid maken tussen directe beïnvloeding (afhankelijkheidsbetrekkingen door contact) en indirecte beïnvloeding (afhankelijkheidsbetrekkingen via het abiotische milieu).

Aan de eerste vorm van beïnvloeding — waaronder zijn begrepen parasitisme, helotisme, symbiose en, tot op zekere hoogte, epiphytisme — kan hier slechts weinig aandacht worden besteed. Parasitisme op halophyten is in velerlei vorm bekend (bijv. ELLIOT, 1950; FELDMANN, 1956, 1958, 1959), doch steeds door lagere organismen. In ZW-Nederland komen de roesten *Uromyces limonii* Lév. op *Limonium vulgare* en *Puccinia asteris* Duby op *Aster tripolium* buitendijks algemeen voor, zij het het ene jaar meer dan het andere. Opvallend is dat na inpoldering of afdamming van een terrein (d.w.z. na een sterke verandering van het milieu in de tijd) de mogelijkheden tot (ruimtelijk) contact tussen parasiet en gastheer in verscheidenheid en abundantie sterk toeneemt: Behalve de genoemde parasieten treden dan in grote hoeveelheden op *Uromyces giganteus* Speg. (= *U. chenopodii* (Duby) Schröt.) op *Suaeda maritima*, *Ramularia asteris* (Phill. et Plowr.) Lind. (Moniliales) op *Aster tripolium* en de echte meeldauw *Erysiphe lamprocarpa* (Wallr.) Duby op *Plantago maritima*.

De indirecte beïnvloeding — dus de beïnvloeding via het abiotische milieu — is een relatie met een ruimtelijk en een tijdelijk aspect. Indirecte beïnvloeding omvat de begrippen concurrentie (engels: competition) en samenwerking (engels: co-operation). Concurrentie is door WESTHOFF (1958) gedefinieerd als: ‚de gelijktijdige aanspraak van verschillende individuele planten op een zekere hoeveelheid ruimte, voedsel of water, waarbij deze planten elkaar wederzijds beperken in hun uitbreidingsmogelijkheden. Concurrentie treedt op wanneer twee of meer planten gezamenlijk hogere eisen aan hun omgeving stellen dan die omgeving ter beschikking heeft' (exactere formulering van de oorspronkelijke definitie van WEAVER en CLEMENTS, 1929, p. 125; voor andere definities cf. MILTHORPE, 1961). Essentieel voor concurrentie is naast de beperktheid van het ‚aanbod' het aspect van de gelijkheid (1) ten aanzien van de levensbehoeften van de verschillende individuele planten, (2) t.a.v. het niveau in het milieu waarop de partners aanspraak op deze levensbehoeften maken en (3) in de gelijktijdigheid van deze aanspraak. Het begrip samenwerking dient als de tegenhanger van concurrentie te worden beschouwd. Samenwerking kan slechts voorkomen op basis van ongelijkheid in aanspraken der partners — hetzij in de aard van deze aanspraken, hetzij in hun tijdelijke of ruimtelijke relatie. Weliswaar kunnen daarbij in het geheel van de aanspraken bepaalde gemeenschappelijke (gelijke) aspecten zijn overgebleven, doch deze bevinden zich dan niet in de sfeer van beperktheid van het ‚aanbod'.

Het is hier slechts mogelijk één voorbeeld te geven van een proces dat waarschijnlijk op concurrentie berust: Het tegronde gaan van het *Spartinetum maritimae*, wanneer zich daarin *Spartina townsendii* vestigt. Het aspect van de gelijkheid van levensbehoeften komt bij deze twee soorten sterk naar voren. Voor het overige krijgt men de indruk, dat zelfs binnen natuurlijke, op het oog zeer homogene milieu's de horizontale differentiatie-op-microschaal nog zo groot is, dat de zeefwerking van het milieu geheel of grotendeels werkzaam is. BRAUN-BLANQUET (1928, p. 9) en WESTHOFF (1958, p. 103) dachten bij deze zeefwerking in de eerste plaats aan differentiatie in de tijd en verticale differentiatie in de ruimte. VAN LEEUWEN (1960) heeft er echter op gewezen, dat ook horizontale

microdifferentiatie van belang kan zijn, maar dat deze in de loop van de successie op de achtergrond treedt ten gunste van de verticale differentiatie. Zelfs onder optimale omstandigheden wat het milieu en de diasporentoevoer betreft, is het aantal plekjes waar een soort zich vestigt, gering in verhouding tot het totale oppervlak van het terrein. Bepaalde andere — dikwijls zeer kleine — plekjes in deze gemeenschappen kunnen jaren achtereen onbegroeid blijven of begroeid zijn met bepaalde andere soorten.

Ook de tijd werkt in sterke mate beperkend. Men kan haar effect met die van een klep vergelijken. In een zeker stadium van de successie, waarvan de tijdsduur zeer uiteen kan lopen, staat het milieu open voor de kieming en vestiging van één of meer bepaalde soorten; daarvóór niet en ook daarna niet, hoewel bij overblijvende soorten de volwassen, vruchtdragende exemplaren nog in overvloed aanwezig kunnen zijn. Treffend is in dit verband dat in gesloten begroeiingen van het *Spartinetum maritimae*, het *Spartinetum townsendii*, het *Halimionetum portulacoidis* en van *Juncus maritimus*-vegetaties van de dominanten geen levensvatbare kiemplanten zijn waargenomen.

Concurrentie, in de zin zoals zij hier is gedefiniëerd, is daarom in de natuurlijke vegetatie waarschijnlijk een minder vaak voorkomend verschijnsel dan wel wordt verondersteld. Het is een proces dat meer in door de mens gehomogeniseerde en op andere wijze gestoorde milieu's voorkomt.

Dat de plantengroei zelf wel in belangrijke mate differentiatie (ongelijkheid) in het milieu brengt en daarbij op zekere niveaux binnen de ruimte van de gemeenschap voor bepaalde soorten levensmogelijkheden kan bieden, wordt hier tenslotte met enkele voorbeelden toegelicht.

De slikvorm van *Fucus vesiculosus* L. (var. *lutarius* Chauv.) treft men in Nederland slechts aan in het *Spartinetum maritimae*, in ijl begroeide gemeenschappen van het *Spartinetum townsendii* en in het *Puccinellietum maritimae typicum*; in de beide eerste associaties is dit bij enige erosie ook het geval met *Fucus spiralis*. Aangenomen wordt dat deze *Fucaceae* zich daar kunnen vestigen door de afremmende invloed van de phanerogamen op de stroomsnelheid en golfwerking van het vloedwater. Wanneer het initiale *Spartinetum townsendii* zich na enige jaren heeft ontwikkeld tot een gesloten begroeiing, verdwijnen echter de *Fucaceae*, blijkbaar als gevolg van de omstandigheid dat de factor licht de beperkende factor is geworden.

Een soortgelijk verschijnsel doet zich voor in het *Halimionetum portulacoidis* met betrekking tot de Rhodophyten *Bostrychia scorpioides* Mont. en *Catenella opuntia* Grev. en de Chlorophyt *Blindingia minima* (Naegeli) Kylin. Wanneer *Halimione portulacoides* een dichte begroeiing heeft gevormd (bijv. bij achterwege blijven van beweiding), ontbreken deze algen echter bijna steeds. Het licht is dan waarschijnlijk de beperkende factor. Anderzijds vindt men de beide Rhodophyten ook in het lager gelegen *Puccinellietum maritimae typicum*, doch dan steeds wanneer deze subassociatie niet of zeer weinig wordt beweid. Het hier ontbreken van de algen bij beweiding moet waarschijnlijk worden toegeschreven aan een periodiek te sterke blootstelling aan uitdroging van het bodemoppervlak en van de atmosfeer in het korte vegetatiedek.

2.6.2. *Zoögene invloeden*

De invloed van de fauna op de zoutvegetatie heeft op vier manieren plaats: (1) in de vorm van directe afhankelijkheidsbetrekkingen (parasitisme), (2) door vraat, (3) door faeces en (4) door betreding.

De dierlijke parasieten zijn voornamelijk insecten en nematoden. Van de eerste noemen wij de galwesp *Isthmosoma hyalipenne* Walk. f. *maritima* Hed. op *Elytrigia juncea*, zelden ook op *E. pungens*. Voorts de kever *Mecinus collaris* Germ. op *Plantago maritima*. Ook schuimbeestjes *(Cercopidae)* en luizen *(Aphididae)* vallen in sommige jaren door hun grote aantallen op. Van de laatste kan *Staticobium limonii* Conterini de bloeiwijzen van *Limonium vulgare* soms zo sterk aantasten dat zij grotendeels niet tot bloei komen.

Vraat heeft voornamelijk plaats door vertegenwoordigers van de mollusken, vogels en zoogdieren. *Littorina littorea* L. voedt zich met algen en vertoont een voorkeur voor *Fucaceae* (DEN HARTOG, 1959). Ofschoon de *Spartina*-gemeenschappen aan de bovengrens van de verticale amplitude van deze mollusk liggen, bieden de algen in deze gemeenschappen zoveel voedsel, dat de exemplaren daar tot de allergrootste behoren. *Littorina saxatilis* Olivi wordt ook vooral in algenrijke gemeenschappen aangetroffen (optimaal in het *Puccinellietum maritimae typicum*). De *Nudibranchia Alderia modesta* Lov. en *Limapontia depressa* A. et H. vertonen een voorkeur voor de *Vaucheria*-kussens langs de kreekhellingen. Een elegant onderzoek naar het menu van de rotgans (*Branta bernicla* L.) hebben RANWELL en DOWNING (1959) verricht. Zijn voedsel bestaat voornamelijk uit *Zostera*, *Enteromorpha*, *Puccinellia maritima* en *Aster tripolium*. Onderzoek naar de invloed van vraat door hazen en konijnen wordt bemoeilijkt door de nagenoeg op alle schorren plaats vindende beweiding. Enige informatie over het menu van het konijn en de invloed van zijn vraat op de samenstelling van de vegetatie geven VAN DER KLOOT (1937) en GILLHAM (1955).

Het deponeren van faeces is alleen van betekenis wanneer dit op hogere terreinen plaats heeft. Op de slikken en de lage gedeelten van het schor verliezen zij door uitspoeling met het vloedwater spoedig hun bemestend effect of worden zij door het water naar hogere delen meegevoerd. Belangrijker zijn de faeces van vogels die tijdens HW op ruggen, afslagranden, oeverwallen, e.d. overtijen (cf. ook WESTHOFF, 1951b). Volgens eigen waarnemingen op de Boschplaat (Terschelling) vestigt zich op dergelijke plaatsen *Cochlearia anglica*, terwijl *Festuca rubra* f. *litoralis* zich slechts matig ontwikkelt. *Cochlearia anglica* en *C. officinalis* zijn uit Scandinavië bekend als karakteristiek voor vogelkolonies en vloedmerken (GRØNLIE, 1948; NORDHAGEN, 1954; GILLNER, 1955, 1960; voorts Dr. V. WESTHOFF, schriftelijke mededeling); in zuidelijker streken ook de laatste soort in combinatie met *C. danica* (GOODMAN en GILLHAM, 1954; GILLHAM, 1955, 1956). Er zijn geen aanwijsbare oorzaken waarom *C. anglica* in ZW-Nederland totaal ontbreekt.

Voor het effect van de betreding zij naar § 2.6.3 verwezen.

2.6.3. *Anthropogene invloeden*

Tabel 3 geeft een overzicht van het voorkomen en de intensiteit van de be-

langrijkste anthropogene handelingen op de slikken en schorren in ZW-Nederland. Bovendien is in deze tabel aangegeven de invloed van deze handelingen op de toestand van aanvoer en afvoer van elementen binnen resp. buiten het oecosysteem; het oecosysteem is daarbij tevens verdeeld in een biotische en een abiotische component. Met erkentelijkheid jegens de heer Chr. G. van Leeuwen vermeldt schrijver dezes dat de grondgedachte voor dit schema kon worden ontleend aan een in voorbereiding zijnde publicatie van zijn hand (VAN LEEUWEN, 1965).

Uitgraven (ontgronden) en afplaggen zijn het meest ingrijpend. Het zijn vormen van mechanische vernieling van de vegetatie, gekoppeld aan verwijdering van de bovengrond. Het nieuwe bodemoppervlak ondergaat meestal een verslempingsproces, bij uitdroging gevolgd door scheurvorming. Bij de moderne uitgravingsmethoden (met draglines) blijft het terrein in een chaotische toestand achter, waarop binnen afzienbare tijd geen plantengemeenschap behoorlijk tot ontwikkeling kan komen. Bij uitgraven met de spade, zoals vroeger plaats had, vestigde zich geleidelijk een *Salicornietum europaeae* of een *Spartinetum maritimae*. Na de invoering van *Spartina townsendii* zijn uitgravingen nagenoeg steeds door begroeiingen van deze soort ingenomen. Afplaggen is minder ingrijpend: dikwijls vestigen zich daarna *Salicornia europaea* en *Puccinellia maritima* in verspreide exemplaren; bij lagere saliniteit — zoals in het α-mesohalinicum — bovendien vooral *Glaux maritima*, *Juncus gerardii*, *Spergularia salina* en *Puccinellia distans*.

Het effect van maaien is een egale mechanische beschadiging van de bovengrondse delen met als gevolg intensievere blootstelling van de bodem aan klimaatsinvloeden en verminderde toevoeging van organische stof aan de bodem. *Aster tripolium* is tegen maaien waarschijnlijk slecht bestand. Regelmatig maaien schaadt ook *Spartina townsendii*, vooral op hogere en daardoor drogere terreinen. Het verzamelen van bepaalde plantensoorten voor voedsel heeft eenzelfde, doch door de selectie sterk plaatselijk effect. *Salicornia europaea* en *Aster tripolium* zijn in Zeeland een geliefd volksvoedsel, vroeger blijkbaar ook *Halimione portulacoides* (DODOENS, 1644). In andere landen worden ook wel *Triglochin maritima* en *Plantago maritima* gegeten, de laatste in NW-Duitsland.

Van branden is slechts één geval bekend met het doel vloedmerk langs de dijkvoet op te ruimen. De vernietiging van de bovengrondse delen van de vegetatie door branden brengt behalve blootstelling van de bodem aan klimaatsinvloeden met zich mee dat as aan de bodem wordt toegevoegd. Bij het onderhavige geval dat in een gordel boven de *Artemisia maritima*-zone plaats had, ontwikkelde zich in de zomer volgend op het branden *Bupleurum tenuissimum* massaal en tot zeer grote planten.

Bij beweiden heeft een selectieve mechanische beschadiging van de bovengrondse plantendelen plaats, gekoppeld aan een plaatselijke beschadiging c.q. bemesting door de faeces van het vee. De verhouding tussen de mate waarin de soort door het vee gewild is en het effect van de mechanische beschadiging loopt sterk uiteen. *Puccinellia maritima*, het voedsel bij uitstek — vooral voor schapen —, verdraagt beweiding zeer goed en breidt zich daarbij uit ten koste

Tabel 3. Anthropogene invloeden op de slikken en schorren in ZW-Nederland.

		Uitgraven *Excavating*	Afplaggen *Cutting sods*	Maaien *Mowing*	Verzamelen *Gathering*
Oecosysteem *Ecosystem*	Aanvoer/*Input*	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .
	Afvoer/*Output*	———	———	———	———
Vegetatie *Vegetation*	Aanvoer/*Input*	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .
	Afvoer/*Output*	———	———	———	———
Bodem *Soil*	Aanvoer/*Input*	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .
	Afvoer/*Output*	———	———	. . . . .	. . . . .
Veelvuldigheid en plaats van voorkomen van de handelingen *Frequency of anthropogenic actions*		Locaal, voornamelijk in de kommen; vrij veel voorkomend	Locaal in grasrijke gemeenschappen; weinig voorkomend	Locaal doch regelmatig, uitsluitend in het mesohalinicum. Vnl. op oeverwallen e.d. Ook riet en biezen	Locaal vrij intensief op slikken en lage gedeelten van het schor; ook binnendijks
Voorbeelden van terreinen *Examples of localities*		Schorren langs Krabbekreek en Eendracht; Spieringschor; schorren bij Ellewoutsdijk, Baarland en Waarde; het Zwin	Schorren langs de Zandkreek, schor bij Ossendrecht, Verdronken Zwarte Polder	Diverse terreinen langs het Haringvliet, O-deel Verdronken Land van Saaftinge, terreinen langs het Belgische deel van de Schelde, bijv. het Galgeschoor	Van de planten *Salicornia europaea* en *Aster tripolium* op diverse terreinen, o.a. Spieringschor, Goudplaat, schor ten N. van de Kreekrak, Kaloot, Schorren langs de Eendracht; diverse zilte inlagen en kreekrelicten binnendijks

TABLE 3. *Anthropogenic influences on the mud flats and salt marshes in the SW-Netherlands.*

van de meeste andere soorten (faciesvorming); slechts wanneer de beweiding zeer intensief is, moet de soort ten dele plaats maken voor *Salicornia europaea* die zeer weinig gegeten wordt (bijv. op het schor ten N. van Kats). *Agrostis stolonifera* subvar. *salina* gedraagt zich onder beweiding ongeveer op dezelfde wijze. *Festuca rubra* f. *litoralis* wordt bij voortdurende beweiding dikwijls grotendeels vervangen door *Juncus gerardii* die door zijn harde scheuten niet graag wordt gegeten (bijv. op het schor ten Z. van Bergen op Zoom). *Armeria maritima* lijkt zich onder beweiding uit te breiden en zich zelfs in het *Puccinellietum maritimae typicum* te vestigen. *Aster tripolium*, *Triglochin maritima* en *Plantago maritima* verdragen een matige beweiding goed. Van *Limonium vulgare* worden alleen in het voorjaar de zeer jonge bladen gegeten. Op lange tijd en tamelijk intensief tot zeer intensief beweide schorren verdwijnt deze soort echter geheel of nagenoeg geheel (schor ten westen van Kortgene). Ook *Halimione portulacoides* heeft sterk te lijden van beweiding. Bij deze soort is betre-

Branden *Burning*	Beweiden *Grazing*	Bemesten *Manuring*	Zaaien en Planten *Sowing and Planting*	Betreden *Treading*	Niets doen *No interference*
Slechts vloedmerken en dan zelden (langs de dijkvoet)	Zeer veel voorkomend op het gehele schor; ook op lage duintjes	Met natuurlijke mest zeer veel voorkomend; met kunstmest nooit	Alleen uitplanten van *Spartina townsendii*. Uitsluitend buitendijks op de slikken; in het verleden locaal intensief.	Locaal intensief, vooral langs de voet van dijk, strandwal en duin, op ruggen in het terrein.	Locaal, weinig voorkomend; meestal afgeronde, moeilijk toegankelijke terreinen
Schor ten N. van Oud-Vossemeer	Op bijna alle schorren, bijv. Kwade Hoek, schor ten N. van Kats (zeer intensief), Spieringschor, schor ten Z. van Bergen op Zoom, de Kaloot, schor bij Ossendrecht, Verdronken Land van Saaftinge	Overal waar beweid wordt; met guano locaal op diverse schorren (afslagranden, oeverwallen, ruggen); binnendijks bijv. in het krekengebied bij Westkapelle	In het verleden op het Springersgors, de Slikken van de Heene, het schor ten N. van de Kreekrak, N- en Z-Sloe, vóór de Zimmermanpolder en op het Verdr. Land van Saaftinge	Op verschillende terreinen, bijv. de Kaloot, het schor op de Schotsman en bij Ossendrecht	Kwade Hoek p.p., Springersgors, schor bij de Stroodorpepolder, schorren bij Woensdrecht en Ossendrecht p.p., Verdr. Land van Saaftinge p.p., Verdr. Zwarte Polder

ding (takbreuk) waarschijnlijk schadelijker dan het afvreten van de jonge scheuten, evenals bij *Scirpus maritimus*. Voorts geldt intensieve beweiding als het enige succesvolle bestrijdingsmiddel tegen overheersing door *Spartina townsendii* (SANDERS en VERHOEVEN, 1956).

Bemesting door de faeces van het vee heeft weinig invloed op de phanerogamenvegetatie. Schapenfaeces zijn waarschijnlijk zelfs van geen betekenis; op hogere terreinen geven faeces van koeien aan *Atriplex hastata* en na vertering soms ook aan *Bupleurum tenuissimum* vestigingsmogelijkheden.

Betreding heeft vooral plaats langs het vloedmerk, dus langs de voet van dijken, strandwallen, duinen, enz.; ook op ruggen in het terrein en bij drinkplaatsen. Op slibrijke grond ontwikkelen zich dan dikwijls tussen de overblijfselen van de oorspronkelijke vegetatie *Spergularia salina*, *Puccinellia distans* en *P. fasciculata* (zelden), in het α-mesohalinicum vergezeld van *Polygonion avicularis*-elementen (*Lolium perenne*, *Polygonum aviculare*, *Plantago major*, *Corono-*

pus squamatus, enz.), van *Agropyro-Rumicion crispi*-soorten *(Potentilla anserina)* en van *Atriplex hastata*. Op slibarme tot zandige bodem vindt men bij betreding voornamelijk *Plantago coronopus*, soms ook *Bupleurum tenuissimum*. Met betreding kan aanvoer van bepaalde diasporen samengaan.

Het zaaien en uitplanten is één van de facetten van de landaanwinningsactiviteiten van de mens. Deze activiteiten variëren van begreppelen (uitgraven) en het aanleggen van dammen (opwerpen) tot het zaaien en uitplanten van halophyten en eindigen doorgaans met bedijking (inlijving in het polderland), waarbij de zoutvegetatie te gronde gaat, zoal niet door de ontginning dan toch door deze isolatie van de invloed van de zee. Na 1900 is men begonnen de landaanwinning op biologische grondslag ter hand te nemen. De stoot daartoe gaf de ervaring dat *Spartina townsendii* de aanslibbing sterk kan bevorderen. Deze allopolyploïd werd in 1878 in de baai van Southampton ontdekt. Van daaruit breidde hij zijn areaal sterk uit, geholpen door de vele aanplantingen.

In Nederland hebben LOTSY en A. G. VERHOEVEN (1924), A. G. VERHOEVEN (1924, 1935, 1938, 1951), ZIJLSTRA (1934), JANSEN en SLOFF (1938), VAN EERDE (1942), KAMPS (1942, 1956, 1962), LODDER (1953) en KALKWIJK (1954) ervaringen met de *Spartina*-aanplant vastgelegd. In Duitsland KOLUMBE (1931, 1932a, 1932b, 1937), WOHLENBERG (1933a, 1934, 1936, 1938, 1939), LINKE (1937), KÖNIG (1948, 1949), IVERSEN (1950), SCHMIDT (1951), KRAUSE (1952) en WOHLENBERG en SNUIS (1955). In Denemarken JØRGENSEN (1934). Engelse bijdragen leverden CAREY en OLIVER (1918), OLIVER (1925, 1929), CHATER en JONES (1957) en GOODMAN, BRAYBROOKS en LAMBERT (1959). Voor Frankrijk kan worden volstaan met het standaardwerk van JACQUET (1949) te vermelden. In Duitsland heeft men door de minder gunstige resultaten met *Spartina townsendii* ook uitzaai van *Salicornia stricta* toegepast (bijv. WOHLENBERG, 1933a, 1934, 1936, 1938, 1939; WOHLENBERG en SNUIS, 1955; SANDERS en B. VERHOEVEN, 1956).

De geschiedenis van *Spartina townsendii* in Nederland begint volgens A. G. VERHOEVEN (schrift. meded.; vgl. ook JANSEN en SLOFF, 1938) in 1924 met een bezoek van Dr. J. P. Lotsy en ir. A. G. Verhoeven aan de Engelse zuidkust om in opdracht van de Regering na te gaan onder welke omstandigheden de plant daar groeit en hoe groot zijn slibvangend vermogen is. Vooruitlopend op de beslissing van de Regering zijn in mei van datzelfde jaar reeds 500 planten ingevoerd en in Zeeland uitgeplant. Het goede resultaat dat men daarmee kreeg, was aanleiding om in 1925 over te gaan tot de invoer van 40.000 stuks. Deze werden uitgeplant op de slikken van het Zuid-Sloe, de Braakman, het Verdronken Land van Saaftinge, ten Z. en ten N. van de Kreekrakdam en op de Slikken van de Heene. In luttele jaren ontstonden daar uitgebreide *Spartina*-velden. Later plantte men o.m. uit in het Noord-Sloe (voor de tweede maal), op het Springersgors, bij de dam in het Hellegat en vóór de Zimmermanpolder. Dit gebeurde ook op verschillende plaatsen in het Waddengebied langs de kust van Groningen en Friesland (VAN EERDE, 1942; KAMPS, 1962) en op het eilandje Griend (BROUWER c.s., 1950). Verschillende van deze aanplantingen zijn herhaaldelijk met nieuwe projecten uitgebreid. In het Haringvliet zijn voorts proeven met *Scirpus*-soorten genomen (VAN VEEN, 1953).

Het essentiële van zaaien en uitplanten is dat in de levensgemeenschappen elementen worden gebracht, die op dat moment daarin van nature niet zouden voorkomen, hetzij doordat kieming en vestiging door gebrek aan communicatie tussen diaspore en milieu achterwege blijft, hetzij door afwezigheid van de diasporen zelf (accessibiliteit). Evenals uitgraven en afplaggen storingen zijn in de sfeer van afvoer uit het oecosysteem, zijn zaaien en planten dit in de sfeer van aanvoer. Deze bij uitstek anthropogene handelingen hebben over een niet afzienbare tijd consequenties voor vegetatie en milieu. In het geval van *Spartina townsendii* is de toestand evenwel nog ingrijpender: Haar recente ontstaan zelf vormt bovendien een element van storing, zodat zij geen plaats heeft in de epharmonische ontwikkeling die de slikken- en schorrenvegetatie tijdens de successie doormaakt.

Tenslotte de niet door de mens beïnvloede terreinen. Strict genomen is in ZW-Nederland elk terrein door de mens beïnvloed, hetzij direct, hetzij indirect door de bedijkingen. Er zijn echter enkele schorren waar de anthropogene invloeden minimaal zijn, die in ieder geval niet worden beweid en bemest en waar niet wordt gemaaid, gegraven en geplagd. In het eu-halinicum en polyhalinicum kenmerkt de vegetatie van dergelijke schorren zich door veel *Halimione portulacoides*, *Limonium vulgare*, *Plantago maritima* en — op natte plaatsen — door veel *Aster tripolium* en *Triglochin maritima*. *Puccinellia maritima* komt wel regelmatig voor, doch treedt bijna steeds sterk op de achtergrond. Ook langs de Franse Kanaalkust bepalen vooral *Halimione portulacoides* en *Limonium vulgare* op onbeweide schorren het aspect (BEEFTINK, 1964b). In het α-mesohalinicum wordt *Puccinellia maritima* bij afwezigheid van beweiding grotendeels vervangen door *Scirpus maritimus* var. *compactus*. De grotere productie van organische bestanddelen die met de *Scirpus*-begroeiingen gepaard gaat, leidt tot subdominantie, soms tot dominantie van *Atriplex hastata* in deze gemeenschappen en tot een vitale ontwikkeling van *Elytrigia pungens* op de oeverwallen daarnaast.

In het algemeen wordt de informatie van geheel onbeweide herbosa op zilte gronden op de duur geringer; ook bij overbeweiding treedt verlies van informatie op. STÄRCKE (1944–45) heeft er op gewezen dat de differentiatie van graslandvegetaties is gekoppeld aan de wederzijdse aanpassing tussen herbivore zoogdieren en gewas, en dat deze vegetaties bij ontbreken van herbivorie dus verarmen.

HOOFDSTUK 3

CLASSIFICATIE VAN ZOUTPLANTENGEMEENSCHAPPEN

Classificeren is het vaststellen van herhaaldelijk terugkerende differentiaties (grenzen) in het vegetatiedek en de groepering van de tussen deze grenzen zich bevindende gemeenschappen tot een systeem van categoriën. Classificatie is mogelijk binnen het tijd-ruimtelijk verband waarin de vegetatie zich aan ons voordoet, doch ook onafhankelijk daarvan.

Tot de primaire ordenende activiteiten van de onderzoeker behoort het vaststellen van zoneringen, dus de classificatie in ruimtelijk verband. Daarbij worden ruimtelijke grenzen opgespoord met voorbijzien van grenzen in de tijd. Tevens bestudeert hij aan de hand van grenzen in de tijd de wetmatigheden in de successie. Zonatie en successie tonen ons de vegetatie in haar totale gedifferentieerdheid en staan daarbij tot elkaar in een complementaire verhouding.

Naast classificatie in tijd-ruimtelijk verband is het mogelijk de plantengemeenschappen te classificeren naar hun floristisch-structurele eigenschappen ongeacht hun plaats in de tijd-ruimte. Daarbij is de methode van de Frans-Zwitserse School gevolgd, die uitgaat van de trouw der soorten aan bepaalde gemeenschappen (BRAUN-BLANQUET, 1928, 1951; MELTZER en WESTHOFF, 1944; ELLENBERG, 1956).

3.1. ZONATIE

Onder zonatie verstaat men de ruimtelijke gedifferentieerdheid van de vegetatie in zones of gordels. Bij de zoutvegetatie treedt zonering meestal op zeer duidelijke wijze naar voren. Tevens valt het op dat de opeenvolging in zones langs de gehele Westeuropese en Westbaltische kust grote overeenkomsten vertoont. Het zou in belangrijke mate aan overzichtelijkheid bijdragen, indien het mogelijk zou zijn de zonering aan deze kusten in een daarvoor algemeen geldend schema in te delen.

Het blijkt dat voor het opstellen van een dergelijk schema zeer goed kan worden aangesloten bij de indeling van de zonale verschijnselen in de mariene epilithische flora en fauna, die kort geleden door DEN HARTOG (1959) uitvoerig is behandeld. Daarbij wordt onderscheid gemaakt tussen:

1. De supralittorale zone[12], aan de bovenzijde begrensd door het niveau waarboven het stuifwater (spray) van de branding geen invloed meer op de vegetatie uitoefent; aan de onderzijde afgesloten door een lijn die dicht bij het

[12] Aan deze, o.a. door T. A. en A. STEPHENSON (1949) gebezigde term wordt de voorkeur gegeven boven de term ‚region', die DEN HARTOG (1959) in navolging van KJELLMAN (1878) gebruikt. In de latijnse vorm heeft deze laatste term een specifieke plantengeografische definitie; in de engelse vorm is de betekenis te algemeen om in een dergelijke beperkte zin te worden toegepast. De term ‚étage', voorgesteld door FELDMANN (1938), is door haar gedefinieerdheid in de phytocoenologie (verticale gelaagdheid) ook niet bruikbaar.

MHW-niveau ligt. Deze zone kan nog worden onderverdeeld in twee gedeelten, een hoog gelegen deel dat alleen tijdens stormen aan stuifwater is blootgesteld (aërohaliene zone) een laaggelegen deel dat regelmatig onder invloed van branding en stuifwater staat of — zoals op de schorren — aan de bovenzijde door de stormvloedzone is begrensd.

2. De eu-littorale zone die zich bevindt tussen de benedengrens van de supralittorale zone en het niveau waar beneden het water in de regel niet zakt. Waar getijbeweging is, komt deze laatste grens min of meer overeen met het MLWS-niveau.
3. De sublittorale zone die zich bevindt tussen de benedengrens van de eu-littorale zone en het niveau waar beneden geen groei van algen of phanerogamen meer mogelijk is.

Hoewel de grenzen tussen deze zones in het algemeen op bevredigende wijze samenvallen met zonale verschijnselen in de zoutvegetatie, kunnen evenwel in tal van gevallen afwijkingen worden geconstateerd. Dit hoeft geen verwondering te wekken; immers, behalve de getijbeweging oefenen ook andere processen invloed op de zonering uit, met name die welke de vocht- en luchthuishouding en de saliniteit van de bodem betreffen.

Het bovenste deel van de supralittorale zone komt alleen op klif- en rotskusten en in de buitenste duinreep voor. Op de kliffen en rotsen is deze gordel gekenmerkt door o.m. *Armeria maritima, Cochlearia danica, Silene maritima* With., *Daucus gummifer* Lmk, *Festuca rubra* var. *pruinosa* (Hackel) Howarth (= *F. rubra* f. *litoralis* Hackel?), *Dactylis glomerata* var., *Spergularia rupicola* Le Jolis, *Inula crithmoides* L., *Lavatera arborea* L., *Brassica oleracea* en *Asplenium marinum* L. (cf. HEPBURN, 1952; BRAUN-BLANQUET en R. TÜXEN, 1952; CHRISTIANSEN, 1960; GÉHU en GÉHU-FRANK, 1961; GÉHU, 1960a, 1960c, 1962; BEEFTINK, 1964b). Op het schor is de bovengrens van het onderste deel van de supralittorale zone (EHWS) tegelijk ook de grens tot waar de zoutvegetatie zich naar boven toe uitstrekt. De benedengrens van het supralittoraal valt daar samen met de benedengrens van het *Puccinellietum maritimae*, wanneer deze niet door *Spartina townsendii* is verstoord. Zij valt dus tevens samen met de grens tussen schor en slik. Op de eilanden in de Eendracht ligt de benedengrens van het *Puccinellietum maritimae* gemiddeld op 8 cm ⁻MHW. Op het Spieringschor (N-Beveland), waar de ontwateringsomstandigheden minder gunstig zijn, valt deze grens gemiddeld gelijk met MHW.

De grens tussen de eu-littorale en sublittorale zones is aan de hand van de phanerogamen zeer moeilijk te bepalen; in de omgeving van deze grens komen slechts voor de niet algemene *Zostera marina* var. *stenophylla* A. et G. en *Z. marina* var. *marina*, die bovendien morphologisch moeilijk van elkaar kunnen worden onderscheiden. Het is mogelijk dat deze grens na onderzoek van de bodemfauna nauwkeuriger kan worden vastgesteld.

De aldus vastgestelde indeling kenmerkt zich biologisch door soorten die de resp. zones over het gehele Westeuropese en Westbaltische kustgebied begeleiden (basiszonering) en door soorten die dit slechts in beperkte mate doen (regio-

nale zoneringen). Op grond van de regionale zoneringen is het kustgebied in vier sectoren onderverdeeld, te weten:

1. De Noordatlantische sector (van de Lofoten tot langs het Skagerrak, de Faeröer en waarschijnlijk ook de noordkust van Schotland);
2. De Westbaltische sector (oostelijk tot ZO-Zweden en Rügen-Usedom);
3. De Centraalatlantische sector (van W-Jutland tot en met N-Bretagne, Groot-Brittannië en Ierland) en
4. De Zuidatlantische sector (van Z-Bretagne tot en met W-Portugal).

De grensgebieden tussen de sectoren, evenals de noordelijke en zuidelijke begrenzing van het Westeuropese kustgebied, vallen samen met de informatierijke contactgebieden tussen de verschillende klimaattypen (§ 2.2). Voor een verdere bespreking van de plantengeografische indeling van de Europese kustgebieden zij verwezen naar p. 80 en tabel 7.

Gebruik makend van deze verticale en horizontale indeling is voor de Westeuropese en Westbaltische kusten in tabel 4 de zonering weergegeven. Soorten die zich tot één sector beperken, zijn uiterst zeldzaam. In elke sector zijn de zones daarom gekenmerkt door een bepaalde combinatie van soorten; deze combinatie bestaat uit twee componenten: de basis-component die voor alle sectoren dezelfde is, en de neven-component die van sector tot sector verschilt. De plaatsbepaling van de soorten in de zones ging zoveel mogelijk met inachtneming van het niveau, waarop deze soorten hun optimale ontwikkeling bereiken. Bij de mollusk *Littorina saxatilis* is dit juist omstreeks het MHW-niveau het geval.

Gaan we na in hoeverre associaties de zones kenmerken, dan blijken de meeste tot twee of drie sectoren beperkt te zijn. Slechts drie associaties zijn in het gehele gebied vertegenwoordigd en wel in elke zone één: het *Puccinellietum maritimae* in de supralittorale zone, het *Salicornietum strictae* in de eu-littorale en het *Zosteretum marinae* in de sublittorale zone. Zij zijn de basis-associaties van het Europees-atlantische en Westbaltische kustgebied.

Naast de zonering langs de longitudinale macrogradiënt (de Westeuropese kust) kunnen wij de zonering langs de transversale macrogradiënten in ons onderzoek betrekken. Deze laatste is juist interessant, omdat verwacht mag worden dat zij van estuarium tot estuarium uiteenloopt (cf. § 2.3.2, p. 24). Bij gebrek aan voldoende vergelijkbaar materiaal uit de literatuur zullen wij ons echter beperken tot het terrein van onderzoek. In fig. 6 is de zonering weergegeven van de voornaamste syntaxa langs het Schelde-estuarium en op enkele plaatsen in het Oosterschelde-bekken, alles relatief t.o.v. de bovengrens van het *Puccinellietum maritimae*. De getallen bij de grenzen geven de gemiddelde hoogte t.o.v. NAP aan.

Twee verschijnselen vallen daarbij op: (1) Het beurtelings kleiner en groter worden van de verticale amplitude van de syntaxa langs het Schelde-estuarium en (2) het inversie-verschijnsel in de zonering.

Het eerste verschijnsel staat hier niet op zichzelf; het is waarschijnlijk zelfs

TABEL 4. Zonering op de slikken en schorren langs de Europees-atlantische en Westbaltische kusten.[1]

Zones *Zones*	Grenzen *Limits*	Basiszonering *Basic zonation*	Regionale zoneringen/*Regional zonations*			
			Noordatlantische sector *North Atlantic sector*	Westbaltische sector *West Baltic sector*	Centraalatlantische sector *Central Atlantic sector*	Zuidatlantische sector *South Atlantic sector*
	EHWS					
Supralittoraal[3]		Armeria maritima Juncus gerardii Glaux maritima	Carex mackenziei Festuca rubra	Juncus maritimus Parapholis strigosa Festuca rubra Carex extensa Artemisia maritima ssp. maritima (Ovatella myosotis)	Elytrigia pungens Juncus maritimus Parapholis strigosa Festuca rubra Carex extensa Artemisia maritima ssp. maritima Ovatella myosotis	Elytrigia pungens Juncus maritimus Parapholis strigosa Carex extensa (Artemisia maritima ssp. maritima) Ovatella myosotis
		Spergularia salina Puccinellia distans	(Carex subspathacea)		Halimione portulacoides Bostrychia scorpioides Assiminea grayana	Halimione portulacoides Bostrychia scorpioides
		Plantago maritima Aster tripolium ssp. tripolium Triglochin maritima	Carex salina	Halimione pedunculata Spergularia marginata Limonium vulgare ssp. pseudolimonium	Halimione pedunculata Spergularia marginata Limonium vulgare ssp. pseudolimonium	Spergularia marginata Limonium vulgare ssp. pseudolimonium
		Puccinellia maritima	Carex paleacea	Suaeda maritima	Suaeda maritima	Suaeda maritima
	MHW	Littorina saxatilis[2]				
Eu-littoraal[3]		Hydrobia ulvae Salicornia stricta Littorina littorea[2]		Zostera nana	Spartina townsendii (Salicornia radicans) (Spartina maritima) Zostera nana Zostera marina var. stenophylla	Spartina townsendii Salicornia radicans Spartina maritima Zostera nana
	MLWS					
Sublittoraal		Zostera marina var. marina				

[1] Voor de vaststelling van de verspreiding der Mollusken zijn de volgende werken geraadpleegd: FRIELE (1874), SARS (1878), BUCQUOY, DAUTZENBERG en DOLLFUS (1882), LOCARD (1892), GEYER (1909), DAUTZENBERG en FISCHER (1912, 1925), DAUTZENBERG en DUROUCHOUX (1913), NOBRE (1913, 1932), VAN BENTHEM JUTTING (1933, 1947), ANKEL (1936), EHRMANN (1937), BOETTGER (1944), MANDAHL-BARTH (1949), Census of the distribution of British non-marine Mollusca (ELLIS, 1951), JAECKEL (1952, 1958), MEYER (1955), BEEFTINK (1956,1964b), VAN DER HEIDE (1960) and GARMS (1961).

[2] Het is mogelijk dat deze Mollusken in de Noordatlantische sector niet op de slikken en schorren voorkomen, want zij vinden daar slechts weinig beschutting tegen de lage wintertemperaturen; de geraadpleegde literatuur is in dit opzicht niet duidelijk.

[3] Scandinavische onderzoekers noemen deze zones resp. geolittoraal en hydrolittoraal (cf. bijv. GILLNER, 1960).

TABLE 4. *Zonation on mud flats and salt marshes along the European-atlantic and Westbaltic coasts.*

zeer algemeen. Ook langs de longitudinale macrogradiënt komt het voor: Uit literatuurstudie en eigen waarnemingen is gebleken dat de verticale amplitude van bijv. *Aster tripolium, Suaeda maritima* en misschien ook *Spergularia marginata* in het noorden zeer smal is en naar het zuiden belangrijk toeneemt. Het zijn voorbeelden van het meest elementaire verloop van patronen van soorten of gemeenschappen. Ten opzichte van de soort of de gemeenschap die het patroon vormt, geeft de verticale amplitude in het algemeen een contrast aan van twee extremen. Een contrast, omdat de afstand tussen de uitersten van het patroon (de verticale amplitude) de spanwijdte van de specifieke milieuconfiguratie van de soort of de gemeenschap in zich bergt en deze spanwijdte de uitersten tot contrasterende tegenpolen maakt. Extreem, omdat de informatie-inhouden van de tegenpolen de uitersten zijn waarbij de soort of de gemeenschap tot ontwikkeling kan komen. De grenzen van het patroon geven dus het ruimtelijk verloop van de contrasterende extremen weer met betrekking tot de soort of de gemeenschap. Het grondmodel van dit ruimtelijk verloop bestaat uit convergerend of divergerend lopende grenzen. Evenwijdig verloop moet bij areaalpatronen als een bijzonder geval worden beschouwd; bij patronen van lagere orde (locale populatiepatronen) is evenwijdig verloop van de grenzen echter algemener.

Het tweede verschijnsel, dat van de inversie in de zonering, komt eveneens algemeen voor. In het Schelde-estuarium treedt het tussen Waarde en Ossendrecht op bij *Agrostis stolonifera* subvar. *salina* J. et W. en *Festuca rubra* f. *litoralis* Hackel. GILLHAM (1957a) constateerde deze zelfde inversie ook bij haar onderzoek langs het Exe-estuarium. Andere soorten die in stroomopwaartse richting hun standplaats ook op geleidelijk lagere niveaux vinden, zijn *Glaux maritima, Juncus gerardii, Spergularia salina* en *Puccinellia distans.* Voorts treedt langs de Westeuropese kust inversie op tussen het *Halimionetum portulacoidis* en het *Puccinellietum maritimae* wanneer de getij-amplitude een bepaalde waarde overschrijdt (§ 2.3.1, p. 19). Andere inversie-verschijnselen zijn aangetroffen bij *Juncus maritimus* t.o.v. *Elytrigia pungens* en bij *Puccinellia fasciculata* t.o.v. *P. distans.*

De informatie waarvoor de soorten open staan, kan dus in de zonering een verwisseling ondergaan. Meestal gaat het bij deze verwisseling echter slechts om een specifiek gedeelte van de totale informatie, nl. het voor de soort of gemeenschap meest critische dat ook wel met de term ‚master-process' wordt aangeduid. Bij de inversie-verschijnselen in de estuaria en bij die welke zich tussen *Juncus maritimus* en *Elytrigia pungens* resp. *Puccinellia fasciculata* en *P. distans* voordoen, betreft deze critische informatie in eerste instantie de saliniteit van de bodem. Bij inversie van het *Halimionetum portulacoidis* en het *Puccinellietum maritimae* is waarschijnlijk de lucht- en vochthuishouding van de bodem de critische factor.

3.2. SUCCESSIE

Onder successie verstaat men de opeenvolgende veranderingen die zich in de tijd in de floristische samenstelling en structuur van de vegetatie voordoen en de

overgang van de ene phytocoenose in de andere bewerkstelligen. Wat de richting betreft onderscheidt men progressieve successie wanneer de veranderingen leiden tot toenemende complicatie van de structuur; veranderingen in tegenovergestelde richting zou men regressieve successie kunnen noemen. Wegens de interne tegenstrijdigheid in deze laatste conceptie spreken MELTZER en WESTHOFF (1944) liever van resp. successie en regressie. Regressie treedt op onder invloed van natuurlijke storende omstandigheden (bijv. erosie) of onder invloed van de mens (beweiding, betreding, uitgraven). Een voorbeeld van regressie is de ontwikkeling van de facies van *Puccinellia maritima* bij beweiding uit een floristisch rijker *Puccinellietum maritimae typicum* en de verdere teruggang tot een *Salicornia europaea*-rijke phase wanneer de beweiding zeer intensief is. Na afloop van de storende invloed kan een secundaire successie inzetten. Dit is bijv. het geval na uitgraven en afplaggen van een gedeelte van het schor. Daarnaast komt cyclische successie voor als resultaat van bepaalde cyclische veranderingen in het milieu. Dit laatste successietype treedt misschien meer op dan wel wordt verondersteld en vertoont overgangen naar de interne cyclische reeksen binnen de phytocoenose; om dit aan te tonen is echter minutieus onderzoek noodzakelijk. Tenslotte vertoont de successie ook verschijnselen van concentratie en spreiding; zij worden aangeduid als resp. convergente en divergente successie.

In tabel 5 en 6 zijn voor ZW-Nederland de successiereeksen opgesteld. De meeste van de hierna te bespreken syntaxa hebben daarin een plaats gevonden. Progressie en regressie, divergentie en convergentie geven de richtingen aan waarin de reeksen zich voortzetten. Er dient evenwel te worden opgemerkt dat het in sommige gevallen zeer moeilijk is enige zekerheid omtrent de successie te verkrijgen. De enige afdoende methode — onderzoek aan permanente proefvlakten — vergt meestal zeer veel tijd en is in bepaalde gevallen door storende invloeden (massale vestiging van *Spartina townsendii*) niet eens uitvoerbaar. Het gevaar is niet denkbeeldig, dat men de zonering zonder meer gaat zien als de ruimtelijke uitdrukking van de successie (MELTZER en WESTHOFF, 1944, p. 272–273; MEIJER DREES, 1951).

Een voorbeeld waarbij in dit opzicht de schijn bedriegt, is de zonering van kom naar oeverwal. Zoals op een tweetal, nog zeer weinig door *Spartina townsendii* verstoorde terreinen (op de Schotsman, N-Beveland, en in de Eendracht bij Oud-Vossemeer) kon worden vastgesteld, verloopt de successie op het schor in twee parallelle series, één in de kom en één op de oeverwal. Deze series zijn door divergentie uit de slikserie ontstaan, na het *Salicornietum strictae* (tabel 5). Deze situatie is volledig in overeenstemming met hetgeen in § 2.4 over de genese van de slikken en schorren is vermeld.

Ook in de successiereeksen van de strandvlakten (tabel 6) zijn complicaties. Bijzondere aandacht is besteed aan de gemeenschappen die zich ontwikkelen dank zij ingrijpende veranderingen van het milieu in de tijd. Tot deze ingrijpende veranderingen behoren deponering van een vloedmerkpakket en sterke fluctuaties in het vochtgehalte en de saliniteit van de bodem. Beide typen van verandering leiden tot gehele of gedeeltelijke vernietiging van de oorspronke-

lijke begroeiing en tot de ontwikkeling van karakteristieke vegetatietypen, waarvoor R. TÜXEN (1950) de term ‚Teppich-Gesellschaften' heeft voorgesteld.

Deponering van vloedmerk leidt in de eu-haliene en polyhaliene zones tot de ontwikkeling van gemeenschappen van het *Atriplicion littoralis*, eventueel gemengd met elementen van het *Salsolo-Honckenyon peploidis* dat zich optimaal op door zand overstoven vloedmerk vormt. Op strandvlakten in het mesohalinicum, doch onder bepaalde omstandigheden ook reeds in het polyhalinicum (de Beer, de Kwade Hoek), vestigt de duinvegetatie (*Hippophaë rhamnoides*-gemeenschappen) zich in de stormvloedzone, zodat het vloedmerk daartussen terechtkomt. Onder invloed van deze omstandigheden ontwikkelen zich dan de hoog opschietende en liaanachtige gemeenschappen van het *Angelicion litoralis* (‚Schleier-Gesellschaften' sensu R. TÜXEN, 1950). Dat is ook het geval waar vloedmerk in de mesohaliene rietvelden wordt gedeponeerd.

De gemeenschappen, die zich vormen tijdens bepaalde sterke fluctuaties in het vochtgehalte en de saliniteit van de bodem, gepaard gaande met korstvorming van de toplaag, bestaan hoofdzakelijk uit kleine annuellen en rozetplanten *(Saginion maritimae)*. Naarmate de saliniteit van het milieu lager is, ontwikkelen zij zich op een lager niveau. Bij geleidelijke onttrekking van de standplaatsen aan de invloed van de zee, vormen zij misschien een successiereeks in de richting van het *Nanocyperion flavescentis*.

Over de verschijnselen in de vegetatie en het milieu die zich tijdens de successie voordoen, zijn wij slecht geïnformeerd. Dit vindt zijn oorzaak in het feit dat deze informatie alleen kan worden verkregen door langdurig minutieus onderzoek aan proefvlakten, aangevuld met experimenten die de veranderingen in het natuurlijke milieu nabootsen. De indruk bestaat echter dat evenals in de ruimte ook in de tijd ‚open' en ‚dicht' elkaar afwisselen, d.w.z. dat perioden met geen of weinig gerichte veranderingen in de vegetatie worden afgewisseld door perioden waarin juist wel belangrijke gerichte veranderingen plaats vinden. Dergelijke concentraties van veranderingen in de vegetatie behoeven niet noodzakelijkerwijs het gevolg te zijn van concentraties van gerichte veranderingen in het milieu als geheel, doch kunnen ook samenhangen met overschrijding van bepaalde drempelwaarden in de cyclische fluctuaties van de milieuprocessen in de tijd. Belangrijk is in dit verband de waarneming dat bepaalde soorten (bijv. *Spartina maritima, S. townsendii, Halimione portulacoides* en *Juncus maritimus)* voor hun kieming en vestiging blijkbaar slechts een relatief zeer korte periode de gelegenheid krijgen (cf. § 2.6.1). Het unieke in de successie komt hier wel sterk naar voren. Het vestigt de overtuiging, dat wanneer het daarmee corresponderende unieke in het milieu door verstoring of verstarring niet optreedt, één of meer stadia in de successie een afwijkende samenstelling en structuur zullen hebben of geheel worden overgeslagen, of zelfs dat de successie zich dientengevolge in een geheel andere richting zal voortzetten.

3.3. Classificatie op grond van floristische eigenschappen

3.3.1. *Uitgangspunten*

De uitgangspunten voor een classificatie hebben betrekking op materiaal en methode. In de eerste plaats dient het materiaal dat in code wordt verzameld (opnamen), voldoende betrouwbaar te zijn. Niet alleen moet de nauwkeurigheid van de coderingen (schattingen) voldoende groot zijn; ook dient garantie te kunnen worden gegeven dat het code-materiaal voldoende informatie over de vegetatie verschaft binnen de vooraf gestelde tijd-ruimte (cf. hiervoor § 1.4.2, p. 7).

De gevolgde classificatie-methodiek berust op de principes van de Frans-Zwitserse School. Daarbij hebben de onderstaande overwegingen gegolden:

1. Centraal is gesteld de trouw der taxa aan bepaalde groepen van gemeenschappen (phytocoenosen), als zijnde het meest doeltreffende criterium voor een classificatie gebaseerd op de floristische samenstelling (Braun-Blanquet, 1951, p. 560–561; Meltzer en Westhoff, 1944, p. 281–282). Deze trouw — hetzij in positieve, hetzij in negatieve zin — wordt bepaald aan de hand van de presentie, de abundantie-dominantie en de vitaliteit van de taxa in de opnametabellen. Voor de techniek van het vervaardigen van opnametabellen, de hantering van het trouwbegrip en de indeling in syntaxa[13] zij verwezen naar de genoemde handboeken en vooral ook naar Ellenberg (1956).
2. Taxa die naar de maatstaven van het schema van Szafer en Pawlowski (Braun-Blanquet, 1928) een voldoende sterke binding aan één bepaald syntaxon vertonen, worden kentaxa genoemd. Absolute trouw is echter uiterst zeldzaam. Naarmate de phytocoenologie haar veld van onderzoek vergroot, blijken steeds meer eertijds locaal of regionaal vastgestelde associatiekensoorten slechts in beperkte mate trouw aan de associatie te zijn, doordat blijkt (a) dat de kensoort niet in het gehele areaal van de associatie voorkomt (intraregionale kensoort sensu Meijer Drees, 1951); (b) dat de kensoort slechts in een gedeelte van het areaal, dat hij gemeenschappelijk heeft met dat van de associatie, trouw aan de betreffende associatie is (locale kensoorten sensu Meijer Drees, 1951); (c) dat de kensoort weliswaar regionaal een goede associatiekensoort is, doch in een ander regionaal gebied waar de associatie niet voorkomt, een ander syntaxon kenmerkt (circum- en vooral pararegionale kensoorten sensu Meijer Drees, 1951; bijv. bepaalde mediterraan-atlantische en amphi-atlantische soorten); (d) dat de kensoort binnen het beschouwde locale of regionale gebied slechts binnen een groep van verwante associaties trouw is aan een bepaalde associatie (differentiërende soort sensu stricto). Ook regionaal vastgestelde kensoorten van verbonden of orden blijken soms bij nader onderzoek geen absolute trouw te vertonen. Met name het onder (c) genoemde type van beperking kan zich daarbij voordoen. Dergelijke syntaxonomische moeilijkheden zullen toenemen naarmate de beschrijving en classificatie van de vegetatie voortgang vindt.

[13] Zie noot 7 op p. 38.

De meest eenvoudige oplossing voor dit probleem is — zoals reeds eerder is uiteengezet (BEEFTINK, 1962) — door met TUOMIKOSKI (1942, p. 178–179) de kensoort te beschouwen als een bijzonder geval van de differentiërende soort (zie ook DOING KRAFT, 1956; MOORE, 1962). Het begrip differentiërende soort wordt daarbij uitgebreid tot alle soorten, die, zowel intralocaal of -regionaal als in interregionaal verband, geen absolute trouw t.o.v. het betreffende syntaxon vertonen. In tegenstelling tot de kensoort s.s. typeert de differentiërende soort een syntaxon slechts t.o.v. een beperkt aantal andere syntaxa. Nu moet het mogelijk zijn met behulp van een bepaalde combinatie van differentiërende soorten een syntaxon t.o.v. alle andere te karakteriseren. Evenals een bepaalde combinatie van letters het gebruik van een letterslot mogelijk maakt en deze combinatie het slot van alle andere onderscheidt, zal een bepaalde combinatie van differentiërende soorten de sleutel zijn tot de herkenning van de phytocoenosen van een syntaxon en tevens het syntaxon van alle andere syntaxa onderscheiden. Een dergelijke combinatie van differentiërende soorten zal in het vervolg worden aangeduid met de term: differentiërende soortencombinatie (engels: differential species combination; duits: Trennartengefüge).

3. Een ander probleem is het onderbrengen in hogere syntaxa van soortenarme associaties die wat hun organisatie, levensvorm, structuur en oecologie betreft sterk verwant zijn, doch die weinig of nagenoeg geen gemeenschappelijke soorten bevatten en floristisch eigenlijk alleen gemeen hebben dat de respectieve kensoorten (tevens dominanten) tot hetzelfde genus behoren. Het gaat hier met name om de *Zostera-* en *Spartina*-associaties. Voor dergelijke gevallen wordt voorgesteld het begrip kentaxon, dat species en subspecifieke taxa omvat, tot het genus uit te breiden.

4. Een laatste probleem dat hier moet worden behandeld, is de vraag aan welke classificatie de voorkeur moet worden gegeven bij de indeling van associaties in verbonden en verbonden in orden: een ‚horizontale' of interregionale samenvoeging van syntaxa die op geografisch (vnl. klimatologisch) bepaalde floristische verschillen berusten, dan wel een ‚verticale' of intraregionale vereniging van syntaxa die op locaal (vnl. bodemkundig en microklimatologisch) bepaalde floristische verschillen berusten. KNAPP (1942, 1958) meent deze moeilijkheid te kunnen oplossen door de begrippen ‚Hauptassoziation' en ‚Gebietsassoziation' in te voeren. WENDELBERGER (1943, 1950) nam dit voorstel over en breidde het uit door tevens ‚Verbandsgruppen' te onderscheiden. Ook de indeling van PIGNATTI (1953) gaat in de eerste plaats uit van interregionale samenvoegingen. De syntaxonomische problematiek rond de keuze tussen ‚horizontale' en ‚verticale' classificatie is ook door WESTHOFF (1950), MEIJER DREES (1951) en BARKMAN c.s. (1958) behandeld. Meijer Drees komt tot de conclusie dat beide wijzen van indeling in principe gerechtvaardigd zijn, doch dat op grond van de werkwijze van de onderzoeker — primaire beschouwing vanuit de locale situatie — bij de classificatie van associaties de keuze op de vorming van intraregionale verbonden moet vallen. Hij verheelt zich echter niet dat daarbij gewrongen constructies zullen kunnen ontstaan. Er dient evenwel te worden opgemerkt dat dit laatste even goed het geval zal zijn, wanneer de keuze op de ‚horizontale'

classificatie zou zijn gevallen. Meijer Drees spreekt zich bovendien niet uit over de wijze van samenvoeging van verbonden tot orden.

Een algemene, wellicht meer adequate oplossing zou van het onder (1) en (2) gestelde moeten uitgaan: de vooropstelling in alle gevallen van de trouw als criterium[14] en de loslating van de eis dat associaties, verbonden, enz. zoveel mogelijk door kentaxa s.s. dienen te zijn gekarakteriseerd (cf. de definitie van de associatie door MEIJER DREES, 1951, p. 99). Deze uitgangspunten maken binnen het hiërarchische systeem van de Frans-Zwitserse School een maximale hantering van de trouw in de floristische verwantschap mogelijk. De consequentie kan echter zijn dat dan de ‚verticale' samenvoeging van syntaxa in de ene klasse op een lager niveau in het hiërarchische systeem zal moeten plaats hebben dan in de andere klasse. Zo zou het kunnen voorkomen dat bij klassen, waarvan het areaal disjunct is of uit bandvormige patronen bestaat (zoals bij de *Asteretea tripolium*) de ‚verticale' samenvoeging op een lager niveau in het systeem moet worden doorgevoerd dan bij klassen met een aaneengesloten en zich in verschillende richtingen uitstrekkend areaal.

3.3.2. *Syntaxonomische indeling van de Europese zoutplantengemeenschappen*

In deze paragraaf zullen van de meeste klassen eerst enige syntaxonomische aspecten worden besproken. Daarna zal aan de hand van een schema de geografische verspreiding van de hogere syntaxa in Europa worden toegelicht.

Zosteretea en *Ruppietea*

De instelling van een afzonderlijke klasse voor de *Zostera*-gemeenschappen met als enige orde de *Zosteretalia* is reeds in 1953 door PIGNATTI voorgesteld. Later hebben R. TÜXEN (1955) en R. TÜXEN en OBERDORFER (1958) onafhankelijk van Pignatti ook deze totale scheiding van de *Ruppia*- en *Potamogeton*-gemeenschappen voorgestaan. Kortgeleden heeft J. TÜXEN (1960) bovendien een algehele scheiding tussen de *Ruppia*- en de *Potamogeton*-gemeenschappen bepleit (cf. ook R. TÜXEN, 1961, 1962; WESTHOFF, 1961). In hoeverre deze opsplitsingen gerechtvaardigd zijn, kan niet worden beoordeeld. In verhouding tot hun grote verspreiding zijn deze gemeenschappen nog slechts incidenteel onderzocht. Wel lijken in Europa het *Zosterion* en het *Ruppion* zich slechts op weinig plaatsen te vermengen (bijv. in de Oostzee). Hetzelfde is waarschijnlijk het geval met het *Zosterion* en het *Posidonion* Br.-Bl. 1931.

Het fraaie onderzoek van Kornaś en medewerkers aan de submerse vegetatie in de Golf van Gdańsk (KORNAŚ en MEDWECKA-KORNAŚ, 1949; KORNAŚ, 1959; KORNAŚ c.s., 1960) geeft nog aanleiding tot enkele opmerkingen. Deze onderzoekers brengen de *Zostera marina*-gemeenschappen onder in het *Zostero-Furcellarietum* en deze associatie tezamen met nog enkele algengemeenschappen in het *Furcellarion fastigiatae*. Het *Zostero-Furcellarietum* evenals het *Furcellarion fastigatae* lijken echter wegens de inhomogeniteit van het substraat geen

[14] Hoewel moet worden verwacht, dat in de syntaxonomie de structuur van de vegetatie als diagnostisch kenmerk een steeds belangrijker plaats zal gaan innemen, blijft binnen de formatie de vooropstelling van de trouw als criterium ongetwijfeld gehandhaafd.

aanvaardbare eenheden te zijn: De phanerogamen hebben de zand- of slikbodem tot substraat, de algen bevinden zich los drijvend in het water of worden vastgehouden door de byssus van mossels. De situatie is vergelijkbaar met die tussen de *Potametea* en de *Lemnetea* (cf. R. TÜXEN en OBERDORFER, 1958). Om dezelfde reden horen bij PIGNATTI (1953) in de *Zosteretea* ook geen algengemeenschappen thuis.

Thero-Salicornietea

Terecht heeft R. TÜXEN in 1950 voorgesteld de éénjarige *Salicornia*-gemeenschappen (*Thero-Salicornion* s.s.) van de *Suaeda maritima*-gemeenschappen (*Thero-Suaedion* s.s.) te scheiden. Hoewel *Suaeda maritima* zowel in *Salicornia europaea*-gemeenschappen als in vloedmerkgemeenschappen voorkomt, vertoont zij door haar grotere vitaliteit in de laatste en door haar faciesvorming op algenvloedmerken en andere standplaatsen, rijk aan vrijkomende stikstofverbindingen, een duidelijk grotere affiniteit tot de *Cakiletea maritimae*. Zoals ook R. TÜXEN en OBERDORFER (1958) vaststellen, heeft dit standpunt tot consequentie dat het *Thero-Salicornion* em. R.Tx. geen floristische verwantschap meer vertoont met de mediterrane verbonden *Salicornion fruticosae* en *Staticion galloprovincialis*, zodat een afsplitsing van de *Salicornietea* Br.-Bl. et R.Tx. 1943 noodzakelijk is. De toevoeging ‚*strictae*' door R. TÜXEN en OBERDORFER (1958) aan de orde- en klassenaam gegeven, lijkt evenwel niet alleen overbodig doch zelfs een te ver doorgevoerde beperking, zolang de taxonomie en oecologie van de verschillende éénjarige *Salicornia*-typen niet voldoende is onderzocht.

Spartinetea

De *Spartina*-gemeenschappen zijn door de Europese phytocoenologen lange tijd in de *Salicornia europaea*-syntaxa ondergebracht, hetzij op het niveau van de associatie (BRAUN-BLANQUET, 1933; BRAUN-BLANQUET en DE LEEUW, 1936; WESTHOFF, 1942, 1946), hetzij op het niveau van het verbond (CORILLION, 1953; R. TÜXEN, 1955). De *Spartina*- en *Salicornia*-gemeenschappen sluiten elkaar echter volledig uit. Terecht heeft CONARD (1935, 1952) daarom de eerste in afzonderlijke, amphi-atlantische eenheden ingedeeld: het *Spartinion* en de *Spartinetalia*. Deze indeling is door R. TÜXEN (1961, 1962) overgenomen en verder uitgewerkt door de instelling van de klasse *Spartinetea* (cf. BEEFTINK, 1962). Floristisch kunnen deze eenheden alleen worden gekarakteriseerd door het genus *Spartina* als kentaxon op te vatten.

Asteretea tripolium

De syntaxonomie van de Westeuropese zoutplantengemeenschappen uit de supralittorale zone loopt tamelijk veel uiteen en is daardoor verwarrend. Men kan niet minder dan vier indelingsschema's onderscheiden:

1. Het schema van CHRISTIANSEN (1927, 1934), dat alleen bij DAHL en HADAČ (1941) navolging vond.
2. Het schema van BRAUN-BLANQUET en DE LEEUW (1936), dat alleen in Nederland werd gevolgd.

3. Het schema van R. TÜXEN (1937) met varianten van LIBBERT (1940) en BRAUN-BLANQUET en R. TÜXEN (1943), gebaseerd op de indeling die BRAUN-BLANQUET (1933, 1952) van de mediterrane zoutplantengemeenschappen geeft.
4. Het schema van CORILLION (1953).

Uitgezonderd CHRISTIANSEN (1927, 1934) hebben alle auteurs de associaties van de lage schorren en die van de hoge schorren in afzonderlijke hogere syntaxa ingedeeld. Meestal heeft men deze scheiding tot op het niveau van het verbond doorgevoerd (BRAUN-BLANQUET en DE LEEUW, 1936; LIBBERT, 1940; BRAUN-BLANQUET en R. TÜXEN, 1943; CORILLION, 1953), soms ook tot op het niveau van de orde (R. TÜXEN, 1937; WENDELBERGER, 1943, 1950). In het laatste geval was dit steeds omdat men de *Salicornia*- en *Puccinellia*-gemeenschappen, in twee afzonderlijke verbonden ondergebracht, met elkaar wilde verenigen.

Het zou te ver voeren nader op deze vier indelingsschema's in te gaan. Zoals uit het voorgaande is gebleken, zijn in deze studie in overeenstemming met de latere ontwikkeling van de syntaxonomie de *Salicornia*-, *Suaeda*- en *Spartina*-gemeenschappen afgesplitst en in afzonderlijke hogere syntaxa opgenomen. Bovendien is het wenselijk de gemeenschappen, die kenmerkend zijn voor de contactzone tussen zilt en zoet milieu, van de eigenlijke zoutplantengemeenschappen af te splitsen. Bedoeld worden gemeenschappen die hier zijn ondergebracht in het *Saginion maritimae*, in het *Agropyro-Rumicion crispi* (p.p. in het onderverbond *Loto-Trifolion*) en in het *Angelicion litoralis*.

Na deze eerste afbakening is het noodzakelijk ook geografisch het terrein te begrenzen. Aangezien vooralsnog alleen van Europa voldoende documentatiemateriaal beschikbaar is, moet de classificatie voorlopig tot dit werelddeel beperkt blijven. Het gaat dus om de zoutplantengemeenschappen van de arctische, baltische, atlantische en mediterrane kusten, alsmede van de midden-europese en pontisch-pannonische zilte moerassen en zoutsteppen.

Voor deze gemeenschappen moeten wij de syntaxonomische indeling van BRAUN-BLANQUET (1933, 1952) eerst aan een beschouwing onderwerpen. Deze classificatie is namelijk door verscheidene onderzoekers (R. TÜXEN, 1937, 1955, 1957; LIBBERT, 1940; WENDELBERGER, 1943, 1950; VODERBERG, 1955; FRÖDE, 1958; R. TÜXEN en OBERDORFER, 1958; GILLNER, 1960) — de opsteller zelf niet uitgezonderd (BRAUN-BLANQUET en R. TÜXEN, 1943, 1952; BRAUN-BLANQUET c.s., 1952) — ook bij zoutplantengemeenschappen buiten de mediterrane regio toegepast en is daardoor de enige die in Europees verband wordt gebruikt. Het blijkt dan dat de zoutplantengemeenschappen uit de gematigde, boreale en arctische streken van Europa niet in de, oorspronkelijk voor het mediterrane gebied opgestelde klassen *Salicornietea fruticosae* en *Juncetea maritimi* kunnen worden ondergebracht. Deze gemeenschappen bevatten nl. geen soorten, op grond van welker verspreiding in de mediterrane regio men tot samenvoeging in deze klassen kan besluiten. Anderzijds zijn de kentaxa van de mediterrane *Salicornietea fruticosae* en *Juncetea maritimi* in hun verspreiding hetzij tot de mediterrane regio beperkt, hetzij — wanneer het areaal zich wel tot in de ge-

matigde streken van Europa uitstrekt — niet kenmerkend voor de hiervoor omschreven zoutplantengemeenschappen als geheel. Met name *Juncus maritimus* is in het atlantische en baltische kustgebied slechts een facultatieve halophyt met een optimum in bepaalde grenssituaties tussen zout en zoet milieu *(Agropyro-Rumicion crispi)*. Wij brengen daarom de atlantische met de westbaltische, arctische en pro parte de pontisch-pannonische zoutplantengemeenschappen onder in een nieuwe klasse, de *Asteretea tripolium*. Kentaxa van deze klasse zijn *Aster tripolium* s.l., *Plantago maritima* s.l. en *Triglochin maritima* (BEEFTINK, 1962).

De overgangsgebieden tussen de *Asteretea tripolium* enerzijds en de mediterrane *Salicornietea fruticosae* en *Juncetea maritimi* anderzijds bevinden zich met name langs de westkust van Portugal (FONTES, 1945) en in de omgeving van Venetië en Triëst (PIGNATTI, 1953). De zoutvegetatie van deze gebieden biedt daardoor, van locaal standpunt uit gezien, grote syntaxonomische moeilijkheden. Naar het oosten eindigt de *Asteretea tripolium* tegen de, in het pontisch-pannonische gebied vooruitspringende, zuidrussische en centraalaziatische (irano-turanische) zoutsteppenvegetatie, die in de *Halostachyetalia* Ţopa 1939 en het *Festucion pseudovinae* Soó 1933 zijn ingedeeld.

De *Asteretea tripolium* zijn in drie regionale orden onderverdeeld: (1) De arctische *Cariceto-Puccinellietalia;* de plaats van deze orde in de *Asteretea tripolium* is evenwel nog voorlopig, omdat haar plaats in het systeem t.o.v. de arctische zoutplantengemeenschappen van Amerika en Azië nog opgehelderd moet worden; (2) De atlantisch-baltische *Glauceto-Puccinellietalia* en (3) de pontisch-pannonische *Puccinellietalia*. Uitgaande van deze indeling komen wij dan tot het volgende schema (cf. ook BEEFTINK, 1962):

Klasse: *ASTERETEA TRIPOLIUM* Westhoff et Beeftink 1962.
Kentaxa: *Aster tripolium* s.l., *Plantago maritima* s.l. en *Triglochin maritima*.

Orde I (arctisch): *Cariceto-Puccinellietalia* Beeftink et Westhoff ordo nov.
Differentiërende soortencombinatie: *Plantago maritima* ssp. *borealis* (Lange) Bl. et D., *Stellaria humifusa* Rottb. en *Potentilla egedii* Wormskj.; waarschijnlijk alle tevens kentaxa.

Verbond A: *Puccinellion phryganodis* Hadač 1946.
Kentaxon: *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr.

Verbond B: *Caricion glareosae* Nordhagen 1954.
Kentaxon: *Carex glareosa* Wahlenb.

Orde II (atlantisch en west- tot zuidbaltisch): *Glauceto-Puccinellietalia* Beeftink et Westhoff 1962.
Differentiërende soortencombinatie: *Limonium vulgare* ssp. *pseudolimonium* (Rchb.) Gams (kentaxon), *Spergularia marginata* (tegenover orde I) en transgrediërende verbondskentaxa zoals *Puccinellia maritima* en *Armeria maritima*.

Verbond A: *Puccinellion maritimae* R. Tx. 1937.
Kentaxon: *Puccinellia maritima*.

Verbond B: *Armerion maritimae* Br.-Bl. et De Leeuw 1936.

Differentiërende soortencombinatie: *Armeria maritima* ssp. *maritima* (kensoort binnen de zoutplantenformatie), *Glaux maritima*, *Festuca rubra* L. ssp. *rubra* var. *rubra* f. *litoralis* Hackel en *Juncus gerardii* (tegenover verbond A en C van deze orde).

Een verdere opdeling van het *Armerion maritimae* in de verbonden *Junceto-Caricion* en *Festucion*, zoals CORILLION (1953) voorstelt, is niet aanvaardbaar. Deze splitsing berust eerder op de dominantie van enkele soorten dan op de floristische samenstelling van de gemeenschappen als geheel. Bovendien wordt de indeling van Corillion niet bevestigd door het opnamemateriaal buiten Bretagne.

Verbond C: *Puccinellio maritimae-Spergularion salinae* Beeftink all. nov.

Differentiërende soortencombinatie: *Spergularia salina* (tegenover verbond A en B van deze orde), *Puccinellia maritima*, *Aster tripolium* ssp. *tripolium* en *Salicornia europaea* coll. (tegenover het *Cypero-Spergularion salinae* van de *Puccinellietalia*).

Orde III (pontisch-pannonisch): *Puccinellietalia* Soó 1940 em. Vicherek 1962.

Differentiërende soortencombinatie: *Aster tripolium* ssp. *pannonicus* (Jacq.) Soó (kentaxon), *Spergularia marginata* (tegenover orde I) en transgrediërende verbondskentaxa.

Verbond A: *Puccinellion peisonis* (Wendelberger 1943) Soó 1957 nom. mut.?[16]

Kentaxa: *Puccinellia peisonis* (Beck) Jáv. en *Lepidium cartilagineum* (J. May.) Thell.

Verbond B: *Puccinellion limosae* Wendelberger 1943.

Kentaxa: *Puccinellia limosa* (Schur) Holmb., *Camphorosma annua* Pall. en *Matricaria chamomilla* ssp. *bayeri* (Kan.) Hay.

Verbond C: *Cypero-Spergularion salinae* Slavnić 1948.[16]

Differentiërende soortencombinatie: *Crypsis aculeata*

[16] (nomen mutatum) wordt op voorstel van WESTHOFF (n.p.; reeds toegepast in BEEFTINK, 1962, p. 343) aan de auteursnaam toegevoegd, wanneer de door deze auteur voorgestelde wijziging uitsluitend van nomenclatorische aard is en aan de inhoud van het syntaxon niets veranderd. Het citeren van een auteursnaam na een tussen haakjes geplaatste andere auteursnaam, zondere verdere toevoeging, ware in dit geval misleidend, daar het in de syntaxonomie gebruikelijk is dit te doen wanneer de tweede auteur de inhoud van de door de eerste auteur gebruikte naam heeft veranderd; eigenlijk zou dan dus steeds ‚em.' moeten worden toegevoegd. Overigens is het niet zeker, dat het hier slechts een naamsverandering van uitsluitend nomenclatorische aard betreft: WENDELBERGER (1943, 1950) onderscheidt het *Puccinellion salinariae*, doch de systematiek en oecologie van *Puccinellia distans* ssp. *peisonis* (Beck) Soó t.o.v. die van *P. distans* ssp. *transsilvanica* (Schur) Soó (= *P. salinaria* Holmb.) is voorzover bekend nog niet opgehelderd.

[16] SLAVNIĆ (1948) noemt dit verbond *Cyperio-Spergularion salinae;* schrijver dezes geeft voor de samengestelde namen van verbonden echter de voorkeur aan het voorstel van MEIJER DREES (1951, p. 199), om de stam van de eerste geslachtsnaam de uitgang -o te geven in plaats van -eto of -io.

(L.) Ait., *Cyperus pannonicus* Jacq. (kentaxa?), *Spergularia salina* en enkele associatiekentaxa (tegenover verbond A en B van deze orde).

De associaties van het door WENDELBERGER (1943, 1950) ingestelde *Juncion gerardi* bevatten zoveel *Agropyro-Rumicion* (incl. *Loto-Trifolion*)-elementen, dat van dit verbond hoogstens de *Juncus gerardi-Scorzonera parviflora*-associatie Wendelberger 1943 (= *Juncetum gerardi pannonicum* cf. Soó, 1957) en het *Astereto-Triglochinetum* (Soó 1927) Ţopa 1939 tot de zoutplantengemeenschappen kunnen worden gerekend (cf. ook de beschrijving van het *Juncion gerardi* door VICHEREK, 1962); ook de syntaxonomische plaats van de *Triglochin maritima-Scorzonera parviflora*-associatie Altehage 1939 bij ALTEHAGE en ROSZMANN (1939) is nog onduidelijk. De met het atlantisch-baltische *Armerion maritimae* vicariërende gemeenschappen zijn in Midden- en Oost-Europa waarschijnlijk dus tot op één associatie gereduceerd. Het *Beckmannion eruciformis* Soó 1933 behoort eveneens niet tot de zoutplantengemeenschappen sensu stricto (cf. ook R. TÜXEN, 1950). Van het *Festucion pseudovinae* Soó 1933, tenslotte, is de syntaxonomische plaats ook nog onzeker: Soó (1947a, 1947b, 1957) brengt dit verbond met de vorige onder in de *Puccinellietalia* Soó 1940. Volgens WENDELBERGER (1950) behoort het echter tot de *Halostachyetalia* (Grossheim 1929) Ţopa 1939, een orde van de zuidrussisch-centraalaziatische (irano-turanische) zoutsteppen en volgens de roemeense onderzoeker Ţopa een vicariant van de mediterrane *Salicornietalia*.

De pontisch-pannonische sector vormt het grensgebied tussen de europese en de irano-turanische regio. Naast een eigen karakter — het gebied is door een hoge informatie rijk aan endemen (WENDELBERGER, 1950) — vertoont het nog zoveel met West-Europa gemeenschappelijke elementen, dat men een groot gedeelte van de zoutplantengemeenschappen tot de *Asteretea tripolium* kan rekenen. Een nauwkeurige afbakening van deze klasse naar het Oosten kan evenwel niet worden gegeven.[17]

Salicornietea fruticosae en *Juncetea maritimi*

De zoutplantengemeenschappen van de mediterrane regio hebben met die van overig Europa relatief veel minder soorten gemeen dan de gemeenschappen van de pontisch-pannonische sector. Struikvormige *Chenopodiaceae* en *Limonium*-soorten nemen daar een grote plaats in. De klasse- en ordekensoorten van de *Asteretea tripolium* zijn hier in verhouding tot het grote gebied slechts over een beperkt areaal verspreid (cf. EIG, 1931, 1932; HERMANN, 1956) en concentre-

[17] Uit publicaties van ITO (1959, 1961, 1962) en de voordracht van Prof. Dr. A. Miyawaki (Yokohama) tijdens het symposion ‚Plantensociologische Systematiek', dat door de Internationale Vereniging voor Vegetatiekunde van 23 tot 26 maart 1964 in Stolzenau/Weser is gehouden, blijkt dat in Hokkaido (Japan) de zoutvegetatie, met uitzondering van de *Zostera*- en *Salicornia*-gemeenschappen, zeer goed in de *Asteretea tripolium* kan worden ondergebracht.

ren zich bovendien dikwijls in lagere syntaxa. De meeste verwantschap met West-Europa vertoont nog het NW-deel van de mediterrane regio, in het bijzonder de kust rondom Venetië (PIGNATTI, 1953).

Voor zover de samenstelling van de mediterrane zoutplantengemeenschappen bekend is — en dat is in verhouding tot de uitgestrektheid van het gebied slechts in geringe mate het geval — verdient het voorkeur deze naar het voorbeeld van Braun-Blanquet in twee afzonderlijke klassen op te nemen. In overeenstemming met EIG (1931, 1932, 1946), FREI (1937), ROTHMALER (1943), KILLIAN en LEMÉE (1948), BRAUN-BLANQUET et al. (1952), OBERDORFER (1952), PIGNATTI (1953), TADROS (1953), BRAUN-BLANQUET en DE BOLÓS (1957), TADROS en ATTA (1958) en R. TÜXEN en OBERDORFER (1958) zou deze indeling voorlopig als volgt moeten zijn:

Klasse: *SALICORNIETEA FRUTICOSAE* (Br.-Bl. et R.Tx. 1943) R.Tx. et Oberdorfer 1958.

Kentaxon: *Salicornia fruticosa* L. (trouwgraad selectief).

Orde I (west- en oostmediterraan): *Salicornietalia fruticosae* (Br.-Bl. 1931) R.Tx. et Oberdorfer 1958.

Verbond (west- en oostmediterraan): *Salicornion fruticosae* Br.-Bl. 1931.

Kentaxon: *Salicornia fruticosa* L. (trouwgraad preferent).

Orde II (west- en oostmediterraan): *Limonietalia* Br.-Bl. et De Bolós 1957.

Kentaxa: Niet duidelijk vastgesteld; BRAUN-BLANQUET en DE BOLÓS (1957) geven op *Sphenopus divaricatus* (Gouan) Rchb., *Lepturus incurvatus* (L.) Trin., *Hutchinsia procumbens* (L.) Desvaux, *Frankenia intermedia* DC, *Artemisia gallica* Willd. en *Atriplex hastata* L. var. *salina* Wallr.; voorts *Arthrocnemum glaucum* (Del.) Ung.-Sternb., *Suaeda fruticosa* (L.) Forsk. ssp. *brevifolia* Moq., *Inula crithmoides* L. en vertegenwoordigers van het geslacht *Limonium*. De eerste drie soorten lijken eerder kenmerkend te zijn voor mediterrane *Saginion maritimae*-gemeenschappen (cf. p. 133).

Verbonden: Onderscheiden zijn: (A) *Staticion galloprovincialis* Br.-Bl. 1931 (Z-Frankrijk), (B) *Eu-Staticion* Rothmaler 1943 (Z-Portugal), (C) *Staticion orientale* Oberdorfer 1952 (Griekenland), (D) *Limonion ferulacei* Pignatti 1953 (Marokko-Tunesië), (E) *Limoniastrion monopetali* Pignatti 1953 (Spanje-Tunesië) en (F) *Halo-Artemision* Pignatti 1953.[18] De beide verbonden (D) en (E) komen waarschijnlijk ongeveer overeen met resp. het (G) *Halocnemion occidentale* en het (H) *Limoniastro-Nitrarion* van BRAUN-BLANQUET (1949). Tenslotte is nog het

[18] De onderverbonden *Boreo-Puccinellion* Pignatti 1953 en *Puccinellion mediterraneum* Pignatti 1953 kunnen waarschijnlijk niet gehandhaafd blijven: de eerste eenheid vertoont floristisch weinig verschil met het *Staticion galloprovincialis*, de tweede is grotendeels identiek met het *Salicornion fruticosae*.

(I) *Suaedion brevifoliae* Br.-Bl. et De Bolós 1957 (Spanje) onderscheiden. Van hun onderlinge verwantschap geeft het volgende staatje een indruk.

	Limonium ferulaceum Ktze	Halocnemum strobulaceum Bieb.	Arthrocnemum glaucum (Del.) Ung.-Sternb.	Limoniastrum monopetalum Boiss.	Suaeda fruticosa Forsk. ssp. brevifolia Moq.
Eu-Staticion	+	—	—	—	—
Limonion ferulacei	+	+	+	—	—
Staticion orientale	—	+	+	(+)	—
Limoniastrion monopetali	(+)	(+)	(+)	+	—
Staticion gallo-provincialis	—	—	+	+	—
Suaedion brevifoliae	—	—	+	—	+

Klasse: *JUNCETEA MARITIMI* Br.-Bl. 1931 em. Beeftink 1964.

Orde: *Juncetalia maritimi* Br.-Bl. 1931 em. Beeftink 1964.

Waarschijnlijk circum-mediterraan, doch naar het oosten in betekenis afnemend. De atlantisch-baltische en pontisch-pannonische zoutplantengemeenschappen kunnen niet in deze klasse worden ondergebracht. Bovendien is *Juncus maritimus* in het atlantische gebied slechts een facultatieve halophyt met een optimale ontwikkeling in het *Agropyro-Rumicion crispi*. De atlantisch-baltische zoutplantengemeenschappen (uitgezonderd de therophytengemeenschappen en de *Spartina*-associaties) zijn met de arctische en pontisch-pannonische (p.p.) in de klasse *Asteretea tripolium* ingedeeld.

Kentaxa: Niet met zekerheid bekend; genoemd worden o.a. *Juncus maritimus*, *J. acutus* L., *Sonchus maritimus* L., *Carex extensa*, *Agropyron acutum* R. et S. *(= Elytrigia pungens?)* en *Tetragonolobus siliquosus* Roth (BRAUN-BLANQUET et al., 1952; BRAUN-BLANQUET en DE BOLÓS, 1957).

Verbonden: onderscheiden zijn: (A) *Juncion maritimi* Br.-Bl. 1931; (B) *Plantaginion crassifoliae* Br.-Bl. 1931 (beide Z-Frankrijk en Spanje) en (C) *Tetragonolobion siliquosi* Pignatti 1953 (N-Italië). Deze verbonden zijn nog slechts locaal beschreven.[19]

De *Juncetalia maritimi* bevatten langs de noordoever van het west-mediterrane gebied een aantal soorten die in overig Europa tot de *Agropyro-Rumicion crispi*-soorten behoren.

Saginetea maritimae

De syntaxonomische plaats van deze gemeenschappen van winterannuellen en kleine rozetplanten — met als centrale soorten *Sagina maritima*, *Plantago*

[19] Het *Trifolion maritimi* Br.-Bl. 1931 kan wegens zijn geringe floristische verwantschap met de andere verbonden van deze orde wel nauwelijks als verbond van de *Juncetalia maritimi* opgevat worden.

coronopus, Parapholis strigosa, Armeria maritima, Cochlearia danica en *Bupleurum tenuissimum* — is lange tijd omstreden geweest (R. TÜXEN, 1937, 1957; WESTHOFF, 1947). Zij ontwikkelen zich namelijk langs de atlantische en westbaltische kusten met name in het grensgebied tussen het *Armerion maritimae* en het *Koelerion albescentis*, waardoor zij deels tot de *Asteretea tripolium*, deels tot de *Sedo-Scleranthetea* (cf. R. TÜXEN, 1962) zouden moeten worden gerekend (WESTHOFF, 1947). Aangezien deze gemeenschappen zich duidelijk als een eenheid presenteren, is deze situatie echter zeer onbevredigend. Voortbouwend op het door R. TÜXEN (1950) ingevoerde begrip ‚Teppich-Gesellschaft' ontwikkelden WESTHOFF c.s. in 1961 daarom de gedachte deze gemeenschappen als een geheel zelfstandige syntaxonomische eenheid op te vatten (*Saginetea maritimae; Saginetalia maritimae; Saginion maritimae* Westhoff, Van Leeuwen et Adriani 1961). Dit standpunt is later door R. TÜXEN en WESTHOFF (1963) syntaxonomisch en oecologisch verder uitgewerkt. In het atlantisch-baltische kustgebied bevindt het *Saginion maritimae* zich tussen de halo- en xeroserie; in het mediterrane gebied vormt het veelal een mozaïek met de gemeenschappen van de *Limonietalia*.

Cakiletea maritimae

De gemeenschappen van deze klasse hebben een sterke neiging tot faciesvorming, waardoor het moeilijk is voor de hogere syntaxa kensoorten aan te wijzen. Met name geldt dit voor de *Thero-Suaedetalia*. De éénjarige *Suaeda*-gemeenschappen, die door R. TÜXEN (1950) terecht van de éénjarige en meerjarige *Salicornia*-gemeenschappen zijn afgesplitst, kunnen echter beter niet in de *Atriplicetalia littoralis* worden ondergebracht omdat (1) zij behalve *Atriplex hastata* geen gemeenschappelijke soorten hebben en (2) het areaal van het *Thero-Suaedion* veel groter is dan dat van het *Atriplicion littoralis* en het *Salsolo-Honckenyon peploidis*. Wij komen dan tot de volgende indeling:

Klasse: *CAKILETEA MARITIMAE* R.Tx. et Preising 1950.
Kentaxa: *Salsola kali* (orde II, III en IV), *Cakile maritima* (orde II en III) en *Atriplex hastata* (orde I en II).

Orde I (amphi-atlantisch, oostwaarts mogelijk tot in Siberië): *Thero-Suaedetalia* Br.-Bl. et De Bolós 1957 em. Beeftink 1962.

Verbond: *Thero-Suaedion* Br.-Bl. (1931) 1933 em. R.Tx. 1950.
Kentaxon: *Suaeda maritima*.

Orde II (europees-atlantisch en baltisch): *Atriplicetalia littoralis* Sissingh 1946.

Differentiërende soortencombinatie: *Atriplex hastata, Matricaria inodora* (incl. *M. maritima*) en *Salsola kali*.

Verbond A: *Atriplicion littoralis* (Nordhagen 1940) R.Tx. 1950.
Kentaxon: *Atriplex littoralis*.

Verbond B: *Salsolo-Honckenyon peploidis* R.Tx. 1950.
Differentiërende soortencombinatie: *Honckenya peploides, Cakile maritima* en *Salsola kali.*

Orde III (noordmediterraan en europees-zuidatlantisch): *Euphorbietalia peplis* R.Tx. 1950.

Verbond: *Euphorbion peplis* R.Tx. 1950.
Kentaxa: *Euphorbia peplis, Polygonum maritimum,* e.a.

Orde IV (noordamerikaans-atlantisch): *Cakiletalia edentulae* R.Tx. 1950 prov.

Verbond: *Euphorbion polygonifoliae* R.Tx. 1950.
Kentaxa: *Cakile edentula* (Bigel.) Hook., *Euphorbia polygonifolia* L., e.a.

Tabel 7 geeft tenslotte een schema van de geografische verspreiding van de genoemde hogere syntaxa en van enkele andere hogere eenheden waarmee de eerste dikwijls in contact staan. De eerste kolom geeft de zone aan, waarin zij zich t.o.v. de getijbeweging (zo deze aanwezig is) bevinden. De gebieden waarin Europa verdeeld is, zijn:

Van de Arctische Regio:

1. Het gebied van de noordkust van Siberië tot de Lofoten, alsmede N-IJsland.

Van de Eurosiberisch-boreo-amerikaanse Regio:

2. De westbaltische sector (oostelijk tot ZO-Zweden en Rügen-Usedom);
3. De noordatlantische sector (van de Lofoten tot langs het Skagerrak, Z-IJsland, de Faeröer en waarschijnlijk ook de noordkust van Schotland);
4. De centraalatlantische sector (van Skallingen tot en met N-Bretagne, Groot-Brittannië en Ierland);
5. De zuidatlantische of ibero-atlantische sector (van Z-Bretagne tot langs de westkust van Portugal);
6. Het continentale gebied, verdeeld in Midden-Duitsland, Neusiedler See, Hongarije en Roemenië (p.p. pontisch-pannonische sector).

Van de Mediterrane Regio:

7. De westmediterrane provincie en
8. De oostmediterrane provincie, van elkaar gescheiden door de lijn die in grote trekken van Albanië, zuidelijk van Italië en Sicilië, naar Tunesië loopt

(cf. ook WILHELM, 1937; WALTER, 1954, p. 173).

Het zal opvallen dat de in § 2.2 besproken klimatologische (stabiele) grensgebieden samenvallen met de grenzen van de betreffende sectoren van de Eurosiberische-boreo-amerikaanse regio. Ook de pontisch-pannonische sector als geheel kan als een grensgebied worden opgevat, nl. het grensgebied tussen de westelijk gelegen streken met een over het geheel genomen neerwaarts gerichte beweging van bodemzouten die van boven worden aangevoerd, en de oostelijk

gelegen streken met als resultante een opwaarts gerichte beweging van in de ondergrond aanwezige zouten. De kern van de zoutvegetatie uit de westelijke streken is in de *Asteretea tripolium* ingedeeld, die uit de oostelijke streken is ondergebracht in de *Halostachyetalia* (Irano-turanische regio; cf. EIG, 1931–1932; ŢOPA, 1939; BRAUN-BLANQUET, 1951).

HOOFDSTUK 4

BESCHRIJVING VAN DE WESTEUROPESE ZOUTPLANTENGEMEENSCHAPPEN, IN HET BIJZONDER DIE VAN ZW-NEDERLAND

4.1. KLASSE: *ZOSTERETEA* PIGNATTI 1953

Orde: *Zosteretalia* Béguinot 1941 em. R.Tx. et Oberdorfer 1958.

Verbond: *Zosterion* Christiansen 1934.

Zostera-gemeenschappen van de Westeuropese en Baltische kusten, alsmede van de kusten van de Middellandse Zee en de Zwarte Zee; ook in andere werelddelen.

Kentaxon: het genus *Zostera*.

Synoecologie: Op beschutte slikkige tot zandige gronden in de sublittorale en eu-littorale zones. In Nederland tot 3–4 m diep in het sublittoraal (VAN GOOR, 1919); elders dieper: In Denemarken tot ca. 11 m diep (OSTENFELD, 1908a). Het niveau van de bovengrens van het verbond en zijn associaties hangt samen met de graad van uitdroging waaraan de vegetatie gedurende de emersieperioden wordt blootgesteld. Het *Zosterion* ontwikkelt zich optimaal in het eu-halinicum en polyhalinicum; in mesohaliene wateren is het meestal afwezig of anders dikwijls gemengd met elementen van het *Ruppion maritimae*. Voorts ook zeer locaal in niet rechtsteeks met de zee in verbinding staande meren, plassen en kanalen.

Synchorologie: In het Waddengebied voornamelijk aan de binnenzijde van de Waddeneilanden. In het Deltagebied in de Grevelingen, Oosterschelde, Veersche Gat, Zandkreek en Eendracht; vroeger ook in de Westerschelde.

Westeuropese kusten: Van het schiereiland Kola, Finmarken in Noorwegen, IJsland, de Faeröer en Groot-Brittannië tot Spanje en Marokko; misschien verder zuidwaarts tot de Kanarische eilanden (cf. OSTENFELD, 1908a, 1927; HULTÉN, 1950, 1964). Baltische kusten: Oostwaarts bekend tot de Golf van Gdańsk, doch vermoedelijk noordwaarts tot Finland doordringend.

Mediterrane kusten: Nog slechts locaal beschreven, bijv. van het kustgebied van Venetië tot Triëst (PIGNATTI, 1953) en Corsica (ROGER MOLINIER, 1959, 1960), doch ongetwijfeld ruimer verspreid.

Buiten Europa: Het geslacht *Zostera* is over alle werelddelen verspreid (OSTENFELD, 1927), doch phytocoenologisch nog zeer weinig onderzocht, bijv. op Long Island (U.S.A.) door JOHNSON en YORK (1915) en CONARD (1935) en in Nieuw-Zeeland door CARNAHAN (1952) en CHAPMAN en RONALDSON (1958).

Associaties: *Zosteretum marinae*, *Zosteretum marinae stenophyllae* en *Zosteretum nanae*.

Associatie 1: ***Zosteretum marinae*** Harmsen 1936.
Syn.: Het *Zosteretum* van enkele auteurs, o.a. Warming 1906 p.p., Christiansen 1934 p.p. en Tansley 1949 p.p.

Kentaxon: *Zostera marina* var. *marina*.

Synoecologie: Op slikkige tot zandige gronden in het sublittoraal, van ongeveer het MLW-niveau tot 4(–11) m daaronder. De benedengrens wordt waarschijnlijk in de eerste plaats bepaald door de kracht van de getijstromen en de lichtintensiteit. De associatie is gevoelig voor erosie; een matige sedimentatie van slib bevordert waarschijnlijk de ontwikkeling. Door een epidemie in 1930–'34 en de daaropvolgende erosie van de groeiplaatsen is de associatie schaars geworden. Wel is plaatselijk enig herstel ingetreden, vooral in N-Amerika (COTTAM en MUNRO, 1954). De voornaamste belemmerende factoren voor het herstel lijken erosie en de bewegelijkheid van het substraat te zijn.

Synchorologie: In het Waddengebied besloeg de associatie vóór de epidemie een oppervlakte van ca. 15.000 ha (VAN GOOR, 1919, 1921, 1922); thans nog slechts in enkele kreken op Terschelling en Schiermonnikoog en in de niet rechtstreeks met de zee in verbinding staande brakke plassen bij ,De Bol' op Texel (DEN HARTOG, 1959). In het Deltagebied slechts gevonden in het havenkanaal van Goes; vóór de epidemie in dit gebied waarschijnlijk eveneens zeldzaam.

Langs de Westeuropese kusten van het schiereiland Kola (REGEL, 1941), de Noorse provincie Finmarken en IJsland tot in het Middellandse Zeegebied. In het Baltische gebied oostwaarts bekend tot de Golf van Gdańsk (KORNAŚ, 1959; KORNAŚ c.s., 1960), doch noordwaarts wellicht tot Finland doordringend (SAMUELSSON, 1934; LUTHER, 1950, 1951). Ook in de Zwarte Zee. Voorts bekend uit N-Amerika (JOHNSON en YORK, 1915; CONARD, 1935); waarschijnlijk ook langs de kusten van Japan en China (OSTENFELD, 1927).

Syntaxonomie: Het door KORNAŚ (1959) en KORNAŚ c.s. (1960) voor het Baltische gebied onderscheiden *Zostero-Furcellarietum* lijkt wegens de inhomogeniteit van het substraat geen aanvaardbare eenheid te zijn; uit de beschrijving blijkt dat de gemeenschappen van deze eenheid mozaïeken zijn van minstens twee phytocoenosen, die zich elk op een eigen substraat ontwikkelen en waarvan één tot het *Zosteretum marinae* moet worden gerekend (cf. ook p. 71).

Associatie 2: ***Zosteretum marinae stenophyllae*** Harmsen 1936.
Syn.: *Zosteretum nano-stenophyllae* Den Hartog 1958 p.p.

Kentaxon: *Zostera marina* var. *stenophylla* A. et G.

Samenstelling (12 opn. in ZW-Nederland): *Zostera marina* var. *stenophylla* 100 (1–5), *Zostera nana* 60 (+ –1).

Synoecologie: Op slikkige, bij voorkeur weke bodem in het eu-littoraal, van de laagwaterlijn tot 30–150 cm beneden MHW. Soms is de associatie van het *Zosteretum marinae* gescheiden door een zone zonder phanerogamen (HARMSEN, 1936). Bovenaan vormt het *Zosteretum marinae stenophyllae* dikwijls een mozaïek met de volgende associatie, het *Zosteretum nanae:* de eerste associatie in natte en soms modderige lage plekken, de tweede op hogere, en daardoor ge-

durende de emersieperioden drogere delen van het slik. Het standplaatsverschil tussen de beide associaties is in het Deltagebied opvallender dan in het Waddengebied (cf. DEN HARTOG, 1958). In Nederland is het *Zosteretum marinae stenophyllae* beperkt tot de eu-haliene en polyhaliene zones. Op enkele groeiplaatsen in de Zandkreek schommelde in de droge zomer van 1959 de saliniteit van het bodemvocht tot 40 cm diepte slechts van 27–30 g NaCl per l bij een vochtgehalte van 37–49% (berekend op droge grond). De rhizomen van de var. *stenophylla* worden in Nederland elk jaar alle of bijna alle door de vorst gedood, in tegenstelling tot die van de var. *marina*. De associatie is dus éénjarig. De grote zaadproductie maakt echter ieder voorjaar een massale opslag van het kentaxon mogelijk.

Synchorologie: In het Waddengebied hier en daar langs de binnenzijde van de Waddeneilanden en bijv. op het Balgzand. Als gevolg van het grotere getijverschil dat in 1932 na de sluiting van de Zuiderzee optrad, nam de oppervlakte die de associatie besloeg af (HARMSEN, 1936). Deltagebied: In Grevelingen (Hompelvoet), Oosterschelde (verspreid) en Zandkreek (voornamelijk op de Middelplaten).

Buiten Nederland is de associatie slechts een enkele maal beschreven: uit de Königshaven op Sylt door NIENBURG (1923–27) als een gordel met *Z. stenophylla* A. et G. en *Z. angustifolia* Horn.; uit het estuarium van de Humber door PHILIP (1936) als een gemeenschap met dominantie van *Z. marina* var. *stenophylla* A. et G. en *Z. marina* var. *angustifolia* Horn. en subdominantie van *Ruppia maritima*. Volgens Dr. C. den Hartog (Leiden, mondelinge mededeling) komt de var. *stenophylla* ook langs de Noordbretonse kust voor.

Associatie 3: ***Zosteretum nanae*** Harmsen 1936.
Syn.: *Zosteretum nano-stenophyllae* Den Hartog 1958 p.p.

Kentaxon: *Zostera nana*.

Samenstelling (26 opn. in ZW-Nederland): *Zostera nana* 100 (2–5), *Zostera marina* var. *stenophylla* 31 (+ –2), *Spartina townsendii* 50 (+ –1), *Salicornia stricta* 27 (+ –1).

Synoecologie: Op meestal vastere en gedurende de emersieperioden drogere delen van de slikken dan de vorige associatie; in het eu-littoraal van ongeveer halftij tot 15–70 cm beneden MHW. Aan de benedenzijde van deze gordel vormt de associatie soms een mozaïek met het *Zosteretum marinae stenophyllae*. In het Deltagebied dringt het *Zosteretum nanae* aan de bovenzijde door tot in het *Salicornietum strictae;* in het Waddengebied is de associatie echter meestal van het *Salicornietum strictae* gescheiden door een zone die alleen met microphyten is begroeid (DEN HARTOG, 1958). Het *Zosteretum nanae* is in Nederland beperkt tot de eu-haliene en polyhaliene zones. Op enkele groeiplaatsen in de Zandkreek schommelde in de droge zomer van 1959 de saliniteit van het bodemvocht tot 40 cm diepte van 26–33 g NaCl per l bij een vochtgehalte van 29–45% (berekend op droge grond). In het Deltagebied worden de hoogst gelegen groeiplaatsen gedurende het groeiseizoen (april t/m september) gemiddeld 2–5 maal niet door de vloed overstroomd.

Synchorologie: In het Waddengebied voornamelijk langs de binnenzijde van de Waddeneilanden; locaal ook langs de kust van het vasteland (Balgzand, Lauwerszee). Deltagebied: Grevelingen (Hompelvoet), Oosterschelde (verspreid), Veersche Gat, Zandkreek (vnl. Middelplaten), Eendracht; vroeger langs de Westerschelde (Zuid-Sloe en bij Ossenisse). De associatie is plaatselijk door *Spartina townsendii* verdrongen.

Westeuropese kusten: Van Zuid-Noorwegen, Zuid-Schotland en Ierland tot waarschijnlijk de Kanarische eilanden (cf. OSTENFELD, 1927). In het Baltische gebied is de kensoort weliswaar oostwaarts tot Bornholm en de Duitse Noordkust aanwezig (HULTÉN, 1950), doch lijkt daar steeds tezamen met *Ruppion*-elementen voor te komen (PREUSS, 1911–12; GILLNER, 1960). In het Mediterrane gebied is de associatie slechts van enkele plaatsen beschreven (PIGNATTI, 1953; ROGER MOLINIER, 1959, 1960), doch de kensoort is wijd verspreid (OSTENFELD, 1927).

4.2. KLASSE: *RUPPIETEA* J.TX. 1960

Orde: *Ruppietalia* J.Tx. 1960.

Verbond: *Ruppion maritimae* Br.-Bl. 1931.

Waterplantengemeenschappen van de Europese brakke wateren. Zowel in Nederland als daarbuiten nog onvoldoende onderzocht (cf. WESTHOFF, 1943a, 1943b en WESTHOFF c.s., 1946).

Kentaxa: Volgens J. TÜXEN (1960) *Ruppia maritima, Zannichellia palustris* ssp. *pedicellata, Chara crinita, Ch. baltica, Potamogeton pectinatus* var. *zosteraceus* en *Ranunculus obtusiflorus*.

Synoecologie: Optimaal in brakke (polyhaliene tot oligohaliene) wateren met geringe episodische schommelingen in de waterstand en geringe stromingen. In het getijgebied met zijn krachtige stromingen en periodieke waterstandsschommelingen is het verbond ook onder brakke omstandigheden afwezig of slechts fragmentair ontwikkeld (cf. IVERSEN, 1936). Estuaria leveren dan ook zelden geschikte habitats op. Gemeenschappen van het verbond worden gevonden in strandplassen, muien en slufters, in brakke sloten, kanalen, kreken, inlagen, enz. van het polderland en in brakke, gedeeltelijk of geheel van de zee afgesloten binnenzeeën, meren, étangs, enz., zoals de voormalige Zuiderzee, de Oostzee en de Neusiedler See. De saliniteit kan soms tijdelijk zeer hoge waarden bereiken (cf. ook IVERSEN, 1936).

Synchorologie: In het Waddengebied op de eilanden en in het polderland van het vasteland; vroeger in de Zuiderzee zeer algemeen, waar het locaal was vermengd met elementen van het *Zosterion* (VAN GOOR, 1922). In het Deltagebied algemeen in de brakke wateren van de polders; buitendijks zeer zeldzaam: slechts fragmentair in sommige plassen van een schor in de Eendracht (gemeenschappen van *Ruppia maritima*).

Voorts in de genoemde wateren van het gehele Europese kustgebied met uit-

zondering van het arctische; ook in de Oostzee en in de zilte wateren van Midden- en Oost-Europa, bijv. de Neusiedler See (WENDELBERGER, 1950).

Syntaxonomie: Hier is de opvatting van J. TÜXEN (1960) gevolgd, die inhoudt dat het *Ruppion maritimae* zowel met het *Potamion* als met het *Zosterion* te weinig soorten gemeenschappelijk heeft om met één van beide in één orde of zelfs één klasse te kunnen worden ondergebracht. Hoewel de juistheid van dit standpunt met betrekking tot het *Zosterion* wordt onderschreven en met betrekking tot het *Potamion* wordt vermoed, zij opgemerkt dat J. TÜXEN blijkbaar op grond van weinig documentatiemateriaal tot deze conclusie kwam. Van de associaties die in het *Ruppion maritimae* zijn ondergebracht, behandelen wij hier alleen het *Eleocharetum parvulae.*

Associatie: ***Eleocharetum parvulae*** (Preuss 1911–12) Gillner 1960.
Syn.: *Scirpus parvulus*-associatie Almquist 1929; *Scirpus parvulus*-Isozion Dahlbeck 1945.

Kentaxon: *Eleocharis parvula.*

Synchorologie en synoecologie: De kensoort heeft een groot verspreidingsareaal (van Z-Finland, Z-Zweden, Z-Noorwegen, de zuid- en westkust van Engeland en Ierland tot N-Spanje en Midden-Duitsland), doch de groeiplaatsen zijn over het algemeen schaars en geïsoleerd. Het zwaartepunt van de verspreiding ligt in het Oostzeegebied; alleen uit dit gebied is de associatie beschreven (PREUSS, 1911–12; ALMQUIST, 1929; STERNER, 1933; LIBBERT, 1940; ENGLUND, 1942; DAHLBECK, 1945; KLAVESTAD, 1957; FRÖDE, 1958; GILLNER, 1960).

De zandige tot kleiige bodem is soms zeer week en in het grootste deel van de vegetatieperiode met enige cm tot enige dm brak water geïnundeerd. Beweiding — vooral de daarmee gepaard gaande betreding — bevordert in het Oostzeegebied de ontwikkeling van de associatie. Ter verklaring van de disjuncte verspreiding van de kensoort en haar afwezigheid in bijv. Nederland zij gewezen op het aandeel van *Litorellion*-elementen in de gemeenschappen langs de N-Duitse kust. Dit verschijnsel en het feit dat organogene afzettingen worden gemeden (ENGLUND, 1942), maken het waarschijnlijk dat de kensoort en daarmee de associatie gevoelig is voor een te voedselrijk milieu. Het overvloedige gebruik van kunstmeststoffen in de landbouw en de lozing van grote hoeveelheden afvalstoffen maken echter dat in de Europese centra van de menselijke samenleving brakke, voedselarme milieu's thans tot de zeldzaamheden behoren.

Syntaxonomie: Het beschikbare opnamemateriaal toont, dat de floristische samenstelling van de associatie tamelijk sterk kan variëren. Locaal kan het aandeel van *Puccinellion maritimae*-elementen groot zijn (KLAVESTAD, 1957), soms ook dat van *Litorellion*-soorten (bijv. LIBBERT, 1940). Over het geheel genomen zijn echter de *Ruppion*-soorten het meest vertegenwoordigd, zodat de opvatting van GILLNER (1960) om het *Eleocharetum parvulae* in dit laatste verbond onder te brengen, de meest aanvaardbare oplossing lijkt.

4.3. KLASSE: *THERO-SALICORNIETEA* R. TX. 1954 APUD R. TX. ET OBERDORFER 1958

Syn.: *Puccinellio-Salicornietea* Topa 1939 p.p.; non Salicornietea Br.-Bl. et R.Tx. 1943 em. Br.-Bl. et al. 1952.

Orde: *Thero-Salicornietalia* R.Tx. 1954 apud R.Tx. et Oberdorfer 1958.
Syn.: *Puccinellio-Salicornietalia* Br.-Bl. et De Leeuw 1936 p.p.; non *Salicornietalia* Br.-Bl. 1931 em. Br.-Bl. et al. 1952.

Verbond: *Thero-Salicornion* Br.-Bl. 1933 em. R.Tx. 1950.
Syn.: non *Thero-Suaedion* Br.-Bl. (1931) 1933 em. R.Tx. 1950; *Puccinellio-Salicornion* Br.-Bl. et De Leeuw 1936 p.p.; *Salicornion* Corillion 1953 p.p.

Gemeenschappen van éénjarige *Salicornia's* langs de kusten en in het binnenland van Europa.

Kentaxon: *Salicornia europaea* coll.

Synoecologie: Pioniergemeenschappen van de haloserie, zowel binnen de invloedssfeer van de getijbeweging als in inlagen, binnengedijkte kreken en zilte sloten in het polderland. In het eerste geval liggen de standplaatsen op de hoogste delen van tegen stromingen en golfslag beschutte slikken en strandvlakten alsmede op de laagste gedeelten van het schor. De gemeenschappen bevinden zich dus in het bovenste deel van het eu-littoraal en op oecologisch aequivalente standplaatsen. Op de slikken worden zij, uitgezonderd bij zeer lage HW-standen, door iedere vloed overstroomd. Op de schorren komen zij meestal voor in zilte en vooral gedurende de winter natte laagten; ook kan men hen op terreinen aantreffen die voor afplaggen en kleiwinning van hun oorspronkelijke vegetatie zijn beroofd (zo ook binnendijks). Op de strandvlakten voorkomt een gering slibgehalte van het zand een totale uitdroging in de zomer. De bodem is steeds slechts zeer oppervlakkig geaëreerd ($\frac{1}{2}$–1 cm diep) en daaronder meestal zwart gekleurd door ophoping van ijzersulfiden. Het verbond is zowel buiten- als binnendijks beperkt tot de oevers van eu-haliene en polyhaliene wateren. In de laatste decennia langs de Westeuropese kust buitendijks plaatselijk sterk verdrongen door *Spartina townsendii.*

Synchorologie: In het Wadden- en Deltagebied wijd verspreid, zowel in de gebieden, die onder invloed van de getijden staan, als in de naburige polders. Langs het Haringvliet alleen in de monding (Kwade Hoek), langs de Westerschelde stroomopwaarts tot de Belgische grens. Vroeger locaal langs de kust van de Zuiderzee (VAN GOOR, 1922; DE LEEUW, 1929).

In West-Europa van de Lofoten (GILLNER, 1955) en de Shetland-eilanden tot ten zuiden van Bretagne (Charente-Maritime volgens schriftelijke mededeling van Dr. V. Westhoff, Zeist). In het Baltische gebied tot in Uppland (ALMQUIST, 1929), ZW-Finland en Estland (HULTÉN, 1950), doch ook langs het noordelijke gedeelte van de Bottnische Golf (LEIVISKÄ, 1908). In het Middellandse Zeegebied alleen hier en daar langs de noordkust (FREI, 1937; OBERDORFER, 1952;

PIGNATTI, 1953). Voorts plaatselijk in Midden- en Oost-Europa (ALTEHAGE en ROSZMANN, 1939; WENDELBERGER, 1950). De kensoort en enige constante phanerogaam, *Salicornia europaea* coll., is bijna een cosmopoliet; het is dus te verwachten dat het verbond zich over een veel groter areaal uitstrekt (cf. CHAPMAN, 1960, en ITO, 1959, 1961, 1962).

Associaties: *Salicornia europaea* bestaat uit een aantal subspecifieke taxa en/of species, die op uiteenlopende standplaatsen blijken te groeien en daardoor onder bepaalde milieu-omstandigheden elkaar geheel kunnen uitsluiten (cf. ook KÖNIG, 1960). In afwachting van verder taxonomisch en phytocoenologisch onderzoek kunnen de éénjarige *Salicornia*-gemeenschappen voorlopig het beste worden ondergebracht in een associatiegroep (*Salicornietum europaeae* (Warming 1906) auct.; kentaxon: *S. europaea* coll.).

CHRISTIANSEN (1955) onderscheidt in Duitsland het *Salicornietum strictae* en het *Salicornietum patulae*. De eerste associatie zal hierna worden behandeld. Het *Salicornietum patulae* dat zich in het bijzonder op strandvlakten, in het polderland en in het binnenland van Europa zou ontwikkelen, is in Nederland nog onvoldoende onderzocht mede in verband met de nog niet geheel opgehelderde taxonomie van de éénjarige *Salicornia's*.

Associatie: ***Salicornietum strictae*** Christiansen 1955.
Syn.: *Salicornieto-Spartinetum* Br.-Bl. et De Leeuw 1936 p.p.; *Salicornietum strictissimae* Gillner 1960.

Kentaxon: *Salicornia stricta* G.F.W. Meyer (cf. KÖNIG, 1960) = *S. europaea* var. *stricta* Dum. em. König = *S. strictissima* Gram.

Samenstelling initiale phase met Zostera nana (4 opn.): *Salicornia stricta* 100 (1–2), *Zostera nana* 100 (+ –2), *Spartina townsendii* 100 (1).

Samenstelling optimale phase (10 opn.): *Salicornia stricta* 100 (1–3), *Spartina maritima* 20 (+), *Spartina townsendii* 80 (+ –1), *Suaeda maritima* 60 (+ –1), *Aster tripolium* 60 (+ –2), *Puccinellia maritima* 30 (+ –2), *Triglochin maritima* 10 (+), *Limonium vulgare* 10 (+), *Halimione portulacoides* 10 (+).

Samenstelling terminale phase met Spartina maritima (4 opn.): *Salicornia stricta* 100 (2), *Spartina maritima* 100 (1–2), *Spartina townsendii* 100 (+ –1), *Suaeda maritima* 75 (+ –1), *Aster tripolium* 100 (+ –1), *Puccinellia maritima* 75 (+ –1), *Halimione portulacoides* 25 (+).

Alle opnamen zijn afkomstig uit ZW-Nederland.

Synoecologie: Op de hoogste delen van de slikken, uitsluitend binnen het dagelijkse bereik van de getijden. In het Deltagebied nog slechts op zandige terreinen: op de slibrijkere gronden volledig verdrongen door het *Spartinetum townsendii*. Vroeger speciaal op deze laatse sedimenten optimaal ontwikkeld, zonder vermenging met *Puccinellion maritimae*-elementen. Op de laagste groeiplaatsen komt *Salicornia stricta* locaal tezamen met *Zostera nana* voor (initiale phase met *Zostera nana*), op de hoogste groeiplaatsen met o.a. *Spartina maritima* (terminale phase met *Spartina maritima*). Afzetting van vloedmerk — hier meestal bestaande uit algen — doet de abundantie-dominantie van *Suaeda maritima* sterk toenemen (degeneratiephase met *Suaeda maritima*). Deze dege-

neratiephase komt in het bijzonder op lage oeverwallen voor en vormt dan het overgangsstadium in de successie van het *Salicornietum strictae* naar het *Halimionetum portulacoidis*.

Op enkele groeiplaatsen in de Zandkreek schommelde in de droge zomer van 1959 de saliniteit van het bodemvocht in de laag 0–5 cm van 39–55‰, in de laag 5–20 cm van 29–47‰ en in de laag 20–40 cm van 27–40‰ NaCl per l. Het vochtgehalte bedroeg toen 22–50%, berekend op droge grond. In de Eendracht is de overstromingsfrequentie van de gem. benedengrens en de gem. bovengrens van de associatie resp. 693 en 682 per jaar. Aangezien de max. overstromingsfrequentie per jaar 706 bedraagt, wordt de standplaats van de associatie daar dus jaarlijks tijdens gemiddeld 13–24 HW-standen niet overstroomd.

Synchorologie: In het Waddengebied voornamelijk aan de binnenzijde van de eilanden. In het Deltagebied thans het meest in het Oosterscheldebekken, vooral ten zuiden van Bergen op Zoom; vroeger ook elders waar het overstromingswater eu-halien of polyhalien is, doch daar zo goed als geheel verdrongen door het *Spartinetum townsendii*.

In Europa verspreid over de slikken van de westkust, voornamelijk die van het Noordzeegebied; waarschijnlijk van de Lofoten en de Shetlandeilanden tot ten zuiden van Bretagne. Van Cotentin en N-Bretagne af wordt de associatie naar het zuiden in toenemende mate vervangen door het *Salicornietum radicantis* (cf. LEMÉE, 1952; CORILLION, 1953; BUCH, 1951; FONTES, 1945); langs het Iberisch Schiereiland is het *Salicornietum strictae* waarschijnlijk afwezig. In het Baltische gebied lijkt de associatie niet verder oostwaarts verspreid te zijn dan tot de Zweedse westkust (GILLNER, 1960) en de Duitse noordkust (LIBBERT, 1940; VODERBERG, 1955; FRÖDE, 1958).

4.4. KLASSE: *SALICORNIETEA FRUTICOSAE* BR.-BL. ET R.TX. 1943 EM. R.TX. ET OBERDORFER 1958

Syn.: non *Thero-Salicornietea* R.Tx. 1954 apud R.Tx. et Oberdorfer 1958.

Orde: *Salicornietalia fruticosae* Br.-Bl. 1931 em. R.Tx. et Oberdorfer 1958.

Syn.: non *Thero-Salicornietalia* R.Tx. 1954 apud R.Tx. et Oberdorfer 1958.

Zoutplantengemeenschappen van voornamelijk chamaephyten langs de kusten en in zoutmoerassen en zoutsteppen van het Middellandse Zeegebied.

Verbonden: Door Braun-Blanquet zijn onderscheiden het *Salicornion fruticosae* en het *Staticion gallo-provincialis* (cf. bijv. BRAUN-BLANQUET et al., 1952). PIGNATTI (1953) stelt een indeling voor, welke belangrijk afwijkt van die van Braun-Blanquet (cf. ook BRAUN-BLANQUET en DE BOLÓS, 1957). Zonder op deze indelingen verder in te gaan (zie daarvoor § 3.3.2), zal hier slechts één associatie worden behandeld, die op grond van haar floristische samenstelling het beste in het *Salicornion fruticosae* Br.-Bl. 1931 kan worden ondergebracht.

Associatie: ***Salicornietum radicantis*** Br.-Bl. 1931.

Kentaxon: *Salicornia radicans* Sm. (= *S. perennis* (Gouan) Mill.).

Synoecologie: In het Westeuropese kustgebied ontwikkelt deze associatie zich op de overgang van slik naar schor. Hoewel de verticale oecologische amplitude tamelijk gering is, lijkt het dat deze van noord naar zuid toeneemt. In Bretagne en Normandië vertoont het *Salicornietum radicantis* een voorkeur voor enigszins geaccidenteerd, aan erosie blootgesteld terrein (BEEFTINK, 1964b): Langs de randen van uitgeërodeerde stukken schor en andere steile hellingen, in erosiegeulen verderop in het schor en op rugjes en oeverwallen in het slik (cf. ook FONTES, 1945, fig. 3). De voorkeur voor geaccidenteerd terrein maakt het waarschijnlijk dat de associatie in de eerste plaats openstaat voor een factorencomplex bestaande uit een hoge saliniteit gecombineerd met een relatief hoge aëratietoestand van de bodem, het lage niveau t.o.v. de getijbeweging in aanmerking genomen. In dit opzicht staat de associatie dus dicht bij het *Halimionetum portulacoidis*. Waarnemingen in Bretagne en Normandië bevestigen deze conclusie, want de beide associaties grenzen daar dikwijls aan elkaar en treden ook vicariërend op in hun patroonvorming (cf. ook GÉHU, 1960).

Langs de Westeuropese kust is het *Salicornietum radicantis* een pionierassociatie welke in de successie aan het *Halimionetum portulacoidis* voorafgaat. In sommige gevallen kan in de zonering het *Salicornietum strictae* aan het *Salicornietum radicantis* voorafgaan, doch van een successie lijkt daarbij echter dikwijls geen sprake. Waarschijnlijk is de erosie de factor die contact in de tijd onmogelijk maakt. Wellicht kan men het *Salicornietum radicantis* ten dele ook beschouwen als een zuidelijke vicariant van de degeneratiephase met *Suaeda maritima* van het *Salicornietum strictae* en p.p. van het *Suaedetum maritimae*, die in het Deltagebied aan het *Halimionetum portulacoidis* voorafgaan (cf. § 4.8). Op minder geëxponeerde plaatsen wordt het *Salicornietum radicantis* waarschijnlijk in de eerste plaats door het *Spartinetum maritimae* vervangen.

Ook in het Mediterrane gebied markeert de associatie de rand van de gesloten, overblijvende zoutvegetatie. Zij vormt daar gordels langs de oevers van étangs en andere moerassige zilte laagten. Een standplaats dus met schaarse overstromingen, doch niettemin vochtig. De bodem is doorgaans slibrijk (BRAUN-BLANQUET et al., 1952; OBERDORFER, 1952).

Synchorologie: Niet in Nederland aanwezig. Langs de Westeuropese kust verspreid van Norfolk en Wales (CHAPMAN, 1934; TANSLEY, 1949; PERRING en WALTERS, 1962), Normandië (TURMEL, 1949; LEMÉE, 1952) en Bretagne (CORILLION, 1953) tot Spanje en Portugal (BUCH, 1951; BELLOT, 1951; FONTES, 1945). In het Middellandse Zeegebied is de associatie bekend van de Franse Zuidkust (BRAUN-BLANQUET, 1931; BRAUN-BLANQUET et al., 1952), Sicilië (FREI, 1937), de Golf van Venetië (PIGNATTI, 1953) en Griekenland (OBERDORFER, 1952).

Syntaxonomie: BRAUN-BLANQUET (1931; cf. ook BRAUN-BLANQUET et al., 1952) heeft het *Salicornietum radicantis* in het mediterrane *Salicornion fruticosae* ondergebracht. Inderdaad is in het Middellandse Zeegebied de voornaamste kensoort van dit verbond, *Salicornia fruticosa*, in de associatie een constant aanwezige soort. R. TÜXEN en OBERDORFER (1958) menen echter, dat de westeuropese *Salicornia radicans*-gemeenschappen in een andere associatie dienen

te worden ondergebracht en zelfs niet tot het *Salicornion fruticosae* kunnen worden gerekend; volgens hen zouden deze gemeenschappen tot de *Thero-Salicornietea* behoren. Zij komen tot deze conclusie, omdat volgens hen *Salicornia fruticosa* niet in de westeuropese gemeenschappen voorkomt. Hierbij moet evenwel worden aangetekend, dat deze soort langs de westkust van het Iberisch Schiereiland wel in de associatie is aangetroffen (FONTES, 1945; BUCH, 1951; BELLOT, 1951). Zelfs op de, voor zover bekend meest noordelijke groeiplaats van *Salicornia fruticosa* in het estuarium van de Aber (Finistère) staan de beide *Salicornia*-soorten door elkaar, hoewel de groeiplaats van *Salicornia fruticosa* daar op een duidelijk hoger niveau ligt dan het optimum van *Salicornia radicans* (CORILLION en DIZERBO, 1952). Wellicht speelt hier het ‚télescopage'-verschijnsel een rol als gevolg van het aanzienlijke getijverschil. Het lijkt daarom het meest aanvaardbaar de westeuropese *Salicornia-radicans*-gemeenschappen toch in het *Salicornietum radicantis* en het *Salicornion fruticosae* onder te brengen en de gemeenschappen zonder *Salicornia fruticosa* uit Bretagne, Normandië en Z-Engeland als een verarmde vorm te beschouwen.

4.5. KLASSE: *SPARTINETEA* R.TX. 1961

Orde: *Spartinetalia* Conard 1935.

Verbond: *Spartinion* Conard 1952.
Syn.: *Puccinellio-Salicornion* Br.-Bl. et De Leeuw 1936 p.p.; *Salicornion* Corillion 1953 p.p.

Spartina-gemeenschappen langs de kusten van West-Europa en de oostkust van Noord-Amerika.

Kentaxon: Het genus *Spartina*.

Synoecologie: Over het algemeen op weke, waterrijke klei- tot zandgrond; optimaal in het eu-littoraal. Wat de saliniteit betreft optimaal in het polyhalinicum en eu-halinicum, doch ook in het mesohalinicum. Binnendijks op zeer zilte en natte standplaatsen die door kwel onder invloed van het buitenwater staan. De bodem is slechts zeer oppervlakkig of in het geheel niet geaëreerd.

Synchorologie: In het gehele Wadden- en Deltagebied algemeen. Langs de Westeuropese kusten van Skallingen aan de Deense westkust (JØRGESEN, 1934) en de Schotse kusten (GOODMAN, BRAYBROOKS en LAMBERT, 1959) tot West-Marokko (BRAUN-BLANQUET, 1933). In het Baltische gebied afwezig. Langs de Mediterrane kusten waarschijnlijk slechts locaal, bijv. langs de Franse zuidkust en bij Oran en Triëst. Voorts langs de atlantische kust van N-Amerika (CONARD, 1935, 1952).

Europese associaties: *Spartinetum maritimae, Spartinetum townsendii* en *Spartinetum alterniflorae;* de gemeenschappen met dominantie van *Spartina juncea* Willd. (= *S. versicolor* Fabre), die BRAUN-BLANQUET et al. (1952, p. 118–120) in het *Schoeneto-Plantaginetum crassifoliae* onderbrengen en waarvan de dominant door JOVET (1941, p. 115, noot 3) ook uit het Bassin d'Arca-

chon wordt gemeld, kunnen waarschijnlijk beter als een afzonderlijke associatie, *Spartinetum junceae*, worden opgevat en eveneens tot het *Spartinion* gerekend.

Associatie 1: ***Spartinetum maritimae*** (Béguinot 1941) Corillion 1953.
Syn.: Associatie met *Spartina stricta* en *Salicornia* Br.-Bl. 1933 prov. p.p.; *Salicornieto-Spartinetum* Br.-Bl. et De Leeuw 1936 sensu Westhoff c.s. 1942 p.p.; associatie van *Spartina maritima* ssp. *stricta (Spartinetum strictum)* Béguinot 1941 n.n.

Kentaxa: *Spartina maritima* en de Phaeophyt *Fucus vesiculosus* L. var. *lutarius* Chauv. (de laatste waarschijnlijk alleen in Nederland kentaxon van deze associatie).

Samenstelling (24 opn.): *Spartina maritima* 100 (2–4), *Fucus vesiculosus* var. *lutarius* 79 (+ –5), *Spartina townsendii* 79 (+ –2), *Salicornia stricta* 33 (+ –2), *Suaeda maritima* 12 (+ –2), *Aster tripolium* 33 (+ –2), *Puccinellia maritima* 33 (+ –1), *Limonium vulgare* 8 (+), *Bostrychia scorpioides* 17 (+ –4), *Catenella opuntia* Grev. 4 (2). Opnamen afkomstig uit ZW-Nederland.

Synoecologie: Pioniergemeenschappen, soms voorafgegaan door het *Salicornietum strictae*, zich ontwikkelend in een smalle gordel vlak beneden het MHW-niveau; ook in de laagste gedeelten van de kommen op het schor. Wat de saliniteit van het overstromingswater betreft beperkt tot het eu-halinicum en polyhalinicum. Zowel op week, waterrijk slik als op meer zandige terreinen, doch op kleibodem bijna overal door het *Spartinetum townsendii* verdrongen.

Op enkele groeiplaatsen in de Zandkreek (Goudplaat) schommelde de saliniteit van het bodemvocht in de droge zomer van 1959 in de laag 0–5 cm van 31–38 $^0/_{00}$ (vochtgehalte 50–66 %), in de laag 5–20 cm van 28–37$^0/_{00}$ (vochtgehalte 32–53 %) en in de laag 20–40 cm van 28–36$^0/_{00}$ NaCl per l (vochtgehalte 26–30 %, berekend op droge grond). In de Eendracht bedraagt de overstromingsfrequentie van de gem. benedengrens en de gem. bovengrens van de associatie resp. 680 en 500 per jaar. In de kommen op het schor (Spieringschor) is de overstromingsfrequentie aan de bovengrens 408 per jaar. De overstromingsduur varieert gemiddeld van ruim 3 uur tot 1¼ uur per immersieperiode.

Synchorologie: In Nederland bereikt de associatie de noordgrens van haar verspreidingsareaal aan de zuidkust van Goeree en Overflakkee. Vroeger algemeen langs de Grevelingen, Krammer, Oosterschelde, Krabbenkreek, Eendracht, Veersche Gat en Zandkreek; langs de Westerschelde, de Braakman inbegrepen, vroeger stroomopwaarts tot Bath en in het Verdronken Land van Saaftinge. In het minst zilte gedeelte van het polyhalinicum ontwikkelden de *Spartina maritima*-gemeenschappen zich waarschijnlijk slechts als een initiale phase van het *Puccinellietum maritimae* (VAN LANGENDONCK, 1931). Thans is de associatie bijna geheel verdrongen door het *Spartinetum townsendii* en nog slechts locaal aangetroffen langs de Oosterschelde, Zandkreek en Eendracht.

Langs de Westeuropese kust van de ZO-punt van Ierland, Lincolnshire in Engeland (PERRING en WALTERS, 1962) en ZW-Nederland zuidwaarts tot de Marokkaanse westkust (BRAUN-BLANQUET, 1933). Van Bretagne af in zuidelijke

richting vestigt zich *Salicornia radicans* in de associatie (cf. ook CORILLION, 1953; FONTES, 1945). Voorts langs de Golf van Venetië (BÉGUINOT, 1941; PIGNATTI, 1953).

Associatie 2: ***Spartinetum townsendii*** (auct.) Corillion 1953.

Kentaxon: *Spartina townsendii.*

Samenstelling (30 opn.): Bij optimale ontwikkeling bestaan de gemeenschappen uitsluitend uit *Spartina townsendii* (bedekking 95–100%); zelfs algen en mollusken zijn dan schaars of ontbreken geheel. Op iets hoger niveau, bijv. in de lage kommen van het schor, treft men dikwijls verspreide individuen of groepjes individuen aan van *Aster tripolium, Atriplex hastata, Suaeda maritima, Puccinellia maritima, Halimione portulacoides, Triglochin maritima, Plantago maritima, Limonium vulgare* en, in het α-mesohalinicum, van *Scirpus maritimus* var. *compactus.* De beide eerstgenoemde soorten zijn dan constant.

Synoecologie: Buitendijks dikwijls een brede zone vormend, die zich in Zeeland uitstrekt van uiterlijk 1 m beneden MHW tot 10–15 cm boven MHW. Optimaal op de weke, slibrijke slikken van het eu-littoraal; doch ook op zandige terreinen en daar onder bepaalde omstandigheden zelfs lage duintjes vormend (N-Beveland en bij Grand-Fort-Philippe in NW-Frankrijk). Ook in de lage kommen van het schor en in kreken. Optimaal in het eu-halinicum en polyhalinicum, doch ook ver in het α-mesohalicum doordringend. Houdt meer stand tegen erosie dan enige andere pionierassociatie met als gevolg, dat vele terreinen thans in een stadium van secundaire aanslibbing verkeren. De associatie heeft een nivellerende invloed op de geomorphologie van het landschap.

Binnendijks is het *Spartinetum townsendii* tamelijk algemeen in ondiepe, eu-haliene tot polyhaliene plassen en sloten, die door kwel in contact met het buitenwater staan, bijv. in de Inlaag 1887 bij Ellewoutsdijk en in de Braakmanpolder.

In het Waddengebied is de kensoort niet geheel winterhard (KAMPS, 1962). Op de schorren van de Eendracht, Texel, is zij na de strenge winter van 1962–63 grotendeels afgestorven (schriftelijke mededeling van Dr. V. Westhoff, Zeist). Ook in ZW-Nederland is dit op enkele plaatsen ten dele het geval geweest.

Het *Spartinetum townsendii* heeft in het Deltagebied het *Zosteretum nanae,* het *Salicornietum europaeae,* het *Spartinetum maritimae* en het *Puccinellietum maritimae* grotendeels verdrongen (cf. ook M. et Mme HOCQUETTE, 1950).

Synchorologie: *Spartina townsendii,* zeer waarschijnlijk een allopolyploïd van *S. maritima* ♂ en *S. alterniflora* Lois. ♀ (JACQUET, 1949), is voor het eerst in 1878 in de baai van Southampton ontdekt. Van daaruit heeft zij zich spontaan verspreid langs de Engelse en NW-Franse kusten. Het verloop van deze spontane verspreiding is evenwel reeds spoedig verstoord doordat men er in verscheidene Westeuropese landen toe overging haar, uit het oogpunt van landaanwinning, op vele plaatsen uit te planten (cf. bijv. JØRGESEN, 1934; JACQUET, 1949; CORILLION, 1953; GOODMAN, BRAYBROOKS en LAMBERT, 1959). In Nederland hadden de eerste aanplantingen in 1924 en 1925 plaats, voornamelijk langs de Wester- en Oosterschelde; later breidde men het aantal aanplantingen in het

Deltagebied nog uit (LOTSY en A. G. VERHOEVEN, 1924; A. G. VERHOEVEN, 1935, 1938, 1951; JANSEN en SLOFF, 1938; VAN VEEN, 1953; KALKWIJK, 1954). Ook in het Waddengebied zijn uitgestrekte slikken beplant, vnl. langs de kust van Groningen en Friesland (VAN EERDE, 1942; KAMPS, 1942, 1956, 1962; BROUWER c.s., 1950). Van deze aanplantingen uit heeft *Spartina townsendii* zich voornamelijk door middel van zaad over het gehele Wadden- en Deltagebied verspreid.

In het Waddengebied zeer algemeen langs de kust van het vasteland; op de eilanden langs de binnenzijde, hoofdzakelijk ter hoogte van het wantij. In het Deltagebied ook zeer algemeen van het Haringvliet tot het Schelde-estuarium; in de Oosterschelde en bijbehorende wateren evenwel over het algemeen minder massaal dan in de Westerschelde. Langs het Schelde-estuarium stroomopwaarts tot het Galgeschoor ten noorden van Lilloo in België.

Westeuropese kust: Van Skallingen aan de Deense westkust (JØRGESEN, 1934), de oost- en westkust van Schotland en Ierland (GOODMAN, BRAYBROOKS en LAMBERT, 1959) tot Bretagne (CORILLION, 1953), met een geïsoleerde groeiplaats bij Pontevedra in NW-Spanje (BUCH, 1951).

Associatie 3: ***Spartinetum alterniflorae*** Corillion 1953.
Syn.: ? *Spartina glabra*-associatie Johnson et York 1915; ? *Spartinetum glabrae* Conard 1935.

Kentaxon: *Spartina alterniflora* Lois.

Synchorologie en synoecologie: De kensoort is inheems aan de oostkust van N-Amerika (JOHNSON en YORK, 1915; CONARD, 1935, 1952; CHAPMAN, 1960) en is vermoedelijk in de 19e eeuw in West-Europa ingevoerd. Zij heeft daar in de Baai van Southampton, in de Rade de Brest en langs de rivier de Bidassoa (Basses-Pyrénées) aan de Frans-Spaanse grens gemeenschappen gevormd die door CORILLION (1953) in het *Spartinetum alterniflorae* zijn ondergebracht. Bij Southampton zijn deze gemeenschappen echter, naar het schijnt, weer door het *Spartinetum townsendii* verdrongen (CHAPMAN, 1941, 1960; PERRATON, 1953).

Het *Spartinetum alterniflorae* bestaat uit zeer soortenarme gemeenschappen, waarin de kensoort volledig domineert (CONARD, 1935; CORILLION, 1953). Uit de door CORILLION (1953) en JOVET (1941) verstrekte gegevens blijkt, dat de associatie in West-Europa vooral open staat voor een slib- en waterrijk milieu van een betrekkelijk lage, doch sterk wisselende saliniteit. De aanwezigheid van soorten als *Juncus maritimus*, *J. articulatus*, *Agrostis stolonifera*, *Rumex crispus*, *Ranunculus flammula*, *Aster tripolium*, *Scirpus maritimus*, *Triglochin maritima*, *Juncus gerardii* en *Scirpus lacustris* ssp. *glaucus* illustreert dit. De vijf eerstgenoemde soorten wijzen op verwantschap met het *Agropyro-Rumicion crispi*. Voorts valt het op dat CORILLION (1953) voor Finistère *Limonium humile* Mill. als differentiërende soort opgeeft, een taxon dat vooral ook bekend is van de lage schorren in de contactzone van het Noordzee- en Oostzeewater (cf. DAHL en HADAČ, 1941; MIKKELSEN, 1949; HULTÉN, 1950; GILLNER, 1960).

4.6. KLASSE: *ASTERETEA TRIPOLIUM* WESTHOFF ET BEEFTINK 1962

Syn.: non *Juncetea maritimi* Br.-Bl. 1931 (cf. BRAUN-BLANQUET et al., 1952, p. 144); *Puccinellio-Salicornietea* Topa 1939 p.p.; *Astereto-Salicornietea* Westhoff c.s. 1942 prov. p.p.; non *Salicornietea* Br.-Bl. et R.Tx. 1943 (cf. BRAUN-BLANQUET et al., 1952, p. 101).

Gemeenschappen van de Europese schorren en andere, oecologisch aequivalente zilte terreinen langs de kust en in het binnenland van Europa. Voor de motieven waarom de naam *Juncetea maritimi* onbruikbaar is, zij verwezen naar p. 73 e.v.

Kentaxa: *Aster tripolium* s.l., *Plantago maritima* s.l. en *Triglochin maritima*.

Synoecologie: Op kleigrond tot niet sterk geëxponeerde zandgronden ongeveer van het MHW-niveau af tot aan de stormvloedzone (onderste gordel van het supralittoraal). Achter de kustlijn — bijv. in zoutwatermoerassen en in het polderland — en in het binnenland van Europa meestal van het niveau waarop de waterstand in de regentijd gewoonlijk staat tot aan de zone van de extreem hoge waterstanden. Optimaal in het eu-halinicum en polyhalinicum, doch onder bepaalde omstandigheden tot ver in het mesohalinicum doordringend (Baltische gebied). Wordt na afzetting van vloedmerk en toevoer van zoet water geheel of gedeeltelijk vervangen door andere syntaxa (*Cakiletea maritimae*- resp. *Plantaginetea maioris*-gemeenschappen).

Synchorologie: Van de arctische tot de west-iberische kusten en van de westeuropese kusten tot de pontisch-pannonische gebieden in het oosten van Europa; waarschijnlijk ook in Japan (cf. p. 76, noot 17).

Orden: I. *Cariceto-Puccinellietalia* (arctisch); II. *Glauceto-Puccinellietalia* (atlantisch en westbaltisch); III. *Puccinellietalia* (pontisch-pannonisch).

Orde II: *Glauceto-Puccinellietalia* Beeftink et Westhoff 1962.

Syn.: *Salicornietalia* Br.-Bl. 1931; non *Juncetalia maritimi* Br.-Bl. 1931; *Puccinellio-Salicornietalia* Br.-Bl. et De Leeuw 1936 p.p.; *Junceto-Caricetalia* Corillion 1953 p.p.

Gemeenschappen van de schorren en andere, oecologisch aequivalente zilte terreinen in het westeuropese en westbaltische kustgebied en in centraal Europa.

Differentiërende soortencombinatie: *Limonium vulgare* ssp. *pseudolimonium* (Rchb.) Gams (kentaxon), *Spergularia marginata* (tegenover de *Cariceto-Puccinellietalia*) en transgrediërende verbondskentaxa zoals *Puccinellia maritima* en *Armeria maritima*.

Synoecologie: Zie onder de klasse.

Synchorologie: Van de Lofoten in Noorwegen (GILLNER, 1955), de zuidkust van IJsland (JÓNSSON, 1914; STEINDÓRSSON, 1951) en de Faeröer (OSTENFELD, 1908b) tot de NW-kust van het Iberisch Schiereiland (BUCH, 1951; GUINEA, 1953); langs het Skagerrak, het Kattegat en het westelijke deel van het Oostzeegebied tot het eiland Bock (VODERBERG, 1955), Gotland (ENGLUND, 1942) en

misschien fragmentair langs de Bottnische Golf (ALMQUIST, 1929; LEIVISKÄ, 1908) en in Estland (HULTÉN, 1950); voorts fragmentair op enkele plaatsen in Midden-Duitsland (ALTEHAGE en ROSZMANN, 1939; BÜCKNER, 1954).

Verbonden: *Puccinellion maritimae, Armerion maritimae* en *Puccinellio maritimae-Spergularion salinae;* voorts zijn een aantal sociaties en consociaties onderscheiden.[20]

Verbond 1: *Puccinellion maritimae* (Christiansen 1927 p.p.) R.Tx. 1937.

Syn.: *Festucion maritimae* Christiansen 1927 p.p.; *Puccinellio-Salicornion* Br.-Bl. et De Leeuw 1936 p.p.; *Puccinellion* Corillion 1953.

Differentiërende soortencombinatie: *Puccinellia maritima* (kentaxon; trouwgraad: selectief), *Halimione portulacoides* (tegenover het *Armerion maritimae* en het *Puccinellio maritimae-Spergularion salinae*) en, waarschijnlijk locaal, de Rhodophyten *Bostrychia scorpioides* Mont. en *Catenella opuntia* Grev.

Synoecologie: Optimaal ontwikkeld binnen de invloedssfeer van de getijbeweging. Op de lagere, meestal kleiige gedeelten van de schorren van ongeveer MHW tot een weinig beneden MHWS. Optimaal in de eu-haliene en polyhaliene zones, doch ook in het α-mesohalinicum; in de laatste zone vestigen zich *Agrostis stolonifera* subvar. *salina* J. et W., *Glaux maritima, Juncus gerardii* en enkele elementen van het *Agropyro-Rumicion crispi* in de gemeenschappen van het verbond. Ook op hogere delen van het schor welke zijn afgeplagd of betreden door de mens of door vee.

In het polderland op terreinen met eu-halien tot polyhalien bodemvocht welke dicht boven het niveau liggen, waarop in de wintermaanden het water gewoonlijk staat. Op overeenkomstige, doch minder zilte standplaatsen vervangen door gemeenschappen van het *Armerion maritimae* of het *Agropyro-Rumicion crispi.*

Synchorologie: In het gehele Wadden- en Deltagebied zeer algemeen; plaatselijk algemeen in het polderland van de kustprovincies, maar in het bijzonder op de Zuidhollandse en Zeeuwse eilanden. Vroeger langs de oevers van de Zuiderzee.

Langs de Westeuropese kust van de Lofoten, Z-IJsland en de Faeröer tot de NW-kust van het Iberisch Schiereiland. Voorts in het Baltische gebied en misschien fragmentair in Midden-Duitsland.

Associaties: *Puccinellietum maritimae* en *Halimionetum portulacoidis.*

Associatie 1: ***Puccinellietum maritimae*** (Warming 1906) Christiansen 1927.

Syn.: Associatie met *Atropis maritima* en *Aster tripolium* Hocquette 1927; *Astereto-Glycerietum* Van Langendonck 1931, 1933; *Staticetum Limonii* Van Langendonck 1933 p.p.; *Astereto-Puccinellietum maritimae* Dahl et Hadač 1941.

Kentaxa: *Puccinellia maritima* (trouwgraad: preferent) en, locaal, *Halimione pedunculata.*

[20] Voor de inpassing van sociaties en consociaties in het syntaxonomische systeem van de Frans-Zwitserse School zij verwezen naar NORDHAGEN (1936) en WESTHOFF (1949).

Constante taxa: *Puccinellia maritima, Aster tripolium, Salicornia europaea, Suaeda maritima, Limonium vulgare* (de laatste uitsluitend in de eu-haliene en polyhaliene zones en binnen de invloedssfeer van de getijbeweging), *Triglochin maritima, Plantago maritima* en *Spergularia marginata* (de laatste drie locaal constant).

Synoecologie: De meest algemeen voorkomende associatie van het schor; zij komt overeen met het begrip ,(Lower) General Salt Marsh (G.S.M.)' dat sommige Engelse auteurs gebruiken (bijv. CHAPMAN, 1934, 1960; TANSLEY, 1949). Het *Puccinellietum maritimae* bekleedt de lage gedeelten van het schor, grenzend aan de *Salicornia*- en *Spartina*-gemeenschappen, in het bijzonder de kommen tussen de oeverwallen van de kreken. Optimaal in het eu-halinicum en polyhalinicum, maar ver in de α-mesohaliene zone doordringend; in het polderland echter uitsluitend langs eu-haliene en polyhaliene wateren en op andere, oecologisch aequivalente standplaatsen. De floristische en structurele samenstelling van de associatie loopt tamelijk ver uiteen.

Synchorologie: In het gehele Wadden- en Deltagebied zeer algemeen; binnendijks vooral op de Zuidhollandse en Zeeuwse eilanden.

Langs de Westeuropese kust van de Lofoten (GILLNER, 1955), Z-IJsland (JÓNSSON, 1914) en de Faeröer tot de NW-kust van het Iberisch Schiereiland (FONTES, 1945). In het Baltische gebied tot op Gotland (ENGLUND, 1942); ontbreekt in Midden-Duitsland.

Subassociaties, enz.: (a) *Puccinellietum maritimae typicum*, waaruit is afgesplitst een variant met *Limonium vulgare;* in deze subassociatie zijn voorts de volgende phasen onderscheiden: twee initiale phasen resp. met *Puccinellia maritima* en met *Spartina maritima*, drie terminale phasen resp. met *Halimione portulacoides*, met *Plantago maritima* en *Limonium vulgare* en met *Halimione pedunculata;* (b) *Puccinellietum maritimae pholiuretosum;* (c) *Puccinellietum maritimae agrostidetosum*. Voorts is in het *P. maritimae typicum* en in het *P. maritimae agrostidetosum* een variant met *Aster tripolium* en een facies van *Puccinellia maritima* onderscheiden.

Subassociatie a: *Puccinellietum maritimae typicum* Westhoff 1947.

Differentiërende soortencombinatie: *Halimione portulacoides, Bostrychia scorpioides* (locaal) en *Limonium vulgare;* t.o.v. het *P. maritimae agrostidetosum* tevens *Spergularia marginata, Salicornia europaea* en *Suaeda maritima*.

Samenstelling (124 opn.): zie tabel 8, kolom 1.

Synoecologie: Op klei- en zavelgronden, uitsluitend in het eu-halinicum en polyhalinicum van het getijgebied. In het polderland zeer zeldzaam en uitsluitend op natte terreinen waar de waterhuishouding wordt beheerst door zware kwel van het buitenwater.

De benedengrens van de subassociatie bevindt zich in het Deltagebied iets beneden het MHW-niveau (tot hoogstens ongeveer 1 dm −MHW); de bovengrens ligt op 5 tot ruim 30 cm boven MHW. Dit betekent dat de overstromingsfrequentie max. ongeveer 435 en min. ongeveer 120 gemiddeld per jaar is. De gem. verticale amplitude variëert in het Oosterschelde-bekken van 9–13 cm; het niveau van de bovengrens kan echter zeer veel uiteenlopen, hetgeen aan locale verschillen in de water- en zouthuishouding moet worden toegeschreven. De saliniteit van het bodemvocht bedraagt tot 25 cm diep gewoonlijk 15–30‰ NaCl per 1 (uitersten 6 en 63‰ in de laag 0–4 cm) bij een vochtgehalte van 50–230% (berekend op droge grond).

Synchorologie: Zowel in het Waddengebied als in het Deltagebied zeer algemeen in de

eu-haliene en polyhaliene zones. Voorts op oecologisch aequivalente standplaatsen in nagenoeg het gehele areaal van de associatie.

Variant: *P. maritimae typicum*, variant met *Limonium vulgare* Beeftink 1962.
Syn.: *Staticetum Limonii* Van Langendonck 1933 p.p.; *Artemisietum maritimae*, facies van *Statice Limonium* Adriani 1945; *Puccinellietum maritimae*, ‚droge' phase met zeer veel *Limonium* en eerste degeneratiephase Mörzer Bruijns c.s. 1953.

Differentiërend (dominant of subdominant) taxon: *Limonium vulgare*.
Samenstelling: (26 opn.): zie tabel 8, kolom 2.
Synoecologie: Op klei- tot zavelgronden met tijdelijk stagnerend water, bijv. in bepaalde kommen en in laagten achter strandwallen of duintjes. Begrazing onderdrukt de ontwikkeling van de variant.
Synchorologie: Locaal op de Waddeneilanden, daar waar begrazing door vee niet plaats heeft; breidt zich daar uit op vroeger zandige terreinen die nu steeds meer met slib worden overdekt (WESTHOFF en BROUWER, 1951). In het Deltagebied algemeen in het eu-halinicum en het aangrenzende deel van de polyhaliene zone: Springersgors (Goeree), Kaloot, Zwin, Verdronken Zwarte Polder, de voormalige Braakman en plaatselijk langs het Oosterscheldebekken.
Langs de Westeuropese kust locaal van het Waddengebied tot misschien NW-Spanje (GUINEA, 1953). Langs de Franse kust waargenomen bij Portbail, Manche, en in de Rance Maritime, Côtes-du-Nord (BEEFTINK, 1964b).

Phase 1: *P. maritimae typicum*, initiale phase met *Puccinellia maritima* WESTHOFF 1947.

Differentiërend (dominant) taxon: *Puccinellia maritima*.
Synoecologie: Soortenarme *Puccinellia maritima*-gemeenschappen, die zich bij voldoende opslibbing uit het *Salicornietum strictae* ontwikkelen. Aangezien *Puccinellia maritima* gunstigere omstandigheden voor sedimentatie schept dan de therophyten, vormt zich dikwijls een bultig patroon met de initiale phase op de hoge delen en *Salicornia*-begroeiingen in de laagten.
Synchorologie: In het Waddengebied locaal, voornamelijk op de eilanden: Terschelling, Schiermonnikoog (WESTHOFF, 1947); voorts op het Balgzand (DEN HARTOG, 1958). In het Deltagebied niet aangetroffen. Ook waargenomen op de Hallig Nordstrandischmoor en bij St. Peter, Eiderstedt (DOING KRAFT, 1957). De phase heeft waarschijnlijk een noordelijk verspreidingsareaal en bereikt haar zuidgrens in het Nederlandse Waddengebied. Zuidwaarts wordt haar plaats ingenomen door de initiale phase met *Spartina maritima*.

Phase 2: *P. maritimae typicum*, initiale phase met *Spartina maritima* Beeftink 1962.
Syn.: *Astereto-Glycerietum Spartinetosum strictae* Van Langendonck 1931.

Differentiërend (subdominant) taxon: *Spartina maritima*.
Samenstelling (23 opn.): zie tabel 8, kolom 3.
Synoecologie: Deze phase vormt de overgangszone tussen het *Spartinetum maritimae* en het *Puccinellietum maritimae typicum*. Op aanslibbende kusten kenmerkend voor de overgang van slik naar schor; ook op het schor in lage kommen met stagnerend water. Op een groeiplaats langs de Zandkreek schommelde de saliniteit van het bodemvocht in de droge zomer van 1959 tot 40 cm diepte van 28–40‰ NaCl per l bij een vochtgehalte van 29–54% (berekend op droge grond).
Synchorologie: In Nederland vroeger waarschijnlijk algemeen in het eu-halinicum en polyhalinicum ten zuiden van Goeree en Overflakkee. Als gevolg van verdringing door het *Spartinetum townsendii* thans zeldzaam in het Veersche Gat, de Zandkreek en de Eendracht.
Bereikt op het Europese vasteland in het Deltagebied de noordgrens van haar verspreidingsareaal. In Frankrijk aangetroffen in het estuarium van de Trieux (Côtes-du-Nord) en bij Quibéron (Morbihan), doch daar met veel *Salicornia radicans* (BEEFTINK, 1964b); zo ook langs de Portugese kust (FONTES, 1945).

Phase 3: *P. maritimae typicum*, terminale phase met *Halimione portulacoides* Beeftink 1962.

Syn.: *Astereto-Puccinellietum*, variant met *Obione portulacoides* Van Langendonck 1933.

Differentiërend (subdominant) taxon: *Halimione portulacoides*.

Synoecologie: Van de drie terminale phasen komt de phase met *Halimione portulacoides* op de slibrijkste gronden voor. Zij ontwikkelt zich in de hoog opgeslibde kommen van het schor en op de overgang van kom naar kreekoeverwal. Beweiding kan tot haar ontwikkeling bijdragen door degeneratie van het *Halimionetum portulacoidis*. *Suaeda maritima* is dikwijls abundant. De phase moet worden beschouwd als het overgangsstadium in ruimte en tijd van het *Puccinellietum maritimae typicum* naar het *Halimionetum portulacoidis*.

Synchorologie: In het Waddengebied locaal, in het bijzonder waar fijn slib sedimenteert in een oorspronkelijk zandig *Puccinellietum maritimae typicum* (cf. BEEFTINK, 1959). In het Deltagebied algemeen, bijv. op het Springersgors (Goeree), de Kaloot en het schor bij Ellewoutsdijk.

Langs het Europese vasteland van Skallingen in Denemarken (BEEFTINK, 1959) tot Bretagne en Charente-Maritime; waargenomen bij Portbail, Manche, in de Baai van Mont St.-Michel, Manche, en in het estuarium van de Trieux, Côtes-du-Nord (BEEFTINK, 1964b); ook in de Anse de l'Aiguillon en bij St. Martin, Charente-Maritime (schriftelijke mededeling van Dr. V. Westhoff, Zeist).

Phase 4: *P. maritimae typicum*, terminale phase met *Plantago maritima* en *Limonium vulgare* Beeftink 1959.

Syn.: *Plantagineto-Limonietum* Westhoff et Segal 1961.

Differentiërende soortencombinatie: *Plantago maritima* en *Limonium vulgare*.

Samenstelling (9 opn.): zie tabel 8, kolom 4.

Synoecologie: Op slibhoudende gronden met een belangrijke zandcomponent, gelegen op de overgang van kom naar kreekoeverwal (BEEFTINK, 1959); ook aan de voet van lage duintjes en strandwallen (bijv. op de Kaloot) en op hoge zandplaten waarop zich slib heeft afgezet (WESTHOFF en BROUWER, 1951; WESTHOFF en SEGAL, 1961). Beweiding schaadt de ontwikkeling van deze phase. Zij vormt het overgangsstadium in de successie van het *Puccinellietum maritimae typicum* (al of niet de *Limonium*-rijke variant) naar het *Artemisietum maritimae typicum* en *armerietosum* of naar het *Halimionetum portulacoidis* (GÉHU en GHESTEM, 1963).

Synchorologie: In het Waddengebied locaal op de eilanden (WESTHOFF en BROUWER, 1951; WESTHOFF en SEGAL, 1961). In het Deltagebied zeldzaam: Langs het Veersche Gat en de Zandkreek locaal en meestal fragmentair op de overgang van kom naar oeverwal; op het schor bij de Stroodorpepolder (Z-Beveland) aan de voet van een dam; op de Kaloot aan de binnenzijde van de strandwal.

Langs de Westeuropese kust locaal van Skallingen in Denemarken (BEEFTINK, 1959) waarschijnlijk tot Bretagne. In Frankrijk zijn verwante gemeenschappen aangetroffen in de Havre de Lessay (Manche), in de Rance Maritime en het estuarium van de Trieux (Côtes-du-Nord); een dominante combinatie van *Plantago maritima* en *Limonium vulgare* lijkt daar echter schaars te zijn (BEEFTINK, 1964b).

Phase 5: *P. maritimae typicum*, terminale phase met *Halimione pedunculata* Beeftink 1962.

Syn.: *Puccinellietum maritimae*, subassociatie van *Salicornia europaea* Gillner 1960 p.p.

Differentiërende soortencombinatie: *Halimione pedunculata*, *Glaux maritima* en *Juncus gerardii*.

Samenstelling (9 opn.): zie tabel 8, kolom 5.

Synoecologie: Deze phase ontwikkelt zich op zandige tot min of meer slibrijke terreinen welke naar verhouding weinige keren worden overstroomd. Als gevolg daarvan is de saliniteit van het bodemvocht in de bovenste bodemlagen sterk afhankelijk van klimatologische invloeden, resulterend in een grote Cl′-fluctuatie; het gemiddelde Cl′-niveau lijkt iets lager dan dat van de vorige phasen (cf. WESTHOFF, 1947; GILLNER, 1960). Op onbegroeide plekjes die

meestal in de gemeenschappen aanwezig zijn, vormt zich in droge tijden spoedig een zoutkorst. De phase is meestal aan de voet van duintjes, strandwallen, afslagrandjes, enz. aangetroffen; misschien is drangwater uit deze hogere terreinen nog een factor van betekenis.

Synchorologie: In het Waddengebied als zodanig niet onderscheiden maar op de eilanden locaal aanwezig, zoals blijkt uit opnamen van BRAUN-BLANQUET en DE LEEUW (1936), WESTHOFF (1947, manuscript) en VAN DER TOORN (1959). In het Deltagebied meestal als een smalle gordel langs de benedengrens van de *Juncus gerardii*-variant van het *Juncetum gerardii*, binnen het bereik van de getijden op het Groene Strand (de Haak) bij Oostvoorne, de Schotsman (N-Beveland), ten zuiden van Bergen op Zoom, in de Verdronken Zwarte Polder en in het Zwin; binnendijks in de Westenschouwense Inlagen en in de Inlaag 1887 bij Ellewoutsdijk.

De phase heeft een tamelijk noordelijk verspreidingsareaal: van Skallingen in Denemarken (IVERSEN, 1936) en ZO-Engeland (CLAPHAM, TUTIN en WARBURG, 1958) tot de Vlaamse kust (HOCQUETTE, 1927) en waarschijnlijk, doch dan zeer zeldzaam, zuidwaarts tot de Baai van Mont St-Michel (FOURNIER, 1961; CORILLION, 1961); voorts in het Baltische gebied van de Zweedse westkust (GILLNER, 1960) tot bij Kolberg (PREUSS, 1911–12) en op Gotland (ENGLUND, 1942), doch op dit eiland is *Halimione pedunculata* waarschijnlijk op een lager niveau optimaal dan *Puccinellia maritima*.

Subassociatie b: *Puccinellietum maritimae pholiuretosum* Westhoff 1947.

Differentiërende soortencombinatie: *Parapholis strigosa* en *Halimione pedunculata;* volgens WESTHOFF (1947) zijn differentiërend: *Parapholis strigosa* (= *Pholiurus filiformis*), *Agrostis stolonifera* f. *subarenaria* Westhoff, *Salicornia europaea* ssp. *ramosissima* Woods en *Elytrigia juncea*.

Samenstelling (9 opn. van WESTHOFF, 1947 manuscript): zie tabel 8, kolom 6.

Synoecologie: Gemeenschappen, bestaande uit een open begroeiing, op strandvlakten die nog niet van de zee zijn geïsoleerd en waarvan de bodem zandig tot zeer zandig is, met plaatselijk slibhoudende laagjes. In de zomer worden de gemeenschappen weinig door de vloed overstroomd. De saliniteit van het bodemvocht heeft een zeer grote amplitude en kan bij grote hoeveelheden neerslag tot nul dalen (WESTHOFF, 1947).

Synchorologie: In het Waddengebied alleen op de strandvlakten van de eilanden (WESTHOFF, 1947); buiten het bereik van de getijden waarschijnlijk zeer zeldzaam: Slechts beschreven van de oevers van het Balgkanaal, N.-Holland (DEN HARTOG, 1958). In het Deltagebied zeer zeldzaam wegens het nagenoeg ontbreken van strandvlakten: Slechts op de Kwade Hoek, Goeree.

Over het geheel genomen een schaars voorkomende vorm van het *Puccinellietum maritimae*. Door de aanwezigheid van strandvlakten waarschijnlijk nog het meest algemeen op de Waddeneilanden (cf. ook IVERSEN, 1936). Buiten het Waddengebied zijn verwante gemeenschappen beschreven door HOCQUETTE (1927), DAHLBECK (1945), BRAUN-BLANQUET en R. TÜXEN (1952), CORILLION (1953) en DUPONT (1955, p. 88).

Subassociatie c: *Puccinellietum maritimae agrostidetosum* Beeftink 1962.

Differentiërende soortencombinatie: *Agrostis stolonifera* var. *compacta* Hartm. subvar. *salina* J. et W., *Glaux maritima* en *Juncus gerardii*. Voorts gekenmerkt door de afwezigheid van de eu-halobe halophyten *Limonium vulgare*, *Spergularia marginata*, *Halimione portulacoides*, *H. pedunculata*, *Salicornia europaea* en *Suaeda maritima*.

Samenstelling (45 opn.): zie tabel 8, kolom 7.

Synoecologie: Vicariant van het *Puccinellietum maritimae typicum* in het α-mesohalinicum en op oecologisch aequivalente standplaatsen binnendijks. De standplaats gelijkt in vele opzichten op die van de typische subassociatie; de bodem is alleen over het algemeen slibrijker en de saliniteit van het bodemvocht lager. De laatste bedraagt tot 25 cm diepte gewoonlijk 8–15‰ NaCl per l (uitersten 4 en 21‰ in de laag 0–4 cm). Er zijn aanwijzingen dat de subassociatie zich alleen ontwikkelt bij gebruik van het schor als weide of hooiland. Al naar de aard van dit gebruik kunnen *Puccinellia maritima*, *Juncus gerardii* of *Triglochin maritima* domi-

neren. Bij afwezigheid van deze biotische factoren zijn overeenkomstige standplaatsen begroeid met de consociatie van *Scirpus maritimus* var. *compactus*, het *Spartinetum townsendii* of met gemeenschappen van *Phragmites communis*.

Synchorologie: In het Waddengebied beperkt tot de Dollard (DE VRIES, 1940). Vroeger waarschijnlijk algemeen langs de oevers van de voormalige Zuiderzee. In het Deltagebied algemeen langs het Haringvliet, de Brabantse oever van het Hellegat, en het Schelde-estuarium van Bath en het Verdronken Land van Saaftinge tot het voormalige fort Pijp Tabak, ongeveer twee km stroomafwaarts van de stad Antwerpen.

Voorts buiten Nederland waarschijnlijk algemeen in alle estuaria die binnen het areaal van de associatie vallen (bijv. LEMÉE, 1933; GILLHAM, 1957a); waargenomen in het estuarium van de Somme (BEEFTINK, 1964b). Ook in het Baltische gebied waarschijnlijk algemeen.

Variant: *Puccinellietum maritimae typicum et agrostidetosum*, variant met *Aster tripolium* var. nov.

Syn.: *Astereto-Glycerietum maritimae* Van Langendonck 1931; *Asteretum* De Vries 1935, 1940 p.p.; *Astereto-Puccinellietum maritimae* Dahl et Hadač 1941; *Aster tripolium*-Isozion Dahlbeck 1945; *Puccinellietum maritimae typicum*, facies van *Aster tripolium* Westhoff 1947; Idem, initiale phase met *Aster tripolium* Beeftink 1962.

Differentiërend (dominant of subdominant) taxon: *Aster tripolium*, hoofdzakelijk var. *tripolium*.

Samenstelling (7 opn.): zie tabel 8, kolom 8.

Synoecologie: Optimaal in het α-mesohalinicum en daar meestal op weke, slibrijke en dikwijls humusrijke bodem. Transgrediërend in het polyhalinicum (Slikken van de Heene); ontwikkelt zich daar ook aan de binnenzijde van strandwallen onder invloed van zoet drangwater (Groene Strand, Oostvoorne). De variant verdraagt geen beweiding; het locale karakter van de verspreiding lijkt daarvan in de eerste plaats het gevolg te zijn.

Synchorologie: In het Waddengebied alleen bekend uit de Dollard en zich daar ontwikkelend uit de *Aster tripolium*-sociatie (DE VRIES, 1940). In het Deltagebied op het Groene Strand bij Oostvoorne, de Slikken van de Heene, in het Verdronken Land van Saaftinge en op het Galgeschoor bij Lilloo; misschien ook plaatselijk langs het Haringvliet, doch behalve op het Groene Strand, de Slikken van de Heene en het Verdronken Land van Saaftinge overal schaars. Buiten Nederland komt de variant voor in de Oslofjord (DAHL en HADAČ, 1941), langs de Zweedse westkust (DAHLBECK, 1945), in de Jadeboezem (NITZSCHKE, 1924) en in de Rance Maritime, N-Bretagne (BEEFTINK, 1964b).

Facies: *Puccinellietum maritimae typicum et agrostidetosum*, facies van *Puccinellia maritima* Beeftink 1962.

Dominant taxon: *Puccinellia maritima*.

Synoecologie: Intensieve beweiding bevordert de ontwikkeling van *Puccinellia maritima* zodat deze soort een gesloten grasmat vormt, terwijl andere soorten zoals *Aster tripolium*, *Halimione portulacoides*, *Triglochin maritima*, *Limonium vulgare* en *Plantago maritima* worden onderdrukt. Landaanwinningswerk (begreppeling) zoals bijv. langs de kust van de provincies Groningen en Friesland wordt bedreven, kan ook tot de vorming van deze facies leiden. Bij zeer intensieve beweiding lijdt tenslotte ook de *Puccinellia*-mat onder de vraat en betreding der dieren. De regressie zet zich dan voort in een massale vestiging van *Salicornia europaea* en, in mindere mate, van *Suaeda maritima* op de open plekken tussen *Puccinellia maritima* (bijv. op het schor ten noorden van Kats, N-Beveland).

De facies kan zich zowel uit het *P. maritimae typicum* als uit het *P. maritimae agrostidetosum* ontwikkelen, doch valt bij de eerste subassociatie meer op. Zij mag niet worden verward met de initiale phase met *Puccinellia maritima* van het *P. maritimae typicum* die zich ook zonder beweiding ontwikkelt.

Synchorologie: In Nederland, afhankelijk van de beweidingsintensiteit, plaatselijk algemeen. Voorts waarschijnlijk in het gehele areaal van de beide subassociaties.

Noot: MÖRZER BRUIJNS c.s. (1953) onderscheiden in het Zwin degeneratiestadia van het

Puccinellietum maritimae, hoofdzakelijk gekenmerkt door de aanwezigheid van elementen van het *Armerion maritimae* en het *Agropyro-Rumicion crispi* s.l. (cf. ook VANDE VYVERE, 1957).

Associatie 2: ***Halimionetum portulacoidis*** Kuhnholtz-Lordat 1927.

Syn.: *Atropidetum maritimae*, facies van *Atriplex portulacoides* De Litardière et Malcuit 1927; het *Obionetum* van verschillende Engelse auteurs, bijv. Chapman 1934; *Obione*-gezelschap De Vries 1940; *Artemisietum maritimae*, facies van *Obione portulacoides* Adriani 1945; *Puccinellietum maritimae*, facies van *Obione portulacoides* Westhoff 1947; *Obionetum* Des Abbayes et Corillion 1949; sociatie van *Obione portulacoides* en *Bostrychia scorpioides* Mörzer Bruijns et Westhoff 1951; *Puccinellietum maritimae Spartinetosum*, facies van *Obione* Lemée 1952; *Obione portulacoides*-sociatie Den Hartog et Schroevers 1952; *Puccinellietum maritimae*, facies van *Suaeda maritima* en *Halimione portulacoides* Mörzer Bruijns c.s. 1953.

Kentaxon: *Halimione portulacoides*.

Constante taxa: *Halimione portulacoides*, *Aster tripolium* (hoofdzakelijk var. *discoideus* Rchb.), *Puccinellia maritima*, *Festuca rubra* L. ssp. *rubra* var. *rubra* f. *litoralis* Hackel en *Limonium vulgare*.

Samenstelling (40 opn.): zie tabel 8, kolom 9.

Synoecologie: Ontwikkelt zich op zavel- en kleigronden (20–50% slib) die sneller ontwateren en daardoor beter doorlucht zijn dan die van de vorige associatie; de saliniteit van het bodemvocht verschilt echter zeer weinig van die van het *Puccinellietum maritimae typicum*. De kensoort kan, na zich gevestigd te hebben, sedimentatie van zand, zowel door de wind als door het vloedwater, zeer goed verdragen (bijv. op de strandwal van de Kaloot, in de Verdronken Zwarte Polder, maar vooral plaatselijk langs de noordkust van N-Beveland) en zelfs tot duinvorming aanleiding geven (cf. ook SCHIPPER, 1926). De associatie ontwikkelt zich op kleine oeverwallen en buitenhellingen van de grote oeverwallen in het schor, alsmede in een smalle gordel aan de binnenzijde van de oeverwallen en op bepaalde afslagranden; zelden ook in hoog opgeslibde kommen (bijv. op het Springersgors, Goeree). Waar aan de dijkvoet geen of weinig vloedmerk wordt gedeponeerd, vormt de associatie ook daar een fraai ontwikkelde gordel. Voor haar ontwikkeling is de associatie dus aangewezen op een wat het niveau betreft gedifferentieerd, slibrijk schorrenlandschap.

De combinatie van een zekere aëratietoestand van de bodem en een relatief hoge saliniteit van het bodemvocht is bepalend voor de ontwikkeling van de associatie. Daarom wordt de associatie slechts binnen het directe bereik van de getijden aangetroffen; in West-Europa groeien binnendijks alleen verspreide exemplaren van de kensoort op plaatsen, waar door zware kwel van het buitenwater de getijbeweging in de stand van het polderwater duidelijk merkbaar is. Slechts in het Middellandse Zeegebied, waar de verdamping de neerslag overtreft, vindt *Halimione portulacoides* bij afwezigheid van de getijbeweging oecologisch aequivalente standplaatsen. Voorts ontwikkelt de associatie zich bij zeer grote getij-amplitudes — met name in Bretagne — dikwijls op relatief

lagere niveaux dan het *Puccinellietum maritimae* (zie ook p. 20 in § 2.3.1); overigens steeds op hogere niveaux dan deze associatie.

Het *Halimionetum portulacoidis* is beperkt tot het eu-halinicum en het polyhalinicum en in ZW-Nederland bovendien uitsluitend in gordels tussen MHW en MHWS met een overstromingsfrequentie die tussen ongeveer 230 en 100 gemiddeld per jaar ligt. De saliniteit van het bodemvocht is nagenoeg even hoog als die van het *Puccinellietum maritimae typicum:* tot 25 cm diepte gewoonlijk 15–30‰ NaCl per l (uitersten 4 en 36‰ in de laag 0–4 cm); het vochtgehalte is echter lager: 47–120%, berekend op droge grond. Beweiding verdraagt de associatie slechts in beperkte mate (cf. *Puccinellietum maritimae typicum*, terminale phase met *Halimione portulacoides*, p. 99).

Synchorologie: In het Waddengebied schaars, hoofdzakelijk aan de binnenzijde van de eilanden ter hoogte van het wantij. In het Deltagebied algemeen langs de Grevelingen, Krammer, Oosterschelde, Veersche Gat, Zandkreek en Eendracht; langs de Westerschelde van de monding tot op de schorren bij Ossenisse en Waarde.

Langs de Westeuropese kust verspreid van Skallingen in Denemarken, vermoedelijk van Northumberland en Ayr in Groot-Brittannië en van de oost- en westkust van Ierland zuidwaarts tot de westkust van Spanje en Portugal (FONTES, 1945, 3e foto); elders afwezig.

Phase: *Halimionetum portulacoidis*, terminale phase met *Artemisia maritima* Beeftink 1959.

Differentiërende soortencombinatie: *Artemisia maritima* en *Festuca rubra* f. *litoralis* Hackel.

Samenstelling (41 opn.): zie tabel 8, kolom 10.

Synoecologie: Op iets gemakkelijker ontwaterende, en daardoor dikwijls iets hogere delen van de oeverwallen. Deze phase vormt het overgangsstadium van het *Halimionetum portulacoidis* naar het *Artemisietum maritimae*. Op slibrijke gronden vestigt zich meestal *Artemisia maritima*, op slibarme gronden doorgaans *Festuca rubra* f. *litoralis* als eerste differentiërende soort. Ook langs de dijkvoet, doch daar dikwijls vermengd met *Elytrigia pungens*.

Synchorologie: In het Waddengebied zeldzaam op de eilanden. In het Deltagebied algemeen, overal waar de associatie voorkomt.

Langs de westeuropese kust van Skallingen in Denemarken tot ZW-Nederland, dus met een noordelijk verspreidingsgebied. Zuidelijker afwezig of uiterst zeldzaam (alleen aangetroffen in het estuarium van de Frémure bij Le Port à-la Duc), wegens de ruimtelijke divergentie van de oecologische amplitudes van het *Halimionetum portulacoidis* en het *Artemisietum maritimae* als gevolg van de grote getij-amplitude.

Verbond 2: *Armerion maritimae* Br.-Bl. et De Leeuw 1936.

Syn.: *Festucion maritimae* Christiansen 1927 p.p.; *Junceto-Caricion* Corillion 1953 p.p. + *Festucion* Corillion 1953 p.p.

Differentiërende soortencombinatie: *Armeria maritima* ssp. *maritima* (selectieve kensoort binnen de zoutplantenformatie), *Festuca rubra* L. ssp. *rubra* var. *rubra* f. *litoralis* Hackel, *Glaux maritima* en *Juncus gerardii* (tegenover het *Puccinellion maritimae* en het *Puccinellio maritimae-Spergularion salinae*).

Synoecologie: Optimaal ontwikkeld binnen de invloedssfeer van de getijbeweging. Op slibhoudende (zelden slibrijke) tot zeer zandige gronden van

de schorren en strandvlakten, van 10–20 cm beneden MHWS tot de stormvloedzone. Het vochtgehalte en de aëratietoestand van de bodem kunnen van plaats tot plaats sterk uiteenlopen, doch het niveau van de saliniteit is steeds tamelijk laag en de amplitude in de regel niet groot. Het verbond strekt zich uit over de gehele lengte van de eu-haliene en polyhaliene zones en ontwikkelt zich meestal nog fragmentair in het α-mesohalinicum. In de stormvloedzone en in het α-mesohalinicum zijn de gemeenschappen van het verbond vermengd met elementen van het *Atriplicion littoralis*, het *Agropyro-Rumicion crispi* of het *Saginion maritimae* of vervangen door gemeenschappen van deze verbonden. Het *Armerion maritimae* komt ook voor op tijdelijk natte tot tamelijk droge, zilte gronden langs de oevers van kreken, poelen en in overeenkomstige lage terreinen in het polderland.

Synchorologie: Buitendijks algemeen, zowel in het Wadden- als in het Deltagebied. Binnendijks locaal, vooral in het Deltagebied.

Langs de Westeuropese kust van NW-Noorwegen (GILLNER, 1955), Groot-Brittannië en Ierland tot waarschijnlijk ZW-Frankrijk (ALLORGE, 1941), doch optimaal langs de Noordzeekusten. Voorts in het Baltische gebied, waarschijnlijk tot ZW-Finland; locaal en fragmentair in Midden-Duitsland (ALTEHAGE en ROSZMANN, 1939; BÜCKNER, 1954).

Associaties: *Artemisietum maritimae, Juncetum gerardii, Junceto-Caricetum extensae* en *Scirpetum rufi.*

Associatie 1: ***Artemisietum maritimae*** Hocquette 1927.

Syn.: *Staticetum Limonii* Van Langendonck 1933 p.p.; Associatie met *Artemisia maritima* en *Statice Limonium* Van Langendonck 1933; *Artemisia maritima-Obione portulacoides*-associatie *(Artemisietum maritimae)* Br.-Bl. et De Leeuw 1936.

Kentaxon: *Artemisia maritima.*

Constante taxa: *Festuca rubra* f. *litoralis* Hackel (meestal dominant), *Artemisia maritima, Aster tripolium* (hoofdzakelijk var. *discoideus* Rchb.), *Plantago maritima, Halimione portulacoides, Limonium vulgare, Spergularia marginata* en *Glaux maritima.*

Samenstelling: zie tabel 9 en tabel 10, kolom 1.

Synoecologie: Op slibhoudende tot zandige (5–24% slib) kreekoeverwallen, ruggen, afslagranden en dammen in het schor, alsmede langs de voet van dijken. De associatie staat alleen open voor de combinatie van een relatief snel ontwaterende en dus redelijk geaëreerde bodem en een niettemin tamelijk hoog saliniteitsniveau in het bodemvocht met een tamelijk grote amplitude. Dit verklaart waarom het *Artemisietum maritimae* buiten de invloedssfeer van de getijbeweging niet voorkomt. Optimaal in de eu-haliene en polyhaliene zones, in het α-mesohalinicum meestal spoedig fragmentair. Wanneer de vegetatie wordt verstoord door deponering van organisch materiaal of door sedimentatie van zand, moet de associatie voor het *Atripliceto-Elytrigietum pungentis* plaats maken. Langs de Franse kust lijkt het *Artemisietum maritimae* in zuidwaartse richting over het algemeen geleidelijk hogere niveaux t.o.v. MHW te gaan in-

nemen en daarbij soms in het *Frankenieto-Staticetum lychnidifoliae* Lemée 1952 op te gaan.

Synchorologie: Algemeen, zowel in het Wadden- als in het Deltagebied; uitsluitend binnen het directe bereik van de getijden.

Langs de Westeuropese kust van Skallingen in Denemarken en Aberdeen en Dumbarton in Groot-Brittannië tot in N-Bretagne. In het Baltische gebied langs de noordoever tot op Gotland (ENGLUND, 1942) en wellicht tot in Estland (HULTÉN, 1950), langs de zuidoever tot op Hiddensee (FRÖDE, 1958) en Rügen (PREUSS, 1911–12).

Syntaxonomie: In de literatuur bestaat geen overeenstemming over de syntaxonomische plaats van deze associatie. WESTHOFF c.s. (1942, 1946), ADRIANI (1945) en WESTHOFF (1947) rekenen haar tot het *Puccinellio-Salicornion;* R. TÜXEN (1937) is de eerste van de onderzoekers die haar in het *Armerion maritimae* onderbrengen. Dit verschil van opvatting hangt ten nauwste samen met de syntaxonomische waarde die men toekent aan *Festuca rubra* f. *litoralis*, het doorgaans dominante taxon van het *Artemisietum maritimae*. Aangezien *Puccinellia maritima* en *Festuca rubra* f. *litoralis* elkaar nagenoeg uitsluiten, ligt het voor de hand deze wederzijdse uitsluiting bij de onderscheiding van het *Puccinellion maritimae* en het *Armerion maritimae* als belangrijk criterium te gebruiken. Dit betekent dat het *Artemisietum maritimae* tot het *Armerion maritimae* moet worden gerekend.

Subassociaties, enz.: (a) *Artemisietum maritimae typicum* waaruit is afgesplitst een initiale phase met optimum van *Artemisia maritima;* (b) *Artemisietum maritimae armerietosum* met een variant met *Cochlearia anglica;* (c) *Artemisietum maritimae agrostidetosum.*

Subassociatie a: *Artemisietum maritimae typicum* Beeftink 1962.

Gekenmerkt door schaarsheid of afwezigheid van *Armeria maritima, Juncus gerardii, Agrostis stolonifera* subvar. *salina* J. et W. en *Atriplex hastata,* differentiërende taxa van de beide andere subassociaties.

Samenstelling: (72 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 9, kolom 1 en 2.

Synoecologie: Op tamelijk slibrijke kreekoeverwallen, enz.; beperkt tot het eu-halinicum en polyhalinicum. De benedengrens van de subassociatie bevindt zich op uiterlijk 12–18 cm beneden MHWS, de bovengrens op MHWS tot 12 cm daarboven. Dit betekent dat de overstromingsfrequentie tussen max. ongeveer 200 en min. ongeveer 50 gemiddeld per jaar ligt. De saliniteit van het bodemvocht bedraagt tot 25 cm diepte gewoonlijk 14–28‰ NaCl per 1 (uitersten 0,8 en 44 ‰ in de laag 0–4 cm) bij een vochtgehalte van 23–95% (berekend op droge grond).

Synchorologie: In het Waddengebied tamelijk zeldzaam. In het Deltagebied algemeen, in het bijzonder langs het Schelde-estuarium; daar stroomopwaarts tot het schor bij Waarde. Voorts in het gehele areaal van de associatie met uitzondering van het Baltische gebied.

Phase: *A. maritimae typicum* initiale phase met optimum van *Artemisia maritima* Beeftink 1965.

Differentiërend (dominant) taxon: *Artemisia maritima.*

Samenstelling (11 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 9, kolom 1.

Synoecologie: Op lagere overwallen en plaatselijk op de buitenhellingen van grote oeverwallen; ook hier en daar langs de dijkvoet. Ontwikkelt zich van alle vormen van het *Artemisietum maritimae* op de slibrijkste gronden. Hoewel locaal een initiale phase met *Halimione*

portulacoides kan worden onderscheiden (BEEFTINK, 1959, 1962) is deze zeer verwant aan de terminale phase met *Artemisia maritima* van het *Halimionetum portulacoidis;* in groter verband lijkt de dominantie van *Artemisia maritima* een beter criterium.

Synchorologie: Als die van de typische subassociatie.

Subassociatie b: *Artemisietum maritimae armerietosum* Beeftink 1962.

Differentiërende soortencombinatie: *Armeria maritima* en *Juncus gerardii.*

Samenstelling (14 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 9, kolom 3.

Synoecologie: Op zandige (lichtzavelige) kreekoeverwallen, enz. en eveneens beperkt tot het eu-halinicum en polyhalinicum. Het saliniteitsniveau van het bodemvocht ligt door de grote zandfractie vermoedelijk gemiddeld iets lager dan bij de vorige subassociatie. Ook ligt de bovengrens max. 12 cm hoger dan bij de vorige subassociatie, dus bij 24 cm boven MHWS; aangezien de benedengrens zich ongeveer op hetzelfde niveau als die van de vorige subassociatie bevindt, is de verticale oecologische amplitude van het *A. maritimae armerietosum* belangrijk groter.

Synchorologie: In het Waddengebied algemener dan de vorige subassociatie. In het Deltagebied vooral langs de Oosterschelde, het Veersche Gat en de Zandkreek; ook op de Slikken van de Heene; langs de Westerschelde schaars.

Langs de Westeuropese kust van Skallingen in Denemarken tot de Vlaamse kust en misschien, maar dan zeer zeldzaam, tot N-Bretagne. Ook hier en daar in het Baltische gebied.

Variant: *A. maritimae armerietosum,* variant met *Cochlearia anglica* Beeftink 1962.

Differentiërend taxon: *Cochlearia anglica.*

Synoecologie: Deze variant ontwikkelt zich waarschijnlijk onder invloed van faeces van vogels, die op de oeverwallen, ruggen, enz. bij hoog water overtijen.

Synchorologie: In Nederland beperkt tot de eilanden van het Waddengebied; daarbuiten waarschijnlijk alleen in het aansluitende Duitse Waddengebied.

Subassociatie c: *Artemisietum maritimae agrostidetosum* Beeftink 1962.

Differentiërende taxa: *Agrostis stolonifera* var. *compacta* Hartm. subvar. *salina* J. et W., *Atriplex hastata* en andere taxa die kenmerkend zijn voor de *Plantaginetalia,* zoals *Lolium perenne, Hordeum secalinum, Trifolium fragiferum, Potentilla anserina, Agropyron repens, Festuca arundinacea, Alopecurus geniculatus,* enz.

Samenstelling (55 opn. uit het Schelde-estuarium): zie tabel 9, kolom 4 en 5.

Synoecologie: Deze subassociatie bevindt zich op soortgelijke — doch minder zilte — standplaatsen als de vorige twee subassociaties. Zij ontwikkelt zich van het minst zilte gedeelte van het polyhalinicum tot in het α-mesohalinicum van de estuaria. In de laatste saliniteitszone brengt zij het echter reeds spoedig niet verder dan een fragmentaire vorm: de kensoort *Artemisia maritima* en andere eu-halobe halophyten zoals *Limonium vulgare, Halimione portulacoides* en *Spergularia marginata* verdwijnen. Bovendien wordt *Festuca rubra* f. *litoralis* steeds meer vervangen door *Agrostis stolonifera* subvar. *salina.* Dit fragmentaire stadium kan in zijn extreme vorm beter als een sociatie met *Agrostis stolonifera salina* van de orde *Glauceto-Puccinellietalia* worden beschouwd (cf. p. 123). Wat het niveau betreft bevindt de subassociatie zich langs de Schelde tussen 24 cm beneden en 17 cm boven MHWS. De saliniteit van het bodemvocht schommelt daar tot 25 cm diepte gewoonlijk van 6–14 ‰ NaCl per 1 (uitersten 3 en 19‰) bij een vochtgehalte van 32–110% (berekend op droge grond).

Synchorologie: In Nederland slechts bekend uit het Deltagebied: Haringvliet, Volkerak en het Schelde-estuarium van Waarde tot de Boudewijnsluizen van de dokken van Antwerpen. Verder binnen het areaal van de associatie waarschijnlijk algemeen in alle Westeuropese estuaria. In het Baltische gebied behoren de meeste gemeenschappen van het *Artemisietum maritimae* tot deze subassociatie (DAHLBECK, 1945; MIKKELSEN, 1949; RAABE, 1950; VODERBERG, 1955; GILLNER, 1960).

Associatie 2: ***Juncetum gerardii*** Warming 1906.

Syn.: *Festucetum rubrae* Yapp et Johns 1917, De Vries 1935; *Juncetum bottnicae* + *Festucetum rubrae litoralis* Christiansen 1927; Associatie van *Juncus gerardi* en *Plantago maritima* Feekes 1936; *Armerieto-Festucetum litoralis* Br.-Bl. et De Leeuw 1936; *Armerietum maritimae* (Christiansen 1927) R.Tx. 1937; *Juncus gerardi-Festuca rubra*-Salzwiese Iversen 1936; *Juncus gerardi-Plantago maritima*-gemeenschap Fröde 1950 (cf. VODERBERG, 1955); *Juncetum gerardi atlantico-balticum* Fukarek 1961 p.p.

Differentiërende soortencombinatie: *Armeria maritima* (preferente kensoort van de associatie binnen de zoutplantenformatie), *Juncus gerardii* (differentiërend t.o.v. het *Artemisietum maritimae*), *Limonium vulgare*, *Spergularia marginata*, *Artemisia maritima* en *Halimione portulacoides* (alle differentiërend t.o.v. het *Junceto-Caricetum extensae*).

Constante taxa: *Juncus gerardii*, *Festuca rubra* f. *litoralis*, *Plantago maritima*, *Glaux maritima*, *Armeria maritima*, *Triglochin maritima*, *Agrostis stolonifera* subvar. *salina*, *Limonium vulgare* en *Aster tripolium* (de beide laatste locaal constant).

Samenstelling: zie tabel 10 en 11.

Synoecologie: De associatie is optimaal in het eu-halinicum en polyhalinicum en ontwikkelt zich voornamelijk op de zandige gronden die in de omgeving van duintjes, strandwallen, enz. liggen; soms ook op pleistocene afzettingen (ten Z. van Bergen op Zoom). Binnendijks zijn de standplaatsen gewoonlijk slibrijker. Het niveau bevindt zich tussen MHWS en de stormvloedzone. Op de Kaloot ligt de benedengrens 7–19 cm boven MHWS; de overstromingsfrequentie is daar ten hoogste 69–26 gemiddeld per jaar. Het vochtgehalte van de bodem kan uiteenlopen van tijdelijk zeer nat door stagnerend water (vooral in de wintermaanden) tot tamelijk droog; in het eerste geval domineert *Juncus gerardii*, in het tweede geval *Festuca rubra* f. *litoralis*. Overigens beïnvloedt al of niet beweiding de verhouding tussen deze beide soorten in sterke mate. De saliniteit van het bodemvocht is gewoonlijk vrij laag (tot 25 cm diepte gemiddeld 4–8‰ NaCl per l), maar fluctueert relatief meer dan in het *Artemisietum maritimae* (uitersten 0,4 en 37‰).

Bij een lager saliniteitsniveau van het overstromingswater (in het Oostzeegebied en onder invloed van rivierwater) of bij kwel van zoet drangwater uit duintjes, enz. vestigen zich in de associatie elementen van de zilte component van het *Agropyro-Rumicion crispi* (onderverbond *Loto-Trifolion* Westhoff et Van Leeuwen 1961), met name *Agrostis stolonifera* subvar. *salina* gevolgd door *Carex distans* var. *vikingensis*, *Leontodon autumnalis*, *Trifolium fragiferum*, *Plantago major*, *Potentilla anserina*, *Lotus tenuifolius*, *Trifolium repens*, *Euphrasia odontites*, *Juncus maritimus*, enz. (subassociatie van *Leontodon autumnalis* Raabe 1950). Voornamelijk in het Oostzeegebied kunnen zich ook *Eleocharis uniglumis*, *E. pauciflora*, *Triglochin palustris*, *Carex oederi* en *Juncus articulatus* in deze gemeenschappen vestigen (*Juncetum gerardii eleocharetosum* R.Tx. 1937; cf. ook FUKAREK, 1961); het door WESTHOFF (1947) van Terschelling

beschreven ontziltingsstadium van het *Junceto-Caricetum extensae blysmetosum rufi* komt met deze laatste subassociatie enigszins overeen.

Wanneer de vegetatie wordt verstoord door sedimentatie van zand (meestal bij stormvloeden) of door vloedmerk, ontwikkelt *Elytrigia pungens* zich meestal massaal.

Wanneer in de grenszone met de xeroserie de bodem in de zomer aan de oppervlakte sterk uitdroogt, samengaand met de vorming van een harde korst van aaneengekitte zandkorrels, kan de associatie niet standhouden en wordt zij vervangen door gemeenschappen van kleine, hoofdzakelijk éénjarige soorten, met name in de eerste plaats *Parapholis strigosa*, gevolgd door *Sagina maritima*, *Plantago coronopus*, *Armeria maritima*, *Catapodium marinum*, *Cochlearia danica* (na deponering van voornamelijk uit fijn materiaal bestaand vloedmerk), *Bupleurum tenuissimum*, *Sagina nodosa*, *Centaurium pulchellum* en *C. vulgare (Saginion maritimae)*.

Overgangsstadia van uiteenlopende floristische en structurele samenstelling komen dikwijls voor.

Uit eigen waarnemingen en literatuurgegevens van Bretagne (CORILLION, 1953; BEEFTINK, 1964b), doch vooral uit opnamemateriaal van de kust van het departement Charente-Maritime, welwillend beschikbaar gesteld door Dr. V. Westhoff (Zeist), blijkt voorts dat het *Armerion maritimae* langs de Franse kust naar het zuiden toe steeds meer opgaat in het *Puccinellion maritimae*, het *Agropyro-Rumicion crispi (Loto-Trifolion)* en het *Saginion maritimae*. Bij dit verschijnsel komt in het bijzonder naar voren, dat eu-halobe halophyten — zoals *Halimione portulacoides*, *Puccinellia maritima*, *Limonium vulgare* en *Spergularia salina* —, in het *Armerion maritimae* doordringen en zelfs in het *Agropyro-Rumicion crispi* en in gemeenschappen die tot het *Cynosurion cristati* zouden kunnen worden gerekend. Tevens treden dan *Alopecurus bulbosus* (vooral in het *Armerion maritimae*) en *Hordeum marinum* (vooral tezamen met *Elytrigia pungens*) sterk op de voorgrond (schriftelijke mededeling Dr. V. Westhoff, Zeist).

Synchorologie: In Nederland algemeen, zowel in het Wadden- als in het Deltagebied; ook tamelijk algemeen in zilte terreinen achter de zeedijk, vooral in het Deltagebied, doch daar bijna steeds fragmentair ontwikkeld.

Langs de Westeuropese kust van de grens met het arctische gebied (Lofoten: GILLNER, 1955) tot langs de Franse kust: Bretagne (CORILLION, 1953; BEEFTINK, 1964b) en zuidelijker (cf. onder synoecologie en ALLORGE, 1941). Voorts in bijna het gehele Baltische gebied en daar een centrale plaats in de vegetatie van de kuststrook innemend. Ook op een enkele plaats in Midden-Duitsland (BÜCKNER, 1954). Verwante gemeenschappen komen voor in arctisch Europa (*Juncetum gerardi subarcticum:* KALELA, 1939; NORDHAGEN, 1954) en in Midden- en Oost-Europa (*Juncion gerardi:* ALTEHAGE en ROSZMANN, 1939; SOÓ, 1947, 1949, 1957; WENDELBERGER, 1943, 1950; VICHEREK, 1962).

Syntaxonomie: Over de vraag hoe het associatiebegrip hier het beste kan worden gehanteerd, zijn de meningen verdeeld. Sommige onderzoekers beschouwen de besproken gemeenschappen als behorend tot één associatie (BRAUN-

BLANQUET en DE LEEUW, 1936; R. TÜXEN, 1937; WESTHOFF, 1947), anderen brengen hen liever in twee of drie afzonderlijke associaties onder (CHRISTIANSEN, 1927, 1953; DE VRIES, 1935, 1940; CORILLION, 1953). Inderdaad is het denkbaar op grond van de dominantie (preferente kentaxa) — in dit geval van *Juncus gerardii*, *Festuca rubra* f. *litoralis* en *Agrostis stolonifera* subvar. *salina* — associaties te onderscheiden. Er zijn echter motieven waardoor het aanvaardbaarder lijkt hen als één associatie op te vatten: (1) Afgezien van de dominantie loopt de floristische en structurele samenstelling van de gemeenschappen betrekkelijk weinig uiteen, vooral die van de gemeenschappen met dominantie van *Juncus gerardii* en *Festuca rubra;* (2) aangezien de oecologische amplitudes van de drie taxa elkaar grotendeels overlappen, komen naar verhouding dikwijls gemeenschappen voor waarin twee van hen of zelfs de drie taxa gezamenlijk met weinig uiteenlopende bedekking worden aangetroffen. De vroeger in Nederland (bijv. WESTHOFF, 1947; BEEFTINK, 1962) gebezigde naam *Armerieto-Festucetum litoralis* van BRAUN-BLANQUET en DE LEEUW (1936) kan beter niet worden gehandhaafd (1) om prioriteitsredenen en (2) omdat de naam *Armerieto-Festucetum* ook voor andere syntaxa is gebruikt (cf. KNAPP, 1942).

Het *Juncetum gerardii* kan op twee wijzen verder worden onderverdeeld: (1) in twee subassociaties, de typische en de subassociatie van *Leontodon autumnalis;* (2) in drie varianten, nl. met resp. *Juncus gerardii*, *Festuca rubra* f. *litoralis* en *Agrostis stolonifera* subvar. *salina*. De eerste onderverdeling heeft betrekking op een scheiding op grond van de aanwezigheid van *Loto-Trifolion*-soorten; de tweede op een scheiding naar dominantie. Wegens haar schaarse voorkomen lijkt het beter de vroeger onderscheiden variant met *Limonium vulgare* (BEEFTINK, 1962) niet te handhaven. Tabel 10 geeft een samenvatting van het voorkomen van de voornaamste soorten in het *Armerion maritimae* langs de Westeuropese kust; daarbij zijn voor het *Juncetum gerardii* bovenstaande indelingen toegepast.

FUKAREK (1961) onderscheidt in navolging van R. TÜXEN (1937) nog een subassociatie van *Eleocharis*, doch wegens het grote aandeel van *Agropyro-Rumicion crispi*-soorten is het twijfelachtig of de in deze subassociatie ondergebrachte gemeenschappen tot het *Juncetum gerardii* moeten worden gerekend. Dit is ook het geval met een belangrijk gedeelte van de gemeenschappen die deze onderzoeker in de typische subassociatie en de subassociatie van *Leontodon autumnalis* indeelt (cf. ook STEINFÜHRER, 1955).

Subassociatie a: *Juncetum gerardii typicum* Beeftink 1962 non Fukarek 1961.

Differentiërende soortencombinatie: *Limonium vulgare*, *Aster tripolium*, *Spergularia marginata* en *Triglochin maritima* (de laatste locaal differentiërend).

Samenstelling: zie tabel 10, kolom 6.

Synoecologie: Beperkt tot het eu-halinicum en polyhalinicum en uitsluitend binnen het bereik van de getijden. Zie voorts bij de beschrijving van de synoecologie van de associatie.

Synchorologie: In Nederland algemeen, zowel in het Wadden- als in het Deltagebied. Langs de Westeuropese kust eerst duidelijk ontwikkeld van de Deense westkust zuidwaarts en in die richting binnen de associatie steeds meer op de voorgrond tredend; van Bretagne af echter geleidelijk opgaand in het *Puccinellion maritimae*, het *Agropyro-Rumicion crispi* en het

Saginion maritimae. In het Baltische gebied schaars, bijv. langs de Zweedse westkust (GILLNER, 1960) en op Hiddensee (FRÖDE, 1958).

Subassociatie b: *Juncetum gerardii*, subassociatie van *Leontodon autumnalis* Raabe 1950.

Syn.: *Armerieto-Festucetum*, variant met *Carex distans* Westhoff 1947.

Differentiërende soortencombinatie: *Leontodon autumnalis* en andere taxa die kenmerkend zijn voor de zilte component van het *Agropyro-Rumicion crispi* (onderverbond *Loto-Trifolion*), bijv. *Agrostis stolonifera* subvar. *salina*, *Carex distans* var. *vikingensis*, *Trifolium fragiferum*, *T. repens*, *Potentilla anserina*, enz.

Samenstelling: zie tabel 10, kolom 7.

Synoecologie: Optimaal in het mesohalinicum van de estuaria, doch ook in de zones met hogere saliniteit waar plaatselijk zoet of brak water het milieu beïnvloedt. Ook binnendijks onder soortgelijke omstandigheden. Zie voorts de beschrijving van de synoecologie van de associatie.

Synchorologie: In het Waddengebied hoofdzakelijk op de eilanden. In het Deltagebied plaatselijk, bijv. langs het Haringvliet, de Krammer en op de schorren ten Z. van Bergen op Zoom.

Langs de Westeuropese kust van Noorwegen (NORDHAGEN, 1917, 1923) en de Faeröer (OSTENFELD, 1908b) tot waarschijnlijk ZW-Nederland. Van noord naar zuid binnen de associatie steeds minder op de voorgrond tredend. In het Baltische gebied algemeen.

Variant 1: *Juncetum gerardii*, variant met *Juncus gerardii* Beeftink 1962.

Syn.: *Juncetum gerardi* auct. s.s.

Differentiërend (dominant) taxon: *Juncus gerardii*.

Samenstelling (25 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 11, kolom 1; bovendien tabel 10, kolom 8.

Synoecologie: Vooral op begraasde terreinen. Op standplaatsen met vooral in de wintermaanden stagnerend water, bijv. op strandvlakten en in kreken die ten dele met zand zijn dichtgestoven; ook aan de voet van duintjes, strandwallen, enz. (zoet of brak drangwater).

Synchorologie: In het Wadden- en Deltagebied algemeen, zowel binnen het bereik van de getijden als op oecologisch aequivalente standplaatsen in de polders van de kuststrook. Ook elders algemeen in het gehele areaal van de associatie, doch vooral in het Baltische gebied.

Variant 2: *Juncetum gerardii*, variant met *Festuca rubra* f. *litoralis* Beeftink 1962.

Syn.: *Festucetum rubrae* Yapp et Johns 1917, De Vries 1935; *Festucetum rubrae litoralis* Christiansen 1927; *Festucetum arenariae* Corillion 1953.

Differentiërend (dominant) taxon: *Festuca rubra* f. *litoralis* Hackel.

Samenstelling (39 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 11, kolom 3; bovendien tabel 10, kolom 9.

Synoecologie: Op drogere standplaatsen dan de vorige variant: aan de voet van lage duintjes en strandwallen, op bulten in het hoge schor; binnendijks op overeenkomstige standplaatsen langs kreken en poelen en in andere lage, zilte terreinen. De variant volgt de vorige dikwijls in de zonatie op. Op onbegraasde schorren neemt de variant met *Festuca rubra* ten dele ook de plaatsen in van die welke de vorige variant bij begrazing zou beslaan.

Synchorologie: Algemeen in het Wadden- en Deltagebied, zowel binnen het bereik van de getijden als op zilte terreinen in de polders van de kuststrook. Ook elders in het areaal van de associatie algemeen, doch in het Baltische gebied oostwaarts van Fehmarn schaars of ontbrekend.

Variant 3: *Juncetum gerardii*, variant met *Agrostis stolonifera* subvar. *salina* var. nov.

Syn.:? *Agrostis alba-Juncus gerardi*-associatie R.Tx. (1937) 1950.

Differentiërend (dominant) taxon: *Agrostis stolonifera* var. *compacta* Hartm. subvar. *salina* J. et W.

Samenstelling (2 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 11, kolom 4; bovendien tabel 10, kolom 10.

Synoecologie: Voornamelijk in het α-mesohalinicum en het polyhalinicum en optimaal bij een geringere saliniteit van het milieu dan de beide vorige varianten. Daardoor over het geheel genomen van de drie varianten wat hun floristische samenstelling betreft het meest verwant aan de subassociatie van *Leontodon autumnalis*.

De dominant, *Agrostis stolonifera* subvar. *salina*, gedraagt zich zeer dynamisch en staat open voor standplaatsen in de contactzone tussen zilt en zoet milieu. De gemeenschappen die tot deze variant kunnen worden gerekend, ontwikkelen zich locaal aan de zilte zijde van deze contactzone.

Synchorologie: In Nederland alleen bekend uit het Deltagebied: in de monding van het Haringvliet, langs de Krammer, op het schor bij Waarde, in het Zwin (MÖRZER BRUIJNS c.s., 1953). Langs de Westeuropese kust alleen locaal bekend van de Noordzeekust (van Denemarken tot ZW-Nederland). In het Baltische gebied algemeen (STEINFÜHRER, 1955; FRÖDE, 1958; FUKAREK, 1961).

Associatie 3: ***Junceto-Caricetum extensae*** Br.-Bl. et De Leeuw 1936.

Differentiërende soortencombinatie: *Carex extensa* (kentaxon) en, locaal, *Euphrasia litoralis* en *Triglochin palustris*.

Constante taxa: *Carex extensa, Glaux maritima, Juncus gerardii, Agrostis stolonifera* subvar. *salina, Festuca rubra* f. *litoralis, Plantago maritima* en *Aster tripolium*.

Samenstelling (3 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 11, kolom 5–8; bovendien tabel 10, kolom 4.

Synoecologie: Op vochtige strandvlakten die enig slib bevatten en slechts nu en dan worden overstroomd als gevolg van gedeeltelijke afsluiting van de zee door duinen en strandwallen. Ook aan de voet van duinen, enz., die voldoende zoet drangwater bevatten. Een enkele maal op overeenkomstige standplaatsen in terreinen die kortgeleden zijn bedijkt. De gemiddelde saliniteit van het bodemvocht is tamelijk laag; de fluctuaties kunnen echter aanzienlijk zijn, doch hoogstens slechts korte tijd boven het niveau van 16‰ NaCl per 1 oplopen (WESTHOFF, 1947, manuscript).

Synchorologie: In het Waddengebied op de eilanden en daar soms grote oppervlakten bedekkend, bijv. op de Boschplaat, Terschelling (WESTHOFF, 1947). In het Deltagebied tamelijk zeldzaam wegens schaarsheid aan strandvlakten: Groene Strand (De Haak) bij Oostvoorne, de Kwade Hoek (Goeree) en de Verdronken Zwarte Polder (Zeeuwsch-Vlaanderen). Binnendijks langs het Balgkanaal, Noord-Holland (DEN HARTOG, 1958) en in het natuurreservaat van de Braakmanpolder aangetroffen.

Langs de Westeuropese kust van Z-Noorwegen (HØEG en LID, 1949) tot aan het Iberisch Schiereiland (ALLORGE, 1941) en langs bijna de gehele kust van Groot-Brittannië. In het Baltische gebied tussen Denemarken en Zweden behoudens enkele uitzonderingen niet noordelijker dan de Deense eilanden (MIKKELSEN, 1949) en Öresund (DAHLBECK, 1945); naar het oosten tot bij Kolberg (PREUSS, 1911–12) en naar het noordoosten tot in Uppland (ALMQUIST, 1929) en waarschijnlijk Estland (HULTÉN, 1950). Oostwaarts van Fehmarn lijken de *Carex extensa*-gemeenschappen echter een andere floristische samenstelling te bezitten (FRÖDE, 1958; FUKAREK, 1961).

Syntaxonomie: De associatie is door BRAUN-BLANQUET en DE LEEUW (1936) ten onrechte naar *Juncus anceps* genoemd. Deze soort is volgens WESTHOFF (1947) in het geheel niet kenmerkend voor de associatie, doch heeft zijn optimum in de hygroserie. Westhoff heeft evenwel de naam gehandhaafd op grond van het constant voorkomen van *Juncus gerardii.*

WESTHOFF (1947) onderscheidt binnen de associatie twee subassociaties, het *Junceto-Caricetum extensae pholiuretosum* en het *Junceto-Caricetum extensae blysmetosum rufi.* Hoewel deze onderverdeling voor het Nederlandse Waddengebied, dus locaal, wel adequaat lijkt te zijn, blijkt zij over het gehele areaal niet te kunnen worden toegepast. Zo behoren de gemeenschappen in het Baltische gebied die overblijven na afsplitsing van de *Scirpus rufus*-gemeenschappen beslist niet tot het *Junceto-Caricetum extensae pholiuretosum,* evenmin als een groot deel van de gemeenschappen die ten zuiden van het Waddengebied langs de Westeuropese kust zijn beschreven.

Subassociatie a: *Junceto-Caricetum extensae pholiuretosum* Westhoff 1947.

Differentiërende soortencombinatie: *Parapholis strigosa, Plantago maritima* en *Armeria maritima.*

Samenstelling: zie tabel 11, kolom 6 en 7.

Synoecologie: Op strandvlakten met een gering slibgehalte; ontwikkelt zich uit het *Puccinellietum maritimae pholiuretosum.* De subassociatie staat meer onder invloed van de getijden dan de volgende: bij stormvloeden wordt de eerste dikwijls overstroomd. De saliniteit van het bodemvocht fluctueert aanzienlijk.

Synchorologie: In het Waddengebied op de eilanden en binnendijks langs het Balgkanaal. In het Deltagebied aangetroffen op het Groene Strand (De Haak) bij Oostvoorne en op de Kwade Hoek (Goeree). Ook elders in het Waddengebied (Skallingen, Denemarken), doch behalve uit het Deltagebied daarbuiten niet bekend.

Subassociatie b: *Junceto-Caricetum extensae blysmetosum rufi* Westhoff 1947.

Differentiërende taxa: *Scirpus (Blysmus) rufus, Eleocharis palustris* ssp. *uniglumis, Phragmites communis* en *Juncus anceps.*

Samenstelling: zie tabel 11, kolom 8.

Synoecologie: Deze subassociatie wordt in brakke duinvalleien aangetroffen, langs de rand van laagten waarin regenwater stagneert. De bovenste 10 cm van de bodem bestaat uit humus-, zand- en sliblaagjes; voorts is de bodem met water verzadigd behalve in droge jaargetijden. De standplaats staat minder onder invloed van de getijden dan die van de vorige subassociatie; de schommelingen in de saliniteit van het bodemvocht zijn beduidend geringer en lopen niet boven het niveau van 9 ‰ NaCl per 1 op (WESTHOFF, 1947, manuscript). De eigenschappen van de standplaats komen overeen met die van een contactzone tussen zilt en zoet milieu.

Synchorologie: In Nederland beperkt tot de Waddeneilanden. Waarschijnlijk ook elders in het Waddengebied, bijv. op Skallingen (IVERSEN, 1936). De subassociatie kan worden beschouwd als de zuidelijke uitloper van het boreale (Noorse en Baltische) *Scirpetum rufi.*

Noot: WESTHOFF (1947) onderscheidt binnen de beide subassociaties ‚ontziltingsstadia' die zijn gekenmerkt door een groot aantal soorten welke hun optimum hebben in het *Agropyro-Rumicion crispi.* Volgens Dr. V. Westhoff (Zeist) en schrijver dezes dienen deze stadia thans in dit verbond te worden ondergebracht (onderverbond *Loto-Trifolion,* zie p. 140).

Associatie 4: ***Scirpetum rufi*** (G.E. et G. du Rietz 1925) Gillner 1960.

Syn.: *Scirpetum uniglumis,* facies van *Scirpus rufus* Nordhagen 1923; *Scirpus rufus*-associatie G.E. et G. du Rietz 1925; *Scirpus rufus*-äng Almquist

1929; *Scirpus rufus*-sociatie Sterner 1933; *Junceto-Caricetum extensae*, facies van *Blysmus rufus* Libbert 1940 en *Armerietum maritimae*, subassociatie van *Eleocharis pauciflora*, facies van *Blysmus rufus* Libbert 1940; *Juncetum gerardi atlantico-balticum*, subassociatie van *Eleocharis (pauciflora)*, variant met *Blysmus rufus* Fukarek 1961.

Kentaxon: *Scirpus (Blysmus) rufus*.

Constante taxa: *Scirpus rufus*, *Glaux maritima*, *Juncus gerardii*, *Festuca rubra*, *Triglochin maritima*, *Plantago maritima* en *Agrostis stolonifera*.

Samenstelling: zie tabel 11, kolom 9.

Synoecologie: Op vochtige tot natte, soms een groot deel van het jaar enige centimeters onder water staande, door zoet water beïnvloedde en over het algemeen wat slibrijkere standplaatsen dan het *Junceto-Caricetum extensae*. De bodem is daardoor weinig geaëreerd; de saliniteit is gemiddeld tamelijk laag en het bodemvocht kan tijdelijk nagenoeg geheel ontzilt zijn (WESTHOFF, 1947; V. DE VRIES, 1950, 1961; VAN DER TOORN, 1959; GILLNER, 1960). Volgens WESTHOFF (1947) vormen in het Waddengebied de ‚afvloeiloze dellen' tussen de lage duintjes op de strandvlakten de typische standplaatsen. GILLNER (1960) meent dat de kensoort enigermate nitrophiel is, doch WESTHOFF (1947, p. 57) wijst er op dat deze epizoöchoor wordt verspreid aan de poten van het vee en daardoor optimaal op veepaadjes (cattle tracks) groeit.

Synchorologie: Langs de Westeuropese kust bekend van West-Noorwegen (NORDHAGEN, 1917, 1923) en het Waddengebied (IVERSEN, 1936; R. TÜXEN, 1955); doch aan de zuidgrens van zijn areaal opgevat als een subassociatie van het *Junceto-Caricetum extensae* (WESTHOFF, 1947). Ongetwijfeld ook aanwezig in Groot-Brittannië, doch niet in Z-Engeland en Z-Ierland (DRUCE, 1931; CLAPHAM, TUTIN en WARBURG, 1958; GILLHAM, 1957; PERRING en WALTERS, 1962); waarschijnlijk ook op de Shetland-eilanden (PERRING en WALTERS, 1962), in N-Noorwegen en langs de zuidoever van de Witte Zee (HULTÉN, 1950).

In het Baltische gebied wijd verspreid langs de Zweedse kusten tot Uppland (GILLNER, 1960; DAHLBECK, 1945; G. E. en G. DU RIETZ, 1925; STERNER, 1933; ENGLUND, 1942; ALMQUIST, 1929), langs de Bottnische Golf (LEIVISKÄ, 1908) en de Duitse Oostzeekusten (RAABE, 1950; LIBBERT, 1940; PREUSS, 1911–12).

Syntaxonomie: Aangezien *Carex extensa* en *Scirpus rufus* elkaar in hun areaal grotendeels uitsluiten, is het aanvaardbaar de *Scirpus rufus*-gemeenschappen als een afzonderlijke associatie op te vatten. Syntaxonomisch staat het *Scirpetum rufi* tussen het *Armerion maritimae* en het *Agropyro-Rumicion crispi (Loto-Trifolion)* in, doch de *Armerion*-soorten hebben over het algemeen de overhand (cf. de lijst van de constante taxa).

Verbond 3: *Puccinellio maritimae-Spergularion salinae* all. nov.

Syn.: *Puccinellion maritimae* R.Tx. 1937 p.p.

Differentiërende soortencombinatie: *Spergularia salina* (tegenover het *Puccinellion maritimae* en het *Armerion maritimae*), *Puccinellia maritima* en *Aster tripolium* ssp. *tripolium* (beide tegenover het *Cypero-Spergularion salinae*);

voorts tegenover het *Puccinellion maritimae* en het *Armerion maritimae* gekenmerkt door het ontbreken van *Halimione portulacoides*.

Synoecologie: Het verbond omvat de gemeenschappen van zilte terreinen, al of niet binnen de directe invloedssfeer van de getijbeweging, waarvan het milieu is gekenmerkt door een bepaalde instabiliteit. Deze instabiliteit kan bestaan uit storende invloeden zoals betreding, kwel, en tijdelijk stagnerend water, doch ook uit een plotselinge gerichte wijziging in de hydrologische omstandigheden (afsnoering van de getij-invloed, inpoldering, drooglegging). Zij resulteert met name in sterke fluctuaties in het gehalte aan bodemvocht, gecombineerd met een tamelijk hoog stikstofniveau, evenwel zonder dat steeds belangrijke hoeveelheden organische stof worden toegevoerd (vloedmerk, faeces); voorts is voorwaarde dat de saliniteit eveneens sterk fluctueert, het gemiddelde niveau van de saliniteit in aanmerking genomen, en dat bij gerichte veranderingen in de hydrologische omstandigheden de ontzilting vertraagd wordt.

Door deze milieuconstellatie treden de halophyten van de slikken evenals die van de schorren (*Puccinellion maritimae*- en *Armerion maritimae*-soorten) min of meer op de achtergrond en worden de kenmerkende zoutplanten dikwijls door *Plantaginetalia*-soorten begeleid. Als gevolg van het instabiele karakter van het milieu zijn de gemeenschappen ephemeer en gaan zij na beëindiging van de storing na een aantal jaren over in *Plantaginetalia*-gemeenschappen of in *Puccinellion*- of *Armerion*-gemeenschappen.

Synchorologie: Locaal in het gehele Wadden- en Deltagebied, meer binnendijks dan buitendijks verspreid en vooral in Zeeland. Langs de Westeuropese kust van de Lofoten en Groot-Brittannië tot langs de Franse Kanaalkust; voorts waarschijnlijk in het gehele Baltische gebied en in Midden-Duitsland (ALTEHAGE en ROSZMANN, 1939). Ook langs de atlantische kust van N-Amerika.

Syntaxonomie: De gemeenschappen die tot dit verbond worden gerekend, zijn tot nu toe steeds in het *Puccinellion maritimae* ondergebracht. Wij stellen echter voor hen in een afzonderlijk verbond in te delen, omdat (1) deze gemeenschappen floristisch en structureel sterk van het *Puccinellietum maritimae* en het *Halimionetum portulacoidis* afwijken, (2) de kenmerkende *Puccinellia*-soorten dikwijls ruimtelijk gescheiden van *P. maritima* voorkomen en (3) de milieuomstandigheden zich duidelijk onderscheiden van die van het *Puccinellion maritimae* s.s.

Associaties: *Puccinellietum distantis*, *Puccinellietum fasciculatae* en *Puccinellietum retroflexae*. Waarschijnlijk verdient het aanbeveling binnen het verbond bovendien een *Spergularia salina*-sociatie of een *Spergularietum salinae* te onderscheiden voor gemeenschappen met dominantie van *Spergularia salina*, waarin *Puccinellia*-soorten ontbreken of zeer schaars zijn (cf. b.v. ook FRÖDE, 1958). De door ALTEHAGE en ROSZMANN (1939) voor Midden-Duitsland onderscheiden *Puccinellia distans-Halimione pedunculata*-associatie behoort ook tot dit verbond.

Associatie 1: ***Puccinellietum distantis*** Feekes (1934) 1943.
Syn.: *Puccinellieto distantis-Spergularietum salinae* (Feekes 1936) Vlieger 1938 p.p.; *Spergularia salina*-associatie R.Tx. et Volk 1937 prov.; *Puccinellia distans*-associatie R.Tx. 1957.

Kentaxon: *Puccinellia distans.*

Constante taxa: *Puccinellia distans, Spergularia salina, Aster tripolium, Agrostis stolonifera, Salicornia europaea* en *Suaeda maritima* (de drie laatste locaal constant; *Salicornia europaea* en *Suaeda maritima* bovendien steeds weinig vitaal).

Samenstelling: (61 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 12, kolom 1, 2, 3, 4, 5, 8 en 9.

Synoecologie: Binnen het bereik van de getijden op plaatsen waar betreding plaats vindt of plaggen zijn gestoken in het *Puccinellietum maritimae*, in *Armerion maritimae*-gemeenschappen en in het *Atripliceto-Elytrigietum pungentis.* Bij voorkeur in de nabijheid van het vloedmerk, bijv. langs de dijkvoet, al moet worden opgemerkt dat betreding juist veel langs het vloedmerk plaats vindt. Ook op aanlegplaatsen van landbouwhaventjes. De vastgetrapte bodem of het door andere oorzaken compacte bodemoppervlak en de geringe bedekking daarvan door de vegetatie impliceren grote contrasten in de saliniteit en het vochtgehalte van de bodem. De aanwezigheid van elementen van het *Polygonion avicularis* en het *Agropyro-Rumicion crispi* wijst op deze eigenschappen van de standplaats. Ook op nu en dan overstroomde strandvlakten waar water enige tijd stagneert, doch dan anders dan floristische samenstelling. Optimaal in de α-mesohaliene zone; ook in het polyhalinicum maar dan op een hoger niveau t.o.v. de getijbeweging; in het eu-halinicum alleen op strandvlakten.

Binnendijks op oecologisch aequivalente standplaatsen langs de oevers van polyhaliene en α-mesohaliene kreken en poelen, op de taluds van brakke sloten, op landbouwwegen achter de zeedijk, enz. Ontwikkelt zich ook dikwijls na een verlaging van de waterstand, bijv. na de bedijking van de IJsselmeerpolders, de Braakmanpolder en het Dijkwater en na het droogvallen van de in 1953 overstroomde polders van Schouwen en Duiveland, hetgeen ook op een zekere nitrophilie wijst. Kenmerkend voor de bodem is waarschijnlijk naast een zekere saliniteit een bepaalde voedselrijkdom, welke laatste evenwel niet behoeft te ontstaan door afzetting van enig vloedmerk doch het gevolg kan zijn van een versnelde afbraak van de in de bodem aanwezige organische stof, bijv. door binnendringen van lucht in de bodem als gevolg van een plotselinge verlaging van de waterstand.

Synchorologie: In het Waddengebied overal locaal; vroeger algemeen langs de kust van de voormalige Zuiderzee (DE LEEUW, 1929; SLOFF, 1931; FEEKES, 1934) en, na de afsluiting van deze binnenzee, in grote oppervlakten op de droogvallende slikken en in de jonge IJsselmeerpolders (FEEKES, 1936, 1943; FEEKES en BAKKER, 1954).

In het Deltagebied buitendijks locaal van het Haringvliet tot ten westen van Willemstad en zuidwaarts tot langs het Schelde-estuarium; langs het laatste van

Ellewoutsdijk en de schorren van de Braakman stroomopwaarts tot het voormalige fort Pijp Tabak. Binnendijks komt de associatie in het gehele gebied voor op plaatsen met zoute kwel en op andere plaatsen waar de bodem zilt is en betreden wordt.

Over de verspreidingsgrenzen in Europees verband is nog slechts weinig bekend. Waarschijnlijk vindt het *Puccinellietum distantis* zijn noordgrens in Zuid-Noorwegen (HULTÉN, 1950); de zuidgrens ligt ergens aan de Franse kust (cf. HOCQUETTE, 1927; CORILLION, 1953). In België is de associatie beschreven door DUVIGNEAUD en LAMBINON (1963). In Groot-Brittannië en Ierland wordt de associatie waarschijnlijk in westelijke richting snel zeldzaam (cf. PERRING en WALTERS, 1962). In het Baltische gebied komt zij waarschijnlijk langs alle kusten voor (GILLNER, 1960; DAHLBECK, 1945; IVERSEN, 1936; RAABE, 1950; STEINFÜHRER, 1955; LIBBERT, 1940; VODERBERG, 1955; HULTÉN, 1950).

Subassociaties enz.: De associatie is nog slechts weinig onderzocht en over de vormenrijkdom is daarom nog niet veel bekend. Door WESTHOFF (1947) zijn naast een typische subassociatie onderscheiden een subassociatie van *Juncus bufonius* s.l. en een subassociatie van *Agrostis stolonifera* f. *subarenaria*. R. TÜXEN (1957) onderscheidt naast een typische subassociatie twee andere, resp. van *Polygonum aviculare* en *Salicornia europaea*. Op grond van het beschikbare Nederlandse materiaal wordt de associatie hier onderverdeeld in (a) een subassociatie van *Atriplex hastata*, waarbinnen een *Puccinellia maritima*-rijke en een *Puccinellia fasciculata*-rijke variant kunnen worden onderscheiden; (b) een subassociatie van *Parapholis strigosa* en *Agrostis stolonifera* f. *subarenaria* en (c) een subassociatie van *Juncus bufonius* s.l. Overgangen tussen deze syntaxa onderling komen, naar het lijkt, tamelijk veel voor, evenals overgangen tussen het *Puccinellietum distantis* enerzijds en het *Puccinellietum maritimae*, het *Puccinellietum fasciculatae* (tabel 12, kolom 14) en het *Plantagineto-Lolietum* anderzijds. Overgangen tussen het *Puccinellietum distantis* en het *Puccinellietum retroflexae* zijn schaars.

Subassociatie a: *Puccinellietum distantis atriplicetosum* nom. mut.[21]
Syn.: *Puccinellietum distantis typicum* Westhoff 1947; *Lolium perenne-Plantago maior*-associatie, subassociatie van *Puccinellia distans* R. Tx. (1931) 1950; *Puccinellietum distantis polygonetosum* R. Tx. 1956 apud R. Tx. 1957 p.p., Beeftink 1962.

Differentiërende taxa: In de eerste plaats *Atriplex hastata*, voorts *Polygonum aviculare*, *Lolium perenne*, *Plantago major*, *Potentilla anserina*, *Coronopus squamatus*, *Elytrigia pungens* en mogelijk andere *Plantaginetalia*-soorten.

Samenstelling: zie tabel 12, kolom 1, 4, 5, 8 en 9.

Synoecologie: In het Deltagebied buitendijks uitsluitend op klei- en zavelgronden in de polyhaliene en α-mesohaliene zones van de estuaria; ook binnendijks op zilte kwelplaatsen en andere zilte en vertrapte, slibrijke gronden. Vertoont verwantschap aan het *Plantagineto-Lolietum*, een associatie van het *Polygonion avicularis*. Vormt voorts overgangen naar het *Puccinellietum maritimae* (variant met *Puccinellia maritima:* tabel 12, kolom 4) en naar het *Puccinellietum fasciculatae* (variant met *Puccinellia fasciculata:* tabel 12, kolom 9); de eerste variant komt vooral buitendijks voor op plaatsen waar het gehalte aan bodemvocht en de saliniteit in de tijd minder sterk fluctueren en daardoor tevens voortdurend relatief hoog zijn;

[21] Zie voetnoot 15 op p. 75.

de variant met *Puccinellia fasciculata* vindt men binnendijks bij een weliswaar sterk fluctuerende, doch nog steeds relatief hoge saliniteit. De in het Deltagebied aangetroffen gemeenschappen van deze subassociatie wijken door de afwezigheid van *Juncus ambiguus* Guss. (= *J. ranarius* Song. et Perr.) af van die welke R. TÜXEN (1957) van Neuwerk beschreef; Tüxen's gemeenschappen vertonen evenzeer verwantschap met het door WESTHOFF (1947) onderscheiden *Puccinellietum distantis juncetosum.*

Synchorologie: In het Deltagebied buitendijks langs het Haringvliet tot ten westen van Willemstad (St. Antoniegorzen) en langs het Schelde-estuarium van Ellewoutsdijk en de Braakman tot het voormalige fort Pijp Tabak; binnendijks plaatselijk algemeen.

Over de verspreiding buiten Nederland is weinig bekend; de door GILLNER (1960) van de westkust van Zweden beschreven gemeenschappen kunnen in deze subassociatie worden ondergebracht. Verwante gemeenschappen bevinden zich op Neuwerk (R. TÜXEN, 1957).

Syntaxonomie: R. TÜXEN (1950, p. 143) brengt soortgelijke gemeenschappen onder in het *Plantagineto-Lolietum* (subassociatie van *Puccinellia distans*), doch het in Nederland verzamelde opnamemateriaal vertoont een grotere affiniteit tot het *Puccinellietum distantis.*

Subassociatie b: *Puccinellietum distantis pholiuretosum* (Westhoff 1947) Beeftink 1962 nom. mut.[22]

Syn.: *Puccinellietum distantis agrostidetosum* Westhoff 1947.

Differentiërende taxa: Volgens WESTHOFF (1947) *Puccinellia distans* var. *tenuis* F. et W., *P. retroflexa* ssp. *borealis* Holmb., *Agrostis stolonifera* var. *compacta* Hartm. subvar. *salina* J. et W. f. *subarenaria* Westhoff, *Parapholis strigosa* en *Salicornia europaea* ssp. *ramosissima* Woods.

Samenstelling: zie tabel 12, kolom 3.

Synoecologie: Op strandvlakten en in valleien die door een duinreep of strandwal gedeeltelijk aan de directe invloed van de zee zijn onttrokken en daardoor slechts nu en dan, hoofdzakelijk in herfst en winter, worden overstroomd. *Agrostis stolonifera* is in de vorige subassociatie eveneens een constante soort, zij het als subvar. *salina.* Het lijkt daarom beter deze subassociatie naar *Parapholis strigosa* (= *Pholiurus filiformis*) te noemen, naar analogie van het *Puccinellietum maritimae pholiuretosum* waarmee zij oecologisch verwantschap vertoont.

Synchorologie: In het Waddengebied plaatselijk op de eilanden, bijv. op de Boschplaat, Terschelling (WESTHOFF, 1947); vroeger op Wieringen (SLOFF, 1931). In het Deltagebied zeldzaam; alleen gevonden op de Kwade Hoek, Goeree. Buiten Nederland niet beschreven.

Subassociatie c: *Puccinellietum distantis juncetosum* Westhoff 1947.

Differentiërende taxa: Volgens WESTHOFF (1947) *Juncus bufonius* s.l. (waarschijnlijk meestal *J. ambiguus* Guss.), *Triglochin maritima, T. palustris* en *Scirpus maritimus.*

Samenstelling: zie tabel 12, kolom 2.

Synoecologie: Buitendijks beperkt tot de doodlopende einden van tot ver in de strandvlakten doordringende ondiepe kreken, welke van de zee zijn afgesnoerd en waarin daardoor vooral in de wintermaanden water kan stagneren (WESTHOFF, 1947; cf. ook R. TÜXEN, 1957). Ook op afgeplagde of ontgronde terreinen van de St. Antoniegorzen ten W. van Willemstad, die door een zomerkade behalve bij stormvloeden aan de getij-invloed zijn onttrokken. De saliniteit van het bodemvocht is lager dan bij de vorige subassociatie. Verwante gemeenschappen zijn aangetroffen op drooggevallen, zandige terreinen langs de binnendijkse kreken bij Westkapelle en Veere die door de overstromingsramp van 1953 zijn ontstaan.

Synchorologie: In het Waddengebied plaatselijk op de strandvlakten van de eilanden (WESTHOFF, 1947). In het Deltagebied schaars en alleen aangetroffen op de St. Antoniegorzen bij Willemstad en langs enkele kreken op Walcheren die zijn ontstaan door recente dijkdoorbraken.

Buiten Nederland zijn verwante gemeenschappen beschreven van Skallingen (IVERSEN, 1936),

[22] Zie voetnoot 15 op p. 75.

Neuwerk (R. TÜXEN, 1957), de Zweedse westkust (GILLNER, 1960), het schiereiland Darsz (LIBBERT, 1940) en het daarbij gelegen eiland Bock (VODERBERG, 1955). DUVIGNEAUD en LAMBINON (1963, p. 35) vermelden verwante gemeenschappen uit het Yser-estuarium.

Associatie 2: ***Puccinellietum fasciculatae*** ass. nov.

Syn.: *Puccinellieto distantis-Spergularietum salinae* (Feekes 1936) Vlieger 1938 p.p.

Kentaxon: *Puccinellia fasciculata.*

Constante taxa: *Puccinellia fasciculata, Spergularia salina, Aster tripolium* en *Salicornia europaea* (de laatste steeds weinig vitaal).

Samenstelling (13 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 12, kolom 6, 10 en 11.

Synoecologie en synchorologie: In het Deltagebied buitendijks uitsluitend aan de uiterste oostpunt van het eiland Goeree en Overflakkee (ten oosten van Fort Frederik) waargenomen (tabel 12, kolom 6). De standplaats komt overeen met die van het *Puccinellietum distantis,* doch heeft als bijzondere eigenschap dat de saliniteit van het overstromingswater langs deze kust de grootste schommelingen van het gehele Deltagebied vertoont (maximaal ongeveer 14‰ Cl′ tijdens HW; de maximale amplitude in het Schelde-estuarium — bij Bath — bedraagt tijdens HW maximaal ongeveer 10‰ Cl′). Binnendijks op diverse plaatsen waargenomen, bijv. langs het krekengebied bij Veere, langs de geul in de Quarlespolder, in karrevelden op het eiland Tholen, in het Dijkwater op Schouwen (alleen gedurende de eerste jaren na de inpoldering), langs kreken in Zeeuwsch-Vlaanderen, in de Braakmanpolder en in een kwelgebied achter de duinen bij Westduin op Walcheren. Vele groeiplaatsen geven de indruk dat de saliniteit van het bodemvocht hogere waarden vertoont dan bij het *Puccinellietum distantis* en dat de fluctuaties in de saliniteit minstens van dezelfde orde van grootte zijn als bij deze associatie.

Het *Puccinellietum fasciculatae* bereikt de noordgrens van zijn verspreidingsareaal in ZW-Nederland, Z-Engeland en Z-Ierland (cf. PERRING en WALTERS, 1962). Buiten Nederland is de associatie nog nagenoeg niet onderzocht: CORILLION (1953) vermeldt de kensoort uit Bretagne van standplaatsen die minder frequent door het vloedwater worden overstroomd dan die van *Puccinellia maritima.* DUVIGNEAUD en LAMBINON (1963) vermelden enkele gemeenschappen van de associatie uit het poldergebied van het Yser-estuarium.

Syntaxonomie: Het *Puccinellietum fasciculatae* staat oecologisch dicht bij het *Puccinellietum distantis.* Daardoor komen soms overgangen tussen de beide associaties voor, waarbij de beide associatie-kensoorten in ongeveer gelijk aantal individuen aanwezig zijn (cf. tabel 12, kolom 14 en VLIEGER, 1938). Uit het beschikbare opname-materiaal en uit andere veldwaarnemingen krijgt men echter de indruk dat de beide kensoorten zich in de meeste gevallen niet door elkaar op één standplaats ontwikkelen. Bovendien lijken de *Puccinellia fasciculata*-gemeenschappen floristisch veel minder variabel te zijn dan de *P. distans*-gemeenschappen. Aangezien tenslotte de verspreidingsarealen van de kensoorten belangrijk uiteenlopen (*P. fasciculata* is een amphi-atlantische soort en heeft in Europa een betrekkelijk klein verspreidingsareaal; *P. distans*

is een in Europa wijd verspreide polymorphe soort: SØRENSEN, 1953, resp. p. 99 en 88), lijkt het beter twee afzonderlijke associaties te onderscheiden.

Associatie 3: ***Puccinellietum retroflexae*** (Almquist 1929) ass. nov.
Syn.: non *Puccinellia retroflexa*-Wiese Regel 1923, 1938; *Puccinellia retroflexa*-äng Almquist 1929; *Puccinellia retroflexa*-Verband Iversen 1936; non *Puccinellietum retroflexae borealis* Nordhagen 1954; ? *Puccinellia retroflexa*-sociatie en ? *Polygonum aviculare-Puccinellia retroflexa*-sociatie Steindórsson 1954.

Kentaxon: *Puccinellia retroflexa.*
Constante taxa: *Puccinellia retroflexa, Spergularia salina, Aster tripolium, Salicornia europaea* (steeds weinig vitaal) en *Phragmites communis* (locaal).
Samenstelling (21 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 12, kolom 7, 12 en 13.
Synoecologie: In tegenstelling tot *Puccinellia distans* is de kensoort — evenals ook *P. fasciculata* — een uitgesproken kustplant; de beide laatste soorten ontwikkelen zich evenwel zelden op terreinen die binnen de directe invloedssfeer van het vloedwater liggen: In Nederland zijn van het *Puccinellietum retroflexae* uitsluitend ephemere fragmenten aangetroffen op de achterduinse stranden van de strandvlakten (bijv. de Kwade Hoek: tabel 12, kolom 7). Binnendijks uitsluitend ephemeer na afdamming, inpoldering, inundaties, enz., dus na ingrijpende veranderingen in de tijd; ook op sommige kwelplaatsen achter de zeedijk. Het milieu is daar gekenmerkt door een sterk fluctuerende saliniteit, ongeveer van dezelfde orde als bij het *Puccinellietum distantis* voorkomt, en door het vrijkomen van stikstofverbindingen als gevolg van een versnelde afbraak van organische stof; bovendien moet van alle bekende groeiplaatsen van de associatie worden verondersteld dat de grondwaterstand minder fluctueert dan bij het *Puccinellietum distantis*, hoewel de bodem wel tijdelijk oppervlakkig sterk kan uitdrogen. Dit veronderstelde milieuverschil vindt steun in de waarneming van FEEKES (1943, p. 310) op de Piamer Kooiplaat en Makkumerplaat, dat de optimale zone van *Puccinellia retroflexa* een lager en voortdurend vochtiger standplaats heeft dan die van *P. distans.*

Puccinellia retroflexa lijkt minder dikwijls — zelfs weinig — tezamen met *P. distans* of met *P. fasciculata* voor te komen dan dit met de beide laatste soorten onderling het geval is. Evenals bij het *Puccinellietum distantis* kan bij het *P. retroflexae* een subassociatie van *Juncus bufonius* s.l. worden onderscheiden (tabel 12, kolom 13). Deze subassociatie ontwikkelt zich bij een lagere saliniteit.

Synchorologie: In Nederland buitendijks zeldzaam en fragmentair op strandvlakten (bijv. de Kwade Hoek). Binnendijks bekend uit het IJsselmeergebied (FEEKES, 1936, 1943; FEEKES en BAKKER, 1954) en locaal uit Zeeland (bijv. langs de kreek bij Westkapelle en in de Braakmanpolder); voorts massaal na de overstromingsramp van 1953 op Schouwen-Duiveland en op Walcheren.

Buiten Nederland weinig beschreven. Waarschijnlijk in het gehele Baltische gebied voorkomend, met uitzondering van het ZO-gedeelte (ALMQUIST, 1929; DAHLBECK, 1945; HULTÉN, 1950); voorts misschien langs de Noorse westkust van de Lofoten af zuidwaarts (HULTÉN, 1950); in het Waddengebied

schaars (IVERSEN, 1936); ontbreekt in Groot-Brittanië en Ierland (PERRING en WALTERS, 1962). Bereikt in ZW-Nederland waarschijnlijk de zuidgrens van zijn areaal.

Syntaxonomie: De motivering waarom overgegaan is tot de instelling van een afzonderlijke associatie is gelijk aan die welke bij het *Puccinellietum fasciculatae* is gegeven. Verder moet worden aangenomen dat de gemeenschappen die door REGEL (1923, 1938), KALELA (1939), NORDHAGEN (1954) en misschien ook die welke door STEINDÓRSSON (1954) uit het arctische en subarctische gebied zijn beschreven, niet tot deze associatie behoren. Volgens SØRENSEN (1953) betreft het daar niet *Puccinellia retroflexa* ssp. *borealis* Holmb., doch de amphi-atlantische *Puccinellia coarctica* Fern. et Weath., die verspreid is van de kusten van Labrador, Newfoundland en Quebec via Z- en M-Groenland, IJsland, de Faeröer, N-Scandinavië, Jan Mayen en Rusland oostwaarts tot het eiland Waigatsch (cf. ook HULTÉN, 1958). Oecologisch lijkt deze soort ook duidelijk te verschillen van *P. retroflexa* s.s.: Volgens NORDHAGEN (1954) ontwikkelt *P. coarctica* (door hem aangeduid als *P. retroflexa* borealis*) zich in N-Noorwegen bij de bovengrens van het eu-littoraal op wierpakketten; deze gelijkt in zijn oecologie dus meer op *Suaeda maritima*.

Sociaties en consociaties van de orde Glauceto-Puccinellietalia[23]

Sociatie 1: ***Aster tripolium*-socatie** soc. nov.

Syn.: *Asteretum* Chapman 1934, De Vries 1935 p.p.; *Asteretum tripolii* Tansley 1939; *Aster tripolium*-Isozion Dahlbeck 1945 p.p.

Dominant taxon: *Aster tripolium*, hoofdzakelijk var. *tripolium*.

Subdominante taxa: *Suaeda maritima* en *Halimione portulacoides*.

Samenstelling (6 opn., waarvan 3 opn. van het Springersgors bij Ouddorp en 3 opn. van de Franse Kanaalkust): zie tabel 13, kolom 1.

Synoecologie: Binnen het bereik van de getijden meestal op de overgang van slik naar schor, in de zonering (en waarschijnlijk ook in de successie) volgend op het *Salicornietum strictae* (CHAPMAN, 1934, 1941, 1959; DE VRIES, 1935, 1940), het *Spartinetum maritimae* of het *Salicornietum radicantis* (waargenomen (BEEFTINK, 1964b) in de Rance Maritime bij La Passagière en La Hisse, N-Bretagne) en voorafgaand aan het *Puccinellietum maritimae* (CHAPMAN, l.c. en DE VRIES, l.c.) of het *Halimionetum portulacoidis* (Rance Maritime; monding van de Canche, Pas-de-Calais). Soms ook als pioniergemeenschap een duidelijke gordel vormend (langs de monding van de Canche). Ook op lage plekken in het schor, die dicht bij de dijk zijn gelegen en waar enig vloedmerk wordt gedeponeerd (bijv. op de Slikken van de Heene). De sociatie ontwikkelt zich behalve op de overgang van slik naar schor en in kommen ook op lage ruggen en kreekoeverwallen (Rance Maritime; cf. ook het ‚Creek *Asteretum*' bij CHAPMAN, 1934). Voor de standplaats is een slibrijke bodem met veel organische stof, doch geen gesloten aanspoelselpakket (cf. de hoge presentie en abundantiedominantie van *Suaeda maritima*), en een bepaalde combinatie van vochthuis-

[23] Zie voetnoot 20 op p. 96.

houding en saliniteit kenmerkend; hoge vochtgehalten en een zekere ontzilting tijdens de regenperioden door neerslag of rivierwater zijn daarbij belangrijk. De sociatie verdraagt geen beweiding.

Langs de oevers van zilte kreken e.d. in het polderland van de kuststrook komen verwante gemeenschappen voor. Zij volgen in de zonering meestal een gordel van *Scirpus maritimus* var. *compactus* op.

Op het Springersgors (Goeree) zijn voorts gemeenschappen aangetroffen, die zijn gekenmerkt door de merkwaardige combinatie van dominantie en geringe vitaliteit en fertiliteit van *Aster tripolium*. Zij hebben zich ontwikkeld in hoog opgeslibde kommen, die voorheen begroeid waren met het *Halimionetum portulacoidis*, doch die als gevolg van dichtslibbing der naburige kreken steeds minder frequent overstroomden, waardoor het bodemprofiel uitdroogde en de aëratiegrens daalde tot in het onder de kleilaag gelegen zandpakket.

Synchorologie: Zeer locaal verspreid. In Nederland in de Dollard, op de Slikken van de Heene, bij de monding van het riool van Bergen op Zoom, en op het Springersgors bij Ouddorp (Goeree). Langs de Westeuropese kust voorts plaatselijk bekend van de zuid- en oostkust van Engeland (CHAPMAN, 1941, 1960), uit de Jadeboezem (NITZSCHKE, 1924) en langs de NW-kust van Frankrijk (monding van de Canche, Pas-de-Calais, en de Rance Maritime, Côtes-du-Nord). Ook in het Baltische gebied locaal, bijv. bij Hørup Hav (IVERSEN, 1936) en langs de westkust van Zweden (DAHLBECK, 1945). Het locale karakter van de verspreiding lijkt in de eerste plaats gevolg van beweiding te zijn.

Syntaxonomie: De gemeenschappen met dominantie van *Aster tripolium* zijn gesplitst naar het al of niet aanwezig zijn van *Puccinellia maritima*. De eerste groep is ondergebracht in het *Puccinellietum maritimae* (*P. maritimae typicum et agrostidetosum*, variant met *Aster tripolium*); de tweede groep kan in het kader van de hier gevolgde classificatie alleen als een sociatie van het *Puccinellion maritimae* worden opgevat.

Sociatie 2: ***Triglochin maritima*-sociatie** soc. nov.

Syn.: *Triglochin maritimum*-associatie G. E. et G. du Rietz 1925; *Triglochin maritimum*-Isozion Dahlbeck 1945.

Dominant taxon: *Triglochin maritima*.

Subdominante taxa: *Aster tripolium* en *Scirpus maritimus* (de laatste locaal).

Samenstelling (25 opn., waarvan 1 op Gotland (DU RIETZ, 1925), 3 in Blekinge (G. E. en G. DU RIETZ, 1925), 14 in Öresund (DAHLBECK, 1945), 1 in Hunnebunnen (KLAVESTAD, 1957), 1 bij Hørup Hav en 2 op Skallingen (IVERSEN, 1936), 1 op het Springersgors en 2 in het estuarium van de Somme): zie tabel 13, kolom 2.

Synoecologie: Ontwikkelt zich voornamelijk onder brakke omstandigheden; daarom hoofdzakelijk in het Baltische gebied en in estuaria. Op lage plekken in het schor, ook in greppels, waarvan de bodem zelfs in de zomer niet zelden lange tijd nat blijft. Enige beweiding bevordert de ontwikkeling van de

sociatie; aanvoer van vloedmerk verdraagt zij slecht (DAHLBECK, 1945). Is op enkele plaatsen in ZW-Nederland ook in het eu-halinicum aangetroffen (bijv. op het Springersgors), doch dan steeds bij afwezigheid van beweiding.

Synchorologie: Bekend van de kust van Zuid-Zweden van Uppland (ALMQUIST, 1929) tot Hunnebunnen (KLAVESTAD, 1957), de oost- en westkust van Denemarken, ZW-Nederland en de Franse Kanaalkust. Vroeger op basaltglooiingen van de Hondsbosse zeewering (mondelinge mededeling van Dr. V. Westhoff, Zeist).

Syntaxonomie: Evenals de *Aster tripolium*-sociatie vertoont deze sociatie meer affiniteit tot het *Puccinellion maritimae* dan tot het *Armerion maritimae*.

Sociatie 3: ***Glaux maritima*-sociatie** Beeftink 1962.

Syn.: *Staticetum Limonii*, variant rijk aan *Glaux maritima* Van Langendonck 1933; *Glaucetum maritimae* Dahl et Hadač 1941; *Glaux maritima*-Isozion Dahlbeck 1945; *Armerieto-Festucetum*, facies van *Glaux maritima* Westhoff 1947.

Dominant taxon: *Glaux maritima*.

Subdominante taxa: *Puccinellia maritima* en *Aster tripolium*, soms ook *Spergularia salina*.

Samenstelling (27 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 13, kolom 3.

Synoecologie: Secundaire pioniergemeenschappen die zich in het bijzonder ontwikkelen op zand of kleigrond waar de oorspronkelijke vegetatie geheel of gedeeltelijk is vernietigd door ingrijpende veranderingen in het milieu. Deze veranderingen kunnen zijn: (1) opvulling van natte laagten met door wind of water aangevoerd zand, (2) erosie door wegstuivend zand tot aan de grondwaterstand, (3) betreding door mens of vee en (4) afplaggen of afslag door vloedwater. De sociatie komt ook voor op strandvlakten die ten dele van de zee zijn afgesneden (bijv. op de Kwade Hoek). De saliniteit van het bodemvocht kan vrij sterk uiteenlopen. De sociatie ontwikkelt zich optimaal in de polyhaliene en α-mesohaliene zones, doch in de laatste steeds op kleigronden.

Synchorologie: Zowel in het Wadden- als in het Deltagebied vrij algemeen, doch locaal. In het Deltagebied onder meer op het Groene Strand bij Oostvoorne, de Kwade Hoek en het Springersgors (Goeree), op terreintjes ten oosten van de havens van Hellevoetsluis en Goedereede, vóór de afslagrand van de St. Antoniegorzen ten westen van Willemstad, in het Zwin, op de Kaloot en het schor bij Ossendrecht.

Langs de Westeuropese kust bekend van West-Noorwegen (NORDHAGEN, 1917) en Groot-Brittannië tot ZW-Nederland. Hoewel het areaal van de dominant zich tot de Portugese kust uitstrekt (HERMANN, 1956), zijn van terreinen zuidelijk van Nederland geen opgaven bekend. In het Baltische gebied oostwaarts bekend tot het schiereiland Darsz (STOCKER, 1924) en Uppland (ALMQUIST, 1929), doch *Glaux maritima* is in dit gebied ook langs alle andere kusten verspreid (HULTÉN, 1950).

Sociatie 4: ***Agrostis stolonifera salina*-sociatie** Beeftink 1962.

Dominant taxon: *Agrostis stolonifera* var. *compacta* Hartm. subvar. *salina* J. et W.

Subdominante taxa: *Puccinellia maritima* en *Aster tripolium;* locaal soms *Festuca rubra* f. *litoralis* Hackel, *Juncus gerardii, Triglochin maritima, Lolium perenne* of *Elytrigia repens.*

Samenstelling (57 opn. uit het Schelde-estuarium): zie tabel 13, kolom 4.

Synoecologie: Deze sociatie is beperkt tot het α-mesohalinicum van de estuaria en ontwikkelt zich op soortgelijke standplaatsen als het *Halimionetum portulacoidis* in de eu-haliene en polyhaliene zones, namelijk op kleigronden op de overgang van kom naar kreekoeverwal. De overstromingsfrequentie is ook van dezelfde orde als bij de genoemde associatie: voor de sociatie ligt deze tussen ongeveer 230 en 70, voor het *Halimionetum portulacoidis* tussen 230 en 100 gemiddeld per jaar. Op het schor bij Ossendrecht varieerde in 1954 de saliniteit van het bodemvocht tot 25 cm diepte maximaal van 4–14 (gemiddeld 9–10) $^0/_{00}$ NaCl per l bij een vochtgehalte van 84–144%, berekend op droge grond.

Synchorologie: In het Waddengebied waarschijnlijk beperkt tot de Dollard (DE VRIES, 1940). In het Deltagebied langs het Haringvliet en in het Schelde-estuarium van Bath en het Verdronken land van Saaftinge stroomopwaarts tot het voormalige fort Pijp Tabak.

Langs de Westeuropese kust waarschijnlijk algemeen in de α-mesohaliene zone van de estuaria, doch slechts zelden beschreven (GILLHAM, 1957a; KÖNIG 1957). In het Baltische gebied waarschijnlijk afwezig, althans met veel meer *Plantaginetalia*-soorten en dan niet meer tot de *Glauceto-Puccinellietalia* behorend.

Syntaxonomie: De groep van taxa die kenmerkend zijn voor de *Glauceto-Puccinellietalia* heeft over het algemeen een hogere totale abundantie-dominatie dan de groep van *Plantaginetalia*-soorten. Vat men echter de dominant op als een kentaxon van de zilte component van het *Agropyro-Rumicion crispi* (hetgeen zij waarschijnlijk is, omdat haar optimale ontwikkeling in instabiele grenssituaties tussen nat en droog valt), dan behoort de sociatie geheel of grotendeels tot dit verbond.

Consociatie 1: ***Scirpus maritimus compactus*-consociatie** (Beeftink 1957) stat. nov.

Syn.: *Scirpetum maritimi* Van Langendonck 1931; *Scirpetum maritimi* auct. p.p., non Br.-Bl. 1931 (in BRAUN-BLANQUET et al., 1952), non R.Tx. 1937, non Libbert 1940; *Scirpetum maritimae* Christiansen 1934 p.p.; *Halo-Scirpetum maritimi* Dahl et Hadač 1941; *Scirpetum maritimi compacti* Beeftink 1957; non *Bolboschoenetum maritimi continentale* Soó 1957, Vicherek 1962.

Dominant taxon: *Scirpus maritimus* var. *compactus* (Hoffm.) G. F. W. Meyer.

Dominante taxa in de lage kruidlaag (welke echter meestal ijl is of nagenoeg ontbreekt): *Agrostis stolonifera* subvar. *salina* J. et W., *Puccinellia maritima* of *Triglochin maritima.*

Samenstelling (20 opn. uit ZW-Nederland): *Scirpus maritimus* var. *compactus* 100 (3–5), *Aster tripolium* 75 (+ –2), *Atriplex hastata* 65 (1–4), *Agrostis stolonifera* subvar. *salina* 40 (+ –4), *Spartina townsendii* 40 (+ –3), *Elytrigia pungens* 30 (+ –2), *Puccinellia maritima* 25 (1–3), *Triglochin maritima* 20 (+ –1), *Phragmites communis* 10 (+ –3), *Glaux maritima* 10 (+), *Juncus gerardii*, *Cochlearia officinalis*, *Atriplex littoralis* en *Ranunculus sceleratus* ieder 5 (+).

Synoecologie: Binnen de directe invloedssfeer van de getijden optimaal in de bovenste helft van de eu-littorale zone van het α-mesohalinicum. Ook plaatselijk langs ziltere wateren, doch dan steeds daar waar kwel van zoet water optreedt (bijv. op het schor ten zuiden van Bergen op Zoom en op het Groene Strand bij Oostvoorne). De bodem is zandig tot slibrijk, soms week, en tot dicht onder het oppervlak gereduceerd. De consociatie is gevoelig voor erosie, gevoeliger dan het *Spartinetum townsendii*, zodat zij op geëxponeerde plaatsen dikwijls door deze associatie wordt vervangen. Tevens verdraagt zij slecht betreding. Er zijn aanwijzingen dat de verticale amplitude van de consociatie van de overgang van de polyhaliene naar de α-mesohaliene zone af in stroomopwaartse richting zich naar lagere niveaux in het eu-littoraal uitbreidt, ten koste van het *Spartinetum townsendii*. In het oligohalinicum en het zoetwatergetijdengebied wordt de consociatie vervangen door het *Scirpetum triquetri et maritimi* (cf. ZONNEVELD, 1960).

Binnendijks is de consociatie algemeen in de kustprovincies langs mesohaliene kreken, sloten, poelen en in andere oecologisch overeenkomstige natte laagten, die niet of matig worden beweid. HEJNÝ (1960) geeft voor Tsjechoslowakije van de dominant en van *S. maritimus* var. *maritimus* een uitvoerige oecologische karakteristiek.

Synchorologie: In het Waddengebied buitendijks locaal, meestal in drinkputten voor het vee, e.d.; vroeger algemeen langs de oevers van de voormalige Zuiderzee (SLOFF, 1931). In het Deltagebied buitendijks op het Groene Strand bij Oostvoorne, langs het Haringvliet, het Volkerak, op het schor ten zuiden van Bergen op Zoom (locaal) en in het Schelde-estuarium van het schor ten westen van Bath stroomopwaarts tot het Galgeschoor, ten noorden van Lilloo (België). Binnendijks algemeen in de kustprovincies, vooral in het Deltagebied.

Buiten Nederland is van de verspreiding met zekerheid weinig bekend, omdat de var. *compactus* meestal niet afzonderlijk is onderscheiden; waarschijnlijk in ieder geval van Denemarken (IVERSEN, 1936, tabel 35 opn. 51 en tabel 37 opn. 62 en 63) tot Bretagne (BEEFTINK, 1964b); in het overgangsgebied tussen Noordzee en Oostzee (DAHL en HADAČ, 1941) algemeen langs brakke wateren en in andere contactzones tussen zout en zoet water. In 1956 bij Schobüll aan de westkust van Sleeswijk-Holstein (DOING KRAFT, 1957) en in 1962 in het estuarium van de Frémure, N-Bretagne (BEEFTINK, 1964b) waargenomen. In O-Europa komen verwante gemeenschappen voor, die als een vicariërend syntaxon kunnen worden beschouwd (*Bolboschoenetum maritimi continentale:* cf. SOÓ, 1947b, 1957; WENDELBERGER, 1950; VICHEREK, 1962).

Syntaxonomie: In ZW-Nederland is de ervaring opgedaan dat *Scirpus*

maritimus var. *compactus* en var. *maritimus* op slechts weinig plaatsen door elkaar voorkomen; zelfs is waargenomen dat in het grensgebied van de beide variëteiten (samenvallend met de overgang van het α- naar het β-mesohalinicum) in de *Scirpus maritimus*-gordel een zonering kan optreden, waarbij de var. *compactus* aan de var. *maritimus* voorafgaat, gescheiden door een zone waarin *Scirpus maritimus* vegetatief is (bij Den Bommel, Goeree en Overflakkee). Bovendien wordt de var. *compactus* meestal door halophyten begeleid, hetgeen met de var. *maritimus* zeer zelden het geval is. Het lijkt daarom gewenst de gemeenschappen met de var. *compactus* als een afzonderlijke eenheid op te vatten.

De *Scirpus maritimus*-gemeenschappen als geheel zijn door de onderzoekers meestal in het *Phragmition* ondergebracht. Hongaarse auteurs, van wie in het bijzonder Soó de zoutplantengemeenschappen heeft bestudeerd, hebben echter de syntaxonomische plaats van deze gemeenschappen herhaaldelijk herzien (cf. WENDELBERGER, 1950, p. 92). Volgens de jongste opvatting van Soó (1945, 1947b, 1957) dienen zij tezamen met de *Scirpus lacustris* ssp. *glaucus*-gemeenschappen binnen de *Phragmitetalia* in een afzonderlijk verbond, het *Bolboschoenion maritimi* te worden ingedeeld. Dit verbond, dat is gekenmerkt door de beide dominanten, onderscheidt zich volgens hem tevens van het *Phragmition* door een aantal halophyten. Eenzelfde classificatie hebben DAHL en HADAČ (1941) op het oog met hun *Scirpion maritimi*. Deze indeling lijkt echter in ieder geval voor West-Europa niet houdbaar, niet alleen omdat de beide kentaxa daar in het *Phragmition* s.s. doordringen (BOER, 1942), doch tevens omdat een belangrijk deel van de *Scirpus maritimus*-gemeenschappen nagenoeg uitsluitend halophyten bevatten en *Phragmitetalia*-soorten dus verder totaal ontbreken (cf. ook DAHL en HADAČ, 1941 en IVERSEN, 1936). Het lijkt daarom beter de laatstgenoemde gemeenschappen niet in een associatie onder te brengen, zoals eerder is gedaan (BEEFTINK, 1962), doch hen op te vatten als een consociatie van de *Glauceto-Puccinellietalia*.

Consociatie 2: ***Phragmites communis*-consociatie.**

Dominant taxon: *Phragmites communis*.

Dominante taxa in de lage kruidlaag (welke echter meestal ijl is of nagenoeg ontbreekt): *Agrostis stolonifera, Cochlearia officinalis, Juncus gerardii, Puccinellia maritima* of *Salicornia europaea*.

Samenstelling (37 opn. uit ZW-Nederland): *Phragmites communis* 100 (3–5), *Aster tripolium* 73 (+ –2), *Atriplex hastata* 73 (+ –2), *Agrostis stolonifera* 54 (+ –5), *Cochlearia officinalis* 46 (+ –4), *Rumex crispus* 46 (+ –2), *Scirpus maritimus* 24 (+ –2), *Festuca arundinacea* 16 (+ –1), *Oenanthe lachenalii* 14 (+ –1), *Calystegia sepium* 11 (+ –2), *Puccinellia maritima* 8 (+ –4), *Apium graveolens* 8 (+ –1), *Althaea officinalis* 8 (+ –1), *Triglochin maritima* 8 (+), *Juncus gerardii* 5 (+ –4), *Carex otrubae* 5 (+ –2), *Atriplex littoralis* 5 (+ –1), *Festuca rubra, Plantago major, Sonchus arvensis* en *Elytrigia repens* ieder 5 (+), *Ranunculus sceleratus* 3 (2), *Spergularia salina, Matricaria inodora, Cirsium arvense, Urtica dioica* en *Sambucus nigra* ieder 3 (+).

Synoecologie: Binnen de directe invloedssfeer van de getijbeweging uitsluitend in brakke milieu's van estuaria en terreinen met kwel van zoet water. In de estuaria van de α-mesohaliene zone af in stroomopwaartse richting; daar aanvankelijk beperkt tot de omgeving van uitwateringssluisjes; verder stroomopwaarts — doch nog in het α-mesohalinicum — ontwikkeld in de kommen van de schorren en op de bij eb gemakkelijk afvloeiende terreinen aan de bovenzijde van het eu-littoraal. Verdraagt geen beweiding. *Phragmites communis* wordt, afhankelijk van de fluctuaties en het gemiddelde niveau van de saliniteit van het overstromingswater, in de lage kruidlaag door verschillende soorten begeleid: meestal zijn dit *Agrostis stolonifera* en *Cochlearia officinalis*, onder ziltere omstandigheden *Puccinellia maritima* en *Triglochin maritima;* waar de fluctuaties in de saliniteit zeer groot zijn (ten oosten van Ooltgensplaat), kunnen zelfs *Salicornia europaea* en *Suaeda maritima* de ondergroei vormen.

Verder stroomopwaarts gaan de *Phragmites*-gemeenschappen tenslotte over in de rietgorsvegetaties van het zoetwatergetijdegebied (cf. ZONNEVELD, 1960). Evenals bij de *Scirpus maritimus* var. *compactus*-consociatie lijkt de verticale amplitude zich in deze richting naar lagere niveaux in het eu-littoraal uit te breiden.

Synchorologie: In het Waddengebied binnen de directe invloedssfeer van de getijden ontbrekend; vroeger langs de oevers van de kom van de Zuiderzee. In het Deltagebied langs het Haringvliet, het Middenhellegat en het Scheldeestuarium stroomopwaarts van Bath en het Verdronken Land van Saaftinge; buiten het estuariumgebied bekend van het Groene Strand bij Oostvoorne en het gebied ten Z. van Bergen op Zoom, waar de consociatie zich ontwikkeld onder invloed van zoet drangwater uit hoog gelegen zandige terreinen.

Buiten Nederland algemeen op oecologisch overeenkomstige standplaatsen, bijv. op Skallingen (IVERSEN, 1936), langs de Deense en NW-Duitse kusten (R. TÜXEN, 1937; CHRISTIANSEN, 1955; SANDERS en VERHOEVEN, 1956), in Normandië (LEMÉE, 1933), Z-Engeland (GILLHAM, 1957, p. 742, 752) en Oost-Europa (WENDELBERGER, 1950).

Syntaxonomie: De soortenarme *Phragmites communis*-gemeenschappen uit het grensmilieu tussen brak en zoet zijn hier op grond van het constante voorkomen van *Aster tripolium* en de aanwezigheid van nog andere halophyten ingedeeld als een consociatie van de *Glauceto-Puccinellietalia*. Aangezien deze gemeenschappen blijkbaar ook in Oost-Europa voorkomen (WENDELBERGER, 1950), is het wellicht beter hen als een consociatie van de klasse *Asteretea tripolium* op te vatten.

4.7. KLASSE: *SAGINETEA MARITIMAE* WESTHOFF, VAN LEEUWEN ET ADRIANI 1961

Orde: *Saginetalia maritimae* Westhoff, Van Leeuwen et Adriani 1961.

Verbond: *Saginion maritimae* Westhoff, Van Leeuwen et Adriani 1961.

Gemeenschappen van kleine winterannuellen en dito rozetplanten op stand-

plaatsen in de contactzone tussen zout en zoet, welke zijn gekenmerkt door korstvorming aan het bodemoppervlak. In navolging van WESTHOFF c.s. (1961) hebben kortgeleden R. TÜXEN en WESTHOFF (1963) met medewerking van BEEFTINK en JAHNS deze gemeenschappen synoecologisch en syntaxonomisch opnieuw bewerkt.

Kentaxa: *Sagina maritima* en *Plantago coronopus*.

Synoecologie: Kenmerkend voor instabiele grenssituaties tussen de haloserie en xeroserie, zoals langs de hellingen van strandwallen, zandbulten en duintjes op strandvlakten, soms ook in de laagten daartussen; plaatselijk in de aërohaliene zone van de Westeuropese rotskusten waar dunne, slibhoudende tot zandige sedimenten op de rotsen zijn afgezet; ook op overeenkomstige standplaatsen in het Mediterrane gebied. Karakteristiek voor het milieu is de combinatie van (1) een tijdelijk relatief hoge saliniteit door aanvoer van zeezouten met stormvloeden of stuifwater (spray) en (2) een sterk fluctuerend vochtgehalte in de bodem, met dien verstande dat in ieder geval in het voorjaar een relatief hoge saliniteit gepaard gaat met een scherpe uitdroging. Met deze omstandigheden hangt een oppervlakkige bodemverdichting samen (cf. GERARD et al., 1962), welk proces hier leidt tot de vorming van een dun korstje van aaneengekitte gronddeeltjes, het zg. ‚zore korstje'; voorts zijn waarschijnlijk een zeker gehalte aan slib en organische stof voorwaarde voor het ontstaan van dit korstje (cf. ook ZUUR, 1948).

Synchorologie: Van ZW-Zweden, Denemarken en de Duitse noordkust (R. TÜXEN, 1957; FRÖDE, 1958) tot W-Frankrijk (R. TÜXEN en WESTHOFF, 1963; BEEFTINK, 1964b); voorts langs de Franse Mediterrane kust, mogelijk ook in naburige landen (Sicilië).

Associaties: *Sagineto maritimae-Cochlearietum danicae*, *Sagineto maritimae-Catapodietum marinae* en *Sagineto maritimae-Tortelletum flavovirentis*. Voor verdere onderverdeling van deze associaties in subassociaties enz. en voor de opnamen zij verwezen naar R. TÜXEN en WESTHOFF (1963) en tabel 10, kolom 3. Het door LEMÉE (1952) ingestelde *Frankenieto-Staticetum lychnidifoliae* behoort ook tot dit verbond, doch het is nog niet zeker dat deze gemeenschappen als een afzonderlijke associatie naast het *Sagineto maritimae-Cochlearietum danicae* moeten worden opgevat.

Associatie 1: ***Sagineto maritimae-Cochlearietum danicae*** (R.Tx. 1937) R.Tx. et Gillner 1957.

Syn.: *Plantago coronopus-Carex distans*-associatie R.Tx. 1937; *Saginetum maritimae* Westhoff (1946) 1947 + associatie van *Cochlearia danica* en *Armeria maritima* var. *intermedia (Cochlearietum danicae)* Westhoff (1946) 1947; *Plantago coronopus-Sagina maritima*-associatie Br.-Bl. et R.Tx. 1952 n.n.; *Plantago coronopus* var. *minor-Bryum mamillatum*-gemeenschap Fröde 1958; *Plantago coronopus-Bupleurum tenuissimum*-gemeenschap Fröde 1958 p.p.

Differentiërende soortencombinatie: *Sagina maritima*, *Plantago coronopus*, *Cochlearia danica*, *Parapholis strigosa* en *Agrostis stolonifera* subvar. *salina*.

Constante taxa: behalve die van de differentiërende soortencombinatie *Festuca rubra* f. *litoralis* Hackel en *Armeria maritima*.

Synoecologie: De associatie ontwikkelt zich voornamelijk op strandvlakten in het grensgebied tussen het *Armerion maritimae* en het *Koelerion albescentis*. De combinatie van een relatief hoge saliniteit en een zeer laag vochtgehalte in het voorjaar en de voorzomer, waarmee de vorming van het ‚zore korstje' gepaard gaat, bewerkstelligt waarschijnlijk in de eerste plaats dat voor de *Koelerion*-elementen het milieu te zout en voor de *Armerion*-elementen te droog is. Afsterving (doodbranden) van deze elementen versterkt bovendien het wisselvallige en extreme karakter van dit milieu, omdat daardoor verdere blootstelling van de bodem aan de klimatologische omstandigheden wordt bevorderd. In natte zomers (zoals 1963) ontwikkelt het ‚zore korstje' zich slechts matig of in het geheel niet en heeft een snel herstel, in het bijzonder van de *Koelerion*-elementen, plaats.

Ruimtelijk beschouwd kan men de associatie als een ‚Teppich-Gesellschaft' (sensu R. TÜXEN, 1950, 1957) opvatten; in de tijd beschouwd behoren de gemeenschappen tot de pendelvegetaties, omdat de plaats en amplitude van de overgangszone van jaar tot jaar uiteen kan lopen. In het algemeen maakt de associatie geen deel uit van een successiereeks; hoogstens kan van een ‚harmonica-successie' worden gesproken (R. TÜXEN en WESTHOFF, 1963).

Verwante gemeenschappen (met *Bupleurum tenuissimum*) vindt men in Zeeland op door schapen beweide, periodiek sterk uitdrogende zuidhellingen van zeedijken.

Synchorologie: Van ZW-Zweden (GILLNER, 1960), Denemarken (IVERSEN, 1936; MIKKELSEN, 1949) en Hiddensee aan de Duitse noordkust (FRÖDE, 1958) tot Z-Bretagne (waargenomen tot bij Port-Louis, Morbihan: BEEFTINK, 1964b).

Syntaxonomie: Langs de Franse kust, van Normandië af zuidwaarts, vestigen zich in deze associatie *Frankenia laevis*, *Limonium lychnidifolium*, *L. occidentale*, *Hutchinsia procumbens* en *Tortella flavovirens*, terwijl *Cochlearia danica* zeldzamer lijkt te worden (BEEFTINK, 1964b). Deze gemeenschappen zijn door LEMÉE (1952) in het *Frankenieto-Staticetum lychnidifoliae* ondergebracht, doch het is nog niet zeker of zij als een afzonderlijke associatie dan wel als een zuidelijke subassociatie van het *Sagineto maritimae-Cochlearietum danicae* moeten worden opgevat (cf. ook de subassociatie van *Elytrigia pungens* Beeftink et R.Tx. 1963 (prov.) in R. TÜXEN en WESTHOFF, 1963).

Associatie 2: ***Sagineto maritimae-Catapodietum maritimae*** R.Tx. 1963.

Differentiërende soortencombinatie: *Sagina maritima*, *Plantago coronopus*, *Catapodium marinum* en de eu-atlantische soorten *Spergularia rupicola*, *Crithmum maritimum*, *Daucus gummifer* en *Sedum anglicum*.

Constante taxa: behalve die van de differentiërende soortencombinatie *Festuca rubra* var. *pruinosa* (Hackel) Howarth (= *F. rubra* f. *litoralis* Hackel?) en *Armeria maritima*.

Synoecologie: De associatie ontwikkelt zich in de aërohaliene zone van het supralittoraal van de rotskusten (falaises), op ondiepe (1–10 cm dikke)

klei- en zavelafzettingen. Het stuifwater geeft aan het milieu een periodiek zilt karakter, terwijl de geringe diepte van de afzettingen een sterke wisselvalligheid van het vochtgehalte impliceert. Ook hier gaat deze ‚variety-in-time' gepaard met korstvorming aan het bodemoppervlak (BEEFTINK, 1964b).

Aan de benedenzijde staat de associatie in contact met gemeenschappen van het *Crithmion maritimae* Pavillard 1928, aan de bovenzijde gaat zij over in de aan *Sedum anglicum* rijke therophytengemeenschappen van het *Sedion anglici* of *Thero-Airion* (R. TÜXEN en WESTHOFF, 1963). Op dikkere afzettingen en op hetzelfde niveau boven de zeespiegel wordt zij vervangen door de *Silene maritima-Daucus gummifer*-associatie, waarin *Festuca rubra* var. *pruinosa* meestal dominant is (BEEFTINK, 1964b).

Synchorologie: Langs de rotskusten (falaises) van West-Frankrijk (vnl. Bretagne); misschien ook in Z-Engeland en Ierland (cf. BRAUN-BLANQUET en R. TÜXEN, 1952).

Associatie 3: ***Sagineto maritimae-Tortelletum flavovirentis*** Beeftink, R.Tx. et Westhoff 1963.

Differentiërende soortencombinatie: *Sagina maritima, Plantago coronopus, Tortella flavovirens, Bupleurum tenuissimum, Bromus molliformis, Parapholis strigosa* en voorts *Polypogon maritimus, Hutchinsia procumbens, Sphenopus divaricatus* en *Bellis annua.*

Constante taxa: De eerste zeven taxa van de differentiërende soortencombinatie.

Synoecologie: Deze associatie ontwikkelt zich op de lage bulten van het ‚Sansouires'-landschap in de Camargue, in nauw contact met chamaephytenrijke *Arthrocnemum glaucum-Halimione portulacoides-Suaeda fruticosa*-gemeenschappen die ongeveer met het *Arthrocnemetum* Br.-Bl. 1928 overeenkomen (BRAUN-BLANQUET et al., 1952). Ook hier neemt de associatie een grensgebied in: de zeer zoute en vegetatieloze vlakte tussen de bulten staat 's winters dikwijls gedurende lange tijd onder water, waarbij de bulten dan evenzovele eilandjes vormen; de rand van de bulten, en bij kleinere de top, vertoont dus een milieu met in de tijd sterke wisselingen in vocht en saliniteit (BEEFTINK, 1958).

Synchorologie: Tot nu toe slechts bekend uit Z-Frankrijk; het is evenwel waarschijnlijk dat de associatie zich over een groter gedeelte van het westmediterrane kustgebied uitstrekt (bijv. op Sicilië: cf. FREI, 1937).

4.8. KLASSE: *CAKILETEA MARITIMAE* R. TX. ET PREISING 1950

Natuurlijke, overwegend uit zomerannuellen bestaande, halophiele en nitrophiele gemeenschappen op verse vloedmerken langs de oevers van zeeën, estuaria en zoute meren in Europa en atlantisch N-Amerika.

Kentaxa: *Salsola kali* (orde II, III en IV), *Cakile maritima* (orde II en III) en *Atriplex hastata* var. (orde I en II).

Synchorologie: Van N-Europa (met uitzondering van het arctische ge-

deelte) tot de Mediterrane kusten en van de Westeuropese kusten tot de pontisch-pannonische gebieden in O-Europa, mogelijk tot in Siberië. Voorts langs de atlantische kusten van N-Amerika.

Orden: I. *Thero-Suaedetalia* (amphi-atlantisch, oostwaarts mogelijk tot in Siberië). II. *Atriplicetalia littoralis* (europees-atlantisch en baltisch). III. *Euphorbietalia peplis* (noordmediterraan-iberisch). IV. *Cakiletalia edentulae* (noordamerikaans-atlantisch). Hier worden alleen de beide eerste orden besproken; voor orde III en IV zij verwezen naar R. TÜXEN (1950).

Orde I: *Thero-Suaedetalia* Br.-Bl. et De Bolós 1957 em. Beeftink 1962.

Verbond: *Thero-Suaedion* Br.-Bl. (1931) 1933 em. R. Tx. 1950.
Syn.: non *Thero-Salicornion* Br.-Bl. 1933.

Gemeenschappen met vitaal ontwikkelde *Suaeda maritima* langs de kusten en in het binnenland van Europa, alsmede langs de atlantische kusten van N-Amerika.

Kentaxon: *Suaeda maritima* (trouwgraad: selectief).

Synoecologie: Pioniergemeenschappen op vloedmerken van niet of nauwelijks met slib of zand bedekte, snel verterende algen (vnl. Chlorophyten en Rhodophyten, geen grote Phaeophyten) en zeegrassen, die zijn afgezet op hoge slikken of lage schorren, langs de oevers van lagunen, étangs en andere hyperhaliene tot polyhaliene, zelden α-mesohaliene wateren; zowel op slibrijke bodem als op zandgrond, soms voorzien van veel schelpfragmenten, doch steeds in voortdurend vochtig tot nat milieu.

Synchorologie: Langs de Westeuropese kust van ZW-Zweden, Jutland en Engeland zuidwaarts tot in Spanje; in het Baltische gebied voorts waarschijnlijk alleen langs de Duitse noordkust. In Zuid- en Oost-Europa langs de noordelijke oevers van de Middellandse Zee (Spanje, Z-Frankrijk, Italië, Sicilië, Illyrië) tot aan de Zwarte Zee en het pontisch-pannonische gebied, mogelijk tot Siberië. Voorts in atlantisch N-Amerika (CONARD, 1935, 1952).

Associaties: *Suaedetum maritimae, Suaedeto-Kochietum hirsutae, Salsoletum sodae* en *Suaedetum splendentis.*

Associatie 1: ***Suaedetum maritimae*** (Conard 1935) Pignatti 1953.
Syn.: *Salicornietum europaeae* auct. p.p.; *Suaedetinum maritimae* sous-stade ou pré-*Obionetum* Arènes 1933; *Salicornietum herbaceae,* variant rijk aan *Suaeda maritima* Van Langendonck 1933; *Suaedetum* De Vries 1935; *Salicornieto-Spartinetum* Br.-Bl. et De Leeuw 1936 p.p.; *Suaeda maritima*-Isozion Dahlbeck 1945.

Kentaxon: *Suaeda maritima* (trouwgraad: preferent).

Samenstelling (17 opn. uit ZW-Nederland): *Suaeda maritima* 100 (3–5), *Atriplex hastata* 35 (+ –2), *A. littoralis* 29 (+ –2), *Salicornia europaea* 94 (+ –2), *Spartina townsendii* 88 (+ –2), *Fucus vesiculosus* var. *lutarius* 24 (2–5), *Puccinellia maritima* 53 (+ –2), *Halimione portulacoides* 88 (+ –2), *Bostrychia scorpioi-*

des 12 (+ –2), *Spergularia salina* 12 (+ –2), *Artemisia maritima* 18 (+ –1), *Festuca rubra* f. *litoralis* 12 (+ –2), *Limonium vulgare* 18 (+ –1), *Spergularia marginata* 12 (+), *Plantago maritima* 6 (+), *Triglochin maritima* 6 (+), *Aster tripolium* 100 (+ –2) en *Elytrigia pungens* 12 (+ –2).

Synoecologie: De associatie ontwikkelt zich aan de Waddenkusten van de Waddeneilanden en in ZW-Nederland op standplaatsen die rijk zijn aan snel verterend organisch materiaal, speciaal van algen die niet tot de Phaeophyten behoren. Deze vloedmerkpakketten worden gedeponeerd in de overgangszone tussen slik en schor (in het bijzonder op lage oeverwallen) en op laag gelegen gedeelten van het schor, bijv. bij de dijkvoet (cf. § 2.5.6). Het *Suaedetum maritimae* is op de oeverwallen de voorloper van het *Halimionetum portulacoidis* (cf. ook ARÈNES, 1933) en is evenals deze laatste associatie beperkt tot het eu-halinicum en polyhalinicum. Soms ook op stranden in een gordel voorafgaand aan de gordel met *Salsolo-Honckenyon peploidis*-gemeenschappen (bijv. op de Beer). Op met *Spartina townsendii* begroeide slikken en lage schorren die door inpoldering of afdamming zijn geïsoleerd van de getijbeweging, ontwikkelt de associatie zich gedurende de eerste jaren na deze isolatie dikwijls over grote oppervlakten langs de kreken als gevolg van het vrijkomen van grote hoeveelheden stikstof door de plotselinge intensieve aëratie van de bodem en de daarmee samenhangende massale afsterving van *Spartina townsendii*.

In Zuid- en Oost-Europa komt het *Suaedetum maritimae* voor op oecologisch overeenkomstige standplaatsen aan de oever van zeeën, lagunen, zilte étangs en meren (bijv. FREI, 1937; WENDELBERGER, 1950; BRAUN-BLANQUET et al., 1952).

Synchorologie: Algemeen in het Waddengebied en het Deltagebied. Het areaal van de associatie valt waarschijnlijk nagenoeg samen met dat van het verbond: Langs de Westeuropese kust van Sleeswijk-Holstein (WOHLENBERG, 1933a; R. TÜXEN, 1937; RAABE, 1950a) tot Frankrijk (HOCQUETTE, 1927; DE LITARDIÈRE en MALCUIT, 1927; CORILLION, 1953) en NW-Spanje (BELLOT, 1951); in Groot-Brittannië waarschijnlijk beperkt tot de meer zuidelijke kusten (bijv. STEVENSON, 1913; CHAPMAN, 1934, 1938–1959). Ook locaal in het overgangsgebied van Noordzee naar Oostzee (DAHLBECK, 1945; MIKKELSEN, 1949; GILLNER, 1960). In het Mediterrane gebied is de associatie beschreven uit Spanje (BRAUN-BLANQUET en DE BOLÓS, 1957), Frankrijk (BRAUN-BLANQUET et al., 1952), Algerije (DUBUIS en SIMONNEAU, 1957), Sicilië (FREI, 1937) en uit de omgeving van Venetië (PIGNATTI, 1953). Voorts langs de atlantische kust van N-Amerika (CONARD, 1935, 1952). In Oost-Europa is naast de associatie het endemische *Suaedetum pannonicae* beschreven (WENDELBERGER, 1943, 1950). Aangezien de samenstelling van de begeleidende soorten regionaal belangrijk uiteenloopt, kunnen een aantal geografische varianten worden onderscheiden.

Associatie 2: ***Suaedeto-Kochietum hirsutae*** Br.-Bl. 1928.

Kentaxon: *Kochia (Bassia) hirsuta.*

Synoecologie: Deze associatie, die eveneens een sterk ephemeer karakter draagt, lijkt gebonden te zijn aan vloedmerkpakketten, vnl. van algen, gedeponeerd op een zandig, dikwijls schelprijk substraat, gecombineerd met een hoge,

weinig fluctuerende grondwaterstand die kan samenhangen met een geringe of verwaarloosbare getijbeweging.

Synchorologie: In Nederland zeldzaam; in het verleden is de kensoort nog het meest aangetroffen langs de voormalige Zuiderzee en op Schouwen-Duiveland (Prodr. Florae Bat., 1904). Het verspreidingsareaal is disjunct: (1) langs de kusten van Denemarken, Duitsland en Nederland (HULTÉN, 1950; CHRISTIANSEN, 1953; LIBBERT, 1940; Prodr. Florae Bat., 1904), (2) locaal langs de noordelijke oevers van de Middellandse Zee, oostelijk tot Venetië (BRAUN-BLANQUET et al., 1952; HERMANN, 1956) en (3) langs de Zwarte Zee (cf. WENDELBERGER, 1950; HERMANN, 1956).

Syntaxonomie: De associatie is in sterke mate faciesvormend. De gemeenschappen van *Suaeda maritima* die de kensoort niet bevatten, kunnen beter in het *Suaedetum maritimae* worden opgenomen (cf. FREI, 1937; BRAUN-BLANQUET et al., 1952; OBERDORFER, 1952; PIGNATTI, 1953).

Associatie 3 en 4: ***Salsoletum sodae*** Slavnić 1939 en ***Suaedetum splendentis*** Pignatti 1953 n.n.
Syn.: *Suaedeto-Salsoletum sodae* Br.-Bl. 1931.

Kentaxa: *Salsola soda* L. resp. *Suaeda splendens* (Pourr.) G. et G.

Synoecologie en synchorologie: Deze associaties ontwikkelen zich op soortgelijke standplaatsen als de vorige associatie, doch de bodem is veel slibrijker. Door het vele organische materiaal en de voortdurende vochtigheid van het milieu is de bodem aan de oppervlakte bovendien dikwijls over enige centimeters zwart gekleurd door ophoping van ijzersulfiden (BRAUN-BLANQUET et al., 1952). De associaties zijn verspreid langs de noordelijke oevers van de Middellandse Zee (EIG, 1931–32; OBERDORFER, 1952; PIGNATTI, 1953; BRAUN-BLANQUET en DE BOLÓS, 1957; BEEFTINK, 1958). Het *Salsoletum sodae* komt waarschijnlijk ook in het pannonische gebied en verder oostwaarts tot in Siberië voor (EIG, 1931–32; WENDELBERGER, 1950; HERMANN, 1956).

Syntaxonomie: Gezien het feit dat de beide kensoorten sterk faciesvormend optreden, en slechts een gedeeltelijk overlappend verspreidingsareaal bezitten, lijkt het voorstel van PIGNATTI (1953) om twee afzonderlijke associaties te onderscheiden, de voorkeur te verdienen boven de samenvoeging in één associatie zoals BRAUN-BLANQUET (1931) doet.

Orde II: *Atriplicetalia littoralis* Sissingh 1946.
Syn.: *Cakiletalia maritimae* R. Tx. apud Oberdorfer 1949.

Eénjarige, halophiele en nitrophiele gemeenschappen, zich ontwikkelend op verse vloedmerken die zijn gedeponeerd op de West- en Noordeuropese kusten.

Differentiërende soortencombinatie: *Atriplex hastata* var., *Matricaria inodora* (incl. *M. maritima*) en *Salsola kali*.

Synoecologie: Pioniergemeenschappen op al of niet met zand bedekte, vochtige tot tamelijk droge vloedmerken, die hoofdzakelijk bestaan uit resten van hogere planten en Phaeophyten. Wanneer verdere toevoer van vloed-

merk achterwege blijft en de bodem slibhoudend is, worden de gemeenschappen na enkele jaren opgevolgd door *Agropyro-Rumicion crispi*-begroeiingen.

Synchorologie: Van N-Noorwegen en het Baltische gebied tot langs de Franse, mogelijk W-Iberische en Mediterrane kusten.

Verbonden: *Atriplicion littoralis* en *Salsolo-Honckenyon peploidis.*

Verbond 1: *Atriplicion littoralis* (Nordhagen 1940 p.p.) R.Tx. 1950.
Syn.: *Thero-Atriplicion* Pignatti 1953 p.p.

Gemeenschappen die zich ontwikkelen op vloedmerk dat is gedeponeerd op zand- of kleibodem, maar niet is bedekt door anorganisch materiaal (overstuivend zand) of hoogstens daarmee is gemengd.

Kentaxon: *Atriplex littoralis.*

Synchorologie: Europees-atlantisch, zuidwaarts tot N-Frankrijk, en Baltisch; voorts langs de Golf van Venetië (PIGNATTI, 1953) en in Oost-Europa (Soó, 1947a; WENDELBERGER, 1950, p. 124).

Associatie: ***Atriplicetum littoralis*** (Warming 1906) Westhoff et Beeftink 1950.
Syn.: *Atriplicetum* Warming 1906; *Atriplicetum littoralis* Feekes 1936 p.p.; *Atriplex litorale*-associatie R.Tx. 1937 p.p.; *Atriplicetum litoralis* + *Atriplicetum latifolii* Nordhagen 1940 p.p.; *Matricario maritimae-Atriplicetum litoralis* R.Tx. 1950.

Kentaxa: *Atriplex littoralis* en *A. hastata* (de laatste preferent).

Samenstelling (31 opn. uit ZW-Nederland): *Atriplex hastata* 100 (+ –5), *A. littoralis* 94 (+ –5), *Suaeda maritima* 16 (+ –1), *Matricaria inodora* (incl. *M. maritima*) 45 (+ –2), *Cakile maritima* 19 (+ –1), *Salsola kali* 6 (+ –2), *Aster tripolium* 39 (+ –1), *Artemisia maritima* 16 (+), *Festuca rubra* f. *litoralis* 13 (+ –1), *Halimione portulacoides* en *Spergularia marginata* beide 13 (+), *Puccinellia maritima* 10 (+ –3), *Spartina townsendii* 10 (+ –1), *Glaux maritima* 10 (+), *Spergularia salina* 6 (1), *Triglochin maritima* 3 (+), *Elytrigia pungens* 68 (+ –2), *E. repens* 16 (+ –2), *Sonchus arvensis* 26 (+ –1), *Rumex crispus* en *Cirsium arvense* beide 10 (+), *Potentilla anserina* 19 (+ –2), *Trifolium repens* en *Agrostis stolonifera* 6 (+ –1), *Leontodon autumnalis*, *Lotus tenuifolius* en *Cochlearia officinalis* 3 (+); *Polygonum aviculare* 16 (+ –2), *Lolium perenne* 16 (+ –1), *Coronopus squamatus* 6 (+), *Plantago major*, *P. coronopus* en *Puccinellia distans* 3 (+); *Elymus arenarius* 16 (+ –2), *Honckenya peploides* 13 (+), *Beta maritima* 10 (+ –1), *Ammophila arenaria*, *Elytrigia juncea* en *Atriplex sabulosa* 6 (+ –1); *Raphanus sativus* 3 (+), *Scirpus maritimus* 19 (+ –3), *Sonchus oleraceus* 10 (+ –1), *S. asper*, *Senecio vulgaris* en *Daucus carota* 6 (+); *Lepidium ruderale*, *Capsella bursa-pastoris* en *Cerastium semidecandrum* 3 (1); *Solanum nigrum*, *Stellaria media*, *Pastinaca sativa*, *Polygonum convolvus*, *Convolvus arvensis en Galium aparine* 3 (+).

Synoecologie: Pioniergemeenschappen op vloedmerken die zijn gedeponeerd op (zandige) kleigronden, voornamelijk langs de voet van dijken. Bij

achterwege blijven van aanvoer van vers vloedmerk gaat de overgang naar het *Agropyro-Rumicion crispi* gepaard met (1) een achteruitgang van de *Atriplex*-soorten, in het bijzonder van *A. littoralis*, en (2) een sterke ontwikkeling van *Matricaria inodora*. Voorts is de indruk gevestigd, dat een éénzijdige samenstelling van het vloedmerk de faciesvorming in de hand werkt; zo is geconstateerd dat vloedmerk van *Spartina townsendii*-stro en een volledige dominantie van *Atriplex hastata* zeer vaak samengaan.

Op overeenkomstige standplaatsen in het α-mesohalinicum, soms reeds in het polyhalinicum doch dan op iets hoger niveau (Slikken van de Heene), wordt de associatie vervangen door het *Atripliceto-Cirsietum arvensis (Angelicion litoralis)*.

Na afsterving van *Spartina townsendii*-gemeenschappen als gevolg van inpoldering of afdamming, worden deze in de kommen dikwijls volledig vervangen door het *Atriplicetum littoralis*, doch de associatie houdt hier slechts één of twee jaar stand.

Synchorologie: Algemeen in het eu-halinicum en polyhalinicum van het Wadden- en Deltagebied. Aangezien *Spartina townsendii* thans de voornaamste leverancier van vloedmerkmateriaal is, is de associatie na de invoer van deze soort waarschijnlijk sterk op de voorgrond getreden.

Langs de Westeuropese kust van N-Noorwegen (NORDHAGEN, 1940; GRØNLIE, 1948; HULTÉN, 1950) tot N-Frankrijk (DEN HARTOG en SCHROEVERS, 1952); vermoedelijk ook langs nagenoeg de hele kust van Groot-Brittannië verspreid voorkomend (TANSLEY, 1949; PERRATON, 1953; CHAPMAN, 1960; PERRING en WALTERS, 1962). Voorts in het overgangsgebied tussen Noordzee en Oostzee (DAHL en HADAČ, 1941; DAHLBECK, 1945; GILLNER, 1944, 1960).

Syntaxonomie: De associatie is sterk faciesvormend (dominantie van *Atriplex littoralis* of van *A. hastata*). Aangezien de floristische samenstelling overigens nauwelijk verschilt, lijkt het beter het voorbeeld van NORDHAGEN (1940), die twee afzonderlijke associaties onderscheidt, niet te volgen. De *Atriplex litorale*-associatie, door R. TÜXEN (1937) beschreven, is een complex van het *Atriplicetum littoralis* sensu Westhoff et Beeftink 1950 en het *Cakiletum frisicum* R.Tx. 1950.

Subassociatie: *Atriplicetum littoralis*, subassociatie van *Salsola kali* Beeftink 1962.

Syn.: *Atriplex litoralis-Salsola kali*-associatie (Nordhagen 1940) R.Tx. 1950.

Differentiërende taxa: *Salsola kali en Cakile maritima.*

Samenstelling (2 opn. uit ZW-Nederland): *Atriplex littoralis* 100 (1), *A. hastata* 100 (2), *Salsola kali* 100 (2), *Cakile maritima* 100 (1), *Elytrigia juncea* 100 (+–1), *Ammophila arenaria* 100 (+), *Elymus arenarius* 100 (+), *Honckenya peploides* 100 (+), *Beta maritima* 100 (+), *Matricaria inodora* 50 (+), *Senecio vulgaris* 100 (+–1), *Aster tripolium* 50 (+), *Galium aparine* 50 (+).

Synoecologie: Ontwikkelt zich op vloedmerkpakketten, die zijn gedeponeerd op zand- en kiezelstranden en niet of nauwelijks zijn bedekt door overstuivend zand. Deze milieuconstellatie lijkt vooral op te treden langs kusten waar de aanvoer van slib door rivieren afwezig of zeer gering is; ook is het mogelijk dat een weinig fluctuerende grondwaterstand een rol speelt.

Synchorologie: In Nederland nog onvoldoende onderzocht; waarschijnlijk locaal op beschutte stranden in het hele Wadden- en Deltagebied. Aangetroffen, doch niet fraai ontwikkeld, op het strand bij Koudekerke (Walcheren). Buiten Nederland volgens R. TÜXEN (1950) verspreid langs Z-Noorwegen en de Deense, Sleeswijk-Holsteinse, Z-Zweedse en Z-Finse Oostzeekusten (cf. ook LIBBERT, 1940; BÖCHER, 1952; FRÖDE, 1958; FUKAREK, 1961).

Syntaxonomie: Het lijkt aanbeveling te verdienen deze gemeenschappen als een subassociatie van het *Atriplicetum littoralis* te beschouwen in plaats van hen in een afzonderlijke associatie onder te brengen zoals R. TÜXEN (1950) doet.

Verbond 2: *Salsolo-Honckenyon peploidis* R.Tx. 1950.
Syn.: *Atriplicion litoralis* Nordhagen 1940 p.p.

Gemeenschappen die zich ontwikkelen op vloedmerk, dat is bedekt door overstuivend zand.

Differentiërende soortencombinatie: *Honckenya peploides, Cakile maritima* en *Salsola kali.*

Synchorologie: Europees-atlantisch en Baltisch, mogelijk tot in het Mediterrane gebied (R. TÜXEN, 1950; PIGNATTI, 1953: *Cakilion litoralis*).

Associaties: Ook bij dit verbond treedt veelvuldig faciesvorming op, o.a. door dominantie van *Honckenya peploides, Cakile maritima, Salsola kali, Atriplex sabulosa* en *Beta maritima.* Van de vele, door R. TÜXEN (1950) — grotendeels voorlopig — onderscheiden associaties worden hier alleen het *Atriplicetum sabulosae* en het *Cakiletum frisicum* behandeld; daarnaast zijn sociaties van resp. *Honckenya peploides* en *Beta maritima* onderscheiden.[24]

Associatie 1: ***Atriplicetum sabulosae*** Nordhagen 1940.

Kentaxon: *Atriplex sabulosa* (= *A. tornabeni* Tin. = *A. laciniata* L. = *A. arenaria* Woods = *A. maritima* Grufb.); mogelijk ook *Atriplex glabriuscula* (= *A. babingtonii* Woods).

Samenstelling (20 opn. uit ZW-Nederland): *Atriplex sabulosa* 85 (+ –3), *Cakile maritima* 100 (+ –3), *Salsola kali* 100 (+ –2), *Honckenya peploides* 90 (+ –3), *Beta maritima* 20 (+), *Polygonum maritimum* L. 5 (+), *Atriplex hastata var.* 80 (+ –2), *A. littoralis* 45 (+ –2), *Elytrigia juncea* 90 (+ –2), *Elymus arenarius* 90 (+ –2), *Sonchus arvensis* 25 (+ –1), *Matricaria inodora* 20 (+), *Ammophila arenaria* 20 (+), *Eryngium maritimum* 15 (+), *Ricinus communis* 15 (+), *Euphorbia paralias* 10 (+), *Calystegia soldanella* 10 (+), *Senecio vulgaris* 10 (+), *Aster tripolium* 10 (+), *Phragmites communis* 10 (+ –1), *Scirpus maritimus* 10 (+), *Elytrigia pungens* 5 (1), *Festuca juncifolia* 5 (+), *Sonchus asper* 5 (+), *S. oleraceus* 5 (+), *Suaeda maritima* 5 (+), *Spartina townsendii* 5 (+), *Puccinellia maritima* 5 (+) en *Spergularia marginata* 5 (+). *Atriplex glabriuscula* komt in ZW-Nederland en op Terschelling ook in deze asociatie voor.

Synoecologie: Langs het strand of op grindbanken op met zand overstoven vloedmerk; de gemeenschappen waarvan hier de samenstelling is weergegeven, hadden zich op matig overstoven vloedmerk ontwikkeld.

Synchorologie: In Nederland zeldzaam, doch in sommige jaren fraai ont-

[24] Zie voetnoot 20 op p. 96.

wikkeld. In 1945 en 1946 op de oostpunt van de Boschplaat op Terschelling waargenomen (schriftelijke mededeling van Dr. V. Westhoff, Zeist); in het Deltagebied alleen langs de noordkust van N-Beveland en hier en daar langs de westkust van Zeeuws-Vlaanderen waargenomen. Verspreid van Z-Noorwegen (NORDHAGEN, 1940) en Groot-Brittannië (PERRING en WALTERS, 1962) tot de Franse kusten (GÉHU, 1960a, 1960b; GÉHU, J.-M. en J., 1959; BEEFTINK, 1964b); ook in het Baltische gebied (BÖCHER, 1952; HULTÉN, 1950).

Associatie 2: ***Cakiletum frisicum*** (Hocquette 1927) R.Tx. 1950.
Syn.: *Agropyretum juncei* Hocquette 1927 p.p.; *Cakiletum maritimae* Van Dieren 1934.

Differentiërende soortencombinatie: *Salsola kali*, *Cakile maritima* en, locaal, *Honckenya peploides*.

Samenstelling (8 opn. uit ZW-Nederland): *Salsola kali* 87 (+ –2), *Cakile maritima* 75 (+ –5), *Honckenya peploides* 50 (+ –1), *Atriplex hastata* 50 (+ –1), *Beta maritima* 25 (+), *Atriplex sabulosa* 12 (+), *Elytrigia juncea* 100 (+ –1), *Elymus arenarius* 75 (+ –1), *Ammophila arenaria* 62 (+), *Eryngium maritimum* 12 (+), *Scirpus maritimus* 25 (+), *Aster tripolium* 25 (+), *Solanum tuberosum* 25 (+), *Phragmites communis* 12 (+), *Sonchus asper* 12 (+) en *Convolvulus arvensis* 12 (+).

Synoecologie en synchorologie: Langs de oostelijke oever van de Noordzee van Jutland tot België, waar de stranden over het algemeen aan erosie zijn blootgesteld en het vloedmerk tamelijk gering is, ontwikkelt zich een verarmde vorm van de vorige associatie, voornamelijk bestaande uit de verbonds- en ordekensoorten. De kentaxa van het *Atriplicetum sabulosae* zijn afwezig of uiterst zeldzaam (cf. R. TÜXEN, 1950). Ook in het Baltische gebied is dat hier en daar het geval (bijv. BÖCHER, 1952). In het Deltagebied locaal bijv. langs de noordkust van N-Beveland, het strand van Walcheren, op de Kaloot en langs de westkust van Zeeuwsch-Vlaanderen.

Syntaxonomie: De drie bovengenoemde soorten, *Salsola kali*, *Cakile maritima* en *Honckenya peploides*, doordringen elkaar slechts zelden tot een werkelijke gemeenschap. Meestal vormen zij elk op zichzelfstaande populaties. Daar zij bovendien slechts als verbondskensoorten zijn te beschouwen, zou het wellicht de voorkeur verdienen deze populaties al naar gelang de dominerende soort als sociaties van het verbond op te vatten, zoals hierna reeds voor de *Honckenya peploides*- en ook voor bepaalde *Beta maritima*-gemeenschappen is gedaan.

Sociatie 1: ***Honckenya peploides*-sociatie** auct.

Dominant taxon: *Honckenya peploides*.

Samenstelling (6 opn. uit ZW-Nederland): *Honckenya peploides* 100 (2–4), *Cakile maritima* 83 (+ –1), *Salsola kali* 50 (+), *Atriplex sabulosa* 50 (+ –1), *A. littoralis* 17 (1), *A. hastata* 17 (+), *Elytrigia juncea* 100 (1–2), *Elymus arenarius* 83 (+ –2), *Ammophila arenaria* 33 (+), *Sonchus arvensis* 17 (2), *Carex arenaria* 17 (2) en *Festuca rubra* f. *litoralis* 17 (1).

Synoecologie: Gemeenschappen met dominantie van *Honckenya peploides* ontstaan wanneer het dynamische karakter van het milieu in de vloedmerkzone van het strand een bepaalde verstarring ondergaat. Deze verstarring bestaat in de eerste plaats uit een afneming van de beweeglijkheid van het zand. Aanvoer van zand door de wind is bij deze sociatie steeds gering of blijft soms geheel achterwege; zelfs is het mogelijk dat door vloedwater of neerslag enige erosie plaats heeft. Voorts komt de verstarring van het milieu tot uiting in een afneming van de aanvoer van vloedmerk: uitgestrekte, centimeters dikke vloedmerkpakketten komen niet voor. Deze omstandigheden hebben tot gevolg dat vloedmerksoorten die juist op een zeer dynamisch (instabiel) milieu zijn ingesteld, hier niet op de voorgrond treden of zelfs geheel afwezig zijn. *Honckenya peploides* echter heeft door haar karakter van overblijvende plant een hoge ‚residu-waarde' t.o.v. het ‚agens' vloedmerk: Op rustige plaatsen markeert zij de gehele zone waar het vloedmerk in de loop der jaren is terechtgekomen (bijv. op de Beer, de Punt van Goeree, verschillende plaatsen langs de noordkust van N-Beveland en in de Verdronken Zwarte Polder). De soort kan daarbij zeer lang standhouden, vooral wanneer de groeiplaatsen voor de zee bereikbaar blijven en deze regelmatig — zij het soms met tussenpozen van vele jaren — voor aanvoer van enig vloedmerk zorgt. Schelpenbanken in de strandvlakte kunnen ook aan de voorwaarden van stabiliteit van het milieu voldoen (De Beer, hier en daar aan de noordkust van N-Beveland). Soms ook op lage duintjes van de strandvlakte die door stormvloeden worden bereikt, doch dan dikwijls bijgemengd met soorten van het *Saginion maritimae* en het *Koelerion albescentis* (bijv. de Beer, Kwade Hoek, Verdronken Zwarte Polder). In Frankrijk bij Cayeux-s-Mer (Somme) waargenomen op grindbanken (BEEFTINK, 1964b).

Synchorologie: In het Deltagebied vooral daar waar het dynamische karakter van het milieu, dat kenmerkend is voor vloedmerkvegetaties, enigszins verstard is (Voor voorbeelden zie onder synoecologie). Zo ook op Terschelling. Elders niet als zodanig beschreven, doch ongetwijfeld op vele plaatsen langs de Westeuropese kust en in het Baltische gebied aanwezig.

Syntaxonomie: De *Honckenya peploides*-gemeenschappen kunnen uiteenlopende begeleidende soorten bevatten, afhankelijk van hun ligging t.o.v. de kustlijn, en dienen daarom misschien in verschillende sociaties ondergebracht te worden. De gemeenschappen waarvan hier de samenstelling is weergegeven, liggen alle op het strand, buiten de buitenste duinreep.

Sociatie 2: ***Beta maritima*-sociatie** soc. nov.

Dominant taxon: *Beta maritima.*

Samenstelling (2 opn. uit ZW-Nederland): *Beta maritima* 100 (2–4), *Elytrigia repens* 100 (2–3), *Atriplex hastata* 100 (+), *Polygonum aviculare* 100 (+), *Cirsium arvense* 100 (+), *Malva* sp. 100 (+), *Matricaria inodora* 50 (1), *Lolium perenne, Rumex crispus, Cirsium vulgare, Solanum nigrum, Sonchus oleraceus, Daucus carota, Medicago arabica* en *Erodium* sp. elk 50 (+).

Synoecologie: Ontwikkelt zich in ZW-Nederland alleen op dikke schelp-

afzettingen — vnl. van mossels — gemengd met vloedmerk dat voor het grootste deel uit algenresten (vnl. van *Phaeophyceae*) bestaat.

Synchorologie: In het Deltagebied uitsluitend hier en daar langs de noordkust van N-Beveland in de hoeken van dijkresten van prijsgegeven polders. Gemeenschappen van dit type hebben een zuidelijk verspreidingsareaal. De dominant bereikt zijn noordgrens in Z-Zweden (HULTÉN, 1950). Soortgelijke gemeenschappen zijn waargenomen bij Herqueville in Normandië (BEEFTINK, 1964b). Aan de noordkust van Bretagne (Leur-ar-Bagan, ten W. van Roscoff) waargenomen met *Lagurus ovatus* (schriftelijke mededeling van Dr. V. Westhoff, Zeist).

4.9. KLASSE: *PLANTAGINETEA MAIORIS* R.TX. ET PREISING 1950

Orde: *Plantaginetalia maioris* R.Tx. 1950.
Syn.: *Potentilletalia anserinae* Oberdorfer 1949.

Nitrophiele gemeenschappen van oeverstroken, oude vloedmerken, tijdelijk geïnundeerde terreinen en van betreden plaatsen.

Kentaxa: Volgens R. TÜXEN (1950): *(Potentilla anserina, P. reptans), Plantago major, Lolium perenne, Poa annua, Agrostis stolonifera* var. *prorepens* Aschers. en *Ranunculus sardous.*

Volgens OBERDORFER (1957) *Agrostis stolonifera* f., *Poa annua, Juncus compressus* en *Potentilla anserina;* voorts differentiërend: *Leontodon autumnalis* en *Lolium perenne.*

Synoecologie: Kenmerkend voor contactzones tussen contrasterende milieuconfiguraties, zoals zout-zoet (beide vochtig), nat-droog en rijk-arm aan voedingsstoffen of combinaties daarvan. Contact van deze contrasten schept een instabiel milieu, omdat nu eens het ene dan weer het andere uiterste de milieu-omstandigheden uitmaakt. Instabiliteit impliceert bovendien een onregelmatig optredende oppervlakkige verrijking met voedingsstoffen en een min of meer compacte toestand van de toplaag van de bodem. Begrazing en betreding roepen soortgelijke milieuomstandigheden op (cf. VAN LEEUWEN, 1958; WESTHOFF en VAN LEEUWEN, 1961; WESTHOFF c.s., 1961).

Synchorologie: Eurosiberisch en N-mediterraan; waarschijnlijk ten dele cosmopolitisch (cf. onder het *Polygonion avicularis*).

Verbonden: *Polygonion avicularis* en *Agropyro-Rumicion crispi.*

Verbond 1: *Polygonion avicularis* Br.-Bl. 1931.
Syn.: Zie R. TÜXEN (1950).

Kentaxa: Volgens R. TÜXEN (1950) *Plantago major, Poa annua, Polygonum aviculare* var. (differentiërend), *Coronopus squamatus, Lolium perenne* en *Cynodon dactylon.*

Volgens SISSINGH (1950) behalve de vier eerste, door R. Tüxen genoemde taxa ook *Matricaria matricarioides, Lepidium ruderale, Coronopus didymus* en *Sclerochloa dura.*

Volgens OBERDORFER (1957) *Polygonum aviculare* f., *Coronopus squamatus*, *Plantago major* (zwak, neigt tot de orde) en transgrediërende kensoorten van de associaties.

Synoecologie: De plantengemeenschappen van dit verbond ontwikkelen zich op plaatsen die door mens en dier worden betreden, dus op paden, langs wegkanten, op erven, perceelsingangen, drinkplaatsen voor vee, landingsplaatsen voor schepen, enz. Door de betreding vertoont het bodemprofiel een zeer dichte pakking, hetgeen zeer grote wisselvalligheid in de vochthuishouding met zich meebrengt (tegenstellingen tussen nat en droog in de tijd). De zoö- en anthropogene invloed omvat ook een wisselvallige verrijking met voedingsstoffen (faeces, kunstmest, afval van landbouwproducten, enz.).

Synchorologie: Euraziatisch, doch waarschijnlijk cosmopolitisch (SISSINGH, 1950). Het open staan van de kenmerkende soorten voor zeer grote tegenstellingen in het milieu brengt met zich mee dat de gemeenschappen in hoge mate onafhankelijk van klimatologische invloeden zijn. De huidige verspreiding van de gemeenschappen is nagenoeg geheel anthropogeen bepaald.

Associaties: Hier wordt alleen een subassociatie van het *Plantagineto-Lolietum* behandeld.

Associatie: ***Plantagineto-Lolietum*** (Beger 1930) Sissingh 1950.
Syn.: Zie R. TÜXEN (1950).

Kentaxa: *Plantago major*, *Lolium perenne*, *Coronopus squamatus*, *Matricaria matricarioides* en *Coronopus didymus*.

Subassociatie: *Plantagineto-Lolietum asteretosum* subass. nov.

Differentiërende taxa: *Aster tripolium*, *Festuca rubra* f. *litoralis*, *Agrostis stolonifera* subvar. *salina* J. et W., *Elytrigia pungens*, *Glaux maritima*, *Puccinellia maritima* en *Plantago maritima*.

Samenstelling (11 opn. uit ZW-Nederland): *Plantago major* 100 (+ – 1), *Lolium perenne* 100 (4–5), *Festuca rubra* f. *litoralis* 73 (+ –2), *Aster tripolium* 64 (+), *Glaux maritima* 27 (+ –1), *Puccinellia maritima* 27 (+), *Plantago maritima* 27 (+), *Spergularia marginata* 9 (+), *Agrostis stolonifera* subvar. *salina* 82 (+ –3), *Elytrigia pungens* 36 (+ –2), *Hordeum secalinum* 55 (+ –2), *Atriplex hastata* 45 (+ –1), *Alopecurus geniculatus* 36 (+ –1), *Festuca arundinacea* 27 (+ –1), *Polygonum aviculare* 27 (+), *Trifolium repens* 18 (+ –2), *Elytrigia repens* 18 (+ –1), *Taraxacum* sp. 18 (+ –1), *Potentilla anserina* 18 (+), *Plantago lanceolata* 18 (+), *Cirsium arvense* 18 (+), *Leontodon autumnalis* 9 (+), *Daucus carota* 9 (+), *Trifolium pratense* 9 (+), *Bellis perennis* 9 (+).

Synoecologie: De subassociatie ontwikkelt zich uitsluitend buitendijks op sterk betreden oeverwallen, afslagranden en andere hoog gelegen terreinen van de schorren in de estuaria. Wat betreft de saliniteit is zij beperkt tot het mesohalinicum en het minst saliene gedeelte van het polyhalinicum. De associatie vertoont verwantschap met en overgangsstadia naar het *Puccinellietum distantis atriplicetosum* (zie p. 116).

Synchorologie: De associatie heeft een eurosiberisch areaal en is over geheel Europa verspreid, met uitzondering van het Mediterrane gebied. De subassociatie is in Nederland alleen buitendijks aangetroffen langs het Haringvliet, het Volkerak en in het Schelde-estuarium; langs de Schelde van het schor ten oosten van Waarde tot het terrein bij het voormalige fort Pijp Tabak (België).

Verbond 2: *Agropyro-Rumicion crispi* Nordhagen 1940.

Kentaxa: Volgens R. TÜXEN (1950) *Potentilla anserina, Agrostis stolonifera* var. *prorepens* Aschers., *Rumex crispus, Elytrigia repens, Leontodon autumnalis, Carex hirta* en *Ranunculus repens* (de laatste differentiërend).

Volgens OBERDORFER (1957) *Scirpus radicans* Schkr., *Carex hirta, Juncus inflexus, Elytrigia repens, Rumex crispus, Rorippa silvestris, Ranunculus repens, Potentilla reptans, Mentha pulegium, Ranunculus sardous, Myosurus minimus, Euphrasia serotina* Lam. en *Pulicaria dysenterica* (de beide laatste differentiërend).

Synoecologie: Gemeenschappen van contactzones zoals beschreven onder de orde. Het karakter van de met elkaar in contact staande contrasterende milieuconfiguraties alsmede de aard van de wisselvalligheid in het contactmilieu bepalen de samenstelling van de gemeenschappen.

Synchorologie: Eurosiberisch, met uitzondering van de arctische en mediterrane gebieden.

Syntaxonomie: De gemeenschappen in de (vochtige tot natte) zout-zoet-contactmilieu's onderscheiden zich in hun floristische samenstelling van andere milieu's van het verbond: Naast de meer algemene *Agropyro-Rumicion*-soorten, zoals *Festuca arundinacea, Trifolium repens, Plantago major, Leontodon autumnalis, Potentilla anserina, Elytrigia repens, Triglochin palustris, Juncus articulatus, Carex otrubae, C. hirta, Juncus inflexus, Ranunculus repens* en *Pulicaria dysenterica*, treft men tot het zout-zoet-contact beperkte of in dit milieu optimale soorten aan zoals *Agrostis stolonifera* subvar. *salina, Carex distans* var. *vikingensis, Euphrasia odontites, Lotus tenuifolius, Ononis spinosa, Juncus maritimus, Juncus ambiguus* Guss., *Eleocharis uniglumis* en *Trifolium fragiferum*. WESTHOFF c.s. (1961) vatten deze gemeenschappen voorlopig samen als een onderverbond binnen het *Agropyro-Rumicion crispi*, waaraan zij de naam *Loto-Trifolion* verbinden. Hoewel dit *Loto-Trifolion* in het Deltagebied locaal voorkomt (bijv. op de groene strandvlakte van de Beer, het Groene Strand bij Oostvoorne, de Kwade Hoek en de Verdronken Zwarte Polder), is het nog onvoldoende onderzocht, zodat wij volstaan met deze vermelding.

Associaties: Hier wordt alleen een subassociatie van de *Festuca arundinacea-Potentilla anserina*-associatie behandeld.

Associatie: ***Potentilleto-Festucetum arundinaceae*** (R.Tx. 1937) Nordhagen 1940.

Syn.: *Lolium perenne-Matricaria suaveolens*-associatie, subassociatie van *Festuca arundinacea* R.Tx. 1937 prov.; incl. *Festuca arundinacea-Dactylis glomerata*-associatie R.Tx. 1950.

Kentaxon: *Festuca arundinacea.*

Subassociatie: *Potentilleto-Festucetum arundinaceae festucetosum litoralis* subass. nov.

Syn: *Armerietum maritimae*, subassociatie van *Festuca arundinacea* Bückner 1954.

Differentiërende taxa: *Festuca rubra* f. *litoralis* Hackel en andere halophyten, zoals

Glaux maritima, Juncus gerardii, Aster tripolium, Plantago maritima, Triglochin maritima en *Puccinellia maritima.*

Samenstelling (9 opn. langs het Schelde-estuarium): *Festuca arundinacea* 100 (4–5), *Festuca rubra* f. *litoralis* 78 (1–2), *Glaux maritima* 22 (+), *Juncus gerardii* 11 (1), *Aster tripolium, Plantago maritima, Triglochin maritima, Puccinellia maritima* en *P. distans* alle 11 (+); *Elytrigia repens* 78 (+ –2), *Atriplex hastata* 67 (+), *Rumex crispus* 56 (+), *Agrostis stolonifera* 44 (+ –3), *Plantago major* en *Carex otrubae* beide 44 (+), *Potentilla anserina* en *Cochlearia officinalis* beide 22 (+), *Trifolium fragiferum, T. repens, Alopecurus geniculatus, Oenanthe lachenalii* en *Apium graveolens* alle 11 (+); *Phragmites communis* 78 (+ –2), *Taraxacum* sp. 56 (+), *Cirsium arvense* 44 (+ –1) en *Matricaria inodora* 11 (+).

Synoecologie: Ontwikkelt zich binnen de directe invloedssfeer van de getijden op de hoogste gedeelten van de schorren van het minst zilte gedeelte van het α-mesohalinicum af in stroomopwaartse richting. Wordt daardoor alleen bij spring- en stormvloeden overspoeld en ontvangt dan enig vloedmerk. Begrazing en hooien bevordert de ontwikkeling van de associatie. In de ziltere zones van het Deltagebied bevinden zich plaatselijk op de dijkhellingen verwante gemeenschappen.

Synchorologie: De subassociatie is in Nederland alleen binnen de directe invloedssfeer van de getijden aangetroffen en wel langs het Haringvliet en het Middenhellegat, alsmede langs het Schelde-estuarium van Fort St. Philippe af tot de stad Antwerpen. Misschien vroeger ook langs de oevers van de kom van de voormalige Zuiderzee.

De associatie is bekend van de Duitse en Deense kusten (R. TÜXEN, 1950; FRÖDE, 1958), het kustgebied van Z-Noorwegen, Z-Zweden en waarschijnlijk Z-Finland (NORDHAGEN, 1940; HULTÉN, 1950), alsmede langs de oevers van de Westeuropese rivieren (aanvankelijk als een afzonderlijke *Festuca arundinacea-Dactylis glomerata*-associatie opgevat: R. TÜXEN, 1950, 1955; OBERDORFER, 1957). De subassociatie van *Festuca rubra* f. *litoralis* is waarschijnlijk algemeen in de niet te sterk gekanaliseerde estuaria van NW-Europa. Aan deze subassociatie verwante, en waarschijnlijk ook daarin onder te brengen gemeenschappen komen voor in de grenszones van zilte terreinen die zich in het binnenland van Duitsland bevinden; BÜCKNER (1954) deelt deze als subassociatie van *Festuca arundinacea* in het *Juncetum gerardii* in.

4.10. KLASSE: *ARTEMISIETEA VULGARIS* LOHMEYER, PREISING ET R.TX. 1950

Uit overwegend meerjarige, steeds nitrophiele, rechtopgaande, deels struikvormige, deels lianenachtige soorten (‚Hochstauden') bestaande gemeenschappen van contactgordels, zoals oeverstroken langs zeeën en rivieren (aanspoelselzones), randen van houtwallen en andere houtopstanden, kanten van wegen en erven, enz.

Kentaxa: *Urtica dioica, Artemisia vulgaris, Melilotus altissimus, Rumex obtusifolius* e.a. (cf. R. TÜXEN, 1950).

Orden: I. *Artemisietalia vulgaris,* met als verbond het *Eu-Arction* (R. TÜXEN, 1962) en II. *Calystegietalia sepii.* Alleen van de laatste orde komen gemeenschappen voor behandeling in aanmerking.

Orde II: *Calystegietalia sepii* R.Tx. 1950.

Gemeenschappen van nitrophiele, struikvormige en lianenachtige soorten op aanspoelselgordels langs zeeën en rivieren, meestal in rietgordels en in *Hippophaë*- of *Salix*-struwelen.

Kentaxon: *Calystegia sepium.*

Verbonden: *Angelicion litoralis* en *Senecion fluviatilis.* Alleen van het eerste verbond zullen enige syntaxa worden behandeld.

Verbond: *Angelicion litoralis* R.Tx. (1950) 1961 nom. mut.[25]
Syn.: *Agropyro-Rumicion crispi* Nordhagen 1940 p.p; *Convolvulo-Archangelicion litoralis* R.Tx. 1950 prov.

Nitrophiele en matig tot zwak halophiele gemeenschappen van aanspoelselgordels langs zeeën en estuaria.

Kentaxa: *Elytrigia pungens*, *Angelica archangelica* ssp. *litoralis* (Fries) Thellung en misschien *Sonchus arvensis*. Hoewel *Elytrigia pungens* transgrediëert in het *Armerion maritimae*, het *Saginion maritimae*, het *Atriplicion littoralis* en het *Agropyro-Rumicion crispi*, lijkt deze soort in dit verbond door haar dominantie en zeer grote vitaliteit (planten tot meer dan 1,50 m hoog) de centrale kensoort te zijn.

Synoecologie: Optimaal op vloedmerkgordels in de mesohaliene zones der estuaria en in de lage duinen van de groene strandvlakten langs de kust. Ontwikkelt zich daar als ‚Schleier-Gesellschaften' (sensu R. TÜXEN, 1950) in *Phragmites communis*-vegetaties en *Hippophaë rhamnoides*-struwelen. Zet zich in de polyhaliene en eu-haliene zones buiten de strandvlakten voort op oeverwallen van kreken en langs de voet van dijk en duin (*Elytrigia pungens*-gemeenschappen). Waar in deze laatste zones veel vloedmerk wordt gedeponeerd, maakt het verbond plaats voor het *Atriplicion littoralis*.

De beschaduwing door riet of struweel waarborgt geringe wisselingen in de temperatuur en een voortdurend hoge vochtigheid van de bodem en de benedenste luchtlagen. In overeenstemming hiermee is de veronderstelling van NORDHAGEN (1940, p. 97) dat voor de ontwikkeling van het, ook tot dit verbond behorende *Convolvuletum sepii maritimum* langs de Noorse zuid- en westkust beschutting tegen wind en voldoende vochtigheid van de bodem noodzakelijke voorwaarden zijn. Deze stabiele omstandigheden van temperatuur en vocht maken dat het verteringsproces in het vloedmerk van het *Angelicion litoralis* ongetwijfeld een geheel ander verloop zal hebben dan de onder sterk wisselende omstandigheden plaats hebbende processen in de *Atriplicetalia littoralis*. Zij zijn – tezamen met de factor zout – waarschijnlijk ook verantwoordelijk voor de verspreiding van het verbond, dat in tegenstelling tot die van het *Senecion fluviatilis* duidelijk atlantisch is (cf. ook R. TÜXEN, 1950). Het verschijnsel dat het *Angelicion litoralis* zich aan de Noorse kusten zelfs op ‚open' vloedmerken kan ontwikkelen (NORDHAGEN, 1940), zou kunnen samenhangen met een extreme stabiliteit in de factor vocht aldaar (cf. de eerder aangehaalde opmerking van Nordhagen en het feit dat de jaarlijkse gemiddelde hoeveelheid neerslag daar 1500–3000 mm is).

In het arctische gebied bevinden zich op overeenkomstige standplaatsen *Calamagrostis neglecta* (*Calamagrostetum neglectae maritimum* Nordhagen 1954) -, *Carex rariflora*- en *Alopecurus arundinaceus*-gemeenschappen (KALELA, 1939; NORDHAGEN, 1954).

Synchorologie: Weinig van bekend; west- en noordeuropese kusten, waarschijnlijk tot 60° NB (HULTÉN, 1950).

[25] Zie voetnoot 15 op p. 75.

Syntaxonomie: Het karakter van ‚Schleier-Gesellschaft' impliceert dat vermenging met andere gemeenschappen regel zo niet voorwaarde is, in de eerste plaats met die van het *Phragmition eurosibiricum* en de *Hippophaë rhamnoides*-consociatie (BOERBOOM, 1960), doch ook met elementen van de *Plantaginetalia maioris* en zelfs met die van de *Glauceto-Puccinellietalia*. Dit betekent dat deze gemeenschappen gemakkelijk aanleiding geven tot meningsverschillen op syntaxonomisch gebied. Het lijkt het meest aanvaardbaar *Elytrigia pungens* als de centrale kensoort van dit verbond te beschouwen, waardoor tevens syntaxa als het *Atripliceto-Elytrigietum pungentis* een bevredigende plaats krijgen.

Associaties (cf. ook R. TÜXEN, 1950; doch niet OBERDORFER, 1957): Hier worden alleen behandeld het *Atripliceto-Elytrigietum pungentis*, het *Atripliceto-Cirsietum arvensis* en het *Althaeeto-Calystegietum sepii*.

Associatie 1: ***Atripliceto-Elytrigietum pungentis*** Beeftink et Westhoff 1962.

Syn.: *Atropidetum maritimae*, subassociatie van *Festuca rubra* subvar. *arenaria* (*Atropidetum Festucetosum arenariae*), facies van *Agropyrum repens* var. *littorale* De Litardière et Malcuit 1927; *Triticetum acuti* Christiansen 1927 p.p.; *Agropyrum littorale*-gemeenschap Br.-Bl. et De Leeuw 1936; *Artemisietum maritimae*, facies van *Triticum litorale* Feekes 1950 (in BROUWER c.s., 1950), Westhoff et Beeftink 1950; *Agropyretum littorei* Corillion 1953 p.p.; *Agropyron littorale*-weide VANDENABEELE 1955.

Differentiërende soortencombinatie: *Elytrigia pungens*, *Atriplex hastata* en *Aster tripolium*.

Samenstelling (92 opnamen uit ZW-Nederland): zie tabel 14, kolom 1 en 2.

Synoecologie: Binnen de directe invloedssfeer van de getijden ontwikkelt de associatie zich voornamelijk op kreekoeverwallen van uiteenlopend slibgehalte. Het *Artemisietum maritimae* en soms ten dele ook het *Halimionetum portulacoidis* die aanvankelijk het vloedmerk opvingen, maken plaats voor een gesloten of nagenoeg gesloten *Elytrigia pungens*-begroeiing met verspreide exemplaren van *Atriplex hastata*. Van de oorspronkelijke vegetatie blijven verspreide resten aanwezig en vertoont *Aster tripolium* de hoogste presentie. Verwante gemeenschappen komen voor langs de buitenhelling van de zeedijken en langs de voet van sommige duintjes. De associatie vindt haar optimum in het polyhalinicum, maar dringt door tot in de eu-haliene en α-mesohaliene zones. Zij wordt in het mesohalinicum vervangen door het *Atripliceto-Cirsietum arvensis* en het *Althaeeto-Calystegietum sepii*, bij matige beweiding en hooien door het *Potentilleto-Festucetum arundinaceae festucetosum litoralis* en bij sterke beweiding door het *Plantagineto-Lolietum asteretosum*.

Binnendijks komt de associatie alleen voor langs de oevers van polyhaliene wateren met een sterk fluctuerende waterstand (vnl. kwelgebieden achter de zeedijk).

Synchorologie: In het Waddengebied locaal, bijv. op Ameland (BRAUN-BLANQUET en DE LEEUW, 1936), Griend (FEEKES; in BROUWER c.s., 1950) en de

Boschplaat van Terschelling (WESTHOFF, n.p.), in de Dollard en op het Balgzand (DE VRIES, 1940).

In het Deltagebied algemeen langs het Schelde-estuarium van Vlissingen tot de Boudewijnsluizen bij Antwerpen (cf. ook VANDENABEELE, 1955). In het Oosterschelde-bekken over het algemeen schaarser, waarschijnlijk als gevolg van geringere hoeveelheden vloedmerk door minder uitgestrekte *Spartina townsendii*-begroeiingen. Binnendijks zeer locaal, bijv. in de Inlaag 1887 bij Ellewoutsdijk.

Buiten Nederland verspreid van Skallingen (HANSEN, 1958; BEEFTINK, 1959) en Groot-Brittannië op ongeveer dezelfde breedtegraad (CHAPMAN, 1941; TANSLEY, 1949; PERRING en WALTERS, 1962) tot langs de Franse oceaankust. *Elytrigia pungens* neemt in Groot-Brittannië en Ierland naar het westen toe in betekenis af om plaats te maken voor *Juncus maritimus* (cf. CHAPMAN, 1941; O'REILLY en PANTIN, 1957).

Syntaxonomie: De aanvankelijke onderbrenging van de associatie in het *Agropyro-Rumicion crispi* (BEEFTINK, 1962; cf. ook R. TÜXEN, 1950) bevredigt niet wegens de schaarsheid aan kentaxa van dit verbond. Het lijkt beter de dominant, *Elytrigia pungens*, als kentaxon van het *Angelicion litoralis* te beschouwen, waarmee dan tevens de associatie een beter aanvaardbare plaats in het systeem krijgt.

Er zijn nog andere *Elytrigia pungens*-gemeenschappen, die niet in deze of de volgende associaties kunnen worden ondergebracht. Het is gebleken dat *Elytrigia pungens* — evenals *Honckenya peploides* (zie p. 137) — een hoge ‚residuwaarde' heeft t.o.v. het dynamische aspect van het vloedmerk, waardoor aanvoer lange tijd achterwege kan blijven zonder dat dit voor deze soort direct nadelige gevolgen heeft, terwijl zich daarbij intussen soms wel allerlei andere soorten vestigen.

Associatie 2: ***Atripliceto-Cirsietum arvensis*** ass. nov.

Differentiërende soortencombinatie: *Cirsium arvense*, *Atriplex hastata*, *Elytrigia pungens* en *Apium graveolens*.

Samenstelling (5 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 14, kolom 3.

Synoecologie: Deze associatie ontwikkelt zich in het mesohalinicum en op groene strandvlakten langs de kust als gesloten of bijna gesloten begroeiingen op vloedmerken die op ruggen, afslagranden of tegen duintjes zijn geworpen, doch niet door een dichte vegetatie van riet of struweel worden opgevangen. Grassen — vnl. *Festuca rubra* f. *litoralis*, soms ook *Elytrigia repens*, *E. juncea* en *Elymus arenarius* (De Beer) — nemen bij het opvangen van het vloedmerk de grootste plaats in. De associatie is de brakke pendant van het *Atripliceto-Elytrigietum pungentis* en de ‚weide'-pendant van het hierna te bespreken *Althaeeto-Calystegietum sepii*. Soms ontwikkelt het *Atripliceto-Cirsietum arvensis* zich reeds in het gedeelte van het polyhalinicum dat aan de mesohaliene zone grenst (bijv. op de Slikken van de Heene), doch dan steeds in een gordel boven die van het *Atripliceto-Elytrigietum pungentis*.

Synchorologie: Alleen bekend uit het Deltagebied. Daar aangetroffen op

afslagranden en aan de dijkvoet langs de Krammer, het Middenhellegat en locaal en verarmd langs de Zeeschelde in België; op het Groene Strand bij Oostvoorne fraai ontwikkeld op de zeer lage uitlopers van de *Hippophaë*-duintjes; op de Beer hier en daar op de strandwal.

Associatie 3: ***Althaeeto-Calystegietum sepii*** ass. nov.

Zwak halophiele gemeenschappen op vloedmerken die zijn gedeponeerd in rietvegetaties of *Hippophaë*-struwelen.

Differentiërende soortencombinatie: *Althaea officinalis* (waarschijnlijk kentaxon), *Calystegia sepium* en *Elytrigia pungens.*

Samenstelling (22 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 14, kolom 4, 5 en 6.

Subassociaties, enz.: (a) *Althaeeto-Calystegietum sepii*, subassociatie van *Calamagrostis epigeios* met twee locale varianten, de variant met *Galium aparine* en de variant met *Eupatorium cannabium.*

(b) *Althaeeto-Calystegietum sepii*, subassociatie van *Cochlearia officinalis.*

Subassociatie a: *Althaeeto-Calystegietum sepii*, subassociatie van *Calamagrostis epigeios* subass. nov.

Differentiërende taxa: *Calamagrostis epigeios, Cirsium arvense* en *Urtica dioica.*

Samenstelling (13 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 14, kolom 4 en 5.

Synoecologie: Deze subassociatie ontwikkelt zich wanneer vloedmerk in *Hippophaë*-struweel wordt geworpen, zoals op groene strandvlakten kan plaats vinden. Door zoet drangwater uit de belendende duincomplexen blijft het milieu voortdurend vochtig en is de saliniteit behalve na stormvloeden steeds zeer laag. Met deze lage saliniteit hangt ook de vestiging van *Hippophaë rhamnoides* in de stormvloedzone samen. De *Hippophaë*-struiken zijn 1–2 m hoog en hun bedekking variëert van 30–80%. In het Deltagebied kunnen twee locale varianten worden onderscheiden. De eerste, voorkomend op de Beer, is van de andere gekenmerkt door de constante aanwezigheid van *Galium aparine* en *Lycopus europaeus;* voorts door afsterven van *Hippophaë rhamnoides* wegens een verhoogde saliniteit van het grondwater, waarschijnlijk gecombineerd met hoge grondwaterstanden. De andere heeft zich op het Groene Strand bij Oostvoorne ontwikkeld en onderscheidt zich door *Eupatorium cannabium, Angelica archangelica* ssp. *litoralis* (Fries) Thellung en *Pulicaria dysenterica,* terwijl *Hippophaë rhamnoides* geen afstervingsverschijnselen vertoont. De grondwaterstand kan daar tijdelijk wel hoog zijn, doch de saliniteit is aanzienlijk lager.

Synchorologie: In Nederland beperkt tot de terreinen waar zich *Hippophaë rhamnoides* in de stormvloedzone heeft ontwikkeld: in ZW-Nederland op de Beer, het Groene Strand bij Oostvoorne, de Zwarte Hoek bij Rockanje en de Kwade Hoek (Goeree); zeer verarmd ook in de Verdronken Zwarte Polder (Zeeuwsch-Vlaanderen). In het Waddengebied waarschijnlijk alleen op Ameland (mondelinge mededeling van de heer Chr. G. van Leeuwen, Zeist). Buiten Nederland niet bekend.

Subassociatie b: *Althaeeto-Calystegietum sepii*, subassociatie van *Cochlearia officinalis* subass. nov.

Syn.: Associatie van *Althaea officinalis* en *Oenanthe lachenalii* Weevers 1940.

Differentiërende taxa: *Cochlearia officinalis, Agrostis stolonifera* en misschien *Oenanthe lachenalii.*

Samenstelling (9 opn. uit ZW-Nederland): zie tabel 14, kolom 6.

Synoecologie: Deze subassociatie ontwikkelt zich wanneer vloedmerk in een rietvegetatie wordt geworpen, doch is uitsluitend tot de mesohaliene zone van de estuaria beperkt. Zij komt daar voor op kreekoeverwallen en andere ruggen in het buitendijkse landschap. De bodem bestaat meestal uit lichte tot matig zware klei. De gemeenschappen vertonen een vrij

sterke faciesvorming, meer dan die van de vorige subassociatie, doch het percentage constante soorten is toch hoog. Het riet bereikt een hoogte van 1–2½ m, doch wordt met de lianenachtige vegetatie in de loop van de zomer door wind en regen doorgaans tegen de grond gedrukt. *Elytrigia pungens* is hier ten dele aanwezig in de genaalde vorm (var. *aristatum* (Sagorski) J. et W.). De subassociatie wordt in het polyhalinicum vervangen door het *Atripliceto-Elytrigietum pungentis*, in het oligohalinicum door de *Sonchus palustris-Angelica archangelica*-associatie R. Tx. 1937 (cf. ook R. TÜXEN, 1950).

Binnendijks ontwikkelt de subassociatie zich alleen langs mesohaliene wateren (oude rivierarmen) met hoge waterstanden in de winter (bijv. het Groote Gat bij Oostburg).

Synchorologie: In het Waddengebied afwezig. In het Deltagebied zeer fraai ontwikkeld langs het Haringvliet, langs de rechteroever van de monding tot aan het eiland Tiengemeten en langs de linkeroever van de Scheelhoek tot ten westen van Willemstad. In het Scheldeestuarium slechts fragmentair van de Belgische grens tot bij Antwerpen. Buiten Nederland weinig bekend, doch waarschijnlijk algemeen in de Westeuropese estuaria (cf. LEMÉE, 1933; DEN HARTOG en SCHROEVERS, 1952; DUPONT, 1955).

VERANTWOORDING

Deze publicatie is een samenvatting van de resultaten van een studie die werd verricht onder leiding van Dr. H. J. VENEMA, Hoogleraar aan het Laboratorium voor Plantensystematiek en -Geografie van de Landbouwhogeschool te Wageningen. Voor dit onderzoek, dat in 1950 op het genoemde Laboratorium een aanvang nam, gaf de toenmalige Commissie ‚Plan Tendeloo' gedurende een jaar financiële steun; voorts verleenden de Rijkstuinbouwvoorlichtingsdienst en het Hydrobiologisch Instituut afdeling Delta-onderzoek van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen hun medewerking.

Dr. V. WESTHOFF en de heer CHR. G. VAN LEEUWEN (R.I.V.O.N., Zeist) verstrekten waardevolle adviezen en verleenden schrijver dezes toestemming verschillende van hun ongepubliceerde gegevens te verwerken. De Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders te Kampen gaf op instigatie van de Commissie Onderzoek Landaanwinning TNO aan Dr. Ir. B. VERHOEVEN vergunning een groot aantal grondmonsteranalyses te laten verrichten. Mej. Dr. J. TH. KOSTER (Rijksherbarium, Leiden) determineerde veel algenmateriaal, doch de phycocoenologische gegevens bleken te omvangrijk om in deze samenvatting opgenomen te worden. Mevr. Dr. W. S. S. VAN DER FEEN-VAN BENTHEM JUTTING (Zoölogisch Museum, Amsterdam) en Dr. C. O. VAN REGTEREN ALTENA (Rijksmuseum voor Natuurlijke Historie, Leiden) verleenden assistentie bij het molluskenonderzoek. De sectie Mycologie van de Plantenziektekundige Dienst te Wageningen determineerde de Fungi. Dr. H. TEN KATE (K.N.M.I., De Bilt) stelde klimatologische gegevens van de Westeuropese kust ter beschikking. De Directeur van het Staatsbosbeheer te Utrecht verleende de heer J. TER HOEVE vergunning een groot aantal hoogtemetingen te verrichten. Verschillende diensten van de Rijkswaterstaat, alsmede het Bestuur der Waterwegen te Antwerpen verschaften gegevens over getijstanden, overstromingsfrequenties en de saliniteit van het open water. Dr. D. S. RANWELL en Dr. K. F. VAAS corrigeerden de engelse tekst.

Jegens alle genoemde personen en instanties betuigt schrijver dezes zijn oprechte dank.

SUMMARY

SALT MARSH COMMUNITIES OF THE SW-NETHERLANDS IN RELATION TO THE EUROPEAN HALOPHYTIC VEGETATION

This work contains a recapitulation of the results of a phytocoenological and ecological investigation of the salt marsh vegetation along the estuaries of the rivers Scheldt, Meuse and Rhine, as well as those of the Eastern Scheldt. The relation of this vegetation with European halophytic vegetation as a whole has been studied from the literature and by means of excursions along west and south European coasts; also a syntaxonomic system of the latter vegetation according to the Zürich-Montpellier-School of Braun-Blanquet has been designed.

The first chapter gives a survey of the European literature on salt marsh vegetation, notably of the Netherlands (§ 1 and 2). After an outline of the present investigation (§ 3), special attention is devoted to a cybernetic approach to the vegetation and its habitat as realizations in space and time (§ 4). Besides the 'classic' information theory and the General System Theory of ROSS ASHBY (1958, 1961) the starting-point of this view is the stimulating train of thought of VAN LEEUWEN (1960, 1962, 1963), who takes the line that in each relation — including the biotic and abiotic ordering relations forming the base of organization and of formation of structures or patterns — elements of communication as well as of isolation can be distinguished. From an ecological point of view two types of border-situations are of special importance: (a) stable borders characterized by variety-in-space (gradients) and constancy-in-time and (b) instable ones characterized by variety-in-time and leveling-in-space; to the latter situations the terms ecotones, tension belts and stress zones are relevant. These border-situations must be considered, in terms of cybernetics, as concentrations of information and noise respectively. Examples of these two types are given in the discussion on the environment of salt marsh vegetation. Floristically, both are characterized by concentrations of limits in the distribution of the taxa. Moreover, concentrations of information are characterized by concentrations of endemic taxa or taxa with a disjunct or otherwise limited area of distribution; concentrations of noise are conspicuous by their paucity of taxa, adapted to this instable habitat, often together with pronounced dominance of one or more of them.

Chapter two deals with the environment. Special attention is paid to the stable borders between the arctic, atlantic, continental and mediterranean climate types along the West European coast (§ 6). The ecological significance of the tides is divided into three components, viz. the range of the amplitude, the tidal pattern (forms of the tidal curve) and the tidal currents and wave action (§ 7.1). The classification of brackish waters proposed at the 'Symposium on the Classification of Brackish Waters', held in Venice, appears to coincide very well with the zonation of salt plant communities and the distribution of their taxa (§ 7.2). After dealing with the relations between pattern

and process operating in the genesis of mud flats and salt marshes (§ 8), different physical and chemical properties of the soil are discussed: changes of these properties connected with the process of pedogenesis due to raising of the landscape by sedimentation (§ 9.1); spatial differentiation in the texture and structure (§ 9.2), and in the carbonate content and decalcification rate (§ 9.3); differentiation in space and time in water and air content and hydraulic conditions of the salt marshes (§ 9.4), and of the salinity of the soil moisture (§ 9.5); supply of organic matter by means of tidal drift (§ 9.6). Finally, biotic factors (phytogenic, zoogenic and anthropogenic influences) are discussed (§ 10); among anthropogenic influences special attention is paid to the relation between input and output of the salt marsh ecosystem.

In chapter three classification of the halophytic communities is dealt with. Classification according to spatial differentiation (zonation) agrees very well with classification into littoral zones (sub-, eu- and supralittoral) and into salinity-ranges (eu-, poly-, meso-, oligohalinicum, fresh water zone), both used in phycological and hydrobiological classifications (§ 11). Further two phenomena are discussed: (1) Variation in the vertical range of taxa and communities along the coasts and estuaries and (2) inversions in zonation. The study of succession (change in time) is very difficult because the danger exists that one considers zonation as the spatial expression of succession. Nevertheless succession series of the vegetation on salt marshes and beach plains could be distinguished (§ 12). Classifying vegetation according to the Zürich-Montpellier-School and thus starting from the concept of fidelity at first some syntaxonomic considerations are developed. The most important ones lead to the establishment of the new concept of 'differential species combination' and to the statement that choice between intraregional and interregional classification can only depend on floristic relationships (§ 13.1). Applying these syntaxonomic considerations to classification of halophytic communities, the existing, mostly regional systems could be synthesized into a single system comprising the halophytic vegetation of the whole of Europe (§ 13.2).

The last chapter gives a description of the West European salt marsh communities, including tidal drift communities, especially those of the SW-Netherlands. They are classified into the classes *Zosteretea, Thero-Salicornietea, Spartinetea, Asteretea tripolium, Saginetea maritimae* and *Cakiletea maritimae* respectively. Also some representatives of the classes *Ruppietea, Salicornietea fruticosae, Plantaginetea maioris* and *Artemisietea vulgaris* are discussed. From all associations and sociations their faithful (or dominant) species, constant species and floristic composition is mentioned, and a characteristic of their ecology and chorology is given.

LITERATUUR

ABBAYES, H. DES en CORILLION, R. (1949): L'Obionetum des halipèdes du Nord de la Bretagne (Finistère à Ille-et-Vilaine). – Compt. Rend. Séances Acad. Sci. Paris **228**: 935–937.

ADRIANI, M. J. (1945): Sur la phytosociologie, la synécologie et le bilan d'eau de halophytes. – Groningen, J. B. Wolters, 22 + 217 pp.

ALLEE, W. C.; EMERSON, A. E.; PARK, O.; Park T. en SCHMIDT, K. P. (1955): Principles of animal ecology. – Philadelphia, W. B. Saunders, 12 + 837 pp.

ALLORGE, P. (1941): Essai de synthèse phytogéographique du Pays Basque. – Bull. Soc. Bot. France **88**: 291–356.

ALMQUIST, E. (1929): Upplands vegetation och flora. – Acta Phytogeogr. Suecica **1**: 12 + 622 pp.

ALTEHAGE, C. en ROSZMANN, B. (1939): Vegetationskundliche Untersuchungen der Halophytenflora binnenländischer Salzstellen im Trockengebiet Mitteldeutschlands. – Beih. Bot. Centr. Bl. **60B**: 135–180.

ANKEL, W. E. (1936): Prosobranchia. – In: Grimpe-Wagler: Tierwelt der Nord- und Ostsee IX b_1: 1–240.

ARÈNES, J. (1933): Études sur la végétation des côtes de France. I. La végétation littorale de la Baie du Bourgneuf. Influence de la mer, du vent et des êtres vivants sur la topographie de la baie, sur la morphologie et la physionomie des rivages. – D.E.S., G. Chassel, Impr., Mirecourt.

BAKKER, D. (1950): De vegetatie van de toekomstige Zuid-Sloepolder. – Ned. Kruidk. Arch. **57**: 135–137.

BAKKER, D. en BOER, A. C. (1957): De vegetatie van de Braakman in 1952. – Van Zee tot Land **19**: 1–15.

BARKMAN, J. J.; Doing Kraft, H.; VAN LEEUWEN, CHR. G. en WESTHOFF, V. (1958): Enige opmerkingen over de terminologie in de vegetatiekunde. – Corr.blad Floristiek en Veg.-onderz. Ned. **8**: 87–93.

BEEFTINK, W. G. (1951): De vegetatie van de duinen en schorren van de Kaloot. – Getypt verslag Lab. voor Plantensystematiek en -Geografie, Wageningen, 86 pp.

BEEFTINK, W. G. (1956): Vegetatie en molluskenfauna van de schorren in het Scheldeestuarium. – Biol. Jaarboek Dodonaea **23**: 37–43.

BEEFTINK, W. G. (1957): De buitendijkse terreinen van de Westerschelde en de Zeeschelde. Natuurwetenschappelijke betekenis, bedreiging door het Deltaplan en behoud voor de toekomst. – Natuur en Landschap **11**: 33–51.

BEEFTINK, W. G. (1958): De halophiele vegetaties van het Franse Mediterrane Gebied. – Getypt rapport excursie Intern. Ver. voor Vegetatiekunde van 28 mei tot 6 juni 1958, 27 pp.

BEEFTINK, W. G. (1959): Some notes on Skallingens salt marsh vegetation and its habitat. – Acta Bot. Neerl. **8**: 449–472. With a rectification of table 3.

BEEFTINK, W. G. (1962): Conspectus of the phanerogamic salt plant communities in the Netherlands. – Biol. Jaarboek Dodonaea **30**: 325–362.

BEEFTINK, W. G. (1964a): Polygonum maritimum L. in Nederland. – Gorteria **2**: 13–20.

BEEFTINK, W. G. (1964b): Rapport inzake de 8e excursie van de Internationale Vereniging voor Vegetatiekunde, gehouden van 28 mei tot 8 juni 1962 in het kustgebied van NW- en W-Frankrijk. – Gestencild verslag Hydrobiol. Inst. afd. Delta-onderzoek, Yerseke, 84 pp.

BEGER, H. (1930): Praktische Richtlinien der strukturellen Assoziationsforschung im Sinne der von der Zürich-Montpellier-Schule geübten Methode. In: Abderhalden's Handbuch der biol. Arbeitsmethoden. – Berlin und Wien, Abt. **11.5**: 481–526.

BÉGUINOT, A. (1941): La vita della piante vasculari. – La Laguna di Venezia 3 (2): 13 + 369 pp.

BELLOT, F. (1950): Sinopsis de la vegetación de Galicia. – Anales Inst. Bot. A. J. Cavanilles **1**: 389–444.

BENDEGOM, L. VAN (1950): Enkele beschouwingen over de vorming en vervorming van wadden. – Tijdschr. Kon. Ned. Aardr. Gen. **67**: 326–333.

BENNEMA, J. (1953): De ontkalking tijdens de opslibbing bij Nederlandse alluviale gronden. – Boor en Spade 6: 30–40.

BENTHEM JUTTING, T. VAN (1933): Mollusca (1). A. Gastropoda Prosobranchia et Pulmonata. – Fauna van Nederland 7: 1–387.

BENTHEM JUTTING, W. S. S. VAN (1947): Lijst van gemeenten als vindplaatsen van Nederlandsche Mollusken. – Basteria 11: 54–86.

BERGHEN, C. VANDEN (1964): La végétation terrestre du littoral de l'Europe Occidentale. – Bruxelles, Les Naturalistes Belges, 115 pp.

BERTOLANI-MARCHETTI, D. (1953): Il popolamento vegetale nelle stazioni salse della valle Padana. – Webbia 9: 511–621.

BILLINGS, W. D. (1952): The environmental complex in relation to plant growth and distribution. – Quart. Rev. Biol. 27: 251–265.

BIRD, E. C. F. en RANWELL, D. S. (1964): Spartina salt marshes in southern England. IV. The physiography of Poole Harbour, Dorset. – Jour. Ecol. 52: 355–366.

BLANC, J. J. (1954): Sédimentation dans la baie de Porto Vecchio (Corse). – Revue Géomorph. Dynam. 5: 2–18.

BÖCHER, T. W. (1952): Vegetationsudvikling i forhold til marin akkumulation. I. Korshage ved indløbet til Isefjord. – Bot. Tidsskr. 49: 1–32.

BOER, A. C. (1942): Plantensociologische beschrijving van de orde der Phragmitetalia. – Ned. Kruidk. Arch. 52: 237–302.

BOER, A. C. (1955): Plant succession on former tidal lands in the Northeastern Polder. – Acta Bot. Neerl. 4: 161–166.

BOERBOOM, J. H. A. (1960): De plantengemeenschappen van de Wassenaarse duinen. – Meded. Landbouwhogesch. Wageningen 60 (10): 1–135.

BOETTGER, C. R. (1944): Basommatophora. – In: Grimpe-Wagler: Tierwelt der Nord- und Ostsee IXb_2: 241–478.

BOK, S. T. (1958): Cybernetica. – Utrecht, Het Spectrum, Aulareeks nr. 4, 252 pp.

BOLÓS, O. DE en MOLINIER, R. (1958): Recherches phytosociologiques dans l'Ile de Majorque. – Collectanea Botanica 5: 699–865.

BOULLARD, B. (1958): Observations relatives à la végétation de la Basse-Seulle. – Bull. Soc. Bot. France 105: 42–47.

BRAUN-BLANQUET, J. (1928): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 1. Aufl. – Berlin, Springer, 10 + 330 pp.

BRAUN-BLANQUET, J. (1931): Aperçu des groupements végétaux du Bas-Languedoc. – Sta. Intern. Géobot. Médit. Alpine Montpellier Comm. 9: 35–40.

BRAUN-BLANQUET, J. (1933): Prodrome des groupements végétaux. Fasc. 1. (Ammophiletalia et Salicornietalia médit.). – Montpellier, Comité Intern. du Prodrome Phytosociol. 1–23.

BRAUN-BLANQUET, J. (1949): Premier aperçu phytosociologique du Sahara Tunésien. – Mém. hors-serie Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord 2: 39–50.

BRAUN-BLANQUET, J. (1951): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 2. Aufl. – Wien, Springer, 11 + 631 pp.

BRAUN-BLANQUET, J. en coll. avec DE BOLÓS, O. (1957): Les groupements végétaux du bassin moyen de l'Ebre et leur dynamisme. – An. Estac. Expl. Aula Dei 5 (1/4): 1–266.

BRAUN-BLANQUET, J. en DE LEEUW, W. C. (1936): Vegetationsskizze von Ameland. – Ned. Kruidk. Arch. 46: 359–393.

BRAUN-BLANQUET, J. en coll. avec DE RAMM, CL. (1957): Contribution à la connaissance de la végétation du littoral méditerranéen. Les prés salés du Languedoc Méditerranéen. – Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille 17: 5–43.

BRAUN-BLANQUET, J.; ROUSSINE, N. en NÉGRE, R. (1952): Les groupements végétaux de la France Méditerranéenne. – Centre Nat. Rech. Scient., 297 pp.

BRAUN-BLANQUET, J. en TÜXEN, R. (1943): Übersicht der höheren Vegetationseinheiten Mitteleuropas. – Sta. Int. Géobot. Médit. Alpine Montpellier Comm. 84: 1–11.

BRAUN-BLANQUET, J. en TÜXEN, R. (1952): Irische Pflanzengesellschaften. – Veröff. Geobot. Forschungsinst. Rübel Zürich 25: 224–421.

BRAY, J. R. (1961): A test for estimating the relative informativeness of vegetation gradient. – Jour. Ecol. **49**: 631–642.

BROUWER, G. A. e.a. (1950): Griend. Het vogeleiland in de Waddenzee, historisch-geographisch, hydrographisch en biologisch beschreven. – 's Gravenhage, M. Nijhoff, 20 + 288 pp.

BUCH, H. (1951): Über die Flora und Vegetation Nordwest-Spaniens. – Comm. Biol. Soc. Scient. Fenn. **10** (17): 1–98.

BÜCKNER, E. (1954): Beiträge zur Soziologie und Ökologie westdeutscher Halophytenstandorte der Wetterau. – Bericht der Oberhessischen Ges. Natur- und Heilkunde Gieszen, Naturwiss. Abt. **26**: 27–50.

BUCQUOY, E.; DAUTZENBERG, PH. en DOLLFUS, G. (1882): Les mollusques marins du Rousillon. Tome I. Gastropodes. – Paris, Baillière et Fils, 570 pp.

BUGNON, F. (1949): La végétation phanérogamique halophile de l'estuaire de l'Aber. Contribution à l'étude phytosociologique de la presqu'île de Crozon (Finistère). – Le Monde des Plantes **44** (263): 57–58, 67–68.

BURSCHE, E.-M.; KÜHL, H. en MANN, H. (1958): Hydrochemie und Phytoplankton in der Unterelbe. – Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven **5**: 165–192.

BUTIJN, J. en VAN VERRE, W. F. (1952): Zoutbepalingen. – Meded. Direct. Tuinbouw **15**: 419–426.

CALDWELL, P. (1957): The spatial development of Spartina colonies growth without competition. – Ann. Bot. **21** (82): 203–214.

CAREY, A. E. en OLIVER, F. W. (1918): Tidal lands. A study of shore problems. – London, Blackie and Son, 284 pp.

CARNAHAN, J. A. (1952): Inter-tidal zonation at Rangitoto Island, New Zealand. – Pacific Science **6**: 35–46.

CAZALET, M. (1935): Recherches bionomiques sur l'estuaire du Frémur (limite des C-du-N. et de l'Ille-et-Vilaine). – Bull Soc. Scient. Bretagne **10**: 204–237.

CHANTRENNE, H. (1963): Information in biology. – Nature **197** (4862): 27–30.

CHAPMAN, V. J. (1934): The ecology of Scolt Head Island. – p. 77–145 in: Steers, J. A. ed.: Scolt Head Island. The story of its origin: the plant and animal life of the dunes and marshes. – Cambridge, Heffer and Sons, 16 + 234 pp.

CHAPMAN, V. J. (1938–1959): Studies in salt marsh ecology. – Sections I–III. – Jour. Ecol. **26**, 1938: 144–179. Sections IV–V. – Jour. Ecol. **27**, 1939: 160–201. Sections VI–VII. – Jour. Ecol. **28**, 1940: 118–152. Section VIII. – Jour. Ecol. **29**, 1941: 69–82. Section IX. – Jour. Ecol. **47**, 1959: 619–639.

CHAPMAN, V. J. (1960): Salt marshes and salt deserts of the world. – London, Leonard Hill, 16 + 392 pp.

CHAPMAN, V. J. en RONALDSON, J. W. (1958): The mangrove and salt-marsh flats of the Auckland Isthmus. – Nw. Zealand Dept. Sci. & Indust. Res. Bull. **125**: 1–79.

CHATER, E. H. en JONES, H. (1957): Some observations on Spartina townsendii H. et J. Groves in the Dovey estuary. – Jour. Ecol. **45**: 155–165.

CHRISTIANSEN, W. (1927): Die Auszendeichsvegetation von Schleswig-Holstein mit besonderer Berücksichtigung von Föhr. – Föhrer Heimatbüchern Wijk **16**: 1–29.

CHRISTIANSEN, W. (1934): Das pflanzengeographische und soziologische Verhalten der Salzpflanzen mit besonderer Berücksichtigung von Schleswig-Holstein. – Beiträge Biol. Pfl. **22**: 139–154.

CHRISTIANSEN, W. (1938): Pflanzenkunde von Schleswig-Holstein. – Neumünster in Holstein, Karl Wachholtz Verlag, 163 pp.

CHRISTIANSEN, W. (1953): Neue kritische Flora von Schleswig-Holstein. – Rendsburg, Verlag H. Möller Söhne, 532 pp.

CHRISTIANSEN, W. (1955): Salicornietum. – Mitteil. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N.F. **5**: 64–65.

CHRISTIANSEN, W. (1960): Vegetationsstudien auf Helgoland. – Schr. Naturw. Verein Schleswig-Holstein **31**: 3–24.

CLAPHAM, A. R.; TUTIN, T. G. en WARBURG, E. F. (1958): Flora of the British Isles. – Cambridge, Univ. Press, 54 + 1591 pp.

CLARKE, G. L. (1954): Elements of ecology. – New York, J. Wiley and Sons, 14 + 534 pp.
CONARD, H. S. (1935): The plant associations of Central Long Island. – Amer. Midland Nat. **16** (4): 433–516.
CONARD, H. S. (1952): The vegetation of Iowa. An approach toward a phytosociologic account. – Study series nr. **424** State Univ. Iowa, 166 pp.
CORILLION, R. (1953): Les Halipèdes du Nord de la Bretagne. – Revue Gén. Bot. **60**: 609–658 en 707–775.
CORILLION, R. (1956): Végétation des halipèdes et étages de végétation littorale armoricaine (Côte de Bretagne-Nord). – Bull. Lab. Marit. Dinard **42**: 50–55.
CORILLION, R. (1961): Phytogéographie des halophytes du Nord-Ouest de la France (Phanérogames). – Penn ar Bed 3: 42–59.
CORILLION, R. en DIZERBO, A. (1952): Sur la présence du Salicornia fruticosa L. dans le N.W. de la France. – Bull. Soc. Bot. France **99**: 58–60.
Correspondentieblaadje voor het Zuiderzee-onderzoek, deel I–VII, 1928–1948 (gestencild).
COTTAM, C. en MUNRO, D. A. (1954): Eelgrass status and environmental relations. – Jour. Wildlife Management **18**: 449–460.
COUTINHO, A. X. P. (1939): A flora de Portugal (Plantas Vasculares) 2e ed. – Lisboa, Bertrand (Irmãos), Ltd., 938 pp.
CROMMELIN, R. D. (1948): Een onderzoek naar de aard en herkomst van het slib in de Westerschelde en enige aanverwante gebieden. – Gestencild rapport Rijkswaterstaat, 26 pp.
DAHL, E. (1950): Forelesninger over Norsk plantegeografi. – Oslo, Akad. Trykningssentral, 114 pp.
DAHL, E. en HADAČ, E. (1941): Strandgesellschaften der Insel Ostøy im Oslofjord. Eine pflanzensoziologische Studie. – Nytt Mag. Naturv. **82**: 251–312.
DAHLBECK, N. (1945): Strandwiesen am südöstlichen Öresund. – Acta Phytogeogr. Suecica **18**: 1–168.
DAMAS, D. (1934): Le rôle des organismes dans la formation des vases marines. – Ann. Soc. Géol. de Belgique **58**: B 143–B 151.
DARIMONT, F.; DUVIGNEAUD, J. en LAMBINON, J. (1962): Le Massif Armoricain. Excursion de la Société Botanique de Liège (13–22 août 1960). – Lejeunia NS **9**: 1–70.
DAUTZENBERG, PH. en DUROUCHOUX, P. (1913): Les mollusques de la Baie de Saint-Malo. – Feuille des Jeunes Naturalistes **1913**: 3–64.
DAUTZENBERG, PH. en FISCHER, P. H. (1912): Mollusques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice dans les Mers du Nord. – Resultats des Campagnes Scient. par Albert 1er, Prince Souverain de Monaco, Fasc. 37, 629 pp.
DAUTZENBERG, PH. en FISCHER, P. H. (1925): Les mollusques marins du Finistère et en particulier de la région de Roscoff. – Trav. Sta. Biol. Roscoff, Fasc. 3: 1–180.
DIEREN, J. W. VAN (1934): Organogene Dünenbildung. Eine geomorphologische Analyse der Dünenlandschaft der West-Friesischen Insel Terschelling mit pflanzensoziologischen Methoden. – 's Gravenhage, M. Nijhoff, 20 + 304 pp.
DODOENS, R. (1644): Herbarius oft Cruydt-boeck. – Antwerpen, B. Moretus, 1492 pp.
DOING KRAFT, H. (1954): L'Analyse des carrés permanents. – Acta Bot. Neerl. 3: 421–424.
DOING KRAFT, H. (1956): De tegenwoordige opvattingen omtrent het associatiebegrip en de systematiek van plantengemeenschappen volgens de methode van Braun-Blanquet. – Vakbl. Biol. **36**: 222–234.
DOING KRAFT, H. red. (1957): Excursie der Internationale Plantensociologische Vereniging door Sleeswijk-Holstein en Jutland, 1–7 juli 1956. Bijdragen van J. J. Barkman, J. H. A. Boerboom, W. G. Beeftink, P. Tideman, W. van Zeist, I. S. Zonneveld en H. Doing Kraft. – Gestencild verslag, 59 pp.
DRINKWAARD, A. C. (1960): The quality of oysters in relation to environmental conditions in the Oosterschelde in 1958. – Cons. Perm. Intern. Expl. Mer. Ann. Biol. **15**, 1958 (février 1960): 224–233.
DRUCE, G. C. (1932): The comital flora of the British Isles. – Arbroath, T. Buncle and Co, 32 + 407 pp.

DUBUIS, A. en SIMONNEAU, P. (1957): Les unités phytosociologiques des terrains salés de l'Ouest Algérien.-Travaux des Sections Pedol. et Agrol. 3: 23 pp.

DUPONT, P. (1954): La végétation des marais de la Vilaine maritime. – Bull. Soc. Scient. Bretagne **29**: 65–104.

DU RIETZ, G. E. (1925): Gotländische Vegetationsstudien. – Svenska Växtsociol. Sällsk. Handl. **2**: 1–65.

DU RIETZ, G. E. en DU RIETZ, G. (1925): Floristiska anteckningar från Blekinge skärgård. – Bot. Notiser **1925**: 66–76.

DUVIGNAUD, J. en LAMBINON, J. (1963): Flore et végétation halophiles de la rive droite de l'estuaire de l'Yser entre Lombartzijde et Nieuport. – Lejeunia **17**: 1–62.

EERDE, L. A. AE. VAN (1942): De landaanwinning van het Noorderleegs Buitenveld. – Tijdschr. Kon. Ned. Aardr. Gen. **59**: 1–23.

EHRMANN, P. (1937): Mollusken (Weichtiere). – In: Brohmer, P.; Ehrmann, P. en Ulmer, G.: Die Tierwelt Europas. – Leipzig, Quelle und Meyer, Band II (1), 264 pp.

EIG, A. (1931–32): Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne. I. Texte. II. Tablaux analytiques. – Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. **63**, 1931: 1–201 en **63**, 1932: 1–120.

EIG, A. (1946): Synopsis of the phytosociological units of Palestine. – Palestine Jour. Bot. **3** (4): 183–248.

ELLENBERG, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. – Stuttgart, Ulmer, 136 pp.

ELLIOT, S. B. (1930): The soil fungi of the Dovey salt marshes. – Ann. Appl. Biol. **17**: 284–305.

(ELLIS, A. E.) (1951): Census of the distribution of British non-marine Mollusca. 7th ed. – Jour. Conchol. **23** (6/7): 171–244.

EMBERGER, L. (1930): La végétation de la région méditerranéenne. Essai d'une nouvelle classification des groupements végétaux. – Revue Gén. Bot. **42**: 641–662 en 705–721.

ENGLUND, B. (1942): Die Pflanzenverteilung auf den Meeresufern von Gotland. – Acta Bot. Fennica **32**: 1–282.

FAEGRI, K.; GJAEREVOLL, O.; LID, J. en NORDHAGEN, R. (1960): Maps of distribution of Norwegian plants. – I. Faegri, K.: The coast plants. – Skrifter Univ. Bergen **26**: 1–134 + 54 kaarten.

FEEKES, W. (1934): Schorrenstudie langs de Zuiderzee. – Corr.bl. Zuiderzee Onderz. **3**: 91–122.

FEEKES, W. (1936): De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeerpolder, de eerste groote droogmakerij van de Zuiderzee. – Ned. Kruidk. Arch. **46**: 1–295.

FEEKES, W. (1940): Een nieuwland-begroeiing. Uit de geschiedenis der natuurlijke vegetatie van de Wieringermeerpolder. 50 pp. – In: Feekes, W.; Scheygrond, A. en Vries, D. M. de: Botanische landschapsstudies in Nederland. – Groningen, J. B. Wolters, 151 pp.

FEEKES, W. (1941): De buitenlanden langs Oost- en Westkust van de Zuiderzee, voor en na de afsluiting. – Ned. Kruidk. Arch. **51**: 63–67.

FEEKES, W. (1943): De Plamer Kooiwaard en Makkumerwaard. – Ned. Kruidk. Arch. **53**: 288–330.

FEEKES, W. (1950): Bouw en Plantengroei. – In: Brouwer, G. A. e.a.: Griend. Het vogeleiland in de Waddenzee. Hoofdstuk IV. – 's Gravenhage, M. Nijhoff, 20 + 288 pp.

FEEKES, W. en BAKKER, D. (1954): De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Noordoostpolder. – Van Zee tot Land **6**: 1–92.

FELDMANN, G. (1956): Développement d'une plasmodiophorale marine: Plasmodiophora bicaudata J. Feldm., parasite du Zostera nana Roth. – Revue Gén. Bot. **63**: 390–421.

FELDMANN, G. (1958): Une nouvelle espèce de plasmodiophorale parasite du Triglochin maritimum L.: Plasmodiophora maritima nov. sp. – Revue Gén. Bot. **65**: 634–651.

FELDMANN, G. (1959): Une Ustilaginale marine, parasite du Ruppia maritima L. – Revue Gén. Bot. **66**: 35–40.

FELDMANN, J. (1938): Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. – Revue Alg. **10**: 1–339.

FELDMANN, J. en G. (1958): Recherches sur quelques Floridées parasites. – Revue Gén. Bot. **65**: 49–127.

Final Resolution of the Symposion on the classification of brackish waters (1959). – Arch. Océan. Limnol. **11** (suppl.): 243–245.

Flora en Fauna der Zuiderzee (1922–1954). Monografie van een brakwatergebied. – Helder, De Boer, 1922: 8 + 460 pp. Supplement. – Helder, De Boer, 1936: 8 + 176 + 82 pp. Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932. – Den Helder, De Boer, 1954: 8 + 359 pp.

FOKKENS, B. en KONING, J. C. DE (1960): Drainage in the Zuiderzee-reclamations. – Fourth Congress Intern. Comm. on Irrigation and Drainage, Madrid, Part I, R4: 11.49–11.63.

FONTES, F. C. (1945): Algumas características fitosociológicas dos 'salgados' de Sacavém. – Bol. Soc. Brot. **19** (serie 2): 789–813.

FOURNIER, P. (1961): Les quatre flores de la France, Corse comprise. – Paris, Lechevalier, 48 + 1105 pp.

FRANCIS-BOEUF, C. (1947): Recherches sur le milieu fluvio-marin et les dépôts d'estuaire. – Ann. Inst. Océan. N.S. **23**: 149–344.

FREI, M. (1937): Studi fitosociologici su alcune associazioni littorali in Sicilia (Ammophiletalia e Salicornietalia). – Nuovo Giorn. Bot. Italiano NS **44**: 273–294.

FRIELE, H. (1874): Oversigt over de i Bergens omegn forekommende skaldaekte Mollusker. – Forhandl. Vidensk.-Selsk. Christiania **1873**: 289–312.

FRÖDE, E. TH. (1958): Die Pflanzengesellschaften der Insel Hiddensee. – Wissensch. Zeitschr. der E.M. Arndt-Univ. Greifswald Math.-naturw. Reihe 7 (3/4): 277–305.

FUKAREK, F. (1961): Die Vegetation des Darsz und ihre Geschichte. Pflanzensoziologie, Band **12**. – Jena, Fischer, 14 + 321 pp.

GARMS, R. (1961): Biozönotische Untersuchungen an Entwässerungsgräben in Fluszmarschen des Elbe-Estuars. – Arch. Hydrobiol. Suppl.-Band **26**, Band **1**(3/4): 344–462.

GAUSSEN, H. (1941): Le climat et le sol du Pays basque. – Bull. Soc. Bot. France **88**: 5–16.

GÉHU, J.-M. (1958): Aperçu de la végétation d'Ambleteuse (Pas-de-Calais). – Cahiers des Natur., Bull. N.P., N.S. **14**: 77–83.

GÉHU, J.-M. (1960a): Quelques observations sur la végétation et l'écologie d'une station réputée de l'Archipel des Chausey: l'île aux Oiseaux. – Bull. Lab. Marit. Dinard **46**: 78–92.

GÉHU, J.-M. (1960b): Un site célèbre de la côte Nord bretonne: Le Sillon de Talbert (C.-du-N.). Observations phytosociologique et écologiques. – Bull. Lab. Marit. Dinard **46**: 93–115.

GÉHU, J.-M. (1960c): La végétation des levées de galets du littoral français de la Manche. – Bull. Soc. Bot. Nord de la France **13**: 141–152.

GÉHU, J.-M. (1962): Quelques observations sur la falaise crétacée du Cap Blanc-Nez (P.D.C.) et étude de la végétation de la paroi abrupte: Brassicetum oleraceae nov. ass. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique **95**: 109–129.

GÉHU, J.-M. (1963): L'Excursion dans le Nord et l'Ouest de la France de la Société Internationale de Phytosociologie. – Bull. Soc. Bot. Nord de la France **16**: 105–189.

GÉHU, J.-M. et J. (1959): Note phyto-écologique concernant la station de Crambe maritima L. de l'anse du Guesclin (Ille-et-Vilaine). – Bull. Lab. Marit. Dinard **45**: 56–62.

GÉHU, J.-M. en GÉHU-FRANK, J. (1961): Recherches sur la végétation et le sol de la réserve de l'île des Landes (I.-et-V.), et de quelques îlots de la côte Nord-Bretagne. Incidences de l'avifaune marine sur la flore. – Bull. Lab. Marit. Dinard **47**: 19–57.

GÉHU, J.-M. en GHESTEM, A. (1963): Zonation végétale en Baie de Canche. – Bull. Soc. Bot. Nord de la France **16**: 27–33.

GERARD, C. J.; COWLEY, W. R.; BURLESON, C. A. en BLOODWORTH, M. E. (1962): Soil hardpan formation as affected by rate of moisture-loss, cyclic wetting and drying and surface-applied forces. – Soil. Sci. Soc. Amer. Proc. **26**: 601–605.

GEYER, D. (1909): Unsere Land- und Süsswasser-Mollusken. 2. Aufl. – Stuttgart, Lutz, 155 pp.

GILLHAM, M. E. (1955): Ecology of the Pembrokeshire Islands. III. Effect of grazing on the vegetation. – Jour. Ecol. **43**: 172–206.

GILLHAM, M. E. (1956): Ecology of the Pembrokeshire Islands. V. Manuring by the colonial seabirds and mammals with a note of seed distribution by gulls. – Jour. Ecol. **44**: 429–454.
GILLHAM, M. E. (1957a): Vegetation of the Exe Estuary in relation to water salinity. – Jour. Ecol. **45**: 735–756.
GILLHAM, M. E. (1957b): Coastal vegetation of Mull and Iona in relation to salinity and soil reaction. – Jour. Ecol. **45**: 757–778.
GILLNER, V. (1944): Strandvegetationen på Stora Amundön i Askims socken, Göteborgs och Bohus län. – Meddel. Göteborgs Bot. Trädgård **15**: 243–266.
GILLNER, V. (1952): Die Gürtelung der Strandwiesen und der Wasserstandswechsel an der Westküste Schwedens. Eine ökologische Untersuchung von Vallda Sandö im nördlichen Teil der Landschaft Halland. – Svensk Bot. Tidskr. **46**: 393–428.
GILLNER, V. (1955): Strandängsvegetation i Nord-Norge. – Svensk. Bot. Tidskr. **49**: 217–228.
GILLNER, V. (1960): Vegetations- und Standortsuntersuchungen in den Strandwiesen der Schwedischen Westküste. – Acta Phytogeogr. Suecica **43**: 198 pp.
GOODMAN, P. J. (1960): Investigations into 'die-back' in Spartina townsendii agg. II. The morphological structure and composition of the Lymington sward. – Jour. Ecol. **48**: 711–724.
GOODMAN, P. J.; BRAYBROOKS, E. M. en LAMBERT, J. M. (1959): Investigations into 'die-back' in Spartina townsendii I. The present status of S. townsendii in Britain. – Jour. Ecol. **47**: 651–677.
GOODMAN, P. J. en WILLIAMS, W. T. (1961): Investigations into 'die-back' in Spartina townsendii agg. III. Physiological correlates of 'die-back'. – Jour. Ecol. **49**: 391–398.
GOOR, A. C. J. VAN (1919): Het Zeegras (Zostera marina L.) en zijn beteekenis voor het leven der visschen. – Rapp. en Verh. Rijksinst. Visscherijonderz. **1** (4): 415–498.
GOOR, A. C. J. VAN (1921): Die Zostera-Assoziation des holländischen Wattenmeeres. – Rec. Trav. Bot. Néerl. **18**: 103–123.
GOOR, A. C. J. VAN (1922): De halophyten en de submerse phanerogamen. – In: Redeke, H.C. red. (1922): Flora en Fauna der Zuiderzee. – Helder, De Boer, p. 47–53.
GRØNLIE, A. M. (1948): The ornithocoprophilous vegetation of the bird-cliffs of Røst in the Lofoten Islands, Northern Norway. – Nytt Mag. Naturv. **86**: 117–243.
GRÖNTVED, J. (1953): Botanische Untersuchungen auf der Insel Dagö (Hiiumaa). – Dansk. Bot. Ark. **15**: 3–112.
GROSSHEIM, A. A. (1929): A geo-botanic sketch of the Mugan steppe (Geciteerd op gezag van Wendelberger, 1950).
GUINEA, E. (1953): Ammophiletea, Crithmo-Staticetea, Salicornieteaque santanderienses. – An. Inst. Bot. A. J. Cavanilles **11** (1952): 545–568.
GUINEA, E. (1954a): El subsector cantábrico del N. de España. – An. Inst. Bot. A. J. Cavanilles **12** (1953): 509–521.
GUINEA, E. (1954b): The Cantabrian subsector of the Ibero-atlantic sector. – Vegetatio **5/6**: 147–156.
HADAČ, E. (1946): The plant communities of Sassen Quarter, Vestspitsbergen. – Studia Bot. Čechosl. **7** (2–4): 127–164.
HANSEN, A. (1958): Noter om Danske planter II. – Bot. Tidsskr. **54**: 170–175.
HARMSEN, G. W. (1936): Systematische Beobachtungen der nordwesteuropaeischen Seegrasformen. – Ned. Kruidk. Arch. **46**: 852–877.
HARTOG, C. DEN (1958): De vegetatie van het Balgzand en de oeverterreinen van het Balgkanaal. – Wetensch. Meded. K.N.N.V. **27**: 1–28.
HARTOG, C. DEN (1959): The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. – Wentia **1**: 1–241.
HARTOG, C. DEN (1961): Die faunistische Gliederung im südwestniederländischen Deltagebiet. – Int. Revue ges. Hydrobiol. **46**: 407–418.
HARTOG, C. DEN en SCHROEVERS, P. J. (1952): Phytosociologische waarnemingen in het kustgebied van de Boulonnais. – Gestencild verslag van een excursie uitgaande van het Zoöl. Museum te Amsterdam, 13 pp.

HEIDE, S. VAN DER (1960): Einige Bemerkungen zur Molluskenfauna des Dollart-Ems-Gebietes. – Verh. Kon. Ned. Geol.-Mijnbouwk. Gen. Geol. Serie **19**: 271–278.

HEJNÝ, S. (1960): Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den Slowakischen Tiefebenen (Donau- und Theissgebiet). – Bratislava, Verlag Slowakischen Akad. Wissensch. 487 pp.

HEPBURN, I. (1952): Flowers of the coast. The New Naturalist nr. 24. – London, Collins, 14 + 236 pp.

HERMANN, F. (1956): Flora von Nord- und Mitteleuropa. – Stuttgart, Fischer, 12 + 1154 pp.

HESLOP-HARRISON, V. (1958): Ring formation by Triglochin maritima in eastern Irish salt marsh. – Irish Nat. Jour. **12**: 223–229.

HEUKELS-VAN OOSTSTROOM (1962): Flora van Nederland, 15e druk. – Groningen, P. Noordhoff N.V., 892 pp.

HINDE, H. P. (1954): Vertical distribution of salt marsh phanerogams in relation to tide levels. – Ecol. Monogr. **24**: 209–225.

HOCQUETTE, M. (1927): Étude sur la végétation et la flore du littoral de la Mer du Nord de Nieuport à Sangatte. – Arch. Bot. I. Mém. **4**: 1–179.

HOCQUETTE, M. et Mme M. (1950): Un peuplement naturel de Spartina townsendi H. et J. Groves sur le littoral continental de la Mer du Nord. – Bull. Soc. Bot. Nord de la France **3**: 73–76.

HØEG, O. A. en LID, J. (1949): Carex extensa, ny for Norge. – Blyttia **7**: 87–91.

HOFSTEE, J. (1957): Analysemethoden voor grond, gewas, water en bodemvocht in gebruik bij het Bodemkundig Laboratorium van de Directie van de Wieringermeer (Noordoostpolderwerken). – Kampen, Directie van de Wieringermeer (NOP-werken), 295 pp.

HULTÉN, E. (1950): Atlas of the distribution of vascular plants in NW. Europe. – Stockholm, Generalstabens Litografiska Anstalts Förlag, 120 + 512 pp.

HULTÉN, E. (1958): The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. – Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Fjärde Serien **7** (1), 340 pp.

HULTÉN, E. (1964): The circumpolar plants. I. Vascular cryptogams, conifers, monocotyledons. – Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Fjärde Serien **8** (5), 280 pp.

ITO, K. (1959): Salicornia europaea community on the Okhotsk side in Hokkaido, Japan. Ecological studies on the salt marsh vegetation in Hokkaido, Japan (3). – Japanese Jour. Ecol. **9** (1): 21–27.

ITO, K. (1961): On the salt marsh communities of Notsuke-Zaki (Notsuke sand beach), Prov. Nemuro, Hokkaido in Japan. Ecological studies on the salt marsh vegetation in Hokkaido, Japan (4). – Japanese Jour. Ecol. **11** (4): 154–159.

ITO, K. en LEU, T. (1962): The salt marsh communities in the northern part of Lake Notoro near Abashiri in the North-eastern part of Hokkaido. Ecological studies on the salt marsh vegetation in Hokkaido, Japan (5). – Japanese Jour. Ecol. **12** (1): 17–20.

IVERSEN, J. (1936): Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. – Meddel. Skalling-Lab. **4**: 1–224.

IVERSEN, J. (1950): Die Pflanze als Helfer in der Landeskultur. – Zeitschr. Acker- und Pflanzenbau **92**: 25–47.

IVERSEN, J. (1952–53): The zonation of the salt marsh vegetation of Skallingen in 1931–34 and in 1952. – Geogr. Tidsskr. **52**: 113–118.

JACQUET, J. (1949): Recherches écologiques sur le littoral de la Manche. Les Prés-salés et la Spartine de Townsend. Les estuaires. La Tangue. – Enc. Biogéogr. et Écol. V, Paris, Lechevalier, 4 + 374 pp.

JAECKEL, S. G. A. (1952): Zur Land-, Süszwasser- und Brackwassermolluskenfauna der nordfrieschen Inseln. – Faunistische Mitteil. Norddeutschland **1**: 15–17.

JAECKEL, S. G. A. (1958): Neue Fundorte von Prosobranchiern der Süszwässer Schleswig-Holsteins. – Faunistische Mitteil. Norddeutschland **9**: 9–15.

JANSEN, P. en SLOFF, J. G. (1938): Spartina in Zeeland. – De Levende Natuur **42**: 348–359.

JOHNSON, D. S. en YORK, H. H. (1915): The relation of plants to tide-levels. – Washington, Carnegie Inst., 162 pp.

JONGERIUS, A. (1957): Morfologische onderzoekingen over de bodemstructuur. – Meded. St. Bodemkart. Bodemk. Studies **2**: 93 pp.

JÓNSSON, H. (1914): Strandengen i Sydvest-Island. Mindeskrift Japetus Steenstrups Fødsel **12**: 1–7.

JØRGENSEN, C. A. (1934): Plantningsforsøg med Spartina Townsendii i den danske Vesterhavsmarsk. – Bot. Tiddsskr. **42**: 420–440.

JOVET, P. (1941): Notes systématiques sur les Spartines du Sud-Ouest. – Bull. Soc. Bot. France **88**: 115–123.

KALELA, A. (1939): Über Wiesen und wiesenartige Pflanzengesellschaften auf der Fischerhalbinsel in Petsamo Lappland. – Acta Forest. Fennica **48** (2), 1940: 1–523.

KALKWIJK, P. W. (1954): De landaanwinning in het Zuider Sloe. – Weg en Waterbouw **14**: 99–109.

KAMPS, L. F. (1942): Studie der landaanwinning langs de Groninger Wadden. Andere onderzoekingen dan die over de herkomst van het sediment. – Baflo, Rapport Rijkswaterstaat, 19 pp.

KAMPS, L. F. (1950): Enige gegevens over de sedimentatie in het Waddengebied ten noorden van de provincie Groningen. – Tijdschr. Kon. Ned. Aardr. Gen. 2e S. **67**: 369–373.

KAMPS, L. F. (1962): Mud distribution and land reclamation in the eastern Wadden Shallows. – Rijkswaterstaat Communications **4**: 1–73.

KILLIAN, C. en LEMÉE, G. (1948 en 1949): Étude sociologique, morphologique et écologique de quelques halophytes Sahariens. – Revue Gén. Bot. **55**: 374–402 en **56**: 28–48.

KINZEL, W. (1926): Neue Tabellen zu Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. – Stuttgart, Ulmer, 1926, 80 pp.

KJELLMAN, F. R. (1878): Über Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerrak. – Bih. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl. **5** (6): 1–35.

KLAVESTAD, N. (1957): An ecological study of the vegetation in Hunnebunnen, an old oyster poll in South-eastern Norway. – Nytt. Mag. Bot. **5**: 63–100.

KLEMENT, O. (1953): Die Vegetation der Nordseeinsel Wangerooge. – Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven **2**: 279–379.

KLOOT, W. G. VAN DER (1937): De invloed van de konijnen in het natuurmonument de Beer. – De Levende Natuur **42**: 33–41.

KNAPP, R. (1942): Zur Systematik der Wälder, Zwergstrauchheiden und Trockenrasen des eurosibirischen Vegetationskreises. – Zentralstelle für Vegetationskartierung des Reiches. Beilage zum 12. Rundbrief an die Kameraden im Felde, 81 pp. stencil.

KNAPP, R. (1958): Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie und Eigenschaften der Pflanzengesellschaften. 2. Aufl. – Stuttgart, Ulmer, 112 pp.

KOCH, W. (1926): Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. Systematisch-kritische Studie. – Jahrb. St. Gallischen Naturw. Ges. **61** (2), 1925: 1–144.

KOLUMBE, E. (1931): Spartina Townsendii-Anpflanzungen im schleswig-holsteinischen Wattenmeer. – Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel N.F. **21**, 1928–'33: 65–72.

KOLUMBE, E. (1932a): Die Bedeutung der Pflanzen für die Landgewinnung an der schleswig-holsteinischen Westküste. – Die Heimat **42**: 212–218.

KOLUMBE, E. (1932b): Die Landgewinnung an den Küsten der Nordsee auf biologischen Grundlage. – Der Biologe **2**: 1932–'33: 238–242.

KOLUMBE, E. (1937): Biologische Fragen bei der Landgewinnung. – Ned. Kruidk. Arch. **47**: 93.

KÖNIG, D. (1948): Spartina Townsendii an der Westküste von Schleswig-Holstein. – Planta **36**: 34–70.

KÖNIG, D. (1949): Die Ausbreitung des Grases Spartina townsendii an der schleswig-holsteinischen Westküste und ihre Folgen für die Landeskulturarbeiten. – Forsch. und Fortschr. **25**: 84–87.

KÖNIG, D. (1957): Einige ökologische Bemerkungen über das Eiderwatt. – Mitteil. deutsche Gewässerk. **1** (4/5): 87–91.

KÖNIG, D. (1959): Diatomeen der Bucht von Arcachon (Dép. Gironde, Frankreich). – Zeitschr. deutsch. Geol. Gesellsch. **111**: 33–61.

KÖNIG, D. (1960): Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien. – Mitteil. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N.F. **8**: 5–58.

KORNAŚ, J. (1959): Sea Bottom Vegetation of the Bay of Gdańsk off Rewa. – Bull. Acad. Polonaise Sci. Ser. Sci. Biol. **7**: 5–10.

KORNAŚ, J. en MEDWECKA-KORNAŚ, A. (1948): Les associations végétales sousmarines dans le golfe du Gdańsk (Baltique Polonaise). – Bull. Acad. Polonaise Sci. Lettres **B I**: 71–88.

KORNAŚ, J.; PANCER, E. en BRZYSKI, B. (1960): Studies on sea-bottom vegetation in the Bay of Gdańsk off Rewa. – Fragmenta Floristica et Geobot. **6**: 3–92.

KORRINGA, P. (1941): Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the european flat oyster, Ostrea edulis L. – Arch. Néerl. Zool. **5**: 1–249.

KÖTTER, F. (1961): Die Pflanzengesellschaften im Tidegebiet der Unterelbe. – Arch. Hydrobiol. **26** Suppl.: *106–184*.

KRAUSE, H. R. (1952): Bedeutung und Verwendung biologischer Forschungen im Küstenwasserbau. – Die Wasserwirtschaft **42**: 348–349.

KÜHL, H. en MANN, H. (1953): Beiträge zur Hydrochemie der Unterelbe. – Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven **2**: 236–268.

KÜHL, H. en MANN, H. (1955): Über die Hydrochemie der unteren Ems. – Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven **3**: 126–158.

KÜHL, H. en MANN, H. (1957): Beiträge zur Hydrochemie der unteren Weser. – Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven **5**: 34–62.

KUHNHOLTZ-LORDAT, G. (1927): La végétation côtière des Charentes entre la Gironde et la Seudre. – Ann. École Nat. Agric. Montpellier **19**: 57–79.

KUHNHOLTZ-LORDAT, G. (1928): La baie d'Audierne et la baie de Douarnenez. Essai de phytogeographie agricole. – Ann. École Nat. Agric. Montpellier **19**: 1–35.

LAM, H. J. en WESTHOFF, V. (1949): Plantenoecologie en -Geografie. A. Inleiding. – E.N.S.I.E. **6**: 127–129.

LANGENDONCK, H. J. VAN (1931): De vegetatie en oecologie der schorrenplanten van Saaftingen. – Bot. Jaarb. Dodonaea **23**: 1–128.

LANGENDONCK, H. J. VAN (1933a): Floristische en phytosociologische aantekeningen. – Natuurwet. Tijdschr. **15**: 39–44.

LANGENDONCK, H. J. VAN (1933b): La sociologie végétale des schorres du Zwyn et de Philippine. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique **65** (2): 112–136.

LEEUW, W. C. DE (1929): Halophyten onderzoek Eemgebied (Eerste gedeelte). – Ned. Kruidk. Arch. **39**: 81–94.

LEEUWEN, CHR. G. VAN (1958): Enige opmerkingen over het Agropyro-Rumicion crispi Nordh. 40 in Nederland. – Corr.blad Floristiek en Veg.-onderz. Ned. **11**: 117–123.

LEEUWEN, CHR. G. VAN (1959): Micropatronen in pioniervegetaties. – Versl. en Meded. Kon. Ned. Bot. Ver. **1960**: 38–39.

LEEUWEN, CHR. G. VAN (1960): Beplantingen in het Nederlandse landschap. – Vakbl. Biol. **40**: 181–191.

LEEUWEN, CHR. G. VAN (1962): De hoogvenen van Twente. – In: De Smidt, J. Th.; Van Leeuwen, Chr. G. en Van der Voo, E. (1962): Twente-natuurhistorisch. III: Heiden, venen en vennen. – Wetensch. Meded. K.N.N.V. **43**: 21–38.

LEEUWEN, CHR. G. VAN (1963): De ‚open-en-dicht theorie' als een mogelijke bijdrage tot de cybernetica. – gestencild rapport, 10 pp.

LEEUWEN, CHR. VAN (1965): Het botanische beheer van natuurreservaten op structuuroecologische grondslag. – Gorteria **2**, in voorbereiding.

LEIVISKÄ, I. (1908): Über die Vegetation an der Küste des Bottnischen Meerbusens zwischen Tornio und Kokkola. – Helsingfors, J. Simelii, 209 pp.

LEMÉE, G. (1933): Étude sur la végétation halophile de l'estuaire de l'Orne. – Bull. Soc. Linn. Normandie Série 8, **6**: 25–47.

LEMÉE, G. (1952): Végétation et écologie des tangues du havre de Portbail (Manche). – Bull. Soc. Bot. France Mém. **1952**: *156–165*.

LIBBERT, W. (1940): Die Pflanzengesellschaften der Halbinsel Darsz. – Rep. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. **114**: 1–95.

LINKE, O. (1937): Die Einwirkung des Quellers (Salicornia herbacea L.) auf den Verlandungsvorgang des Wattes im Jadebusen. – Abh. Naturwiss. Ver. Bremen **30**: 24–32.

LINKE, O. (1939): Die Biota des Jadebusenwattes. – Helgol. wissensch. Meeresunters. **1**, 1937–'39: 210–348.

LITARDIÈRE, R. DE en MALCUIT, G. (1927): Contributions à l'étude phytosociologique du littoral du Boulonnais. L'estuaire de la Slack. – Arch. Bot. Caen **1**: 121–137.

LOCARD, A. (1892): Les coquilles marines des côtes de France. – Paris, Baillière et Fils, 384 pp.

LODDER, J. C. (1933): Over een landaanwinner onder de planten. – Zeeuwsch Tijdschr. **3**: 112–120.

LORENTZ, H. A. red. (1926): Verslag van de Staatscommissie Zuiderzee. – Den Haag, Alg. Landsdrukkerij, 345 pp.

LOTSY, J. P. en VERHOEVEN A. G. (1924): Gemeenschappelijk rapport omtrent de mogelijkheid van landaanwinning door middel van het gras Spartina Townsendii, uitgebracht aan Z.E. den Minister van Financiën. – Rapport Rijkswaterstaat, 30 pp.

LUTHER, H. (1950): Die Funde von Zostera marina L. in der nördlichen Ostsee. – Memor. Soc. Fauna Flora Fennica **25**: 25–36.

LUTHER, H. (1951): Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland I–II. – Acta Bot. Fennica **49/50**: 1–231 en 1–370.

MACARTHUR, R. H. (1955): Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. – Ecology **35**: 533–536.

MACARTHUR, R. H. (1957): On the relative abundance of bird species. – Proc. Nat. Acad. Sci. Washington **43**: 293–295.

MANDAHL-BARTH, G. (1949): Bløddyr. III. Ferskvandsbløddyr. – Danmarks Fauna **54**: 1–249.

MARCELLO, A. en PIGNATTI, S. (1963): Fenoantesi caratteristica sulle barene nella Laguna di Venezia. – Mem. Biogeogr. Adriatica **5**: 189–257.

MARGALEF, R. (1958): Information Theory in Ecology. – Gen. Systems, Yearbook of the Soc. for Gen. Systems Res. **3**: 36–73.

MARGALEF, R. (1961): Communication of structure in planktonic populations. – Limn. and Oceanogr. **6**: 124–128.

MASCHHAUPT, J. G. (1948): Bodemkundige onderzoekingen in het Dollardgebied. – Versl. Landbouwk. Onderz. **54** (4): 1–222.

MASSART, J. (1907): Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. – Rec. Inst. Bot. Léo Errera **7**: VIII + pp. 167–584 + annexe.

MASSART, J. (1910): Esquisse de la géographie botanique de la Belgique. – Rec. Inst. Bot. Léo Errera **7 bis**: XII + 332 pp. + annexe.

MELTZER, J. en WESTHOFF, V. (1944): Inleiding tot de plantensociologie. – 's Graveland, Breughel, 326 pp.

MEIJER DREES, E. (1951): Enkele hoofdstukken uit de moderne plantensociologie en een ontwerp voor nomenclatuurregels voor plantengezelschappen. – Rapport Bosbouw Proefsta. Bogor **51**: 1–218.

MEIJER DREES, E. (1954): The minimum area in tropical rain forest with special reference to some types in Banka (Indonesia). – Vegetatio **5/6**: 517–523.

MEYER, K. O. (1955): Naturgeschichte der Strandschnecke Ovatella myosotis (Drapernaud). – Arch. Molluskenk. **84**: 1–43.

MIKKELSEN, V. M. (1949): Ecological studies of the salt marsh vegetation in Isefjord. – Dansk Bot. Ark. **13** (2): 1–48.

MILTHORPE, F. L. ed. (1961): Mechanisms in biological competition. 15th Symposium Soc. Exp. Biol. – Cambridge, Univ. Press, 365 pp.

MOLINIER, R. (1959): Étude des groupements végétaux terrestres du Cap Corse. – Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille **19**: 1–75.

MOLINIER, R. (1960): Étude des biocénoses marines du Cap Corse. – Vegetatio **9**: 121–312.

MOORE S. J., J. J. (1962): The Braun-Blanquet system: a reassessment. – Jour. Ecol. **50**: 761–769.

MÖRZER BRUIJNS, M. F.; LAWALRÉE, A.; SCHIMMEL, H. en DEMARET, F. (1953): Vegetatieonderzoek van het Zwin in 1951–1952. – Bull. Rijksplantentuin **23**: 81–123.

MÖRZER BRUIJNS, M. F. en WESTHOFF, V. (1951): The Netherlands as an environment for insect life. – Amsterdam, Meijer, 67 pp.

MOZLEY, A. (1954): An introduction to molluscan ecology. Distribution and population studies of fresh water molluscs. – London, H. K. Lewis and Cy., 71 pp.

MÜLLER, A. VON (1956): Über die Bodenwasser-Bewegung unter einigen Grünland-Gesellschaften des mittleren Wesertales und seiner Randgebiete. – Angew. Pflanzensoziol. **12**: 1–85.

Nederlandsch Kruidkundig Archief. Verslagen en Mededelingen der Kon. Ned. Bot. Ver. – Diverse jaargangen.

NIENBURG, W. (1923–27): Zur Oekologie der Flora des Wattenmeeres. 1. Teil: Der Königshafen bei List auf Sylt. – Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel **20**: 145–196.

NITZSCHKE, H. (1922): Die Halophyten im Marschgebiet der Jade. – Vegetationsbilder 14. Reihe (4).

NOBRE, A. (1913): Moluscos de Portugal. I. Moluscos terrestres, fluviais e das águas salobras. – Mém. Soc. Portuguesa Sci. Nat. **1**: 129–343.

NOBRE, A. (1932): Molluscos marinhos de Portugal. – Porto, Impr. Portuguesa, 466 pp.

NORDHAGEN, R. (1917): Planteveksten paa Troøene og naerliggende øer. – Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr. **1916** (8): 1–151.

NORDHAGEN, R. (1923): Vegetationsstudien auf der Insel Utsire im westlichen Norwegen. – Bergens Mus. Aarbok **1920–'21**: 1–149.

NORDHAGEN, R. (1936): Versuch einer neuen Einteilung der subalpinen-alpinen Vegetation Norwegens. – Bergens Museums Årbok 1936, Naturv. Rekke **7**: 1–88.

NORDHAGEN, R. (1940): Studien über die maritime Vegetation Norwegens I. Die Pflanzengesellschaften der Tangwälle. – Bergens Mus. Årbok, Naturv. Rekke Heft **1** (2): 1–123.

NORDHAGEN, R. (1954): Studies on the vegetation of salt and brackish marshes in Finmark (Norway). – Vegetatio **5/6**: 381–394.

OBERDORFER, E. (1949): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und die angrenzenden Gebiete. – Stuttgart, Ulmer, 411 pp.

OBERDORFER, E. (1952): Beitrag zur Kenntnis der nordägäischen Küstenvegetation. – Vegetatio **3**, 1951–'52: 329–349.

OBERDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziologie, Band **10**. – Jena, Fischer, 28 + 564 pp.

ODUM, E. P. (1959): Fundamentals of ecology. – Philadelphia, W. B. Saunders, 18 + 546 pp.

OLIVER, F. W. (1925): Spartina Townsendii, its mode of establishment, economic uses and taxonomic status. – Jour. Ecol. **13**: 74–91.

O'REILLY, H. en PANTIN, G. (1957): Some observations on the salt marsh formation in Co. Dublin. – Proc. Roy. Irish Acad. Sci. Sect. **B 58** (5): 89–128.

OSTENFELD, C. H. (1908a): On the ecology and distribution of the Grass-Wrack (Zostera marina) in Danish waters. – Report Danish Biol. Sta. to the Board of Agric. **16**: 1–62.

OSTENFELD, C. H. (1908b): The land-vegetation of the Faeröes with special reference to the higher plants. – Botany of the Faeröes, part **III**: 867–1026.

OSTENFELD, C. H. (1927): Meeresgräser II. Marine Potamogetonaceae. – Die Pflanzenareale 1. Reihe, Heft **4**, Karte 34–39.

PATTEN, B. C. (1959): An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect. – Ecology **40**: 221–231.

Pavillard, J. (1928): Le Crithmion maritimae autour de Biarritz. – Bull. Soc. Bot. France **75**: 795–799.

PERRATON, C. (1953): Salt marshes of the Hampshire-Sussex Border. – Jour. Ecol. **41**: 240–247.

PERRING, F. H. en WALTERS, S. M. ed. (1962): Atlas of the British Flora. – London and Edinburgh, Th. Nelson and Sons, Ltd., 24 + 432 + 12 pp.

PFEIFFER, H. (1952): Ein pflanzensoziologisch unbeachteter halophiler Bestand des Binnenlandes. – Phyton **4**: 194–200.

PHILIP, G. (1936): An enalid plant association in the Humber Estuary. – Jour. Ecol. **24**: 205–219.

PICARD, J. (1954): Un nouvel aspect de la biologie dynamique dans ses rapports avec la sédimentologie: les 'schorres' de l'estuaire du Stabiacco. – Revue Géomorph. Dynam. **5**: 19–24.

PIGNATTI, S. (1952): Note fitosociologiche su alcune associazioni alofile del litorale Tunisino. – Boll. Soc. Veneziana Storia Nat. e Museo Civico Storia Nat. **6** (1): 77–94.

PIGNATTI, S. (1953a): Su alcune Plumbaginacee interessanti raccolte alla foce dell'Ebro. – Collectanea Botanica **3**: 377–383.

PIGNATTI, S. (1953b): Introduzione allo studio fitosociologico della pianure veneta orientale. –Atti Inst. Bot. Univ. Lab. Crittogamico Pavia Serie 5, **9**: 92–258.

PIGNATTI, S. (1959): Développement du sol et de la végétation sur la plage de Carnon (Languedoc). – Delpinoa N.S. **1**: 69–98.

PREUSS, J. (1911–12): Die Vegetationsverhältnisse der deutschen Ostseeküste. – Schr. Naturforsch. Ges. Danzig **13**: 45–258.

Prodromus Florae Batavae (1904). – Uitg. Ned. Bot. Ver. vol. **I**, pars III: 1041–1631.

PRONK, P.; VAN RANDWIJK, H. M. en WILLEMS, G. F. (1959): Nederlandse Wereldatlas. – Amsterdam, De Brug-Djambatan, 12 + 292 pp.

QUASTLER, H. (1959): Information theory of biological integration. – Amer. Nat. **93** (871): 245–254.

RAABE, E. W. (1950): Über die Vegetationsverhältnisse der Insel Fehmarn. – Mitteil. Arbeitsgem. für Floristik in Schleswig-Holstein und Hamburg **1**: 1–106.

RANWELL, D. S. (1961): Spartina salt marshes in southern England I. The effects of sheep grazing at the upper limits of Spartina marsh in Bridgwater Bay. – Jour. Ecol. **49**: 325–340.

RANWELL, D. S. (1964a): Spartina salt marshes in southern England. II. Rate and seasonal pattern of sediment accretion. – Jour. Ecol. **52**: 79–94.

RANWELL, D. S. (1964b): Spartina salt marshes in southern England. III. Rates of establishment, succession and nutrient supply at Bridgwater Bay, Somerset. – Jour. Ecol. **52**: 95–105.

RANWELL, D. S.; Bird, E. C. F.; HUBBARD, J. C. E. en STEBBINGS, R. E.: Spartina salt marshes in southern England. V. Tidal submergence and chlorinity in Poole Harbour. – Jour. Ecol. **52**: 627–641.

RANWELL, D. S. en DOWNING, B. M. (1959): Brent goose (Brenta bernicla (L.)) winter feeding pattern and Zostera resources at Scolt Head Island, Norfolk. – Anim. Behaviour **7**: 42–56.

RAVEN, CHR. P. (1961): Informatie-overdracht door de eicel. – Vakbl. Biol. **41**: 125–136.

REGEL, K. (1923): Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. Lapponia Varsugae. – Mém. Fac. Sci. Univ. Lithuanie Kaunus **24**: 1–246.

REGEL, K. (1941): Die Vegetationsverhältnisse der Halbinsel Kola. – Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. **82**: 1–720.

REY, P. (1960): Essai de phytocinétique biogéographique. – Centre Nat. Rech. Scient.: 399 pp.

RIVAS GODAY, S. (1943): Datos edafo-sociologicos del Spartinetum y Arthrocnemetum de las marismas de la Pista (Prov. Huelva), según notas y publiciones del becario Andrés Sanchez Jurado. – Farmacognosia **2**: 213–218.

RIVAS GODAY, S. (1944): El Schoenetum nigricantis, en la Ammophiletalia y Salicornietalia mediterraneas dehesa de la Albufera (Valencia). – Anales Inst. Español de Edaf., Ecol. y Fisiol. Veget. Tome 3, vol **1**: 72–108.

RIVAS GODAY, S. (1955): Aportaciones a la fitosociologia hispánica. – An. Inst. Bot. A. J. Cavanilles **13**: 335–422.

ROOSMA, M. (1961): De halophiele vegetatie van het schor te Oostvoorne. – getypt rapport, 36 pp.

ROSS ASHBY, W. (1958): General Systems Theory as a New Discipline. – Yearbook Soc. for Gen. Systems Res. **3**: 1–6.

ROSS ASHBY, W. (1961): An introduction to cybernetics. – London, Chapman and Hall, 10 + 295 pp.
ROTHMALER, W. (1943): Promontorium Sacrum. Vegetationsstudien im südwestlichen Portugal. I. Die Pflanzengesellschaften. – Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. **128**: 1–96.
SAMUELSSON, G. (1934): Die Verbreitung der höheren Wasserpflanzen in Nordeuropa (Fennoskandien und Dänemark). – Acta Phytogeogr. Suecica **6**: 211 pp.
SANDERS, P. en VERHOEVEN, B. (1956): Verslag over een reis ter bestudering van de landaanwinning in West-Duitsland en Jutland. – Gestencild rapport Comm. Onderz. Landaanwinning T.N.O., 69 pp.
SARS, G. O. (1878): Bidrag til kundskaben om Norges Arktiske Fauna. I. Mollusca Regionis Arcticae Norvegiae. – Christiania, 466 pp.
SCHIPPER, W. W. (1926): In en om een ondergelopen Zeeuwse polder. De Zeemelde als grondlegger van een duin. – De Levende Natuur 31 (1927): 79–105 en 135–142.
SCHMIDT, H. (1951): Die Landgewinnung am Jadebusen. – Die Wasserwirtschaft **41**: 175–181.
SCHREITLING, K.-TH. (1959): Beiträge zur Erklärung der Salzvegetation in den nordfriesischen Kögen. – Mitteil. Arbeitsgem. Flor. Schleswig-Holstein und Hamburg **8**: 98 pp.
SIEGRIST, R. (1931): Abrégé de l'analyse physique du sol à l'usage des Botanistes, Forestiers, Agriculteurs et pour leurs Stations de recherches. – S.I.G.M.A. Comm. **9**: 15–51.
SIMPSON, G. G. (1962): De betekenis van de evolutie. – Utrecht. Het Spectrum, Aula-reeks nr. 94, 250 pp.
SISSINGH, G. (1950): Onkruidassociaties in Nederland. Een sociologisch-systematische beschrijving van de klasse Rudereto-Secalinetea. – Versl. Landbk. Onderz. **56** (15): 1–224.
SLAVNIĆ, Ž. (1939): Pregled najvažnijih flornih elementa zaslanjenih tla Jugoslavije (Übersicht der wichtigsten Florenelemente salziger Böden Jugoslawiens). – Arch. Landwirtschaftsministeriums, 1939. (Geciteerd op gezag van Wendelberger, 1950).
SLAVNIĆ, Ž. (1948): Slatinska vegetacija Vojvodine (Études phytosociologiques et économiques de la végétation halophytique de la Voivodina). – Arh. poljoprivred. Nauk. Tehn. **3**: 76–155.
SLOFF, J. G. (1931): De buitengronden van Wieringen. – Ned. Kruidk. Arch. **41**: 430–445.
SOÓ, R. (1933): A Hortobágy Növénytakarója. A síkespuszta növényszövetkezeteinek ökologiai és szociologiai jellemzése. – Debreceni Szemle. (Geciteerd op gezag van Wendelberger, 1950).
SOÓ, R. (1940): Vergangenheit und Gegenwart der pannonischen Flora und Vegetation. – Nova Acta Leopold. N.F. **9** (56): 1–49.
SOÓ, R. (1945): A kárpátmedence növényszövetkezetei rendszerének áttekintése (Conspectus associationum plantarum regionis florae carpato-pannonicae). – In: SOÓ, R.: Növényföldrajz-Geobotanica, Budapest, p. 185–196. (Geciteerd op gezag van Wendelberger, 1950).
SOÓ, R. (1947a): Revue systématique des associations végétales des environs de Kolozsvár. – Acta Geobot. Hungarica S.N. **1**, 6: 3–50.
SOÓ, R. (1947b): Conspectus des groupements végétaux dans les Bassins Carpathiques. 1. Les associations halophiles. – Debrecen, Edit. Inst. Bot. Univ., 60 pp.
SOÓ, R. (1949): Les associations végétales de la Moyenne-Transylvanie. II. Les associations des marais, des prairies et des steppes. – Acta Geobot. Hungarica S.N. **1**, 6: 3–107.
SOÓ, R. (1957): Systematische Übersicht der pannonischen Pflanzengesellschaften I. – Acta Bot. Acad. Scient. Hung. **3**: 317–373.
SØRENSEN, T. (1953): A revision of the Greenland species of Puccinellia Parl. with contributions to our knowledge of the arctic Puccinellia flora in general. – Meddel. om Grønland **136** (3): 1–179.
STÄRCKE, A. (1944–45): Het kweken van wilde planten. – In Weer en Wind **8**: 102–105, 133–137 en 151–153.
STEGGEWENTZ, J. H. (1933): De invloed van de getijbeweging van zeeën en getijrivieren op de stijghoogte van grondwater. – Delft, W. D. Meidema N.V., 138 pp.
STEINDÓRSSON, S. (1951): A list of Icelandic plantsociations. – Akureyri, Prentverk Odds Björnssonar H. F., 14 pp.

STEINDÓRSSON, S. (1954): The coastline vegetation at Gásar in Eyjafjördur in the north of Iceland. – Nytt Mag. Bot. 3: 203–212.
STEINFÜHRER, A. (1955): Die Pflanzengesellschaften der Schleiufer und ihre Beziehungen zum Salzgehalt des Bodens. – Jahrb. Heimatgesellschaft des Kreises Eckernförde e.V. **13**: 3–47.
STEPHENSON, T. A. en A. (1949): The universal features of zonation between tides-marks on rocky coasts. – Jour. Ecol. **37**: 289–305.
STERNER, R. (1933): Vegetation och flora i Kalmarsunds skärgård. – Acta Horti Gotoburgensis; Meddel. Göteborgs Bot. Trädgård **8**: 189–280.
STEVENSON, E. H. (1913): Notes on the vegetation of Weston Bay, Somerset. – Jour. Ecol. **1**: 162–166.
STOCKER, O. (1924): Beiträge zum Halophytenproblem. Ökologische Untersuchungen an Strand- und Dünenpflanzen des Darsz (Vorpommern). – Zeitschr. Bot. **16**: 289–330.
STRAATEN, L. M. J. U. VAN (1955): Composition and structure of recent marine sediments in the Netherlands. – Leidse Geol. Meded. **19**: 1–108.
TADROS, T. M. (1953): A phytosociological study of halophilous communities from Mareotis (Egypt). – Vegetatio **4**, 1953–'54: 102–124.
TADROS, T. M. en ATTA, B. A. M. (1958): Further contribution to the study of the sociology and ecology of the halophilous plant communities of Mareotis (Egypt). – Vegetatio **8**, 1958–'59: 137–160.
TAMBS-LYCHE, H. (1957): Daily observations of surface temperature and salinity at the Biological Station during 1951 and 1952. – Univ. Bergen Årbok, Naturv. Rekke **7**: 1–32.
TANSLEY, A. G. (1939 en 1949): The British Islands and their vegetation. – Cambridge, Univ. Press; 1e druk, 1939, 38 + 930 pp; 2e druk, 1949, 66 + 930 pp.
TOORN, J. VAN DER (1959): De vegetatie van gebied ‚Paal Q' op Schiermonnikoog. – getypt verslag, 37 pp.
ŢOPA, E. (1939): La végétation des halophytes du Nord de la Roumanie en connexion avec celle du reste du pays. – Bul. Fac. Ştiinţe din Cernăuţi **13**: 58–80.
TUOMIKOSKI, R. (1942): Untersuchungen über die Untervegetation der Bruchmoore in Ostfinnland. I. Zur Methodik der pflanzensoziologischen Systematik. – Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo **17** (1): 200 pp.
TURMEL, J.-M. (1949): Végétation de la côte Ouest du Cotentin. – Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. **28**: 1–71.
TURMEL, J.-M. (1956): Écologie des prés-salés: Morphologie, circulation et salinité des eaux. – Bull. Lab. Marit. Dinard **42**: 41–49.
TURMEL, J.-M. (1957): Formation des mares et des ruisseaux dans les prés-salés des estuaires de l'Ouest du Cotentin. – Bull. Lab. Marit. Dinard **43**: 79–91.
TUTIN, T. G. (1942): Biological flora of the British Isles. Zostera L. – Jour. Ecol. **30**: 217–226.
TÜXEN, J. (1960): Zur systematischen Stellung des Ruppion-Verbandes. – Mitteil. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N.F. **8**: 180.
TÜXEN, R. (1937): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. – Mitteil. Flor.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen **3**: 1–170.
TÜXEN, R. (1950): Grundrisz einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. – Mitteil. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N.F. **2**: 94–175.
TÜXEN, R. (1955): Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. – Mitteil. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N.F. **5**: 155–176.
TÜXEN, R. (1956): Vegetationskarte der Ostfriesischen Inseln: Baltrum.
TÜXEN, R. (1957): Die Pflanzengesellschaften des Auszendeichslandes von Neuwerk. – Mitteil. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N.F. **6/7**: 205–234.
TÜXEN, R. (1961): Beitrag zur Vereinheitlichung des pflanzensoziologischen Systems für West- und Mitteleuropa. Besprechung am 25./26. März 1961 in der Bundesanstalt für Vegetationskartierung, Stolzenau/Weser. – gestencild rapport, 3 + 8 pp.
TÜXEN, R. ed. (1962): Contribution à l'unification du système phytosociologique pour l'Europe Moyenne et Nord-Occidentale. – Melhoramento **15**: 137–151.
TÜXEN, R. en OBERDORFER, E. (1958): Die Pflanzenwelt Spaniens. II. Teil. Eurosibirische

Phanerogamen-Gesellschaften Spaniens. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel **32**: 1–328.
TÜXEN, R. en WESTHOFF, V. (1963): Saginetea maritimae, eine Gesellschaftsgruppe im wechselhalinen Grenzbereich der europäischen Meeresküsten. – Mitteil. Flor.-soziol. Arbeitsgem. N.F. **10**: 116–129.
VEEN, J. VAN (1950): Eb- en Vloedschaarsystemen in de Nederlandse getijwateren. – Tijdschr. Kon. Ned. Aardr. Gen. **67**: 303–325.
VEEN, J. VAN (1953): Organogene landaanwinningsproeven in het Haringvliet. – Berichten Ned. Ver. Landaanwinning **3**: 1–24.
VERHOEVEN, A. G. (1924): Aantekeningen over landaanwinning en dijkbouw in Zeeland. – De Ingenieur **1924** (11): 16 pp.
VERHOEVEN, A. G. (1935): Onderzoek inzake de meest economische en doeltreffende wijze voor de bevordering van de landaanwinning op de Groninger en Uithuizer Wadden. – Rapport Rijkswaterstaat, 56 pp.
VERHOEVEN, A. G. (1938): Fixation de terres alluviales. – Congrès Intern. Géogr. Amsterdam. Exc. A: Zeeland, p. 101–137.
VERHOEVEN, A. G. (1951): Bevordering der landaanwinning in en inpoldering van een gedeelte van het Zuider-Sloe. – Voordrachten gehouden voor het Kon. Inst. van Ingenieurs **36**: 579–604.
VERHOEVEN, B. (1953): Over de zout- en vochthuishouding van geïnundeerde gronden. – Versl. Landbouwk. Onderz. **59**: 1–202.
VERHOEVEN, B. (1962): On the calciumcarbonate content of young marine sediments. – Neth. Jour. Agric. Sci. **10**: 58–71.
VERHOEVEN, B. (1963): On the calciumcarbonate content of young marine sediments. – Bull. Intern. Inst. Land Reclamation and Improvement **4**: 1–27.
VERHOEVEN, B.; BAKKER, D.; KLUYTENAAR, J. en SIEBEN, W. H. (1957): Over het in cultuur brengen van de Quarlespolder. – Van Zee tot Land **20**: 1–43.
VICHEREK, J. (1962): Rostlinná společenstva jihomoravské halofytní vegetace. – Fac. Sci. Univ. J. E. Purkyně Brno Publ. **430**: 65–96.
VLIEGER, J. (1937): Aperçu sur les unités phytosociologiques supérieures des Pays-Bas. – Ned. Kruidk. Arch. **47**: 335–353.
VLIEGER, J. (1938): Plantensociologische aanteekeningen in Oostelijk Zeeuwsch-Vlaanderen. – Ned. Kruidk. Arch. **48**: 35–43.
VODERBERG, K. (1955): Die Vegetation der neugeschaffenen Insel Bock. – Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. **135**: 232–260.
VODERBERG, K. en FRÖDE, E. (1958): Die Vegetationsentwicklung auf der Insel Bock. – Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. **138**: 214–229.
VODERBERG, K. en FRÖDE, E. (1963): Die Vegetationsentwicklung auf der Insel Bock in den Jahren 1956–1961. – Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. **140**: 19–26.
VRIES, D. M. DE (1935): Plantengezelschappen als kenteeken van het keukenzoutgehalte van den bodem. – Ned. Kruidk. Arch. **45**: 97–121.
VRIES, D. M. DE (1940): De plantengroei van de aanslibbingen in het noorden van Nederland. 54 pp. – In: Feekes, W.; Scheygrond, A. en De Vries, D. M. (1940): Botanische landschapsstudies in Nederland. – Groningen, J. B. Wolters, 151 pp.
VRIES, V. DE (1950): Vlieland, landschap en plantengroei. – Leiden, Brill, 119 pp.
VRIES, V. DE (1961): Vegetatiestudie op de westpunt van Vlieland. – Gorinchem, Noorduyn en Zn., 187 pp.
VYVERE, P. VANDE (1957): De flora van het Zwin. – Meded. Belgische Nat. Ver. Leraren Biologie **3** (3–4): 9 pp.
WALTER, H. (1949): Grundlagen der Pflanzenverbreitung. 1. Teil: Standortslehre. – Stuttgart, E. Ulmer, 525 pp.
WALTER, H. (1954): Grundlagen der Pflanzenverbreitung. II. Teil: Arealkunde. – Stuttgart, E. Ulmer, 245 pp.
WARMING, E. (1906): Dansk Plantevaekst. 1. Strandvegetation. – København, Nordisk Forlag, 325 pp.
WATT, A. S. (1947): Pattern and process in the plant community. – Jour. Ecol. **35**: 1–22.

WEAVER, J. E. en CLEMENTS, F. E. (1929): Plant ecology. – New York, McGraw-Hill Book Cy. Inc., 20 + 520 pp.
WEEVERS, TH. (1940): De flora van Goeree en Overflakkee dynamisch beschouwd. – Ned. Kruidk. Arch. **50**: 285–354.
WENDELBERGER, G. (1943): Die Salzpflanzengesellschaften des Neusiedler Sees. – Wiener Bot. Zeitschr. **92**: 124–144.
WENDELBERGER, G. (1950): Zur Soziologie der kontinentalen Halophytenvegetation Mitteleuropas. Unter besonderer Berücksichtigung der Salzpflanzengesellschaften am Neusiedler See. – Denkschr. Österreich. Akad. Wissensch. **108** (5): 1–180.
WESTHOFF, V. (1941): Systematik der Pflanzengesellschaften (Griend). – Ned. Kruidk. Arch. **51**: 57–59.
WESTHOFF, V. (1943a): Voorloopig overzicht van de gezelschappen van het Ruppion maritimae Br.-Bl. 1931. n.n. – In: Waterplantengemeenschappen in Nederland. – Gestencild rapport, p. 5–7.
WESTHOFF, V. (1943b): Plantensociologisch onderzoek, in het bijzonder van de Waddeneilanden. – Hand. 29e Ned. Nat. en Geneesk. Congres, Amsterdam: 27–41.
WESTHOFF, V. (1947a): De vegetatie der duinen en wadgebieden van Terschelling, Vlieland en Texel. – Getypt manuscript van diss.
WESTHOFF, V. (1947b): The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch Islands of Terschelling, Vlieland and Texel. – 's-Gravenhage, C. J. van der Horst, 131 pp.
WESTHOFF, V. (1949): Landschap, flora en vegetatie van de Botshol. – Baambrugge, uitg. Stichting Comm. voor de Vecht en het Oostelijk en Westelijk Plassengebied, 102 pp.
WESTHOFF, V. (1950): Het associatie-begrip in geografisch verband. – Ned. Kruidk. Arch. **57**: 98–100.
WESTHOFF, V. (1951a): De Boschplaat op Terschelling. – Natuur en Landschap **5**: 3–20.
WESTHOFF, V. (1951b): De Weidechampignon (Agaricus campestris Fr.) in en om de zilvermeeuwenkolonie van de Boschplaat op Terschelling. – Fungus **21**: 33–36.
WESTHOFF, V. (1954): Landschap en plantengroei van Schiermonnikoog. – Natuur en Techniek **22**: 1–10.
WESTHOFF, V. (1958): Biotische factoren. – In: Het milieu van onze gewassen. – Den Haag, Min. L., V. en V.; p. 82–103.
WESTHOFF, V. (1961): Overzicht der hogere vegetatie-eenheden in het vegetatiesysteem van gematigd West- en Midden-Europa, opgesteld na en n.a.v. de Intern. Syntax. Conf. te Stolzenau/Weser, West-Duitsland, 23–27 maart 1961. – gestencild rapport, 11 pp.
WESTHOFF, V. en BEEFTINK, W. G. (1950): De vegetatie van duinen, slikken en schorren op de Kaloot en in het Noord-Sloe. – De Levende Natuur **53**: 124–133 en 225–233.
WESTHOFF, V. en BROUWER, G. A. (1951): De natuurwetenschappelijke betekenis van het staatsnatuurmonument de Boschplaat op Terschelling. – Amsterdam, C.C. voor Natuur- en Landschapsbescherming, 40 pp.
WESTHOFF, V.; DIJK, J. W. en PASSCHIER, H. (1942): Overzicht der plantengemeenschappen in Nederland. 1e druk. – Bibl. Ned. Natuurhist. Ver. **7**: 79 pp.
WESTHOFF, V.; DIJK, J. W.; PASSCHIER, H. en SISSINGH, G. (1946): Overzicht der plantengemeenschappen in Nederland. 2e druk – Bibl. Ned. Natuurhist. Ver. **7**: 118 pp.
WESTHOFF, V. en SEGAL, S. (1961): Cursus vegetatiekunde, 12–17 juni 1961, op Terschelling. – Amsterdam, gestencild rapport Hugo de Vrieslab., 25 pp.
WESTHOFF, V. en VAN LEEUWEN, CHR. G. (1961): Ökologische und systematische Beziehungen zwischen natürlicher und anthropogener Vegetation. Vortrag während Symposion ‚Anthropogene Vegetation' der Intern. Ver. für Vegetationskunde, Stolzenau/Weser, 29. März 1961. – Gestencild rapport RIVON, Bilthoven, 15 pp.
WESTHOFF, V.; VAN LEEUWEN, CHR. G. en ADRIANI, M. J. (1961): Enkele aspecten van vegetatie en bodem der duinen van Goeree, in het bijzonder de contactgordels tussen zout en zoet milieu. – Jaarboek 1961 Wetensch. Gen. Goeree en Overflakkee: 1–127.
WIEHE, P. O. (1935): A quantitative study of the influence of tide upon populations of Salicornia europaea. – Jour. Ecol. **23**: 323–333.

WIENER, N. (1954): The human use of human beings. Cybernetics and Society. – New York, Doubleday and Cy, 199 pp.

WIGGERS, A. J. (1955): De wording van het Noordoostpoldergebied. – Van Zee tot Land **14**: 1–214.

WILHELM, H. (1937): Beiträge zur Pflanzengeographie der mediterranen Sandstrand- und Küstendünengebiete. – Feddes Rep. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. **96**: 1–124.

WILLKOMM, M. (1852): Die Strand- und Steppengebiete der Iberischen Halbinsel und deren Vegetation. – Leipzig, F. Fleischer, 285 pp.

WILLKOMM, M. (1896): Die Vegetation der Erde. I. Teil. Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der Iberischen Halbinsel. – Leipzig, W. Engelmann, 16 + 395 pp.

WOHLENBERG, E. (1933a): Über die tatsächliche Leistung von Salicornia herbacea L. im Haushalt der Watten. – Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland N.F. **19**, Heft 2. Abh. 3, 1932–'35: 1–20.

WOHLENBERG, E. (1933b): Das Andelpolster und die Entstehung einer charakteristischen Abrasionsform im Wattenmeer. – Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland N.F. **19**, Heft 2, Abh. 4, 1932–'35: 1–10.

WOHLENBERG, E. (1934): Biologische Landgewinnungsarbeiten im Wattenmeer. – Der Biologe **3**: 182–183.

WOHLENBERG, E. (1936): Biologische Forschung und Praxis an der Westküste (Husum). – Jahrb. Heimatbundes ‚Nordfriesland' **23**: 8 pp.

WOHLENBERG, E. (1937): Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. – Helgoländer Wiss. Meeresunters. **1**: 1–92.

WOHLENBERG, E. (1938): Biologische Kulturmasznahmen mit dem Queller (Salicornia herbacea L.) zur Landgewinnung im Wattenmeer. – Westküste **1** (2): 52–104.

WOHLENBERG, E. (1939): Die Nutzanwendung biologischer Erkenntnisse im Wattenmeer zu Gunsten der praktischen Landgewinnung an der deutschen Nordseeküste. – Conseil Perm. Int. pour l'Explor. de la Mer, Extrait du Rapports et Procès-Verbaux **59**: 125–130.

WOHLENBERG, E. (1956): Die Versalzung im Gotteskoog (Nordfriesland) nach biologischen und chemischen Untersuchungen. – Die Küste **5**: 113–145.

WOHLENBERG, E. en PLATH, M. (1953): Produktionsbiologische Untersuchungen auf eingedeichten Wattflächen. – Die Küste **2** (1): 5–23.

WOHLENBERG, E. en SNUIS, H. (1955): Anwachs, Landgewinnung und Deichbau in Nordfriesland. – Schriften des Nissenhauses in Husum **3**: 1–40.

YAPP, R. H.; JOHNS, D. en JONES, O. T. (1917): The salt marshes of the Dovey estuary. – Part II: Yapp, R. H. en Johns, D.: The salt marshes. – Jour. Ecol. **5**: 65–103.

ZONNEVELD, I. S. (1960): De Brabantse Biesbosch. Een studie van bodem en vegetatie van een zoetwatergetijdendelta. – A. Engelse samenvatting met tekstfiguren en tabellen. Wageningen, Pudoc, 210 pp. – B. Nederlandse tekst, 396 pp. – C. Bijlagen, 17 stuks.

ZUUR, A. J. (1948): Stuiven bij mariene gronden. – Maandbl. Landbouwvoorl. **5**: 518–522.

ZUUR, A. J. (1954): Bodemkunde der Nederlandse bedijkingen en droogmakerijen. B. De hoofdsamenstelling en enkele andere zg. chemische bestanddelen van de op het water gewonnen gronden. – Kampen, Directie van de Wieringermeer, gestencild rapport, 100 pp.

ZUUR, A. J. (1958): Bodemkunde der Nederlandse bedijkingen en droogmakerijen. C. Het watergehalte, de indroging en enkele daarmede samenhangende processen. – Kampen, Directie van de Wieringermeer, gestencild rapport, 98 pp.

ZUUR, A. J. (1961): Initiële bodemvorming bij mariene gronden. – Meded. Landbouwhogeschool en Opzoekingsstations Staat Gent **26**: 7–33.

ZIJLSTRA, K. (1934): Plantengroei en landaanwinning. – Ned. Kruidk. Arch. **44**: 101–102.

TABEL 5.
Overzicht van de voornaamste successiereeksen op de slikken en schorren in ZW-Nederland

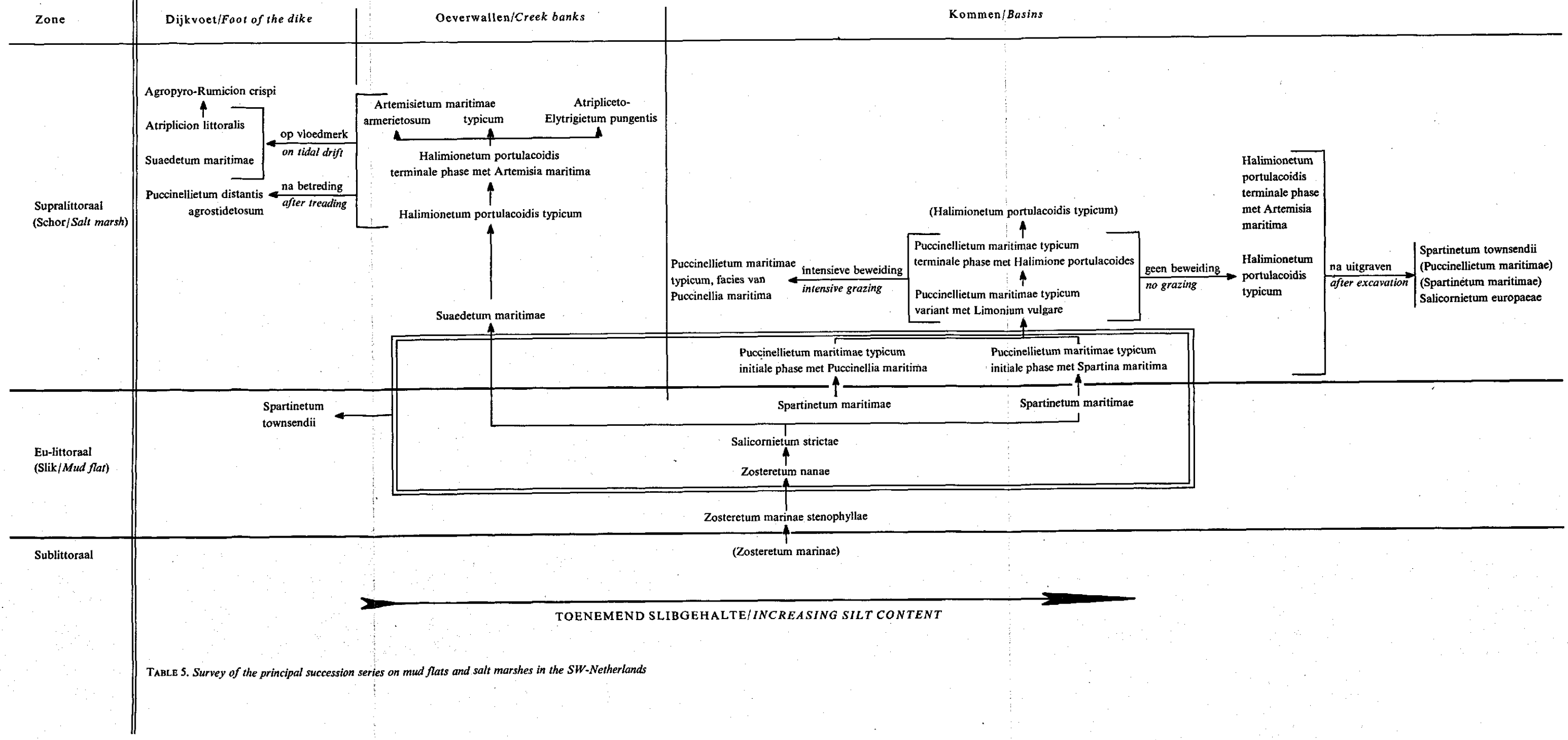

TABLE 5. *Survey of the principal succession series on mud flats and salt marshes in the SW-Netherlands*

FIG. 6.

Zonering van de voornaamste syntaxa langs het Schelde-estuarium en het Oosterschelde-bekken

Elke ingemeten grens is aangegeven met de gemiddelde hoogte t.o.v. NAP. Op de ordinaat is de hoogte t.o.v. de gemiddelde bovengrens van het *Puccinellietum maritimae* uitgezet. De abscis geeft de verschillende terreinen aan, voor het Schelde-estuarium op schaal 1:375.000.

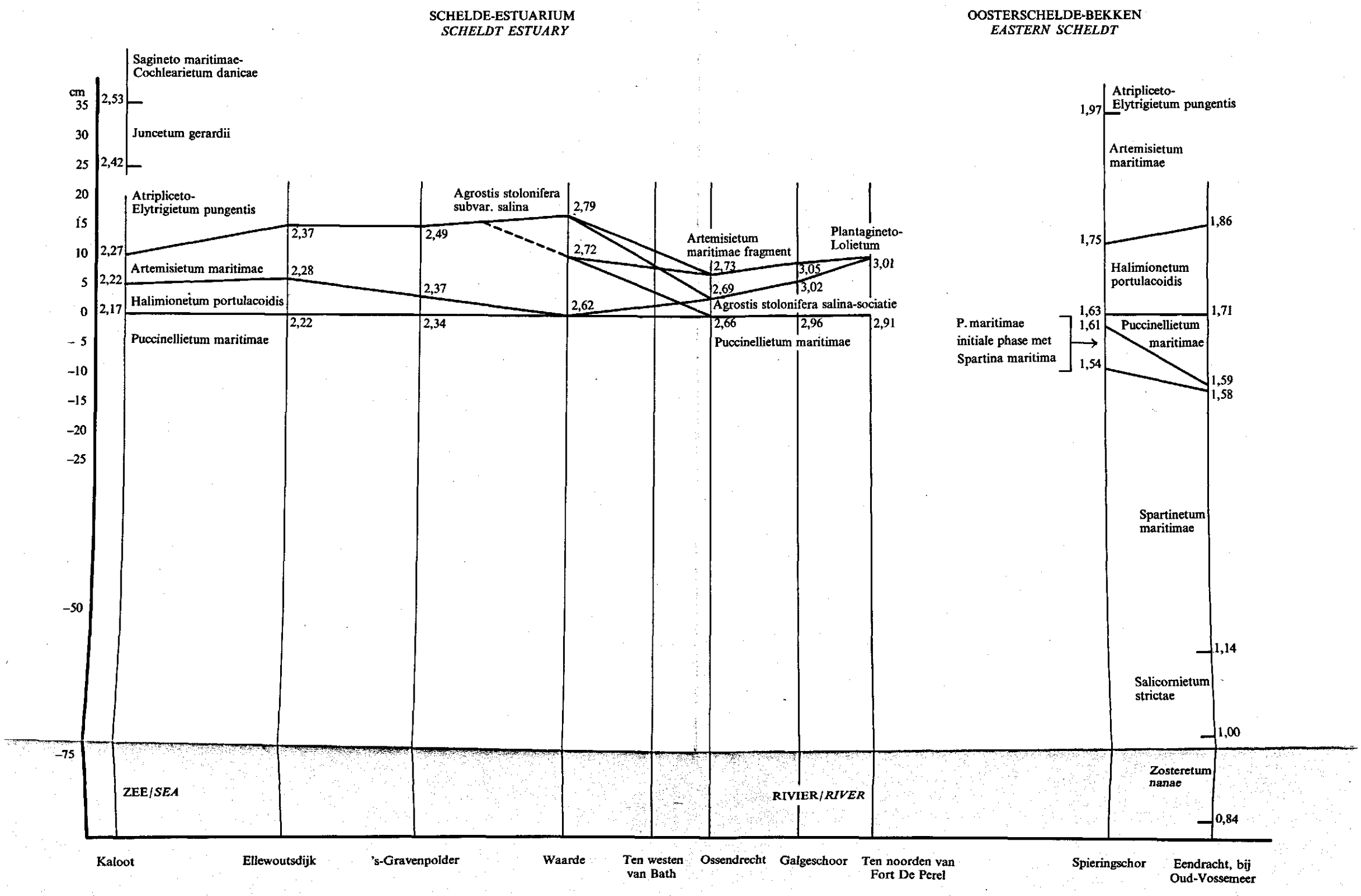

FIG. 6. *Zonation of the principal communities along the estuary of the river Scheldt and along the Eastern Scheldt*

Each measured boundary-line is indicated by its average level above NAP (Normal Amsterdam Level, Ordnance Datum). Ordinate: level with respect to the average upper limit of the Puccinellietum maritimae. *Abscis: the localities investigated, for the estuary of the river Scheldt on scale* 1:375.000.

TABEL 6.

Overzicht van de voornaamste successiereeksen op strandvlakten in ZW-Nederland

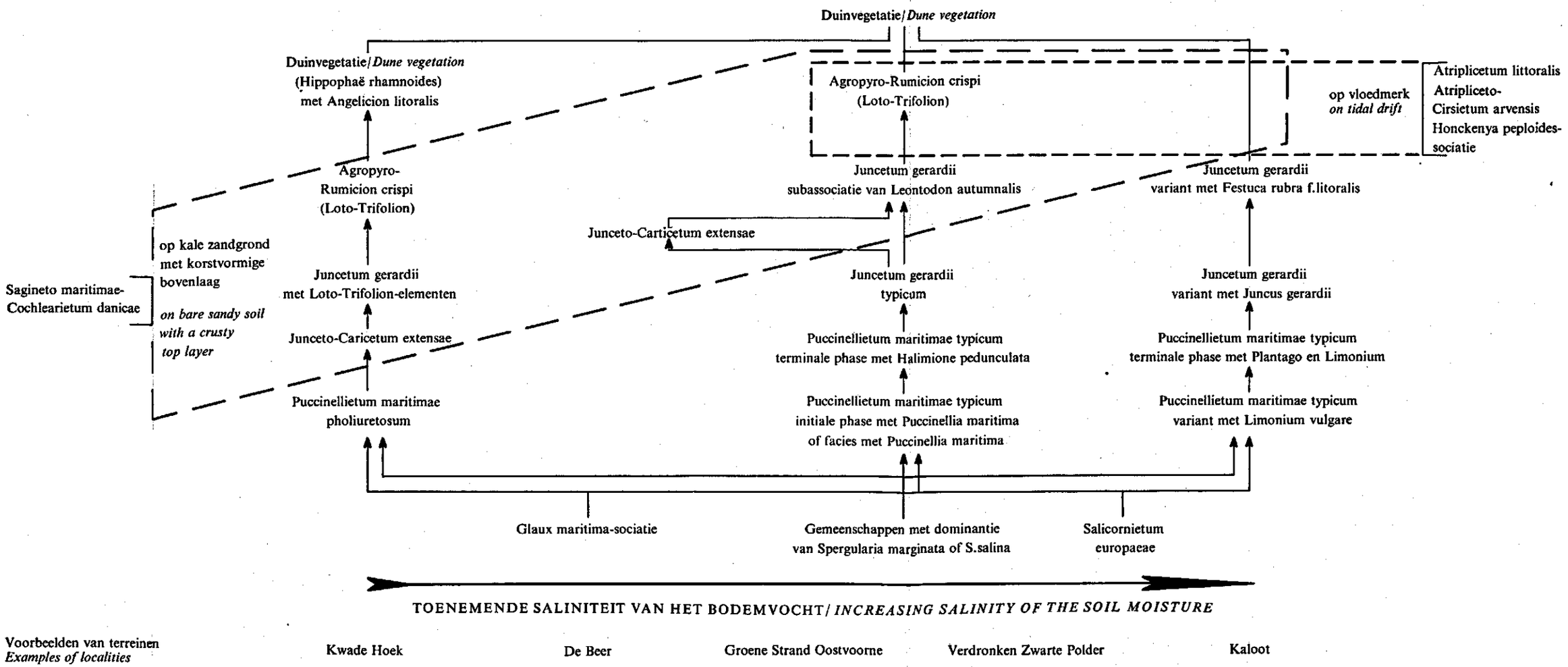

TABLE 6. *Survey of the principal succession series on beach plains in the SW-Netherlands*

TABEL 7

Overzicht van de geografische verspreiding van de hogere syntaxa, waarin de Europese zoutplantengemeenschappen zijn ingedeeld

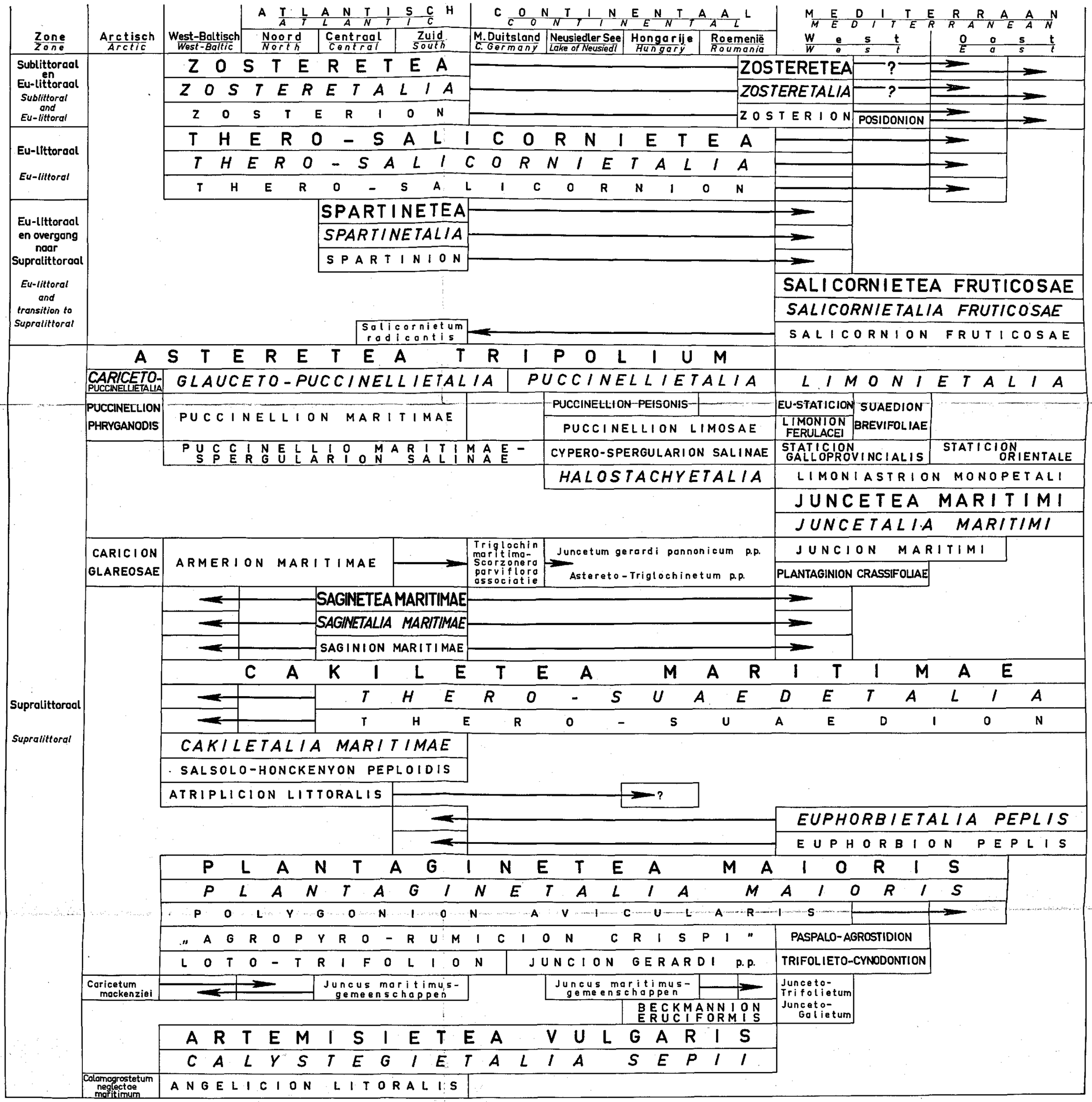

Table 7 *Survey of the geographical distribution of the higher vegetation units in which the European halophytic communities have been classified*

Tabel 8

Puccinellion maritimae (Puccinellietum maritimae en Halimionetum portulacoidis) in ZW-Nederland

	Puccinellietum maritimae typicum					Puccinellietum maritimae pholiuretosum[4]	Puccinellietum maritimae agrostidetosum	P. maritimae typicum et agrostidetosum, variant met Aster tripolium	Halimionetum portulacoidis	
	typische vorm	variant met Limonium vulgare	initiale phase met Spartina maritima	terminale phase met Plantago maritima en Limonium vulgare	terminale phase met Halimione pedunculata				typische vorm	terminale phase met Artemisia maritima
Kolom	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Aantal opnamen	124	26	23	9	9	9	45	7	40	41
Kentaxa Puccinellietum maritimae										
Puccinellia maritima (preferent)[1]	100(2-5)	96(+-5)	100(2-5)	100(1-3)	100(3-5)	100(1-4)	100(2-5)	86(+-4)	92(+-2)	76(+-2)
Halimione pedunculata	-	-	-	-	100(+-2)	67(+-3)	-	-	-	-
Kentaxon Halimionetum portulacoidis										
Halimione portulacoidis	83(+-2)	96(+-2)	39(+-1)	100(+-2)	44(+)	22(+)	2(+)	59(+-2)	100(3-5)	100(3-5)
Kentaxa Puccinellion maritimae										
Bostrychia scorpioides	21(+-4)	42(+-5)	83(+-5)	-	-	-	-	-	37(+-4)	32(+-3)
Catenella opuntia	1(2)	12(+-1)	-	-	-	-	-	-	2(+)	2(1)
Spergularia salina	-	-	-	-	-	33(+)	4(+)	-	-	-
Differentiërende soortencombinatie Glauceto-Puccinellietalia										
Limonium vulgare	73(+-2)	100(3-5)	87(+-2)	100(3-5)	33(+-1)	22(+)	-	59(+)	60(+-2)	63(+-1)
Spergularia marginata	73(+-2)	69(+-2)	9(+)	100(+-1)	100(+-1)	100(+-2)	-	43(+-1)	42(+-2)	37(+-1)
Kentaxa Asteretea tripolium										
Aster tripolium	98(+-2)	81(+-2)	83(+-3)	67(+-2)	100(+-2)	100(+-3)	82(+-2)	100(3-5)	97(+-2)	98(+-2)
Triglochin maritima	86(+-4)	81(+-4)	78(+-3)	100(+-2)	67(+-2)	22(1-2)	62(+-4)	29(+-1)	62(+-2)	39(+-1)
Plantago maritima	65(+-4)	54(+-2)	-	100(2-3)	78(+-1)	100(+-4)	20(+-1)	59(+-3)	65(+-2)	51(+-1)
Kentaxa Thero-Salicornion, Thero-Suaedion en Spartinion										
Salicornia europaea	78(+-2)	92(+-2)	96(+-2)	100(1-2)	100(+-2)	89(1-2)	-	71(+-1)	40(+-1)	32(+-1)
Suaeda maritima	64(+-2)	96(+-2)	39(+-1)	67(1-2)	100(+-2)	56(+-2)	-	100(1-3)	60(+-2)	49(+-2)
Spartina maritima	6(+)	12(+-1)	100(2-5)	-	-	-	-	-	-	-
Fucus vesiculosus var. lutarius	4(+-2)	12(1-3)	57(+-3)	-	-	-	-	-	-	-
Spartina townsendii	50(+-2)	46(+)	61(1-2)	22(+-1)	22(+-2)	11(+)	11(+-1)	59(+-2)	35(+-2)	24(+)
Differentiërende soortencombinatie en andere kenmerkende taxa Armerion maritimae										
Glaux maritima	50(+-2)	35(+-2)	-	33(+-1)	78(+-2)	11(+)	56(+-2)	43(+-1)	15(+-1)	7(+-2)
Juncus gerardii	2(+)	-	-	11(+-1)	67(1-3)	11(+)	36(+-5)	-	-	-
Agrostis stolonifera subvar. salina[2]	-	-	-	-	-	56(1-4)	71(+-3)	14(+)	-	-
Parapholis strigosa[3]	-	4(+)	-	33(+-1)	11(+)	100(+-3)	-	-	-	-
Armeria maritima	6(+-1)	4(+)	-	67(+-1)	11(+)	-	-	-	-	2(1)
Festuca rubra f. litoralis	14(+-2)	15(+-1)	-	56(+-1)	11(+)	22(+)	4(+)	43(+)	62(+-1)	85(+-3)
Artemisia maritima	5(+-1)	4(+)	-	-	-	11(+)	-	-	-	93(+-3)
Taxa kenmerkend voor vloedmerken										
Atriplex hastata	25(+-2)	-	-	-	-	-	40(+-2)	59(+-4)	5(+)	15(+-1)
Elytrigia pungens	1(+)	-	-	-	-	-	4(+)	14(+)	22(+)	32(+-1)

Addenda: Kolom 6: Elytrigia juncea 56(+-1), Cochlearia anglica 44(+-1), Euphrasia litoralis 11(+); Kolom 7: Scirpus maritimus var. compactus 42(+-2), Phragmites communis 13(+), Alopecurus geniculatus 4(+-2), Cochlearia officinalis 4(1), Ranunculus sceleratus 4(+), Scirpus lacustris ssp. glaucus 2(+); Kolom 8: Cochlearia officinalis 14(+), Elytrigia juncea 14(+), Atriplex littoralis 14(+).

1) Tevens(selectief) kentaxon van het Puccinellion maritimae.
2) Waarschijnlijk kentaxon van het Agropyro-Rumicion crispi (onderverbond Loto-Trifolion), transgrediërend in de Glauceto-Puccinellietalia doch voornamelijk in het Armerion maritimae.
3) Kentaxon van het Saginion maritimae, transgrediërend in de Glauceto-Puccinellietalia doch voornamelijk in het Armerion maritimae.
4) Opnamen afkomstig van de Nederlandse Waddeneilanden, welwillend ter beschikking gesteld door Dr. V. Westhoff (Zeist).

Table 8. Puccinellion maritimae (Puccinellietum maritimae and Halimionetum portulacoidis) in the SW-Netherlands

Tabel 9

Artemisietum maritimae in ZW-Nederland

	Artemisietum maritimae typicum		Artemisietum maritimae armerietosum	Artemisietum maritimae agrostidetosum	
	initiale phase met Artemisia maritima	typische vorm		typische vorm	fragment
Kolom	1	2	3	4	5
Aantal opnamen	11	61	14	24	31
Kentaxon Artemisietum maritimae					
Artemisia maritima	100(4-5)	93(+-3)	100(+-2)	71(1-3)	-
Differentiërende soortencombinatie en andere kenmerkende taxa van het Armerion maritimae					
Armeria maritima	-	2(+)	86(+-2)	-	-
Festuca rubra f. litoralis	82(+-2)	100(3-5)	100(4-5)	100(1-5)	100(3-5)
Glaux maritima	-	33(+-1)	64(+-2)	87(+-2)	65(+-2)
Juncus gerardii	-	-	29(+-2)	4(2)	48(+-3)
Parapholis strigosa[1]	-	5(+-1)	7(1)	4(+)	-
Agrostis stolonifera subvar. salina[2]	-	-	-	87(1-5)	97(+-5)
Kentaxa Puccinellion maritimae					
Puccinellia maritima	55(+-1)	43(+-2)	43(+-2)	8(+-1)	19(+-1)
Halimione portulacoides	100(1-3)	98(+-3)	100(+-2)	25(+)	-
Bostrychia scorpioides	9(+)	5(+-2)	-	-	-
Spergularia salina	-	-	-	-	3(+)
Differentiërende soortencombinatie Glauceto-Puccinellietalia					
Limonium vulgare	45(+)	66(+-2)	93(+-3)	50(+-2)	-
Spergularia marginata	9(+)	72(+-2)	93(+-2)	75(+-2)	-
Kentaxa Asteretea tripolium					
Aster tripolium	100(+-1)	100(+-2)	93(+-2)	96(+-1)	74(+-1)
Plantago maritima	64(+-1)	72(+-3)	93(+-2)	100(+-2)	42(+-2)
Triglochin maritima	27(+)	29(+-1)	71(+-1)	46(+-1)	48(+-1)
Kentaxa Thero-Salicornion, Thero-Suaedion en Spartinion					
Salicornia europaea	-	30(+-1)	50(+-1)	-	-
Suaeda maritima	9(+)	31(+-1)	50(+-1)	-	-
Spartina townsendii	36(+)	13(+)	7(+)	12(+)	-
Andere taxa					
Elytrigia pungens	9(+)	31(+-2)	50(+-2)	33(+-2)	42(+-3)
Atriplex hastata	-	11(+)	7(+)	87(+-2)	65(+-2)
Lolium perenne	-	-	-	12(+)	23(+-2)

Addendum: Kolom 5: Hordeum secalinum 16(+-2), Phragmites communis 16(+-2), Scirpus maritimus var. compactus 16(+), Trifolium fragiferum 6(+-1), Alopecurus geniculatus 6(+), Festuca arundinacea 6(+), Plantago major 3(+), Cochlearia officinalis 3(+).

[1]) Kentaxon van het Saginion maritimae, transgrediërend in de Glauceto-Puccinellietalia doch voornamelijk in het Armerion maritimae.

[2]) Waarschijnlijk kentaxon van het Agropyro-Rumicion crispi (onderverbond Loto-Trifolion), transgrediërend in de Glauceto-Puccinellietalia doch voornamelijk in het Armerion maritimae.

Table 9. Artemisietum maritimae in the SW-Netherlands

Tabel 10

Presentie en abundantie-dominantie van enige soorten in het Armerion maritimae en andere, floristisch verwante gemeenschappen langs de Westeuropese kust (naar gegevens verzameld uit de literatuur)

	Artemisietum maritimae	Juncetum gerardii	Gemeenschappen met Sagina maritima en Plantago coronopus	Junceto-Caricetum extensae	Gemeenschappen met Juncus maritimus en Oenanthe lachenalii	Juncetum gerardii typicum	Juncetum gerardii subass. met Leontodon autumnalis	Juncetum gerardii dominantie van Juncus gerardii	Juncetum gerardii dominantie van Festuca rubra	Juncetum gerardii dominantie van Agrostis stolonifera
Kolom	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Aantal terreinen	18	25	10	13	14	18	10	15	11	6
Aantal opnamen	147	358	115	102	59	181	40	141	77	27
Artemisia maritima	100(+-5)	27(+-2)	56(+-1)	4(+-1)	12(+-2)	31(+-2)	-	17(+-1)	54(+-2)	-
Armeria maritima	55(+-2)	73(+-3)	77(+-3)	43(+-2)	27(+-2)	78(+-3)	62(+-2)	62(+-3)	100(+-3)	43(+-2)
Festuca rubra	100(1-5)	91(+-5)	100(+-5)	61(+-4)	42(+-5)	81(+-5)	100(1-4)	83(+-3)	100(3-5)	71(+-2)
Juncus gerardii	37(+-3)	94(+-5)	83(+-3)	86(+-4)	61(+-5)	91(+-5)	92(+-4)	100(3-5)	77(+-3)	100(+-3)
Glaux maritima	74(+-2)	82(+-4)	61(+-2)	96(+-3)	81(+-4)	81(+-4)	77(+-2)	87(+-4)	77(+-4)	43(+-3)
Cochlearia anglica	26(+-2)	14(+-1)	11(+)	14(+-1)	11(+-1)	19(+-2)	-	4(1-2)	23(+)	-
Carex extensa	-	9(+-2)	28(+)	93(+-4)	35(+-1)	6(+-1)	8(+-1)	4(+)	15(+-1)	-
Aster tripolium	81(+-2)	58(+-2)	22(+-1)	50(+-2)	58(+-1)	72(+-2)	15(+)	54(+-2)	85(+-2)	14(+)
Triglochin maritima	67(+-1)	71(+-3)	39(+-1)	93(+-2)	62(+-2)	84(+-3)	54(+-2)	71(+-3)	69(+-2)	57(+-2)
Plantago maritima	100(+-3)	85(+-3)	67(+-2)	64(+-3)	50(+-2)	97(+-3)	69(+-3)	92(+-3)	92(+-3)	29(2)
Limonium vulgare	81(+-3)	45(+-3)	44(+-1)	25(+)	46(+-3)	62(+-3)	-	42(+-3)	62(+-3)	29(+-3)
Spergularia marginata	74(+-2)	44(+-2)	28(+)	25(+)	27(+-1)	56(+-2)	8(+)	50(+-1)	54(+-2)	29(+-2)
Agropyron littorale	56(+-3)	29(+-3)	56(+-4)	11(+-2)	38(+-3)	31(+-2)	8(1)	29(+-2)	38(+-3)	-
Agrostis stolonifera	37(+-1)	82(+-4)	89(+-4)	79(+-4)	61(+-4)	72(+-4)	85(+-4)	75(+-3)	77(+-3)	100(3-5)
Juncus maritimus	8(+)	5(+-3)	6(+)	46(+-4)	70(+-5)					
Oenanthe lachenalii	-	-	-	7(+-2)	38(+-2)					
Leontodon autumnalis	-	27(+-1)	17(+)	39(+-2)	4(+-1)	-	92(+-1)	21(+)	15(+-1)	14(+-1)
Potentilla anserina	-	23(+-2)	33(+-3)	43(+-2)	27(+-3)	-	77(+-2)	17(+-2)	15(+)	43(+-2)
Trifolium repens	-	32(+-2)	56(+-3)	14(+-2)	15(+-2)	-	85(+-2)	21(+)	23(+-1)	71(+-2)
Carex distans	-	20(+-2)	50(+-3)	36(+-3)	27(+-2)	3(+-1)	38(+-2)	-	15(1-2)	14(2)
Lotus corniculatus	-	21(+-1)	44(+-3)	11(+-1)	12(+-1)	6(+)	38(+-1)	-	23(2)	43(+)
Leontodon nudicaulis	4(+-1)	9(+-1)	44(+-2)	29(+-2)	8(+-1)					
Parapholis strigosa	33(+-3)	33(+-3)	56(+-3)	21(+-3)	8(+)	41(+-3)	15(+)	33(+-3)	46(+-3)	-
Bupleurum tenuissimum	4(+-2)	12(+-3)	17(+-2)	-	4(+)					
Sagina maritima	-	17(+-1)	100(+-4)	-	-					
Cochlearia danica	-	18(+-2)	61(+-4)	-	8(+)					
Plantago coronopus	8(+-2)	24(+-2)	89(+-4)	21(+-1)	-					
Centaurium pulchellum	4(+)	29(+-2)	44(+-2)	54(+-2)	15(+-2)					
Centaurium vulgare	-	9(+)	17(+-1)	32(+-2)	-					

Table 10. Presence and combined estimation of some species in the Armerion maritimae and other, floristically allied communities along the Westeuropean coasts (according to data collected from the literature).

Tabel 11

Juncetum gerardii, Junceto - Caricetum extensae en Scirpetum rufi

	Juncetum gerardii				Junceto-Caricetum extensae uit ZW-Nederland	Junceto-Caricetum extensae[3]			Scirpetum rufi[3]
	Variant met Juncus gerardii	Overgang	Variant met Festuca rubra f.litoralis	Variant met Agrostis stolonifera subvar. salina		pholiuretosum initiale phase	pholiuretosum phase met Juncus maritimus	blysmetosum rufi	
Kolom	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Aantal opnamen	25	11	39	2	3	17	12	8	1
Kentaxon Juncetum gerardii									
Armeria maritima	84(+-2)	64(+-2)	92(+-3)	100(1)	-	47(+-2)	58(+-2)	12(+)	-
Kentaxa Junceto-Caricetum extensae									
Carex extensa	-	-	-	-	110(1-4)	100(+-4)	100(+-3)	100(+-4)	-
Euphrasia litoralis	-	-	-	-	-	59(+-2)	50(+-2)	100(+-3)	-
Triglochin palustris (locaal)	-	-	-	-	-	18(+)	-	50(+-1)	-
Kentaxon Scirpetum (Blysmetum) rufi									
Scirpus (Blysmus) rufus	-	-	-	-	-	-	-	87(+-2)	3
Differentiërende soortencombinatie en andere kenmerkende taxa Armerion maritimae									
Festuca rubra f. litoralis	92(+-3)	100(3-4)	100(2-5)	100(3)	100(1-3)	76(+-4)	67(1-5)	25(+-1)	-
Glaux maritima	100(+-3)	91(+-3)	97(+-3)	100(1-2)	100(2-3)	94(+-2)	100(+-2)	100(1-2)	-
Juncus gerardii	100(3-5)	100(3-4)	77(+-3)	50(+)	100(2-4)	94(+-4)	83(+-4)	100(+-5)	1
Artemisia maritima	44(+-1)	73(+-1)	69(+-1)	100(+)	-	24(+-1)	-	-	-
Parapholis strigosa[1]	60(+-2)	45(+-1)	67(+-3)	50(+)	67(1-2)	59(+-3)	33(+-2)	12(+)	-
Agrostis stolonifera subvar. salina[2]	8(1)	27(+-2)	13(+-1)	100(4-5)	100(+-2)	76(+-4)	92(+-4)	100(1-3)	4
Kentaxa Puccinellion maritimae									
Puccinellia maritima	16(+-3)	9(+)	41(+-2)	-	-	29(+-1)	-	-	-
Halimione portulacoides	44(+)	45(+)	74(+-1)	50(+)	-	-	-	-	-
Differentiërende soortencombinatie Glauceto-Puccinellietalia									
Limonium vulgare	96(+-3)	73(+-2)	87(+-3)	-	33(2)	18(+)	8(+)	-	-
Spergularia marginata	24(+-1)	36(+)	62(+-1)	100(+-1)	33(+)	41(+)	-	12(+)	-
Kentaxa Asteretea tripolium									
Plantago maritima	96(+-3)	100(1-3)	100(+-3)	100(+-1)	100(1-2)	82(+-3)	83(+-3)	12(+)	-
Aster tripolium	60(+-2)	45(+-2)	79(+-2)	100(+)	67(1)	76(+-2)	17(+-1)	62(+-2)	-
Triglochin maritima	60(+-2)	64(+-1)	87(+-2)	100(+-2)	33(+)	53(+-1)	33(+-2)	62(+)	-
Kentaxa Thero-Salicornion, Thero-Suaedion en Spartinion									
Salicornia europaea	32(+)	18(+)	49(+-1)	-	-	53(+-1)	17(+-1)	-	-
Suaeda maritima	28(+)	18(+)	15(+-1)	-	-	6(+)	-	-	-
Spartina townsendii	12(+)	-	26(+-2)	-	-	-	-	-	-
Andere taxa									
Elytrigia pungens	32(+-2)	45(+-1)	26(+-1)	100(+-1)	-	6(+)	-	-	-
Centaurium pulchellum	8(+-1)	9(1)	23(+-2)	-	33(1)	47(+-2)	42(+-1)	100(+-1)	1
Carex distans	4(+)	-	5(+)	-	-	6(2)	50(+-2)	37(+)	-
Atriplex hastata	-	27(+)	8(+)	100(+-1)	-	-	-	-	-
Lolium perenne	-	27(+)	3(+)	100(+)	-	-	-	-	-
Plantago coronopus	-	9(+)	3(+)	-	33(+)	6(+)	-	-	-
Phragmites communis	-	-	3(+)	-	67(+)	6(1)	-	75(+-1)	2
Potentilla anserina	-	-	-	50(+)	-	6(+)	17(+-2)	37(+-1)	2
Leontodon nudicaulis	-	-	-	-	-	6(+)	17(+)	75(+-1)	-
Centaurium vulgare	-	-	-	-	-	6(+)	17(+)	25(+)	-
Leontodon autumnalis	-	-	-	-	-	6(+)	-	37(+)	-
Juncus maritimus	-	-	-	-	-	-	100(+-2)	-	-
Schoenus nigricans	-	-	-	-	-	-	50(+-3)	50(+)	-
Scirpus maritimus	-	-	-	-	-	-	17(+)	12(+)	-
Eleocharis palustris ssp. uniglumis	-	-	-	-	-	-	-	87(1-2)	2
Juncus anceps	-	-	-	-	-	-	-	62(+)	+
Juncus articulatus	-	-	-	-	-	-	-	50(+-1)	1

Addenda: Kolom 1: Sagina maritima 4(+); kolom 2: Lotus tenuifolius 9(+); kolom 3: Solanum dulcamara 3(+); kolom 4: Plantago major 100(+), Polygonum aviculare 50(+), Trifolium sp. 50(+); kolom 5: Hippophaë rhamnoides 33(+); kolom 6: Halimione pedunculata 18(+), Cochlearia anglica 12(+), Spergularia salina 6(+); kolom 8: Carex serotina ssp. pulchella 50(+-1), Parnassia palustris 37(+-1), Salix repens 37(+), Bryum pendulum 25(1-3), Carex flacca 25(+-1), Eleocharis pauciflora 25(+-1), Hydroctyle vulgaris 12(+); kolom 9: Trifolium fragiferum +.

[1]) Kentaxon van het Saginion maritimae, transgrediërend in de Glauceto-Puccinellietalia doch voornamelijk in het Armerion maritimae.

[2]) Waarschijnlijk kentaxon van het Agropyro-Rumicion crispi (onderverbond Loto-Trifolion), transgrediërend in de Glauceto-Puccinellietalia doch voornamelijk in het Armerion maritimae.

[3]) Opnamen afkomstig van de Nederlandse Waddeneilanden, welwillend ter beschikking gesteld door Dr. V. Westhoff (Zeist).

Table 11. Juncetum gerardii, Junceto-Caricetum extensae and Scirpetum rufi

Tabel 12

Puccinellio maritimae - Spergularion salinae in Nederland

	buitendijks							binnendijks						
	Puccinellietum distantis[1] (Ned. Waddeneilanden)			Puccinellietum distantis atriplicetosum		Puccinellietum fasciculatae	Puccinellietum retroflexae	Puccinellietum distantis		Puccinellietum fasciculatae		Puccinellietum retroflexae		Binnendijks Zeeuwsch-Vlaanderen[2]
	atriplicetosum	juncetosum	pholiuretosum	variant met Puccinellia maritima	typische variant	variant met Puccinellia distans	typicum	typische variant	variant met Puccinellia fasciculata	variant met Puccinellia distans	typische variant	typicum	juncetosum	
Kolom	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Aantal opnamen	7	2	3	19	29	1	1	8	5	6	6	11	9	10
Kentaxa associaties														
Spergularia salina	100(+-3)	100(+)	100(+-2)	89(+-2)	97(+-3)	1	2°	100(r-2)	100(2-4)	100(r-2)	100(+-2)	100(r-2)	89(r-1)	100(+-3)
Puccinellia distans	100(+-3)	100(+-2)	100(+-2)	100(+-4)	100(+-5)	1	-	100(2-5)	100(2-4)	100(r-+)	-	18(r-+)	-	100(+-3)
Puccinellia fasciculata	-	-	-	-	-	2	-	-	100(r-3)	100(1-4)	100(2-3)	18(r)	-	90(+-4)
Puccinellia retroflexa	-	-	100(+-2)	-	-	-	2	-	-	-	-	100(1-4)	100(2-4)	10(+)
Differentiërende taxa														
Atriplex hastata	71(+-2)	-	-	95(+-1)°	55(+-2)°	+	-	87(r-2)°	80(r-1)°	33(r)°	67(r)°	-	11(r)	50(+)
Polygonum aviculare	43(+)	-	-	47(+-3)	41(+-2)	+	-	50(r-+)°	40(r)°	-	-	-	-	-
Juncus bufonius[3]	-	100(+-1)	-	-	-	-	-	12(2)	-	17(r)	50(r-2)	-	100(r-2)	40(+-1)
Plantago coronopus	-	-	-	-	14(+-1)	-	+	12(r)	-	-	-	18(r-+)°	56(r-3)	10(+)
Parapholis strigosa	-	-	100(+-2)	-	24(+-2)	-	+	-	-	-	-	-	-	10(2)
Agrostis stolonifera f.subarenaria	-	-	100(1-3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Elytrigia juncea	-	-	67(+-1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Kentaxa Thero-Salicornion, Thero-Suaedion, Spartinion en Puccinellion maritimae														
Salicornia europaea	29(+)	100(1)	100(+)	16(+)°	24(+-2)°	+	1°	75(r-2)°	20(1)	83(2)°	83(1-2)°	100(1-2)°	67(r-2)	70(2-3)
Suaeda maritima	14(+)	100(+-1)	67(+)	11(+)°	24(+-1)	-	1°	87(r-+)°	40(r-+)	83(r)°	50(r-1)°	-	11(r)	30(+-1)
Spartina townsendii	-	-	-	32(+)°	10(+)°	-	-	-	-	-	-	18(r)	-	-
Puccinellia maritima	43(+-2)	50(+)	33(1)	100(2-4)	65(+-1)	+	1	50(r-1)	-	50(r-+)	100(r-3)	27(r)	11(r)	60(+-3)
Differentiërende soortencombinatie Armerion maritimae														
Glaux maritima	14(+)	-	-	58(+-3)	41(+-3)	+	-	12(+)	20(r)	-	17(r)	-	11(3)	60(+-2)
Festuca rubra f.litoralis	29(+-1)	-	-	32(+-2)	41(+-3)	+	-	12(r)	-	-	-	-	-	-
Juncus gerardii	43(+)	-	-	-	17(+-2)	-	-	-	-	-	-	-	-	60(+-1)
Differentiërende soortencombinatie Glauceto-Puccinellietalia														
Limonium vulgare	-	-	-	5(+)°	3+°	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Spergularia marginata	43(+)	-	67(+-1)	5(+)°	24(+-1)	-	+	-	-	-	-	-	-	30(+-1)
Kentaxa Asteretea tripolium														
Aster tripolium	43(+-2)	100(+-1)	67(+-2)	84(+-2)	59(+-1)	+	+	87(2-4)	100(r-5)	67(r-2)°	100(+-3)	100(1-4)	100(1-3)	100(+-2)
Plantago maritima	86(+)	-	33(+)	5(+)	14(+)	+	+	-	-	-	-	-	-	10(+)
Triglochin maritima	-	100(+-1)	-	16(+)	7(+-1)	+	-	-	-	-	17(2)	9(r)	11(r)	20(+)
Kentaxon Agropyro-Rumicion crispi														
Agrostis stolonifera subvar.salina[4]	14(1)	50(+)	-	84(+-2)	65(+-3)	+	-	62(r-2)	20(r)	-	33(2)	-	44(r-+)	60(+-3)
Elytrigia repens	-	-	-	5(1)	21(+-1)	-	-	25(r)°	60(r)	-	-	-	22(r-2)	-
Potentilla anserina	14(+)	-	-	5(+)	10(+-1)°	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Plantago major	14(+)	-	-	11(+)°	31(+-2)	-	-	-	-	-	-	-	11(r)	10(+)°
Leontodon autumnalis	14(+)	-	-	-	3(+)	-	-	12(r)	-	-	-	-	22(r)	-
Trifolium repens	-	-	-	5(+)°	14(+)°	-	-	-	-	-	-	-	11(r)	-
Triglochin palustris	-	100(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20(+-1)
Andere taxa														
Scirpus maritimus	-	100(+-1)	-	53(+-2)	24(+-1)	-	-	62(r-2)°	20(r)°	-	-	9(r)°	44(+-1)	30(+)°
Phragmites communis	-	-	-	16(+-1)	28(+-3)	1	-	37(r-1)	-	-	17(r)	73(r-2)°	78(r-2)°	20(+)
Lolium perenne	14(+)	-	-	21(+)	34(+-3)	+	-	12(r)	60(r-1)	17(r)°	17(r)	-	22(r-2)	-
Coronopus squamatus	-	-	-	16(+-2)	10(+-2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Matricaria inodora	-	-	-	5(+)	10(+)°	-	-	12(r)	40(r-+)	-	-	-	11(r)	-
Elytrigia pungens	-	-	-	68(+-5)	34(+-2)	+	-	12(r)	-	-	-	-	-	-
Bromus mollis	-	-	-	5(+)	10(+)	-	-	-	-	-	17(+)	9(r)	-	-
Ranunculus sceleratus	-	-	-	-	7(+-1)	-	-	50(r)°	20(r)°	-	-	-	11(r)	-

Addenda: Kolom 1: Elytrigia sp. 14(+), Atriplex litoralis 14(+°), Chenopodium album 14(+); Kolom 3: Salsola kali 33(r°); Kolom 4: Halimione portulacoides 5(+), Artemisia maritima 5(+)°, Poa pratensis 5(+), Stellaria media 5(+)°, Medicago lupulina 5(+)°; Kolom 5: Artemisia maritima 10(+-1), Halimione portulacoides 7(+), Poa annua 14(+-2), Cochlearia officinalis 14(+), Festuca arundinacea 10(+), Cirsium arvense 7(+-1), Poa trivalis 3(3), Hordeum secalinum 3(1), Taraxacum sp. 3(+), Sonchus arvensis 3(+), Poa pratensis 3(+), Solanum nigrum 3(+), Eryngium maritimum 3(+)°, Senecio vulgaris 3(+); Kolom 8: Anagallis arvensis 12(r)°, Taraxacum sp. 12(+), Leontodon nudicaulis 12(r), Epilobium hirsutum 12(+), Hypochaeris radicata 12(r); Kolom 9: Sonchus arvensis 40(r); Kolom 11: Hordeum marinum 17(r), Sagina maritima 17(+); Kolom 13: Festuca arundinacea 33(r), Epilobium hirsutum 33(r-+)°, Taraxacum sp. 22(r)°, Holcus lanatus 11(r), Medicago sativa 11(r), Sonchus arvensis 11(r).

1) Opnamen afkomstig van de Nederlandse Waddeneilanden, welwillend ter beschikking gesteld door Dr. V. Westhoff (Zeist).

2) Opnamen in 1949 gemaakt door Dr. V. Westhoff (Zeist) en schrijver dezes langs een binnengedijkte kreek bij Fort Maurits in de Van Wuyckhuysepolder (Zeeuwsch-Vlaanderen).

3) Tenminste grotendeels Juncus ambiguus Guss.

4) Waarschijnlijk kentaxon van het Agropyro-Rumicion crispi (onderverbond Loto-Trifolion), transgrediërend in de Glauceto-Puccinellietalia doch voornamelijk in het Armerion maritimae.

Table 12. Puccinellio maritimae - Spergularion salinae

Tabel 13

Sociaties met Aster tripolium, Triglochin maritima, Glaux maritima en Agrostis stolonifera subvar. salina

	Aster tripolium-sociatie	Triglochin maritima-sociatie	Glaux maritima-sociatie	Agrostis stolonifera salina-sociatie
Kolom	1	2	3	4
Aantal opnamen	6	25	27	57
Dominante taxa				
Aster tripolium	100(4-5)	80(+-2)	59(+-2)°	60(+-2)
Triglochin maritima	17(1)	100(2-5)	41(+-2)	40(+-3)
Glaux maritima	-	52(+-2)	100(3-5)	58(+-2)
Agrostis stolonifera subvar.salina	-	28(+-1)	30(+-4)	100(4-5)
Kentaxa Thero-Salicornion, Thero-Suaedion en Spartinion				
Salicornia europaea	50(+)	8(+-1)	44(+-2)°	-
Suaeda maritima	83(1-3)	28(+-1)	33(+-2)°	-
Spartina townsendii	17(+)	4(+)	41(+-1)°	2(+)
Kentaxa Puccinellion maritimae				
Puccinellia maritima	33(+)	28(+-1)	88(+-4)	74(+-3)
Halimione portulacoides	67(+-2)	4(2)	22(+-1)°	-
Spergularia salina	-	24(+-1)	29(+-3)	4(+-1)
Puccinellia distans	-	-	4(1)	2(2)
Kentaxa Armerion maritimae				
Juncus gerardii	-	20(+-1)	15(+-1)	28(+-3)
Parapholis strigosa[1]	-	-	14(+-2)	-
~~Festuca rubra f. littoralis~~			~~19(+-2)~~	~~54(+-3)~~
Differentiërende soortencombinatie Glauceto-Puccinellietalia				
Limonium vulgare	50(+)	4(1)	33(+-2)°	-
Plantago maritima	17(+)	12(+-1)	41(+-2)	26(+-2)
Spergularia marginata	-	12(+-2)	44(+-2)	2(+)
Andere taxa				
Atriplex hastata	-	12(+)	4(+)	35(+-2)
Scirpus maritimus	-	36(+-2)	15(+)°	11(+-2)
Phragmites communis	-	4(+)	-	18(+-2)
Potentilla anserina	-	4(+)	-	4(+-1)
Juncus bufonius	-	4(+)	4(+)	-
Elytrigia pungens	-	-	22(+-2)	14(+-1)

Addenda: Kolom 1: Spartina maritima 33(+-1), Salicornia radicans 17(2); Kolom 2: Puccinellia retroflexa 8(+), Eleocharis palustris ssp. uniglumis 8(+), Eleocharis parvula 4(2), Ranunculus obtusiflorus 4(+), Triglochin palustre 4(+); Kolom 3: Elytrigia juncea 15(+-1), Artemisia maritima 7(+), Elymus arenarius 4(1), Halimione pedunculata 4(+), Armeria maritima 4(+), Centaurium pulchellum 4(+); Kolom 4: Festuca arundinacea 28(+-2), Alopecurus geniculatus 25(+-2), Lolium perenne 21(+-3), Plantago major 18(+), Elytrigia repens 11(+-3), Trifolium fragiferum 7(+), Ranunculus sceleratus 7(+), Cirsium arvense 4(+-2), Hordeum secalinum 4(+), Cirsium vulgare 2(2), Poa pratensis 2(1), Taraxacum sp. 4(+), Cochlearia officinalis 2(+), Rumex crispus 2(+), Geranium molle 2(+).

[1]) Kentaxon van het Saginion maritimae, transgrediërend in de Glauceto-Puccinellietalia doch voornamelijk in het Armerion maritimae.

Table 13. Sociations with Aster tripolium, Triglochin maritima, Glaux maritima and Agrostis stolonifera subvar. salina

Tabel 14

Angelicion litoralis-gemeenschappen in ZW-Nederland

	Atripliceto - Elytrigietum pungentis		Atripliceto-Cirsietum arvensis	Althaeeto - Calystegietum sepii		
				subass. van Calamagrostis epigeios		subass. van Cochlearia officinalis
	Van de kust tot Baarland	Van Waarde tot O.-Kruisschans		variant met Galium aparine	variant met Eupatorium cannabium	
Kolom	1	2	3	4	5	6
Aantal opnamen	48	44	5	7	6	9
Vloedmerk opvangende vegetatie						
Halimione portulacoides	67(+-3)	9(+)	-	-	-	-
Artemisia maritima	65(+-2)	27(+-2)	-	-	-	-
Festuca rubra f. litoralis	58(+-3)	45(+-3)	100(+-2)	71(+-1)	17(+)	-
Phragmites communis	-	4(2)	80(+-2)	14(2)	100(1-2)	100(1-5)
Hippophaë rhamnoides (dood)	-	-	60(+-2)	100(3-4)	-	-
Hippophaë rhamnoides (levend)	-	-	40(+)	100(+-2)	100(4-5)	-
Sambucus nigra	-	-	-	57(+)°	83(+-2)	-
Ligustrum vulgare	-	-	-	14(+)	67(+-2)	-
Differentiërende soortencombinaties van associaties, enz.						
Aster tripolium	71(+-2)	50(+-1)	-	14(+)	-	33(+-1)
Atriplex hastata	54(+-1)	91(+-2)	100(1-3)	57(+)	50(+)	78(+-2)
Elytrigia pungens	100(3-5)	100(4-5)	80(2-4)	100(3-5)	100(3-5)	67(+-5)
Cirsium arvense	-	9(+-1)	100(3-5)	100(+-1)	100(+-1)	-
Apium graveolens	-	-	80(+-2)	43(+)	17(+)	-
Althaea officinalis	-	-	40(+-2)	86(+-1)	83(+)	100(+-5)
Calystegia sepium	-	-	40(+-3)	100(2-5)	100(3-5)	100(1-5)
Calamagrostis epigeios	-	-	20(+)	71(1-5)	100(+-2)	-
Urtica dioica	-	-	-	71(+)	67(+-1)	-
Cochlearia officinalis	-	9(+-1)	80(+-1)	-	-	100(+-4)
Agrostis stolonifera	4(+)	30(+-3)	40(+)	57(+)	17(+)	67(+-4)
Oenanthe lachenalii	-	-	20(+)	14(+)	50(+-1)	33(+-3)
Galium aparine	-	-	40(+)	100(+-1)	33(+)	-
Lycopus europaeus	-	-	-	71(+-1)	33(+)	-
Eupatorium cannabium	-	-	40(+)	14(+)	100(2)	-
Angelica archangelica ssp.litoralis	-	-	-	-	50(+-1)	-
Pulicaria dysenterica	-	-	20(+)	29(+)	83(+-1)	-
Andere taxa van zoutplantengemeenschappen						
Suaeda maritima	33(+-1)	2(1)	-	-	-	-
Puccinellia maritima	23(+-3)	11(+-1)	-	-	-	-
Plantago maritima	6(+)	27(+-1)	-	-	-	-
Spergularia marginata	15(+-2)	14(+-1)	-	-	-	-
Glaux maritima	6(+)	14(+-1)	-	-	-	-
Andere taxa, voornamelijk kenmerkend voor de Artemisietea vulgaris						
Sonchus arvensis	-	7(1-2)	80(+-1)	57(1-2)	100(+-1)	89(+-3)
Potentilla anserina	-	2(2)	80(+-2)	57(+-1)	-	-
Rumex crispus	-	2(+)	20(+)	29(+)	33(+)	44(+-1)
Matricaria inodora	-	-	60(+-1)	14(+)	-	-
Festuca arundinacea	-	-	60(+-1)	-	-	33(+)
Solanum dulcamara	-	-	40(+)	57(+-1)	17(+)	-
Mentha aquatica	-	-	20(+)	43(+)	67(+-1)	-
Cerastium holosteoides	-	-	20(+)	29(+)	-	-
Scutellaria galericulata	-	-	-	43(+-1)	17(+)	-
Lythrum salicaria	-	-	-	14(1)	17(+)	-
Humulus lupulus	-	-	-	14(+)	50(+)	-
Valeriana officinalis	-	-	-	14(+)	17(1)	-
Asparagus officinalis	-	-	40(+)	71(+-1)	100(+)	-
Rubus caesius	-	-	20(1)	86(+-1)	83(1-2)	-
Scirpus maritimus	-	18(+-2)	20(+)	-	50(+-2)	11(+)

Addenda: Kolom 1: Salicornia europaea 15(+), Limonium vulgare 12(+), Triglochin maritima 6(+), Juncus gerardii 6(+), Armeria maritima 4(+-1), Atriplex littoralis 4(+), Spartina townsendii 2(+), Taraxacum sp. 2(+); kolom 2: Juncus gerardii 9(+-1), Limonium vulgare 7(+-1), Triglochin maritima 7(+), Spergularia salina 7(+), Plantago major 7(+), Solanum nigrum 4(+), Salicornia europaea 2(+), Lolium perenne 2(+), Polygonum aviculare 2(+); kolom 3: Pastinaca sativa 40(+-2), Symphytum officinale 20(2), Elytrigia repens 20(1), Stachys palustris 20(1), Daucus carota 20(1), Leontodon nudicaulis 20(+), Trifolium sp. 20(+), Bromus mollis 20(+), Iris pseudacorus 20(+); kolom 4: Cynoglossum officinale 43(+-1), Euphrasia odontites 29(+), Cirsium vulgare 14(+), Solanum nigrum 14(+), Leontodon nudicaulis 14(+), Poa pratensis 14(+), Lotus tenuifolius 14(+), Melandrium album 14(+), Senecio vulgaris 14(+), Cakile maritima 14(+); kolom 5: Rhamnus catharoticus 50(+), Salix repens 33(+), Frangula alnus 17(+), Crataegus monogyna 17(+), Rosa rubiginosa 17(+), Ribes sylvestre 17(+), Symphytum officinale 17(+), Ranunculus repens 17(+), Glechoma hederacea 17(+), Vicia cracca 17(+), Heracleum sphondylium 17(+), Anthriscus sylvestris 17(+); kolom 6: Taraxacum sp. 11(+).

Table 14. Angelicion litoralis-communities in the SW-Netherlands