

---

# 3. DE GESCHIEDENIS VAN DE PLANTENSOCIOLOGIE IN NEDERLAND

V. Westhoff, J.H.J. Schaminée & K.V. Sýkora

## 3.1 Inleiding

De pionier van het vegetatieonderzoek in Nederland was Franciscus Holkema. In zijn dissertatie *De plantengroei van de Nederlandse Noordzee-eilanden* (1870) paste hij een kwantitatieve methode van vegetatieanalyse toe, waarbij abundantie en bedekking van soorten werden geschat en verwerkt. Holkema bekommerde zich weliswaar minder om de homogeniteit van de proefvlakte en het minimumareaal, en beoogde geen classificatie; niettemin is hij stellig te beschouwen als de eerste plantensocioloog van Nederland. Hij was zijn tijd ver vooruit, want pas meer dan een halve eeuw later (in 1926) verscheen de eerstvolgende plantensociologische dissertatie, van Bijhouwer: *Geobotanische studie van de Berger Duinen*. In 1929 werd dit werk gevolgd door het proefschrift van D.M. de Vries, *Het plantendek van de Krimpenerwaard*, een analyse van een klein deel van het Nederlandse blauwgrasland dat destijds in ons land nog vele duizenden hectaren besloeg. De Vries bleek een inspirator voor een groep jonge onderzoekers, die zich de 'Noordse school' noemde en zich (evenals Bijhouwer) baseerde op de Scandinavische methodiek (zie hfst. 4). Tot deze groep behoorden ondermeer Scheygrond, Van Dieren en Feekes. Scheygrond (1932) bestudeerde het veenmosrietland van de Krimpenerwaard, Van Dieren (1934) de duinen van Terschelling, en Feekes (1936) de droogvallende Wieringermeer.

De populariteit van de Scandinavische methodiek was in ons land echter van korte duur en de positie van de Noordse school werd al snel overgenomen door beoefenaars van de Frans-Zwitserse methode. Op deze ontwikkeling wordt in hoofdstuk 4 nader ingegaan. Vanaf de Tweede Wereldoorlog werd de laatstgenoemde benadering de gangbare; in het vervolg van dit hoofdstuk richt de aandacht zich vooral op het onderzoek volgens deze methodiek.

Een overzicht van het plantensociologisch onderzoek in Nederland kan op verschillende manieren worden gepresenteerd (zie Westhoff in Werger 1979). Als ingang kunnen de fasen van het onderzoek en de generaties van onderzoekers worden genomen, maar ook kan worden uitgegaan van het object van onderzoek, de aard van de onderzochte vegetatie. Beide benaderingen vullen elkaar aan en worden in dit hoofdstuk uitgewerkt (§ 3.2 en § 3.3); enige overlapping is hierbij onvermijdelijk. In paragraaf 3.4 wordt ingegaan op de in ons land verschenen syntaxonomische overzichten. Tenslotte wordt aandacht besteed aan de Nederlandse bijdragen tot de methodiek (§ 3.5). De beschouwing over de betekenis van het werk van Westhoff voor de plantensociologie in paragraaf 3.2 is van de hand van de tweede auteur.

## 3.2 Ontwikkeling van het onderzoek volgens de Frans-Zwitserse school

In een terugblik op de beoefening van de plantensociologie volgens de methodiek van de Frans-Zwitserse school (de methode Braun-Blanquet) worden in ons land zes generaties onderscheiden. De oudste generatie is die van de vier 'aartsvaders': W.C. de Leeuw, Th. Weevers, J. Jeswiet en, in een iets latere periode, J. Heimans.

De Leeuw (zie Westhoff 1964b) was omstreeks 1930 een man van middelbare leeftijd, gerepatrieerd na een loopbaan als petrochemicus in de Verenigde Staten. Dank zij zijn oude liefde voor de floristiek en zijn organisatie-talent wist hij veel voor de Nederlandse botanie te bereiken. Zo bracht hij de florakartering tot nieuw leven door de oprichting en de bekostiging van het IVON (Instituut voor Vegetatie-Onderzoek in Nederland). Hij had een belangrijk aandeel in het werk van de Zuiderzee-commissie van de (toen nog niet Koninklijke) Nederlandse

Botanische Vereniging, was actief in de natuurbescherming, en fungeerde als secretaris van het Internationaal Botanisch Congres te Amsterdam. Hij was een grote en levenslange vriend van Braun-Blanquet, die hij op een internationale excursie had leren kennen, en ontwikkelde zich onder zijn invloed tot plantensocioloog (o.a. De Leeuw 1935a, 1935b, 1938a, 1938b; Braun-Blanquet & De Leeuw 1936). Zijn vegetatieonderzoek had vooral betrekking op enerzijds theorie- en methodiekontwikkeling, anderzijds op de bestudering van de plantengemeenschappen van droge graslanden. Hij wist voor Braun-Blanquet te Montpellier een internationaal instituut te stichten, het *Station Internationale Géobotanique Méditerranéenne et Alpine* (SIGMA, zie § 4.4.3), waarvan hij levenslang penningmeester bleef. Hij bevorderde het werken van Nederlandse studenten aan dat instituut en bewerkstelligde zodoende dat er in ons land al vroeg een aantal persoonlijke leerlingen van Braun-Blanquet werden opgeleid. Tevens had De Leeuw een hechte band met Reinhold Tüxen, de meest vooraanstaande Duitse plantensocioloog, die eerst te Hannover, na de oorlog in Stolzenau aan de Weser en later in Rinteln verbleef.

Weevers (zie Westhoff 1952c; Coesèl-Wouda 1993) was hoogleraar in de plantenfysiologie en in de pharmacognosie in Amsterdam. Tevens was hij een uitstekend florist en enthousiast florakarteerder. Zijn onderzoek betrof enerzijds de duinvegetatie (Weevers 1936, 1940), anderzijds de bossen (Weevers 1933, 1934, 1937). Hij was de eerste en ook de laatste voorzitter van de Plantensociologische Werkgroep, die van 1938 tot kort na de Tweede Wereldoorlog heeft bestaan. Weevers was tevens *the grand old man* van de natuurbescherming in Nederland. Van 1929 tot zijn dood in 1951 was hij voorzitter van de gewoonlijk naar hem genoemde 'Commissie van advies inzake de natuurmonumenten van het Staatsbosbeheer' (later de Natuurwetenschappelijke Commissie van de Natuurbeschermingsraad). Daarnaast was hij oprichter en eerste voorzitter van de 'Contact-Commissie voor Natuur- en Landschapsbescherming' (later opgenomen in Stichting Natuur en Milieu). De voor ons land kenmerkende verbondenheid tussen de plantensociologie en de natuurbescherming is vooral aan hem te danken; de zo hechte band tussen plantensociologie en floristiek zowel aan hem als aan De Leeuw. Na de oorlog werd Weevers de eerste voorzitter van de 'Stichting voor Wetenschappelijk Duinonderzoek'. In die kwaliteit gaf hij leiding aan de totstandkoming van de biologische stations op Terschelling en op Voorne; het waren de eerste en lange tijd ook de enige veldstations in onze duinen. Het eerstgenoemde station werd Schellingerland genoemd en het tweede kreeg zijn naam: Weevers' Duin. Van zijn leerlingen in de plantensociologie noemen we hier: Adriani, Kruseman en Van Zinderen Bakker.

Jeswiet schreef een dissertatie over de levensvormen en de ecologie van de Nederlandse duin flora (1913) en was vervolgens werkzaam op Java, waar hij onderzoek deed naar de veredeling van suikerriet. Later werd hij, als opvolger van Valckenier Suringar, hoogleraar in de plantensystematiek, de plantengeografie en de dendrologie aan de Landbouwhogeschool te Wageningen. Reeds vroeg legde hij contact met de toen nog jonge Reinhold Tüxen. Vier belangrijke leerlingen van Jeswiet waren de bosbouwers Meijer Drees, Diemont, Vlieger en Sissingh. Diemont en Sissingh waren tevens leerlingen van Braun-Blanquet en Tüxen; Vlieger vooral van Braun-Blanquet.

De bijdrage van Heimans (Coesèl-Wouda 1993) aan de plantensociologie nam een aanvang met zijn beschouwingen over migratie en disseminatie (1933, 1940); hij introduceerde daarbij het begrip accessibiliteit. In 1939 voerde hij de term kensoort in ter vervanging van het destijds gebruikelijke germanisme karaktersoort. Een bijzondere interesse van Heimans gold de sialgen (*Desmidiaceae*). In de achtereenvolgende drukken van zijn 'Flora van Nederland' (samen met Heinsius en Thijsse) nam hij in 1942 en volgende jaren een determineersleutel op van in ons land voorkomende verbonden. Na de oorlog werd Heimans hoogleraar in de bijzondere plantkunde aan de Universiteit van Amsterdam.

De genoemde leerlingen van Weevers en Jeswiet vormden de tweede generatie van 'Frans-Zwitserse' plantensociologen in ons land. Van de leerlingen van Weevers specialiseerde Adriani zich in het onderzoek aan zoutplanten en halofiele vegetatie, zowel in Nederland (1945) als in Montpellier. Later ging zijn belangstelling ook uit naar de natuurbescherming, waarvoor hij zich vooral als hoofd van het biologisch station 'Weevers' Duin' heeft ingezet. Kruseman (Vlieger & Westhoff 1992) bestudeerde samen met Vlieger de akkerassociaties van Nederland (Kruseman & Vlieger 1939), maar was in de eerste plaats entomoloog. Zijn wellicht belangrijkste, maar anoniem gebleven bijdrage aan de biosociologie van Nederland, is de vermelding van kenmerkende insectesoorten voor een aantal associaties (Mörzer Bruyns & Westhoff 1951). Van Zinderen Bakker (1936, 1942, 1947) onderzocht de vegetatie van het Naardermeer (samen met Vlieger) en andere Westnederlandse veenplassen, maar emigreerde al vroeg naar Zuid-Afrika, waar hij hoogleraar werd te Bloemfontein en vooral als palynoloog werkzaam was.

Van 'de Wageningers' schreef Meijer Drees (1936) een dissertatie over de bosvegetatie van Oost-Nederland, met name de Achterhoek. Hij was een van de laatste onderzoekers die de monoclinox-hypothese verdedigde, op basis van bodemkundige overwegingen. Tüxen & Diemont (1937) verwierpen die hypothese en voerden de begrippen 'climaxgroep' en 'climaxzwerm' in (zie § 13.5). Na

de oorlog was Meijer Drees werkzaam in Bogor (Indonesië); uit deze periode dateren enkele belangrijke methodologische publicaties (o.a. 1951). Vlieger had een groot aandeel in de classificatie van hogere syntaxa, waarvan er verscheidene zijn naam dragen als auteur of co-auteur (o.a. Braun-Blanquet et al. 1939). Hij was de eerste die een syntaxonomisch overzicht van de vegetatie van Nederland publiceerde (Vlieger 1937a; zie § 3.4). Vlieger bestudeerde onder meer de vegetatie van bossen (1935, 1936, 1937b), akkers (Kruseman & Vlieger 1939) en venen (1939; Vlieger in Van Zinderen Bakker 1947). Samen met Adriani was hij de eerste die successie op lange termijn onderzocht met behulp van permanente kwadraten. In 1949 publiceerde hij een overzicht van het plantensociologisch onderzoek dat gedurende de jaren 1940-1945 in Nederland plaatsvond. Het belangrijkste plantensociologische werk van Sissingh is zijn dissertatie over de inmiddels grotendeels verdwenen plantengemeenschappen van akkers en ruderaal standplaatsen (1950). Opmerkelijk in zijn werk is de behandeling van de ethologische synecologie die hij baseerde op levensvormenspectra (Sissingh 1952). Ook de vroegere studie van Sissingh (Diemont et al. 1940) van het *Nanocyperion flavescens* in Nederland is een monografie van gemeenschappen die thans als gevolg van de moderne landbouwmethoden grotendeels verdwenen zijn. Latere publicaties van Sissingh betreffen onder meer wegbermen (1969), loof- en naaldbossen (1963, 1970a, 1970b), blauwgraslanden (1942, 1974) en de vegetatiekartering, speciaal van de Liemers (Sissingh & Tideman 1960). Diemont (1938) schreef een dissertatie over de beukenbossen en de gemengde bossen met Beuk (*Fagus sylvatica*) van de Noordwestduitse middelgebergten. Hij inventariseerde samen met Sissingh de uit natuurwetenschappelijk oogpunt belangrijke terreinen van Nederland; hieruit resulteerde onder andere de bovengenoemde monografie van het *Nanocyperion*. Later maakte Diemont zich vooral verdienstelijk voor de natuurbescherming in Zuid-Limburg, aanvankelijk als houtvester en vervolgens als hoofdingenieur-directeur van het Staatsbosbeheer. Zijn onderzoek in die periode betrof de vegetatie van kalkgraslanden en bossen (Diemont & Van de Ven 1953; Van den Broek & Diemont 1966; Diemont 1968).

De belangrijkste vertegenwoordigers van de derde generatie van plantensociologen in Nederland zijn (in volgorde van leeftijd): Meltzer, Westhoff, V. de Vries, Margadant, Barkman en Boer. Hier wordt ingegaan op het werk van Westhoff en Barkman. De bijdragen van Meltzer, De Vries en Margadant worden in § 3.3 kort vermeld; de bekendste bijdrage van Boer betreft een syntaxonomisch overzicht van de eutrofe rietmoerassen (Boer 1942).

Westhoff is leerling van Meijer Drees, De Leeuw en



Foto 3.1. Titelpagina van de dissertatie van Franciscus Holkema, de eerste wetenschappelijke bijdrage aan het plantensociologisch onderzoek in ons land.

Braun-Blanquet. Zijn plantensociologisch werk strekt zich uit over een groot aantal deelgebieden (o.a. Bakker 1979; Sýkora & Sýkora 1987; Van der Maarel 1987; Schaminée in Goris et al. 1991). In 1937 nam hij, samen met Meltzer, het initiatief tot de oprichting van de Plantensociologische Werkgroep van de Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie (NJJN), en stichtte hij het tijdschrift *Kruipnieuws*; beide hebben een grote betekenis gehad voor de plantensociologie en voor het natuurbehoud in Nederland. De samenwerking met Meltzer resulteerde in 1942 in het eerste Nederlandstalige plantensociologische handboek (Meltzer & Westhoff 1942). Verscheidene keren heeft Westhoff aan de wieg gestaan van onderzoekgroepen in de botanie: allereerst (1943-1947) als hoofd van de afdeling Landschapsverzorging van de Koninklijke Nederlandse Toeristenbond ANWB, vervolgens (1947-1956) als wetenschappelijk medewerker en docent aan het Laboratorium voor Plantensystematiek en Plantengeografie van de Landbouwuniversiteit (destijds



Foto 3.2. Eendrachtige samenwerking tussen plantensociologen en floristen tijdens de excursie van de Nederlandse Botanische Vereniging in 1933, in de omgeving van Valkenswaard. Op de voorgrond Sloff; staand in het midden Kruseman. Verder van links naar rechts: Kloos, De Leeuw, Jansen, Siertsema en Swart.

Landbouwhogeschool) te Wageningen, daarna (1957-1968) als hoofd van de afdeling Botanie en als plaatsvervangend directeur van het Rijksinstituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud, en tenslotte (1967-1981) als hoogleraar in de geobotanie aan de Katholieke Universiteit te Nijmegen. Een van de werkgebieden van Westhoff betreft de syntaxonomie van de in ons land voorkomende plantengemeenschappen. Mede van zijn hand verscheen een aantal overzichten, waarop in paragraaf 3.4 nader wordt ingegaan. Van diverse syntaxa is Westhoff auteur of co-auteur. Het aandeel van Westhoff in de discussie over de grondslagen en methodiek van de Frans-Zwitserse school komt in paragraaf 3.5 aan bod. Het botanische werk van Westhoff (Goris et al. 1991) betreft verder onder meer de analyse van de plantensociologische positie van in ecologisch opzicht bijzondere plantensoorten als *Carex buxbaumii* (Knotszegge; Segal & Westhoff 1959), *Listera cordata* (Kleine keverorchis; Westhoff 1959), *Carex hartmanii* (Westhoff & Ketner 1967), *Halimione pedunculata* (Gesteelde zoutmelde; Westhoff & Schaminée 1989), *Ludwigia palustris* (Waterlepelkje; Westhoff & Van Leeuwen 1960; Westhoff et al. 1991) en *Scheuchzeria palustris* (Veenbloembies; Westhoff & Passchier 1958). In dit kader kunnen ook zijn bijdragen aan de *Flora Neerlandica* worden genoemd. Voorts heeft Westhoff een wezenlijke invloed gehad op de denkbeelden over de natuurbescherming en op de theorievorming op het gebied van het natuurbeheer; hij verschafte hieraan een plantensociologische basis (o.a. Westhoff 1945, 1949d, 1955, 1970b, 1970c, 1971a, 1971b; zie Bakker 1987).

Aan Barkman (Westhoff 1990b) danken wij wezenlijke bijdragen tot verrijking en verdieping van het vegetatieonderzoek. Ten eerste heeft hij het object van onderzoek uitgebreid. Terecht bekritiseerde hij de destijds gebruikelij-

ke aanpak binnen het (terrestrische) vegetatieonderzoek, die zich beperkte tot één taxocoenose: de vaatplanten. Hij heeft een volwaardige behandeling van mossen en lichenen bevorderd en ook de fungi in het onderzoek betrokken; in de vorm van een dissertatie schreef hij een standaardwerk over de ecologie en sociologie van cryptogame epifyten (Barkman 1958; zie ook Barkman 1953a). Ten tweede heeft Barkman het onderzoek van de structuur van de vegetatie in nieuwe banen geleid: hij stelde een systeem van groeivormen op (zie hfst. 11) en ontwikkelde een nieuwe methode om structuurparameters te kwantificeren (o.a. Barkman 1979, 1988b, 1988c). In de derde plaats heeft hij, samen met Stoutjesdijk, het synecologisch onderzoek verrijkt door het microklimaat daarin te betrekken (Barkman & Stoutjesdijk 1987; Stoutjesdijk & Barkman 1992), een aspect waarvoor Van Dieren destijds (1934) pionierswerk had verricht (zie ook Barkman et al. 1977). Tenslotte moet hier zijn grote inzet voor het tot stand brengen van een Code voor Plantensociologische Nomenclatuur worden vermeld (Barkman et al. 1976, 1986; zie hfst. 8).

Na de Tweede Wereldoorlog breidde het plantensociologisch onderzoek zich uit over een veel groter aantal beoefenaren, die men de vierde generatie kan noemen. Deze bestond vooral uit de leerlingen van Heimans in Amsterdam, van Lanjouw in Utrecht, en van D.M. de Vries en Westhoff in Wageningen. Vertegenwoordigers hiervan zijn, in alfabetische volgorde: Den Hartog, Londo, Van der Maarel, Meijer, Schroevers, Segal en De Wit (van de Amsterdamse groep), Van Donselaar, Van Donselaarten Bokkel Huinink, De Smidt, en in een wat latere periode Daniëls, Werger en Willems (van de Utrechtse groep), en A. Bakker, Beeftink, De Boer, Boerboom, Damman, Doing, Kop, Kuiper, Maas, Stapelveld en Zonne-

K 4.34.13 Strandwede voor Laare  
 horizontaal aan overkoming van de  
 zee. Bvotog held terrein dat al vda  
 her weide gebruikt wordt. Bodem  
 kleiachtig silt met kumus.

|                            |      |
|----------------------------|------|
| 1 <sup>2</sup> Glyc. ma.   | 5. 4 |
| Suae ✓                     | 2. 2 |
| Salic. R                   | 1. 1 |
| Spergularia ma             | x 1  |
| Hb T. Ck. ph.              | x 1  |
| Astr. lat.                 | x 1  |
| Glauk                      | x 1  |
| 2 m <sup>2</sup> Planta C. | x 1  |

bedekking 100 %  
 =  
 21. 7. 29

Foto 3.3. De oudst bekende vegetatieopname in ons land, gemaakt door W.C. de Leeuw op 21 juli 1927 op een kwelder langs de Zuiderzee. Kennis van de veranderingen in de botanische nomenclatuur is onontbeerlijk voor het archiefonderzoek; zo staat Glyc. ma. niet voor *Glyceria maxima*, maar voor *Glyceria maritima*, een vroegere naam voor *Puccinellia maritima*.

veld (van de Wageningse groep). Tot deze groep van plantensociologen, numeriek al ruim een factor vijf groter dan de vorige, behoort ook Van Leeuwen.

Gedurende deze periode, globaal genomen van 1947 tot 1967, heeft het Nederlandse vegetatieonderzoek geleidelijk een eigen stijl ontwikkeld, die men de 'Hollandse school' zou kunnen noemen. Deze heeft op haar beurt weer een duidelijke invloed gehad op de gang van zaken in Duitsland, al is hier ook sprake van een wisselwerking. In paragraaf 3.4 wordt hierop nader ingegaan.

In 1969 verscheen het handboek *Plantengemeenschappen in Nederland* van Westhoff en Den Held, dat de tot dan toe verworven plantensociologische kennis bijeenbracht (zie § 3.4) en dat sindsdien heeft gediend als referentie voor verder onderzoek. Daarmee brak de tijd aan voor de vijfde generatie van plantensociologen, inmiddels al weer uitgebreid met leerlingen hiervan, desgewenst te onderscheiden als een zesde generatie. De 'vijfde generatie' is voor

een groot deel afkomstig van de universiteiten van Utrecht, Groningen en Nijmegen, in mindere mate van Wageningen en Amsterdam. Het betreft voornamelijk leerlingen van D. Bakker (Groningen), Van der Hammen (Amsterdam), Van Donselaar (Utrecht, later Amsterdam), Barkman (Utrecht), Den Hartog, Van der Maarel, Werger en Westhoff (Nijmegen). Al met al zijn het er vele tientallen, en het zou in dit verband te ver voeren allen te vermelden. Bovendien behoren tot deze generatie ook onderzoekers met een niet-universitaire opleiding, merendeels werkzaam in het natuurbeheer.

In deze periode voltrokken zich twee belangrijke veranderingen, beide van methodische aard. De eerste vernieuwing was de sterk toegenomen aandacht voor numerieke verwerking van gegevens (zie hfst. 10). De tweede vernieuwing vloeide voort uit de behoefte aan een adequate benadering voor het beschrijven van de actuele, sterk verarmde en genivelleerde vegetatie (zie hfst. 8).

### 3.3 Beknopt overzicht van de literatuur

Het aantal plantensociologische publicaties in ons land overstijgt ongetwijfeld de duizend; het is in dit verband dan ook onmogelijk een compleet overzicht te geven. Ten dele wordt hiervoor verwezen naar bibliografieën, waarvan de reeks *Excerpta Botanica* de meeste bekendheid geniet. Wat ons land betreft is hierin helaas slechts één overzicht verschenen, dat de periode tot 1960 behandelt (Westhoff 1961). In deze paragraaf geven we een beschouwing van de literatuur op basis van een globale indeling van de vegetatie in: (1) zeeduinen en kwelders, (2) open water, (3) laagveenmoerassen, (4) heiden, vennen en hoogvenen, (5) muren, akkers en ruderaal begroeiingen, (6) graslanden, en (7) bossen en struwelen.

#### 3.3.1 Zeeduinen en kwelders

Het is niet verwonderlijk dat de aandacht van de eerste generaties van plantensociologen vooral gericht was op de kuststrook. Deze immers is, in zijn geheel, het natuurgebied in ons land met de grootste internationale betekenis; het gebied is rijk aan soorten en omvat een grote verscheidenheid aan levensgemeenschappen. Aan de in paragraaf 3.2 reeds vermelde publicaties van Adriani, Bijhouwer, Braun-Blanquet & De Leeuw, Van Dieren, Holkema, Jeswiet, De Leeuw en Weevers worden uit die periode (tot 1950) nog enige toegevoegd. D.M. de Vries (1935, 1940) bestudeerde de kwelders van de Friese en Groningse landaanwinningswerken; Brouwer et al. (1950)

leverden een voorbeeldige monografie over de vegetatie van het eiland Griend in de Waddenzee. De dissertatie van Westhoff (1947) over de duinen en kwelders van de Waddeneilanden Texel, Vlieland en Terschelling is helaas slechts als samenvatting gepubliceerd; de resultaten zijn later verwerkt in vervolgstudies (Westhoff 1951, 1975, 1987; Westhoff et al. 1970; Westhoff & Van Oosten 1991).

De belangrijkste bijdrage aan het vegetatieonderzoek na 1950 van het kustgebied als geheel danken wij aan Doing (1975, 1979, 1984, 1986, 1988). Vanuit een holistische benadering onderzocht en karteerde hij vegetatiecomplexen, waardoor de moeilijk te doorgronden kleinschaligheid van het duin- en kwelderlandschap op een hoger niveau werd verhelderd. Zijn werk is een voorbeeld van landschapsecologisch onderzoek, tot op zekere hoogte vergelijkbaar met de 'sigma'-benadering (Tüxen 1973; Géhu 1974, 1977).

Voor het overige zijn plantensociologische studies die het gehele kustgebied (Renodunaal district én Waddendistrict) tot onderwerp hebben relatief schaars. De eerder genoemde publicatie van Mörzer Bruyns & Westhoff (1951) is het oudste voorbeeld. Uitvoeriger is het werk van Westhoff et al. (1970). Westhoff & Schouten (1979) bespreken de syntaxonomie van de Nederlandse kustvegetatie in Europees verband. In dit kader is ook het onderzoek van Kortekaas et al. (1976) aan door *Spartina* gedomineerde gemeenschappen van belang, evenals de studie van Tüxen & Westhoff (1963) over de toen geïntroduceerde klasse *Saginetea maritimae*, kenmerkend voor de contactzone tussen duin en kwelder.

Veel studies richten zich op hetzij de duinen hetzij de kwelders. Van der Maarel (1966a) was de eerste die een overzicht publiceerde van het in de Nederlandse duinen verrichte vegetatieonderzoek. Een algemene studie over de plantengroei van de kustduinen danken we aan Van Zadelhoff (1981); de vegetatie van de duinvalleien is door hem, samen met T. Bakker en Klijn, uitvoeriger beschreven in een reeks van detailstudies (Bakker et al. 1979). We noemen hier voorts de studie van 'plantengezelschappen met houtige gewassen' (Westhoff 1952b) en die van de *Littorelletea* door Schoof-van Pelt (1973) en door Schaminée et al. (1992). Overzichten van de vegetatie van zilte gronden voor de gehele kuststrook ontbreken nog, al betrof Beeftink (1965) wel gegevens uit het Waddengebied in zijn studie van de Zuidwestnederlandse vegetatie van schorren. Den Hartog (1959), Nienhuis (1978, 1987) en Simons (1978) onderzochten de wierbegroeiingen van het getijdengebied.

Een beknopt, maar gedegen en veelomvattend overzicht van de vegetatie van de Waddeneilanden wordt gegeven door Doing (in Dijkema & Wolff 1983). Meer uitvoerige

beschouwingen zijn van Joenje et al. (1976) en van Westhoff & Van Oosten (1991; zie ook Westhoff 1991). De duinheiden van het Waddendistrict zijn onderzocht door De Smidt (1977), Barendregt (1982a) en Westhoff (1990a). During (1980) bestudeerde het *Nanocyperion flavescens*.

Andere publicaties van betekenis hebben betrekking op delen van het Waddendistrict. Het geobotanisch zo interessante overgangsgebied tussen het Waddendistrict en het Renodunaal district (bij Bergen) was onderwerp van de eerder genoemde dissertatie van Bijhouwer (1926). Nadien is een deel van dit terrein, de Verbrande Pan, beschreven en gekarteerd door Hoffmann & Westhoff (1951). Het belangrijkste natuurgebied van het op het vasteland gelegen deel van het Waddendistrict is het Zwanenwater bij Callantsoog. Omdat door de voormalige eigenaar hier geen onderzoekers werden toegelaten, is de vegetatie daarvan pas laat bestudeerd, en wel door Barendregt (1982b). Op Texel werd de vegetatie van de duinvalleien Binnen- en Buiten-Geul onderzocht door respectievelijk Den Hartog (1951) en Schroevers (1951). Recent werden het *Junco baltici-Schoenetum nigricantis* en daarmee verwante fytoceena van de Texelse duinvalleien grondig bestudeerd door Bruin (1991). Vlieland werd vanaf 1937 onderzocht door V. de Vries (1950, 1961) en nadien door De Roos (1976, 1980). Nog niet genoemde publicaties over Terschelling zijn: Westhoff & Mörzer Bruyns (1956), Westhoff & Ketner (1967), Sýkora (1978) en Ketner-Oostra (1993a). De primaire produktie van enkele kwelderassociaties op de Boschplaat werd onderzocht door Ketner (1972). Sinds de publicatie van Braun-Blanquet & De Leeuw (1936) zijn over de plantengroei van Ameland weinig studies verschenen, afgezien van rapporten en doctoraalverslagen (o.a. Dankers et al. 1987). Schiermonnikoog mag zich verheugen in een grote belangstelling van de Universiteit van Groningen. Na de vroege publicaties van Den Hartog (1952) en Westhoff (1954a) volgden o.a. Grootjans et al. (1988) en Esselink et al. (1989). Van belang is ook het begrazingsonderzoek van J.P. Bakker en zijn medewerkers (o.a. Bakker 1989; Bakker & Allersma 1979; Bakker & Ruyter 1981).

De vastelandkwelders van Groningen, die hier - evenals die van de Zuiderzeekusten - samen met het Waddendistrict worden besproken, zijn beschreven door Fresco (o.a. 1967); die van Friesland en Groningen vormden het studie-object van Dijkema (o.a. in Dijkema & Wolff 1983). De vegetatie van het Balgzand bij Noordhollands Noorderkwartier werd bestudeerd door Den Hartog (1958) en Den Hartog & Van der Velde (1970). Langjarig successieonderzoek aan de kust van de verzoetende voormalige Zuiderzee bij Amsterdam is in 1933 aangevangen door Kruseman en Vlieger, en voortgezet door Westhoff (1969a) en Westhoff & Sýkora (1979).



Foto 3.4. Mede dankzij de aanwezigheid van het biologisch station Weevers' Duin behoren de duinen van Voorne tot de best onderzochte gebieden in ons land.

Een vroege plantensociologische studie in het Renodunaal district werd verricht door Boerboom (1957) naar droge duingraslanden, aangevuld met een monografie van het duingebied Meyendel bij Den Haag (Boerboom 1960, 1963; zie ook Boerboom & Westhoff 1974). Doing publiceerde gebiedsmonografieën over de duinen tussen IJmuiden en Camperduin (1966b) en over het duingebied tussen Wassenaar en IJmuiden (1974). Londo (1971) schreef een dissertatie over patronen en processen in een vallei in de Kennemer Duinen (ook Londo 1974). In zijn monografie over het Zandviooltje (*Viola rupestris*) gaat Weeda (1992) in op de duingraslanden van Kennemerland en de geschiedenis van de kalkminnende duinflora. Westhoff et al. (1962) bestudeerden de vegetatie van de Kwade Hoek, de Westduinen en de Westhoofdvallei op Goeree, waar al eerder door Weevers (1940) plantensociologisch onderzoek verricht werd. Het onderzoek in het Renodunaal district concentreerde zich echter op het voormalige eiland Voorne, waar duinstruwelen en vochtige valleien optimaal ontwikkeld zijn. Mede dankzij het Biologisch Station 'Weevers' Duin' werd hier veel en ten dele fundamenteel onderzoek verricht (Adriani & Van der Maarel 1962, 1968; Van der Maarel 1961, 1966a, 1966b, 1975a, 1975b, 1978a, 1978b; Van der Maarel & Westhoff 1964; Van der Laan 1974; Sloet van Oldruitenborgh 1976; Van Groenendaal et al. 1982; Boot & Van Dorp 1986).

De belangrijkste bijdrage aan de kennis van vegetatie van de zilte gronden van Zuidwest-Nederland is te danken aan Beeftink (1957, 1962, 1965, 1966, 1977). Verder zijn de klassieke studie over het Verdronken Land van Saafginge van Van Langendonck (1931) en de beschrijving van het Zwin (Mörzer Bruyns et al. 1953) van betekenis.

### 3.3.2 Open water

De waterplantengemeenschappen wijken vooral in structureel opzicht zozeer af van de helofytenvegetatie en terrestrische begroeiingen dat ze hier afzonderlijk genoemd worden. De hiermee samenhangende methodische problemen voor het plantensociologisch onderzoek werden besproken door Den Hartog (1981), Den Hartog & Segal (1964), Den Hartog & Van der Velde (1988), Segal (1965, 1968a), Westhoff & Den Held (1969), De Lange (1972) en Schaminée et al. (1990).

Ondanks het feit dat Nederland rijk is aan water, is het syntaxonomisch onderzoek aan begroeiingen van het open water pas laat op gang gekomen. Een eerste overzicht is van Bennema, Sissingh en Westhoff (1943), met van de verschillende eenheden slechts een klein aantal opnamen. Den Hartog en Segal publiceerden in de jaren zestig een reeks syntaxonomische discussies, waarvan vooral de studie uit 1964 ook internationale bekendheid geniet (Den Hartog 1962; Den Hartog & Segal 1964; Segal 1965, 1968a, 1968b). Evenals het recente overzicht van Schaminée et al. (1990) over de *Potametea* bevatten deze publicaties geen tabellen. In 1972 verscheen de dissertatie van De Lange over de Nederlandse slootvegetatie. Deze studie neemt syntaxonomisch gezien een ietwat geïsoleerde positie in, omdat bij de keuze van de proefvlakken het criterium homogeniteit is genegeerd. Aparte vermelding verdienen de studies van Verhoeven (1980) en Van Vierssen (1982) over *Ruppia*- en *Zannichellia*-gemeenschappen; deze komen voornamelijk voor in brak water.



Foto 3.5. Kruseman en Vlieger (r.) werkten veel samen; hier tijdens het maken van een opname van een bermbeegroeiing in 1938.

### 3.3.3 Laagveenmoerassen

In ons land is veel aandacht besteed aan de vegetatie van laagveenmoerassen. Na de eerder genoemde studies van Van Zinderen Bakker (1936, 1942, 1947) en Boer (1942) onderzocht Westhoff (1949b) de brakwaterplas Botshol bij Abcoude. Meltzer (1945) publiceerde een belangrijk rapport over mesotrofe en eutrofe moerassen in Noord-Holland. Een van de eerste onderzoekers van de Amsterdamse school van Heimans, die aan laagveenmoerassen werkte, was W. Meijer. Zijn werk heeft zowel betrekking op de Noordhollandse brakwatervenen en het Vechtplassengebied als op de moerassen van Noordwest-Overijssel (o.a. Meijer 1949, 1953; Meijer & De Wit 1955). Meijer verwierp het classificatiesysteem van Braun-Blanquet, maar gebruikte wel dezelfde opnamemethodiek. De brakwatervenen werden nadien ook beschreven door Reijnders (1959), het plassengebied van Zuid-Holland door Den Held (1973) en Den Held et al. (1970, 1976). De Wit en Van Dijk (in Meijer & De Wit 1955) concentreerden zich op de laagvenen van Kortenhoef. Het uitgestrekte moerasgebied van Noordwest-Overijssel werd na Vlieger (1939), Meijer (1951) en Van Dijk & Westhoff (1955) bestudeerd door Kuiper (1958) en vooral door Segal (1964, 1966, 1968b; Kuiper & Segal 1955; Segal & Groenhart 1967; Segal & Westhoff 1959). Na de overzichten van Westhoff et al. (1971) en Westhoff (1972) trad een nieuwe fase in, met meer ecosysteemgericht onderzoek (o.a. Wassen 1990; Van Wirdum 1991). Het vegetatieonderzoek van het zoetwatergetijdengebied vond zijn

bekroning (en voor een deel helaas ook zijn necrologie) in de dissertatie van Zonneveld (1960) over de Biesbosch.

De moerasgebieden van de beekdalen van Noordoost-Twente werden beschreven door Van Dijk & De Wit (1947), Westhoff (1949a, 1965a) en Westhoff & Jansen (1990). Ook is veel aandacht besteed aan de Drentse beekdalen, met name de Drentse A. Na de oudere publicaties van Van Andel et al. (1945), Schimmel (1955) en Barkman & Westhoff (1969) kwam dit stroomgebied in de belangstelling te staan van Groningse geobotanici (o.a. Grootjans 1980, 1985; Grootjans et al. 1985, 1986; Grootjans & Van Tooren 1984; Everts & De Vries 1991). Onderzoek naar de plantengroei van oude rivierlopen werd verricht door Van Donselaar (1961, 1972, 1973) en Kop (1961).

### 3.3.4 Heiden, hoogvenen en vennen

Tot in het begin van deze eeuw nam de vegetatie van oligotrofe milieus het grootste deel van de oppervlakte van ons land in beslag (o.a. Van Leeuwen & Westhoff 1961). Thans zijn van de destijds uitgestrekte heidevelden (inclusief vennen) en hoogvenen nog slechts restanten overgebleven. De betrokken plantengemeenschappen zijn bovendien alle in meerdere of mindere mate van karakter veranderd. Zo verdwenen uit het *Genisto-Callunetum* nagenoeg alle korstmossen. Recent beschreven Arts et al. (1992) de veranderingen die in de loop van deze eeuw zijn opgetreden in door *Deschampsia setacea* (Moerassmele) gekenmerkte plantengemeenschappen.

Plantensociologische publicaties over de heidevegetatie in ons land hebben tot 1975 vooral een regionaal of lokaal karakter: Van Andel et al. (1945), Waterbolk (1948),



Foto 3.6. In 1947 vond de Internationale botanische excursie plaats in Nederland onder leiding van Braun-Blanquet (centraal op de foto, geflankeerd door Westhoff en Vlieger).





Foto 3.7. Medewerkers van het Rijksinstituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud (RIVON) te Driebergen in 1965 tijdens de verjaardag van de secretaresse Loes Bergman. Staand van links naar rechts: Van Leeuwen, Londo, Van der Voo, Reijnders en Westhoff.

Damman (1957), Stoutjesdijk (1959), Willems (1969), Barkman & Westhoff (1969), Zonneveld (1959, 1965) en De Smidt (1962, 1966, 1967). In genoemd jaar verscheen een landelijk overzicht van De Smidt, nog juist voordat duidelijk werd dat het karakter van de heidevelden zich ingrijpend wijzigde door ontwatering en luchtverontreiniging en als gevolg van veranderingen in het beheer in voorafgaande decennia. Beschrijvingen van de kwantitatieve achteruitgang van de subatlantische heidevelden worden gegeven door onder anderen Stoutjesdijk (1953) en Westhoff et al. (1973). Over het doeltreffend beheer van heidevelden is destijds gepubliceerd door onder anderen Sissingh (1968), Stoutjesdijk (1953) en Westhoff (1960); over de meer recente problemen van het heidebeheer, vooral de sterke vergrassing, is uitvoerig gepubliceerd door Diemont (Diemont et al. 1982; Diemont & De Smidt 1987; Diemont & Linthorst Homan 1989).

Over de heischrale graslanden, die veelal samen met de droge heidegemeenschappen tot één klasse (*Nardo-Callunetea*) worden gerekend, is in Nederland opmerkelijk weinig gepubliceerd; het ontbreekt aan een goed gedocumenteerd overzicht. Een syntaxonomisch interessante studie is die van Barkman (1973a) met de uitdagende titel 'Le Violion caninae existe-t-il?'

De ombrotrofe venen, in de wandeling 'hoogvenen' genoemd, waren al bijna geheel afgegraven en ontgonnen voordat het vegetatieonderzoek in ons land op gang was gekomen (zie Borger 1990). De plantengemeenschappen van de hoogveenrestanten in ons land zijn bestudeerd

door Wassink (1938, 1950), Barkman (1963), Van Leeuwen (1962), Westhoff (1964a), Reijnders (1967) en Stortelder (1978). Westhoff & Van Leeuwen (1964) ontwierpen een schema van de Europese ombrotrofe venen: in de van west naar oost verlopende reeks onderscheidde zij achtereenvolgens oceanisch spreihogveen, Midden-europees komhoogveen en continentaal boshogveen. Zij beschouwen het Nederlandse en Noordwestduitse hoogveen als een afzonderlijk type, het vlaktehoogveen of heidehoogveen (zie ook Casparie 1969, 1972). De problemen bij de classificatie van hoogvenen zijn besproken door Barkman (1972) en Barkman (in Verhoeven 1992); in het laatstgenoemde werk wordt ook een met tabellen gedocumenteerd overzicht gepresenteerd.

De vegetatie van de vennen is destijds uitvoerig bestudeerd door een groep van onderzoekers in opdracht van de Stichting Onderzoek Levensgemeenschappen, gelieerd aan het Rijksinstituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud. De resultaten zijn slechts ten dele gepubliceerd (Van der Voo 1962, 1964, 1966; Van der Voo & Leentvaar 1959; Mörzer Bruyns & Van der Voo 1962). Schoof-van Pelt (1973) heeft een deel van de gegevens verwerkt in haar dissertatie over de *Littorelletea* (1973). Een recent overzicht van deze klasse verscheen van de hand van Schaminée et al. (1992).

Barkman & Westhoff (1969) bestudeerden de vegetatie van de vennen van het Drentse district. Strijbosch (1976) publiceerde een gedetailleerd onderzoek over de plantengemeenschappen van de Hatertse en Overasseltse Ven-



Foto 3.8. *Carex buxbaumii* (Knotszegge).

nen. Bijzondere aandacht ging uit naar het Beuven in Noord-Brabant, het grootste ven van Nederland. Nadat dit ven was dichtgegroeid met riet, heeft zich na een groot-scheepse schoonmaakoperatie een begroeiing ontwikkeld die in hoge mate overeenkomt met de oorspronkelijke vegetatie (Buskens & Zingstra 1988; Buskens 1993). In verscheidene studies wordt ingegaan op de laatste groeiplaatsen van *Scheuchzeria palustris* en van het 'Scheuchzerietum' in ons land (Westhoff & Passchier 1958; Van Donselaar 1958). De sterke verarming van de ecosystemen van zwak gebufferd water is grondig gedocumenteerd door Arts (1990).

### 3.3.5 Muren, akkers en ruderaal begroeiingen

De sterk door de mens beïnvloede begroeiingen op min of meer open, stikstofrijke gronden hebben in ons land verschillend aandacht gehad. Over de vegetatie van muren en akkers zijn uitvoerige studies verschenen, maar de gemeenschappen van vloedmerken, rivieroeveren en ruderaal standplaatsen bijvoorbeeld, zijn stiefmoederlijk be-

deeld. Het syntaxonomisch onderzoek naar muurbegroeiingen in ons land vond zijn bekroning in de dissertatie van Segal (1969). Dit werk geeft als eerste ook een Europees overzicht, gebaseerd op zeer veel opnamen, ook uit gebieden die tot dan toe niet of nauwelijks waren onderzocht. Van de lokale studies noemen we Boonen (1980), Dirkse et al. (1983), Hermans & Van Buggenum (1987) en Van Koningsdaal & Reijnders (1956).

Het onderzoek naar de akkeronkruidgemeenschappen heeft nog juist plaatsgevonden voordat deze door de modernisering van de landbouw sterk verarmden. In paragraaf 3.2 worden in dit verband de publicaties van Sissingh (1950) en Kruseman & Vlieger (1939) genoemd. Uit deze periode zijn verder het onderzoek van Weevers (1940) naar de flora en vegetatie van Goeree en Overflakkee, en van Wasscher (1941) naar de graanonkruidassociaties in Groningen en Noord-Drenthe van belang. Van laatstgenoemd onderzoek is onlangs het basismateriaal teruggevonden (zie Meertens et al. 1992). Syntaxonomische publicaties over akkers zijn sinds de studie van Sissingh nauwelijks verschenen; een van de weinige voorbeelden is de beschouwing over het *Papaveretum argemones* in Midden-Limburg (Hermans & Schaminée 1989). Over de ontwikkeling van kalkgraslanden op verlaten akkers in Zuid-Limburg is gepubliceerd door Hennekens et al. (1985), Schaminée & Hennekens (1985) en Havelaar et al. (1994). De relatie tussen de akkeronkruidvegetatie en de bodem komt uitgebreid aan de orde in de studie van Bannink et al. (1974).

De dissertatie van Sissingh (1950) is tevens een van de weinige studies waarin eutrofe pioniergemeenschappen op andere standplaatsen dan muren of akkers behandeld worden. In feite betreft het een sociologische beschrijving van de klasse *Rudereto-Secalinetea*, waartoe behalve graanakkers (*Secalinetalia*) en hakvruchtakkers (*Chenopodieta*) ook gemeenschappen uit de verbonden *Sisymbrium*, *Lolio-Plantaginion*, *Arction lappae* en *Onopordion acanthii* gerekend werden. Enkele gemeenschappen uit de klasse *Bidentetea* worden besproken in Sissingh (1957). De systematiek van door tredplanten gedomineerde begroeiingen komt aan bod in Sissingh (1969). Beeftink (1965) behandelt de nitrofiële gemeenschappen op vloedmerken in Zuidwest-Nederland.

### 3.3.6 Graslanden

Ondanks de grote oppervlakte grasland in Nederland en het economisch belang hiervan, zijn de plantengemeenschappen van het grasland onvoldoende bekend; nog steeds ontbreekt een goed landelijk overzicht. Het onderzoek aan graslanden werd lange tijd grotendeels uitgevoerd op het Centraal Instituut voor Landbouwkundig

Onderzoek te Wageningen (CILO, later CABO), dat van 1933 tot 1958 onder leiding stond van D.M. de Vries. Het hier verrichte werk was van hoge kwaliteit, maar had niet zozeer tot doel een classificatiesysteem te ontwikkelen als wel een bijdrage te leveren aan wat men toen nog de 'verbetering' van het Nederlandse grasland noemde. Pas later is ook De Vries gaan meewerken aan het syntaxonomisch onderzoek van graslanden volgens de methode van Braun-Blanquet (Damman & De Vries 1954; De Vries 1957, 1958).

Over het voedselarme, vochtige hooiland (*Cirsio-Molinietum*), dat in het begin van deze eeuw in Nederland nog zeer algemeen was en waar De Vries (1929) aanvankelijk zijn onderzoek op concentreerde (zie § 3.1), zijn vooral voorlopige of regionale publicaties verschenen: Sissingh (1942), Van der Kloot (1939), Van Dijk (1946), Den Hartog (1952), Van Leeuwen (1954), Schimmel (1955), Westhoff (1949b), Segal & Westhoff (1959), Zijlstra (1981). Landelijke overzichten werden gegeven door Sissingh (1976) en recent door Schaminée (1993b).

De belangstelling voor de matig voedselrijke, vochtige



Foto 3.9. Jan Barkman (1922-1990) tijdens een excursie in het Mosterdveen bij Nunspeet, een van de laatste groeiplaatsen van *Scheuchzeria palustris* (Veenbloembies) in ons land.

hooilanden (*Calthion palustris*) is pas na de Tweede Wereldoorlog op gang gekomen. Dit type grasland was dermate algemeen, dat er weinig haast geboden leek met de bestudering ervan. Inmiddels is het *Calthion* in ons land betrekkelijk zeldzaam geworden en buiten de reservaten nog slechts fragmentair aanwezig. De meeste publicaties over dit graslandtype hebben betrekking op het noorden en oosten van Nederland (o.a. Westhoff 1949a; Schimmel 1955; Boedeltje & Bakker 1980; Grootjans et al. 1985; Bakker et al. 1987; Everts & De Vries 1991). Voorbeelden van studies in het westen en zuiden zijn Meltzer (1945), respectievelijk Weeda (1991), Westhoff (1943) en Schaminée & Bongers (1991). Een syntaxonomisch overzicht van de *Calthion*-gemeenschappen in ons land wordt gegeven door Van Schaik (1976) en Van Schaik & Hogeweg (1977).

Een belangrijke bijdrage aan het onderzoek van voedselrijke, vochtige graslanden is van Sýkora (1983). Zijn werk betreft het *Lolio-Potentillion anserinae*, dat kenmerkend is voor beweide graslanden met wisselende waterstand. Voordien werden deze gemeenschappen ten onrechte tot het *Agropyro-Rumicion crispis* gerekend (Westhoff & Den Held 1969). Sýkora toonde bovendien aan dat verscheidene vegetatietypen die door Westhoff & Den Held in dit kader worden behandeld niet tot het *Lolio-Potentillion* gerekend kunnen worden. Uit het onderzoek van Sýkora bleek dat ook het *Lolio-Potentillion* (dat zich als gevolg van bemesting gewoonlijk ontwikkelt uit het *Caricion nigrae*) inmiddels een minder algemeen vegetatietype was geworden. Vooral de verdere, grootschalige ontwatering van het cultuurgrasland was hier debet aan. Sýkora & Westhoff (1985) publiceerden een studie over het voorkomen van de uiterst zeldzame *Apium repens* (Kruipend moerasscherm), een kensoort van dit verbond.

Tot voor enkele decennia was de associatie van het matig bemeste, droge tot vochtige weiland, het *Lolio-Cynosurion cristati*, verreweg de meest voorkomende associatie in ons land. De verschillende subassociaties en varianten werden beschreven door Sissingh & Tideman (1960). Ook deze associatie is nagenoeg verdrongen door zwaar bemeste, soortenarme begroeiingen, die niet meer op associatieniveau beschreven kunnen worden maar als rompgemeenschappen geassocieerd moeten worden. Behalve een of enkele grassoorten bevatten veel van deze 'kunstweiden' vooral akkersoorten, waaronder *Stellaria media* (Vogelmuur), *Lamium purpureum* (Paarse dovanel) en *Capsella bursa-pastoris* (Herderstasje), die syntaxonomisch dan ook tot de akkers (*Stellarietea mediae*) gerekend moeten worden. In een recente studie over *Cynosurion*-graslanden op kalkgronden in Zuid-Limburg (Schaminée & Zuidhoff 1995) wordt ervoor gepleit deze als een zelfstandige associatie te beschouwen, het *Galio-*



Foto 3.10 en 3.11. Twee voorbeelden van plantengemeenschappen van voedselrijk, open water; links met *Nymphaea alba* (Witte waterlelie), rechts met *Nuphar lutea* (Gele plomp), *Hydrocharis morsus-ranae* (Kikkerbeet) en *Spirodela polyrhiza* (Veelwortelig kroos).

*Trifolietum*, waarmee aansluiting wordt gevonden bij oudere, Belgische literatuur (Sougnez 1957; Sougnez & Limbourg 1963). Het *Arrhenatheretum elatioris*, de hooiland-pendant van het *Lolio-Cynosuretum*, komt aan bod in diverse studies over de vegetatie van rivierdijken in ons land (o.a. Sýkora & Sýkora-Hendriks 1977; Sýkora et al. 1988; Sýkora & Liebrand 1987; Van der Zee 1992). Sýkora et al. (1993) geven een uitvoerig en met tabellen gedocumenteerd overzicht van de begroeiingen van wegbermen, waarin glanshaverhooilanden een belangrijk aandeel vormen (zie ook diverse bijdragen in Van Groenendaal et al. 1990).

Binnen de droge graslanden in ons land worden op geografische basis vier groepen onderscheiden. Het betreft graslanden van de kustduinen (besproken in § 3.3.1), Zuid-Limburg, het gebied van de grote rivieren en de pleistoecene gronden. Reeds vroegtijdig werden hiervan overzichten gepubliceerd (De Leeuw 1938b; Heimans et al. 1940).

Het krijthellinggrasland (*Mesobromion*) van Zuid-Limburg is bestudeerd door onder anderen Van Schaik (1938, herdruk 1983), Diemont & Van de Ven (1953), Barkman (1953a), Willems & Blanckenborg (1975), Willems (1980, 1986), en Hillegers (1984). Hillegers (1993) beschrijft de geschiedenis van de kalkgraslanden en de effecten van de schapenbeweiding op de vegetatie. Aan de schrale, droge graslanden, op kalkarme gronden in dit gebied (*Thero-Airion*), is pas veel later aandacht besteed (Hennekens et al. 1982; Hillegers 1993). Voor een uitgebreid overzicht van de Zuidlimburgse hellinggraslanden wordt verwezen naar Hennekens & Schaminée (1995).

De droge graslanden van het Fluviaatiele district (*Medicagini-Avenetumpubescentis*) werden onderzocht door Westhoff (1937) en De Leeuw (1938b). Andere vroege publicaties verschenen van Margadant (1939), Westhoff (1948), Van Eck (1950) en Kuiper (1954). Nadien zijn deze

plantengemeenschappen in het gehele gebied bestudeerd door Cohen Stuart en Neijenhuijs; helaas bestaan hiervan alleen ongepubliceerde rapporten. Wel zijn de resultaten ten dele gepubliceerd in Neijenhuijs (1969) en Cohen Stuart & Westhoff (1963). Sýkora & Westhoff (1979) beschreven droge stroomdalgraslanden langs een deel van de Maas en langs de Niers. Van Dijk et al. (1984) publiceerden een goed gedocumenteerde studie van de droge stroomdalgraslanden van de Maas. Zij constateerden een sterke kwalitatieve en kwantitatieve achteruitgang van flora en vegetatie (zie ook Westhoff & Weeda 1984).

Over de graslanden van het pleistoceen is opvallend weinig gepubliceerd. Westhoff (in Heimans et al. 1940) beschreef het *Festuco-Thymetum* in Nederland en onderscheidde daarbinnen twee subassociaties. Onderzoek naar de begroeiingen van stuifzanden in ons land werd verricht door Masselink (1994) en Ketner-Oostra (1993b).

### 3.3.7 Bossen en struwelen

Bosgemeenschappen hebben vanouds bijzondere aandacht gehad van Nederlandse plantensociologen, ondanks de omstandigheid dat Nederland in vergelijking met bijna alle andere landen van Europa slechts een klein bosareaal heeft, en dat onze huidige 'bossen' voor een groot deel uit aangeplant, veelal oorspronkelijk niet-inheems naaldhout bestaan. De voorkeur van betrekkelijk veel onderzoekers voor deze formatie vloeide enerzijds voort uit de overweging dat bossen eigenlijk de oorspronkelijke en natuurlijke begroeiing van ons land vormen; anderzijds ligt de verklaring in het feit dat plantensociologie op academisch niveau tot ongeveer 1950 voornamelijk door bosbouwkundigen aan de Landbouwhogeschool te Wageningen werd beoefend (zie § 3.1). De geschiedenis van

het onderzoek aan de bosvegetatie van Nederland werd uiteengezet door Van der Werf (1991).

Na de pionierfase van het syntaxonomisch onderzoek aan Nederlandse bossen (o.a. Meijer Drees 1936) bracht Van Leeuwen (1955) drastische wijzigingen aan in de tot dan toe gebruikelijke indeling van Westhoff et al. (1946). Helaas is de studie van Van Leeuwen slechts als rapport in beperkte oplage vermenigvuldigd; een samenvatting ervan verscheen later (Van Leeuwen & Doing Kraft 1959). In de daaropvolgende periode vormde het onderzoek van Doing (1962a, 1962b, 1963, 1969; Doing Kraft 1958; zie ook Doing Kraft & Westhoff 1959) de belangrijkste bijdrage tot de kennis van de bosvegetatie. Doing week daarbij, in navolging van Passarge (1964) en Scamoni et al. (1965), af van de methode van Braun-Blanquet, in die zin dat hij de associaties niet beschreef aan de hand van hun karakteristieke soortencombinatie (ken- en differentiërende taxa en constante begeleiders), maar op basis van 'sociologische soortengroepen'. De door hem beschreven nieuwe eenheden zijn daardoor moeilijk vanuit de bestaande literatuur te beoordelen (Westhoff & Den Held 1969; Van der Werf 1991). De werkwijze van Doing vond



Foto 3.12 Laagveengebied rondom Kortenhoef omstreeks 1940; in het zuidwesten de Wijde Blik en in het noorden de Horstermeerpolder. Hoewel er in topografisch en geomorfologisch opzicht sindsdien weinig is veranderd, zijn de verschillen in vegetatie groot, op formatieniveau tot uitdrukking komend in een sterke toename van de hoeveelheid moerasbos.



Foto 3.13 Ies Zonneveld geeft toelichting tijdens een excursie in het voormalige zoetwatergetijdengebied de Biesbosch (1960).

in ons land weinig navolging; een voorbeeld is de dissertatie van J.G. Bakker (1969) over het *Quercion robori-petraeae*.

Vergelijking met onderzoek in België, Noord-Frankrijk en West-Duitsland in combinatie met palynologische gegevens (o.a. Janssen 1960) leidde tot de conclusie dat de Beuk in ons land de eigenlijke climax-boomsoort is en alleen ontbreekt op zeer natte en zeer voedselarme gronden. Dit houdt in dat door natuurlijke successie de eikenbossen in ons land behorende tot het *Fago-Quercetum* en het *Stellario-Carpinetum* op termijn overgaan in beukenbossen (Doing & Westhoff 1959; Sissingh 1963). Kalkhoven et al. (1976) hebben ten behoeve van de Landelijke Milieukartering alle eenheden van de potentiële natuurlijke vegetatie (syntaxa van bossen) gerelateerd aan de eenheden van de bodemclassificatie.

In ons land zijn in de loop van de tijd diverse regionale studies over bossen verschenen. De bosgemeenschappen van de Veluwe en de Veluwezoom werden het eerst bestudeerd (Weevers 1933, 1934; zie § 3.2); ze bleven daarna in de belangstelling staan (o.a. Westhoff 1957, 1958a, 1958b; Leys 1964). Veel aandacht kregen ook de bossen van Zuid-Limburg (Van den Broek & Diemont 1966; Westhoff 1973). De bossen van het Drents district, die worden gekenmerkt door het veelvuldig voorkomen van *Ilex aquifolium* (Hulst), werden beschreven door Barkman & Westhoff (1969) en Jansen (1981). Maas (1959) wijdde zijn dissertatie aan de plantengemeenschappen van bronnen en bronbossen. Voorzover deze associaties buiten bos gelegen zijn, behoren ze tot de



Foto 3.14. Traditioneel heidebeheer bestond niet alleen uit beweiden met schapen en plaggen, maar ook uit periodiek branden.

klasse *Montio-Cardaminetea*. De bossen van de binnenduinrand, die door hun soortenrijkdom reeds door Van Soest (1929) onder de aandacht waren gebracht, werden onder meer bestudeerd door Boerboom (1960), Doing (1962b) en Westhoff (1952b). Een bijzondere groep betreft de bossen van de voormalige zoetwatergetijdendelta de Biesbosch, bestudeerd door Zonneveld (1960). Van theoretisch belang was de hieruit voortvloeiende discussie tussen Zonneveld en Tüxen (in Westhoff 1968b), waarin Tüxen het standpunt verdedigde dat bossen die floristisch in geen enkel opzicht verschillen van omringende niet-bosgemeenschappen, niet als eigen associaties behoren te worden opgevat. Meer bovenstrooms gelegen rivierbegeleidende bossen kregen minder aandacht (Kop 1961; Van Eck 1950; Westhoff 1968a). De elzen- en berkenbossen van de laagveenmoerassen, vroeger ten dele beschreven door Van Dijk (1955), zijn bestudeerd door Wiegers (1985, 1990). Een recent, landelijk overzicht van de broekbosgemeenschappen wordt gegeven door Clercx et al. (1994). Dirkse (1993) publiceerde een landelijk overzicht van bossen, gebaseerd op gegevens uit de Vierde Bosstatistiek (zie Dirkse 1987).

Ook de plantengemeenschappen in de aangeplante naaldbossen zijn door plantensociologen beschreven (Westhoff & Westhoff-de Joncheere 1942; Westhoff 1959; Zonneveld 1966, 1968; Bannink et al. 1973; Stapelveld 1956; Doing 1970a; Sissingh 1970a, 1970b, 1975). In de praktijk wordt de behoefte gevoeld aan een geïntegreerde bostypologie, een indeling die gebaseerd is op zowel plantensociologische als op abiotische en bosbouwkundige criteria. Hommel & Stortelder (1991) hebben daartoe een eerste aanzet gegeven.

Naar het voorbeeld van Tüxen (1952), die de voordien tot het *Carpinion* gerekende struwelen in een afzonderlijke orde (*Prunetalia spinosae*) plaatste, is men ook in Nederland meer aandacht gaan schenken aan het kenmerk vegetatiestructuur als diagnostisch criterium (zie Westhoff 1967, 1968b). De plantengemeenschappen van de struwelen worden sindsdien als zelfstandige eenheden opgevat (Doing 1962a; Westhoff & Den Held 1969). Eén speciaal struweeltype, dat gedurende vele jaren grondig werd bestudeerd door Barkman, is het Jeneverbesstruweel (Barkman 1976; Barkman et al. 1977; Barkman in Westhoff & Den Held 1969). Als gevolg van zijn overlijden in 1990 bleef een groot deel van dit onderzoek ongepubliceerd. De duinstruwelen van Zuidwest-Nederland vormen het onderwerp van de dissertatie van Sloet van Oldruitenborgh (1976).

In 1991 verscheen de lang verwachte studie van de Nederlandse bosgemeenschappen door Van der Werf, helaas zonder tabellen. Afwijkend in vergelijking met eerdere overzichten van ons land is dat Van der Werf zijn indeling grotendeels baseert op de potentiële natuurlijke vegetatie. Zo is hij bijvoorbeeld van mening dat veel (met Gewone es en Zomereik aangeplante) hellingbossen in Zuid-Limburg niet tot het *Carpinion* maar tot het *Fagion* moeten worden gerekend, op grond van de veronderstelling dat de successie zal leiden tot door *Fagus sylvatica* gedomineerde fytoecosystemen. Naar onze mening moet voor het maken van syntaxonomische indelingen uitgegaan worden van de actuele vegetatie, voor zover die spontaan is. Voor genoemde bossen betekent dit dat de floristische samenstelling van de ondergroei (struik-, kruid- en moslaag) voor de classificatie doorslaggevend is.

Foto 3.15. Briefkaart van J. Wasscher aan W.C. de Leeuw uit 1942, waaruit blijkt dat het indelen van de akkeronkruidgemeenschappen reeds toen problemen opleverde.

Beilen, 2 April 1942.

Leer geachte Heer,  
 Vrijelijk hiermede zend ik u een overzichts-  
 bestand voor Dr. Braun-Blanquet. Hopen dat ik  
 zoo gelukkig wa. Dr. Tüxen zijn publicaties te  
 ontvangen, heb ik deze nadrukkelijk persoonlijk  
 exemplaren gestuurd. Thans ben ik bezig met de  
 verdere indeling, vooral ook van de akkeronkruid-  
 onderdelen, waarbij ik reeds gemerkt heb, dat  
 vroeger beschreven associaties eenzijdig en reuk-  
 steun zijn, doch anderszins vele moeilijkheden  
 geven. Het de meeste hoogachtung  
 J. Wasscher.

### 3.4 Syntaxonomische overzichtspublicaties

Het eerste overzicht van de vegetatie van Nederland was het in 1937 door Vlieger gepubliceerde *Aperçu sur les unités phytosociologiques supérieures des Pays-Bas* (1937a). Voorzover het de hogere eenheden betreft, was dit werk het resultaat van de samenwerking tussen Vlieger en Braun-Blanquet. Het overzicht biedt evenwel meer dan de titel suggereert. Niet alleen de hogere syntaxa, maar ook de associaties zijn erin opgenomen, al worden kensoorten en synecologie slechts voor klassen, orden en verbonden behandeld. Deze publicatie geeft niet alleen de opvattingen van Vlieger weer, maar is in feite het resultaat van de samenwerking van de Nederlandse plantensociologen van die tijd (althans van de Frans-Zwitserse school), verenigd in de eerder genoemde 'Plantensociologische Werkgroep' onder voorzitterschap van Weevers. Het overzicht berust niet alleen op de weinige toen al gepubliceerde opnamen, maar ook op ongepubliceerde opnamen, die waren ondergebracht in het archief van het IVON (zie § 3.2). Het IVON-archief is later in het vergeetboek geraakt en na de oorlog nooit meer aangevuld. Het kwam pas eind jaren tachtig weer ter beschikking van het onderzoek (Meertens et al. 1992).

De syntaxonomische opvattingen in het 'Aperçu' van Vlieger vertonen uiteraard verschillen met de huidige. Ten eerste werden klassen in die tijd veel ruimer (dus ook minder homogeen) opgevat. Een goed voorbeeld is de klasse *Rudereto-Secalinetales*, die alle akkeronkruidgemeenschappen en ruderales gemeenschappen omvatte, maar die later gesplitst werd in maar liefst zes klassen: *Bidentetea*, *Chenopodietea*, *Secalietea*, *Plantaginetea majoris* (ten dele), *Artemisietea vulgaris* en *Epilobietea*

*angustifolia*. Een tweede verschil is dat de Europese plantensociologie in die tijd vooral op West- en Zuid-Europa was georiënteerd (Atlantisch en Mediterraan), uiteraard onder invloed van Braun-Blanquet. Na de Tweede Wereldoorlog werd onder invloed van Tüxen en zijn vele leerlingen ook de Middeneuropese variatie in vegetatie in de classificatie tot uiting gebracht. Zo werden bijvoorbeeld de trilvenen en blauwgraslanden door Vlieger verenigd in één klasse, de *Caricetales uliginosae*. In Atlantisch Europa ligt dit voor de hand, omdat deze daar sterk met elkaar overeenkomen. In een continenter klimaat staan de blauwgraslanden echter dicht bij de hooilanden van voedselrijke bodem, op grond waarvan Tüxen (1937) voorstelde om de blauwgraslanden (*Molinietalia*) en de hooilanden (*Arrhenatheretalia*) tot één klasse (*Molinio-Arrhenatheretea*) samen te voegen.

In 1942 publiceerden Dijk en Westhoff, met medewerking van Vlieger, een gestencild boekje onder de titel *Overzicht der plantengemeenschappen in Nederland*. Het in 1937 verschenen werk van Tüxen, *Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands*, was hiervoor de basis. Toen daarop bleek dat Passchier al een overeenkomstig manuscript had vervaardigd, werd deze mede-auteur van de volgende, eveneens in 1942 in druk verschenen publicatie van genoemd 'Overzicht' (Westhoff et al. 1942). In 1946 verscheen daarvan een geheel herziene uitgave, nu ook met medewerking van Sissingh. Dit boek is een kwart eeuw lang de basis geweest voor het plantensociologisch onderzoek in Nederland. Als aanvulling hierop werd ook het (betere) Belgische overzicht gebruikt, gepubliceerd door Lebrun, Noirfalise, Heineman en Vanden Berghen (1949; zie Louis & Lebrun 1942).

De overzichten van 1942 en 1946 berustten grotendeels



Foto 3.16. Soortenrijke akkeronkruidgemeenschappen zijn thans vrijwel beperkt tot de natuurreservaten. Hier een roggeakker van De Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in het Gerendal, Zuid-Limburg.

op literatuur. Aan verwerking van opnamemateriaal kwam men weinig toe. Dat neemt niet weg dat de gegevens inzake synecologie en verspreiding der associaties, alsmede de eventuele indeling in lagere eenheden, oorspronkelijk werk waren.

Na de Tweede Wereldoorlog ontwikkelde het plantensociologisch onderzoek in ons land zich in versneld tempo. Er ontstond steeds meer behoefte aan een herziening van het overzicht van de vegetatie van Nederland, waarin de kennis en inzichten van de vele onderzoekingen zouden worden samengevat. Aan deze behoefte werd tenslotte voldaan bij het verschijnen van *Plantengemeenschappen in Nederland* (Westhoff & Den Held 1969, met een nagenoeg ongewijzigde herdruk in 1975), onder auspiciën van het RIVON (Rijksinstituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud). Kort na het verschijnen van dit overzicht volgde de publicatie van *Wilde Planten, flora en vegetatie in onze natuurgebieden* (Westhoff et al. 1970, 1971, 1973), waarin de verworven plantensociologische kennis in een landschappelijke context wordt toegelicht, mede aan de hand van een groot aantal illustraties.

In het syntaxonomische systeem van Westhoff en Den Held worden de 38 onderscheiden klassen tot 13 formaties samengevat, waarmee aansluiting werd gevonden bij de deductieve eenheden van de formatiekunde (zie hfst. 4; Doing 1963). De formaties werden in principe naar structurele kenmerken onderscheiden; een uitzondering vormden de muurplantengemeenschappen, waarvoor het substraat als doorslaggevend kenmerk werd genomen om deze in één klasse te verenigen. Barkman (1979) verklaar-

de deze indeling in formaties ondeugdelijk: ten eerste omdat de eenheden structureel heterogeen zouden zijn, ten tweede omdat toch ecologische criteria (waterplanten) en syndynamische criteria (pioniervegetatie) zouden zijn ingeslopen. Deze kritiek is strikt genomen terecht. De term waterplanten echter berust in eerste instantie niet op het milieu als kenmerk, maar geeft een levensvorm aan (hydrofyten sensu Raunkiaer) en is dus ook een structureel gegeven. Verder is de term pioniervegetatie ook te lezen als: begroeiing met een open vegetatiestructuur.

De publicatie van Westhoff en Den Held bevat een kritische bespreking van de literatuur, waarbij verschillende opvattingen tegenover elkaar worden geplaatst. Deze werkwijze was tot dan toe niet gebruikelijk; auteurs poneerden hun eigen opvattingen, zonder of met terloopse vermelding van die van anderen. Voorbeelden hiervan zijn de overzichten van Nederlandse syntaxa door Westhoff et al. (1946), van Belgische syntaxa door Lebrun et al. (1949), van Duitse syntaxa door Tüxen (1955), Oberdorfer (1957), Lohmeyer et al. (1962), Runge (1961, 1966, 1986), Oberdorfer et al. (1967), Pott (1992), en van Tsjechoslowaakse syntaxa door Holub et al. (1967). Het bezwaar van dergelijke overzichten is dat zij onvoldoende op elkaar aansluiten en daardoor verwarring in de hand werken. Zij laten de gebruiker onmondig en stellen hem niet in de gelegenheid zelf aan de hand van de literatuur te beoordelen in hoeverre de toegepaste classificatie wenselijk is en of deze met opvattingen elders overeenkomt. Het weergeven van de syntaxonomische discussie werd later gevolgd in de gezaghebbende publicaties van Oberdorfer (1977, 1978, 1983, 1992).





Foto 3.17 en 3.18. Uitzicht op de Wylré-akkers vanaf de Dodekansweg omstreeks 1950 (boven) en in 1980 (beneden); sinds 1962 wordt door middel van gericht beheer de ontwikkeling naar krijthellinggrasland met succes bevorderd. De kleine struwelen in dit natuurgebied werden op initiatief van W.H. Diemont sr. aangeplant.

Een groot gemis in het boek *Plantengemeenschappen in Nederland* is het ontbreken van de onderbouwing van de syntaxonomische indelingen met tabellen. Het publiceren hiervan op redelijke termijn bleek niet haalbaar. Ook een tussenweg in de vorm van vermelding van de presentie-cijfers bij de kentaxa en eventueel een opsomming van de constante soorten, zoals in Runge (1961, 1966, 1986), bleef achterwege. Het basismateriaal bestond grotendeels uit gepubliceerde en in rapporten en doctoraalverslagen weergegeven opnamen. Hoewel ook ongepubliceerde opnamen werden gebruikt, werd slechts een fractie van het totale in Nederland aanwezige materiaal verwerkt, omdat het niet mogelijk was om alle opnamen binnen de beschikbare tijd te verzamelen.

Sinds het verschijnen van het werk van Westhoff & Den Held (1969) is er veel veranderd, zowel met betrekking tot de vegetatie zelf als inzake de verwerking van de gegevens en de beoordeling daarvan. In de loop van de jaren tachtig werd de behoefte aan een vernieuwd overzicht steeds sterker. Daarbij zou aan de volgende voorwaarden moeten worden voldaan: (1) in principe worden alle beschikbare opnamen, zowel gepubliceerd als ongepubliceerd, bijeengebracht; (2) de opnamen worden uniform verwerkt, waarbij ze alle in een geautomatiseerd gegevensbestand worden opgeslagen; (3) verwerking vindt plaats met behulp van numerieke methoden; (4) in de publicatie worden synoptische tabellen opgenomen, waarbij het werk van Oberdorfer als voorbeeld dient; (5) ook



Foto 3.19. Beekbegeleidend elzenbroekbos (*Carici elongatae-Alnetum*) in Twente (Kloppersblok). Vroeger was dit vegetatietype vrij algemeen; door verdroging is het areaal sterk afgenomen.

plantensociologisch onverzadigde gemeenschappen krijgen aandacht; (6) bij de beschrijving van de syntaxa wordt ruim aandacht besteed aan aspecten van natuurbehoud, natuurbeheer en natuurontwikkeling. Het Rijksinstituut voor Natuurbeheer (thans Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek) was de aangewezen instelling om deze taak op zich te nemen.

### 3.5 Nederlandse bijdragen tot de methodiek

Bijdragen van Nederlandse onderzoekers aan de ontwikkeling van theorie en methoden in de plantensociologie worden besproken in publicaties van Barkman (1958, 1979), Van der Maarel (1966b), Westhoff (1965b, 1979), Westhoff & Den Held (1969) en Westhoff & Van der Maarel (1973). Hier wordt volstaan met een korte samenvatting.

Het vegetatieonderzoek in Nederland tussen 1930 en 1945 kenmerkt zich vooral door de gelijktijdige ontwikke-

ling van de Noordse en de Frans-Zwitserse school (zie hfst. 4). Dit proces heeft bijgedragen tot een veelzijdige en geïntegreerde aanpak. De discussie over de methoden werd gestimuleerd door de 'Commissie voor Phytosociologie en Paleobotanie van het Holoceen', een commissie van de Nederlandse Botanische Vereniging. Deze commissie werd in 1933 opgericht op initiatief van plantensociologen en palynologen, die ontevreden waren over de traditionele werkwijze van de vereniging, waardoor nieuwe onderzoekrichtingen onvoldoende tot hun recht kwamen. De commissie werd in 1939 herdoopt tot 'Commissie voor de Biosociologie en Paleobotanie', en in 1965 tot 'Commissie voor het Vegetatie-onderzoek'. De eerste naamsverandering beoogde aan te geven dat de palynologie zich niet meer tot het Holoceen beperkte, en dat ook de fauna in het onderzoek betrokken werd. De tweede wijziging was het gevolg van de toenemende belangstelling voor autecologisch en populatie-biologisch veldonderzoek. De vergaderingen die door de commissie werden georganiseerd, werden al snel 'sociologendagen' genoemd; het waren er eerst één, later twee, en thans zijn het er drie per jaar. Een overzicht van de gehouden voordrachten werd samengesteld door Vroman (1979; zie ook Wiegers





Foto 3.21. Gedurende de ontwikkeling van de plantensociologische methodiek werd steeds meer belang gehecht aan de vegetatiestructuur als indelingscriterium. De door struiken en hoge kruiden gevormde overgangen tussen grasland en bos verkregen begin jaren zestig een eigen syntaxonomische status op het niveau van de klasse; hier betreft het de *Rhamno-Prunetea*.

kartering of voor de beschrijving van een gebied voegt iedere opname informatiewaarde toe en zal men de tweede benadering volgen (zie hfst. 6).

Definities van begrippen werden gegeven door Westhoff (1950), bijvoorbeeld van het begrip vegetatie. Samen met Barkman wees hij op het onderscheid tussen concrete plantengemeenschappen en abstracte eenheden, respectievelijk aangeduid als fytocoenose (een term van Gams 1918) en coenon (Barkman et al. 1958, 1964; Westhoff et al. 1959). De term coenon werd naderhand door Van der Maarel (1965) gespecificeerd tot fytocoenon. Hierdoor worden de vage termen *community type* (Whittaker 1956, 1962) en *nodum* (Poore 1956, 1962; Williams & Lambert 1961) vervangen. Dankzij deze terminologie kon een fundamentele, op Braun-Blanquet teruggaande begripsverwarring worden opgehelderd (§ 4.4.3). Fytocoena werden door Nederlandse auteurs als 'syntaxa' aangeduid, een term die thans algemeen is ingeburgerd. De vervanging van het germanisme 'karaktersoort' door 'kensoort' is te danken aan Heimans (1939). Naast deze term hebben Nederlandse auteurs de term kentaxon ingevoerd (Beefink 1965, 1968; zie ook Westhoff 1979; Westhoff & Van der Maarel 1973; Westhoff & Den Held 1969), teneinde recht te doen aan de omstandigheid dat ook subspecifische paramorfen (d.w.z. eenheden beneden de rang van soort) enerzijds en anderzijds systematische eenheden boven de rang van soort, bijvoorbeeld genera, bepaalde syntaxa kunnen karakteriseren. Het begrippenapparaat werd ver-

der uitgebreid door Beefink (1965) met de term kencombinatie. Ter aanduiding van subassociaties die geen eigen differentiërende soorten hebben en die bovendien wegens hun onvolledige soortencombinatie niet de aanduiding *typicum* verdienen, werd de term *inops* ingevoerd (Maas 1959; Westhoff 1965b; Westhoff & Van der Maarel 1973).

Verder hebben Nederlandse auteurs bijdragen geleverd over de problematiek van vegetatiegrenzen (Fresco 1972; Van Leeuwen 1965, 1966, 1970; Van der Maarel 1974, 1976; Van der Maarel & Leertouwer 1967; Westhoff 1974), als ook over de behandeling van het minimum-areaal (Barkman 1990; Van der Maarel 1966b; Werger 1972). Bij de analyse van vegetatie maakten Barkman, Doing en Segal (1964) voor het eerst het onderscheid tussen vitaliteit en fertiliteit; tevens verfijnden zij de gecombineerde schatting van abundantie en bedekkingsgraad (zie hfst. 4). Verscheidene auteurs hebben pogingen in het werk gesteld om het classificatiesysteem van Braun-Blanquet te laten aansluiten bij fysiognomisch-structurele systemen (o.a. Doing 1962a, 1962b, 1966a, 1972; Westhoff 1967; Westhoff & Den Held 1969). Segal & Westhoff (1959) bepleitten een ruimer gebruik van syntaxonomische soortengroepen: afgezien van de ken- en differentiërende taxa deelden zij de soorten in de tabel zoveel mogelijk in naar de syntaxa waarvoor ze kenmerkend zijn. Deze werkwijze wordt thans algemeen toegepast, omdat hierdoor de sociologische textuur, de synecologische betrekkingen en de plaats van de fytocoena in de successie aanzienlijk beter tot hun recht komen.