VERANDERINGEN in het milieu en de vegetatie

IN DE BIESBOSCH door de afsluiting van het Haringvliet

CENTRALE LANDBOUWCATALOGUS
0000 0030 2568

Promotor : Dr.I.S. Zonneveld,
buitengewoon hoogleraar in de vegetatiekundige overzichtskartering

Co-referent: Dr. J. van Donselaar

NN08201, 904

H. de Boois

VERANDERINGEN
in het milieu en de vegetatie

IN DE BIESBOSCH
door de afsluiting van het Haringvliet

Proefschrift

ter verkrijging van de graad van
doctor in de landbouwwetenschappen,
op gezag van de rector magnificus,
dr. C.C. Oosterlee,
hoogleraar in de veeteeltwetenschap,
in het openbaar te verdedigen
op woensdag 15 september 1982
des namiddags te vier uur in de aula
van de Landbouwhogeschool te Wageningen.

ISN_16678903

Fig. 4. Sporen van doorbraken in een polderdijk in de Biesbosch; Gat van de Turfzakken, 1973

NN08201, 904

STELLINGEN

1. Ecologisch veldonderzoek dient zich uit te strekken tot alle seizoenen.

2. Statistische verwerking van vegetatiekundige gegevens is niet meer objectief dan de klassieke methode van tabellarische verwerking.

3. Urtica dioica is een belangwekkende soort voor autoecologisch onderzoek.

4. Het verdient overweging om verbonden te beschouwen als de fundamentele eenheden in de syntaxonomie.

5. Het begrip niche is niet bruikbaar in de plantenoecologie.

   W.G. Braakhekke, 1982. Het nichebegrip in de plantenecologie. Vakbl. Biol. 62(11), 212-215.

6. Aan de theorie van MacArthur en Wilson (1963) kan geen belang worden toegekend voor de plantengeografie.

   R.H. MacArthur & E.O. Wilson, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeografy. Evolution, 17, 373-387.
   F.S. Gilbert, 1980. The equilibrium theory of island biogeografy: fact or fiction? Journal of Biogeografy (1980) 7, 209-235.

7. Het verdient geen aanbeveling om oude, gevestigde namen van taxa te vervangen door nog oudere, onbekende namen.

8. Het verdient aanbeveling om in de Biesbosch een experiment uit te voeren met bevers als hulpkrachten voor het natuurbeheer.

9. Het vangen van muskusratten in de Biesbosch zet geen zoden aan de dijk en past niet in een ecologisch verantwoord beheer van dit gebied.

D 804

10. De terminologie van de Nederlandse bodemclassificatie dient te worden gebaseerd op bodemkenmerken.

11. In het kader van milieu-effectrapportage is een classificatie van ecologische effecten nodig voor de beoordeling van ingrepen of invloeden.

12. Door de afsluiting van het Haringvliet zijn de recreatieve waarde van de Biesbosch en het draagvermogen van dit gebied voor recreatie sterk afgenomen. De omstandigheid dat na de afsluiting de recreatie in de Biesbosch sterk is toegenomen, maakt de instelling van een Nationaal Park De Biesbosch dringend noodzakelijk.

13. De omstandigheid dat er in Nederland in 1982 drie landelijke vrije verkiezingen zijn gehouden, mag niet worden opgevat als een teken dat de democratie in ons land goed functioneert.

14. De term Zuidnederlands in de Nederlandse woordenboeken is dubbelzinnig en suggereert ten onrechte dat er een algemeen Zuidnederlands zou bestaan.

15. Als bij ecologisch veldwerk in ons klimaat als primaire probleemstelling geldt "hoe blijf ik droog, hoe houd ik het warm en hoe krijg ik genoeg te eten" dan is er een goede basis voor begrip van ecologische relaties.

H. de Boois,

Stellingen, behorende bij het proefschrift VERANDERINGEN in het milieu en de vegetatie IN DE BIESBOSCH door de afsluiting van het Haringvliet, in het openbaar te verdedigen te Wageningen op woensdag 15 september 1982.

INHOUD DEEL A pagina

INLEIDING 7
Waterstaatwerken 7
Ontwikkelingen in de begroeiing bij eerdere waterstaatswerken 9
Hoofdlijnen in de veranderingen in de Biesbosch 13
SAMENVATTING 15
De vorming van het zoetwatergetijdengebied 15
Veranderingen in het milieu 19
Over de vegetaties voor de afsluiting 22
. *Gorsvegetaties* 25
. *Griendvegetaties* 28
Veranderingen in de vegetaties door de afsluiting 29
. *Veranderingen op de gorzen* 31
. *Veranderingen in de grienden* 34
Ruimtelijke differentiatie van de vegetatie 35
Ruimtelijke relaties en processen 42
. *Patronen* 43
. *Structuren* 50
SUMMARY 53

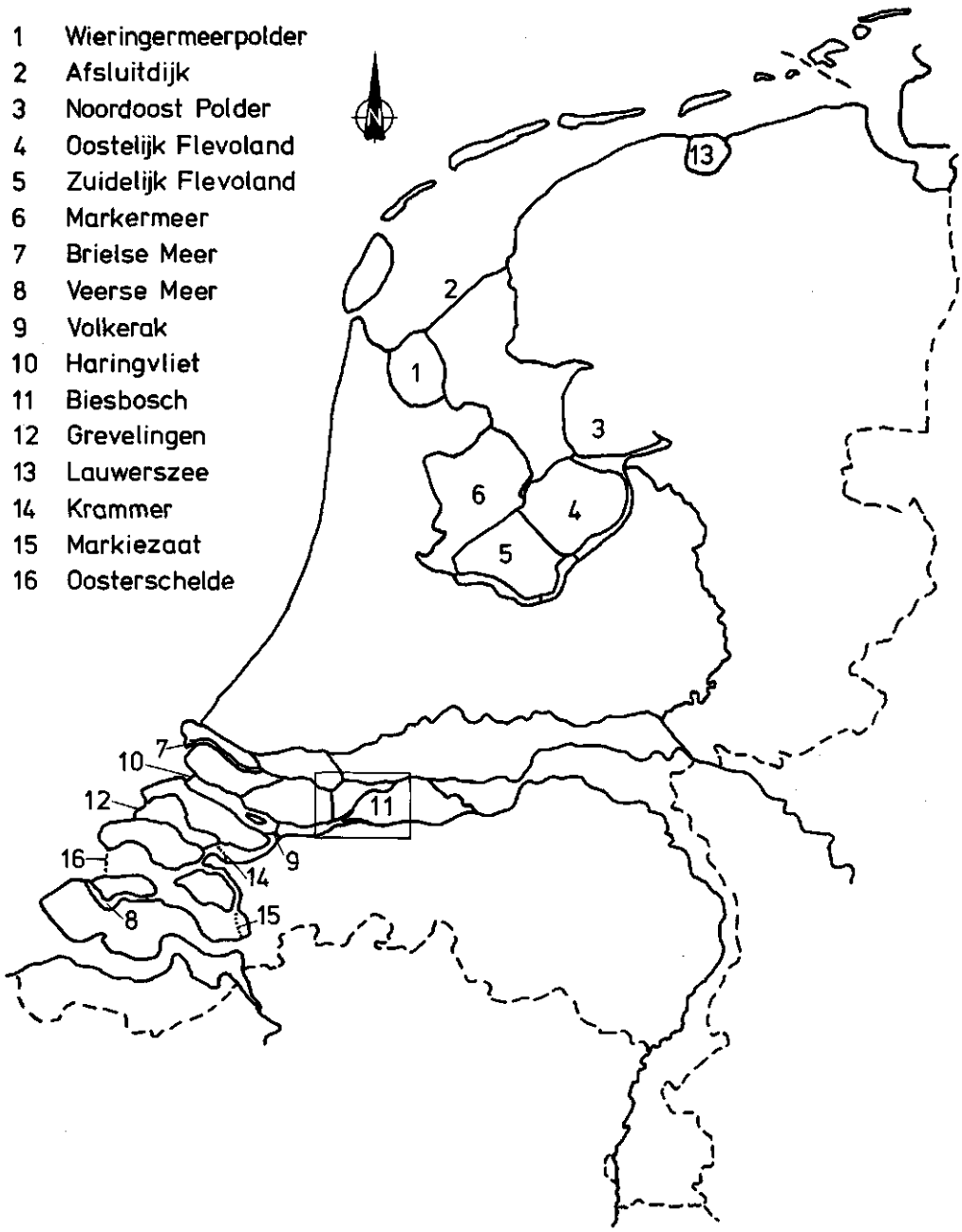


Fig. 1. Recente grote waterstaatswerken in Nederland

INLEIDING

Waterstaatswerken

Door bedijking, inpolderingen en waterbeheersing is vanaf de Middeleeuwen aan een groot deel van Nederland de huidige vorm en het huidige milieu gegeven. De omvang van deze ingrepen nam in de loop van de eeuwen toe: van in den beginne een tiental hectaren per bedijking tot vele tienduizenden hectaren per ingreep in deze eeuw. De meest omvangrijke werken van deze eeuw vloeien voort uit de Zuiderzeewet van 1918 en de Deltawet van 1953 (fig. 1).

Dit rapport heeft betrekking op een van de werken van het Deltaplan. Het bevat een beschrijving van de gevolgen die de afsluiting van het Haringvliet heeft gehad voor een aantal aspecten van het milieu en de begroeiing in de Biesbosch. In deze inleiding worden deze gevolgen op een rij gezet met die van andere recente ingrepen in het kader van de Zuiderzeewet en de Deltawet.

De Zuiderzeewerken omvatten voornamelijk:
- de inpoldering van de Wieringermeer (1929), waardoor 200 km^2 zeegebied polder werd;
- de afsluiting van de Zuiderzee (1932), waardoor ca. 3500 km^2 zee een zoet meer werd, waarbinnen de volgende werken werden uitgevoerd;
- de inpoldering van de Noordoostpolder (1942; 480 km^2);
- de inpoldering van Oostelijk Flevoland (1961; 540 km^2);
- de inpoldering van Zuidelijk Flevoland (1968; 430 km^2).

Er zijn plannen ontwikkeld om tenslotte ca. 400 km^2 van het Markermeer in te polderen.

Reeds voordat de Deltawet tot stand kwam werd het Brielse Gat afgedamd (1950), waarmee ca. 15 km^2 estuarium een stagnant zoet meer werd. De Deltawerken omvatten voornamelijk de volgende

afsluitingen:
- het Veerse Meer (1961); ca. 40 km^2 zeearm werd een stagnant zout meer;
- het Volkerak (1969) en het Haringvliet (1970), waardoor ca. 120 km^2 zout en brak estuariumgebied tot zoetwatergebied werd en samen met 42 km^2 zoetwatergetijdengebied een kunstmatige peilbeheersing kreeg;
- de Grevelingen (1971); ca. 130 km^2 estuarium werd een stagnant zout meer met droogvallen platen.

Daarnaast werd in 1969 de Lauwerszee afgesloten, waardoor 91 km^2 waddengebied deels droog viel en deels bijna stagnant zoet water werd.

Op het programma staan nog de afsluitingen in de nabije toekomst van:
- de Krammer, waardoor ca. 50 km^2 estuarium zoetwatergebied wordt:
- het Markiezaat van Bergen op Zoom, waardoor ca. 40 km^2 zout getijdengebied een stagnant zoet meer met oeverlanden wordt;
- de Oosterschelde, waarmee over ca. 250 km^2 het getijdenamplitudo in het overblijvende deel van dit estuarium wordt verminderd.

Bij al deze afsluitingen en inpolderingen is en wordt het abiotische milieu fundamenteel veranderd. Allerlei overgangen komen daarbij voor: zout wordt zoet; zout blijft zout; getijden worden gedempt of geheel vervangen door een kunstmatig peilregiem; stromend water wordt stagnant; water wordt land; schorren en gorzen vallen permanent droog of semipermanent; intergetijdeslikken en -platen worden ofwel water danwel land, of worden schor. Met betrekking tot veel aspecten van deze veranderingen zijn ecologische onderzoeken verricht. Een aantal daarvan betreffen de botanische gevolgen van deze ingrepen. Uit de rapporten van deze onderzoeken blijken aanzienlijke verschillen in de ontwikkelingen van de begroeiing van de onderscheidenlij-

lijke studieobjecten. Ook overeenkomsten blijken echter. Deze zijn vooral te constateren in de aard van de ontwikkelingen en in de factoren die deze achtereenvolgens bepalen.

Ontwikkelingen in de begroeiing bij eerdere waterstaatswerken

FEEKES (1936) beschreef de kolonisatie van de *Wieringermeerpolder* door planten. In de vier jaren, waarover zijn onderzoek zich uitstrekte, onderscheidde hij vier stadia in de begroeiing. Als eerste stadium traden aanééngesloten wiervilten op de bodem op. Het tweede stadium bestond voornamelijk uit zoutprefente tot zouttolerante éénjarige soorten. Het derde stadium werd gekenmerkt door de ontwikkeling van twee- en meerjarige soorten van zwak brakke tot ontzilte milieu's, alsmede van mossen. In het vierde stadium zijn grassen door vegetatieve uitbreiding aspectbepalend geworden op de inmiddels ontzilte bodems. Dit stadium werd door Feekes als "natuurlijke weide" aangeduid. In dit stadium begint de beschikbaarheid van stikstof af te nemen. Door de extreme milieucondities in de eerste jaren na het droogvallen trad slechts in geringe mate differentiatie op in verband met bodemeigenschappen. Het lokaal voorkomen van zoet kwelwater, het verschil in ontziltingssnelheid bij de verschillende bodemsoorten en de ontwateringstoestand vormden de voornaamste differentiërende factoren. Bij de feitelijke ontwikkeling van de soortensamenstelling speelden de uiteenlopende verspreidingswijzen van verschillende soorten een belangrijke rol. Dit in samenhang met de situering ten opzichte van verspreidingscentra en de werkzaamheid van zeewater, wind en regenwater. Ook vormde de mens een belangrijke factor voor de verspreiding van planten. Door de snelle opeenvolging van generaties planten trad blijkens de bevindingen van Feekes reeds in het tweede stadium concurrentie op tussen verschillende soorten.

FEEKES & BAKKER (1954) rapporteerden min of meer overeenkomstige ontwikkelingen in de begroeiing van de *Noordoostpolder*. De begroeiingen hadden in dit gebied in mindere mate een zout

karakter, hoewel zoute invloeden vanuit het grondwater lokaal nog wel degelijk van belang waren. Een complicerende factor werd gevormd door het onderbreken van de bemaling in 1944-'45. In toenemende mate raakten bodems toen weer onder water.
Op de eerst drooggevallen bodems aan de lijzijde van Schokland en ter plaatse van concentraties van molmvloedmerken langs de oostelijke polderrand bleek zich snel een rijke begroeiing te ontwikkelen door de gunstige combinatie van vestigingscondities en verspreidingsfactoren. In de volgende jaren toont de successie in kaartbeelden sterker dan in de Wieringermeerpolder het beeld van jaarlijks naar lager gelegen gebieden opschuivende zones. De vegetatie volgde het terugtrekkende water. Meer dan in de Wieringermeerpolder het geval was, leidde variatie in bodemeigenschappen tot differentiatie in de begroeiing. Ook de verschillen in verspreidingsmogelijkheden leidden tot differentiatie in de begroeiing van de polder. Een opmerkelijk onderscheid met de situatie in de Wieringermeerpolder werd gevormd door een geringe fluviatiele invloed op de soortensamenstelling, vooral in het zuidelijk deel van de polder. Zes jaar na het begin van de drooglegging was "zeker 4/5 van het nog niet in cultuur gebrachte westen van de polder één rietwoud".

Verspreid over meerdere rapporten gaf VAN DER TOORN (1969, 1970, 1971, 1972 en 1973) een geheel ander beeld van de eerste begroeiingen in het grootste deel van *Zuidelijk Flevoland*.
In het grootste deel van de polder was riet uitgezaaid. Dit vormde in korte tijd de dominerende begroeiing. Niettemin ging daaraan vooraf nog een stadium waarin moerasandijvie aspectbepalend was (evenals eerder het geval was in *Oostelijk Flevoland*). Het proces van de natuurlijke ontwikkeling van de begroeiing in de gebieden waar geen riet was gezaaid kwam overeen met dat in de eerdere polders.
Van zout- of brakpreferente soorten was echter geen sprake meer. Dit sluit de mogelijkheid niet uit, dat het vooral in aanvang nog veelal brakke grondwater de vestiging van uitgesproken zoutmijdende soorten belemmerde. Het eerste stadium van

de natuurlijke begroeiing werd vooral door enkele éénjarige soorten gekenmerkt. In latere stadia bleek van het microreliëf, met name bij bodemhoogten rond het waterpeil een sterk differentiërende invloed uit te gaan op de dominantie in de vegetatie.
FEEKES & BAKKER maakten slechts zeer summier melding van waarnemingen op dit gedetailleerde niveau. Vergelijking hiervan met de situatie in de Wieringermeerpolder en de Noordoostpolder is daardoor niet mogelijk. Na enkele jaren was riet echter ook in de niet ingezaaide gebieden dominant. VAN DER TOORN e.a. constateerden daarna een algehele verslechtering van de kwaliteit van het riet en toename van ruigtekruiden.

In een beknopt artikel wordt door BEEFTINK e.a. (1971) een schets gegeven van de ontwikkelingen van vegetaties op de Middelplaten in het *Veerse Meer* gedurende de eerste tien jaren na de afsluiting. De vroeger heersende getijdenbeweging met ca. 3 m peilvariatie werd vervangen door een vast zomerpeil (N.A.P.) en een ca. 70 cm lager winterpeil. Het oppervlaktewater is zout gebleven, hoewel aanzienlijk minder dan vóór de afsluiting. Op de drooggevallen platen trad ontzilting op door het zoete regenwater. Van jaar tot jaar breidde het zoete grondwater zich verder uit. Alleen in de oeverzone bleef het grondwater zout onder invloed van het oppervlaktewater.
De vegetatie die zich op de drooggevallen platen vestigde bestond aanvankelijk uit zoutminnende soorten. Alleen nabij de oever bleef dat ook zo. De zone tussen zomer- en winterwaterlijn bleef zelfs geheel onbegroeid. Hoger op de platen trad van jaar tot jaar successie op met minder zouttolerante soorten; de totale bedekking nam ook van jaar tot jaar toe. Pas na ca. 8 jaar lijkt enige stabilisatie op te treden, als de begroeiing min of meer vergelijkbaar is met het stadium "natuurlijke weiden" in de Wieringermeerpolder. Een eventuele ontwikkeling van riet tot dominante soort is op deze platen onmogelijk gemaakt door stelselmatige verwijdering van rietplanten. Het voorkomen van struiken en boomsoorten vormt de aanzet voor een volgend stadium.

Op de vroeger reeds begroeide schorren verdwenen de oorspronkelijke begroeiingen van zoutplanten na een of twee jaar. De opvolgende soorten varieerden van plaats tot plaats afhankelijk van de vordering van de ontzilting, maar weerspiegelden alle de aanvankelijke ruime beschikbaarheid van stikstofverbindingen in deze bodems.
JOENJE (1978 a) vermeldt eveneens een snelle ontwikkeling van stikstofminnende begroeiing op de vroegere mosselbanken in de *Lauwerszeepolder*, waar zowel de mineralisatie als de ontzilting snel verliepen. Op de zand- en slikplaten verliep de ontzilting veel trager (JOENJE, 1978 b). De ontwikkeling van de vegetatie werd in samenhang hiermee gedurende de acht jaren van betreffend onderzoek op de platen overwegend bepaald door zoutminnende c.q. zouttolerante soorten.

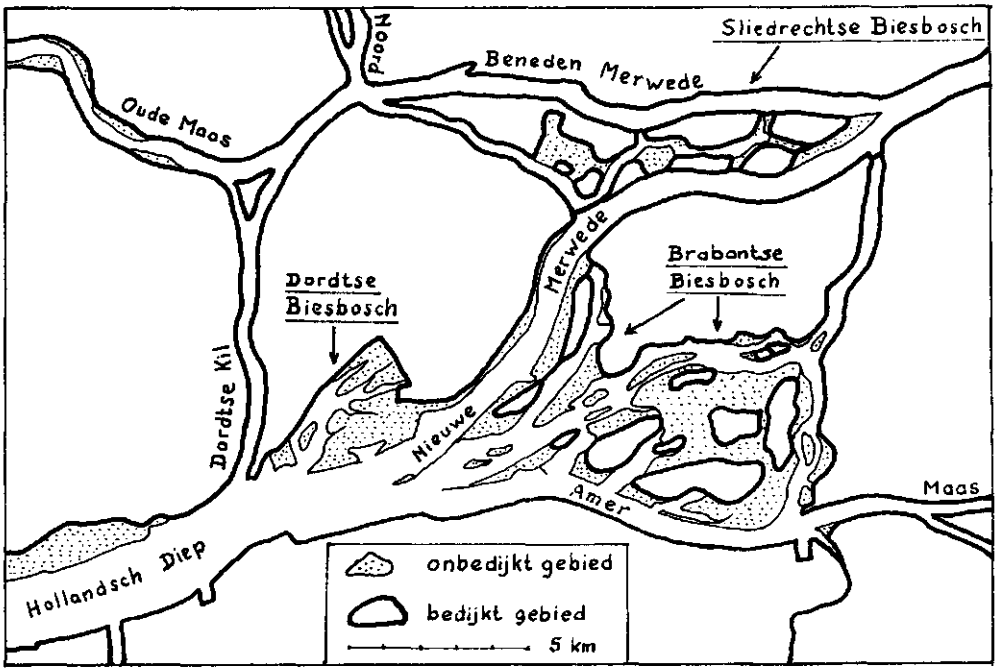


Fig. 2. De Biesbosch

Hoofdlijnen in de veranderingen in Biesbosch

De afsluiting van het Haringvliet op 2 november 1970 leidde tot beteugeling van de getijdenbeweging in het grootste deel van het zoetwatergetijdengebied (fig. 2). In de Biesbosch nam de tweemaaldaagse fluctuatie van het waterpeil af van gemiddeld ca. 2 meter tot 20 à 30 cm in de Brabantse Biesbosch en tot ca. 50 à 60 cm in de Sliedrechtse Biesbosch. De gevolgen hiervan voor de vegetatie in de Brabantse Biesbosch vormen het onderwerp van onderhavige studie. Het veldwerk daarvoor werd uitgevoerd van 1970 tot en met 1974.
De uitgangspunten voor de ontwikkelingen in de begroeiing werden gevormd door een nieuwe combinatie van factoren in vergelijking met de uitgangspunten voor de hiervoor genoemde veranderingen. De uitgangspunten kunnen als volgt zeer kort worden aangeduid:
- het water en de bodem waren en bleven zoet;
- de getijdenbeweging wordt sterk gedempt;
- de gevariëerd begroeide bodems vallen semipermanent droog;
- de onbegroeide bodems blijven permanent onder water.

In tegenstelling tot de eerdergenoemde gebieden was de Biesbosch voor de ingreep reeds voor een groot deel begroeid. Meer dan de helft van de begroeide delen waren *gorzen*, platen die tweemaal daags bijna geheel onder water kwamen te staan. Hier bestond de begroeiing voor een groot deel uit biezen en riet als dominante soorten. Andere begroeide delen waren de *grienden*: lage bossen van aangeplante wilgen, die merendeels om de drie à vier jaar werden gehakt. Ook het merendeel van de grienden kwam door de getijden regelmatig onder water te staan.

De veranderingen in de begroeiing kunnen in het kort als volgt worden aangegeven.
De begroeiing veranderde van jaar tot jaar. In het algemeen verdwenen de moerasplanten van de drooggevallen bodems. Daarvoor in de plaats kwam een weelderige begroeiing van grote ruigteplanten. Deze verandering verliep stapsgewijs, met tussenstadia waarin vooral éénjarige soorten sterk tot ontwikkeling kwamen.
Veel meer dan het geval was bij de hiervoor behandelde afsluitingen en inpolderingen drukten historische factoren die van plaats tot plaats verschilden hun stempel op de ontwikkelingen in de begroeiing in de Biesbosch. Het verloop van de veranderingen varieerde door verschillen in de uitgangstoestand van de begroeiing, in de kenmerken van het milieu en in de invloeden van de mens. De veranderingen in de begroeiing hingen nauw samen met de snel verlopende bodemrijping. Op de hoger gelegen en aanvankelijk al bijna gerijpte bodems van oeverwallen aan de randen van gorzen en in goed ontwaterde wilgengrienden waren de veranderingen in de begroeiing relatief gering. De laaggelegen en kleiige bodems in de kommen van rietgorzen en in veel wilgengrienden waren aanvankelijk veel minder gerijpt. Daar traden de meeste en sterkste veranderingen in de begroeiing op.
De verspreidingsfactoren waren voor de verschillende plantesoorten in uiteenlopende mate van belang voor de bereikbaarheid van geschikte nieuwe vestigingsplaatsen.

SAMENVATTING

De vorming van het zoetwatergetijdengebied

In A.D. 1421 doorbraken de zee en de grote rivieren de dijken, die de toenmalige Groote Waard omgrensden. In de navolgende jaren ontstond geleidelijk in dit gebied een grote binnenzee, waarbij de oorspronkelijke bodems verdwenen. Vanuit het noordoosten werden echter door de rivieren de Rijn en de Maas nieuwe sedimenten aangevoerd. De aangroei van land werd begeleid en bevorderd door culturen van achtereenvolgens biezen, riet en wilgen. Het laatste stadium in de ontwikkeling van het nieuwe gebied, de Biesbosch, werd gevormd door inpoldering voor weide- en akkerbouw. Deze ontwikkeling werd versneld door ingrijpende waterhuishoudkundige maatregelen in de tweede helft van de 19e eeuw. De ongereguleerde hydrologische invloeden, waaronder een getijdenbeweging, in het resterende deel van de Biesbosch kwamen nadien voornamelijk uit het zuidwesten.

De getijdenbeweging bedroeg in de laatste periode van het bestaan van het zoetwatergetijdengebied ca. 1.90 m (gemiddeld hoogwater MHW = +1.27 N.A.P. in de Brabantse Biesbosch, fig. 3). Dit betrof, zeker in de laatste periode, in het merendeel van het gebied Rijnwater; alleen in het zuidoosten overheerste Maaswater. De gemiddelde waarden van de hydrologische factoren vormden bruikbare referentiegegevens voor tal van andere verschijnselen. Voor de ontwikkeling van het gebied waren extreme

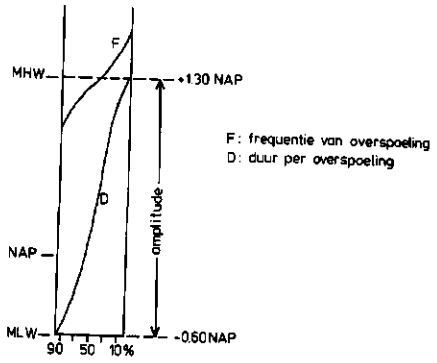


Fig. 3. Kenmerken van de getijdenbeweging (naar ZONNEVELD, 1960)

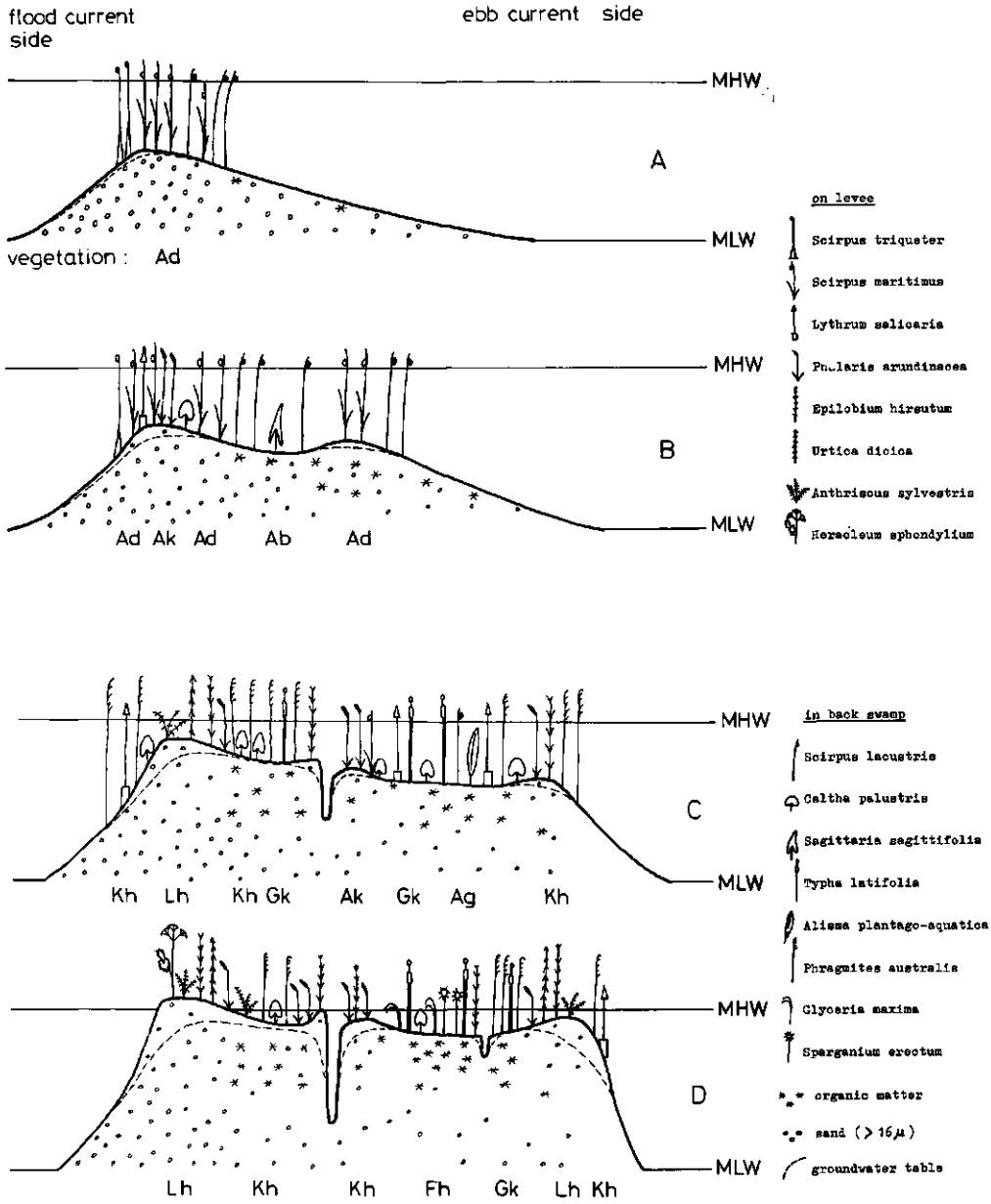


Fig. 5. Stadia in de opbouw en begroeiing van gorzen in het zoetwatergetijdengebied

omstandigheden zoals storm en vorst echter eveneens van groot belang (fig. 4).

De getijdenbeweging had een dominerende invloed op de vorming van opwassen en de structuur van het gebied. De nieuwe opwassen in het niet ingedijkte deel van de Biesbosch waren intern gedifferentieerd naar hoogteligging en textuur van de bodem (fig. 5). Ook onderling verschilden de opwassen. Bijna alom kunnen worden onderscheiden relatief hoge oeverwallen met lichte textuur (zandig) en daarachter lager gelegen kommen met zwaardere textuur (kleiig).

De bodems van de nieuwe opwassen waren in samenhang met de geomorfologie ervan sterk gediffentieerd, vooral ten aanzien van de factoren hoogteligging, textuur, organische stofgehalte en rijpingsgraad (fig. 6). Andere factoren hingen daarmee samen, onder meer de grondwaterstanden, het optreden van klink en de bodemstructuur.

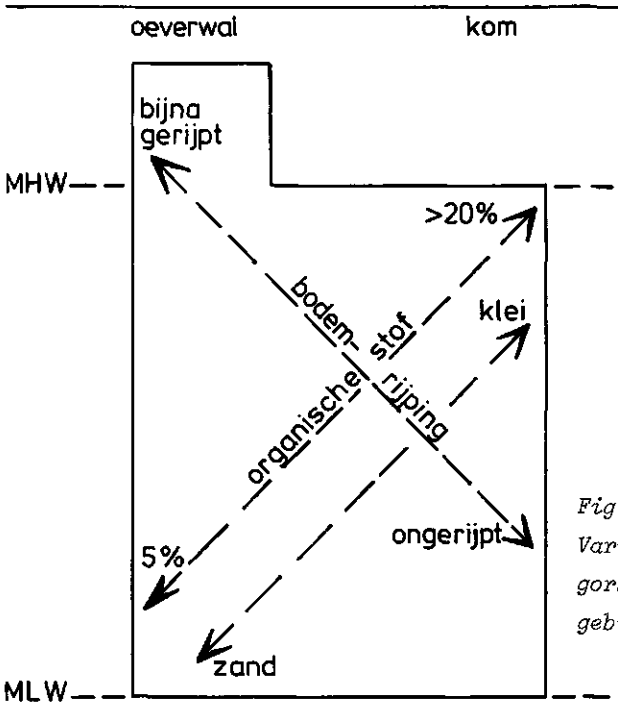


Fig. 6.
Variatie in milieufactoren op gorzen in het zoetwatergetijdengebied

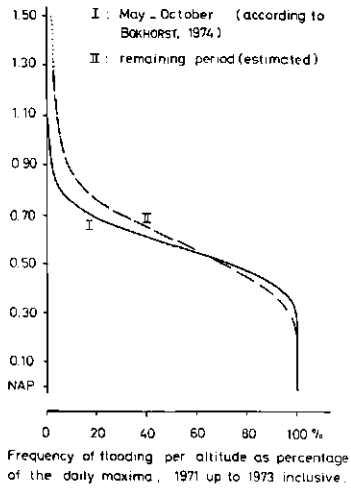


Fig. 7. Overspoelingsfrequentie van 1971 tot en met 1973 (naar BOKHORST, 1974)

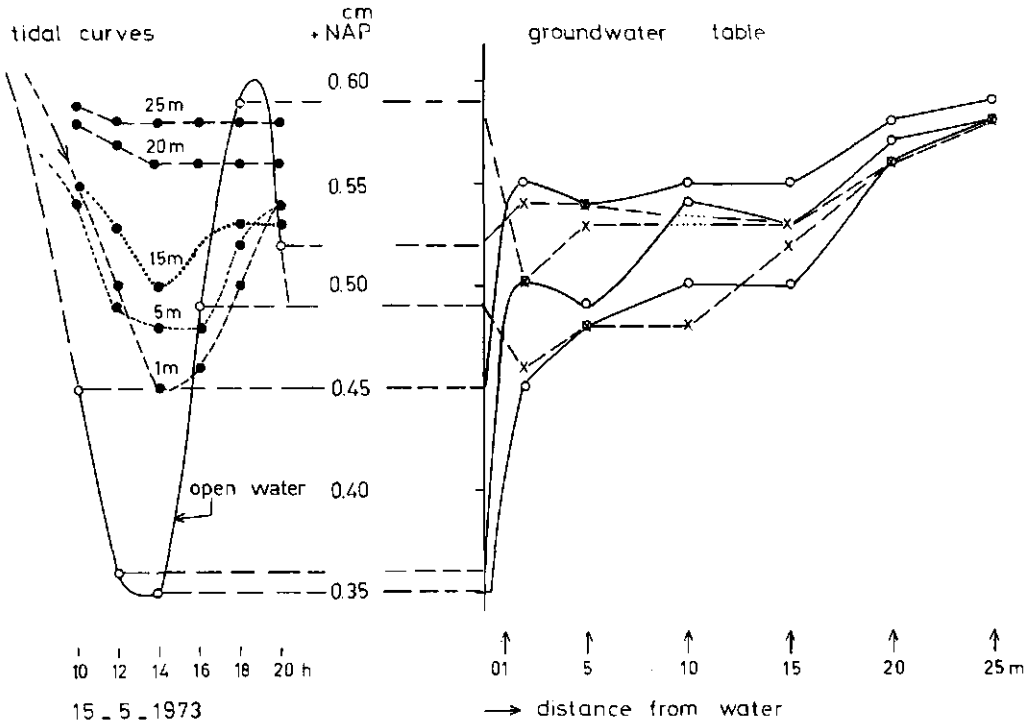


Fig. 8. Invloed van de getijdenbeweging op de grondwaterstanden nabij de oever van een gors (15-5-1973)

Veranderingen in het milieu

Door de afsluitingen van het Volkerak in 1969 en het Haringvliet in november 1970 verdween de getijdenbeweging van het water bijna geheel. Getijdenfluctuaties van slechts 20 à 30 cm bleven in stand, met nieuw gemiddeld laagwater op ca. +0.30 N.A.P. in de Zuidwaard van de Brabantse Biesbosch (fig. 7). Verder naar het westen bleef meer invloed van de getijden over. Naast de getijdenbeweging traden grotere en langduriger fluctuaties nog periodiek op bij storm (tot boven +1.50 N.A.P.) en bij aanhoudende oostenwind (tot ca. 0.00 N.A.P.)

Door de geringe overspoelingsfrequentie daalde de grondwaterstand tot ongeveer de gemiddelde stand van het oppervlaktewater (rond +0.40 N.A.P.). Nabij oevers fluctueerden de grondwaterstanden min of meer overeenkomstig de oppervlaktewaterstanden (fig. 8); in kommen hingen fluctuaties in de grondwaterstand echter meer samen met extreme hydrologische omstandigheden als droogte of overspoeling. In bijna alle voordien reeds begroeide bodems trad door de lagere grondwaterstanden versneld bodemrijping op (fig. 9 en 10). Aangenomen wordt dat door de verandering in de hydrologie ook de microklimatologische omstandigheden drastisch veranderd zijn.

In de eeuwenlange ontwikkeling van de gemorfologie door het water is ook een sterke wijziging gekomen. Oude structuren worden nu alleen nog maar door erosie met afbraak bedreigd. In de nieuwe getijdenzone treden nieuwe structuren op, die in vergelijking met de oude van veel geringere afmetingen zijn.

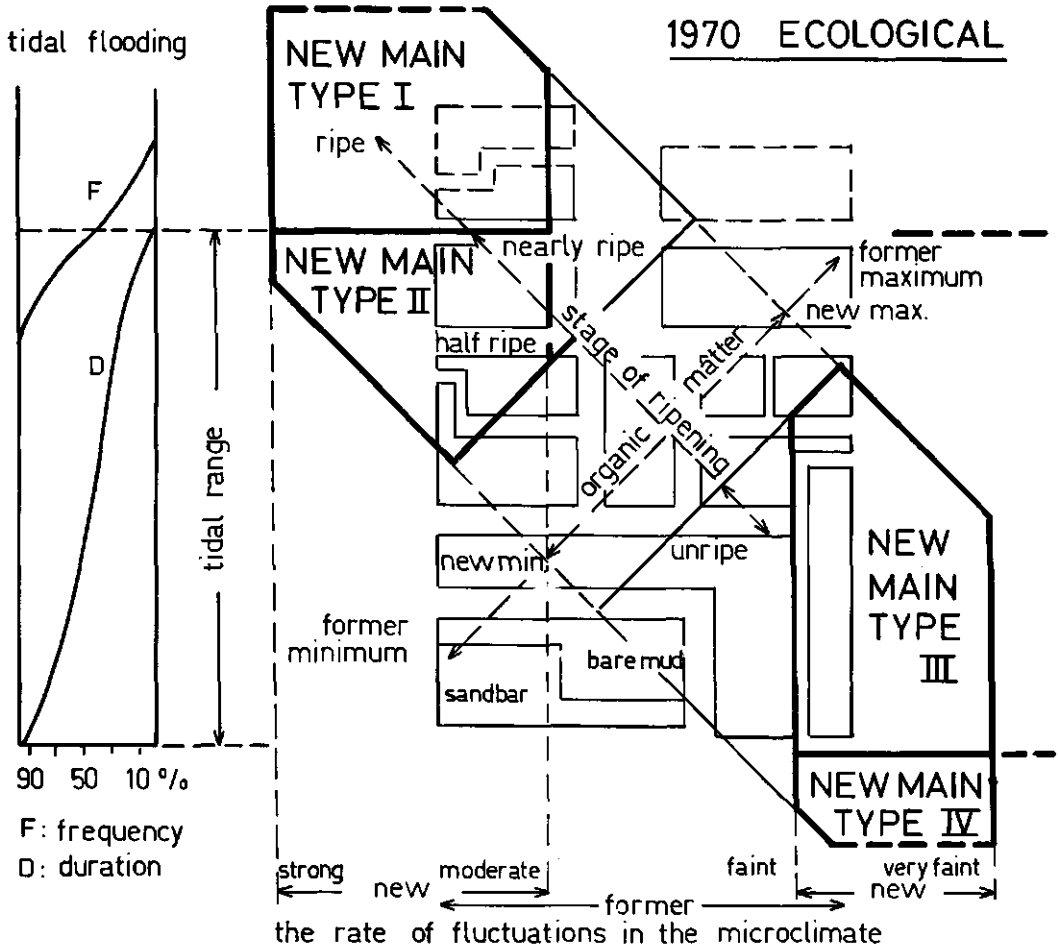


Fig. 9. Veranderingen in milieufactoren op gorzen na de afsluiting

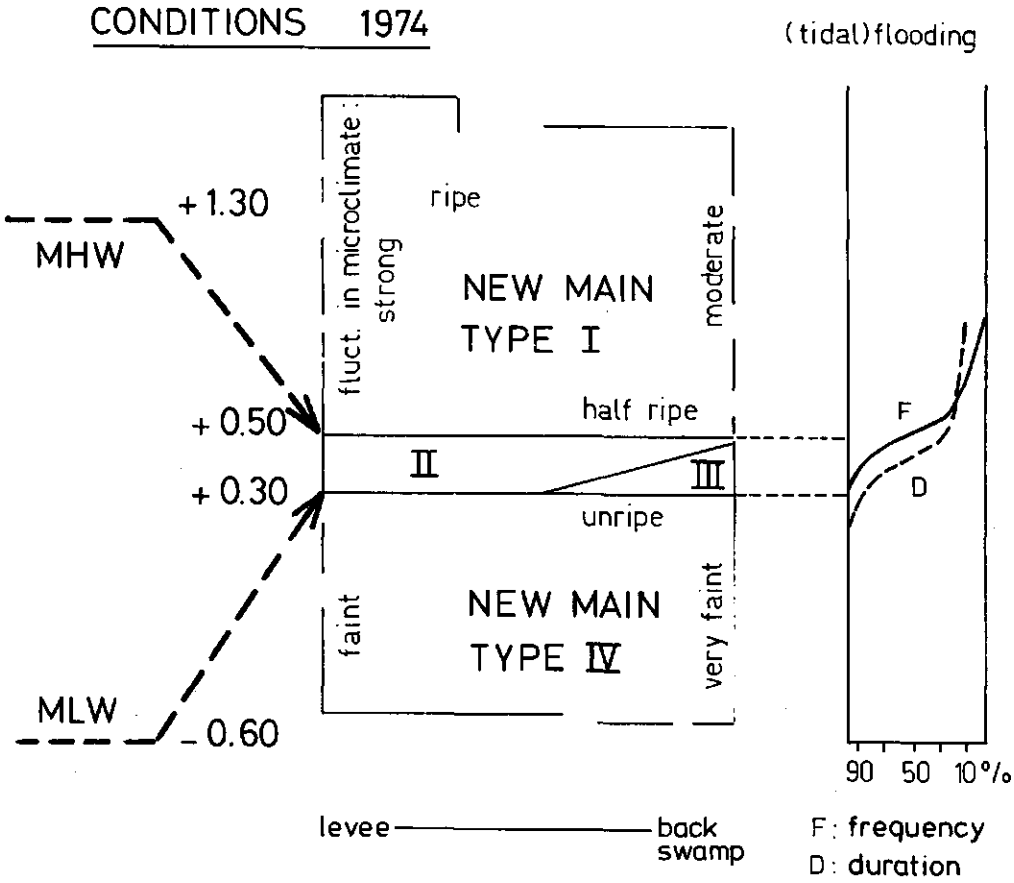


Fig. 10. Oecologisch schema van nieuwe hoofdtypen in het milieu op gorzen

Over de vegetaties vóór de afsluiting

Bij eerdere onderzoeken in verschillende delen van het zoetwatergetijdengebied zijn op grond van opnamen van vegetaties vele vegetatietypen onderscheiden. Het opnamemateriaal, dat nagenoeg alle variaties in de vegetaties van hogere planten betreft, omvat slechts ca. 150 soorten hogere planten, waarvan er ca. 50 frequent voorkwamen. Niettemin bedraagt het aantal vegetatietypen dat door verschillende auteurs is onderscheiden meer dan honderd.
De typen van de verschillende auteurs vertonen grote overlappingen. De vegetatietypen die in zes verschillende onderzoeken zijn onderscheiden, zijn gebundeld in 17 gemeenschapsgroepen (tabellen 2, 3 en 4). Dit gebeurde aan de hand van soortengroepen (aangeduid met de letters A t/m P, tabel 1). De gevormde gemeenschapsgroepen worden aangeduid met de lettercombinatie van de kenmerkende soortengroepen (tabel 5).

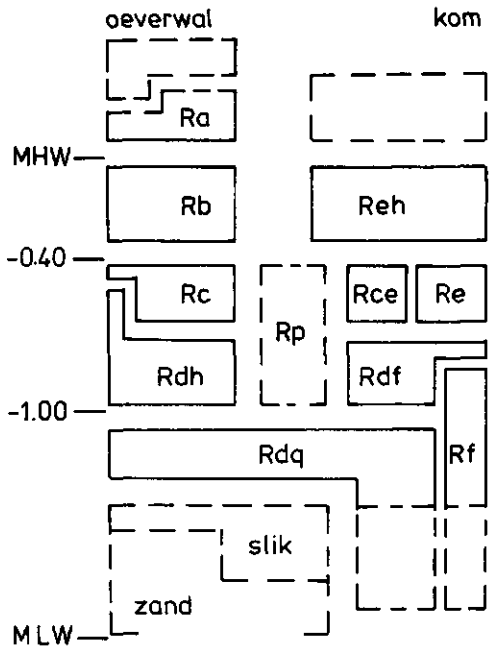


Fig. 11. Oecologisch schema van de natuurlijke gorsvegetaties in het zoetwatergetijdengebied (naar ZONNEVELD, 1960)

Tussen de differentiatie in de vegetatie en die in enkele milieufactoren bestonden duidelijke relaties. De hydrologische factoren overspoelingshoogte, overspoelingsfrequentie en overspoelingsduur en de bodemfactoren hoogteligging, textuur en rijpingsgraad worden beschouwd als de meest relevante factoren voor de natuurlijke differentiatie in de zoetwatergetijdenvegetaties. Drie vormen van menselijk beheer van vegetatie en milieu domineerden over deze differentiatie, overigens zonder de differentiatie geheel uit te sluiten: biezencultuur, rietcultuur en griendcultuur.
Door ZONNEVELD (1960) wordt de hoofdlijn van de milieudifferentiatie gevangen in tweedimensionale schema's (fig. 11). In een drietal van deze schema's geeft Zonneveld de oecologische plaats van de door hem onderscheiden vegetatietypen onderling aan. Ook van de eerder genoemde soortengroepen en de daardoor gekarakteriseerde gemeenschapsgroepen kan het oecologische bereik in zo'n schema worden aangegeven. Voor de gemeenschapsgroepen worden twee schema's gebruikt: één voor de gorzen en één voor de grienden (fig. 12).

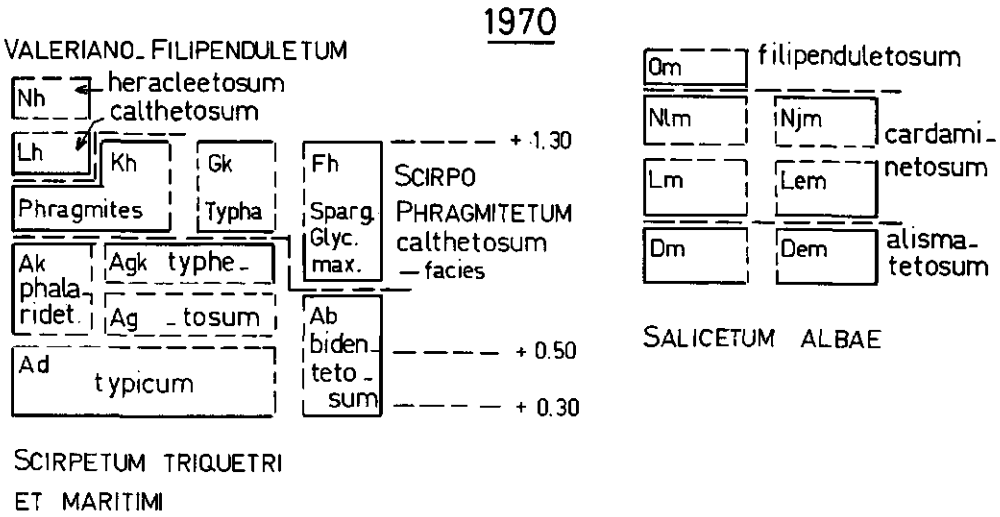


Fig. 12. Oecologisch schema van de gemeenschapsgroepen in het zoetwatergetijdengebied

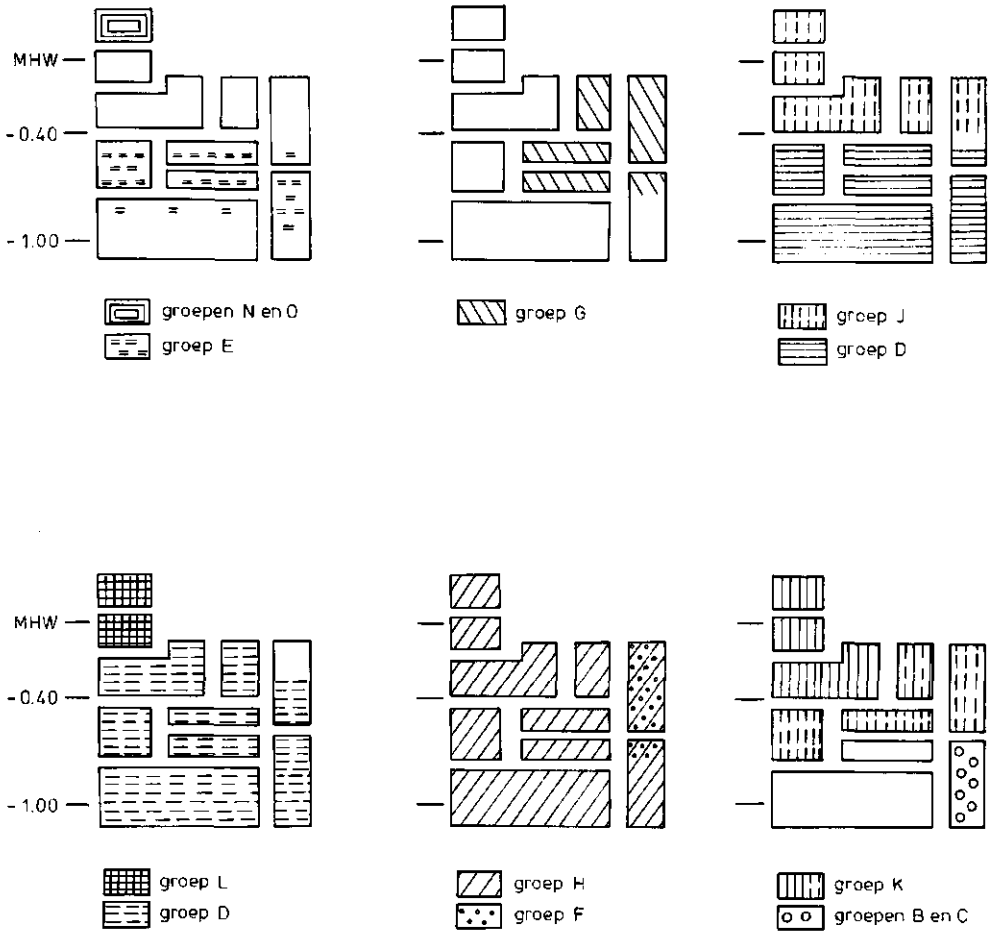


Fig. 13. Verbreiding van soortengroepen in het oecologisch schema

Van een aantal afzonderlijke soorten kan zelfs nauwkeurig worden aangegeven, wat het oecologisch bereik was ten aanzien van bodemhoogten in de heersende omstandigheden (fig. 13). Enerzijds is daarbij sprake van maximale bodemhoogten voor een aantal "moerasplanten", anderzijds voor zowel de "moerasplanten" als voor "ruigtekruiden" van minimale bodemhoogten.

Gorsvegetaties

In de begroeiingen van de gorzen domineerden enkele soorten (fig. 5). Op laaggelegen platen en gorzen waren dat de biezen. Zeebies (*Scirpus maritimus*) en in mindere mate driekante bies (*Scirpus triqueter*) domineerden vooral op de relatief goed afwaterende zandplaten en lage oeverwallen. Mattenbies (*Scirpus lacustris*) domineerde vooral op laaggelegen plaatsen met een komkarakter. Op lage en ook middelhoge oeverwallen kwam ook rietgras (*Phalaris arundinacea*) als dominerende soort voor. Ook in middelhoge en hoge komvegetaties had deze soort een belangrijk aandeel. In de lage en middelhoge kommen domineerden lisdodden (*Typha latifolia* en *T. angustifolia*). Op middelhoge bodems op oeverwallen en in kommen kon ook riet (*Phragmites australis*) veelvuldig domineren. In veel gevallen was dit bevorderd door cultuurmaatregelen. Op hogere oeverwallen overheersten ruigtekruiden in de begroeiing, onder meer valeriaan (*Valeriana officinalis*), fluitekruid (*Anthriscus sylvestris*), grote brandnetel (*Urtica dioica*) en bereklauw (*Heracleum sphondylium*).
In de hoge kommen kwam in het algemeen vooral riet als dominerende soort voor; in slecht ontwaterende hoge kommen konden behalve lisdodden ook grote egelskop (*Sparganium erectum*) of liesgras (*Glyceria maxima*) in de begroeiing overheersen.

Behalve het zomeraspect van de gorsvegetaties, dat vooral door de hiervoor genoemde soorten werd bepaald, was bij bijna alle gorsvegetaties sprake van een sterk ontwikkeld voorjaarsaspect

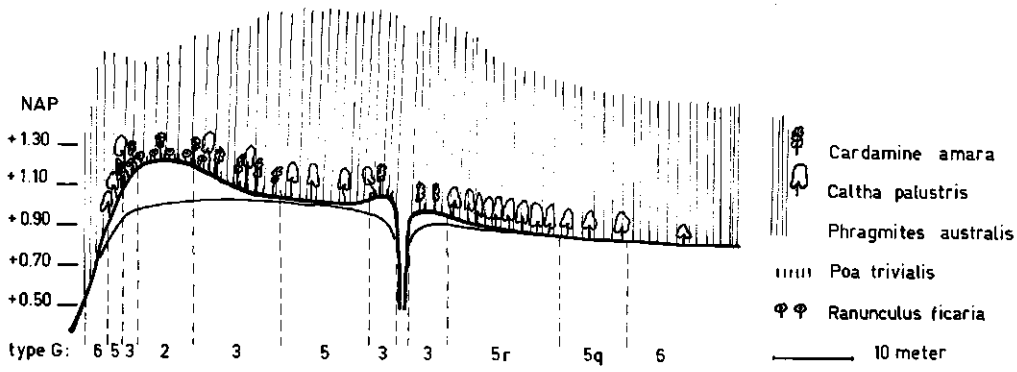


Fig. 14. Vegetatie langs een transect door een rietgors

met dotterbloem (*Caltha palustris*) en op de goed afwaterende bodems o.a. ook bittere veldkers (*Cardamine amara*).
Het voorjaarsaspect werd gestimuleerd door rietcultuur.
De rietcultuur omvatte kunstmatige afwatering van de bodem door een netwerk van greppels en het inplanten van riet. Het riet werd elke winter met de hand gemaaid. Door zowel de goede afwatering van de bodem als de dominantie van riet werd het voorkomen van tal van andere soorten belemmerd, uitgezonderd de soorten, die met riet in de soortengroep H zijn ondergebracht. Dit zijn overwegend voorjaarssoorten (fig. 14). Tussen ca. 1950 en 1970 is een steeds toenemende oppervlakte rietgorzen verwilderd. Hierbij infiltreerden andere soorten.

De natuurlijke successie van de vegetatie verliep in samenhang met de geomorfologische ontwikkeling van de gorzen.
Vanaf de laaggelegen biezenvegetaties kan een successiereeks van oeverwalvegetaties met toenemende hoogteligging worden onderscheiden en een successiereeks van komvegetaties met toenemende hoogteligging. In de praktijk werd het verloop van de

successie veelal gestoord door menselijke invloeden, door concurrentie-aspecten en door wijzigingen in de ontwikkeling van de geomorfologie.
In syntaxonomisch opzicht wordt het merendeel van de vegetaties van de gorzen in het zoetwatergetijdengebied gerekend tot het *Phragmition*. Vegetaties van het *Filipendulion* werden op de hoogste oeverwallen aangetroffen. Hoewel met name in de vegetaties van extreme kommilieu's ook kenmerken van het *Glycerio-Sparganion* voorkwamen, zijn de betreffende vegetaties tot het *Phragmition* gerekend.
De vegetaties van de gorzen in het zoetwatergetijdengebied werden gekenmerkt door het voorkomen van *Scirpus triqueter*, *Caltha palustris*, *Cardamine amara*, *Callitriche stagnalis* en bruinwieren *Vaucheria spp*. Aanwezigheid van deze soorten in *Phragmition*-vegetaties met biezen bestempelde deze tot *Scirpetum triquetri et maritimi* en in door andere telmatofyten gedomineerde *Phragmition*-vegetaties tot *Scirpo-Phragmitetum calthetosum*.
De associaties en subassociaties, waartoe de gorsvegetaties worden gerekend zijn:

Valeriano - Filipenduletum heracleetosum Zonneveld 1960.
Valeriano - Filipenduletum calthetosum subass. nov.

Scirpetum triquetri et maritimi Zonneveld 1960, subassociaties
- *typicum* Zonneveld 1960;
- *phalaridetosum* (Zonneveld 1960) subass. nov.;
- *typhetosum* subass. nov.;
- *bidentetosum* subass. nov.;

Scirpo-Phragmitetum calthetosum Zonneveld 1960, waarvan
- *Phragmites - facies*;
- *Typha - facies*;
- *facies van Glyceria maxima en Sparganium erectum ssp. polyedrum*.

Griendvegetaties

De griendcultuur omvatte het inzetten van stekhout van voornamelijk wilgen en het periodiek hakken van de wilgen, in het algemeen om de vier jaar.
De teelt van wilgen vereiste een verdergaande beïnvloeding van de waterhuishouding dan die van riet. Door een zeer intensief systeem van diepe greppels werd de bodem ontwaterd. De meeste griendcomplexen werden bovendien door kaden beschermd tegen de twee maal daagse overspoeling ten gevolge van de getijden. Veel kaden werden wel overspoeld bij hoogwater tijdens springtij; de ontwatering van het griend gebeurde door zelflozende duikers.

Reeds enkele tientallen jaren vóór de afsluiting van het Haringvliet in 1970 werd de beheersing van de waterhuishouding in veel grienden verwaarloosd. Door defecte duikers en gaten in kaden kwamen deze grienden weer in toenemende mate onder invloed van de getijdenbeweging. Dichtslibben van greppels belemmerde vooral in centrale delen van griendcomplexen een goede afwatering. De groei van de wilgen werd hierdoor beperkt; plaatselijk trad gehele stagnatie van de groei op en afsterven.

De kruidenvegetaties in grienden (tabel 5) kwamen qua soortensamenstelling in grote lijnen overeen met die van hoge en middelhoge gorzen. Slechts een klein aantal soorten kwam binnen het zoetwatergetijdengebied bijna alléén voor in hetzij grienden dan wel op gorzen. De invloed van de wilgenetage was alleen als selecterend te onderkennen in extreme situaties: wanneer de wilgen door de voor hen ongunstige waterhuishouding nagenoeg ontbraken kwamen soorten als riet, grote lisdodde (*Typha latifolia*) en grote egelskop (*Sparganium erectum*) voor; bij een combinatie van dichte bedekking door wilgen (vooral bij duitse dot, *Salix dasyclados*) met een relatief lage bodem konden kruiden geheel ontbreken. De eerstgenoemde omstandigheid kwam sporadisch voor; de laatstgenoemde vrij algemeen en over grotere oppervlakten.

De variatie in de soortensamenstelling van de kruidlaag in grienden hing voornamelijk samen met de waterhuishouding.

In syntaxonomisch opzicht kan uiteenlopend over de griendvegetaties in het zoetwatergetijdengebied worden gedacht. De voorkeur gaat er naar uit alle vegetaties van wilgengrienden samen te vatten in het *Salicetum albae* en dit onder te brengen bij het *Alno-Padion* in een onderverbond *Salicion albae*, dat wordt onderscheiden van het onderverbond *Circaeo-Alnion* door de samenstelling van de boom - c.q. struiklaag. In het zoetwatergetijdengebied worden van relatief nat naar droog onderscheiden de subassociaties:

- *Salicetum albae alismatetosum*, Zonneveld 1960.
- *Salicetum albae cardaminetosum*, Zonneveld 1960.
- *Salicetum albae filipenduletosum*, nom. nov.

Veranderingen in de vegetaties door de afsluiting

Na de afsluiting van het Haringvliet in november 1970 traden door de veranderingen in het milieu ook veranderingen op de in vegetaties. Soorten verdwenen en nieuwe soorten kwamen, zij het veelal slechts tijdelijk.
In de eerste vier jaren na de afsluiting, waarover dit onderzoek zich uitstrekte, kwamen er echter slechts weinig soorten bij, die voor de getijdenzone van het zoetwatergetijdengebied nieuw waren. In het algemeen bestond de verandering van de vegetaties op gorzen en in grienden uit afname van het aandeel van vochtminnende soorten en toename van dat van de relatief droogte prefererende soorten, die aanvankelijk vooral op hogere en beter ontwaterende bodems voorkwamen. Deze verschuiving verliep geleidelijk en vaak via tussenstadia, die in vegetatiekundig opzicht een eigen karakteristiek bezaten. Hierbij verschoof ook het optimale voorkomen van een aantal soorten van jaar tot jaar naar steeds lager gelegen en slechter ontwaterende bodems.

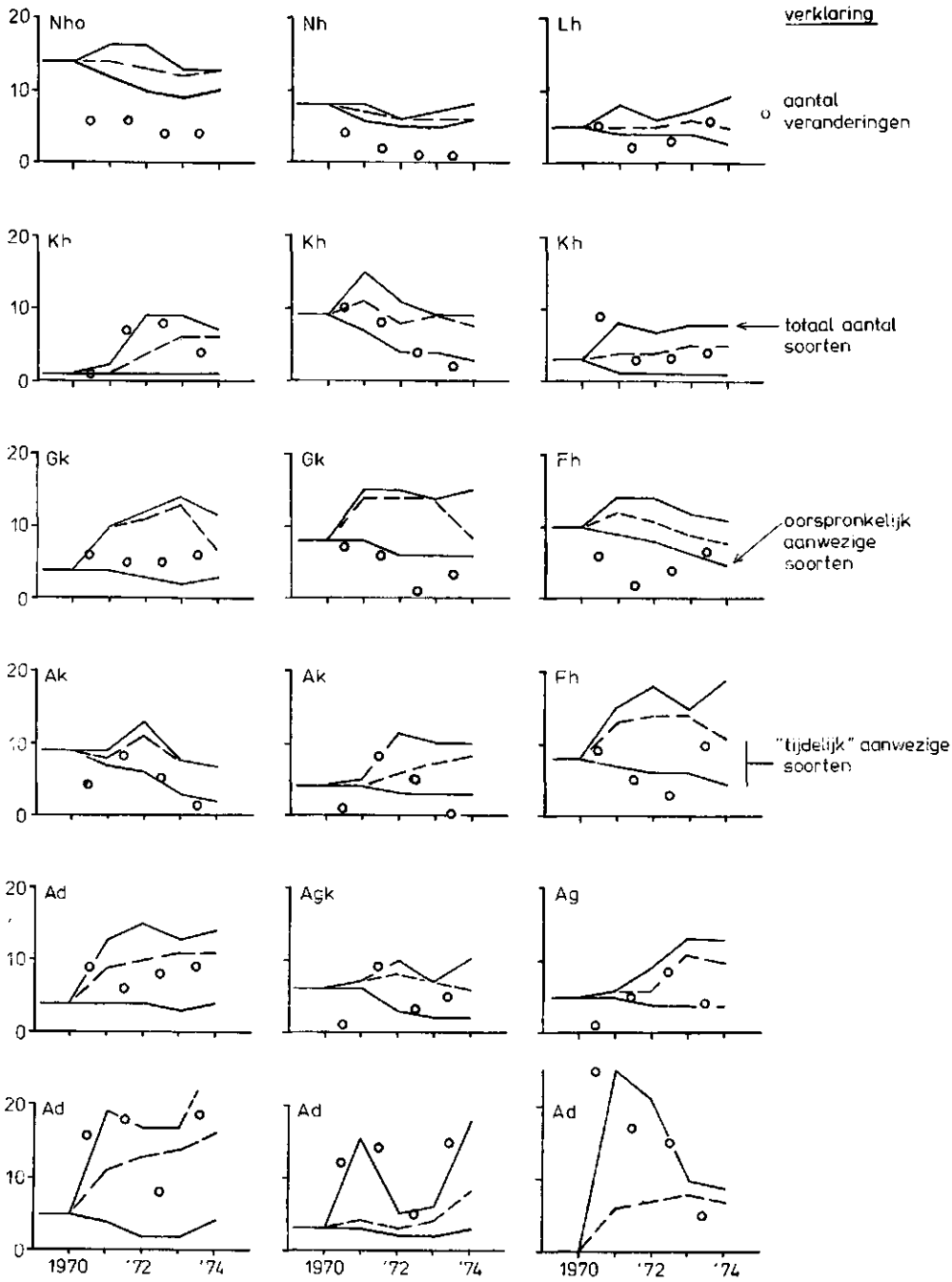
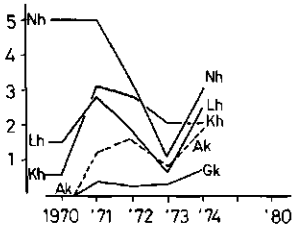


Fig. 15. De omvang van de veranderingen in het soortenbestand in 18 PQ's op gorzen

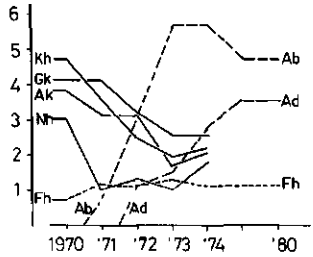
Veranderingen op de gorzen (fig. 15 en 16)

Naar verhouding traden weinig veranderingen op in de soortensamenstelling van de vegetaties van hoge oeverwallen. Binnen deze vegetaties van droogtepreferente ruigtekruiden verschoven de abundantieverhoudingen tussen soorten van de reeds vertegenwoordigde soortengroepen.
Op middelhoge oeverwallen werd het aandeel van ruigtekruiden, met name van brandnetel (*Urtica dioica*) en harig wilgeroosje (*Epilobium hirsutum*) groot. Opvallend en in vegetatiekundig opzicht karakteristiek was de sterke ontwikkeling van aartsengelwortel (*Angelica archangelica*) op de wat lagere oeverwallen, die gevolgd werd door infiltratie van akkerdistels (*Cirsium arvense*).
Op de middelhoge oeverwallen, in de hoge kommen en vervolgens in de middelhoge kommen verloren de grote moerasplanten als riet (*Phragmites australis*), lisdodden (*Typha latifolia* en *T. angustifolia*), liesgras (*Glyceria maxima*),grote egelskop (*Sparganium erectum ssp. polyedrum*) en rietgras (*Phalaris arundinacea*) alle hun dominerend karakter, de één sneller dan de ander, en verdwenen op den duur bijna geheel. Ook de soorten, die het voorjaarsaspect op deze plaatsen vorm gaven zoals dotterbloem (*Caltha palustris*) en bittere veldkers (*Cardamine amara*) verdwenen. Verschillende ruigtekruiden met in toenemende mate droogtepreferent karakter namen in opeenvolging de plaats van deze soorten in.

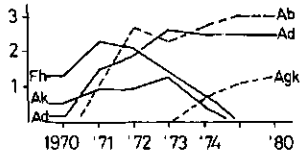
Een van het boven geschetste afwijkend beeld wordt gevormd door ontwikkelingen in de nieuwe oeverzones, op de laagste oeverwallen en in de laagste kommen. Nat prefererende soorten handhaafden zich hier grotendeels en breidden veelal uit, zowel in soortenaantal als in abundantie en ruimtelijke verbreiding. In en rond de nieuwe getijdenzone kwamen de overgebleven kenmerken van het vroegere zoetwatergetijdengebied bijéén.



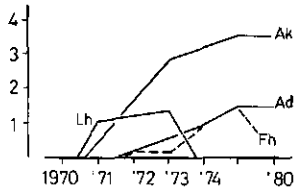
Galium aparine



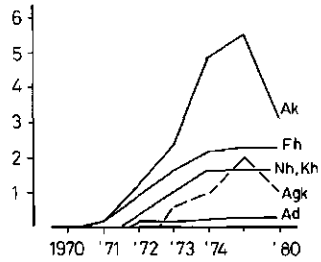
Phalaris arundinacea



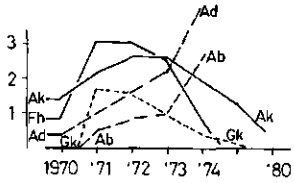
Lythrum salicaria



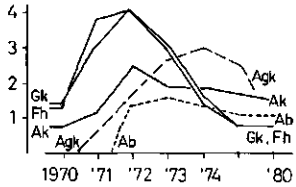
Angelica archangelica



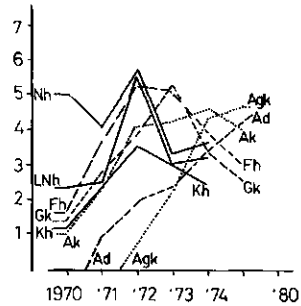
Cirsium arvense



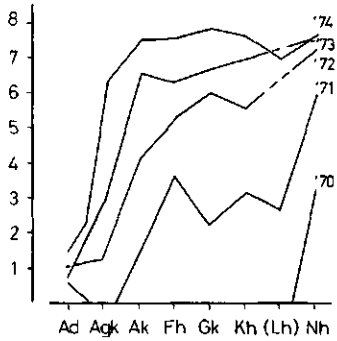
Lycopus europeus



Solanum dulcamara



Epilobium hirsutum



Urtica dioica

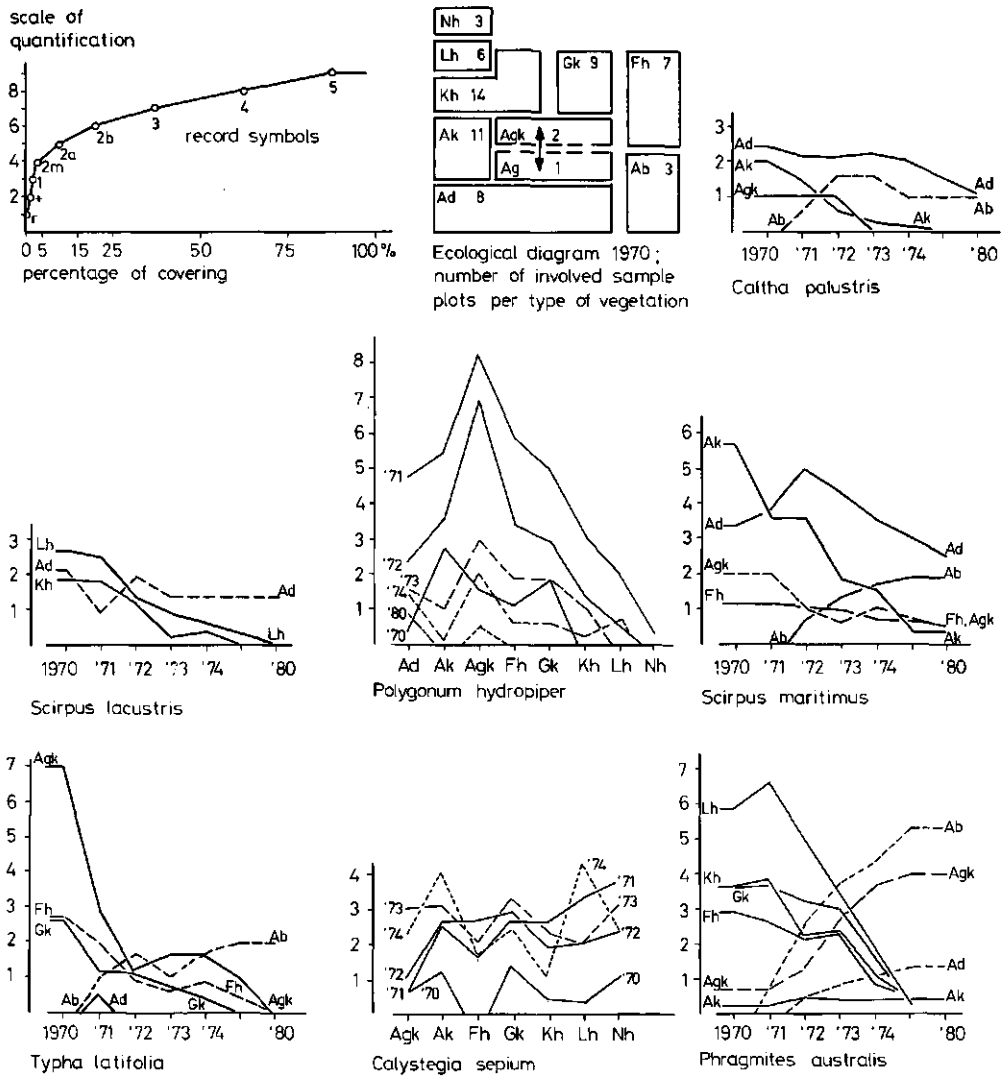


Fig. 16. Kwantitatieve veranderingen in het voorkomen van een aantal belangrijke soorten

Het bijëënkomen van de kenmerken van het zoetwatergetijdengebied in de nieuwe getijdenzone wordt in syntaxonomisch opzicht onderstreept door de onderkenning in de vegetaties in 1974 (tabel 7) van alle subassociaties van het *Scirpetum triquetri et maritimi*, die in de oorspronkelijke vegetaties vertegenwoordigd waren. Voorts worden in 1974 onderscheiden het *Caricetum ripariae* en diverse facies van het *Scirpo - Phragmitetum*. De subassociatie *calthetosum* hiervan is echter van het toneel verdwenen.
De vegetaties van de drogere milieu's worden gerekend tot het *Filipendulion*, dat in dit verband in een uitgebreide vorm (met het *Sonchetum palustris*, de *Gemeenschap van Euphorbia palustris* en de *Sociatie van Epilobium hirsutum)* bij de *Convolvuletalia sepium* wordt ondergebracht.
Van dit *Filipendulion* worden vegetaties van het *Valeriano-Filipenduletum* weer onderkend op de hoge oeverwallen.
De ruigtevegetaties in het tussenliggende gebied, dat het grootste deel van de oppervlakte van de gorzen beslaat, worden ingedeeld in een nieuwe associatie, het *Urtico-Cirsietum arvensis*, die eveneens wordt gerekend tot het *Filipendulion*. Van deze associatie worden twee subassociaties aangegeven, de subassociatie *angelicetosum* en de subassociatie *phlaridetosum*, die beide betrekking hebben op vegetaties op de lagere oeverwallen.

Veranderingen in de grienden (tabel 8)

De grienden kwamen voor op een scala van bodemhoogten, dat in vergelijking met de gorzen varieerde van middelhoog tot zeer hoog. De geringste veranderingen traden op in de begroeiing van de hoogstgelegen grienden. Afgezien van het tijdelijk voorkomen van andere dan de oorspronkelijke soorten veranderde daar de soortensamenstelling nauwelijks van 1970 tot 1974. Fluitekruid (*Anthriscus sylvestris*) domineerde er het grootste deel van het jaar in de kruidlaag.

In de lager gelegen grienden trad in de loop van de jaren na de afsluiting een sterke toename op van ruigtekruiden. Brandnetel (*Urtica dioica*) domineerde op den duur nagenoeg overal in de kruidlaag. In afwijking van de ontwikkeling van de begroeiingen in gorzen was er in het laatse jaar echter ook sprake van consolidatie en zelfs toename van relatief natpreferente soorten. Deze wordt verklaard door de stabiliserende invloed van de boomlaag op het milieu van de kruidlaag.
De laagst gelegen bodems in de grienden bestaan uit de aanvankelijk onbegroeide greppels en ondiepe bredere ontwateringssloten. Op deze bodems bleven bij een jaarlijks wisselende soortensamenstelling natpreferente soorten aanwezig.
Met betrekking tot de syntaxonomie van de griendvegetaties na de afsluiting worden geen uitspraken gedaan. Slechts de drie hiervoor aangeduide fysiografische typen worden onderscheiden.

Ruimtelijke differentiatie van de vegetatie

De ruimtelijke differentiatie van buitendijkse gebieden in landschapseenheden wordt onder meer door vegetatiekaarten weergegeven (fig. 17). In de landschapseenheden zijn door de afsluiting veranderingen opgetreden. Dat betekent dat niet alleen de legenda-eenheden van vegetatiekaarten veranderden, maar ook de omgrenzingen daarvan (fig. 18). Deze veranderingen kunnen als volgt worden aangegeven als verschuivingen van landschapseenheden.

OORSPRONKELIJKE LANDSCHAPSEENHEDEN	NIEUWE EENHEDEN

Onderscheid in "landsystem" eenheden, voornamelijk verbonden met menselijke invloeden (karteringsschaal 1 : 25.000)

bekade grienden (hydrologische beheerseenheden)	griend, geen onderscheid verbonden aan hydrologisch beheer
onbekade grienden (hydrologie niet (meer) beheerst)	
cultuurrietgorzen	beweide gorzen
verwilderde gorzen	ruigten
biezengorzen	oeverzones
geulen en gaten (geen begroeiing)	submerse vegetaties
	open wateren

Onderscheid in "landfacet" eenheden, voornamelijk verbonden met geomorfologische kenmerken (karteringsschaal 1 : 10.000)

hooggelegen grienden	in hoofdlijnen onveranderd
overige grienden	
gorsoeverwallen	
gorskommen	

*Onderscheid binnen een landfacet in ecotopen (karteringsschaal 1: 2.500-5.000; * karteringsschaal minimaal 1: 200)*

gorsoeverwal	buitenoever	oeverzones
	kruinstrook	onderlinge verschuivingen
	parallelstroken	
gorskom	overgangszone naar oeverwal	
	centrale kom	geen onderscheid binnen de kom
	onbegroeide kom en slikken	moerasvegetaties
hooggelegen en overig griend	griendakker	griendakker
	onbegroeide greppels en sloten	droge greppels*
		natte greppels*
		sloten*

Main Landscape	Land-system	LAND FACET	ECOTOPE		
ZOETWATERGETIJDENLANDSCHAP	GRIENDEN	KADEN		Gk_1	graskaden (gemaaid, betreden)
			Om	Gk_2	hoge kaden (onbeheerd)
			Nlm	Gk_3	lage kaden (onbeheerd)
		GRIEND	Om, Lem	Gh_4	hoge grienden
			Dem, Dm	Gl_5	lage grienden
		GREPPELS		Gg_6	droge greppels
				Gg_7	natte greppels
	HOGE GORZEN	HOGE OEVER-WALLEN	Nh	HOW_8	droge oeverwal
			Lh, Kh	HOW_9	hoge ruige oeverwal
		HOGE RUIGTEN	Kh	HR_{10}	droge ruigte
			Kh	HR_{11}	riet ruigte
	LAGE GORZEN	LAGE OEVER-WALLEN	Ak	LOW_{12}	rietgras oeverwal
			Ak	LOW_{13}	lage ruige oeverwal
		LAGE RUIGTEN	Gk	LR_{14}	natte ruigte
			Gk	LR_{15}	rietgors
		NATTE KOMMEN	Fh	NK_{16}	liesgras kom
			Agk	NK_{17}	lisdodden kom
	KREKEN EN GATEN	OEVERS	(Ab)	O_{18}	rustige oever
			Ad	O_{19}	zwak geëxponeerde oever
			Ad	O_{20}	matig geëxponeerde oever rond waterlijn
			Ad	O_{21}	matig geëxponeerde oever onder water
			Ad	O_{22}	geëxponeerde oever
		WATER		W_{23}	open water
				W_{24}	zandbanken

Fig. 17. Legenda van de luchtfotointerpretatiekaart 1973

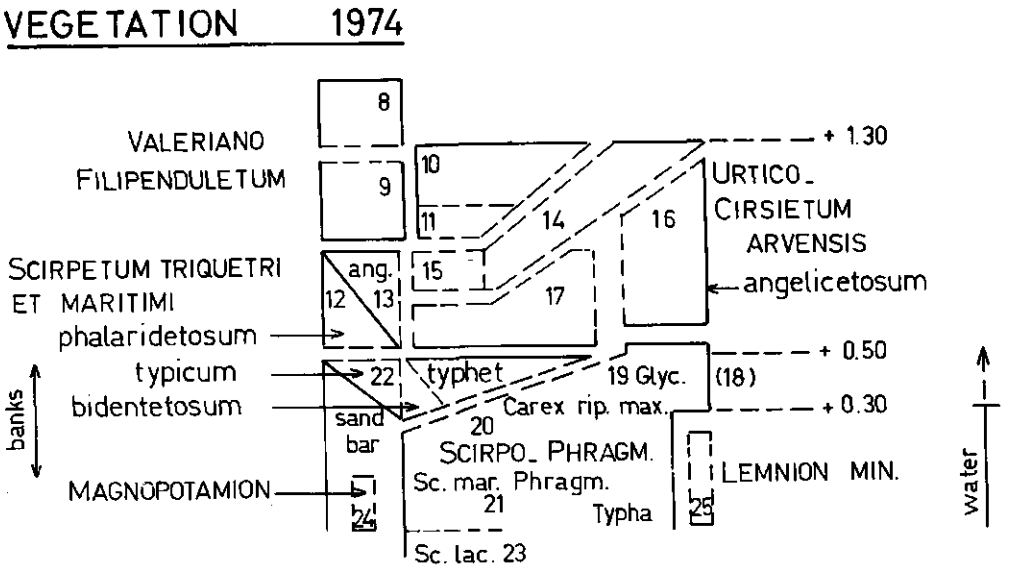


Fig. 18. Oecologisch schema van de legendaeenheden voor gorzen volgens de luchtfotointerpretatiekaart 1973

Door zeer gedetailleerde karteringen worden de kwalitatieve veranderingen in de vegetaties geïllustreerd (fig. 19 en 20). Ook waar de hoofdlijnen van de ruimtelijke patronen in de begroeiing nauwelijks veranderden, bleef er in detail gezien maar weinig onveranderd in ruimtelijk opzicht.

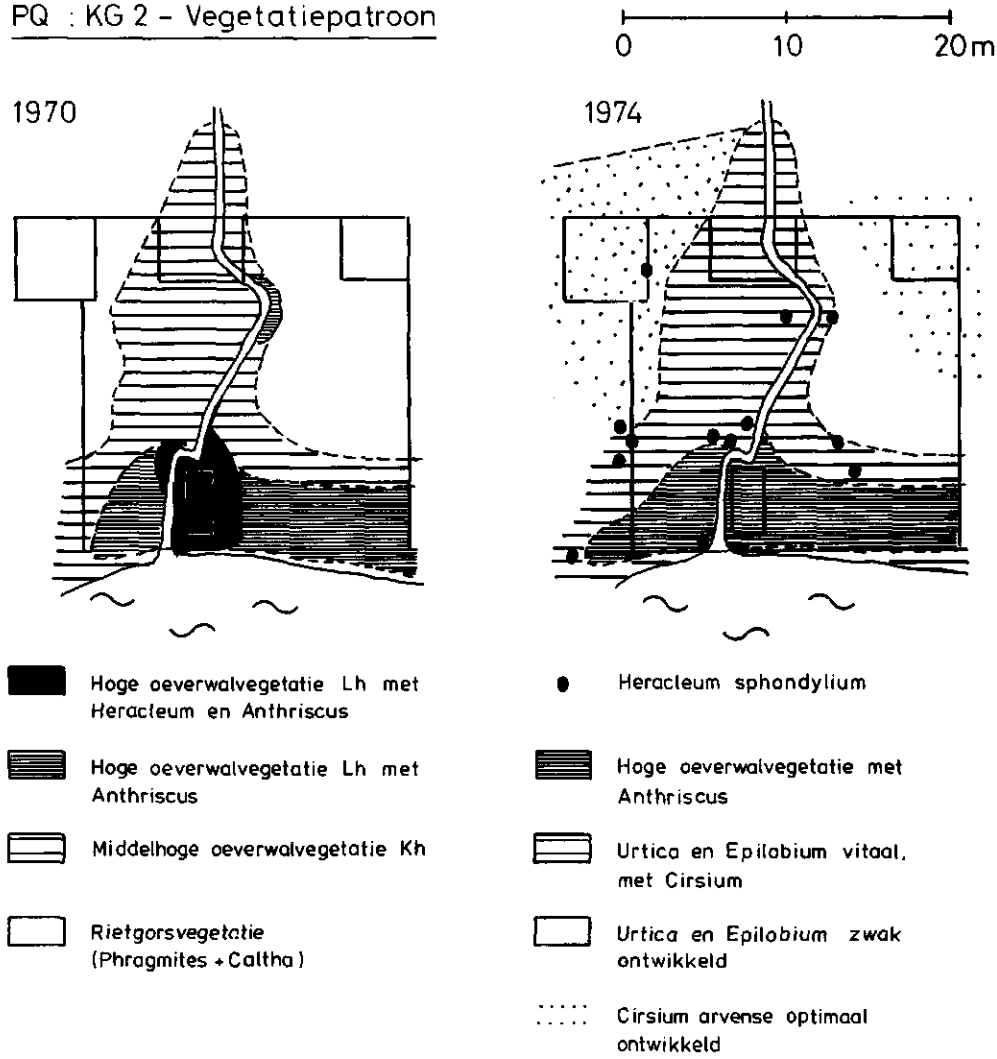
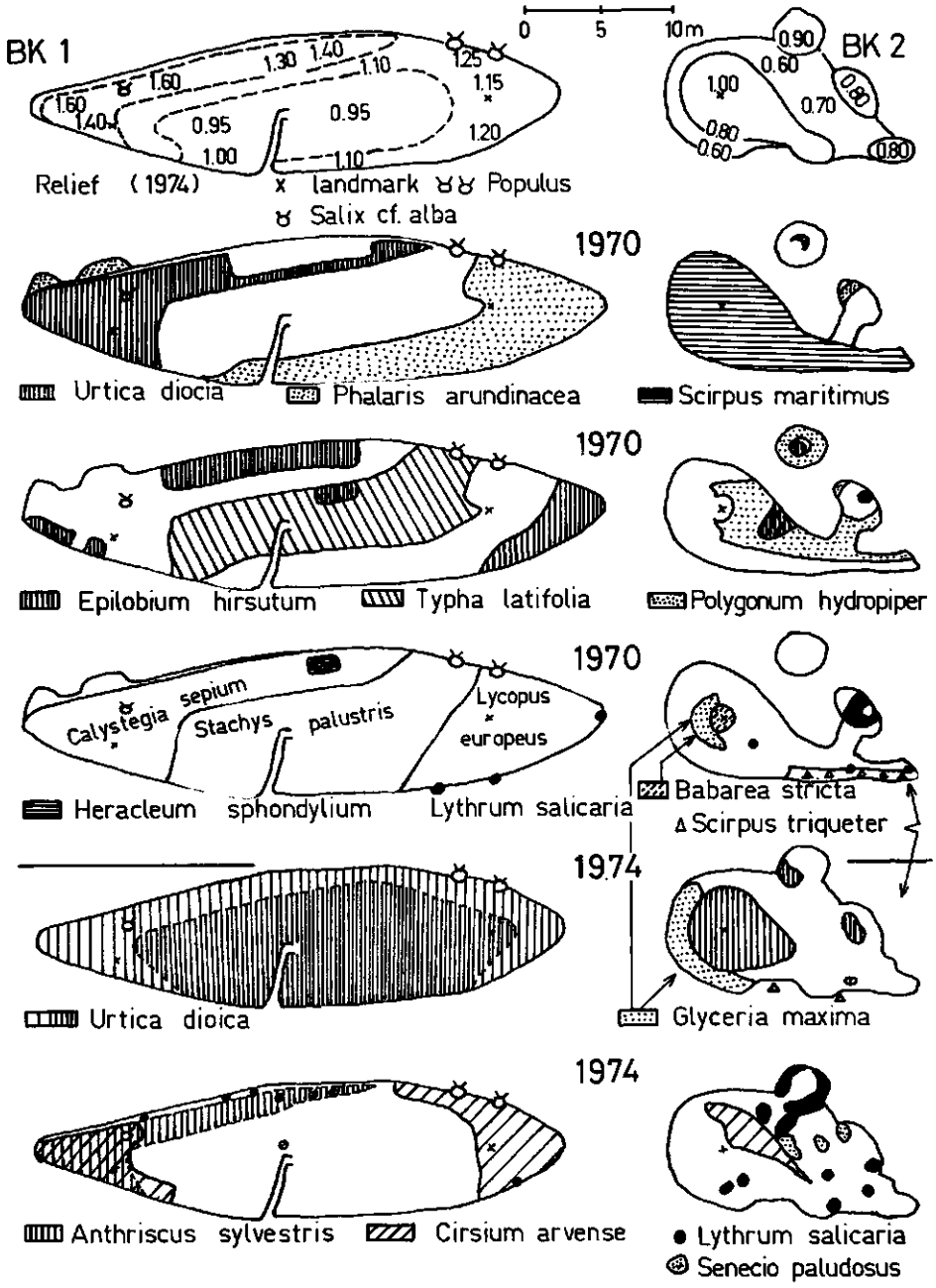


Fig. 19. Het vegetatiepatroon op een gorsoeverwal in 1970 en 1974 (PQ KG 2)

Islands in Buitenkooigat: distribution of species



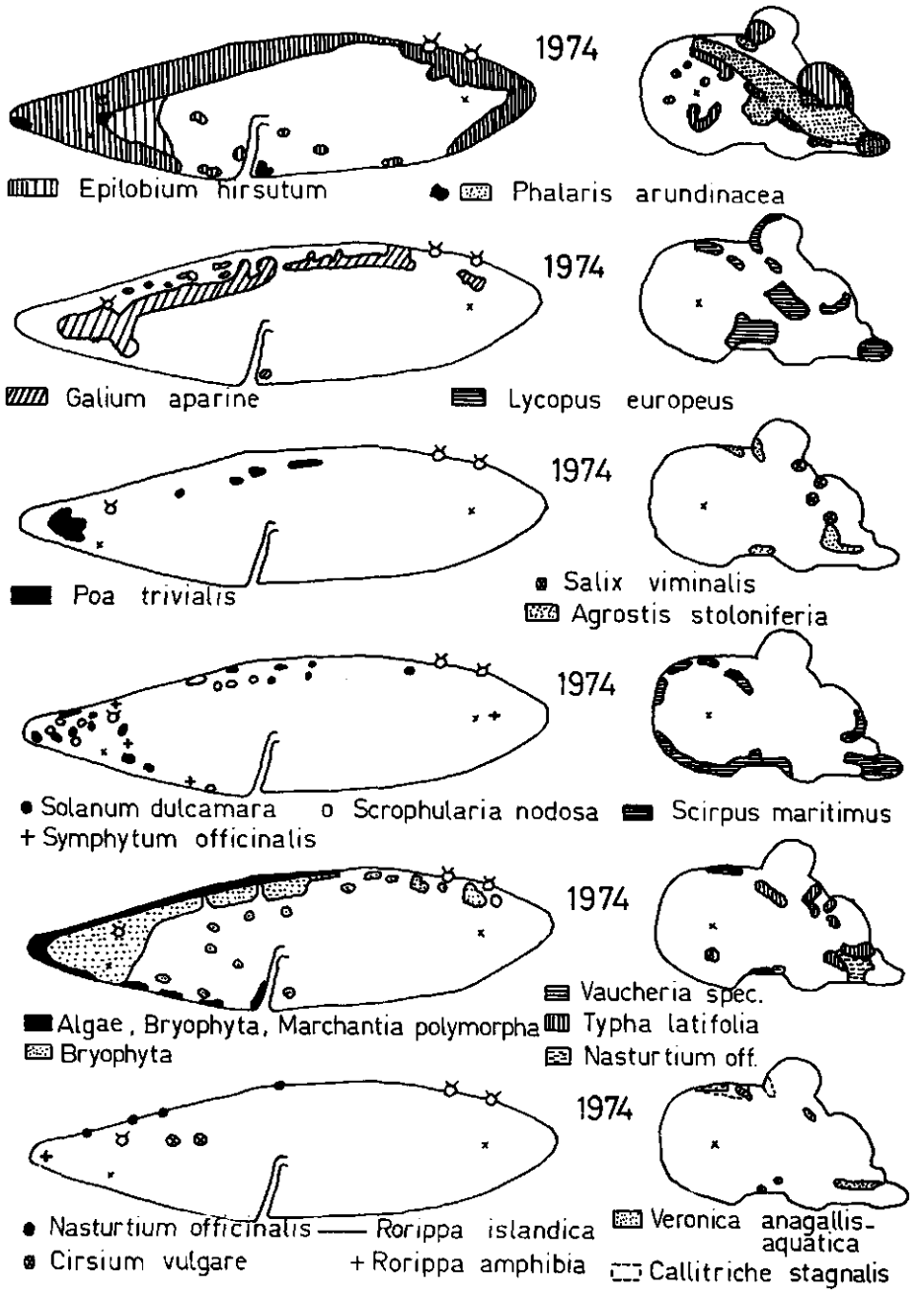


Fig. 20. De verbreiding van soorten op twee eilandjes in 1970 en 1974 (PQ's BK 1 en BK 2)

Ruimtelijke relaties en processen

De verschillen die in 1970 bestonden in het milieu en in de vegetatie van het zoetwatergetijdengebied waren het resultaat van langdurige wisselwerkingen. De getijdenbeweging in het oppervlaktewater was daarin de belangrijkste stuwende kracht. Ook de mens speelde een belangrijke rol. Sommige verschillen kwamen echter uit de vegetatie zelf voort, als gevolg van de eigenschappen van de planten.
Na de afsluiting kwam er veel verandering in de relaties tussen milieu, vegetatie en menselijke invloeden. Hierbij werden afzonderlijke relaties beter zichtbaar, zowel nieuwe als oude, zoals hierna wordt uiteengezet.

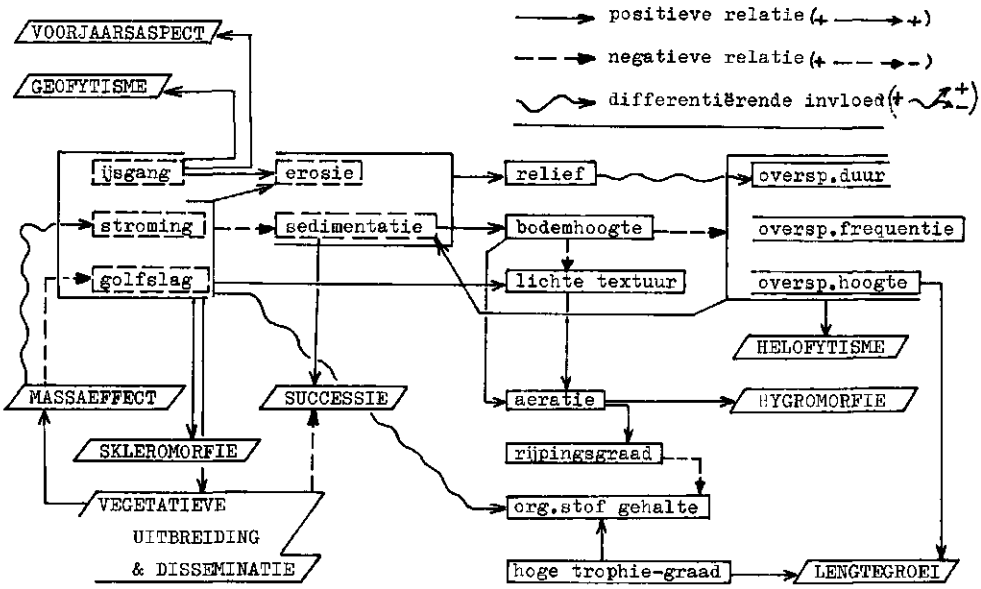


Fig. 21. Schema van causale relaties tussen milieufactoren en vegetatie

Patronen

De voornaamste processen die het zoetwatergetijdengebied vorm gaven, hingen samen met het oppervlaktewater, zoals stroming, overspoeling, golfslag, sedimentatie en erosie (fig. 21). De sterkte van deze processen varieerde van plaats tot plaats echter door andere factoren. Met name bodemhoogte, expositie en afwatering waren van belang. Verschillen in dergelijke factoren werden via het oppervlaktewater relevant voor de begroeiing. Doordat elke plantesoort zijn eigen tolerantiegrenzen heeft ten aanzien van de sterkte van ongunstige factoren, volgde uit het milieupatroon via het oppervlaktewater een vegetatiepatroon.

Na de afsluiting golden de directe invloeden van het oppervlaktewater (fig. 22) vooral de vegetaties in de oeverzones langs gorzen (fig. 23) en in de greppels en sloten in grienden. Op hogere bodems (meer dan ca. +0.70 N.A.P.) had de incidenteel optredende overspoeling niet veel differentiërende invloed meer. Daar waren de diepte van het grondwater en het optreden van fluctuaties in de grondwaterstand de intermediaire factoren tussen ruimtelijke verschillen in het milieu en in de vegetatie. Belangrijke milieuvariabelen waren de bodemhoogte, de textuur van de bodem en de afstand naar open water.

De relatie tussen patronen in het milieu en die in de vegetatie is door ZONNEVELD (1960) in oecologische schema's vastgelegd (fig. 11). Door de milieuvariabelen binnen dit schema aan te passen aan de nieuwe situatie kan de ontwikkeling van het milieu op verschillende plaatsen in de patronen worden aangeduid (fig. 9 en 10). Op grond van het verloop van de successie en aan de hand van karteringsgegevens werd ook het vegetatieaspect van Zonneveld's schema ingevuld voor de nieuwe situatie (fig. 18). Voor vergelijking van de nieuwe situaties met de oude waren deze exercities illustratief.

1971 _ 1974:

Intensities of variable environmental conditions with regard to riparian vegetations

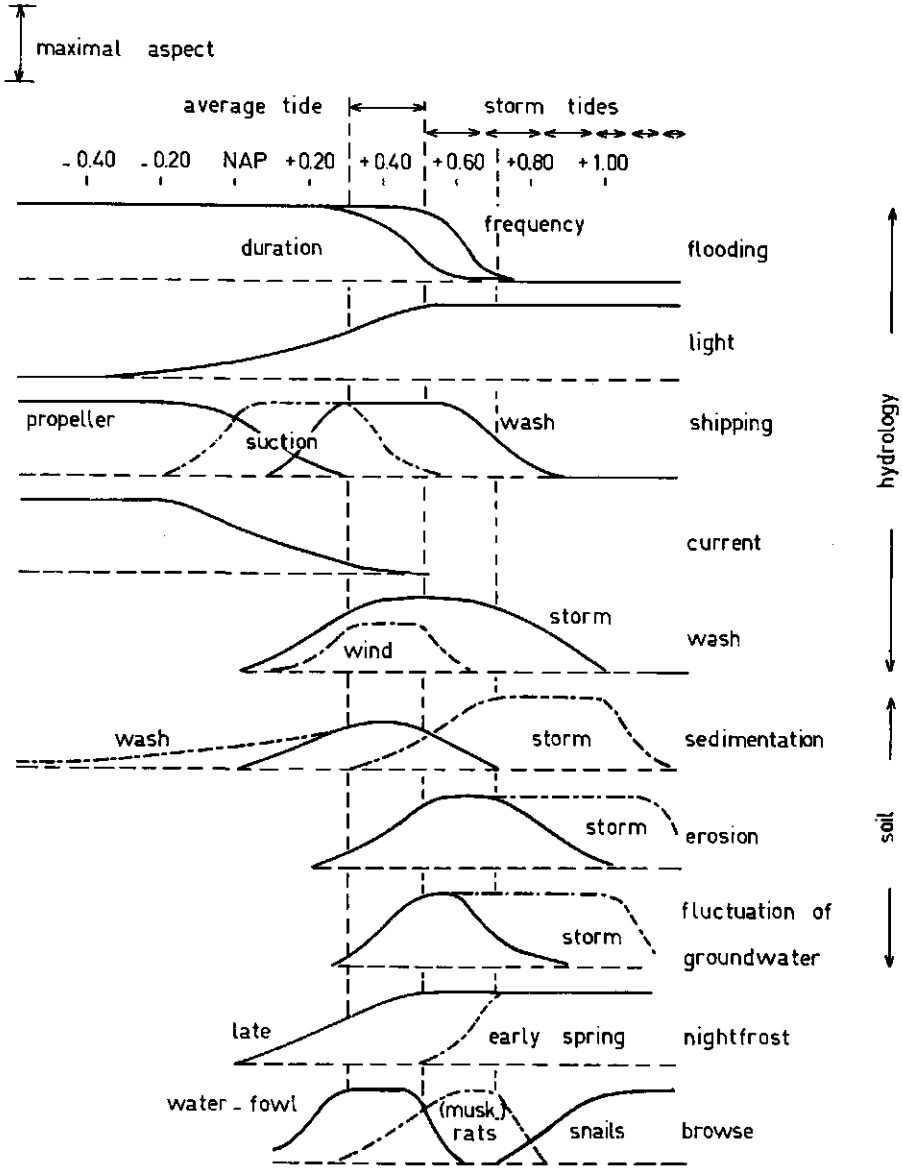


Fig. 22. Variatie in hydrologische en andere factoren in het oevermilieu in relatie tot de waterdiepte

1971 _ 1974

Average tolerance range of some riparian species related to moderate hydrological factors and restrictions on occurrence due to extreme conditions

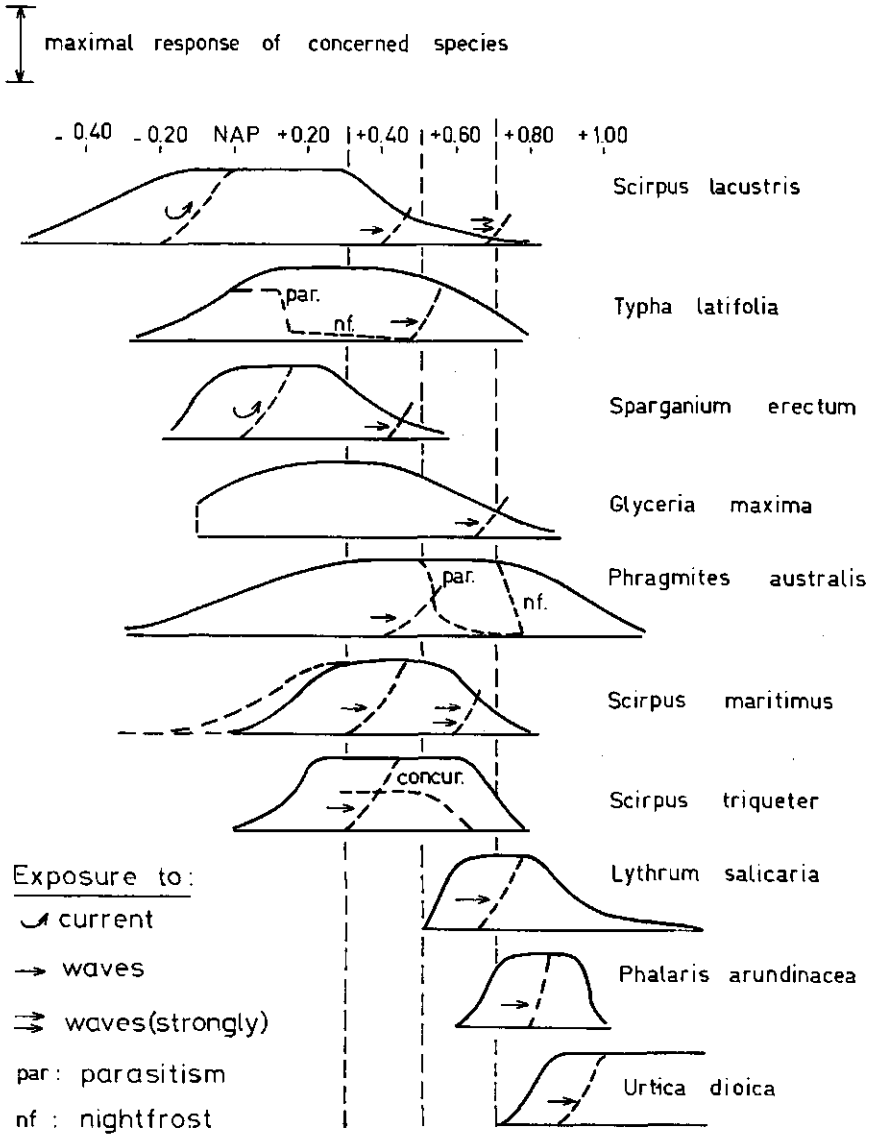
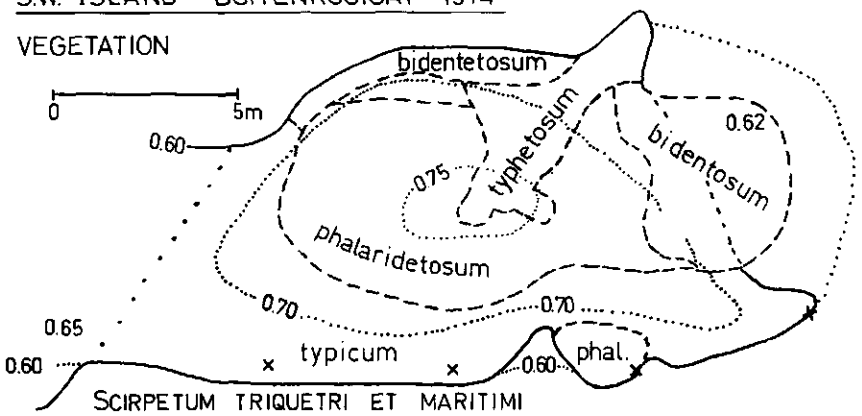
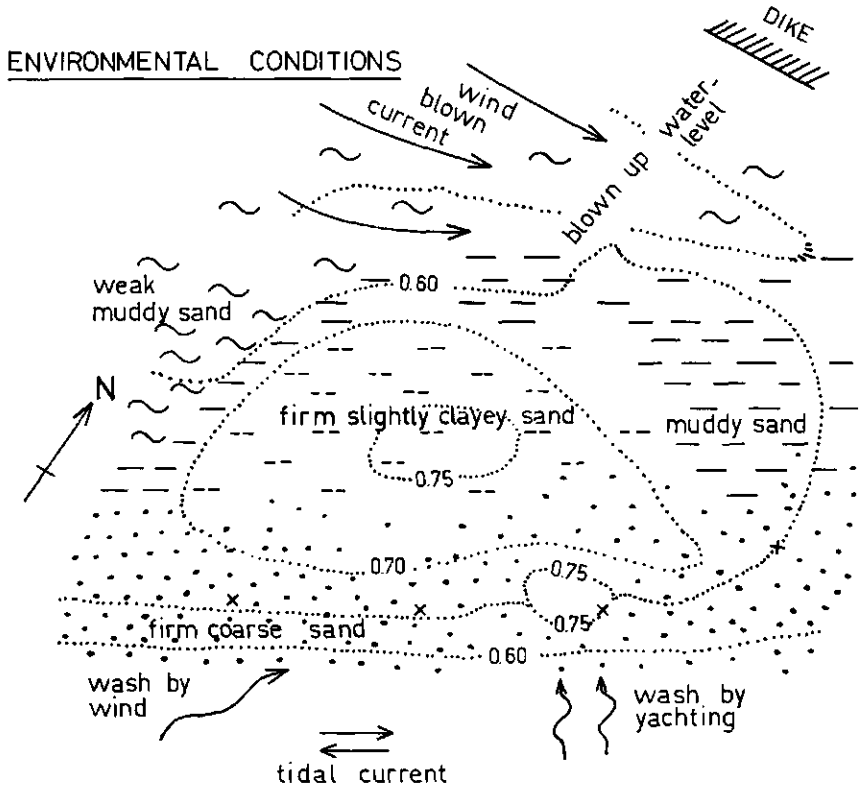


Fig. 23. Gevoeligheid van soorten voor hydrologische en andere invloeden in het oevermilieu


S.W. ISLAND BUITENKOOIGAT 1974
VEGETATION
0
5m
bidentetosum
typhetosum
bidentosum
0.62
0.60
0.75
phalaridetosum
0.70
0.70
0.65
0.60
typicum
0.60
phal.
SCIRPETUM TRIQUETRI ET MARITIMI


DIKE
ENVIRONMENTAL CONDITIONS
wind blown current
water-level blown up
weak muddy sand
0.60
N
firm slightly clayey sand
muddy sand
0.75
0.70
0.75
firm coarse sand
0.75
0.60
wash by wind
wash by yachting
tidal current

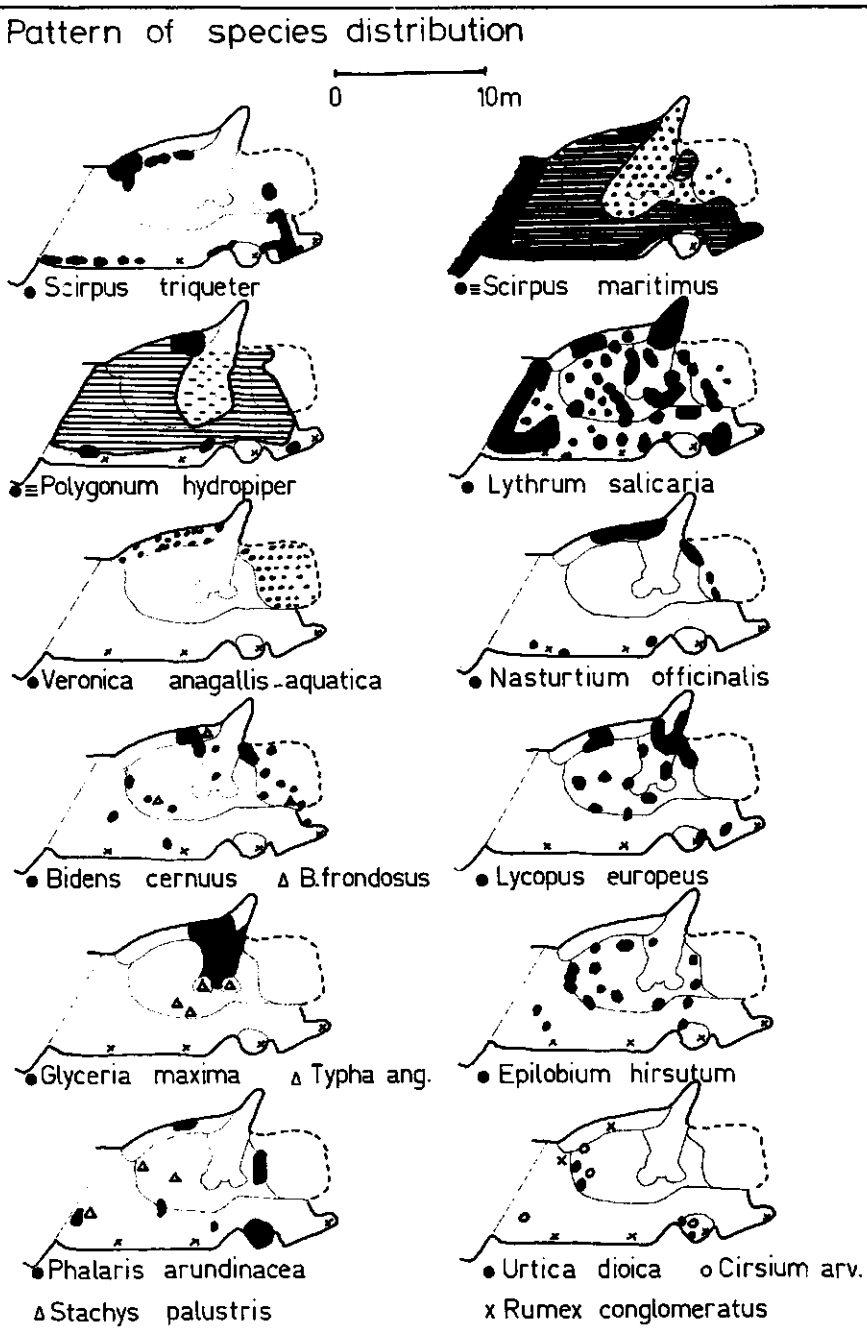


Fig. 24. Vegetatiepatroon en milieu van een eilandje in 1974 (BK 3)

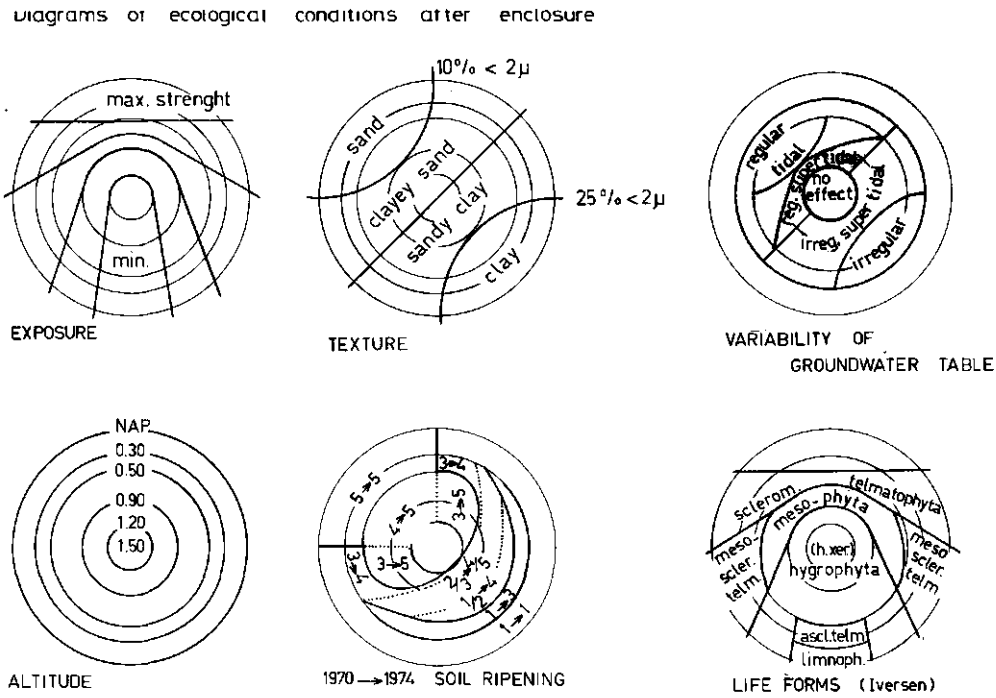


Fig. 25. Schema van oecologische factoren na de afsluiting

Om de nieuwe relaties tussen de verscheidenheid in de vegetatie en de milieufactoren in een ruimtelijk verband weer te geven is een ander schema ontwikkeld. Dit gebeurde alleen voor gorzen. De grondvorm van dit schema is ontleend aan kaarten van een klein rond eilandje met het hoogste punt in het midden (fig. 24). Aan één zijde is dit eilandje maximaal blootgesteld aan de invloeden van oppervlaktewater, en minimaal aan de andere zijde en op het hoogste punt (fig. 25). Verschillen in de textuur van de bodem zijn aangegeven als gedeeltelijk afhankelijk van de expositie en gedeeltelijk van de bodemhoogte. Vanuit de aanduiding van deze drie milieuvariabelen kan de variatie van enkele factoren binnen het schema worden afgeleid. Tegen de achtergrond van deze variatie in de milieufactoren is in fig. 26 het voorkomen aangegeven van de eerder onderscheiden vegetatietypen.

Synecological diagram (after enclosure)

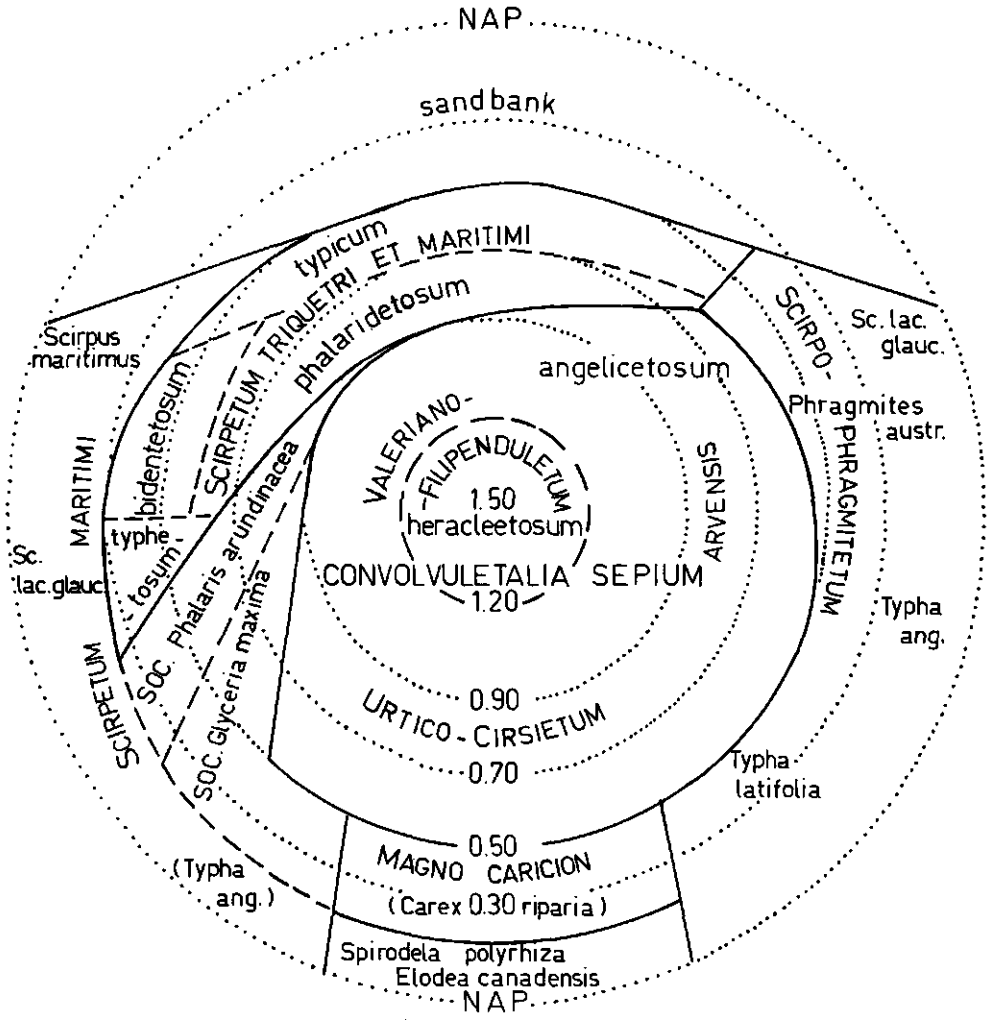


Fig. 26. Oecologisch schema van vegetaties op gorzen na de afsluiting

Structuren

De differentiërende invloeden van milieufactoren op de vegetatie hadden betrekking op de tolerantie van verschillende soorten. Deze tolerantie hangt af van tal van aan de planten intrinsieke kenmerken: de vormen van soorten, zoals lengte; de inwendige structuren, zoals steunweefsels of luchtweefsels, de wijze van voortplanten en uitbreiden; de overwinteringsvorm, ondergronds, bovengronds of als zaad.

Binnen de begroeiing bestonden onderlinge relaties tussen de planten. Negatieve invloeden gingen op andere planten uit van dominantie, prioriteit en concurrentie. Massa-effect was een positief verschijnsel. Lianengroei en epifytisme waren eenzijdige betrekkingen. Door periodiciteit werden negatieve invloeden van andere soorten vermeden. Soorten verdwenen niet steeds meteen als de milieucondities veranderden. Sommige soorten bleven zelfs dominerende invloed houden in omstandigheden waarin een andere vegetatie meer op zijn plaats zou zijn. Dit verschijnsel is het gevolg van primariteit (het eerste aanwezig zijn) en trad vooral op bij riet en wilgen. Vegetatief snel uitbreidende soorten hadden hierdoor ook betere kansen om bereikbare nog open plaatsen te bezetten.

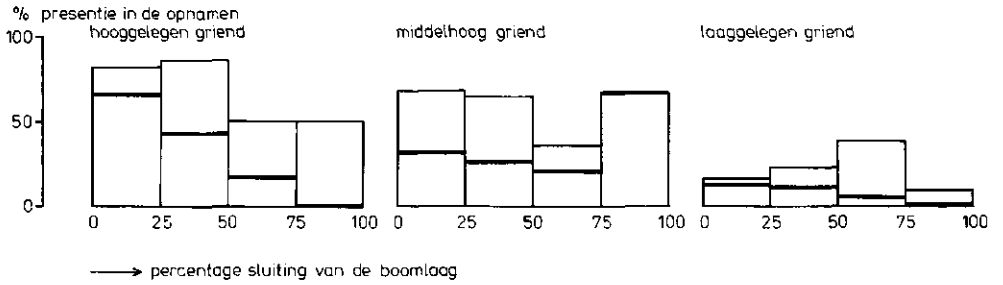


Fig. 27. De abundantie van Galium aparine in grienden in relatie tot de dichtheid van de boomlaag (naar DE BOOIS & SAEIJS, 1968)

Verticale structuren binnen de vegetatie bestonden vóór de afsluiting in gorzen maar in geringe mate op de oeverwallen. In de kommen gingen verticale verschillen voornamelijk samen met horizontale of met verschillen in de tijd, zoals bij periodiciteit. In grienden traden echte étages op: boomlaag, kruidlaag en wierlaag. De dichtheden van hogere étages beïnvloedden (behoudens extreme situaties) alleen de dichtheid van de lagere étages (fig. 27) en niet de soortensamenstelling. Door het periodiek hakken van grienden werd de ontwikkeling van het voorjaarsaspect sterk bevorderd. Lianengroei en epifytisme waren in grienden algemeen.

Na de afsluiting bleven de bestaande structuurkenmerken nog enige tijd van invloed. Sommige structuren veranderden nauwelijks. In de kommen van gorzen veranderde de samenstelling van de vegetatie sterk. De bestaande levensvormen waren door achterwege te blijven van overspoeling niet meer functioneel. Riet verdween in vergelijking met de andere dominanten soorten langzaam. In rietgorzen bleef de oude structuur daardoor nog even in stand. Het voorjaarsaspect nam door meerdere oorzaken ook daar echter snel af. In de eerste ontwikkelingen van de nieuwe vegetaties trad weinig samenhang tusen de soorten op. Met de ontwikkeling van de dominantie van grote brandnetel en harig wilgeroosje (gevestigd uit zaad en vegetatief uitgebreid) deden zich weer duidelijke structuurverschijnselen voor: bijna absolute dominantie en prioriteit. Op enkele plaatsen verzwakte deze dominantie naderhand weer.

Oeverwalvegetaties bleven behalve in soortensamenstelling ook qua structuur overeenkomen met de oude begroeiing.
De nieuwe vegetaties in de oeverzones komen in structuur overeen met de vroegere vegetaties in kommen en op lage platen. Door het "afdalen" van planten (klonen) naar deze zone heeft de oude begroeiing meer dan elders de soortensamenstelling beïnvloed. Vestiging uit zaad was echter ook hier voor vele soorten belangrijker. Ook daarin trad primariteit op van soorten waar-

van de diasporen bijtijds overvloedig beschikbaar waren. De grote variatie in invloeden van het oppervlaktewater veroorzaakte ook variatie in de structuurkenmerken van de vegetatie in oeverzones.

In grienden verliep de verandering in de structuurkenmerken geleidelijk. De wilgenetage bleef in stand en werd meer uniform. Epifytisme van hogere planten nam sterk af. In hooggelegen grienden leidde de uitbreiding van fluitekruid tot een voorzomeraspect. Fluitekruid en grote brandnetel samen zorgden zelfs voor een wintergroen aspect van een lage kruidlaag. In lagere grienden ontwikkelde in het eerste jaar na de afsluiting de lage kruidlaag zich zeer sterk. Later kwam door de uitbreiding van brandnetels een dominerende hoge kruidlaag tot stand en verdween de lage. De structuren in de begroeiing van greppels en sloten in grienden varieerden met de bodemhoogte en de beschaduwing.

Activiteiten van de fauna waren in uitéénlopende mate van invloed op structuren. Vóór de afsluiting was de belangrijkste invloed de begrazing en het grondelen van waterwild, wat uitbreiding van de begroeiing aan de buitenranden tegenging. Ook na de afsluiting trad dit op. De verbreiding en invloed van planteneters nam na de afsluiting sterk toe. Dit vormt voor een aantal soorten een bedreiging van hun bestaan. Epidemieën van parasieten drogen ook wezenlijk bij aan de achteruitgang van enkele soorten.

Menselijke invloeden op de structuur van de vegetatie bestonden al van oudsher in de culturen van bierzen, riet en wilgen. Na de afsluiting werd voorts plaatselijk op de vegetatiestructuren ingegrepen door beweiding van gorzen en grienden. Uit de recreatie komen ook een aantal ingrijpende invloeden voort die structuren van vegetaties veranderen.

SUMMARY

In November 1970 the Haringvliet-sluices were put into operation. These sluices are an integral part of the Deltaworks which aim at protecting the south-west of Holland against inundations. As a result of this closing of the Haringvliet the fresh-water tidal area of the Biesbosch was nearly completely cut off from tidal influences of the sea. The tidal movement in this delta of the rivers Rhine and Maas decreased from over six feet to only under one foot. In this thesis the consequences for the vegetation in the Biesbosch are described. An extensive survey was held from 1970 till 1975.

The Biesbosch originated from dike-bursts in 1421 A.D. The old soils were washed away by the sea and over the centuries new sediments were deposited by the rivers Rhine and Maas. In 1970 the Biesbosch, from the south-west to the north-east, consisted of large stretches of water, low-lying sandy flats, rush-marshes and creeks of varying width, reed-marshes and willow-coppices. In most willow-coppices the hydrology was controled by low dikes and drainage systems. The coppices in which sedimentation had progressed farthest had been reclaimed and put into use for agriculture. In the east and north of the Biesbosch the agricultural polder-land covers nearly the whole area.

The marshes, because of their structure, are highly characteristic for the geomorphology of fresh-water tidal areas. Along the creeks natural levees are found which are relatively high and sandy. Behind the natural levees are low-lying backswamps of clayey soils which had usually hardly ripened because of bad drainage.
Due to the closing of the Haringvliet the vegetative environment of the areas outside the dikes strongly changed. Flooding of the soil only seldom occurred, in stead of twice a day formerly. The ground-water level sank from just below the surface to the height of the new water-levels. Therefore a

quick ripening of the soil took place in the only young sediments.

For the original vegetation the differences in influence of tidal flooding twice a day were of great impact. The ecology of this vegetation is frequently characterized by a two-dimensional diagram in which on the one hand altitudes of soils and on the other drainage (of natural levees or backswamps) are indicated as variable factors. As regards altitudes of soils the Mean High Water (MHW) level formed a frame of reference for the possibilities of species and plant-communities to occur. For most species sharp limits were found concerning their tolerance for flooding.
In this investigation the data of several earlier investigations have been brought together. This resulted in the distinction of 17 groups of earlier described plant-communities: 10 groups of marsh-vegetation and 7 groups of willow-coppices vegetation. These groups are indicated by a combination of the letters of the most important species groups.

The changes in vegetation have yearly been investigated by making records of the vegetation on permanent sample plots. Frequent mapping out of larger and smaller parts of the area took place as well. The main outstanding features of changes were the following:

- Each year the wet-soil preferring species decreased in favour of herbage preferring relatively dry soil.
- In the changes of vegetation, stages occured that were connected with different stages of ripening of the soil.
- The strongest changes took place in the backswamps of marshes and in the relatively low-lying willow-coppices.
- The smallest changes were to be found on the high natural levees and willow-coppices of high level. Here the milieu had already been relatively dry in former times and the soil was nearly entirely ripened.

- In the new riparian zones, where the influences of flooding, flow, wash, and where the structure of the soil are strongly varying, the vegetation also varies to a rather large extent.

- On higher grounds the differentiation of vegetation decreased, but the number of species has in general become larger.

The new differentiation of vegetation has been described in a circular diagram. The differentiation between various environmental factors has also been indicated in this figure. The basic form of this diagram reflects a small island, the highest part of which is situated in the middle and round which different environmental influences are expressed in the variations of riparian vegetation.

As a result of observed separate elements in the developments of vegetation and the environmental factors, a number of causal relations can be established between environment and vegetation. Various factors in these new circumstances influence vegetation selectively and differentiatingly.
The variation in altitudes of soil is still of great importance; not so much because of differences in levels of flooding, but because of differences in ground-water levels.
In the mutual relations of plants whithin the world of vegetation the principle of primarity (being first) ranks as an important factor. Hence not all species have gained similar chances to establish themselves in appropriate new environments. Competition for space and light is subsequently the cause of continuing changes in the vegetation when in more or less stabilized environments.