
11. VEGETATIESTRUCTUUR

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

11.1 Inleiding

Behalve de floristische samenstelling kunnen ook structuurparameters worden gebruikt om de vegetatie in te delen. De studie van de structuur van plantengemeenschappen wordt ook wel symmorphologie genoemd. De term vegetatiestructuur in algemene zin heeft echter weinig inhoud, als daarbij niet wordt aangegeven van welke aspecten van de vegetatie wordt uitgegaan. Het accent kan bij de analyse van vegetatiestructuur liggen op de uiterlijke verschijningsvorm van een begroeiing als geheel; daarnaast kunnen bepaalde deelaspecten van vegetatiestructuur belicht worden. De uiterlijke verschijningsvorm, de fysiognomie, wordt vaak beschreven in termen van gelaagdheid en horizontaal patroon: bij het maken van vegetatieopnamen bijvoorbeeld is een dergelijke beschrijving gebruikelijk. Het biedt de mogelijkheid om de vegetatie in brede categorieën in te delen, zoals bos, struweel, grasland en open pioniervegetatie. Het structuuronderzoek dat uitgaat van deelaspecten van de vegetatie richt zich bijvoorbeeld op de verdeling van individuen binnen de begroeiing (per soort), de dominantieverhouding van soorten, of op de verdeling van groeivormen. Ook de studie naar het gemiddeld aantal soorten, de leeftijdsopbouw, de biomassaverdeling en het levensritme van plantengemeenschappen wordt gezien als onderdeel van het structuuronderzoek. Zelfs de floristische samenstelling wordt door sommigen als een structuurkenmerk opgevat.

Een nadeel van het gebruik van structuurkenmerken voor classificatie is dat ze ten dele een 'fenotypisch' karakter hebben en sterk door het beheer beïnvloed worden; de soortensamenstelling zou men daarentegen als het 'genotype' van een fytoceenon of fytoceenose kunnen beschouwen. Structuurwijziging treedt bijvoorbeeld op bij het maaien van een hooiland; later in het seizoen, wanneer het grasland wordt nabeweid treedt opnieuw verandering op. De structuur verandert sterk, terwijl bijna alle soorten gedurende het hele vegetatie seizoen herken-

baar zijn, dat wil zeggen dat de floristische samenstelling zich nauwelijks wijzigt. Een ander voorbeeld is de omzetting van opgaand bos in hakhout. Structureel gezien behoort dit hakhout de eerste jaren na de kap tot de struweelformatie, terwijl er floristisch weinig verschil bestaat met het bostype waarvan het is afgeleid.

Vegetatiestructuur kan zowel morfologisch als functioneel worden benaderd. Onder het eerste verstaan we de analyse van de ruimtelijke plaats, de afmetingen en de hoeveelheden van onderdelen van de vegetatie, bijvoorbeeld de hoogte van de houtige planten, de dikte van de stammen, de afmetingen van de kronen, en de verticale opbouw van de vegetatie (ook wel stratificatie genoemd). De morfologische vegetatiestructuur wordt mede bepaald door soortspecifieke kenmerken. Bij de functionele benadering gaat het om de morfologische aanpassingen van de vegetatie aan de milieuomstandigheden, tot uitdrukking komend in bijvoorbeeld de verhouding kiemplanten-jonge bomen, de verhouding tussen eenjarigen en overblijvende planten of het aandeel van xerofyten in een begroeiing. De functionele kenmerken houden verband met de vegetatiestrategie bij het zich zelf handhaven van de fytoceenose onder de gegeven milieuomstandigheden.

Morfologische structuur van vegetatie wordt door Barkman (1979) onderverdeeld in textuur en structuur in engere zin. Textuur wordt gedefinieerd als de samenstelling van de vegetatie op basis van morfologische kenmerken, ongeacht de plaats die deze kenmerken in horizontale of verticale richting in de vegetatie innemen. Voorbeelden van textuurkenmerken zijn: bladgrootte, bladvorm, beharing, wijze van vertakking, aanwezigheid van stekels en doornen, en mate van succulentie. Structuur (in engere zin) heeft dan betrekking op de ruimtelijke verdeling van de textuurkenmerken. Zo is een groeivormenspectrum een deel van de textuur van een fytoceenose, terwijl de verdeling van de groeivormen over verschillende lagen of over verschillende eenheden van een horizontaal patroon tot de beschrijving van de structuur van de vegetatie



Foto 11.1. Vergraste heide en natte laagte met *Eriophorum angustifolium* (Veenpluis); horizontale patronen in de vegetatie zijn, afhankelijk van het jaargetijde, goed of minder goed waarneembaar.

behoren. De meeste auteurs hanteren het begrip structuur evenwel in de brede betekenis, dat wil zeggen tevens de textuur omvattend.

In dit hoofdstuk ligt het accent op de morfologische structuur van de vegetatie; voor de structuuranalyse op basis van soortengroepen, bijvoorbeeld aan de hand van ecologische spectra, wordt verwezen naar hoofdstuk 15. Allereerst wordt in paragraaf 11.2 ingegaan op de horizontale en de verticale component van vegetatiestructuur. In paragraaf 11.3 worden de textuurparameters verder uitgewerkt, en in paragraaf 11.4 wordt ingegaan op de betekenis van de vegetatiestructuur voor de andere componenten van het ecosysteem. De verschillende pogingen om op basis van structuurkenmerken classificatiesystemen te ontwikkelen, zonder daarbij acht te slaan op de floristische samenstelling, worden in paragraaf 11.5 toegelicht. Gedurende de tweede helft van deze eeuw zijn kenmerken van vegetatiestructuur ook binnen de Frans-Zwitserse school in toenemende mate betrokken bij de classificatie van plantengemeenschappen. Deze ontwikkeling (§ 11.6) heeft zowel betrekking op de afbakening van syntaxa als op hun onderlinge rangschikking. In paragraaf 11.7 wordt op deze ordening naar toenemende complexiteit (sociolo-

gische progressie) nader ingegaan en worden de verschillende mogelijkheden besproken om syntaxonische eenheden boven de klasse te onderscheiden.

11.2 Vegetatiepatroon en gelaagdheid

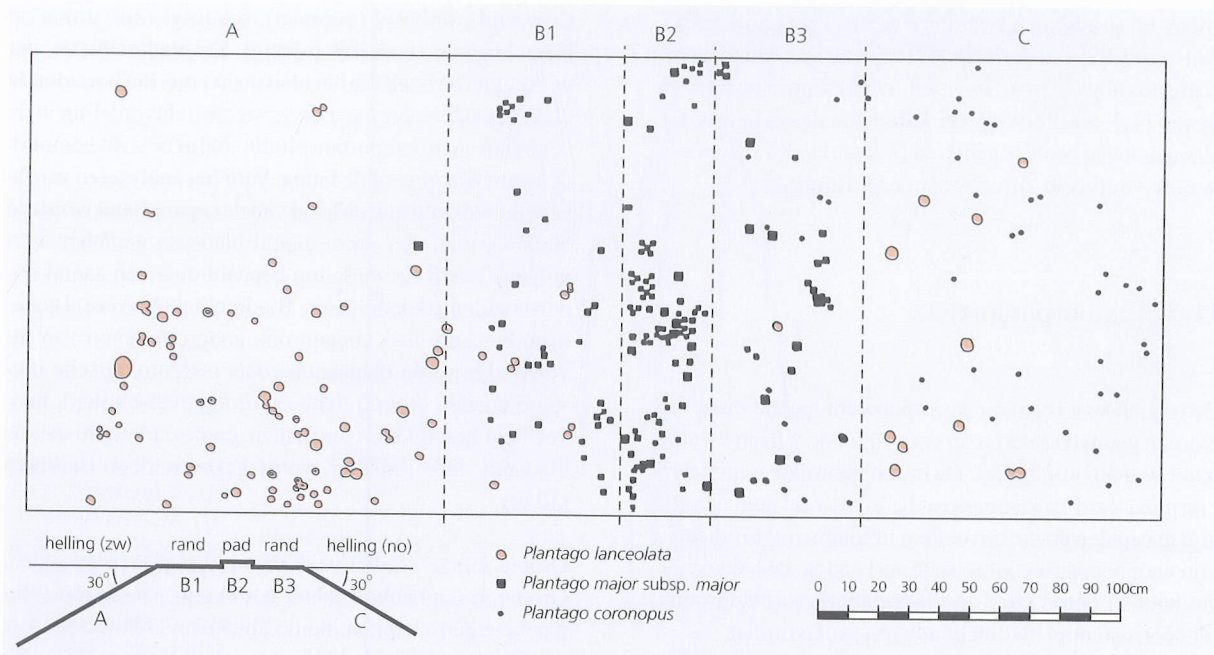
De morfologische structuur van vegetatie kan worden herleid tot een horizontale component, die inzicht geeft in het vegetatiepatroon, en een verticale, die wordt uitgedrukt in de gelaagdheid.

Het vegetatiepatroon is het resultaat van de ongelijke verdeling van de planten over het oppervlak. De verdeling van afzonderlijke soorten kan regelmatig zijn, willekeurig of groepsgewijs. De laatstgenoemde verdeling komt in de natuur veel voor (zie § 5.2.1). Groepsvorming kan ontstaan zijn vanuit één individu waarbij door middel van wortelstokken of bovengrondse uitlopers genetisch identieke polycormen ontstaan, zoals bij *Anemone nemorosa* (Bosanemoon), *Salix repens* (Kruipwilg) of *Prunus spinosa* (Sleedoorn). Groepen van individuen van één soort ontstaan ook omdat in veel gevallen

'de appel niet ver van de boom valt' of wanneer kieming van zaden optreedt die door dieren als voedselvoorraden bijeen werden gebracht. De belangrijkste oorzaak van een groepswijze verdeling van plantesoorten is echter het optreden van ruimtelijke discontinuïteiten in de milieufactoren. Groepsvorming in de vegetatie leidt weer tot het uitsluiten van andere soorten door concurrentie of juist tot vestigingsmogelijkheden voor bepaalde soorten door bescherming (zie § 2.3). Aldus ontstaan grenzen tussen verschillende soortgroepen (zie § 5.2.1 en § 14.2.2), dat wil zeggen er vormen zich patronen in de vegetatie, hetgeen zijn weerslag vindt in een bepaalde ruimtelijke rangschikking van plantengemeenschappen. Een voorbeeld van de samenhang tussen de discontinue verspreiding van plantesoorten en milieufactoren wordt gegeven in figuur 11.1 (Blom 1979). De ruimtelijke verdeling van drie *Plantago*-soorten in een transect in de Westduinen van Goeree wordt bepaald door de factoren betreding en reliëf. In het sterkst betreden deel van het transect (een koeiepaadje) domineert *Plantago major* subsp. *major* (Grote weegbree), met uitstralingen ter weerszijden van het pad. *Plantago coronopus* (Hertshoornweegbree) komt uitsluitend voor op de noordoost-geëxponeerde helling, terwijl *Plantago lanceolata* (Smalle weegbree) minder selectief is en een zeker optimum heeft op de zuidwest-geëxponeerde helling. De systematische bestudering van de ruimtelijke rangschikking van plantengemeenschappen wordt wel synsociologie genoemd, een betrekkelijk jonge

discipline die vooral in Duitsland in de belangstelling staat (o.a. Tüxen 1979; Wilmanns 1993). Evenals in de klassieke plantensociologie vormen vegetatieopnamen de basis van het onderzoek, maar in plaats van het relatieve aandeel van soorten wordt de kwantitatieve verdeling van plantengemeenschappen binnen een bepaald proefvlak (veelal met een oppervlakte van enkele hectaren) beoordeeld. Op grond van tabellarische vergelijking kunnen vervolgens complexen van gemeenschappen worden beschreven, zogenaamde sigmasyntaxa of sigmeten. Ofschoon de 'sigma-benadering' op zichzelf vruchtbaar is en veel inzicht verschaft in de landschap-ecologische samenhangen en de grotere landschappelijke eenheden (zie o.a. Doing 1988; Vos & Stortelder 1992), heeft de formalisering ervan in een classificatiesysteem (gebaseerd op kensyntaxa en differentiërende syntaxa) nauwelijks praktische betekenis.

Wanneer een dominante factor in één bepaalde richting varieert, kan dit leiden tot zonatie in de vegetatie, dat wil zeggen tot een gordelvormige rangschikking van fyto-coenosen. In het gebergte bijvoorbeeld zien we een duidelijke zonering van laag naar hoog; achtereenvolgens betreft dit loofhout, naaldbout, struweel, gesloten grasland, open begroeiingen met kussenplanten, en tenslotte een spaarzame vegetatie met mossen en lichenen. Ook in ons vlakke land zijn evidente voorbeelden van zonering aanwezig, bijvoorbeeld in niet al te diep voedselrijk water, zoals langs oude rivierarmen en langs de Waddenkust.



Figuur 11.1. Verspreiding van drie *Plantago*-soorten in een transect loodrecht op een koeiepaadje in de Westduinen van Goeree (naar Blom 1979).



Foto 11.2. Groepsvorming van *Salix repens* (Kruipwilg) in de duinen van Douaghty in Westerland.

Dominante factoren in de genoemde voorbeelden zijn respectievelijk: hoogteligging, waterdiepte en overstromingsduur.

Het aantal lagen in de vegetatie kan sterk uiteenlopen en hangt samen met de formatie. De meest eenvoudig gestructureerde gemeenschappen zijn opgebouwd uit slechts één laag; de meest complexe bestaan uit een groot aantal lagen, bovengronds grofweg te verdelen in verscheidene boom- en struiklagen, kruidlaag en moslaag (zie § 5.3.3). Een voorbeeld van de verticale structuur van een plantengemeenschap (*Elymo-Ammophiletum*) wordt gegeven in figuur 11.2, waar ook de verdeling van de ondergrondse plantedelen in beeld is gebracht (Fukarek 1961). Voor een tweede voorbeeld zij verwezen naar figuur 11.4.

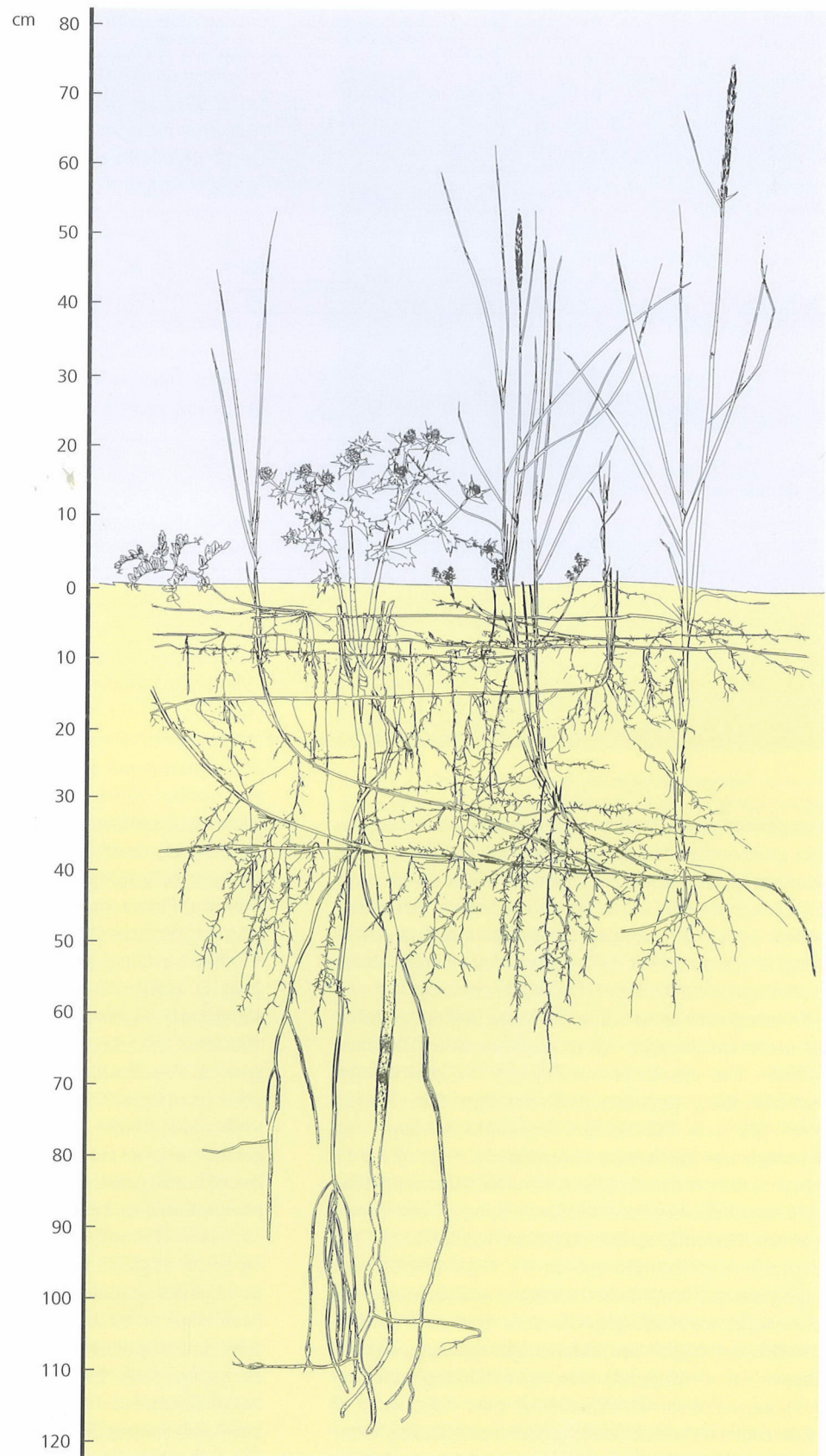
11.3 Textuurparameters

De textuur van vegetatie kan op uiteenlopende manieren worden geanalyseerd en op verschillende wijzen kwantitatief worden uitgedrukt. De meest gebruikte parameters zijn gebaseerd op kenmerken die in het veld gemakkelijk zijn te bepalen en die bovendien in zekere mate indicatief zijn voor bepaalde ecologische verbanden; de belangrijkste hebben betrekking op bladkenmerken (bladgrootte, bladconsistentie, bladinclinatie) en groeivormen.

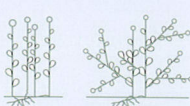
Bladgrootte is een kenmerk dat onder meer gecorreleerd is met het klimaat. Kleine bladeren zijn kenmerkend voor koude en/of droge klimaten, terwijl de grootste bladeren

voorkomen in warme en tevens vochtige gebieden. Binnen één klimaatype wijzen verschillen in bladgrootte onder andere op verschil in voedselrijkdom; zo is een klein bladoppervlak bijvoorbeeld karakteristiek voor veenplanten die met een gering aanbod aan voedingsstoffen moeten zien rond te komen. Ook het textuurkenmerk bladconsistentie houdt zowel verband met de aard van het klimaat als met het type habitat. Onderscheiden bladtypen in dit opzicht zijn: malacofyl (zeer dun en gemakkelijk verterend), orthofyl (normaal), sclerofyl (dik, droog en leerachtig) en succulent (vlezig). De bladinclinatie, dat wil zeggen de hoek die het blad maakt met het horizontale vlak, bepaalt onder meer de verticale lichtverdeling in de vegetatie en de evapotranspiratie: indirect is dit kenmerk ook van belang voor de fauna. Voor het analyseren van de vegetatietextuur aan de hand van deze parameter wordt de bladhoek van een groot aantal bladeren gemeten; vervolgens wordt de verdeling bepaald over een aantal onderscheiden gradenklassen. Bladinclinatie is vooral genetisch bepaald; wel kunnen ook andere factoren van invloed zijn op de bladstand, zoals meteorologische omstandigheden (vooral licht- en droogteverschillen), hoeveelheid beschikbare nutriënten, en de ouderdom van de bladeren. Een indeling wordt gegeven door Barkman (1979).

Groeivormen worden vaak verward met levensvormen. Groeivormen hebben echter betrekking op die morfologische eigenschappen die de algemene architectuur van de plant bepalen, terwijl levensvormen de morfologische uitdrukking zijn van de aanpassing van de plant aan zijn omgeving. Met andere woorden: groeivormen zijn typen



Figuur 11.2. Schematische weergave van de bovengrondse en ondergrondse verdeling van de vegetatie in een met *Ammophila arenaria* (Helm) begroeid duin op het schiereiland Darss in Noordoost-Duitsland (naar Fukarek 1961).

	Wortelrozetplanten (Rosulatae)	Rozetstengelbladplanten (Scaposorosulatae)	Stengelbladplanten (Scaposae)	Toprozetplanten (Epirosulatae)
Met uitlopers (Stoloniferae)	Fragariiden 	Ajugiden 	----	----
Korte wortelstokken (Caespitosae)	Belliden 	Arabiden 	Linariiden/Minuartiiden 	----
Lange wortelstokken (Rhizomatosae)	Oxaliden 	Aegopodiden 	Asperuliden 	Trientaliden 
Zonder wortelstokken, weinig vertakt (Simplices)	Primuliden 	Verbasciden 	Epipactiden 	Eranthiden 
Zonder wortelstokken, sterk vertakt (Ramosae)	----	Ranunculiden 	Gypsophiliden 	----

Figuur 11.3. Groeivormen van rechtopstaande kruiden (naar Barkman 1990b).

van planten met hetzelfde morfologische hoofdpatroon. Het groeivormenconcept is vrij van hypothesen over de aanpassingswaarde aan het milieu, terwijl de levensvorm juist de epharmonie van de plant weerspiegelt. Het onderscheid tussen groeivormen en levensvormen is geheel terug te voeren op het eerder genoemde verschil tussen morfologisch en functioneel bepaalde structuur.

Een overzicht van verschillende in ons land ontwikkelde groeivormensystemen wordt gegeven door Barkman (1990b). Een van de eerste indelingen van groeivormen had betrekking op epilithische wateralgen (Den Hartog 1955, 1959). In 1964 stelden Den Hartog en Segal een typologie op van hogere waterplanten, waarbij zij 11 groeivormen onderscheidten. Van der Maarel (1966b) onderscheidde voor kruidachtige duinplanten acht groeivormen; hetzelfde aantal vinden we bij Londo (1971), eveneens voor duinplanten, en bij Segal (1969) voor muurplanten. Verreweg het meest gedetailleerde en complete systeem wordt gegeven door Barkman (1988b, 1990b). Het betreft een fenotypische indeling, dat wil zeggen dat verschillende, door het milieu bepaalde verschijningsvormen van één erfelijk type (bijv. soort of ondersoort) tot verschillende groeivormen kunnen behoren. Het systeem heeft betrekking op volwassen planten,

met nadruk op kenmerken van bovengrondse delen. Er worden drie hoofdklassen onderscheiden (de errante, adnate en radicante planten) met in totaal 88 groeivormen. Binnen de in de bodem wortelende planten (klasse der radicante planten), die verreweg de grootste groep omvat, wordt een indeling gemaakt in steunafhankelijke en zelfstandige planten. Lager in de groep der zelfstandige planten treffen we de kruiden aan, met daarbinnen bijvoorbeeld weer de ondercategorie van de rechtopstaande kruiden. Van deze laatste groep wordt de verdere indeling gegeven in figuur 11.3, waarin de groeivormen schematisch zijn afgebeeld. De onderverdeling is in hoofdzaak gebaseerd op het al dan niet aanwezig zijn van wortelstokken of bovengrondse uitlopers, en op de wijze waarop de planten bebladerd zijn (met of zonder stengelbladeren).

Op basis van genoemde en andere textuurkenmerken kan de vegetatie systematisch worden geanalyseerd, bijvoorbeeld door de verdeling van groeivormen voor de verschillende vegetatielagen vast te stellen en weer te geven in spectra. Ook kan voor bepaalde parameters (bijv. bladinclinatie) de verdeling van de planten over de verschillende klassen berekend worden en eventueel in grafiek- of tabelvorm worden weergegeven. Voorbeelden

van spectra van textuurkenmerken worden onder andere gegeven door Schaminée (1993a).

Textuuranalyse is een indirecte manier om de vegetatiestructuur te onderzoeken. Een directe methode is het tekenen van dwarsdoorsneden (van de verticale structuur) of van bovenaanzichten (horizontale structuur). In het onderzoek van Fliervoet (1984) wordt de structuur van afzonderlijke graslandtypen op beide manieren geanalyseerd. Zo werd in deze studie de verticale verdeling van de bovengrondse biomassa bepaald, de verdeling van het gewicht van bladeren, stengels en bloeiwijzen, en de hoeveelheid bladoppervlak per grondoppervlak (bladoppervlakindex). Bij wijze van voorbeeld worden in figuur 11.4 enkele resultaten van deze indirecte analyse weer gegeven. Daarnaast werd de structuur direct vastgelegd door middel van profieltekeningen.

11.4 De betekenis van vegetatiestructuur voor plant en dier

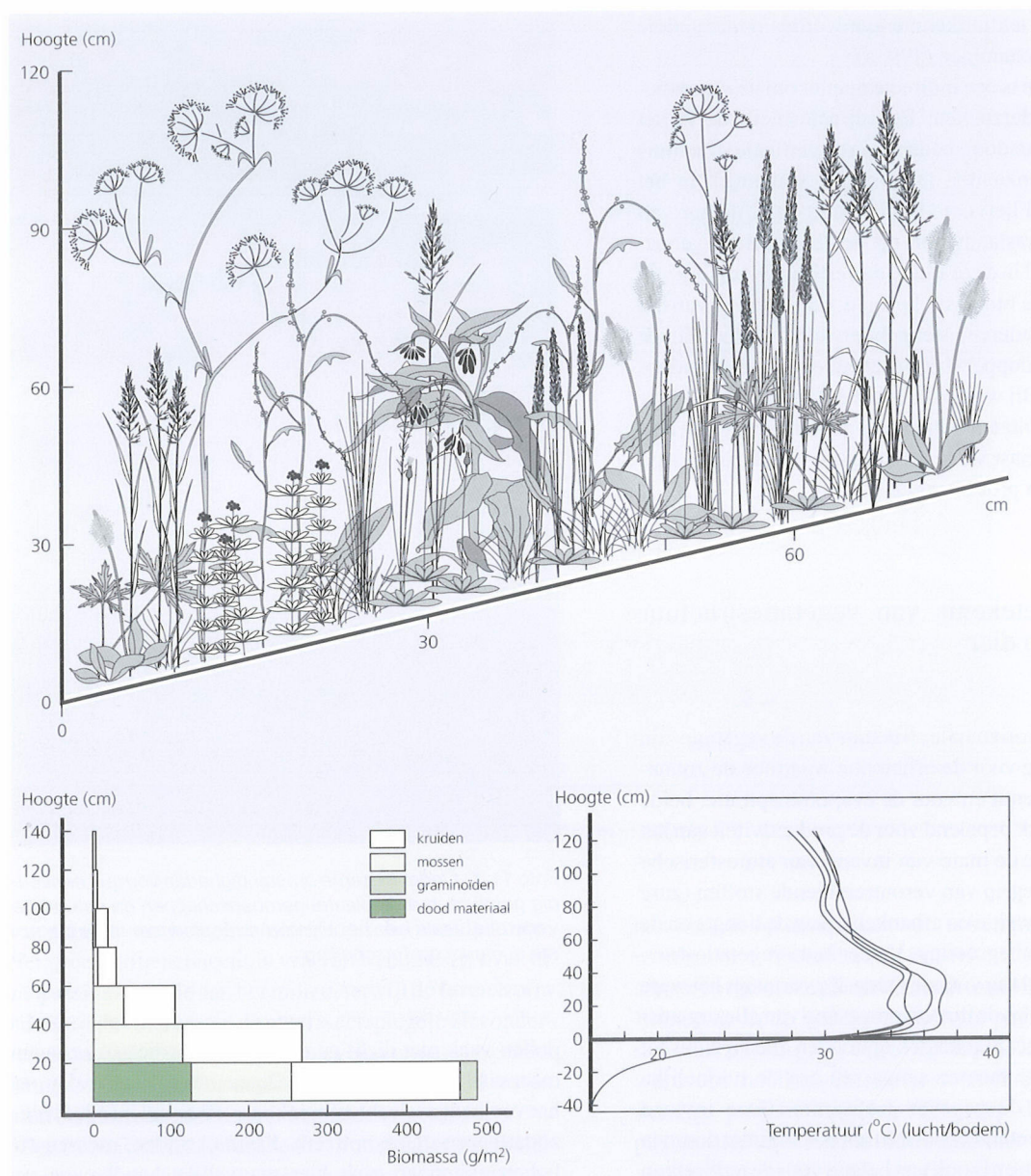
De verticale en horizontale structuur van de vegetatie zijn van groot belang voor de efficiëntie waarmee de zonne-energie wordt benut en voor de evapotranspiratie; beide factoren zijn sterk bepalend voor de productiviteit van het plantendek. Ook de mate van invang van atmosferische stoffen, met inbegrip van verontreinigende stoffen (zure regen, droge depositie) is afhankelijk van de hoogte en de dichtheid van de begroeiing. Verder is de vegetatiestructuur van groot belang voor de fauna. Ze vormt als het ware de architectuur van de directe omgeving van alle organismen die zich in het plantendek ophouden, die zich dus tot op zekere hoogte moeten aanpassen aan de ruimtelijke kenmerken van de gegeven leefruimte. Deze invloed werkt zowel direct (mechanisch) als ook indirect door via het microklimaat, en is ook van belang voor de reducenten van het ecosysteem (schimmels, bacteriën, etc.), en in fytoceosen met verschillende vegetatielagen ook voor de ondergroei. We geven hier slechts enkele voorbeelden (zie Barkman 1979, 1990b).

De meest voor de hand liggende vorm van directe, onderlinge beïnvloeding van planten is uitsluiting door het vormen van een moeilijk doordringbare structuur (zie ook het verschijnsel interactie; hfst. 2). Planten die dichte tapijten vormen en zich snel vegetatief kunnen uitbreiden, kunnen hierdoor voorkomen dat andere planten binnendringen, vooral als hun bladeren horizontaal staan, zoals bij *Hedera helix* (Klimop). Uitsluiting kan ook de vorm aannemen van verstikking, zoals bij *Cladium mariscus* (Galigaan) of bij *Molinia caerulea* (Pijpestrootje). Voor beide soorten geldt dat de spruiten respectievelijk de



Foto 11.3. Onder extreme omstandigheden vormen eenvoudig gestructureerde plantengemeenschappen de natuurlijke vegetatie, zoals hier het *Elymo-Ammophiletum* in de buiteste duinenrij op Terschelling.

pollen vaak niet dicht genoeg opeen groeien om zonder meer uitsluiting te bewerkstelligen, maar dat ze wel grote hoeveelheden slecht afbreekbaar strooisel produceren, zodat accumulatie optreedt. Kleine kruiden, mossen en lichenen kunnen zich hier nauwelijks handhaven: ze worden verstikt. Vergelijkbare voorbeelden van verstikking vinden we onder loofbomen met grote vlakke bladeren, waardoor de strooiselvertering in veel gevallen vertraagd is, zoals het geval is bij niet-indigene soorten als *Castanea sativa* (Tamme kastanje), *Quercus rubra* (Amerikaanse eik) en *Aesculus hippocastanum* (Witte paardekastanje). Dichte doornstruwelen zijn min of meer ondoordringbaar voor grote herbivoren, zodat daar de planten kunnen groeien die geen betreding of begrazing verdragen. Op basis van hetzelfde principe kan vestiging van bepaalde boomsoorten van het eerstvolgende successiestadium uitsluitend in het struweel plaatsvinden, omdat de jonge bomen daarbuiten afgevreten worden. Voor tal van vogels zijn dergelijke struwelen de geschikte broedplaats, respectievelijk schuilplaats, slaapplaats ofwel



Figuur 11.4. Vegetatieprofiel en verdeling van de bovengrondse biomassa van een *Arrhenatheretum elationis* (Ewijk, 7 juni 1980); de figuur rechtsonder geeft het temperatuurprofiel in deze begroeiing weer op vier verschillende tijdstippen in de namiddag (naar Fliervoet 1984).

foerageergebied. De *Prunetalia spinosae* verschillen van de *Quercus-Fagetum*, niet alleen wat betreft de structuur maar ook faunistisch. Voor de avifauna is vele malen aangetoond dat, in situaties waar structuur en soortensamenstelling niet samen opgaan, de relatie van de broedvogelgemeenschappen met de vegetatiestructuur sterker is dan de relatie met op grond van floristische samenstelling onderscheiden plantengemeenschappen (o.a. MacArthur & MacArthur 1961; Blondel et al. 1973). Het kenmerk verdeling van de bladmassa over de vegetatie-

lagen bleek in bossen een van de belangrijkste verklarende factoren. Veel soorten zijn gebonden aan de aanwezigheid van bepaalde vegetatielagen, bijvoorbeeld de struiklaag (Fitis, Heggemus), de hoge struiklaag/lage boomlaag (Glanskopmees, Zwartkoptuinfluiter), of de boomlaag (Pimpelmees, Grote bonte specht). Weinig soorten zijn zo flexibel dat ze zowel in de struiklaag als in de boomlaag kunnen leven; wel zijn er enkele soorten (Tijftjaf, Zwartkop) die juist deze combinatie nodig hebben (Opdam et al. 1984). Klomp (1953) toonde aan dat

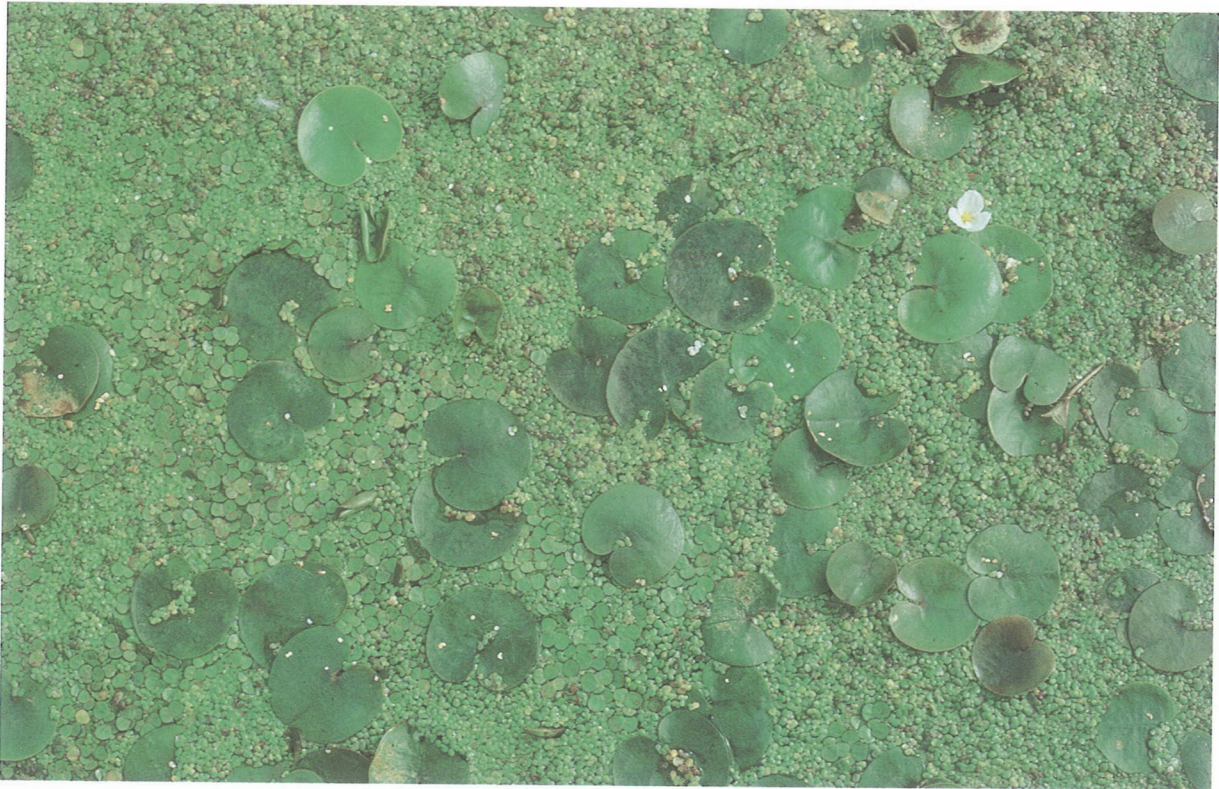


Foto 11.4. Bladvormconvergentie bij *Hydrocharis morsus-ranae* (Kikkerbeet), *Spirodela polyrhiza* (Veelwortelig kroos) en *Lemna minor* (Klein kroos). Verschillende plantensoorten hebben een overeenkomstige morfologische aanpassing (ronde drijfbladeren) aan het leven in voedselrijk, open water.

Kieviten voor de selectie van hun broedplaats voornamelijk afgaan op de structuur van de vegetatie en niet op de floristische samenstelling. De hoogte van het gras omstreeks half mei en de structuur van de zode is bepalend; de vogels bewegen zich moeilijk wanneer het gras hoog en dicht is.

De ontoegankelijkheid van een mostapijt van *Pleurozium schreberi* (Bronsmos) voor loopkevers is vergelijkbaar met de werende invloed van doornstruiken voor herbivoren. Het mostapijt is te los om erover en te dicht om erdoor te lopen, een oorzaak waardoor gesloten, mosrijke heiden met *Empetrum nigrum* (Kraaihei) zo arm zijn aan loopkevers (Den Boer 1967). Heidevelden waar *Calluna vulgaris* (Struikhei) dominant is, zijn daarentegen zeer rijk aan loopkevers; er is hier sprake van een meer open laag van dwergstruiken en daardoor van een veel droger microklimaat. Onder de heide bevindt zich een mozaïek van (dikke) strooiselpakketten en laagblijvende, dicht opeen groeiende mossen waar kevers gemakkelijk overheen kunnen lopen.

De indirecte betekenis van de vegetatiestructuur voor organismen via regulatie van het microklimaat blijkt

onder meer uit het grote aantal publicaties over de invloed van lijnvormige beplantingen op de groei van landbouwgewassen en de betekenis daarvan voor de gewasbescherming (Knol 1991). De invloed van variatie in de vegetatiestructuur op het voorkomen van verschillende plantensoorten is in het veld alom waar te nemen. Zelfs bij één enkele dichte struik in het open landschap wijkt de kruidlaag aan de rand en onder de struik aan de zuidzijde duidelijk af van de plantengroei aan de noordkant van de struik. Vooral langs kusten, waar de wind een belangrijke factor is, kan ook de vegetatie aan de loef- en lijzijde sterk verschillend zijn. Aan de lijzijde zijn de planten niet alleen beter beschermd tegen de wind, maar ook de sneeuw hoopt zich hier op en blijft er langer liggen.

In feite zijn alle stabiele zoom- en mantelgemeenschappen afhankelijk van structuurverschillen in vegetatie. Ook het voorkomen van stratocoenosen berust op de microklimaatregulatie door de hogere vegetatielagen. Diverse bijdragen over het vraagstuk van 'afhankelijke plantengemeenschappen' zijn gebundeld in Barkman & Sýkora (1988). In het natuurtechnisch bosbeheer wordt in productiebossen door middel van het ingrijpen in de vegetatiestructuur met succes een grotere variatie in soorten



Foto 11.5. Bloemrijk, tot meer dan een meter hoog hooiland (*Arrhenatherion elatioris*) op een dijk langs de Waal met onder andere *Knautia arvensis* (Beemdkroon), *Centaurea scabiosa* (Grote centaurie), *Senecio jacobaea* (Jacobskruid), *Rumex thyrsiflorus* (Geoorde zuring) en *Arrhenatherum elatius* (Frans raigras).

en in plantengemeenschappen bewerkstelligd (zie Koop et al. 1990).

11.5 De indeling van vegetatie op basis van structuurkenmerken

Behalve in de plantensociologie is het plantendeel in vele andere takken van wetenschap object van onderzoek: als centraal thema of, binnen het ecologisch onderzoek, als een van de verklarende factoren. Voorbeelden zijn: dier-ecologie, landschapsecologie, cultuurhistorie, landschaps-architectuur en geografie. Vanuit deze disciplines werd getracht de vegetatiestructuur systematisch te benaderen, zodat verschillende begroeiingen met elkaar konden worden vergeleken. Ze vormen een aanvulling op floristische classificatiesystemen, en hebben boven deze laatste het voordeel dat ze niet worden bepaald door historisch-evolutionaire factoren, die op hun beurt weer door fysio-geografische factoren bepaald zijn (bijv. isolatie). Structuur-

indelingen kunnen relevante extra informatie bieden, met name wanneer bij floristische systemen de grens van de mogelijkheden wordt bereikt. Zo kan voor het dier-ecologisch onderzoek een onderverdeling van een syntaxon op basis van structuurkenmerken, zoals de aanwezigheid van natuurlijke holtes in bomen, relevant zijn bij het zoeken naar verbanden tussen het voorkomen van bepaalde diersoorten en de hoedanigheid van de vegetatie. Ook voor het onderzoek van het microklimaat of voor het recreatieonderzoek is kennis van de variatie in de vegetatiestructuur vaak van grotere betekenis dan de kennis van de voorkomende plantesoorten. Voor het vegetatie-onderzoek geldt dat enerzijds in gebieden die zeer soortenrijk zijn, maar waar de kennis van de flora nog onvoldoende is (bijv. delen van de tropen), en anderzijds in zeer soortenarme gebieden de analyse van de vegetatiestructuur veel extra informatie biedt boven een louter floristische benadering.

Voor het maken van vegetatie-indelingen op wereld-schaal is een indeling naar structuur de enige mogelijkheid. Al vroeg werden hiertoe pogingen ondernomen (zie ook hfst. 14). In 1838 voerde Grisebach de term formatie

in, waaronder hij een door de fysiognomie bepaalde vegetatie-eenheid verstond. Bij het vaststellen van de formatie spelen de dominante soorten een belangrijke rol. Het op het formatiebeprijp berustende geheel van kennis wordt formatiekunde genoemd. Diverse systemen werden ontwikkeld als basis voor de vergelijking van grote gebieden. Lam (1949) sprak van een 'macromethode' tegenover de 'micromethode' van de moderne planten-sociologie. Een veel gebruikt voorbeeld van zo'n formatie-systeem is de indeling van Schmithüsen (1959; zie fig. 11.5). De in dit systeem gebruikte namen wekken veelal de indruk, dat de indelingscriteria niet zijn ontleend aan de vegetatiestructuur, maar aan de aard van het milieu. Dezelfde indruk verkrijgt men bij andere, vergelijkbare formatiesystemen. Geografische termen als veen, kust, moeras, toendra, en dergelijke zijn echter onontbeerlijk om te komen tot een begrijpelijke naamgeving van bepaalde formatietypen. Volledig is het systeem van Schmithüsen evenmin als alle andere. Zo ontbreken het fytoplankton, het fyto-edafon en de epifytenbegroeiingen. Ook is de indeling van de hoogvenen en van de water-vegetatie niet bevredigend, en blijven zoomgemeenschappen onderbelicht. Voor een algemeen overzicht is de indeling echter goed bruikbaar. Een andere vegetatie-classificatie op structurele basis is die van Ellenberg & Mueller-Dombois (1967). Hun systeem is zeer gedetailleerd, maar berust ten dele ook op niet-structurele (ecologische) kenmerken.

Fosberg (1967) ontwikkelde een hiërarchische, eveneens algemeen bruikbare vegetatieindeling uitsluitend op basis van structuurkenmerken. Op het hoogste niveau worden drie hoofdgroepen onderscheiden, uitgaande van de horizontale verdeling van de fytomassa. Het betreft: gesloten vegetatie (waar de planten elkaar ten minste in een van de lagen raken of overlappen), open vegetatie (waar de planten gescheiden zijn maar niet verder uiteen staan dan twee keer hun diameter), en spaarzame begroeiingen (waarin deze maat overschreden wordt). Het gaat hierbij om de bovengrondse delen der planten; in open begroeiing kunnen de wortelstelsels elkaar dus wel raken. De hoofdgroepen worden verder onderverdeeld in achtereenvolgens: formatieklasse (bos, struweel, grasland), formatiegroep (loofverliezend/seizoensvariabel versus altijd groen); formatie en subformatie (dominante groei-vorm). Het systeem is algemeen toepasbaar en leidt tot goed vergelijkbare resultaten. In de praktijk blijkt echter ook dat het criterium voor het onderscheiden van de hoofdgroepen niet gelukkig is gekozen. Tussen de voorgestelde hoofdtypen komen veel overgangen voor; bovendien is de keuze of de dichtste vegetatielaag gesloten, open of zeer ijl is tot op zekere hoogte arbitrair; de bedekking is binnen een voorgesteld type vaak zeer variabel en afhankelijk van min of meer toevallige factoren als

recente overbeweiding of insectenplagen.

Voor de Nederlandse vegetatie deed Barkman een eerste poging om deze in te delen in structuurtypen (Barkman 1990c). Hij kwam tot een verfijnde, hiërarchische indeling bestaande uit 6 formatieklassen, 35 hoofdtypen, 72 typen en 144 subtypen. De kleinste eenheden corresponderen soms met associaties of subassociaties, soms met verbonden, maar vaak ook met geen enkel floristisch onderscheiden syntaxon. Geen van de hogere structuureenheden komt met een syntaxon overeen.

Evenals dat geldt voor floristische verschillen, liggen ook aan het optreden van verschillen in de vegetatiestructuur uiteenlopende oorzaken ten grondslag. Schimper (1898) maakte een duidelijk onderscheid tussen (regionale) formaties die door het klimaat bepaald worden en formaties die van elkaar verschillen door het verschil in standplaatsfactoren (fysiografische formaties). Deze gedachtengang komt overeen met de latere inzichten van Whittaker (1974), die op het niveau van plantengemeenschappen een onderscheid maakt in de door het klimaat bepaalde climax (*prevailing climax*) en daarvan afwijkende climaxes, als gevolg van verschillen in bodem (climax-groep) of reliëf (climaxzwerm).

11.6 Structuur als diagnostisch kenmerk in de Frans-Zwitserse school

Zoals eerder opgemerkt kreeg de formatiekunde in de loop van deze eeuw een tegenhanger in de vorm van de plantensociologische benadering, waar de floristische samenstelling tot het belangrijkste classificatiecriterium werd verheven. Op basis van de beide benaderingen werden twee onafhankelijke, maar elkaar aanvullende systemen van classificatie van vegetatie ontwikkeld.

Al in 1909 gaat Warming in op het onderscheid tussen de formatie en de associatie. De vraag bleef echter of het mogelijk zou zijn beide systemen op elkaar af te stemmen, bijvoorbeeld door de hogere syntaxa onder te brengen in formaties. Voor een verder doorgevoerde integratie bleek het echter nodig dat de syntaxonomie zich meer ging richten op de structuur. Doing Kraft (1956) stelde voor om sommige klassen samen te voegen op basis van structurele overeenkomsten, omdat in bepaalde gevallen de scheiding van klassen op louter floristische kenmerken nauwelijks te onderbouwen is en dus tot onbevredigende oplossingen leidt. Een voorbeeld is de sterke onderlinge verwantschap tussen het *Magnocaricion* (*Phragmitetea*), het *Salicion cinereae* (*Franguletea*) en het *Alnion glutinosae* (*Alnetea glutinosae*). Hij werkte het idee van 'hoofd-

I Bossen**A Altijdgroene regenwouden**

- 1 Tropische altijdgroene laagland-regenwouden
- 2 Tropische altijdgroene gebergte-regenwouden
- 3 Subtropische altijdgroene regenwouden
- 4 Altijdgroene regenwouden der gematigde luchtstreken

B Naaldbossen en altijdgroene loofbossen met harde bladeren

- 5 Loofbossen met harde bladeren
- 6 Laurierbossen
- 7 Boreale naaldbossen
- 8 Gebergte-naaldbossen
- 9 Mangrove

C Loofverliezende bossen

- 10 Zomergroene mesofytische loofbossen
- 11 Tropische in de regentijd groene moessonbossen
- 12 Tropische xerofytische bossen

D Extreem xeromorfe bossen

- 13 Bossen bestaande uit gedoornde bomen en succulenten

II Struwelen**A Altijdgroene struwelen**

- 14 Altijdgroene struwelen met brede bladeren
- 15 Naaldkreupelhout en struwelen met ericoide bladeren
- 16 Loofwerpende struwelen

B Extreem xeromorfe struwelen

- 17 Struwelen bestaande uit gedoornde struiken en succulenten

C Loofwerpende struwelen

- 18 Struwelen van zomergroen loofhout in de gematigde en subpolaire zones

III Savannen en steppen**A Savannen (tropische graslanden met verspreide boomgroei)**

- 19 Overstromings-savannen
- 20 Vochtige savannen
- 21 Termieten-savannen
- 22 Droge savannen
- 23 Doornstruik-savannen

B Steppen der gematigde zone

- 24 Prairien of steppen met zwarte aarde
- 25 Droge steppen met kort gras en halfheesters

IV Dwergstruik- en halfheesterformaties**A Halfwoestijnen**

- 26 Dwergstruik-halfwoestijnen
- 27 Halfwoestijnen met pollenvormende grassen
- 28 Succulenten-halfwoestijnen
- 29 Halofyten-halfwoestijnen
- 30 Halfwoestijnen met dwergachtige boomgroei

B Formaties van rotsen en overeenkomstige begroeiingen

- 31 Formaties van rotsen en rotsspleten
- 32 Alpine puinformaties
- 33 Rotstoendra en andere arctische rotsbegroeiingen
- 34 Antarctische formaties van harde kussenplanten

C Garigues, heiden en toendra's

- 35 Garigues
- 36 Alpine gebergteheiden
- 37 Paramo-heiden
- 38 Oceanische heiden der gematigde zone
- 39 Subpolaire heiden, dwergstruiktoendra's
- 40 Lichenentoendra's
- 41 Mostoendra's

D Hoogvenen

- 42 Sphagnum-hoogvenen
- 43 Toendravenen
- 44 Venen bestaande uit harde kussenplanten

V Graslanden en moerassen**A Graslanden**

- 45 Kruidenrijke graslanden: alpenweiden en subpolaire graslanden
- 46 Zilte graslanden
- 47 Overstroomde graslanden
- 48 Vochtige graslanden
- 49 Graslanden op vruchtbare gronden
- 50 Betreden graslanden
- 51 Schrale graslanden
- 52 Droge graslanden

B Moerasland

- 53 Rietland van stilstaand water
- 54 Rietland van stromend water
- 55 Begroeiingen van grote zeggen
- 56 "Strooiselruigten"
- 57 Brongemeenschappen

VI Therofyten-formaties

- 58 "Bloeiende woestijn"
- 59 Periodiek droogvallende niet-zilte wateren
- 60 Akkervegetaties

VII Woestijnen**VIII Formaties der binnenwateren****IX Formaties der zeeën**

Figuur 11.5. Indeling in formaties volgens Schmithüsen (1959).

formatie' als nieuwe hogere eenheid boven de klasse verder uit en gaf aan hoe verschillende klassen, door analyse van de structuur, in de sociologische progressie kunnen worden verenigd, een suggestie die door veel onderzoekers werd overgenomen. Westhoff (1967) constateert dat de ontwikkeling in de Frans-Zwitserse school in de richting is gegaan van het steeds hoger waarden van structuur als diagnostisch criterium.

In principe gaat de Frans-Zwitserse school uit van de hypothese dat verschillen in floristische samenstelling ook de andere kenmerken van plantengemeenschappen representeert, zoals fysiognomie, abiotisch milieu en successiestadium. Dit zou inhouden dat bij een gegeven floristische samenstelling ook een bepaalde morfologische structuur behoort; dit is echter niet altijd het geval. Onder extreme milieuomstandigheden is de invloed van één of enkele factoren zodanig, dat bij de overgang van het ene successiestadium naar het andere de floristische samenstelling zich nauwelijks wijzigt. De soortensamenstelling van bos en van niet-bos (bijvoorbeeld struweel of grasland) zijn dan nagenoeg gelijk. Men spreekt in dergelijke gevallen wel van 'tweelinggemeenschappen' (Hult 1881; Bijhouwer 1926; Katz 1929). Hieronder worden enkele voorbeelden gegeven. In het toendra gebied van Noord-Europa komen de berken- of dennenbossen en de daarnaast gelegen heide in floristisch opzicht sterk overeen; extreme factoren zijn hier de koude winter, de langdurige aanwezigheid van een sneeuwdek en de wind. Hetzelfde verschijnsel doet zich voor in de subalpine zone. Een ander voorbeeld vinden we in West-Ierland; door het extreem oceanische klimaat komen hier binnen en buiten het bos een identieke kruidlaag voor, hetgeen mogelijk is door de hoge luchtvochtigheid. Door de ondoorlatendheid van de grond en de daardoor veroorzaakte extreem sterk wisselende waterstanden is in sommige tropische savannen geen floristisch onderscheid tussen geheel open vegetatie en begroeiing met een spaarzame boomlaag. De structuur van de Mediterrane *garigue* en de *maquis* verschilt sterk door verschil in brandfrequentie, terwijl de groepen van vegetatievormende soorten sterk overeenkomen. Het mediterrane klimaat is bepalend voor deze sterk op elkaar gelijkende floristische samenstelling. Op het vasteland van West-Europa is er weinig onderscheid tussen de ondergroei van een nat beekbegeleidend bos dat tot het *Alno-Padion* gerekend kan worden en de moerasruigte (*Filipendulion*) die op dezelfde standplaatsen voorkomt: de structuurverschillen worden in stand gehouden door beheersmaatregelen als kap en incidenteel maaien; de overeenkomst in soorten-samenstelling wordt bepaald door de extreme standplaatsfactoren.

De classificatieproblemen die voortvloeien uit het niet samengaan van structuurverschillen en floristische verschillen zijn in het verleden op uiteenlopende manieren benaderd. Er doen zich daarbij twee verschillende mogelijkheden voor: men accentueert voor de hoogste niveaus de structuur of men blijft in eerste instantie uitgaan van floristische verschillen.

In het eerste geval worden syntaxa verenigd in hoofdformaties, die vervolgens op basis van floristische criteria verder worden uitgewerkt. Het voordeel hiervan is dat binnen zo'n hoofdformatie een groot aantal soorten als diagnostische soort in aanmerking komt en dat de hoofdgroepen van het systeem op eenvoudige wijze bepaald kunnen worden. Het systeem van Westhoff & Den Held (1969) gaat in principe uit van deze benadering. In navolging van Doing worden hierin op verschillende plaatsen (vooral binnen de bossen en struwelen) gewerkt met differentiërende soorten binnen de hoofdformatie. Dierschke (1992) stelt zelfs voor om uitgaande van hoofdformaties het begrip kensoort opnieuw te definiëren; de beoordeling van de soorten beperkt zich dan tot de trouw aan de binnen de hoofdformatie voorkomende plantengemeenschappen (zie hfst. 6). Deze werkwijze leidt echter tot een sterke inflatie van het begrip kensoort. Het begrip kensoort zou dan namelijk ook op een groot deel van de differentiërende soorten van toepassing zijn en niet langer gekoppeld zijn aan een hoge informatieve inhoud die samenhangt met de grote betekenis voor de milieu-indicatie. Bovendien zouden in dat geval veel soorten als kensoort in aanmerking komen die binnen de desbetreffende klasse juist a-typisch zijn. Zo zouden nitrofiële soorten als *Glechoma hederacea* (Hondsdrif) en *Anthriscus sylvestris* (Fluitekruid) als kensoorten van het *Alno-Padion* opgevat moeten worden.

Het laten prevaleren van structurele overeenkomsten boven floristische verschillen ligt voor de hand bij de indeling van plantengemeenschappen van extreme milieus, waar soortenarme begroeiingen onder min of meer gelijke milieuomstandigheden optreden, maar waar de dominantie der soorten wisselt. De desbetreffende soorten vormen vaak grote monospecifische aggregaten als onderdelen van een grof patroon met scherpe grenzen. Floristisch kunnen hier gemakkelijk aparte eenheden onderscheiden worden; de verschillen gaan echter nauwelijks gepaard met milieuv verschillen. Voor vroegere auteurs was dit vaak de reden om in dergelijke gevallen het onderscheiden van verschillende gemeenschappen te beperken. Later is men -om de principiële reden dat floristische verschillen dienen te overwegen- in veel gevallen wel tot onderverdeling overgegaan. Voorbeelden hiervan zijn: de splitsing van het *Scirpo-Phragmitetum* in twee of meer associaties; de splitsing van het *Salicornio-Spartinetum* in twee klassen,

Thero-Salicornietea en *Spartinetea*; de verdeling van de *Potametea* s.l. in *Ruppietea*, *Charetea* en *Potametea* s.s. Zowel verschil in dominante soort(en) als in levensvormen (zoals eerder gezegd een structuurkenmerk) wegen hierbij zwaar. Het even onvermijdelijke als ongewenste gevolg van een consequente doorvoering van dit principe is echter dat het aantal eenheden sterk toeneemt, zonder dat dit een duidelijke uitbreiding van de toepassingsmogelijkheden met zich meebrengt. Pignatti (1968) spreekt hier van de 'inflatie van hogere eenheden' (zie ook Pignatti et al. 1995). Het syntaxonomisch systeem komt hier aan de grens van zijn doelmatigheid.

Het laten overwegen van structurele criteria boven floristische heeft eveneens geleid tot de genoemde inflatie van de klasse. De afsplitsing van de *Rhamno-Prunetea* van de *Quercu-Fagetea* (Tüxen 1952; Rivas Goday & Borja Carbonell 1961), waarbij de formatie *Aestifruticeta* een syntaxonomische inhoud kreeg, is hiervan een voorbeeld. Andere voorbeelden zijn de syntaxonomische erkenning van de thermofiele zomen als een eigen klasse, de

Trifolio-Geranietea (Müller 1961), en de recente splitsing van de *Nardo-Callunetea* in de drie klassen *Nardetea*, *Calluno-Ulicetea* en *Calluno-Vaccinietea* (De Foucault 1990). In feite wordt hier het principe van de trouw als diagnostisch criterium verlaten.

11.7 Sociologische progressie en eenheden boven de klasse

Binnen een bepaald plantengeografisch gebied (de regio of een onderdeel daarvan) zijn de klassen de hoogste syntaxa en onderling hiërarchisch equivalent. De vraag is vervolgens hoe men de klassen in het systeem onderling rangschikt. In de taxonomie worden de hoogste eenheden, de phyla of stammen, gerangschikt naar de organisatiegraad van de planten. Ook de vegetatieklassen kunnen op basis van toenemende structuurcomplexiteit en andere criteria in het systeem gerangschikt worden; de toename in complexiteit noemt men de sociologische progressie. De beoordeling van de plaats van een syntaxon in deze reeks vindt plaats aan de hand van de volgende criteria: (1) plaatsgebondenheid van individuen en populaties, (2) interferentie (interrelaties) tussen de componenten van de plantengemeenschap, (3) gelaagdheid, (4) de plaats in de successie, (5) de duurzaamheid van de gemeenschap, (6) de sociologische zelfstandigheid (afhankelijke gemeenschappen zoals epifytenbegroeiingen staan lager in de reeks dan het bos waarin ze op de bomen groeien), en (7) de soortenrijkdom. Al sinds de publicatie van de eerste plantensociologische overzichten is het gebruikelijk om de syntaxa (klassen) naar deze criteria te ordenen. Aan het begin van de reeks staan soortenarme, weinig stabiele en uit één vegetatielaag opgebouwde gemeenschappen waarin nauwelijks sprake is van enige structuur (bijv. de meeste kroosgemeenschappen). Vervolgens komen pioniergemeenschappen, waarin de planten slechts losse onderlinge betrekkingen vertonen, zoals akkeronkruidgemeenschappen, ruderaal begroeiingen en begroeiingen van slikken of wadden; voor de volgorde binnen deze nog zeer heterogene groep gelden de criteria stabiliteit van het vegetatiedek, het aantal soorten en het aandeel van de verschillende levensvormen. Via moerasgemeenschappen, graslanden, heiden en struwelen komen tenslotte de bossen, de hoogst ontwikkelde gemeenschappen (Westhoff & Den Held 1969). Ook in het nieuwe overzicht van de plantengemeenschappen van Nederland worden de syntaxa in principe naar sociologische progressie gerangschikt (zie fig. 6.5).

Afhankelijk van de vraag welk criterium men het zwaarst laat wegen, kan de volgorde van de syntaxa enigszins



Foto 11.6. Zoom met bloeiende Hengel (*Melampyrum pratense*) in de Bruuk bij Groesbeek. In formatiesystemen zoals dat van Schmithüsen blijven zoomgemeenschappen veelal buiten beschouwing.



Foto 11.7. Elzenbroekbos (*Alnion glutinosae*) met een ondergroei van *Carex acutiformis* (Moeraszegge), een soort die ook in de *Phragmitetea* tot dominantie kan komen; een groot verschil in vegetatiestructuur gaat niet altijd samen met wezenlijke verschillen in soortensamenstelling.

variëren. Zo plaatst Braun-Blanquet (1928, 1951, 1964) de *Lemnetea* (overwegend éénlagige, drijvende gemeenschappen zonder wortelconcurrentie) vooraan; de *Potametea* brengt hij veel verder in de progressie onder. Westhoff & Den Held (1969) daarentegen plaatsen alle waterplantengemeenschappen aan het begin van de reeks met als argument dat het watermilieu principieel van het terrestrische verschilt, en dat de organisatiegraad van waterplantengemeenschappen anders beoordeeld dient te worden dan de structuur van terrestrische fytoceena. Binnen de categorie van de waterplantengemeenschappen worden in hun systeem de *Lemnetea* echter wel als lager georganiseerd opgevat dan de *Potametea*. Böttcher (1980) heeft het probleem van de progressie uitvoerig behandeld en 21 criteria geformuleerd op grond waarvan hij een volgorde van klassen voorstelt.

Omdat met de toename van de kennis van de vegetatie,

gekoppeld aan de verfijning van de methodiek, het aantal klassen sterk is toegenomen, is het voor het overzicht steeds zinvoller om de klassen tot hogere groepen samen te vatten. In de praktijk wordt dit op drie verschillende manieren benaderd. Men kan de klassen groeperen naar: (1) de formatie, (2) de klassegroep, en (3) de vegetatiekring. De eerste mogelijkheid is onafhankelijk van de omvang van het bestudeerde gebied. De tweede en derde mogelijkheid zijn van belang voor het maken van overzichten van de vegetatie van werelddelen of van de aarde als geheel.

Westhoff & Den Held (1969) hebben de vegetatieklassen samengevat tot hogere eenheden van structureel-fysiognomische aard en deze formaties genoemd. Hun principiële overweging hierbij was dat het doelmatig is om het op inductieve wijze en op grond van de floristische samenstelling opgebouwde systeem van de Frans-Zwitserse school te laten aansluiten bij het deductieve



Foto 11.8. *Cephalanthera damasonium* (Bleek bosvogeltje) is in ons land een zoomplant op kalkrijk substraat en heeft haar optimum in de *Trifolio-Geranietea*.

structureel-fysiognomische systeem van de formatiekunde; hierdoor wordt een overzicht van de vegetatie van de gehele aarde mogelijk, waarbij floristisch onderscheiden eenheden hiërarchisch in het fysiognomische systeem worden ingepast. De auteurs hebben de 38 in hun werk behandelde klassen samengevat tot 13 formaties. De criteria die aan de samenvoeging van de klassen ten grondslag liggen zijn van structurele aard, met inbegrip van het levensvormenspectrum. De enige uitzondering hierop zijn de plantengemeenschappen die op muren voorkomen (klasse 7); deze groep is mede op basis van het type substraat onderscheiden.

Een klassegroep (Braun-Blanquet 1964) bestaat uit klassen die weinig of geen gemeenschappelijke soorten bevatten, maar wel gemeenschappelijke taxa van hogere rang (genus) gemeen hebben, die bestaan uit vicariërende soorten. De klassegroep wordt aangeduid met het suffix *-ea*, in plaats van het suffix *-etea* voor de klassen zelf. Een voorbeeld is de klassegroep van zomergroene loofbossen op voedselrijke gronden in Holarctis, de *Quercus-Fagea*. Kentaxa zijn onder andere *Fagus* en *Fraxinus*. Ook voor

het karakteriseren van klassen wordt wel gewerkt met kentaxa boven het soortsniveau (kengenera), vooral bij soortenarme klassen (bijv. *Spartinetea*). In beide gevallen is sprake van toenadering tot het formatiesysteem. De Foucault (o.a. 1984, 1988) pleit er zelfs voor een klasse te splitsen indien de kentaxa merendeels in vicariërende ondersoorten uiteenvallen. In feite sluiten ook in dat geval de klassen elkaar geografisch uit. Een voorbeeld is de splitsing van subalpien-continentale heiden in een Eurosiberische klasse *Calluno-Vaccinietea* en Japanse klasse *Loiseleurio-Cetrarietea*; alleen *Loiseleuria procumbens* is een gezamenlijk kensoort. In feite vormen deze beide klassen ook een klassegroep.

In het algemeen geldt dat naarmate de structuur van een gemeenschap complexer is, de desbetreffende plantengemeenschappen veeleisender zijn ten opzichte van de hoedanigheid van de standplaatsfactoren en dat de klasse beperkter is in zijn areaal. Zo blijken klassen die relatief hoog in de reeks van de sociologische progressie geplaatst worden veelal tot één plantengeografische regio beperkt te zijn. Tegenover de *Nardo-Callunetea* in de Eurosiberische regio bijvoorbeeld staan de *Cisto-Lavanduletea* in de Mediterrane regio. Omgekeerd wordt dit argument ook gebruikt, bijvoorbeeld om de strikt mediterrane *Quercetea ilicis* niet samen te voegen met de *Quercus-Fagea*. Naast zulke regionale syntaxa staan de pluri-regionale, die meer dan één regio omvatten. Deze komen vooral veel voor onder syntaxa die laag in de reeks van de sociologische progressie geplaatst worden. Een voorbeeld zijn de lager georganiseerde water-, moeras- en kustgemeenschappen, zoals de *Lemnetea*, *Zosteretea*, *Spartinetea*, *Thero-Salicorniete*, *Charetea* en *Potametea*. De gezamenlijke syntaxa van een plantengeografische regio vormen een vegetatiekring. Geografisch valt de vegetatiekring dus samen met de regio; de laatste wordt evenwel floristisch gedefinieerd, terwijl de vegetatiekring een plantensociologisch begrip is. De regionale klassen vormen samen de 'kenklassen' (*Charakterklassen*) van de desbetreffende vegetatiekring. In 1951 heeft Braun-Blanquet voorgesteld om de strikte binding van de vegetatiekring aan één regio te verlaten, in zoverre dat hij in Europa naast de Eurosiberische en de Mediterrane vegetatiekring ook een alpien-subarctische kring onderscheidt. De klassen *Koelerio-Corynephoretea*, *Calluno-Ulicetea*, *Festuco-Brometea*, *Quercetea robori-petraeae* en *Oxycocco-Sphagnetetea* zouden kenklassen zijn van de Eurosiberische kring. Voor de Mediterrane kring onderscheidt Braun-Blanquet de *Crithmo-Staticetea* (o.i. ten onrechte, omdat deze veeleer pluri-regionaal zijn), *Thero-Brachypodiete*, *Cisto-Lavanduletea*, *Ononido-Rosmarinetea*, *Quercetea ilicis*, en voor de alpien-subarctische kring tenslotte de *Salicetea herbaeae*, *Caricetea curvulae* en *Elyno-Sesleriete*.