8. ONVERZADIGDE GEMEENSCHAPPEN

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

8.1 Inleiding

Bij de syntaxonomische beoordeling van fytocoena is het vaak niet eenvoudig en soms zelfs onmogelijk alle typen als representant van een bepaalde associatie te beschrijven. Veelal zijn associatiekenmerken niet of slechts ten dele aanwezig (zie §6.2.2). Bij de classificatie van dergelijke gemeenschappen (die onvoldoende identiteit bezitten om als een 'nieuwe' associatie beschreven te kunnen worden) wordt onderscheid gemaakt tussen fytocoena die weliswaar niet alle kenmerken van een beschreven associatie bezitten, maar wel als marginale vormen tot zo'n associatie gerekend kunnen worden, en fytocoena die niet meer tot een associatie te rekenen zijn en uitsluitend in een hogere eenheid geplaatst kunnen worden.

In beide gevallen betreft het onvolledig ontwikkelde of verarmde gemeenschappen. In de titel van het hoofdstuk is evenwel gekozen voor de meer correcte aanduiding 'onverzadigde' gemeenschappen, omdat er begroeiingstypen voorkomen die weliswaar niet op associatieniveau geplaatst kunnen worden maar die toch volledig ontwikkeld zijn, en, ofschoon ze gewoonlijk weinig soorten bevatten, wel natuurlijk, dat wil zeggen niet verarmd zijn. Bepaalde gemeenschappen van vloedmerken en duindoornstruwelen kunnen als voorbeeld worden genoemd.

Tot voor kort bestond in de syntaxonomie weinig aandacht voor de (plantensociologisch) onverzadigde gemeenschappen. De moeilijk te classificeren eenheden werden ofwel genegeerd ofwel door middel van allerlei kunstgrepen toch tot een associatie gerekend, ook wanneer het geen fragmentaire vormen van associaties betrof. Een bekend voorbeeld is het *Poo-Lolietum*, het zwaar bemeste en soortenarme cultuurgrasland, dat door Westhoff & Den Held (1969) beschouwd werd als een zelfstandige associatie binnen de klasse *Plantaginetea majoris*. Uit de monografie van Sýkora (1983) van het *Lolio-Potentillion anserinae*, een verbond van de *Plantaginetea majoris*, blijkt evenwel dat deze eenheid beter niet als associatie kan worden geclassificeerd.

Nu enerzijds de vegetatie van verreweg het grootste gedeelte van ons land in de loop van deze eeuw ernstig verarmd is en anderzijds de vraag naar typering en beschrijving van alle, ook buiten de natuurgebieden voorkomende begroeiingen toeneemt, bestaat behoefte aan een adequate methode voor de beoordeling ervan (zie ook Schaminée et al. 1991). In het geval van gemeenschappen die weliswaar onvolledig ontwikkeld zijn, maar die toch tot een associatie gerekend kunnen worden, spreken we van associatie-fragmenten. In paragraaf 8.2 wordt hierop nader ingegaan. In het geval van gemeenschappen die op basis van de soortensamenstelling wel tot een bepaalde hogere eenheid doch niet tot een associatie gerekend kunnen worden, onderscheiden we rompgemeenschappen en derivaatgemeenschappen. Hierbij wordt gebruik gemaakt van de zogenaamde deductieve methode, zoals die met name in Tsjechië is toegepast (Kopecký & Hejný 1971, 1973, 1974, 1978, 1990; zie ook Kopecký 1978, 1984, 1986, en 1992). Op de inhoud van deze begrippen wordt in paragraaf 8.3, 8.4 en 8.5 ingegaan. Na een bespreking van de deductieve methode in de zin van Kopecký en Hejný (§ 8.3) en een historisch overzicht van het gebruik ervan (§ 8.4), worden enkele door ons voorgestelde wijzigingen behandeld (§ 8.5). De onderlinge afbakening van romp- en derivaatgemeenschappen zien wij iets anders dan genoemde Tsjechische onderzoekers. Om de methode ook in meer natuurlijke situaties te kunnen toepassen wordt een synthese met de methode van de Scandinavische school voorgesteld. In paragraaf 8.6 tenslotte wordt, aan de hand van voorbeelden, ingegaan op de oorzaken van het ontstaan van plantensociologisch onverzadigde gemeenschappen.

Behalve van 'sociologisch verzadigde' gemeenschappen (die over het algemeen duidelijk tot een associatie kunnen worden gerekend) en van 'sociologisch onverzadigde' gemeenschappen (associatiefragmenten, romp- en derivaatgemeenschappen) kan ook sprake zijn van intermediaire begroeiingen tussen twee of meer vegetatietypen. Dit betreft zowel ruimtelijke als temporele overgangsvormen. De eerste zijn gewoonlijk stationair, de tweede



Foto 8.1. Vroeg in het voorjaar wordt het soortenarme, zwaarbemeste cultuurgrasland geel gekleurd door massaal bloeiende paardebloemen (Taraxacum). Tot voor kort werd deze gemeenschap opgevat als een associatie, het Poo-Lolietum; thans als een rompgemeenschap.

treden op als gevolg van successie. Dergelijke vegetaties dienen als zodanig beoordeeld en beschreven te worden: het zijn dus geen associatiefragmenten en evenmin romp- of derivaatgemeenschappen (zie fig. 8.1 en 8.2).

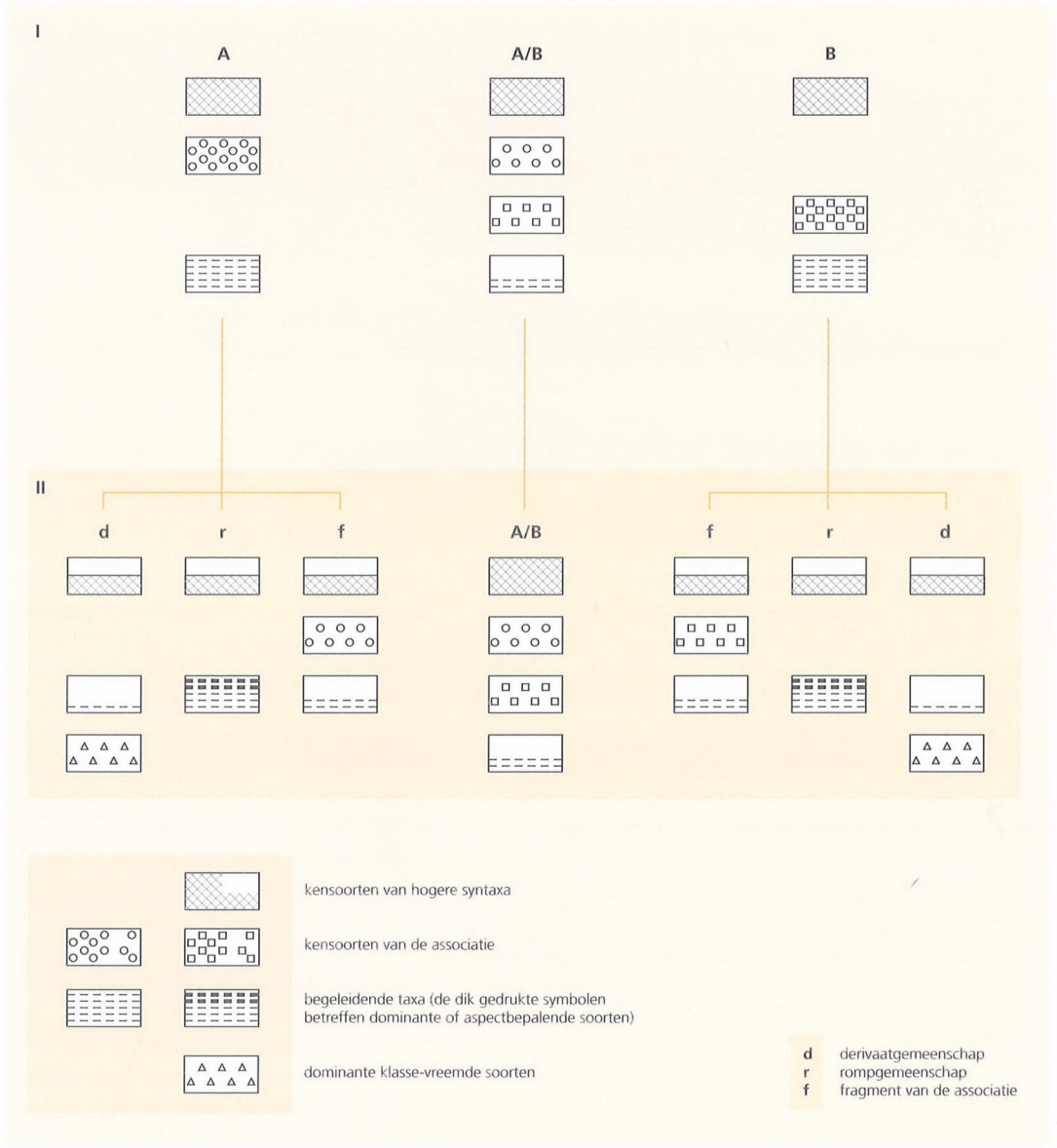
Van de vele voorbeelden noemen we hier een temporele overgangsvorm die zich voordoet in duinvalleien. Het door Grootjans en medewerkers verrichte successie-onderzoek van de duinvallei Kapenglop op Schiermonnikoog laat zien, dat in bepaalde delen van de vallei begroeiingen, die oorspronkelijk als *Samolo-Littorelletum* (klasse *Littorelletea*) geclassificeerd konden worden, geleidelijk zijn overgegaan in begroeiingen die tot het *Caricetum trinervi-nigrae* (klasse *Parvocaricetea*) gerekend kunnen worden. In de tussenliggende periode is sprake van een overgangsvorm. Zo bevatte de vegetatie in 1977 zowel *Littorelletea*-soorten, zoals *Samolus valerandi* (Waterpunge), *Littorella uniflora* (Oeverkruid) en *Echinodorus ranunculoides* (Stijve moerasweegbree), als soorten van de *Parvocaricetea* waaronder *Carex trinervis* (Drienervige zegge) (Grootjans et al. 1988).

8.2 Associatiefragmenten: definities en begrippen

In de literatuur wordt de term 'fragment' in verschillende betekenissen toegepast. Het betreft wel steeds soortenarme begroeiingen of begroeiingstypen, waarbij zowel gesproken wordt van fragmenten van hogere eenheden (bijv. 'fragment van het *Mesobromion*' of '*Littorellion*-fragment'), als van fragmenten op associatieniveau (bijv. 'fragment van het *Gentiano-Koelerietum*' of 'fragment van het *Eleocharitetum multicaulis*'). Braun-Blanquet (1928) en Meltzer & Westhoff (1942) beperken de term echter tot dit laatste en definiëren hem ook aldus; wij sluiten ons hierbij aan.

We spreken van een associatiefragment, wanneer van de karakteristieke soortencombinatie van die associatie weliswaar een groot percentage ontbreekt, maar waar toch op basis van de aanwezige soorten een toewijzing tot een associatie mogelijk is (zie fig. 8.1 en 8.2).

Het criterium om een fytocoenon te beschouwen als een plantensociologisch onverzadigde vorm van een associatie (dus als een fragment) dan wel als een romp- of derivaatgemeenschap is in principe gelegen in de floristische samenstelling. Van belang is dat hierbij wordt uitgegaan van de gehele floristische samenstelling, en dat de diagnostische betekenis van iedere soort wordt meegewogen. Hierbij moet men erop bedacht zijn dat met betrekking tot de syntaxonomische indicatiewaarde van soorten in de loop van de tijd veranderingen kunnen optreden. Een voorbeeld is *Ceratocapnos claviculata* (Rankende helmbloem), een soort die vroeger exclusief was voor met stikstof verrijkte plekken in zure, voedselarme bossen. De afgelopen decennia heeft deze soort zich sterk uitgebreid, vooral als gevolg van atmosferische stikstofdepositie. In Drenthe bijvoorbeeld is de Rankende helmbloem thans algemeen in vrijwel alle bostypen, ook op leemgrond (Weeda 1985); daarnaast heeft de soort zich hier ook in open heide weten te vestigen. Een ander voorbeeld betreft *Corrigiola litoralis* (Riempjes), die van



Figuur 8.1. Schematische weergave van de floristische samenstelling van sociologisch verzadigde associaties (A en B) in ongestoorde situatie (I), en van associatiefragmenten, rompgemeenschappen en derivaatgemeenschappen in gestoorde situatie (II). De laatste drie categorieën zijn aangegeven met de symbolen f (fragment), r (romp) en d (derivaat).

nature voorkwam op zandige rivieroevers en in ons land daarnaast ook voorkwam op open plekken in het heidelandschap. In beide milieutypen is de soort vermoedelijk verdwenen. De meeste recente vondsten hebben betrekking op een volkomen kunstmatige standplaats, namelijk ballastbedden van spoorwegen (Westhoff 1968c; Weeda 1985). In al deze gevallen groeit *Corrigiola* op grove substraten die regelmatig maar slechts voor korte tijd nat zijn; de ecologische indicatiewaarde van de soort (zie § 15.2) is waarschijnlijk onveranderd gebleven.

Wanneer een fytocoenon een fragment is van een associatie, zijn er verschillende mogelijkheden ten aanzien van de beoordeling van de syntaxonomische positie ervan. Wanneer het gaat om een lokale vorm zal de desbetreffende gemeenschap niet als een zelfstandige eenheid worden beschreven, maar als een verarmde vorm van de associatie of van een daartoe te rekenen lagere eenheid (subassociatie, variant). Indien evenwel blijkt dat de gemeenschap op verscheidene plaatsen min of meer identiek ontwikkeld is, dus met een specifieke floristische

Opnamenummer	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15
Kolom	A	A	A	B	B	B	C	C	C	D	D	D	E	E	E
Kentaxa hogere eenheden															
Juncus bulbosus	1	+	.	1	2m	+	1	1	2m	2a	1	1	+	1	1
Eleocharis multicaulis	.	+	.	.	.	+	1	1	+	2m	1	2b	2a	2a	2b
Littorella uniflora	.	2a	2a	2b	2a	.	.	2m	+	.	2a	.	.	.	.
Luronium natans	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.
Ranunculus ololeucos	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.
Hypericum elodes	.	.	.	.	.	.	.	.	2a	2m	2a	1	.	.	.
Scirpus fluitans	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2a	+	1	.	.	.
Kentaxa associatie															
Lobelia dortmanna	4	4	5	4	4	2b	+	1	r	.	.	.	.	.	.
Isoetes lacustris	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Deschampsia setacea	.	.	.	.	.	.	1	r	1	+	1	2m	.	.	.
Differentiërende taxa															
Hydrocotyle vulgaris	.	.	.	.	.	.	+	1	1	1	2a	1	.	.	1
Agrostis canina	.	.	.	.	.	.	1	1	.	1	+	.	.	1	2m
Ranunculus flammula	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.
Carex oederi	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Verzuringsindicatoren															
Sphagnum cuspidatum	.	.	.	+	.	.	.	.	.	3	.	.	3	.	+
Sphagnum denticulatum	+	.	.	.	+	+	.	1	2b	.	.	.	.	3	3
Overige soorten															
Drepanocladus fluitans	.	.	.	+	.	.	.	.	.	2a	.	.	.	.	.
Eriophorum angustifolium	.	.	.	.	.	.	+	.	1	.	.	.	.	+	.
Glyceria fluitans	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.	.
Molinia caerulea	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.	1	.	.	1
Potentilla palustris	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.

A: Associatie-fragment van het Isoeto-Lobelietum.
B: Isoeto-Lobelietum.
C: Overgang tussen Isoeto-Lobelietum en Eleocharitetum multicaulis.
D: Eleocharitetum multicaulis.
E: RG Eleocharis multicaulis-Sphagnum-[Littorelletea].

Figuur 8.2. Vegetatietabel met een selectie van opnamen uit de klasse Littorelletea waarbij de kolomaanduiding (A t/m E) overeenkomt met een bepaald fytocoenon. Soorten die slechts eenmaal voorkomen zijn weggelaten.

samenstelling) voorkomt, kan deze beschreven worden als een zelfstandige *inops*-subassociatie (zie § 3.5).

8.3 De deductieve methode volgens Kopecký en Hejný

De basiseenheid van het syntaxonomische systeem volgens de Frans-Zwitserse school is de associatie (zie hfst. 4 en 6). Op grond van overeenkomstige floristische kenmerken kan men associaties verenigen tot hogere eenheden, respectievelijk verbonden, orden en klassen. Aldus wordt een systeem gevormd dat hiërarchisch van opbouw is. De manier waarop een dergelijk systeem tot stand komt is in principe inductief, dat wil zeggen dat 'van onderen naar boven' gewerkt wordt, van het bijzondere naar het algemene. Wanneer nu voor een bepaald gebied een (compleet) hiërarchisch overzicht van plantengemeenschappen is samengesteld, biedt dit de mogelijkheid om gemeenschappen die niet tot een associatie gerekend kunnen worden, toch te classificeren omdat dergelijke gemeenschappen wel op een hoger niveau zijn te plaatsen. Het overzicht van de hogere eenheden fungeert als het ware als een kapstok waaraan de plantensociologisch onverzadigde vegetatietypen kunnen worden opgehangen. De associatiekensoorten, vaak de meest gevoelige



Foto 8.2. De rompgemeenschap van Eleocharis multicaulis (Veelstengelige waterbies) en Sphagnum (Veenmos) wordt aangetroffen in verzuurde vennen.

soorten met geringe tolerantie voor verstoring, ontbreken in dergelijke gemeenschappen, maar de aanwezigheid van soorten met een bredere sociologische amplitudo maakt het mogelijk ze wel tot een verbond, orde of klasse te rekenen. De bepaling van de syntaxonomische positie vindt plaats door 'van boven naar beneden' de verwantschap met de afzonderlijke eenheden na te gaan; deze werkwijze is deductief.

Zoals in de inleiding al is opgemerkt zijn het met name de Tsjechische onderzoekers Kopecký en Hejný geweest, die de 'deductieve methode' toegepast en verder ontwikkeld hebben.

Naast associaties die de plantensociologisch verzadigde gemeenschappen omvatten, onderscheiden Kopecký en Hejný *Basalgesellschaften* (*basal communities*; in het Nederlands wel vertaald als basisgemeenschappen) en *Derivatgesellschaften* (*derivate communities*; te vertalen als derivaatgemeenschappen). In hun studie over de vegetatie van wegbermen in Noordoost-Bohemen (Kopecký & Hejný 1978) worden genoemde begrippen nauwkeurig gedefinieerd. Basisgemeenschappen zijn fytocoena die uitsluitend zijn opgebouwd uit ken- en differentiërende taxa van de hogere syntaxonomische eenheden dan de associatie en uit begeleidende taxa met lage bedekkingswaarden. Afhankelijk van de floristische samenstelling kunnen basisgemeenschappen op verbonds-, orde- en klasseniveau worden onderscheiden. Dergelijke eenheden ontstaan, aldus Kopecký en Hejný, ofwel vanuit sociologisch verzadigde gemeenschappen waaruit door antropogene storing de soorten met een smalle ecologische amplitudo zijn verdwenen, ofwel in de loop van secundaire successie op plaatsen waar de meer gevoelige soorten zich nog niet hebben kunnen vestigen. Vaak komt een van de kenmerkende taxa van de hogere eenheid waartoe de basisgemeenschap gerekend wordt tot dominantie, maar dat hoeft niet per se het geval te zijn. Derivaatgemeenschappen zijn meestal sterker verarmd ten opzichte van de oorspronkelijke begroeiing dan basisgemeenschappen, als gevolg van een grotere mate van antropogene storing, hetgeen tot uitdrukking komt in het dominant worden van een of twee soorten die niet kenmerkend zijn voor het syntaxon waartoe de derivaatgemeenschap gerekend wordt. Vaak is de dominant een exoot of meer in het bijzonder een agriofyt, dat wil zeggen een door de mens ingevoerde soort die zich in de loop van de tijd in min of meer natuurlijke begroeiingstypen heeft weten te vestigen. Overeenkomstig de hiërarchie van basisgemeenschappen kunnen derivaatgemeenschappen op het niveau van verbond, orde of klasse worden ingedeeld.

De naamgeving van de volgens Kopecký en Hejný onderscheiden eenheden vindt plaats door achter de aanduiding basis- of derivaatgemeenschap (BG resp. DG) een of twee karakteristieke dan wel dominante soorten te vermelden en vervolgens, tussen rechte haken, de naam van de hogere eenheid waartoe de gemeenschap gezien de voorkomende taxa nog gerekend kan worden. Tussen de naam van de kenmerkende soort en het syntaxon wordt een koppelteken geplaatst; indien sprake is van twee naamgevende soorten wordt tussen beide namen eveneens een koppelteken geplaatst. Kopecký & Hejný (1971) beschrijven bijvoorbeeld een BG *Urtica dioica-Aegopodium podagraria*-[*Galio-Urticetea*], een nitrofiele zoomgemeenschap die voorkomt in de heuvels en bergen van Noordoost-Bohemen. In de hoogste delen van de colliene zone wordt een DG *Chaerophyllum aromaticum*-[*Galio-Urticetea*] onderscheiden en in de submontane zone een DG *Petasites hybridus*-[*Galio-Urticetea*] en een DG *Carduus personata*-[*Galio-Urticetea*].



Foto 8.3. De Rompgemeenschap van Holosteum umbellatum (Heelbeen) uit de klasse Koelerio-Corynephoretea heeft geen dominante soort en wordt als pionierbegroeiing aangetroffen op oude begraafplaatsen.

De aldus verkregen namen van basis- en derivaatgemeenschappen zijn niet onderhevig aan de regels van de 'Code voor plantensociologische nomenclatuur' (Barkman et al. 1986) en worden dan ook niet aan een auteursnaam gekoppeld. Deze informele status is een belangrijk voordeel, omdat enerzijds de syntaxonomische literatuur niet belast wordt met een grote hoeveelheid nieuwe namen en anderzijds het gebruik van de methode eenvoudig gehouden wordt omdat geen compleet overzicht van de internationale syntaxonomische literatuur vereist wordt om de eenheid toch goed te kunnen benoemen.

Soms is het niet mogelijk een romp- of derivaatgemeenschap zonder meer aan één klasse toe te wijzen. In verzuurde en enigszins verrijkte vennen bijvoorbeeld treden uiterst soortenarme gemeenschappen op, die zowel tot de *Littorelletea* als tot de *Scheuchzerietea* kunnen worden gerekend (en ook uit associaties van beide klassen kunnen ontstaan). Ze worden gedomineerd door *Juncus bulbosus* (Knolrus) en verscheidene veenmossen, met name *Sphagnum denticulatum* en *Sphagnum cuspidatum*. *Juncus bulbosus* geldt als een kensoort van de klasse *Littorelletea*; de beide *Sphagna* hebben hun optimum in de klasse *Scheuchzerietea*. In de naamgeving wordt dit tot uitdrukking gebracht door beide klassen te vermelden. Het vegetatietype wordt aldus beschreven als een BG *Juncus bulbosus-Sphagnum-*[*Littorelletea/Scheuchzerietea*].

Als een nadeel van de deductieve methode wordt vaak naar voren gebracht dat op deze manier een onbeperkt aantal nieuwe vegetatie-eenheden beschreven zal worden (o.a. Gödde 1986). Hierbij dient men zich echter het volgende te realiseren (zie Kopecký & Hejný 1990):

1. Niet iedere verarmde of onvolledig ontwikkelde fytocoenose is een basis- of derivaatgemeenschap. Het gaat ook bij het gebruik van de deductieve methode om het benoemen van abstracte vegetatie-eenheden, die evenals de formele eenheden van de Frans-Zwitserse school gebaseerd zijn op een zeker aantal opnamen die afkomstig zijn van verschillende locaties en een min of meer constante floristische samenstelling hebben.
2. In het bijzonder voor antropogene vegetatie geldt dat veelvuldig soortencombinaties optreden die niet zonder meer als associaties te typeren zijn. De deductieve methode biedt een elegante mogelijkheid om deze gemeenschappen, althans diegene die veel voorkomen en een min of meer constante soortensamenstelling kennen, te beschrijven en te plaatsen in het syntaxonomische systeem.
3. De status is informeel, dat wil zeggen de naamgeving is niet onderhevig aan syntaxonomische nomenclatuur (zie boven).

8.4 Het gebruik van de deductieve methode: historisch overzicht

Kopecký & Hejný (1974) vermelden dat bij de ontwikkeling van hun methode onder meer gebruik is gemaakt van ideeën van Brun-Hool (1963, 1966) en ook van Ramenski, die al in 1938 een term introduceerde om verarmde plantengemeenschappen aan te duiden. Ramenski sprak

van 'kernassociatie' (zie Kopecký 1988). Brun-Hool onderzocht in de jaren 1954-1960 akkers in Zwitserland, Frankrijk en West-Duitsland. De vegetatie werd bestudeerd aan de hand van ongeveer duizend vegetatieopnamen. Na analyse en vergelijking met andere opnamen bleek dat 20% van de opnamen niet tot reeds bestaande associaties konden worden gerekend, terwijl evenmin (ken)soorten aanwezig waren om nieuwe associaties te beschrijven. Brun-Hool spreekt in dit verband van *Fragmentgesellschaften*. Hij onderscheidt hierbij twee mogelijkheden: *Rumpfgesellschaften* en *Restgesellschaften*. Onder *Rumpfgesellschaften* worden onvolledig ontwikkelde pionierbegroeiingen verstaan die nog geen kentaxa op associatieniveau bezitten, terwijl met *Restgesellschaften* restanten van voordien goed ontwikkelde gemeenschappen worden bedoeld. Deze *Fragmentgesellschaften* vertegenwoordigen een eigen, kenmerkend milieu en hebben in zekere zin ook een eigen areaal. Brun-Hool onderscheidt bijvoorbeeld een *Sonchus asper-Chenopodion*-Gesellschaft, waaronder een begroeiingstype wordt verstaan zonder eigen kensoorten dat op grond van zijn soortensamenstelling tot het *Eu-Polygono-Chenopodion polyspermi* (klasse *Stellarietea mediae*) gerekend kan worden. *Sonchus asper* (Gekroesde melkdistel) heeft hierin een hoge presentie. In Noordwest-Zwitserland komt dit vegetatietype algemeen en over grote oppervlakten voor.

Ook in Nederland is over deze materie al vroeg discussie ontstaan. Barkman et al. (1958) introduceerden de term 'coenotype', naar analogie van de term 'oecotype'. Hieronder verstaan zij een speciaal geval van een coenon. Het begrip is van toepassing wanneer een eenheid niet als associatie (of een lagere eenheid) beschreven kan worden (zie ook Barkman 1958). Zij merken op dat de mogelijkheid om dergelijke eenheden als 'sociatie' aan te duiden niet aanwezig is, wanneer er geen dominant aanwezig is. Van Leeuwen (1958) brengt bezwaren in tegen het gebruik van de term 'coenotype' en stelt in de plaats daarvan de term 'consortium' voor. Als voorbeeld noemt hij een consortium van *Lathyrus pratensis* (Veldlathyrus) en *Fritillaria meleagris* (Wilde kievitsbloem), behorende tot de orde van de *Arrhenatheretalia*. In Westhoff & Den Held (1969) werd dit begrip één keer toegepast, in de klasse van de *Querco-Fagetea*: Consortium van *Carex remota* en *Populus nigra*. De term consortium verdient volgens ons echter evenmin aanbeveling aangezien dit begrip in de botanie ook gebruikt wordt om er een symbiotische samenleving mee aan te duiden. Beide termen (coenotype en consortium) hebben in ons land weinig ingang gevonden.

De deductieve methode volgens de nomenclatuur van Kopecký en Hejný werd voor het eerst toegepast bij de classificatie van nitrofiele zoomgemeenschappen behorend tot de klasse *Galio-Urticetea*, waarvan hierboven enkele voorbeelden worden gegeven (Kopecký & Hejný 1971, 1973). Al snel echter werd de methode ook in het buitenland en met name in Nederland overgenomen.

In ons land, waar eertijds plantensociologisch verzadigde gemeenschappen als gevolg van eutrofiëring, verdroging, verzuring en versnippering op veel plaatsen sterk zijn verarmd, bestond behoefte aan een dergelijke methode; bovendien bestonden er goede contacten met Tsjechische onderzoekers. Braakhekke & Braakhekke-Ilsink (1974, 1976) pasten de deductieve methode toe bij de bewerking van zoomgemeenschappen, evenals Van Gils et al. in 1975 en Van Gils & Keysers in 1978. Bruens et al. (1975) maakten van de methode gebruik voor de classificatie van jonge, gestoorde bossen. Strijbosch (1976) toonde in zijn dissertatie over de vegetatie van de Overasseltse en Hatertse Vennen aan dat de methode ook van nut kan zijn bij de studie van meer natuurlijke begroeiingen. Sýkora & Westhoff pasten in 1979 de methode toe bij een onderzoek naar droge stroomdalgraslanden. Sýkora (1983) volgde deze werkwijze ook bij de beschrijving van de contact- en storingsgemeenschappen van het verbond *Lolio-Potentillion anserinae*, en onlangs voor de classificatie van de plantengemeenschappen van de Nederlandse wegbermen (Sýkora et al. 1993).

Voor Tsjechië en Slowakije moeten naast Kopecký en Hejný ook Husaková (o.a. 1978), Sandová (1978) en Mucina (1982a,b) worden genoemd. De belangrijkste toepassingsgebieden van de deductieve methode zijn de syntaxonomische studies van wegbermen en ruderale begroeiingen. Sinds het eind van de jaren zeventig vindt de methode ook in andere landen op ruime schaal ingang. Slechts enkele voorbeelden worden hier gegeven: Passarge (1979) in Oost-Duitsland, Olsson (1978) in Zuid-Zweden, Sudnik-Wojcikowska (1987) in Polen, en Brandes (1981), en Ullmann & Heindl (1987) in West-Duitsland. Vevle (1988) gebruikte de deductieve methode voor het beschrijven van antropogeen beïnvloede plantengemeenschappen in Noorwegen. In Frankrijk werd de methode toegepast door Heindl & Ullmann (1991) en door Schaminée (1993a).

8.5 Rompgemeenschappen en derivaatgemeenschappen

Onze ideeën over het toepassen van de deductieve methode stemmen in grote lijnen overeen met die van Kopecký



Foto 8.4. In berkenbroekbos in het laagveengebied ontwikkelt zich plaatselijk een derivaatgemeenschap met in de struiklaag de uit Noord-Amerika afkomstige Zwarte appelbes: DG Aronia x prunifolia-[Betulion pubescentis].

en Hejný. Slechts op enkele punten bestaan kleine verschillen in opvatting.

De keuze van de term *Basalgesellschaft* achten wij weinig gelukkig. In de reeds genoemde studie door Sýkora & Westhoff van stroomdalgraslanden (1979) stellen de auteurs voor de term *Basalgesellschaft* c.q. 'basisgemeenschap' te vervangen door 'rompgemeenschap'; de eerstgenoemde term achten zij niet gelukkig omdat het woord basaal suggereert dat men te maken heeft met iets oorspronkelijks, iets fundamenteels, terwijl het meestal gaat om een verarming, een door storing teweeggebrachte onvolledigheid. Wij delen deze opvatting. Voor het begrip *Derivatgesellschaft* handhaven we het Nederlandstalige equivalent 'derivaatgemeenschap'.

Doorslaggevend ten aanzien van de vraag of men in een voorkomend geval te maken heeft met een basisgemeenschap dan wel met een derivaatgemeenschap is, volgens Kopecký en Hejný, de syntaxonomische status van de soort of soorten die het vegetatietype karakteriseren (en gewoonlijk domineren). Betreft dit geen ken- of differentiërende soort(en) van de hogere eenheid waartoe de gemeenschap gerekend wordt, dan spreken zij van derivaatgemeenschappen; hierbij is altijd sprake van (een) dominante soort(en). Basisgemeenschappen kunnen eveneens door een of meer dominanten beheerst worden, maar dan betreft het wel ken- of differentiërende taxa van de hogere eenheid waartoe de gemeenschap gerekend wordt (Kopecký & Hejný 1978; zie § 8.3). Zoals eerder opgemerkt (§ 8.2) wordt onzes inziens ook hier te weinig uitgegaan van de gehele floristische samenstelling en te zeer de nadruk gelegd op de aanwezigheid van ken- en differentiërende taxa. Het onderscheid tussen basis- en derivaatgemeenschappen kan naar onze mening beter gebaseerd worden op het 'klasse-eigen' (bij rompgemeenschappen) dan wel 'klasse-vreemd' (bij derivaatgemeenschappen) zijn van de aspectbepalende of dominante soorten. Onder een klasse-eigen soort verstaan wij een soort die volgens de syntaxonomische opvatting van het systeem waaraan gerefereerd wordt (bijv. De Vegetatie van Nederland) in de klasse in kwestie een presentie van minimaal 10% heeft. Het dominant worden van agriofyten



Foto 8.5. Op kaal en kalkrijk duinzand is Ononis repens (Kruipend stalkruid) één van de eerste soorten die zich weet te vestigen; er is nog geen sprake van een verzadigde gemeenschap.

bijvoorbeeld leidt tot het onderscheiden van derivaatgemeenschappen, maar wanneer soorten die altijd al als begeleiders aanwezig waren tot dominantie komen, hebben we te maken met klasse-eigen soorten en dan onderscheiden we rompgemeenschappen. Over de beoordeling van het klasse-eigen dan wel klasse-vreemd zijn van soorten is meestal ook minder discussie dan over de vraag over de syntaxonomische status binnen de klasse. Men is dus voor het maken van een keuze (RG versus DG) minder afhankelijk van de mening van de auteur die het syntaxonomisch overzicht van een bepaald gebied heeft samengesteld.

De deductieve methode is ontwikkeld en vruchtbaar gebleken voor de classificatie van sterk door de mens beïnvloede vegetatietypen (zie § 8.3). Voor de classificatie van min of meer natuurlijke vegetatietypen waar instabiele (pionier)omstandigheden heersen lijkt toepassing van deze deductieve methode echter eveneens mogelijk (zie ook Bergmeier et al. 1990).

Tot nu toe vond classificatie van niet-antropogene, maar plantensociologisch wel onverzadigde gemeenschappen plaats door de methode van de Frans-Zwitserse school te combineren met die van de Scandinavische school. Deze combinatie werd reeds in 1937 door Nordhagen voorgesteld en is in Nederland voor het eerst toegepast door Westhoff (1949b) voor soortenarme begroeiingen van open water en moerassen, met name van oligotrofe milieus waar de afzonderlijke etages gekenmerkt worden door het optreden van een dominant. Zo beschrijven Westhoff & Den Held (1969) een Sociatie van *Sphagnum cuspidatum* en een Sociatie van *Eriophorum angustifolium* en *Sphagnum apiculatum*. Omwille van de duidelijkheid vermeldt Strijbosch (1976) achter door hem beschreven sociaties de naam van het syntaxon (verbond) waartoe de sociatie gerekend kan worden, waarbij hij dezelfde notatie toepast als wordt voorgesteld door Kopecký en Hejný. Zo onderscheidt hij een Sociatie van *Glyceria maxima* [*Phragmition*] en een Sociatie van *Carex rostrata* en *Sphagnum cuspidatum* [*Rhynchosporion albae*].

Het is mogelijk om de min of meer natuurlijke, maar zeer soortenarme vegetatietypen die niet op associatieniveau te plaatsen zijn op dezelfde manier te beschrijven als de verarmde, door de mens beïnvloede vegetatietypen. In vrijwel alle gevallen komt het erop neer dat de sociaties (en consociaties) opgevat kunnen worden als rompgemeenschappen; slechts bij uitzondering is sprake van derivaatgemeenschappen. De hier voorgestelde synthese tussen de deductieve methode in haar oorspronkelijke vorm en de methode van de Scandinavische school is noodzakelijk. Ten eerste overlappen de twee benaderingswijzen elkaar, zodat het toepassen van beide methoden binnen één classificatiesysteem tot onduidelijkheid leidt. Een begroeiing die gedomineerd wordt door *Glyceria maxima* (Liesgras) bijvoorbeeld kan worden geclassificeerd als de Sociatie van *Glyceria maxima* maar ook als RG *Glyceria maxima*-[*Phragmition*]. Ten tweede is geen van beide methoden adequaat voor het beschrijven van het totaal aan onverzadigde gemeenschappen.

Gezien het voorafgaande worden de begrippen rompgemeenschap respectievelijk derivaatgemeenschap nu als volgt gedefinieerd (fig. 8.3; zie ook fig. 8.1 en 8.2):

Een rompgemeenschap (*Rumpfgesellschaft*, *frame community*, *groupement résiduel*), af te korten als RG, is een fytocoenon dat slechts is opgebouwd uit ken- en differentiërende taxa van eenheden boven het associatieniveau en uit begeleidende taxa, waarbij eventueel aanwezige dominanten klasse-eigen taxa zijn. Een voorbeeld is de RG *Holcus lanatus*-[*Molinietalia*], een graslandtype waarin *Holcus lanatus* (Gestreepte witbol) tot dominantie is gekomen als gevolg van ontwatering. Een voorbeeld van een rompgemeenschap in meer natuurlijke omstandigheden treffen we aan in jonge trilvenen, waar de verlanding begint met 'vloertjes' van *Menyanthes trifoliata* (Waterdrieblad), eventueel samen met *Potentilla palustris* en *Carex rostrata* (Snavelzegge). Deze gemeenschap kan beschreven worden als een RG *Menyanthes trifoliata*-[*Parvocaricetea*]. Een voorbeeld van een rompgemeenschap zonder dominanten is de door *Holosteum umbellatum* (Heelbeen) gekenmerkte pioniergemeenschap van oude begraafplaatsen in Midden-Limburg (Hermans & Schaminée (1990); deze kan dan worden beschreven als

RG *Holosteum umbellatum*-[*Koelerio-Corynephoretea*].

Een derivaatgemeenschap (*Derivatgesellschaft, derivate community, groupement dérivat*), af te korten als DG, is een fytocoenon dat slechts is opgebouwd uit ken- en differentiërende taxa van eenheden boven het associatieniveau en uit begeleidende taxa, waarbij de aanwezige dominant (of dominanten) klasse-vreemde taxa zijn. Gewoonlijk is de oorspronkelijke vegetatie antropogeen beïnvloed en sterk verarmd. Zo veroorzaakt de vestiging van *Robinia pseudo-acacia* (Robinia) in Zuidlimburgse hellingbossen een verhoging van het stikstofgehalte van het substraat (aangezien de soort in symbiose leeft met *Rhizobium*-bacteriën), waardoor zich ook nitrofiele soorten als *Urtica dioica* (Grote brandnetel), *Galium aparine* (Kleefkruid) en *Aegopodium podagraria* (Zevenblad) vestigen. Hierdoor worden kenmerkende soorten van bijvoorbeeld het *Melico-Fagetum* (klasse *Querco-Fagetea*) als *Melica uniflora* (Eenbloemig parelgras), *Galium odoratum* (Lievevrouwebedstro) en *Sanicula europaea* (Heelkruid) geleidelijk verdrongen. We spreken nu van een DG *Robinia pseudo-acacia*-[*Fagetalia*]. Een tweede voorbeeld is de DG *Nymphaea alba*-[*Scheuchzerietea*] die kan optreden in de diepere delen van vennen na eutrofiëring. De Waterlelies (die soms ter verfraaiing van het landschap door de mens zijn aangeplant) groeien samen met soorten als *Juncus bulbosus*, *Carex rostrata*, *Sphagnum cuspidatum* en *Sphagnum denticulatum*.

Een bijzonder geval doet zich voor wanneer plantensociologisch onverzadigde gemeenschappen - louter op grond van hun soortensamenstelling - slechts op een hoog syntaxonomisch niveau zijn in te delen, ofschoon in het gebied van onderzoek slechts één associatie van de desbetreffende hogere eenheid voorkomt. Wij geven er in zo'n geval de voorkeur aan om te spreken van rompgemeenschappen en niet van associatiefragmenten.

Wanneer bijvoorbeeld in een Zuidlimburgse wegberm de combinatie *Brachypodium pinnatum* (Gevinde kortsteel; dominant) met *Centaurea scabiosa* (Grote centaurie), *Pimpinella saxifraga* (Kleine bevernel), *Linum catharticum* (Geelhartje), *Sanguisorba minor* (Kleine pimpernel) en *Leontodon hispidus* (Ruige leeuwetand) wordt aangetroffen, zou men deze begroeiing kunnen beschouwen als een fragmentair ontwikkeld *Gentiano-Koelerietum* (klasse *Festuco-Brometea*). De combinatie van deze soorten is kenmerkend voor het *Mesobromion*, een verbond waarvan in Zuid-Limburg slechts één associatie voorkomt. Een overeenkomstige begroeiing elders in Europa is evenwel niet zomaar tot deze associatie te rekenen. We spreken in beide gevallen van een rompgemeenschap: RG *Brachypodium pinnatum*-[*Mesobromion*].

Een ander voorbeeld vinden we in het *Hydrocharition* (klasse *Potametea*). Wanneer in een poeltje of slootje enkele exemplaren van *Hydrocharis morsus-ranae* (Kikkerbeet) en enkele graminoïde *Potamogeton*-soorten worden gevonden, zouden we dit in Nederland kunnen beschouwen als een fragment van het *Stratiotetum*, op grond van de tot voor kort gehuldigde opvatting dat dit in ons land de enige associatie van het verbond zou zijn (Westhoff & Den Held 1969; Schaminée et al. 1990). In Midden-Europa daarentegen is dat niet mogelijk omdat hier als tweede associatie van het verbond ook het *Trapetum natantis* voorkomt. Ook hier spreken we in beide gevallen van een rompgemeenschap: RG *Hydrocharis morsus-ranae*-[*Hydrocharition*]. In de meest recente herziening van de klasse *Potametea* (Deel II, De vegetatie van Nederland) geldt dit voorbeeld echter niet meer omdat de inhoud van het verbond is gewijzigd. Naast het *Stratiotetum* (=*Hydrocharito-Stratiotetum*) wordt hier binnen het *Hydrocharition* een tweede associatie onderscheiden, het *Utricularietum vulgaris*. Uit dit voorbeeld blijkt dat het onderscheiden van romp- en derivaatgemeenschappen mede bepaald wordt door het syntaxonomische systeem waaraan gerefereerd wordt.

8.6 Oorzaken van het ontstaan van plantensociologisch onverzadigde gemeenschappen

Het feit dat een concrete plantengemeenschap onverzadigd is, kan verschillende oorzaken hebben. Zo kan een fytocoenose aan het begin staan van haar ontwikkeling, kan de groeiplaats te klein zijn, of heeft de mens het milieu

Associatiefragmenten zijn fytocoena, waarin een groot deel van de voor de associatie karakteristieke soortencombinatie ontbreekt, maar de aanwezige soorten toch duidelijk toewijzing tot deze associatie mogelijk maken.

Rompgemeenschappen zijn fytocoena die slechts zijn opgebouwd uit ken- en differentiërende taxa van eenheden boven het niveau van de associatie, alsmede uit begeleidende taxa, waarbij eventueel aanwezige dominanten klasse-eigen taxa zijn.

Derivaatgemeenschappen zijn fytocoena die slechts zijn opgebouwd uit ken- en differentiërende taxa van eenheden boven het niveau van de associatie, alsmede uit begeleidende taxa, waarbij de (altijd) aanwezige dominanten klasse-vreemde taxa zijn.

Figuur 8.3. Definities van de drie typen van onverzadigde gemeenschappen.





Foto 8.6 en 8.7. Goed ontwikkelde akkeronkruidgemeenschappen, zoals het Papaveretum argemones, komen in ons land nauwelijks meer voor; deze associatie op zavelige gronden wordt gekenmerkt door een uitgesproken seizoenperiodiciteit.

direct dan wel indirect ongunstig beïnvloed.

Tijdens de ontwikkeling van een associaat kan er een periode zijn waarin bepaalde soorten zich al hebben kunnen vestigen, waarbij een aantal karakteristieke soorten nog ontbreken. Zo kan voor de meer gevoelige specialisten het milieu nog niet geschikt zijn, of hebben sommige soorten wegens geringere disseminatiecapaciteit de groeiplaats nog niet bereikt. Deze situatie doet zich bijvoorbeeld voor in pionierbegroeiingen wanneer vestiging van soorten plaatsvindt op een voordien onbegroeid terrein. Op kaal en kalkrijk duinzand kunnen soorten als *Carex arenaria* (Zandzegge) en *Ononis repens* (Kruipend stalkruid) snel langs vegetatieve weg zijdelings binnendringen. Wanneer blijkt dat verder ontwikkelde gemeenschappen in de directe omgeving tot het *Tortulo-Phleetum* behoren, kan ook de soortenarme pionierbegroeiing met *Carex* en *Ononis* als een beginstadium en dus als een associatiefragment van het *Tortulo-Phleetum* worden beschouwd. Wanneer blijkt dat een dergelijke begroeiing op veel verschillende plekken zich op die manier manifesteert, zonder de kentaxa *Tortula ruralis* var. *ruraliformis* en *Phleum arenarium* (Zanddoddegras), zodat er sprake is van een fytocoenon, kan men dit vegetatietype als een rompgemeenschap van het *Koelerion albescentis* beschrijven. In veenputten of anderszins ontstane gaten in hoogvenen begint de secundaire verlanding gewoonlijk met *Sphagnum cuspidatum*, die dikke pakketten kan vormen alvorens andere soorten zich vestigen. Dit extreem soortenarme stadium kan worden beschouwd als een rompgemeenschap van de klasse *Scheuchzerietea*.

De groeiplaats kan door ruimtegebrek te klein zijn voor de ontwikkeling of handhaving van een 'volledig ontwikkelde' associatie, waardoor het minimumareaal hier niet wordt bereikt. Wanneer een blauwgrasland als gevolg van verwaarlozing geleidelijk dichtgroeit met struweel en nog slechts enkele vierkante meters grasland resteren, zijn soorten als *Molinia caerulea* (Pijpestrootje), *Danthonia decumbens* (Tandjesgras), *Carex panicea*, *Cirsium dissectum* (Spaanse ruiter) en *Succisa pratensis* (Blauwe knoop) vaak nog aanwezig, terwijl meer gevoelige soorten als *Carex hostiana* (Blonde zegge) en *Carex pulicaris* (Vlozegge) reeds verdwenen zijn. In dergelijke gevallen is er

sprake van een fragment van het *Cirsio-Molinietum* (klasse *Molinio-Arrhenatheretea*). Ook lichtbehoevende gemeenschappen zoals het *Arrhenatheretum elatioris* (klasse *Molinio-Arrhenatheretea*) kunnen verarmd zijn doordat bomen in de directe omgeving eroverheen hangen of anderszins het zonlicht onderscheppen. Zolang enkele van de karakteristieke soorten aanwezig blijven, spreken we nog van een fragment van de associatie. *Knautia arvensis* (Beemdkroon), *Tragopogon pratensis* (Gele morgenster) en *Crepis biennis* (Groot streepzaad) zijn bijvoorbeeld al verdwenen, terwijl *Arrhenatherum elatius* (Glanshaver) en *Heracleum sphondylium* (Gewone berenklauw) nog wel worden aangetroffen.

Talloze voorbeelden kunnen gegeven worden van de verarming van de vegetatie door de mens. Indirect door de ongunstige beïnvloeding van het milieu, zoals eutrofiëring, verdroging, en verzuring, en direct door aanplant van exoten, betreding en door snelle verandering in de landbouwkundige bedrijfsvoering. Het effect van eutrofiëring is dat bepaalde plantesoorten die aan voedselarme milieuomstandigheden zijn gebonden, verdwijnen en dat de vegetatie verarmt. Het eerder genoemde *Cirsio-Molinietum* bijvoorbeeld verandert daardoor in een begroeiing waarin *Agrostis canina* (Moerasstruisgras) of *Holcus lanatus* (Gestreepte Witbol) domineert. Soorten als *Carex nigra* (Zwarte zegge) en *Carex panicea* (Blauwe Zegge) weten zich te handhaven, maar de exclusieve en selectieve kentaxa zijn verdwenen. Bekend is ook de vergrassing van onze droge heidevelden waardoor de associatie *Genisto-Callunetum* (klasse *Calluno-Ulicetea*) degenereert tot een dichte mat van *Deschampsia flexuosa* (Bochtige smele). De onkruidgemeenschappen zijn sterk verarmd door ingrijpende veranderingen in de landbouw, met als hoofdkenmerken: schaalvergroting, overbemesting, zuivering van het zaaigoed en veelvuldig gebruik van herbiciden. Een voorbeeld van een fragment van een onkruidgemeenschap wordt gegeven door Strijbosch (1976). In de omgeving van de Hatertse Vennen bij Nijmegen kan een aantal akkers, met soorten als *Apera spica-venti* (Windhalm), *Polygonum convolvulus* (Zwaluwtong), *Veronica arvensis* (Akkerereprijs) en *Erophila verna* (Vroegeling), geclassificeerd worden als een fragment van het *Papaveretum argemones* (klasse *Stellarietea mediae*). *Papaver argemone* (Ruige klaproos) en *Arabidopsis thaliana* (Zandraket) zijn nog aanwezig maar de meer bijzondere soorten, waaronder *Veronica triphyllos* (Handjesereprijs), *Anthemis arvensis* (Valse kamille) en *Holosteum umbellatum* (Heelbeen), ontbreken. In de meeste gevallen zijn de akkerbegroeiingen in ons land echter zo sterk verarmd dat zelfs geen sprake meer is van associatiefragmenten (Sissingh 1950; zie ook Hermans & Schaminée 1989). Veel van de huidige akkeronkruidgemeenschappen zijn dan ook slechts als rompgemeenschappen te classificeren.