

Klimaatsverandering en functionele plantengroepen in wetlands



# Klimaatsverandering en functionele plantengroepen in wetlands

Uitwerking functionele plantengroepen voor rivierdynamiek

B.S.J. Nijhof  
G.W.W. Wamelink  
J. Runhaar

Alterra-rapport 1121

Alterra, Wageningen, 2004

## REFERAAT

Nijhof, B.S.J., G.W.W. Wamelink & J. Runhaar, 2004. *Klimaatverandering en functionele plantengroepen in wetlands; Uitwerking functionele plantengroepen voor rivierdynamiek*. Wageningen, Alterra. 84 blz.; 9 fig.; 5 tab.; 95 ref.

Bij het voorspellen van effecten van ingrepen op vegetaties wordt vaak uitgegaan van indicatiesystemen gebaseerd op standplaatscondities. Een andere benadering is het voorspellen van voorkomen van soorten op basis van functionele eigenschappen. In populatie-ecologisch onderzoek gericht op successie wordt dit veel toegepast, e.g. de C-S-R-benadering van Grime. Is een dergelijke benadering een vervanging van of een aanvulling op de bestaande indicatiesystemen? Kan de functionele benadering het hiaat in de voorspelling van het effect van dynamische processen in rivieren, welke met de bestaande indicatiesystemen niet of onvoldoende voorspeld kan worden, opvullen? Wat is de voorspellende waarde van de functionele benadering? In literatuuronderzoek en door middel van een experiment wordt getracht deze vragen te beantwoorden.

Trefwoorden: functionele soortgroepen, uiterwaarden, rivierdynamiek, klimaatverandering, empirische/correlatieve benadering

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door €18,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 1121. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2004 Alterra

Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland

Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: [info.alterra@wur.nl](mailto:info.alterra@wur.nl)

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

# Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	13
1.1 Achtergrond, doelstelling	13
1.2 Relatie met ander onderzoek	14
1.3 Opzet studie	14
1.4 Inperkingen	16
1.5 Opzet rapport	16
2 Functionele biodiversiteit en flora: overzicht bestaand onderzoek	19
2.1 Inleiding	19
2.2 Indeling naar algemene overlevingsstrategieën	19
2.2.1 r- en K-selectie	20
2.2.2 C-S-R systeem (concurrentie – stress – ruderaal)	20
2.3 Indeling strategieën voor specifieke stressfactoren (functionele plantentypen)	24
2.3.1 Belang van doel van indeling	24
2.3.2 Belang van schaalniveau waarvoor indeling gemaakt wordt	25
2.3.3 Voorgestelde indelingen naar functionele plantengroepen	26
2.4 Kenmerken gebruikt voor indeling voor strategieën	26
2.5 Toepassing functionele benadering	28
2.5.1 Klimaat	28
2.5.2 Verstoring en eutrofiëring	29
2.5.3 Beheer	30
2.6 Voorspellende waarde functionele benadering	30
3 Rivierdynamiek en overlevingsstrategieën planten	35
3.1 Theoretisch raamwerk	35
3.2 Rivierdynamiek	36
3.3 Stressfactoren en overlevingsstrategieën van uiterwaardplanten	37
3.4 Toetsing aan verspreiding soorten	41
3.4.1 Selectie soorten	41
3.4.2 Indeling soorten naar stresstolerantie rivierdynamiek op basis van soortskennmerken	41
3.4.3 Validatie	43
4 Discussie	45
4.1 Beperkingen functionele analyse	45
4.2 Functionele eigenschappen en rivierdynamiek: Practische analyse	46
4.3 Functionele eigenschappen en andere stressfactoren	47
4.4 Functionele versus correlatieve benadering	48
5 Conclusies en aanbevelingen	49
Literatuur	51

Bijlage 1	Begrippenlijst	59
Bijlage 2	Soorten die exclusief voorkomen binnen of buiten de uiterwaarden	61
Bijlage 3	Morfologische kenmerken met indicatorwaarde (IW)	63
Bijlage 4	Waardering van de geselecteerde soorten. Naast de waarde per morfologisch kenmerk	71
Bijlage 5	Kans op voorkomen binnen en buiten uiterwaarden	79

## Woord vooraf

Van vele kanten wordt aandacht besteed aan de functionele soortgroepen benadering. De meeste effecten van ingrepen in de standplaatscondities kunnen goed worden voorspeld met de bestaande indicatiesystemen. Er is inmiddels veel onderzoek gedaan en een grote schat aan kennis aanwezig wat betreft vele essentiële factoren, e.g. vochttoestand, pH, nutriënten, begrazing. Bij de momenteel plaatsvindende klimaatveranderingen stuiten we echter op veranderingen van factoren die nog niet eerder zijn waargenomen en ook moeilijk te simuleren zijn. Tevens blijken dynamische processen, als bijvoorbeeld overstromingen langs rivieren, die ook zullen veranderen bij een veranderend klimaat moeilijk tot niet te voorspellen. Door in plaats van naar standplaatscondities te kijken de eigenschappen van soorten welke dienen als een aanpassing aan bepaalde effecten te bekijken kan het effect van de verandering/ingreep wellicht wel voorspeld worden.

In het kader van het overkoepelende<sup>1</sup> SEO-KWABI (Klimaat, Water en Biodiversiteit) wordt gekeken naar de mogelijkheid de functionele benadering toe te passen in onderzoek naar de effecten van klimaatsverandering wat betreft fauna en flora. Deze rapportage is een eerste stap wat betreft de terrestrische flora binnen dat kader. Doordat het onderzoek halverwege werd beëindigd was het niet mogelijk het goed af te ronden en heeft het rapport een voorlopig karakter.

---

<sup>1</sup> SEO-thema's zijn sinds 2004 ondergebracht in de Kennisbasis





## Samenvatting

Bij het voorspellen van de effecten van ingrepen op vegetaties wordt in bestaande modellen (b.v. de Natuurplanner) vaak uitgegaan van indicatiesystemen welke gebaseerd zijn op standplaatscondities. Veelgebruikt zijn de indicatiewaarden van Ellenberg (Ellenberg et al., 2002), en de daarvan afgeleide systemen (MOVE (Bakkenes et al., 2002), landelijk ecotopensysteem). Door Ellenberg zijn soorten op basis van de eigenschappen van de standplaatsen waarop ze worden aangetroffen geordend naar onder meer voedselrijkdom, zuurgraad, vochttoestand, zoutgehalte.

Een heel andere benadering is om het voorkomen van soorten te voorspellen op basis van functionele eigenschappen van de soort, af te leiden uit morfologische en fysiologische kenmerken van de soort. Een dergelijke benadering wordt onder meer toegepast bij populatie-ecologisch onderzoek gericht op successie en het ontstaan van plantengemeenschappen, en wordt ook gebruikt bij onderzoek naar de effecten van klimaatveranderingen op mondiale schaal.

Vraag is in hoeverre een dergelijke functionele benadering kan worden gebruikt als vervanging, dan wel als aanvulling op een benadering via indicatiewaardensystemen. Om deze vraag te beantwoorden is een literatuuronderzoek verricht, gericht op de ervaringen die zijn opgedaan met een functionele benadering bij planten. Daarnaast is ook een experiment uitgevoerd om te zien wat de voorspellende waarde van een functionele benadering is. Geprobeerd is de reactie van planten op rivierdynamiek te voorspellen op basis van eigenschappen van de soorten. Met de bestaande systemen kan deze reactie niet of onvoldoende worden voorspeld, en een functionele benadering zou mogelijk in dit hiaat kunnen voorzien.

### *Literatuur*

Vanuit twee richtingen kan gekomen worden tot de functionele benadering. Aan de ene kant staan de algemene overlevingsstrategieën als gedefinieerd door Grime et al. (1979; C-S-R classificatie) die vooral bedoeld zijn om inzicht te krijgen in de mechanismen die een rol spelen bij successie en het ontstaan van verschillendsoortige plantengemeenschappen. Inzicht in de dynamiek van populaties levert een onderscheid van planten in drie categorieën op, afhankelijk van de mate van stress en verstoring: concurrentiekrachtige – stresstolerante – ruderaal soorten. Uiteindelijk worden 19 functionele typen onderscheiden waaraan, om planten in deze typen te kunnen indelen, makkelijk meetbare planteneigenschappen ('zachte' variabelen) zijn toebedeeld. Het gaat om fysiologische en morfologische kenmerken welke gerelateerd zijn aan levensduur, groeisnelheid, het verkrijgen en vasthouden van bronnen, en moment van reproductie.

Een ander uitgangspunt voor het komen tot functionele groepen is vanuit de praktische wens om de effecten van bepaalde veranderingen (bijvoorbeeld klimaatveranderingen) te voorspellen. Planten worden toebedeeld aan een bepaald functioneel plantentype op basis van functionele eigenschappen die specifiek voor de betreffende stresfactor van belang zijn.

Door het overbruggen van de kloof tussen plantenfysiologie, plantengemeenschappen en ecosysteem processen zijn functionele plantentypen een belangrijk instrument in klimaatveranderingonderzoek (Diaz & Cabido, 1997). Hun afhankelijkheid van nauwkeurige klimaatmodellen op mesoniveau, de relatie van functionele eigenschappen met milieufactoren en feedback processen die optreden op populatie en ecosysteem niveau maakt echter dat aanvullende monitoring en onderzoek naar effecten van klimaatveranderingen op een kleiner schaalniveau noodzakelijk blijft. Bovendien moet worden gewaakt voor het volledig voorbijgaan aan soortspecifieke reacties op veranderingen als gevolg van de classificatie. Voordat gestart gaat worden met het maken van de functionele classificatie is een definitie van, en mogelijk ook nadere kennis over een aantal randvoorwaarden gewenst: fysiologische responsies versus klimaatveranderingen, regeneratieve fase versus gevestigde fase, schaalniveau.

Voorbeelden van dergelijke modellen zijn: 'life-zones' (Holdridge, 1947), 'ecophysiognomische' groeivormen (Box, 1981) en de Biomen-modellen (Prentice et al., 1992; Box, 1995).

### ***Uitwerking voor rivierdynamiek***

Naast bovenstaand literatuuronderzoek is er een test uitgevoerd waarbij is nagegaan of het mogelijk is op basis van morfologische kenmerken de effecten van rivierdynamiek op het voorkomen van plantensoorten te voorspellen. Er is voor het rivierenecosysteem gekozen vanwege de aanwezige dynamiek alsmede de verwachte snelle reactie op klimaatveranderingen. De effecten van rivierdynamiek op planten is bekeken omdat in vergelijking met andere factoren als zuurgraad en grondwaterstand de kennis relatief gering is.

De analyse betrof een toetsing van de verspreiding van soorten in uiterwaarden in relatie met geselecteerde functionele planteneigenschappen. Alleen de niet-houtige soorten waarvan informatie aanwezig was over morfologische kenmerken met betrekking tot overstroming en welke voorkomen op natte en vochtige standplaatsen zijn meegenomen, 229 in totaal. Het bleek niet mogelijk om het al dan niet voorkomen van soorten onder dynamische omstandigheden van uiterwaarden te voorspellen op basis van morfologische kenmerken. Oorzaken zijn dat voor lang niet alle relevante eigenschappen informatie beschikbaar is, en dat vaak ook niet goed bekend is welke eigenschappen bepalend zijn voor de reactie op rivierdynamiek. Een kanttekening is dat het gaat om de resultaten van een eerste poging. Doordat het onderzoek aan het einde van het jaar werd stopgezet was er geen mogelijkheid na te gaan wat de oorzaken zijn voor de geringe voorspellende waarde en om de methode te optimaliseren. Bovendien is de relatie tussen soortensamenstelling en rivierdynamiek veel minder eenduidig dan bijvoorbeeld de relatie tussen soortensamenstelling en zuurgraad, en is een correcte voorspelling dus ook veel moeilijker.

### ***Conclusies***

Op basis van het experiment in het rivierengebied en op basis van literatuur over onderzoek waarin gekeken is naar de voorspellende waarde van functionele indelingen kan worden geconcludeerd dat er nog veel haken en ogen zitten aan het toepassen van een functionele benadering om effecten op de plantengroei en het voorkomen van soorten te voorspellen. Een functionele benadering kan daarom, in

ieder geval op korte tot middellange termijn, niet worden gezien als een vervanging voor bestaande benaderingen via indicatiewaardensystemen.

Wel kan een functionele benadering een waardevolle aanvulling vormen op bestaande indicatiewaardensystemen. In de eerste plaats kan een functionele benadering gebruikt worden om bestaande indicatiewaarden te onderbouwen en te verbeteren. Een beter begrip waarom bepaalde soorten op bepaalde standplaatsen voorkomen kan helpen om de indeling van soorten te verbeteren en om de standplaatscondities gerichter te kunnen formuleren. Daarnaast is een benadering via indicatiewaarden niet altijd mogelijk. Voorwaarde voor deze benadering is dat alle relevante combinaties van omgevingsfactoren in de huidige situatie al voorkomen, zodat de soortensamenstelling van de betreffende standplaatsen kan worden gebruikt om de indicatiewaarden van de soorten vast te stellen. Aan deze voorwaarde wordt niet altijd voldaan. Met name als gevolg van de toename van de koolzuurspanning en de daaruit voortvloeiende klimaatveranderingen zullen nieuwe combinaties van milieuumstandigheden ontstaan waar nog geen voorbeelden van aanwezig zijn. In die situaties vormt een functionele benadering, met al haar beperkingen, de enige mogelijkheid om effecten te voorspellen.

Vele pogingen zijn gedaan op verschillende schaalniveaus om te komen tot het voorspellen van effecten van (klimaat)veranderingen op planten. De noodzaak voor het leggen van duidelijke, heldere verbanden tussen specifieke kenmerken van planten en processen in hun leefomgeving wordt duidelijk. Dit is een eerste, essentiële stap op weg naar een functionele classificatie op welk niveau dan ook.

Hobbs (1997) en Leishman et al. (1992) betogen het belang van de regeneratieve fase in responsies van soorten op veranderingen in hun omgeving. De focus lag op de gevestigde fase van plantensoorten. Hoe ziet een functionele classificatie uitgaande van de regeneratieve fase eruit, bijvoorbeeld bij een classificatie op manier dispersiemechanismen.

De functionele soortsgroepen benadering:

1. dwingt tot nadenken hoe relaties tussen plantensoorten tot stand komen;
2. is voor een beperkt aantal factoren de enige mogelijkheid om voorspellingen te kunnen doen. Niet voor alle factoren zijn effecten van specifieke veranderingen al gemeten, bijvoorbeeld voor extreem hoge CO<sub>2</sub>-concentraties, welke verwacht worden bij de voorspelde klimaatsveranderingen;
3. heeft een meer holistisch en daardoor een meer toepassingsgerichte benadering dan de indicatiewaardensystematieken
4. heeft, zeker op soortsniveau, een geringe voorspellende waarde;
5. is een waardevolle aanvulling op de bestaande correlatieve/empirische methodieken (b.v. Ellenberg).

De combinatie van de functionele soortsgroepen benadering met de correlatieve/empirische benadering (b.v. Ellenberg) lijkt gezien a) de benadering op zowel soort- als soortgroepniveau, b) het bepalen van effecten van factoren waarvoor geen metingen gedaan kunnen worden en c) de mogelijke toepassing op verschillende schaalniveaus zeer functioneel als toepassing in onder meer klimaatmodellen.



# 1 Inleiding

## 1.1 Achtergrond, doelstelling

Bij de voorspelling van effecten op de vegetatie wordt meestal uitgegaan van indicatiesystemen waarin soorten zijn geordend naar de standplaatscondities. De oudste indelingen zijn die van Schimper (1898) en Iversen (1936). In Nederland wordt veel gebruik gemaakt van de indicatiewaarden van Ellenberg (Ellenberg et al., 2002) en de daarvan afgeleide MOVE-responsiecurves (Bakkenes et al. 2002), en van de indeling in ecologische soortengroepen door Runhaar et al. (1987). Een belangrijk kenmerk van de genoemde indelingen is dat wordt geordend naar gemiddelde standplaatscondities, en dat de soorten worden ingedeeld op basis van de standplaatstypen waarin ze worden aangetroffen. De belangrijkste factoren waar naar wordt geordend zijn voedselrijkdom, zuurgraad, vochttoestand, zuurgraad en saliniteit.

In veel situaties is op basis van deze indicatiesystemen een redelijke inschatting mogelijk van de veranderingen in soortensamenstelling van de vegetatie als de standplaatscondities veranderen. Problemen treden echter op wanneer de gemiddelde standplaatscondities gelijk blijven, maar er wel een verschuiving optreedt in de standplaatsdynamiek. Bijvoorbeeld doordat op gemiddeld natte of vochtige standplaatsen als gevolg van klimaatsverandering vaker perioden van droogte optreden. Met de bestaande indicatiesystemen waarin soorten zijn geordend naar gemiddelde standplaatscondities zijn de effecten van dergelijke veranderingen in dynamiek nauwelijks te voorspellen.

Een andere benadering om het gedrag van soorten te voorspellen is niet om uit te gaan van de standplaatsen waarop de planten voorkomen (correlatieve benadering) maar uit te gaan van de eigenschappen van de soorten zelf (functionele benadering<sup>2</sup>). Een dergelijke functionele benadering is gangbaar in onder meer de aquatische ecologie, waarin de soorten op basis van morfologische kenmerken of gedrag worden ingedeeld in functionele groepen (Townsend & Hildrew, 1994; Richoux, 1994; Dolédec & Statzner, 1994; Southwood, 1977).

Ook binnen de populatie-ecologie worden functionele soortgroepen gebruikt, denk aan het onderzoek naar overlevingsstrategieën (Grime, 1979). Actueel is de toepassing in klimaatonderzoek om verschuiving vegetatiepatronen op mondiaal schaalniveau te voorspellen (Diaz & Cabido, 1997).

Vraag is of een dergelijke functionele benadering ook toepasbaar is voor de voorspelling van veranderingen in de vegetatie op nationaal tot regionaal schaalniveau, en of een functionele benadering een aanvulling kan vormen op de bestaande methoden om de effecten van ingrepen op het milieu te voorspellen uitgaande van indicatiewaardensystemen. Daarbij heeft het onderzoek zich

---

<sup>2</sup> Een begrippenlijst is toegevoegd aan dit rapport (Bijlage 1)

toegespitst op de voorspellingen van de effecten van rivierdynamiek in de vorm van overstromingen. Deze effecten zijn met bestaande indicatiewaardensystemen niet te voorspellen omdat daarin wordt uitgegaan van plusminus stabiele omstandigheden. Hypothesen over de effecten van rivierdynamiek op de plantengroei zijn bovendien relatief makkelijk te testen doordat in het rivierengebied voldoende qua bodem en biogeografie vergelijkbare plekken met en zonder rivierdynamiek voorkomen.

Het onderzoek heeft een verkennend karakter; met als doel na te gaan of een functionele benadering voor hogere planten mogelijk is en bruikbare resultaten oplevert. Mocht dit het geval zijn dan is een volgende vraag of ook in andere situaties een functionele benadering mogelijk en zinvol is, en hoe de daaruit voortvloeiende kennis gebruikt kan worden in onder meer de voorspelling van de effecten van klimaatsveranderingen.

## **1.2 Relatie met ander onderzoek**

Het project 'Klimaatsverandering en functionele plantengroepen in Wetlands' maakt deel uit van een breder onderzoek dat plaats vindt binnen de SEO-thema's<sup>3</sup> 'Biodiversiteit' en het integratiethema 'Integrale SEO Klimaat, Water en Biodiversiteit'. Het thema Biodiversiteit bestaat al langer en is vooral gericht op het verder invullen en toepassen van het concept 'functionele biodiversiteit'. De vraagstelling van dit project komt rechtstreeks voort uit de vraagstelling van het thema 'Biodiversiteit'. Het integratiethema heeft tot doel om te komen tot een integratie van het onderzoek dat plaatsvindt binnen de thema's 'Biodiversiteit', 'Klimaat' en 'Water'. Gekozen is om voor één (type) gebied te kijken naar veranderingen in waterhuishouding en biodiversiteit onder invloed van klimaatsveranderingen. Als studiegebied is daarbij gekozen voor het rivierengebied.

## **1.3 Opzet studie**

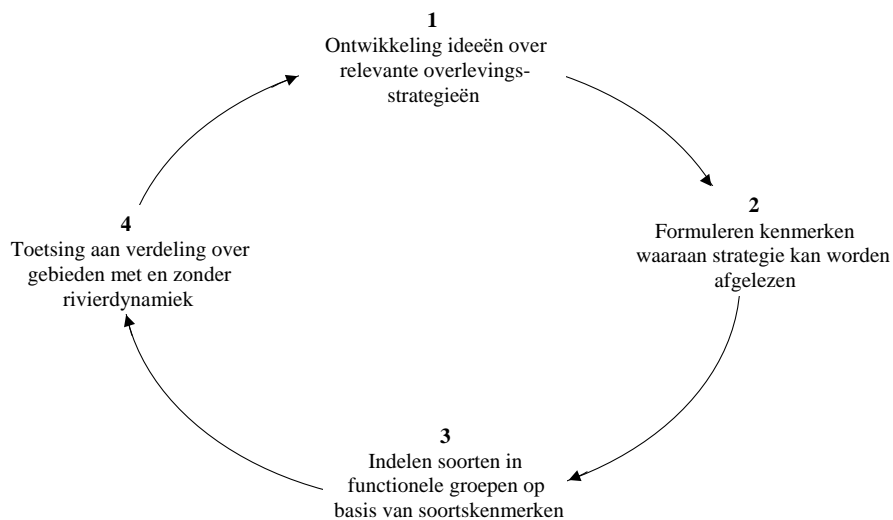
De studie valt uiteen in een literatuuronderzoek en een deel waarin de toepassing van een functionele benadering bij voorspelling van de effecten van rivierdynamiek op planten wordt getest. Uit het literatuuronderzoek moet blijken hoe gangbaar een functionele benadering is en om welk type toepassingen het gaat. Hoe is de functionele benadering ontstaan, in de loop der jaren verder ontwikkeld, wat zijn mogelijke toepassingen en wat is de waarde van de voorspelling met behulp van functionele soortgroepen? Bij de praktische toepassing, waarin de invloed van rivierdynamiek op de plantengroei is bepaald, is uitgegaan van het volgende stappenplan (Figuur 1.1):

- 1) Nagaan op welke manier rivierdynamiek uitwerkt op de planten en welke overlevingsstrategieën mogelijk zijn om hiermee om te gaan

---

<sup>3</sup> SEO-thema's zijn sinds 2004 ondergebracht in de Kennisbasis

- 2) Nagaan welke eigenschappen van planten bepalend zijn voor de betreffende overlevingsstrategieën en aan welke kenmerken deze eigenschappen kunnen worden afgelezen
- 3) Op basis van beschikbare gegevensbronnen planten indelen naar overlevingsstrategieën voor rivierdynamiek
- 4) Vervolgens de voorspellende waarde van de indeling toetsen aan de verspreiding van soorten binnen het rivierengebied (onderscheid binnendijks-buitendijks, onderscheid laag-dynamische en hoog-dynamische riviertakken)



*Figuur 1.1 Stappen die worden gevolgd bij de indeling van soorten in functionele groepen voor de factor rivierdynamiek*

Het onderzoek heeft deels een cyclisch karakter. Bij de ontwikkeling van ideeën over overlevingsstrategieën (stap 1) wordt bewust of onbewust gebruik gemaakt van kennis over de huidige verspreiding van soorten over het rivierengebied. En de toetsing aan de verspreiding van soorten heeft weer geleid tot een bijstelling van de ideeën over overlevingsstrategieën en relevante kenmerken. Een belangrijke voorwaarde bij het doorvoeren van veranderingen is echter dat de indeling gebaseerd dient te blijven op expliciet geformuleerde en toetsbare hypothesen over overlevingsstrategieën en de indeling gebaseerd blijft op eigenschappen van planten die aan fysiologische of morfologische kenmerken kunnen worden afgelezen.

De combinatie van het literatuuronderzoek met de ervaringen opgedaan met de toepassing van een functionele benadering bij de voorspelling van de rivierdynamiek

moet gegevens leveren op basis waarvan in het vervolgonderzoek kan worden bepaald wat de potenties zijn van een functionele benadering, op welke terreinen een functionele benadering het beste kan worden ingezet, en welke basisgegevens nodig zijn om de voorziene toepassing van een functionele benadering mogelijk te maken.

## **1.4 Inperkingen**

De belangrijkste inperking is het feit dat het onderzoek halverwege werd stopgezet. Dit heeft tot gevolg dat niet alle uitgewerkt kon worden zoals het gepland was.

Het concept functionele biodiversiteit is in deze studie alleen uitgewerkt voor de factor rivierdynamiek. Er is (nog) niet gekeken naar andere klimaatgerelateerde ingrepen als de toename van de vochtdynamiek (sterkere uitdroging door toegenomen verdamping) of de afname van het aantal vorstdagen.

Daarnaast is een functionele indeling van soorten op basis van soortskenmerken in de studie beschouwd als aanvullend op bestaande indelingen naar (gemiddelde) standplaatscondities. Er is niet gekeken of en hoe de bestaande indelingen naar standplaatscondities beter onderbouwd zouden kunnen worden op basis van functionele eigenschappen, of eventueel zelfs vervangen zouden kunnen worden door een indeling naar functionele eigenschappen.

Om het aantal in beschouwing te nemen soorten te beperken is alleen gekeken naar soorten van natte tot vochtige zeer voedselrijke standplaatsen, omdat op deze standplaatsen de invloed van de rivierdynamiek het grootst is. In de zelden overstromde matig voedselrijke tot voedselarme, vochtige tot droge systemen zoals stroomdalgraslanden en hardhoutooibossen is invloed van dynamiek beperkt en zijn de buffering door de aanvoer van kalkrijk zand en de aanvoer van zaden waarschijnlijk veel belangrijker factoren dan de mate van rivierdynamiek. Bovendien is in deze milieu's het aantal soorten relatief groot, en zijn vergelijkingsmogelijkheden beperkt (de vegetaties zijn vrij sterk gebonden aan buitendijkse situaties, er zijn weinig binnendijkse voorkomens).

## **1.5 Opzet rapport**

In hoofdstuk 2 wordt, resulterend uit het literatuuronderzoek, het bestaande onderzoek naar overlevingsstrategieën beschreven. Hoe is de functionele soortgroepen benadering terug te vinden in het populatie-ecologisch onderzoek en wat is de toepassing ervan in voorspellingen met betrekking tot onder meer klimaatsveranderingen. Hoofdstuk 3 beschrijft het afgegrensde onderzoeksgebied, eigenschappen van het abiotische milieu en overlevingsstrategieën van de aanwezige planten, waarbinnen de functionele benadering onderzocht wordt. Voor toetsing van de functionele benadering wordt een ecosysteem geselecteerd en worden de voorkomende plantensoorten onderverdeeld naar functionele eigenschappen, er wordt een databestand opgebouwd en soorten worden geselecteerd. Hoofdstuk 4



bediscussieerd de resultaten en in hoofdstuk 5 worden conclusies getrokken en aanbevelingen gedaan voor toekomstig onderzoek.



## 2 Functionele biodiversiteit en flora: overzicht bestaand onderzoek

### 2.1 Inleiding

Functionele plantengroepen zijn een set van planten die dezelfde response te zien geven op standplaatscondities en die dezelfde effecten hebben op de dominante ecosysteem processen (Walker, 1992; Noble & Gitay, 1996). Het werken met functionele groepen geeft de mogelijkheid de enorme complexiteit van individuele soorten en populaties te vatten in een relatief klein aantal algemene steeds terugkerende patronen (Walker, 1992; Grime, 1996).

De indeling van planten op basis van hun reacties op en aanpassingen aan verscheidene abiotische variabelen (e.g. grondwaterstand, zuurgraad, bodemtype, nutriëntenbeschikbaarheid) geeft een goed beeld welke plantensoort onder welke standplaatscondities voor kan komen. Bij veranderende standplaatscondities (hogere grondwaterstand, andere zuurgraad etc.) moet opnieuw bekeken worden of de betreffende soort er kan voorkomen. Minder bekend is hoe de soort reageert op de verandering zelf, bijvoorbeeld het gaan van een lage naar hoge grondwaterstand (dus dynamiek). Het besef dat de dynamiek van invloed is op de mogelijkheid of juist onmogelijkheid van een soort ergens voor te komen heeft geleid tot de gedachte dat er (combinaties van) aanpassingen in planten aanwezig zijn die dit veroorzaken: de zogenaamde strategieën en functionele eigenschappen.

Er is veel data beschikbaar betreffende het functioneren van vegetaties en wat de oorzaak is van de variatie in samenstelling van plaats tot plaats en van tijd tot tijd. De noodzaak te komen tot een kader waarin deze informatie samenkomt wordt erkend. De meningen over de manier waarop dit kader vorm gegeven moet worden verschillen. Momenteel zijn er twee benaderingen:

Benadering 1 Algemene overlevingsstrategieën. Inzicht in de dynamiek van populaties, concurrentie – stresstolerante – ruderaal soorten (Grime, 1979)

=> paragraaf 2.2

Benadering 2 Functionele plantengroepen. Groepen van planten welke dezelfde response hebben op een verstoring (Gitay & Noble, 1997)

=> paragraaf 2.3

### 2.2 Indeling naar algemene overlevingsstrategieën

Indeling naar levensstrategieën (life-history strategies) heeft als doel een beter inzicht te krijgen in populatiedynamiek en het ontstaan van overlevingsstrategieën. Daarnaast maakt de classificatie van levensstrategieën het analyseren van de effecten van natuurmanagement en de verstoring van biotopen mogelijk (Grime et al., 1988). Bradshaw (1984) definieert levensstrategieën op basis van de mogelijkheden van

planten om 1) zich te vestigen in verschillende habitats; 2) zich te ontwikkelen en reproduceren in deze habitats; en 3) veranderingen in het milieu van deze habitats te overleven. Elke strategie is een compromis in kosten en opbrengsten (Coops, 1986). De ‘optimale’ strategie is het resultaat van natuurlijke selectie.

### 2.2.1 r- en K-selectie

De basis van het onderzoek naar overlevingsstrategieën is de theorie van MacArthur & Wilson (1967): r- en K-selectie. Kenmerkend voor K-selectie is een maximaal mogelijk aantal individuen in de leefomgeving, ‘volle’ habitats (vnl. in stabiele milieu’s). Voor r-selectie is een snelle voortplanting kenmerkend (vnl. pioniersoorten in extremere, meer dynamische omstandigheden). De r- en K-selectie theorie is voornamelijk gebaseerd op verschillen in reproductie tussen soorten, met name het aantal individuen en de juveniele overleving in relatie tot de stabiliteit van de leefomgeving. Grime (1977, 1979) ontdekte dat planten onder extreme omstandigheden (milieu horend bij r-selectie) bepaalde K-geselecteerde eigenschappen hebben als bijvoorbeeld kleine aantallen grote zaden en lange levensduur. Dit terwijl milieu’s typisch voor de K-selectie van MacArthur & Wilson (1967) juist stabiel zijn. Grime voegde stress-selectie toe en definieerde de C-S-R strategie (Grime, 1979). Hiermee poogde hij de belangrijkste aanpassingsstrategieën die planten ontwikkelt hebben helder te krijgen en deze te relateren aan de processen die de structuur en samenstelling van vegetaties en de eigenschappen van ecosystemen bepalen (Grime, 2001).

### 2.2.2 C-S-R systeem (concurrentie – stress – ruderaal)

De twee belangrijkste fases in levensstrategieën zijn het gevestigde stadium (volwassen) en regeneratieve stadium (onvolwassen). Grime acht een splitsing noodzakelijk om de basale ecologische kenmerken helder te krijgen. Het C-S-R systeem (Grime, 1974, 1977, 1979) is gebaseerd op de gevestigde fase. Grime’s definitie van strategieën van planten is de volgende: “*groupings of similar or analogous genetic characteristics which recur widely among species or populations and cause them to exhibit similarities in ecology*”. Hiermee definieert Grime in wezen functionele soortsgroepen.

Aan de basis van het C-S-R systeem liggen twee groepen van externe factoren die de hoeveelheid levend en dood plant materiaal in welke habitat dan ook bepalen: stress en verstoring. *Stress* bestaat uit factoren die de productiviteit van de fotosynthese beperken, als tekort aan licht, water en nutriënten of suboptimale temperaturen. *Verstoring* hangt samen met de geheel of gedeeltelijke vernietiging van de biomassa van de plant door bijvoorbeeld herbivoren, ziekteverwekkers (pathogenen), de mens (vertrappen, maaien en ploegen) en van natuurlijke extremen als windschade, vorstschade, verdrinking door overstroming, bodemerosie en vuur.

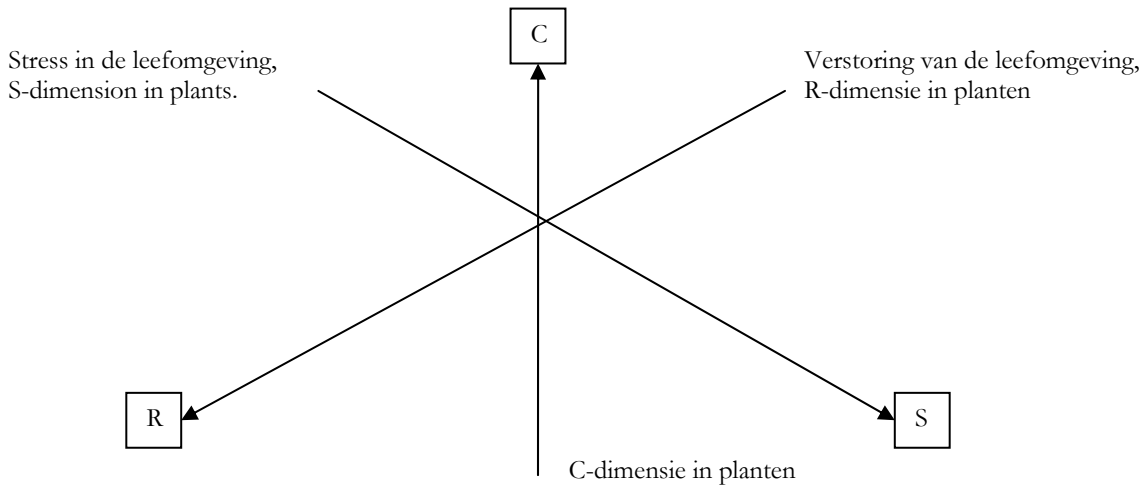
Op wereldschaal varieert de intensiteit van stress en verstoring enorm. Als zichtbaar in Tabel 2.1 zijn vier combinaties van stress en verstoring mogelijk. Uiteindelijk blijven drie strategieën over, de variant van een hoge mate van verstoring en een

hoge mate van stress (weinig productiviteit) laat volgens Grime geen plantenleven toe. Evolutionair gezien is dit echter niet logisch. Als je de strategische typen als extremen in een breed scala van mogelijkheden ziet moeten er soorten zijn die tot het vierde type gerekend kunnen worden, te denken valt aan meerjarige plantensoorten van bewegende puinkegels of stuifduinen.

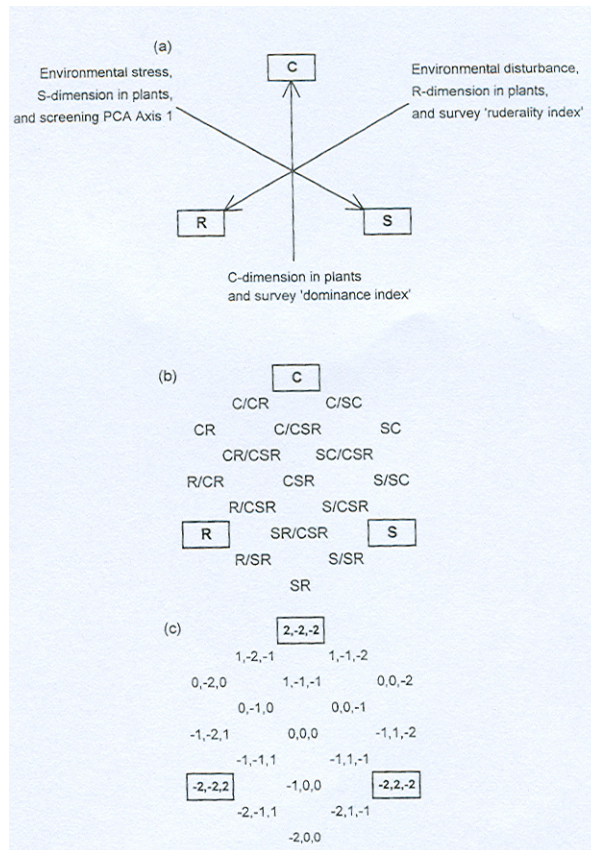
Tabel 2.1 De basis van de drie strategieën in planten volgens Grime (1979) in verband met de mate van verstoring en stress die ze ondervinden

Verstoring	Stress	
	Laag	Hoog
Zwak	Concurrentie strategie ('doordouwers') <b>C</b>	Stresstolerantie strategie ('asceten') <b>S</b>
Sterk	Ruderaal strategie ('storingssoorten') <b>R</b>	Bestaat niet volgens Grime

De basis van het onderscheid tussen competitieve (hoge groeisnelheid – lage tolerantie) en stresstolerante (lage groeisnelheid – hoge tolerantie) planten is een ruil tussen groeisnelheid en tolerantie op een as van productiviteit (Smith et al., 1996). Dit geeft aan dat er tevens intermediaire combinaties bestaan, waarbij de verhouding tussen verstoring en stress varieert (Figuur 2.1).



Figuur 2.1 De basale geografie van de C-S-R classificatie van plant functionele typen volgens Grime (Hodgson et al., 1999)



Figuur 2.2 Positionering 19 functionele typen binnen de C-S-R strategie van Grime (Figuur 1 uit Hodgson et al. (1999))

In het totaal onderscheidt Grime 19 functionele typen (Figuur 2.2). Om aan vegetaties te kunnen aflezen tot welk functionele type ze behoren worden variabelen binnen planteigenschappen gezocht die makkelijk meetbaar zijn ('zachte' variabelen). Deze eigenschappen zijn morfologisch en fysiologisch van aard en gerelateerd aan levensduur, groeisnelheid, het verkrijgen en vasthouden van bronnen en het moment van reproductie. Hodgson et al. (1999) komen met de volgende makkelijk meetbare eigenschappen (alleen bovengrondse kenmerken zijn meegenomen; Tabel 2.2):

#### Soorten van het C-type

Hoogte van de plant, bladstand en bladgrootte.

#### Soorten van het S-type

De belangrijkste kenmerken zijn de bescherming tegen vraat en het constante verlies van verkregen nutriënten. Aangezien er nog geen simpele methode is om iets te zeggen over de smakelijkheid van de plant voor vertebraten en invertebraten ligt de focus op meetbare eigenschappen die iets zeggen over de groeisnelheid en levensduur van het blad, te weten bladgewicht, specifieke bladoppervlakte en drooggewicht van het blad.

#### Soorten van het R-type

Het moment waarop de bloei begint en de duur ervan. Een korte levenscyclus is ook een kenmerk van ruderaal soorten. In het onderzoek van Hodgson et al. (1999) liet de dataset gebruik hiervan niet toe.

Tabel 2.2 Definities van de 'zachte' variabelen kenmerkend voor C-S-R functionele plantentypen (Tabel 1 uit Hodgson et al., 1999)

Variabele	Definitie
Hoogte vegetatie	1 1-49 mm 2 50-99 mm 3 100-299 mm 4 300-599 mm 5 600-999 mm 6 >999 mm
Drooggewicht (dry matter content)	Gemiddeld percentage droge materie in de grootste, volledig gehydrateerde en uitgespreide bladeren (%)
Bloeiperiode	Normale duur van de bloeiperiode (maanden)
Start bloei	1 eerste bloei in maart of eerder 2 in april 3 in mei 4 in juni 5 in juli 6 in augustus of later, of voor de bladeren in de lente
Bladstand	1 Plant met korte levenscyclus 2 Los bosje vertakkingen rond enkele as, geen verdikte wortelstok (in grasachtigen) 2 Compact bosje rond enkele as, geen verdikte wortelstok (in niet-grasachtigen) 3 Compacte bosje vertakkingen samengedrukt bij de basis (in grasachtigen) 3 Compact bosje rond enkele as, verdikte wortelstok (in niet-grasachtigen) 4 Kort kruipend, <40 mm tussen vertakkingen 5 Kruipend, 40-79 mm tussen vertakkingen 6 Verspreid kruipend, >79 mm tussen vertakkingen
Drooggewicht blad	Natuurlijk logaritme van gemiddeld drooggewicht in de grootste, volledig gehydrateerde en uitgespreide bladeren (mg), plus 3
Specifieke bladoppervlakte	Gemiddelde oppervlakte drooggewicht quotiënt in de grootste volledig gehydrateerde en uitgespreide bladeren (mm <sup>2</sup> /mg)

### *Grime en functionele plantentypen*

Grime ziet de definiëring van functionele plantentypen als een hulpmiddel voor het herkennen en interpreteren van oorzaken voor het zeldzamer worden en uitsterven van planten in termen van voorspelbare, meetbare, functionele verschuivingen binnen zowel regionale als nationale flora's en plantengemeenschappen. Uit onderzoek van Thompson (1994) blijkt dat alleen in situaties van intensief landgebruik (meestal gerelateerd aan een grote bevolkingsdichtheid) een voorspelbare significante verschuiving te ontdekken is. Een ander voorbeeld op het niveau van plantengemeenschappen is de Countryside Survey in Groot-Britannië (Bunce et al., 1999) waar de veranderingen in botanische samenstelling iedere 10 jaar worden opgenomen. Wanneer de samenstellende planten van de verschillende typen vegetaties worden uitgezet in de C-S-R driehoek geeft dit een indruk van de functionele samenstelling. Hiermee kan niet alleen het toekomstige verlies van soorten worden aangegeven maar kan ook gezocht worden naar mogelijke oorzaken en oplossingen van de floristische veranderingen in Groot-Britannië. Hetzelfde gaat op voor het beantwoorden van de vraag waarom een zeldzame soort uitsterft en een algemenere soort die vaak op dezelfde plaats voorkomt niet. Door over langere tijd de samenstelling van plantengemeenschappen waarin bijzondere soorten voorkomen te monitoren en de veranderingen in algemene soorten te relateren aan functionele veranderingen die processen als eutroficatie, verstoring of het stoppen van beheer

indiceren kan inzicht verkregen worden in de factoren die de zeldzame soorten bedreigen (Wilson, 1998).

## **2.3 Indeling strategieën voor specifieke stressfactoren (functionele plantentypen)**

Groepen van planten welke dezelfde response hebben op een verstoring, hetzelfde reageren op een specifieke stressfactor worden gedefinieerd als functionele plantengroepen (Gitay & Noble, 1997). De onmogelijkheid om voor iedere soort de effecten van klimaatverandering (zie ook paragraaf 2.5) uit te zoeken heeft geleid tot nader onderzoek naar de mogelijkheden een indeling van planten naar strategieën, functionele plantengroepen, te maken. Deze plantengroepen dienen als indicatoren voor de effecten van klimaatveranderingen.

### **2.3.1 Belang van doel van indeling**

Heal & Grime (1991) nemen aan dat er een universele functionele classificatie van organismen in een ecosysteem mogelijk is. Met andere woorden een set van functionele groepen waar alle organismen in onderverdeeld kunnen worden op basis van specifieke stressfactoren. Gitay & Noble (1997) betwijfelen dit gezien het belang van de context. Volgens hen kunnen functionele typen wel gedefinieerd worden voor specifieke doeleinden. Ook Grime (2001) benadrukt dat de classificatie van functionele typen tevens afhankelijk is van het doel waarvoor deze is ontwikkeld.

Volgens Hobbs (1997) moeten voordat met de indeling gestart wordt de volgende vragen beantwoord worden:

- Wat is de temporele en ruimtelijke schaal waarin we geïnteresseerd zijn?
- Het ecosysteem dat we willen bestuderen?
- Hoe we de soorten willen groeperen met inachtneming van bovenstaande?
- Op welke responsie willen we ons focussen?

Vervolgens kunnen soorten op verschillende manieren gegroepeerd worden op basis van verschillende ecosysteemfuncties en/of aanpassingsreacties op omgevingsvariabelen:

- gebruik van de beschikbare bronnen
- ecosysteem functie: productie, consumptie, decompositie, N-fixatie
- reactie op verstoring
- reactie op de omgeving: mesofyten, xerofyten, etc.
- reproductieve strategie, bestuivingsstrategie
- tolerantie voor stress: halofyten, etc.
- fysiologische typen (Raunkiaer, etc.)
- fysiologische typen: C3, C4, etc.
- fenologie

In wezen zijn bovenstaande aspecten classificaties op zich. Hoe te groeperen op een hoger niveau? Is het mogelijk alle of enkele van deze bovenstaande classificaties mee te nemen? Körner (1993) en Solbrig (1993) menen dat de manier van groeperen laat



zien wat het doel van de classificatie was. Ook Box (1996; Tabel 3) geeft een overzicht van de belangrijkste functionele aspecten van planten met hun bijbehorende vermoedingen. De functionele aspecten die hij benoemt zijn: nutriëntenbehoefte, allocatie strategieën, groeisnelheden (en capaciteiten), metabolische specialisaties, metabolische ritme, gebruik versus opslag aspecten, ontwikkeling, reproductie en verspreiding.

### **2.3.2 Belang van schaalniveau waarvoor indeling gemaakt wordt**

Volgens Grime et al. (1997) verschilt de classificatie van functionele typen afhankelijk van de geografische en taxonomische schaal waarop deze plaatsvindt. Combinatie van de classificaties op verschillende geografische en taxonomische schalen zal een groter resultaat opleveren. Een voorbeeld van de beperking van het onderzoeken van slechts één schaalniveau is het volgende: Een metapopulatie kan een strategie bezitten zodanig dat de soort misschien tijdelijk op de ene plek verdwijnt maar op de andere juist opkomt. Op metapopulatie-niveau blijft de soort dan constant. Een functionele analyse op minstens twee schalen (standplaats, enkele m<sup>2</sup> en lokaal, enkele hm<sup>2</sup>) ziet dit fenomeen wel.

Functionele typen moeten volgens Grime et al. (1997) gedefinieerd worden volgens zowel demografische criteria als kenmerken wat betreft levensstrategie, fysiologie en biochemie welke de relatie van planten met de bodem, landgebruik en klimaatfactoren weergeeft.

Grime (2001) schetst de hiërarchie van functionele plantentypen op basis van schaal. Grime (1996) ziet een uit drie lagen bestaande zich steeds verfijnende structuur in de aanwezige classificatie systemen. De basis zijn de computersystemen die op basis van de relatie van het macroklimaat met wereldwijde vegetatietypen voorspellingen kunnen doen over de richting waarin vegetaties veranderen als reactie op klimaatveranderingen. Met de toevoeging van de Plant Strategy Theory (Grime, 1979) kan dit voor zowel niet als wel in evenwicht zijnde ecosystemen worden gedaan. Tevens kan aangegeven worden wat de snelheid van vegetatieverandering is. Dit is afhankelijk van kennis omtrent de snelheid van verandering van populaties maar vooral van de relatie tussen vegetatiedynamiek, habitatproductiviteit en intensiteit van verstoring van de vegetatie. Een volgende dimensie die in gematigde regionen kan worden toegevoegd is die van de fenologische data, e.g. wortelgroei gerelateerd aan seizoenspatronen in temperatuur en vochthuishouding. De hoeveelheid nucleair DNA is hierbij een waardevolle indicator voor verschillende fenologische typen en is de basis voor voorspellingen van veranderingen in de relatieve aanwezigheid van populaties binnen gemeenschappen. De classificatie van planten op basis van hun regeneratieve strategieën kan een verdere verfijning van voorspellingen van reacties van vegetaties op klimaatveranderingen opleveren, alhoewel deze regionaal gebonden is en sterk beïnvloedt wordt door de manier van landgebruik.

### 2.3.3 Voorgestelde indelingen naar functionele plantengroepen

Box (1996) definieert op wereldschaal drie verschillende gedachtengangen over hoe functionele plantentypen gegroepeerd kunnen worden:

- 1) een fysiologische focus op de interne functie van de plant, vnl. op het niveau van het basis metabolisme;
- 2) een ecologische focus op de functie in relatie tot de plantvorm en milieufactoren; en
- 3) een geofysiologische focus op hoe plantfuncties de atmosfeer beïnvloeden.

Steffen (1996) zoekt naar een analogie tussen het opstellen van het periodiek systeem der elementen en de functionele plantentypen classificatie: Er is een gelimiteerd aantal functionele typen van planten (elementen) die geïdentificeerd kunnen worden volgens de manier waarop ze functioneren binnen een ecosysteem in een periodiek systeem. Combinaties van functionele plantentypen, qua type en relatief voorkomen, vormen het ecosysteem welke het ecologische equivalent zijn van een element. De 'top-down' benadering lijkt de meest beloftevolle, waarbij ieder functioneel plantentype uitgerust moet worden met kenmerken die het mogelijk maken de reactie op de factoren die veranderingen bepalen (e.g. temperatuur, neerslag, nutriënten in de bodem, verstoring) te voorspellen. Er moeten 'regels' opgesteld worden die aangeven hoe de mix van functionele plantentypen veranderd in een bepaald ecosysteem zodat (meerdere) andere ecosystemen ontstaan.

Grof gezegd kan de classificatie op basis van functionele plantentypen op twee manieren bereikt worden (Woodward & Cramer, 1996):

- A) Inductieve en objectieve benadering: de functionele plantentypen worden herleidt uit kwalitatieve analyses van grote datasets. Moeilijk hierbij is het onderscheiden van de specifieke functionele eigenschappen van planten op basis waarvan een bepaalde soort aan een bepaald functioneel plantentype wordt toebedeeld;
- B) Deductieve en subjectieve benadering: de keuze voor de processen op basis waarvan de functionele classificatie wordt gemaakt wordt sterk bepaald door persoonlijke kennis en ervaring of andere vooraf bepaalde factoren. Voor modelleren is dit de vaak gebruikte variant.

## 2.4 Kenmerken gebruikt voor indeling voor strategieën

Er zijn verschillende pogingen gewaagd planten onder te verdelen in functionele groepen. Raunkiaer (1934) bijvoorbeeld maakte een schema waarin de functionele karakteristieken van een plant gebaseerd waren op gemakkelijk te observeren structurele eigenschappen. Het bleek echter vrij moeilijk met behulp van dit schema onderscheid te maken tussen planten met dezelfde structurele eigenschappen maar uit zeer verschillende ecologische omstandigheden. Box (1981) maakte het model van Raunkiaer over een groter gebied toepasbaar maar bleef steken in een definitie meer in termen van de duidelijke structurele in plaats van functionele karakteristieken. De aan- of afwezigheid van een soort wordt voorspeld aan de hand van een set van acht

bioklimaatsfactoren (Tabel 2.3) die de primaire condities van planten met betrekking tot het klimaat aangegeven, te weten warmte, vorst frequentie en vocht. Box kwam tot 90 functionele plantentypen (Cramer & Leemans, 1996). In het biome-model zijn 14 functionele plantengroepen (Prentice et al., 1992; Cramer, 1997) gedefinieerd op basis van criteria representatief voor de seizoens- en ruimtelijke patronen van temperatuur en vochtbeschikbaarheid:  $T_{\min}$  – temperatuur van de koudste maand (onderlimiet),  $T_{\max}$  – temperatuur van de koudste maand (bovenlimiet), GDD – ‘growing degree days’ boven 0°C, GDD – ‘growing degree days’ boven 5°C,  $T_{\max}$  (minimum), AET/PET – ‘annual actual evapotranspiration/annual potential evapotranspiration (minimum), AET/PET – ‘annual actual evapotranspiration/annual potential evapotranspiration (maximum). Deze 14 functionele plantentypen zijn geselecteerd als een minimum set die de meest belangrijke facetten van de wereldwijde planten fysiognomie en fysiologie bestrijkt (Leemans, 1997). Dit aantal kan gemakkelijk worden uitgebreid om specifieke vragen te kunnen beantwoorden of het meer regionaal toe te kunnen passen. Ook kan een kleinere selectie van de functionele plantentypen worden gemaakt. Deze flexibiliteit kan voordelen opleveren wanneer onderwerpen als biodiversiteit en duurzaam landgebruik in de toekomst aan de orde komen.

*Tabel 2.3 Bioklimaatsfactoren als gebruikt in het model van Box (Box, 1981)*

$T_{\max}$	Gemiddelde temperatuur van de warmste maand (°C)
$T_{\min}$	Gemiddelde temperatuur van de koudste maand (°C)
$D_r$	Bereik tussen $T_{\min}$ en $T_{\max}$ (°C)
P	Gemiddelde totale jaarlijkse neerslag (mm)
MI	Vochtigheidsindex gedefinieerd als de verhouding tussen P en de jaarlijkse evapotranspiratie (PET, geschat volgens Thornthwaite & Mather (1957))
$P_{\max}$	Gemiddelde totale neerslag van de natste maand (mm)
$P_{\min}$	Gemiddelde totale neerslag van de droogste maand (mm)
$P_{T_{\max}}$	Gemiddelde totale neerslag van de warmste maand (mm)

Grime et al. (1997) gebruiken voor de volgende criteria voor de definitie van functionele typen binnen de Britse flora:

- primaire functionele typen: gevestigde fase (C-S-R systeem van Grime)
- primaire functionele typen: regeneratieve fase, vijf strategieën: vegetatieve verspreiding, seizoensgebonden regeneratie, persistente zaad- of sporenbank, veel wijdverspreide zaden of sporen, persistente juvenielen
- fenologische functionele typen: variatie in temperatuur, daglengte en vochttoevoer gedurende het groeiseizoen
- hydrofyten, mesofyten en xerofyten
- kalkminnend en kalkmijdend
- andere criteria gerelateerd aan leefvorm, fylogenie, nutriënten en reciproke associaties

Gitay & Noble (1997) delen soorten in op basis van de bron die ze gebruiken (functionele gilde), op basis van de reactie die ze geven op verstoringen (responsie groepen) of ook het mechanisme waarmee ze reageren meenemen (functionele groepen).

### ***Gevestigde versus regeneratieve fase***

De noodzaak van het afzonderlijk bepalen van functionele classificaties voor de gevestigde en regeneratieve fase van planten komt voort uit het werk van verschillende biologen als bijvoorbeeld Stebbins (1951, 1971, 1974), Grubb (1977), Gill (1978) en Grime (1979). Ook Hobbs (1997) en Leishman et al. (1992) betogen het belang van de regeneratieve fase in reacties van soorten op veranderingen in hun omgeving en beargumenteren dat dit expliciet moet worden meegenomen in de ontwikkeling van functionele groepen.

## **2.5 Toepassing functionele benadering**

De belangrijkste toepassing van de functionele benadering is momenteel in het klimaatonderzoek. In tegenstelling tot de meeste andere veranderingen in de leefomgeving van planten kunnen niet alle klimaat gerelateerde veranderingen uit eerdere veldobservaties worden gehaald.

### **2.5.1 Klimaat**

Toepassing van functionele plantentypen vindt plaats in wereldwijde vegetatie modellen (Cramer, 1997). Analyses op een hoog schaalniveau kunnen duidelijkheid geven over de rol van verschillende functionele types in het vaststellen van de reacties van de vegetatie en de kansen van verschillende samenstellingen van functionele typen onder uiteenlopende klimaatveranderingen (Prentice et al., 1996). Een classificatie tot functionele plantentypen moet uit verschillende niveau's bestaan wil deze op deze schaal en voor alle plantensoorten toepasbaar zijn. De criteria waarop geselecteerd wordt voor functionele plantengroepen is afhankelijk van het schaalniveau (Noble & Slayer, 1980). Een kleine selectie van kenmerken zal op wereldschaal het maximale zijn wil men kunnen komen tot een evenwichtig onderscheid van de ecosystemen die voorkomen op de gehele wereld.

De verschillende ecologische niveau's waarop het beschrijven van de effecten van mogelijke veranderingen in het klimaat op onze leefomgeving wordt uitgevoerd zijn: ecosystemen, soortgroepen, soorten, etc.. Modellen gebaseerd op functionele plantentypen zijn goed toepasbaar voor het simuleren van de respons van vegetatie op klimaatveranderingen (Woodward & Cramer, 1996; Diaz & Cabido, 1997), voorbeelden van modellen zijn de 'life zones' van Holdridge (1947), de 'ecophysiognomische' groeivormen van Box (1981) en de biomen-modellen van Prentice et al. (1992) en Box (1995). Biomen (b.v. boreaal bos, tropische savanne, tropisch regenwoud) zijn de basiseenheden van vele modellen (Leemans, 1997) en worden begrensd door klimaatlimieten (Leemans, 1997). Impliciet wordt hierdoor aangenomen dat als het klimaat verandert het biome als één geheel reageert op deze verandering. Eenzelfde benadering geldt voor functionele plantentypen. Ook deze zijn in staat het grote aantal soorten, zich niet beperkend tot de dominante soorten, te aggregeren.

Functionele plantentypen, en zeker ook de C-S-R benadering, overbruggen de kloof die er is tussen plantenfysiologie, plantengemeenschappen en ecosysteem processen. Dit maakt ze volgens Diaz & Cabido (1997) tot een sterk instrument in klimaatsveranderingonderzoek. Een voorbeeld zijn de eerder genoemde 'ecophysionomische' groeivormen van Box (1981). De belangrijkste klimaat gerelateerde functionele aspecten, voornamelijk verbonden met waterbeschikbaarheid en temperatuur, zijn volgens hem metabolisme (respiratie en fotosynthese) en tolerantie voor verdroging, kou/vorst, vuur (incl. andere incidenten waardoor weefsel verloren kan gaan) en competitie (Box, 1996).

Kennis over hoe verschillende fysiologische aspecten van de reacties van planten op veranderingen in hun omgeving (e.g. temperatuur, CO<sub>2</sub>, etc.) reageren is van essentieel belang bij onderzoek naar de effecten van klimaatveranderingen op functionele soortsgroepen op verschillende trofische niveau's. Deze kennis is echter beperkt (Dormann & Woodin, 2002).

Diaz & Cabido (1997) zien functionele plantentypen als een aanvulling op monitoring en onderzoek naar effecten van klimaatveranderingen op een kleiner schaalniveau. Als beperkingen van de methode noemen zij de afhankelijkheid van nauwkeurige klimaatmodellen op mesoschaalniveau, relatie functionele eigenschappen met milieu factoren en feedback processen die optreden op populatie- en ecosystemniveau.

### **2.5.2 Verstoring en eutrofiëring**

Hills et al. (1994) gebruiken planteigenschappen om een model voor vegetatie in Europese riviergerelateerde ecosystemen op te zetten. Zij nemen de C-S-R strategie van Grime als basis. Het C-S-R systeem is opgezet vanuit en zeer afhankelijk van de structurele en morfologische kenmerken welke gerelateerd zijn aan levensduur, groeisnelheid, het verkrijgen en vasthouden van bronnen, en moment van en verplichting tot reproductie. Als gevolg daarvan is C-S-R een nuttige voorspeller van de gevoeligheid voor veranderingen in landgebruik, vooral wat betreft die als gevolg van verstoring van de vegetatie, eutroficatie en uitputting. Tevens kan het behulpzaam zijn in het voorspellen van de snelheid van uitbreiding en afname binnen plantenpopulaties, gedurende veranderende bodemvruchtbaarheid en in de herstelfase na sterk versturende effecten van klimaatextremen op vegetaties (Grime et al., 1997; Woodward et al., 1997). Hills et al. (1994) vinden wat betreft morfologische eigenschappen een positieve relatie tussen planthoogte en competitieve capaciteiten, waarbij echter alleen de bovengrondse delen van de plant zijn meegenomen. Laag drooggewicht van de stengel blijkt de belangrijkste eigenschap wat betreft stressbestendigheid. Voor verstoringstolerantie vinden ze geen morfologische eigenschappen, wel kan deze gedefinieerd worden via levensstrategieën.

De LEDA-database (Knevel et al., 2003) is een ontwikkeling van een op internet algemeen beschikbare database van de Noord-Europese flora die gebruikt kan worden voor de planning binnen natuurbescherming en -herstel en ander toegepast

onderzoek. De belangrijkste uitdaging van de database is het voorspellen van veranderingen in biodiversiteit van planten in een veranderend landschap. Voor het beschrijven van de drie sleutelprocessen in de plantendynamiek (handhaving, regeneratie en verspreiding) zijn 26 eigenschappen van planten zijn uitgekozen. Bij de beschrijving van de kenmerken is gekozen voor de zogenaamde ‘zachte’ kenmerken, kenmerken die makkelijker te meten zijn aan planten. Zo is bijvoorbeeld de specifieke bladoppervlakte positief gecorreleerd met de relatieve groeisnelheid.

### 2.5.3 Beheer

Wamelink et al. (1997) onderzochten de mogelijkheid om op basis van morfologische kenmerken de maai- en beheergevoeligheid van plantensoorten te schatten. Deze schattingen werden vergeleken met expert schattingen (gedaan door vijf experts). De op morfologische kenmerken gebaseerde schattingen bleken goed overeen te komen met de expertschattingen. De op basis van expert schattingen aangepaste getallen zijn vervolgens gevalideerd op een dataset met opnamen met bekend beheer. De relatie bleek zeer significant te zijn ( $p < 0.001$ ,  $R^2_{adj} = 50\%$ ). Daarnaast bleek het goed mogelijk om de langjarige veranderingen in een proefgebied (Cranendonck) voor de verschillende beheervormen te schatten. Van de geschatte getallen wordt inmiddels gebruik gemaakt voor de simulatie van de effecten van beheer op de vegetatie in de Natuurplanner.

Bugmann (1996) heeft geprobeerd de soorten van twee bossen, een bos met 33 soorten in Europa en een bos met 72 soorten in Noord-Amerika, te classificeren tot 6 functionele plantentypen en deze classificatie toe te passen in een computer model voor bosdynamiek. Een generalisatie over twee continenten bleek nog niet mogelijk vanwege: 1) verschillende evolutionaire adaptaties van taxa op de twee continenten en 2) sommige ecologische factoren in de huidige bosdynamiek modellen zijn nog niet geformuleerd op een causale manier, maar gebaseerd op empirische correlaties, welke per continent verschillend kan zijn. Aguiar et al. (1996) berichten van het succesvol definiëren van functionele plantentypen op basis van morfologische kenmerken voor semi-aride regio's.

## 2.6 Voorspellende waarde functionele benadering

Veel auteurs zien de functionele benadering als dé oplossing voor alle problemen, maar in hoeverre wordt dat bevestigd door onderzoek. Werkt het ook? In de literatuur wordt hierover het volgende geschreven:

### *Functionele plantentypen*

Zowel Prentice et al. (1996) als Woodward & Cramer (1996) benadrukken dat een indeling in functionele plantentypen noodzakelijk is om de complexiteit en soms ook onvolledigheid en het in kaart brengen van soortskarakteristieken in toekomstige

milieu's te verbeelden. Volgens Prentice et al. (1996) vormt de grotere schaal waarop gewerkt wordt, het niveau van functionele typen en vegetaties, een betere basis voor planning in relatie tot klimaatveranderingen dan de soortbenadering waarin de invloed van de mens sterker doorspeelt. Woodward & Cramer (1996) concluderen dat het over meerdere milieu's en verschillende locaties toepassen van ontwikkelde classificaties nog een beperkende factor blijkt, echter ondanks dat achten zij de functionele benadering een bruikbare. Verder onderzoek hierna is noodzakelijk. Westoby & Leishman (1997) hebben bovenstaande getoetst en concluderen uit hun onderzoek dat een functionele classificatie van plantentypen gemaakt kan worden die 1) planten onderscheid voor het beantwoorden van verschillende vragen die spelen op éénzelfde tijdstip, en 2) die meer dan één regio of continent beslaan. Noble & Gitay geven in Woodward & Cramer (1996) echter aan dat zij niet verwachten dat een bruikbare, universele classificatie in functionele groepen gevonden zal worden, volgens hen is de functionele classificatie contextgebonden. Diaz et al. (2003) bevestigen, na het ordenen van soorten van drie continenten volgens een set van functionele planteneigenschappen, het bestaan van een belangrijke as op wereldschaal waarlangs de evolutionaire specialisatie voor aanpassingen van planten aan ecosysteem processen heeft plaatsgevonden. Zij gaan er vanuit dat er een ecologische eenheid (functionele classificatie) te vinden is, als in de fysica en chemie, die de diversiteit van de natuur verklaard.

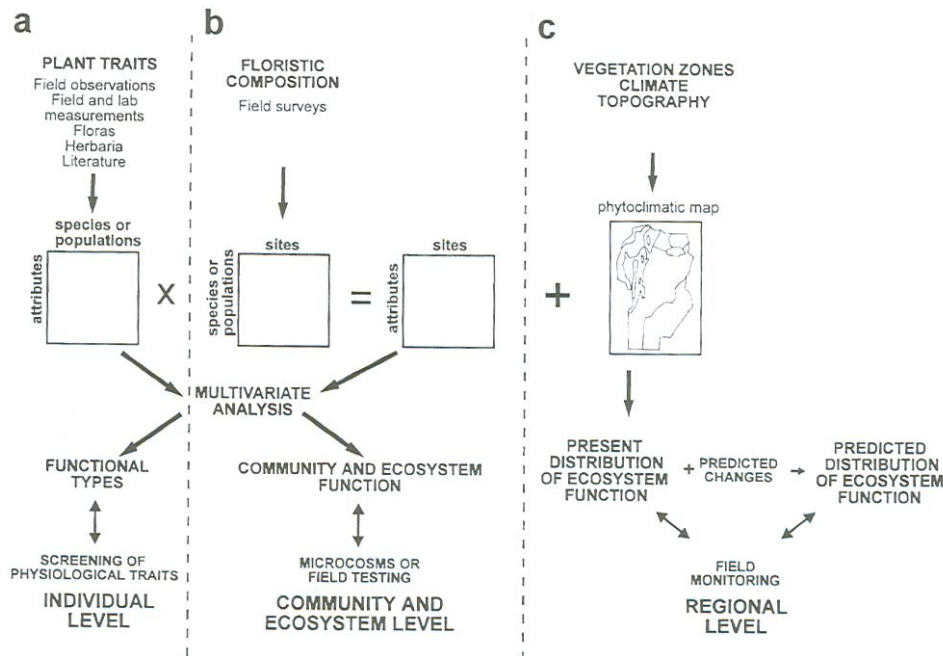
Er is eveneens geen consensus wat betreft de mogelijkheid tot het correct toepassen van functionele soortgroepen. Ook functionele classificaties die zich beperken tot één ecosysteem leveren niet altijd een éénduidig beeld op. Dormann & Woodin (2002) geven bijvoorbeeld, in tegenstelling tot Chapin et al. (1996), aan dat de classificatie van arctische planten tot functionele soortgroepen zeer onbevredigend is voor generalisatie van de reactie op en voorspellingen van effecten van klimaatveranderingen. Beiden hebben dit getoetst. Ook Nygaard & Ejrnæs (2004) konden met behulp van functionele groepen de variatie in soortfrequentie in hun wetland experimenten niet verklaren. Wanneer de soorten en hun directe relatie met de milieuomstandigheden werden meegenomen lukte dat wel. Bugmann (1996) kon bomen van gematigde en boreale bossen in bruikbare functionele groepen indelen.

De C-S-R strategie wordt toegepast door Hills et al. (1994) en Jauffret & Visser (2003). De eersten zien de C-S-R strategie van Grime als een waardevolle basisstructuur waarop de informatie van functionele plantengroepen op een vegetatiekundig schaalniveau geplaatst kan worden om de effecten van verstoringen te voorspellen. Jauffret & Visser (2003) geven aan dat het toebedelen van C-S-R strategieën aan meerjarige soorten van droge gebieden (Noord-Afrika) het begrip van veranderingen in de vegetatie bij toenemende invloed van de mens vergroot.

#### *Functionele plantentypen, gemeenschapsstructuur en ecosysteemprocessen*

De link tussen functionele plantentypen, gemeenschapsstructuur en ecosysteemprocessen lijkt als getoetst door Diaz & Cabido (1997; Figuur 2.3) en Cramer (1997) een veelbelovende manier om de richting en grootte van veranderingen in het voorkomen van planten en het functioneren van ecosystemen te voorspellen bij klimaatsveranderingen. Er zijn echter enkele beperkingen: a) de nauwkeurigheid van de voorspellingen hangt direct samen met de beschikbaarheid

van nauwkeurige klimaatmodellen op mesoschaalniveau en b) de relatie tussen eigenschappen van planten en verschillende combinaties van omgevingsfactoren bepalen hoe de gehele plant reageert op klimaatveranderingen en c) de onduidelijkheid over feedback/processen op plantgemeenschap en ecosysteem niveau. Deze drie punten vergen nader onderzoek.



Figuur 2.3 De belangrijkste stappen in het onderzoeksprotocol als gebruikt door Diaz & Cabido (1997). De onderbroken lijnen scheiden de verschillende schaalniveau's van de analyse

### Definitie functionele plantentypen

De kwaliteit van de functionele plantentypen is afhankelijk van de kennis over de relatie tussen plantvorm en functie van de vorm (Box, 1996). Echter als deze goed is, is het nog steeds de vraag of de functionele classificatie structureel kan bijdragen. De effecten van een veranderende CO<sub>2</sub>-spanning bij een veranderend klimaat zijn inmiddels redelijk bekend. Minder duidelijk is echter de compenserende reactie en de grootte van de reactie in de plant, zoals allocatie patronen, efficiëntie water- en nutriëntengebruik en verdeling van de biomassa. De reactie is afhankelijk van water en energie budgetten die op hun beurt weer bepaald worden door fenomorfolologische karakteristieken van de plant. De onderlinge relaties zijn zeer complex en lang niet altijd even duidelijk wat de nauwkeurigheid van de voorspelling beperkt.

De vrijheid in de manier van definiëren van functionele plantentypen zou kunnen leiden tot vele verschillende classificaties die hetzelfde doel dienen (Bugmann, 1996). Ook Aguiar et al. (1996) pleiten voor het beantwoorden van vragen als: welke plant eigenschappen (vegetatieve, regeneratieve, beide) moeten worden gebruikt voor de definitie van functionele plantentypen? Zijn morfologische eigenschappen gerelateerd aan functionele eigenschappen? Geven functionele eigenschappen het functioneren van vegetaties en ecosystemen weer? Hoeveel functionele plantentypen zijn nodig om de belangrijkste aspecten van het functioneren van vegetaties en



ecosystemen weer te geven? Is het mogelijk een set van functionele plantentypen te definiëren die de verschillende grote ecosystemen in de wereld vertegenwoordigen?

Het algemene beeld van de voorspellende waarde voor de functionele benadering na toetsing is positief. Alhoewel sommige praktische toepassingen elkaar tegenspreken, bijvoorbeeld de classificatie van arctische planten. Er zijn nog veel variabelen (keuzes) die de uitslag van de toetsing van de bruikbaarheid van de functionele benadering bepalen, e.g. type ecosysteem, grote regio, gekozen functionele factor.



### 3 Rivierdynamiek en overlevingsstrategieën planten

In deze studie is geprobeerd de voorspellende waarde van een functionele benadering aan te tonen aan de hand van een test waarbij de reactie van planten op rivierdynamiek wordt voorspeld op basis van hun eigenschappen. Na het vaststellen van het theoretisch raamwerk beschrijven de paragrafen 3.2 en 3.3 de overwegingen, keuzes en aannames die gedaan zijn voor de test welke is beschreven in paragraaf 3.4.

#### 3.1 Theoretisch raamwerk

##### *Kenmerken en strategieën*

Iedere soort heeft in de loop van de evolutie bepaalde kenmerken ontwikkeld om zich te handhaven of een nieuwe plek te bereiken als aanpassing aan of weerstand tegen bepaalde milieuomstandigheden (b.v. hoog chloridegehalte, lage zuurgraad, langdurige droogte en sterke stroming). Voorbeelden van kenmerken voor plantensoorten zijn: levensduur, droogteresistentie, succulente bouw (tegen uitdroging), luchtwortels (lange buis om boven water uit te blijven steken voor luchttoevoer/luchtwortels), naalden (tegen vraat). Op basis van deze kenmerken kunnen soorten worden ingedeeld naar overlevingsstrategieën, waarbij soorten met een zelfde strategie vergelijkbare aanpassingen hebben die het mogelijk maken om met bepaalde stressfactoren om te gaan.

Kenmerken en strategieën hangen nauw met elkaar samen. Zo is een overlevingsstrategie van veel pioniersoorten om in dynamische en vaak verstoorde milieu's te kunnen groeien het vormen van veel en grote zaden. De kenmerken zijn hier: hoeveelheid zaad en grootte van het zaad. De strategie is het vormen van veel en groot zaad.



*Figuur 3.1 Schema functionele benadering*

##### *Functionele analyse => effect verandering op soorten*

Ingrepen in de omgevingsfactoren van plantensoorten maken dat andere strategieën om te overleven van belang worden. Soorten hebben kenmerken die ervoor zorgen dat ze een bepaalde strategie kunnen volgen om die verandering in omgevingsfactoren aan te kunnen (Figuur 3.1). Welke strategie, en dus kenmerk van een soort, hoort bij welke verandering in omgevingsfactor? Door elke ingreep om te

zetten in een verandering van de omgevingsfactoren en dit te koppelen aan de strategieën en onderliggende kenmerken van een soort wordt gekomen tot een functionele indeling van soorten. Dit biedt vanuit twee ingangen mogelijkheden:

- 1) Voorspelling van de veranderingen in soortensamenstelling bij een bepaald type verandering
- 2) Evaluatie van de mate waarin een verandering optreedt aan de hand van gemeten soortensamenstelling

De functionele analyse tracht de volgende vragen te beantwoorden:

- √ Welke kenmerken hangen samen en leiden tot welke strategieën?
- √ Hoe kunnen milieuproblemen worden vertaald in stressfactoren, en welke zijn dit?
- √ Welke strategieën zijn succesvol bij dominantie van welke stressfactoren?

### 3.2 Rivierdynamiek

In deze studie is ervoor gekozen de bruikbaarheid van de functionele analyse nader te beschouwen in het rivierensysteem. De dynamiek van het rivierensysteem zal een van de eerste factoren zijn die een verandering in het klimaat weer zal geven. De standplaatsfactoren van planten in het rivierensysteem zijn goed bekend, maar is de rol van de dynamiek minder duidelijk. Dit maakt het rivierensysteem tot een interessant studie-object wat betreft de functionele benadering. Daarnaast is er onderscheid te maken in soorten die wel en niet voorkomen in het riviereengebied.

Veranderingen in plantengroei en vegetatiesamenstelling kunnen op verschillende niveau's aan veranderingen in rivierdynamiek worden gerelateerd. In deze studie bekijken wij de relatie op het niveau van functionele soortgroepen.

Knaapen & Rademakers (1990) en Dilger (1982) hebben de relatie tussen rivierdynamiek en plantensoorten op een hoger ecologisch niveau vanuit de optiek van de rivier beschreven, het zogenaamde Rivier-Ecotopen-Stelsel (RES). Zij splitsen rivierdynamiek uiteen in hydrodynamiek en morfodynamiek. Wolfert (1996) voegt daar nog gebruiksdynamiek aan toe, het Rijkswateren-Ecotopen-Stelsel (RWES).

- *Hydrodynamiek*

Alle fysische en chemische invloeden die het rivierwater, in wisselwerking met grond- en regenwater, uitoefent op de ontwikkeling van de bodem, de vegetatie en de faunapopulatie. Volgens Knaapen & Rademakers (1990) kan hydrodynamiek worden uitgedrukt in termen van waterstanden, waterkwaliteit, overstromingsduur en overstromingsfrequentie. De hydrodynamiek wordt in het RWES in eerste instantie gerelateerd aan de gemiddelde overstromingsduur of -frequentie. De variatie wordt vormgegeven in zes klassen: diep open water, permanent water, oeverzone, frequent overspoelde zone, periodiek overstroomde zone, zelden overspoelde zone en overstromingsvrije zone.

- *Morfodynamiek*

Alle mechanische krachten die worden uitgeoefend op zowel bodem, vegetatie als fauna. De morfodynamiek wordt bepaald door de stroming van water (en

golfslag) en het daaraan gekoppelde transport (afzetting en erosie) van sediment (en organismen, bijvoorbeeld zaden of plantendelen). Daarnaast kunnen ook de wind en menselijke activiteiten bijdragen aan de morfodynamiek. De morfodynamiek neemt in het algemeen af naarmate de afstand tot de stroomdraad van de bedding groter wordt. Morfodynamiek wordt onderverdeeld in vier klassen: zeer sterk dynamisch, sterk dynamisch, matig dynamisch, gering dynamisch.

- *Gebruiksdynamiek*

Alle bewuste en doelgerichte inrichtings- en beheersinvloeden die de mens uitoefent op de ontwikkeling van de bodem en de levensgemeenschap. De gebruiksdynamiek kan worden afgeleid uit het landgebruik of uit de vegetatiestructuur. Voor gebruiksdynamiek worden vier klassen onderscheiden: nagenoeg natuurlijk, begeleid natuurlijk, half-natuurlijk, multifunctioneel.

Overlevingsstrategieën van planten zijn direct gebonden aan de volgende stressfactoren welke spelen in de uiterwaarden:

- Vochttoestand
- Zuurgraad
- Voedselrijkdom
- Hydrodynamiek
- Morfodynamiek
- Gebruiksdynamiek

Bovenstaande stressfactoren zijn in de uiterwaarden te meten aan:

- Bodemtype
- Grondwaterstanden (GLG, GHG, GVG)
- Waterkwaliteit
- Zuurstoftekort
- Stroomsnelheid
- Overstromingsfrequentie
- Overstromingsduur

### **3.3 Stressfactoren en overlevingsstrategieën van uiterwaardplanten**

De dynamiek in de uiterwaarden wordt in dit onderzoek gezien als de regelmatige overstromingen die vanuit de rivier optreden. In het RWES wordt de dynamiek in uiterwaarden onderverdeeld in hydrodynamiek, morfodynamiek en gebruiksdynamiek. In dit SEO-project beperken we ons tot de ‘natuurlijke’ invloeden en laten daarom de gebruiksdynamiek buiten beschouwing. De stressfactoren van overstroming op planten die uit de hydrodynamiek en morfodynamiek kunnen worden afgeleid zijn onder te verdelen in stress op het gebied van zuurstoftekort en fysieke stress.

Een eerste onderverdeling in de tactieken van planten op stress is ‘weerstand’ versus ‘vermijden’. Volgens de C-S-R- theorie (Competitive, Stress tolerant, Ruderal) van Grime (1979) zijn uiterwaardplanten stresstolerante planten. Echter de soorten van de voedselrijke vegetaties in uiterwaarden zou je vanwege hun onderlinge competitie om het voortbestaan aan de groep Competitive moeten toedelen. Ze bevinden zich ergens op de lijn tussen Stress tolerant en Competitive. Ruderals zijn soorten die zich

snel ergens kunnen vestigen. De strategie 'vermijden' van uiterwaardplanten kan hieronder geschaard worden, snelle kolonisatie. Southwood (1988) noemt vijf strategieën die planten ontwikkelen om zich aan te passen aan veranderende omstandigheden of verbetering van vestigingskansen elders:

1. Investering in fysiologische aanpassingen aan fysiologische condities
2. Voorkomen van verminderde fitness door vraat
3. Vegetatieve groei ten opzichte van reproductieve structuren
4. Investering in reproductieve activiteiten
5. Investering in tactieken voor 'vluchten' in ruimte en tijd (migratie en diapauze)

Voor dynamiek in de uiterwaarden, gedefinieerd als overstroming, zijn 1 en 5 relevant, waarbij strategie 1 'weerstand' is en strategie 5 'vermijden'. Processen die bij 1 en 5 plaatsvinden zijn:

Ad 1.

Zuurstoftekort weerstaan door groeistop  
Zuurstof aanvoeren naar wortels  
Verticale bladgroei in plaats van horizontale  
Vorming adventiefwortels

Ad 5.

Afwezig zijn tijdens overstromingsperioden  
Snelle invasie  
Zaadbank  
Late kieming  
Vegetatieve groei  
Drijvende zaden  
Makkelijk afbrekende voortplantingsorganen

#### *Stressfactor periodiek zuurstoftekort*

Op langdurig natte standplaatsen komen planten voor die door bijvoorbeeld het bezit van luchtweefsels zijn aangepast aan het optreden van zuurstoftekorten. Het bijzondere van het riviereengebied is echter dat zuurstoftekorten als gevolg van inundaties op allerlei standplaatsen kunnen optreden, ook op plekken die gedurende het merendeel van het groeiseizoen hooguit als vochtig of zelfs als droog zijn aan te duiden. Bovendien zijn de inundaties onregelmatig en gaan ze gepaard met fysieke stress als gevolg van stroming en sedimentatie. Aanpassingen die nodig zijn om tijdelijke zuurstoftekorten bij overstroming te weerstaan zijn daarom niet zondermeer identiek met aanpassingen aan zuurstoftekorten op permanent natte standplaatsen.

Planten in uiterwaarden die overstromingen overleven laten een variatie aan levensstrategieën zien op het niveau van vermijden of aanpassen aan het zuurstoftekort (b.v. aanpassing van het moment van reproductie, dormancy) en fenologische aanpassingen die leiden tot morfologische aanpassingen (Voeselek & Blom, 1996; Blom et al., 1999; Blom et al., 1994). De fenologische factor bestaat uit een min of meer fysieke en een metabole component (Blom et al., 1996a; Blom et al., 1996b; Blom, 1999; Hodgson et al., 1999; He et al., 1999) die beide te doen hebben met het opheffen of compenseren van het zuurstofgebrek (Laan & Blom, 1990; Blom & Voeselek, 1996):

- versnelde groei van de spruit en aerenchymvorming in de wortels opdat 'lucht' bereikt kan worden, onder invloed van het hormoon ethyleen;

- metabolische aanpassingen door gebrek aan zuurstof, onderwater fotosynthese.

#### *Fysieke stress*

De fysieke stress door overstroming op planten is onder te verdelen in stress als gevolg van de stroming van het water en stress door sedimentatie van sediment wat het begraven van (delen van) de plant tot gevolg heeft. Stress als gevolg van stroming is voor uiterwaardplanten niet continue aanwezig. De planten moeten zich wanneer het water stilstaat en buiten de overstromingsperiode ook 'staande kunnen houden'. De dynamiek van de combinatie van deze momenten benodigd specifieke strategieën voor handhaving en vestiging. Stress als gevolg van het begraven van de plant betekent dat de plant in staat moet zijn om uitlopers te vormen zodat hij boven het zand uit kan groeien.

Onderstaande Tabel 3.1 geeft een beperkt overzicht van mogelijke strategieën en bijbehorende kenmerken in planten bij verschillende overstromingsgerelateerde stressfactoren. Dit overzicht is zeker niet volledig.

Tabel 3.1 Beperkt overzicht van mogelijke strategieën en bijbehorende kenmerken in planten bij verschillende overstromingsgerelateerde stressfactoren

Stressfactor	Strategie	Type aanpassing	Kenmerken	Voorbeelden
Overstromingsdynamiek	Vermijden	voorkomen beperken tot periode met lage dynamiek (zomerperiode)	eenjarige soorten met late kieming en vruchtzetting (bloeiperiode vanaf juli of later)	Amaranten, Ganzevoeten, Solanum-soorten, Stekelnoot, Slijkgroen etc.
	Weerstaan	brede tolerantie voor vochtomstandigheden (zowel nat als droog kunnen groeien)*	dimorfie, met zowel water- als landvorm	Veenwortel, Waterranonkel, Waterweegbree
			aanwezigheid luchtwortels	Wilgen
		goede verankering in de bodem	aanwezigheid van wortelstokken of wortelende uitlopers	Kweek, Rietgras, Watergentiaan
		geringe weerstand (vooral bij waterplanten), groeivorm	lijnvormige of drijvende bladeren	Schedefonteinkruid, Watergentiaan
Anaërobe	Vermijden	groei beperken tot aërobe zone	oppervlakkige beworteling, vaak wortelende uitlopers	Moerasvergeet-mij-nietje, Fioringras
		groei beperken tot periode met lage (grond)waterstanden?	late groei en bloei? andere verdeling anaërobe over jaar	
	Weerstaan	luchtweefsels		Riet, Zeggen, Biezen
		voorzien wortels vooral van zuurstof afkomstig van fotosynthese		isoëtiden (volledig ondergedoken soorten)
Droogte	Vermijden	voorkomen beperken tot periode met voldoende vocht	eenjarige soorten met vroege kieming en vruchtzetting (bloeiperiode maart-mei)	Zandraket, Zandhoornbloem, Vroegeling
	Weerstaan	diepe beworteling	penwortels	Teunisbloem
		beperken verdamping	beharig	Duindoorn, Muizenootje, Slangenkruid, Toorts
			omrollen bladen	Helm
			opslag water in bladen (succulenten)	Vetmuur, Huislook
			opslag water in knollen of bollen	Heggenrank
		tegendruk	scleromorfe bouw	Helm, Duinriet, Driedistel

\* is eventueel ook af te leiden uit indeling naar vochttoestand, als die als gegeven beschouwd mag worden.



### **3.4 Toetsing aan verspreiding soorten**

Naast bestudering van literatuur heeft tevens een analyse van een verdeling in functionele typen voor uiterwaardplanten plaatsgevonden. Er is nagegaan of het mogelijk is op basis van morfologische kenmerken de effecten van rivierdynamiek op het voorkomen van plantensoorten te voorspellen. Er is voor het rivierenecosysteem gekozen vanwege de aanwezige dynamiek alsmede de verwachte snelle reactie op klimaatveranderingen. De effecten van rivierdynamiek op planten is bekeken omdat in vergelijking met andere factoren als zuurgraad en grondwaterstand de kennis relatief gering is. In de voorgaande paragrafen is aangegeven wat de dynamische processen in het proefgebied, de uiterwaarden, zijn en op welke stressfactoren deze inwerken. In deze toetsing is gekeken naar de voorspellende waarde van eigenschappen van soorten voor het voorkomen binnen of buiten de uiterwaarden.

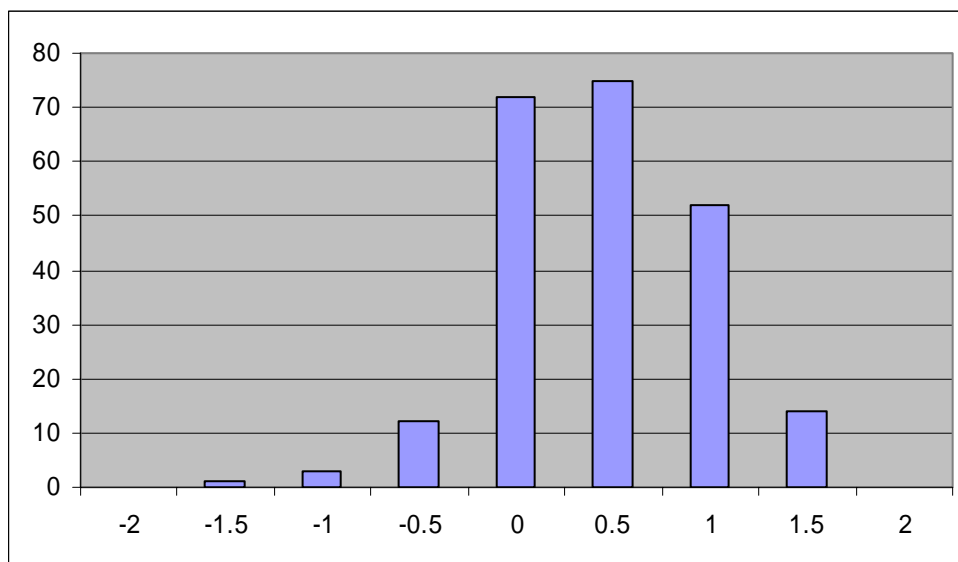
#### **3.4.1 Selectie soorten**

In Nederland komen ongeveer 1500 hogere plantensoorten voor, omdat in dit onderzoek alleen wordt gekeken naar morfologische kenmerken met betrekking tot overstroming zijn niet alle soorten meegenomen. Alleen niet houtige soorten welke volgens de indeling in soortgroepen volgens Runhaar et al. (2004) en Tamis et al. (2004) kenmerkend zijn voor de natte en vochtige standplaatsen (30 ecotootypen) zijn geselecteerd. Hiervoor zijn uit het rivierengebied alle opnamen uit het bestand van het project “Plantengemeenschappen” (Schaminée et al., 1995, 1996, 1998; Stortelder et al., 1999) geselecteerd. Alle soorten van natte en vochtige standplaatsen zijn hieruit geselecteerd. In totaal gaat het om 229 soorten.

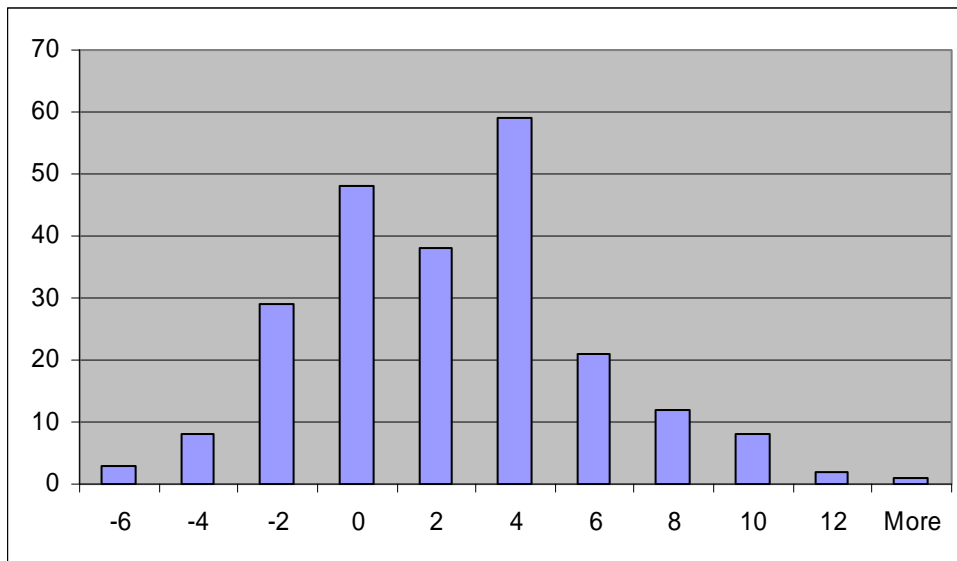
#### **3.4.2 Indeling soorten naar stresstolerantie rivierdynamiek op basis van soortskennmerken**

De keuze van de kenmerken is enerzijds ingegeven door overwegingen genoemd in de voorgaande paragrafen, anderzijds door de beschikbaarheid van gegevens op een grote schaal. Uitgebreide gegevens over een soort zijn daarom niet gebruikt. Hierdoor is het aantal bronnen beperkt. De morfologische kenmerken van de soorten zijn verzameld uit het Botanisch Basis Register (CBS, 1987), de Electronic Comparative Plant Ecology (Grime et al., 1988) en de Nederlandse Flora (Van der Meijden, 1996). De gebruikte gegevens staan vermeld in Bijlage 3. Uit deze bronnen zijn de kenmerken gekozen die van invloed zouden kunnen zijn op het al dan niet kunnen voorkomen van de soorten onder de min of meer dynamische omstandigheden in de uiterwaarden, als ook besproken in paragraaf 3.3 en Tabel 3.1. Daarbij is rekening gehouden met de overlap tussen de kenmerken. Hierbij is eerst gekeken naar het Botanisch Basis Register (meest compleet), daarna naar de Electronic Comparative Plant Ecology en tot slot is er gebruik gemaakt van de Nederlandse Flora m.b.t. één kenmerk (wortellengte). Ieder kenmerk van een morfologische eigenschap heeft een waardering (indicatorwaarde = IW) gekregen tussen -2 en 2, op basis van expert kennis. Hierbij staat: -2 voor sterk negatieve eigenschap voor overleven in de uiterwaarden, -1 voor een negatief kenmerk, 0 voor een neutraal kenmerk, 1 voor een positief kenmerk en 2 voor een sterk positief kenmerk. De waardering per eigenschap en morfologisch kenmerk staat vermeld in Bijlage 3. De waardering is vervolgens per soort en kenmerk toegepast. Op basis

daarvan is de gemiddelde indicatiewaarde (met standaard deviatie) en de gesommeerde indicatiewaarde per soort berekend (zie Bijlage 4). Voor de totale IW betekent dit dat deze waarde ook afhankelijk is van het aantal kenmerken waar gegevens over de soort bekend zijn. Omdat dit niet voor alle soorten gelijk is geeft naar verwachting de gemiddelde IW een betere weergave. Omdat er enige overlap tussen de geselecteerde kenmerken aanwezig is, kunnen bepaalde eigenschappen een versterkt effect geven op de uitkomst. Om deze reden is de waardering voor de worteldiepte beperkt tot -1, 0 en 1. De verdeling van het aantal soorten over de IW worden gegeven in Figuur 3.2 voor de gemiddelde IW en Figuur 3.3 voor de gesommeerde IW. Hoewel veel soorten wel kenmerken hebben die als negatief zijn aangemerkt voor het voorkomen in de uiterwaarden, hebben de meeste geselecteerde soorten in zijn geheel meer kenmerken die positief zijn dan negatief voor het voorkomen in de uiterwaarden. Verder is opvallend dat geen van de soorten alleen maar zeer positieve kenmerken heeft. Volgens het hier ontwikkelde systeem is geen van de geselecteerde soorten dus optimaal aangepast aan de omstandigheden in de uiterwaarden.



*Figuur 3.2 Aantal soorten per gemiddelde indicatie waarde*



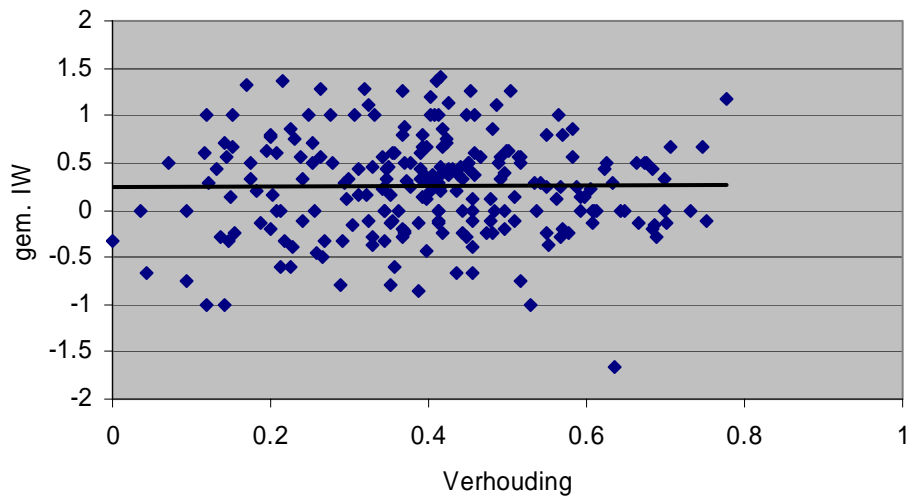
*Figuur 3.3 Aantal soorten per gesommeerde indicatie waarde*

### 3.4.3 Validatie

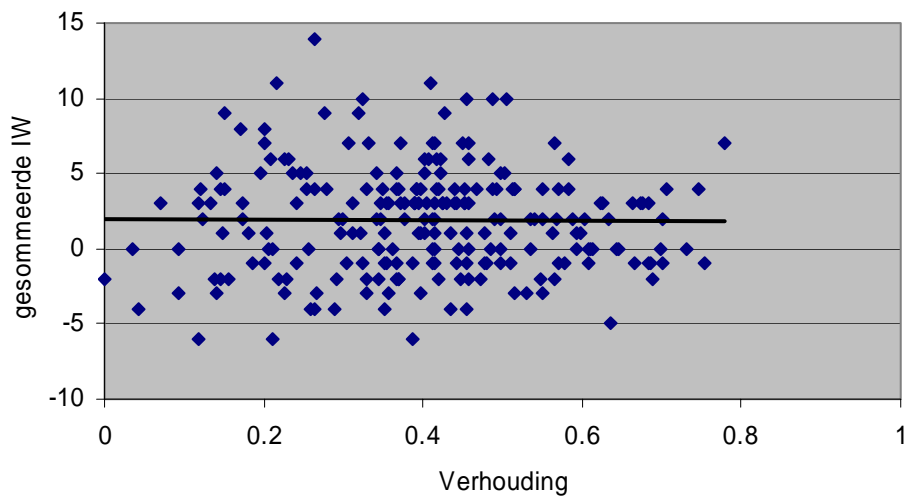
Het indicatorwaarden systeem is getoetst met behulp van de geselecteerde vegetatieopnamen. Per plantensoort, voorkomend in de vegetatieopnamen, is gekeken in welke frequentie deze binnen en buiten de uiterwaarden per standplaats voorkomt (Bijlage 5). Deze gegevens zijn gebruikt voor de validatie van het systeem. Een alternatief zou kunnen zijn om de soorten die exclusief voorkomen in of buiten de uiterwaarden te selecteren en van daaruit verder te werken. Deze soorten zouden bijvoorbeeld informatie kunnen geven over de kenmerken die bepalen of een soort wel of niet in de uiterwaarden kan voorkomen. Deze soorten staan vermeld in Bijlage 2, echter de soorten zijn buiten onze dataset niet typisch voor wel of niet voorkomen in de uiterwaarden. Daarom is dit spoor niet verder gevolgd.

Het verfijnen van de analyse door specifieke combinaties van kenmerken te toetsen heeft niet kunnen plaatsvinden vanwege het eerder stopzetten van het onderzoek. Daarnaast was het nog de bedoeling elke opname te voorzien van een ecotooptype, waarna de kans op voorkomen van de soorten in een opname per ecotooptype berekend kan worden. De verhouding tussen de kans op voorkomen binnen en buiten de uiterwaarden is dan een maat voor de aanpassingen van de soort op de omstandigheden binnen de uiterwaarden. Deze benadering zorgt ervoor dat de invloed van andere factoren dan rivierdynamiek afwezig is. Ook dit kon niet uitgevoerd worden.

De relatie tussen de gemiddelde IW en gesommeerde IW en de verhouding voorkomen binnen en buiten de uiterwaarden wordt gegeven in Figuur 3.4 en Figuur 3.5. Het mag duidelijk zijn dat er geen enkele relatie is tussen de IW en de verhouding van voorkomen. Voor de opsplitsing per ecotooptype soort combinatie geldt hetzelfde. De relatie tussen de beide IW vormen en de verhouding van voorkomen is weliswaar significant (voor gem. IW  $p = 0.019$ ; voor gesommeerde IW  $p = 0.004$ ), maar de percentages verklaarde variantie zijn erg klein ( $R^2_{\text{adj}} = 0.002$  voor beide IW varianten). Hieruit kan worden geconcludeerd dat de indicatorwaarden afgeleid van de morfologische kenmerken geen enkele informatie geven over het al dan niet bij voorkeur voorkomen van soorten in de uiterwaarden.



*Figuur 3.4 Relatie tussen de verhouding tussen voorkomen in de uiterwaarden en buiten de uiterwaarden per soort en de gemiddelde indicatiewaarde. De relatie is significant, echter de verklaarde variantie is vrijwel nul*



*Figuur 3.5 Relatie tussen de verhouding tussen voorkomen in de uiterwaarden en buiten de uiterwaarden per soort en de gesommeerde indicatiewaarde. De relatie is significant, echter de verklaarde variantie is vrijwel nul*

## 4 Discussie

Uit de literatuurstudie komen algemene kansen en beperkingen wat betreft de mogelijkheden van de functionele benadering naar voren. De analyse met betrekking tot rivierdynamiek geeft inzicht in de gebruiksmogelijkheden binnen een ecosysteem waar de invloeden van een actueel probleem als klimaatveranderingen groot en deels onbekend zijn (Perry, 2000).

### 4.1 Beperkingen functionele analyse

#### *Verlies door aggregatie van soorten*

De aggregatie tot functionele plantentypen levert enkele beperkingen op. Smith (1997) beschrijft de onderschatting van de productiviteit en duurzaamheid van de biomassa wanneer de gemiddelde reactie van de samenstellende soorten van het functionele type worden genomen. Het definiëren van de gezamenlijke reactie op basis van de maximale reactie overschat de productiviteit en biomassa. Onder bepaalde milieuomstandigheden is er een overeenkomst tussen de simulaties op basis van een volledige soortenset en een geclassificeerde soortenset. Echter wanneer de milieuomstandigheden veranderen divergeren de simulaties zowel kwantitatief als kwalitatief. Dit is direct toe te schrijven aan het verloren gaan van informatie van de afzonderlijke soorten wanneer aggregatie plaatsvindt.

Het gebruik van classificaties van functionele typen moet niet gezien worden als een simpel alternatief voor het begrijpen van de karakteristieken van vegetaties op soortsniveau. Soorten zijn nog steeds de demografische basis. Iedere poging tot een functionele aggregatie om te komen tot een beoordeling van de dynamiek in de plantenverspreiding zal terug moeten grijpen op de ecologische reacties van de samenstellende soorten in relatie tot verspreiding, vestiging, groei, reproductie en mortaliteit. Hetzelfde geldt voor biomen. Impliciet wordt hierdoor aangenomen dat als het klimaat verandert het biome als één geheel reageert op deze verandering. Verschillende studies, waaronder Huntley & Web (1988) laten zien dat deze aanname niet correct is. Zulke modellen geven daarom slechts een grove indicatie van de potentiële verandering. De eenheid waarin veranderingen in vegetatie worden weergegeven moet volgens hen een soort zijn en niet een biome. Soorten reageren op een individuele manier op klimaatveranderingen.

#### *Functionele eigenschap vanwege functionele reden?*

Tevens moet gelet worden op het gelijk zijn van specifieke functionele eigenschappen van soorten vanwege niet-functionele redenen. Dit is een significant probleem dat uitgesloten of expliciet beschreven moet worden wanneer de ecologische waarde van een eigenschap wordt bestudeerd (Kelly, 1996). Een voorbeeld dat uitgewerkt wordt is de vergelijking tussen grootte van de range van voorkomen van bomen en struiken in Groot-Brittannië en op Kreta. Bomen hebben in Groot-Brittannië een grotere range dan struiken terwijl dit op Kreta gelijk is. De oorzaak hoeft niet persé alleen het verschil in groeivorm te zijn, maar kan ook

ecologische flexibiliteit zijn die meer regionaal bepaald is. Een ander voorbeeld is het voorkomen van bomen in uiterwaarden. Het hebben van een stevige stam beschermd tegen fysiek geweld bij overstromingen, maar is geen functionele eigenschap ontwikkeld tegen overstroming.

#### **4.2 Functionele eigenschappen en rivierdynamiek: Practische analyse**

Het is niet mogelijk gebleken om het al dan niet voorkomen van soorten onder dynamische omstandigheden van de uiterwaarden te voorspellen op basis van morfologische kenmerken. Op zich is dit opvallend omdat in onderzoek geclaimd wordt dat dit voor andere systemen en voor waterflora en fauna, bodemfauna wel mogelijk is (Stearns, 1976; Siepel, 1994; Townsend & Hildrew, 1994; Richoux, 1994; Dolédec & Statzner, 1994). Voor het afwezig zijn van een relatie kan een aantal oorzaken worden genoemd:

- 1) onvoldoende kennis over aanpassingsmechanismen (hiaten in proceskennis)
- 2) ontbreken relevante morfologische kenmerken:
  - a) geen systematische gegevens over relevante kenmerken (hiaten in beschrijven/databases). Bijvoorbeeld een belangrijk kenmerk als de aanwezigheid van systemen om lucht naar de wortels te transporteren bij overstromingen is niet opgenomen bij gebrek aan gegevens. Dit geldt tevens voor de mogelijkheden tot assimilatie onder water
  - b) relevante kenmerken zijn fysiologisch van aard en lastig te bepalen
- 3) geen rekening gehouden met combinaties van factoren

De gebruikte methodiek kan mogelijk tot beperkingen in het resultaat hebben geleid:

- 1) Het onderzoek is eerder stopgezet zodat de stappen als beschreven in Figuur 1.1 slechts één keer uitgevoerd konden worden en er dus geen terugkoppeling van de resultaten kon plaatsvinden
- 2) Tevens is er door het eerder stopzetten van het onderzoek slechts gekeken naar afzonderlijke functionele eigenschappen en niet naar combinaties van deze
- 3) Misschien is de factor rivierdynamiek niet voldoende differentiërend. Dat zou betekenen dat er geen specifieke eigenschappen voor rivierdynamiek te onderscheiden zijn of het feit dat soorten vanwege rivierdynamiek volledig ontbreken op de bewuste locaties. Op het moment dat een bepaalde aanpassing aan rivierdynamiek ook leidt tot het voorkomen elders is deze niet meer specifiek voor rivierdynamiek. Een voorbeeld zou het voorkomen van bomen in uiterwaarden kunnen zijn vanwege hun stam (weerstand tegen fysieke stress van overstroming)
- 4) Niet voor alle geselecteerde kenmerken zijn gegevens van alle planten aanwezig. Er is of een schatting gemaakt of het is open gelaten. Beide keuzes hebben invloed op het eindresultaat. Meer meten is het devies.

### 4.3 Functionele eigenschappen en andere stressfactoren

Uit andere onderzoeken blijkt dat uitbreiding naar andere factoren mogelijk is (zie paragraaf 2.5). Daarnaast lijkt het ook van essentieel belang in het voorspellen van effecten van veranderingen in het klimaat gezien de beperkingen die daar bestaan wat betreft het putten uit monitoringsdata. Sommige milieumomstandigheden hebben zich simpelweg nog nooit voorgedaan en kunnen dus alleen voorspeld worden op basis van hun relatie met functionele eigenschappen van planten. Door het overbruggen van de kloof tussen plantenfysiologie, plantengemeenschappen en ecosysteem processen zijn functionele plantentypen een belangrijk instrument in klimaatveranderingonderzoek (Diaz & Cabido, 1997). Hun afhankelijkheid van nauwkeurige klimaatmodellen op mesoniveau, de relatie van functionele eigenschappen met milieufactoren en feedback processen die optreden op populatie en ecosysteem niveau maakt echter dat aanvullende monitoring en onderzoek naar effecten van klimaatveranderingen op een kleiner schaalniveau noodzakelijk blijft. Bovendien moet worden gewaakt voor het volledig voorbijgaan aan soortspecifieke reacties op veranderingen als gevolg van de classificatie. Voordat gestart gaat worden met het maken van de functionele classificatie is een definitie van, en mogelijk ook nadere kennis over een aantal randvoorwaarden gewenst: fysiologische responsies versus klimaatveranderingen, regeneratieve fase versus gevestigde fase, schaalniveau.

Kennis over hoe verschillende fysiologische aspecten van de reacties van planten op veranderingen in hun omgeving (e.g. temperatuur, CO<sub>2</sub>, etc.) reageren is van essentieel belang bij onderzoek naar de effecten van klimaatveranderingen op functionele soortsgroepen op verschillende trofische niveau's. Deze kennis is echter beperkt (Dormann & Woodin, 2002), waarbij dat voor sommige milieu's meer geldt dan voor andere (e.g. arctische milieu's). Een classificatie puur gebaseerd op reacties van soorten op veranderingen in milieufactoren (e.g. Dyer et al., 2001) is volgens Dormann & Woodin (2002) een noodzakelijke eerste stap.

Daarnaast vormen andere soorten eveneens onderdeel van de omgeving. Biotische interacties en de respons daarop vormen een impliciet onderdeel van de strategieën van een soort.

De functionele benadering toegepast door Wamelink et al. (1997) voor het schatten van maaigetallen bleek goede resultaten op te leveren. Waarschijnlijk is dit een van de weinige positieve resultaten van het gebruik van de functionele benadering voor terrestrische natuur. Dit wordt waarschijnlijk voor een deel veroorzaakt doordat maaien een zeer groot effect heeft op de vegetatie en dat er zeer duidelijke kenmerken van planten zijn waarvan gebruik kan worden gemaakt. Daarnaast zijn dit veelal zeer basale kenmerken die naast goed zichtbaar ook vaak bekend zijn voor veel soorten. In vergelijking daarmee is over de mogelijke effecten van rivierdynamiek op morfologische eigenschappen veel minder bekend, zowel over de kenmerkende eigenschappen zelf als het aantal soorten waar de eigenschap positief of negatief bekend is.

#### 4.4 Functionele versus correlatieve benadering

De indeling in functionele soortgroepen is voor de factor beheer goed te doen. De relatie tussen morfologische en fenologische eigenschappen van planten met indicatoren voor maaien was duidelijk. De meerwaarde van de functionele benadering ten opzichte van indicatiewaardensystemen is dat van soorten waarvan het effect van maaien niet is bepaald maar wel de functionele eigenschappen bekend zijn zonder experimenten vastgesteld kan worden wat het effect van een bepaald maaibeheer is. De LEDA-database (Knevel et al., 2003) speelt hierop in.

Voor de factor klimaat is de functionele benadering is een aantal gevallen echter essentieel. Een benadering via indicatiewaarden is niet altijd mogelijk, als bijvoorbeeld bij het bepalen van de effecten van een verhoogde CO<sub>2</sub>-spanning.

Die eigenschap die bepalend is voor verspreiding van soorten is goed als functionele eigenschap te vatten. De vertaling naar werkelijke modellering is nog niet gemaakt. Zo is in het Handboek Robuuste Verbindingen (Alterra, 20001), richtlijnen voor het ontwerpen en inrichten van ecologische verbindingzones, de relatie van de morfologische kenmerken met de dispersie-afstand geschat. Een eerste toetsing van verspreiding door grote herbivoren en soortskenmerken is gebeurd door Mouissie (2004).

Uit bovenstaande kan geconcludeerd worden dat de functionele benadering een waardevolle aanvulling vormt op bestaande indicatiewaardensystemen (Tabel 4.1).

*Tabel 4.1 Toepasbaarheid van de functionele benadering versus de correlatieve benadering per stressfactor*

Stressfactor	Functionele benadering		↔	Correlatieve benadering	
	Morfologische kenmerken	Experimenten		Ecosysteem (+concurrentie)	Verspreiding soorten
Vochttoestand	+/-	+		++	++
Zuurgraad	-	++		+	+
Voedselrijkdom	+/-	+		++	+/-*
Dynamiek	+/-	+		+	+/-
Temperatuur	-	+		++	+
CO <sub>2</sub>	-	+		++	-
Vegetatiebeheer	+	++		++	++

\* Productiviteit in veld niet te bepalen



## 5 Conclusies en aanbevelingen

Op basis van het experiment in het rivierengebied en op basis van literatuur over onderzoek waarin gekeken is naar de voorspellende waarde van functionele indelingen kan worden geconcludeerd dat er nog veel haken en ogen zitten aan het toepassen van een functionele benadering om effecten op de plantengroei en het voorkomen van soorten te voorspellen. De in paragraaf 3.4 gedane analyse van plantensoorten in het dynamische rivierensysteem zou wel verder te verbeteren zijn, maar gezien het vrijwel ontbreken van een relatie bij de eerste poging is het de vraag of de verklaarde variantie met deze methode voldoende is op te krikken om bruikbaar te zijn voor voorspellingen.

Een functionele benadering kan daarom, in ieder geval op korte tot middellange termijn, niet worden gezien als een vervanging voor bestaande benaderingen via indicatiewaardensystemen.

Wel kan een functionele benadering een waardevolle aanvulling vormen op bestaande indicatiewaardensystemen. In de eerste plaats kan een functionele benadering gebruikt worden om bestaande indicatiewaarden te onderbouwen en te verbeteren. Een beter begrip waarom bepaalde soorten op bepaalde standplaatsen voorkomen kan helpen om de indeling van soorten te verbeteren en om de standplaatscondities gerichter te kunnen formuleren. Daarnaast is een benadering via indicatiewaarden niet altijd mogelijk. Voorwaarde voor deze benadering is dat alle relevante combinaties van omgevingsfactoren in de huidige situatie al voorkomen, zodat de soortensamenstelling van de betreffende standplaatsen kan worden gebruikt om de indicatiewaarden van de soorten vast te stellen. Aan deze voorwaarde wordt niet altijd voldaan. Met name als gevolg van de toename van de koolzuurspanning en de daaruit voortvloeiende klimaatveranderingen zullen nieuwe combinaties van milieuomstandigheden ontstaan waar nog geen voorbeelden van aanwezig zijn. In die situaties vormt een functionele benadering, met al haar beperkingen, de enige mogelijkheid om effecten te voorspellen. Voor wat betreft beheer kan het effect van maatregelen gevangen worden door veranderingen in specifieke eigenschappen van planten (zie LEDA-database; Knevel et al., 2003), wat een classificatie en daardoor helderder overzicht van de veranderingen geeft. Ook in relatie tot het behoud van biodiversiteit en de bijbehorende verspreiding van soorten kan de functionele benadering een waardevolle bijdrage leveren. De koppeling van morfologische kenmerken en dispersie-afstand is onder meer van belang in de modellering en voor het opstellen van voorwaarden waaraan milieu's moeten voldoen om soorten te behouden. Deze koppeling vergt echter nog onderzoek.

De functionele soortsgroepen benadering:

- is geen vervanging van bestaande indicatie systemen
- is een waardevolle aanvulling op de bestaande correlatieve/empirische indicatie systemen (b.v. Ellenberg)
- is voor een beperkt aantal factoren de enige mogelijkheid om voorspellingen te kunnen doen. Niet voor alle factoren zijn effecten van specifieke veranderingen al gemeten, bijvoorbeeld voor extreem hoge CO<sub>2</sub>-concentraties, welke verwacht worden bij de voorspelde klimaatsveranderingen
- dwingt tot nadenken hoe relaties tussen plantensoorten tot stand komen

- heeft een meer holistisch en daardoor een meer toepassingsgerichte benadering dan de indicatiewaardensystematieken
- heeft, zeker op soortsniveau, een geringe voorspellende waarde
- bij verdere uitwerking indicatie systemen is onderbouwing op basis kenmerken mogelijk goed startpunt (b.v. binnen 'nat'-onderverdeling naar permanent nat (GLG<50cm) en niet-permanent nat
- idealiter combinatie empirisch-correlatief onderzoek en verklaring/voorspelling op basis van functionele eigenschappen (zie Figuur 1.1)

### ***Eindconclusie***

De combinatie van de functionele soortsgroepen benadering met de correlatieve/empirische benadering (b.v. Ellenberg) lijkt nuttig gezien a) de benadering op zowel soorten- als soortgroepniveau, b) het bepalen van effecten van factoren waarvoor geen metingen gedaan kunnen worden en c) de mogelijke toepassing op verschillende schaalniveaus zeer functioneel als toepassing in onder meer klimaatmodellen. Nader onderzoek naar (combinaties van) functionele eigenschappen van planten behorende bij een specifieke stressfactor is echter zeer gewenst (zie ook paragraaf 2.6). Een eerste stap is gedaan in voorliggend onderzoek.

## Literatuur

Aguiar, Martín R., José M. Paruelo, Osvaldo E. Sala & William K. Lauenroth, 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science* 7: 381-390

Alterra, 2001. Handboek Robuuste Verbindingen; ecologische randvoorwaarden. Wageningen, Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte

Bakkenes, M., D. de Zwart en J.R.M. Alkemade, 2002. MOVE, nationaal model voor de vegetatie, versie 3.2. Achtegronden en analyse van modelvarianten. Report 408657006/2002. RIVM, Bilthoven

Blom, C.W.P.M., 1999. Adaptations to flooding stress: from plant community to molecule. *Plant Biology* 1: 261-273

Blom, C.W.P.M., L.A.C.J. Voesenek, M. Banga, W.M.H.G. Engelaar, J.H.G.M. Rijnders, H.M. van de Steeg & E.J.W. Visser, 1994. Physiological ecology of riverside species: adaptive responses of plants to submergence. *Annals of Botany* 74: 53-263

Blom, C.W.P.M. & L.A.C.J. Voesenek, 1996. Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 290-295

Blom, C.W.P.M., H.M. van de Steeg & L.A.C.J. Voesenek, 1996a. Adaptive mechanisms of plants occurring in wetland gradients. In: *Wetlands: environmental gradients, boundaries and buffers*. (Mulamootil, G., B.G. Warner en E.A. McBean, eds.) Boca Raton: CRC Lewis Publishers

Blom, C.W.P.M., H.M. van de Steeg & L.A.C.J. Voesenek, 1996b. Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 290-295

Blom, C.W.P.M., G.M. Bögeman, P. Laan, A.J.M. van der Sman, H.M. van de Steeg & L.A.C.J. Voesenek, 1999. Adaptations to flooding in plants from river areas. *Aquatic Botany* 38: 29-47

Box, E.O., 1981. *Macroclimate and plant forms: an introduction to predictive modeling in phytogeography*. The Hague: Dr. W. Junk Publishers

Box, E.O., 1995. Global potential natural vegetation: Dynamic benchmark in the era of disruption. In: Murai, S. (ed.). *Toward global planning of sustainable use of the earth – Development of global eco-engineering*, pp. 77-95. Elsevier, Amsterdam

Box, E.O., 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science* 7: 309-320

Bradshaw, A.D., 1994. Ecological significance of genetic variation between populations. In "Perspective on plant population ecology", R. Dirzo & J. Sarukhan (eds.), pp. 213-228. Sinauer Ass., Sunderland

Bugmann, Harald, 1996. Functional types of trees in temperate and boreal forests: classification and testing. *Journal of Vegetation Science* 7: 359-370

Bunce, R.G.H., S.M. Smart, H.M. van de Poll, J.W. Watkins & W.A. Scott, 1999. Measuring change in British vegetation. Department of the Environment, Transport and the Regions, London

CBS. 1987. Botanisch Basis Register. CBS, Voorburg/Heerlen

Chapin, F. Stuart III, M. Sydonia Bret-Harte, Sarah E. Hobbie & Hailin Zhong, 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science* 7: 347-358

Coops, H., 1986. Life-history differentiatie tussen twee populaties van *Plantago major* L. ssp. *peiosperma* Pilger in relatie tot hun standplaatsen. Instituut voor Oecologisch Onderzoek te Oostvoorne

Cramer, W., 1997. Using plant functional types in a global vegetation model. In: Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change. T.M. Smith, H.H. Shugart & F.I. Woodward (eds.). International Geosphere-Biosphere Programme Book Series

Cramer, W.P. & R. Leemans, 1996. Assessing impacts of climate change on vegetation using climate classification systems. In: Vegetation dynamics and global change. Solomon, A.M. & H.H. Shugart (eds.). Chapman & Hall, New York/London

Diaz, S. & M. Cabido, 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474

Diaz, S., J.G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J.H.C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J.P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S.R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Díez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Khoshnevi, N. Pérez-Harguindeguy, M.C. Pérez-Rontomé, F.A. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Boustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martínez, A. Romo-Díez, S. Shaw, B. Siavash, P. Villar-Salvador & M.R. Zak, 2003. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 3, 295-304

Dilger, 1982.

- Dolédec, S. & B. Statzner, 1994. Theoretical habitat templets, species traits, and species richness: 548 plant and animal species in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology*. 31: 523-538
- Dormann, C.F. & S.J. Woodin, 2002. Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology* 16: 4-17
- Dyer, A.R., D.E. Goldberg, R. Turkington & C. Sayre, 2001. Effects of growing conditions and source habitat on plant traits and functional group definition. *Functional Ecology* 15: 85-95
- Ellenberg, H., H.E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner & D. Pauliszen, 2002. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 22 verbesserte und erweiterte Auflage. Goltze, Göttingen
- Gill, D.E., 1978. On selection at high population density. *Ecology* 59: 1289-91
- Gitay, H. & I.R. Noble, 1997. What are functional types and how should we seek them? In: *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change*. T.M. Smith, H.H. Shugart & F.I. Woodward (eds.). International Geosphere-Biosphere Programme Book Series
- Grime, J.P., 1974. *Vegetation classification by reference to strategies*
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*. Vol. III, No. 982: 1169-1194
- Grime, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: Wiley
- Grime, J.P., J.G. Hodgson & R. Hunt, 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London
- Grime, J.P., 1996. Vegetational functional classification systems as approaches to predicting and quantifying global vegetation changes. In: *Vegetation dynamics and global change*. Solomon, A.M. & H.H. Shugart (eds.). Chapman & Hall, New York/London
- Grime, J.P., 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Second edition. John Wiley & Sons Ltd.
- Grime, J.P., J.G. Hodgson & R. Hunt, 1988. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London
- Grime, J.P., J.G. Hodgson, R. Hunt, K. Thompson, G.A.P. Hendry, B.D. Campbell, A. Jalili, S.H. Hillier, S. Diaz & M.J.W. Burke, 1997. In: *Plant functional types. Their*

relevance to ecosystem properties and global change. T.M. Smith, H.H. Shugart & F.I. Woodward (eds.). International Geosphere-Biosphere Programme Book Series

Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-45

He, J.B., G.M. Bögeman, H.M. van de Steed, J.G.H.M. Rijnders, L.A.C.J. Voeselek & C.W.P.M. Blom, 1999. Survival tactics of *Ranunculus* species in river floodplains. *Oecologia* 118: 1-8

Heal, O.W. & J.P. Grime, 1991. Comparative analysis in ecosystems: past lessons and future directions. In: Cole, J., G. Lovett & S. Findlay (eds). *Comparative analysis of ecosystems: patterns, mechanisms and theories*. New York, Springer-Verlag: 7-23

Hills, J.M., K.J. Murphy, I.D. Pulford & T.H. Flowers, 1994. A method for classifying European riverine wetland ecosystems using functional vegetation groups. *Functional Ecology* 8: 242-252

Hobbs, R.J., 1997. Can we use plant functional types to describe and predict responses to environmental change? In: *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change*. T.M. Smith, H.H. Shugart & F.I. Woodward (eds.). International Geosphere-Biosphere Programme Book Series

Hodgson, J.G., P.J. Wilson, R. Hunt, J.P. Grime & K. Thompson, 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85: 282-294

Holdridge, L.R., 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368

Huntley, B. & T. Web III (eds), 1988. *Vegetation history*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers

Iversen, J., 1936. *Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung*. Levin und Munksgaard, Kopenhagen, Dänemark

Jauffret, S. & M. Visser, 2003. Assigning life-history traits to plant species to better qualify arid land degradation in Presaharian Tunisia. *Journal of Arid Environments*

Kelly, Colleen K., 1996. Identifying plant functional types using floristic data bases: Ecological correlates of plant range size. *Journal of Vegetation Science* 7: 417-424

Knaapen, J.P. & J.G.M. Rademakers, 1990. *Rivierdynamiek en vegetatieontwikkeling*. Staringcentrum. Instituut voor onderzoek van het Landelijk Gebied. Rapport 82. Wageningen

- Knevel, I.C., R.M. Bekker, J.P. Bakker & M. Kleyer, 2003. Life-history traits of the Northwest European Flora: The LEDA database. *Journal of Vegetation Science* 14: 611-614
- Körner, C., 1993. CO<sub>2</sub> fertilization: the great uncertainty in future vegetation development. In: Solomon, A.M. & H.H. Shugart (eds.). *Vegetation dynamics and global change*, pp. 53-70. Chapman & Hall, New York, NY
- Laan, P. & C.W.P.M. Blom, 1990. Growth and survival responses of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: the importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates. *Journal of Experimental Botany* Vol. 41 No. 228: 775-783
- Leemans, R., 1997. The use of plant functional type classifications to model global land cover and simulate the interactions between the terrestrial biosphere and the atmosphere. In: *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change*. T.M. Smith, H.H. Shugart & F.I. Woodward (eds.). International Geosphere-Biosphere Programme Book Series
- Leishman, M.R., L. Hughes, K. French, D. Armstrong & M. Westoby, 1992. Seed and seedling biology in relation to modeling vegetation dynamics under global climatic change. *Australian Journal of Botany* 40: 599-613
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press
- Mouissie, A.M., 2004. Seed dispersal by large herbivores : implications for the restoration of plant biodiversity. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen
- Noble, I.R. & R.O. Slayter, 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21
- Noble, I.R. & H. Gitay, 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7: 329-336
- Nygaard, B. & R. Ejrnæs, 2004. A new approach to functional interpretation of vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 15: 49-59
- Perry, M.L. (Ed.), 2000. *Assessment of Potential Effects and Adaptations for Climate Change in Europe: The Europe ACACIA Project*. Jackson Environmental Institute, University of East Anglia, Norwich, UK, 320pp
- Prentice, I.C., W. Cramer, S.P. Harrison, R. Leemans, R.A. Monserud & A.M. Solomon, 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19: 117-34

- Prentice, I.C., R.A. Monserud, T.M. Smith & W.R. Emanuel, 1996. Modeling large-scale vegetation dynamics. In: *Vegetation dynamics and global change*. Solomon, A.M. & H.H. Shugart (eds.). Chapman & Hall, New York/London
- Raunkiaer, C., 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford: Clarendon Press
- Richoux, P. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic Coleoptera in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology*, 31: 377-395
- Runhaar, J., C.L.G. Groen, R. Van der Meijden & R.A.M. Stevers, 1987. Een nieuwe indeling in ecologische groepen binnen de Nederlandse flora. *Gorteria* 13: 277-359
- Runhaar, J., W. van Landuijt, C.L.G. Groen, E.J. Weeda en F. Verloove, 2004. Herziening van de indeling in ecologische soortengroepen voor Nederland en Vlaanderen. *Gorteria* 30(1): 12-26
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & V. Westhoff, 1995. *De vegetatie van Nederland*. Volume 2. Opulus press, Upsala
- Schaminée, J.H.J., A.H.F. Stortelder & E.J. Weeda, 1996. *De vegetatie van Nederland*. Volume 3. Opulus press, Upsala
- Schaminée, J.H.J., E.J. Weeda & V. Westhoff, 1998. *De vegetatie van Nederland*. Volume 4. Opulus press, Upsala
- Schimper, A., 1898. *Pflanzen-Geography auf physiologischer Grundlage*. Jena, Germany
- Siepel, H., 1994. *Structure and function of soil microathopod communities*. Thesis Wageningen
- Smith, T.M., 1997. Examining the consequences of classifying species into functional types: a simulation model analysis. In: *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change*. T.M. Smith, H.H. Shugart & F.I. Woodward (eds.). International Geosphere-Biosphere Programme Book Series
- Smith, T.M., H.H. Shugart, F.I. Woodward & P.J. Burton, 1996. *Plant functional types*. In: *Vegetation dynamics and global change*. Solomon, A.M. & H.H. Shugart (eds.). Chapman & Hall, New York/London
- Solbrig, O.T., 1993. Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. In: *Schultze, E.D. & A. Mooney (eds.): Biodiversity and Ecosystem Function*, pp. 97-116. Heidelberg: Springer Verlag



- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365
- Southwood, 1988: Tactics strategies and templets. *Oikos* 52: 3-18
- Stearns, S.C., 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, vol.51, no. 1
- Stebbins, G.L., 1951. Natural selection and the differentiation of angiosperm families. *Evolution* 5: 299-324
- Stebbins, G.L., 1971. Adaptive radiation of reproductive characters of angiosperms. II. Seeds and seedlings. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 237-60
- Stebbins, G.L., 1974. Flowering plants: Evolution above the species level. London: Arnold
- Steffen, W.L., 1996. A periodic table for ecology? A chemist's view of plant functional types. *Journal of Vegetation Science* 7: 425-430
- Stortelder, A.H.F., J.H.J. Schaminée & P.W.F.M. Hommel, 1999. De vegetatie van Nederland. Volume 5. Opulus press, Upsala
- Tamis, W.L.M., R. van der Meijden, J. Runhaar, R.M. Bekker, W.A. Ozinga, B. Odé & I. Hoste, 2004. Standaardlijst van de Nederlandse flora 2004. *Gorteria* 3: 101-194
- Thompson, K., 1994. Predicting the fate of temperate species in response to human disturbance and global change. In: Boyle, T.J.B. & C.E.B. Boyle (eds.). *Biodiversity, temperate ecosystems and global change*, pp. 61-76. Springer-verlag Berlin, DE
- Thornthwaite, C.W. & J.R. Mather, 1957. Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance. Drexel Institute of Technology, Laboratory of Climatology. (Publications in Climatology Vol. X, No. 3)
- Townsend C.R. & Hildrew A.G. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* 31 (3): 265-276
- Van der Meijden R. 1996. Heukels' flora van Nederland. 22e dr. Wolters-Noordhoff, Groningen
- Voesenek, L.A.C.J. & C.W.P.M. Blom, 1996. Plants and hormones: an ecophysiological view on timing and plasticity. *Journal of Ecology* 84: 111-119
- Walker, B.H., 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23

Wamelink, G.W.W., H.F. van Dobben, J.R.M. Alkemade & J. Wiertz. 1997. Maaigevoeligheid van de Nederlandse flora; aanvulling van de door Briemle & Ellenberg (1994) geschatte indicatiegetallen. IBN rapport nr. 255

Westoby, M. & M. Leishman, 1997. Categorizing plant species in functional types. In: T.M. Smith, H.H. Shugart & F.I. Woodward (eds). Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change. International Geosphere-Biosphere Programme Book Series

Wilson, 1998

Wolfert, H.P., 1996. Rijkswateren-Ecotopen-Stelsels; uitgangspunten en plan van aanpak. Lelystad, RIZA. Notanr. 96.050

Woodward, F.I. & W. Cramer, 1996. Plant functional types and climate changes: introduction. *Journal of Vegetation Science* 7: 306-308

Woodward, F.I., T.M. Smith & H.H. Shugart, 1997. Defining plant functional types: the end view. In: Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change. T.M. Smith, H.H. Shugart & F.I. Woodward (eds.). International Geosphere-Biosphere Programme Book Series

## Bijlage 1 Begrippenlijst

Ecotoop	=	ruimtelijk begrensde ecologische eenheid die homogeen is ten aanzien van vegetatiestructuur, successiestadium en abiotische factoren die bepalend zijn voor de plantengroei
Functioneel	=	geschikt voor een bepaald doel
Functionele eigenschap	=	een uit morfologische en fysiologische kenmerken af te leiden eigenschap die bepaalt op welke manier organisme reageert op bepaalde voor overleving en reproductie relevante omgevingsfactoren
Functionele strategie	=	een combinatie van eigenschappen die tezamen maken dat organismen aangepast is aan bepaalde voor overleving en reproductie relevante omgevingsfactoren
Kenmerk	=	kenmerkende eigenschap van organismen behorende tot een zelfde soort. Voorbeelden van kenmerken voor plantensoorten zijn: levensduur, droogteresistentie, vetplanten (tegen uitdroging), riet/mangroves (lange buis om boven water uit te blijven steken voor luchttoevoer/luchtwortels), naalden (tegen vraat)
Life-history strategies	=	levensstrategieën
Omgevingsfactoren	=	zie “ <i>standplaatscondities</i> ”
Standplaatscondities	=	eigenschappen van de standplaats die direct of indirect bepalend zijn voor het fysiologisch functioneren van de plantengroei (bijvoorbeeld voedselrijkdom, vochttoestand, zoutgehalte, elektrisch geleidingsvermogen)
Strategie	=	plan (combinatie van “kenmerken”) volgens welke planten zich aanpassen/overleven
Stress	=	spanning, druk, veroorzaker van problemen
Stressfactoren	=	die factoren waardoor een plant extra inspanningen moet doen om te overleven, b.v. overstroming, verzuring, vermisting, verdroging, betreding



## Bijlage 2 Soorten die exclusief voorkomen binnen of buiten de uiterwaarden

soorten alleen in de uiterwaarden	
<i>Aster tradescantii</i>	Kleine aster
<i>Barbarea intermedia</i>	Bitter barbarakruid
<i>Tanacetum parthenium</i>	Moederkruid
<i>Datura stramonium</i>	Doornappel
<i>Glyceria declinata</i>	Getand vlotgras
<i>Leonurus cardiaca</i>	Hartgespan
<i>Lepidium campestre</i>	Veldkruidkers
<i>Potamogeton nodosus</i>	Rivierfonteinkruid
<i>Amaranthus albus</i>	Witte amarant
<i>Amaranthus hybridus</i>	Groene amarant
<i>Erigeron annuus</i>	Zomerfijnstraal
<i>Solanum physalifolium</i>	Glansbesnachtschade
<i>Rudbeckia laciniata</i>	Slipbladige rudbeckia
soorten alleen buiten de uiterwaarden	
<i>Chenopodium polyspermu</i>	Korrelganzenvoet
<i>Phleum pratense s. pratense</i>	Timoteegras s.s.
<i>Rorippa nasturtium-aquaticum</i>	Witte waterkers
<i>Myosotis laxa s. cespitosa</i>	Zompvergeet-mij-nietje
<i>Leucocorydon aestivum</i>	Zomerklokje
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	Reuzenberenklauw
<i>Alisma plantago-aquaticum</i>	Grote waterweegbree
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	Gewone steenraket
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	Doorgroeid fonteinkruid
<i>Ceratophyllum submersum</i>	Fijn hoornblad
<i>Cerastium fontanale s. vulgare</i>	Gewone hoornbloem
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Gewoon herderstasje
<i>Caltha palustris s. palustris</i>	Gewone dotterbloem
<i>Callitriche obtusangula</i>	Stomphoekig sterrenkroos
<i>Anagallis arvensis s. arvensis</i>	Rood guichelheil
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	Harig knopkruid
<i>Schoenoplectus triquetrus</i>	Driekantige bies
<i>Hirschfeldia incana</i>	Grijze mosterd
<i>Solanum nigrum s. schulzei</i>	Beklierde nachtschade
<i>Sparganium erectum s. neglectum</i>	Blonde egelskop
<i>Sparganium erectum s. erectum</i>	Grote egelskop s.s.
<i>Zannichellia palustris s. palustris</i>	Zittende zannichellia
<i>Veronica opaca</i>	Doffe ereprijs
<i>Plantago major s. major</i>	Grote weegbree s.s.
<i>Solanum nigrum s. nigrum</i>	Zwarte nachtschade s.s.
<i>Persicaria lapathifolia</i>	Beklierde duizendknoop
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i>	Ruwe bies
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	Mattenbies
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	Pijlkruid
<i>Rumex crispus x obtusifolius</i>	Bermzuring
<i>Ranunculus ficaria s. bulbosus</i>	Gewoon speenkruid
<i>Fallopia sachalinensis</i>	Sachalinse duizendknoop
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	Blauwe waterereprijs



### Bijlage 3 Morfologische kenmerken met indicatorwaarde (IW)

Morfologische kenmerken (met bron), met IW: indicatorwaarde, BBR: Botanisch Basis Register (\*), ECPE: Electronic Comparative Plant Ecology (Grime \*), Flora: flora van Nederland (\*). De IW loopt van -2 tot 2, waarbij -2 indiceert voor een sterk negatief kenmerk voor overleven in de uiterwaarden en 2 voor sterk positief voor overleven in de uiterwaarden

Bron	Kenmerk	code	verklaring	IW	opmerkingen
BBR	levensduur	1	1-jarig, zomerannuel, kieming in voorjaar, bloei in de zomer, overwinteren als zaad	0	
		1+2	1-jarig, 2-jarig	1	
		1+8	1-jarig + winterannuel	0	
		1/6	1-jarig/overblijvend	1	
		2	2-jarig	1	
		2+1	2-jarig, 1-jarig	1	
		2+6	2-jarig + overblijvend	nvt	meerjarigheid is geen aanpassing aan dynamisch milieu
		2/4	2-jarig/4-jarig	nvt	meerjarigheid is geen aanpassing aan dynamisch milieu
		3	3-jarig, bloei in het derde levensjaar	nvt	meerjarigheid is geen aanpassing aan dynamisch milieu
		4	4-jarig, bloei in het vierde levensjaar	nvt	meerjarigheid is geen aanpassing aan dynamisch milieu
		5	5-jarig, bloei in het vijfde levensjaar	nvt	meerjarigheid is geen aanpassing aan dynamisch milieu
		6	overblijvend	nvt	meerjarigheid is geen aanpassing aan dynamisch milieu
		7	houtig	nvt	
		8	winterannuel, kiemen in nazomer/herfst, in de winter bladrozet, bloei in voorjaar, overzomereren als zaad	-2	
		8+1	winterannuel + 1-jarig	-2	
		8+6	winterannuel + overblijvend	-2	
8/6	winterannuel/overblijvend	-2			
	levensvorm	A	hydrofyte, waterplanten, winterknoppen onder water	-1	
		AB	hydrofyte, helofyte	1	
		B	helofyte, winterknoppen onder water, de bloeiende plant boven water	1	
		BA	helofyte, hydrofyte	1	
		BH	helofyte, hemicryptofyte	1	
		BT	helofyte, therofyte	nvt	
		C	kruidachtige chamaefyte, winterknoppen tot 50 cm boven de grond	nvt	
		E	epifyte, op de bovengrondse delen van levende planten groeiend	nvt	

G	geofyt, winterknoppen onder de grond	1		
GB	geofyt, helofyt	1		
GBA	geofyt, helofyt, hydrofyt	1		
GH	geofyt, hemicryptofyt	nvt		
H	hemicryptofyt, winterknoppen op of direct onder de grond	nvt		
HB	hemicryptofyt, helofyt	nvt		
HBT	hemicryptofyt, helofyt, therofyt	nvt		
HC	hemicryptofyt, kruidachtige chamaefyt	nvt		
HCB	hemicryptofyt, kruidachtige chamaefyt, helofyt	nvt		
HG	hemicryptofyt, geofyt	nvt		
HGL	hemicryptofyt, geofyt, liaan	nvt		
HT	hemicryptofyt, therofyt	nvt		
L	liaan, planten die op andere planten steunen, maar in de bodem wortelen	nvt		
P	phanerofyt, winterknoppen minstens 50 cm boven de grond	nvt		
PCL	phanerofyt, kruidachtige chamaefyt, liaan	nvt		
S	saprophyt, op dood organisch materiaal terend, zonder bladgroen	nvt		
T	therofyt, geen winterknoppen, plant eenjarig	nvt		
TB	therofyt, helofyt	nvt		
TH	therofyt, hemicryptofyt	nvt		
TL	therofyt, liaan	nvt		
TVL	therofyt, echte parasiet, liaan	nvt		
V	echte parasiet, op levende planten parasiterend zonder groene bladeren	nvt		
W	halfparasiet, op levende planten parasiterend, echter met groene bladeren	nvt		
Z	houtachtige chamaefyt, winterknoppen 50cm boven de grond	nvt		
Groeivorm	11	Niet-wortelend, ondergedoken	-1	nadelig, drijven weg de zee in
	12	Niet-wortelende, drijvend	-1	nadelig, drijven weg de zee in
	13	Wortelende, ondergedoken	1	zitten vast
	14	Wortelende, drijvende wpl	1	zitten vast
	21	Wortelloze parasieten	nvt	
	31	Klim- en sluiersplanten	nvt	
	41	Bladlozen	nvt	
	51	Liggende grassen	1	
	52	Gras met lange uitlopers	2	
	53	Gras met korte uitlopers	1	zitten minder goed vast
	54	Grassen zonder uitlopers	0	zitten niet zo goed vast
	61	Liggende kruiden	1	
	63	Wortelrozetplanten	1	
	64	Rozetstengelbladplanten	1	
	65	Stengelbladplanten	0	
	73	Overige struiken	nvt	
	82	Neutrale bomen	nvt	
	83	Centripetale bomen	nvt	
Vorm blad	bu	bu = Buisvormig	?	



	ha	ha = Handvormig, enkelvoudig	-1	hoge weerstand bij overstroming
	hs	hs = Handvormig, samengesteld	-1	hoge weerstand bij overstroming
	lc	lc = Lancetvormig	1	lage weerstand bij overstroming
	lw	lw = Langwerpig	1	lage weerstand bij overstroming
	ly	ly = Lijn- en lintvormig	1	lage weerstand bij overstroming
	mb	mb = Meerdere bladvormen	nvt	aanpassing aan droogte
	na	na = Naaldvormig	nvt	aanpassing aan droogte
	pr	pr = Priemvormig	nvt	aanpassing aan droogte
	ro	ro = Rond en ovaal	-1	hoge weerstand bij overstroming
	sc	sc = Schubvormig blad	nvt	
	ve	ve = Veervormig, enkelvoudig	-1	hoge weerstand bij overstroming
	vm	vm = Veerv., meerv.samengest.	-1	hoge weerstand bij overstroming
	vs	vs = Veervormig, samengesteld	-1	hoge weerstand bij overstroming
	zw	zw = Zwaardvormig	nvt	waarom zijn deze bladeren ontstaan?
Begin bloei	1	januari	-2	
	3	maart	-2	
	4	april	-2	
	5	mei	-1	
	6	juni	0	
	7	juli	2	
	8	augustus	2	
	9	september	0	
	2	februari	-2	
	3	maart	-2	
	4	april	-2	
	5	mei	-1	
	6	juni	0	
	7	juli	2	
	8	augustus	2	
	9	september	0	
	10	oktober	-1	
	11	november	-2	
	12	december	-2	
	13	herfst	0	
99	niet in Nederland			
Eind bloei	1	januari	-2	
	3	maart	-2	
	4	april	-2	
	5	mei	-1	
	6	juni	0	
	7	juli	2	
	8	augustus	2	

	9	september	0	
	2	februari	-2	
	3	maart	-2	
	4	april	-2	
	5	mei	-1	
	6	juni	-1	
	7	juli	2	
	8	augustus	2	
	9	september	1	
	10	oktober	-1	
	11	november	-2	
	12	december	-2	
	13	herfst	0	
	99	niet in Nederland	0	
kiemtijd	01	direct	1	
	01 ?	direct ?	1	
	01/02	direct/vertraagd	1	
	01/12	direct/voorjaar	0	
	01/21	direct/vroege zomer	2	
	01/32	direct/herfst	2	
	03	het jaar rond	0	
	12	voorjaar	-1	
	12 ?	voorjaar ?	-1	
	12/21	voorjaar/vroege zomer	2	
	12/22	voorjaar/zomer	2	
	12/31	voorjaar/vroege herfst	1	
	13	late voorjaar	1	
	13 ?	late voorjaar ?	1	
	13/21	late voorjaar/vroege zomer	1	
	13/31	late voorjaar/vroege herfst	1	
	21	vroege zomer	2	
	22	zomer	2	
	22/12	zomer/voorjaar	2	
	22/32	zomer/herfst	2	
	23/31	vroege herfst	1	
	32	herfst	-1	
	32 ?	herfst ?	-1	
	32/12	herfst/voorjaar	-1	
	32/12?	herfst/voorjaar ?	-1	
	32/13	herfst/late voorjaar	0	
	32/21	vroege zomer	2	
	32/22	herfst/zomer	1	
	42/11	winter/vroege voorjaar	-2	
	43/12	voorjaar/voorjaar	-1	
	ECPE dispersal agency	* -	normaly no seeds	1
		*ANIMa	animal, awn or spiny calyx teeth	nvt
		*ANIMe	animal, eliasoom	-2
		*ANIMm	animal, secretion	nvt

	*AQ/AN	water or animal	2	
	*AQUAT	water	2	
	*UNSP	unspecialized	nvt	
	*UNSPc	unspecialized, capsule	nvt	
	*WINDp	wind plumed or wrapped in wooly hairs	2	
	*WINDw	wind, winged or strongly flattened	2	
	AN/AQ	animals or water	1	
	ANIMa	animal, awn or spiny calyx teeth	nvt	
	ANIMb	animal, adhesive burr	nvt	
	ANIMe	animal, eliasoom	-2	
	ANIMi	animal, ingested berry	nvt	
	ANIMm	animal, secretion	nvt	
	AQ/AN	water or animal	2	
	AQ/ANe	water or animal eliasoom	1	
	AQ/Wlw	water or wind seeds winged or strongly flattened	2	
	AQUAT	water	2	
	UNSP	unspecialized	nvt	
	UNSPag	unspecialized, spread widely by agriculture	nvt	
	UNSPc	unspecialized, capsule	nvt	
	WINDc	wind, seeds small and shed from a capsule held above the vegetation	2	
	WINDm	wind, minute orchid seeds or spores	2	
	WINDp	wind plumed or wrapped in wooly hairs	2	
	WINDpw	wind, plumed or wrapped in wooly hairs or winged or strongly flattened	2	
	WINDw	wind, winged or strongly flattened	2	
germination requirements	Chill	chilling	0	
	Dry	dry storage at room temperature	-2	
	Fluct	fluctuating temepratures	nvt	
	Freeze	alternate freezing and thawing treatments	0	
	Heat	heat treatment	-2	
	Orchid	fungal symbiont	0	
	Scar	scarification (many species with hard-coat dormancy also respond to chilling)	1	
	Warm	warm moist incubation	1	
	Wash	water-washing to remove inhibitor in seed coat	nvt	voor woestijnplanten
regenerative strategies	(V)	denotes instances where the period of attachment is intermediate between those of Sv and V, although in most instances we have insufficient demographic data to distinguish fully between Sv and V	1	
	?	strategies of regeneration by seed are uncertain	nvt	
	Bs	a persistant bank of buried seeds or spores	1	
	S	seasonal regeneration by seed	0	
	Sv	seasonal regeneration by vegetative means (offsets soon independent of parent)	2	
	V	lateral vegetative spread (offsets remaining attached to the parent for a long period, usually for more than one growing season)	2	
	W	regeneration involving numerous widely-dispersed seeds or spores	nvt	

Flora	wortel	1	wortelstok	1	
		1,2a	wortelstok, dicht zodevormend	2	
		1,3	wortelstok, uitlopers	2	
		1,3b	wortelstok, ondergrondse uitlopers	2	
		1a	wortelstok kruipend	2	
		1a,3a	wortelstok kruipend, bovengrondse uitlopers	2	
		1a,3b	wortelstok kruipend, ondergrondse uitlopers	2	
		1ab	wortelstok kruipend en vertakt	2	
		1b	wortelstok vertakt	2	
		1bc	horizontale wortelstok vertakt	2	
		1bd	wortelstok vertakt en kruipend	2	
		1bd,4a	wortelstok vertakt en kruipend, wortelende stolonen	2	
		1d	wortelstok kruipend	1	?
		1de	wortelstok kruipend en houtachtig	2	?
		1df	wortelstok kruipend met bijwortels	2	
		1e,3	wortelstok houtachtig, uitlopers	2	
		1f	wortelstok met bijwortels	2	?
		2	zodevormend	2	
		2,4	zodevormend, stolonen	1	
		2,7	zodevormend, rhizomen	1	
		2a	dicht zodevormend	1	
		2b	los zodevormend	1	
		2b,3	los zodevormend, uitlopers	1	
		2b,4	los zodevormend, stolonen	2	
		2b,7	los zodevormend, rhizomen	1	
		3	uitlopers	0	
		3,9	uitlopers, knollen	0	
		3a	uitlopers bovengronds	0	
		3ab	uitlopers boven en ondergronds	0	
		3b	uitlopers ondergronds	1	
		3b,8a	uitlopers ondergronds, wortel knolvormig	0	
		4,6	stolonen, knopen wortelend	2	
		5	penwortel	1	penwortel wel stevig, kans op rotten
		5a	penwortel dik	1	penwortel wel stevig, kans op rotten
		5ab	penwortel dik en lang	1	penwortel wel stevig, kans op rotten
		5b	penwortel lang	1	penwortel wel stevig, kans op rotten
		5bc	penwortel lang en vertakt	1	penwortel wel stevig, kans op rotten
		7	rhizomen	2	
		7a	rhizomen kruipend	2	
		8a	wortel knolvormig	nvt	
		8bc	wortel sterk vertakkend en kruipend	nvt	
		8d	wortel opgezwollen	nvt	
		8e	wortel met knoppen	1	
BBR	Worteldiepte <sup>1</sup>	11	1 = Max. worteld. tot 10 cm	-1	
		12	1 = Max. worteld. tot 10 cm, 2 = Max. worteld.	-1	

	tot 20 cm	
13	1 = Max. worteld. tot 10 cm, 3 = Max. worteld.	0
	tot 50 cm	
14	1 = Max. worteld. tot 10 cm, 4 = Max. worteld.	1
	tot 100 cm	
15	1 = Max. worteld. tot 10 cm, Max. worteld. > 100 cm	1
22	2 = Max. worteld. tot 20 cm	-1
23	2 = Max. worteld. tot 20 cm, 3 = Max. worteld.	0
	tot 50 cm	
24	2 = Max. worteld. tot 20 cm, 4 = Max. worteld.	1
	tot 100 cm	
25	2 = Max. worteld. tot 20 cm, Max. worteld. > 100 cm	1
33	3 = Max. worteld. tot 50 cm	0
34	3 = Max. worteld. tot 50 cm, 4 = Max. worteld.	1
	tot 100 cm	
35	3 = Max. worteld. tot 50 cm, Max. worteld. > 100 cm	1
44	4 = Max. worteld. tot 100 cm	1
45	4 = Max. worteld. tot 100 cm, Max. worteld. > 100 cm	1
55	5 = Max. worteld. > 100 cm	1

<sup>1</sup> alleen -1, 0, 1 omdat het anders te zwaar meetelt. Er is overlap met de wortelcategorie



## Bijlage 4 Waardering van de geselecteerde soorten. Naast de waarde per morfologisch kenmerk

NR			lev sdu ur	lev nsv orm	Gr. vor m	Vor m blad	bgn _blo ei	eind _blo ei	kie mtij d	disp ersa l age ncy	ger min atio n req uire men ts	reg ene rativ e strat egis	wort el	wort eldi epte	sum	avg	n	stdev
7	<i>Acorus calamus</i>	Kalmoes	nvt	1	1	nvt	0	2					2		6	1.20	5	0.84
11	<i>Aegopodium podagraria</i>	Zevenblad	nvt	nvt	1	-1	0	2	-1	nvt	0		0	0	1	0.13	8	0.99
12	<i>Aethusa cynapium</i>	Hondspeterselie	0	nvt	0	-1	0	0	-1	nvt	0			0	-2	-0.25	8	0.46
18	<i>Agrostis stolonifera</i>	Fioringras	nvt	nvt	2	1	0	0	1	nvt			2	0	6	0.86	7	0.90
26	<i>Alisma gramineum</i>	Smalle waterweegbree	nvt	1	1	1	2	0					1		6	1.00	6	0.63
27	<i>Alisma lanceolatum</i>	Slanke waterweegbree	nvt	1	0	1	0	0	-1				1	0	2	0.25	8	0.71
28	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	Grote waterweegbree	nvt	1	1	1	0	0		1	1		1		6	0.75	8	0.46
29	<i>Alliaria petiolata</i>	Look-zonder-look	1	nvt	0	-1	-2	0	-1	nvt	0	0			-3	-0.38	8	0.92
36	<i>Alnus glutinosa</i>	Zwarte els	nvt	nvt	nvt	-1	-2	-2	-1	2	-2	nvt			-6	-1.00	6	1.55
38	<i>Alopecurus aequalis</i>	Rosse vossestaart	-2	nvt	2	1	-1	0	1						1	0.17	6	1.47
40	<i>Alopecurus geniculatus</i>	Geknikte vossestaart	-2	nvt	2	1	-1	0	1	nvt	-2			0	-1	-0.13	8	1.46
41	<i>Alopecurus myosuroides</i>	Duist	-2	nvt	0	1	-1	2	-1					0	-1	-0.14	7	1.35
42	<i>Alopecurus pratensis</i>	Grote vossestaart	nvt	nvt	2	1	-2	0	1	nvt				1	3	0.50	6	1.38
47	<i>Amaranthus retroflexus</i>	Papegaaiekruid	0	nvt	0	-1	2	-1	2					1	3	0.43	7	1.27
52	<i>Anagallis arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>	Rood guichelheil	0	nvt	1	-1	-1	0						-1	-2	-0.33	6	0.82
59	<i>Angelica archangelica</i>	Grote engelwortel	nvt	nvt	1	-1	2	0	2				nvt	0	4	0.67	6	1.21
60	<i>Angelica sylvestris</i>	Gewone engelwortel	1	nvt	1	-1	2	0	2	2	0	0		1	8	0.80	10	1.03
70	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Fluitekruid	nvt	nvt	1	-1	-1	0	-1	nvt	0			1	-1	-0.14	7	0.90
83	<i>Arctium lappa</i>	Grote klit	1	nvt	0	-1	2	2		nvt					4	0.80	5	1.30
96	<i>Arrhenatherum elatius</i>	Glanshaver	nvt	nvt	2	1	-1	0	1	nvt			1	1	5	0.71	7	0.95

101	<i>Artemisia vulgaris</i>	Bijvoet	nvt	nvt	0	-1	2	0	-1	nvt	-2		1		-1	-0.14	7	1.35
121	<i>Atriplex prostrata</i>	Spiesmelde	0	nvt	0	-1	2	0	-1	nvt	0	1		-1	0	0.00	9	1.00
123	<i>Atriplex patula</i>	Uitstaande melde	0	nvt	0	1	2	0	-1	nvt	0			0	2	0.25	8	0.89
128	<i>Azolla filiculoides</i>	Grote kroosvaren	0	-1	-1	-1	0	-1							-4	-0.67	6	0.52
133	<i>Barbarea vulgaris</i>	Gewoon barbarakruid	nvt	nvt	0	-1	-2	0	-1	2	1	1			0	0.00	8	1.31
135	<i>Bellis perennis</i>	Madeliefje	nvt	nvt	1	1	-2	0	2	nvt		2	1	-1	4	0.50	8	1.41
141	<i>Bidens cernua</i>	Knikkend tandzaad	0	nvt	0	1	2	-1	2						4	0.67	6	1.21
143	<i>Bidens frondosa</i>	Zwart tandzaad	0	nvt	0	-1	2	0	1						2	0.33	6	1.03
144	<i>Bidens tripartita</i>	Veerdelig tandzaad	0	nvt	0	-1	2	0	1					0	2	0.29	7	0.95
152	<i>Brassica nigra</i>	Zwarte mosterd	0	nvt	0	1	0	0	-1						0	0.00	6	0.63
165	<i>Bromus sterilis</i>	IJle dravik	0	nvt	0	1	-1	0	1	nvt		0	2		3	0.38	8	0.92
171	<i>Butomus umbellatus</i>	Zwanebloem	nvt	1	0	1	0	0	-1				1		2	0.29	7	0.76
182	<i>Callitriche obtusangula</i>	Stomphoekig sterrekroos	nvt	-1	1	-1	-2	0							-3	-0.60	5	1.14
184	<i>Callitriche platycarpa</i>	Gewoon sterrekroos	nvt	-1	1	-1	-1	0	1						-1	-0.17	6	0.98
185	<i>Callitriche stagnalis</i>	Gevleugeld sterrekroos	nvt	-1	1	-1	-1	0	-1	nvt		2			-1	-0.14	7	1.21
187	<i>Caltha palustris</i> subsp. <i>palustris</i>	Gewone dotterbloem	nvt	1	1	-1	-2	-1							-2	-0.40	5	1.34
188	<i>Calystegia sepium</i>	Haagwinde	nvt	nvt	nvt	-1	0	0	1	nvt	1		2	1	4	0.57	7	0.98
200	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Gewoon herderstasje	0	nvt	1	-1	-2	-2	1	2		1		1	1	0.11	9	1.45
201	<i>Cardamine amara</i>	Bittere veldkers	nvt	1	1	-1	-1	0	1	nvt	-2		0		-1	-0.13	8	1.13
202	<i>Cardamine flexuosa</i>	Bosveldkers	1	nvt	1	-1	-2	2	0	2					3	0.43	7	1.51
205	<i>Cardamine pratensis</i>	Pinksterbloem	nvt	nvt	1	-1	-2	0	-1	2				-1	-2	-0.29	7	1.38
208	<i>Carduus crispus</i>	Kruidistel	1	nvt	0	-1	2	0	2						4	0.67	6	1.21
211	<i>Carex acuta</i>	Scherpe zegge	nvt	1	2	1	-1	0	-1				1	1	4	0.50	8	1.07
225	<i>Carex disticha</i>	Tweerijge zegge	nvt	nvt	2	1	-1	0	2				2	1	7	1.00	7	1.15
235	<i>Carex hirta</i>	Ruige zegge	nvt	nvt	2	1	-1	0	2	nvt			2	1	7	1.00	7	1.15
259	<i>Carex riparia</i>	Oeverzegge	nvt	1	2	1	-1	0	-1				2	1	5	0.63	8	1.19
268	<i>Carex vulpina</i>	Voszegge	nvt	nvt	1	1	-1	0	1				2	1	5	0.71	7	0.95
296	<i>Cerastium fontanum</i> subsp. <i>vulgare</i>	Gewone hoornbloem	nvt	nvt	0	1	-2	0		nvt				-1	-2	-0.40	5	1.14
299	<i>Ceratophyllum demersum</i>	Grof hoornblad	nvt	-1	-1	1	0	0							-1	-0.20	5	0.84
303	<i>Chaerophyllum temulum</i>	Dolle kervel	1	nvt	0	-1	-1	2	-1	nvt	0	0			0	0.00	8	1.07



306	<i>Chenopodium album</i>	Melganzevoet	0	nvt	0	1	2	0	-1	nvt		1		1	4	0.50	8	0.93
310	<i>Chenopodium ficifolium</i>	Stippelganzevoet	0	nvt	0	-1	2	0	-1						0	0.00	6	1.10
312	<i>Chenopodium glaucum</i>	Zeegroene ganzevoet	0	nvt	0	-1	0	0	-1					0	-2	-0.29	7	0.49
315	<i>Chenopodium polyspermum</i>	Korrelganzevoet	0	nvt	0	-1	2	0	-1					0	0	0.00	7	1.00
316	<i>Chenopodium rubrum</i>	Rode ganzevoet	0	nvt	0	1	2	0	-1	nvt	nvt	1			3	0.43	7	0.98
331	<i>Cirsium arvense</i>	Akkerdistel	nvt	nvt	1	-1	0	0	1	2			nvt	1	4	0.57	7	0.98
336	<i>Cirsium vulgare</i>	Speerdistel	1	nvt	0	-1	2	2	-1	2	-2	nvt			3	0.38	8	1.60
359	<i>Coronopus squamatus</i>	Grove varkenskers	0	nvt	1	-1	0	2	-1	nvt		1			2	0.29	7	1.11
380	<i>Cuscuta europaea</i>	Groot warkruid	0	nvt	nvt	nvt	0	0							0	0.00	3	0.00
390	<i>Dactylis glomerata</i>	Kropaar	nvt	nvt	1	1	-1	2	1	nvt	-2	0	1	1	4	0.44	9	1.24
407	<i>Digitaria ischaemum</i>	Glad vingergras	0	nvt	0	1	2	0	-1				1	0	3	0.38	8	0.92
428	<i>Echinochloa crus-galli</i>	Hanepoot	0	nvt	0	1	2	0	-1					1	3	0.43	7	0.98
442	<i>Elodea nuttallii</i>	Smalle waterpest	nvt	-1	1	1	0	0							1	0.20	5	0.84
446	<i>Elymus repens</i>	Kweek	nvt	nvt	2	1	0	2	1	nvt	nvt	1	2	1	10	1.25	8	0.71
448	<i>Epilobium ciliatum</i>	Beklierde basterdwederik	nvt	nvt	0	1	0	2	1	2			1		7	1.00	7	0.82
451	<i>Epilobium hirsutum</i>	Harig wilgeroosje	nvt	nvt	0	1	0	0	-1	2			2	0	4	0.50	8	1.07
457	<i>Epilobium parviflorum</i>	Viltige basterdwederik	nvt	nvt	0	1	0	0	-1	2			1		3	0.43	7	0.98
462	<i>Equisetum arvense</i>	Heermoes	nvt	nvt	nvt	nvt	-2	-1		2			1	1	1	0.20	5	1.64
466	<i>Equisetum palustre</i>	Lidrus	nvt	nvt	nvt	nvt	-1	2		2			1	1	5	1.00	5	1.22
484	<i>Erucastrum gallicum</i>	Schijnraket	0	nvt	0	-1	-1	-1	-1						-4	-0.67	6	0.52
487	<i>Erysimum cheiranthoides</i>	Gewone steenraket	1	nvt	0	1	-1	0	-1					0	0	0.00	7	0.82
495	<i>Euphorbia helioscopia</i>	Kroontjeskruid	0	nvt	0	-1	-1	0	-1	-2		1		1	-3	-0.33	9	1.00
498	<i>Euphorbia peplus</i>	Tuinwolfsmelk	0	nvt	0	-1	2	0	-1	-2		1			-1	-0.13	8	1.25
519	<i>Festuca pratensis</i>	Beemdlangbloem	nvt	nvt	2	1	0	0	1	nvt			2	1	7	1.00	7	0.82
531	<i>Fraxinus excelsior</i>	Gewone es	nvt	nvt	nvt	-1	-2	-1	1	2	0	0			-1	-0.14	7	1.35
533	<i>Fumaria officinalis</i>	Gewone duivekervel	0	nvt	nvt	-1	-1	0	-1	-2		1		0	-4	-0.50	8	0.93
542	<i>Galeopsis speciosa</i>	Dauwnetel	0	nvt	0	1	0	0	-1					0	0	0.00	7	0.58
544	<i>Galinsoga quadriradiata</i>	Harig knopkruid	0	nvt	0	-1	0	0	-1						-2	-0.33	6	0.52
545	<i>Galinsoga parviflora</i>	Kaal knopkruid	0	nvt	0	-1	0	0	1					0	0	0.00	7	0.58
546	<i>Galium aparine</i>	Kleefkruid	0	nvt	nvt	1	0	0	-2	nvt	0	0		0	-1	-0.13	8	0.83
570	<i>Geranium dissectum</i>	Slipbladige ooievaarsbek	0	nvt	1	-1	-1	0	2	nvt	1	0			2	0.25	8	1.04

574	Geranium pusillum	Kleine ooievaarsbek	0	nvt	1	-1	-1	0	-1					0	-2	-0.29	7	0.76
582	Glechoma hederacea	Hondsdrif	nvt	nvt	1	-1	-2	0	2	nvt	-2	2		-1	-1	-0.13	8	1.64
584	Glyceria fluitans	Mannagras	nvt	1	2	1	-1	2	-1	nvt	-2	2	1	1	6	0.60	10	1.43
585	Glyceria maxima	Liesgras	nvt	1	2	1	2	2	1	2	-2	2	2	1	14	1.27	11	1.19
607	Heracleum sphondylium	Gewone bereklauw	nvt	nvt	1	-1	0	0	-1	2	0	0		1	2	0.22	9	0.97
630	Hippuris vulgaris	Lidsteng	nvt	1	0	1	-1	2		2			1		6	0.86	7	1.07
631	Holcus lanatus	Gestreepte witbol	nvt	nvt	2	1	-1	0	1	nvt			1	1	5	0.71	7	0.95
636	Hordeum murinum	Kruiptertje	-2	nvt	0	1	0	0	1						0	0.00	6	1.10
637	Hordeum secalinum	Veldgerst	nvt	nvt	0	1	-1	2	1				2	1	6	0.86	7	1.07
660	Impatiens noli-tangere	Groot springzaad	0	nvt	0	1	0	0	-1					-1	-1	-0.14	7	0.69
662	Inula britannica	Engelse alant	nvt	nvt	0	1	2	0	-1				1		3	0.50	6	1.05
665	Iris pseudacorus	Gele lis	nvt	nvt	0	nvt	-1	2	2	2	1	2	2	0	10	1.11	9	1.17
678	Juncus compressus	Platte rus	nvt	nvt	2		0	0					1	1	4	0.80	5	0.84
684	Juncus inflexus	Zeegroene rus	nvt	nvt	nvt		0	2		nvt			2	1	5	1.25	4	0.96
699	Lactuca serriola	Kompassla	1	nvt	0	nvt	2	0	-1				1	1	4	0.57	7	0.98
700	Lamium album	Witte dovenetel	nvt	nvt	0	-1	-2	0	-1	-2			0		-6	-0.86	7	0.90
701	Lamium amplexicaule	Hoenderbeet	0	nvt	0	-1	-2	0	2					-1	-2	-0.29	7	1.25
704	Lamium maculatum	Gevlekte dovenetel	nvt	nvt	0	-1	-2	0	-1				0		-4	-0.67	6	0.82
706	Lamium purpureum var. purpureum	Paarse dovenetel s.s.	0	nvt	0	-1	-2	-1							-4	-0.80	5	0.84
708	Lapsana communis	Akkerkool	0	nvt	1	-1	0	2	-1	nvt	-2		1	0	0	0.00	9	1.22
719	Leersia oryzoides	Rijstgras	nvt	nvt	2	1	2	0	2				1		8	1.33	6	0.82
722	Lemna gibba	Bultkroos	nvt	-1	-1	-1	-2	2							-3	-0.60	5	1.52
723	Lemna minor	Klein kroos	nvt	-1	-1	-1	-2	0		1		2			-2	-0.29	7	1.38
724	Lemna trisulca	Puntkroos	nvt	-1	-1	1	-1	0		1		2			1	0.14	7	1.21
739	Limosella aquatica	Slijkgroen	0	nvt	1	1	0	-1	-1						0	0.00	6	0.89
755	Lolium multiflorum	Italiaans raaigras	-2	nvt	0	1	0	-1	1				1	1	1	0.13	8	1.13
756	Lolium perenne	Engels raaigras	nvt	nvt	2	1	0	0	1	nvt		0	1	0	5	0.63	8	0.74
780	Lycopus europaeus	Wolfspoot	nvt	nvt	0	1	0	2	2	2	nvt	2	0	1	10	1.11	9	0.93
785	Lythrum salicaria	Grote kattestaart	nvt	nvt	0	1	0	0	-1	2		1		1	4	0.50	8	0.93
790	Malva neglecta	Klein kaasjeskruid	1	nvt	1	-1	0	0	-1	nvt	1	1			2	0.25	8	0.89
792	Malva sylvestris	Groot kaasjeskruid	-2	nvt	0	-1	0	0	-1	nvt	1	1			-2	-0.25	8	1.04

794	<i>Matricaria recutita</i>	Echte kamille	0	nvt	0	-1	-1	0	-1					0	-3	-0.43	7	0.53
796	<i>Matricaria discoidea</i>	Schijfkamille	0	nvt	0	-1	0	0	-1	nvt	-2	1			-3	-0.38	8	0.92
814	<i>Mentha arvensis</i>	Akkermunt	nvt	nvt	0	1	2	0	1	2				0	6	0.86	7	0.90
820	<i>Mentha x verticillata</i>	Kransmunt	nvt	nvt	0	-1	2	0		nvt		2			3	0.60	5	1.34
822	<i>Mercurialis annua</i>	Tuinbingelkruid	0	nvt	0	1	0	0	-1					0	0	0.00	7	0.58
841	<i>Myosotis laxa</i> (subsp. <i>cespitosa</i> )	Zompvergeet-mij-nietje	1	nvt	0	1	-1	2	1	2	-2			-1	3	0.33	9	1.41
844	<i>Myosotis palustris</i>	Moerasvergeet-mij-nietje	nvt	nvt	0	1	-1	2	1	nvt	-2	2	2	-1	4	0.44	9	1.51
847	<i>Stellaria aquatica</i>	Watermuur	nvt	nvt	0	-1	0	2	-1					0	0	0.00	6	1.10
848	<i>Myosurus minimus</i>	Muizestaart	-2	nvt	1	1	-1	0	-1						-2	-0.33	6	1.21
851	<i>Myriophyllum spicatum</i>	Aarvederkruid	nvt	-1	1	-1	2	0	1	nvt		1			3	0.43	7	1.13
859	<i>Rorippa microphylla</i>	Slanke waterkers	nvt	1	0	-1	-1	0	1						0	0.00	6	0.89
865	<i>Nuphar lutea</i>	Gele plomp	nvt	-1	1	-1	-1	2	2	2					4	0.57	7	1.51
866	<i>Nymphaea alba</i>	Witte waterlelie	nvt	-1	1	-1	-1	2	2						2	0.33	6	1.51
867	<i>Nymphoides peltata</i>	Watergentiaan	nvt	-1	1	-1	2	0	1						2	0.33	6	1.21
868	<i>Oenanthe aquatica</i>	Watertorkruid	nvt	1	0	-1	0	2	2					-1	3	0.43	7	1.27
869	<i>Oenanthe fistulosa</i>	Pijptorkruid	nvt	nvt	0	-1	0	2	-1	2		2	1	0	5	0.56	9	1.24
911	<i>Oxalis fontana</i>	Stijve klaverzuring	nvt	nvt	1	-1	0	-1	-1				0		-2	-0.33	6	0.82
916	<i>Papaver rhoeas</i>	Grote klaproos	0	nvt	0	-1	-1	2	-1	2	0	1		1	3	0.30	10	1.16
922	<i>Pastinaca sativa</i>	Gewone pastinaak	1	nvt	0	-1	2	0	-1					1	2	0.29	7	1.11
926	<i>Petasites hybridus</i>	Groot hoefblad	nvt	nvt	1	-1	-2	-2	1	2			2		1	0.14	7	1.77
930	<i>Phalaris arundinacea</i>	Rietgras	nvt	nvt	2	1	0	2	1	2			2	1	11	1.38	8	0.74
932	<i>Phleum pratense</i> subsp. <i>pratense</i>	Timoteegras s.s.	nvt	nvt	2	1	0	2					2		7	1.40	5	0.89
933	<i>Phragmites australis</i>	Riet	nvt	nvt	2	1	2	-1	1	2			2	1	10	1.25	8	1.04
947	<i>Plantago major</i> subsp. <i>major</i>	Grote weegbree s.s.	nvt	nvt	1	-1	-1	-2							-3	-0.75	4	1.26
952	<i>Poa annua</i>	Straatgras	0	nvt	0	1	-2	-2	1	nvt			2	-1	-1	-0.13	8	1.46
957	<i>Poa palustris</i>	Moerasbeemdgras	nvt	nvt	0	1	0	2	1	nvt	-2	nvt	1	0	3	0.38	8	1.19
959	<i>Poa trivialis</i>	Ruw beemdgras	nvt	nvt	0	1	-1	2	1	nvt			1	-1	3	0.43	7	1.13
967	<i>Polygonum amphibium</i>	Veenwortel	nvt	nvt	1	1	0	-1	-1	2	0		2	1	5	0.56	9	1.13
972	<i>Polygonum hydropiper</i>	Waterpeper	0	nvt	0	1	2	0	-1	2	0	1		1	6	0.60	10	0.97
973	<i>Polygonum lapathifolium</i>	Beklierde duizendknoop	0	nvt	0	1	0	0	-1	nvt		1		1	2	0.25	8	0.71

975	<i>Polygonum minus</i>	Kleine duizendknoop	0	nvt	0	1	2	-1	-1						1	0.17	6	1.17
976	<i>Polygonum mite</i>	Zachte duizendknoop	0	nvt	0	1	2	-1	-1						1	0.17	6	1.17
977	<i>Polygonum persicaria</i>	Perzikkruid	0	nvt	0	1	0	0	-1	nvt		1		0	1	0.13	8	0.64
982	<i>Populus nigra</i>	Zwarte populier	nvt	nvt	nvt	-1	-2	-2							-5	-1.67	3	0.58
990	<i>Potamogeton crispus</i>	Gekroesd fonteinkruid	nvt	-1	1	1	-1	2		2	1	0	2		7	0.78	9	1.20
992	<i>Potamogeton mucronatus</i>	Puntig fonteinkruid	nvt	-1	1	1	0	2							3	0.60	5	1.14
994	<i>Potamogeton lucens</i>	Glanzig fonteinkruid	nvt	-1	1	1	0	0					2		3	0.50	6	1.05
996	<i>Potamogeton nodosus</i>	Rivierfonteinkruid	nvt	-1	1	1	2	2					2		7	1.17	6	1.17
998	<i>Potamogeton pectinatus</i>	Schedefonteinkruid	nvt	-1	1	1	0	0					2		3	0.50	6	1.05
999	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	Doorgroeid fonteinkruid	nvt	-1	1	1	0	0					2		3	0.50	6	1.05
1002	<i>Potamogeton pusillus</i>	Tenger fonteinkruid	nvt	-1	1	1	0	2							3	0.60	5	1.14
1006	<i>Potentilla anserina</i>	Zilverschoon	nvt	nvt	1	-1	-1	2	2	nvt		2		-1	4	0.57	7	1.51
1012	<i>Potentilla supina</i>	Liggende ganzerik	0	nvt	1	-1	0	0	-1						-1	-0.17	6	0.75
1040	<i>Ranunculus acris</i>	Scherpe boterbloem	nvt	nvt	1	-1	-2	0	2	nvt		2	1	0	3	0.38	8	1.41
1041	<i>Ranunculus aquatilis</i>	Fijne watterranonkel	nvt	-1	1	-1	-1	2	2						2	0.33	6	1.51
1046	<i>Ranunculus circinatus</i>	Stijve watterranonkel	nvt	-1	1	-1	0	2	-1						0	0.00	6	1.26
1047	<i>Ranunculus ficaria</i> subsp. <i>bulbilifer</i>	Gewoon speenkruid	nvt	nvt	1	-1	-2	-1	-1				nvt		-4	-0.80	5	1.10
1055	<i>Ranunculus peltatus</i>	Grote watterranonkel	nvt	-1	1	-1	-1	2		2		2			4	0.57	7	1.51
1056	<i>Ranunculus repens</i>	Kruipende boterbloem	nvt	nvt	1	-1	-1	2	2	2			1	0	6	0.75	8	1.28
1058	<i>Ranunculus sceleratus</i>	Blaartrekkende boterbloem	nvt	nvt	1	-1	-1	0	-1	2		1			1	0.14	7	1.21
1074	<i>Rorippa amphibia</i>	Gele waterkers	nvt	1	0	-1	-1	0	-1					0	-2	-0.29	7	0.76
1076	<i>Rorippa palustris</i>	Moeraskers	0	nvt	0	-1	0	0	-1	2				0	0	0.00	8	0.93
1078	<i>Rorippa sylvestris</i>	Akkerkers	nvt	nvt	0	-1	0	0	-1				0	1	-1	-0.14	7	0.69
1093	<i>Rumex acetosa</i>	Veldzuring	nvt	nvt	1	1	-1	0	-1	2				1	3	0.43	7	1.13
1095	<i>Rumex x pratensis</i>	Bermzuring	nvt	nvt	0	1	-1	-1							-1	-0.25	4	0.96
1097	<i>Rumex conglomeratus</i>	Kluwenzuring	nvt	nvt	0	1	0	2	-1	2		nvt			4	0.67	6	1.21
1098	<i>Rumex crispus</i>	Krulzuring	nvt	nvt	0	1	-1	-1	-1	nvt	-2		1	1	-2	-0.25	8	1.16
1099	<i>Rumex hydrolapathum</i>	Waterzuring	nvt	1	0	1	2	2	-1	2		nvt	1	1	9	1.00	9	1.00
1100	<i>Rumex maritimus</i>	Goudzuring	1	nvt	0	1	2	0	-1						3	0.50	6	1.05
1101	<i>Rumex obtusifolius</i>	Ridderzuring	nvt	nvt	0	1	0	-1	2	nvt		1	1	1	5	0.63	8	0.92

1102	Rumex palustris	Moeraszuring	1	nvt	0	1	0	0	1						3	0.50	6	0.55
1112	Sagina procumbens	Liggende vetmuur	nvt	nvt	1	1	-1	0	0	nvt				-1	0	0.00	6	0.89
1114	Sagittaria sagittifolia	Pijlkruid	nvt	1	1	1	0	0	-1				0		2	0.29	7	0.76
1116	Salix alba	Schietwilg	nvt	nvt	nvt	1	-2	-1	1						-1	-0.25	4	1.50
1120	Salix dasyclados	Duitse dot	nvt	nvt	nvt	1	-2	-2							-3	-1.00	3	1.73
1121	Salix fragilis	Kraakwilg	nvt	nvt	nvt	1	-2	-1	1	2					1	0.20	5	1.64
1123	Salix purpurea	Bittere wilg	nvt	nvt	nvt	1	-2	-2	1	2					0	0.00	5	1.87
1125	Salix triandra	Amandelwilg	nvt	nvt	nvt	1	-2	-1	1						-1	-0.25	4	1.50
1126	Salix viminalis	Katwilg	nvt	nvt	nvt	1	-2	-2	1	2					0	0.00	5	1.87
1133	Sambucus nigra	Gewone vlier	nvt	nvt	nvt	-1	0	2	-1	nvt					0	0.00	4	1.41
1155	Scirpus lacustris subsp. lacustris	Mattenbies s.s.	nvt	1	nvt	1	0	2					1		5	1.00	5	0.71
1162	Scirpus triquetus	Driekantige bies	nvt	1	2	1	0	0	1				2		7	1.00	7	0.82
1184	Senecio congestus	Moerasandijvie	-2	nvt	0	1	-1	2	2						2	0.33	6	1.63
1186	Senecio fluviatilis	Rivierkruiskruid	nvt	nvt	0	1	2	0	-1				2		4	0.67	6	1.21
1189	Senecio paludosus	Moeraskruiskruid	nvt	nvt	0	1	0	2	-1				2	0	4	0.57	7	1.13
1207	Sinapis arvensis	Herik	0	nvt	0	-1	-1	0	0	nvt	-2	1		1	-2	-0.22	9	0.97
1211	Sisymbrium officinale	Gewone raket	0	nvt	1	-1	-1	0	-1	2	1	1			2	0.22	9	1.09
1215	Berula erecta	Kleine watereppe	nvt	1	0	-1	2	0	-1	2			1		4	0.50	8	1.20
1216	Sium latifolium	Grote watereppe	nvt	1	0	-1	2	2	2				1		7	1.00	7	1.15
1218	Solanum dulcamara	Bitterzoet	nvt	nvt	nvt	1	0	0	1	nvt				2	4	0.80	5	0.84
1219	Solanum nigrum subsp. nigrum	Zwarte nachtschade s.s.	0	nvt	0	-1	0	0							-1	-0.20	5	0.45
1224	Sonchus asper	Gekroesde melkdistel	0	nvt	0	-1	0	0	-1	2	-2			1	-1	-0.11	9	1.17
1225	Sonchus oleraceus	Gewone melkdistel	0	nvt	0	-1	0	0	-1	2				1	1	0.13	8	0.99
1231	Sparganium emersum	Kleine egelskop	nvt	1	1	1	0	0	1	2		1	2		9	1.00	9	0.71
1241	Spirodela polyrhiza	Veelwortelig kroos	nvt	-1	-1	nvt	-1	0							-3	-0.75	4	0.50
1243	Stachys arvensis	Akkerandoorn	0	nvt	0	-1	2	0	-1	nvt	-2	1			-1	-0.13	8	1.25
1245	Stachys palustris	Moerasandoorn	nvt	nvt	0	1	2	2	2	2			0	0	9	1.13	8	0.99
1247	Stellaria uliginosa	Moerasmuur	nvt	nvt	0	1	-1	2	-1	nvt					1	0.20	5	1.30
1259	Symphytum officinale	Gewone smeewortel	nvt	nvt	0	1	-1	2	2	1			1	1	7	0.88	8	0.99
1275	Thalictrum flavum	Poelruit	nvt	nvt	0	-1	0	2	-1				1	1	2	0.29	7	1.11
1281	Thlaspi arvense	Witte krodde	0	nvt	0	1	-1	0	0	2		1		0	3	0.33	9	0.87

1300	<i>Trifolium fragiferum</i>	Aardbeiklaver	nvt	nvt	1	-1	0	0	-1						-1	-0.20	5	0.84
1301	<i>Trifolium hybridum</i>	Basterdklaver	nvt	nvt	0	-1	-1	0	-1	nvt	1	1		-1	-2	-0.25	8	0.89
1305	<i>Trifolium pratense</i>	Rode klaver	nvt	nvt	0	-1	-1	0	-1	nvt	1		1	1	0	0.00	8	0.93
1306	<i>Trifolium repens</i>	Witte klaver	nvt	nvt	1	-1	-1	0	1	nvt	1			0	1	0.14	7	0.90
1311	<i>Triglochin palustris</i>	Moeraszoutgras	nvt	nvt	2	1	-1	0	-1	nvt			1	-1	1	0.14	7	1.21
1316	<i>Tussilago farfara</i>	Klein hoefblad	nvt	nvt	1	-1	-2	-2	2	2			2	1	3	0.38	8	1.77
1317	<i>Typha angustifolia</i>	Kleine lisdodde	nvt	1	2	1	0	2	1				2		9	1.29	7	0.76
1318	<i>Typha latifolia</i>	Grote lisdodde	nvt	1	2	1	0	2	1	2			2		11	1.38	8	0.74
1321	<i>Urtica dioica</i>	Grote brandnetel	nvt	nvt	0	-1	0	0	1	nvt			1	1	2	0.29	7	0.76
1322	<i>Urtica urens</i>	Kleine brandnetel	0	nvt	0	1	-1	0	1	nvt		1	1	0	3	0.33	9	0.71
1333	<i>Valeriana officinalis</i>	Echte valeriaan	nvt	nvt	0	-1	0	2	2	2	-2		2	-1	4	0.44	9	1.59
1345	<i>Veronica agrestis</i>	Akkerereprijs	0	nvt	1	-1	-2	0	0	-2	-2	1		-1	-6	-0.60	10	1.17
1346	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	Blauwe waterereprijs	nvt	nvt	0	1	-1	0	1	2		nvt			3	0.50	6	1.05
1349	<i>Veronica beccabunga</i>	Beekpunge	nvt	nvt	0	-1	-1	0	1	nvt					-1	-0.20	5	0.84
1350	<i>Veronica catenata</i>	Rode waterereprijs	nvt	nvt	0	1	-1	0	-1						-1	-0.20	5	0.84
1356	<i>Veronica opaca</i>	Doffe ereprijs	0	nvt	1	-1	-2	0	0						-2	-0.33	6	1.03
1358	<i>Veronica persica</i>	Grote ereprijs	0	nvt	1	-1	-2	0	0	nvt	-2	1		-1	-4	-0.44	9	1.13
1359	<i>Veronica polita</i>	Gladde ereprijs	0	nvt	0	-1	-2	0	1	nvt		1		-1	-2	-0.25	8	1.04
1395	<i>Wolffia arrhiza</i>	Wortelloos kroos	nvt	-1	-1	-1	nvt	nvt							-3	-1.00	3	0.00
1396	<i>Zannichellia palustris</i> subsp. <i>palustris</i>	Zittende zannichellia	nvt	-1	1	1	-1	0					1		1	0.17	6	0.98
1533	<i>Sparganium erectum</i> subsp. <i>erectum</i>	Grote egelskop s.s.	nvt	1	0	1	0	0					2		4	0.67	6	0.82
1642	<i>Epilobium tetragonum</i>	Kantige basterdwederik s.l.	nvt	nvt	0	1	2	2	-1						4	0.80	5	1.30
1772	<i>Mentha x niliaca</i>	Wollige munt	nvt	nvt	0	1	2	0					0		3	0.60	5	0.89
2107	<i>Symphoricarpos albus</i>	Sneeuwbes	nvt	nvt	nvt	-1	2	2	1						4	1.00	4	1.41
2376	<i>Galium palustre</i>	Moeraswalstro	nvt	1	0	1	-1	0	1	2			1	-1	4	0.44	9	1.01
2406	<i>Scrophularia umbrosa</i>	Gevleugeld helmkruid	nvt	1	0	-1	2	0							2	0.40	5	1.14

## Bijlage 5 Kans op voorkomen binnen en buiten uiterwaarden

Kans op voorkomen van 'natte' en 'vochtige' soorten binnen en buiten de uiterwaarden en de verhouding tussen de kansen binnen en buiten de uiterwaarden. De kansen zijn gebaseerd op alle soorten voorkomend in de opnamen. In de laatste twee kolommen wordt de gesommeerde en de gemiddelde indicatiewaarde gegeven

NR	WET_NAAM	percen tage binnen uiterwa arden	percen tage buiten	binnen /buiten	sum	avg
7	<i>Acorus calamus</i>	0.01	0.024	0.401	6	1.2
11	<i>Aegopodium podagraria</i>	0.014	0.048	0.297	1	0.1
12	<i>Aethusa cynapium</i>	0.002	0.005	0.369	-2	-0.3
18	<i>Agrostis stolonifera</i>	0.342	0.71	0.482	6	0.9
26	<i>Alisma gramineum</i>	0.001	0.003	0.407	6	1
27	<i>Alisma lanceolatum</i>	0.02	0.037	0.55	2	0.3
28	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	0.037	0.16	0.231	6	0.8
29	<i>Alliaria petiolata</i>	0.026	0.079	0.329	-3	-0.4
36	<i>Alnus glutinosa</i>	0.016	0.131	0.119	-6	-1
38	<i>Alopecurus aequalis</i>	0.003	0.009	0.353	1	0.2
40	<i>Alopecurus geniculatus</i>	0.077	0.16	0.477	-1	-0.1
41	<i>Alopecurus myosuroides</i>	0.001	0.003	0.352	-1	-0.1
42	<i>Alopecurus pratensis</i>	0.185	0.491	0.378	3	0.5
47	<i>Amaranthus retroflexus</i>	0.001	0.002	0.622	3	0.4
52	<i>Anagallis arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>	0.002	0.006	0.343	-2	-0.3
59	<i>Angelica archangelica</i>	0.029	0.039	0.746	4	0.7
60	<i>Angelica sylvestris</i>	0.022	0.108	0.201	8	0.8
70	<i>Anthriscus sylvestris</i>	0.105	0.271	0.387	-1	-0.1
83	<i>Arctium lappa</i>	0.007	0.012	0.569	4	0.8
96	<i>Arrhenatherum elatius</i>	0.182	0.431	0.423	5	0.7
101	<i>Artemisia vulgaris</i>	0.05	0.082	0.608	-1	-0.1
121	<i>Atriplex prostrata</i>	0.053	0.082	0.647	0	0
123	<i>Atriplex patula</i>	0.007	0.018	0.414	2	0.3
128	<i>Azolla filiculoides</i>	0	0.003	0.043	-4	-0.7
133	<i>Barbarea vulgaris</i>	0.003	0.007	0.484	0	0
135	<i>Bellis perennis</i>	0.159	0.309	0.516	4	0.5
141	<i>Bidens cernua</i>	0.008	0.02	0.398	4	0.7
143	<i>Bidens frondosa</i>	0.026	0.037	0.7	2	0.3
144	<i>Bidens tripartita</i>	0.034	0.053	0.634	2	0.3
152	<i>Brassica nigra</i>	0.012	0.02	0.613	0	0
165	<i>Bromus sterilis</i>	0.009	0.019	0.457	3	0.4
171	<i>Butomus umbellatus</i>	0.021	0.071	0.293	2	0.3
182	<i>Callitriche obtusangula</i>	0.008	0.022	0.356	-3	-0.6
184	<i>Callitriche platycarpa</i>	0.009	0.029	0.304	-1	-0.2
185	<i>Callitriche stagnalis</i>	0.007	0.01	0.701	-1	-0.1
187	<i>Caltha palustris</i> subsp. <i>palustris</i>	0.01	0.044	0.228	-2	-0.4
188	<i>Calystegia sepium</i>	0.141	0.301	0.467	4	0.6
200	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	0.099	0.177	0.563	1	0.1

201	Cardamine amara	0.035	0.047	0.753	-1	-0.1
202	Cardamine flexuosa	0.001	0.011	0.132	3	0.4
205	Cardamine pratensis	0.077	0.209	0.367	-2	-0.3
208	Carduus crispus	0.036	0.085	0.419	4	0.7
211	Carex acuta	0.084	0.301	0.278	4	0.5
225	Carex disticha	0.043	0.129	0.332	7	1
235	Carex hirta	0.083	0.201	0.413	7	1
259	Carex riparia	0.015	0.078	0.195	5	0.6
268	Carex vulpina	0	0.003	0.141	5	0.7
296	Cerastium fontanum subsp. vulgare	0.132	0.29	0.456	-2	-0.4
299	Ceratophyllum demersum	0.012	0.057	0.201	-1	-0.2
303	Chaerophyllum temulum	0.014	0.025	0.536	0	0
306	Chenopodium album	0.028	0.061	0.452	4	0.5
310	Chenopodium ficifolium	0.004	0.006	0.594	0	0
312	Chenopodium glaucum	0.008	0.012	0.689	-2	-0.3
315	Chenopodium polyspermum	0.005	0.013	0.345	0	0
316	Chenopodium rubrum	0.019	0.028	0.683	3	0.4
331	Cirsium arvense	0.311	0.607	0.513	4	0.6
336	Cirsium vulgare	0.042	0.101	0.415	3	0.4
359	Coronopus squamatus	0.002	0.004	0.541	2	0.3
380	Cuscuta europaea	0.01	0.014	0.731	0	0
390	Dactylis glomerata	0.254	0.577	0.441	4	0.4
407	Digitaria ischaemum	0	0.001	0.424	3	0.4
428	Echinochloa crus-galli	0.003	0.008	0.346	3	0.4
442	Elodea nuttallii	0.022	0.122	0.182	1	0.2
446	Elymus repens	0.34	0.673	0.505	10	1.3
448	Epilobium ciliatum	0.003	0.008	0.449	7	1
451	Epilobium hirsutum	0.072	0.148	0.488	4	0.5
457	Epilobium parviflorum	0.014	0.044	0.311	3	0.4
462	Equisetum arvense	0.103	0.255	0.402	1	0.2
466	Equisetum palustre	0.073	0.294	0.247	5	1
484	Erucastrum gallicum	0.001	0.002	0.436	-4	-0.7
487	Erysimum cheiranthoides	0.006	0.013	0.457	0	0
495	Euphorbia helioscopia	0.003	0.012	0.267	-3	-0.3
498	Euphorbia peplus	0.002	0.008	0.241	-1	-0.1
519	Festuca pratensis	0.081	0.177	0.457	7	1
531	Fraxinus excelsior	0.03	0.159	0.187	-1	-0.1
533	Fumaria officinalis	0.002	0.007	0.265	-4	-0.5
542	Galeopsis speciosa	0	0.007	0.035	0	0
544	Galinsoga quadriradiata	0.001	0.003	0.292	-2	-0.3
545	Galinsoga parviflora	0.003	0.006	0.497	0	0
546	Galium aparine	0.105	0.324	0.324	-1	-0.1
570	Geranium dissectum	0.028	0.074	0.376	2	0.3
574	Geranium pusillum	0.009	0.015	0.566	-2	-0.3
582	Glechoma hederacea	0.17	0.48	0.354	-1	-0.1
584	Glyceria fluitans	0.037	0.18	0.208	6	0.6
585	Glyceria maxima	0.122	0.46	0.264	14	1.3
607	Heracleum sphondylium	0.111	0.324	0.342	2	0.2
630	Hippuris vulgaris	0.002	0.009	0.225	6	0.9
631	Holcus lanatus	0.097	0.381	0.254	5	0.7
636	Hordeum murinum	0.003	0.006	0.607	0	0
637	Hordeum secalinum	0.024	0.041	0.583	6	0.9



660	<i>Impatiens noli-tangere</i>	0.013	0.031	0.411	-1	-0.1
662	<i>Inula britannica</i>	0.006	0.01	0.625	3	0.5
665	<i>Iris pseudacorus</i>	0.091	0.28	0.325	10	1.1
678	<i>Juncus compressus</i>	0.029	0.053	0.551	4	0.8
684	<i>Juncus inflexus</i>	0.012	0.033	0.367	5	1.3
699	<i>Lactuca serriola</i>	0.007	0.014	0.516	4	0.6
700	<i>Lamium album</i>	0.02	0.052	0.387	-6	-0.9
701	<i>Lamium amplexicaule</i>	0.001	0.004	0.328	-2	-0.3
704	<i>Lamium maculatum</i>	0.003	0.007	0.455	-4	-0.7
706	<i>Lamium purpureum</i> var. <i>purpureum</i>	0.006	0.018	0.352	-4	-0.8
708	<i>Lapsana communis</i>	0.012	0.055	0.212	0	0
719	<i>Leersia oryzoides</i>	0.001	0.003	0.171	8	1.3
722	<i>Lemna gibba</i>	0.003	0.012	0.226	-3	-0.6
723	<i>Lemna minor</i>	0.03	0.216	0.138	-2	-0.3
724	<i>Lemna trisulca</i>	0.018	0.12	0.149	1	0.1
739	<i>Limosella aquatica</i>	0.011	0.016	0.698	0	0
755	<i>Lolium multiflorum</i>	0.002	0.005	0.479	1	0.1
756	<i>Lolium perenne</i>	0.303	0.604	0.502	5	0.6
780	<i>Lycopus europaeus</i>	0.086	0.177	0.487	10	1.1
785	<i>Lythrum salicaria</i>	0.107	0.289	0.37	4	0.5
790	<i>Malva neglecta</i>	0.002	0.003	0.589	2	0.3
792	<i>Malva sylvestris</i>	0.001	0.002	0.473	-2	-0.3
794	<i>Matricaria recutita</i>	0.018	0.044	0.398	-3	-0.4
796	<i>Matricaria discoidea</i>	0.017	0.031	0.551	-3	-0.4
814	<i>Mentha arvensis</i>	0.016	0.04	0.417	6	0.9
820	<i>Mentha x verticillata</i>	0.004	0.009	0.389	3	0.6
822	<i>Mercurialis annua</i>	0.002	0.005	0.413	0	0
841	<i>Myosotis laxa</i> (subsp. <i>cespitosa</i> )	0.009	0.023	0.389	3	0.3
844	<i>Myosotis palustris</i>	0.122	0.292	0.416	4	0.4
847	<i>Stellaria aquatica</i>	0.02	0.033	0.61	0	0
848	<i>Myosurus minimus</i>	0	0.001	0.146	-2	-0.3
851	<i>Myriophyllum spicatum</i>	0.007	0.015	0.451	3	0.4
859	<i>Rorippa microphylla</i>	0.002	0.024	0.093	0	0
865	<i>Nuphar lutea</i>	0.014	0.052	0.264	4	0.6
866	<i>Nymphaea alba</i>	0.001	0.005	0.298	2	0.3
867	<i>Nymphoides peltata</i>	0.012	0.034	0.347	2	0.3
868	<i>Oenanthe aquatica</i>	0.034	0.087	0.389	3	0.4
869	<i>Oenanthe fistulosa</i>	0.006	0.027	0.237	5	0.6
911	<i>Oxalis fontana</i>	0	0.002	0.218	-2	-0.3
916	<i>Papaver rhoeas</i>	0.009	0.023	0.373	3	0.3
922	<i>Pastinaca sativa</i>	0.013	0.033	0.401	2	0.3
926	<i>Petasites hybridus</i>	0.004	0.007	0.592	1	0.1
930	<i>Phalaris arundinacea</i>	0.212	0.516	0.41	11	1.4
932	<i>Phleum pratense</i> subsp. <i>pratense</i>	0.072	0.173	0.415	7	1.4
933	<i>Phragmites australis</i>	0.179	0.393	0.454	10	1.3
947	<i>Plantago major</i> subsp. <i>major</i>	0.083	0.161	0.516	-3	-0.8
952	<i>Poa annua</i>	0.102	0.2	0.51	-1	-0.1
957	<i>Poa palustris</i>	0.016	0.041	0.404	3	0.4
959	<i>Poa trivialis</i>	0.382	0.888	0.431	3	0.4
967	<i>Polygonum amphibium</i>	0.153	0.446	0.342	5	0.6

972	<i>Polygonum hydropiper</i>	0.05	0.11	0.458	6	0.6
973	<i>Polygonum lapathifolium</i>	0.019	0.034	0.567	2	0.3
975	<i>Polygonum minus</i>	0.001	0.002	0.322	1	0.2
976	<i>Polygonum mite</i>	0.008	0.025	0.312	1	0.2
977	<i>Polygonum persicaria</i>	0.036	0.079	0.455	1	0.1
982	<i>Populus nigra</i>	0.005	0.008	0.636	-5	-1.7
990	<i>Potamogeton crispus</i>	0.005	0.027	0.2	7	0.8
992	<i>Potamogeton mucronatus</i>	0.004	0.011	0.355	3	0.6
994	<i>Potamogeton lucens</i>	0.006	0.035	0.174	3	0.5
996	<i>Potamogeton nodosus</i>	0.003	0.004	0.778	7	1.2
998	<i>Potamogeton pectinatus</i>	0.016	0.036	0.452	3	0.5
999	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	0	0.007	0.07	3	0.5
100 2	<i>Potamogeton pusillus</i>	0.01	0.089	0.118	3	0.6
100 6	<i>Potentilla anserina</i>	0.112	0.192	0.582	4	0.6
101 2	<i>Potentilla supina</i>	0.005	0.007	0.686	-1	-0.2
104 0	<i>Ranunculus acris</i>	0.167	0.423	0.395	3	0.4
104 1	<i>Ranunculus aquatilis</i>	0.003	0.016	0.175	2	0.3
104 6	<i>Ranunculus circinatus</i>	0.01	0.048	0.207	0	0
104 7	<i>Ranunculus ficaria</i> subsp. <i>bulbilifer</i>	0.022	0.075	0.288	-4	-0.8
105 5	<i>Ranunculus peltatus</i>	0.002	0.014	0.144	4	0.6
105 6	<i>Ranunculus repens</i>	0.269	0.635	0.423	6	0.8
105 8	<i>Ranunculus sceleratus</i>	0.031	0.079	0.393	1	0.1
107 4	<i>Rorippa amphibia</i>	0.087	0.195	0.447	-2	-0.3
107 6	<i>Rorippa palustris</i>	0.032	0.05	0.643	0	0
107 8	<i>Rorippa sylvestris</i>	0.087	0.131	0.665	-1	-0.1
109 3	<i>Rumex acetosa</i>	0.147	0.346	0.426	3	0.4
109 5	<i>Rumex x pratensis</i>	0.007	0.012	0.577	-1	-0.3
109 7	<i>Rumex conglomeratus</i>	0.041	0.103	0.392	4	0.7
109 8	<i>Rumex crispus</i>	0.16	0.291	0.549	-2	-0.3
109 9	<i>Rumex hydrolapathum</i>	0.025	0.09	0.276	9	1
110 0	<i>Rumex maritimus</i>	0.02	0.029	0.673	3	0.5
110 1	<i>Rumex obtusifolius</i>	0.099	0.198	0.499	5	0.6
110 2	<i>Rumex palustris</i>	0.01	0.015	0.664	3	0.5
111 2	<i>Sagina procumbens</i>	0.004	0.012	0.343	0	0
111	<i>Sagittaria sagittifolia</i>	0.011	0.093	0.123	2	0.3

4						
111 6	Salix alba	0.083	0.174	0.48	-1	-0.3
112 0	Salix dasyclados	0.004	0.007	0.53	-3	-1
112 1	Salix fragilis	0.015	0.037	0.415	1	0.2
112 3	Salix purpurea	0.003	0.009	0.361	0	0
112 5	Salix triandra	0.026	0.058	0.443	-1	-0.3
112 6	Salix viminalis	0.037	0.089	0.414	0	0
113 3	Sambucus nigra	0.042	0.165	0.257	0	0
115 5	Scirpus lacustris subsp. lacustris	0.016	0.039	0.403	5	1
116 2	Scirpus triqueter	0.002	0.004	0.566	7	1
118 4	Senecio congestus	0.001	0.003	0.491	2	0.3
118 6	Senecio fluviatilis	0.007	0.01	0.706	4	0.7
118 9	Senecio paludosus	0.036	0.074	0.491	4	0.6
120 7	Sinapis arvensis	0.01	0.027	0.369	-2	-0.2
121 1	Sisymbrium officinale	0.028	0.046	0.604	2	0.2
121 5	Berula erecta	0.007	0.027	0.254	4	0.5
121 6	Sium latifolium	0.017	0.055	0.306	7	1
121 8	Solanum dulcamara	0.08	0.205	0.391	4	0.8
121 9	Solanum nigrum subsp. nigrum	0.004	0.01	0.368	-1	-0.2
122 4	Sonchus asper	0.025	0.059	0.414	-1	-0.1
122 5	Sonchus oleraceus	0.019	0.048	0.396	1	0.1
123 1	Sparganium emersum	0.004	0.029	0.151	9	1
124 1	Spirodela polyrhiza	0.012	0.134	0.093	-3	-0.8
124 3	Stachys arvensis	0.001	0.002	0.456	-1	-0.1
124 5	Stachys palustris	0.054	0.127	0.426	9	1.1
124 7	Stellaria uliginosa	0.003	0.006	0.434	1	0.2
125 9	Symphytum officinale	0.139	0.375	0.371	7	0.9
127 5	Thalictrum flavum	0.035	0.066	0.534	2	0.3
128 1	Thlaspi arvense	0.002	0.006	0.24	3	0.3
130	Trifolium fragiferum	0.026	0.038	0.683	-1	-0.2

0						
130 1	Trifolium hybridum	0.001	0.003	0.419	-2	-0.3
130 5	Trifolium pratense	0.15	0.337	0.444	0	0
130 6	Trifolium repens	0.239	0.47	0.509	1	0.1
131 1	Triglochin palustris	0.002	0.003	0.597	1	0.1
131 6	Tussilago farfara	0.009	0.021	0.439	3	0.4
131 7	Typha angustifolia	0.012	0.037	0.318	9	1.3
131 8	Typha latifolia	0.014	0.066	0.216	11	1.4
132 1	Urtica dioica	0.274	0.664	0.412	2	0.3
132 2	Urtica urens	0.003	0.008	0.443	3	0.3
133 3	Valeriana officinalis	0.058	0.177	0.33	4	0.4
134 5	Veronica agrestis	0.002	0.01	0.212	-6	-0.6
134 6	Veronica anagallis-aquatica	0.012	0.018	0.675	3	0.5
134 9	Veronica beccabunga	0.014	0.025	0.57	-1	-0.2
135 0	Veronica catenata	0.042	0.084	0.497	-1	-0.2
135 6	Veronica opaca	0	0.001	0	-2	-0.3
135 8	Veronica persica	0.002	0.009	0.259	-4	-0.4
135 9	Veronica polita	0	0.002	0.156	-2	-0.3
139 5	Wolffia arrhiza	0.001	0.005	0.141	-3	-1
139 6	Zannichellia palustris subsp. palustris	0.001	0.004	0.203	1	0.2
153 3	Sparganium erectum subsp. erectum	0.018	0.117	0.152	4	0.7
164 2	Epilobium tetragonum	0.005	0.015	0.366	4	0.8
177 2	Mentha x niliaca	0.001	0.002	0.356	3	0.6
210 7	Symphoricarpos albus	0.001	0.006	0.12	4	1
237 6	Galium palustre	0.081	0.232	0.349	4	0.4
240 6	Scrophularia umbrosa	0.002	0.004	0.496	2	0.4