
12. VEGETATIEGEOGRAFIE

J.H.J. Schaminée & H. Doing

12.1 Inleiding

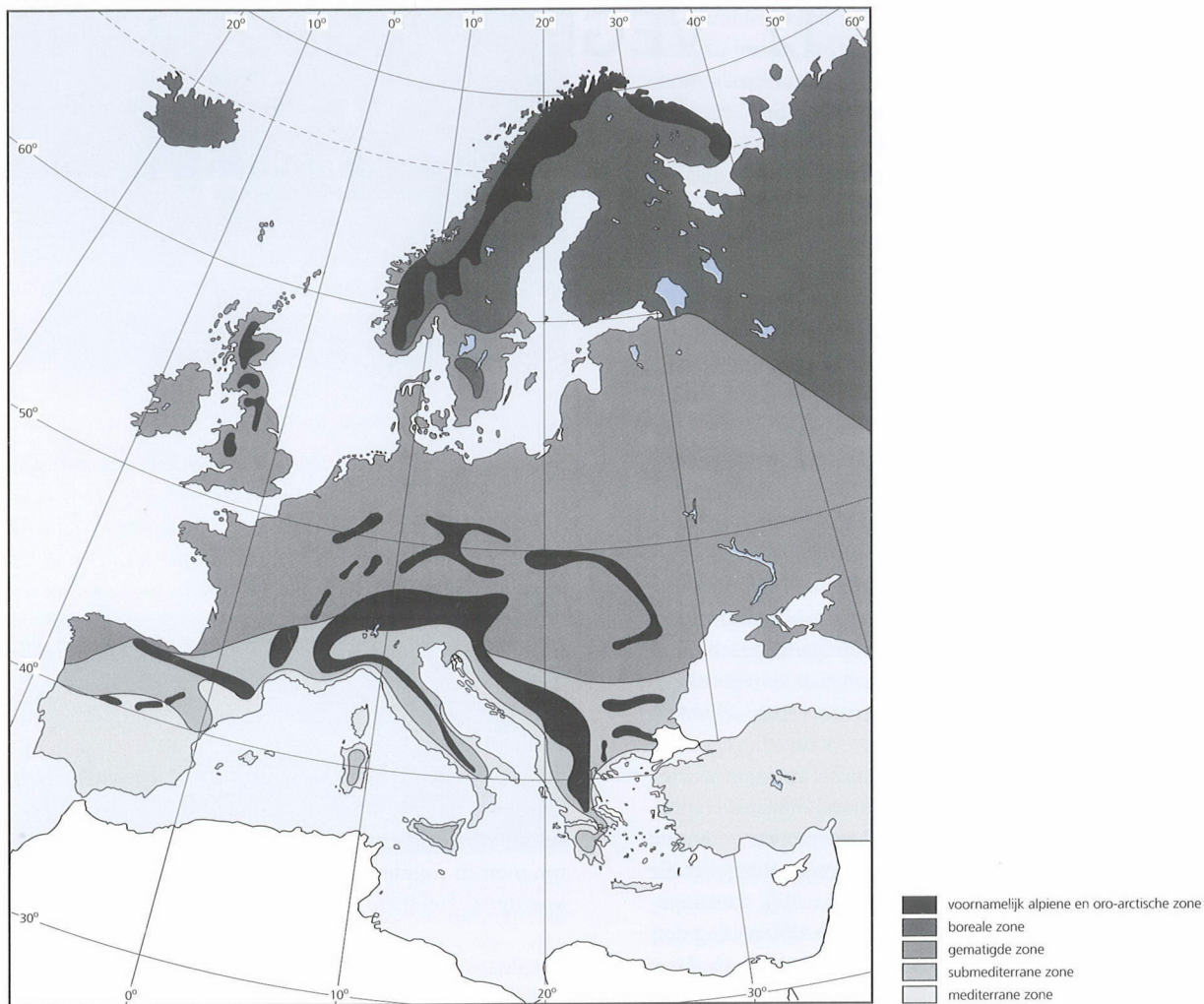
De vegetatiegeografie bestudeert de ruimtelijke variatie in de vegetatie en tracht deze in kaart te brengen en te verklaren. Vindt de beschrijving van de geografische variatie plaats aan de hand van plantengemeenschappen (syntaxa), dan wordt wel gesproken van synchorologie (Doing 1970c); deze vormt een onderdeel van de vegetatiegeografie. In haar begrippenapparaat bouwt de vegetatiegeografie voort op de plantengeografie. Evenals soorten hebben ook plantengemeenschappen een bepaald verspreidingsgebied of areaal, met een zekere grootte variërend van lokaal tot wereldwijd. Analoog aan de plantengeografie spreken we van endemische respectievelijk kosmopolitische verspreiding. Het areaal kan gesloten of onderbroken (disjunct) zijn, en de bezetting van het areaal kan sterk verschillen, van dicht tot zeer ijl. Door de arealen van verwante syntaxa samen te vatten kunnen vegetatiegebieden worden onderscheiden, overeenkomstig de benaderingswijze in de plantengeografie waar een indeling wordt gehanteerd in (van groot naar klein) florarijken, -regionen, -provincies, -sectoren en -districten (o.a. Dierßen 1990).

In een indeling van Europa in vegetatiegebieden (fig. 12.1) maakt Nederland deel uit van de gematigde zone, die klimatologisch wordt gekenmerkt door gematigd warme, meer of minder neerslagrijke zomers en gematigd koude winters. In de vegetatie komen deze klimaatkenmerken vooral in de climaxbegroeiing tot uiting; of de vegetatie uit zomergroen loofbos of uit grassteppe bestaat, hangt af van de hoeveelheid neerslag en de jaarlijkse verdeling ervan.

De verspreiding van plantengemeenschappen hangt uiteraard samen met de arealen van de daarin voorkomende plantesoorten. De ligging en grootte van deze arealen zijn vooral het gevolg van historische factoren, zoals klimaatveranderingen (ijstijden afgewisseld met interglacialen)

en het ontstaan van gebergten en andere geografische barrières en verbindingen. Het al dan niet voorkomen van een plantesoort in een bepaald gebied is immers afhankelijk van de mogelijkheden die de soort in het verleden heeft gehad om dat gebied te bereiken. Het voorkomen van een soort wordt mede bepaald door de verplaatsingsmogelijkheid van haar diasporen (accessibiliteit) en haar ontstaansgeschiedenis. Naast deze historische en genetische factoren zijn ook ecologische omstandigheden van invloed op het areaal van soorten. Iedere soort is als gevolg van een specifieke ecologische tolerantie gebonden aan bepaalde milieu-omstandigheden. Behalve menselijke invloeden zijn hierbij vooral klimatologische factoren en in mindere mate de hydrologische en bodemkundige gesteldheid in het geding.

Arealen van soorten en plantengemeenschappen zijn niet statisch: ze kunnen in de loop van de tijd veranderen. Men kan hierbij onderscheid maken tussen areaalveranderingen die worden veroorzaakt door de mens (die zich vaak in korte tijd voltrekken) en natuurlijke uitbreiding of inkrimping van arealen (die zich gewoonlijk over veel langere perioden voltrekken). De invloed van de mens heeft op arealen van soorten een geheel andere uitwerking dan op arealen van plantengemeenschappen. Ten eerste kunnen planten door de mens verplaatst worden, veelal door het overbrengen van diasporen, terwijl verplaatsing van concrete plantengemeenschappen eigenlijk alleen langs indirecte weg gebeurt. Een uitzonderlijk geval waarin integrale verplaatsing van plantengemeenschappen werd benaderd was het gebruik van duinzand voor de aanleg van spoordijken waarbij hele brokken *Koelerion* meekwamen; op deze wijze geraakte het *Sileno-Tortuletum* op het station van Purmerend. In de tweede plaats dient men zich te realiseren dat de invloed van de mens voor het ontstaan en voortbestaan van veel plantengemeenschappen, anders dan bij soorten (die 'van nature' zijn ontstaan), een directe voorwaarde is. In ons land denke men aan half-natuurlijke begroeiingstypen als rietmoerassen, blauw-



Figuur 12.1. Vegetatiegebieden van Europa. 1. Alpiene en oro-arctische zone, 2. Boreale zone, 3. Gematigde zone, 4. Submediterrane zone, 5. Mediterrane zone (Dierßen 1990; gewijzigd naar Meusel et al. 1965 en Ahti et al. 1968).

graslanden, heiden en trilvenen. Voor plantensoorten wordt op grond van het criterium natuurlijkheid de flora van een gebied gewoonlijk ingedeeld in indigene soorten (in dat gebied oorspronkelijk aanwezig) en soorten die hun voorkomen aan de mens te danken hebben. Afhankelijk van de periode en de wijze van vestiging worden daarbinnen weer verschillende mogelijkheden onderscheiden (Weeda in Van der Meijden 1990; Schaminée et al. 1992). Ook in de synchorologie wordt wel gesproken van oorspronkelijke en door de mens beïnvloede arealen. Voor veel climaxgemeenschappen bijvoorbeeld geldt dat het oorspronkelijke areaal groter is dan het actuele, zoals voor de loofverliezende bossen in Noordwest-Europa, de steeneikenbossen in het mediterrane gebied of het tropisch regenwoud. Van al deze bossen is de oppervlakte door kaalkap sterk teruggelopen. Van veel pioniergemeen-

schappen daarentegen is het areaal in de loop van de tijd uitgebreid, omdat door menselijk ingrijpen hiervoor geschikte milieus gecreëerd werden op plaatsen waar deze gemeenschappen eerst niet voorkwamen, en omdat die soorten vaak snel koloniseren (gemakkelijk over grote afstanden verspreid worden en veel zaden vormen). In het bijzonder geldt dit voor gemeenschappen van stikstofrijke standplaatsen, zoals akkeronkruidgemeenschappen, tredgemeenschappen en ruderaal begroeiingen. Doing (1974) spreekt in dit verband van het 'migratievermogen' van plantengemeenschappen, een aspect van de vegetatiegeografie waaraan tot nu toe weinig aandacht is besteed. Zo treft men in gebieden in Zuidoost-Australië met een submediterraan klimaat het *Onopordion acanthii*, het *Tuberarion guttatae* en het *Nanocyperion flavescens* aan, alle met een overwicht van Europese soorten, onder

Foto 12.1. *Viola hirta* (Ruig viooltje), hier samen met *Primula veris* (Echte sleutelbloem) in een Zuid-limburs hellinggrasland, komt in Midden-Europa op allerlei bodemtypen voor, maar is in ons land beperkt tot kalkrijke, droge gronden.



andere meegekomen met zaaizaad. Daarentegen ontbreken bijvoorbeeld het *Arrhenatherion elatioris* en het *Caucalidion lappulae*, ondanks de aanwezigheid van individuele soorten van deze gemeenschappen.

De afzonderlijke plantengemeenschappen (dit geldt vooral voor associaties) zijn binnen hun areaal veelal niet uniform. Vooral wanneer een groot gebied wordt bestreken, komen de fytocoenosen van een bepaald syntaxon in de verschillende delen van het verspreidingsgebied wat betreft de floristische samenstelling niet geheel met elkaar overeen. De overgangen zijn veelal graduueel, hetgeen problemen bij de afbakening van lagere syntaxa (subassociaties) met zich meebrengt (zie verderop). Dit probleem doet zich, zij het in mindere mate, ook voor in de taxonomie.

Een extra moeilijkheid bij het interpreteren van de geografisch bepaalde variatie binnen plantengemeenschappen is dat de verspreiding van syntaxa in het algemeen onvoldoende bekend is. Areaalkaarten die het gehele verspreidingsgebied van een associatie weergeven zijn zeldzaam (o.a. Dierßen & Reichelt 1988; fig. 12.2) en tot op heden zijn geen atlassen voorhanden, die de verspreiding van plantengemeenschappen op regionale of nationale schaal weergeven. Wel zijn hiertoe de eerste aanzetten gegeven (Van Duuren & Schaminée 1992; Horsthuis & Schaminée 1993; fig. 12.3). Meer kennis van de verspreiding van plantengemeenschappen kan het inzicht in de complexe wisselwerking tussen areaalgrenzen en standplaatsfactoren (klimaat, bodem, waterhuishouding) vergroten. Ook kan een geografisch overzicht van

plantengemeenschappen de basis vormen voor een landschapsecologische indeling (Vos & Stortelder 1992). Een andere toepassing is het onderzoek naar veranderingen van het klimaat, die mogelijk in verband staan met de toename van kooldioxide in de atmosfeer. Een van de argumenten voor de hypothese dat het klimaat gedurende de laatste decennia geleidelijk warmer is geworden, is de uitbreiding in noordelijke richting van de arealen van mediterrane gemeenschappen. Een voorbeeld is de recente vestiging van fragmenten van het Steeneikenbos (*Quercetum ilicis*) in Zuid-Engeland (Rodwell 1991). Tegelijkertijd echter valt op dat sommige boreale soorten, zoals *Juncus filiformis* (Draadrus), *Salix pentandra* (Laurierwilg) en *Trientalis europaeus* (Zevenster), zich in zuidwestelijke richting uitbreiden.

Het areaal van een syntaxon is één van zijn kenmerken en kan een belangrijk gegeven zijn bij de identificatie van plantengemeenschappen (zie hfst. 7), vooropgesteld dat de arealen bekend zijn. Veel syntaxa echter zijn beschreven zonder dat hun verspreiding voldoende onderzocht was. Veelvuldig zijn dezelfde eenheden in verschillende gebieden onder andere namen gepubliceerd, zodat later, bij meer gebiedsdekkend onderzoek, de naam en/of inhoud van die eenheden aangepast moest worden.

In de literatuur zijn verschillende voorstellen gedaan om de geografisch bepaalde variatie in plantensociologische indelingen tot uitdrukking te brengen. In paragraaf 12.3 wordt hierop ingegaan. Daaraan voorafgaand wordt besproken hoe deze variatie samenhangt met de trouwgraad van soorten (§ 12.2). Voor de manier waarop de planten-



Figuur 12.2. Verspreiding van het *Caricetum limosae* in Europa (naar Dierßen & Reichelt 1988).

gemeenschappen kunnen worden gekarteerd wordt verwezen naar hoofdstuk 15.

12.2 Geografisch bepaalde variatie en trouwgraad

Binnen een gebied met een uniform klimaat vertonen de plantesoorten gewoonlijk een zelfde reactie op een bepaalde constellatie van milieufactoren. Hierdoor is ook, binnen zo'n klimaatgebied, hun mate van trouw aan bepaalde associaties min of meer constant. De meeste

soorten echter komen in klimatologisch uiteenlopende gebieden voor, hetgeen inhoudt dat verschillen in ecologisch gedrag kunnen optreden. Dit leidt uiteraard ook weer tot verschuivingen in de mate waarin de soorten in de afzonderlijke plantengemeenschappen voorkomen, dus tot wijziging van de trouwgraad.

De verschillen binnen één soort in de reactie op milieufactoren in verschillende biotopen kunnen gecorreleerd zijn met genetische verschillen; dan wordt gesproken van verschillende ecotypen of van ecotypische variatie. Het ecotype dat voorkomt in een bepaald biotoop onderscheidt zich door kleine morfologische en fysiologische verschillen van ecotypen in andere biotopen, maar is daarmee nog wel kruisbaar. Het verschil blijft in stand



Figuur 12.3. Verspreiding van het *Cirsio-Molinietum* in Nederland (Schaminée, in Horsthuis & Schaminée 1993). Ook de combinatie 'recente waarneming - oude opname' is op de kaart aangegeven.

door ecologische selectie en isolatie. Een voorbeeld in ons land is het halofiele ecotype van *Festuca rubra* (Rood zwenkgras; *Festuca rubra* subsp. *litoralis*) tegenover het meer algemene ecotype van deze soort.

Wanneer populaties van één en dezelfde soort in uiteenlopende klimaatgebieden verschillend reageren op milieufactoren, berust dit in veel gevallen niet op genetische verschillen, maar is er sprake van compensatie van factoren. In ons land werd dit verschijnsel voor het eerst aan de orde gesteld door Tjallingii (1932, 1933), die opmerkte dat veel soorten die in Zuid-Limburg gebonden zijn aan kalkrijke grond, in Midden-Europa voor deze

factor indifferent zijn. Het betreft thermo-xerofiele soorten die in het koeler en vochtiger klimaat van Noordwest-Europa speciale eisen aan de bodem stellen. Voorbeelden zijn *Helianthemum nummularium* (Geel zonneroosje), *Vincetoxicum hirundinaria* (Witte engbloem) en *Viola hirta* (Ruig viooltje). Vergelijkbaar is het gedrag van soorten die in Midden-Europa xerofyten zijn en zich in het mediterrane klimaat, met zijn droge hete zomers, beperken tot vochtige standplaatsen in ravijnen en op koele noordhellingen. Een dergelijke verschuiving valt onder meer te zien bij *Bromus erectus* (Bergdravik), *Carex humilis* (Lage zegge) en *Koeleria macrantha* (Smal fakkel-

gras). De factorencompensatie wordt door Walter & Straka (1970) relatieve standplaatsconstantie genoemd. Een ander voorbeeld is het verschijnsel dat soorten in een continentaal klimaat aan bos gebonden zijn, maar in een oceanisch klimaat ook buiten het bos groeien, zoals *Osmunda regalis* (Koningsvaren), *Dryopteris filix-mas* (Mannetjesvaren), *Pteridium aquilinum* (Adelaarsvaren) en *Listera ovata* (Grote keverorchis). In Ierland groeien planten die in ons land afhankelijk zijn van het grondwater (freatofyten) op droger gelegen standplaatsen; zo komt *Iris pseudacorus* (Gele lis) daar ook in duingrasland voor. In Schotland en Wales groeit *Angelica sylvestris* (Gewone engelwortel) op duinkoppen, eveneens buiten de invloedssfeer van het grondwater, hetgeen in ons land ondenkbaar is. Ook binnen een klimatologisch gezien klein gebied als Nederland zijn vele voorbeelden van factorencompensatie waar te nemen (o.a. Westhoff & Van der Maarel 1973). Allerlei soorten die zich in het binnenland als bosplanten gedragen, groeien in de zeeduinen ook buiten het bos: *Blechnum spicant* (Dubbelloof), *Dryopteris dilatata* (Brede stekelvaren), *Fragaria vesca* (Bosaardbei), *Geum urbanum* (Geel nagelkruid) en *Lonicera periclymenum* (Wilde kamperfoelie). Een voorbeeld van een soort die aan de kust op drogere plekken kan groeien dan verder landinwaarts is *Carex pulicaris* (Vlozegge), waarbij een verschuiving optreedt van relatief droog grasland naar kalkmoeras en blauwgrasland. Op Goeree groeit deze soort zelfs samen met *Ranunculus bulbosus* (Knolboterbloem), *Galium verum* (Geel walstro) en *Carex coryophylla* (Voorjaarszegge), een combinatie van soorten die in het binnenland moeilijk voorstelbaar is (Weeda 1989). Illustratief is ook het voorkomen van *Orchis morio* (Har-

lekijn), een soort die vroeger voorkwam in ten minste vier elkaar geografisch uitsluitende biotopen: (1) overgangen tussen kalkgrasland en heischraal grasland in Zuid-Limburg, (2) blauwgraslanden voornamelijk op de grens van pleistoceen en holocene, (3) drassig hooiland met *OphioGLOSSUM vulgatum* (Addertong) in zwak brakke delen van het Hafdistrict, en (4) smalle randzones van vochtige zure duinvalleien op de Waddeneilanden met *Empetrum nigrum* (Kraaihei).

De variatie in de ecologische amplitudo van een soort kan meestal pas goed beoordeeld worden aan de hand van plantensociologisch onderzoek dat zich uitstrekt over grote gebieden. Een voorbeeld is het onderzoek van Segal & Westhoff (1959) naar het voorkomen van *Carex buxbaumii* (Knotssegge), een in zijn gehele areaal zeldzame soort. Evenals bij bovengenoemde voorbeelden blijken de milieu-eisen van *Carex buxbaumii* binnen Europa geleidelijk te verschuiven; de standplaats varieert van een tamelijk voedselrijk milieu met wisselende waterstand in het zuidoosten (*Molinietalia* met soorten uit de *Brometalia* en het *Lolio-Potentillion*) naar fosfaat- en stikstofarme, ten dele kalkrijke en constant natte venen in het noordwesten (*Tofieldietalia* met soorten uit de *Oxycocco-Sphagnetalia*). Zo komt de Knotssegge in Zuid-Duitsland samen voor met *Galium verum* en *Koeleria macrantha*, en in Zweden met *Drosera rotundifolia* (Ronde zonnedaauw) en *Myrica gale* (Gagel), soorten die elkaar binnen één biotoop uitsluiten.

Een vergelijkbaar fenomeen is dat soorten langs duinkusten van zuid naar noord als het ware verspringen van geëxponeerde naar beschutte standplaatsen. Langs de



Foto 12.2. In een extreem atlantisch klimaat, zoals in West-Ierland, groeit *Iris pseudacorus* (Gele lis) buiten de invloedssfeer van het grondwater in duinzand.



Foto 12.3. *Orchis morio* (Harlekijn) komt in verschillende, elkaar geografisch uitsluitende plantengemeenschappen voor; hier samen met *Carex panicea* (Blauwe zegge) in een drassig hooiland op Schouwen.

kusten van zuid naar noord is sprake van een duidelijke klimaatgradiënt, terwijl de overige factoren die de plantengroei bepalen, zoals de aard van het substraat (zand) en de invloed van wind en zout, min of meer constant blijven. Doing (1985) spreekt in dit verband van het 'retractiefenomeen'. De Blauwe zeedistel (*Eryngium maritimum*) bijvoorbeeld heeft in Zuid-Europa zijn optimum aan de duinvoet langs het zeestrand. In ons klimaat blijken de kiemplanten van deze soort op dergelijke standplaatsen niet bestand te zijn tegen koude in het voorjaar in combinatie met stuivend zand en droogte, en trekt de soort zich als het ware terug naar de lijzijde van de zeereep (Westhoff & Den Held 1969; Weeda et al. 1987). Vergelijkbare 'retracties' doen zich voor in andere extreme milieus (kwelders, hoogveen). Zo zien we in estuaria (bijv. de Westerschelde) dat zoutplanten zoals *Glaux maritima* (Melkkruid), *Juncus gerardii* (Zilte rus), *Spergularia salina* (Zilte schijnspurrie) en *Puccinellia distans* (Stomp kweldergras) in stroomopwaartse richting onder invloed van de afnemende saliniteit steeds lagere niveaus in de getijzone innemen. Vanuit het zoetwatergetijdengebied gezien trekken daarentegen minder zout verdragende

oeverplanten zich in stroomafwaartse richting geleidelijk op hogere niveaus in de getijzone terug (Beeftink 1975). Voorbeelden hiervan zijn *Phragmites australis* (Riet), *Scirpus maritimus* (Heen), *Agrostis stolonifera* (Fiorin-gras), *Atriplex prostrata* (Spiesmelde), *Galium aparine* (Kleefkruid), *Solanum dulcamara* (Bitterzoet) en *Rumex obtusifolius* (Ridderzuring).

Het veranderen van de ecologische amplitudo van soorten over grote afstanden omvat ook het verschijnsel dat soorten zich aan de rand van hun areaal ecologisch veelal anders gedragen dan in de centrale delen van het verspreidingsgebied. Doorgaans worden soorten aan de randen zowel zeldzamer als meer stenoek, dus trouwer aan een bepaald syntaxon. Zo is *Eleocharis multicaulis* (Veelstengelige waterbies), transgrediërend kentaxon van de klasse *Littorelletea*, in Ierland, waar zich het zwaartepunt van het voorkomen van deze atlantische soort bevindt, minder trouw aan de *Littorelletea* en welhaast een ubiquist van natte moerassen en venen. Een ander voorbeeld betreft therofyten als *Euphorbia exigua* (Kleine wolfsmelk) en *Valerianella dentata* (Getande veldsla), die in Nederland vrijwel uitsluitend als akkeronkruiden voor-



Foto 12.4. In Noordwest-Europa groeit *Eryngium maritimum* (Blauwe zeedistel), anders dan in Zuid-Europa, op relatief beschutte standplaatsen; hier in het Elymo-Ammophiletum festucetosum met onder andere *Ammophila arenaria* (Helm), *Jasione montana* (Zandblauwtje) en *Leontodon saxatilis* (Kleine leeuwetand).

komen (en thans zeldzaam zijn), maar in het oorspronkelijke, Mediterrane areaal een zeer brede verspreiding kennen en behalve in akkers ook in diverse droge graslandtypen voorkomen.

Uit het voorgaande blijkt dat de diagnostische waarde van taxa geografisch veranderlijk is. Dit gegeven werd reeds in 1921 door Braun-Blanquet onderkend en nadien door hem uitgewerkt (Braun-Blanquet 1928, 1951). Hij stelde (voor kentaxa) drie categorieën van trouw voor, die door latere auteurs werden overgenomen; wel werden andere benamingen voorgesteld (vgl. Barkman 1958; Westhoff & Van der Maarel 1973). Wij spreken van lokale, territoriale en totale kentaxa (zie fig. 12.4).

De trouw van lokale kentaxa is beperkt tot een gebied dat kleiner is dan het areaal van het syntaxon. Een voorbeeld is de diagnostische betekenis van *Schoenus nigricans* (Knopbies) in het *Caricion davallianae*, een verbond van

kalkmoerassen (inclusief trilvenen en vochtige duinvalleien), dat een ruime verbreiding heeft over de gehele Eurosiberische regio met een zwaartepunt in het noordelijk deel. In Midden-Europa is *Schoenus nigricans* een exclusieve kensoort van dit verbond. In het atlantische Ierland komt *Schoenus nigricans* weliswaar ook in kalkmoerassen voor, maar eveneens in de ombrotrofe spreihogvenen van de laagvlakte, in bulten van *Sphagnum magellanicum*. In het Mediterrane gebied groeit hij in weer heel andere milieus en in andere soortencombinaties (*Holoschoenetalia*), op rijke, minerale, vaak brakke tot zoute bodems.

De trouw van territoriale kentaxa heeft betrekking op het hele areaal van het syntaxon, maar de soort komt ook daarbuiten voor. Een voorbeeld is *Monotropa hypopitys* (Stofzaad) in het *Pyrolo-Salicetum*. Deze associatie is beperkt tot de boreo-litorale sector in België, Nederland, West-Duitsland en Denemarken, en waarschijnlijk ook in Engeland. In dit hele gebied is *Monotropa hypopitys* een exclusieve kensoort van de associatie. De soort heeft evenwel een veel groter areaal (een groot deel van Hol-artis, inclusief Azië en Noord-Amerika) en is buiten het kustgebied kenmerkend voor naald- en loofbossen, in Nederland voor het *Quercion robori-petraeae*. Een ander voorbeeld is *Carex strigosa* (Slanke zegge), die in subatlantisch West-Europa een kensoort is van het *Carici remotae-Fraxinetum*, maar ook ten westen en ten oosten van het areaal van deze associatie voorkomt: in Engeland en Ierland in open terrein, in Oost- en Midden-Europa in een andere associatie van het *Alno-Padion*. Barkman (1989a) merkt op dat een taxon met een territoriale trouw slechts een beperkte diagnostische waarde heeft en cirkelredeneringen in de hand werkt. Dit is bijvoorbeeld het geval waar syntaxa samenvallen met vegetatiegordels, zoals in gebergten. In de atlantische middelgebergten van West-Europa komt een hele reeks van soorten als territoriale kensoorten van het *Genisto-Vaccinion* in aanmerking. Dit verbond van heidebegroeiingen uit de subalpiene zone zou daarmee bijzonder goed gekarakteriseerd zijn. In feite echter hebben de meeste van deze soorten hun optimum in de aangrenzende montane zone, waar het *Genisto-Vaccinion* niet voorkomt (zie Schaminée et al. 1993).

Bij totale kentaxa geldt de trouw voor het gehele syntaxon; de arealen van taxon en syntaxon vallen in dat geval min of meer samen. De Engelse aanduiding is *general character species*, een term die niet vertaald kan worden als 'algemene kentaxa', aangezien dit ook 'algemeen voorkomend' kan betekenen. Een voorbeeld is *Cicendia filiformis* (Draadgentiaan) in het *Cicendietum filiformis*. Totale kentaxa doen zich hoger in de hiërarchie vaker voor, aangezien soorten meestal een veel groter areaal hebben dan associaties, en het areaal van de hogere syntaxa

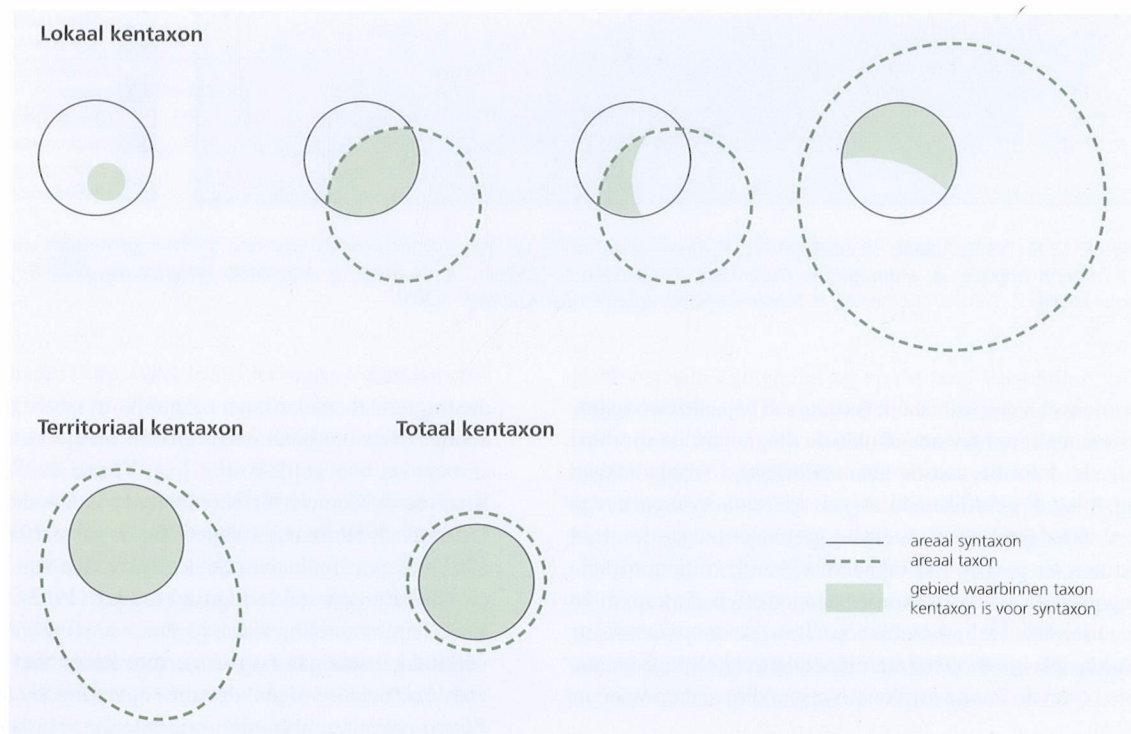
gewoonlijk groter wordt naarmate hun rang hoger is. Voorbeelden van totale kensoorten zijn: *Liparis loeselii* (Groenknolorchis) voor het verbond *Caricion davallianae*, *Jasione montana* (Zandblauwtje) voor de orde *Corynephoretalia canescentis*, en *Fraxinus excelsior* (Gewone es) voor de klasse *Quercio-Fagetea*.

12.3 De samenhang tussen geografisch bepaalde variatie en het associatiebegrip

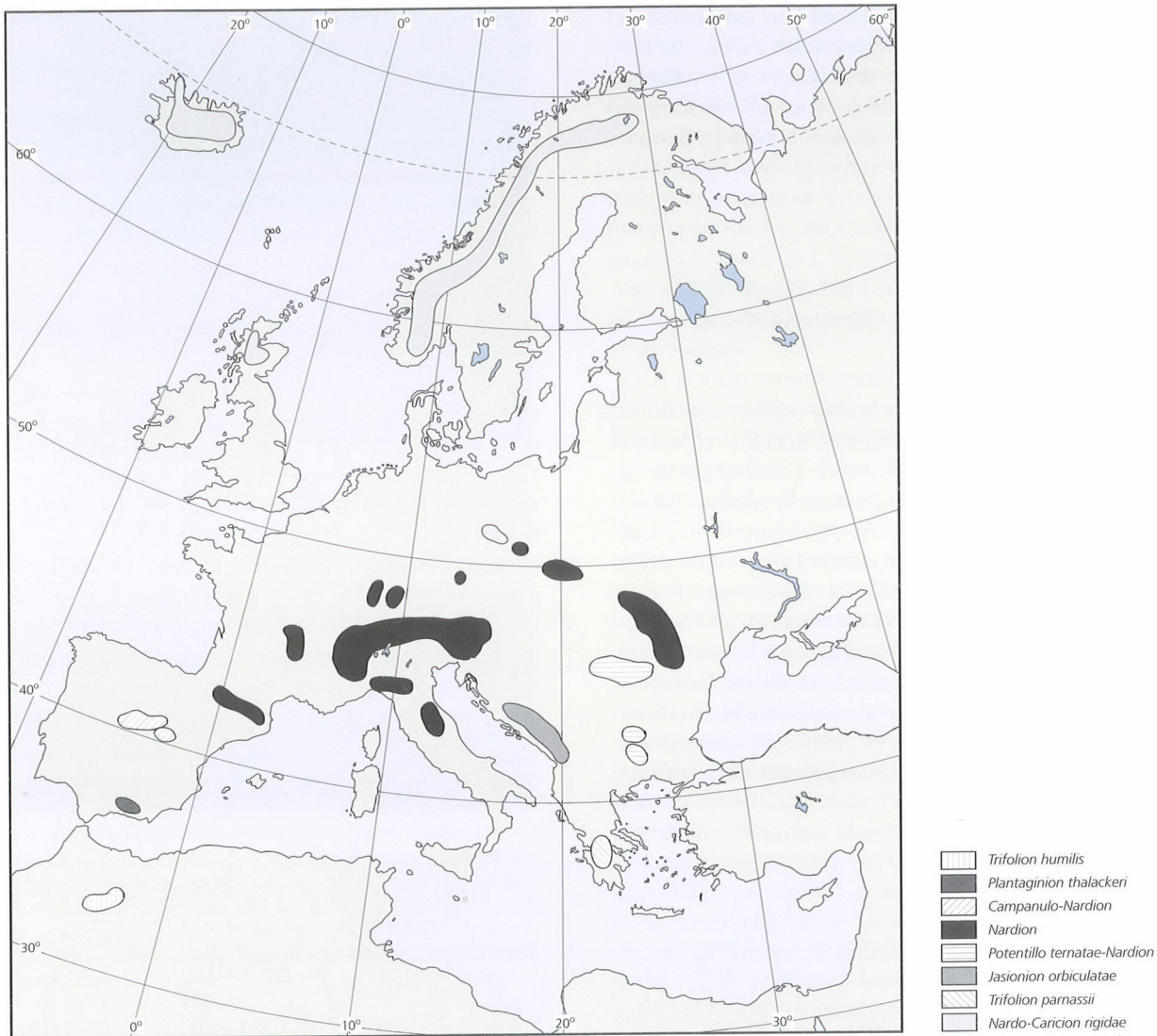
In het verleden werd bij de verklaring van verschillen tussen verwante plantengemeenschappen veel nadruk gelegd op het onderscheid tussen klimatologische en historisch-geografische oorzaken. Afhankelijk van de verklarende factor werden begrippen ingevoerd om de verwante eenheden te duiden. Meijer Drees (1951) stelde de term vicariant (vicariërend = plaatsvervangend) voor om twee varianten van een associatie aan te geven, wanneer deze geografisch gescheiden zijn; in alle andere gevallen hanteerde hij de oudere term variant. Een voorbeeld van vicariërende syntaxa in de zin van Meijer Drees wordt gegeven door Krahulec (1985), die aantoonde dat door *Nardus stricta* (Borstelgras) gedomineerde graslan-

den in de verschillende gebergten van Europa tot afzonderlijke verbonden gerekend moeten worden; de factor isolatie speelt hierbij een doorslaggevende rol (fig. 12.5). Een voorbeeld van het optreden van verschillen binnen een plantengemeenschap (verbond) als gevolg van klimaatverschillen vinden we bij Géhu (1968), die een overzicht geeft van de geografische verspreiding van de associaties van het *Ammophilion* langs de kusten van het vasteland van Noordwest-Europa (fig. 12.6).

In de meeste gevallen is het echter niet eenvoudig te bepalen welke factoren doorslaggevend zijn voor de geografische variatie in plantengemeenschappen. Het begrip vicariant is in zijn strikte betekenis eigenlijk ook verwarrend, omdat deze term in de taxonomie een ruimere betekenis heeft. Men spreekt daar namelijk ook van vicariërende plantesoorten wanneer bodem-en/of klimaatverschillen de verklaring vormen voor het elkaar geografisch uitsluiten. Wij stellen voor het begrip vicariant in de plantensociologie een zuiver chorologische inhoud te geven. Vicariërende plantengemeenschappen zijn dan: verwante, elkaar geografisch uitsluitende vegetatie-eenheden die optreden als gevolg van grenzen in de arealen van de diagnostische soorten. In deze betekenis zijn bijvoorbeeld de verschillende vormen van het *Tortulo-Phleetum* in ons land, die in het Renodunale district respectievelijk het Waddendistrict optreden, géén vica-



Figuur 12.4. Schematische weergave van de categorieën van kentaxa naar geografisch voorkomen van taxa en syntaxa.



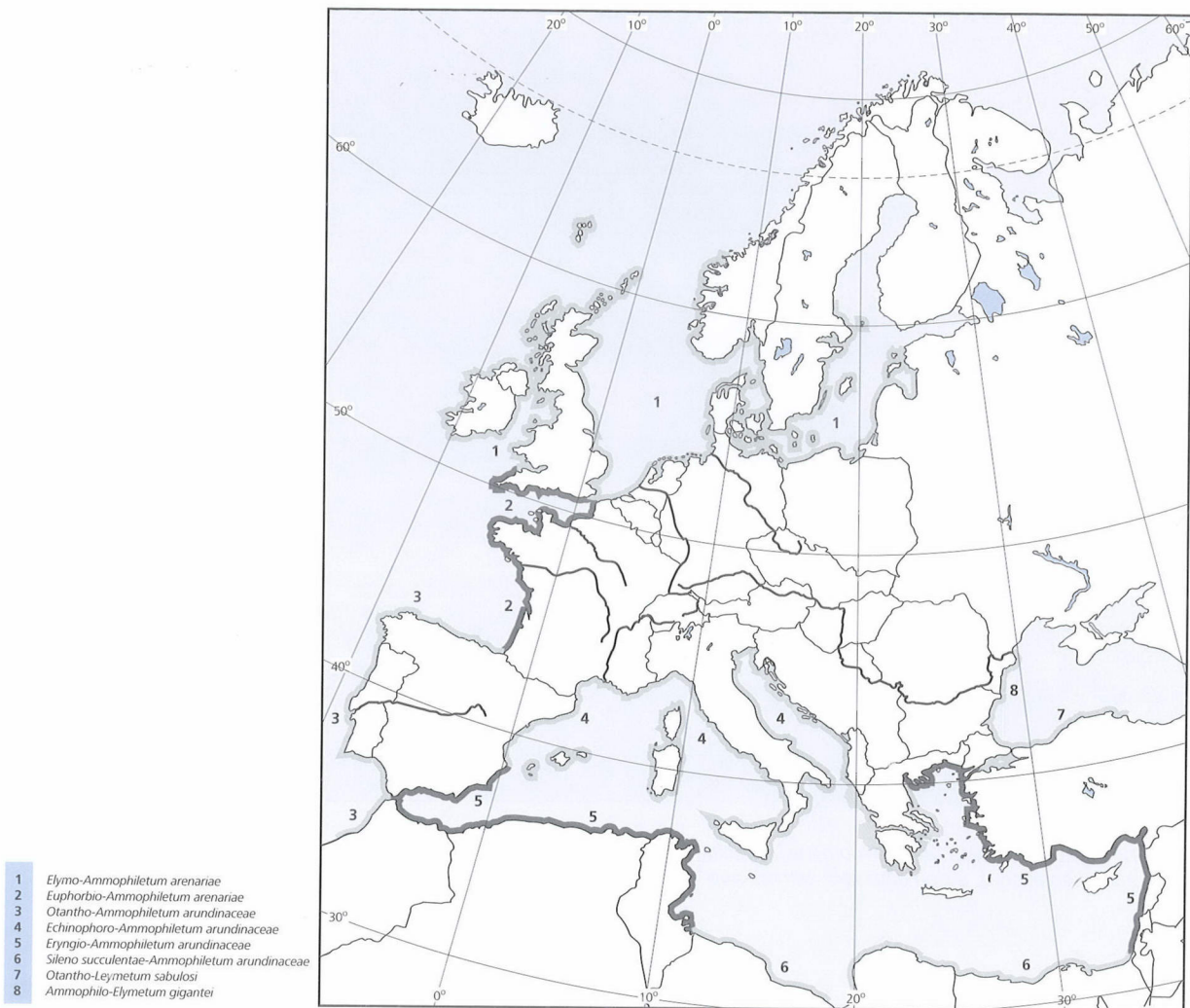
Figuur 12.5. Verspreiding van zeven vicariërende verbonden met dominantie van *Nardus stricta* in de gebergten van Europa: 1. *Trifolion humilis*; 2. *Plantaginion thalackeri*; 3. *Campanulo-Nardion*; 4. *Nardion*; 5. *Potentillo ternatae-Nardion*; 6. *Jasionion orbiculatae*; 7. *Trifolion parnassii*; 8. *Nardo-Caricion rigidae* (naar Krahulec 1985).

rianten: de verschillen zijn geologisch bepaald en hangen niet samen met de arealen van de diagnostische soorten.

In de definitie van de term vicariërend wordt 'elkaar uitsluitend' gebruikt. Er is bij vicariërende syntaxa evenwel vaak sprake van overgangsgebieden, waar de vicarianten als gevolg van lokaal afwijkende milieuomstandigheden naast elkaar worden aangetroffen. Zo komen de vicariërende Helm-associaties *Elymo-Ammophiletum* en *Euphorbio-Ammophiletum* in een betrekkelijk groot gebied (van de Panne tot West-Normandië) samen voor.

Een andere vraag is hoe de geografisch bepaalde variatie syntaxonomisch beoordeeld dient te worden. In feite zijn

daarbij twee benaderingen mogelijk. In het eerste geval onderscheidt men binnen één verbond 'kleine' vicariërende associaties van gelijke rang (o.a. Tüxen 1937; Braun-Blanquet & Moor 1938; Oberdorfer 1957; Passarge 1964; Passarge & Hofmann 1968; Géhu & Julve 1989; Géhu 1991). In een studie over de dennenbossen van Midden- en Oost-Europa stelde Matuszkiewicz (1962) voor om aan zo'n verzameling van associaties een formele naam te verbinden (eindigend op *-eta*), af te leiden van de naam van de associatie volgens de ruime opvatting. De *Dicrano-Pineta* omvatten aldus de verschillende vicarianten van het '*Dicrano-Pinetum*' (zie ook Oberdorfer 1968; Tüxen 1991). Om de vicariërende associaties samen te vatten



Figuur 12.6. Verspreiding van vier vicariërende associaties van het *Ammophilon borealis* langs de kusten van West- en Zuid-Europa (naar Géhu 1968).

voerde Knapp (1942, 1948, 1959) het begrip *Hauptassoziation* (*chief association*) in. Een voorbeeld is de *Hauptassoziation* van het *Quercus-Carpinetum* die een aantal gebieds-associaties verenigt (fig. 12.7). Het grote bezwaar van beide hierbovengenoemde oplossingen is dat een extra classificatieniveau wordt toegevoegd, waardoor het hele syntaxonomische systeem alleen maar ingewikkelder zou worden. De tweede benadering (o.a. Schwickerath 1942, 1954, 1963) gaat uit van de opvatting dat associaties op te vatten zijn als grote, voor een uitgestrekt gebied geldende eenheden, desgewenst te verdelen in geografisch bepaalde varianten (vicarianten). Oberdorfer (1968) voegde daaraan toe dat de verschillen tussen dergelijke vicarianten (door hem *geographische Rassen* genoemd) klimatolo-

gisch bepaald zijn en dat zij op dit punt verschillen van subassociaties die in een zelfde klimaatgebied voorkomen maar onder verschillende bodemkundige en/of hydrologische omstandigheden. Onze syntaxonomische opvatting staat dicht bij die van Oberdorfer (vgl. § 6.2.3). Een verregaande splitsing in veel associaties leidt meestal niet tot meer helderheid. Het opdelen van associaties in talloze regionale associaties, die dan weer worden samen genomen in relatief 'kleine' verbonden, zou bovendien uiteindelijk tot gevolg hebben dat het verbond de associatie als fundamentele eenheid verdringt.

Mede door de hierboven geschetste problematiek is het gebruik van het (internationaal gehanteerde) syntaxono-

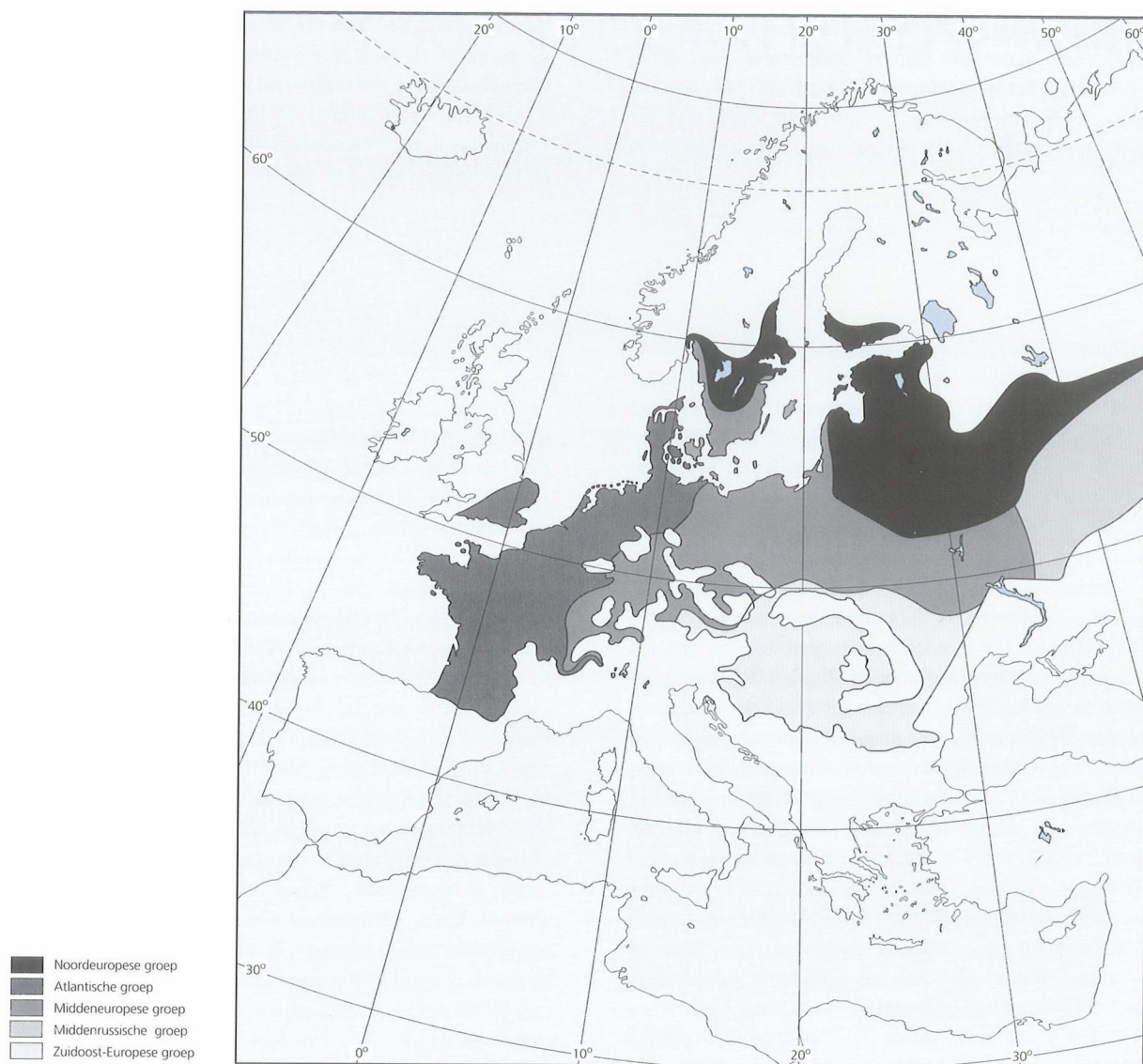


Foto 12.5. De arealen van *Jasione montana* (Zandblauwtje) en van de *Corynephorretalia* (open, droge graslanden op zand), waarvan deze soort kentaxon is, vallen ongeveer samen; een voorbeeld van een totaal kentaxon.

misce systeem in veel gevallen niet eenvoudig. Deels kan dit voorkomen worden door in iedere syntaxonische publicatie zo nauwkeurig mogelijk aan te geven op welk gebied de syntaxa betrekking hebben. Bovendien is het noodzakelijk dat bij het doen van syntaxonische uitspraken over eenheden vanaf het niveau van de associatie een voldoende groot gebied overzien wordt, bijvoorbeeld het Europese deel van de Eurosiberische regio. Naarmate het studiegebied groter is, blijkt het aantal kensoorten van een syntaxon in de regel kleiner. Het beschrijven van lagere eenheden dan de subassociatie dient men juist weer te beperken tot studies van relatief kleine gebieden; binnen Nederland bijvoorbeeld een bepaald floradistrict.

Bij de bestudering van de geografie van associaties (of syntaxa van hogere rang) dient bijzondere aandacht uit te gaan naar het centrum van het areaal. Dit centrum ligt daar waar de associatie optimaal ontwikkeld is, dat wil zeggen waar zij relatief veel voorkomt en waar zij het grootste aantal soorten en vooral kensoorten bevat. Zo is het voor de beoordeling van de muurgemeenschappen noodzake-

lijk een goed inzicht te hebben in de variatie en onderlinge verwantschap van de begroeiingen in Zuid-Europa (waar deze vegetatietypen hun optimum hebben) alvorens te beslissen of er sprake is van één dan wel van twee klassen (*Asplenietea trichomanis* resp. *Parietarietea judaicae*). Op basis van de in Nederland voorkomende muurgemeenschappen is deze vraag feitelijk niet te beantwoorden. Hetzelfde probleem doet zich voor bij de akkergemeenschappen met betrekking tot de splitsing in hakvruchtakkers (*Chenopodietea*) en graanvruchtakkers (*Secalietea*). Onderzoek in Zuid-Europa, waar deze gemeenschappen optimaal zijn ontwikkeld, heeft duidelijk gemaakt dat het de voorkeur verdient beide klassen samen te voegen tot de *Stellarietea mediae* (o.a. Nezadal 1989). Bij de indeling van de *Littorelletea* ligt dit geheel anders. Omdat Nederland voor deze begroeiingstypen in het centrum van het areaal ligt, kunnen voor deze groep van gemeenschappen op klassenniveau in ons land wel relevante syntaxonische uitspraken worden gedaan (zie Schaminée et al. 1992).



Figuur 12.7. Indeling van het *Quercus-Carpinetum* (Hauptassoziation) in vijf vicariërende associaties (naar Knapp 1948).

In een klein en vlak land als Nederland raakt de beschrijving van de variatie in plantengemeenschappen nauwelijks de ingewikkelde problematiek van de geografisch bepaalde variatie binnen de associatie. Voor zover de geografische variatie hier een rol speelt, betreft het vooral verschillen tussen het kustgebied en het binnenland. Het duidelijkst is dit voor Noord-Nederland, waar de grenzen tussen binnenlandse varianten en duinvarianten van nature scherp zijn, daar de eilanden door de zee van het vasteland zijn gescheiden. Voorbeelden op het niveau van de associatie zijn het *Violo-Corynephorum* versus het *Spergulo-Corynephorum*, het *Carici-Empetretum* ver-

sus binnenlandse kraaiheidsgemeenschappen (door Barkman in 1990 beschreven als *Orthocaulio-Empetretum*) en het *Junco baltici-Schoenetum nigricantis* versus andere associaties van het *Caricion davallianae*. In sommige gevallen wordt het kustgebied gekenmerkt door verarmde varianten; bij andere associaties komt juist het omgekeerde voor. Een voorbeeld van het tweede geval is het *Samolo-Littorelletum*, waarvan een aantal soorten in het binnenland ontbreekt, zonder dat andere soorten deze plaats innemen. Het *Nymphaeion* is een voorbeeld van het eerste geval; zo hebben de Witte waterlelie (*Nymphaea alba*) en de Gele plomp (*Nuphar lutea*) de eilanden nooit

weten te bereiken; weliswaar komen beide soorten op Texel voor, maar hier zijn ze aangeplant. Een ander voorbeeld is het blauwgrasland (*Cirsio-Molinietum*) dat het op Schiermonnikoog bijvoorbeeld zonder *Carex hostiana* (Blonde zegge) moet stellen. Minder duidelijk

dan de verschillen tussen kustgebied en binnenland zijn de geografisch bepaalde verschillen tussen Noord- en Zuid-Nederland; een voorbeeld van een belangrijke differentiërende soort binnen de heiden en naaldbossen is *Empetrum nigrum* (Kraaihei) die in zijn verspreiding tot de noordelijke helft van ons land beperkt is.