
5. DE ANALYTISCHE FASE VAN HET VEGETATIEONDERZOEK

V. Westhoff, J.H.J. Schaminée & A.H.F. Stortelder

5.1 Inleiding

Bij de analyse van de vegetatie stuit men op het probleem dat de complexiteit van het object zodanig is dat het onmogelijk is deze in al haar facetten te overzien. Er moet dus noodgedwongen gewerkt worden met representatieve steekproeven. In Meltzer & Westhoff (1943) wordt dit probleem onder woorden gebracht aan het begin van het hoofdstuk 'het onderzoek der vegetatie' door het motto van Goethe: "*Wie fass ich dich, unendliche Natur?*" In de methode van de Frans-Zwitserse school bestaat de analyse uit het selecteren en onderzoeken van een daartoe in aanmerking komend gedeelte van een concrete plantengemeenschap (fytoenose). Dit deel heet het proefvlak; de beschrijving daarvan is de vegetatieopname. De Franse term daarvoor, *relevé*, wordt ook in het Engels gebruikt. Wanneer de fytoenose klein van omvang is, wordt deze eventueel in zijn geheel onderzocht.

In dit hoofdstuk wordt allereerst ingegaan op de keuze van het proefvlak (§ 5.2), waarbij begrippen als homogeniteit en minimumareaal aan de orde komen. Vervolgens wordt het feitelijke onderzoek, de opname, behandeld (§ 5.3). Na bespreking van een aantal relevante kenmerken van de vegetatie (biomassa, gelaagdheid, horizontale structuur, fenologie en epharmonie) wordt de procedure van de opname in stappen samengevat.

5.2 Keuze van het proefvlak

Het is van wezenlijk belang aan de keuze van het proefvlak veel aandacht te besteden, aangezien hiermee de basis wordt gelegd voor alle latere fasen van het onderzoek. De afbakening van het proefvlak is mede bepalend

voor de opname en is daarmee van invloed op de kwaliteit van het basismateriaal en het uiteindelijke classificatiesysteem. Het proefvlak moet aan drie eisen voldoen: (a) het moet voldoende homogeen zijn, (b) de oppervlakte moet zo groot zijn dat de te onderzoeken fytoenose in essentie wordt weergegeven, dat wil zeggen dat alle of bijna alle soorten van die fytoenose in de opname voorkomen, en (c) het proefvlak moet anderzijds niet te groot zijn, omdat boven een bepaalde oppervlakte de toenemende onnauwkeurigheid en tijdsinvestering niet meer opwegen tegen de afnemende winst aan informatie (Werger 1973). Bovendien loopt men bij een relatief groot proefvlak het gevaar dat het te heterogeen wordt. De punten b en c zijn tegenstrijdig. Wanneer aan beide eisen zoveel mogelijk wordt voldaan, leidt dit tot een proefvlak dat qua oppervlakte weinig groter is dan het minimumareaal. Een moeilijkheid hierbij is dat de optimale grootte van het proefvlak voor de lagere etages (bijv. moslaag) meestal geringer is dan voor de hogere (zie § 5.2.2). Vooral wanneer de opname wordt gemaakt voor classificatie, dus voor syntaxonomische doeleinden, worden stringente eisen gesteld. Wanneer men met het maken van vegetatieopnamen andere doelen beoogt, ontkomt men er soms niet aan dat opnamen minder homogeen zijn of kleiner dan het minimumareaal. Dit kan bijvoorbeeld het geval zijn, wanneer men de ecologie en sociologische positie van een soort beschrijft. Een ander voorbeeld is het onderzoek aan permanente kwadraten, waarbij weliswaar meestal wordt uitgegaan van een homogene beginsituatie, maar waar de vegetatieontwikkeling in de loop van de tijd kan resulteren in heterogeniteit binnen dit proefvlak.

5.2.1 Homogeniteit

Onder een homogene vegetatie verstaat men theoretisch een begroeiing waarin elk onderdeel, hoe klein ook gekozen, gelijk is aan elk ander onderdeel. In absolute zin

bestaat homogene vegetatie echter niet. Bij de bepaling van homogeniteit zijn achtereenvolgens de verticale structuur (etagebouw, gelaagdheid) en de horizontale structuur (patroon) aan de orde.

In terrestrische plantengemeenschappen is de keuze van het proefvlak met betrekking tot de gelaagdheid relatief eenvoudig: men onderzoekt de synusiae van één proefvlak als een geheel. Homogeniteit houdt hierbij in dat het aantal etages en hun verschillende hoogten binnen één proefvlak in elk deel ervan ongeveer gelijk moeten zijn. Verwerpelijk bijvoorbeeld is een opname die ten dele uit bos en ten dele uit struweel of grasland bestaat. Bij de analyse van aquatische vegetatie, waarin de synusiae relatief onafhankelijk van elkaar zijn, is de keuze van een homogeen proefvlak echter minder eenvoudig (o.a. Schaminée et al. 1990).



Foto 5.1. In het *Koelerion albescentis* vertonen veel eenjarige kruiden, waaronder *Phleum arenarium* (Zanddoddegras), *Erophila verna* (Vroegeling) en *Saxifraga tridactylites* (Kandelaartje), een 'normale dispersie', terwijl de meeste mossorten geclusterd verdeeld zijn ('overdispersie').

De horizontale structuur wordt bepaald door de wijze waarop planten in de fytoceenose verdeeld zijn, de dispersie. Deze kan zowel worden bepaald door soortspecifieke eigenschappen als door inwerking van abiotische en biotische omgevingsfactoren. Werger & Westhoff (1985) behandelen drie mogelijkheden: onderdispersie, normale dispersie en overdispersie (vgl. Dahl 1956). Onderdispersie is de regelmatige of systematische verdeling van individuen van een taxon, waarbij de onderlinge afstand der individuen min of meer gelijk is. Dit komt in zuivere vorm in de natuurlijke systemen eigenlijk niet voor, wel in de landbouw en bosbouw (monocultures). Normale dispersie is de verdeling volgens toeval. Wanneer men lukraak gekozen deelvakjes van gelijke grootte in een fytoceenose op aantallen individuen van een bepaalde soort onderzoekt, blijkt de frequentie volgens een Poisson-verdeling te verlopen. In de natuur komt deze vorm van dispersie veel voor, bijvoorbeeld bij therofyten in een open pioniervegetatie in een homogeen milieu, zoals *Erophila verna* (Vroegeling) en *Saxifraga tridactylites* (Kandelaartje) in het *Koelerion albescentis*. Overdispersie houdt een geclusterde verdeling in: individuen van een soort staan in groepjes bijeen. Dit komt onder natuurlijke omstandigheden eveneens veel voor. Oorzaken van overdispersie kunnen zijn: vegetatieve uitbreiding via wortelstokken of uitlopers (klonen), het op dezelfde plek terechtkomen van zaden (bijv. doordat een meerzadige vrucht in haar geheel op een plek terecht komt, door het geringe verspreidingsvermogen van soorten, als gevolg van lokale afzetting van zaden langs water of de aanleg van zaadvoorraden door dieren). Overdispersie leidt tot discontinuïteit in de vegetatie en daardoor tot het optreden van grenzen, dus tot horizontale structuur (zie ook Westhoff 1974). Vegetatiegrenzen zijn op allerlei schaalniveaus te onderkennen. Het is van belang bij de keuze van een proefvlak met de verschillende typen van grenzen rekening te houden en de gevolgde werkwijze expliciet onder woorden te brengen.

Een duidelijk type grens in de vegetatie is de aggregatiegrens. Deze ontstaat bijvoorbeeld doordat een bepaalde soort zich vegetatief of generatief plaatselijk zodanig heeft uitgebreid dat ze een eigen groep of aggregaat is gaan vormen, waarbinnen die soort domineert. Een voorbeeld hiervan is een groep van *Salix repens* (Kruipwilg) in een duingrasland van het *Koelerion albescentis*. De aggregatiegrenzen vallen samen met de grenzen van de fytoceenose als binnen dit aggregaat soorten voorkomen die daarbuiten niet of althans in veel mindere mate worden aangetroffen. Dit kunnen al dan niet soorten zijn die met de dominant een afhankelijkheidsrelatie vertonen. Zo zullen *Monotropa hypopitys* (Stofzaad) en *Pyrola rotundifolia* (Rond wintergroen) zich beperken tot zo'n

begroeiing van *Salix repens*, hetgeen samenhangt met de grotere ophoping van strooisel en humus in dat *Salix*-veldje en de vorming van mycorrhiza. De afhankelijkheid kan ook van andere aard zijn. Zo profiteren *Linum catharticum* (Geelhartje) en *Prunella vulgaris* (Brunel) van het iets vochtiger microklimaat in een dergelijke begroeiing van *Salix repens*. Verder vormt Kruiwilg voor veel kruiden een bescherming tegen vraat door konijnen (zie Weeda 1992). In al zulke gevallen moet de *Salix*-vegetatie als een eigen fytoceenose worden beschouwd en afzonderlijk worden opgenomen.

Gedurende de afgelopen halve eeuw heeft een ontwikkeling plaatsgevonden, waarbij steeds kleinere aggregaten werden beschouwd als afzonderlijke, door dominantie gekenmerkte fytoceenosen. Dit leidde tot een zekere overeenkomst met de opvattingen van de Scandinavische school. Bij de Frans-Zwitserse school blijft echter de trouwgraad doorslaggevend en is bedekking een aanvullend kenmerk.

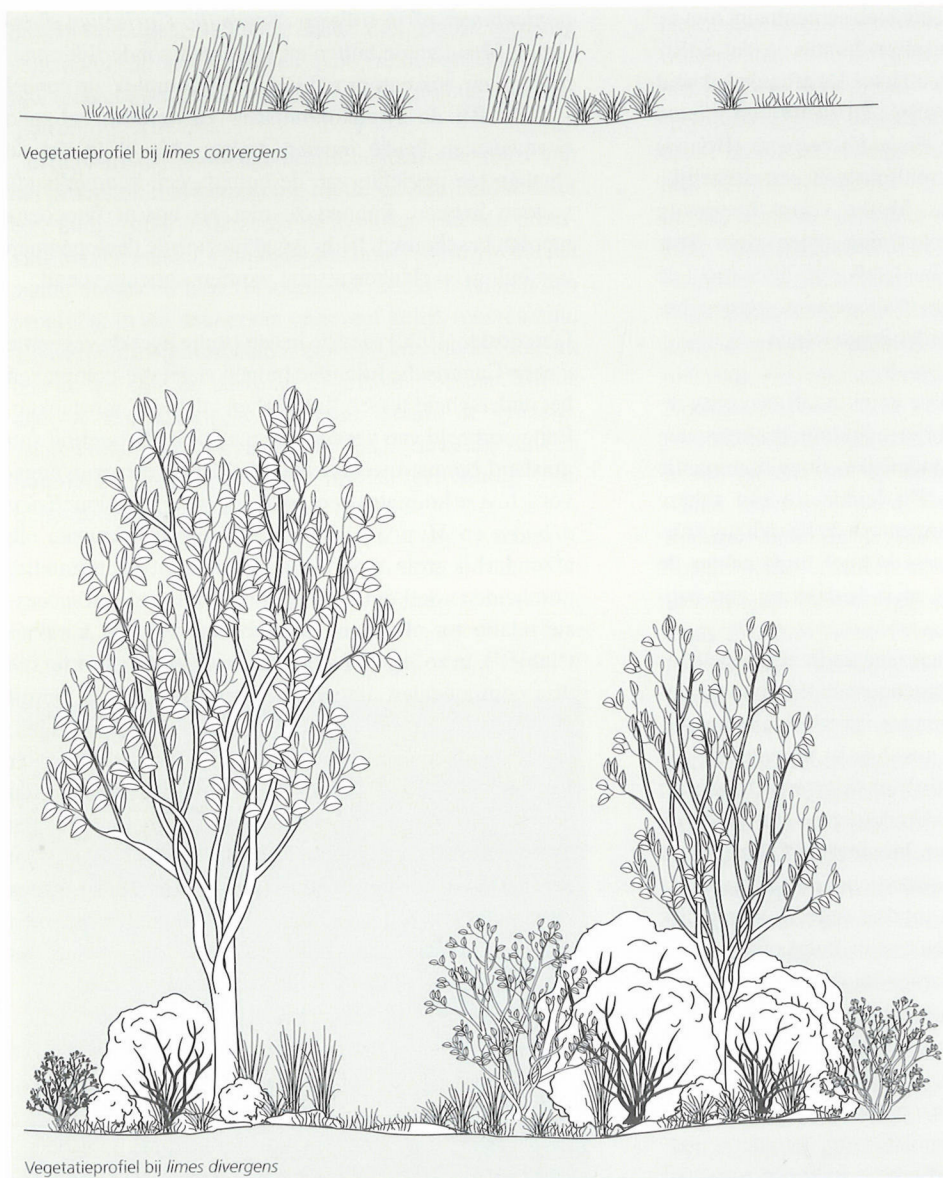
In twijfelgevallen worden aggregaten in een vegetatie-complex als afzonderlijke fytoceenosen beschouwd, indien de betrokken dominanten tot verschillende levensvormen behoren, zoals het geval is in mozaïeken van *Salicornia* (Zeekraal; therofyt) en *Spartina* (Slijkgras; geofyt), of wanneer de betrokken soorten een duidelijk verschillend milieu indiceren, bijvoorbeeld *Phragmites australis* (Riet) in ondiep water en *Scirpus lacustris* (Mattenbies) in dieper water, tot drie meter. Een moeilijk geval vormen de kleine slenken in begroeiingen van pollenvormende zeggen (*Caricetum elatae*, *Caricetum*

paniculatae) of in trilveen (*Scorpidio-Caricetum dian-drae*). Men kan de bulten en slenken afzonderlijk opnemen, maar ook een proefvlak in het complex als geheel kiezen. Bij de syntaxonomische verwerking zal men evenwel een keuze moeten maken. Als blijkt dat de slenken ten opzichte van de bulten geen kenmerkende soorten hebben, kunnen ze niet als aparte fytoceena worden beschouwd. In dit geval moeten de deelnamen van bulten en slenken alsnog worden samengevoegd.

Oberdorfer (1970) maakte in een studie over de vegetatie van de Canarische Eilanden binnen vegetatie-complexen het onderscheid tussen 'labiele' en 'stabiele' mozaïeken. Een voorbeeld van het eerste geval is de afwisseling van grasland, bremstruweel en boomheidebos (een overgangsvorm tussen hoog struweel en bos, gekenmerkt door *Erica arborea* en *Myrica faya*). Deze drie typen kunnen elk afzonderlijk grote oppervlakten beslaan en ook ruimtelijk gescheiden voorkomen, maar ze hebben wel een successie-relatie tot elkaar en hebben een tijdelijk karakter ('labiel'). In zo'n geval moet men volgens Oberdorfer die drie componenten afzonderlijk opnemen en de hieruit afgeleide typen als verschillende syntaxa behandelen. Daartegenover staat het tweede geval, dat Oberdorfer 'stabiel' noemt, het succulenten-dwergstruweel. Omdat de watervoorziening hier een beperkende factor is, slagen de dwergstruiken en de hogere succulenten er niet in tot een gesloten vegetatiedek te komen. Tussen de bosjes blijven altijd 'open' plekken die met annuellen begroeid zijn. De bosjes en de open plekken vormen dus een complex dat uitsluitend in die samenhang bestaat.



Foto 5.2. Succulenten-dwergstruweel op Tenerife. Voorbeeld van een stabiel mozaïek. Na het afgraven van de grote hoogveencomplexen komen dergelijke mozaïeken in ons land niet meer voor.



Figuur 5.1. Voorbeeld van een vegetatieprofiel bij *limes convergens* (boven) en bij *limes divergens* (onder) (naar Westhoff et al. 1970).

Oberdorfer concludeert dat een dergelijk stabiel mozaïek van verschillende groei- en levensvormen in zijn totaliteit als één fytoceenose en dus ook één fytoceenon beschouwd moet worden. Werger (1973) komt tot een zelfde conclusie in zijn studie over de aride savannen langs de Oranjerivier in Zuid-Afrika. Ook het patroon van bulten en slenken in de centrale delen van ombrotrofe hoogvenen is, naar de huidige inzichten, te beschouwen als een stabiel mozaïek; in dit geval overweegt de opvatting dat de beide componenten tot verschillende syntaxa behoren.

Er bestaan fytoceenosen (en daaruit afgeleide fytoceena) die gradiëntzones kenmerken, dus niet een homogeen milieu, maar juist de geleidelijke overgang tussen twee contrasterende milieus vormen. Dit houdt in dat de kensoorten van deze gemeenschappen aan standplaatsgradiënten zijn gebonden. Dergelijke gradiëntsituaties worden veelal gekenmerkt door een grote soortenrijkdom. Typische gradiëntsoorten zijn: *Aquilegia vulgaris* (Wilde akelei), *Botrychium lunaria* (Maanvaren), *Eriophorum gracile* (Slank wollegras), *Gentianella amarella* (Slanke gentiaan) en *Spiranthes spiralis* (Herfstschroeforchis).



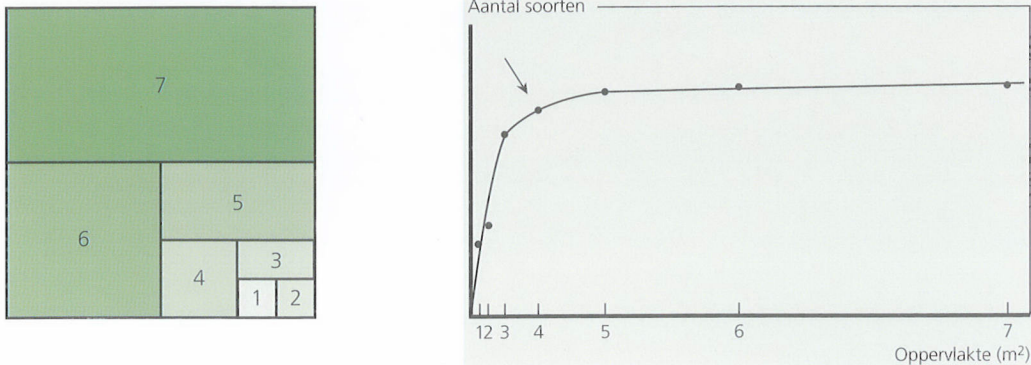
Foto 5.3. Voorbeeld van een scherpe aggregatiegrens tussen een begroeiing van *Salix repens* (Kruipwilg) en omringend duingrasland; vergelijk ook *Empetrum nigrum* (Kraaihei) op de voorgrond.

Soorten van gradiëntmilieus zijn moeilijk in te passen in het klassieke beeld dat iedere soort een homogene, kwantitatief formuleerbare standplaats inneemt, en waarop bijvoorbeeld de indeling in stenoëke en euryëke soorten is gebaseerd of de indeling in basifiele en acidofiele soorten. In de plantensociologie is men evenwel al enige tijd vertrouwd met het gradiëntbegrip. Sinds de kaart van Van Leeuwen in de 'Tweede Nota van de Ruimtelijke Ordening' (1967) werd gepubliceerd maakt het begrip gradiënt deel uit van het taalgebruik van natuurbeheerders. In de laatste decennia wordt in de syntaxonomie ook steeds meer aandacht besteed aan gradiëntgemeenschappen. Enkele voorbeelden hiervan zijn: *Prunetalia spinosae* (Tüxen 1952), *Trifolio-Geranietea sanguinei* (Müller 1961), *Galio-Alliarion* en *Aegopodion podagrariae* (Oberdorfer et al. 1967) en *Saginetea maritimae* (Tüxen & Westhoff 1963). Twee typen van gradiënten worden onderscheiden: *limes convergens* en *limes divergens* (Van Leeuwen 1965, 1970; Westhoff 1974; zie ook hfst. 14).

Onder *limes convergens* (fig. 5.1) verstaat men een

scherpe overgang die meestal ontstaat als gevolg van sterke en onregelmatige schommelingen van milieufactoren. De breedte van de grens heeft de neiging om geleidelijk af te nemen. Dergelijke grenzen worden aangetroffen in landschappen met een hoge graad van milieudynamiek, zoals uiterwaarden die nu en dan overstromd worden met voedselrijk water of uit cultuur genomen natte graslanden in beekdalen met sterk wisselende grondwaterstanden. De bij een *limes convergens* behorende vegetatie is gewoonlijk soortenarm; het vegetatiepatroon bestaat veelal uit gemeenschappen waarin een of enkele soorten domineren. De term betekent letterlijk dat het grensgebied in breedte afneemt, dus convergeert. Voorbeelden van een *limes convergens* zijn: lintvormige begroeiingen van *Elymus repens* (Kweek) op de overgang van grasland naar akker, en de vegetatiegrens tussen *Spartina*- en *Salicornia*-begroeiingen op de lage kwelder.

Een *limes divergens* (fig. 5.1) kan worden omschreven als een gradiënt waar de milieufactoren op ieder punt verschillend zijn, maar wel stabiel in de tijd. Het betreft dus geleidelijke ruimtelijke overgangen. De vegetatie is



Figuur 5.2. De bepaling van het minimumareaal geschiedt door telkens de grootte van het proefvlak te verdubbelen; de grootte van het minimumareaal wordt afgeleid uit de minimumareaal-kromme, waarin de oppervlakte tegen het aantal soorten is uitgezet.

hier relatief soortenrijk en het vegetatiepatroon wordt gekenmerkt door zoneringen of mozaïekcomplexen en bestaat uit gemeenschappen waarin geen dominantie van soorten optreedt. De term *limes divergens* betekent letterlijk dat het grensgebied in breedte toeneemt, dus divergeert. Een voorbeeld is de overgang tussen heischrale begroeiingen op voedselarme zandgronden en voedselrijke hooilanden in beekdalen.

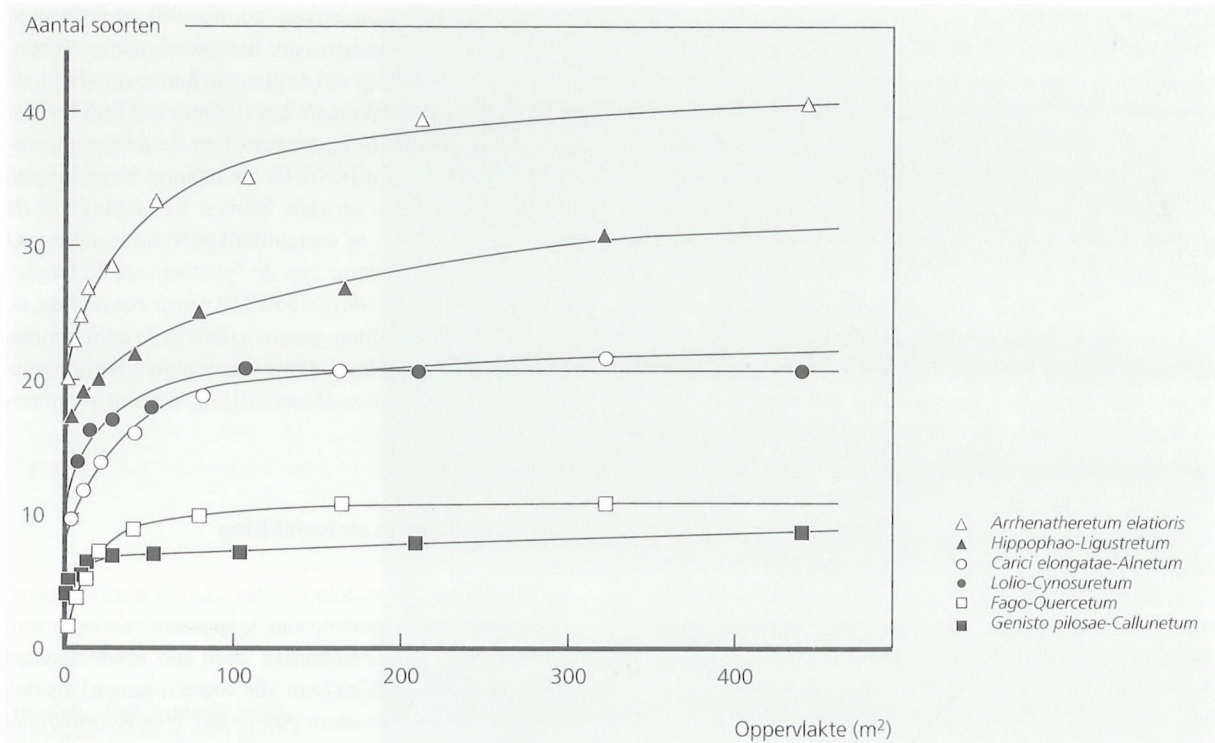
Van der Maarel (1966a, 1990) stelde voor de termen *limes divergens* en *limes convergens* synoniem te stellen met respectievelijk *ecocline* in de zin van Huxley en *ecotone* in de zin van Livingston en Clements (zie Weaver & Clements 1938; Curtis 1959). Het bezwaar hiervan is evenwel dat Amerikaanse auteurs de term *ecocline* gebruiken om overgangen tussen taxa aan te geven, terwijl de term *ecotone* door hen voor overgangen in vegetatie in het algemeen wordt gehanteerd, dus voor beide gradiënttypen.

5.2.2 Minimumareaal

Het minimumareaal kan aan de hand van verschillende gezichtspunten worden bepaald. Men onderscheidt een analytisch en een synthetisch minimumareaal. Het analytisch minimumareaal wordt gedefinieerd als de kleinste oppervlakte waarbinnen een groot en representatief deel van de soorten van een fytoceenose voorkomt. In de praktijk is die oppervlakte niet exact te bepalen. Onder het synthetisch minimumareaal verstaat men de kleinste oppervlakte waarbinnen nog een representatief deel van de karakteristieke soortencombinatie van een fytoceenon voorkomt. Dit wordt synthetisch genoemd omdat men de karakteristieke soortensamenstelling slechts kan bepalen als de presentiecijfers van dat fytoceenon bekend zijn. Er is dus een synthetische fase aan het onderzoek voorafge-

gaan. Als men de te onderzoeken vegetatie echter niet kent, is dit begrip niet van toepassing en wordt alleen het analytische minimumareaal vastgesteld.

Men bepaalt het analytisch minimumareaal door uit te gaan van een zeer klein proefvlak, bijvoorbeeld 10 cm × 10 cm, en hiervan de soorten te noteren. Vervolgens wordt het proefvlak verdubbeld en worden de 'nieuwe' soorten aan de lijst toegevoegd. Deze verdubbeling wordt herhaald totdat het aantal nieuwe soorten bij uitbreiding van het proefvlak nul of zeer klein is. Vervolgens wordt de oppervlakte grafisch uitgezet tegen het aantal soorten (fig. 5.2). Hierbij ontstaat een kromme, die in theorie op een zeker punt, het buigpunt, evenwijdig gaat lopen aan de as waarop de oppervlakte is uitgezet; dit buigpunt indiceert dan het analytisch minimumareaal. In werkelijkheid komen er bij vergroting van de oppervlakte gewoonlijk nog enkele soorten bij en blijft de kromme langzaam oplopen. De bepaling van het buigpunt is dan min of meer arbitrair. Vroeger nam men aan dat, wanneer de kromme weer omhoog buigt, de grens van de homogene fytoceenose wordt bereikt (men komt dan in een andere fytoceenose terecht). Barkman heeft echter aangetoond dat de minimumareaal-kromme meestal getrapt is, en dat er van een bepaalde plantengemeenschap een aantal relatieve minimumarealen bestaat (Barkman 1968, 1989b). Dit hangt samen met het verschijnsel overdispersie (§ 5.2.1). Een ander punt van kritiek van Barkman op de hierboven beschreven methode voor het bepalen van het analytisch minimumareaal is dat de grote proefvlakken de kleine vlakken insluiten, waardoor de resultaten statistisch afhankelijk zijn. Bovendien zou voor een statistisch verantwoorde analyse een veel groter aantal proefvlakken onderzocht moeten worden, naarmate de afmetingen geringer zijn een groter aantal. Door dus meer proefvlakken te analyseren en door deze telkens op een andere plaats (binnen één en dezelfde homogene begroeiing) te situeren



Figuur 5.3. Enkele voorbeelden van minimumareaal-krommen (naar Guinochet 1973).

worden beide bezwaren weggenomen. Moravec (1973) inventariseerde voor de bepaling van het minimumareaal een groot aantal proefvlakken van één bepaalde grootte en vergeleek deze vervolgens onderling, waarbij de overeenkomst werd uitgedrukt in de gemiddelde similariteit (volgens Jaccard). Voor verschillende groepen van 'opnamen' (elke groep met één bepaalde proefvlakgrootte) vond hij een verschillende gemiddelde similariteit, waarbij de onderlinge verschillen afnemen met een toename van de oppervlakte. Op het punt waar vergroting van het proefvlak niet meer leidt tot vergroting van de similariteit wordt de representatieve grootte (het minimumareaal) bereikt. Hoewel deze methode tot zeer goede resultaten leidt, is ze door haar bewerkelijkheid van weinig praktische betekenis. Barkman (1989b) stelt - op grond van berekeningen en ervaring - dat voor de keuze van de proefvlakgrootte grosso modo kan worden uitgegaan van een oppervlakte in vierkante meters die overeenkomt met het kwadraat van de hoogte van de vegetatie in decimeters; deze richtlijn geldt echter niet voor struweel en bos. In het algemeen wordt uitgegaan van proefvlakgrootten van 0,1-0,3 m² voor begroeiingen van mossen en lichenen, van 1-4 m² voor beweidde graslanden, van 5-10 m² voor hooilanden, van 20-40 m² voor struwelen en van 100-200 m² voor bossen.

Voor de meeste plantengemeenschappen is de opper-

vlaakte van het analytisch minimumareaal min of meer even groot als dat van het synthetisch minimumareaal. Braun-Blanquet (1964) heeft er echter op gewezen dat bepaalde syntaxa, zoals het *Seslerio-Semperviretum* (subalpien hooiland op kalkrijke bodem), worden gekenmerkt door kentaxa die een ijle dispersie hebben. In zo'n geval zal het synthetisch minimumareaal groter moeten zijn dan men op grond van de bepaling van het analytisch minimumareaal zou verwachten. De omgekeerde situatie, waarbij het analytisch minimumareaal groter is dan het synthetisch minimumareaal, doet zich bijvoorbeeld voor bij muurbegroeiingen, waar het grote aantal toevallige, vaak ruderaal soorten aanleiding is voor een relatief groot analytisch minimumareaal, terwijl op een kleinere oppervlakte (synthetisch minimumareaal) de karakteristieke soortencombinatie voorkomt.

Het synthetisch minimumareaal loopt, al naar de aard van de onderzochte vegetatie, in grootte zeer uiteen (fig. 5.3). Wanneer men voldoende veldervaring heeft, is het in de praktijk doorgaans niet moeilijk de minimaal vereiste proefvlakgrootte te schatten. Men moet er echter rekening mee houden dat het minimumareaal voor de verschillende vegetatielagen uiteen kan lopen; voor de moslaag is het veelal kleiner dan voor de kruidlaag, terwijl de fungi ('mycoenose') juist een veel groter proefvlak vereisen

(zie Jansen 1981).

Ten aanzien van de moslaag zijn er twee oplossingen mogelijk om de soorten van deze laag in één opname te verenigen met de soorten van de kruid-, struik- en boomlaag. De eerste mogelijkheid is dat van een afzonderlijk klein proefvlak (binnen het gehele proefvlak) de mossorten en de bedekking genoteerd worden volgens de gecombineerde schatting; dit wordt dan overgenomen voor het proefvlak als geheel, waarna de mossorten die verder nog in het proefvlak voorkomen worden opgenomen en voorzien van het laagste bedekkingscijfer (vgl. Barkman 1953a; Diemont & Van de Ven 1953). Een tweede mogelijkheid is dat een aantal kleine proefvlakjes afzonderlijk wordt opgenomen en dat de gemiddelde waarden daarvan worden overgenomen voor het proefvlak als geheel. Geen van beide oplossingen is geheel bevredigend: in het eerste geval wordt er impliciet van uitgegaan dat het kleine proefvlak representatief is voor het geheel, in het tweede geval worden mogelijk niet alle mossorten in beschouwing genomen. In de praktijk worden de bedekkingswaarden van de mossen meestal beoordeeld aan de hand van het gehele proefvlak.

5.3 De opname

Na de keuze van het proefvlak volgt de eigenlijke opname: de beschrijving van het proefvlak, waarbij naast de aard van de standplaats en kenmerken van de vegetatiestructuur (o.a. gelaagdheid) alle ter plaatse groeiende soorten worden genoteerd en voorzien van enkele socio-

logisch relevante kenmerken, zo mogelijk uitgedrukt in cijfers. Deze kenmerken zijn: het aantal planten (abundantie), de bedekking van de planten, hun sociabiliteit, de laag waarin ze voorkomen, het stadium van hun levenskringloop (fenologische toestand) en de levensvatbaarheid (vitaliteit en fertiliteit). De abundantie, bedekking en de laag waarin ze groeien hebben betrekking op de biomassaverdeling; de sociabiliteit geeft informatie over de horizontale structuur van de fytocoenose, de fenologische toestand over de periodiciteit van de begroeiing, en de vitaliteit en fertiliteit geven inzicht in de epharmonie. Voorafgaand aan de bespreking van de eigenlijke opnameprocedure worden deze afzonderlijk op te nemen kenmerken kort toegelicht.

5.3.1 Abundantie en bedekking

De abundantie en bedekking der soorten weerspiegelen samen met de gelaagdheid van de vegetatie (zie verderop) de verdeling van de biomassa. Men kan zowel spreken van de totale biomassa (van alle soorten samen) als ook van de biomassa per soort, groeivorm, levensvorm of per etage. Men moet daarbij niet uit het oog verliezen dat de hoeveelheid biomassa afhankelijk is van het seizoen, voor verschillende soorten op uiteenlopende wijze. Gewoonlijk wordt in het plantensociologisch onderzoek alleen rekening gehouden met het bovengrondse deel der biomassa, hoewel een aanzienlijk deel van de totale biomassa zich ondergronds bevindt (soms wel tot 90%) en de vegetatie ook daar vaak duidelijk gedifferentieerd is.

Voor een nauwkeurige kwantitatieve analyse kan men de biomassa desgewenst wegen en het aandeel van elke



Foto 5.4. Dichte groepen van *Spartina* (Slijkgras) met daartussen *Salicornia* (Zeekraal). Van een dergelijke begroeiing op de grens van wad en kwelder worden door sommigen twee afzonderlijke opnamen gemaakt, anderen beschouwen deze vegetatie als een geheel en volstaan met één opname.



Foto 5.5. Een typische soort van gradiëntmilieus is *Eriophorum gracile* (Slang wollegras), een zeldzame plant van jonge verlandingsstadia in laagveenmoerassen.

soort daarin nauwkeurig bepalen. Dit is echter zeer tijdrovend. Een ander bezwaar is dat men dan de gehele vegetatie van het proefvlak moet vernietigen. Een benadering van de biomassa door het tellen van individuen is eveneens zeer tijdrovend en bovendien alleen mogelijk als de vegetatie geheel of grotendeels uit duidelijk van elkaar te onderscheiden planten bestaat, zoals het geval is bij een uit therofyten opgebouwde pioniergemeenschap of bij permanente maar open begroeiingen van halfwoestijnen. Zodra men te maken krijgt met zode- of pollenvormende soorten, zoals in graslanden, is het tellen van individuen praktisch onuitvoerbaar. Wel uitvoerbaar, en vroeger in ons land ook veel toegepast, is in dit geval de frequentiemethode volgens de Deense school; ook deze is echter tijdrovend (zie § 4.2.2).

De Scandinavische en de Frans-Zwitserse school hebben afgezien van pogingen om de biomassaverdeling zeer nauwkeurig te bepalen; zij baseren zich beide op schattingen. In de Scandinavische school werkt men met bedekkingswaarden van soorten, in de Frans-Zwitserse school bovendien met de abundantie. Het begrip abundantie heeft betrekking op de dichtheid van de populatie van een

soort, dus op het aantal individuen of spruiten in relatie tot de grootte van het proefvlak. Met het begrip bedekkingsgraad wordt bedoeld: de verticale projectie van alle bovengrondse plantedelen op het proefvlak, uitgedrukt in procenten van de totale oppervlakte (Braun-Blanquet 1928; zie ook Dierßen 1990). In feite schat men dus de reële bedekking. Een bezwaar tegen deze werkwijze is dat de reële bedekking van een soort in de tijd sterk kan variëren; in een loofbos kan de reële bedekking door de boomkronen gedurende het seizoen oplopen van 10 naar 100%. In dergelijke gevallen is het gebruikelijk de bedekking (bijv. vroeg in het voorjaar) te schatten door de omtrek van de planten, in dit geval de kronen, te projecteren (externe bedekking). Braun-Blanquet (l.c.) heeft voor het aangeven van de bedekkingsgraad een vijfdelige schaal voorgesteld, in feite een aanpassing van de eveneens vijfdelige schaal van Hult-Sernander-Du Rietz (Hult 1881; Sernander 1900; Du Rietz 1921; zie fig. 5.4).

Omdat zowel het aantal planten als de bedekking waarmee een soort in een fytoceenose voorkomt belangrijke parameters zijn, heeft Braun-Blanquet (1928, 1951, 1964) een schaal ontworpen die de 'gecombineerde schatting' wordt genoemd (zie ook Westhoff & Van der Maarel

		Aantal individuen	Bedekking
1	bedekking minder dan 1/16 (van de grondoppervlakte)		
2	bedekking 1/16-1/8 (6,25-12,5%)		
3	bedekking 1/8-1/4 (12,5-25%)		
4	bedekking 1/4-1/2 (25-50%)		
5	bedekking 1/2-1 (50-100%)		
r		zeer weinig	<5% rr = R <5%
+		weinig	<5%
1		talrijk	<5%
2		zeer talrijk	<5%
		of willekeurig	5-25%
3		willekeurig	25-50%
4		willekeurig	50-75%
5		willekeurig	75-100%
Code 2 kan worden onderverdeeld in:			
2m		zeer talrijk	<5%
2a		willekeurig	5-12,5%
2b		willekeurig	12,5-25%

Figuur 5.4. De logaritmische schaal van Hult-Sernander-Du Rietz (links) en de gecombineerde schatting volgens Braun-Blanquet (rechts).

Barkman, Doing en Segal			Londo		
	Aantal individuen	Bedekking		Aantal individuen	Bedekking
r	sporadisch in de gehele associatie		r1	sporadisch	<1%
Volgende coderingen gelden voor minimum areaal			r2	sporadisch	1-3%
+r	sporadisch	<1%	r4	sporadisch	3-5%
+p	weinig talrijk	1%	p1	weinig talrijk	<1%
+a	weinig talrijk	1-2%	p2	weinig talrijk	1-3%
+b	weinig talrijk	2-5%	p4	weinig talrijk	3-5%
1p	talrijk	<1%	a1	talrijk	<1%
1a	talrijk	1-2%	a2	talrijk	1-3%
1b	talrijk	2-5%	a4	talrijk	3-5%
2m	zeer talrijk	<5%	m1	zeer talrijk	<1%
2a	willekeurig	5-12,5%	m2	zeer talrijk	1-3%
2b	willekeurig	12,5-25%	m4	zeer talrijk	3-5%
3a	willekeurig	25-37,5%	1	willekeurig	5-15%
3b	willekeurig	37,5-50%	1-	willekeurig	5-10%
4a	willekeurig	50-62,5%	1+	willekeurig	10-15%
4b	willekeurig	62,5-75%	2	willekeurig	15-25%
5a	willekeurig	75-87,5%	3	willekeurig	25-35%
5b	willekeurig	87,5-100%	4	willekeurig	35-45%
			5	willekeurig	45-55%
			5-	willekeurig	45-50%
			5+	willekeurig	50-55%
			6	willekeurig	55-65%
			7	willekeurig	65-75%
			8	willekeurig	75-85%
			9	willekeurig	85-95%

Doing			Braun-Blanquet		Van der Maarel	
	Aantal individuen	Bedekking				
r	sporadisch	<5%	r		1	
p	weinig talrijk	<5%	+		2	
a	tamelijk talrijk	<5%	1		3	
m	talrijk	<5%	2m		4	
01	willekeurig	5-15%	2a		5	
02	willekeurig	15-25%	2b		6	
03	willekeurig	25-35%	3		7	
04	willekeurig	35-45%	4		8	
05	willekeurig	45-55%	5		9	
06	willekeurig	55-65%				
07	willekeurig	65-75%				
08	willekeurig	75-85%				
09	willekeurig	85-95%				
10	willekeurig	95-100%				

Figuur 5.5. Enkele alternatieve schalen die in ons land worden gebruikt: de schaal van Barkman, Doing en Segal (Barkman et al. 1964), de decimale schaal van Londo (Londo 1975), de Doing-schaal (Doing Kraft 1954) en de getransformeerde schaal van Braun-Blanquet (Van der Maarel 1979b).

1973; Dierßen 1990; Dierschke 1994). Deze is van oorsprong zesdelig (fig. 5.4). Het gebruik van de gecombineerde schatting heeft het methodische voordeel dat de importantie der soorten in de vegetatie er goed mee kan worden weergegeven. Aantal en bedekking zijn in dit verband complementaire grootheden. Enerzijds kunnen soorten een belangrijke rol in de vegetatie spelen doordat ze talrijk zijn en zelfs massaal voorkomen zonder een noemenswaardige bedekkingsgraad te bereiken, anderzijds kan een soort weliswaar met slechts één exemplaar voorkomen maar toch een groot deel van het proefvlak bedekken. Voorbeelden van het eerste geval zijn *Eleocharis palustris* (Gewone waterbies) en *Equisetum fluviatile* (Holpijp); in het tweede geval denke men aan bomen als *Fagus sylvatica* (Beuk) en *Quercus robur* (Zomereik).

De variabele die men met de gecombineerde schatting bepaalt, wordt in het Duits met een term van Schwickerath (1940) *Artmächtigkeit* genoemd. Dit woord is moeilijk door een Nederlands woord te vervangen; het kan omschreven worden als de kwantiteit waarmee een soort optreedt.

Op tal van manieren is de oorspronkelijke schaal van de gecombineerde schatting verder gedetailleerd. Een veel gebruikte schaal werd ontworpen door Barkman, Doing & Segal (1964). Deze omvat een onderverdeling van code 2, die door velen wordt nagevolgd: 2m = abundantie zeer hoog, bedekking < 5%, 2a = abundantie niet relevant, bedekking 5 - 12,5%, en 2b = abundantie niet relevant, bedekking 12,5 - 25%. Een tweede verandering betreft de toevoeging van een extra code ('r') voor de aanduiding van het voorkomen van een soort met één of hooguit

enkele exemplaren; meestal betreft dit systeemvreemde soorten. Buiten Nederland heeft deze verfijnde schaal weinig ingang gevonden. De gewijzigde code kan echter gemakkelijk tot de oorspronkelijke code worden herleid, zodat het totale opnamemateriaal onderling vergelijkbaar blijft. Verder is wel voorgesteld de codes + tot en met 2 m te preciseren door daarvoor aantallen individuen te noemen. Dit leidt echter slechts tot schijnnaauwkeurigheid en wordt afgeraden. Ten eerste hangen de aantallen af van de grootte van het proefvlak; ten tweede kan in veel gevallen het aantal individuen niet goed bepaald worden, met name niet bij zodevormende graminoïden (zie eerder). Ook het verder verfijnen van de bedekkingsschalen leidt meestal slechts tot schijnprecisie, te meer omdat de bedekking binnen zekere grenzen een variabel kenmerk is, bijvoorbeeld afhankelijk van het tijdstip in het vegetatie seizoen of van periodieke vraat.

Doing Kraft (1954) en Londo (1975) hebben nog verder gedetailleerde schalen opgesteld (zie fig. 5.5). Deze zijn bedoeld voor de nauwkeurige analyse van permanente kwadraten (PQ's) ten behoeve van het successieonderzoek. Ook zij hebben deze schalen zo ontworpen dat ze gemakkelijk tot de oorspronkelijke schaal van Braun-Blanquet herleid kunnen worden. Wil men de verfijning die in deze schalen is aangebracht goed gebruiken, dan vergt het maken van de opname veel tijd. Men moet zich steeds afvragen of het doel van het onderzoek dit rechtvaardigt. Uit de praktijk is bovendien gebleken dat bij dergelijke schalen de schattingen van verschillende onderzoekers nogal uiteenlopen. Een gedetailleerde schaal is dus feitelijk alleen zinvol als ze door één en dezelfde onderzoeker wordt toegepast.



Foto 5.6. Het maken van een vegetatieopname tijdens een excursie van de Plantensociologische Kring Nederland op Langeoog, een van de Oostfriese waddeneilanden.

De getransformeerde schaal van Braun-Blanquet volgens Van der Maarel (1979b) is een omzetting van de waarden van de gecombineerde schatting (met als aanvulling de 'r' en de onderverdeling van het cijfer 2 in 2 m, 2a en 2b) in klassen. Deze transformatie is noodzakelijk voor numerieke verwerking en wordt daarvoor algemeen toegepast.

Een in de toegepaste plantensociologie veel gebruikte opnamemethode in ons land is die van Tansley (1946; zie fig. 5.6), ontwikkeld in Engeland. Volgens deze methode wordt de bedekking van de afzonderlijke soorten minder nauwkeurig geschat. Voor een snelle en oppervlakkige terreinbeschrijving is deze schaal goed bruikbaar. Omdat de opnamen die volgens deze methode worden gemaakt echter geen betrekking behoeven te hebben op een homogeen proefvlak zijn de resultaten feitelijk niet geschikt voor numerieke verwerking ten behoeve van classificatie volgens de Frans-Zwitserse school.

5.3.2 Sociabiliteit

Naast de bedekking/abundantie van de soorten (taxa) wordt bij het maken van de opname per soort de sociabiliteit vastgesteld, waarin de mate van dispersie ofwel klontering van de individuen of spruiten van een taxon wordt uitgedrukt. Reeds in 1835 stelde Heer een tiendelige sociabiliteitschaal in. De meest gebruikte is de vijfdelige schaal van Braun-Blanquet (1928, 1951, 1964; fig. 5.7). Met een stippellijn onder het sociabiliteitscijfer kan men aangeven dat een groep van planten van een soort in een relatief los verband staat, al of niet doorgroeit met individuen van andere soorten. Men spreekt in dergelijke gevallen bijvoorbeeld van 'losse 3' of 'losse 5'. Een speciaal geval doet zich voor bij meervoudige of getrapte sociabiliteit. Dit wil zeggen dat er een patroon voorkomt van in kleine pollen groeiende planten (vaak mossen of graminoiden), en waarbij deze polletjes dicht bij elkaar groeien en aaneensluiten.

Door sommigen wordt gesteld dat sociabiliteit een on-

veranderlijk soortkenmerk is en dus geen diagnostische betekenis heeft (o.a. Fukarek 1964). In dat geval zou men de notering van de sociabiliteit in een opname achterwege kunnen laten. Slechts voor weinig soorten geldt echter dat dit zo is; voorbeelden zijn geofyten die niet tot aggregatie overgaan (*Crocus*, *Fritillaria*), niet-uitstolende annuellen (bijv. halfparasitaire *Scrophulariaceae* en *Gentianella*-soorten) en sommige, veelstengelige, geïsoleerde en in kleine pollen groeiende grassen, zoals *Corynephorus canescens* (Buntgras) en *Mibora minima* (Dwerggras).

Het verschil in de mate van groepsvorming binnen een soort kan ten dele bepaald worden door lokaal heersende biotische en abiotische factoren; sociabiliteit hangt dus mede af van de standplaats, en is daarmee diagnostisch van belang (Braun-Blanquet 1951, 1964; Scamoni & Passarge 1959; Westhoff 1965b; Westhoff & Van der Maarel 1973). Hier volgen enkele voorbeelden. *Ammophila arenaria* (Helm) heeft in de zeereep sociabiliteit 3, in het binnenduin 1-2. *Phragmites australis* heeft sociabiliteit 5 in het *Typho-Phragmitetum*, maar sociabiliteit 1 in het *Pallavicinio-Sphagnetum* (veenmosrietland), het *Sphagno-Caricetum lasiocarpae* en het *Calthion palustris*. *Carex elata* (Stijve zegge) heeft sociabiliteit 3 in het *Caricion elatae*, maar 1 in gemaaid trilveen. *Ranunculus ficaria* (Speenkruid) en *Anemone nemorosa* (Bosanemoon) variëren in associaties van de *Fagetalia* in sociabiliteit van 1 tot 5 naarmate het bos vochtiger, respectievelijk de bodem humeuzer wordt. *Stellaria holostea* (Grootbloemige muur) varieert in sociabiliteit van 2 tot 5 naarmate het bos lichter wordt (naar de bosrand toe). Wanneer een soort met hogere sociabiliteit voorkomt dan gewoonlijk, kan dat een aanwijzing zijn dat de plantengemeenschap waarvoor de soort kenmerkend is, niet meer optimaal ontwikkeld is. Zo komt *Cirsium dissectum* (Spaanse ruiter) juist in verdrogende blauwgraslanden tot maximale ontwikkeling en vormt daar aaneengesloten groepen, terwijl de soort in goed ontwikkeld blauwgrasland min of meer solitair groeit. Een ander voorbeeld is het gedrag van *Ludwigia palustris* (Waterlepeltje) in het kolkje van Colmschate bij Deventer, waar de soort zich eind jaren vijftig

d	<i>dominant</i> : soort overheerst
c	<i>co-dominant</i> : soort overheerst samen met andere soorten
a	<i>abundant</i> : soort is veel aanwezig, maar nooit (co)-dominant
f	<i>frequent</i> : soort is vrij talrijk
o	<i>occasional</i> : soort is verspreid aanwezig
r	<i>rare</i> : soort is zeldzaam
s	<i>sporadic</i> : soort is zeer zeldzaam, slechts enkele exemplaren aanwezig
l	<i>local</i> : soort komt alleen plaatselijk voor binnen het afgegrensde gebied (te combineren met d t/m s)

Figuur 5.6. De schaal van Tansley (1946).



Foto 5.7. Bloeiende *Caltha palustris* (Dotterbloem) in jaarlijks gemaaid rietland. Het ijle, met talrijke spruiten aanwezige Riet (*Phragmites australis*) heeft in het vroege voorjaar een lage bedekking (2m); in de loop van het vegetatie seizoen neemt de bedekking sterk toe (4 tot 5).

sterk uitgebreide en in grote plakken groeiende (zie Westhoff & Van Leeuwen 1960) om vervolgens plotseling sterk achteruit te gaan. Gewoonlijk komt de soort voor in kleine groepjes in overgangsmilieus tussen het *Hydrocotylo-Baldellion* en het *Bidention*, dus op oevers van enigszins geëutrofiëerde zwak gebufferde wateren (zie Westhoff et al. 1991). In beide voorbeelden is gewoonlijk ook sprake van hogere bedekkingswaarden.

Ook in de loop van de successie is sociabiliteit geen onveranderlijk kenmerk. Gewoonlijk neemt zij in eerste instantie toe door het optreden van aggregatie en daarna meestal weer af, doordat de aggregaten elkaar gaan door-

dringen en er zich steeds meer soorten vestigen. Veel van deze later optredende soorten kunnen zich niet door het vormen van dichte groepen (massa-effect) verdedigen en verschijnen pas in een meer beschermd milieu.

5.3.3 Gelaagdheid

De opbouw van bijna elke plantengemeenschap vertoont naast een horizontale ook een verticale structuur, dat wil zeggen dat in de vegetatie vaak verschillende lagen of etages onderscheiden kunnen worden. Slechts bij uitzon-

- | | |
|---|---|
| 1 | alleenstaand |
| 2 | in kleine groepjes of polletjes groeiend |
| 3 | in grotere groepen groeiend, of kussens en bulten vormend |
| 4 | tapijten of zeer grote groepen vormend |
| 5 | de gehele proefvlakte min of meer homogeen bedekkend |

Figuur 5.7. De vijfdelige schaal voor de sociabiliteit volgens Braun-Blanquet (naar Meltzer & Westhoff 1942).



Foto 5.8. Stuiwzandbegroeiing met *Corynephorus canescens* (Buntgras) met sociabiliteit 2; de door *Polytrichum* gedomineerde moslaag is gesloten, een voorbeeld van sociabiliteit 5.

dering bestaat de vegetatie uit één laag. Een voorbeeld zijn eenvoudig gestructureerde cryptogamengemeenschappen, zoals begroeiingen van epilithische korstmossen of algen, en drijvende eendekroosgemeenschappen (o.a. *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*). Ook pionierbegroeiingen van bijvoorbeeld *Thero-Salicornietea*, *Bidentetea tripartiti* en *Spartinetea* worden gewoonlijk als eenlagige gemeenschappen beschouwd, ofschoon strikt genomen hierbinnen al een onderscheid gemaakt kan worden tus-

sen een bovengrondse kruidlaag en een ondergrondse wortellaag. Het aantal lagen is een maatstaf voor de organisatiegraad van een gemeenschap. Bij rijk gestructureerde begroeiingen zoals bossen worden bijvoorbeeld onderscheiden: boomlaag, struiklaag, kruidlaag, moslaag, en eventueel verschillende wortellagen. Soms is er aanleiding om één of meer van deze lagen te splitsen. Zo wordt de boomlaag vaak in een hoge en lage boomlaag onderverdeeld. Verder worden epifyten en lianen soms apart vermeld. Bij het maken van een opname inventariseert men per etage de planten die daarin voorkomen, en voor iedere laag per soort de gecombineerde schatting. Bovendien geeft men per laag als geheel aan hoeveel procent van de bodem bedekt wordt.

5.3.4 Fenologie en vitaliteit

Het onderzoek dat zich richt op de bestudering van het levensritme van planten (ook wel periodiciteit genoemd) behoort tot de fenologie. Onder fenologie (*fainesthai* betekent 'verschijnen') verstaat men de studie van het verloop waarin de ontwikkelingsfasen van de planten zich manifesteren, verband houdend met de uitwendige omstandigheden. Hoewel hierbij ook edafische, antropogene en concurrentiefactoren een rol spelen, is de aandacht van oudsher voornamelijk uitgegaan naar samenhangen tussen de ontwikkeling van de individuele planten en de seizoenen (Seyfert 1960; zie ook Hennekens & Schaminée 1986). Bij het maken van opnamen gaat het om de vraag in welke levensfase de verschillende planten zich bevinden. De meest gebruikte notatiewijze wordt weergegeven in figuur 5.8.

De betekenis van de fenologie voor het vegetatieonderzoek is meerledig. Allereerst vormen fenologische gegevens de basis voor het onderscheiden en beschrijven van seizoenaspecten, dus voor de periodiciteit van een fytocoenose. Vervolgens wordt bij de beoordeling van vitaliteit en fertiliteit gebruik gemaakt van fenologische kennis. Ook kan de fenologie inzicht geven in het verloop van de successie (temporele structuur). Een voorbeeld

k	kiemplant
v	vegetatief, d.w.z. zonder bloemknoppen, bloemen of vruchten
kn	met bloemknoppen
fl	bloeiend
fr	met vruchten
dis	uitgezaaid; oude bloeistengels nog aanwezig
†	bovengronds afgestorven
sp	sporenvormend

Figuur 5.8. Notatie van de fenologische toestand der planten bij het maken van opnamen.

hiervan is de afnemende bloei van orchideeën als *Orchis purpurea* (Purperorchis) en *Orchis militaris* (Soldaatje) in soortenrijke hakhoutbossen op kalkhellingen als gevolg van het achterwege blijven van periodiek kappen. Voor sommige plantengemeenschappen is het voorkomen van bepaalde soorten tot slechts in het kiemplantstadium of het juveniele stadium karakteristiek. We geven hiervan enkele voorbeelden. In het *Dicrano-Juniperetum* komen geregeld jonge vlierstruikjes (*Sambucus nigra*) voor, die echter niet volwassen worden. In hoogveenbulten van het *Erico-Sphagnetum magellanicum* treft men vaak kiemplanten van *Betula pubescens* (Zachte berk) en *Pinus sylvestris* (Grove den) aan die spoedig weer afsterven, hetgeen contrasteert met de hoogveenslenken van het *Sphagno-Rhynchosporietum*, waar deze bomen (behalve in extreem droge zomers) zelfs niet kiemen. In de droge heide van Drenthe komen twee associaties voor waarvan het *Genisto-Callunetum* onder andere gekenmerkt is door kiemplanten van *Betula pubescens*, terwijl het *Orthocaulio-Empetretum* wordt getypeerd door kiemplanten van *Rhamnus frangula* (Sporkehout), *Prunus serotina* (Amerikaanse vogelkers), *Sorbus aucuparia* (Wilde lijsterbes) en *Pinus sylvestris* (Barkman 1990a).

Ook voor het beoordelen van bosontwikkeling is fenologische kennis relevant. In een min of meer stabiel en optimaal ontwikkeld bos zijn van de belangrijke boomsoorten in beginsel verschillende levensfasen aanwezig. In veel bossen echter ontbreken van de heersende boomsoorten kiemplanten en juvenielen, hetgeen dus betekent dat het bos zich niet zal verjongen. Voorbeelden zijn: *Pinus*-bossen met een dichte ondergroei van *Deschampsia flexuosa*, en veel eikenbossen (*Quercion robori-petraeae*). Wanneer de kiemplanten of juvenielen van bomen tot een of meer andere soorten dan de dominerende bomen behoren, is er sprake van successie naar een ander bostype. Een voorbeeld is de ontwikkeling van Grove-dennenbos naar loofbos met Zomereik (*Quercus robur*) en Ruwe berk (*Betula pendula*). Tenslotte komt het ook voor dat volwassen bomen evenals kiemplanten van de dominerende boomsoort aanwezig zijn, maar doordat de kiemplanten al snel afsterven, ontbreken juveniele exemplaren. Ook hier kan het bos zich dus niet verjongen.



Foto 5.9. Begroeiing van *Honckenya peploides* (Zeepostelein) op een zeedijk in het Waddengebied; als men het proefvlak beperkt tot de ruimten tussen de basaltblokken, wordt deze soort genoteerd met sociabiliteit 5.

Samen met de fenologie wordt bij het maken van opnamen veelal de vitaliteit genoteerd. Onder vitaliteit (in bredere zin) verstaat men: de mate waarin individuen van een soort onder de gegeven omstandigheden hun volledige levenscyclus weten te volbrengen (Braun-Blanquet 1928, 1951, 1964; zie ook Meltzer & Westhoff 1942; Westhoff 1965b). Dit hangt af van zowel biotische als abiotische factoren, zoals microklimaat, waterhuishouding en de mate van concurrentie. Vitaliteit houdt dus verband met de overlevingskans, hoewel dit laatste niet altijd eenvoudig is te beoordelen. Weelderig ogende rietvelden langs eutrofe plassen bijvoorbeeld kunnen door geringere stevigheid van de stengels relatief kwetsbaar zijn voor beschadiging door wind en golfslag; bovendien zijn de planten door een hoger stikstofgehalte gevoeliger voor insectenvraat en schimmelziekten. Minder hoog

- goed ontwikkelde planten die hun gehele levenscyclus volbrengen
- ◐ goed ontwikkelde planten die zich wel vegetatief voortplanten, maar toch niet hun gehele levenscyclus volbrengen
- ◑ weinig vitale planten die zich soms nog wel (vegetatief) vermeerderen, maar niet hun hele levenscyclus volbrengen
- planten die toevallig ontkiemd zijn, maar zich niet verder ontwikkelen

Figuur 5.9. Graden van vitaliteit (naar Meltzer & Westhoff 1942).



Foto 5.10. *Montia fontana* (Bronkruid) in de Tongerense Beek op de Veluwe; de soort groeit hier in het open water met sociabiliteit 4.

opgaand riet in voedselarm milieu is in feite vitaler (Raghi-Atri & Bornkamm 1980). Men onderscheidt gewoonlijk vier graden van vitaliteit (fig. 5.9). Wil men zich beperken door de codering van de vitaliteit voor alle soorten achterwege laten, dan verdient het toch aanbeveling om, waar dit van toepassing is, sterk gereduceerde vitaliteit te noteren. Men kan dit eenvoudig doen door het symbool ° als exponent achter het sociabiliteitscijfer te zetten. Barkman et al. (1964) onderscheiden vitaliteit (in engere zin) van fertiliteit. Vitaliteit heeft dan betrekking op de vegetatieve, fertiliteit op de generatieve ontwikkeling. Vooral bij mossen gaan deze twee vaak niet samen;

veel mossen fructificeren zo goed als nooit maar zijn desalniettemin toch vitaal. *Fontinalis antipyretica* bijvoorbeeld ontwikkelt pas sporenkapsels wanneer door verdroging de vitaliteit van de planten terugloopt. In de tropen vertonen vertegenwoordigers van de *Podostemaceae* een overeenkomstig gedrag (zwanezangbloei). *Acorus calamus* (Kalmoes) en *Wolffia arrhiza* (Wortelloos kroos) zijn voorbeelden van vaatplanten in ons land die wel vitaal maar niet fertiel zijn.

Informatie over vitaliteit/fertiliteit geeft aanvullende informatie over de mogelijke werking van bepaalde milieufactoren en over de voortgang van de successie. Ook bij de beoordeling van de trouwgraad is het van belang rekening te houden met de vitaliteit van de soorten. Een soort kan in twee syntaxa dezelfde presentie hebben maar grote verschillen vertonen in vitaliteit. Ook de vitaliteit heeft in zo'n geval diagnostische betekenis.

Als een soort op een bepaalde plaats niet de gehele levenscyclus volbrengt, is dit gewoonlijk het gevolg van minder optimale standplaatscondities. Soms ook spelen andere factoren een rol, waarbij vragen aan de orde zijn zoals: bevindt de soort zich aan de rand van haar areaal en komt ze daardoor vrijwel niet tot bloei (bijv. *Leymus arenarius*, Zandhaver); is het een exoot of een neofyt die ter plaatse wel tot bloei kan komen maar nooit vruchten draagt (bijv. *Elodea*); is het een soort die slechts bij uitzondering bloeit en zich vrijwel uitsluitend vegetatief voortplant (veel mossen)? Indien de onvolledige levenscyclus direct samenhangt met de aard van de standplaats, heeft dit gegeven ook een diagnostische betekenis. Een voorbeeld vinden we in vochtige bossen (*Alno-Padion*). Enkele soorten, waaronder *Filipendula ulmaria* (Moeras-

Opname VW 39-462

Datum: 01-08-1939

Terschelling, Bessenplak ten zuiden van de baak bij strandpaal 6. IVON-hok: G5.61.43. Zes meter hoog paraboolduin. Helling 30°, expositie NNO.

Oppervlakte proefvlak: 100m². Dun laagje humeus zand op helderwit duinzand; bodem vochtig.

Kruidlaag: 100%, 20-40cm

<i>Polypodium vulgare</i>	2.3	v
<i>Empetrum nigrum</i>	4.4	fr
<i>Hieracium umbellatum</i>	1.1-2	fl
<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>dumetorum</i>	+1	fr
<i>Hypochaeris radicata</i>	+1	fr
<i>Calamagrostis epigejos</i>	+1	fl
<i>Jasione montana</i>	+1	fl
<i>Carex arenaria</i>	1.1	v
<i>Ammophila arenaria</i>	2.2	fr
<i>Salix repens</i>	+2	fr
<i>Viola canina</i> var. <i>dunensis</i>	r.1	v

Moslaag: 100%

<i>Hypnum cupressiforme</i>	3.3	v
<i>Pleurozium schreberi</i>	3.3	v
<i>Dicranum scoparium</i>	+2	v

Figuur 5.10. Vegetatieopname uit een veldboekje van Westhoff uit 1939 van het *Polypodio-Empetretum*.



Foto 5.11 en 5.12. *Acorus calamus* (Kalmoes), een oude cultuurplant van vermoedelijk Zuidoostaziatische oorsprong, is in ons land thans een algemene oeverplant langs voedselrijk water. De soort komt hier wel tot bloei maar zet geen vrucht; de voortplanting is uitsluitend vegetatief.

spirea), komt hierin veel voor maar bloeit weinig of niet zolang het bos gesloten blijft. In de natte strooiselruigte buiten het bos (*Filipendulion*) bloeien deze soorten wel. *Filipendula ulmaria* is dan ook een kensoort van het laatstgenoemde vegetatietype.

5.3.5 Het maken van de opname

Tot slot wordt hier de procedure die bij het maken van een vegetatieopname gevolgd wordt samengevat. Een voorbeeld van een opname wordt gegeven in figuur 5.10.

Alvorens de eigenlijke opname te maken wordt een aantal, deels facultatieve handelingen uitgevoerd. Allereerst vindt een adequate terreinverkenning plaats. Pas dan wordt een geschikte lokatie gekozen en het proefvlak afgebakend. In sommige gevallen kan het verhelderend zijn om de ligging in het terrein door middel van een situatieschets weer te geven. De opname wordt voorzien van een nummer, waarbij het aanbeveling verdient om een auteurcode te combineren met een olopend volgnummer

per jaar. Ook de datum en de localiteit (kilometerhok of coördinaten) worden aangegeven; eventueel wordt de opname op kaart ingetekend. Verder is het praktisch om kort de fysiognomische eenheid te vermelden (bijv. wad, lage kwelder, zeereep, duinen, wegberm, rietland, loofbos, hakvruchtakker, sloot), evenals alle in het veld vast te stellen abiotische gegevens, zoals zeehoogte, inclinatie, expositie, geologische formatie, aard van het substraat en grondwaterstand. Voor latere interpretatie kan het bepalen van invloeden van mens en/of dier, zoals aard en mate van beweiding, maaien, bosbeheer, brand en invloed van recreatie, van belang zijn; dit geldt ook voor het vermelden van contactgemeenschappen, dat wil zeggen gemeenschappen die de te onderzoeken fytocoenose begrenzen. De voorbereiding is hiermee afgerond; desgewenst wordt de vegetatie ook nog in de vorm van een foto vastgelegd.

De verticale vegetatiestructuur wordt samengevat door het aantal, de hoogte en de bedekking van de etages te noteren. Dan volgt het inventariseren van alle taxa per etage, in de volgorde boomlaag, struiklaag, kruidlaag,

moslaag. Komt een taxon in meer dan één etage voor, dan wordt het evenzovele malen opgeschreven. Er wordt alleen een naam gegeven aan planten die met zekerheid in het veld worden herkend; anders wordt een voorlopige code genoteerd en worden planten verzameld en meegenomen om deze achteraf te determineren. In de lijst kan worden aangegeven welke soorten aspectbepalend zijn. Als geen nieuwe soorten meer worden gevonden, wordt het aandeel van elke soort in de vegetatie kwantitatief bepaald met behulp van een der schalen van de gecombi-

neerde schatting; een tweede cijfer wordt toegevoegd voor de sociabiliteit. Daarnaast worden vaak ook de fenologie en de vitaliteit der soorten genoteerd. Voor syncologisch onderzoek kan het zinvol zijn om aanvullende abiotische gegevens te verzamelen, zoals textuur van de grond, zuurgraad, kalkgehalte en elektrische geleiding van het grondwater. Zo mogelijk worden de opbouw van de bodem en de diepte van de beworteling onderzocht. Afhankelijk van het doel van het onderzoek en de aard van de vegetatie wordt het proefvlak gemarkeerd.