
2. VEGETATIE ALS OBJECT VAN ONDERZOEK

V. Westhoff, A.H.F. Stortelder & A.P. Grootjans

2.1 Inleiding

Het onderzoeksobject van de plantensociologie, de vegetatie, wordt door Westhoff (1951, 1965b) gedefinieerd als de "ruimtelijke massa van plantenindividuen, in samenhang met de plaats waar zij groeien en in de rangschikking die zij uit zichzelf hebben aangenomen". Deze definitie is empirisch; ze drukt uit wat men in het spraakgebruik onder vegetatie verstaat. Met 'ruimtelijke massa van plantenindividuen' wordt de verzameling van planten bedoeld zoals die op een bepaalde plaats bij elkaar groeien. De formulering 'in de rangschikking die ze uit zichzelf hebben aangenomen' houdt in dat men bijvoorbeeld een tulpenbed of de gezamenlijke bomen van een arboretum niet als vegetatie beschouwt, omdat de planten daar groeien zoals de mens ze heeft geordend. Wel heeft het begrip mede betrekking op begroeiingen waar de structuur door de mens is bepaald, maar waar de soortensamenstelling spontaan is (halfnatuurlijke vegetatie; Westhoff 1952a). Verder omvat het de landbouwcultures waarin althans een deel van de plantesoorten een spontane rangschikking vertoont. Een voorbeeld van de laatste categorie is het grootste deel van het West- en Middeneuropese bos, waarin de bomen door de mens zijn geplant, terwijl de kruiden, mossen en vaak ook de heesters zich buiten toedoen van de mens gevestigd hebben. Op akkers hebben de onkruiden zich spontaan gevestigd. Een andere definitie van het begrip vegetatie legt de nadruk op de samenhang met de omgeving: "het totaal van levende planten dat deel uitmaakt van de biosfeer en samen met andere organismen en het abiotisch milieu het ecosysteem vormt".

In dit hoofdstuk wordt het begrip vegetatie afgebakend ten opzichte van het begrip flora (§ 2.2). Vervolgens wordt ingegaan op de termen plantensociologie, ecologie en geobotanie, en op de begrippen plantengemeenschap, fytoceenose en fytoceenon. Paragraaf 2.3 behandelt de

verschillende vormen van interactie tussen planten als basis voor het ontstaan van sociale structuur in de vegetatie, en dus van het ontstaan van plantengemeenschappen. Hierbij wordt onderscheid gemaakt in directe en indirecte en in positieve en negatieve interactie. Bescherming is een voorbeeld van positieve, concurrentie een voorbeeld van negatieve interactie. Men kan de betrekkingen tussen planten ook uitdrukken in termen van 'strategie' en 'eufonie'. In paragraaf 2.4 wordt inzichtelijk gemaakt hoe de vegetatie zich geleidelijk ontwikkelt, uitgaande van onbegroeid substraat. Tenslotte wordt ingegaan op de verschillende wijzen waarop plantengemeenschappen zijn aangepast aan het milieu (§ 2.5).

2.2 Begrippen

2.2.1 Vegetatie en flora

Hoewel de begrippen vegetatie en flora reeds anderhalve eeuw geleden door Thurmann (1849) duidelijk gedefinieerd werden, worden deze nogal eens met elkaar verward. Terwijl vegetatie concreet is, de begroeiing waar men bijvoorbeeld doorheen kan lopen, is de flora een abstractie: een opsomming van plantesoorten en/of andere taxa (bijv. families, variëteiten) die in een bepaald gebied worden aangetroffen. De taxa zijn essentieel voor de samenstelling van de flora; voor de vegetatie zijn dit de plante-individuen en hun aantallen.

Een bepaald gebied kan een (soorten)arme flora hebben, maar rijk zijn aan vegetatie, dat wil zeggen dat de begroeiing er weelderig is. Omgekeerd kan een gebied ook een rijke flora hebben, maar arm zijn aan vegetatie. Het eerste doet zich bijvoorbeeld voor wanneer het aanbod aan nutriënten hoog is, zoals in bemest cultuurgrasland, hetgeen vaak leidt tot het overwicht van een of enkele concurrentiekrachtige soorten. Het tweede geval doet

zich voor in milieus waar voor plantengroei sterk beperkende factoren werkzaam zijn. Dit is in ons land bijvoorbeeld het geval op droge, kalkrijke binnenduinhellingen; deze zijn slechts spaarzaam begroeid, terwijl de individuen tot veel verschillende soorten behoren.

2.2.2 Plantensociologie, ecologie en geobotanie

De plantensociologie omvat dat deel van het vegetatieonderzoek dat zich richt op de bestudering van plantengemeenschappen. De term plantensociologie, ook wel fyto-sociologie, is afkomstig van de Pool Paczoski (1896), en heeft vooral ingang gevonden in Scandinavië, Midden-Europa, de Romaanse landen; sinds kort ook in Engelstalige landen. In Oost-Europa wordt gewoonlijk de aanduiding fyto-coenologie gebruikt (zie verderop). In Frankrijk, Spanje, Portugal en Italië is plantensociologie nog steeds de gangbare term voor deze tak van wetenschap. In Midden-Europa is de laatste decennia daarnaast echter ook het begrip vegetatiekunde (Duits: *Vegetationskunde*, Engels: *vegetation science*) in zwang gekomen. De reden om het woord plantensociologie te vervangen was dat deze term een analogie tussen de levensgemeenschap van mensen (of van hogere dieren) en die van planten zou suggereren. Dit bezwaar is destijds vooral door Westhoff (1947, 1951) naar voren gebracht. Wij achten thans het gebruik van het woord plantensociologie naast 'sociologie' (van mensen of van dieren) niet verwerpelijk; ten eerste omdat het hier om verschillende, elkaar niet overlappende wetenschapsgebieden gaat, en ten tweede omdat men elders dit bezwaar kennelijk niet deelt.

In de Anglo-Amerikaanse literatuur wordt het vegetatieonderzoek veelal beschouwd als een onderdeel van *ecology*. In de Verenigde Staten en geleidelijk ook in andere landen heeft de term *ecology* echter een zo ruime en vage betekenis gekregen (hij kan ook geografie, natuurbehoud, milieukunde, en zelfs aspecten van de culturele antropologie omvatten) dat daar het woord zijn oorspronkelijke betekenis heeft verloren. Onder ecologie in engere zin (synoniem met oecologie) verstaat men het onderzoek naar de wisselwerking tussen enerzijds organismen, populatie, soort en levensgemeenschap, en anderzijds de biotische en abiotische milieufactoren. Men kan op grond van het niveau van complexiteit onderscheid maken in aut-ecologie, populatie-ecologie en systeem-ecologie. Dit is thans in ons land een gangbare indeling, waarbij de botanische component van de systeem-ecologie synoniem zou zijn met plantensociologie (o.a. Bakker et al. 1985). Deze visie is evenwel niet logisch: ecologie is een relatiewetenschap, plantensociologie is in eerste instantie een objectwetenschap.

Binnen de plantensociologie worden de volgende taken van onderzoek onderscheiden: (1) symmorfologie, het onderzoek van structuur en textuur van plantengemeenschappen, (2) syndynamiek, de bestudering van de veranderingen van de vegetatie in de tijd, (3) synchorologie, het onderzoek van de geografische verspreiding van plantengemeenschappen, (4) synchronologie, het onderzoek van de geschiedenis van de vegetatie, onder andere met palynologische methoden, en (5) syntaxonomie, de classificatie van plantengemeenschappen. Aparte vermelding verdient de synecologie, het onderzoek van de wisselwerking tussen plantengemeenschappen en hun milieu. Vaak wordt



Foto 2.1 en 2.2. Hoewel ze zeer indicatief kunnen zijn, worden paddestoelen bij het maken van vegetatieopnamen doorgaans buiten beschouwing gelaten, omdat voor een systematische inventarisatie ervan het proefvlak jarenlang gevolgd moet worden. Op de foto links Sikkelkoraalzwam (*Clavulinopsis corniculata*) met onder meer *Plantago lanceolata* (Smalle weegbree) en *Achillea millefolium* (Gewoon duizendblad); op de foto rechts Okergele korrelhoed (*Cystoderma amianthinum*) samen met *Cladonia furcata*.



Foto 2.3. Voorjaarsaspect met *Caltha palustris* (Dotterbloem) in een voedselrijk bos (Alno-Padion). Anders dan in bossen van voedselarme standplaatsen verloopt de fenologische ontwikkeling van beneden naar boven.

ook deze tak van onderzoek gezien als een onderdeel van de plantensociologie; in feite echter is de synecologie een verbindende schakel tussen de plantensociologie en andere vakgebieden, vooral de fysieke geografie.

Plantenecologie (voor zover die geen betrekking heeft op experimenteel onderzoek in laboratoria) en plantensociologie behoren beide tot de veldbiologie, evenals de floristiek. Men kan deze drie, samen met de plantengeografie, vatten onder het begrip geobotanie, te definiëren als: het onderzoek van planten en plantengemeenschappen in hun situatie in de biosfeer. In Nederland, waar deze term thans weinig meer wordt gebruikt, was van 1967 tot 1982 'Afdeling Geobotanie' de naam van een afdeling van het Botanisch Laboratorium te Nijmegen. In Midden- en Zuid-Europa vinden we het woord bijvoorbeeld terug in de naam van het voormalige onderzoeksinstituut van Braun-Blanquet te Montpellier: *Station Internationale Géobotanique Méditerranéenne et Alpine* (SIGMA). Het plantensociologische instituut van Zwitserland te Zürich draagt de naam *Geobotanisches Institut der ETH*, en de titel van het desbetreffende hoofdstuk in

het in Midden-Europa algemeen gebruikte *Lehrbuch der Botanik* luidt vanaf de dertigste druk eveneens *Geobotanik* (Von Denffer et al. 1971).

2.2.3 Plantengemeenschap, fytoceenose en fytoceenon

Het uitgangspunt van de plantensociologie is het empirisch gegeven dat de vegetatie van de aarde ordening vertoont. Populaties van plantesoorten zijn gerangschikt op een regelmatig terugkerende, min of meer wetmatige wijze; bepaalde soortencombinaties worden steeds in bepaalde milieus aangetroffen. Als de relatie tussen soortencombinatie en milieu bekend is, kan uit de vegetatie ook de kwaliteit van het milieu (standplaats) worden afgeleid. Dit verschijnsel is reeds lang bekend. Al in de oudheid werd er aandacht aan geschonken door Theophrastus van Eresos (370-285 v.C.), maar pas sinds ongeveer een eeuw is dit verschijnsel object van wetenschappelijk onderzoek.



Foto 2.4. Sluiergemeenschap van *Calystegia sepium* (Haagwinde) op ruigte langs een bermsloot; op de voorgrond *Lythrum salicaria* (Grote kattenstaart).

De vegetatie vertoont variatie, zowel in ruimte als in tijd. Ruimtelijke variatie uit zich verticaal in het optreden van etages of lagen (zoals boomlaag, struiklaag, kruidlaag); horizontaal komt deze tot uiting in het vegetatiepatroon. In temporele zin uit variatie zich in periodiciteit (de afwisseling van seizoenaspecten) en successie. In de hoofdstukken 11 en 13 wordt hier uitgebreid op ingegaan.

Het optreden van variatie in ruimte en tijd brengt met zich mee dat in het plantendek onderling verschillende entiteiten zijn te onderscheiden, gewoonlijk aangeduid als 'plantengemeenschappen' (*Pflanzengesellschaft*, *plant community*, *communauté végétale*). Dit begrip is echter dubbelzinnig. Evenals het woord plant kan het zowel in concrete als in abstracte zin gebruikt worden. In abstracte zin heeft het begrip betrekking op eenheden van het classificatiesysteem op ieder syntaxonomisch niveau; in concrete zin wordt het gebruikt ter aanduiding van een begroeiing die representatief is voor een eenheid uit het syntaxonomische systeem. Als aanduiding van een willekeurig stuk begroeiing kan de term plantengemeenschap niet worden gebruikt. Onze taal heeft daar, in tegenstelling tot die van de ons omringende landen, geen eigen woord voor. In het Duits spreekt men in dat geval van *Bestand*, in het Engels van *stand*, en in het Frans van *groupement végétal*. Wél kent men in het bosbouwjargon de term opstand, maar deze heeft uitsluitend betrekking op de boomlaag; op lage vegetatie is het begrip niet van toepassing.

Men kan in grote lijnen drie opvattingen van het begrip plantengemeenschap onderscheiden, samenhangend met verschillen in visie op het samenleven van planten.

1. De organismale opvatting (Clements 1916, 1936), waarin een plantengemeenschap wordt beschouwd als een 'superorganisme', "which arises, grows and dies". Deze zienswijze is verlaten. Soorten vestigen zich in vegetatie, elk op eigen wijze; ze groeien, planten zich voort en breiden zich uit, en zijn veel onafhankelijker van elkaar dan de organen van een organisme.

2. De individualistische opvatting (Gleason 1917, 1926). Deze Amerikaanse visie is het tegendeel van de eveneens Amerikaanse opvatting van Clements. Een plantengemeenschap wordt gezien als een verzameling planten, die zich op specifieke wijze verspreid hebben en zonder dat ze elkaar beïnvloeden een bepaalde standplaats gemeen hebben. Ook deze opvatting is in deze extreme zin grotendeels verlaten (zie § 4.2).

3. De derde beschouwing, aansluitend bij het standpunt van Braun-Blanquet (1928, 1951, 1964), werd door Werger (1973) de *community-unit theory* genoemd. Deze opvatting gaat uit van het empirisch gegeven van de ongelijke verdeling van planten in het veld, die leidt tot discontinuïteiten, waardoor het mogelijk is grenzen in vegetatie te onderscheiden. Zulke afgrensbare eenheden worden als plantengemeenschappen beschouwd. Interactie tussen de planten speelt gewoonlijk een grote rol; slechts in bepaalde gevallen kan interactie (nagenoeg) ontbreken, zoals in pioniervegetatie en in permanent open begroeiingen van bijvoorbeeld rotsen en woestijnen. Een voorbeeld is de uitgestrekte populatie van *Welwitschia mirabilis* in de Namib-woestijn. Wel bestaat er een indirecte interactie tussen de *Welwitschia*-planten, namelijk via de kevers die de megasporofyllen bestuiven. Toch spreken we ook in het geval van zo'n open begroeiing van een plantenge-

meenschap, omdat zij duidelijk afgrensbaar is, een bepaalde floristische samenstelling heeft, aan een karakteristiek milieu gebonden is, en een eigen en kenmerkende dynamiek bezit.

Dicht bij deze derde visie staan bepaalde Pools-Russische opvattingen en de ideeën van Whittaker (1962, 1970) in Noord-Amerika. Evenals in de Braun-Blanquet-benadering wordt in de oorspronkelijke visie van Poolse en Russische onderzoekers het bestaan van een sociale structuur als wezenlijk kenmerk van een plantengemeenschap beschouwd (Paczoski 1896; Sukachev 1929). Hun methoden richtten zich echter niet zozeer op het beschrijven van eenheden (associaties, zie hfst. 4), maar meer op het plaatsen van de gemeenschappen in ecologische reeksen. In recente tijd heeft men in de voormalige Sovjet-Unie de methodiek van de Frans-Zwitserse school geheel overgenomen (Mirkin 1987; Korotkov et al. 1991).

Hierboven is al opgemerkt dat de term plantengemeenschap zowel in concrete als in abstracte zin gebruikt wordt. Voor beide betekenissen zijn eigen begrippen wenselijk, zoals ook het begrip 'plant' tweeledig is en uiteenvalt in 'individu' (concreet) en 'taxon' (bijv. soort; abstract). De term voor plantengemeenschap in concrete zin is fytocoenose: een stuk vegetatie, dat een eigen structuur vertoont, verder inzake de floristische samenstelling en het relatieve aandeel der populaties een zekere mate van evenwicht bezit, en op een bepaald type standplaats groeit. In abstracte zin is een plantengemeenschap vervolgens te definiëren als een vegetatietype, afgeleid uit een verzameling fytocoenosen die in alle belangrijk geachte kenmerken met elkaar overeenkomen. De specifieke term voor deze abstracte eenheid is coenon of fytocoenon (Barkman et al. 1958; Van der Maarel 1966b; Westhoff & Van der Maarel 1973).

Naast het begrip plantengemeenschap wordt als synoniem ook de term plantengezelschap gebruikt. Evenals Westhoff & Den Held (1969) gebruiken wij bij voorkeur de term plantengemeenschap. Het woord gezelschap is in de hier bedoelde zin eigenlijk een germanisme; het Nederlandse 'gezelschap' drukt namelijk een veel losser en tijdelijker verband uit dan het Duitse *Gesellschaft*, dat equivalent is aan 'maatschappij'. J. Heimans heeft destijds dan ook de term plantenmaatschappij voorgesteld, maar die heeft geen ingang gevonden.

In de praktijk wordt meestal niet de gehele fytocoenose onderzocht, maar slechts een onderdeel daarvan. We onderscheiden: taxocoenosen, chronocoenosen en stratoenosen, die al dan niet aanleiding vormen tot het onderscheiden van afzonderlijke fytocoena.

Onder taxocoenosen verstaat men op taxonomische gronden afgesplitste onderdelen van een plantengemeen-

schap (Van der Maarel 1965). Het komt veel voor dat de onderzoeker alleen rekening houdt met de vaatplanten, en mossen en lichenen buiten beschouwing laat. Dit verdient evenwel geen aanbeveling, omdat deze vaak een grote indicatieve betekenis hebben. Wel is het in de praktijk veelal onvermijdelijk dat men bepaalde groepen van 'lagere' planten, waaronder de paddestoelen, niet opneemt. Mycosociologisch onderzoek bijvoorbeeld vergt een aparte methodiek: proefvlakken (permanente kwadraten) moeten jaren achtereenvolgend bestudeerd worden, omdat voor het identificeren van het permanent aanwezige deel van de schimmels (mycelium) soms jarenlang gewacht moet worden op het verschijnen van de vruchtlichamen. Aan de microflora van de bodem of het plankton in het water wordt hoogst zelden aandacht besteed. In feite bestudeert iedere plantensocioloog dus taxocoenosen.

Chronocoenosen vallen meestal samen met seizoenaspecten. Niet alle soorten worden in elk seizoen waargenomen. Zo wordt het voorjaarsaspect van het Eiken-Haagbeukenbos (*Stellario-Carpinetum*) met *Ranunculus*



Foto 2.5. Akkerwinde (*Convolvulus arvensis*) vindt steun bij Bereklaauw (*Heracleum sphondylium*).

ficaria (Speenkruid) en *Anemone nemorosa* (Bosanemoon) later in het jaar gemist. Soms is de periodiciteit zo onmiskenbaar dat in feite op dezelfde plek twee of meer plantengemeenschappen elkaar in de loop van het jaar afwisselen. Een voorbeeld is de afwisseling langs onbeschaduwde bronbeekjes van brongemeenschappen (*Cardamino-Montion* met o.a. *Chrysosplenium*-soorten) in het vroege voorjaar en natte ruigten (*Filipendulion*) in de zomer. Een ander voorbeeld betreft kroosgemeenschappen waar in de nazomer het *Lemna*-aspect geleidelijk wordt vervangen door een *Azolla*-aspect.

Stratocoenosen zijn aan de orde als slechts één of enkele, maar niet alle lagen van de vegetatie worden onderzocht. Een voorbeeld zijn de kroosgemeenschappen (*Lemnetea*). Het gaat daarbij om een drijvende laag van planten in open water, waarin ook andere etages aanwezig zijn. Men kan ook van stratocoenosen spreken, wanneer wel de gehele vegetatie geanalyseerd wordt, maar in de diagnose de nadruk in feite ligt op slechts één etage, zoals bij de struweelgemeenschappen der *Prunetalia spinosae*. Een ander voorbeeld betreft de sluiergemeenschappen van de orde *Convolvuletalia sepium* (zie Westhoff & Den Held 1969). Ook bij het opstellen van karteringseenheden, zoals 'Duindoorn-struweel', gaat men vaak uit van stratocoenosen.

Aandacht verdienen nog de begrippen 'microcoenon' en 'coenon intextum'. Onder een microcoenon verstaat men een plantengemeenschap die afhankelijk is van een andere plantengemeenschap, zich daar veelal binnenin bevindt, maar een afzonderlijke floristische samenstelling heeft en op een eigen substraat groeit. Een duidelijk voorbeeld betreft de epifytengemeenschappen op boomchors en op dood hout binnen een bos (Barkman 1958). Een ander voorbeeld is de soortenrijke en goed door kensoorten gekarakteriseerde mosbegroeiing op erosiekantjes van noordhellingen in kalkrijke duinen, het *Tortello-Bryoerythrophyllatum* (Boerboom 1960; Weeda 1992).

Wanneer de combinatie van populaties van bepaalde soorten tijdelijk (meestal periodiek) optreedt in een bestaande plantengemeenschap, wordt wel de aanduiding 'scherping en inslag' (Engels: *warp and woof*) gebruikt. Op een gegeven moment nestelen nieuwe soorten zich tussen de reeds aanwezige. Tüxen (1951) noemde zo'n binnendringende gemeenschap *Teppichgesellschaft*, maar dit woord is in zoverre misleidend, dat het een gesloten dek suggereert, terwijl het juist gaat om een ijle begroeiing waar doorheen de oorspronkelijke vegetatie veelal zichtbaar blijft. Analooq aan de scherping en inslag van een weefsel noemt men de zich innestelende gemeenschap 'inslaggemeenschap'. Als internationaal bruikbare term stellen wij voor 'coenon intextum'. Een voorbeeld is de

tijdelijke vestiging van een gemeenschap van kort levende zomerannuellen (*Cicendietum filiformis juncetosum pygmaei*) in 's zomers droogvallende vennen of poelen met wisselende waterstand, permanent begroeid met *Eleocharitetum multicaulis* (verbond *Hydrocotylo-Baldellion*). Een ander voorbeeld is het overwegend uit winterannuellen bestaande *Sagino maritimae-Cochlearietum danicae*, dat zich in de gradiënt tussen zout en droogzoet milieu tijdelijk vestigt in meerjarige vegetatie, bijvoorbeeld aan de voet van duinen in een kwelder, op plaatsen waar het *Koelerion albescentis* zeewaarts grenst aan het *Armerion maritimae*.

2.3 Interactie tussen planten

Vroeger werd algemeen aangenomen dat betrekkingen tussen de componenten van vegetatie uitsluitend berusten op hetgeen sinds Darwin 'de strijd om het bestaan' wordt genoemd. Relaties die het karakter hebben van samenwerking en arbeidsverdeling, zoals in het dierenrijk, zouden in de plantenwereld niet voorkomen (Braun-Blanquet 1928). Planten kunnen elkaar echter ook positief beïnvloeden; men kan bijvoorbeeld spreken van 'bescherming' en van 'wederzijds hulpbetoon' (zie Kropotkin 1914). Dergelijke termen suggereren een bewust handelen van planten, maar men dient te beseffen dat dit beeldspraak is; uitdrukkingen als 'strijd om het bestaan' en 'concurrentie' zijn evenzeer antropomorfe metaforen.

De betrekkingen tussen planten worden samengevat als 'interactie'; deze kan direct of indirect zijn. Met directe interactie wordt bedoeld dat een wisselwerking door direct contact plaatsvindt. Van deze wisselwerking kan een van beide organismen profiteren, waarbij de ander wel of geen nadeel ondervindt, maar ook kunnen beide organismen hiervan voordeel genieten. Dit kan bijvoorbeeld blijken uit een snellere groei of een meer effectieve voortplanting. De betrekking kan obligaaf of facultatief zijn en al dan niet soortspecifiek. Voorbeelden zijn: parasitisme, symbiose, epifytisme en lianengroei. In dit verband wordt hier niet nader op ingegaan; verwezen wordt naar Braun-Blanquet (1928, 1951, 1964), Meltzer & Westhoff (1942), Barkman (1958), Westhoff (1965b) en Werger & Westhoff (1985).

Indirecte interactie treedt op, wanneer geen sprake is van direct fysiek contact tussen planten, maar waar de individuen toch zo dicht opeen staan dat elk van hen de prestatie van de ander kan beïnvloeden inzake groei, overleving en voortplanting (Bazzaz 1979, 1987). De invloeden doen zich dus gelden door middel van verandering van een of

meer abiotische milieufactoren of via dieren of andere planten die als tussenschakels fungeren. Ook hier kan de interactie positief of negatief zijn, al naar gelang de interactie leidt tot een lagere respectievelijk hogere prestatie van de plant.

De twee vormen van positieve indirecte interactie die worden onderscheiden zijn: bescherming en mutualiteit of massa-effect. Bescherming houdt in dat planten andere planten beschutten tegen straling, uitdroging, koude, wind en diervraat; het kan hierbij gaan om individuen of populaties van één of van verschillende soorten. Bescherming tegen overmaat aan verdamping en tegen zware neerslag (slagregen en hagel) treedt op in bossen, waar kruiden met een laag lichtcompensatiepunt kunnen leven bij de gratie van het kronendak der bomen. Bescherming tegen wind is vooral van belang aan zee-kusten, in hooggebergten en in woestijnen. Zo kunnen in onze zeeduinen sommige hygropyten die niet goed bestand zijn tegen uitdroging zoals *Moehringia trinervia* (Drienerfmuur), slechts leven in de windschaduw van struiken zoals *Hippophae rhamnoides* (Duindoorn) en *Sambucus nigra* (Gewone vlier).

Bescherming tegen diervraat treedt bijvoorbeeld op in sterk beweidde graslanden, vooral in aride gebieden. In ons land kunnen langs de rivierdijken soorten als *Agrimonia eupatoria* (Gewone agrimonie) en *Origanum vulgare* (Wilde marjolein), die niet tegen intensieve beweiding bestand zijn, zich vooral handhaven in de beschutting van stekelige of gedoornde planten die door het vee worden gemeden, zoals *Ononis spinosa* (Kattedoorn), *Carduus nutans* (Knikkende distel) en *Eryngium campestre* (Echte kruisdistel). Dit is ook de plaats waar een gras als *Trisetum flavescens* (Goudhaver) tot zaadzetting komt.

Mutualiteit betreft wederzijds hulpbetoon van gelijksoortige of in levensvorm sterk overeenkomende planten en is een veel voorkomend verschijnsel. Mutualiteit is vooral van betekenis onder dynamische omstandigheden waar individuen afzonderlijk moeilijk zouden kunnen overleven. Een bekend voorbeeld is het in dichte pollen groeien van mossen op droge, warme duinhellingen, zoals *Tortula ruralis* var. *ruraliformis*. Een ander voorbeeld is het beukenbos, waarin de bomen elkaar beschermen tegen zonnestraling. Weer andere voorbeelden zijn bescherming tegen golfslag door het vormen van dichte matten,



Foto 2.6. Onder dynamische milieumomstandigheden, zoals hier op relatief hoge delen van een kwelder op Ameland, kan *Scirpus maritimus* (Heen) alleen overleven door dichte groepen te vormen, een voorbeeld van mutualiteit.



Foto 2.7 en 2.8. Grazige dijkelling langs de IJssel. *Galium verum* (Geel walstro) en *Lotus corniculatus* (Gewone rolklaver) vinden beschutting tegen vraat door vee in en tussen de Kruisdistels (*Eryngium campestre*).

bijvoorbeeld van *Scirpus triqueter* (Driekantige bies) en *Scirpus maritimus* (Heen) langs kreken in het voormalige zoetwatergetijdengebied van de Biesbosch (Zonneveld 1960), of tegen blootsterven door gezamenlijk vasthouden van zand, bijvoorbeeld door *Salix repens* (Kruipwilg). Met name onder pionieromstandigheden doet zich dit verschijnsel vaak voor; vestiging vindt veelal plaats door massale kieming dan wel door vegetatieve uitbreiding vanuit de nabije omgeving. Dit laatste, het steeds verder uitbreiden van dichte groepen die met elkaar samenhangen via rizomen, wordt wel falanx-strategie genoemd, in tegenstelling tot de zogenaamde guerrilla-strategie, waarbij de individuen zich verspreid vestigen (zie verder § 2.5).

Een van de mogelijkheden van negatieve indirecte interactie is concurrentie, te definiëren als: de gelijktijdige aanspraak van verschillende planten op een gegeven hoeveelheid licht, ruimte, water of voedsel, waarbij deze planten elkaar beperken in hun groei of in hun overlevingskansen.

Veelal wordt aangenomen (zie o.a. Mueller-Dombois & Ellenberg 1974) dat concurrentie het samenleven der soorten grotendeels bepaalt en daarmee doorslaggevend is voor het wezen van een plantengemeenschap. Deze visie verdient evenwel nuancering. Onder weinig dynamische, stabiele omstandigheden is concurrentie tussen soorten vaak minimaal; althans ze openbaart zich niet. Er is sprake van sterk gedifferentieerde vegetatiestructuren, waarin iedere soort zich in zijn eigen niche vestigt en de mogelijkheden van het milieu op zijn eigen wijze uitbuit, daarbij andere soorten in tijd en ruimte zo mogelijk uit de weg gaand. Concurrentie treedt hier nog wel op, maar leidt niet meer tot een verschuiving in de soortensamenstelling of tot een verandering van de vegetatiestructuur. In sterk dynamische milieus is concurrentie daarentegen voortdurend zichtbaar, in die zin dat individuen van

telkens weer andere soorten bijvoorbeeld overwoekerd raken en daardoor wegwijnen of zelfs afsterven. Voorbeelden zijn ruderaal begroeiingen en pioniergemeenschappen (zie Feekes 1936).

Men onderscheidt intraspecifieke concurrentie (tussen individuen van één soort) en interspecifieke concurrentie (tussen verschillende soorten). Intraspecifieke concurrentie is des te opvallender naarmate de tijdstippen waarop de planten gekiemd zijn dichter bijeen liggen. Uit tellingen van kiemplanten van *Suaeda maritima* (Schorrkruid) of *Salsola kali* (Loogkruid) op slik, respectievelijk op het strand, bleek dat veelal minder dan 1% van deze kiemplanten volwassen wordt. Dat van de kiemplanten van beuken in een beukenbos slechts een minieme fractie opgroeit, ligt aan verschillende factoren: verdroging (concurrentie om water met volwassen beuken), late nachtvorst en vraat door knaagdieren, vooral muizen. Ook in door de mens gereguleerde begroeiingen als akkers, cultuurgraslanden en produktiebossen, waar gestreefd wordt naar absoluut overwicht van één of enkele soorten, is naarmate het gewas groeit sprake van toenemende intraspecifieke concurrentie. De individuen zijn ongeveer even oud en de inwendige differentiatie in ruimte en tijd is gering. Interspecifieke concurrentie treedt vooral op na storingen, gevolgd door successie. Een voorbeeld is het opgroeien van beuken in een eikenbos, waarbij de eiken in de loop van de tijd verdrongen worden. Dit werd in het verleden niet altijd doorzien. Zo vroegen de schilders van de school van Barbizon aan de 'burgerkoning' Louis-Philippe, hun geliefde eikenwoud van Fontainebleau aan de bosbouw te onttrekken, omdat ze menselijke ingrepen verfoeiden. De koning willigde dit verzoek in, en in 1853 werd daarmee een van de eerste natuurreservaten van Europa gesticht, met het onbedoelde gevolg dat de door de schilders bewonderde eiken geleidelijk door beuken werden overvleugeld.

De opvatting dat concurrentie tussen verschillende soorten des te sterker is naarmate die soorten meer overeenkomen in hun milieu-eisen, hun groeiwijze en hun ontwikkelingsgang in de loop van het jaar, werd voor het eerst verwoord door Weaver & Clements (1929). Ook in een gesloten groep van exemplaren van één soort kunnen zich zeer moeilijk andere soorten vestigen, wanneer deze in hun levensvoorwaarden overeenkomen met die soort ter plaatse. Wanneer bijvoorbeeld een pionervegetatie uit verschillende polycormen bestaat, zullen deze groepen niet gemakkelijk bij elkaar binnendringen. Men denke aan groepen van *Scirpus lacustris* (Mattenbies), *Typha angustifolia* (Smalle lisdodde) en *Phragmites australis* (Riet) langs een laagveenplas. Weliswaar hebben die soorten elk een eigen standplaats voorkeur, maar de ecologische amplitudes overlappen elkaar; toch treedt doordringing nauwelijks op. Daarentegen vestigen zich tussen die hoog opgaande monocotylen wel soorten met een andere niche, die tot uitdrukking komt in een andere groeivorm en veelal ook in een andere periodiciteit, zoals



Foto 2.9. *Monotropa hypopitys* (Stofzaad) groeit in dikke strooiselpakketten, hier van *Pinus sylvestris* (Grove den), een voorbeeld van indirecte interactie.

Ranunculus lingua (Grote boterbloem), die geen horizontale rizomen heeft (wel ondergrondse uitlopers), of *Scutellaria galericulata* (Blauw glidkruid). Dit verschijnsel heet niche-differentiatie.

Tenslotte zijn er de indirecte interacties tussen planten die via het abiotisch milieu verlopen; deze kunnen zowel positief als negatief zijn. Twee vormen worden hier onderscheiden: invloeden via het strooisel en invloeden via de bodem.

De afbraak van strooisel resulteert in sterk uiteenlopende humusvormen, waardoor verschillende micro-milieus voor bodemdieren en planten ontstaan. Dit leidt bijvoorbeeld tot het voorkomen van *Monotropa hypopitys* (Stofzaad) in dikke strooiselpakketten in bossen. De vlezige wortels van Stofzaad zijn ingesponnen door draden van een zwam (Weeda et al. 1988), zodat hier tevens sprake is van een voorbeeld van symbiose. Negatieve invloeden via het strooisel vindt men bijvoorbeeld daar waar ruwe humus de kieming van tal van soorten verhindert. Dit is onder meer het geval in sparrenbossen, waar de Fijnspar (*Picea abies*) zich slechts op rottende stronken kan verjongen. In ons land verhindert strooisel van exoten zoals *Quercus rubra* (Amerikaanse eik) en *Prunus serotina* (Amerikaanse vogelkers) op allerlei grondsoorten de ontwikkeling van een kruidlaag. Hetzelfde geldt voor aangeplante *Eucalyptus*-bossen in het Mediterrane gebied.

Invloeden via de bodem treden bijvoorbeeld op doordat veel plantesoorten via het blad of de wortels etherische oliën of in water oplosbare stoffen uitscheiden. Een der functies daarvan is de beperking van herbivorie (vraat), hetgeen vooral voor langzaam groeiende planten in droge klimaten (bijv. in mediterrane gebieden) van belang is. De stoffen die door planten worden afgescheiden, kunnen ook de ontwikkelingsmogelijkheden van andere planten beïnvloeden, zowel in positieve als in negatieve zin. Een voorbeeld van gunstige invloed is dat uit de wortelknolletjes van *Trifolium repens* (Witte klaver) zoveel geassimileerde stikstof naar buiten kan diffunderen dat andere planten (bijv. grassen) hiervan profiteren. Deze kunnen daardoor weer sterkere concurrenten voor *Trifolium repens* worden: een voorbeeld van homeostatische regulatie. Een vorm van negatieve invloed is allelopathie: het verschijnsel dat een plant andere planten (gewoonlijk tot andere soorten behorend) negatief beïnvloedt via afscheiding van groeiremmende toxinen in de bodem.

Men kan processen in de vegetatie beter begrijpen met behulp van het begrip 'strategie', dat we eerst willen stellen tegenover 'epharmonie' (Werger 1980). Ephemorie (lees ep-harmonie) werd door Vesque (1882) bondig en elegant gedefinieerd als "l'état de la plante adaptée".



Foto 2.10. *Petasites hybridus* (Groot hoefblad) is als 'doordouwer' in staat zich op nieuw gecreëerde standplaatsen sterk uit te breiden, waarbij aan andere planten weinig ruimte wordt gelaten.

Daarmee is epharmonie een passief begrip; het gaat uit van de individuele plant, die aangepast is aan, en in evenwicht verkeert met de standplaatsfactoren. Dit begrip spreekt vooral aan wanneer het wordt betrokken op de wijze van aanpassing van soorten onder stabiele milieu-omstandigheden. Bij het actieve begrip 'strategie' valt de nadruk op de zich ontwikkelende populatie van een soort, die zijn standplaats exploiteert, in concurrentie met populaties van andere soorten, zoals dat in een jong ecosysteem (pioniervegetatie) het geval is. Het accent ligt

hierbij dus op het proces, de verandering. De begrippen strategie en epharmonie sluiten elkaar niet uit; het gebruik ervan is gekoppeld aan verschillende zienswijzen op de manier waarop planten samenleven. Grubb (ongepubliceerd) stelt voor de term strategie te vermijden, aangezien dit woord een doelbewust handelen veronderstelt, en te vervangen door de meer neutrale term *property* (eigenschap).

In zijn werk *Plant strategies and vegetation processes*, dat

handelt over strategieën van planten, onderscheidt Grime (1979) twee omstandigheden die de biomassa van populaties beperken, namelijk *disturbance* (storing) en *stress*. Met storing wordt de gehele of gedeeltelijke vernietiging van de vegetatie door mens, dier, wind of water bedoeld. Stress is de resultante van beperkende factoren als lichtgebrek, watertekort, voedselschaarste en lage of hoge temperaturen. Storing en stress oefenen elk hun selectieve werking op de soorten uit. Afhankelijk van de combinaties waarin beide omstandigheden voorkomen, is een viertal strategietypen geëvolueerd:

1. Wanneer invloed van stress en storing klein of afwezig is, treden in de vegetatie '*competitors*' op de voorgrond, te vertalen als 'doordouwers' (Werger & Westhoff 1985). Van Leeuwen & Doing Kraft (1959) spreken in dit verband van 'veeleisende soorten'.

2. Onder invloed van veel stress maar weinig of geen storing kunnen '*stress tolerators*' zich handhaven, te vertalen als 'asceten' (Werger & Westhoff 1985) of als 'specialisten' (Van Leeuwen & Doing Kraft 1959).

3. Onder invloed van weinig of geen stress en sterke storing domineren '*ruderals*', te vertalen als 'storingssoorten', 'opportunisten' of 'verkenners'. Wij geven de voorkeur aan de tweede term. De benaming '*ruderals*' is niet gelukkig gekozen, omdat die duidt op storing door de mens, terwijl deze strategie ook onder natuurlijke omstandigheden kan voorkomen.

4. Een strategie die past bij een combinatie van veel stress en veel storing, komt weinig voor en wordt door Grime niet nader uitgewerkt. Dergelijke aan extreme milieuomstandigheden aangepaste planten vormen spaarzame en zeer soortenarme begroeiingen. Een voorbeeld is het voorkomen van soorten als *Epilobium fleischeri*, *Linaria alpina*, *Doronicum grandiflorum* en *Thlaspi rotundifolium* op alpiene puinhellingen. Een voorbeeld dicht bij huis is de overgangszone tussen wad (slik) en lage kwelder (schor). Hier wordt het aspect bepaald door één zomerannuel, *Salicornia dolichostachya* (Langarige zee-kraal).

Deze planttypen van Grime zijn, zoals in elke typologie, sterk modelmatig gedefinieerd; veel soorten nemen een tussenpositie in.

Doordouwers en asceten hebben één aspect gemeen tegenover de opportunisten: ze investeren meer biomassa in de opbouw van het individu dan in de voortplanting. Het zijn dan ook meerjarige soorten, al dan niet houtig. Opportunisten daarentegen zijn veelal eenjarig en investeren in massale zaadproductie. Op dit verschil in populatiedynamiek berust ook de indeling van MacArthur & Wilson (1967). Zij maken onderscheid tussen K-selectie en r-selectie (de symbolen zijn ontleend aan een formule). Dit komt neer op het verschil tussen meerjarige planten

(K-strategen), die in het eigen organisme investeren, en eenjarigen (r-strategen), die zoveel mogelijk investeren in diasporen en zijn dus gericht op nakomelingschap. Al in 1894 verdeelde de Belg MacLeod de planten in groepen al naar gelang de accumulatie van reserves (zie Hermy & Stieperaere 1985). Hij onderscheidde proletariërs (opportunisten, r-strategen) en kapitalisten (doordouwers/asceten, K-strategen). De proletariërs worden gekenmerkt door onopvallende bloemen en zijn vaak zelfbestuivers; kapitalisten daarentegen bouwen veel biomassa op en kunnen zich veroorloven te investeren in de ontwikkeling van organen die gericht zijn op het aantrekken van insecten (kruisbestuiving).

Doordouwers reageren op plotselinge wijzigingen in het milieu door snel een grotere hoeveelheid blad en stengel te produceren en zo de open ruimte op te vullen. Ze zijn dus concurrentiekrachtig en niet zuinig. Voorbeelden zijn: *Urtica dioica* (Grote brandnetel), *Petasites hybridus* (Groot hoefblad), *Epilobium hirsutum* (Harig wilgeroosje)



Foto 2.11. Een voorbeeld van een soort met een ascetische levenswijze is *Oxycoccus palustris* (Kleine veenbes); deze altijd-groene plant van hoogvenen groeit met haar tengere, kruipende stengels op kussens van veenmos (*Sphagnum*).

en *Pteridium aquilinum* (Adelaarsvaren). Asceten daarentegen zijn aangepast aan beperkende factoren en gaan zuinig om met hun bestaansbronnen; ze kunnen met weinig toe en groeien langzaam. Vaak zijn ze het hele jaar groen; gelijktijdige vervanging van alle bladeren vergt immers op korte termijn een grote investering van voedingsstoffen. Voorbeelden zijn: *Erica tetralix* (Gewone dophei), *Vaccinium vitis-idaea* (Rode bosbes), *Oxycoccus palustris* (Kleine veenbes), *Andromeda polifolia* (Lavendelhei), *Festuca ovina* (Schapegras), *Corynephorus canescens* (Buntgras), en *Drosera*-soorten (Zonnedaauw). Concurrentie tussen doordouwers leidt vaak tot dominantie van een van de soorten, maar dat hoeft niet altijd het verdwijnen van de andere tot gevolg te hebben. Uiterst onverdraagzame doordouwers die op den duur alle concurrenten uitschakelen (mits het milieu voor hen optimaal is) zijn bijvoorbeeld: *Glyceria maxima* (Liesgras), *Phragmites australis* (Riet), *Elodea nuttallii* (Smalle waterpest), *Calamagrostis epigejos* (Duinriet), *Pteridium aquilinum*, *Cladium mariscus* (Galigaan), *Brachypodium pinnatum* (Gevinde kortsteel) en *Prunus serotina* (Amerikaanse vogelkers). Concurrentie speelt tussen asceten nauwelijks een rol. Ze ontwijken elkaar en zoeken elk hun eigen niche. Hiermee hangt samen de grote soortenrijkdom van begroeiingen met veel asceten, zoals op voedselarme standplaatsen. Daarentegen leidt concurrentie tussen een doordouwer en één of meer asceten (onder voedselrijke omstandigheden) er altijd toe, dat de asceten verdrongen worden en verdwijnen. Dit is dan ook de belangrijkste oorzaak van de verarming van flora en vegetatie als gevolg van eutrofiëring. Opportunisten komen vooral voor op standplaatsen die (al of niet regelmatig) verstoord worden, zoals zandopspuitingen, bouwplaatsen, rivieroeveren, akkers en spoorwegemplacements. De hiervoor karakteristieke begroeiingen zijn vaak soortenrijk, maar weinig duurzaam.

2.4 Het ontstaan van sociale structuur

De ontwikkeling van vegetatie op onbegroeide bodem begint met de aanvoer (migratie) van diasporen, voornamelijk in de vorm van zaden en vruchten. Een gedeelte van deze diasporen ontkiemt, afhankelijk van de selectieve werking van de milieufactoren. De kieming van de zaden wordt mede bepaald door specifieke eigenschappen, zoals de duur van de kiemkracht, de duur van de latente periode, de gevoeligheid voor vorst, de neiging om in licht dan wel in donker te kiemen en vertraagde kieming wegens hardschaligheid. Daarop volgt het proces van selectie door het milieu, leidend tot een kleiner aantal

soorten dat zich voortplant. Pas als de hele cyclus wordt doorlopen, spreekt men van vestiging.

Hebben de soorten zich eenmaal gevestigd, dan zal een aantal van hen sterk de neiging hebben zich uit te breiden. Dit geldt vooral voor storingssoorten en voor doordouwers. Asceten breiden zich vaak maar weinig of zelfs in het geheel niet uit. Uitbreiding kan door aggregatie of door uitstrooiing plaatsvinden. Aggregatie leidt tot vorming van dichte groepen van één soort; wanneer de spruiten ondergronds met elkaar samenhangen via rizomen, worden deze groepen polycormen genoemd (falanx-strategie). We zien dit bij soorten als *Calla palustris* (Slangewortel), *Agrostis canina* (Moerasstruisgras), *Phragmites australis* (Riet) en *Impatiens glandulifera* (Reuzenbalsemien). Bij uitstrooiing daarentegen (guerrilla-strategie) blijven de nakomelingen verspreid in de vegetatie. Dit doet zich onder andere voor bij veel bol- en knolgewassen, bijvoorbeeld bij de meeste orchideeën. Een derde



Foto 2.12. Na kolonisatie van kaal substraat kunnen bepaalde soorten gaan domineren, waarbij grove vegetatiepatronen ontstaan; hier betreft het *Rorippa sylvestris* (Akkerkers) en *Matricaria maritima* (Reukeloze kamille) op zand in een uiterwaard van de IJssel.



Foto 2.13. Vloedmerkbegroeiingen zijn voorbeelden van de 'uitwijk-strategie'. Op de foto *Cakile maritima* (Zeeraket) en *Salsola kali* (Loogkruid) op het noordstrand van Rottumerplaat.

mogelijkheid is dat soorten gewoonlijk een guerrilla-strategie vertonen, maar onder speciale omstandigheden tot de falanx-strategie overgaan. Voorbeelden zijn het gedrag van *Epipactis palustris* (Moeraswespenorchis) in de Groene Put van Acquoy, dat van *Paris quadrifolia* (Eenbes) in sommige bossen in Zuid-Limburg, en van *Ludwigia palustris* (Waterlepelkje) in het Ketelaarskolkje bij Deventer. Men spreekt dan van faciës-vorming.

Naarmate de begroeiing zich sluit, worden de concurrentie en daarmee de selectie sterker. Het is in deze fase niet langer voldoende dat een soort is aangepast aan het abiotisch en zoëgen milieue; hij moet het ook kunnen volhouden tegen concurrerende plantesoorten. Hoe het proces vervolgens verloopt, hangt vooral af van de aard van de standplaats.

Zijn er geen sterk beperkende factoren aanwezig, en is er dus weinig stress, dan profiteren in de eerste fasen van de successie speciaal de doordouwers. Op langere termijn echter, is (nadat verdere milieudifferentiatie heeft plaatsgevonden) de concurrentie tussen plantesoorten met overeenkomstige milieueisen sterker dan tussen soorten die in dit opzicht van elkaar verschillen. Het gevolg is dat geleidelijk een combinatie ontstaat van in ecologisch opzicht verschillende soorten, die elkaar in ruimte en tijd zoveel mogelijk ontwijken. Er treedt niche-differentiatie op en er ontstaat meer structuur. In ruimtelijke zin is een toename van de verticale structuur (etagebouw) het meest opvallend; in de tijd is sprake van een toenemende seizoenperiodiciteit. De maximale verscheidenheid vindt men in ons land in min of meer natuurlijke, loofverliezende en

hoogopgaande bossen op voedselrijke (maar niet geëutrofeerde) grond, met een duidelijk voorjaarsaspect. Mondiaal gezien is de verscheidenheid het grootst in het tropische regenwoud.

In een milieu met beperkende factoren daarentegen (vooral waar sprake is van schaarste aan nutriënten, droogte, of van beide) treedt concurrentie in mindere mate op. Alleen soorten met een smalle ecologische amplitudo komen tot vestiging. De soorten ontwijken elkaar, tenzij er sprake is van een afhankelijkheidsrelatie. Ook in dit geval treedt dus niche-differentiatie op; deze leidt hier vooral tot horizontale ruimtelijke structuur (patroondiversiteit). Asceten bouwen immers weinig biomassa op.

Het gevolg van structurele differentiatie is dat slechts zelden één soort onder uitsluiting van alle andere het terrein in beslag neemt. Is dit wel het geval, dan is er iets bijzonders aan de hand, een toestand die in zijn relatie tot de buitenwereld wel informatie biedt, doch in zijn interne structuur arm aan informatie is. Verreweg de meeste plantengemeenschappen bestaan uit een combinatie van verscheidene tot vele soorten, die in de regel tot uiteenlopende groei- en levensvormen behoren. Binnen dergelijke gemeenschappen bestaat een zekere mate van horizontale micro-variatie en kunnen vaak ook verticaal gerangschikte micro-habitats onderscheiden worden.



Foto 2.14. Pioniergemeenschappen met een permanent karakter, zoals deze muurbegroeiing met *Asplenium trichomanes* (Steenbreekvaren) en *Polypodium vulgare* (Gewone eikvaren), zijn voorbeelden van de 'trotseer-strategie'.

2.5 Aanpassingen van de vegetatie aan het milieu

In het voorgaande is gesproken over strategieën van soorten om de interactie tussen planten en het ontstaan van een sociale structuur beter te kunnen doorgronden. Elke plantengemeenschap heeft een sociale structuur, die door eigenschappen van de afzonderlijke soorten en de wijze waarop deze het milieu exploiteren, wordt bepaald. Toch omvat de organisatie van de vegetatie meer dan een combinatie van afzonderlijke strategieën van plantesoorten; zij verdient derhalve een eigen benadering (Stortelder 1992). Als men de term strategie voor soorten accepteert, en men realiseert zich dat het hier niet om doelbewust handelen gaat, zou men het begrip strategie ook kunnen toepassen op vegetatie, betrekking hebbend op de wijze waarop plantengemeenschappen zich handhaven.

Een soort kan onder uiteenlopende omstandigheden voorkomen en zich daar op verschillende wijzen manifesteren (solitair of in pollen; in verschillende lagen van de vegetatie; al dan niet met uitlopers), zodat ook binnen een soort sprake kan zijn van verschillende strategieën. Plantengemeenschappen komen in veel mindere mate onder uiteenlopende milieuomstandigheden voor en de term strategie kan dan ook evenzeer of zelfs beter worden toegepast voor de beschrijving van de relatie tussen het milieu en de vegetatie dan voor de relatie tussen het milieu en de afzonderlijke soorten. Dit geldt niet alleen voor het niveau van de associatie, maar ook voor hogere eenheden,

zelfs boven het niveau van de klasse. Een mooi voorbeeld van dit laatste zijn begroeiingstypen die op verschillende plekken in de wereld een vrijwel gelijke structuur hebben en hun milieu op overeenkomstige wijze exploiteren maar vrijwel geen soorten gemeenschappelijk hebben, zoals mediterrane *maquis*-begroeiingen (voorkomend in Zuid-Europa, Midden-Chili, Californië, Zuid-Afrika en Zuidwest-Australië) en tropische regenwouden (o.a. in Indonesië, Zaïre en Brazilië).

Hier worden enkele voorbeelden van vegetatiestrategieën besproken die niet noodzakelijkerwijze het meest voorkomen, maar wel de uiterste mogelijkheden illustreren. Deze uitersten worden gepresenteerd in een driehoekmodel. We laten ons daarbij leiden door de gedachtingang dat een plantengemeenschap met haar specifieke sociale structuur kan overleven door milieuomstandigheden (1) te ontwijken, (2) te trotseren, ofwel (3) door ze 'naar haar hand te zetten', dat wil zeggen om te vormen. De criteria op grond waarvan voor een plantengemeenschap de plaats in de driehoek wordt vastgesteld hebben betrekking op morfologische aanpassingen van de vegetatievormende soorten, fysiognomie van de vegetatie, levensvormenspectrum en ontwikkelingstijd. In figuur 2.1 wordt de beoordeling van de genoemde strategietypen en een vier-tal tussenvormen op basis van deze criteria weergegeven.

1. Uitwijken. Sommige milieus kunnen maar korte tijd door de vegetatie geëxploiteerd worden. Meestal betreft het plaatsen waar het substraat verstoord is, door natuur-

	Trotseren	Trotseren/ Omvormen	Omvormen	Omvormen/ Uitwijken	Uitwijken	Uitwijken/ Trotseren	Trotseren/ Uitwijken/ Omvormen
Gemeenschappen met planten met bijzondere morfologie	••	•				•	
Eenvoudige structuur	••	•			••	••	•
Complexe structuur		•	••	•			•
Aandeel therofyten	•			•	••	•	
Aandeel tweejarige planten	•			••	•	•	•
Aandeel overblijvende planten	•	••	••	•			•
Ontwikkelt zich binnen één jaar					••	•	
Ontwikkelt zich binnen enkele jaren	••	•		•		••	•
Vergt een langdurige ontwikkelingstijd	•	•	••				•

Figuur 2.1. Beoordeling van drie strategietypen (trotseren, omvormen, uitwijken) en een viertal tussenvormen op basis van enkele differentiërende kenmerken (naar Stortelder 1992).

lijke oorzaken of - en in de Nederlandse situatie meestal - door de mens. Na de korte vegetatieperiode, die slechts enkele weken of maanden kan zijn (rivieroevers, hakvruchtakkers, graanakkers) tot hoogstens enkele jaren (ruderaal gemeenschappen) moeten de soorten van zo'n gemeenschap uitwijken, meestal als zaad maar ook wel in de vorm van een bol of wortelstok. Dit uitwijken kan ofwel temporeel ofwel ruimtelijk zijn. Voorwaarde voor ruimtelijk uitwijken van een plantengemeenschap is dat de diasporen van de soorten gemakkelijk verspreid kunnen worden, zodat ze elders in storingsmilieus opnieuw hun kans kunnen grijpen. Voorbeelden van gemeenschappen die uitwijken zijn begroeiingen van kapvlakten, vloedmerken, bouwterreinen en zandopspuitingen. Het 'gedrag' van deze gemeenschappen is als dat van nomaden: als het milieu ongunstig wordt of als anderen zich willen vestigen, wordt uitgeweken naar elders. De meeste van deze vegetatietypen hebben een eenvoudige sociale structuur.

2. Trotseren. Een plantengemeenschap die in een permanent extreem milieu toch in staat is blijvend haar sociale structuur in stand te houden, moet bestaan uit soorten die speciale aanpassingen hebben ter overleving van de extreme milieucondities, bijvoorbeeld tijdelijk niet metabolisch actief zijn, speciale beschermende weefsels ontwikkelen, voedingsstoffen in eigen weefsels tijdelijk opslaan, of actief toxische stoffen in het milieu isoleren of uitschei-

den. Hoewel geen ingewikkelde organisatiestructuren worden opgebouwd, verschillen de gemeenschappen van extreme milieus sterk in soortensamenstelling; de soorten van de afzonderlijke gemeenschappen hebben vaak uiteenlopende oplossingen gevonden voor het overleven onder de extreme milieumomstandigheden. De meest uitgesproken vorm van deze strategie leidt tot betrekkelijk soortenarme begroeiingen. De Duitse taal kent voor dergelijke gemeenschappen het woord *Dauerpioniergesellschaft*, in het Nederlands te vertalen als 'permanente pioniergemeenschappen'. Voorbeelden zijn begroeiingen op muren, op stuifzanden en op slikken, en in het buitenland succulentenwoestijnen en de vegetatie van rotswanden, sneeuwnissen en windgeschoren bergkammen.

3. Omvormen. Is het milieu minder extreem en wordt de vegetatie niet voortdurend in haar ontwikkeling gestoord, dan is het plantendek in staat het milieu in meer of mindere mate te veranderen. Dit leidt veelal tot het ontstaan van complexere structuren waardoor het voortbestaan van meer soorten voor langere tijd wordt verzekerd. Er wordt veel biomassa opgebouwd, waardoor aan milieufuctuaties het hoofd wordt geboden. De duidelijkste vorm van deze strategie is het hoogveen. De veenmossen vormen gezamenlijk een metersdikke organische laag, zodat de oorspronkelijke conditie van de (minerale) ondergrond voor de groei van de levende hoogveenplanten niet meer van belang is. Onder gunstige klimaatomstandigheden

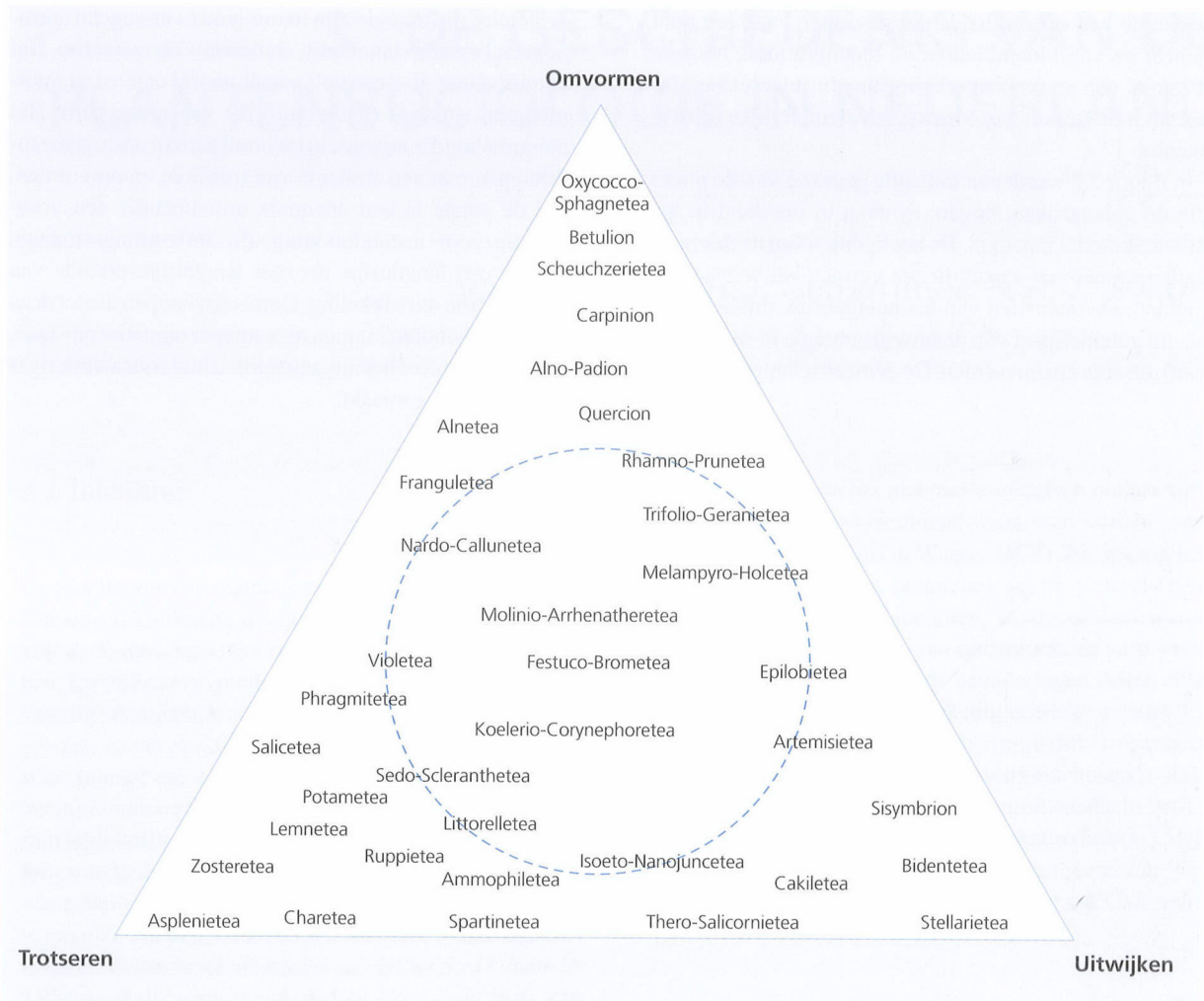


Foto 2.15. Het meest uitgesproken voorbeeld van de 'omvorm-strategie' is ombrotroof hoogveen, gekenmerkt door een onafhankelijke water- en nutriëntenhuishouding, en een organisch substraat dat door de vegetatie zelf gevormd is. Niet vergraven hoogvenen, zoals hier in Midden-Ierland, bereiken een dikte tot 15 meter of meer en worden gekenmerkt door een patroon van bulten en slenken.

kan het hoogveen zich zelfs uitbreiden over uiteenlopende substraten, met verschillende exposities. Minder uitgesproken geldt deze strategie ook voor het zonale bostype (bij ons de beukenbossen). Kleine verschillen in het milieu worden niet meer in de vegetatie weerspiegeld als het climaxbos zich uiteindelijk heeft gevestigd. Er is sprake van een eigen bosmilieu met een sterk humeuze bodem, waarbij een complex ecosysteem is ontstaan. Er is een grote voorraad aan voedingsstoffen opgeslagen in het organisch materiaal, inclusief strooisel (kapitaal), dat

continu in kleine hoeveelheden weer beschikbaar komt (rente). Een ander voorbeeld van de omvormingsstrategie is een dichte mat van *Pteridium aquilinum*, groeiend op sterk organische bodems, met een dikke strooisellaag met allelopatische eigenschappen (Werger & Westhoff 1985). Een dergelijke begroeiing is in staat om zichzelf gedurende tientallen jaren of zelfs eeuwen in stand te houden.

Dat gesproken wordt over de strategie van de vegetatie, betrekking hebbend op de gehele begroeiing, inclusief alle



Figuur 2.2. De positie van hogere syntaxa in het driehoekmodel van de vegetatiestrategieën. De cirkel in de driehoek omsluit de syntaxa die afhankelijk zijn van een actief natuurbeheer (naar Stortelder 1992).

plantensoorten van die begroeiing, houdt verband met de wederzijdse ondersteuning van de planten (al dan niet van dezelfde soort) om gezamenlijk te overleven. Het voorbeeld van het hoogveen ('omvormen') laat zien dat populaties van verschillende veenmossoorten samen een complex ecosysteem in stand houden met daarin een zekere differentiatie, waardoor ook voor veel hogere planten ontpleiingskansen ontstaan. Voor het beukenbos geldt eveneens dat de Beuk (*Fagus sylvatica*) alleen in staat is zich te handhaven als de gelederen gesloten blijven (mutualiteit). Hetzelfde geldt voor plantengemeenschappen van meer extreme milieus, bijvoorbeeld gekenmerkt door maandenlange overstromingen, zoals in uiterwaarden waar in het wilgenvloedstruweel ('omvormen/trotseren') de Schietwilg (*Salix alba*) zorgt voor ruimtelijke ontwikkelingsmogelijkheden van ruigtkruiden en

slingerplanten als *Galium aparine* (Kleefkruid), *Calystegia sepium* (Haagwinde), *Solanum dulcamara* (Bitterzoet) en de zeldzame *Cucubalis baccifer* (Besanjelier), terwijl de genoemde kruiden met hun sterke ondergrondse wortelstelsels 'meehelpen' het substraat vast te houden bij erosiegevaar tijdens overstromingen. Wanneer er een groot risico bestaat van uitdroging, bevriezing of wegvaging door stromend water, kan de vegetatie als geheel hierop reageren door de vorming van lage, kleine pollen of dichte matten van een of meer soorten (massa-effect; 'trotseren'). Zelfs in gemeenschappen waarin vrijwel alle soorten ongunstige milieumomstandigheden in de vorm van zaden trachten te overbruggen ('uitwijken'), kan het bestaan van een combinatie van soorten een voordeel betekenen als het gaat om de voortplanting en verbreiding van de soorten afzonderlijk. Ze leveren in een rudera-

vegetatie van verschillende plantesoorten vaak een bont geheel op van bloemkleuren en bloemvormen, hetgeen tezamen een sterke aantrekkingskracht uitoefent op insecten, veel sterker dan waartoe een afzonderlijke soort in staat is.

In figuur 2.2 wordt een indicatie gegeven van de plaats die de belangrijkste hogere syntaxa in ons land in het driehoekmodel innemen. De hoekpunten van de driehoek vallen samen met verschillende vormen van menselijke invloed. De intensiteit van het landgebruik bijvoorbeeld neemt geleidelijk af van de uitwijkstrategie in de richting van trotseren en omvormen. De gemeenschappen met een

echte uitwijkstrategie zijn in ons land overwegend antropogeen bepaald (landbouw, stedenbouw en recreatie). Het natuurbeheer als activiteit speelt vooral een rol in intermediaire situaties (halfnatuurlijke vegetatietypen). Het natuurbehoud in engere zin is vooral gericht op de gemeenschappen met een strategie van trotseren en omvormen. Bij de eerste is een adequaat milieubeheer een voorwaarde voor instandhouding; de omvormingsstrategie vereist een langdurige tot zeer langdurige periode van ongestoorde ontwikkeling. Gemeenschappen die tot deze categorie behoren kunnen niet zomaar opnieuw ontstaan, ook niet wanneer het uitgangsmilieu hiervoor aanwezig is of geschikt is gemaakt.