

# De Kwelderzegge-associatie (*Junco-Caricetum extensae*) nader bekeken

M. Filius, I. de Ronde en R. Haveman

## INLEIDING

*Carex extensa* (Kwelderzegge) is een plant uit de Cypergrassenfamilie die aan de kust voorkomt en voornamelijk op de middelhoge kwelder wordt aangetroffen (Afbeelding 1), op zandig en in mindere mate slibrijk substraat. In Nederland is de verspreiding van deze soort, door zijn gebondenheid aan kwelders, vrijwel beperkt tot het Deltagebied en de Wadden. De soort komt van nature voor langs de Europese kusten, vanaf de Zwarte zee langs de Mediterrane en Atlantische kust, tot haar noordgrens halverwege Scandinavië en op de Britse eilanden tot in Noord-Schotland (Weeda et al. 2003). In Nederland heeft *C. extensa* haar optimum in het *Junco-Caricetum extensae* (Kwelderzegge-associatie, Schaminée et al. 1998). Deze weidse, soms wat mistroostig ogende begroeiing geeft de kwelder in het najaarslicht, wanneer de pollen kwelderzegge zijn uitgebloeid en beginnen af te sterven, een bronzen gloed.

Gemeenschappen met *Carex extensa* kunnen zich ontwikkelen in diverse landschappelijke zones. Op de lage zeer zandige, en tevens niet begraasde kwelder komt de soort voor in open begroeiingen met hoofdzakelijk (kleine) eenjarige



Afbeelding 1. Op de plaatkwelder van de Vliehors vinden we het *Junco-Caricetum extensae* (rechts voorgrond) in afwisseling met het *Armerio-Festucetum* (links voorgrond) en het *Plantagini-Limonietum* (achtergrond). Foto: R. Haveman

soorten. Op de hogere, minder dynamische en zoetere delen van de kwelder en aan de voet van de duinen vormt *C. extensa* geslotener gemeenschappen die een schakel vormen tussen de haloserie en de hygroserie. De samenstelling van het substraat speelt een belangrijke rol in de ruimtelijke spreiding van de verschijningsvormen waarin deze associatie voorkomt (Westhoff 1987).

Het *Junco-Caricetum extensae* werd voor het eerst beschreven door Braun-Blanquet & De Leeuw in hun *Vegetationskizze von Ameland* uit 1936, aan de hand van twee opnamen (zie Tabel 1), en wel als *Juncus atricapillus-Carex extensa* Assoziation. In die publicatie werd verslag gedaan van een excursie die het jaar ervoor had plaatsgevonden en waarin enkele nieuwe associaties werden beschreven, waaronder dus de genoemde gemeenschap. De opnamen verschillen voornamelijk in de bedekking van de soorten (zie Tabel 1). In opname A zijn de verbondskensoorten geduide *Glaux maritima* en *Juncus gerardii* meer aanwezig dan in opname B, en het zelfde geldt voor de (zout verdragende) glycofyten *Juncus articulatus*, *Eleocharis palustris/uniglumis* en *Triglochin palustre*. In opname B is *Blysmus rufus* belangwekkend; deze is later als differentiërende soort van een aparte subassociatie aangemerkt (zie verderop). Daarnaast valt tussen de twee opnamen ook het relatief grote verschil in bedekking van *Juncus anceps* op. In de opnamen noemen de auteurs wonderlijk genoeg *Juncus supinus*, een synoniem van *Juncus bulbosus*; waarschijnlijk betreft dit een determinatiefout of een fout tijdens het schrijven of opmaken van het artikel. Hoogstwaarschijnlijk (zie ook verderop) betreft het hier *Juncus articulatus* of *Juncus ranarius* (= *Juncus ambiguus*), maar de eerste is nog het gemakkelijkst te verwarren met *J. bulbosus*.

Tabel 1. De twee oorspronkelijke opnamen van het *Junco atricapilli-Caricetum extensae* (Braun-Blanquet & De Leeuw 1936).

Vermoedelijke kensoorten	A	B	
<i>Carex extensa</i>	2-3.3	2.2	<i>Carex extensa</i>
<i>Juncus anceps</i> var. <i>atricapillus</i>	1.3	3.3	<i>Juncus anceps</i>
<b>Verbondskensoorten Armerion maritimae</b>			
<i>Agrostis alba</i> v. <i>salina</i>	3.3	3.4	<i>Agrostis stolonifera</i>
<i>Glaux maritima</i>	1.1	+	<i>Glaux maritima</i>
<i>Juncus gerardi</i>	1.2	+	<i>Juncus gerardii</i>
<i>Plantago maritima</i>	+	+	<i>Plantago maritima</i>
<i>Aster tripolium</i>	+	+	<i>Tripolium pannonicum</i>
<i>Juncus maritimus</i>	+2	.	<i>Juncus maritimus</i>
<i>Blysmus rufus</i>	.	+	<i>Blysmus rufus</i>
<i>Triglochin maritimum</i>	+	.	<i>Triglochin maritimum</i>
<b>Begeleiders</b>			
<i>Juncus supinus</i>	2.3	1.2	<i>Juncus</i> cf. <i>articulatus</i>
<i>Scirpus maritimus</i> f	+	+	<i>Bolboschoenus maritimus</i>
<i>Triglochin palustre</i>	1.2	+	<i>Triglochin palustris</i>
<i>Erythraea pulchella</i>	+	+	<i>Centaurium pulchellum</i>
<i>Euphrasia serotina</i> (?)	+	1.1	<i>Odontitis vernus</i> s.l.
<i>Epilobium palustre</i> v. <i>salinum</i>	+	+	<i>Epilobium palustre</i>
<i>Leontodon autumnalis</i>	+	+	<i>Schorzoneroides autumnalis</i>
<i>Heleocharis palustris</i>	2.2	.	<i>Eleocharis palustris/uniglumis</i>

In de eerste druk van het syntaxonomische overzicht van Westhoff & Den Held (1969), *Plantengemeenschappen in Nederland*, is het *Junco-Caricetum extensae* ook opgenomen. Hierin beschreven zij een tweedeling binnen de associatie, namelijk de subassociaties *parapholietosum* [sic] en *blysmetosum rufi*, die ecologisch worden verklaard door verschillen in overstromingsfrequentie en saliniteit. In *Plantengroei van de Waddeneilanden* (Westhoff & Van Oosten 1991) is bij de associatie de opmerking gemaakt dat *Blysmus rufus* een karakteristieke soort is voor een in een later ontziltingsstadium verkerende begroeiing. In *De vegetatie van Nederland* zijn geen subassociaties beschreven, maar zijn de opnamen met *Blysmus* tot het *Blysmetum rufi* (Associatie van Rode vies) gerekend (Westhoff et al. 1998), een beslissing waarvoor overigens geen argumentatie gegeven wordt.

Bij verschillende achtereenvolgende vegetatiekarteringen van de Vliehors (Vlieland), uitgevoerd door het Rijksvastgoedbedrijf, werden op grote oppervlakten van de kwelder begroeiingen aangetroffen die tot het *Junco-Caricetum extensae* te rekenen zijn (Hornman & Haveman 2004; Gilissen et al. 2011). Bovendien leek *Carex extensa* op te treden in tal van andere kwelderbegroeiingen. In het opname-materiaal was het mogelijk verschillende lokale typen te onderscheiden. Dit leidde tot een aantal vragen waarop we in dit artikel proberen een antwoord te vinden: In welke vegetatietypen komt *Carex extensa* voor en hoe is het *Junco-Caricetum extensae* te omgrenzen? Is binnen het *Junco-Caricetum extensae* een onderverdeling te maken in subassociaties en hoe verhoudt deze onderverdeling zich tot de variatie die eerder in de literatuur is beschreven?

### **GEMEENSCHAPPEN MET CAREX EXTENSA EN HET JUNCO-CARICETUM EXTENSAE**

Om op bovenstaande vragen een antwoord te krijgen zijn ruim 1100 opnamen met *Carex extensa* uit de Landelijke Vegetatie Databank (Schaminée et al. 2006), afkomstig uit de periode 1900-2019, geanalyseerd. Binnen deze dataset zijn, met behulp van TWINSPAN (Roleček et al. 2009), 10 groepen onderscheiden, om een overzicht te krijgen van de plantengemeenschappen waarin *C. extensa* in Nederland voorkomt (Tabel 2). Het betreft een brede *range* van begroeiingen op de lage kwelder tot gemeenschappen van natte duinvalleien, waarin, behalve *Carex extensa*, ook *Glaux maritima*, *Agrostis stolonifera*, *Plantago maritima*, *Festuca rubra* s.l. en *Juncus gerardii* constant zijn.

Groep 1 tot 3 van Tabel 2 betreffen begroeiingen van de lage kwelder, namelijk de RG *Plantago maritima*-[*Asteretea tripolii*] (groep 1), het *Puccinellietum maritimae parapholidetosum* (groep 2) en het *Plantagini-Limonietum* (groep 3). De bedekking van *Carex extensa* is hier doorgaans laag (tot een 2m in de RG *Plantago maritima*). Groep 4 tot 7 omvat de begroeiingen van het *Armerion maritimae* op de middelhoge tot hoge kwelder. Het betreft achtereenvolgens het *Armerio-Festucetum* (groep 4), het *Juncetum gerardii* (groep 5), het *Junco-Caricetum extensae* (groep 6) en het *Blysmetum rufi* (groep 7). De groepen 8, 9 en 10 omvatten de gemeen-

Tabel 2. Synoptische tabel van de gemeenschappen waarin *Carex extensa* in Nederland voorkomt.

Groep nummer		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Aantal opnamen		1107	15	58	60	283	186	235	18	100	96	56
<b>c5</b>	<i>Carex extensa</i>	141	100 <sup>m</sup>	100 <sup>+</sup>	100 <sup>1</sup>	100 <sup>+</sup>	100 <sup>+</sup>	100 <sup>b</sup>	100 <sup>+</sup>	100 <sup>+</sup>	100 <sup>+</sup>	100 <sup>+</sup>
	<i>Glaux maritima</i>	115	87 <sup>m</sup>	90 <sup>a</sup>	87 <sup>m</sup>	84 <sup>m</sup>	92 <sup>a</sup>	96 <sup>a</sup>	100 <sup>1</sup>	76 <sup>1</sup>	62 <sup>1</sup>	73 <sup>1</sup>
	<i>Agrostis stolonifera</i>	104	13 <sup>+</sup>	66 <sup>m</sup>	10 <sup>m</sup>	61 <sup>a</sup>	67 <sup>a</sup>	81 <sup>a</sup>	89 <sup>a</sup>	94 <sup>b</sup>	84 <sup>m</sup>	96 <sup>b</sup>
<b>d1</b>	<i>Plantago maritima</i>	778	100 <sup>4</sup>	72 <sup>+</sup>	93 <sup>3</sup>	84 <sup>1</sup>	81 <sup>a</sup>	68 <sup>1</sup>	17 <sup>+</sup>	23 <sup>+</sup>	9 <sup>+</sup>	18 <sup>+</sup>
	<i>Tripolium pannonicum</i>	654	87 <sup>+</sup>	79 <sup>a</sup>	63 <sup>1</sup>	36 <sup>+</sup>	67 <sup>+</sup>	70 <sup>1</sup>	44 <sup>+</sup>	28 <sup>+</sup>	3 <sup>r</sup>	12 <sup>+</sup>
	<i>Odontites vernus</i> s.l.	605	20 <sup>+</sup>	14 <sup>+</sup>	7 <sup>+</sup>	40 <sup>+</sup>	34 <sup>1</sup>	60 <sup>1</sup>	56 <sup>1</sup>	77 <sup>1</sup>	59 <sup>1</sup>	39 <sup>1</sup>
<b>d2</b>	<i>Puccinellia maritima</i>	251	40 <sup>+</sup>	100 <sup>3</sup>	57 <sup>a</sup>	14 <sup>1</sup>	13 <sup>1</sup>	28 <sup>m</sup>	.	6 <sup>+</sup>	1 <sup>m</sup>	4 <sup>1</sup>
	<i>Elytrigia * boreoatlantica</i>	42	.	22 <sup>+</sup>	2 <sup>+</sup>	1 <sup>+</sup>	.	6 <sup>r</sup>	.	9 <sup>+</sup>	.	2 <sup>r</sup>
	<i>Spergularia salina</i>	61	.	24 <sup>+</sup>	5 <sup>+</sup>	2 <sup>+</sup>	1 <sup>+</sup>	9 <sup>+</sup>	.	5 <sup>+</sup>	1 <sup>1</sup>	2 <sup>+</sup>
	<i>Salicornia spec.</i>	65	20 <sup>+</sup>	22 <sup>a</sup>	5 <sup>+</sup>	5 <sup>+</sup>	5 <sup>+</sup>	8 <sup>+</sup>	.	1 <sup>+</sup>	.	2 <sup>r</sup>
<b>d3</b>	<i>Atriplex portulacoides</i>	129	7 <sup>+</sup>	22 <sup>+</sup>	45 <sup>+</sup>	16 <sup>r</sup>	9 <sup>r</sup>	8 <sup>r</sup>	.	6 <sup>r</sup>	.	.
	<i>Limonium vulgare</i>	470	40 <sup>1</sup>	38 <sup>+</sup>	98 <sup>b</sup>	64 <sup>1</sup>	41 <sup>m</sup>	34 <sup>+</sup>	.	10 <sup>r</sup>	.	11 <sup>r</sup>
<b>d4</b>	<i>Festuca rubra</i> agg.	942	60 <sup>m</sup>	33 <sup>m</sup>	67 <sup>m</sup>	100 <sup>4</sup>	70 <sup>m</sup>	55 <sup>m</sup>	56 <sup>1</sup>	58 <sup>m</sup>	56 <sup>m</sup>	68 <sup>a</sup>
	<i>Armeria maritima</i>	201	7 <sup>+</sup>	3 <sup>r</sup>	22 <sup>+</sup>	39 <sup>1</sup>	17 <sup>+</sup>	9 <sup>+</sup>	22 <sup>+</sup>	4 <sup>1</sup>	1 <sup>r</sup>	12 <sup>m</sup>
	<i>Elytrigia atherica</i>	402	20 <sup>+</sup>	9 <sup>+</sup>	7 <sup>r</sup>	54 <sup>1</sup>	28 <sup>1</sup>	26 <sup>1</sup>	6 <sup>+</sup>	18 <sup>+</sup>	4 <sup>1</sup>	38 <sup>+</sup>
	<i>Artemisia maritima</i>	111	13 <sup>+</sup>	10 <sup>r</sup>	15 <sup>m</sup>	23 <sup>+</sup>	6 <sup>r</sup>	5 <sup>+</sup>	.	4 <sup>r</sup>	.	.
	<i>Cochlearia * anglica</i>	25	.	.	3 <sup>m</sup>	5 <sup>+</sup>	4 <sup>+</sup>	1 <sup>+</sup>	.	.	.	.
<b>d5</b>	<i>Juncus gerardii</i>	968	100 <sup>m</sup>	48 <sup>m</sup>	70 <sup>m</sup>	64 <sup>m</sup>	100 <sup>3</sup>	62 <sup>a</sup>	83 <sup>a</sup>	43 <sup>m</sup>	43 <sup>1</sup>	71 <sup>m</sup>
<b>d6</b>	<i>Parapholis strigosa</i>	371	.	41 <sup>m</sup>	8 <sup>m</sup>	19 <sup>m</sup>	26 <sup>1</sup>	61 <sup>m</sup>	17 <sup>+</sup>	40 <sup>m</sup>	7 <sup>+</sup>	12 <sup>1</sup>
<b>d7</b>	<i>Blysmus rufus</i>	58	.	.	.	1 <sup>+</sup>	4 <sup>a</sup>	3 <sup>+</sup>	100 <sup>a</sup>	1 <sup>r</sup>	8 <sup>+</sup>	5 <sup>a</sup>
	<i>Centunculus minimus</i>	14	.	2 <sup>r</sup>	.	.	.	.	17 <sup>+</sup>	1 <sup>a</sup>	3 <sup>1</sup>	.
	<i>Triglochin palustris</i>	65	.	2 <sup>m</sup>	5 <sup>+</sup>	1 <sup>m</sup>	2 <sup>r</sup>	6 <sup>1</sup>	33 <sup>+</sup>	5 <sup>+</sup>	8 <sup>+</sup>	9 <sup>+</sup>
<b>d8</b>	<i>Sagina maritima</i>	76	.	5 <sup>1</sup>	.	6 <sup>+</sup>	3 <sup>r</sup>	9 <sup>1</sup>	.	25 <sup>1</sup>	2 <sup>r</sup>	.
	<i>Centaurium pulchellum</i>	488	.	17 <sup>+</sup>	3 <sup>+</sup>	25 <sup>1</sup>	29 <sup>+</sup>	55 <sup>1</sup>	39 <sup>+</sup>	70 <sup>1</sup>	29 <sup>+</sup>	41 <sup>1</sup>
	<i>Plantago coronopus</i>	296	.	17 <sup>+</sup>	3 <sup>+</sup>	13 <sup>+</sup>	21 <sup>1</sup>	27 <sup>1</sup>	6 <sup>+</sup>	51 <sup>m</sup>	6 <sup>+</sup>	20 <sup>1</sup>
	<i>Cochlearia danica</i>	14	.	.	2 <sup>+</sup>	1 <sup>+</sup>	1 <sup>r</sup>	1 <sup>+</sup>	.	8 <sup>+</sup>	.	2 <sup>r</sup>
	<i>Sonchus arvensis</i> s.l.	237	.	5 <sup>+</sup>	.	10 <sup>+</sup>	13 <sup>r</sup>	15 <sup>+</sup>	11 <sup>+</sup>	40 <sup>+</sup>	21 <sup>+</sup>	21 <sup>+</sup>
<b>d9</b>	<i>Parnassia palustris</i>	103	.	.	.	1 <sup>+</sup>	1 <sup>r</sup>	1 <sup>+</sup>	11 <sup>+</sup>	12 <sup>+</sup>	65 <sup>1</sup>	7 <sup>+</sup>
	<i>Salix repens</i>	182	.	2 <sup>r</sup>	.	.	.	2 <sup>r</sup>	22 <sup>+</sup>	23 <sup>+</sup>	86 <sup>m</sup>	12 <sup>r</sup>
	<i>Carex oederi</i> agg.	139	.	.	.	.	.	3 <sup>+</sup>	22 <sup>+</sup>	18 <sup>+</sup>	74 <sup>1</sup>	12 <sup>+</sup>
	<i>Epipactis palustris</i>	60	.	.	.	.	.	1 <sup>+</sup>	.	1 <sup>+</sup>	45 <sup>+</sup>	5 <sup>r</sup>
<b>d10</b>	<i>Trifolium repens</i>	139	.	.	.	9 <sup>1</sup>	3 <sup>+</sup>	2 <sup>1</sup>	22 <sup>+</sup>	11 <sup>+</sup>	16 <sup>+</sup>	38 <sup>1</sup>
	<i>Trifolium fragiferum</i>	175	.	.	.	10 <sup>+</sup>	10 <sup>+</sup>	9 <sup>+</sup>	6 <sup>+</sup>	15 <sup>+</sup>	5 <sup>+</sup>	39 <sup>1</sup>
	<i>Cirsium palustre</i>	19	.	.	.	1 <sup>r</sup>	.	.	.	1 <sup>r</sup>	2 <sup>r</sup>	9 <sup>r</sup>



---

Afbeelding 2. Verspreide pollen *Carex extensa* en dominante *Agrostis stolonifera* in het Junco-Caricetum parapholidetosum op de Vliehors. Foto: R. Haveman

---

schappen van het *Saginion maritimae* (groep 8), *Junco balitici-Schoenetum* (groep 9) respectievelijk het *Lolio-Potentillion anserinae* (groep 10).

*Carex extensa* kan dus in een breed spectrum van kwelderbegroeiingen voorkomen, van de lage tot de hoge kwelder, op kwelderduintjes en aan de voet van duinen in de kwelzone. Het *Junco-Caricetum* is echter doorgaans een goed herkenbare gemeenschap: het is voor de kwelder een relatief soortenrijke begroeiing waarin *Carex extensa* met hoge bedekkingen voorkomt en waarin verder algemene soorten van het *Armerion* optreden, zoals *Glaux maritima*, *Juncus gerardii* en *Festuca rubra* subsp. *littoralis*. Ook *Agrostis stolonifera* (Afbeelding 2), *Tripolium pannonicum* (= *Aster tripolium*), *Plantago maritima* en *Triglochin maritima* zijn vaak te vinden in de vegetatie. Opvallend is verder het voorkomen van enkele soorten die hun zwaartepunt in het *Saginion maritimae* hebben: *Parapholis strigosa*, *Odontites vernus* subsp. *serotinus* en *Centaurium pulchellum*. De eerstgenoemde is differentiërend ten opzichte van de overige gemeenschappen met *Carex extensa*, maar komt maar in een beperkt deel van de associatie voor (zie verderop). Genoemde soorten kunnen in de associatie, net als *Carex extensa* zelf, als goede indicatoren worden gezien van een aanzienlijk aandeel zand in het substraat.

#### **INTERNE VARIATIE VAN HET JUNCO-CARICETUM EXTENSAE**

Binnen het *Junco-Caricetum extensae* zijn, in eerste instantie met behulp van TWINSPAN (Hill 1979; Roleček et al. 2009) en daarna handmatig, drie hoofdgroepen onderscheiden, waarvan de eerste twee hoofdgroepen elk uiteenvallen in twee subgroepen. In JUICE (Tichý 2002) zijn differentiërende soorten onderscheiden op basis van de phi-coëfficiënt (Chytrý et al. 2002). Alleen de soorten die significant vaker binnen het betreffende type aanwezig zijn (Fischers' exact-test) dan in de overige typen, zijn als differentiërende soorten in aanmerking genomen (zie Tabel 3 voor de synoptische tabel).

De eerste hoofdgroep wordt gekenmerkt door de hoge frequentie en bedekking van *Parapholis strigosa*. Binnen deze groep is een tweedeling te maken: in

subgroep 1a spelen soorten van de lage kwelder (*Puccinellion maritimae*) nog een belangrijke rol, zoals *Salicornia europaea* subsp. *europaea*, *Spergularia media* subsp. *angustata* en *Puccinellia maritima*. In subgroep 1b zijn juist soorten die hoger op de kwelder of op lage kwelderduintjes voorkomen kenmerkend, zoals *Centaurium littorale* (Afbeelding 3), *Bryum algovicum* en *Sonchus arvensis* s.l..



---

Afbeelding 3. *Centaurium littorale* differentieert het Junco-Caricetum parapholidetosum tegenover de typische subassociatie. Foto: R. Haveman

---

Voor de tweede hoofdgroep zijn *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis uniglumis* en *Schorzoneroides autumnalis* (= *Leontodon autumnalis*) kenmerkende soorten. Differentiërend voor subgroep 2a zijn een hogere frequentie van *Potentilla anserina* en de relatief lage frequenties van de voor subgroep 2b differentieërende soorten *Juncus anceps* (= *Juncus alpinoarticulatus* subsp. *atricapillus*), *Juncus articulatus*, *Carex oederi* en *Blysmus rufus*. De laatste hoofdgroep (groep 3) vertegenwoordigt een relatief soortenarme vorm van het *Junco-Caricetum extensae* die zich vooral onderscheidt door de afwezigheid van de differentieërende soorten van de eerste twee hoofdgroepen. *Plantago maritima* is zwak differentieërend voor deze groep. Verder zijn vooral de verbondskensoorten van het *Armerion maritimae*, te weten *Glaux maritima* en *Juncus gerardii*, goed vertegenwoordigd. *Juncus maritimus* heeft in deze groep de hoogste frequentie.

Ter vergelijking is een extra synoptische kolom uit SynBioSys (Hennekens 2010) opgenomen (groep 4), met opnamen van het *Blysmetum rufi*, om het verschil tussen beide associaties aan te kunnen geven. Laatstgenoemde gemeenschap verschilt van het *Junco-Caricetum extensae* door de relatief lage frequentie en bedekking van *Carex extensa* en de hoge bedekking van de naamgevende *Blysmus*

*rufus*. Opvallend is verder de lage frequentie van soorten van de lage kwelder, zoals *Tripolium pannonicum*, *Limonium vulgare* en *Plantago maritima*, de lage frequentie van *Odontites vernus*, *Centaureum pulchellum* en *Juncus maritimus* en de soorten van hoofdgroep 1. *Trifolium repens* is daarentegen frequenter aangetroffen in het *Blysmetum* dan in het *Junco-Caricetum*. Hierbij moet wel worden opgemerkt dat een deel van de opnamen die in SynBioSys in het *Blysmetum rufi* zijn ondergebracht in de classificatie zoals hier gepresenteerd tot het *Junco-Caricetum blysmetosum* worden gerekend.

Hoofdgroep 1 onderscheiden wij als *Junco-Caricetum parapholidetosum strigosae*, hoofdgroep 2 als *Junco-Caricetum typicum* en hoofdgroep 3 als *Junco-Caricetum plantaginetosum maritimae* (zie in het vervolg voor een volledige en formele syntaxonomische behandeling).

### SUCCESSIE EN ECOLOGISCHE BETEKENIS

Uit de eerste hoofdgroep (Tabel 3, groep 1a + 1b) is af te leiden dat het voorstadium van het *Junco-Caricetum extensae* bestaat uit gemeenschappen die zich laag op de kwelder, en daarmee vroeg in de successiereeks bevinden. Het *Junco-Caricetum parapholidetosum* heeft raakvlakken met het *Puccinellion*, zoals blijkt uit de soortensamenstelling van subgroep 1a, met *Puccinellia maritima* en *Salicornia europea*. De vestiging van *Carex extensa* in het *Puccinellion* leidt een proces van ophoging in, doordat de forse pollen van deze soort zand invangen. Dit ophogingsproces zorgt ervoor dat de invloed van de zee lager wordt en die van zoet water toeneemt.

Variante 1a kan in vroege stadia van de successie optreden wanneer nog volop invloed van de zee aanwezig is. Ruimtelijk gezien gaat het hier om dezelfde plaats waar het *Puccinellietum parapholidetosum* voorkomt op begraasde kwelders, dus het hogere deel van de lage kwelder en de overgang naar de middenhoge kwelder. De tweede variant (1b) ontstaat wanneer er zich door sedimentatie van zand

---

Tabel 3. Synoptische tabel van het *Junco-Caricetum* (groep 1 t/m 3), het *Blysmetum rufi* (groep 4: SynBioSys) en referenties uit literatuur (groep 5 t/m 10). Groep 5: Corillion, R., (1953); groep 6: Géhu, J.M., (1976); groep 7: Tüxen, R., (1937); groep 8: Libbert (1940); groep 9: Fröde (1958); groep 10: Voderberg & Fröde (1950).

NF = Noord-Frankrijk, DN = Duitsland Niedersachsen, DD = Duitsland Darß, DB = Duitsland Bock, DH = Duitsland Hiddensee

Verklaring van de frequenties in groepen: groep 1-4 : procentuele waarden; groep 5&6: + = -10%; I = 11-20%; II = 21-40%; III = 41-60%; IV = 61-80%; V = 81-100%; groep 7: 1 = ; kolom 8-10: 1 = -20%; 2 = 21-40%; 3 = 41-60%; 4 = 61-80%; 5 = 81-100%. De mediaan van de bedekking is, indien bekend, in superscript weergegeven.

Grijstinten: donkergrijs = phi-coëfficiënt > 30; lichtgrijs = phi-coëfficiënt 15-29.

Ks = kensoorten *Junco-Caricetum extensae*, Cs = constante soorten, d\_ = differentiërend voor subgroep.

---

Groepnummer	n=	1a	1b	2a	2b	3	4	5	6	7	8	9	10
Locatie								NF	NF	DN	DD	DB	DH
<b>Aantal opnamen</b>	<b>235</b>	<b>112</b>	<b>43</b>	<b>28</b>	<b>13</b>	<b>39</b>	<b>94</b>	<b>27</b>	<b>20</b>	<b>1</b>	<b>8</b>	<b>8</b>	<b>7</b>
<b>KS</b>	<i>Carex extensa</i>	235	100 <sup>a</sup>	100 <sup>b</sup>	100 <sup>3</sup>	100 <sup>3</sup>	100 <sup>3</sup>	44 <sup>a</sup>	V	V	1	5	5
	<i>Odontites vernus</i> s.l.	164	56 <sup>1</sup>	84 <sup>m</sup>	59 <sup>m</sup>	77 <sup>1</sup>	54 <sup>1</sup>	30 <sup>1</sup>	.	.	.	3	5
	<i>Centaurium pulchellum</i>	129	52 <sup>1</sup>	79 <sup>1</sup>	59 <sup>+</sup>	77 <sup>+</sup>	38 <sup>1</sup>	34 <sup>+</sup>	.	.	1	1	3
<b>CS</b>	<i>Glauca maritima</i>	225	99 <sup>a</sup>	89 <sup>m</sup>	93 <sup>a</sup>	100 <sup>1</sup>	97 <sup>a</sup>	89 <sup>a</sup>	IV	V	1	5	5
	<i>Agrostis stolonifera</i>	190	82 <sup>a</sup>	95 <sup>b</sup>	81 <sup>a</sup>	100 <sup>3</sup>	67 <sup>m</sup>	87 <sup>b</sup>	IV	.	.	5	5
	<i>Tripolium pannonicum</i>	164	75 <sup>1</sup>	53 <sup>+</sup>	63 <sup>1</sup>	77 <sup>+</sup>	74 <sup>1</sup>	19 <sup>+</sup>	III	II	.	5	5
<b>d 3</b>	<i>Plantago maritima</i>	159	62 <sup>1</sup>	68 <sup>+</sup>	44 <sup>+</sup>	54 <sup>+</sup>	95 <sup>1</sup>	37 <sup>+</sup>	IV	III	.	3	3
	<i>Juncus gerardii</i>	146	66 <sup>a</sup>	53 <sup>m</sup>	41 <sup>a</sup>	69 <sup>1</sup>	82 <sup>b</sup>	74 <sup>b</sup>	IV	IV	1	4	4
	<i>Festuca rubra</i> agg.	130	54 <sup>m</sup>	66 <sup>1</sup>	59 <sup>a</sup>	23 <sup>+</sup>	54 <sup>m</sup>	30 <sup>b</sup>	I	III	.	3	4
	<i>Triglochin maritima</i>	103	38 <sup>+</sup>	50 <sup>+</sup>	44 <sup>+</sup>	69 <sup>+</sup>	49 <sup>+</sup>	64 <sup>+</sup>	III	III	0	5	5
<b>d 1a-1b</b>	<i>Parapholis strigosa</i>	143	73 <sup>m</sup>	82 <sup>m</sup>	37 <sup>1</sup>	46 <sup>1</sup>	26 <sup>+</sup>	12 <sup>+</sup>	.	II	.	.	.
<b>d 1a</b>	<i>Puccinellia maritima</i>	66	50 <sup>a</sup>	8 <sup>m</sup>	11 <sup>+</sup>	.	.	.	I	+	2	.	.
	<i>Spergularia media</i>	48	36 <sup>1</sup>	8 <sup>+</sup>	.	.	3 <sup>r</sup>	.	II	I	.	.	.
	<i>Salicornia europaea</i> ss.	64	45 <sup>m</sup>	13 <sup>+</sup>	19 <sup>+</sup>	.	.	.	I	.	.	.	.
	<i>Suaeda maritima</i>	38	28 <sup>+</sup>	3 <sup>+</sup>	4 <sup>+</sup>	.	.	.	I	+	.	.	.
	<i>Elymus farctus</i> * boreoatlantica	15	14 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>d 1b</b>	<i>Plantago coronopus</i>	63	31 <sup>1</sup>	47 <sup>1</sup>	7 <sup>r</sup>	.	15 <sup>+</sup>	5 <sup>+</sup>	.	.	.	1	3
	<i>Elymus athericus</i>	60	28 <sup>1</sup>	45 <sup>1</sup>	22 <sup>+</sup>	.	8 <sup>+</sup>	2 <sup>+</sup>	I	III	.	.	.
	<i>Sagina maritima</i>	20	9 <sup>m</sup>	18 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Centaurium littorale</i>	44	17 <sup>+</sup>	50 <sup>1</sup>	.	23 <sup>1</sup>	8 <sup>+</sup>	3 <sup>r</sup>	I	.	.	3	5
	<i>Bryum algovicum</i>	9	.	18 <sup>m</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Sonchus arvensis</i> s.l.	35	4 <sup>r</sup>	45 <sup>+</sup>	15 <sup>r</sup>	31 <sup>+</sup>	8 <sup>r</sup>	2 <sup>+</sup>	.	.	.	1	2
	<i>Hippophae rhamnoides</i>	19	2 <sup>r</sup>	29 <sup>+</sup>	4 <sup>r</sup>	8 <sup>r</sup>	8 <sup>r</sup>	10 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.
	<i>Carex distans</i>	18	2 <sup>r</sup>	21 <sup>+</sup>	4 <sup>1</sup>	8 <sup>+</sup>	13 <sup>+</sup>	26 <sup>1</sup>	I	.	.	.	3
	<i>Sagina nodosa</i>	13	2 <sup>r</sup>	11 <sup>+</sup>	.	23 <sup>+</sup>	.	3 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.
	<i>Hennediella heimii</i>	4	.	11 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>d 2a-2b</b>	<i>Bolboschoenus maritimus</i>	48	16 <sup>+</sup>	11 <sup>r</sup>	67 <sup>1</sup>	62 <sup>+</sup>	3 <sup>+</sup>	14 <sup>1</sup>	.	.	.	2	4
	<i>Eleocharis uniglumis</i>	21	1 <sup>1</sup>	5 <sup>+</sup>	30 <sup>1</sup>	69 <sup>1</sup>	.	50 <sup>a</sup>	.	.	.	.	5
	<i>Leontodon autumnalis</i>	10	1 <sup>+</sup>	.	19 <sup>r</sup>	31 <sup>+</sup>	.	39 <sup>+</sup>	.	.	.	2	.
<b>d 2a</b>	<i>Potentilla anserina</i>	20	2 <sup>+</sup>	13 <sup>+</sup>	30 <sup>+</sup>	8 <sup>+</sup>	5 <sup>r</sup>	36 <sup>a</sup>	.	.	.	.	4
<b>d 2b</b>	<i>Juncus anceps</i>	14	.	8 <sup>+</sup>	4 <sup>r</sup>	77 <sup>+</sup>	.	15 <sup>+</sup>	.	.	4	.	.
	<i>Juncus articulatus</i>	14	1 <sup>+</sup>	.	15 <sup>+</sup>	69 <sup>1</sup>	.	24 <sup>1</sup>	.	.	.	.	2
	<i>Blysmus rufus</i>	9	.	.	7 <sup>r</sup>	54 <sup>+</sup>	.	100 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.
	<i>Carex oederi</i>	8	.	3 <sup>+</sup>	4 <sup>1</sup>	46 <sup>+</sup>	.	12 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.
	<i>Holcus lanatus</i>	3	.	.	.	23 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Euphrasia species</i>	3	.	.	4 <sup>1</sup>	15 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Epilobium palustre</i>	3	.	.	4 <sup>+</sup>	15 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Triglochin palustris</i>	14	3 <sup>+</sup>	5 <sup>1</sup>	11 <sup>+</sup>	31 <sup>1</sup>	3 <sup>+</sup>	16 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.
	<i>Leontodon saxatilis</i>	47	3 <sup>r</sup>	63 <sup>+</sup>	19 <sup>+</sup>	69 <sup>+</sup>	8 <sup>+</sup>	18 <sup>+</sup>	.	.	2	.	.
<b>Begeleidende soorten</b>													
<b>Asteretea tripalii</b>													
	<i>Limonium vulgare</i>	80	31 <sup>1</sup>	32 <sup>+</sup>	48 <sup>+</sup>	8 <sup>1</sup>	46 <sup>1</sup>	.	III	V	.	.	.
	<i>Juncus maritimus</i>	71	31 <sup>m</sup>	29 <sup>+</sup>	26 <sup>a</sup>	23 <sup>+</sup>	44 <sup>1</sup>	4 <sup>a</sup>	V	III	0	3	5
	<i>Armeria maritima</i>	21	10 <sup>+</sup>	8 <sup>+</sup>	11 <sup>m</sup>	.	13 <sup>+</sup>	11 <sup>r</sup>	III	II	0	.	.
	<i>Spergularia salina</i>	20	12 <sup>+</sup>	11 <sup>+</sup>	7 <sup>r</sup>	.	.	1 <sup>+</sup>	.	.	.	2	3
	<i>Salicornia spec.</i>	18	10 <sup>1</sup>	8 <sup>+</sup>	4 <sup>+</sup>	.	5 <sup>+</sup>	1 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.
	<i>Atriplex portulacoides</i>	18	8 <sup>r</sup>	5 <sup>+</sup>	11 <sup>r</sup>	.	3 <sup>r</sup>	.	I	II	.	.	.
	<i>Artemisia maritima</i>	11	7 <sup>+</sup>	8 <sup>+</sup>	.	.	3 <sup>+</sup>	.	.	.	.	2	.
	<i>Spartina anglica</i>	6	5 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Oenanthe lachenalii</i>	5	3 <sup>+</sup>	.	4 <sup>a</sup>	.	3 <sup>+</sup>	2 <sup>r</sup>	I	.	.	.	1
<b>Lolio - Potentillon</b>													
	<i>Trifolium fragiferum</i>	20	12 <sup>m</sup>	8 <sup>+</sup>	4 <sup>r</sup>	.	5 <sup>r</sup>	12 <sup>+</sup>	.	.	.	.	2
	<i>Lotus glaber</i>	6	2 <sup>1</sup>	.	.	.	8 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.	2
	<i>Pulicaria dysenterica</i>	6	.	5 <sup>1</sup>	4 <sup>+</sup>	.	8 <sup>r</sup>	.	.	.	.	.	.
	<i>Apium graveolens</i>	5	2 <sup>+</sup>	8 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Trifolium repens</i>	5	.	5 <sup>1</sup>	4 <sup>1</sup>	.	3 <sup>r</sup>	21 <sup>1</sup>	.	.	.	.	.
<b>Zilte pioniersoorten</b>													
	<i>Juncus ranarius</i> + <i>bufonius</i>	43	25 <sup>a</sup>	24 <sup>+</sup>	15 <sup>1</sup>	23 <sup>1</sup>	3 <sup>+</sup>	6 <sup>+</sup>	.	.	.	1	2
	<i>Atriplex prostrata</i>	12	5 <sup>+</sup>	8 <sup>+</sup>	7 <sup>r</sup>	.	3 <sup>r</sup>	4 <sup>+</sup>	II	.	.	1	1
<b>Soorten van natte duinvalleien</b>													
	<i>Phragmites australis</i>	58	15 <sup>+</sup>	21 <sup>1</sup>	44 <sup>+</sup>	54 <sup>+</sup>	36 <sup>+</sup>	38 <sup>+</sup>	I	I	1	4	5
	<i>Samolus valerandi</i>	10	1 <sup>r</sup>	3 <sup>+</sup>	15 <sup>m</sup>	23 <sup>1</sup>	3 <sup>r</sup>	3 <sup>+</sup>	I	.	.	1	5
	<i>Salix repens</i>	4	.	3 <sup>r</sup>	4 <sup>+</sup>	15 <sup>r</sup>	.	12 <sup>+</sup>	.	.	.	.	.



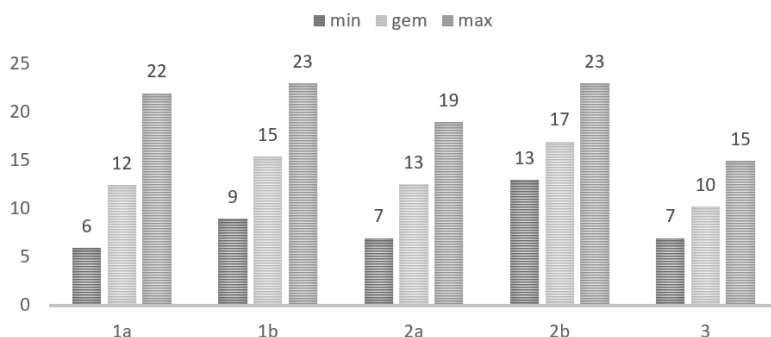
lage kwelderduintjes vormen. *Saginion*-soorten als *Sagina maritima*, *Plantago maritima* en *Bryum algovicum* kunnen zich hier manifesteren. Waarschijnlijk komt deze variant ook tot ontwikkeling aan de duinvoet van kleinere duincomplexen. *Hippophae rhamnoides* laat zich reeds in dit stadium zien en daarnaast kunnen zoutverdragende glycofyten als *Leontodon saxatilis* hier een belangrijkere rol krijgen; dit duidt op een kleiner wordende invloed van zout- en juist een grotere invloed van zoet water.

Het karakter van de tweede hoofdgroep (Tabel 3, groep 2a + 2b), het *Junco-Caricetum typicum*, wijst op verwantschap met gemeenschappen van het *Saginion maritimae* en het *Caricion davallianae*. Deze subassociatie komt voor op plaatsen waar zoet water toestroomt, zoals af te leiden valt uit het voorkomen van *Samolus valerandi*, *Salix repens* en een hoge presentie van *Juncus anceps*. Zoet water – regenwater dan wel water dat vanuit hogere duincomplexen wordt aangevoerd – zorgt op de zandige standplaatsen van het *Junco-Caricetum*, zelfs na incidentele inundatie met zeewater, voor relatief sterke verdunning van het zoute water. Het optreden van de variant met *Potentilla anserina* (2a) of de variant met *Juncus anceps* (2b) lijkt te worden bepaald door de mate van dynamiek in combinatie met de samenstelling van het substraat en zoetwaterbeschikbaarheid. De variant met *Potentilla* komt tot ontwikkeling aan de voet van de duinen of op achterduinse strandvlakten waar de zee nog met enige regelmaat toegang heeft. De variant met *Juncus anceps* is kenmerkend voor vrijwel van de zee afgesloten strandvlakten die door een ietwat slibrijker substraat minder snel draineren (Braun-Blanquet & De Leeuw 1936).

In het *Junco-Caricetum plantaginetosum* (Tabel 3, groep 3) is het aantal soorten het laagst (zie ook Afbeelding 4). Het betreft de meest basale vorm van het *Junco-Caricetum extensae*, waarin naast *Carex extensa* voornamelijk de kensoorten van het verbond op de voorgrond treden. De subassociatie is te vinden op relatief stabiele middelhoge en slibrijke kwelders. Indien zich geruime tijd stabiele omstandigheden voordoen kan *Juncus maritimus* zich breed maken in de associatie (Westhoff 1987). Dit is terug te zien in de synoptische tabel: hier is de frequentie van *J. maritimus* het hoogst. Verder hebben *Plantago maritima*, *Juncus gerardii* en *Limonium vulgare* een zwaartepunt in dit type.

Bij nadere beschouwing van tabel 3 wordt duidelijk dat de soort *Blysmus rufus* haar optimum niet heeft in het *Junco-Caricetum extensae*, maar hierin toch ook niet ontbreekt. Het *Blysmetum rufi* (groep 4), wordt gekenmerkt door een veel hogere bedekking van *Blysmus rufus* en een duidelijk lagere frequentie en bedekking van *Carex extensa*. Daarnaast is de frequentie van de andere kensoorten van het *Junco-Caricetum extensae*, *Odontites vernus* s.l. en *Centaureum pulchellum*, ook veel lager in deze associatie. Dit betekent dat begroeiingen met *Blysmus rufus* ofwel tot het *Blysmetum rufi*, ofwel tot het *Junco-Caricetum extensae* kunnen worden gerekend, afhankelijk van de bedekking van *Blysmus rufus* zelf, en de hoeveelheid soorten die op zoetere condities duiden (soorten uit het *Lolio-Potentillion* en het *Caricion davallianae*).

## HOEVEELHEID SOORTEN PER VARIANT



Afbeelding 4. Minimaal, gemiddelde en maximaal aangetroffen aantal soorten per synoptische groep

### SYNTAXONOMISCHE EN NOMENCLATORISCHE CONSEQUENTIES

Op basis van de gepresenteerde indeling onderscheiden we zoals gezegd drie subassociaties die inhoudelijk wel enige overeenkomst vertonen met de subassociaties die eerder werden onderscheiden door Westhoff (1947) en Westhoff & Den Held (1969). Hieronder beschrijven we deze subassociaties conform de regels van de *International Code of Phytosociological Nomenclature* (Weber et al. 2000). Omdat het *Junco-Caricetum extensae* niet is getypificeerd, wijzen we hier ook een lectotype aan voor de associatie.

***Junco atricapilli-Caricetum extensae*** Braun-Blanquet & De Leeuw (1936)  
Lectotypus (hoc loco): opname A van Tabel pagina 381 in Braun-Blanquet & De Leeuw (1936). Braun-Blanquet & de Leeuw (1936) beschreven de associatie als *Juncus atricapillus-Carex extensa*-Assoziation; dit moet omgeschreven worden als *Junco atricapilli-Caricetum extensae* (zie art. 10 ICPN, Weber et al. 2000). Omdat *Juncus alpinoarticulatus* subsp. *atricapillus* nog tot voor kort in gebruik was voor de soort die in de meest recente flora (Duistermaat 2020) opgenomen is als *Juncus anceps* mag de naam nog niet veranderd worden in *Juncus ancipitri-Caricetum extensae* (art. 45 ICPN).

***Junco-Caricetum parapholidetosum strigosae*** Westhoff ex Beefink 1965:  
112 nom. mut. propos. (als *Junceto-Caricetum extensae pholiuretosum*)  
Type (lectotypus hoc loco): Victor Westhoff, 13 juli 1939, Boschplaat, Terschelling, VW39.336. Tussen de lage voorduintjes ter hoogte van Loopduin. *Carex extensa* 4, *Agrostis stolonifera* 1, *Odontites vernus* subsp. *serotinus* 1, *Glaux maritima* 1, *Juncus gerardii* 1, *Parapholis strigosa* 1, *Triglochin palustris* 1, *Aster tripolium* +, *Centaureum littorale* +, *Centaureum pulchellum* +, *Leontodon saxatilis* +, *Triglochin maritima* +,

*Bryum spec. +, Salicornia spec. +.*

Differentiërende soorten (Tabel 3): *Odontites vernus* s.l., *Centaurium pulchellum*, *Agrostis stolonifera*, *Parapholis strigosa*, *Puccinellia maritima*, *Spergularia media*, *Salicornia europaea* subsp. *europaea*, *Suaeda maritima*, *Elymus farctus* subsp. *boreoatlanticus*, *Plantago coronopus*, *Elymus athericus*, *Sagina maritima*, *Centaurium littorale*, *Bryum algovicum*, *Sonchus arvensis* s.l., *Hippophae rhamnoides*, *Carex distans*, *Sagina nodosa* en *Hennediella heimii*.

***Junco-Caricetum typicum*** Filius, Haveman & De Ronde subass. nov.  
Synoniem: *Junco-Caricetum blysmetosum* Westhoff ex Beefink 1965 nom. inval. (art. 5 ICPN): Onder de huidige Code (Weber et al. 2000) zou de naam die Westhoff (1947) aan deze subassociatie gaf en die Beefink (1965, p. 112 en Tabel 11 kolom 6-7) valideerde te handhaven zijn. In de nieuwe (4e) editie van de Code, die per 1-1-2021 van kracht wordt, gaat de 'autonym-regel' (de laatste regel van art. 5) ook met terugwerkende kracht gelden. Daarmee omvat het *Junco-Caricetum typicum* dan per definitie (art. 5 ICPN) het deel van de associatie waartoe de typeopname behoort (zie hierboven). In anticipatie hierop beschrijven wij hier deze nieuwe subassociatie. Uitdrukkelijk willen we daar aan toevoegen dat de typische subassociatie dus niet het meest typische syntaxon betreft, maar juist het syntaxon waartoe de typeopname behoort. Differentiërende soorten (Tabel 2): *Bolboschoenus maritimus*, *Eleocharis uniglumis*, *Schorzoneroides autumnalis*, *Potentilla anserina*, *Juncus anceps*, *Juncus articulatus*, *Blysmus rufus*, *Carex oederi*, *Holcus lanatus*, *Euphrasia spec.*, *Epilobium palustre*, *Triglochin palustris* en *Leontodon saxatilis*.

***Junco-Caricetum plantaginetosum maritimae*** Filius, Haveman & De Ronde subass. nov. Type (typus hoc loco): Iris de Ronde, 31 augustus 2015, Vlieland, Vliehors, Kroonspolders. Enkelhoge *Carex*-begroeiing op middelhoge kwelder, IR15.183. *Carex extensa* 4, *Plantago maritima* 4, *Agrostis stolonifera* 2m, *Glaux maritima* 2m, *Juncus gerardii* 1, *Tripolium pannonicum* 1, *Limonium vulgare* +, *Phragmites australis* +, *Triglochin maritima* +.  
Differentiërende soorten (Tabel 2): *Plantago maritima* (zwak)

## GEMEENSCHAPPEN MET *CAREX EXTENSA* IN WEST-EUROPA

Diverse buitenlandse auteurs beschrijven gemeenschappen met *Carex extensa*. Om onze bevindingen in een breder, Europees perspectief te plaatsen zijn in tabel 3 ter vergelijking enkele synoptische kolommen uit de literatuur uit de omringende landen opgenomen (groepen 5-10).

Tüxen (1937) beschrijft in zijn *Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands* het *Junco-Caricetum extensae* aan de hand van één opname (kolom 7). In de hierop volgende jaren verschijnen in de Duitse literatuur meer beschrijvingen van de associatie die vergezeld gaan van opnamen van de hand van Libbert (1940) van Darß, van Fröde (1957) van het eiland Hiddensee en van Voderberg & Fröde (1959) van het eiland Bock. Deze beschrijvingen worden door Passarge (1964) kort besproken in *Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes*, in samenhang met de eerder door Tüxen (l.c.) en Braun-Blanquet & De Leeuw (1936) gepubliceerde opnamen. Op basis van de opnamen van Ameland en Noordwest-Duitsland onderscheidt hij "... eine nordatlantische *Juncus anceps* var. *atricapillaris*-Rasse", naast een "Normal-Rasse" (Darß en het nabijgelegen Bock) en een verarmde variant in het noordoosten van het verspreidingsgebied van het *Junco-Caricetum extensae* (Hiddensee).

Corillion (1953) en Géhu (1963) beschrijven het *Junco-Caricetum extensae* van het noorden van Bretagne en de omgeving van Le Havre in Frankrijk (Tabel 3, groep 5 & 6). Volgens Géhu komt de associatie hier voor op de hoger gelegen kwelders die beïnvloed zijn door de instroom van zoet water. Daarnaast vermeldt hij dat in de associatie op andere plaatsen aan de Bretonse kust nogal eens *Juncus acutus* voorkomt, een Midditerraan-Atlantische soort die in Nederland ontbreekt.

Adam (1977) beschouwt het *Junco-Caricetum extensae* als een gemeenschap die waarschijnlijk beperkt is tot de Waddeneilanden en die in elk geval niet op de Britse eilanden voorkomt. De gemeenschappen met *Juncus maritimus* en *Juncus gerardii* waarin *Carex extensa* wel voorkomt beschouwt hij als het *Juncetum gerardii*, op basis van het bedekkingsoverwicht van *Juncus gerardii*. Ook in zijn overzicht van Britse kweldergemeenschappen (Adam 1981) neemt hij het *Junco-Caricetum* niet op.

Door diverse buitenlandse auteurs wordt een groot gewicht toegekend aan het voorkomen van glycofyten in de oorspronkelijke beschrijving van het *Junco-Caricetum extensae* door Braun-Blanquet & de Leeuw (1936) en het brandpunt van de discussie is telkens weer de naamgevende *Juncus anceps*. Passarge (1964) beschouwt deze vorm van Ameland als een noordwestelijke vicariërende vorm van de associatie, waarvan in Noordoost-Duitsland de normale vorm tot ontwikkeling zou komen. Géhu (1976) weegt het ontbreken van *Juncus anceps* en de hogere frequentie van *Armerion*-soorten en vooral *Juncus maritimus* in zijn tabel zo zwaar dat hij de Franse *Carex extensa*-gemeenschappen als vicariërende associatie beschouwt, namelijk het *Junco maritimi-Caricetum extensae*. De vraag rijst hoe de verschillen in soortensamenstelling die de *Juncus-Carex extensa*-begroeiingen van de Noord-Franse Atlantische kust tot aan de Duitse Oostzee laten zien, beoordeeld moeten worden.

Uit de vergelijking van de groepen 8-10 met de voorgaande groepen in tabel 3 blijkt dat de soortensamenstelling van de Duitse, Nederlandse en Franse begroeiingen met *Carex extensa* in basis (de constante soorten) in hoge mate over-

eenkomt. Op basis hiervan zien wij geen reden om verschillende associaties te onderscheiden. Het is wat ongelukkig dat de eerste beschrijving van het *Junco-Caricetum extensae* gebaseerd is op twee opnamen van een marginale standplaats van de associatie (achterduinse strandvlakte), maar in de geschiedenis van de plantensociologie is dit absoluut geen uitzondering (vgl. Tüxen 1970). Daarmee is het *Junco maritimi-Caricetum extensae* dus als synoniem van het *Junco atricapilli-Caricetum extensae* te beschouwen. Op basis van de Duitse en Franse synoptische tabellen valt te vermoeden dat een deel van de Franse opnamen wellicht tot het *Junco-Caricetum parapholidetosum*, en een deel van de Duitse daarentegen tot het *Junco-Caricetum typicum* te rekenen zijn. Op basis van de synoptische kolommen (die bestaan uit een relatief klein aantal opnamen) is dat echter niet hard te maken: hiervoor is inzicht in de onderliggende opnames nodig. Een belangrijk deel van de opnamen uit beide landen zou in onze indeling in elk geval tot het *Junco-Caricetum plantaginetosum* gerekend dienen te worden.

### **A CLOSER LOOK AT THE ASSOCIATION OF LONG-BRACTED SEDGE (JUNCO-CARICETUM EXTENSAE)**

A thorough analysis of over 1000 Dutch relevés containing *Carex extensa* covering the period 1900-2019 resulted in the subdivision of the *Junco-Caricetum extensae* into three subassociations: *Junco-Caricetum parapholidetosum strigosae*, *Junco-Caricetum typicum* and *Junco-Caricetum plantaginetosum maritimi*. The first two subassociations can be subdivided into two variants, the third one can be seen as the central subassociation. Subassociation *parapholidetosum* represents the youngest and most saline situation while the subassociation *typicum* is more influenced by freshwater and restricted to a higher zonation belt in the landscape, at the transition from salt marsh towards dunes. The subassociation *plantaginetosum maritimae* represents relatively species poor examples of the association, and is confined to rather stable, lutum-rich middle-high salt-marshes. Comparison with synoptic tables from France and Germany indicates that the associations *Junco-Caricetum extensae* and *Junco maritimi-Caricetum extensae* should be considered as synonyms rather than vicariants.

### **LITERATUUR**

- Adam, P. (1977). On the phytosociological status of *Juncus maritimus* on British saltmarshes. *Vegetatio* 35: 81-94.
- Adam, P. (1981). The vegetation of British saltmarshes. *New Phytologist* 88: 143-196.
- Barkman, J., Doing, H., & Segal, S. (1964). Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. *Acta Bot. Neerl.* 13: 394-419.
- Beeftink, W.G. (1965). De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband. Landbouwhogeschool Wageningen, Wageningen, 167 pp.
- Braun-Blanquet, J. & W.C. De Leeuw (1936). Vegetationsskizze von Ameland. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 46: 359-393.

- Chytrý, M., L. Tichý, H. Jason & Z. Botta-Dukát (2002). Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of vegetation Science* 13: 79-90.
- Corillion, R. (1953). Les halipèdes du Nord de la Bretagne. *Revue Générale de Botanique* 60: 609-658.
- De Jong, D., K. Dijkema, J. Bossinade, & J. Jansen (1998). SALT 97: Classificatieprogramma voor kweldervegetaties (cd-rom). Software, Leeuwarden: Rijkswaterstaat RIKZ, Directie Noord-Nederland.
- Duistermaat, H. (2020) Heukels' Flora van Nederland, 24ste druk. Noordhoff Uitgevers, Groningen, 841 pp.
- Fröde, T. (1957). Die Pflanzengesellschaften der Insel Hiddensee. *Wissenschaftliches Zeitschrift der Universität Greifswald* 7: 277-305.
- Géhu, J. (1976). Approche phytosociologique synthétique de la végétation des vases salées du littoral atlantique français. *Colloques Phytosociologiques* 444:395-465.
- Géhu, J.-M. (1963). L'excursion dans le Nord et l'Ouest de la France de la Société Internationale de Phytosociologie. *Bulletin de Botanique du Nord de la France* XVI: 105-189.
- Gilissen, N., R. Haveman, I. De Ronde & M. Hornman (2011). Vliehors, Monitoring Natuurwaarden 2008-2009. Intern rapport Rijksvastgoedbedrijf, sectie natuur, Wageningen.
- Hennekens, S. N. (2010). SynBioSys versie 2. Alterra, Wageningen.
- Hill, M.O. (1979). TWINSpan: a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Section of Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, New York, 90 pp.
- Hornman, M. & R. Haveman (2004). CSK Vlieland/SR Vliehors. Inventarisatie natuurwaarden 2002. Intern rapport Dienst Gebouwen Werken en Terreinen (DGW&T), Ministerie van Defensie, 's-Gravenhage.
- Libbert, W. (1940). Die Pflanzengesellschaften der Halbinsel Darß (Vorpommern). *Feddes Repertorium Beiheft* 114: 1-95.
- Passarge, H. (1964). Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes, I. *Pflanzensoziologie* 13: 1-324.
- Roleček, J., L. Tichý, D. Zelený & M. Chytrý (2009). Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of vegetation Science* 20: 596-602.
- Schaminée, J.H.J., J.A.M. Janssen, R. Haveman, S.M. Hennekens, G.B.M. Heuvelink, H.P.J. Huiskes & E.J. Weeda (2006). Schatten voor de natuur, achtergronden, inventaris en toepassingen van de Landelijke Vegetatie Databank. Alterra, Wageningen, 112 pp.
- Tichý, L. (2002). JUICE, software for vegetation classification. *Journal of vegetation Science* 13: 451-453.
- Tüxen, R. (1937). Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. *Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft* 3: 1-170.
- Tüxen, R. (1970). Pflanzensoziologie als synthetische Wissenschaft. *Miscellaneous Papers* 5: 141-157.
- Voderberg, K. & E.T. Fröde (1959). Die Vegetationsentwicklung auf der Insel Bock. *Feddes Repertorium Beiheft* 138: 214-229.

- Weber, H.E., J. Moravec & J.P. Theurillat (2000). International code of phytosociological nomenclature. *Journal of Vegetation Science* 11: 739-768.
- Weeda, E.J., J.H.J. Schaminée & L. Van Duuren (2003). Atlas van Plantengemeenschappen in Nederland deel 3: plantengemeenschappen van kust en binnenlandse pioniermilieus. KNNV Uitgeverij, Utrecht, 256 pp.
- Westhoff, V. (1947). The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Dissertatie Universiteit Utrecht, 131 pp.
- Westhoff, V. (1987). Salt marsh communities of three West Frisian Islands, with some notes on their long-term succession during half a century. In: A.H.L. Huiskes, C.W.P.M. Blom & J. Rozema (red.), *Vegetation between land and sea*, Springer: 16-41.
- Westhoff, V. & A.J. Den Held (1969). *Plantengemeenschappen in Nederland*. Thieme & Cie, Zutphen, 324 pp.
- Westhoff, V. & M.F. Van Oosten (1991). *De plantengroei van de Waddeneilanden*. Uitgeverij KNNV, Utrecht, 417 pp.
- Westhoff, V., J.H.J. Schaminée & K.S. Dijkema (1998). *Asteretea tripolii*. In: J.H.J. Schaminée, E.J. Weeda & V. Westhoff (red.), *De Vegetatie van Nederland. Deel 4. Plantengemeenschappen van de kust en van binnenlandse pioniermilieus*, Opulus Press, Uppsala, Leiden: 89-130.

Contactgegevens:

Marijn Filius

E-mail: [mj.filius@gmail.com](mailto:mj.filius@gmail.com)