

---

# Planten als indicatoren voor water

Jan-Philip Witte  
Han Runhaar

---

## Inleiding

Hydrologen kijken soms wat meewarig naar ecologen. Waar hydrologen vanuit twee simpele uitgangspunten – de wet van Darcy en het continuïteitsprincipe – de grondwaterstroming afdoende kunnen beschrijven in de vorm van wiskundige formules en modellen, maken ecologen dikwijls nog gebruik van indicatiewaarden, deskundigenoordeel en vage holistische theorieën. Dat ligt echter niet zozeer aan de ecologen, als wel aan de complexiteit van de systemen die zij onderzoeken.

In dit artikel zullen we aan de hand van een voorbeeld inzicht geven in het soort problemen waar de ecooloog mee kampt: we beschrijven het onderzoek naar de indicatiewaarden van plantesoorten voor aan de waterhuishouding gerelateerde standplaatsfactoren, zoals de zuurgraad, de voedselrijkdom en de vochttoestand van de bodem. In het bijzonder gaan we in op de standplaatsfactor 'vochttoestand', daarbij onderwijl aantonend dat de volgens deskundigenoordeel opgestelde indicatiewaarden zo gek nog niet zijn, mits rekening wordt gehouden met achterliggende oorzakelijke verbanden.

## Onderzoek naar standplaatsfactoren: een slangenkuil

Iedere plant stelt bepaalde eisen aan zijn omgeving, bijvoorbeeld aan de temperatuur, de hoeveelheid licht en de beschikbaarheid van water, zuurstof en voedingsstoffen. De gemeenschappelijke eisen van verschillende individuen van een soort, wordt de *standplaats* van die soort genoemd. Zo wordt de standplaats van de Grote brandnetel gekarakteriseerd door stikstofrijke bodems, terwijl de standplaats van Dopheide voedselarm, zuur en nat tot vochtig is. Plantesoorten kunnen worden gebruikt als indicatoren: als je Dopheide ziet weet je dat de standplaats voedselarm, zuur en nat tot vochtig is. Maar kennis van standplaats-eisen is ook noodzakelijk om te kunnen voorspellen welke plantesoorten op een bepaalde plek verwacht mogen worden, bijvoorbeeld na vernatting of na uitvoering van een natuur-bouwproject.

Er wordt al vele decennia onderzoek gedaan naar de eisen die planten stellen aan hun standplaats. Dit onderzoek blijkt telkens op problemen te stuiten. Hieronder bespreken we de vier belangrijkste.

---

**J.P.M. Witte** werkt bij de Universiteit Wageningen, sectie Waterhuishouding, Nieuwe Kanaal 11, 6709 PA Wageningen, tel (0317) 48 41 80, e-mail: [Flip.Witte@users.whh.wau.nl](mailto:Flip.Witte@users.whh.wau.nl).

**Han Runhaar** is werkzaam bij DLO–Alterra, Afdeling Bodem en Landgebruik, Postbus 47, 6700 AA Wageningen, e-mail: [j.runhaar@alterra.wag-ur.nl](mailto:j.runhaar@alterra.wag-ur.nl)

### *Mogelijkheden voor experimenteel onderzoek zijn beperkt*

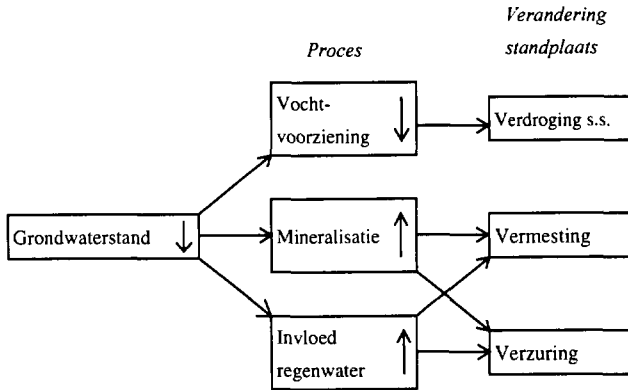
In de landbouw is uitgebreid experimenteel onderzoek gedaan, bijvoorbeeld naar de relatie tussen grondwaterstand en gewasopbrengst. Bij dit type onderzoek kijkt men hoe variaties in de waarde van een factor doorwerken op het gewas, waarbij alle overige factoren worden vastgehouden op een bepaalde, vaak optimale waarde, bijvoorbeeld door toediening van nutriënten en bestrijdingsmiddelen. Op deze manier kan eenvoudig een verband worden gelegd tussen bijvoorbeeld de grondwaterstand en de aardappelopbrengst. Een dergelijke aanpak is bij wild groeiende planten niet mogelijk, allereerst omdat de condities waarin de soort optimaal groeit meestal niet overeenkomen met de condities waaronder de plant in het wild het meest kan worden aangetroffen. De groei van Bochtige smele bijvoorbeeld, is in een monocultuur optimaal bij een bodem-pH van 5, terwijl het optimum in een bosondergroei bij pH = 4 ligt (Mueller-Dombois en Ellenberg, 1974). De oorzaak hiervoor is dat het al dan niet voorkomen van een soort niet alleen afhankelijk is van de standplaatscondities, maar ook van de concurrentie met andere soorten. Dat bepaalde soorten vooral voorkomen op natte en andere vooral op droge standplaatsen heeft dan ook minder te maken met de voorkeur voor natte of droge omstandigheden – de meeste soorten groeien optimaal onder vochtige omstandigheden – maar vooral met het feit dat ze op vochtige standplaatsen de concurrentie met andere soorten niet aankunnen. Om de relaties met standplaatsfactoren experimenteel vast te kunnen stellen zouden we moeten werken met complete ecosystemen, waarbij ook de concurrerende soorten in het experiment worden betrokken.

Experimenten stuiten ook op bezwaren doordat standplaatsfactoren elkaar onderling sterk kunnen beïnvloeden. De diepte van de grondwaterspiegel bijvoorbeeld, is niet alleen van invloed op de vochtvoorziening, maar ook op de zuurgraad en de beschikbaarheid van zuurstof en nutriënten (figuur 1).

Een laatste bezwaar is dat ecologen, zeker als ze onderzoek doen ten dienste van het natuurbehoud, vooral geïnteresseerd zijn in zeldzame soorten en ecosysteemttypen. Hier kan men echter moeilijk experimenten mee uitvoeren, omdat deze destructieve gevolgen kunnen hebben.

### *Planten kunnen naijlen*

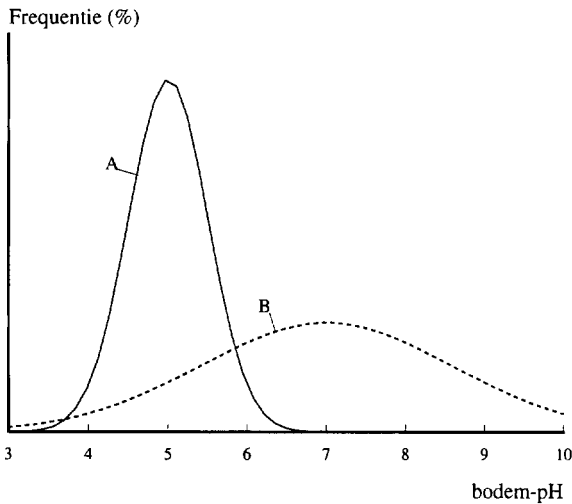
Veranderingen in de groeiplaats van een plantenindividu komen vaak pas na vele jaren tot uitdrukking in de vegetatie. Dit verschijnsel staat bekend onder de term 'naijling'. Eén droge zomer, bijvoorbeeld, kan gedurende vele jaren merkbaar zijn in de soortensamenstelling van de vegetatie en de effecten van een vernattingmaatregel geheel overschaduwen. Vooral soorten met wortelstokken en wortelknollen blijven lang op hun plaats. Wanneer je het voorkomen van een plantensoort in verband wilt brengen met metingen aan de groeiplaats, moet je er zeker van zijn dat de plant in evenwicht verkeert met zijn groeiplaats en daar niet staat als een relict uit betere tijden.



**Figuur 1:** Invloed van verlaging van de grondwaterstand op belangrijke standplaatsfactoren. Verlaging kan leiden tot een gebrek aan water in de wortelzone, waardoor planten niet meer potentieel kunnen transpireren: verdroging in strikte zin. Doordat meer zuurstof in de bodem doordringt mineraliseert organisch materiaal, waarbij nutriënten vrij komen: de standplaats 'vermest' (eutrofieert). Bij de afbraak komen protonen vrij waardoor de pH daalt: de standplaats verzuringt. Verzuring kan ook optreden doordat de invloed van regenwater toeneemt en de pH niet meer gebufferd wordt door baserijk grondwater. Fosfaat kan worden gebonden aan ijzer (bij pH < 6) of calcium (pH > 6) dat met kwelwater is meegevoerd. Wanneer de invloed in de wortelzone van het regenwater dus toeneemt ten koste van kwelwater, zal meer fosfaat beschikbaar kunnen komen voor de plant, met vermisting als gevolg.

### *Standplaatsen zijn veelal heterogeen*

Anders dan bij agrosystemen zijn de abiotische omstandigheden in natuurlijke ecosystemen verre van uniform. Sommige soorten groeien vooral op plaatsen met een sterke heterogeniteit in standplaatsfactoren. Blauwgraslanden en trilvenen staan bekend om hun interne milieuvariatie die bepalend is voor hun grote soortenrijkdom. De variatie wordt in natte situaties vaak veroorzaakt door de aanvoer van baserijk kwelwater of oppervlaktewater. In combinatie met een neerslagoverschot ontstaat dan in de bovenste decimeters van de bodem een zeer sterke verticale gradiënt in waterkwaliteit: boven in voedselarm en zuur (pH < 4 is een heel gewone waarde), onderin neutraal tot basisch (bijvoorbeeld pH > 7) en mogelijk ook voedselrijk en brak (afhankelijk van het de kwaliteit van het aangevoerde water). Door verschillen in bewortelingsdiepte kunnen dan soorten van totaal verschillende standplaatsen in een fijn patroon door elkaar heen groeien. Ronde zonnedauw, bijvoorbeeld, moet het met zijn ondiepe wortels hebben van het voedselarme bovenste water. Deze plant is niet voor niets een vleeseter. En vlak daarnaast staat dan Riet, die profiteert van het diepere voedselrijke water. Door kleine verschillen in maaiveldhoogte treedt ook nog eens heterogeniteit in het horizontale vlak op. Het spreekt voor zich dat de wijze van bemesting in dit soort heterogene milieus van grote invloed is op het resultaat (figuur 2).



**Figuur 2:** Invloed van de bemonstering op het berekende 'gedrag' van een soort. Te zien zijn twee frequentieverdelingen die het voorkomen van een bepaalde plantesoort weerspiegelen, in afhankelijkheid van de bodem-pH. Onderzoeker A is scrupuleus en meet de pH alleen in de zeer nabije omgeving van de planten, terwijl onderzoeker B het niet zo nauw neemt; als de pH maar 'ergens in de buurt' van de plant wordt gemeten is hij al tevreden.

### *Soorten zijn te zeldzaam voor verantwoord statistisch onderzoek*

Sommige onderzoekers proberen de standplaatsen van soorten statistisch uit veldgegevens af te leiden (o.a. Barendregt en Bootsma, 1991; Ertsen, 1998). Op een groot aantal locaties in het veld verzamelen ze gegevens over de aanwezige flora en de ter plaatse heersende milieu-omstandigheden. Deze gegevens worden vervolgens statistisch bewerkt tot kansfuncties, waarmee de kans op voorkomen van een soort is beschreven als functie van een of meerdere standplaatsfactoren. Een probleem daarbij is echter dat nagenoeg alle soorten te zeldzaam zijn voor statistisch onderzoek. Wij schatten dat onze dagelijkse kijk op het Nederlandse landschap wordt gedomineerd door nog geen vijfde van de ca. 1500 inheemse vaatplanten (Witte e.a., i.p.). Dit zijn algemene soorten als Engels raaigras, Gele lis en Pinksterbloem, maar ook de wat minder algemene zoals Dotterbloem, Echte koekeksbloem en Brede wespenorchis. De overige zijn zo zeldzaam dat de gemiddelde Nederlander ze nooit te zien krijgt. Uiterst zeldzaam in statistisch opzicht, wat tot gevolg heeft dat ze makkelijk worden gemist in de random bemonstering die voor een statistische analyse vereist is. Wat het probleem nog erger maakt, is dat biologen speciaal geïnteresseerd zijn in de zeer zeldzame soorten, want het zijn juist deze soorten die bijdragen aan de natuurwaarde van een gebied (Witte, 1996, 1998). De enige praktische manier om zulke zeldzame soorten te bemonsteren, is statistische vereisten even te vergeten, gericht naar deze soorten te zoeken om ze vervolgens selectief te bemonsteren. Niet alleen de hoogte, maar ook het optimum en de hele vorm van de kansfuncties kunnen worden beïnvloed door de wijze van bemonstering. Wanneer een bepaalde soort bijvoorbeeld overbemonsterd wordt bij lage waarden van een milieufactor, dan zal de functie tenderen naar een log-normale vorm.

## Indicatiewaarden

Om voorgaande problemen te omzeilen wordt door ecologen vaak gewerkt met indicatiewaarden: op basis van veldkennis, meetgegevens en literatuur hebben verscheidene deskundigen lijsten opgesteld waarin zij op een ordinale schaal hun oordeel hebben neergelegd over de indicatiewaarde van plantesoorten voor standplaatsfactoren. Een voordeel van deze lijsten is dat deskundigen bij het samenstellen de mogelijkheid hebben om te corrigeren voor de hiervoor genoemde selectieve bemonstering, schijn correlaties, verschillen ten gevolge van verschillende meetmethoden, etc. Wetenschappelijk onbevredigend is het natuurlijk dat zulke lijsten berusten op deskundigenoordeel.

Zeer bekend is de lijst van Ellenberg (1991), met het ecologisch optimum van soorten op een 9- tot 12-delige ordinale schaal voor onder meer de hydrologisch beïnvloedbare (zie bijv. figuur 1) standplaatsfactoren 'saliniteit' (S0 = geen zout verdagend t/m S9 = hyperzout), 'stikstofrijkdom' (N1 = zeer arm t/m N9 = overmatig rijk), 'zuurgraad' (R1 = zeer zuur t/m R9 = zeer basisch/kalkrijk), en de factor 'vochttoestand' (F1 = extreem droog t/m F12 = permanent onder water). Het betreft hier factoren die vrij direct van invloed zijn op het functioneren van plantesoorten. Zulke factoren worden in de ecohydrologie 'operationeel' genoemd. De lijst van Ellenberg kan bijvoorbeeld worden gebruikt om op een kwalitatieve manier ruimtelijke of temporele veranderingen in standplaatsfactoren vast te stellen (figuur 3). Doorgaans worden daartoe de indicatiewaarden van soorten uit een vegetatieopname<sup>1</sup> gemiddeld.

In het vervolg van dit artikel zullen wij ingaan op indicatiewaarden voor de standplaatsfactor 'vochttoestand'.

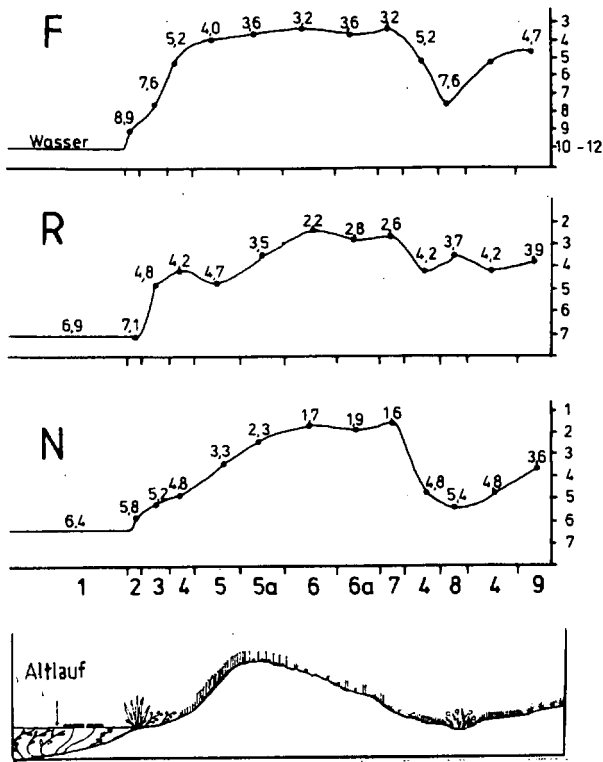
### De standplaatsfactor 'vochttoestand'

De standplaatsfactoren waarop de indicatiewaarden betrekking hebben zijn vaak complex van aard. Dit geldt bij uitstek voor de factor 'vochttoestand', die betrekking heeft op een complex factoren die alle gekoppeld zijn aan de mate waarin water voorradig is. Dit wordt duidelijk als we kijken op welke manieren planten zijn aangepast aan de aan- of afwezigheid van water.

Op standplaatsen die permanent of vrijwel het gehele jaar onder water staan komen waterplanten (*hydrofyten*) voor die zijn aangepast aan het leven in water door het ontbreken van steunweefsels, door de aanwezigheid van drijvende bladeren, en die vaak in staat zijn nutriënten anders dan via de wortels direct uit het water op te nemen. Vooral de duur van onder water staan is bepalend voor het voorkomen van waterplanten.

---

<sup>1</sup> Een vegetatieopname is een steekproef in het plantendek. Op een doorgaans zeer selectief gekozen plaats zet men een vlak uit van een voorgeschreven oppervlakte (in graslanden is deze vaak ca. 10 m<sup>2</sup>). Vervolgens noteert men onder meer welke soorten er binnen het opnamevlak voorkomen en wat de bedekking van iedere soort is.



**Figuur 3:** Verloop van Ellenbergs gemiddelde vochtindicatie F, zuurgraadindicatie R en stikstofindicatie N over een dwarsdoorsnede door een rivierduin. De gemiddelden zijn berekend uit de indicatiewaarden van soorten in vegetatie-opnamen 1-9. Uit de gemiddelde indicatiewaarden blijkt dat hogere plekken op de rivierduin droger (lagere F), zuurder (lagere R) en voedselarmere (lagere N) zijn dan de lager gelegen plekken. Uit: Ellenberg (1991).

Op plaatsen die 's winters en in het voorjaar plas-dras staan, komen vooral soorten voor die door de aanwezigheid van luchtweefsels in staat zijn te groeien op anaerobe standplaatsen (bijv. Riet en Biezen), of die anaerobe omstandigheden vermijden door pas laat uit te groeien en alleen oppervlakkig (Zonnedaauw) of zelfs geheel niet (Veenmos) te wortelen. Diep wortelende soorten kunnen vaak zuurstof in het wortelmilieu brengen, zodat in gereduceerde vorm giftige stoffen ( $\text{Fe}^{++}$ ,  $\text{Mn}^{++}$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ) worden geoxideerd, waarna ze onschadelijk zijn (Etherington, 1982). Soorten die aangepast zijn aan het leven op natte, anaerobe bodems worden aangeduid als *hygrofyten*.

Op zandgronden met een lage grondwaterstand vormt niet zozeer de zuurstofvoorziening, als wel de vochtvoorziening voor veel soorten een beperkende factor. Soorten die hier voorkomen zijn aangepast aan droogte doordat ze hun verdamping kunnen beperken of doordat ze de droge zomerperiode overleven in de vorm van zaad. Deze soorten worden aangeduid als *xerofyten*. Xeromorfe kenmerken zijn onder meer een kleine verhouding tussen bladoppervlakte en bladvolume (succulente bouw) (Muurpeper), de aanwezigheid van haren op de bladeren (Muizenootje), en het verzonken zijn van huidmondjes in bladgroeven (Helm).

Een laatste groep soorten wordt tenslotte gevormd door de *mesofyten*, soorten die aanpassingen aan anaerobe omstandigheden en aan vochttekorten missen en daardoor alleen voorkomen op vochtige standplaatsen. De meeste van onze landbouwgewassen behoren tot deze categorie.

Zo zien we dat de factor 'vochttoestand' niet een afzonderlijke factor is, maar eerder een term die gebruikt wordt om een complex van factoren aan te duiden die te maken hebben met de mate waarin water aanwezig is: de permanentie van onder water staan, de aeratie en de vochtleverantie.

### Indicaties voor 'vochttoestand'

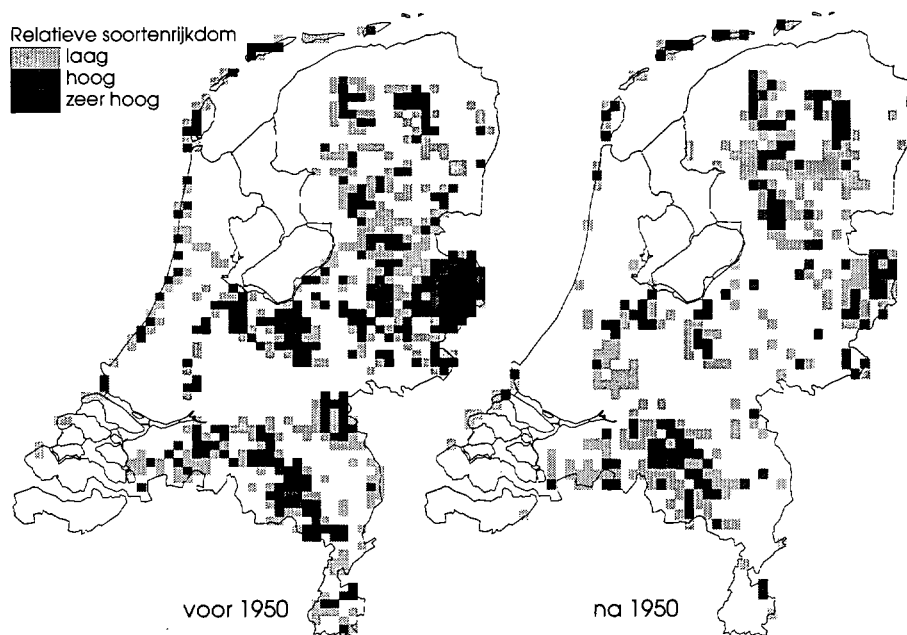
Naast de eerder genoemde lijst van Ellenberg, die bedoeld is voor gebruik in westelijk Mid-den-Europa, is er ook een indeling naar vochttoestand die hoort bij een op Nederland toegesneden indeling in ecosysteemttypen (Stevens e.a., 1987; Runhaar e.a., 1987; Runhaar, 1999). Als indelingskenmerken zijn nagenoeg dezelfde operationele standplaatsfactoren gebruikt als in Ellenberg's lijst, namelijk 'saliniteit', 'vochttoestand', 'voedselrijkdom' (en niet 'stikstofrijkdom' zoals bij Ellenberg) en 'zuurgraad'. Binnen ieder kenmerk zijn klassen onderscheiden die met een code worden aangeduid (tabel 1). Binnen het kenmerk 'vochttoestand' bijvoorbeeld de klassen 'water' (1), 'nat' (2), 'vochtig' (4) en 'droog' (6). *Standplaats-typen* zijn gedefinieerd als combinatie van deze kenmerkklassen, bijvoorbeeld – zie tabel 1 – standplaatstype 22: nat (2), voedselarm en zwak-zuur (2). Ieder standplaatstype kan weer opgedeeld worden in zogenaamde *ecotootypen* door het indelingskenmerk 'vegetatiestructuur' toe te voegen. H22 wordt dan een bos (H) op standplaatstype 22, en K22 een kruidvegetatie (K) op hetzelfde standplaatstype. Niet alle combinaties van kenmerkklassen vormen in werkelijkheid een standplaatstype of ecotootype, omdat bepaalde combinaties in Nederland niet voorkomen (bijvoorbeeld 'zout' en 'droog'), terwijl andere combinaties ecologisch irrelevant zijn. Binnen zilte milieus bijvoorbeeld, is de invloed van het zoutgehalte op de vegetatiesamenstelling zo overheersend, dat onderscheid naar voedselrijkdom niet zinvol meer is.

Alle soorten van de Nederlandse flora zijn bij de ecotootypen, en dus ook de standplaatstypen, ingedeeld (Runhaar e.a., 1987). Hierbij is rekening gehouden met de 'ecologische amplitude' (mate van kieskeurigheid voor milieufactoren) van de soorten,

**Tabel 1:** Classificatie van standplaatstypen volgens het ecotopensysteem. Standplaatstypen (met cursieve code aangegeven) zijn gedefinieerd door combinatie van kenmerkklassen (vette code). Voorbeeld: b40 is een brakke, vochtige standplaats.

		Zoet					brak	zilt
		voedselarm			matig voedselrijk	zeer voedselrijk		
		zuur	zwak zuur	basisch				
		1	2	3	7	8	b	z
Water	1	11	12	13	17	18	b10	
Nat	2	21	22	23	27	28	b20	z20
Vochtig	4	41	42	43	47	48	b40	
Droog	6	61	62	63	67	68	b60	

namelijk doordat een soort bij meerdere typen kan zijn ingedeeld. Een kieskeurige soort als Witte snavelbies bijvoorbeeld, is alleen toegekend aan standplaatstype 21 (nat, voedselarm, zuur), terwijl een 'alleseter' als Riet bij maar liefst 9 standplaatstypen is ingedeeld, variërend van b10 (brak water) tot 48 (vochtig en zeer voedselrijk). De indeling is opgenomen in de bekende Heukel's flora (Van der Meijden, 1996). De indeling is o.a. gebruikt om het voorkomen van ecotootypen in Nederland af te leiden (figuur 4). Daarvoor werd gebruik gemaakt van in rasterbestanden opgeslagen gegevens over de verspreiding van indicatieve plantesoorten.



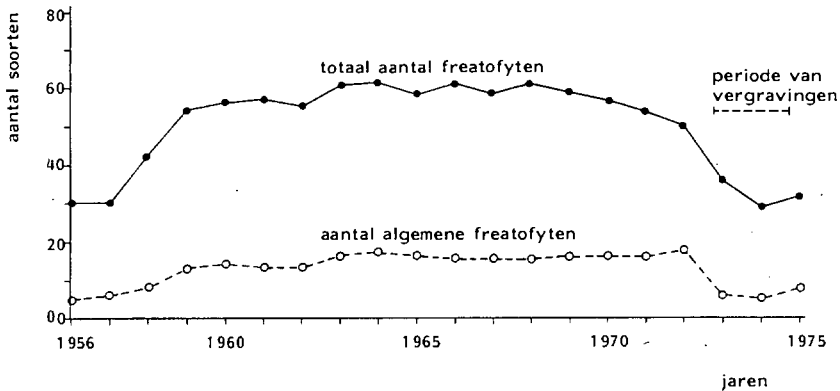
**Figuur 4:** Relatieve soortenrijkdom van ecotootype K22 (kruidvegetatie op natte, voedselarme, zwak-zure bodems), in de eerste (links) en in de tweede (rechts) helft van deze eeuw (Witte en Van der Meijden, 1990). De in de figuur zichtbare achteruitgang is vooral veroorzaakt door grondwaterstands­daling en de afname van de invloed van basenrijke kwel in het wortelmilieu. Dergelijke ecosysteemkaarten, die inzicht geven in de waterhuishouding, zijn er ook met een resolutie van 1 km<sup>2</sup> (Witte, 1998; Witte en Van der Meijden, 1995, i.p.).

Het belangrijkste methodische verschil met de lijst van Ellenberg is dat indicatiewaarden van tevoren al gecombineerd zijn tot standplaatstypen (en ecotootypen) zodat onzinnige combinaties zijn uitgesloten. Tevens dat de ecologische amplitude van de soorten in het systeem is verwerkt (Ellenberg geeft alleen het optimum).

Een afwijkende indeling is de freatofytenindeling van Londo (1988), waarin soorten niet zijn geordend naar vochttoestand maar naar de mate waarin soorten gebonden zijn aan grondwater. De auteur onderscheidt negen categorieën, waaronder 'obligate freatofyten', die strikt gebonden zijn aan ondiep grondwater en 'afreatofyten' (niet gebonden aan grondwater). De freatofytenlijst kan worden gebruikt om de (potentiële) effecten van grondwater­stands­daling in kaart te brengen. Ter illustratie toont figuur 5 het verloop van het aantal



freatofyten langs een duinmeer in de periode 1956–1975. Veranderingen in het freatofyten-aantal corresponderen volgens de auteur o.a. met wijzigingen in de diepte van de grondwaterstand t.o.v. maaiveld.



**Figuur 5:** Veranderingen in het aantal freatofyten langs het Grote Vogelmeer in de Kennemerduinen. Na het graven van het meer in de jaren 1951-1954 namen de freatofyten toe. Na 1968 daalde grondwaterstand sterk waardoor het aantal freatofyten weer terugliep. De sterkste afname werd veroorzaakt door vergravingen. Uit: Londo (1988).

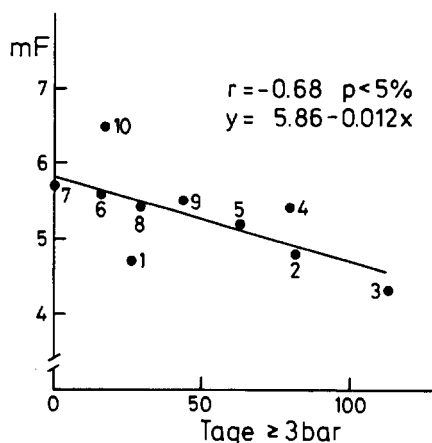
Opmerkelijk is dat de freatofytenlijst ook categorieën bevat met een bodemkundige inslag ('duinfreatofyten', 'kalkafreatofyten'), en dat Londo de lezers aanraadt zijn categorieën voor ieder gebied opnieuw te ijkten. Deze voorzichtigheid is terecht omdat mate waarin een soort aan grondwater is gebonden o.m. afhankelijk is van de bodemtextuur. De vochtvoorziening van planten wordt immers niet alleen bepaald door de diepte van de grondwaterstand, maar ook door de bodemtextuur. Die bepaalt de hoeveelheid beschikbaar bodemvocht ('hangwater') en het vermogen van de bodem water capillair na te leveren. De grondwaterstand is dus een indirecte, 'conditionerende' factor voor de 'operationele' factor vochttoestand.

Grappig is de categorie 'kalkafreatofyten', waarmee niet alleen de relatie met de grondwaterstand wordt aangeduid, maar tevens met de kwaliteit van het grondwater. Het gaat hier om planten als *Parnassia*, Gewone es en Zeegroene zegge, die gebonden zijn aan basenrijke omstandigheden. Of die basenrijkdom nu wordt veroorzaakt door het substraat, zoals op kalkbodems met een zeer diepe grondwaterspiegel, of door de aanvoer van basenrijk kwelwater, dat maakt voor deze soorten niet zo veel uit.

Al met al mogen we concluderen dat de freatofytenlijst van Londo beperkt toepasbaar is omdat hij is gebaseerd op een vrij indirecte (conditionerende) factor, namelijk de grondwaterstand. Welke planten al dan niet gebonden zijn aan grondwater, is afhankelijk van de bodemtextuur, het kalkgehalte van bodem en grondwater, en het neerslagoverschot. De lijst van Ellenberg en de indeling van het ecotopensysteem kunnen echter breed worden toegepast omdat ze stoelen op vrij directe (operationele) factoren. Het causale karakter van Ellenberg's lijst komt tot uiting in het feit dat hij in zeer veel landen wordt toegepast.

## Ijking van de indicatiewaarde 'vochttoestand' aan fysische grootheden

Indicatiewaarden kunnen worden gebruikt om te beoordelen welke soorten verwacht mogen worden op bepaalde bodemtypen, of welke soorten zullen verdwijnen en welke er verschijnen na het uitvoeren van bepaalde ingrepen op de standplaats. Ze worden daarom veelvuldig gebruikt in natuureffectstudies en in natuurbouwprojecten. De meeste ecohydrologische modellen in Nederland maken bijvoorbeeld gebruik van indicatiewaarden, o.a. DEMNAT (Van Ek e.a., i.p., Witte 1998), MOVE (Latour e.a., 1993), NTM (Wamelink e.a., 1998), NICHE (Koerselman e.a., 1999), SAM (Worm en Jeurink, 1996) en WAFLO (Gremmen e.a., 1990). Voor al deze toepassing is het natuurlijk noodzakelijk dat de ordinale indicatiewaarden kunnen worden vertaald in fysische grootheden – zoals het chloridegehalte, de grondwaterstand en de bodem-pH – en andersom, dat fysische grootheden kunnen worden omgezet in indicatiewaarden. Alleen wanneer de indicatiewaarden zijn geijkt aan fysische grootheden is het mogelijk om bijvoorbeeld een door een hydrologisch model berekende grondwaterstandsvaling te vertalen naar de gevolgen voor de vegetatie. Mede ingegeven door de opkomst van ecohydrologische modellen zijn de afgelopen jaren diverse ijkpogingen ondernomen (Alkemade e.a., 1996; Ertsen, 1998; Koerselman e.a., 1999; Runhaar e.a., 1997). Een bijkomend voordeel van een ijking is dat we inzicht krijgen in de betrouwbaarheid van de indicatiewaarden. Op deze plaats willen we enkele voorbeelden van een ijking geven. We beperken ons daarbij weer tot de standplaatsfactor 'vochttoestand'.

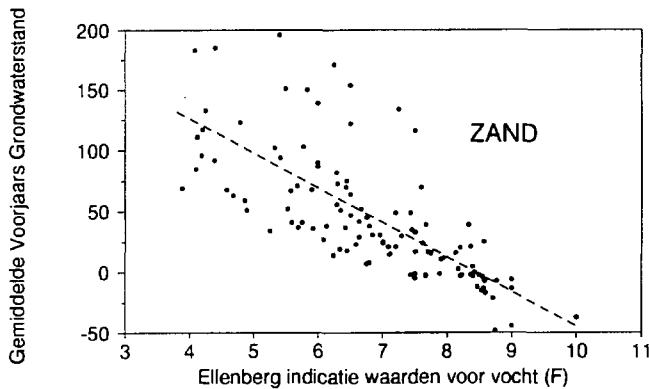


**Figuur 6:** Relatie tussen het aantal dagen in het jaar dat de zuigspanning in de bodem tenminste 3 bar ( $pF = 3.5$ ) bedraagt en de gemiddelde Ellenberg-indicatiewaarde voor vocht (mF). Uit: Ellenberg (1991).

In figuur 6, overgenomen uit Ellenberg (1991), is van 10 vegetatieopnamen in een bos bij Göttingen de gemiddelde vochtindicatie uitgezet tegen het aantal dagen per jaar dat een bepaalde zuigspanning in de bodem wordt overschreden. Uit de figuur blijkt dat hoe meer droge dagen er voorkomen, des te lager de gemiddelde indicatiewaarde is. Hoewel significant ( $p < 0,05$ ), is het verband zeker niet overtuigend te noemen. Dat komt mede doordat de variatie in vochtgetallen en het aantal opnamen zeer beperkt is. In ieder geval getuigt het van inzicht dat Ellenberg de zuigspanning van de bodem heeft gebruikt als maat voor de

vochttoestand, en niet de grondwaterstand: in de zuigspanning zijn immers zowel de bodemtextuur als de diepte van de grondwaterstand verdisconteerd.

Ten behoeve van het model MOVE hebben Alkemade e.a. (1996) de indicatiewaarde van Ellenberg geïkt tegen de gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand (GVG). Een van de resultaten is weergegeven in figuur 7, waar voor vegetatieopnamen op zandgronden de GVG is uitgezet tegen de gemiddelde indicatiewaarde voor vocht F. Door relaties af te leiden voor de structuurklassen 'zand', 'leem/klei' en 'veen' hebben Alkemade e.a. onderkend dat de vochttoestand van de standplaats niet alleen afhankelijk is van de GVG, maar ook van de bodemtextuur. Zoals de grote spreiding rond de regressielijn in figuur 7 laat zien, zijn deze drie structuurklassen echter tamelijk grof. De figuur illustreert fraai dat de GVG steeds minder verklaart naarmate de grondwaterstand dieper beneden maaiveld ligt: de spreiding in Ellenbergwaarden neemt dan toe.

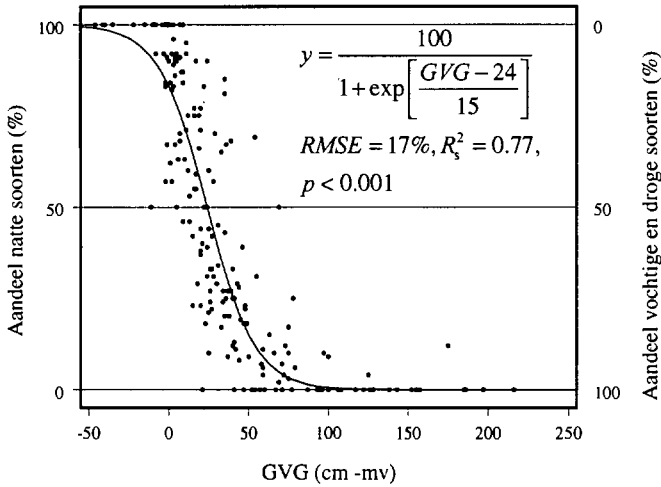


**Figuur 7:** Verband op zandgrond tussen de gemiddeld Ellenbergwaarde voor vocht en de gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand (1980-1986). Uit: Alkemade e.a. (1996).

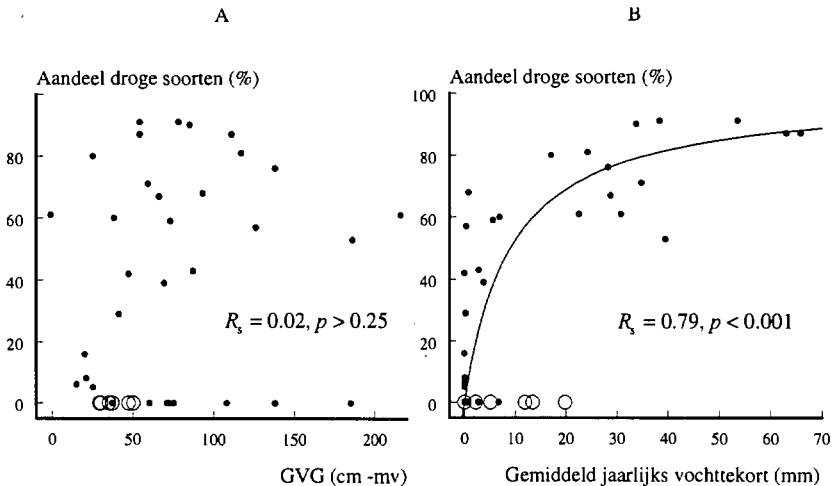
Omdat de indicatiewaarden van Ellenberg een ordinaal karakter hebben, mogen, strikt genomen, de waarden van de soorten uit een vegetatieopname niet zo maar worden gemiddeld, zoals voor de figuren 3, 6 en 7 is gedaan. Een andere kritiek op middeling is dat het leidt tot een inkrimping van de indicatiewaardeschaal. Soorten met een indicatiewaarde van 1 bijvoorbeeld, kunnen immers alleen voorkomen in een opname met een gemiddelde indicatiewaarde van *tenminste* 1. Tenslotte heeft figuur 7 het bezwaar dat de ordinale vochtindicatie is beschouwd als een factor die over het gehele bereik (van open water tot droog) lineair is gerelateerd aan de waterstand.

In figuur 8 zijn deze bezwaren ondervangen: hierin is het aandeel hygropyten of natte soorten ('nat' volgens het ecotopensysteem) in de vegetatieopname uitgezet tegen de GVG. Deze figuur is gebaseerd op dezelfde gegevens als figuur 7, namelijk op gegevens uit Runhaar (1989). Figuur 7 illustreert dat relaties tussen standplaatscondities en het voorkomen van plantensoorten niet lineair hoeven te zijn. Uit de figuur blijkt voorts dat het aandeel hygropyten binnen een traject van enkele decimeters sterk afneemt. De sigmoïde functie die door de punten is getrokken heeft een knikpunt bij een GVG van 24 cm -mv., wat betekent dat bij een hogere GVG de vegetatie voor meer dan de helft uit hygropyten bestaat. Om deze reden is in de ecotopenindeling de grens tussen natte en vochtige ecosystemen gelegd bij een GVG van 2,5 dm -mv.

Het verband tussen grondwaterstand en vegetatie in figuur 8 is duidelijker dan in figuur 6 of 7. Dat komt, denken we, vooral doordat we op de y-as het aandeel hygrofytten hebben uitgezet (en niet zozeer doordat we het ecotopensysteem hebben gebruikt i.p.v. Ellenbergwaarden, of doordat we hebben nagelaten om indicatiewaarden te middelen). Van hygrofytten mag je immers een sterk verband met de grondwaterstand verwachten. De relatie blijkt volledig onafhankelijk van de bodemtextuur te zijn (Runhaar e.a., 1997).



**Figuur 8:** Verband tussen de gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand GVG (1980-1986) en het aandeel natte soorten (hygrofyten) in de vegetatie. Gebaseerd op 188 vegetatie-opnamen.



**Figuur 9:** Aandeel droge soorten (xerofyten) in de vegetatie uitgezet tegen: A - de gemeten gemiddelde voorjaarsgrondwaterstand; B - het berekende jaarlijkse vochttekort. Gebaseerd op 39 vegetatie-opnamen, waarvan 6 op zware klei (open cirkels). De vermelde rangcorrelaties hebben betrekking op de niet-kleigronden.

Om te onderzoeken hoe droge soorten (xerofyten) gerelateerd zijn aan de vochttoestand van de bodem selecteerden wij uit de gegevens van Runhaar (1989) opnamen waarvan de planten een vochtige of droge bodem indiceren. In figuur 9A is van deze opnamen het percentage droge soorten uitgezet tegen de GVG. Tussen GVG en het aandeel droge soorten blijkt, hoe kan het ook anders, geen verband te bestaan.

Een betere maat om de vochttoestand van droge standplaatsen te karakteriseren is het gemiddeld jaarlijks vochttekort (figuur 9B). Dit tekort hebben wij gedefinieerd als het totale verschil tussen potentiële en actuele verdamping in een gemiddeld jaar van een korte, 90% bedekkende grasmat met een worteldiepte van 20 cm (Runhaar e.a., 1997). Het vochttekort werd berekend met het model SWAP (Van Dam e.a., 1998). We gebruikten een standaardgewas omdat we een maat wilden hebben die alleen afhankelijk is van de bodem en onafhankelijk van de actuele vegetatie. De punten in figuur 9B vertonen nog redelijk wat spreiding, maar toch kan het resultaat niet slecht genoemd worden, zeker niet als men beseft dat voor de berekening van het vochttekort met SWAP verscheidene aannamen moesten worden gedaan. Uit de figuur kunnen we opmaken dat zodra er maar enigszins sprake is van een vochttekort, xerofyten overheersen in de vegetatie. Op grond hiervan kunnen we de grens tussen vochtige en droge ecosystemen leggen bij een vochttekort van 0 mm per jaar.

In figuur 9 zijn de vegetatieopnamen op zware kleibodems apart weergegeven, met open cirkels. Op zware kleibodems komen meestal overwegend vochtige soorten voor, terwijl deze bodems als droogtegevoelig bekend staan (dat kwam ook uit onze berekeningen met SWAP). De oorzaak is waarschijnlijk dat niet het vochttekort, maar het voorkomen van perioden dat de zuigspanning een voor planten kritische waarde overschrijdt, bepalend is voor het overleven en de concurrentie tussen plantesoorten. In een onderzoek aan 17 grondwateronafhankelijke locaties die verschilden in bodemtextuur werd gevonden dat het aantal dagen dat een zuigspanning van 12000 cm ( $pF \approx 4,1$ ) in het wortelmilieu wordt overschreden een betere relatie met het aandeel xerofyten in de vegetatie oplevert, dan het vochttekort (Jansen e.a., i.p.). Dit resultaat pleit voor de keuze van Ellenberg (figuur 6) om de vochttoestand in het drogere bereik te karakteriseren aan de hand van de zuigspanning van de bodem.

## Discussie

Figuur 8 en 9B maken duidelijk dat indicatiewaarden zo gek nog niet zijn, mits je ze met enig verstand toepast. Er zit systeem in het deskundigenoordeel waarmee ze zijn opgesteld. Wij menen dat de figuren voor de ecohydrologie zijn, wat grondwaterstand-opbrengstrelaties zijn voor de agrohydrologie: simpele empirische verbanden met een grote waarde voor de praktijk. Uit beide figuren kunnen we de volgende vuistregels destilleren: (1) 'natte' vegetaties gedomineerd door hygroyten komen voor op bodems met een GVG ondieper dan ca. 2,5 dm -mv. (figuur 8); (2) 'droge' vegetaties gedomineerd door xerofyten komen voor op bodems met een vochttekort (figuur 9B); (3) 'vochtige' vegetaties gedomineerd door mesofyten komen voor op bodems zonder vochttekort en met een GVG dieper dan ca. 2,5 dm -mv.

In ecohydrologische voorspellingsmodellen kunnen zulke figuren worden gebruikt om te berekenen hoe het aandeel hygroyten, mesofyten en xerofyten in de vegetatie verandert ten gevolge van een gegeven hydrologische ingreep. Zoals figuur 1 laat zien, beïnvloeden hydrologische ingrepen naast de factor 'vochttoestand' echter ook andere belangrijke stand-

plaatsfactoren, zoals 'voedselrijkdom' en 'zuurgraad'. Via deze standplaatsfactoren heeft een ingreep dus ook invloed op de vegetatie. In DEMNAT worden voor het berekenen van deze effecten vergelijkbare functies gebruikt als die in figuur 8 en 9B. Zo is de bodem-pH gebruikt als schatter voor het aandeel zure, zwak-zure en basische soorten in de vegetatie, en de N-mineralisatie als schatter voor het aandeel voedselarme, matig voedselrijke en zeer voedselrijke soorten. De deeleffecten van de factoren 'vochttoestand', 'voedselrijkdom' en 'zuurgraad' worden in de DEMNAT-berekening gecombineerd tot een effect op de soortenrijkdom van de vegetatie (Runhaar, 1999; Runhaar e.a., 1996).

Een voorwaarde bij een deugdelijk gebruik van indicatiewaarden is dat men zoveel mogelijk kennis van onderliggende causale verbanden gebruikt. Wanneer dit niet gebeurt kunnen makkelijk foute conclusies worden getrokken. Een voorbeeld is te vinden in een recent verschenen RIVM-rapport waarin, mede op basis van figuur 7, staat dat kalkgraslanden in goed ontwikkelde vorm alleen kunnen voorkomen bij een GVG van tussen de 966 en de 1061 mm -mv., en droge heiden alleen bij een GVG tussen 513 en 680 mm -mv. (Van Hinsberg en Kros, 1999, p. 91). En dat, terwijl het gaat om volkomen grondwateronafhankelijke ecosystemen waar de grondwaterstand in werkelijkheid vele meters onder maaiveld staat. De oorzaak voor deze misser is dat wordt uitgegaan van lineaire verbanden met de grondwaterstand (figuur 7), zonder rekening te houden met afhankelijkheidsrelaties tussen vochtleverantie en bodemtextuur.

We zijn dus van mening dat onderzoek naar de relatie tussen vegetatie en groeiplaats zoveel mogelijk gebruik moet maken van abiotische factoren waarvan we op voorhand weten dat ze een operationele betekenis hebben voor de vegetatie, en, omgekeerd, van vegetatiekenmerken waarvan we op voorhand weten dat ze een nauwe relatie hebben met die abiotische factoren. We hebben dus weinig vertrouwen in het statistisch correleren van plantesoorten aan een grote hoeveelheid meetvariabelen, waarvan de ecologische betekenis nog onduidelijk is (bijv. maar liefst 24 milieuvariabelen gebruiken om de kansfuncties van 135 planten te berekenen uit zeer selectief verzamelde gegevens; Barendregt en Bootsma, 1991). Door schijnrelaties en toevalligheden presteren zulke correlatieve modellen altijd slecht wanneer ze worden getoetst aan gegevens uit een ander gebied dan het gebied waarop men de kansfuncties heeft gebaseerd.

Evenmin zien we veel heil in het onderzoek naar de relatie tussen plantensociologische vegetatietypen en grondwaterstandsduurlijnen, zoals o.m. gepropageerd door Tüxen (1954) en in Nederland toegepast door o.a. Grootjans (1985) en het KIWA (Jansen, 1993). Plantensociologische eenheden worden in eerste instantie onderscheiden op grond van karteerbare kenmerken en niet op grond van kenmerken die met de standplaats samenhangen. Bovendien is de grondwaterstand, zoals we hebben aangetoond, voor vegetaties van vochtige en droge standplaatsen niet zo'n goede maat. De relatie tussen het voorkomen van vegetatietypen en het grondwaterstandsverloop kan bovendien met veel verschillende factoren samenhangen. Het kan duiden op *bijvoorbeeld* een binding aan basenrijk water dat *bijvoorbeeld* via kwel kan zijn aangevoerd. In een ander gebied, met een kalkrijke bodem, kan echter een heel andere relatie met het grondwaterverloop gelden omdat hier de buffering van de standplaats niet afhankelijk is van de aanvoer van grondwater. Het is al met al niet verwonderlijk dat duurlijnen van een en hetzelfde vegetatietype vaak aanzienlijk van elkaar verschillen. Volgens Wheeler (1999, p. 142) is hun praktische betekenis dan ook beperkt.

Hoe kunnen we de relaties tussen vochtindicatie en hydrologische parameters verder verbeteren? Allereerst zouden we natuurlijk meer veldgegevens in het onderzoek kunnen

betrekken, en gegevens nauwkeuriger kunnen vaststellen (de GVG bijvoorbeeld afleiden uit een langere reeks waarnemingen dan de voor figuur 8 gebruikte jaren 1980–1987). Verder kunnen we, zoals we schreven, zoeken naar een betere maat voor de vochtindicatie van vochtige en droge standplaatsen dan het vochttekort. Onze relaties zullen door dit onderzoek allicht verbeteren, maar al snel zal een moment komen dat verdere inspanningen nauwelijks zin hebben omdat er teveel 'ruis' zit in de volgens deskundigenoordeel vastgestelde indicatiewaarden. Op grond van onze nieuw verworven inzichten kunnen dan, wanneer daartoe aanleiding lijkt te bestaan, indicatiewaarden worden bijgesteld. Een volgende stap zal dan moeten zijn om de indicatiewaarden aan de hand van nieuwe veldgegevens te toetsen op hun geldigheid. Komt bijvoorbeeld een als 'hygrofyt' ingedeelde soort inderdaad overwegend voor bij voorjaarsgrondwaterstanden van minder dan 2,5 dm onder maaiveld?

Deze werkwijze resulteert in een methode die door Poore (1962) wordt aangeduid als 'successive approximation'. Door enerzijds de standplaatscondities steeds preciezer te definiëren en te classificeren op basis van onderzoek naar hun relevantie voor (ecologische groepen van) soorten, en vervolgens de indeling van ecologische plantengroepen aan te passen op grond van empirisch vastgestelde relaties met gemeten standplaatscondities, kan de samenhang tussen het voorkomen van plantesoorten en standplaats eigenschappen steeds beter worden beschreven. Een moeizame weg, dat wel, maar volgens ons de enige manier om onze kennis over de indicatieve betekenis van die uiterst zeldzame soorten – die zich nauwelijks met blinde statistiek en potproeven laten kennen – te vergroten.

## Literatuur

- Alkemade, J.R.M., J. Wiertz en J.B. Latour (1996)** Kalibratie van Ellenbergs milieu-indicatiegetallen aan werkelijk gemeten bodemfactoren; RIVM-rapport 711901016, Bilthoven.
- Barendrecht, A. en M.C. Bootsma (1991)** Het hydro-ecologische model ICHORS (versies 3.1 en 3.2); rapport Rijksuniversiteit Utrecht.
- Dam, J.C. van, J. Huygen, J.G. Wesseling, R.A. Feddes, P. Kabat, P.E.V. Van Walsum, P. Groenendijk en C.A. Van Diepen (1997)** Theory of SWAP version 2.0. Simulation of water flow, solute transport and plant growth in the Soil-Water-Atmosphere-Plant environment; Department Water Resources report 71, Landbouwniversiteit, Wageningen.
- Ek, R. van, J.P.M. Witte, J. Runhaar en F. Klijn (i.p.)** Ecological effects of water management in the Netherlands: the model DEMNAT; in: *Ecological Engineering*.
- Ellenberg, H. (1991)** Zeigerwerte der Gefäßpflanzen (ohne Rubus); in: *Scripta Geobotanica*, jrg 18, pag 9–166, Göttingen.
- Ertsen, A.C.D. (1998)** Ecohydrological response modelling. Predicting plant species response to changes in site conditions; Proefschrift Universiteit Utrecht.
- Etherington, J.R. (1982)** Environment and plant ecology; John Wiley & Sons, London.
- Gremmen, N.J.M., M.J.S.M. Reijnen, J. Wiertz en G. van Wirdum (1990)** A model to predict and assess the effects of groundwater withdrawal on the vegetation in the Pleistocene Areas of the Netherlands; in: *Journal of Environmental Management*, jrg 31, pag 143–155.
- Grootjans, A.P. (1985)** Changes of groundwater regime in wet meadows; Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.

- Hinsberg, A. van en H. Kros (1999)** Een normstellingmethode voor (stikstof)depositie op natuurlijke vegetaties in Nederland. Een uitwerking van de Natuurplanner voor natuurdoeltypen; RIVM rapport 722108024, Bilthoven.
- Jansen, A.J.M. (red.) (1993)** Van hydrologische ingreep naar ecologische effectvoorspelling; Kiwa mededeling 122, Nieuwegein.
- Jansen, P.C., J. Runhaar, J.P.M. Witte en J.C. van Dam (i.p)** Vochtindicatie van grasvegetaties in relatie tot de vochttoestand van de bodem; Alterra rapport, Wageningen.
- Klijn, F. en J.P.M. Witte (1999)** Eco-hydrology: Groundwater flow and site factors in plant ecology; in: *Hydrogeology Journal*, jrg 7, pag 65–77.
- Koerselman, W., M.W.A. de Haan en A.F.M. Meuleman (1999)** Ecohydrologische effectvoorspelling Duinen. Standplaatsmodellering in NICHE® DUINEN; Kiwa rapport SWE 98.010, Nieuwegein.
- Latour, J.B., T. Reiling en J. Wiertz (1993)** MOVE: a multiple stress model for vegetation; in: J.C. Hooghart en C.W.S. Postumus (red) *The Use of Hydro-Ecological Models in the Netherlands*; CHO-TNO Proceedings and Information no. 47; Den Haag, pag 53–66.
- Londo, G. (1988)** Nederlandse freatofyten; Pudoc, Wageningen.
- Meijden, R. van der (1996)** Heukels' flora van Nederland. 22e editie; Wolters-Noordhoff, Groningen.
- Mueller-Dombois, D. en H. Ellenberg (1974)** *Aims and methods of vegetation ecology*; John Wiley & Sons, USA.
- Poore, M.E.D. (1962)** The method of successive approximation in descriptive ecology; in: *Advances in ecological research*, jrg 1, pag 35–68.
- Runhaar, J. (1989)** Toetsing van het ecotopensysteem; CML mededeling 48, Leiden.
- Runhaar, J. (1999)** Impact of hydrological changes on nature conservation areas in the Netherlands; Proefschrift Universiteit Leiden.
- Runhaar, J., C.L.G. Groen, R. van der Meijden en R.A.M. Stevers (1987)** Een nieuwe indeling in ecologische groepen binnen de Nederlandse flora; in: *Gorteria*, jrg 13, pag 276–359.
- Runhaar, J., J.P.M. Witte en M. van der Linden (1996)** Waterbeheer en natuur; effectvoorspelling met het landelijke model DEMNAT; in: *Landschap*, jrg 13, nr 2, pag 65–77.
- Runhaar, J., J.P.M. Witte en P.H. Verburg (1997)** Groundwater level, moisture supply and vegetation; in: *Wetlands*, jrg 17, nr 4, pag 528–538.
- Stevens, R.A.M., J. Runhaar, H.A. Udo de Haes en C.L.G. Groen (1987)** Het CML-ecotopensysteem, een landelijke ecosysteemtypologie toegespitst op de vegetatie; in: *Landschap*, nr 2, pag 135–149.
- Tüxen, R. (1954)** Pflanzengesellschaften und Grundwasser-Ganglinien; in: *Angewandte Pflanzensoziologie*, jrg 8, pag 64–97.
- Wamelink, W., C. ter Braak en H. van Dobben (1998)** De potentiële natuurwaarde van de EHS. Natuurwaardering op basis van abiotische omstandigheden. Het Natuur Technisch Model; in: *Landschap*, jrg 15, nr 3, pag 145–156.
- Wheeler, B.D. (1999)** Water and plants in freshwater wetlands; in: A.J. Baird en L. Wilby (red.) *Eco-hydrology*; Routledge, London/New York, pag 127–180.
- Witte, J.P.M. (1996)** De waarde van natuur. Zeldzaamheid en de botanische waardering van gebieden; in: *Landschap*, jrg 13, nr 2, pag 79–95.
- Witte, J.P.M. (1998)** National Water Management and the Value of Nature; Proefschrift Lanbouwniversiteit Wageningen.



- Witte, J.P.M. en R. van der Meijden (1990)** Natte en vochtige ecosystemen; KNNV mededeling 200, Utrecht.
- Witte, J.P.M. en R. van der Meijden (1995)** Verspreidingskaarten van de botanische kwaliteit in Nederland uit FLORBASE; in: *Gorteria*, jrg 21, nr 1/2, pag 3-59.
- Witte, J.P.M. en R. van der Meijden (i.p.)** Mapping ecosystems by means of ecological species groups; in: Ecological engineering.
- Witte, J.P.M., J. Runhaar en R. van Ek (i.p.)** Three approaches to ecohydrological modelling; in: *Ecohydrology*, IHP.
- Worm, P.B. en N. Jeurink (1996)** SAM, het StandplaatsAnalyse Model van TAUW; TAUW rapport 960925.wp1\m, Deventer.

